



HAL
open science

Dynamique spatio-temporelle du nuage larvaire du gastéropode introduit *Crepidula Fornicata* au sein d'une baie mégatidale, la baie de Morlaix (France)

François Rigal

► **To cite this version:**

François Rigal. Dynamique spatio-temporelle du nuage larvaire du gastéropode introduit *Crepidula Fornicata* au sein d'une baie mégatidale, la baie de Morlaix (France). Ecosystèmes. Paris 6, 2009. Français. NNT: . tel-01112580

HAL Id: tel-01112580

<https://hal.sorbonne-universite.fr/tel-01112580>

Submitted on 3 Feb 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

Spécialité
Océanographie biologique
Ecole doctorale : Sciences de l'environnement d'Ile de France

Présentée par

M. François RIGAL

Pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université Pierre et Marie Curie

**DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DU NUAGE LARVAIRE DU
GASTEROPODE INTRODUIT *CREPIDULA FORNICATA* AU SEIN
D'UNE BAIE MEGATIDALE, LA BAIE DE MORLAIX (FRANCE).**

Soutenue le 28 avril 2009

M. Jan Pechenik, Professeur, Université Tufts, Medford, USA	(Rapporteur)
M. Xavier de Montaudouin, maître de conférences, Station Marine d'Arcachon	(Rapporteur)
M. Jean-Marc Guarini, Professeur, Université Pierre et Marie Curie	(Examineur)
M. Philippe Vernon, Directeur de recherche, CNRS, Rennes	(Examineur)
Mme Frédérique Viard, Chargée de recherche, CNRS, Roscoff	(Directrice de thèse)
M. Thierry Comtet, Chargé de recherche, CNRS, Roscoff	(Directeur de thèse)

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE	5
1. PLACE DE LA PHASE LARVAIRE DANS LES ETUDES DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS MARINES	8
2. RELATION ENTRE LA DUREE DU DEVELOPPEMENT LARVAIRE ET LE POTENTIEL DISPERSIF	11
3. LES FACTEURS RESPONSABLES DES VARIATIONS INTRA-SPECIFIQUES DE LA DUREE DE VIE PELAGIQUE LARVAIRE	13
3.1. ACTION DES FACTEURS CARACTERISANT L'HABITAT PELAGIQUE SUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE	13
3.2. ACTION DES FACTEURS CARACTERISANT L'HABITAT BENTHIQUE SUR LA LARVE COMPETENTE	15
3.3. CONSEQUENCES DES VARIATIONS INTRASPECIFIQUES DE LA DUREE DE VIE PELAGIQUE SUR LA DYNAMIQUE DU POOL LARVAIRE ET DU RECRUTEMENT	16
4. ROLE DE LA PHASE LARVAIRE DANS LES INVASIONS BIOLOGIQUES	17
5. PRESENTATION DU MODELE D'ETUDE ET DES QUESTIONS ETUDIEES DANS CE TRAVAIL DE THESE	20
5.1. MODELE BIOLOGIQUE : <i>CREPIDULA FORNICATA</i>	20
5.1.1. <i>CREPIDULA FORNICATA : UNE ESPECE A CYCLE BENTHO-PELAGIQUE INTRODUITE EN EUROPE</i>	20
5.1.2. <i>LA PHASE LARVAIRE DE CREPIDULA FORNICATA : DES CONNAISSANCES ESSENTIELLEMENT ACQUISES DANS SON AIRE DE DISTRIBUTION NATURELLE</i>	22
5.2. SITE D'ETUDE : LA BAIE DE MORLAIX, EXEMPLE D'UNE BAIE MEGATIDALE RECEMMENT COLONISEE	24
5.2.1. <i>DESCRIPTION DU SITE</i>	24
5.2.2. <i>CREPIDULA FORNICATA EN BAIE DE MORLAIX</i>	25
5.3. ARTICULATION DU TRAVAIL DE THESE	25
CHAPITRE I : DISTRIBUTION ET CARACTERISTIQUES DES LARVES DE <i>CREPIDULA FORNICATA</i> AU SEIN D'UNE BAIE MEGATIDALE	27
I.1. MATERIELS ET METHODES	31
I.1.1. SITES D'ETUDE ET ECHANTILLONNAGE	31
I.1.1.1. <i>ECHANTILLONNAGE LARVAIRE</i>	31
I.1.1.2. <i>ECHANTILLONNAGE DES POPULATIONS ADULTES</i>	32
I.1.1.3. <i>ENREGISTREMENT DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX</i>	32
I.1.2. ANALYSE DES DONNEES	33
I.1.2.1. <i>ANALYSE DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DES CONCENTRATIONS LARVAIRES</i>	33
I.1.2.2. <i>ANALYSES DES STRUCTURES DE TAILLE DES POPULATIONS BENTHIQUES ET LARVAIRES</i>	33
I.1.2.3. <i>ANALYSES DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DES TAILLES DES LARVES</i>	35
I.1.3. ETUDE DE L'EFFET DE LA MAREE SUR LA DISTRIBUTION DES LARVES AU SEIN DE LA BAIE : APPROCHE ANALYTIQUE	37
I.2. RESULTATS :	39
I.2.1. DISTRIBUTION SPATIALE DES CONCENTRATIONS LARVAIRES	39
I.2.2. DISTRIBUTION ET STRUCTURE DE TAILLE DES ADULTES	39
I.2.3. RELATIONS ENTRE LES CONCENTRATIONS LARVAIRES, LA PRESENCE DES ADULTES ET LES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX MESURES	40
I.2.4. DISTRIBUTION SPATIALE DES TAILLES DES LARVES	41
I.2.5. INFLUENCE DE LA MAREE SUR LE TRANSPORT LARVAIRE :	42

I.3.	DISCUSSION	43
I.3.1.	CARACTERISATION DES SITES ETUDIES :	43
I.3.2.	LA STRUCTURE SPATIALE DU NUAGE LARVAIRE REFLETE LA DISTRIBUTION DES ADULTES EN BAIE DE MORLAIX	44
I.3.3.	LES PROCESSUS HYDRODYNAMIQUES AU SEIN DE LA BAIE DE MORLAIX POURRAIENT-ILS LIMITER LA PROLIFERATION DE <i>CREPIDULA FORNICATA</i> ?	47
I.4.	CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	48
CHAPITRE II : DYNAMIQUE TEMPORELLE DU NUAGE LARVAIRE DE <i>CREPIDULA FORNICATA</i> EN BAIE DE MORLAIX		51
II.1.	MATERIELS ET METHODES	55
II.1.1.	ACQUISITION DES DONNEES	55
<i>II.1.1.1.</i>	<i>PRELEVEMENTS ET TRI DES ECHANTILLONS DE 2005</i>	55
<i>II.1.1.2.</i>	<i>STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE POUR LES ANNEES 2006 ET 2007 ET TRI DES ECHANTILLONS</i>	56
<i>II.1.1.3.</i>	<i>CARACTERISATION DE LA MASSE D'EAU ET DONNEES METEOROLOGIQUES</i>	56
II.1.2.	ANALYSE DES DONNEES	57
<i>II.1.2.1.</i>	<i>ANALYSE DE LA COMMUNAUTE LARVAIRE (ANNEE 2005)</i>	57
<i>II.1.2.2.</i>	<i>VARIABILITE TEMPORELLE DES CONCENTRATIONS ET PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX : TRAITEMENT DES SERIES TEMPORELLES</i>	57
<i>II.1.2.3.</i>	<i>EVOLUTION TEMPORELLE DE LA STRUCTURE DE TAILLE DU NUAGE LARVAIRE</i>	59
<i>II.1.2.4.</i>	<i>CORRELATION ENTRE LES CONCENTRATIONS ET LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES</i>	59
II.2.	RESULTATS	60
II.2.1.	LES LARVES DE <i>CREPIDULA FORNICATA</i> DANS LA COMMUNAUTE MEROPLANCTONIQUE EN 2005	60
II.2.2.	DISTRIBUTION TEMPORELLE DES CONCENTRATIONS LARVAIRES DE <i>C. FORNICATA</i> ET DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	61
II.2.3.	RELATIONS ENTRE LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET LES CONCENTRATIONS LARVAIRES	63
II.2.4.	EVOLUTION DE LA STRUCTURE DE TAILLES DU NUAGE LARVAIRE	63
II.3.	DISCUSSION	65
II.3.1.	PLACE DES LARVES DE <i>CREPIDULA FORNICATA</i> AU SEIN DE LA COMMUNAUTE LARVAIRE.	65
II.3.2.	DES LARVES PRESENTES DURANT UNE LONGUE PERIODE	66
II.3.3.	DYNAMIQUE TEMPORELLE DES CONCENTRATIONS ET DE LA STRUCTURE DE TAILLE DU POOL LARVAIRE.	69
II.3.4.	LA DYNAMIQUE DU RECRUTEMENT EN BAIE DE MORLAIX EST-ELLE LE REFLET DE LA DYNAMIQUE DU POOL LARVAIRE?	71
II.4.	CONCLUSIONS & PERSPECTIVES	72
CHAPITRE III : INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE DE <i>CREPIDULA FORNICATA</i>		74
III.1.	TEMPERATURES DU MILIEU ET DEVELOPPEMENT LARVAIRE DE <i>CREPIDULA FORNICATA</i>	78
III.1.1.	MATERIELS ET METHODES	78
<i>III.1.1.1.</i>	<i>MISE EN PLACE DE L'EXPERIMENTATION (EXPERIENCE 1)</i>	78
<i>III.1.1.2.</i>	<i>CROISSANCE ET MORTALITE</i>	79
<i>III.1.1.3.</i>	<i>JOUR D'ACQUISITION DE LA COMPETENCE</i>	79
<i>III.1.1.4.</i>	<i>METAMORPHOSE SPONTANEE</i>	79
<i>III.1.1.5.</i>	<i>ANALYSES STATISTIQUES</i>	80

III.1.2. RESULTATS	81
III.1.2.1. <i>EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LE TAUX DE CROISSANCE ET LA MORTALITE.</i>	81
III.1.2.2. <i>EFFET DE LA TEMPERATURE SUR L'ACQUISITION DE LA COMPETENCE.</i>	82
III.1.2.3. <i>EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LE CARACTERE « COQUILLE EVASEE ».</i>	82
III.1.2.4. <i>EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LA METAMORPHOSE SPONTANEE</i>	82
III.1.2.5. <i>EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LE DELAI A LA METAMORPHOSE.</i>	83
III.1.3. DISCUSSION	83
III.1.3.1. <i>EXISTE-T'IL UNE TEMPERATURE LIMITE INFERIEURE POUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE DE CREPIDULA FORNICATA ?</i>	83
III.1.3.2. <i>INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LES PERIODES PRE-COMPETENTE ET POST-COMPETENTE.</i>	84
III.2. EFFET DES CHANGEMENTS DE TEMPERATURES SUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE DE CREPIDULA FORNICATA	88
III.2.1. MATERIELS ET METHODES	88
III.2.1.1. <i>EXPERIENCE A : EFFET DE CHANGEMENTS PROGRESSIFS DE TEMPERATURE SUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE.</i>	88
III.2.1.2. <i>EXPERIENCE B : EFFET DE CHANGEMENTS INSTANTANES DE TEMPERATURE SUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE</i>	89
III.2.1.3. <i>ANALYSE DES DONNEES.</i>	90
III.2.2. RESULTATS	90
III.2.2.1. <i>EXPERIENCE A</i>	90
III.2.2.2. <i>EXPERIENCE B</i>	92
III.2.3. DISCUSSION	93
III.3. ANALYSE DE LA COMPOSITION GENETIQUE DES LARVES METAMORPHOSEES : EFFETS DE LA DERIVE GENETIQUE ET DE L'IDENTITE PATERNELLE	99
III.3.1. OBTENTION ET ANALYSE DES DONNEES GENETIQUES	99
III.3.1.1. <i>ECHANTILLONS ET ANALYSES MOLECULAIRES</i>	99
III.3.1.2. <i>MIGRATION SUR GEL DENATURANT D'ACRYLAMIDE</i>	100
III.3.1.3. <i>ANALYSES STATISTIQUES</i>	101
III.3.2. RESULTATS	104
III.3.2.1. <i>DIVERSITE GENETIQUE</i>	104
III.3.2.2. <i>ANALYSES D'ISOLEMENT PAR LA DISTANCE.</i>	105
III.3.2.3. <i>ANALYSES DE PATERNITE.</i>	105
III.3.3. DISCUSSION	106
III.4. RESUME DES PRINCIPAUX RESULTATS ET CONCLUSIONS	111
CHAPITRE IV : VARIABILITE DE LA DUREE DE VIE PELAGIQUE CHEZ CREPIDULA FORNICATA: INFLUENCE DE LA TEMPERATURE ET IMPLICATIONS SUR LE POTENTIEL DE DISPERSION	114
IV.1. METHODE D'ESTIMATION DES DUREES DE VIE LARVAIRE	117
IV.1.1. RELATION ENTRE LA PLD ET LA TEMPERATURE	117
IV.1.2. CALCUL DES PLD THEORIQUES EN BAIE DE MORLAIX	118
IV.1.3. COMPARAISON DES PLD DANS DIFFERENTS SITES EUROPEENS	120
IV.1.3.1. <i>DONNEES SOURCES</i>	120
IV.1.3.2. <i>COMPARAISON DES PLD THEORIQUES OBTENUES.</i>	120
IV.2. RESULTATS	121
IV.2.1. VARIATION DES PLD EN BAIE DE MORLAIX	121
IV.2.2. VARIATIONS DES PLD EN EUROPE.	121
IV.3. DISCUSSION	122

IV.3.1. VARIABILITE DES DUREES DE VIE LARVAIRE DE <i>CREPIDULA FORNICATA</i> EN BAIE DE MORLAIX.....	122
IV.3.2. ROLE DES VARIATIONS DE PLD SUR LE POTENTIEL DISPERSIF DE <i>CREPIDULA FORNICATA</i> EN EUROPE.....	126
IV.4. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	128
CONCLUSIONS & PERSPECTIVES	131
V.1. SYNTHESE DES RESULTATS	132
V.2. POSSEDER UNE PHASE LARVAIRE : CONDITION NECESSAIRE ET SUFFISANTE AU SUCCES DE L'INVASION ?	134
V.3. CRITIQUES ET PERSPECTIVES DE TRAVAIL	137
V.3.1. LIMITE DE LA RELATION PLD VS DISTANCE DE DISPERSION.....	137
V.3.2. AUTORECRUTEMENT VS ALLORECRUTEMENT.....	139
V.3.3. LIMITES DE L'APPROCHE EXPERIMENTALE MONO-FACTORIELLE	140
RÉFÉRENCES	142

ANNEXE I
ANNEXE II
ANNEXE III
ANNEXE IV
ANNEXE V
ANNEXE VI

INTRODUCTION GENERALE

Ecology may be defined as the study of factors influencing the distribution and abundance of species [...]. Larval ecology is defined in similar terms, but with a two-fold twist: 1) the study of factors influencing the distribution and abundance of larvae, and 2) the study of processes occurring in the embryonic and larval stages that influence the distributions and abundances of adults.

Craig M. Young in *Larval ecology of marine invertebrates: a sesquicentennial history*, 1990, *Ophelia* 32: 1-48.

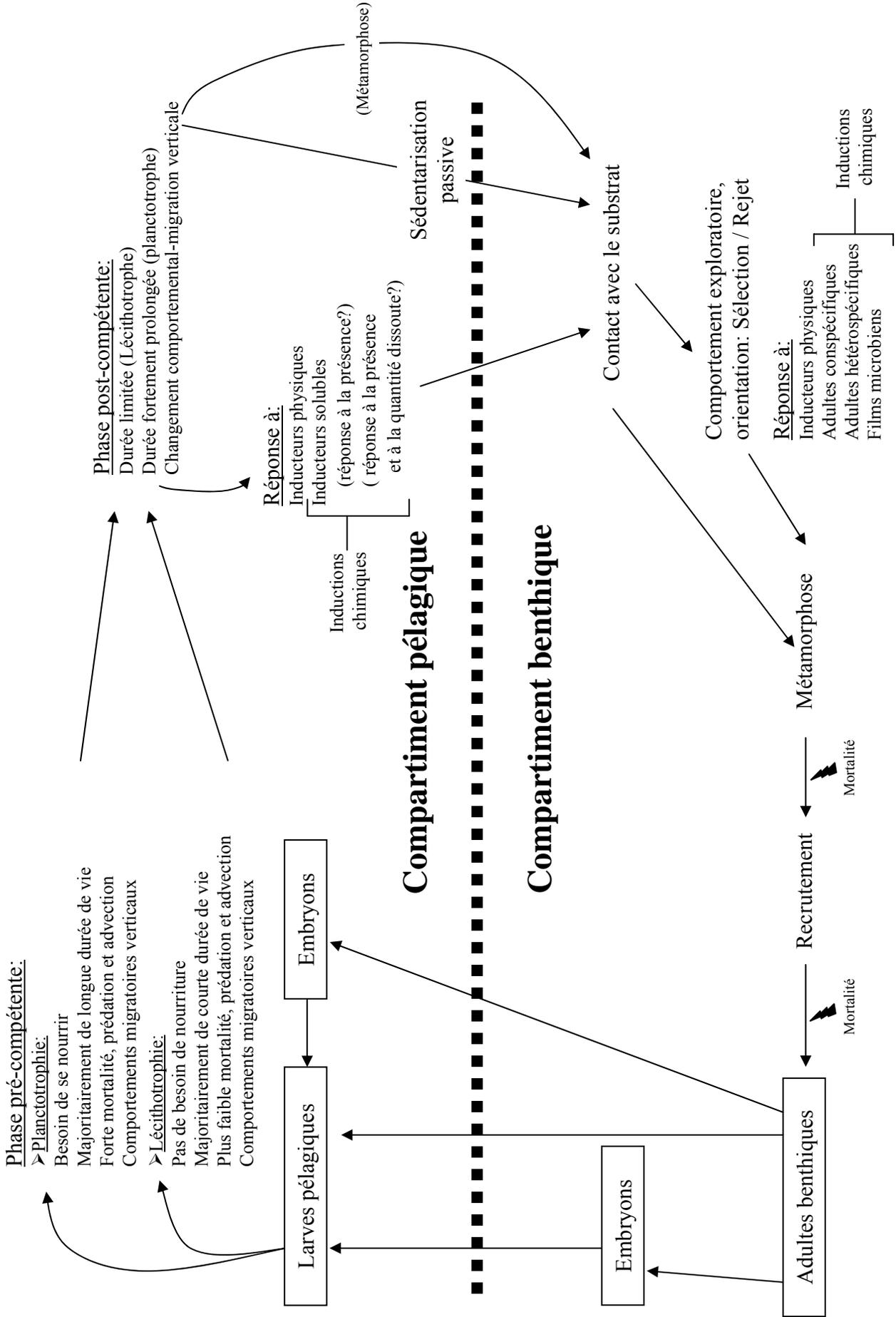


Figure 1. Diagramme général d'un cycle de vie benthopélagique (d'après Pawlik 1992)

Par ses nombreuses conséquences sur la dynamique et l'évolution des populations d'espèces marines, la dispersion est un processus écologique majeur (e.g. Levin 2006; Cowen et Sponaugle 2008). Sur les 40 phylums animaux présents dans l'océan, seuls six (nématodes, chaetognathes, gastrotriches, kinorhynches, gnathostomulides et tardigrades) ne possèdent pas de phases libres (Levin et Bridges 1995). Pour les espèces benthiques (i.e. espèces vagiles ou sessiles vivant près du fond), la phase dispersive est généralement associée aux stades précoces du cycle de vie (ex : larves, œufs) tandis que pour les espèces pélagiques, les juvéniles et les adultes peuvent également participer à la dispersion. Chez les invertébrés marins, Thorson (1950) estime que 85% de ces espèces possèdent une larve à longue vie planctonique et planctotrophe (i.e. ayant le besoin absolu ou facultatif de se nourrir durant la vie pélagique). Cinq pour cent produisent des larves planctotrophes de courte durée de vie larvaire et 10% des larves lecithotrophes (n'ayant pas le besoin de se nourrir durant la vie pélagique car possédant des réserves). Ces invertébrés marins sont dit à cycle benthopélagique, c'est-à-dire qu'ils ont un cycle de vie se déroulant dans deux milieux distincts : le pelagos et le benthos (Fig.1). Cette thèse a pour objet d'étude principal certaines caractéristiques ou processus affectant la phase larvaire d'un gastéropode marin à cycle benthopélagique, *Crepidula fornicata*. Au cours de cette introduction, avant de présenter ce modèle biologique et les questions spécifiques posées au cours de cette thèse, je présenterai brièvement certains des enjeux relatifs aux études de la phase larvaire des invertébrés marins qui m'ont amené à ce travail de thèse.

1. PLACE DE LA PHASE LARVAIRE DANS LES ETUDES DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS MARINES

L'étude du rôle et des conséquences de la phase larvaire sur la dynamique des populations est complexe (Levin 2006) en raisons notamment de contraintes méthodologiques liées à: (1) la difficulté d'échantillonner avec une grande précision en milieu marin et (2) au fait que la larve est un organisme microscopique dont le déplacement et le comportement sont difficilement observables de façon directe *in situ*. Cependant, d'après Grosberg et Levitan (1992), la prise en compte du rôle de la phase larvaire dans l'étude de la dynamique des populations n'a pas toujours été freinée uniquement pour des questions d'ordre méthodologique. Ainsi, bien que l'écologie des communautés marines se soit construite largement à partir de l'étude d'organismes possédant un cycle de vie complexe*, les études de référence en écologie marine, réalisées par exemple par Joseph Connell, Robert Paine et leurs collaborateurs (e.g. Paine et Levin 1981) sur les communautés des substrats rocheux, étaient principalement concentrées sur les processus affectant la phase benthique du cycle de vie des espèces étudiées. Ces auteurs avaient, en particulier, mis l'accent sur les rôles majeurs de la prédation, des perturbations de l'environnement physique ou encore de la compétition entre adultes comme facteurs régulant la composition spécifique, la distribution et l'abondance des espèces. D'après Lewin (1986) et Grosberg et Levitan (1992), bien que les apports larvaires pouvaient être reconnus comme des éléments structurant du patron de distribution et d'abondances des adultes (pour exemple, Grosberg 1982), leur rôle était minimisé.

Le début des années 80 marque l'essor d'une littérature plaçant la larve au centre des processus agissant sur la dynamique des populations benthiques. En 1985, Steven Gaines et Jonathan Roughgarden (ex. Gaines et Roughgarden 1985) démontrent notamment que les variations spatiales de la mortalité suivant la sédentarisation des post-larves de balanes sont en premier lieu influencé par le taux de recrutement, et donc par l'apport en larves dans la population. Cette théorie dite de la « supply side ecology» (e.g. Lewin 1986) postule ainsi que le devenir de la population adulte est fortement dépendant des apports larvaires ; ces derniers

*Le terme de cycle de vie complexe est défini comme tout cycle de vie comportant un changement ontogénique abrupt dans la morphologie, la physiologie et le comportement, changement communément associé avec un changement d'habitat (d'après Wilbur 1980).

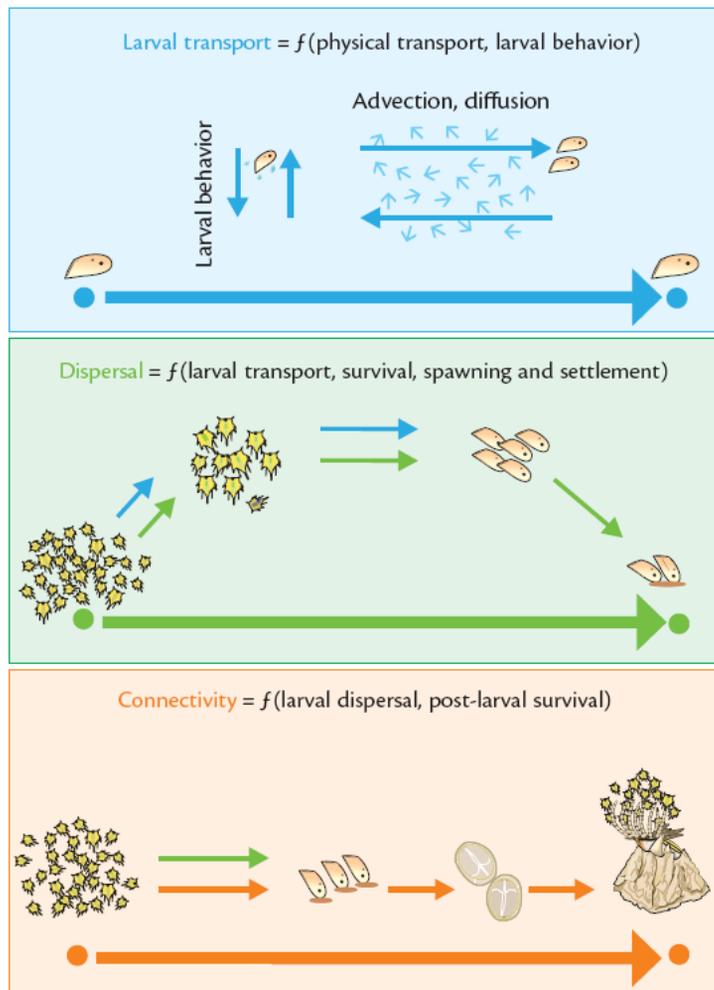


Figure 2. Schéma définissant le transport larvaire, la dispersion larvaire et la connectivité entre populations. A chacun de ces trois concepts est associé une couleur de flèche différente. Par exemple, la flèche verte dans l'encadré « connectivity » symbolise le rôle de la dispersion sur la connectivité entre populations. (D'après Pineda et al. 2007)

définissent à chaque génération les conditions initiales de la phase benthique sur laquelle s'exercent par la suite les facteurs post-sédentarisation qui réguleront les densités adultes (Gaines et Roughgarden 1985). Avec ce cadre général de réflexion, étudier la dynamique des populations benthiques implique l'étude des mécanismes et facteurs biotiques et/ou abiotiques qui vont conditionner l'apport de larves sur les populations benthiques. L'étude de la dispersion larvaire pélagique devient alors centrale puisque les forces dispersives en jeu dans le milieu marin vont déterminer la distribution spatiale des larves dans les masses d'eaux. Dans une étude pionnière publiée en 1992, Gaines et Bertness soulignent l'importance des processus hydrodynamiques sur le taux de recrutement de la balane *Semibalanus balanoides* sur un site côtier et un site estuarien en baie de Narragansett (Rhodes Island, USA). Leur étude montre que le recrutement est corrélé positivement et significativement, dans le temps (variation inter-annuelle) et dans l'espace (site côtier vs estuarien), au temps de résidence de la masse d'eau dans la baie. Cet indice, couramment utilisé en océanographie physique, permet dans cette étude de décrire l'existence de processus hydrodynamiques impliqués dans la dynamique spatio-temporelle du recrutement. Plusieurs études vont par la suite chercher à mettre en relation la dynamique benthique avec la dynamique larvaire et chercher à comprendre comment les forces agissant sur la phase larvaire vont se répercuter sur la phase adulte (voir notamment Miron et al. 1995; Hughes et al. 2000; Moksnes et Wennhage 2001; Jonsson et al. 2004). L'essor de l'écologie larvaire durant ces 30 dernières années va ainsi conduire les écologistes marins à se focaliser sur un grand nombre de mécanismes en relation avec la phase larvaire : le transport (e.g. Pineda et al. 2007), la mortalité (e.g. Rumrill 1990), la sédentarisation et son induction (Toonen et Pawlik 1996), ou encore les flux de gènes entre populations par l'étude de la phase adulte (e.g. Palumbi 1994).

La théorie de la « supply-side ecology » met l'accent sur l'apport des larves mais également sur l'étape de recrutement des individus dans la population. Cette étape est l'un des processus majeur influençant la structure et la variation temporelle des communautés benthiques (Eckert 2003). Les déterminants et les modalités du recrutement sont extrêmement complexes car sous la dépendance de l'ensemble des mécanismes assurant le développement des larves, le retour / arrivée des larves et leur sédentarisation sur un espace propice au développement de la phase benthique sous forme de juvéniles puis d'adultes (Bhaud 2000; Fig.1 et Fig.2). De nombreux facteurs agissent sur le recrutement notamment (a) les processus hydrodynamiques qui affectent la distribution spatiale des larves, (b) les processus biologiques et physiques influençant le développement larvaire et (c) le comportement

larvaire. Ces mécanismes sont fortement inter-dépendants. Par exemple, il est aujourd'hui largement acquis que la larve n'est généralement pas passive au cours de son transport (Levin 2006). Les migrations ontogéniques ou nyctémérales verticales peuvent en effet placer la larve au sein de masses d'eau ayant des caractéristiques différentes les unes des autres, permettant par exemple à la larve d'utiliser des courants de fond pour revenir et se sédentariser au sein d'un habitat favorable après avoir été dispersée plus au large par les courants de surface (Thiébaud et al. 1992). La survie des juvénile, peut quant à elle être fortement liée aux conditions de développement des larves au sein de la colonne d'eau (Pechenik 1999). Pour les espèces à larves planctotrophes, le manque de nourriture au cours d'une partie de la vie larvaire peut en effet avoir des conséquences négatives sur la valeur sélective du juvénile (Pechenik et al. 1996a), compromettant alors sa participation à la reproduction. La durée du développement va être dans ce contexte un paramètre fondamental en déterminant le temps pendant lequel la larve va être présente dans la colonne d'eau, soumise aux courants marins et exposée aux différentes sources de mortalité.

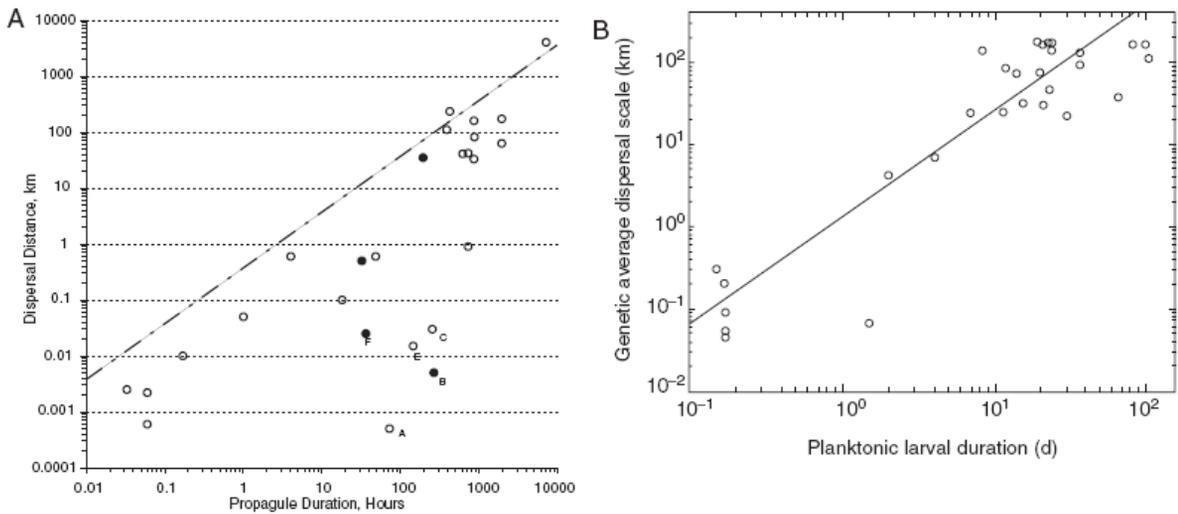


Figure 3. Relation entre la durée de développement pélagique et différents estimateurs ou indicateurs de la distance de dispersion

(A): Estimation de la distance de dispersion à partir d'observations directes, d'observations provenant de distributions spatiales de larves, d'estimations expérimentales de dispersion et d'observations d'expansions progressives d'espèces invasives. La droite indique l'ajustement entre les deux variables et la corrélation est significativement positive ($N=25$, $R^2= 0,61$; $ddl= 1, 25$; $P <0,001$). Les cercles blancs et les cercles noirs représentent respectivement les propagules d'animaux (invertébrés et poissons) et de plantes (algues et plantes supérieures). Les points labellisés de A à F représentent les espèces pour lesquelles les distances de dispersions sont plus faibles que celles attendues. Pour chaque cas (A-F), les propagules sont rencontrées à proximité du fond où la vitesse des courants est réduite (d'après Shanks et al. 2003).

(B) Estimation de la distance de dispersion à partir de données génétiques en fonction de la durée de vie planctonique pour 32 espèces (19 invertébrés, 12 poissons et une macroalgue). La droite indique l'ajustement entre les deux variables ($R^2=0,802$). Les durées de vie planctonique moyenne ont été estimées par l'âge des otolithes des larves (poissons) et par des expériences en laboratoire (invertébrés et macroalgues) (d'après Siegel et al. 2003).

2. RELATION ENTRE LA DUREE DU DEVELOPPEMENT LARVAIRE ET LE POTENTIEL DISPERSIF

La dispersion larvaire des espèces à cycle benthopélagique est un élément clé dans la compréhension des processus déterminant la dynamique des populations et le degré de connectivité (i.e. échanges) entre celles-ci (e.g. Botsford et al. 2001 ; Shanks et al. 2003 ; Cowen et al. 2007). Ces études de la dispersion larvaire ont été plus récemment mises en perspective dans le cadre de la mise en place de programmes de gestion de la biodiversité marine. En effet, comprendre les patrons de dispersion et de connectivité est un pré-requis essentiel pour définir les stratégies de gestion des pêches et de biologie de la conservation, notamment dans le but d'identifier les échelles spatiales pertinentes pour une bonne gestion des ressources marines et des écosystèmes marins (Fogarty et Botsford 2007).

Les processus hydrodynamiques jouent un rôle majeur en conditionnant la distribution spatiale des larves qui comme nous l'avons rappelé au chapitre précédent va moduler l'intensité du recrutement et par conséquent la dynamique des populations benthiques (Jackson et Strathmann 1981 ; Roughgarden et al. 1988, Gaylord et Gaines 2000). Ces processus sont susceptibles de jouer un rôle particulièrement important sur la position d'une larve dans l'espace quand celle-ci réside sur une longue période dans la masse d'eau. Thorson (1950) considérait ainsi que la durée du développement larvaire pouvait être un bon estimateur du potentiel dispersif des organismes planctoniques. La durée du développement pélagique larvaire (appelée dans la suite de ce document « PLD » en référence aux formulations anglaises « pelagic larval duration » ou « planktonic larval duration ») a ainsi souvent été utilisée comme un indicateur de la distance potentielle sur laquelle la larve peut être transportée (dispersion *sensu stricto*, Fig.2). Plus récemment, Shanks et al. (2003) et Siegel et al. (2003) ont montré l'existence d'une relation positive entre la durée de vie d'une propagule (i.e. larves, spores etc.) et la distance de dispersion réalisée (i.e. flux de gènes résultant du recrutement larvaire) sur la base de données extraites de la littérature (Fig. 3). Rappelons à ce titre qu'étudier les variations de la PLD dans le temps et dans l'espace chez une espèce ne traduit qu'une facette du phénomène dispersif, mais ne traduit pas la dispersion reproductive (e.g. Cowen et Sponaugle 2008) (Fig.2).

Au sein des invertébrés marins à cycle bentho-pélagique, les durées de vie larvaire sont d'une grande variabilité allant de quelques heures (e.g. *Ciona intestinalis*, Petersen et Svane 1995) à plusieurs années (e.g. *Fusitriton oregonensis*, Strathmann et Strathmann 2007). Ces différences de durée de vie larvaire ont fait l'objet d'un classement par Scheltema 1972 pour hiérarchiser les larves selon leur potentiel dispersif (Levin et Bridges 1995). Ainsi, on distingue les larves téléplaniques (ayant une vie planctonique excédant deux mois jusqu'à un an et plus), les larves actaeplaniques (entre une semaine et deux mois), les larves anchiplaniques (de quelques heures à quelques jours) et les larves aplaniques comprenant les larves issues d'un développement direct, et donc prêtes à se sédentariser juste après l'émission.

Cette vie pélagique larvaire peut être décomposée chez un grand nombre d'invertébrés, en deux grandes phases caractérisées par de profondes modifications morphologiques et physiologiques : la phase de pré-compétence et la phase de post-compétence à la métamorphose. La phase pré-compétente se traduit par la mise en place, chez la larve, des structures juvéniles tout en maintenant les caractères larvaires (Hadfield et al. 2001). Après l'acquisition de la compétence qui marque la fin de la première phase, s'initie la phase de post-compétence (également appelée délai à la métamorphose) qui se termine avec la métamorphose ; cette dernière pouvant être induite par des stimuli chimiques ou physiques (Pechenik 1990). La métamorphose se traduit par la perte des caractères larvaires et la mise en fonction des structures juvéniles préformées mais également par une profonde transformation éthologique (e.g. perte de la mobilité, changement de régime alimentaire) et écologique (e.g. changement d'habitat) (voir les principales étapes du développement larvaire en figure 1). En l'absence de stimuli adéquats, la phase de post-compétence qui est une étape facultative, peut être prolongée retardant ainsi la métamorphose. La PLD est ainsi la combinaison de deux durées : (1) la durée de la période pré-compétente, obligatoire pour la larve puisqu'elle ne peut se sédentariser avant l'acquisition de la compétence à la métamorphose, et (2) la période de post-compétence conditionnée par le milieu où se trouve la larve quand cette dernière a atteint la compétence à la métamorphose. La durée de la phase post-compétente peut être particulièrement longue chez certaines espèces. A titre d'exemple, chez l'opisthobranch *Aplysia juliana*, la période post-compétente peut excéder les 200 jours, (Kempf 1981). Cette période n'est cependant pas infinie, les larves finissant par se métamorphoser spontanément.

3. LES FACTEURS RESPONSABLES DES VARIATIONS INTRA-SPECIFIQUES DE LA DUREE DE VIE PELAGIQUE LARVAIRE

Bien que l'on puisse définir de grandes catégories de durées de vie larvaire, il n'est pas possible d'associer de façon stricte et précise une durée de vie larvaire pélagique (PLD) à une espèce donnée. En effet, la durée du développement larvaire est conditionnée par l'environnement au sein duquel il se déroule (ex. disponibilité en nourriture pour les larves planctotrophes, températures rencontrées etc.). De plus, comme nous l'avons précisé précédemment, la phase pélagique peut être prolongée au-delà de la compétence à la métamorphose sous certaines conditions. On peut schématiquement classer les facteurs jouant sur la PLD en 2 catégories : (1) les facteurs caractérisant l'habitat pélagique au sein duquel se développe la larve et (2) les facteurs caractérisant l'habitat benthique rencontré par la larve compétente.

3.1. ACTION DES FACTEURS CARACTERISANT L'HABITAT PELAGIQUE SUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE

L'environnement au sein duquel évolue la larve est naturellement décrit par une multitude de paramètres. Trois variables principales ont cependant plus particulièrement retenu l'attention des écologistes larvaires: la quantité de nourriture, la température et la salinité.

Chez les larves planctotrophes, la présence de nourriture est vitale pour assurer le développement. Le manque de nourriture chez les larves planctotrophes d'invertébrés marins peut en effet entraîner un fort ralentissement de la croissance larvaire sans être forcément léthal (Olson et Olson 1989). Par exemple, chez *Mytilus edulis*, Bayne (1965) a montré que les larves peuvent survivre durant une longue période sans se nourrir, ce qui ralentit la croissance, avant une reprise de croissance normale en condition de nourriture non-limitante. La baisse de la concentration en nourriture d'environ un quart multiplie cependant par deux la durée du développement larvaire. De même, l'absence de nourriture durant les cinq premiers jours du développement chez les larves de l'étoile de mer *Acanthaster planci* rallonge de dix jours leur durée du développement (Olson et Olson 1989). La période de la vie larvaire pendant laquelle

la larve subit un jeûne joue un rôle majeur. Ainsi, l'absence de nourriture durant la première semaine du développement larvaire chez *Macoma balthica* provoque un retard à la métamorphose tandis que l'absence de nourriture durant la deuxième ou la troisième semaine n'induit pas de retard significatif (Bos et al. 2007).

Chez les espèces côtières, il a été également montré que les variations de salinité peuvent avoir un impact sur la durée du développement larvaire : une baisse de la salinité étant généralement corrélée à un ralentissement de la croissance (Richmond et Woodin 1996, Qiu et Qian 1997 ; Verween et al. 2007).

La température a également un impact critique sur la durée du développement des larves. Comme chez la majorité des poïkilothermes, les différentes composantes de la valeur sélective de l'individu sont fortement dépendantes de l'environnement thermique au sein duquel il évolue (Huey et Kingsolver 1989 ; Van der Have 2002). Ainsi, l'influence de la température sur la durée du développement larvaire a fait l'objet d'un nombre considérable d'études, souvent expérimentales, et ceci chez un grand nombre d'espèces (pour exemple : crustacés, Dawirs 1979 ; Johns 1981 ; Anger 1983 ; polychètes, Ushakova 2003 ; bivalves, Loosanoff 1959 ; Baynes 1965 ; García de Severeyn et al. 2000 ; céphalopodes, Katsanevakis et Verriopoulos 2006 ; gastéropodes, Scheltema 1967; Pechenik et Lima 1984 ; Zimmerman et Pechenik 1991). Le patron général qui ressort de ces études est un ralentissement de la croissance à basse température tandis que les hautes températures provoquent une accélération de la croissance. L'influence de la température sur la PLD a fait l'objet en 2007 d'une méta-analyse (O'Connor et al. 2007). Ces auteurs ont généralisé la relation sur 72 espèces appartenant à cinq phylums, et démontré l'universalité de l'impact significatif de la température sur le développement larvaire.

L'étude conjointe des effets de la nourriture, la salinité et la température sur la durée du développement larvaire ont été également l'objet de différents travaux de recherche sur le développement larvaire du fait de leur co-variation spatiale et/ou temporelle (e.g. Qiu et Qian 1997 ; Ushakova 2003; Li et Hong 2007).

L'étude de ces trois facteurs caractérisant l'habitat pélagique revêt un intérêt particulier dans le contexte actuel du changement climatique avec pour objectif d'étudier et de prédire

Tableau 1. Exemple d'inducteurs de métamorphose larvaire chez différentes espèces d'invertébrés à cycle benthopélagiques (D'après Rodriguez et al. 1993).

Facteurs	Exemples	Exemples d'espèces	Références
Inducteurs naturels (substances émises par...)	les adultes de la même espèce	<i>Dendraster excenticus</i> <i>Phragmatopoma lapidosa</i> <i>Crepidula fornicata</i>	Highsmith 1982 Pawlik 1986 Pechenik et Heyman 1987
	Le biofilms	<i>Semibalanus balanoides</i> <i>Balanus amphitrite</i> <i>Crepidula onyx</i>	Thompson et al. 1998 Maki et al. 2000 Chiu et al. 2007
	les proies	<i>Haliotis</i> spp. <i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	Morse et Morse 1984 Kowley 1989
Inducteurs artificiels	neurotransmetteurs (e.g. GABA, catécholamines)	<i>Haliotis rufescens</i> <i>Crassostrea gigas</i> <i>Mytilus edulis</i>	Morse et al. 1979 Pawlik 1990 Pawlik 1990
	Ions (e.g. potassium)	<i>Phestilla sibogae</i> <i>Haliotis rufescens</i> <i>Astraea undosa</i> <i>Phragmatopoma californica</i> <i>Crepidula fornicata</i>	Yool et al. 1986 Pechenik et Heyman 1987

l'impact des modifications des paramètres environnementaux sur les organismes et les écosystèmes (e.g. Beaugrand et Reid 2003 ; Edwards et Richardson 2004).

3.2. ACTION DES FACTEURS CARACTERISANT L'HABITAT BENTHIQUE SUR LA LARVE COMPETENTE

Les larves capables de se métamorphoser (i.e. larves compétentes) peuvent en retarder le moment en réponse à des facteurs biotiques et abiotiques (Pechenik 1990 ; Hadfield et al. 2001). Cette capacité de choix de la larve est l'expression du comportement de sélection de l'habitat perçu comme une maximisation des chances de survie de la jeune recrue (Butman 1987). Il existe une multitude de stimuli capable de déclencher la métamorphose chez les larves d'invertébrés benthiques (e.g. Pawlik 1992 ; Rodriguez et al. 1993 ; voir des exemples d'inducteurs chimiques dans le tableau 1). Par exemple, chez un grand nombre d'espèces, la présence d'inducteurs chimiques solubles dans l'eau émis par les adultes conspécifiques peut induire la métamorphose de la larve (Pechenik 1990). La capacité maximale à retarder la métamorphose en l'absence d'induction varie en fonction des espèces, pouvant aller de l'heure, par exemple chez le polychète *Spirorbis borealis* (Williams 1964), à plusieurs mois, atteignant par exemple 200 jours chez le gastéropode opisthobranche *Aplysia juliana* (Kempf 1981). La durée totale de développement est ainsi fortement modulée par la durée du délai à la métamorphose et comme le rappelle Pechenik (1990), « *the amount of time that [the larvae] can delay metamorphosis thus determines maximum dispersal potential for larvae of benthic invertebrates.* » Cependant, les multiples informations concernant l'existence d'un délai à la métamorphose ont été principalement acquises en laboratoire et il est très difficile de quantifier réellement ce processus dans le milieu. Dans une des rares études concernant la mise en évidence *in situ* du délai à la métamorphose, Pechenik (1986) avait estimé à 5-20% la quantité des larves échantillonnées de *Crepidula plana* et *Crepidula fornicata* présentant un délai et jusqu'à 25-50% pour *Bittium alternatum*. Cette estimation avait pu être possible puisque les larves de ces trois espèces de gastéropodes ont la capacité de poursuivre leur croissance après avoir acquis la compétence, faisant ainsi de la taille un bon indicateur de l'avancement du développement larvaire.

3.3. CONSEQUENCES DES VARIATIONS INTRASPECIFIQUES DE LA DUREE DE VIE PELAGIQUE SUR LA DYNAMIQUE DU POOL LARVAIRE ET DU RECRUTEMENT

Les facteurs présentés dans les deux paragraphes précédents peuvent avoir d'importantes conséquences sur la survie de la larve ainsi que sur les performances des juvéniles et donc sur la dynamique de la population benthique. L'allongement de la durée de vie larvaire pélagique (PLD) augmente en effet la période pendant laquelle la larve est soumise aux diverses sources de mortalité telles que les infections par des parasites, la prédation, le stress thermique, le stress salin, les faibles concentrations en oxygène, les pollutions chimiques et les irradiations aux ultraviolets etc. (e.g. Morgan 1995a ; Pechenik 1999). D'après Rumrill (1990), il existe une relation exponentielle décroissante entre le nombre de jours passés dans le plancton et la probabilité de survie d'une larve. L'intensité de la mortalité larvaire *in situ* reste cependant extrêmement difficile à quantifier. Elle est de plus susceptible d'être variable dans le temps et dans l'espace. Par exemple, Moloney et al. (1994) suggèrent que le taux de prédation des larves est corrélé positivement avec la température. Ces auteurs justifient cette hypothèse par le fait que la plupart des prédateurs planctoniques sont ectothermes et que leur activité croît avec l'augmentation de la température.

L'allongement de la PLD pendant la période de pré-compétence étant essentiellement la conséquence de stress (basses températures, manque de nourriture, stress salin, absence de substrat favorable), elle peut également influencer la valeur sélective des juvéniles. Par exemple, chez le nudibranche *Phestilla sibogae*, l'absence de nourriture durant le développement larvaire cause une baisse du poids moyen du juvénile, diminue la survie juvénile et retarde l'acquisition de la maturité sexuelle (Miller 1993). Chez le polychète *Capitella* sp I, l'exposition des larves à une forte dessalure pendant 24-48h provoque une baisse significative de la survie et du taux de croissance du juvénile même si une mortalité nulle a été enregistrée durant le développement des larves (Pechenik et al. 2001b). Il en est de même lors d'un allongement du délai à la métamorphose. Par exemple, chez la larve de l'ascidie coloniale *Diplosoma listerianum* l'augmentation du délai à la métamorphose entraîne une baisse de 50% du nombre de zooïdes par colonie (Marshall et al. 2003). Gebauer et al. (1999) ont montré qu'un délai à la métamorphose réduisait drastiquement la croissance et la survie des juvéniles du crabe *Chasmagnathus granulata*. L'ensemble de ces résultats a été obtenu à partir d'expérimentations en laboratoire. Enfin, une des rares études effectuées sur

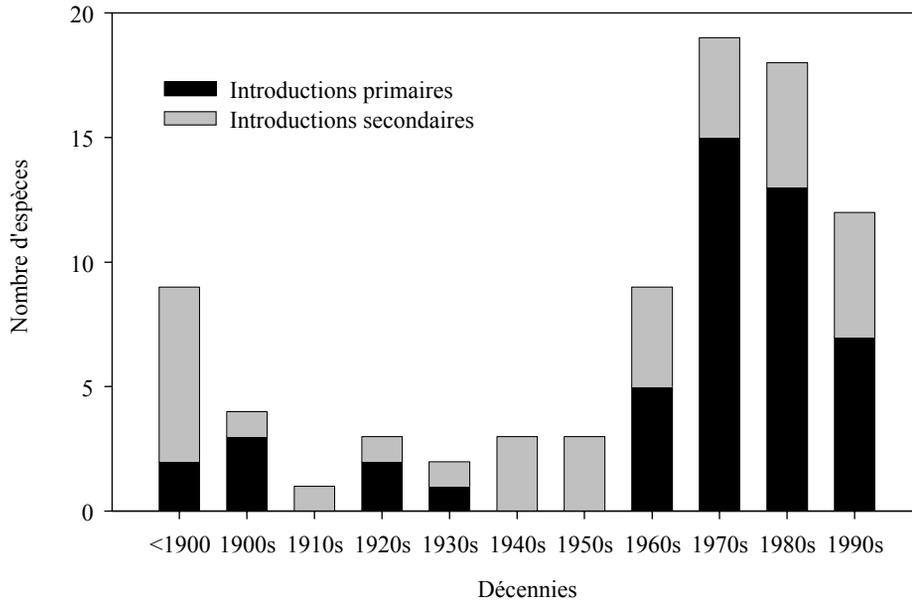


Figure 4. Nombres d'espèces non-indigènes répertoriées sur les côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche et de la côte atlantique de la péninsule ibérique par décennie. Introductions primaires= première observation sur ces côtes; introductions secondaires=arrivée à partir d'un autre pays européen au sein duquel l'espèce avait déjà été répertoriée (Figure reproduite à partir de Gouletquer et al. 2002)

des individus (larves et juvéniles) prélevés *in situ* (Jarrett et Pechenik 1997), suggère que, chez *Semibalanus balanoides*, la variation du contenu organique des larves cypris pourrait expliquer les variations temporelles du succès de la métamorphose et de la mortalité juvénile. La métamorphose n'est donc pas un « nouveau commencement » et aura des « effets latents » [*latent effects*] pour reprendre l'expressions proposée par Pechenik (2006).

4. ROLE DE LA PHASE LARVAIRE DANS LES INVASIONS BIOLOGIQUES

Les espèces invasives sont aujourd'hui reconnues comme une importante menace pesant sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes à l'échelle de la planète (e.g. Sakai et al. 2001). Dans le milieu marin, les invasions biologiques sont considérées comme la deuxième cause de diminution de la biodiversité, après la fragmentation ou la disparition des habitats (e.g. Leppäkoski et Olenin 2000 ; Sala et al. 2000). Leur nombre est allé croissant avec l'intensification des transports transocéaniques et du nombre de vecteurs potentiels depuis le milieu du XIX^{ème} siècle [voir par exemple figure 4, Gouletquer et al. (2002) pour les introductions le long des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche]. Carlton et Ruiz (2005) comptaient ainsi seulement deux vecteurs potentiels en 1700 (les ballasts solides et le fouling), et cinq en 2000 (eaux de ballast, aquariophilie, ostréiculture, appâts pour poisson, transport de crustacés) auxquels on peut rajouter le percement de canaux comme le canal de Suez, responsable des migrations dites lessepsiennes en Méditerranée (Ben Rais Lasram et al. 2008). Pour les organismes pélagiques, les eaux de ballast jouent un rôle prépondérant : en 1996, Carlton estimait que plus de 3000 espèces étaient transportées chaque jour dans les eaux de ballast des navires et susceptibles d'être relâchées hors de leur aire native.

Dans l'optique de mieux comprendre les mécanismes conduisant à l'introduction puis à l'invasion, les différents auteurs ont cherché à déterminer quelles pouvaient être les caractéristiques des espèces potentiellement invasives. En milieu marin, nombre d'espèces ont un cycle de vie benthopélagique, et bien que l'existence d'une phase larvaire ne soit pas un caractère commun à toutes les espèces introduite ou invasives, celle-ci pourrait jouer un rôle fondamental. Un grand nombre d'invertébrés marins introduits présente en effet un cycle de vie benthopélagique. Citons notamment *Mya arenaria*, *Teredo navalis*, *Carcinus maenas*, *Crassostrea gigas*, *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilopsis leucophaeata*, *Perna perna*, *Nuttalia obscurata* ou encore notre modèle d'étude *Crepidula fornicata*. Le stade larvaire des organismes benthopélagiques peut jouer un rôle à toutes les étapes depuis son introduction

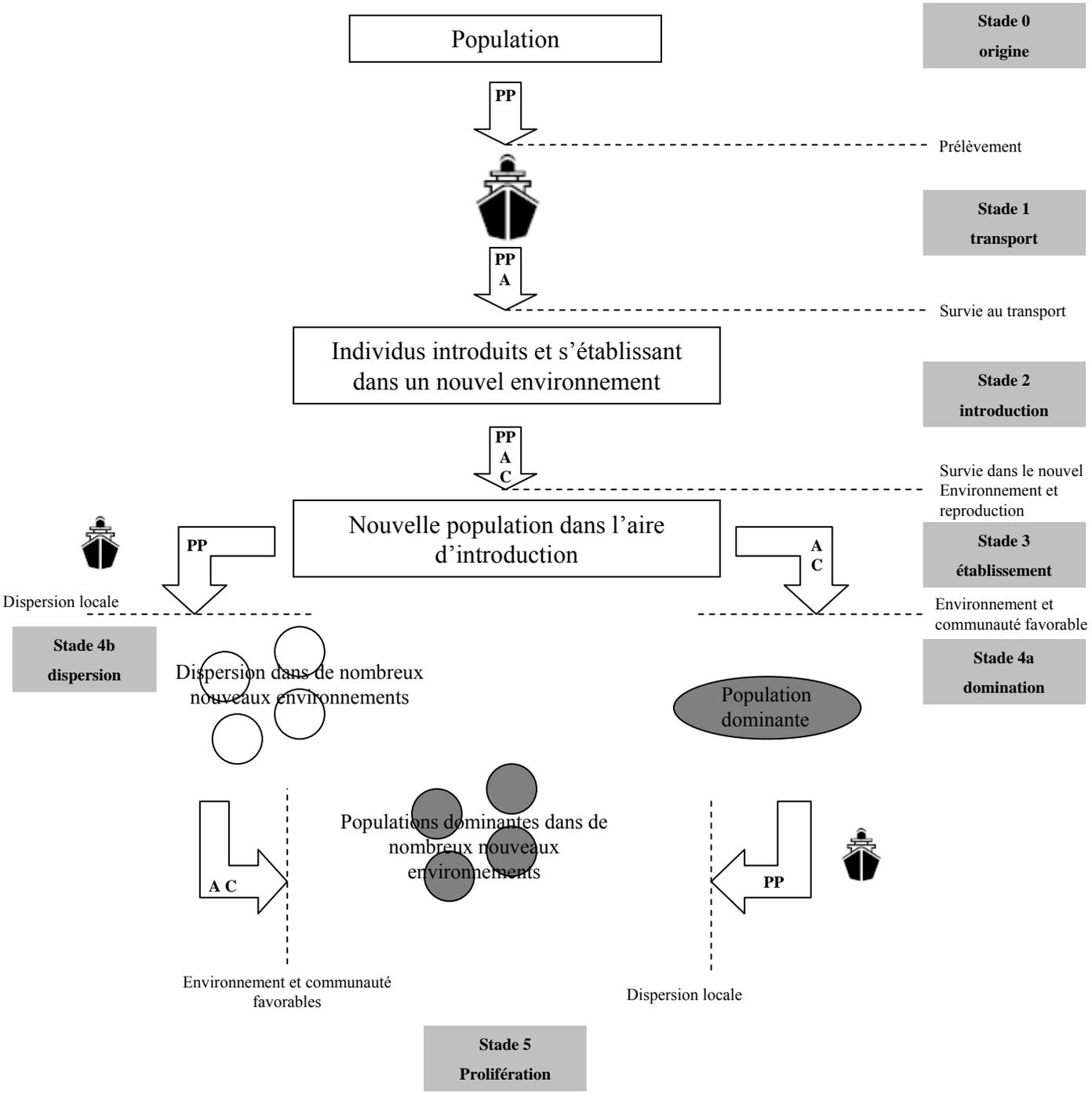


Figure 5. Différentes stades du processus d'introduction telles que proposées par Colautti et al. (2006) et modifiées par Occhipinti-Ambrogi (2007). On remarque qu'à chaque étape, la larve peut être un acteur majeur des processus d'introduction et d'expansion (Voir texte).

Le passage d'un stade à l'autre implique le franchissement de certaines barrières (ou filtres) représentées par des lignes pointillées. Dans ce modèle, trois paramètres sont représentés pour expliquer le passage d'un stade à l'autre: la pression de propagule (**PP**), les conditions abiotiques du milieu (**A**) et les interactions avec la communauté envahie (**C**).

primaire (*via* par exemple les eaux de ballasts, Carlton et Geller 1993) jusqu'à son installation et son expansion (*via* la dispersion naturelle) (Fig. 5). Un apport important de larves contribue en effet à exercer une pression en propagules (i.e. fréquence et nombre d'individus importés ; Lockwood et al. 2005). L'apport répété de larves au même endroit peut, d'une part, préserver de l'extinction des populations de très petites tailles en augmentant leur taille démographique (Leung et al. 2004), mais aussi augmenter leur capacité d'adaptation par l'introduction récurrente de nouveaux types génétiques.

L'étude de la phase larvaire est essentielle dans les recherches menées sur les espèces invasives pour mieux comprendre leur capacité d'installation durable. Notons également qu'elle permet d'étudier en temps réel l'expansion géographique d'une espèce (McQuaid et Phillips 2000; Kinlan et Hastings 2005; Dunstan et Bax 2007). Grosholz (1996) a ainsi mis en évidence l'existence d'une corrélation positive, bien que non-significative, entre la durée de développement et le taux moyen d'expansion en se basant sur des données disponibles pour 10 espèces marines. Même si ce résultat est fragile, comme souligné par l'auteur lui-même, il est cependant intéressant à considérer au vu de la littérature existante (voir Shanks et al. 2003 et Siegel et al. 2003) et on peut émettre le postulat que plus la durée de vie pélagique des larves (PLD) est longue, plus la capacité d'expansion d'une espèce introduite est importante. Thresher et al. (2003) ont ainsi suggéré que la longue PLD (50 jours) du crabe invasif *Carcinus maenas* pouvait expliquer sa distribution actuelle le long des côtes australiennes. Ces auteurs précisent que cette longue PLD n'exclue pas la possibilité d'auto-recrutement (i.e. ici définit par la sédentarisation des larves sur leur lieu d'émission) permettant ainsi le maintien durable des populations, mais qu'elle offre l'opportunité à cette espèce de disperser ponctuellement sur de très longues distances élargissant ainsi son aire de distribution. Des conclusions similaires avaient d'ailleurs été établies par Grosholz et Ruiz (1995) à partir de l'étude des populations californiennes de *C. maenas*.

Au même titre que la PLD, la capacité des larves à résister à de forts stress environnementaux peut présenter un avantage pour l'espèce lors du processus d'invasion, par exemple au travers de la résistance aux conditions de transport (e.g. Smith et al. 1999). Sax et Brown (2000) soulignent que lorsque les espèces sont tolérantes aux conditions abiotiques, elles présentent de fortes probabilités d'être introduites avec succès dans un environnement même *a priori* défavorable. En étudiant les caractéristiques de 93 espèces invasives de la baie de San Francisco, Miller et al. (2007) ont montré que la présence d'une phase planctonique et d'une forte tolérance aux stress environnementaux pouvaient expliquer le succès de ces espèces. A titre d'exemple, Mann et Harding (2003) ont montré la résistance des larves du

gastéropode invasif *Rapana venosa* aux variations de salinité observées au sein de la baie de Chesapeake. Ces auteurs ont prédit que cette tolérance couplée avec la circulation océanique de la région pourrait être à l'origine d'un accroissement de l'aire de distribution de cette espèce dans les 10 prochaines années. De même, la tolérance des larves du bivalve *Nuttalia obscurata* à un important spectre de températures et de salinités pourrait expliquer le succès de son introduction sur les côtes de la Colombie Britannique (Dudas et Dower 2006).

Encadré 1 : Classification et cycle de vie de *Crepidula fornicata* (Linné, 1758).

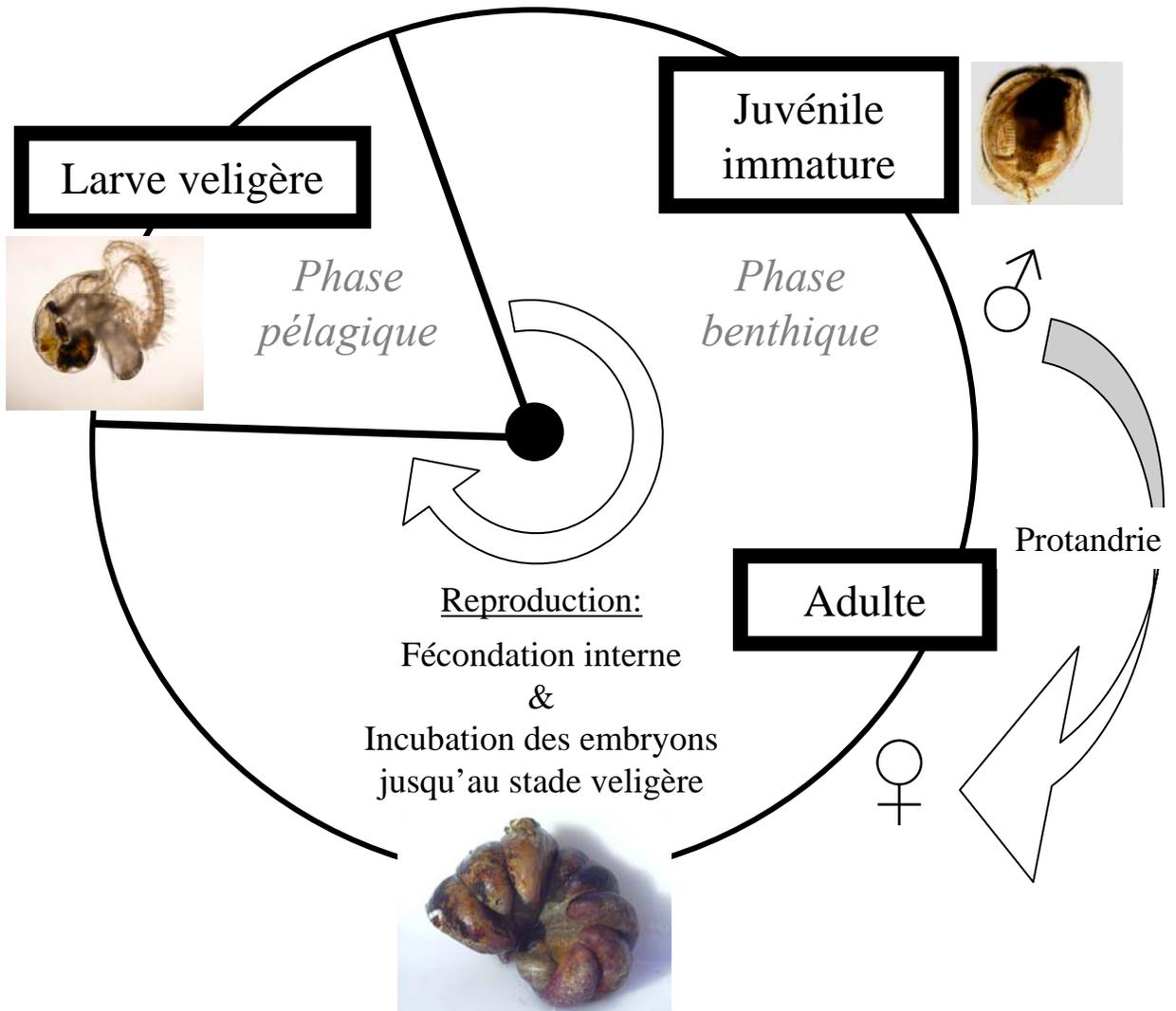
Embranchement : Mollusca

Classe : Gastropoda

Ordre : Sorbeoconcha

Famille : Calyptraeidae

Genre : *Crepidula*



5. PRESENTATION DU MODELE D'ETUDE ET DES QUESTIONS ETUDIEES DANS CE TRAVAIL DE THESE

A travers les études citées dans les chapitres précédents de cette introduction, la phase larvaire apparaît comme une **étape fondamentale du cycle de vie** des invertébrés marins à cycle benthopélagique, en particulier parce que pour une majorité d'entre eux, la larve est l'**unique vecteur de dispersion**. Elle joue ainsi un rôle fondamental dans la connectivité des populations en permettant la cohésion démographique et génétique de l'espèce à travers l'espace, la persistance de populations malgré des extinctions locales, et la possibilité de colonisations de nouveaux habitats favorables. De plus, la présence d'une phase larvaire peut conférer un avantage chez les **espèces invasives** puisque la larve peut intervenir à **toutes les étapes de l'invasion**, de l'installation initiale jusqu'à l'expansion de l'espèce au sein de l'aire d'introduction.

La phase larvaire reste cependant une étape sensible puisque ces avantages sont contre-balançés par une forte **mortalité** et une forte sensibilité aux **stress environnementaux** prévalant durant toute la vie pélagique (Pechenik 1999). Cette sensibilité va avoir pour conséquence d'**importantes fluctuations** de la quantité de larves disponibles dans le milieu et de la durée de vie larvaire pélagique (PLD) donc des répercussions sur la dynamique des populations de l'espèce.

Ce travail de thèse s'articule autour de ces éléments de réflexion : je me suis intéressé au cours de ce travail à la phase larvaire d'une espèce invasive en Europe, *Crepidula fornicata*, dans le but d'étudier la dynamique spatio-temporelle du pool larvaire en regard de la dynamique benthique et d'étudier l'action d'un facteur environnemental clé, la température, sur le développement larvaire et les capacités dispersives de l'espèce.

5.1. MODELE BIOLOGIQUE : *CREPIDULA FORNICATA*

5.1.1. *CREPIDULA FORNICATA : UNE ESPECE A CYCLE BENTHO-PELAGIQUE INTRODUITE EN EUROPE*

Crepidula fornicata est un mollusque à cycle benthopélagique de la famille des Calyptraeidae (Encadré 1) qui a retenu l'attention des biologistes depuis de nombreuses

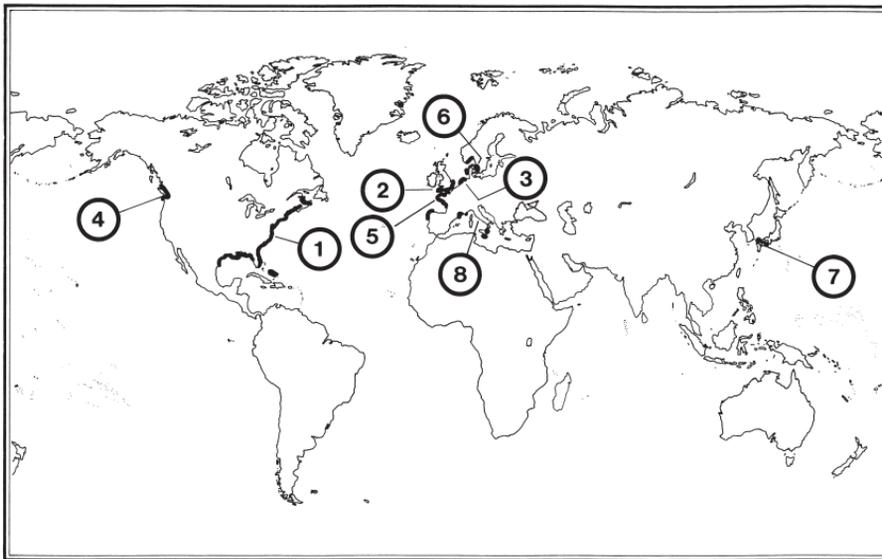


Figure 6A : Distribution de *Crepidula fornicata* dans le monde et étapes de son invasion (tiré de Blanchard, 1997). 1 : originaire de la côte basse du Canada jusqu'au Golfe du Mexique ; 2 : côte Est de l'Angleterre (années 1880) ; 3 : Belgique, Allemagne, Pays-Bas (années 1910) ; 4 : côte Nord-Ouest des Etats-Unis (années 1930) ; 5 : Sud de l'Angleterre et France (année 1940) ; 6 : Danemark, Suède, Norvège (années 1950) ; 7 : Japon (années 1970) ; 8 : Espagne et zones méditerranéennes (années 1970).

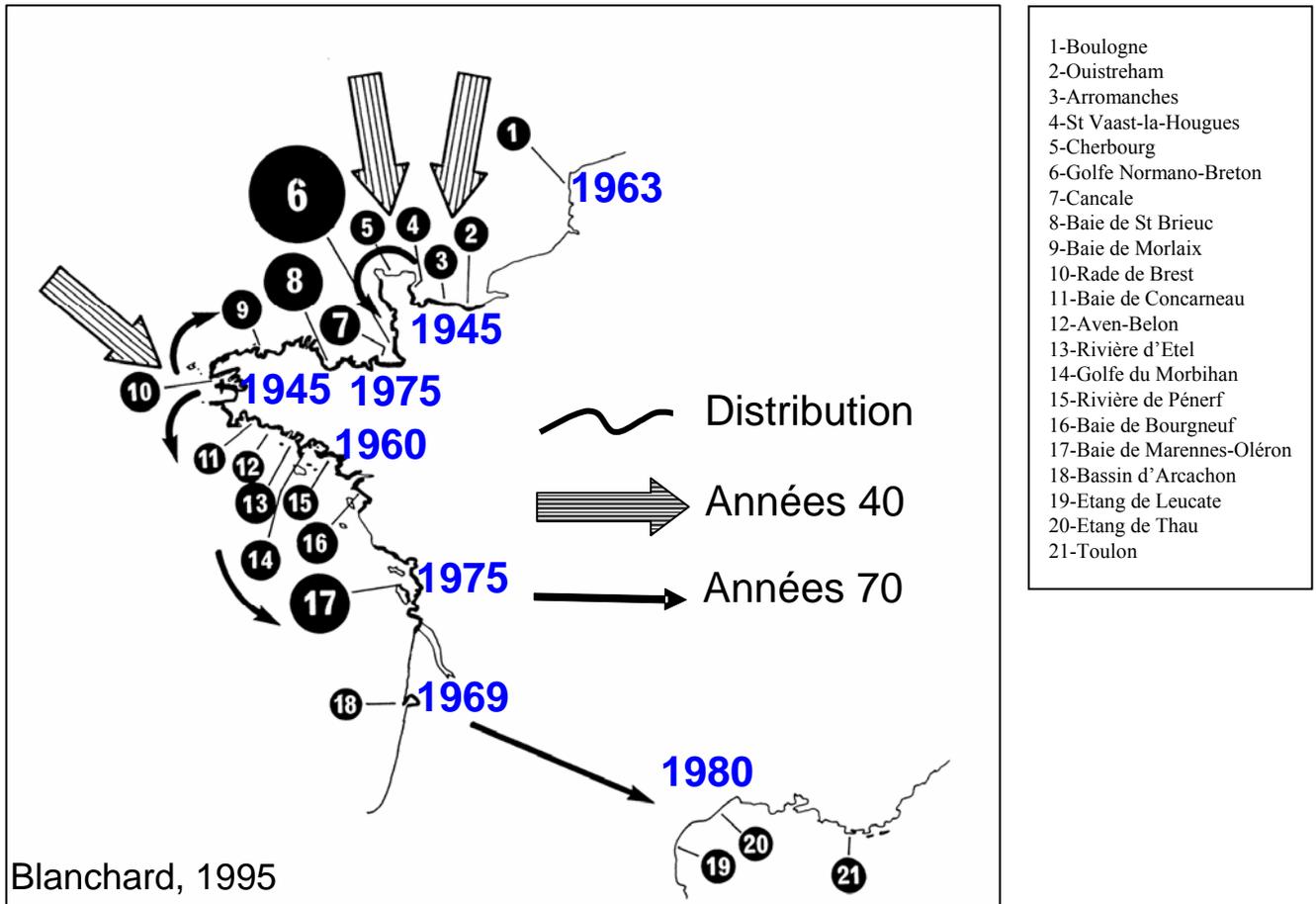


Figure 6B. Répartition et dynamique de colonisation de la crépidule sur le littoral français (tiré de Blanchard, 1995).

années en particulier pour ce qui concerne son systèmes de reproduction (e.g. Coe 1936 ; Hoagland 1975 ; Le Gall 1980; Collin 1995). Ce mollusque est en effet un hermaphrodite protandre (i.e. hermaphrodisme séquentiel caractérisé par un changement de sexe de mâle vers femelle au cours de la vie de chaque individu), un système de reproduction original. Les individus de cette espèce forment dans le milieu naturel une structure particulière en s'empilant les uns sur les autres pour former des piles (ou chaînes) comprenant de deux à une quinzaine d'individus (Coe 1936). Les chaînes de ce mollusque protandre sont schématiquement composées de femelles (individus âgés) à sa base et de mâles (individus jeunes) au sommet. Chez cette espèce, la fécondation est interne et une fois pondus, les œufs sont incubés au sein de la cavité palléale de la femelle, pendant trois semaines à un mois (cette durée étant variable en fonction de la saison de ponte, Chipperfield 1951), dans des capsules fixées sur le support auquel est attaché la mère. Les larves sont ensuite émises au stade véligère ; leur taille est alors de l'ordre de 400-450 μm ((Pechenik et Lima 1984)

Plus récemment, ce gastéropode a été l'objet de nombreuses études en relation avec son caractère d'espèce introduite et invasive en Europe. Cette espèce a également été introduite sur la côte ouest des Etats-Unis (Hoagland 1975). L'aire de distribution naturelle de la crépidule s'étend des côtes du Canada à celles des Caraïbes mais son aire de distribution actuelle s'est largement étendue depuis la fin du 19^e siècle, époque à laquelle elle a été introduite pour la première fois en Europe (en 1872 dans la baie de Liverpool ; Angleterre), fixée sur des huîtres américaines (*Crassostrea virginica*) importées pour l'ostréiculture (Blanchard 1997, Figure 6A). Par l'Angleterre, elle a atteint les côtes de la Belgique en 1911 puis a proliféré vers le nord, le long des côtes des Pays-Bas, de l'Allemagne, du Danemark et de la Suède. Face à la propagation de la crépidule au début des années 30 dans les parcs conchylicoles néerlandais, l'administration française a pris des mesures en obligeant les ostréiculteurs "à procéder à la destruction des parasites de la conchyliculture" dont la crépidule faisait partie (Marteil 1963). L'arrivée en masse de *C. fornicata* en France se situe à la fin de la seconde guerre mondiale. A ce sujet, il est mentionné que le débarquement allié en 1944 aurait été un événement important d'introduction (Blanchard 1997). En 1967, la France subit une crise de l'ostréiculture due à la maladie de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* cultivée dans les baies d'Arcachon, de Marennes Oléron et en Bretagne Sud. De ce fait, une introduction massive de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* est décidée. L'apparition simultanée de *C. fornicata* sur divers sites ostréicoles à partir de 1970 coïncide exactement avec le début de la culture de ces huîtres japonaises. Ainsi compte tenu de ces données

historiques, il est fort probable que la colonisation des côtes françaises de cette espèce ait été facilitée par les échanges entre les sites ostréicoles (transport avec les naissains d'huîtres) (Blanchard 1995).

Aujourd'hui *Crepidula fornicata* est présente sur l'ensemble du littoral français à des degrés divers (Fig.6B). Comme d'autres gastéropodes exotiques, tels que *Littorina littorea* au Canada et aux Etats-Unis (Carlton 1992) ou *Ilyanassa obsoleta* en baie de San Francisco (Race 1982), cette espèce est devenue dominante dans certaines baies, occupant une place prépondérante dans la structure des communautés. Par exemple, des biomasses de l'ordre de 25 000 tonnes en baie de Saint-Brieuc, 170 000 tonnes en baie de Cancale ou encore 127 000 tonnes en rade de Brest (Blanchard 1997) ont été répertoriées avec une densité pouvant aller jusqu'à plusieurs milliers d'individus par mètre carré (Dupont et al. 2006 ; Blanchard 1995). L'introduction de la crépidule a eu des conséquences importantes sur la composition et le fonctionnement des communautés benthiques (voir Thielges et al. 2006 et références citées dans cet article). de Montaudouin et Sauriau (1999) ont ainsi démontré que la présence de la crépidule modifiait les assemblages d'espèces indigènes, bien que ne changeant pas la biomasse totale et la richesse spécifique des communautés. Le Pape et al. (2004) ont mis en évidence un effet négatif de la présence de ce mollusque sur la densité des jeunes soles (*Solea solea*) de l'année dans les nurseries situées sur les côtes du golfe de Gascogne. Une diminution du recrutement d'autres espèces natives par des processus de compétition spatiale a également été observée (e.g. *Pecten maximus*, Thouzeau et al. 2000). La crépidule induit également des changements globaux du fonctionnement de l'écosystème par exemple en modifiant les flux de matière (Martin et al. 2007). Enfin, ce mollusque est responsable de modification des habitats notamment par l'envasement du sédiment lié à la production de fécès et de pseudofécès (e.g. Ehrhold et al. 1998).

5.1.2. LA PHASE LARVAIRE DE CREPIDULA FORNICATA : DES CONNAISSANCES ESSENTIELLEMENT ACQUISES DANS SON AIRE DE DISTRIBUTION NATURELLE

Dans son aire de distribution naturelle (Nord-Ouest Atlantique), la phase larvaire de *C. fornicata* a fait l'objet de nombreuses études, pour l'essentiel réalisées par Jan Pechenik de l'Université de Tufts (Boston, USA) et ses collaborateurs. Bien qu'exclusivement réalisés en laboratoire, ces différents travaux ont permis de démontrer l'influence majeure de paramètres environnementaux sur le développement larvaire de la crépidule. Ces auteurs ont, entre autre,

montré qu'à température élevée par rapport aux conditions du milieu (24°C), le taux de croissance, le poids sec et le contenu protéique de la larve croissaient plus rapidement qu'à des températures inférieures (18°C ; Pechenik 1984). Le différentiel du taux de croissance a été également observé pour d'autres gammes de température, par exemple entre 15 et 29°C (Pechenik et Lima 1984). Ces auteurs ont également montré qu'une diminution de la concentration en nourriture ralentissait de façon notable la croissance des larves de *C. fornicata* (Pechenik et al. 2002) et que le taux de croissance ainsi que le taux de filtration des juvéniles étaient ralentis lorsque que les larves se développaient en condition limitante de nourriture (Pechenik et al. 1996a). En revanche, les juvéniles issus de larves ayant retardé leur métamorphose ne présentent pas de baisses réelles de performances (ex. taux de filtration, taux de respiration, taux de croissance, tolérance aux stress thermique et salin) en comparaison de juvéniles issus de larves n'ayant pas retardé leur métamorphose (Pechenik et Eyster 1989).

Les données issues d'expérimentation dans l'aire de distribution naturelle de l'espèce sont nombreuses alors que peu d'études expérimentales ont été réalisées à ce jour sur les larves dans la zone introduite. Notons cependant l'étude de Comtet et Riera (2006) sur l'évolution de la signature isotopique des larves au cours de leur développement, et la récente étude de Blanchard et al. (2008) sur la compétition trophique entre les larves de *Crepidula fornicata* et celles *Crassostrea gigas*. Des données concernant la phase larvaire *in situ* sont en revanche disponibles dans l'aire d'introduction européenne. Parmi ces travaux, plusieurs suivis d'abondances larvaires ont déjà permis de mieux connaître et de définir les périodes de présence larvaire dans la colonne d'eau ainsi que de décrire l'environnement dans lequel évoluent ces larves au sein de sites colonisés (e.g. Quiniou et Blanchard 1987 ;Lasbleiz 2003 ;Thieltges et al. 2004). La mise en perspective des résultats des travaux *in situ* au sein de l'aire d'introduction avec des données acquises expérimentalement sur des individus de l'aire native est cependant délicate à réaliser car les environnements et habitats pourraient être différents entre les aires d'origine et d'introduction de l'espèce. En effet, des changements de traits d'histoire de vie ont déjà été observés chez des espèces introduites (Grosholz et Ruiz 2003). Aussi, il semble important de pouvoir obtenir des données expérimentales et de terrain en un même lieu pour ces espèces.

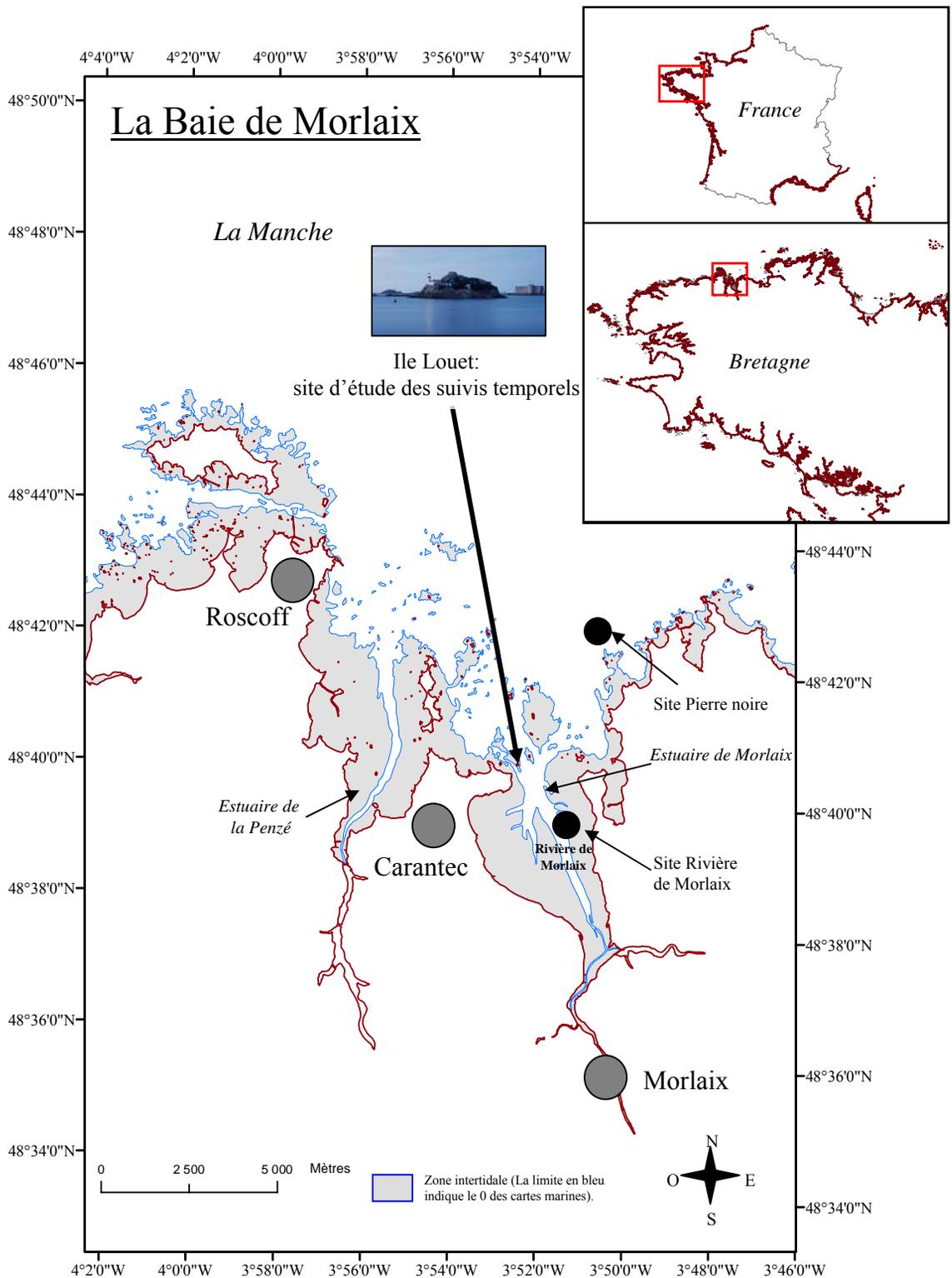


Figure 7. Localisation de la Baie de Morlaix sur la côte nord bretonne

5.2. SITE D'ETUDE : LA BAIE DE MORLAIX, EXEMPLE D'UNE BAIE MEGATIDALE RECEMMENT COLONISEE

Les études réalisées *in situ* lors de ces travaux de thèse ont eu lieu en baie de Morlaix qui est également la zone d'origine des individus utilisés pour les expériences en laboratoire.

5.2.1. DESCRIPTION DU SITE

La baie de Morlaix est une vaste échancrure de 5300 ha dans la côte nord du Finistère (48°5'–45°9'N; 3°49'–59'W) qui réunit les estuaires de la Penzé et de Morlaix (Fig 7). Cette baie est le lieu d'activités conchylicoles avec 4200 tonnes de coquillages qui y sont produites par une centaine d'exploitants (Guillaud et al. 1997). Depuis la fin des années 60, plusieurs études sur la distribution des peuplements macrobenthiques ont été menées (e.g. Cabioch 1968 ; Dauvin 1984) : cette baie présente une mosaïque d'habitat dans laquelle le fond est recouvert de sédiments biogènes, composés pour 50% de débris d'algues calcaires auxquels s'ajoutent des coquilles.

La baie de Morlaix est une baie mégatidale présentant un très fort marnage. A titre d'exemple, pour un coefficient de marée de 50, le marnage est de quatre mètres et pour un coefficient de 110 environ neuf mètres. Ainsi, à l'image des eaux de la Manche occidentale, cette baie est animée par d'intenses courants de marée, leur vitesse pouvant dépasser 2,5 nœud au large (Sager, 1963, données du service Hydrographique de la marine cité par Cabioch 1968). Cependant, l'hydrodynamisme de la baie est assez peu connu. Il existe dans la littérature quelques données de courantologie à des points précis de la baie et disponible sur de courte durée. En 1979, Cabioch et Douvillé 1979 entreprennent un enregistrement des déplacements des eaux de surface de la baie en suivant un flotteur au cours d'un cycle de marée. Leur étude apporte des renseignements ponctuels sur la vitesse et la direction des courants et surtout des mesures de distances parcourues au cours du flot (marée montante) et du jusant (marée descendante) (détail des trajectoires sur la figure 8). Les trajectoires enregistrées par les auteurs montrent qu'un flotteur placé à marée haute à la sortie de l'estuaire de la Penzé est capable de revenir dans la baie après un cycle de marée. A l'inverse un flotteur placé à marée haute à l'Île Louet ne revient pas dans la baie après un cycle de marée.

Les paramètres hydrologiques au sein de la baie de Morlaix subissent des variations saisonnières modérées. Par exemple, l'apport d'eau douce par les deux rivières est faible, ce

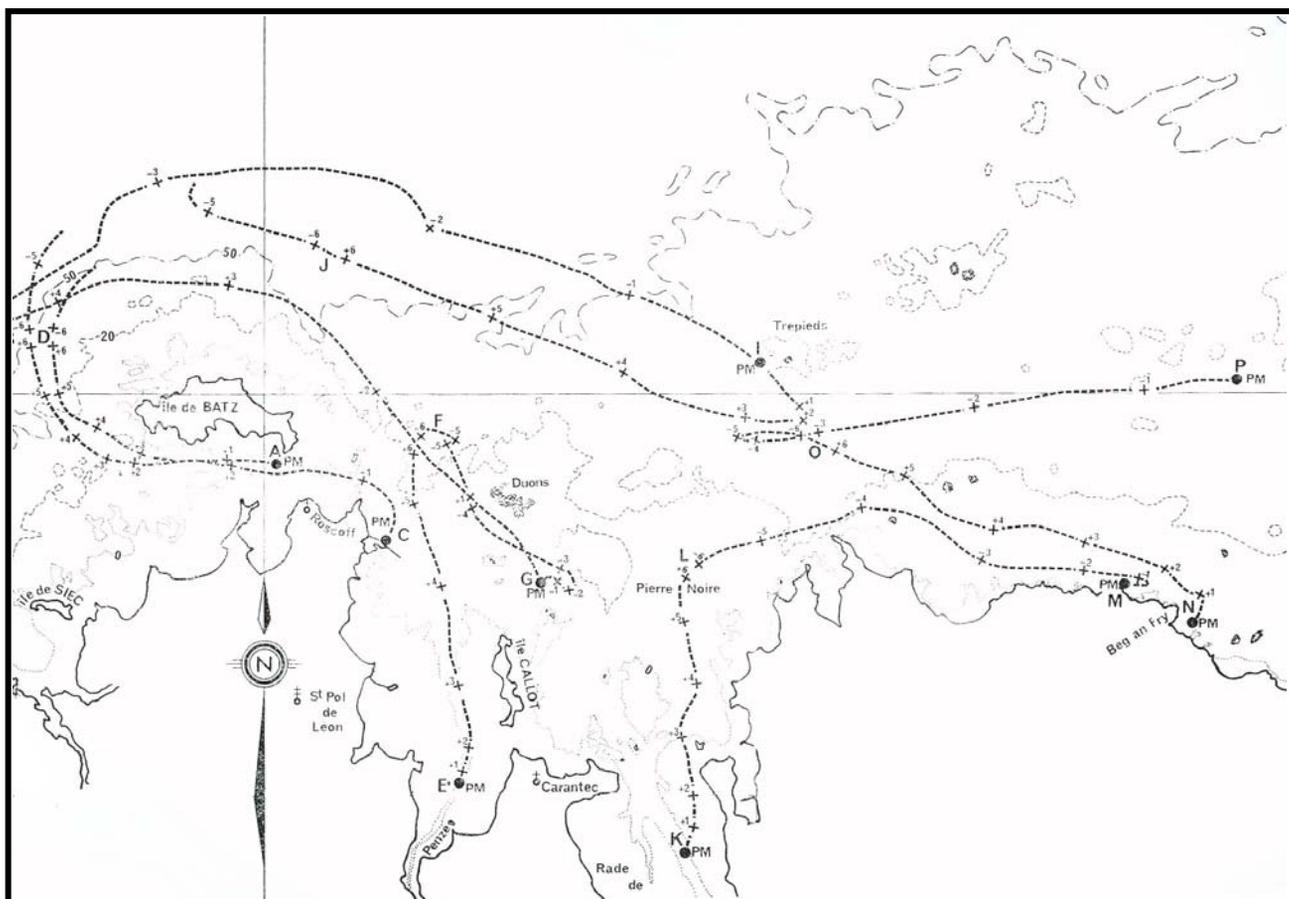


Figure 8. Carte des trajets effectués par le flotteur sur un cycle de marée (tiré de Cabioch et Douvillé, 1979).

qui confère à la baie une faible variation de la salinité entre 34.5 et 35.5 au cours de l'année. La température descend rarement en dessous des 9°C l'hiver et ne dépasse que très rarement 18°C l'été (voir pour exemple la thèse de Colobert-Le Floch 2001). Les variations saisonnières de la teneur en chlorophylle *a* sont cependant plus fluctuantes avec des maximums enregistrés entre la fin avril et la mi-juin.

5.2.2. CREPIDULA FORNICATA EN BAIE DE MORLAIX

En Baie de Morlaix, des spécimens de *Crepidula fornicata* sont observés pour la première fois dans les années 1960 (Marteil 1963). Son introduction est probablement liée aux activités conchylicoles locales. Sa présence reste anecdotique jusque dans les années 1990 bien que Dauvin (1984) ait signalé sa présence près de Kerarmel dans les années 1980. Les zones à crépidules en baie de Morlaix sont proches des zones de dragages de coquilles Saint-Jacques, facteur possible de dissémination des adultes. Des dragages réalisés dans le contexte d'autres travaux montrent sa présence à l'extérieur de la Baie de Morlaix, en particulier au niveau de l'île de Batz et au nord de Roscoff. Un suivi de la population benthique, initié en octobre 2002 dans le cadre de la thèse de Lise Dupont (Dupont 2004), a mis en évidence plusieurs caractéristiques de la population: la répartition des crépidules est hétérogène, surtout cantonnée aux sillons creusés par les courants de marée et la densité moyenne est de 21.3 ± 35 ind m^2 (avec des maximums de 200 ind m^2), soit 10 fois plus faible qu'en Baie de Cancale où la densité moyenne est de 260 ± 525 ind m^2 (avec des maximums de 2080 ind m^2).

5.3. ARTICULATION DU TRAVAIL DE THESE

Dans le but d'explorer les interactions entre les caractéristiques de l'environnement et la dynamique spatio-temporelle du pool larvaire de *C. fornicata* en baie de Morlaix, j'ai articulé mes travaux autour de quatre questions :

1) **Quelle est la distribution spatiale des larves de crépidule au sein d'une baie mégatidale ?**

Dans les processus d'invasions biologiques les capacités de dispersion naturelle conférées par la phase larvaire sont un élément essentiel pour l'expansion des espèces invasives. L'étude conjointe des pools larvaires et adultes restent néanmoins rares. Ce chapitre a pour

but d'analyser à l'échelle de la baie de Morlaix les relations entre la présence des adultes, les caractéristiques environnementales et la distribution spatiale des larves de *C. fornicata*.

2) Quelle est l'amplitude des variations saisonnières du pool larvaire de *Crepidula fornicata* ?

J'ai ici cherché à caractériser les périodes de présence des larves et appréhender les variations de température, de salinité et de Chlorophylle *a* (comme un indicateur de la quantité de nourriture disponible) sur l'abondance larvaire et la structure de taille des larves à partir d'un suivi bimensuel réalisés sur trois ans en un point de la baie de Morlaix.

3) Quelle est l'influence des températures (mesurées *in situ*) sur le développement des larves de crépidule issues d'une population introduite ?

Au regard des résultats du chapitre II, j'ai réalisé des expériences en laboratoire sur l'influence de la température sur le développement larvaire de *C. fornicata*. Ces expériences ont eu pour but d'étudier (1) la courbe de croissance des larves soumises aux températures rencontrées *in situ* (d'après les résultats du chapitre II) et (2) l'effet des changements de température sur le développement larvaire.

4) Quelle est l'importance des variations saisonnières de température sur la durée de vie larvaire pélagique de *C. fornicata* en Europe?

Au vu des résultats des chapitres II et III, j'ai mené une approche par calcul analytique pour analyser l'impact de l'évolution saisonnière de la température sur la durée de vie pélagique (PLD), considérée comme un indicateur de la distance de dispersion et pouvant être un point critique dans le cas d'une espèce invasive. Ces résultats ont été confrontés à des données bibliographiques sur d'autres sites colonisés par *C. fornicata* en Europe.

CHAPITRE I : DISTRIBUTION ET
CARACTERISTIQUES DES LARVES DE *CREPIDULA*
FORNICATA AU SEIN D'UNE BAIE MEGATIDALE

Notes : 1- *La réalisation du modèle analytique présenté a bénéficié de l'aide de Sakina Ayata, doctorante à la station biologique de Roscoff.*

2- Ce chapitre fait l'objet d'une publication en préparation pour *Biological Invasions* présentée en annexe V : Rigal, F., Comtet, T., Ayata, S.-D. & Viard, F.. Does larval supply explain the low proliferation of the invasive gastropod *Crepidula fornicata* in a tidal estuary?

Comme souligné dans l'introduction générale, les invasions par des espèces non-indigènes sont reconnues comme une des principales menaces pour la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins (Leppäkoski et Olenin 2000 ; Reise et al. 2006). Parmi ces écosystèmes, les baies et les estuaires semblent particulièrement sensibles et touchés par ces processus d'invasions biologiques (Cohen et Carlton 1998).

Lors de son étude de l'estuaire de l'Elbe (Allemagne), Nehring (2006) a mis en avant quatre arguments qui pourraient expliquer la présence d'un grand nombre d'espèces non-indigènes dans ce type d'habitat : (i) la présence de ports dans les zones côtières, qui sont des points privilégiés d'introductions d'espèces *via* le transport maritime, (ii) la présence d'espèces invasives euryhalines provenant des eaux continentales et atteignant la mer par les estuaires (iii) un nombre d'espèces indigènes plus limité dans les systèmes estuariens à l'origine d'une moindre pression de compétition et (iv) les caractéristiques physiologiques, en particulier le caractère majoritairement eurybiotique des espèces estuariennes, leur conférant de meilleures chances de survie que les espèces strictement marines ou d'eaux douces. A côté de ces caractéristiques, chez les invertébrés à cycle benthopélagique, la présence d'une phase larvaire a également été mise en avant comme un facteur majeur de la réussite de différentes invasions en milieu marin côtier (e.g. *Mya arenaria*, Strasser 1999 ; *Crepidula fornicata*, Dupont et al. 2003 ; *Nuttalia obscurata*, Dudas et Dower 2006; *Mytilopsis leucophaeata*, Verween et al. 2007). En effet, les larves peuvent être facilement transportées avec les eaux de ballast ainsi qu'être dispersées naturellement par les courants marins. Succédant alors à l'introduction primaire (i.e. initiale), les larves vont pouvoir participer à l'expansion de l'espèce (i) en exerçant une pression démographique à une échelle locale, (ii) en favorisant l'expansion géographique du front d'invasion à une échelle régionale, et (iii) en permettant de maintenir la connectivité (e.g. échange de gènes) entre les populations établies.

Chez les invertébrés marins non-indigènes comme pour les espèces indigènes, l'étape pélagique du cycle de vie est une phase critique notamment à l'origine de fluctuations temporelles des densités d'adultes benthiques (e.g. Gaines et Bertness 1992). Par exemple, Dunstan et Bax (2007) ont montré que chez l'espèce invasive *Asterias amurensis*,

l'établissement durable des populations était dépendant de la production locale de larves compétentes à la métamorphose et de leur dispersion en dehors de leur lieu de production. La densité des adultes reproducteurs, qui contribuent à l'importance de la production larvaire locale, et les conditions hydrodynamiques qui, chez les organismes à faibles capacités natatoires, contribuent à maintenir ou exporter les larves du lieu où elles ont été émises, sont ainsi deux paramètres fondamentaux qui vont contribuer au couplage entre les phases benthique et pélagique du cycle de vie. Un exemple extrême est donné par les espèces à comportement grégaire (e.g. Roughgarden et al. 1988) pour qui la position des populations adultes benthiques va conditionner l'endroit où les larves vont être majoritairement recrutées. De plus, selon les positions des populations adultes, les conditions rencontrées par les larves au moment de leur émission peuvent être très variables. Ainsi, dans la baie du Mont Saint-Michel, les larves du polychète *Sabellaria alveolata* émises par des populations séparées de 15 km sont soumises à des conditions hydrodynamiques très différentes qui sont responsables de dynamiques de recrutement spécifiques dans ces deux populations (Ayata et al. soumis). Comprendre les processus en jeu dans la dynamique de la dispersion larvaire, qui *in fine* aura des conséquences sur les capacités d'invasion de l'espèce, requiert d'examiner conjointement la distribution des larves, la localisation et les caractéristiques de la population adulte benthique.

Au cours de ce travail, je me suis ainsi intéressé à la relation entre la distribution des larves et celle des adultes de *Crepidula fornicata* dans une baie mégatidale, la baie de Morlaix. Outre des facilités évidentes d'accès au site d'étude, cette baie présente une particularité intéressante : une prolifération relativement limitée par rapport à ce qui est souvent documenté pour ce mollusque. En effet, si *Crepidula fornicata* a colonisé avec succès de nombreuses baies et estuaires (Blanchard 1997), le patron d'invasion de *C. fornicata* n'est pas uniforme, et dans certains cas, les populations introduites se sont peu développées. Différentes hypothèses ont été proposées pour expliquer la non-prolifération de *C. fornicata* dans ces baies. Par exemple, dans le bassin d'Arcachon (Golfe de Gascogne ; Gironde), de Montaudouin et al. (2001) ont mis en évidence le rôle des caractéristiques hydrosédimentaires de la baie, de la présence de prairies de *Zostera* et de l'absence de pêche à la drague pour expliquer le faible stock de crépidules. En baie de Morlaix, cette espèce a été observée pour la première fois il y a 50 ans environ, et cette population est longtemps restée anecdotique (seulement quelques individus dans la rivière de Morlaix au début des années 80, Dauvin 1984). Depuis le début des années 1990, elle semble proliférer sans toutefois jamais atteindre

Tableau I.1. Evaluation des biomasses et de la surface colonisée par *Crepidula fornicata* dans différentes populations introduites sur le littoral français (tiré de Montaudouin et al. 2001).

Sites	Première observation	Surface (% de surface colonisée)	Biomasse (poids frais, t)
Arcachon	1969 (Bachelet et al. 1980)	44 km ² (5%)	155 (de Montaudouin et al. 2001)
Rade de Brest	1949 (Cole 1952)	150 km ² (61%)	18500 (Chauvaud 1998)
Baie de St Briec	1974 (Dupouy et Latrouite 1979)	800 km ² (25%)	250000 (Hamon 1996)
Baie du Mont St-Michel	1969 (Blanchard 1995)	600 km ²	160000 (Blanchard et Ehrhold 1999)

des densités ou une couverture spatiale telles que celles enregistrées dans d'autres baies de la Manche comme la rade de Brest (Chauvaud 1998), ou la Baie du Mont Saint-Michel (Blanchard et Ehrhold 1999) (Tableau I.1). Une des hypothèses qui peut être avancée pour expliquer cette moindre prolifération est un « mauvais couplage » entre phases benthique et pélagique, par exemple lié à une exportation des larves produites localement en dehors de la baie et non compensée par des apports extérieurs en larves. Pour tester cette hypothèse, et ne disposant pas de modèle couplé biologie-physique de dispersion larvaire à l'échelle de la baie de Morlaix, nous avons utilisé une approche indirecte en analysant en parallèle la distribution spatiale des larves et des adultes. Trois échantillonnages larvaires ont été réalisés sur une période de quatre semaines en dix points de la baie de Morlaix pour (1) déterminer si le pool larvaire (concentration larvaire et structure de taille du nuage larvaire) était contrôlé par la population adulte (densité des individus reproducteurs) et (2) examiner si certaines conditions environnementales (ex. salinité) ou les conditions de marée si particulières à la zone d'étude pouvaient expliquer au moins en partie nos observations de terrain.

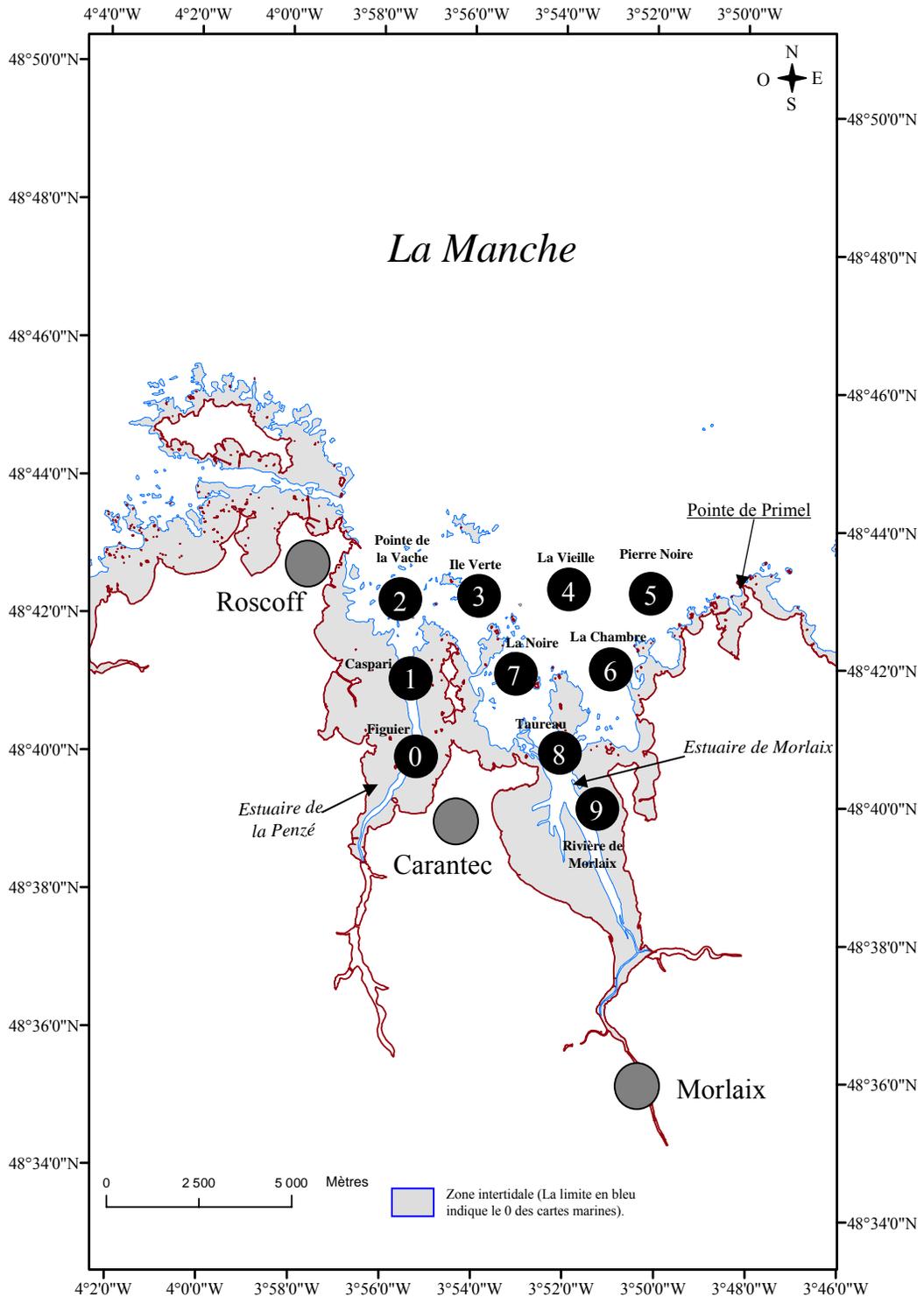


Figure I.1. Nom et localisation des 10 sites échantillonnés dans la baie de Morlaix, dans le cadre de l'étude de la distribution spatiale des larves de *Crepidula fornicata*.

Dans le texte, les sites seront nommés par leur numéro. Les coordonnées géographiques des sites et la matrice de distances entre sites sont données respectivement dans le tableau 2 et l'annexe 1.

I.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES

I.1.1. SITES D'ÉTUDE ET ÉCHANTILLONNAGE

Au cours de l'été 2006, dix sites d'étude ont été choisis dans une grille de 6x6 km, avec pour objectif de couvrir au mieux la baie de Morlaix. Ces sites sont présentés en figure I.1 et Tableau I.2 (voir également l'annexe I.1 pour la matrice de distances entre sites). Les sites 0, et 8 et 9 sont respectivement situés à la sortie de la rivière de Penzé et de la rivière de Morlaix. Les sites 2, 3, 4 et 5 se distribuent en chapelet de Roscoff à la pointe de Primel, formant une ligne en sortie de baie. Les sites 1, 7 et 6 sont localisés dans la partie médiane de la baie.

I.1.1.1. ÉCHANTILLONNAGE LARVAIRE

Des prélèvements planctoniques ont été réalisés sur chacun des dix sites les uns à la suite des autres (sur une durée de 4 à 5 heures) autour d'une même marée haute de morte-eau, avec le navire *Mysis* de la station biologique de Roscoff et l'aide de son équipage. Cet échantillonnage spatial a été répété trois fois à quinze jours d'intervalle, correspondant à l'intervalle entre deux marées de morte-eau. Deux stratégies d'échantillonnage ont été utilisées. Pour les dates du 20 juillet et du 4 août 2006, les prélèvements ont été réalisés sous forme de traits verticaux fond-surface à l'aide d'un filet à plancton WP2 (UNESCO 1968) de maillage 200 µm. Le volume d'eau filtré à travers le filet à plancton est estimé à l'aide d'un débitmètre TSK fixé à l'ouverture du filet. Le temps de remontée et la profondeur sont notés à chaque échantillonnage. Pour la date du 21 août 2006, les prélèvements ont été réalisés sous forme de traits obliques (exemples donnés en annexe I.2). Le filet est ainsi descendu près du fond et remonté progressivement pendant que le navire fait route durant cinq minutes. Cette méthode qui permet d'obtenir un échantillon plus riche en larves de crépidules a été choisie en vue d'étudier plus finement la structure de taille du nuage larvaire.

Dans la suite de ce document, pour des raisons de simplicité, les échantillonnages verticaux du 20 juillet et du 4 août 2006 seront notés respectivement échantillonnages 1 et 2. L'échantillonnage du 21 août 2006 en trait oblique sera noté échantillonnage 3.

De retour au laboratoire, chaque échantillon a été fixé dans de l'alcool 96% et trié dans une cuve de Dollfuss à l'aide d'une loupe binoculaire. Ces échantillons ont été traités dans leur totalité du fait des faibles concentrations larvaires observées. Les larves de *C. fornicata*

Tableau I.2. Caractéristiques des 10 sites échantillonnés dans la baie de Morlaix, dans le cadre de l'étude de la distribution spatiale des larves de *Crepidula fornicata*

Les coordonnées géographiques et la profondeur (corrigée sur le zéro des cartes marines) sont indiquées pour chaque site. Le nombre d'individus sexuellement matures (mâles, individus en transition sexuelle et femelles) et le nombre de femelles avec ponte, récoltés à chaque site, sont également présentés. Du fait du mode d'échantillonnage, ces nombres peuvent être comparés entre sites.

Sites	Coordonnées (degré, min)		Profondeur (m)	Caractéristiques de la population benthique	
	Latitude (°N)	Longitude (°W)		Nombre d'individus matures	Nombre de femelles avec ponte
<i>0-Figuier</i>	48° 40,579	3° 56,192	15	29	8
<i>1-Caspari</i>	48° 41,510	3° 56,473	27	9	4
<i>2-Pointe de la Vache</i>	48° 42,454	3° 56,580	28	0	0
<i>3-Ile Verte</i>	48° 42,440	3° 54,773	20	34	9
<i>4-La Vieille</i>	48° 42,723	3° 53,255	28	0	0
<i>5-Pierre Noire</i>	48° 42,742	3° 51,895	26	0	0
<i>6-La Chambre</i>	48° 41,664	3° 52,161	25	0	0
<i>7-La Noire</i>	48° 41,583	3° 53,980	18	7	3
<i>8-Taureau</i>	48° 40,185	3° 53,162	12	304	88
<i>9-Rivière de Morlaix</i>	48° 39,488	3° 52,343	19	115	29

sont facilement identifiables par leur morphologie, telle que décrite par Werner (1955), Thiriot-Quévieux et Scheltema (1982) et Lima et Lutz (1990). Les larves, récupérées à l'aide d'une pipette pasteur, sont comptées et mesurées à l'aide d'un oculaire micrométrique.

Pour le calcul de la concentration larvaire, le volume filtré (en m³) est calculé par l'équation :

$$V = S(aN + kT)$$

où S est la surface d'entrée du filet (pour les types WP2, $S=0.25$ m²), N le nombre de tours d'hélice lu sur le débitmètre, T le temps de remontée (en seconde) et a et k des constantes. Dans le cas de cette étude, les valeurs de a et k étaient de 0,016 et 0,009 respectivement. Les volumes d'eau filtrés au cours des échantillonnages verticaux sont compris entre 2 et 4 m³. Pour les prélèvements obliques, les données de débitmètre n'ont pas pu être exploitées du fait d'un problème de lecture du nombre de tours. Cependant, (i) grâce aux données de profondeurs, (ii) au diamètre de l'ouverture du filet et (iii) à la distance parcourue durant les cinq minute d'échantillonnage, nous avons pu estimer à environ 70 m³ le volume filtré en fonction du temps parcouru et du profil de remontée du filet. La concentration larvaire exprimée en larves par mètre cube (m³) se calcule en divisant le nombre de larves comptées au sein d'un échantillon par le volume filtré.

1.1.1.2. ECHANTILLONNAGE DES POPULATIONS ADULTES

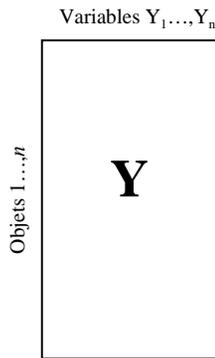
Un échantillonnage semi-quantitatif en plongée a été effectué entre le 20 et le 26 juillet 2006, à chacun des dix sites sélectionnés, dans le but d'évaluer la présence d'adultes sur le fond. Pour cela, une exploration du fond a été réalisée par les mêmes plongeurs durant une durée déterminée (13 minutes dans notre cas) à chaque site. Les chaînes (groupes de crépidules attachées fortement les unes aux autres) observées au cours de ces plongées ont été récoltées et fixées dans de l'alcool 95% au retour au laboratoire. Les individus (juvéniles, mâles, femelles, femelles avec ponte) récoltés ont été comptés et mesurés pour chaque site.

1.1.1.3. ENREGISTREMENT DES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX

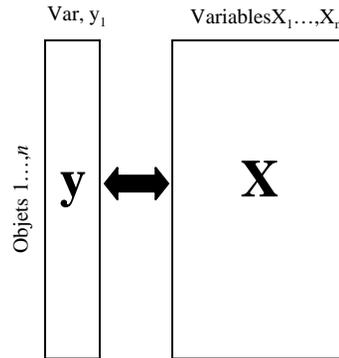
A chaque site échantillonné et pour chaque date, la température et la salinité ont été mesurées sur toute la colonne d'eau à l'aide d'une sonde CTD (SBE19+). Pour caractériser chaque site à chaque date, et du fait de l'absence de fortes stratifications, les valeurs de température et de salinité ont été moyennées sur l'ensemble de la colonne d'eau. En outre, pour les deux premières dates, un prélèvement d'eau de surface a été effectué afin de mesurer la concentration en chlorophylle a . Celle-ci a été déterminée selon la méthode fluorimétrique

Encadré I.1: Schéma du principe de (1) la méthode d'ordination simple, (2) la régression multiple et (3) l'analyse canonique dont l'analyse canonique des redondances (RDA) (d'après Legendre & Legendre 1998, *Numerical ecology*, 2nd English edition).

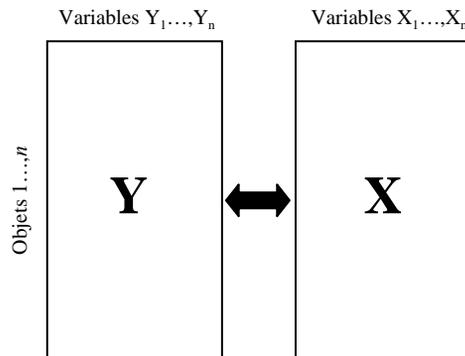
- (1) Ordination simple d'une matrice **Y**
Analyse en composante principal (ACP)



- (2) Ordination de **y** (une colonne) sous la contrainte de **X**:
Principe de la régression multiple.



- (3) Ordination de **Y** (matrice réponse) sous la contrainte de **X**:
principe de l'analyse canonique (ex: RDA)



de Yentsch et Menzel (1963) : brièvement, 500 ml d'eau de mer ont été filtrés sur des filtres Whatman GF/F de 25 mm de diamètre et congelés à -20°C. Les pigments ont été extraits dans 5 ml d'acétone à 90% pendant quatre heures minimum, et la fluorescence du surnageant a été mesurée avant et après acidification de l'échantillon à l'aide d'un fluorimètre Turner Designs, préalablement étalonné à l'aide d'une solution de chlorophylle *a* pure (Sigma). La concentration en chlorophylle *a* (en µg l⁻¹) est calculée à partir de l'équation de Lorenzen (1966) :

$$\text{Chlorophylle } a = k \times \left(\frac{f_0}{f_a} \right)_{\max} \times F_a \times \frac{\frac{F_0}{F_a} - 1}{\left(\frac{f_0}{f_a} \right)_{\max} - 1} \times \frac{v}{V}$$

où F_0 est la fluorescence avant acidification, F_a la fluorescence après acidification, $f_0/f_{a \max}$ le facteur d'acidité en absence de phéopigment, k le facteur de calibration, v le volume d'acétone (5ml), V le volume d'eau filtrée (500 ml).

Le tracé des isolignes de distribution des paramètres environnementaux mesurés a été réalisé par krigeage à l'aide du logiciel Surfer v.8.

I.1.2. ANALYSE DES DONNEES

I.1.2.1. ANALYSE DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DES CONCENTRATIONS LARVAIRES

Afin d'analyser la distribution spatiale des concentrations larvaires au sein de la baie, pour les échantillonnages 1 et 2, une analyse de régression multiple a été effectuée entre les concentrations larvaires par site (variable réponse) et les coordonnées géographiques de chaque site (variables explicatives) (Encadré I.1). Dans un second temps, les relations entre les concentrations larvaires, la présence des adultes et les paramètres environnementaux ont été explorées grâce à des analyses en composantes principales (ACP) normées. L'ACP est une méthode statistique descriptive qui permet ici de déterminer les corrélations entre les variables et d'ordonner les différents sites en fonction de ces variables (Encadré 1).

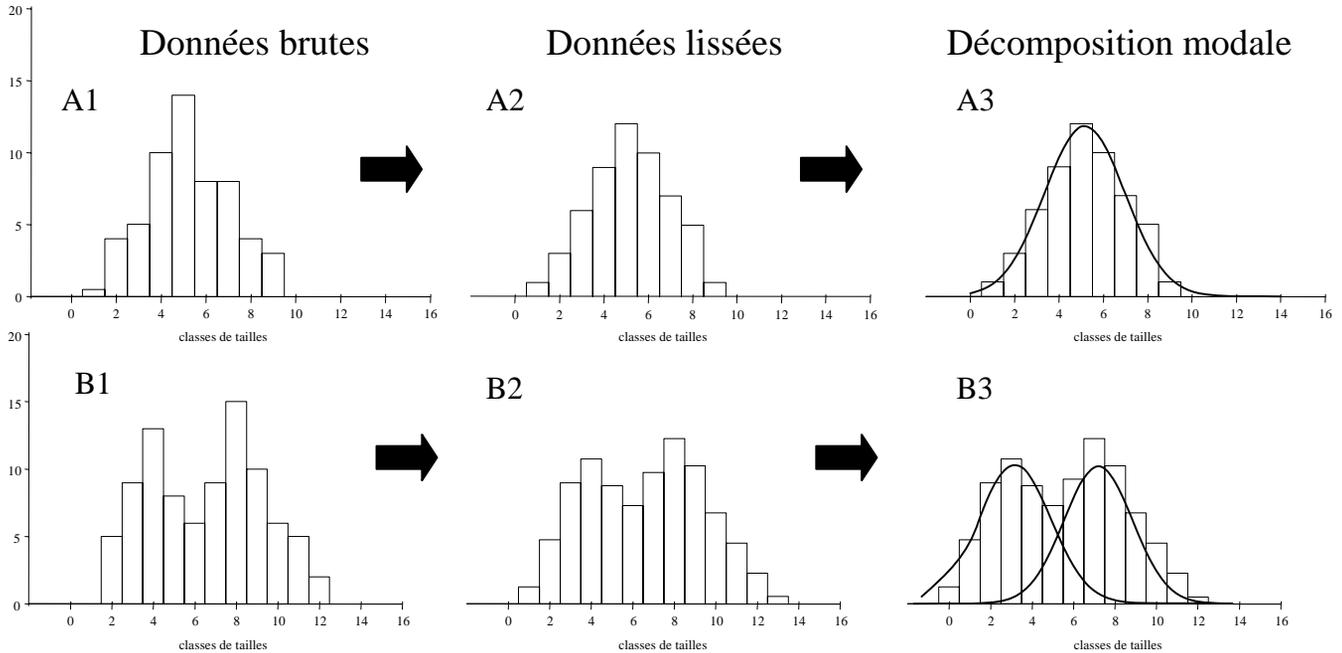
Les régressions multiples ont été réalisées sous R (R Development Core Team 2008) grâce à la librairie Vegan 1.11-4. (<http://vegan.r-forge.r-project.org/>). L'ACP a été réalisée grâce au logiciel StatBox v.6.40 pro.

I.1.2.2. ANALYSES DES STRUCTURES DE TAILLE DES POPULATIONS BENTHIQUES ET LARVAIRES

Encadré I.2: Démarche suivie pour l'analyse de décomposition modale.

L'exemple A illustre le cas où la normalité de la distribution des tailles est respectée.

L'exemple B illustre le cas où cette normalité n'est pas respectée. Dans ce cas, plusieurs gaussiennes sont nécessaires pour décrire au mieux les différents groupes d'âge présents dans la population.



1-Définition des pas de classe

2-Lissage par une moyenne mobile d'ordre 3

3-Test de normalité de la distribution. Si la distribution s'écarte de la normalité, on recherche par un processus itératif la meilleure combinaison de gaussiennes (ex. procédure NormSep) expliquant la distribution globale

Des histogrammes de fréquences de tailles des individus benthiques (adultes et juvéniles) ont été construits à partir des mesures de la longueur droite de la coquille (Encadré I.2). Le pas de classe a été fixé à 4 mm afin de respecter les critères suivants : (i) le pas doit être égal ou supérieur à l'erreur de mesure (ici de 2 mm), (ii) le nombre de classes vides doit être minimisé et (iii) la majorité des classes doit contenir au moins cinq individus. Les histogrammes ont été lissés par une moyenne mobile d'ordre 3 (Frontier et Pichod-Viale 1991) afin de tenir compte du biais de mesure aux bornes des classes. L'effectif corrigé N'_i de chaque classe i a été calculé à partir des effectifs N_i de chaque classe i selon la formule :

$$N'_i = \frac{(N_{i-1} + 2 \times N_i + N_{i+1})}{4}$$

La normalité des distributions a été testée à l'aide d'un test de Kolmogorov-Smirnov, avec le logiciel MiniTab 13.0, le rejet de l'hypothèse nulle (la distribution est normale) autorisant la décomposition modale. Sous l'hypothèse d'une corrélation positive entre la taille et l'âge, et d'un recrutement discontinu, les pics observés sur les histogrammes de fréquences de tailles représentent des groupes d'individus de même âge. En toute rigueur, ces groupes devraient représenter des cohortes mais les déviations aux hypothèses, notamment la relation âge-taille, font que ces groupes d'âge, en particulier les plus âgés, regroupent plusieurs cohortes. La distribution est alors décomposée en plusieurs distributions normales, chacune étant ajustée à un pic observé sur l'histogramme. L'ajustement du modèle aux données de l'échantillon a été effectué avec le logiciel Normsep (Tomlinson 1970 cité dans Gros et Cochard 1978), qui optimise une fonction de vraisemblance d'observer la distribution sous l'hypothèse d'un modèle constitué de i gaussiennes, de paramètres μ_i et σ_i où μ_i est la moyenne, σ_i est l'écart-type de la $i^{\text{ème}}$ gaussienne, et qui chacune représente une proportion p_i de l'ensemble de la distribution. Un algorithme d'estimations itératives permet d'optimiser ces trois paramètres. L'ajustement du modèle théorique final aux données observées est testé par un test de χ^2 . Cette analyse a été effectuée pour les sites 0, 3, 8 et 9 pour lesquels les effectifs d'individus étaient supérieurs à 30.

Une analyse en décomposition modale des histogrammes de fréquences de tailles des larves a également été réalisée pour la 3^{ème} date d'échantillonnage, pour lequel un nombre conséquent de larves a pu être prélevé, (1) sur la totalité des larves collectées sur les 10 sites et (2) sur chaque site. Un pas de classe de 40 μm a été fixé afin de respecter les critères mentionnés plus haut. Cependant, le troisième critère (pas de classes avec moins de cinq individus) n'a pas pu être respecté pour tous les sites car, malgré un important effort d'échantillonnage à la troisième date, certains prélèvements ne contenaient encore qu'un

Encadré I.3: Calcul de l'âge des larves en fonction de la température.

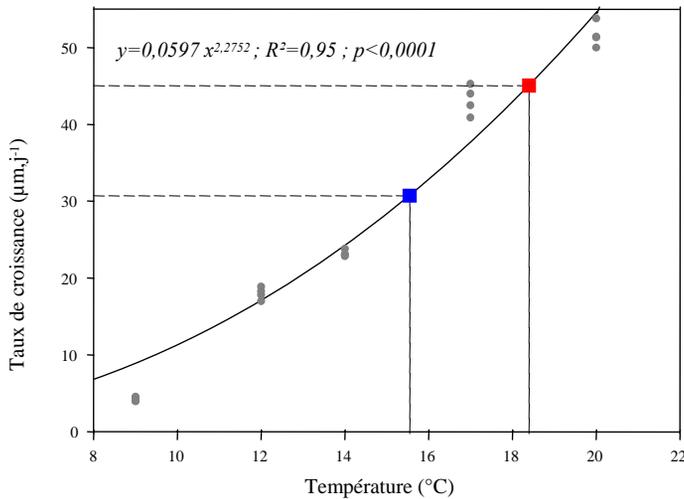


Figure I.3.1. Régression non-linéaire entre le taux journalier de croissance larvaire et la température.

Cette expérience et les résultats qui en découlent sont présentés en détail dans le chapitre III. Un résumé partiel est présenté ici.

Des valeurs de taux de croissance journalier des larves en fonction de la température ont été obtenues expérimentalement: des larves issues de la même ponte ont été élevées à 5 températures (9, 12, 14, 17 et 20°C) couvrant le spectre thermique observé sur l'année 2006 en baie de Morlaix.

Cette expérience a permis d'obtenir une équation reliant le taux de croissance et la température.

L'âge des larves ou des groupes d'âge issus de l'analyse en décomposition modale est estimé par la formule :

$$Age (j) = \frac{Taille - 360}{(0,0597 \times T^{2,2752})}$$

où le dénominateur dans cette formule correspond à l'équation donnant la relation entre le taux de croissance journalier et la température (Figure I.3.1). T (en °C) est la température, 360 est la plus petite taille mesurée (en µm), considérée comme la taille à l'émission. Etant donné que nous ignorons quelles températures ont réellement rencontré les larves durant la durée de leur développement, nous avons considéré les températures maximum et minimum enregistrées dans la baie durant les 3 échantillonnages. Cela permet de donner une valeur haute et une valeur basse de l'âge des classes de taille et des groupes d'âge.

•**Température maximum:** 18,40°C au site 0 lors du premier échantillonnage.

Taux de croissance associé = 45,05 µm j⁻¹

•**Température minimum:** 15,55°C au site 5 lors du troisième l'échantillonnage.

Taux de croissance associé = 30,71 µm j⁻¹

nombre limité de larves. Pour l'analyse réalisée à l'échelle de la baie, l'âge (en nombre de jours) des groupes mis en évidence a été ensuite estimé par un rétro-calcul prenant en compte des taux de croissance expérimentaux (cf. résultats du chapitre III) et les températures minimum et maximum enregistrées sur les trois dates d'échantillonnage (Encadré I.3).

I.1.2.3. ANALYSES DE LA DISTRIBUTION SPATIALE DES TAILLES DES LARVES

Pour déterminer si la taille moyenne des larves diffère entre sites, un test de comparaison multiple de Kruskal-Wallis a été réalisé à chaque date entre les sites. Pour les tests significatifs, un test *a posteriori* de comparaison deux à deux a été réalisé pour préciser les échantillons qui diffèrent les uns des autres. Ces tests ont été réalisés sous R grâce à la librairie Vegan 1.11-4. (<http://vegan.r-forge.r-project.org/>). De plus, le barycentre des moyennes des tailles a été calculé à chacune des dates d'échantillonnage dans l'objectif de déterminer la stabilité au cours du temps de la distribution spatiale des tailles moyennes de larves. La position longitudinale (coordonnée x) du barycentre se calcule selon l'équation :

$$Barycentre(x) = \frac{\sum_{i=1}^n (a_i \times x_i)}{\sum_{i=1}^n a_i}$$

où n est le nombre total de points échantillonnés à une date et a est la taille moyenne au site i de coordonnée longitudinale x_i . La coordonnée y est calculée d'une façon similaire.

Les distributions en classes de taille ont été confrontées aux paramètres environnementaux et aux coordonnées géographiques de chaque site à travers une analyse canonique de redondance (RDA pour « Redundancy Analysis », Legendre et Legendre 1998 ; voir encadré I.1). Cette analyse permet de confronter simultanément deux tableaux de données. Dans le cas le plus classique, cette analyse s'applique entre une matrice de variables réponses (les données à expliquer, ici les différentes classes de taille de larves à chaque site) et une matrice de descripteurs environnementaux. La RDA est une extension de la régression multiple au cas d'une « matrice réponse ». Dans la RDA, le processus d'ordination recherche les axes expliquent le mieux la variance par une combinaison linéaire des variables explicatives. Donc, cette méthode recherche la combinaison des variables explicatives qui explique le mieux la variation de la matrice réponse. La RDA produit autant d'axes canoniques qu'il y a de variables explicatives mais chacun de ces axes est une combinaison linéaire de toutes les variables explicatives.

Deux étapes ont précédé la réalisation de la RDA :

- I. Nous avons procédé à une transformation d'Hellinger des données d'effectifs par classe de taille. Utilisée traditionnellement pour les tableaux d'abondances d'espèces, la transformation d'Hellinger permet de diminuer l'importance des espèces fortement abondantes au profit des espèces rares (Legendre et Legendre 1998). Dans notre cas nous avons voulu donner un poids plus important aux grandes classes de tailles par rapport aux petites classes de tailles. En effet, du fait de la forte mortalité larvaire en cours de développement, les grandes classes de tailles sont naturellement moins représentées. Or ces classes de taille sont importantes pour les comparaisons entre sites. Le calcul des effectifs corrigés au sein de chaque classe de taille se fait selon l'équation :

$$y'_{ij} = \sqrt{\frac{y_{ij}}{y_{i+}}}$$

avec y'_{ij} l'effectif transformé, y_{ij} l'effectif de la date j et la classe de taille i et y_{i+} la somme des effectifs de la date j .

2. Nous avons utilisé la méthode dite de sélection ascendante pas à pas (ou « *forward selection* ») pour sélectionner une partie des variables explicatives du modèle initial. Cette méthode commence par calculer la contribution de chacune des variables explicatives à la variation de la variable réponse (par des analyses canoniques séparées). Un test de significativité de la variable ayant la plus forte contribution partielle est réalisé. Si ce test est significatif, la variable est incluse dans le modèle. Puis la procédure est à nouveau réalisée sur les variables restantes en contrôlant les effets de celle déjà incluse dans le modèle. La procédure est réitérée jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de contributions partielles significatives. Lors du calcul de la sélection des variables, la valeur du seuil alpha généralement recommandée est une valeur supérieure à celle classiquement utilisée de 5%. Nous avons choisi une valeur de 20% (P. Legendre, communication personnelle). La RDA est par la suite réalisée avec les variables sélectionnées.

La contribution de chaque variable explicative a été testée par une analyse de variance et un test par permutations ainsi que la significativité des axes canoniques en utilisant l'outil RdaTest sous R (Legendre et Legendre 1998).

La transformation d'Hellinger, la procédure de sélection ascendante et l'analyse de RDA ont été réalisées sous R grâce à la librairie Vegan 1.11-4. (<http://vegan.r-forge-project.org/>).

I.1.3. ÉTUDE DE L'EFFET DE LA MAREE SUR LA DISTRIBUTION DES LARVES AU SEIN DE LA BAIE : APPROCHE ANALYTIQUE

Comme nous l'avons rappelé plus haut, les facteurs hydrodynamiques sont des facteurs essentiels pour le transport des larves des organismes benthopélagiques, et donc pour expliquer la distribution des larves dans l'espace à un temps t donné. Actuellement, aucun modèle hydrodynamique n'est disponible pour simuler le transport larvaire au sein de la baie de Morlaix.

En nous inspirant du modèle développé par Black et al. (1990), nous avons donc développé un modèle analytique dans le but d'étudier l'impact de la marée sur le pool larvaire émis dans la baie, et plus précisément sur le taux de rétention larvaire au sein de la baie. La méthode utilisée fait l'hypothèse que les caractéristiques hydrodynamiques de la baie sont exclusivement contraintes par les courants de marée. Dans cette approche, nous avons donc négligé l'effet du vent et des gradients de densité de l'eau de mer qui peuvent dans certains cas avoir une influence importante sur le transport larvaire (ex. chez le polychète tubicole *Owenia fusiformis*, Thiébaud et al. 1992). Ces hypothèses semblent toutefois recevables dans le cas de notre site d'étude et sur la période considérée. En effet, l'estuaire de la baie de Morlaix est situé dans une zone de régime de marée de type mégatidal, le marnage pouvant être de 9 m lors des plus grandes marées de vive-eau. Ceci induit des courants de marée importants, en particulier dans l'axe du chenal et dans la partie la plus au nord de la zone où ils peuvent atteindre voire dépasser 1 nœud. Par ailleurs, les données de vents ont montré une vitesse moyenne faible (1.5 km/h) sur la période d'étude de juillet et août 2006 (données MétéoFrance). De plus, les profils de densité de l'eau de mer (σ_T) calculés à partir des données de température et de salinité extraites de la sonde CTD ont montré une faible stratification en juillet et en août dans les sites de fond de baies (ex. sites 0 et 9), et une absence de stratification dans la partie ouverte vers le large (ex. sites 2 et 5) (Figure I.14 et annexe I.1). Ainsi, sur la période et le site étudiés, l'influence du vent et de la stratification de la masse d'eau peut être en première approximation négligée par rapport à l'influence de la marée.

Le principe et les équations à la base de ce modèle analytique sont présentés dans l'encadré I.4. Au sein de la baie de Morlaix, nous avons défini deux régions de caractéristiques hydrodynamiques différentes : (i) la baie *stricto sensu* (B), au sein de laquelle se situent les sites d'émission larvaire, et qui est uniquement sous l'influence des

courants de marée entrants et sortants $u(t)$ et (ii) la partie extérieure de la baie (E) dans laquelle les larves émises au sein de B peuvent être exportées et qui se trouve sous l'influence des courants de marée $u(t)$ et du courant résiduel du large U . L'emprise de la région E est déterminée par la distance maximale parcourue par une larve émise en B au cours de l'excursion de marée (amplitude maximale de marée x_T). Sa largeur L est donc variable selon la localisation du site d'émission larvaire au sein de B (voir figures de l'encadré 4). Le nombre de larves au sein des régions B et E à un temps t est noté respectivement $N_B(t)$ et $N_E(t)$. Le volume de chaque région à un temps t est noté $V_B(t)$ et $V_E(t)$, respectivement. Les concentrations larvaires sont supposées homogènes au sein de chaque région. Seule l'advection est prise en compte, c'est-à-dire que le nombre de larves au sein de chaque région varie seulement sous l'effet des courants de marée $u(t)$ et U . Durant un pas de temps Δt , le volume d'eau échangé entre les deux régions par les courants de marée $u(t)$ est noté $V_1(t)$ et le volume d'eau extrait de la région E sous l'effet de U est noté $V_2(t)$. Les détails des calculs des volumes $V_B(t)$, $V_E(t)$, $V_1(t)$ et $V_2(t)$ sont présentés dans l'encadré 4.

A chaque pas de temps, une proportion $V_2(t)/V_E(t)$ des larves de la région E est expulsée par le courant U . Pendant la marée descendante, une proportion $V_1(t)/V_B(t)$ des larves de la région B est expulsée dans la région E. L'évolution de $N_B(t)$ et $N_E(t)$ au cours de la marée descendante est donnée par les équations suivantes :

$$N_B(t + \Delta t) = N_B(t) - \frac{V_1(t)}{V_B(t)} \times N_B(t) \quad (1)$$

$$N_E(t + \Delta t) = N_E(t) + \frac{V_1(t)}{V_B(t)} \times N_B(t) - \frac{V_2(t)}{V_E(t)} \times N_E(t) \quad (2)$$

Au cours de la marée montante, la région B reçoit une portion $V_1(t)/V_E(t)$ des larves présentes dans la région E. L'évolution de $N_B(t)$ et $N_E(t)$ au cours de la marée montante est donnée par les équations suivantes :

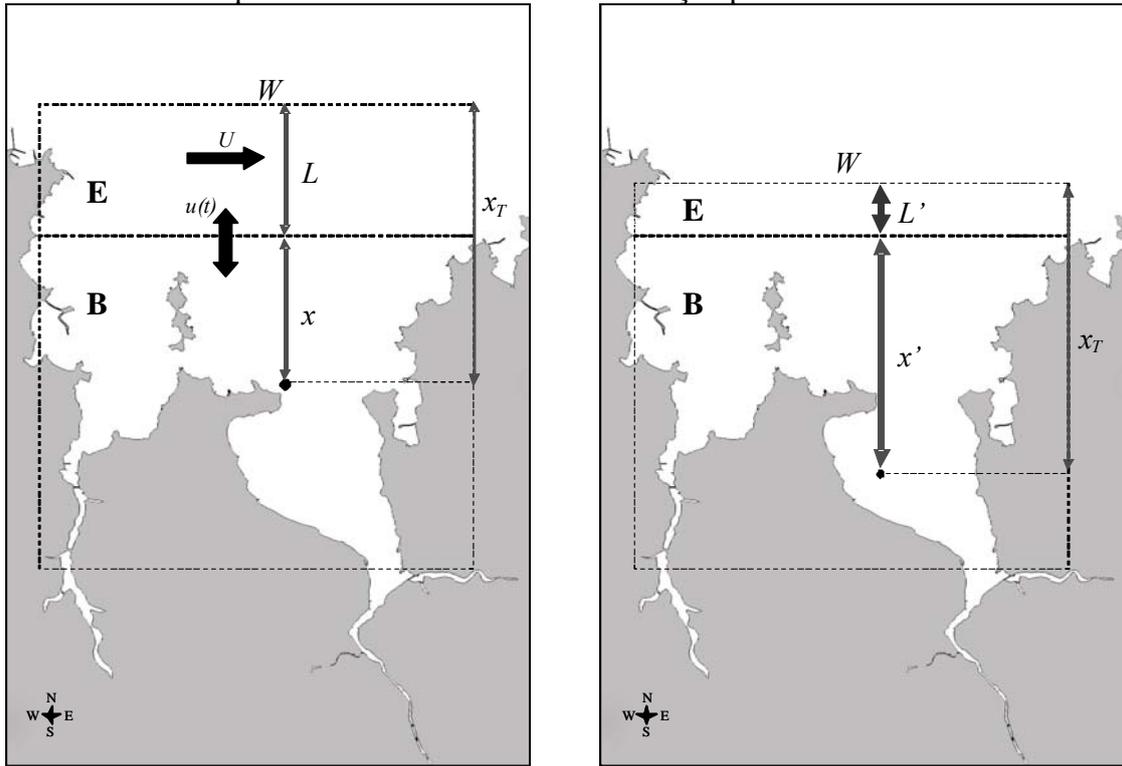
$$N_B(t + \Delta t) = N_B(t) + \frac{V_1(t)}{V_E(t)} \times N_E(t) \quad (3)$$

$$N_E(t + \Delta t) = N_E(t) - \frac{V_1(t)}{V_E(t)} \times N_E(t) - \frac{V_2(t)}{V_E(t)} \times N_E(t) \quad (4)$$

Nous avons testé des conditions de courant $u(t)$ en conditions de marée de vive-eau et de marée de morte-eau. Pour chacune de ces conditions, nous avons testé (1) cinq valeurs

Encadré 4. Présentation du principe de construction du modèle analytique

Une représentation schématique de la baie de Morlaix a été conçue pour la réalisation du modèle analytique.



Selon cette représentation, la région B est délimitée au nord par la section $s_1(t)$. Le site d'émission larvaire (population adulte) est localisé au sein de la région B à une distance x de la section $s_1(t)$. La région E représente la zone externe de la baie où les larves sont exportées depuis B par la marée. L'emprise de la région E est déterminée par la distance maximale parcourue par une larve émise en B au cours de l'excursion de marée (amplitude maximale de marée x_T). Sa largeur L est donc variable selon la localisation du site d'émission larvaire au sein de B et est égale à $x_T - x$ où x_T est l'amplitude maximale de marée. Le schéma illustre la variation de L selon le point d'émission x ou x' . La surface $s_1(t)$ de la section séparant les régions B et E varie selon le cycle de marée et est définie par l'équation suivante :

$$s_1(t) = W \times (h + \varepsilon(t)) \quad (1)$$

avec W la largeur de la baie, h la profondeur moyenne de la région, et $\varepsilon(t)$ la hauteur de l'élévation du niveau d'eau en fonction de la marée. La surface $s_2(t)$ de la section de E, perpendiculaire à la direction de U , varie également en fonction de la marée suivant l'équation :

$$s_2(t) = L \times (h + \varepsilon(t)) = (x_T - x) \times (h + \varepsilon(t)) \quad (2')$$

Le volume $V_B(t)$ de la région B est calculé à partir de la surface de la baie S , la profondeur moyenne de la baie h , et l'élévation $\varepsilon(t)$ suivant l'équation :

$$V_B(t) = S \times (h + \varepsilon(t)) \quad (3')$$

et le volume $V_E(t)$ de la région E est calculé suivant l'équation:

$$V_E(t) = W \times s_2(t) \quad (4')$$

Le volume $V_1(t)$ représente la masse d'eau échangée entre les deux régions B et E au cours d'un cycle de marée sous l'action des courants de marée $u(t)$ à travers la section $s_1(t)$ pour chaque pas de temps Δt . Il se calcule selon l'équation :

$$V_1(t) = u(t) \times s_1(t) \times \Delta t \quad (5')$$

et le volume $V_2(t)$ extrait de la région E sous l'action du courant résiduel U à travers la section $s_2(t)$ à chaque pas de temps Δt est défini par l'équation :

$$V_2(t) = U \times s_2(t) \times \Delta t \quad (6')$$

D'après les équations ci-dessus, les équations permettant de calculer le nombre de larves dans les régions B et E du modèle sont :

A marée descendante :
$$N_B(t + \Delta t) = N_B(t) \times \left(1 - \frac{u(t) \times W \times \Delta t}{S} \right) \quad (7')$$

$$N_E(t + \Delta t) = N_E(t) \times \left(1 - \frac{U \times \Delta t}{W} \right) + \frac{u(t) \times W \times \Delta t}{S} \times N_B(t) \quad (8')$$

A marée montante :
$$N_B(t + \Delta t) = N_B(t) + \frac{u(t) \times \Delta t}{(x_T - x)} \times N_E(t) \quad (9')$$

$$N_E(t + \Delta t) = N_E(t) \times \left(1 - \frac{U \times \Delta t}{W} - \frac{u(t) \times \Delta t}{(x_T - x)} \right) \quad (10')$$

Les valeurs des différents paramètres utilisés dans le modèle analytique sont décrites dans le tableau ci-dessous :

Paramètre	Signification	Valeur	Source
L	Largeur de la région E	$x_T - x$	
x_T	Amplitude maximale de marée	10000 m	Cabioch and Douvillé 1979
x	Distance entre la population émettrice et la région E	de 1000 m à 8000m	
W	Longueur de la région E (=largeur de la baie)	10813 m	D'après le SHOM [®]
h	Profondeur moyenne des régions B and E	15 m	D'après le SHOM [®]
$\varepsilon(t)$	Élévation du niveau de la mer au cours du cycle de marée	Valeurs horaires (m) (entre 2,15 et 7,94m)	D'après le SHOM [®] , www.shom.fr
S	Surface de la baie (sous le zéro hydrographique)	38 421 300 m ²	D'après le SHOM [®]
Δt	Pas de temps des calculs	Une heure	
$u(t)$	Courants de marée	Valeurs horaires (cm s ⁻¹) (entre 5,14 et 51,39 cm s ⁻¹)	Carte de la baie (SHOM) [®]
U	Courant résiduel	Entre 1 cm s ⁻¹ et 5 cm s ⁻¹	Salomon & Breton (1991)

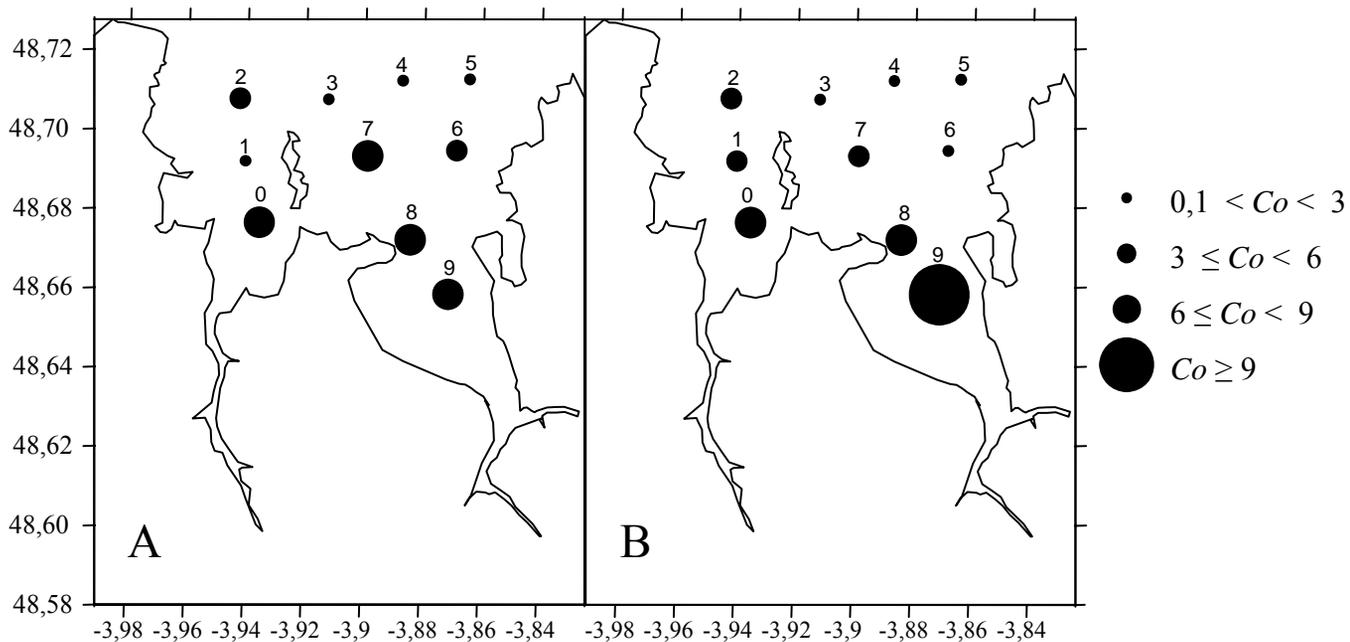


Figure I.2. Distribution spatiale des concentrations larvaires (Co) (nombre de larves par m^3) de *Crepidula fornicata* au sein de la baie de Morlaix pour les échantillonnages réalisés le 20 juillet (A) et le 4 août 2006 (B).

Tableau I.3. Résultats de l'analyse de régression multiple entre les concentrations larvaires de *Crepidula fornicata* et les coordonnées géographiques pour les échantillonnages 1 et 2.

	ddl	R^2	F	p	Coordonnées	p
(1) 20/07/06	7	0,737	9,835	0,009	X	0,778
					Y	0,003
(2) 04/08/06	7	0,68	7,465	0,018	X	0,471
					Y	0,007

de U : 3 cm s^{-1} , correspondant à une valeur couramment utilisée dans la littérature (ex. Salomon et Breton 1991), et 1, 2, 4 et 5 cm s^{-1} pour explorer l'effet des variations de U , et (2) différents sites d'émission dont l'un correspond au site 8 (caractérisé par la plus forte densité d'adultes), les 8 autres (4 en amont et 4 en aval du site 8) permettant de tester différentes largeurs de la région E et donc l'influence de la localisation des adultes sur le taux de rétention larvaire. Un pas de temps Δt d'une heure a été choisi. Les valeurs de courants $u(t)$ et l'élévation de la surface utilisée dans le calcul du volume ont été obtenues pour chaque heure sur un cycle de marée de 12 heures (données obtenues auprès du SHOM, Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, www.shom.fr). Les calculs ont été réalisés sur une durée de 15 jours correspondant à la durée de vie larvaire moyenne aux températures mesurées durant cette étude (cf. chapitre III). Les valeurs de chaque paramètre sont indiquées dans le tableau figurant dans l'encadré I.4. Au total, 90 calculs de taux de rétention larvaire, correspondant au nombre de larves restant dans la région B, après 15 jours, à marée hautes, ont été effectués.

I.2. RESULTATS :

I.2.1. DISTRIBUTION SPATIALE DES CONCENTRATIONS LARVAIRES

Les concentrations larvaires au sein de la baie de Morlaix s'échelonnent entre 1 et 8 larves par m^3 pour l'échantillonnage 1 (20 juillet 2006; Fig. I.2.A) et entre 1 et 34 larves par m^3 pour l'échantillonnage 2 (4 août 2006 ; Fig. I.2.B). Pour les deux dates d'échantillonnage, l'analyse de régression multiple entre les concentrations larvaires et les coordonnées géographiques des sites montre une relation significative suivant un gradient « côte-large » (i.e. latitude, axe Y; Tableau I.3) : les concentrations larvaires sont structurées entre le fond et le large de la baie, avec respectivement de fortes et de faibles concentrations. Il n'y a en revanche pas de structure selon la longitude (coordonnée X).

I.2.2. DISTRIBUTION ET STRUCTURE DE TAILLE DES ADULTES

Les individus juvéniles et adultes benthiques sont distribués de manière très hétérogène (Fig. I.3 et Tableau I.2) au sein de la baie. L'essentiel des individus a été observé et prélevé en fond de baie dans l'estuaire de la rivière de Morlaix, aux sites 8 (304 individus) et 9 (115 individus). Une trentaine d'individus ont été échantillonnés aux sites 0 et 3. Pour les sites 1 et 7, leur nombre est anecdotique. Pour chaque site où le nombre d'individus le permet (0, 3, 8 et 9), une analyse de décomposition modale a été effectuée, l'hypothèse nulle de

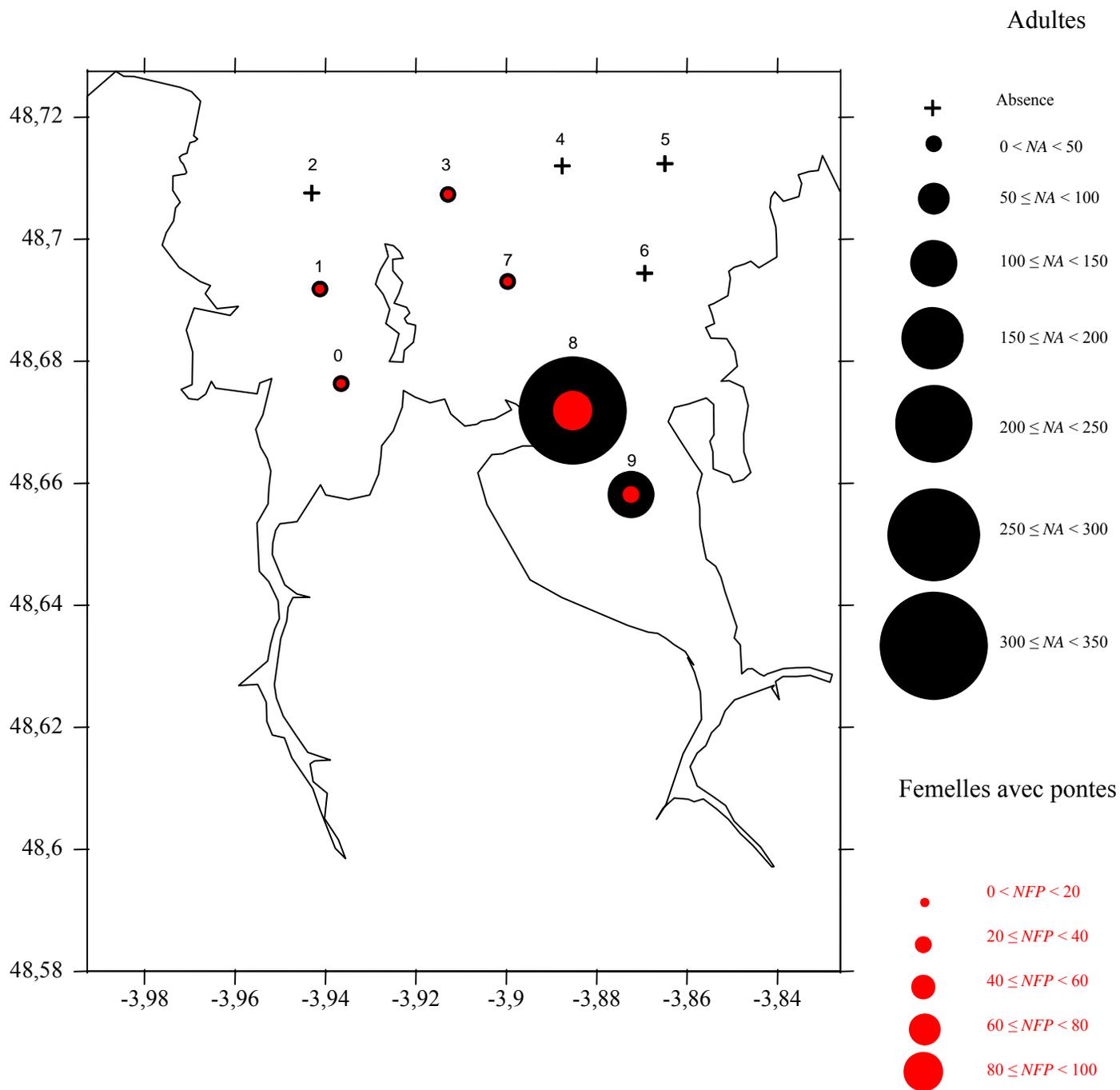


Figure I.3. Distribution spatiale du nombre d'adultes (*NA*) de *Crepidula fornicata* (cercle noir) et du nombre de femelles avec pontes (*NFP*, cercle rouge) au sein de la baie de Morlaix (échantillonnage réalisé la 3^{ème} semaine de juillet 2006). Ces nombres correspondent au nombre d'individus observés et prélevés au cours d'une plongée de 13 minutes.

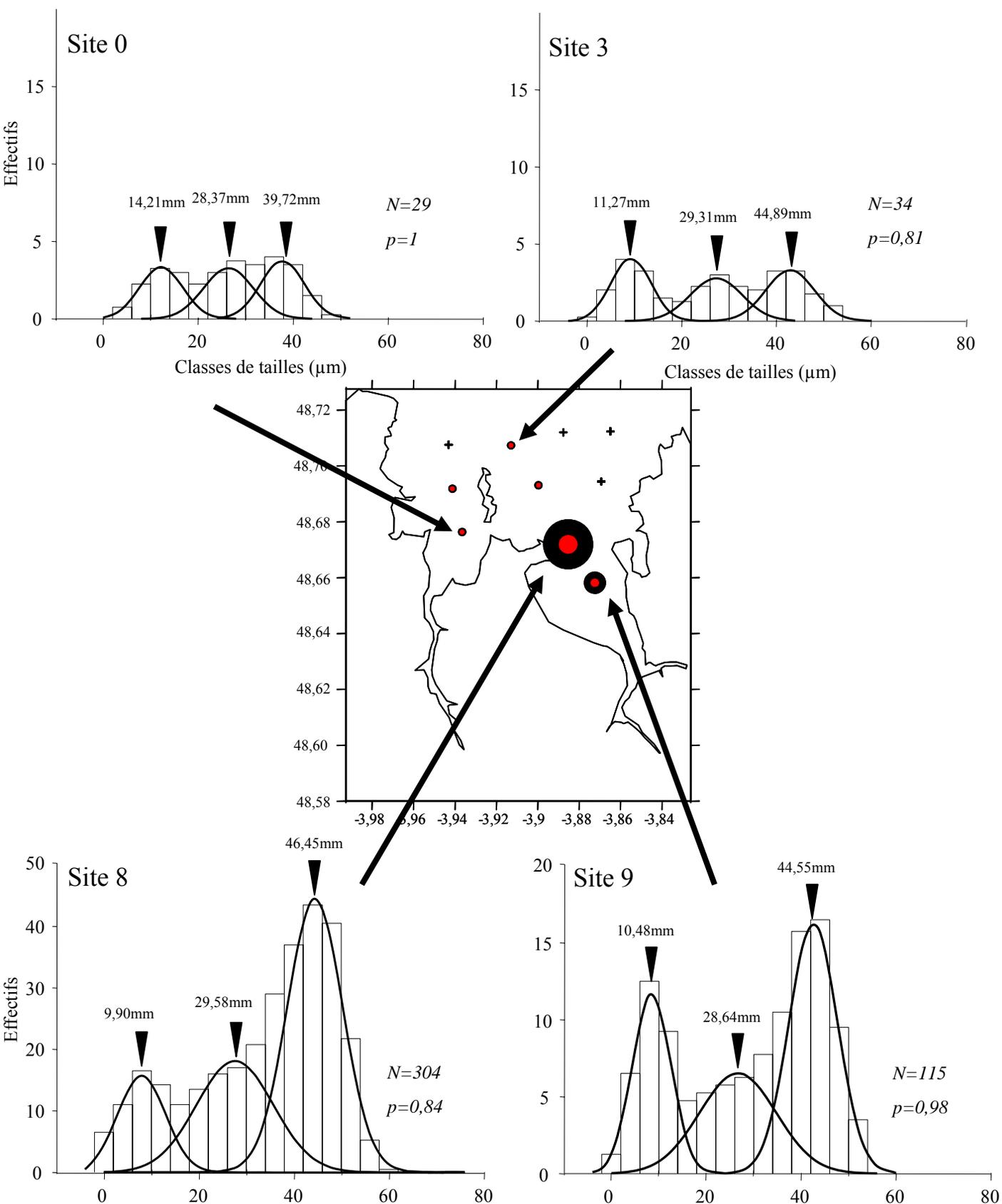


Figure I.4. Distribution des fréquences de tailles des individus benthiques de *Crepidula fornicata* et décompositions modales associées dans 4 sites de la baie de Morlaix (indiqués par des flèches sur la carte centrale; carte correspondant à la fig. 3). N est l'effectif de l'échantillon, p la probabilité d'ajustement du modèle théorique aux données (test de χ^2). Les moyennes de chaque mode sont notées par les flèches noires.

Tableau I.4. Valeurs des paramètres environnementaux mesurés et tailles moyennes (avec l'écart-type, ET) des larves de *Crepidula fornicata* aux 3 dates d'échantillonnage et pour chacun des sites étudiés.

	Variables environnementales			
	Température moyenne (°C)	Salinité moyenne	Chlorophylle <i>a</i> ($\mu\text{g l}^{-1}$) en surface	Taille moyenne (μm) \pm ET
(1) 20/07/06				
9	17,27	35,41	1,82	457,12 \pm 54
8	16,09	35,31	1,24	480,60 \pm 59
7	16,62	35,31	1,55	503,07 \pm 78
6	16,82	35,35	2,26	435,60 \pm 48
5	15,94	35,28	2,47	458,23 \pm 79
4	15,93	35,28	2,40	506,00 \pm 59
3	16,40	35,31	2,04	460,61 \pm 51
2	16,97	35,25	2,33	483,41 \pm 60
1	16,84	35,21	1,51	396,00 \pm 29
0	18,40	35,50	2,33	389,33 \pm 25
(2) 04/08/06				
9	16,56	35,44	2,04	464,54 \pm 52
8	16,03	35,41	1,15	526,22 \pm 90
7	16,31	35,34	2,40	539,10 \pm 81
6	16,47	35,35	1,82	544,50 \pm 76
5	16,21	35,38	1,84	491,40 \pm 81
4	16,12	35,33	2,33	499,40 \pm 41
3	16,57	35,34	2,55	475,20 \pm 34
2	17,09	35,31	2,11	480,37 \pm 69
1	17,12	35,32	1,71	423,95 \pm 54
0	17,52	35,51	2,33	443,40 \pm 57
(3) 21/08/06				
9	15,97	35,25	-	506,29 \pm 88
8	15,84	35,25	-	549,12 \pm 82
7	16,33	35,22	-	555,21 \pm 77
6	16,30	35,23	-	551,60 \pm 80
5	15,55	35,26	-	572,68 \pm 54
4	15,60	35,24	-	536,40 \pm 60
3	15,95	35,24	-	509,52 \pm 74
2	16,49	35,22	-	539,64 \pm 87
1	16,62	35,19	-	494,12 \pm 75
0	18,02	35,05	-	481,12 \pm 65

normalité des distributions de taille ayant été rejetée. Les probabilités d'ajustement du modèle théorique sont toutes supérieures à 0,8 (test de χ^2). Trois modes sont observées pour chacun des sites. Pour les sites 8 et 9, la présence d'une première cohorte importante en termes d'effectif traduit l'arrivée récente de jeunes individus dans la population. La proportion relative de cette première cohorte est la plus importante au site 9. Pour les sites 0 et 3, cette première cohorte est également présente mais les effectifs sont relativement faibles suggérant une moindre arrivée de juvéniles (Fig. I.4).

I.2.3. RELATIONS ENTRE LES CONCENTRATIONS LARVAIRES, LA PRESENCE DES ADULTES ET LES PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX MESURES

Les valeurs des paramètres environnementaux sont présentées dans le tableau I.4. Pour les échantillonnages 1 et 2, la figure 5 et le tableau I.5A présentent les résultats de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) avec respectivement la projection des variables et des sites dans le plan formé des deux premiers axes factoriels et la contribution (%) des variables et des sites aux axes. Le tableau I.5B des corrélations entre variables montre que la concentration larvaire est positivement et significativement corrélée au nombre d'adultes présent sur le fond pour l'échantillonnage 1; ces derniers étant à leur tour positivement et significativement corrélés au nombre de femelles avec ponte. Le nombre d'adultes et le nombre de femelles avec ponte sont négativement et significativement corrélés à la profondeur et à la teneur en chlorophylle *a*. Ces mêmes corrélations sont retrouvées pour l'échantillonnage 2 excepté entre la concentration larvaire et le nombre d'adultes. Pour les deux dates, les résultats montrent deux groupes de sites qui s'opposent le long de l'axe F1 : le groupe A correspondant aux sites du fond de la baie (0, 9 et 8) et le groupe B rassemblant les sites plus au centre ou au large de la baie (1, 2, 3, 4, 5, 6 et 7). Le groupe A est caractérisé par de fortes concentrations larvaires, plus particulièrement pour les sites 8 et 9 qui contribuent pour 63% (date1) et 73% (date2) à l'axe F1, et par un grand nombre d'adultes et de femelles avec ponte. A l'inverse les individus du groupe B sont caractérisés par une profondeur plus importante traduisant les positions plus au large. L'axe F2 sépare les sites en fonction de la température et de la salinité pour la date 2. Les températures les plus élevées ont été enregistrées en fond de baie pour les sites 8 et 9 et plus particulièrement au site 0, contribuant à lui seul à plus de 50% à l'axe F2.

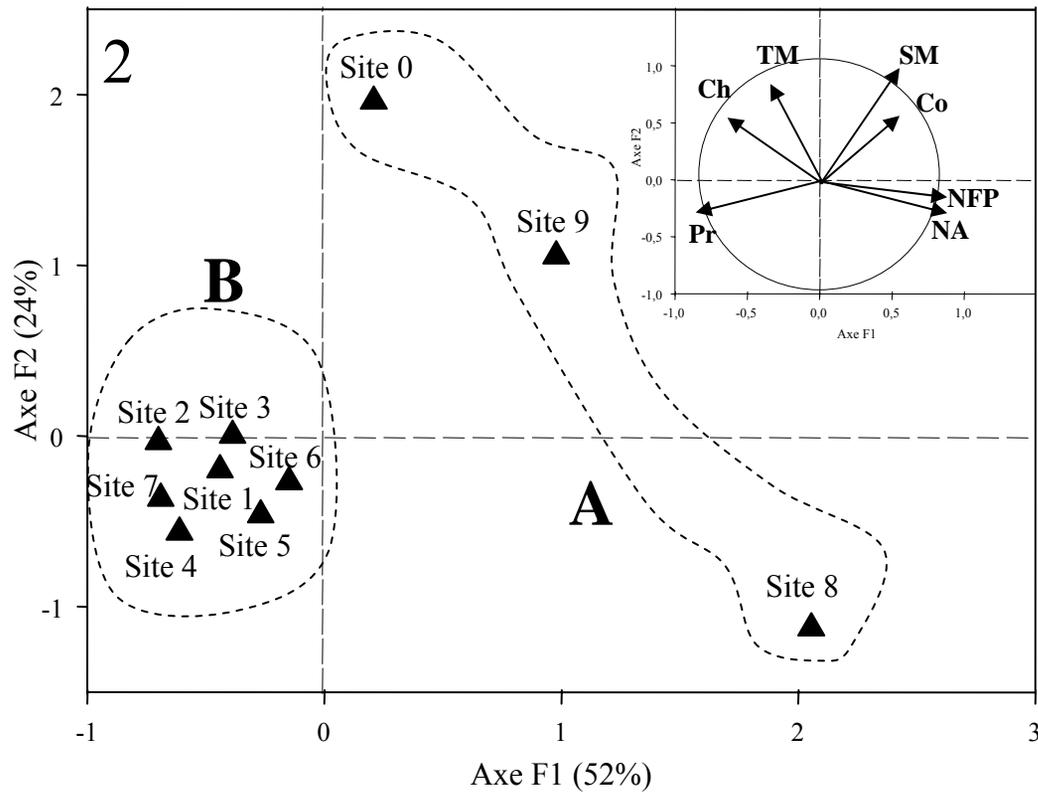
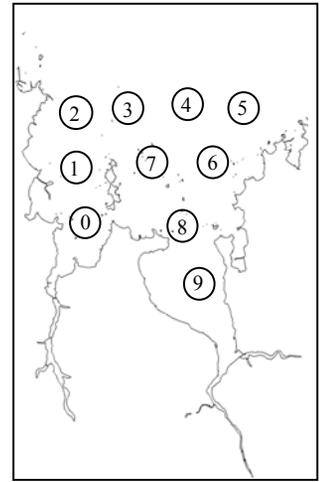
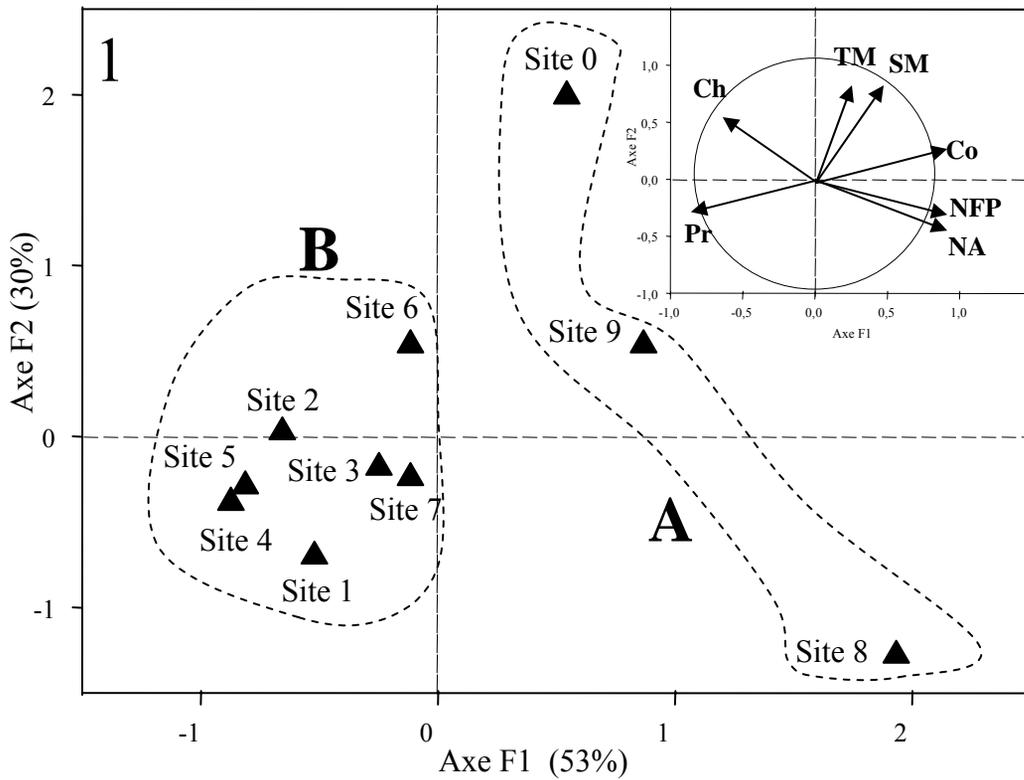


Figure I.5. Résultats de l'ACP: ordinations des 10 sites pour les échantillonnages 1 (en haut) et 2 (en bas) basées sur les deux premières composantes principales (Tableau I.5A). Les cercles des corrélations sont représentés en étiquette sur les graphiques (Tableau I.5B). Les sites, dont la localisation est rappelée dans la petite carte sur le côté, sont groupés (A et B) en fonction de leur position sur l'axe 1, Co=concentration larvaire (larves par m³), NA= nombre d'adultes, NFP= nombre de femelles avec ponte, SM= salinité moyenne, TM=température moyenne (°C), Ch= Chlorophylle a (µg l⁻¹), Pr= Profondeur (m).

Tableau I.5A. Résultats de l'ACP examinant les relations entre l'abondance larvaire, la présence des adultes et les variables environnementales mesurées en baie de Morlaix. Contributions de chaque variable aux axes F1 et F2 des ACP pour les échantillonnages 1et 2. Co=concentration larvaire (larves par m³), NA= nombre d'adultes, NFP= nombre de femelles avec ponte, SM= salinité moyenne, TM=température moyenne (°C), Ch= Chlorophylle a (µg l⁻¹), Pr= Profondeur (m)

	ACP 20/07/06 (1)		ACP 04/08/06 (2)	
	AxeF 1	Axe F2	AxeF 1	Axe F2
Valeurs propres	3,72	2,13	3,62	1,69
% de la variance expliquée	53,17	30,36	51,67	24,16
Contribution des variables (%)				
Co	19,67	2,47	7,95	12,93
NA	21,98	6,57	24,78	2,88
NFP	21,57	7,44	24,19	3,72
SM	6,38	32,65	9,30	30,42
TM	1,39	34,45	1,65	32,32
Ch	10,12	13,12	12,50	12,05
Pr	18,89	3,30	19,63	5,67
Contribution des sites (%)				
site0	4,21	56,65	0,63	54,92
site1	3,88	7,03	2,77	0,56
site2	6,16	0,01	7,00	0,02
site3	0,88	0,48	2,13	0,00
site4	10,89	2,13	5,33	4,54
site5	9,43	1,21	1,02	3,06
site6	0,19	4,09	0,31	1,03
site7	0,19	0,84	6,80	1,92
site8	53,42	23,48	60,34	18,08
site9	10,74	4,09	13,67	15,88

Tableau I.5B. Résultats de l'ACP examinant les relations entre l'abondance larvaire, la présence des adultes et les variables environnementales mesurées en baie de Morlaix. Matrices de corrélations (coefficient de Spearman) entre variables pour les ACP du 1^{er} et 2^{ème} échantillonnage. Les nombres en gras signalent les corrélations significatives ($\alpha=0.05$). Les abréviations sont indiquées au tableau 5A.

(1) 20/07/06	Co	NA	NFP	SM	TM	Ch
Co						
NA	0,64					
NFP	0,62	1,00				
SM	0,58	0,14	0,11			
TM	0,43	-0,15	-0,16	0,73		
Ch	-0,50	-0,65	-0,66	0,19	0,11	
Pr	-0,60	-0,70	-0,69	-0,67	-0,29	0,21
(2) 04/08/06	Co	NA	NFP	SM	TM	Ch
Co						
NA	0,40					
NFP	0,36	1,00				
SM	0,53	0,36	0,34			
TM	0,04	-0,35	-0,35	0,28		
Ch	-0,08	-0,67	-0,69	-0,05	0,26	
Pr	-0,41	-0,69	-0,68	-0,73	-0,02	0,42

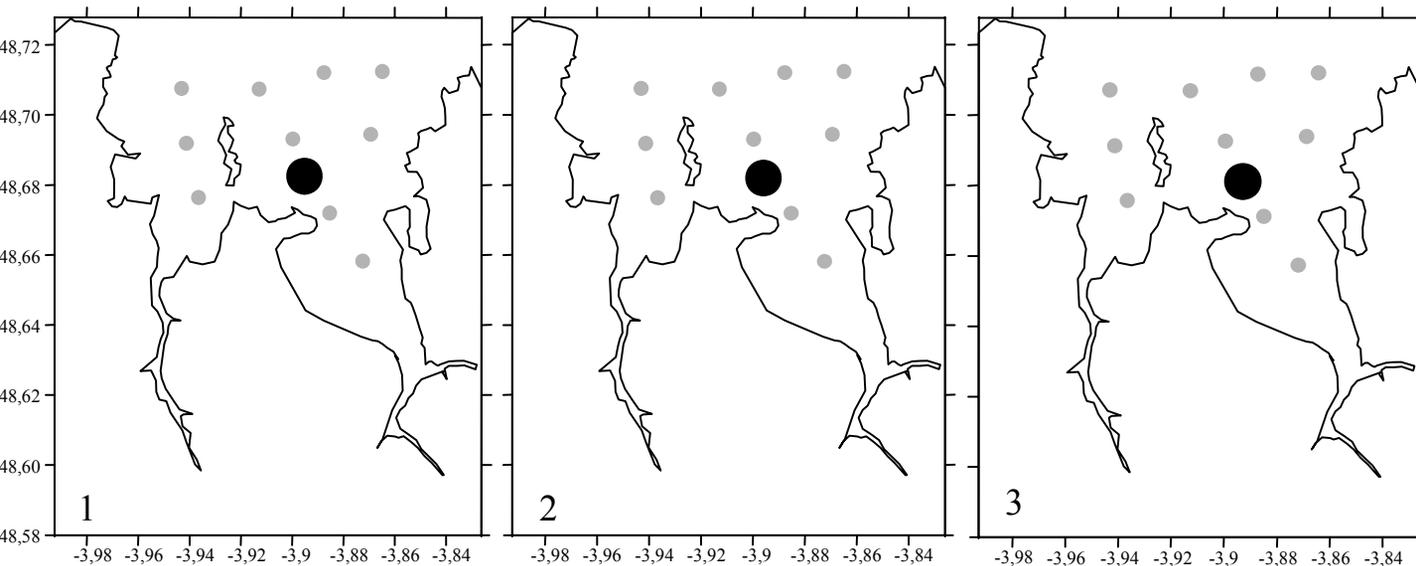


Figure I.6. Position du barycentre des tailles moyennes des larves de *Crepidula fornicata* (cercle noir) aux 3 dates d'échantillonnage. Les sites étudiés sont représentés par les cercles gris clairs.

Tableau I.6. Comparaison des tailles moyennes des larves de *Crepidula fornicata* entre les 10 sites étudiés dans la baie de Morlaix.

Résultats des tests de comparaison multiple de Kruskal-Wallis et des tests *a posteriori* de comparaison deux à deux pour les 3 dates d'échantillonnage. Les résultats des tests de comparaison deux à deux sont présentés dans l'ordre des échantillonnages (1^{er}/2^{ème}/3^{ème}). S et NS signifient respectivement que le test est significatif (en gras) et non-significatif au seuil de 5%.

Tests de Kruskal-Wallis			
	H	ddl	p
Echantillonnage 1	86,96	9	0,0001
Echantillonnage 2	69,82	9	0,0001
Echantillonnage 3	170,53	9	0,0001

Tests <i>a posteriori</i> de comparaison deux à deux									
	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5	Site 6	Site 7	Site 8	Site 9
Site 2	NS/NS/NS								
Site 3	NS/NS/NS	NS/NS/NS							
Site 4	NS/NS/NS	NS/NS/NS	NS/NS/NS						
Site 5	NS/NS/NS	NS/NS/NS	NS/NS/NS	NS/NS/NS					
Site 6	NS/NS/S	NS/NS/S	NS/NS/S	NS/NS/S	NS/NS/NS				
Site 7	NS/NS/NS	NS/NS/NS	NS/NS/NS	NS/NS/NS	NS/NS/NS	NS/NS/S			
Site 8	S/S/S	S/S/S	NS/S/S	NS/NS/S	S/S/NS	S/NS/S	S/S/S		
Site 9	S/S/S	S/S/S	NS/S/S	NS/NS/S	S/NS/NS	S/NS/NS	S/S/S	NS/NS/NS	
Site 0	NS/NS/S	NS/NS/S	NS/NS/S	NS/NS/S	NS/NS/NS	NS/NS/NS	NS/NS/S	S/NS/NS	S/NS/NS

I.2.4. DISTRIBUTION SPATIALE DES TAILLES DES LARVES

Toutes les larves mesurées aux cours des trois échantillonnages spatiaux ont une taille inférieure à la taille classiquement reconnue comme étant la taille à la compétence à la métamorphose larvaire (900-1100 μm ; Pechenik et Heyman 1987 ; voir aussi chapitre III). Trois larves seulement s'approchent de cette taille limite, toutes prélevées au cours du troisième échantillonnage (21 août 2006): une au site 2 (800 μm) et deux au site 3 (800 et 900 μm).

Les tailles moyennes des larves échantillonnées à chaque site et chaque date sont présentées dans le tableau I.4. Quelle que soit la date considérée, le test de comparaison multiple de Kruskal-Wallis est hautement significatif ($p < 10^{-3}$), illustrant l'hétérogénéité des tailles moyennes au sein de la baie. Les résultats détaillés des tests de Kruskal-Wallis et des tests *a posteriori* sont présentés dans le tableau I.6. Les sites 2, 3, 4, 5 et 7 ne présentent pas de différence de taille moyenne significative, ce quelle que soit l'échantillonnage. A l'inverse, les sites 8 et 9 ont une taille moyenne significativement différente des sites 1, 2 et 7 aux 3 dates. La position du barycentre des tailles moyennes (Fig. I.6) montre la stabilité de la distribution des tailles moyennes sur la durée de l'étude confirmant ainsi dans le temps la ségrégation entre les sites du fond de la baie et ceux situés plus à l'extérieur.

L'analyse des histogrammes de fréquences de taille des larves échantillonnées à chaque site au cours du troisième échantillonnage nous permet d'affiner nos observations (Fig. I.7). Un changement de structure de taille est observé entre les points du fond de baie, caractérisés par une dominance de larves de faible taille (particulièrement aux sites 8 et 9), et les sites situés plus au large qui se distinguent par une proportion plus importantes de larves de grandes tailles (exemple des sites 2 et 4). Le décalage vers les classes de tailles plus grandes entre le fond et le large est également illustré par les médianes des distributions (Fig. I.7). Il est à noter que si les données de l'ensemble des sites sont rassemblées, l'hypothèse nulle de normalité est rejetée. Les modes et écart-types issus de la décomposition modale sont donnés sur la figure I.8. Par le rétrocalcul (Encadré I.3), l'âge du premier mode, représentant 54.30% des individus, a été estimé entre 2,5 jours et 3,9 jours, considérant un développement à 18,4°C et 15,5°C respectivement. Pour le deuxième mode, représentant 45.69% des individus, l'âge a été estimé entre 5,2 et 8,2 jours.

Dans un troisième temps, les relations entre la structure de taille observée à chaque site et les variables environnementales ont été analysées par une analyse canonique de redondance (RDA). L'utilisation de la méthode de sélection ascendante a permis de

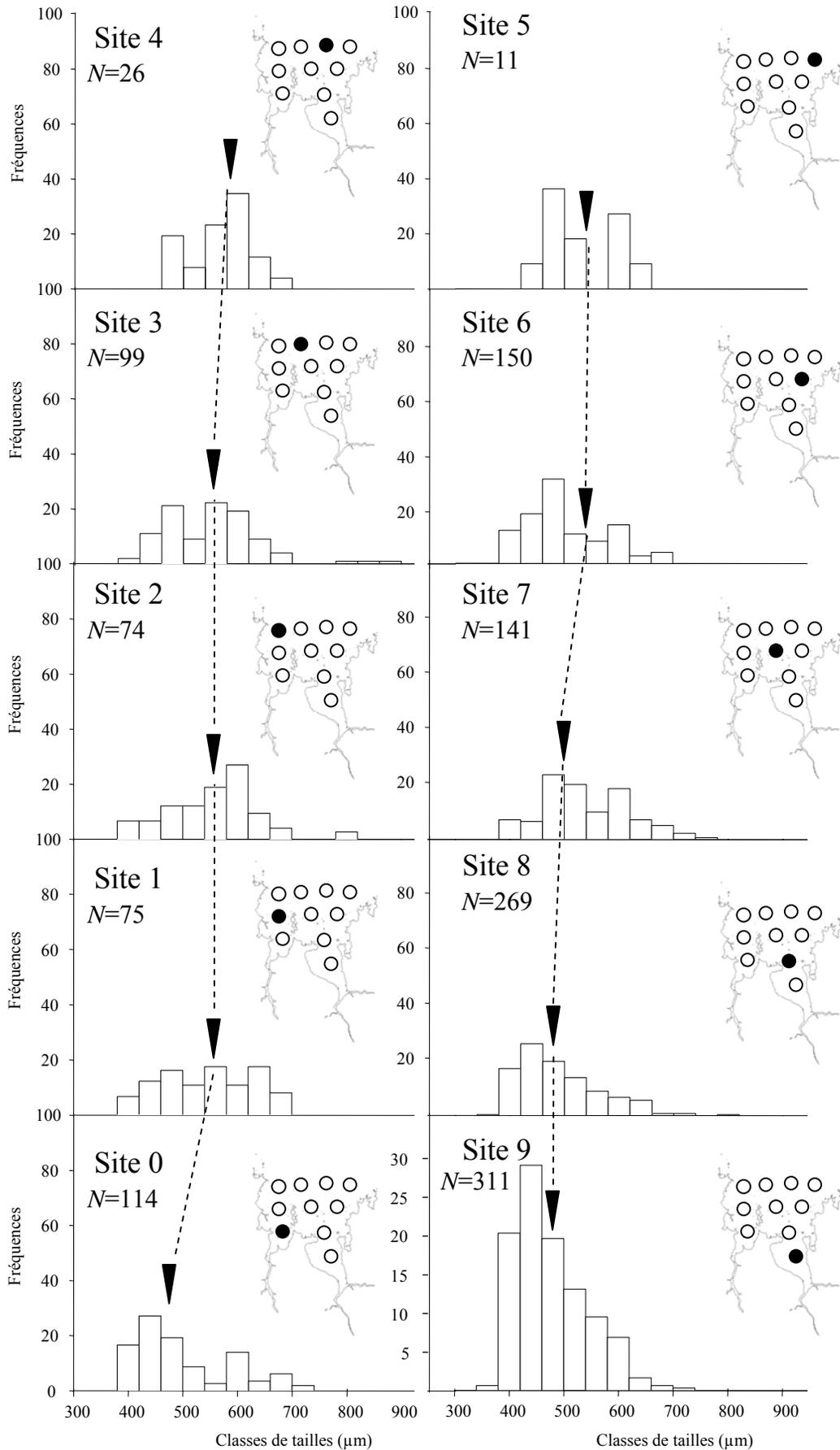


Figure I.7. Distribution des larves en classes de tailles de 40 μm pour chacun des 10 sites étudiés en baie de Morlaix lors du troisième échantillonnage (effectifs en pourcentage). Les flèches noires indiquent la médiane de la distribution, N est égal au nombre de larves échantillonnées par site.

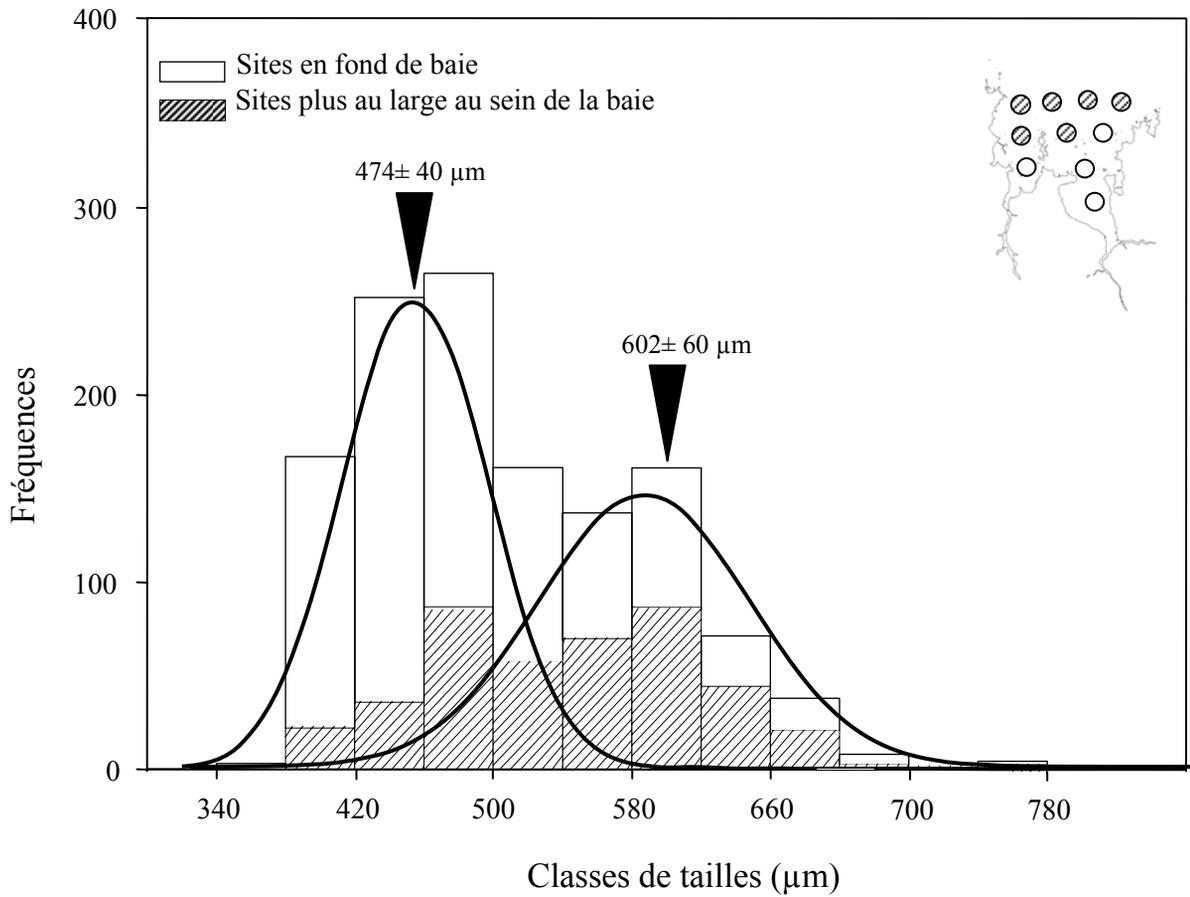


Figure I.8. Résultats de la décomposition modale réalisée sur l'ensemble des données du troisième échantillonnage (tous sites confondus): deux groupes d'âges sont identifiés. La moyenne de chaque gaussienne est positionnée par les flèches noires et l'écart-type est également indiqué. Les histogrammes blancs et rayés représentent la contribution respective des deux groupes discriminés par l'analyse canonique des redondances (RDA, voir figure I.9). Ces deux groupes sont positionnés sur la carte en étiquette.

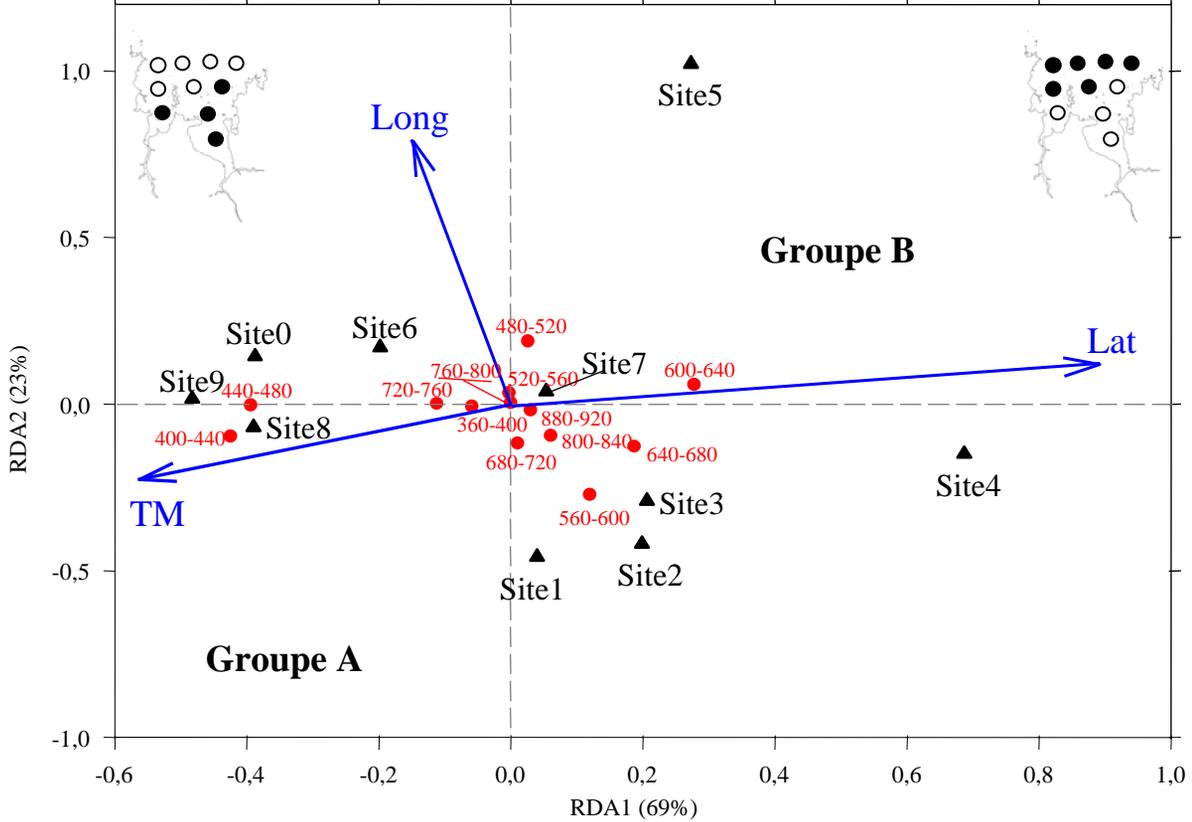


Figure I.9. Résultats de la RDA (échantillonnage 3): ordination des 10 sites selon les axes canoniques RDA1 et RDA2. Les variables explicatives en bleu (TM pour température moyenne, Lat et Long pour Latitude et Longitude) sont projetées sur le plan ainsi que les classes de tailles (en rouge) caractérisant les 10 sites (en noir). Les sites se séparent en deux groupes (A et B) sur l'axe 1.

Tableau I.7A. Distribution spatiale des tailles larvaires. Analyse canonique de redondance. Résultats de la sélection des variables par la méthode ascendante au seuil de 20%.

Variabiles	Ordre	R ²	R ² cumulée	F	<i>p</i>
Latitude	1	0,44	0,44	6,39	0,002
Latitude x Longitude	2	0,11	0,56	1,87	0,096
Température moyenne x Latitude x Longitude	3	0,10	0,66	1,82	0,143

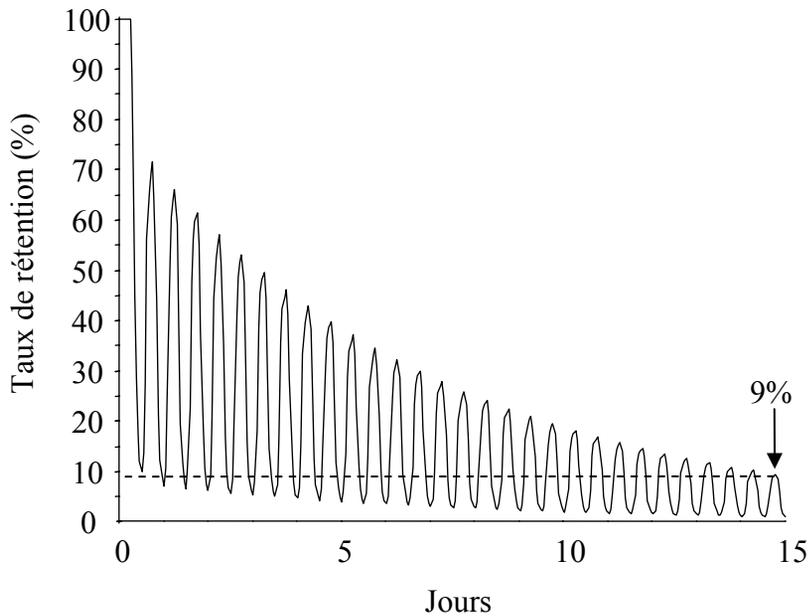
Tableau I.7B. Distribution spatiale des tailles larvaires. Résultats de l'analyse canonique de redondance (RDA) effectuée entre la matrice de distribution des classes de tailles par site et la matrice des variables explicatives sélectionnées (cf. tableau 7A)

	RDA1	RDA2	
Valeurs propres	0,055	0,18	
% de la variance expliquée	0,69	0,23	
Contribution des variables explicatives			
	ddl	F	<i>p</i>
Température moyenne	1	1,82	0,17
Longitude	1	2,57	0,10
Latitude	1	5,07	0,005
Statistiques F sur les valeurs propres			
	F	<i>p</i>	
RDA1	6,91	0,001	
RDA2	2,85	0,02	

sélectionner la latitude, la longitude et la température moyenne comme variables les plus pertinentes au seuil de 20% (Tableau I.7A). La RDA a alors été réalisée avec ces trois variables explicatives. L'analyse de variance sur la RDA est significative ($p=0.005$). Les résultats de la RDA montrent l'existence de deux groupes opposés de manière significative ($p<10^{-3}$) le long de l'axe 1 (RDA1) et expliquant 69% de la variance totale (Tableau I.7B et figure 9). La latitude contribue de manière significative à la variance totale ce qui illustre la présence d'une structure spatiale entre le fond et la sortie de la baie. Le groupe A, correspondant aux sites du fond de la baie (0, 8 et 9) et au site 6 (latitude plus faible), est caractérisé par des températures plus élevées et la présence des petites classes de tailles. A l'opposé, le groupe B (sites plus au large, latitudes plus grandes) se différencie du groupe A par de plus faibles températures et des classes de tailles plus grandes. Cependant les plus grandes classes de tailles (de 680 à 920 μm) fortement sous-représentées sont regroupées à la croisée des axes et ne permettent pas de distinguer un site en particulier.

I.2.5. INFLUENCE DE LA MAREE SUR LE TRANSPORT LARVAIRE :

Les résultats issus du modèle analytique construit pour analyser l'influence de la marée sur les taux de rétention à l'échelle de la baie sont présentés dans la figure I.10, et illustrent uniquement les calculs effectués pour des courants de marée de vive-eau (les résultats à morte-eau, sensiblement les mêmes, ne sont pas présentés). Au cours du temps (au cours des cycles de marée successifs), le nombre de larves décroît avec une intensité fonction du courant résiduel agissant au sein de la région E (Fig. I.10A). Par exemple, au site 8, avec un courant résiduel U de 3 cm s^{-1} , pour 100 larves émises, 91 sont perdues après 15 jours (Fig. I.10A). Pour une valeur de courant résiduel U de 3 cm s^{-1} et quel que soit le site d'émission larvaire testé, le taux de rétention n'excède pas 20% (Fig. I.10B). Dans le cas où les larves sont uniquement émises du site 8 ($x=5600$ m), le taux de rétention décroît de 36% à 2% lorsque U varie respectivement de 1 à 5 cm s^{-1} (Fig. I.10B). Il y a donc sous l'effet de la marée une exportation rapide et importante des larves, accentuée pour les larves présentes dans la partie la plus au large de baie.

A

Marée de vives eaux

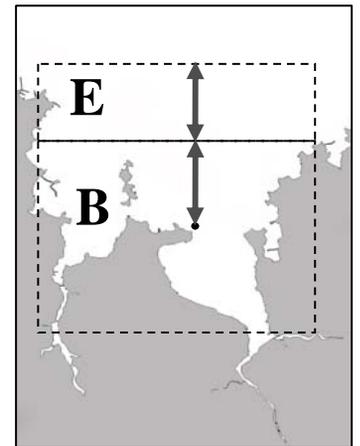
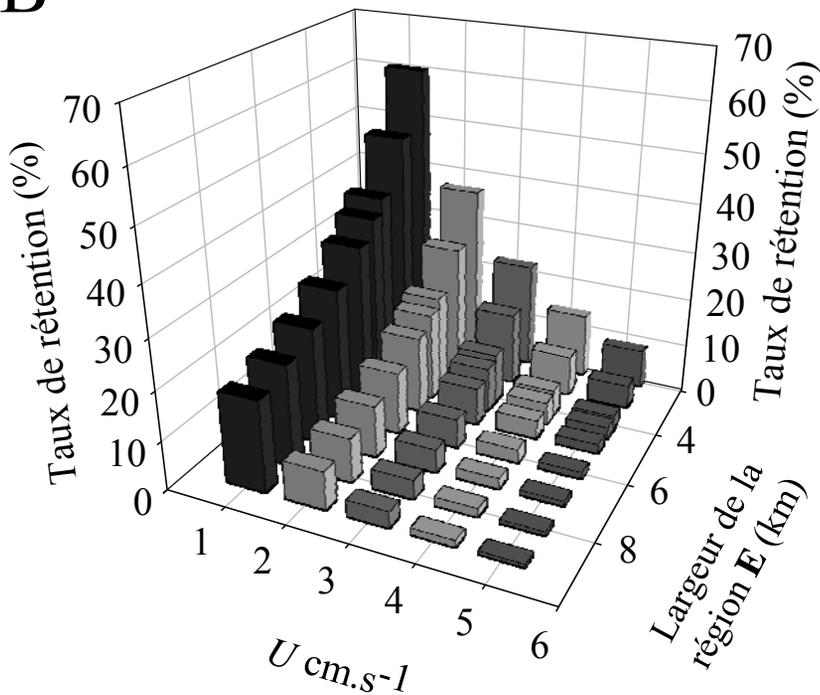
B

Figure I.10. Résultats issus du modèle analytique construit pour tester l'influence de la marée sur le transport larvaire de *Crepidula fornicata* en baie de Morlaix. (A) Taux de rétention au sein de la région B calculé avec un courant résiduel U de 3 cm s⁻¹ et 100 larves émises au niveau de la population adulte localisée au site 8. (B) Taux de rétention au sein de la baie (%) pour différentes valeurs de courant résiduel U et de longueur de la région E (définie par la localisation du site d'émission).

I.3. DISCUSSION

Les résultats obtenus montrent que les concentrations larvaires, et les tailles des larves du mollusque *Crepidula fornicata* sont spatialement structurées au sein de la baie de Morlaix, donc à une faible échelle spatiale. Ces patrons de distribution semblent refléter la distribution des individus adultes et discriminent clairement les sites d'étude localisés en fond de baie et ceux localisés plus au large.

I.3.1. CARACTERISATION DES SITES ETUDIÉS :

Les analyses multivariées (ACP et RDA) mettent en évidence un lien entre les concentrations larvaires, la structure démographique et les paramètres environnementaux que nous avons mesurés. Ces descripteurs environnementaux ne sont pas ici des facteurs explicatifs directs de la distribution des variables biologiques mesurées mais nous permettent de caractériser les sites d'études. En particulier, les sites localisés en sortie de baie, au sein desquels de faibles concentrations larvaires ont été observées, sont associés à de plus fortes profondeurs, plus faibles températures et plus fortes valeurs de chlorophylle *a* (Fig. I.11A, I.11B et I.11C). En effet, le mélange vertical et la hauteur de la masse d'eau au large pondère le réchauffement estival. De plus, le brassage des eaux du large permet un apport continu en sels nutritifs aux sites du large générant le maintien d'une bonne production primaire. A l'inverse, en fond de baie, la présence de fortes températures de surfaces (avec des valeurs maximum en Penzé) est à mettre en relation avec les faibles profondeurs et d'une faible stratification illustrant la relative stabilité de la masse d'eau. En fond de baie, la baisse du débit des rivières et du lessivage des sols diminue l'apport des sels minéraux. Par conséquent, la teneur en chlorophylle *a* diminue (P. Morin, communication personnelle). La salinité varie peu au sein de la baie et les faibles dessalures observées ne se cantonnent pas particulièrement à la sortie des estuaires. L'influence des eaux marines reste très importante au sein de la baie, particulièrement en été où le débit des deux rivières (Penzé et Morlaix) diminue fortement (Colobert-Le Floch 2001).

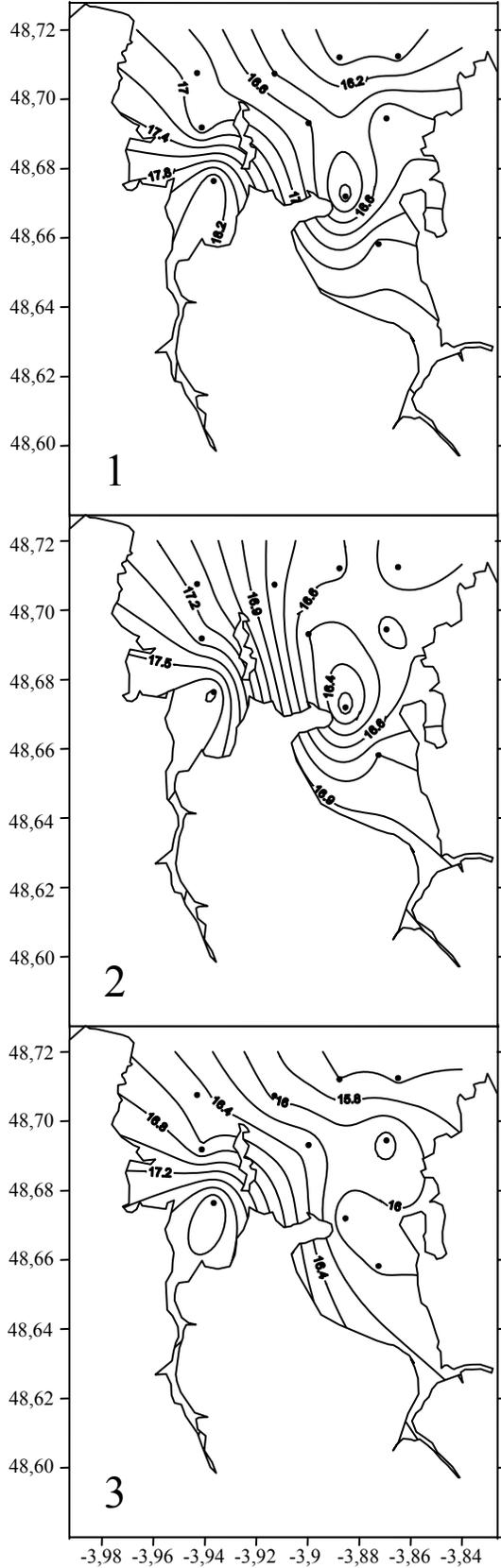


Figure I.11A. Distribution des températures moyennes (°C) en baie de Morlaix aux trois dates d'échantillonnage (1: 20/07/06, 2: 04/08/06, 3: 21/08/06). Les points indiquent l'emplacement des sites échantillonnés.

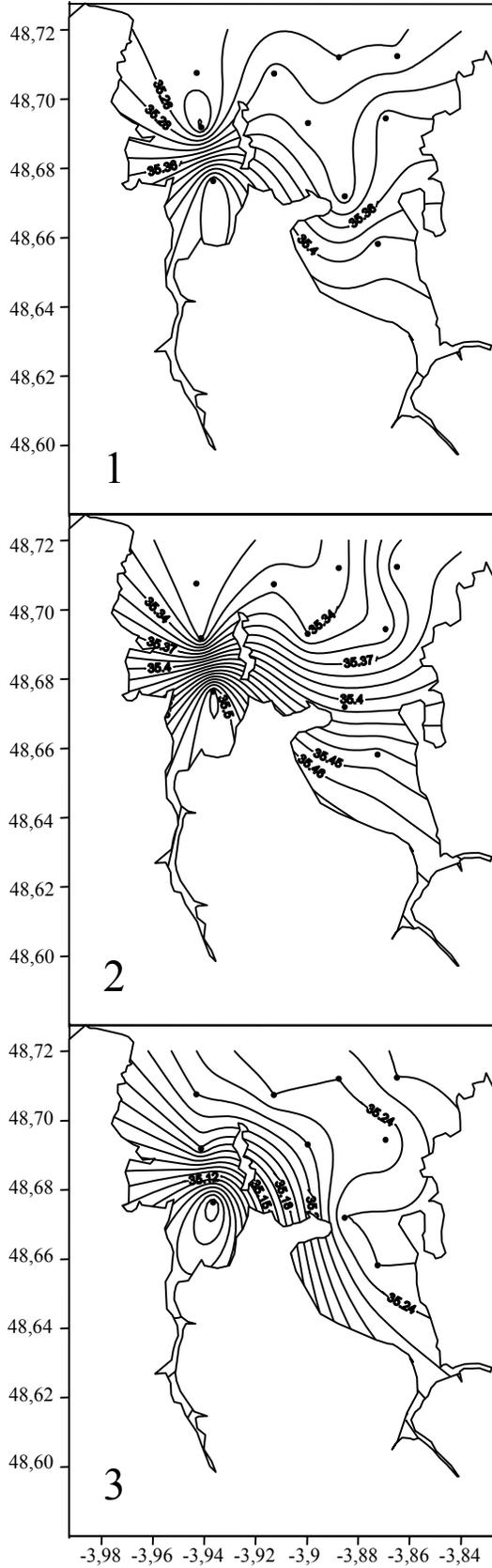


Figure I.11B. Distribution des salinités moyennes en baie de Morlaix aux trois dates d'échantillonnage (1: 20/07/06, 2: 04/08/06, 3: 21/08/06). Les points indiquent l'emplacement des sites échantillonnés.

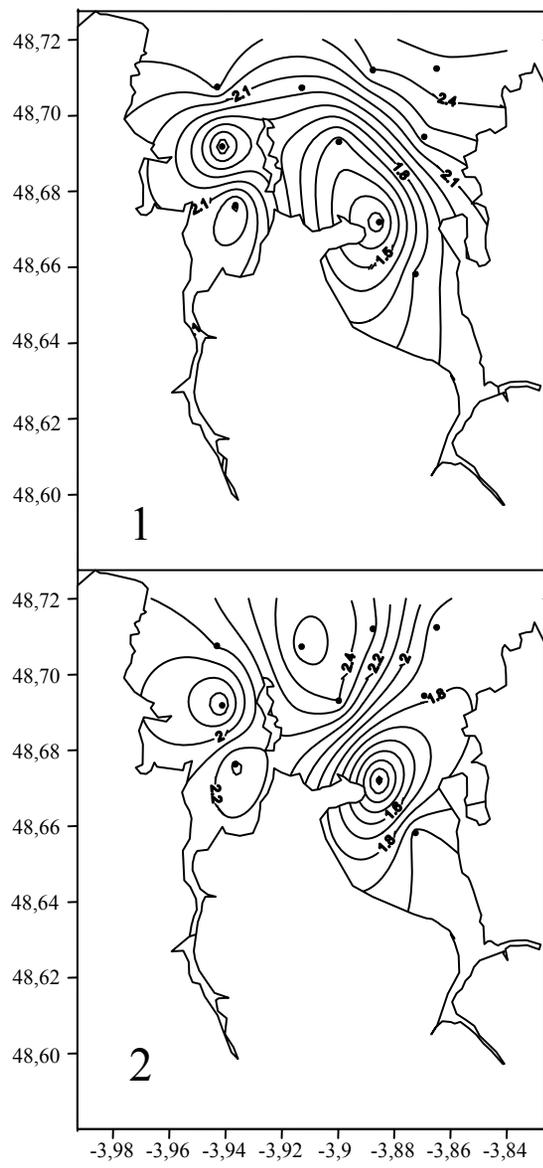


Figure I.11C. Distribution des teneurs en chlorophylle *a* ($\mu\text{g l}^{-1}$) en baie de Morlaix aux deux premières dates d'échantillonnage (1: 20/07/06, 2: 04/08/06). Les points indiquent l'emplacement des sites échantillonnés.

I.3.2. LA STRUCTURE SPATIALE DU NUAGE LARVAIRE REFLÈTE LA DISTRIBUTION DES ADULTES EN BAIE DE MORLAIX

Une des observations majeures de notre étude est la faible concentration larvaire enregistrée. A l'échelle de la baie, nous avons mesuré des concentrations allant de une à huit larves par m^3 pour les échantillonnages 1 et 2 à l'exception de site 9 où 34 larves par m^3 ont été observées le 4 août 2006. Ces faibles valeurs tranchent avec celles rencontrées dans la littérature. En baie du Mont Saint-Michel, dans le secteur de Cancale, Lasbleiz (2003) ont rapporté des concentrations de plus 2000 larves par m^3 sur la période estivale. Quiniou et Blanchard (1987), dans le secteur de Granville, enregistrent même des concentrations au-delà des 8000 larves par m^3 au mois de juillet. Des concentrations de plus de 500 larves par m^3 durant les mois d'été sont également rapportées en Rade de Brest (Coum 1979). D'importantes concentrations (2000 larves par m^3) sont aussi enregistrées à Sylt en mer de Wadden (Allemagne) par Thieltges et al. (2004). Bien que plusieurs raisons puissent être avancées pour expliquer ces fortes différences avec les valeurs de concentration larvaire obtenues en baie de Morlaix (ex : hydrodynamisme, méthode d'échantillonnage), les différents sites cités précédemment se distinguent de notre lieu d'étude par la présence de fortes densités d'adultes. En baie de Morlaix, une étude réalisée dans le cadre de la thèse de Lise Dupont (2004) avait estimé la densité d'adultes à 20 individus par m^2 avec des maximums locaux de 200 individus par m^2 . A titre de comparaison, en baie du Mont Saint-Michel, la densité de crépidules a été estimée à 200 ind m^{-2} avec des maximums locaux allant jusqu'à 2000 ind m^{-2} (Viard et al. 2006), soit des valeurs 10 fois plus élevées qu'en Baie de Morlaix (voir aussi tableau I.1). De même, Coum (1979) avait estimé à plus de 500 ind m^{-2} la densité de crépidules à proximité de ses sites d'échantillonnage larvaire. Ces différentes observations vont dans le sens de l'hypothèse d'une relation positive entre la densité d'adultes présents et les concentrations larvaires. Notre étude montre de plus que ces différences rencontrées entre diverses baies colonisées par la crépidule sont également présentes entre différents sites à l'échelle de la baie de Morlaix.

En effet, la structure spatiale des concentrations larvaires mise en évidence (analyse de régression multiple et ACP), caractérisée par des abondances plus fortes en fond de baie, reflète la distribution des adultes. Nous avons ainsi observé une forte concentration d'individus benthiques, en particulier des femelles avec ponte, et de larves dans le fond de la baie, à la sortie de la rivière de Morlaix (sites 9 et 8 représentant 84% des adultes

et 61% des concentrations larvaires pour les échantillonnages 1 et 2 respectivement), et une quasi absence d'adultes, associée à de plus faibles concentrations larvaires, aux autres sites échantillonnés.

La répartition spatiale des tailles moyennes des larves et de la structure de taille larvaire reflète également la distribution de la population adulte, comme le montre le gradient côte-large mis en évidence par les tests de comparaisons multiples (Tableau I.6) et l'analyse canonique de redondance (Fig. I.9). Le nombre important de femelles avec ponte échantillonnées aux sites 8 et 9 souligne le rôle de ces sites comme point majeur d'émission larvaire, ce qui est en accord avec la présence dans la colonne d'eau d'un grand nombre de petites larves (i.e. qui ont une taille proche de la taille à l'émission décrite dans la littérature, 400µm, e.g. Pechenik 1984). A partir des sites localisés en fond de baie, un gradient de taille des larves est observé jusqu'aux sites situés plus au large et en grande majorité vierges de crépidules adultes. Une analyse plus fine de la structure de tailles des larves de ces sites montrent la plus faible proportion des petites classes de taille aux sites du large, voire leur disparition dans certains cas (site 4) (Fig. I.7). A l'inverse, les petites classes de tailles dominant dans les sites situés en fond de baie. Ce gradient semble stable sur l'échelle de temps de notre étude, comme l'illustre l'absence de variation de la position du barycentre des tailles sur les trois dates d'échantillonnage. Ce type de patron de distribution des tailles larvaires a été observé chez d'autres espèces en d'autres sites. A titre d'exemple, dans le golfe de Saint-Vincent en Australie, Bryars et Havenhand (2004) ont montré la dominance des stades I des larves du crabe *Portunus pelagicus* au-dessus de la population des femelles ovigères. De même, dans le golfe du Maine (USA), Annis (2004) a mis en évidence la corrélation positive entre les densités de stades I échantillonnés et les densités d'individus reproducteurs chez *Homarus americanus*, tandis que les post-larves sont rencontrées loin de la zone d'émission. La distribution des adultes conspécifiques sur le fond, et plus encore d'individus reproducteurs, semble donc être un des facteurs expliquant la structuration du nuage larvaire à l'échelle d'une baie, aussi bien en termes de concentrations que de structure de taille des larves.

Si la distribution des adultes joue un rôle important sur la distribution des larves pélagiques, elle peut également jouer un rôle majeur sur la sédentarisation larvaire, délimitant des zones favorables à l'installation des juvéniles, à proximité de ou sur les adultes conspécifiques (Todd 1998 ; Bhaud 2000). On pourrait donc s'attendre à trouver également des larves de plus grande taille, candidates à la métamorphose, à proximité des populations

adultes (voir l'exemple récent de Molinet et al. (2008) sur les larves du gastéropode *Concholepas concholepas*), ce d'autant plus que *C. fornicata* a été défini par Hoagland (1979) comme une espèce grégaire. Chez les espèces grégaires, les larves compétentes doivent en effet se sédentariser sur ou à proximité de congénères benthiques pour maximiser leurs chances de survie (Butman 1987). Cependant, peu de larves ayant une taille proche de celle à la compétence connue pour *C. fornicata* (Pechenik et Heyman 1987) ont été échantillonnées au cours de notre étude aussi bien au-dessus des adultes qu'en d'autres sites de la baie. Ce nombre anecdotique de larves candidates à la métamorphose peut s'expliquer de différentes façons : (i) au cours de la vie pélagique, la mortalité est souvent très importante (Rumrill 1990), générant un fort goulot d'étranglement démographique (Schneider et al. 2003) limitant la probabilité d'échantillonner les grandes larves; (ii) l'existence d'une migration ontogénique (e.g. Thiébaud et al. 1992 ; DiBacco et al. 2001) pourrait amener les grandes larves à se concentrer dans les premiers centimètres situés au-dessus du substrat, un comportement favorisant ainsi l'exploration de ce dernier (e.g. Grosberg 1981); un tel comportement, pas encore mis en évidence chez *C. fornicata* (mais voir Pechenik 1986), pourrait rendre difficile l'échantillonnage au filet à plancton; (iii) lorsque la larve rencontre un habitat favorable (dans notre cas, des adultes conspécifiques), la durée du processus de sédentarisation peut se révéler très courte (quelques minutes en laboratoire chez *C. fornicata*) réduisant également le succès d'échantillonner les grandes larves du fait de leur présence éphémère dans la colonne d'eau; (iv) l'absence de larves de grande taille pourrait enfin être expliquée par la métamorphose de larves ayant acquis la compétence dans le milieu naturel à des tailles inférieures à celles obtenues expérimentalement en laboratoire. Cette « métamorphose » prématurée pourrait par exemple être déclenchée par des inducteurs différents de ceux utilisés en laboratoire chez *Crepidula fornicata*. Ces quatre hypothèses soulignent les limites de notre méthode d'échantillonnage dans la représentation des classes de tailles supposées être présentes *in situ*. De plus, ces hypothèses soulignent le manque d'informations disponibles sur les processus de sédentarisation chez *Crepidula fornicata*. A titre d'exemple, il y a peu d'étude disponible sur la migration verticale (ontogénique et/ou nyctémérale) chez les larves de crépidules. En baie du Mont Saint Michel, Lasbleiz (2003) a montré par un échantillonnage fond-surface sur 24 heures, que les larves se trouvaient majoritairement au fond. En procédant à un échantillonnage à trois profondeurs en baie de Buzzard (Massachusetts, USA), Pechenik (1986) rapporte que les larves de *Crepidula* spp. (mélange de *C. fornicata* et *C. plana*) à un stade avancé du développement sont majoritairement présentes dans l'échantillon du fond. De ce fait, il serait pertinent d'intensifier l'effort d'échantillonnage sur les premiers mètres au-

dessus des populations adultes pour affiner le patron de distribution des tailles décrit lors de notre étude.

I.3.3. LES PROCESSUS HYDRODYNAMIQUES AU SEIN DE LA BAIE DE MORLAIX POURRAIENT-ILS LIMITER LA PROLIFERATION DE *CREPIDULA FORNICATA* ?

La distribution des adultes n'explique qu'une partie de la variabilité observée de la distribution des larves, qui pourrait être influencée par les facteurs hydrodynamiques de la baie. Le rôle important de l'hydrodynamisme sur la dynamique des populations d'invertébrés à cycle benthopélagique a été en effet largement souligné dans la littérature (e.g. Possingham et Roughgarden 1990; Dunstan et Bax 2007). Dans notre cas d'étude, la présence de larves plus grandes et à de faibles concentrations au sein des sites localisés en sortie de baie pourrait être expliquée par le transport des larves du fond de la baie vers l'extérieur, favorisant ainsi l'export d'individus dans des baies voisines.

Au sein des baies et des estuaires de la Manche occidentale, le régime hydrodynamique local est particulièrement affecté par la marée (Salomon et Breton 1991). Or, les excursions de marée peuvent transporter efficacement les larves de manière passive au sein des masses d'eaux dans lesquelles elles résident (Roegner 2000). La baie de Morlaix présente en outre une forme en V et est graduellement plus profonde du fond vers le large de la baie, ce qui, d'après Dame et Allen (1996), favoriserait l'export des particules et du zooplancton. De plus, Geyer et Signell (1992) précisent que dans les estuaires où la pénétration dans les terres est inférieure à la distance parcourue par l'excursion de la marée, ce qui est le cas de la baie de Morlaix, la dispersion par les courants tidaux provoquerait un export massif des particules. Les résultats du modèle analytique que nous avons utilisé vont également dans le sens d'un export larvaire important. En effet, d'après ce modèle, la majeure partie des larves est exportée en dehors de la baie après seulement 15 jours. Par exemple, pour des larves émises à l'intérieur de la baie (site 8), le taux de rétention après 15 jours est faible (<20% pour une valeur commune de U égale à 3 cm s^{-1}) en raison des courants de marée $u(t)$ particulièrement forts (de 5 à 30 cm s^{-1} pour les marées de vive eau) et du courant résiduel orthogonal en sortie de la baie, U , empêchant les larves de revenir dans la baie (Fig. I.10A-B). Le transport tidal pourrait ainsi être un paramètre déterminant de la quantité de larves disponibles pour la population. La localisation des sites d'émission joue néanmoins un rôle

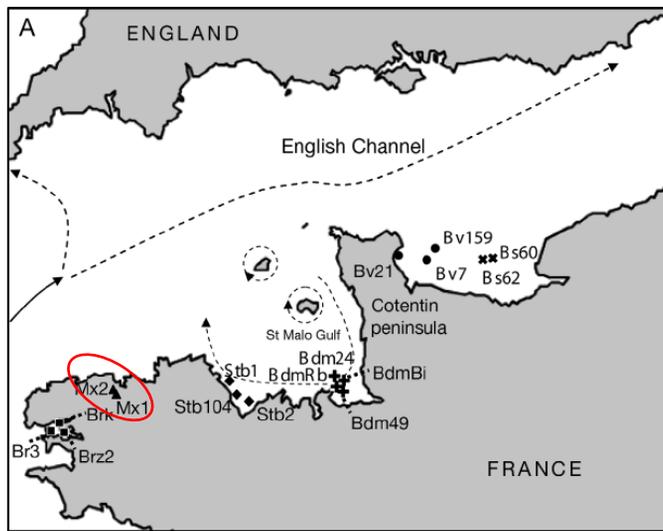


Figure I.12A. Caractéristiques hydrodynamiques principales de la Manche et localisation des 17 populations analysées par Dupont et al. 2007 : rade de Brest (Br), Morlaix (Mx), baie de St. Brieuc (Stb), baie du Mont St. Michel (Bdm), baie des Veys (Bv), et baie de Seine (Bs). Les flèches représentent les trajectoires moyennes des courants d'après Salomon et Breton 1993. (Carte extraite de Dupont et al. 2007).

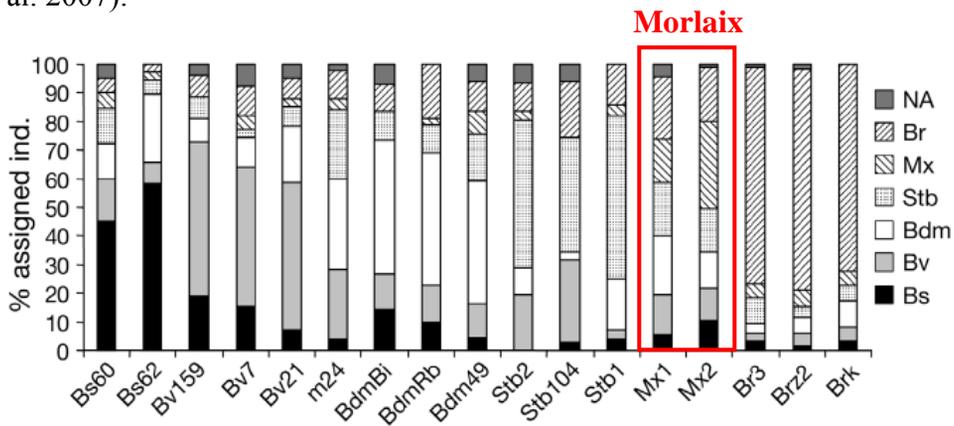
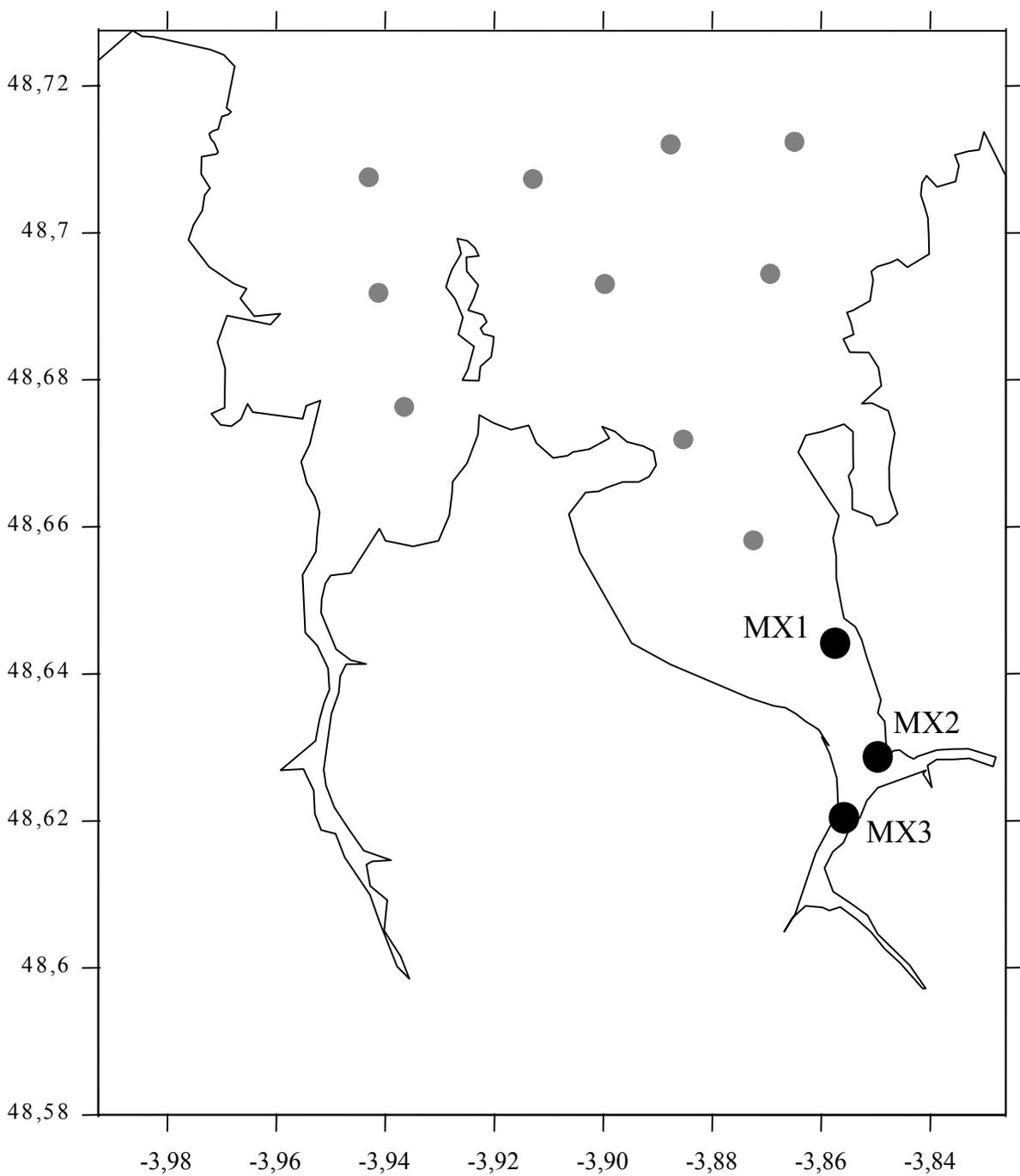


Figure I.12B. Proportion d'individus assignés à chacune des 17 populations (assignation basée sur les génotypes microsatellites et réalisée à l'aide du logiciel GENECLASS), NA: individus dont l'assignation à une des 17 populations n'a pas été possible ($p > 0,05$). (Figure extraite de Dupont et al. 2007).

important : les résultats du modèle montrent en effet que plus la population émettrice est située en fond de baie, plus le taux de rétention larvaire augmente (Fig. I.10B). Ces résultats font écho à différentes études mettant en évidence le rôle de la localisation des populations (à des échelles spatiales plus importantes que dans notre étude) dans la définition des profils de dispersion larvaire (e.g. Largier 2003 ; Edwards et al. 2007 ; Ayata et al. soumis). La construction d'un modèle couplé biologie-physique de dispersion larvaire reste cependant essentielle dans la validation de notre hypothèse d'un export massif des larves hors de la baie. En particulier, la présence de processus hydrodynamiques complexes agissant à petite échelle, tels que des gyres ou des tourbillons (e.g. Largier 2003), non pris en compte dans notre approche, pourrait avoir une incidence sur la rétention des larves au sein de la baie.

Malgré l'important export des larves dû à la marée, *C. fornicata* s'est établie depuis la fin des années soixante en baie de Morlaix, indiquant un recrutement suffisant au sein de la population. Deux processus peuvent contrôler ce recrutement : l'auto-recrutement et/ou l'importation de larves en provenance de populations voisines. Bien que faible, la rétention de quelques larves pourrait permettre un maintien de la population. L'analyse en fréquences de tailles à l'échelle de la baie révèle deux groupes de larves centrés respectivement autour d'une taille de $474 \pm 40 \mu\text{m}$ et de $602 \pm 60 \mu\text{m}$. Leur âge moyen a été estimé entre 2,5 et 3,8 jours pour le plus jeune, et entre 5,2 et 8,2 jours pour le plus vieux, ce qui pourrait être en faveur d'une rétention. Néanmoins, l'origine de ces larves reste inconnue et il n'est pas exclu qu'elles proviennent de baies voisines. Les analyses d'assignations génétiques réalisées par Dupont et al. (2007) dans 17 populations de la Manche et de l'Atlantique Nord (Fig. I.12A et I.12B) suggèrent l'existence d'apports larvaires en baie de Morlaix en provenance des baies environnantes, sans pour autant exclure l'auto-recrutement. C'est en effet dans la baie de Morlaix que les taux d'auto-assignation génétique sont les plus faibles (Fig. I.12B). Là encore, l'utilisation d'un modèle couplé biologie-physique à maille fine permettant de simuler la dispersion larvaire au sein et en sortie de baie, pourrait permettre d'affiner notre compréhension des rôles relatifs de l'auto-recrutement et de l'apport de migrants dans le maintien de la population de crépidules de la baie de Morlaix. Cette étude nous permettrait de tester notre hypothèse que les processus hydrodynamiques locaux limitent la quantité de larves disponibles pour la population établie en baie de Morlaix.

I.4. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES



•Site MX1 (0,7 larve par m⁻³), MX2 (0,5 larve par m⁻³) et MX3 (0,4 larve par m⁻³):
Echantillonnage horizontal (trait d'une minute).

Figure I.13. Concentrations larvaires (larves m⁻³) en trois sites de l'estuaire de Morlaix. Echantillonnage du 30 juillet 2008 à marée haute de morte-eau.

Présente depuis plus de 60 ans sur les côtes françaises, *Crepidula fornicata* s'est installée au sein de nombreuses baies et estuaires où son introduction s'est souvent accompagnée de prolifération locale, comme dans le cas de la baie de Cancale, de la rade de Brest ou encore de la baie de St-Brieuc. Cependant, quelques populations ont montré un succès d'installation plus mitigé. C'est notamment le cas de la population du bassin d'Arcachon (de Montaudouin et al. 2001) et de la baie de Morlaix. Nos résultats suggèrent que les processus d'exportation larvaire dans la baie de Morlaix pourraient être à l'origine d'un auto-recrutement local limité. Cela ne semble pas être le cas dans le bassin d'Arcachon où seulement 30% de la masse d'eau est renouvelée après 15 jours en fond de la baie, là où sont situées les principaux bancs de *C. fornicata* (Plus et al. 2006). Par ailleurs, de Montaudouin et al. (2001) ont souligné le rôle de plusieurs traits hydrosédimentaires du bassin et la présence d'herbiers de *Zostera* pour expliquer la faible prolifération de la crépidule.

En revanche, dans les baies où l'espèce est devenue envahissante, les processus rétentifs pourraient expliquer sa prolifération locale. Par exemple, la baie du Mont St-Michel présente une biomasse estimée à plus de 160000 tonnes de crépidules dans la partie ouest de la baie (Blanchard et Ehrhold 1999). Or, dans cette zone, le courant résiduel de marée occasionne des phénomènes de structures tourbillonnaires pérennes (notamment en baie de Cancale) qui pourraient favoriser la rétention larvaire. Ceux-ci ont été décrits comme étant à l'origine d'intenses événements de recrutement chez le polychète *Sabellaria alveolata* (Ayata et al. soumis). De même, la rade de Brest (10000 tonnes de *C. fornicata* estimées dans le fond de la rade) est une baie semi-fermée favorable à la rétention larvaire en fond de baie. Au sein de la baie de Morlaix, bien qu'un nombre suffisant de larves puisse se maintenir ou être importé, permettant la persistance des populations, l'export larvaire par la marée apparaît comme un facteur potentiellement limitant pour la prolifération de la crépidule.

Notre étude montre que la variabilité de la distribution spatiale à micro-échelle des concentrations larvaires et des tailles pourrait s'expliquer par la localisation de la population émettrice et les caractéristiques hydrodynamiques de la baie. Ces deux paramètres pourraient limiter le recrutement local et freiner la prolifération de l'espèce au sein de la baie de Morlaix. Si l'importation larvaire est réellement limitée et de nouvelles introductions empêchées, l'éradication des adultes de crépidules en baie de Morlaix pourrait se traduire par la disparition durable de cette espèce.

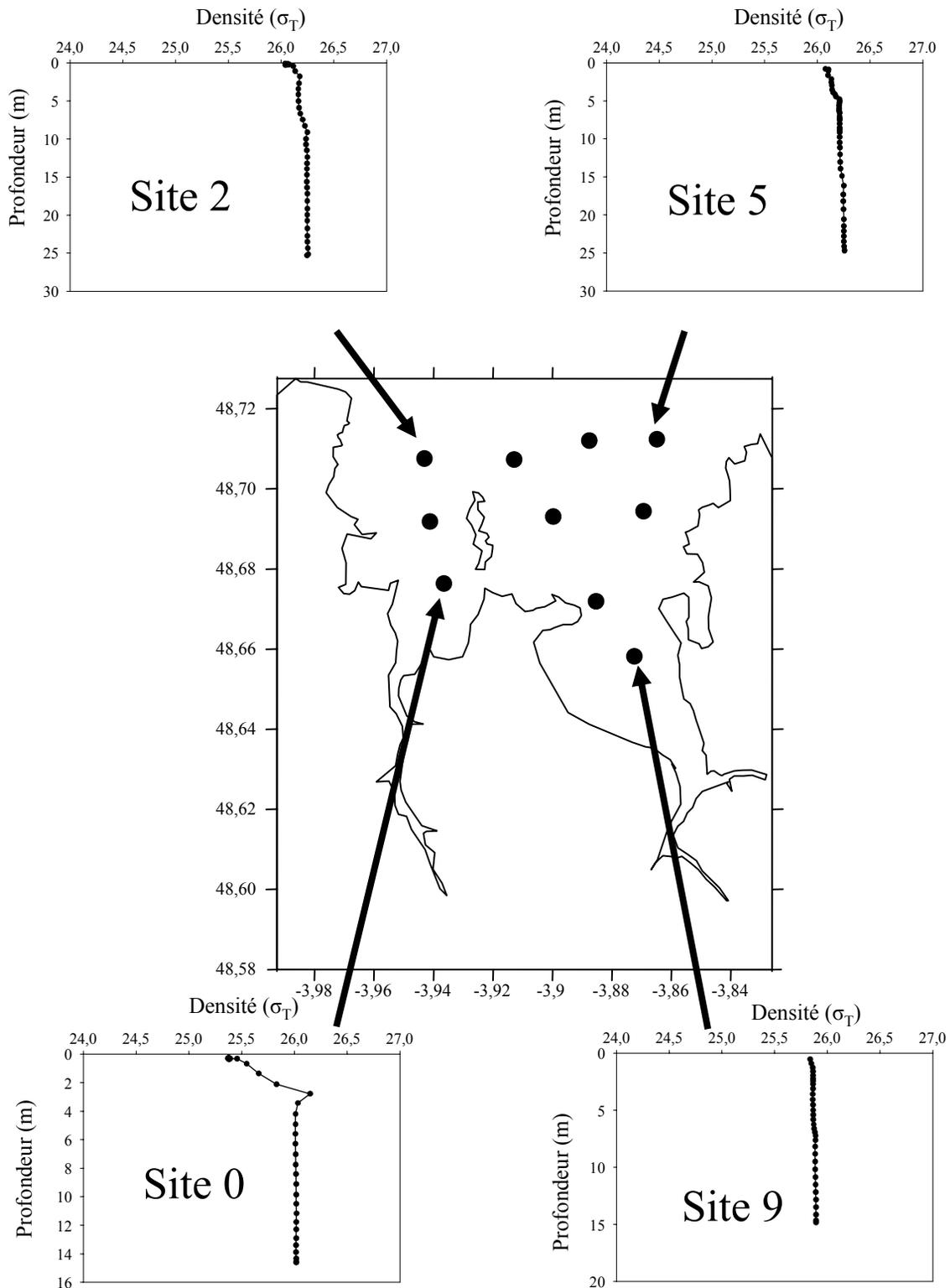


Figure 14. Profils de densité de l'eau de mer (σ_T) pour quatre sites de la baie de Morlaix le 21/08/06. La densité a été calculée, avec les valeurs de température et de salinité obtenues au cours des échantillonnage aux trois dates, d'après l'équation d'état de l'eau de mer (Unesco 1981). Les sites 2 et 5 sont représentatifs des profils obtenus pour les sites en sortie de baie. Les sites 0 et 9 sont représentatifs des sites situés en fond de baie (voir annexe I3A-C pour les profils des dix sites aux pour les trois échantillonnages).

L'étude présentée dans ce chapitre nous a amené à réfléchir sur les interactions larves –adultes et sur le rôle des apports larvaires dans la dynamique de la population de *Crepidula fornicata* de la baie de Morlaix. Plusieurs travaux peuvent être envisagés pour compléter les données déjà acquises. Une meilleure connaissance de la population adulte de la baie est nécessaire avec une estimation précise des densités et l'exploration de zones plus en amont dans l'estuaire. Sur ce dernier point, il est tout à fait envisageable que les larves de crépidules remontent également l'estuaire et rencontrent des zones de rétention leur permettant de rester à proximité des populations à fortes densités d'adultes. La figure I.13 montre en effet la présence de larves (échantillonnage ponctuel effectué le 30 juillet 2008) en trois sites (MX1-3) en amont de l'estuaire.

Des tests d'assignation génétique entre adultes, larves et juvéniles permettraient de mieux préciser la part de l'allo-recrutement et de l'auto-recrutement dans la population, les données acquises jusqu'alors en baie de Morlaix (thèse de Lise Dupont, 2004) n'ayant pas intégré la phase larvaire mais uniquement les individus sédentarisés et adultes. Ces méthodes ont en effet permis chez certaines espèces de poissons (e.g. Jones et al. 2005) de quantifier avec succès le niveau de rétention local de populations.

La distribution verticale des larves joue un rôle majeur, notamment dans les phénomènes de rétention liés aux courants de marées (Levin 1986 ; Chen et al. 1997). En effet, en fonction de leur position dans la colonne d'eau, les larves peuvent être exposées à des conditions hydrodynamiques différentes. Par exemple, l'intensité du courant peut décroître en s'approchant du fond, voire dans certain cas, s'inverser. Ainsi, en baie de Seine, Thiébaud et al. (1992) ont montré que les larves au stade 1 du polychète *Owenia fusiformis* étaient localisées en surface et par conséquent transportées vers le large par les courants. A l'inverse, les larves à des stades plus âgés étaient localisées dans les eaux proches du fond dans des conditions de courant inverses à celles de surface, ce qui contribuait à leur rétention près des populations adultes. Durant les mois de juillet et août 2006, la faible, voire l'absence de stratification de la colonne d'eau, nous a amené à négliger ce paramètre (Fig. I.14 et annexes I.3A-C). Cependant, il est envisageable que la colonne soit stratifiée à d'autres saisons de l'année durant la période de présence des larves, pouvant influencer ainsi le transport larvaire et l'origine des recrues à d'autres périodes de l'année. Un effort particulier devrait être porté sur la possibilité de l'existence de tels mécanismes chez *C. fornicata*.

CHAPITRE II : DYNAMIQUE TEMPORELLE
DU NUAGE LARVAIRE DE *CREPIDULA*
FORNICATA EN BAIE DE MORLAIX

La durée de la période de reproduction, la période et l'intensité des événements de recrutement sont des paramètres clés de la dynamique des populations d'invertébrés marins. Le plus souvent, ces paramètres sont sous le contrôle des variations de l'environnement, en particulier les variations saisonnières (Coma et al. 2000). Ainsi, par exemple, Orton (1920) proposait déjà les fluctuations de température comme facteur exogène le plus important dans la régulation de la période de reproduction annuelle des invertébrés marins. La disponibilité en nourriture a également été identifiée comme facteur environnemental crucial affectant la dynamique saisonnière des populations benthiques (e.g. Giese et Pearse 1974; Hadfield et Strathmann 1996; Coma et al. 2000). Outre son rôle sur le déroulement de la gamétogenèse chez les individus adultes (Giese et Pearse 1974), la disponibilité en nourriture pour les stades larvaires pourrait conditionner le développement et la survie des larves, ainsi que le succès du recrutement (Olson et Olson 1989). Ainsi, dans de nombreux cas, une synchronie entre l'émission des larves et le bloom phytoplanctonique, nécessaire au bon développement des larves dans la colonne d'eau, a été montrée, majoritairement durant la période printanière / estivale, souvent suivie d'événements de recrutement dans les populations benthiques (e.g. Olson et Olson 1989; Chicharo et Chicharo 2000; Chicharo et Chicharo 2001; Amend et Shanks 1999 ; Freire et al. 2006; Fisher 2006).

Cependant, la présence d'une telle adéquation entre des phénomènes se produisant dans des milieux différents et sous l'influence d'autres paramètres ne se vérifie pas toujours car des variations environnementales interannuelles ou la présence d'événements climatiques exceptionnels peuvent déstabiliser les interactions environnement-espèce. A titre d'exemple, Cushing (1975) expliquait les fortes fluctuations dans le recrutement de populations de poissons par la présence certaines années d'un décalage entre le bloom de production primaire et secondaire et les périodes de ponte, provoquant des mortalités massives chez les larves (théorie du match-mismatch). Les variations interannuelles de température peuvent également modifier la dynamique des populations benthiques. Par exemple, en mer du Nord, la rigueur de certains hivers pourrait être responsable d'importants changements dans la dynamique de l'écosystème benthique, modifiant notamment les patrons d'abondance larvaire (Pulfrich 1997) ou de recrutement de certaines espèces de bivalves (Beukema et al. 1998; Dekker et Beukema 1999).

Malgré l'importance des interactions environnement-espèce, qui lorsqu'elles échouent génèrent des dysfonctionnements dans la dynamique des populations et des communautés, de nombreux invertébrés marins ont une période de reproduction étendue sur plusieurs mois (e.g. Giese et Pearse 1974) conduisant à la présence de larves hors des saisons décrites comme

favorables à leur bon développement. Les fluctuations des conditions environnementales tout au long de cette période sont susceptibles de fortement influencer les traits d'histoire de vie larvaire tels que par exemple, le taux de croissance, qui varie fortement en fonction de la température (e.g. O'Connor et al. 2007), de la salinité (e.g. Zimmerman et Pechenik 1991) et de la quantité de nourriture disponible (e.g. Bos et al. 2006), ou la survie, qui dépend de la pression de prédation (e.g. Johnson et Brink 1998) et des stress environnementaux (e.g. Davenport et al. 1975). Par conséquent, le nuage larvaire est susceptible de varier dans le temps aussi bien sur le plan quantitatif (variations des concentrations) que qualitatif (qualité des larves). Ces fluctuations du nuage larvaire conditionneront ensuite la dynamique du recrutement en modulant le nombre et l'état des larves disponibles pour la population adulte (e.g. Dunstan et Bax 2007).

L'étude des patrons saisonniers est d'autant plus pertinente chez les espèces invasives que l'environnement nouvellement colonisé n'a pas forcément les mêmes caractéristiques que l'environnement d'origine de l'espèce. Un des traits caractéristiques des espèces invasives réside ainsi souvent dans leur tolérance envers des environnements *a priori* défavorables (Sax et Brown 2000 ; Verween et al. 2007). De plus, des changements de traits d'histoire de vie dans l'aire d'introduction ont déjà été décrits chez certaines espèces invasives aquatiques, dont des changements de la phénologie (e.g. Yan et al. 2001). En particulier, du fait du rôle fondamental joué par les larves (cas des invertébrés marins à cycle benthopélagique) aux différentes étapes des invasions biologiques (voir introduction générale), la caractérisation de la dynamique de production de larves au sein de l'aire d'introduction est nécessaire pour la compréhension de la dynamique d'invasion.

Depuis l'apparition de *Crepidula fornicata* sur les côtes européennes, ses populations ont fait l'objet d'un grand nombre de suivis annuels aussi bien concernant la dynamique temporelle de la reproduction (e.g. Chipperfield 1951 ; Richard et al. 2006), la dynamique de la population benthique (e.g. Deslou-Paoli 1985) ou la période de présence larvaire (e.g. Quiniou et Blanchard 1987 ; Thieltges et al. 2004). Dans les populations du littoral français, ces différents travaux ont montré que la reproduction débutait en fin d'hiver (mi-février / mars) pour s'achever à la mi-octobre avec un effort majeur de reproduction situé en fin de printemps et début d'été. Des suivis annuels des concentrations larvaires sur le littoral français de la Manche occidentale ont par ailleurs montré la présence de larves dans le milieu entre mars et octobre à des concentrations larvaires élevées (de 500 larves m⁻³ à Brest à plus de 8000 larves m⁻³ dans le secteur de Granville dans le Golfe Normano-breton, Coum 1979 ; Quiniou et Blanchard 1987). Néanmoins, peu de données sont disponibles sur

l'environnement rencontré par les larves durant leur période de présence dans la colonne d'eau. Lors d'un suivi des concentrations larvaires de *C. fornicata* en baie du Mont Saint Michel de fin-mars à début octobre, Lasbleiz (2003) a toutefois mis en évidence la présence de larves à des températures comprises entre 10,3 et 20,3°C, des salinités de 34,5 à 35,5 et des concentrations en chlorophylle *a* de 0 à 2,66 mg m⁻³. De plus, seulement un suivi larvaire sur les côtes françaises (Quiniou et Blanchard 1987, deux années) a excédé une durée d'un an ce qui ne permet pas d'explorer les variabilités saisonnières interannuelles des concentrations larvaires au regard des paramètres environnementaux.

En parallèle de l'étude de la distribution spatiale des larves de *Crepidula fornicata* (cf. chapitre I), nous avons mis en place un suivi bimensuel des concentrations et des tailles de larves dans le but de décrire la dynamique temporelle du nuage larvaire en baie de Morlaix et de rechercher l'existence de patrons saisonniers. Ce suivi a été réalisé avec un enregistrement systématique à chaque échantillonnage larvaire de trois paramètres environnementaux (température, salinité et concentration en chlorophylle *a*) afin de décrire les fluctuations environnementales rencontrées par les larves. Les résultats obtenus ont été également analysés en regard de données acquises de façon concomitante sur la population benthique (ici : période de reproduction estimée par le pourcentage de femelles en ponte et détermination des périodes de recrutement) par Sabrina le Cam au cours de sa thèse, afin d'analyser la synergie entre la dynamique de la population larvaire et benthique en baie de Morlaix.

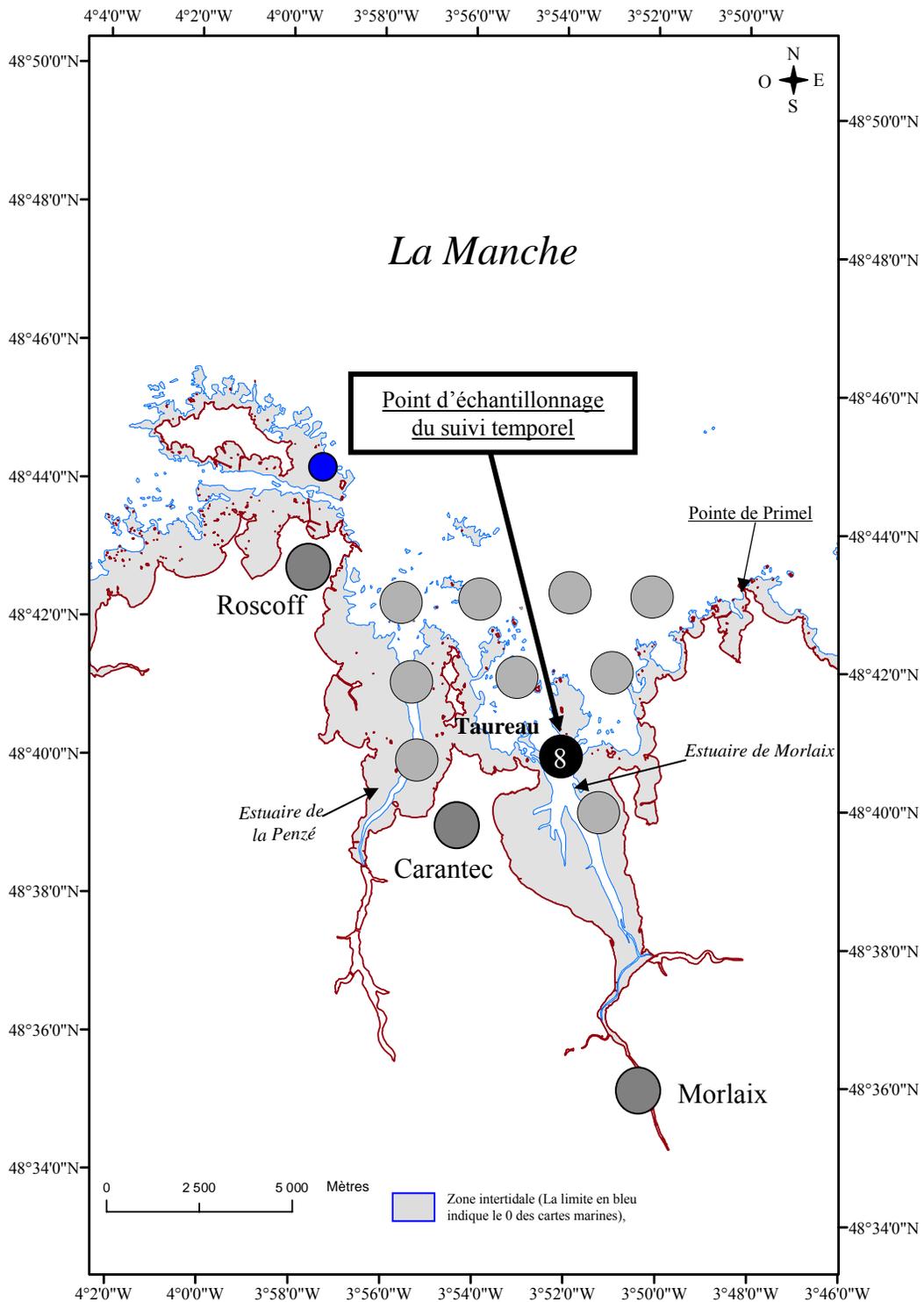


Figure II.1. Localisation du point d'échantillonnage temporel par rapport aux sites de l'étude spatiale présentée au chapitre I. Le point bleu indique la position du point Estacade de SOMLIT où ont été obtenues les données de température, de concentration en chlorophylle *a* et de salinité pour l'année 2005.

II.1. MATERIELS ET METHODES

Pour les années 2005, 2006 et 2007, des échantillonnages bimensuels ont été effectués au point où la densité adulte de *C. fornicata* est la plus importante (200 ind m⁻²) (48° 39, 488 N; 3° 52, 343 W, Site 8 de l'étude spatiale présentée dans le chapitre I) (Fig. II.1). L'échantillonnage a été réalisé à l'aide de filets à plancton sous forme de traits verticaux fond-surface.

II.1.1. ACQUISITION DES DONNEES

II.1.1.1. PRELEVEMENTS ET TRI DES ECHANTILLONS DE 2005

Les prélèvements de l'année 2005 ont été effectués à l'aide d'un filet à plancton WP2 d'une maille de 63 µm dans le but d'étudier l'évolution de la communauté larvaire de la baie de Morlaix incluant les larves de crépidule. Le choix de cette maille a permis d'échantillonner les premiers stades larvaires de nombreux invertébrés, notamment des bivalves (90-100 µm). Le volume d'eau filtrée à travers le filet à plancton a été estimé à l'aide d'un débitmètre (voir détails dans le chapitre I). Quatre traits ont été effectués par prélèvement, seul le premier (fixé à l'éthanol 80%) a été trié. Au laboratoire, l'échantillon a été amené à un volume compris entre 150 et 200 ml. L'échantillon a été ensuite homogénéisé et une fraction de 2,5 ml déposée dans une cuve de Dolfuss. Trois sous-échantillons au minimum ont été analysés pour compter un nombre minimum de 100 larves de chaque groupe (Frontier 1972). Compte tenu des faibles abondances de larves de crépidule en baie de Morlaix, celles-ci ont été comptabilisées dans la totalité de l'échantillon. Les larves de *C. fornicata*, de bivalves, de gastéropodes (crépidules exclues) et de polychètes ont été triées à l'aide d'une loupe binoculaire. Les larves de *C. fornicata* ont été identifiées à partir des descriptions de Werner (1955), Thiriot-Quévèreux et Scheltema (1982) et Lima et Lutz (1990). Les nombres de larves dans les sous-échantillons analysés ont été additionnés et ramenés au volume total de l'échantillon. Les résultats ont été exprimés en nombre de larves par mètre cube (larves m⁻³). La longueur de la coquille des larves de *C. fornicata* a également été mesurée à l'aide d'une loupe binoculaire munie d'un oculaire micrométrique (x 500).

Encadré II.1: Comparaison d'échantillons de larves de *Crepidula fornicata* prélevés aux filets 63 μm et 200 μm

Fin 2004, lorsque le suivi larvaire bimensuel en baie de Morlaix a été initié, un filet WP2 (UNESCO, 1968) d'une maille de 63 μm avait été sélectionné dans le but d'échantillonner la majeure partie du méroplancton, et entre autre les premiers stades larvaires de bivalves (90-100 μm). Ce filet a été utilisé pour l'année 2005, nous permettant d'acquérir au sein d'un même échantillon, les larves de crépidules, de bivalves, de gastéropodes et de polychètes. Du fait de la difficulté du tri des échantillons, et dans une optique de gain de temps, nous avons opté pour un filet d'une maille de 200 μm plus adapté aux larves de *C. fornicata* (400 μm en moyenne à l'émission, voir chapitre 3). Ceci nous a permis d'obtenir des échantillons moins fournis en plancton, donc plus faciles à trier. Néanmoins, nous avons voulu savoir si les données de concentration et de structure de tailles obtenues avec le filet 63 μm (2005) étaient comparables avec celles obtenues à l'aide du filet 200 μm (2006 et 2007).

Pour cela nous avons dénombré et mesuré les larves de *C. fornicata* dans des échantillons obtenus à l'aide d'un filet 63 μm à trois dates de notre suivi temporel en 2006 et 2007. Ces dénombrements ont été comparés à ceux obtenus à l'aide du filet 200 μm à la même date. Nous avons choisi deux dates en 2006: le 4 mai et le 4 juillet, et la date du 11 mai en 2007 remarquable par sa forte concentration larvaire.

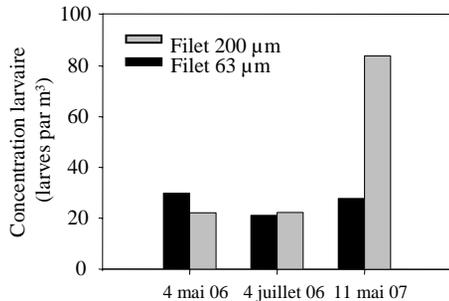


Figure II.1.1. Concentration larvaire de *C. fornicata* obtenues aux filets 63 μm et 200 μm aux trois dates sélectionnées.

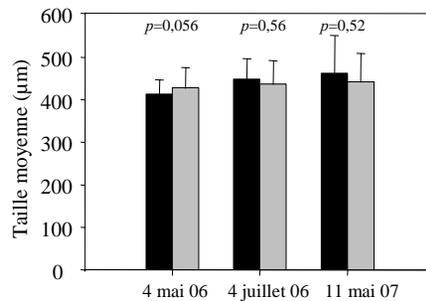


Figure II.1.2. Taille moyenne des larves de *C. fornicata* au sein des échantillons obtenue aux filets 63 μm et 200 μm aux trois dates sélectionnées. Les résultats des test de MW (p indiquées sur la figure) sont non significatifs pour les trois comparaisons.

La figure II.1.1 montre qu'il n'y pas de différence de concentration larvaire de *C. fornicata* pour les échantillons du 4 mai et du 4 juillet 2006. Pour l'échantillon du 11 mai 2007, la concentration larvaire obtenue au filet 63 μm est trois fois plus faible que dans l'échantillon du filet 200 μm . Les tailles moyennes au sein des échantillons ne diffèrent pas.

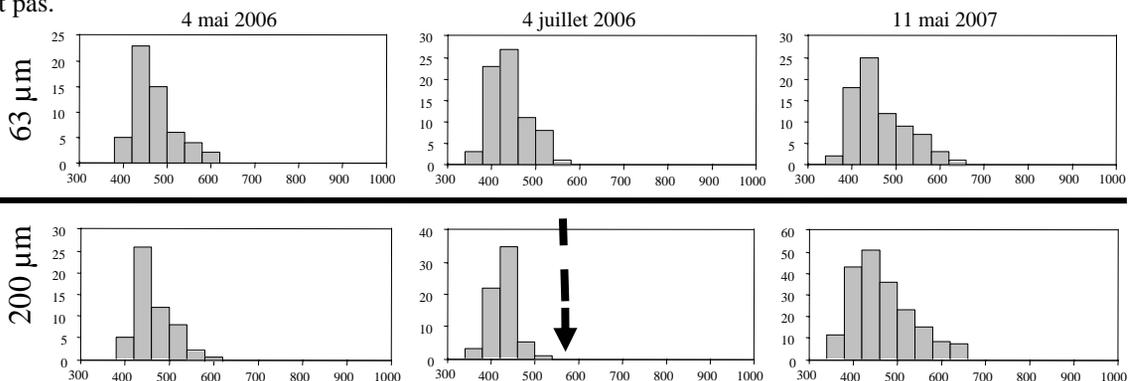


Figure II.1.3. Distribution des larves en classes de tailles de 40 μm pour les trois dates d'échantillonnage aux filets 63 μm et 200 μm . La flèche noire indique la classe de taille manquante dans l'échantillon 200 μm par rapport au 63 μm .

La comparaison des distributions en classes de tailles ne montre pas de différence entre les échantillons obtenus aux filets 63 μm et 200 μm (Fig. II.1.3). Seule une classe de taille est manquante dans l'échantillon au 200 μm .

Conclusion: les résultats des comparaisons entre les échantillons prélevés avec les deux types de filet montrent qu'il n'existe pas de différence majeure dans la structure des tailles obtenue entre ces deux méthodes, permettant une comparaison entre l'année 2005 et les années 2006 et 2007. Néanmoins, l'échantillonnage au filet 63 μm pourrait sous-échantillonner les larves de crépidules (échantillon du 11 mai 2007), rendant la comparaison des valeurs de concentrations entre 2005 et 2006, 2007 plus délicates. Cependant, les échantillons 63 et 200 μm ayant été prélevés successivement, on ne peut exclure la présence d'une hétérogénéité temporelle qui aurait pu provoquer ces différences de concentrations larvaires.

II.1.1.2. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE POUR LES ANNEES 2006 ET 2007 ET TRI DES ECHANTILLONS

Pour les années 2006 et 2007, trois prélèvements supplémentaires à l'aide d'un filet WP2 de maille 200 μm ont été rajoutés au plan d'échantillonnage de 2005. Il est en effet possible que le filet 63 μm sous-échantillonne les larves de *C. fornicata* (généralement plus grosses) au profit des larves de bivalves (voir encadré II.1). Un filet de plus grande maille paraissait donc mieux adapté aux larves de gastéropodes.

Les trois prélèvements au filet 200 μm réalisés à chaque date correspondaient respectivement à: (1) un échantillon fixé à l'alcool (96%) et obtenu avec un trait de filet horizontal à une profondeur fixée à 10 mètres pour échantillonner les masses d'eau plus proches du fond; (2) un échantillon fixé au formol 10% et issu d'un trait de filet vertical ; (3) un échantillon fixé à l'alcool (96%) et obtenu à partir d'un trait de filet vertical. C'est ce dernier prélèvement qui a été trié dans sa totalité à chaque date pour les années 2006 et 2007: toutes les larves de *C. fornicata* ont été comptées et mesurées.

II.1.1.3. CARACTERISATION DE LA MASSE D'EAU ET DONNEES METEOROLOGIQUES

En parallèle du suivi des abondances larvaires, nous avons couplé à notre échantillonnage un enregistrement de la température, de la salinité et de la chlorophylle *a* dans le but de décrire l'évolution de l'environnement. Pour l'année 2005, ces trois paramètres ont été obtenus par le Service d'observation du milieu littoral SOMLIT au point de prélèvement « Estacade » (Fig. II.1). Pour les années 2006 et 2007, les mesures ont été effectuées au point d'échantillonnage larvaire. Les valeurs de température et de salinité ont été acquises à l'aide d'une sonde CTD (SBE19+) et les valeurs de chlorophylle *a* ont été obtenues par fluorimétrie (voir détails du protocole au chapitre I §X). Etant donnée la faible, voir l'absence de stratification de la masse d'eau (profils pour les années 2006 et 2007, annexe II.1A-B), les données de température, de salinité et de concentrations en chlorophylle *a* ont été moyennées sur la colonne d'eau. Les données météorologiques (vitesse et direction du vent à 12H00 tous les jours) en 2005 et 2006 ont été obtenues auprès du sémaphore de Sibiril (MétéoFrance), situé à 8 km environ de Roscoff). En 2007, les données ont été acquises à l'aide de la station météorologique de la Station Biologique de Roscoff.

II.1.2. ANALYSE DES DONNEES

II.1.2.1. ANALYSE DE LA COMMUNAUTE LARVAIRE (ANNEE 2005)

Dans le but de déterminer s'il existe une synchronie de l'apparition des différents groupes (*C. fornicata*, bivalves, gastéropodes (hors *C. fornicata*), et polychètes), le barycentre de la distribution temporelle des concentrations larvaires a été calculé pour chaque groupe. Le barycentre est un indice très sensible aux variations des cycles saisonniers. Il se calcule selon l'équation :

$$T = \frac{\sum_{i=1}^n J_i \cdot C_i}{\sum_{i=1}^n C_i} \quad (1)$$

où n est le nombre d'échantillons, C_i est la concentration larvaire au jour J_i (exprimé en jours de l'année).

Dans le but d'explorer les relations entre les concentrations larvaires de chaque groupe et les paramètres environnementaux, une analyse en composantes principales (ACP) normée a été réalisée avec le logiciel StatBox v.6.40 pro.

II.1.2.2. VARIABILITE TEMPORELLE DES CONCENTRATIONS ET PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX : TRAITEMENT DES SERIES TEMPORELLES

Pour les années 2005, 2006 et 2007, le barycentre des concentrations larvaires, de la température, de la salinité et de la concentration en chlorophylle a a été calculé (cf. chapitre I §I.1.1.3).

Les fonctions d'autocorrélation et de corrélation avec retard (« cross-correlation ») ont été employées pour déterminer et comparer la périodicité et les différences de phase entre la variable biologique (concentration larvaire de *C. fornicata*) et les différentes variables environnementales (température, salinité et concentration en chlorophylle a). L'autocorrélation mesure la corrélation d'une série avec elle-même lorsqu'elle est progressivement décalée d'un pas de temps k (« lag » ou décalage). La corrélation avec retard correspond à la mesure de la corrélation entre deux séries échantillonnées simultanément qui sont successivement décalées d'un pas de temps k . Le pas de temps k retenu dans nos calculs est celui de l'intervalle d'échantillonnage, à savoir 15 jours. Comme le rappellent Legendre et Legendre (1998), les observations des séries étudiées doivent être séparées par des intervalles de temps réguliers. Bien que nous ayons cherché à respecter un pas de temps de deux semaines entre chaque échantillonnage, certains imprévus (ex. conditions météorologiques

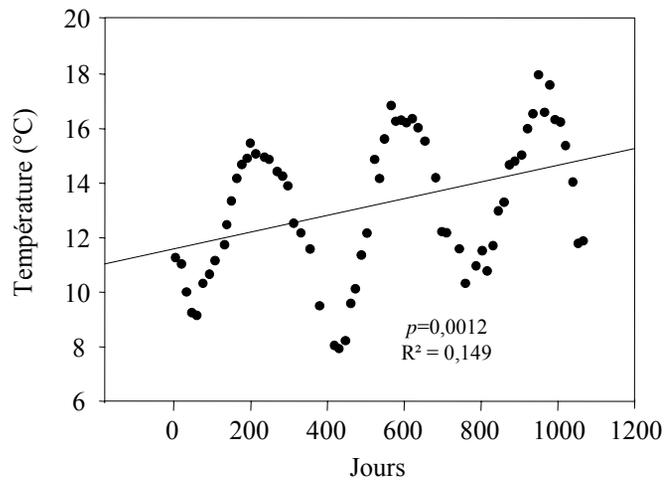


Figure II.2. Evolution de la température au cours des trois années de l'étude. La droite est la droite de régression linéaire entre la température et la date (jour de l'année). Cette figure illustre la tendance significative à l'augmentation sur les trois années de suivi. Les valeurs résiduelles obtenues seront utilisées comme nouvelle variable de température dans les analyses d'autocorrélation, de corrélation avec retard et dans la régression multiple.

non favorables à la sortie du bateau) ont quelques fois fait varier de quelques jours le pas de temps réel de l'échantillonnage. Pour pouvoir estimer le plus précisément possible les cycles potentiels par la méthode d'autocorrélation et les décalages de phase entre séries, nous avons donc préalablement interpolé les données (concentration larvaire, température, salinité et concentrations en chlorophylle *a*) à l'aide de la méthode LOESS (Local regrESSion). L'interpolation, qui permet de générer un jeu de données avec des intervalles parfaitement réguliers, a été effectuée grâce au logiciel SigmaPlot en utilisant un polynôme de degré 1 et un intervalle de 1062 jours correspondant à la différence en nombres de jours entre le premier (2005) et le dernier échantillonnage (2007). Un intervalle de un jour a été choisi pour générer (1) une donnée journalière et (2) une interpolation non lissée prenant ainsi en compte toutes les variations mesurées sur les trois années (annexe II.2). Le nouveau jeu de données utilisé pour les analyses d'autocorrélation et de corrélation avec retard est composé pour les quatre variables (concentration larvaire, température, salinité et concentration en chlorophylle *a*) d'une valeur interpolée tous les 15 jours. Un autre pré-requis à l'analyse d'autocorrélation et de corrélation avec retard est l'utilisation de données n'ayant pas de tendance significative sur l'échelle de temps analysée. Pour vérifier l'existence de telles tendances, une régression linéaire a été effectuée sur chacune des quatre variables (concentrations larvaire, température, salinité et chlorophylle *a*) en fonction de temps (les trois années). Seulement pour la température, l'ajustement a été significatif (Fig. II.2). Par la suite nous avons donc réalisé les analyses d'autocorrélation et de corrélation avec retard avec la variable température dite « détendancée », c'est-à-dire que nous avons utilisé les valeurs résiduelles de la régression linéaire.

Durant la période de présence des larves de *C. fornicata*, nous avons cherché à savoir si les variations de concentration larvaire observées entre échantillons présentaient une distribution aléatoire ou non. Pour cela, nous avons effectué un test de séries aléatoires monotones (« runs test ») sur la distribution des concentrations larvaires pour chaque année (Sokal et Rohlf 1980). Ce test non paramétrique permet de tester la présence de tendances significatives au sein d'une distribution. Il s'effectue à partir d'une discrétisation binaire des données, en notant « + » si la donnée est supérieure à la médiane de la distribution, et « - » si la donnée est inférieure. On compte alors le nombre d'événements consécutifs avec un signe différent (appelés « runs »). Par exemple, la suite ++++--+++-+++++--- comprend six « runs », trois sont +, les autres -. En l'absence d'autocorrélation (hypothèse H_0), le nombre de runs est une variable aléatoire distribuée normalement, de moyenne μ_r et d'écart-type σ_r (Sokal et Rohlf 1980). On calcule alors la statistique :

$$t_s = \frac{r - \mu_r}{\sigma_r}$$

Où r est le nombre de runs. L'hypothèse nulle est rejetée au seuil de 5% si t_s est plus grand que 1,96. Ce test est réalisé grâce au logiciel R (R Development Core Team 2008) à l'aide de la bibliothèque lawstat (Hui et al. 2008).

II.1.2.3. EVOLUTION TEMPORELLE DE LA STRUCTURE DE TAILLE DU NUAGE LARVAIRE

La mesure systématique des larves échantillonnées nous a permis d'étudier l'évolution de la structure de taille du nuage larvaire pour les trois années. En premier lieu, un test de Kruskal-Wallis a été effectué par année entre les échantillons de façon à déterminer si les tailles moyennes étaient homogènes sur l'année. Dans le cas où le test se révèle significatif, un test *a posteriori* de comparaison deux à deux a été réalisé pour déterminer les échantillons qui se différencient.

Pour les échantillons possédant plus de 10 larves, des histogrammes de distribution des classes de taille larvaire ont été réalisés, avec un pas de classe de 40 μm (voir chapitre I §I.1.1.2).

Une analyse en coordonnées principales (ACoP) a été réalisée à partir des matrices de distribution des classes de taille par date d'échantillonnage. Le but de l'ACoP est de rechercher les axes principaux qui maximisent la variance d'une matrice de distances métriques. Cette méthode permet donc de situer les objets dans un espace de dimension réduite, qui préserve autant que possible les relations de distance entre objets. Cette méthode utilise donc une matrice de distances calculées à partir des distributions de classes de taille (Legendre et Legendre 1998). Dans la réalisation de l'ACoP, les distances sont par défaut euclidiennes. Nous avons au préalable procédé à une transformation d'Hellinger des données avant le calcul des distances (cf. chapitre I).

Le calcul des matrices de distances et l'ACoP ont été réalisés sous le logiciel R à l'aide de la bibliothèque MASS.

II.1.2.4. CORRELATION ENTRE LES CONCENTRATIONS ET LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

Afin d'étudier les liens entre les variables environnementales et les concentrations larvaires sur les trois années de suivi, une analyse de régression multiple a été effectuée utilisant comme variable réponse la concentration larvaire et comme variables explicatives la

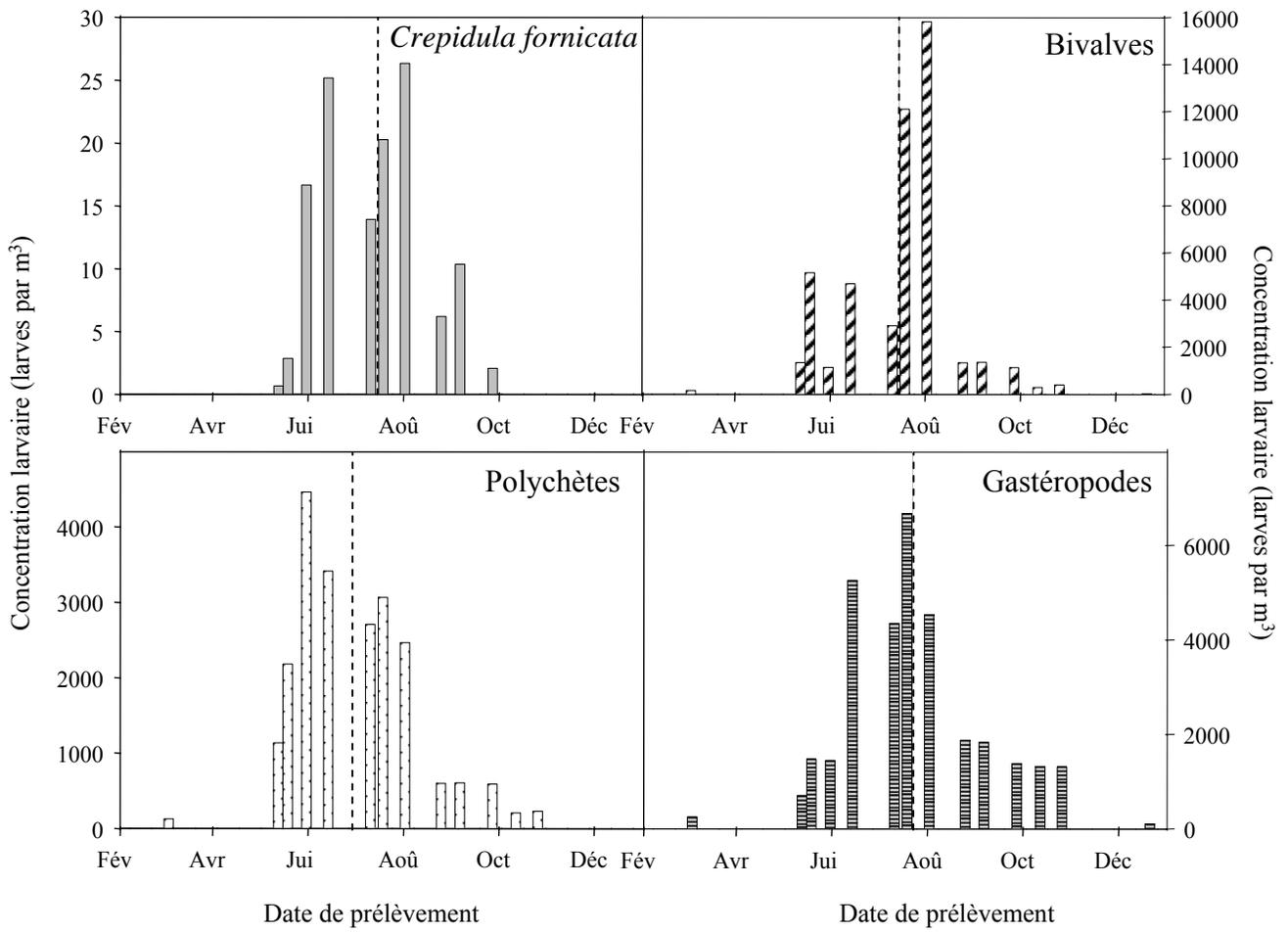


Figure II.3. Distribution temporelle des concentrations (larves m⁻³) pour les larves des quatre groupes taxonomiques (bivalves, polychètes, *Crepidula fornicata* et autres gastéropodes) au cours de l'année 2005. La ligne pointillée représente le barycentre des distributions des concentrations larvaires pour chaque groupe.

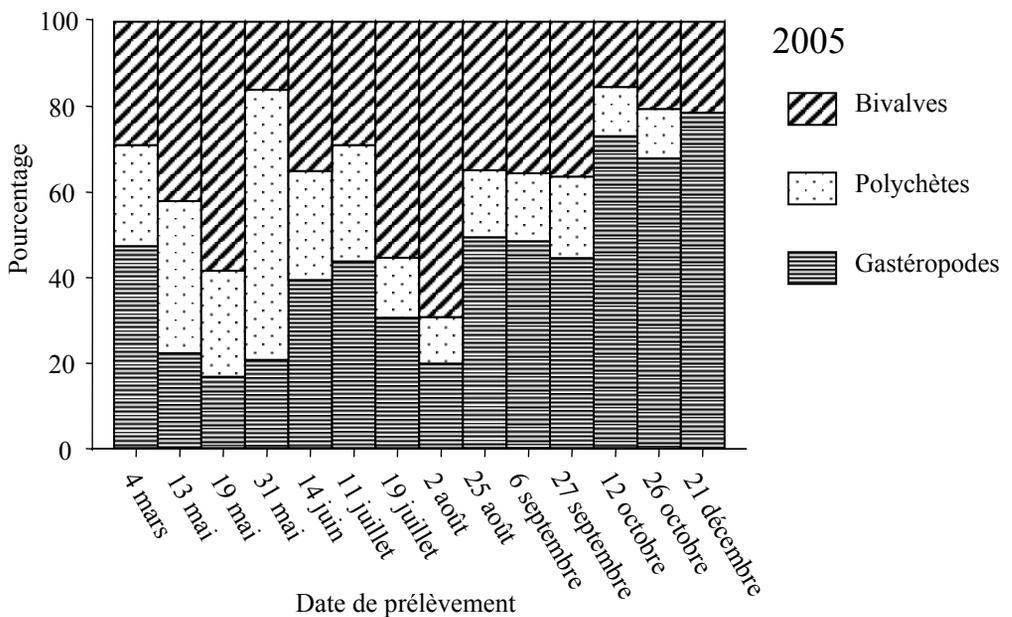


Figure II.4. Proportions de larves de bivalves, de polychètes et de gastéropodes (larves de *C. fornicata* comprises) pour l'année 2005.

température, la salinité et la concentration en chlorophylle *a*. La réalisation d'une analyse de régression multiple est possible dans le cas de données temporelles, néanmoins, si le résultat est significatif, il se peut que cela soit le résultat de l'autocorrélation temporelle au sein de chaque variable qui rend les tests trop libéraux (i.e., ils rejettent trop souvent H_0 qui est ici l'absence de corrélation significative (Pierre Legendre, communication personnelle). Pour éviter cela, le seuil de rejet de l'hypothèse nulle doit alors être plus strict. Nous avons choisi un seuil α de 1%. L'application de la régression multiple sur des temporelles nécessite également d'utiliser de données détendancées. Comme nous l'avons vu pour les analyses de d'autocorrélations et de corrélations avec retard, seule la température a présenté une tendance à l'augmentation significative sur les trois ans. Les valeurs résiduelles de la température seront donc également utilisées ici.

II.2. RESULTATS

II.2.1. LES LARVES DE *CREPIDULA FORNICATA* DANS LA COMMUNAUTE MEROPLANCTONIQUE EN 2005

Nous n'avons mesuré les concentrations larvaires que de trois grands groupes du méroplancton en identifiant qu'à l'espèce les larves de *Crepidula fornicata*. La figure II.3 montre la distribution temporelle des concentrations pour chacun des groupes étudiés. Entre fin mars et avril, les valeurs de concentrations pour les trois groupes étudiés ne sont pas disponibles. Les larves de bivalves, de gastéropodes et de polychètes sont présentes pendant toute la période d'échantillonnage (fin mars et avril exclu). Seules les larves de gastéropodes sont présentes jusqu'à fin décembre. Les larves de *C. fornicata* sont absentes en octobre et novembre, les larves de gastéropodes étant absentes en novembre. Le barycentre des distributions temporelles des concentrations larvaires est localisé autour de la fin juin (polychètes) et de la fin juillet (bivalves, gastéropodes et *C. fornicata*). Cependant, la date à laquelle la concentration des larves de polychètes est maximale semble plus précoce, atteignant les 4464 larves par m^3 le 31 mai. Les concentrations en larves de bivalves atteignent un maximum à plus de 16000 larves par m^3 début août, tandis que les larves de gastéropodes atteignent des concentrations de 6670 larves par m^3 le 19 juillet. Les larves de crépidules ne représentent pas plus de 1% au maximum des larves de gastéropodes échantillonnées avec des concentrations maximales atteintes mi-juin et début août (25 et 26 larves par m^3 respectivement). La figure II.4 présente l'évolution des proportions des larves de bivalves, de polychètes et de gastéropodes (larves de crépidules comprises). Les larves de

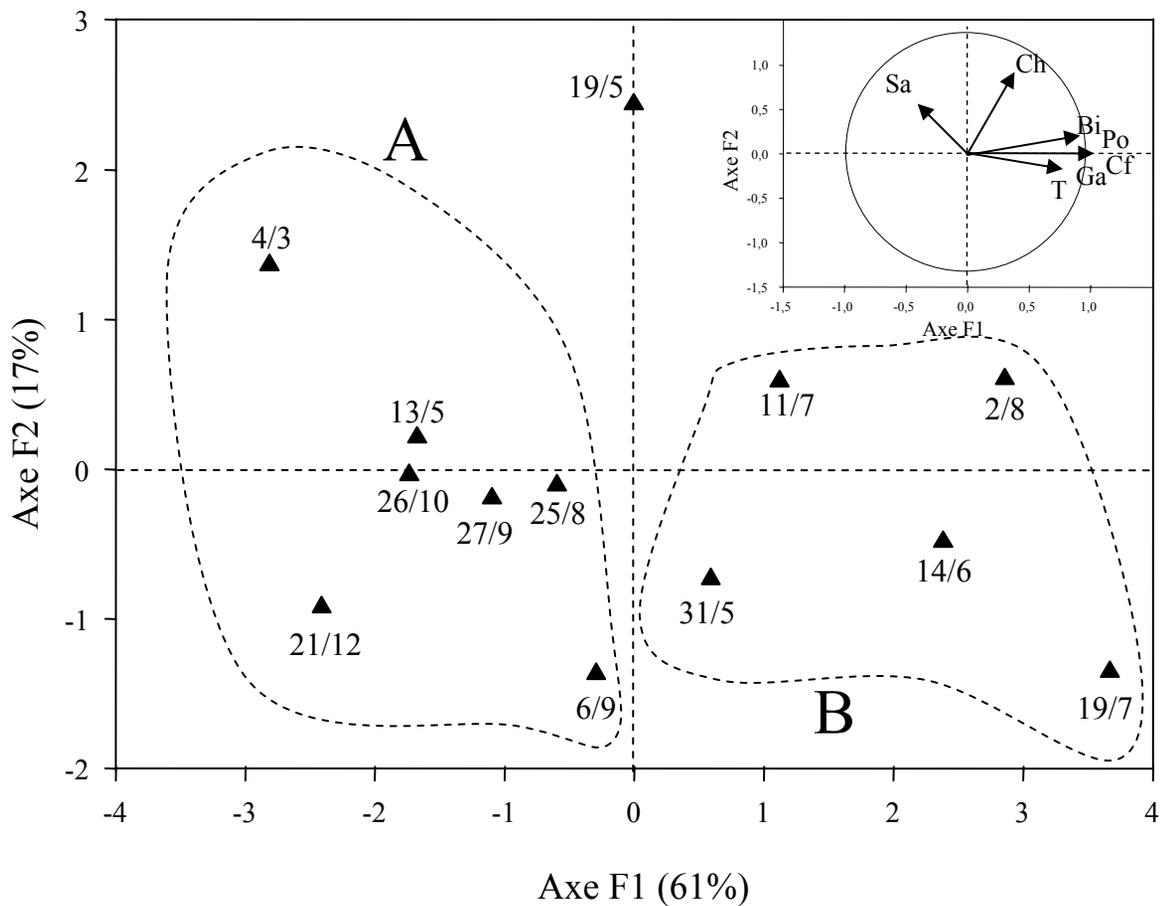


Figure II.5. Ordination des échantillons de l'année 2005 (dates sous la forme jour/mois) basée sur les deux premiers factoriels. Le cercle des corrélations est représenté en étiquette sur le graphique. Les dates sont groupées en fonction de leur position sur l'axe 1. Sa=salinité, Ch=chlorophylle α ; T=température; Bi=bivalves; Po=polychètes; Ga=gastéropodes; Cf=*Crepidula fornicata*.

Tableau II.1A. Résultats de l'analyse en composantes principales (ACP) examinant les relations entre les concentrations larvaires des 4 groupes taxonomiques et les variables environnementales mesurées en baie de Morlaix pour l'année 2005.

Contributions de chaque variable aux axes 1 et 2 de l'ACP pour l'étude de la communauté de l'année 2005.

	Axe F1	Axe F2
Valeurs propres	4,24	1,22
% de la variance expliquée	60,62	17,47
Contribution des variables (%)		
<i>C. fornicata</i>	20,34	0,01
Bivalves	19,76	2,73
Polychètes	17,12	0,02
Gastéropodes	22,03	0,02
Température	13,69	2,12
Salinité	5,29	28,38
Chlorophylle <i>a</i>	1,77	66,72
Contribution des dates (%)		
04/03/05	14,35	11,71
13/05/05	5,08	0,29
19/05/05	0,00	37,48
31/05/05	0,63	3,40
14/06/05	10,29	1,49
11/07/05	2,28	2,18
19/07/05	24,40	11,55
02/08/05	14,81	2,29
25/08/05	0,64	0,07
06/09/05	0,16	11,79
27/09/05	2,18	0,24
26/10/05	5,45	0,01
21/12/05	10,53	5,37

Tableau II.1B. Résultats de l'ACP examinant les relations entre les concentrations larvaires des 4 groupes taxonomiques et les variables environnementales mesurées en baie de Morlaix pour l'année 2005.

Matrice de corrélations entre variables. Les nombres en gras signalent les corrélations significatives du coefficient de Spearman ($\alpha=0.05$).

	<i>C.fornicata</i>	Bivalves	Polychètes	Gastéropodes	Température	Salinité
Bivalves	0,78					
Polychètes	0,83	0,73				
Gastéropodes	0,89	0,85	0,74			
Température	0,68	0,64	0,43	0,85		
Salinité	-0,34	-0,41	-0,46	-0,41	-0,16	
Chlorophylle <i>a</i>	0,18	0,44	0,26	0,24	-0,05	0,20

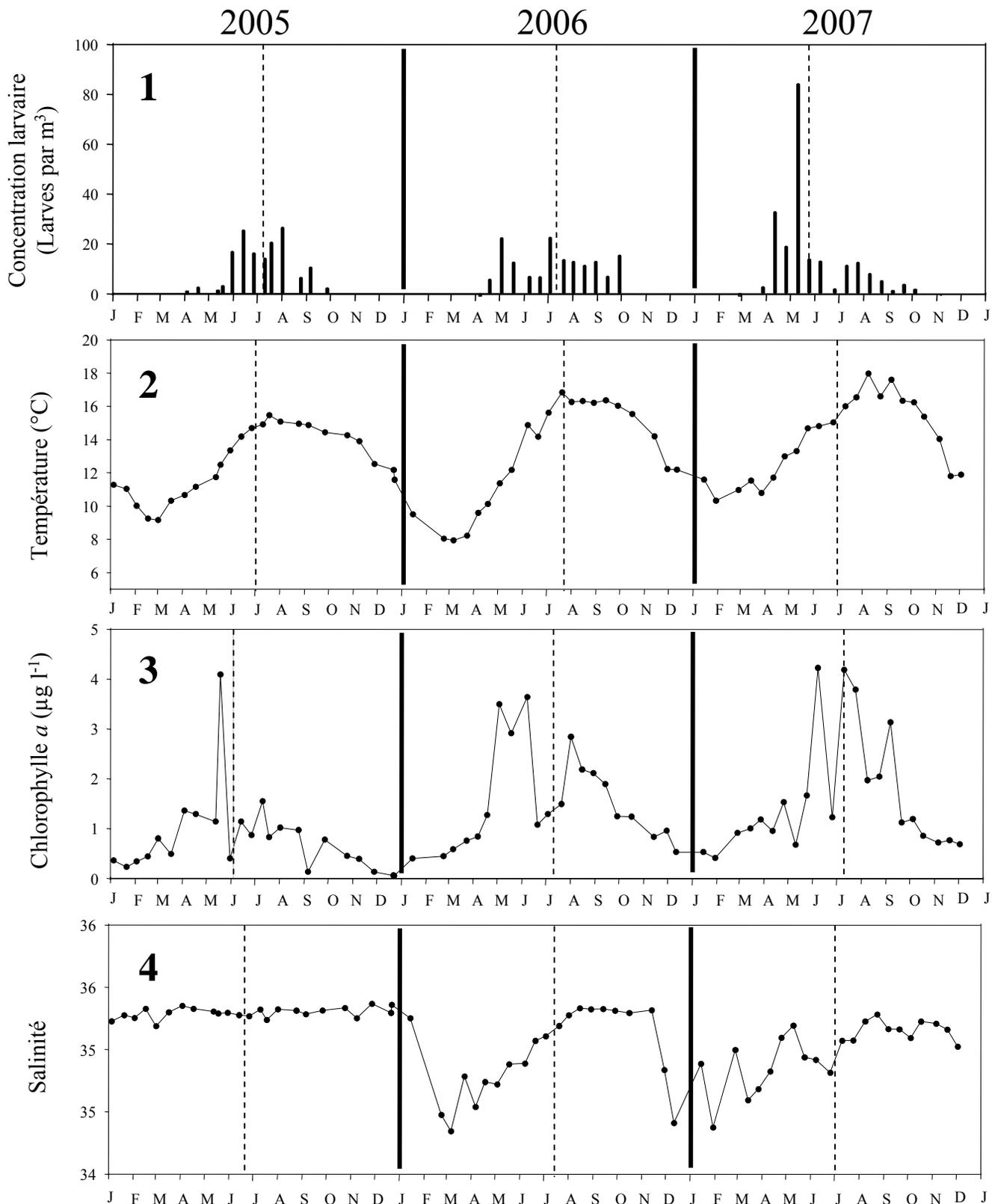


Figure II.6. Variations temporelles des concentrations larvaires (1) et des variables environnementales mesurées [température (2), concentration en chlorophylle *a* (3), et salinité (4)] pour les années 2005, 2006 et 2007. Pour l'année 2005, les données environnementales proviennent du point SOMLIT Estacade (Roscoff). Le barycentre des distributions est représenté par la ligne pointillée pour chacune des années.

polychètes dominant l'échantillon du 31 mai (plus de 60%) tandis que les larves de bivalves dominant les échantillons du 19 juillet et du 2 août. En fin d'année, les larves de gastéropodes sont dominantes, représentant plus de 70% des larves échantillonnées.

La figure II.5 représente la projection des variables et des échantillons temporels dans le plan formé par les deux premiers axes factoriels résultant de l'analyse en composantes principales. Ceux-ci expliquent 78% de la variance totale (Tableau II.1A). Les variables qui contribuent le plus fortement à l'axe F1 sont les concentrations de larves (*C. fornicata*, 20.34%) ; bivalves, 19.76% ; polychètes, 17.12% ; gastéropodes, 22.03%) et la température (13.69%). Ces cinq variables sont corrélées positivement et significativement (Tableau II.1B). Les variables qui contribuent le plus à l'axe F2 sont la salinité (28.38%) et la chlorophylle *a* (66.72%). Ces deux variables sont corrélées positivement mais de manière non significative et corrélées négativement et non significativement avec les cinq autres variables. L'ordination montre deux groupes de points qui s'opposent le long de l'axe F1. Le groupe A comprend les échantillons de fin d'hiver (4/3/05) de printemps (13/5/05) et de fin d'été-automne (25/8/05, 6/09/05, 27/9/05, 26/10/05 et 21/12/05) caractérisés par des eaux plus froides, légèrement dessalées et de faibles concentrations larvaires pour les groupes taxonomiques considérés. Le groupe B comprend cinq dates consécutives du 31/05/05 au 2/08/05 correspondant à la période estivale où les concentrations sont maximales et les eaux plus chaudes. Seul l'échantillon du 19 mai est isolé des groupes A et B.

II.2.2. DISTRIBUTION TEMPORELLE DES CONCENTRATIONS LARVAIRES DE *C. FORNICATA* ET DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

La figure II.6 montre l'évolution temporelle des concentrations larvaires de *C. fornicata* et des variables environnementales pour les trois années de suivi (72 points d'observations). En 2005, les larves de crépidule sont présentes dans les échantillons du 4 avril au 27 septembre (~6 mois) avec des maximums le 14 juin (25 larves par m³) et le 2 août (26 larves par m³). En 2006, la période de présence des larves est semblable à celle de 2005 s'étalant du 7 avril au 29 septembre avec des maximums de 22 larves par m³ le 4 mai et 4 juillet. En 2007, quelques larves sont observées dès le 27 février (concentrations de 0,45 larves par m³) mais sont absentes à la date suivante. Elles sont ensuite observées de manière continue du 28 mars au 10 octobre. Le 16 novembre, quelques individus sont échantillonnés (0,29 larves par m³). La concentration maximale de larves est atteinte le 11 mai (83 larves par m³) et est nettement supérieure aux valeurs rapportées en 2005 et 2006. En 2007, le

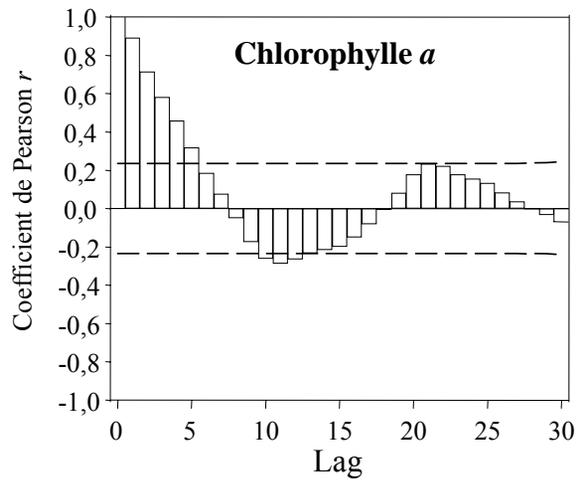
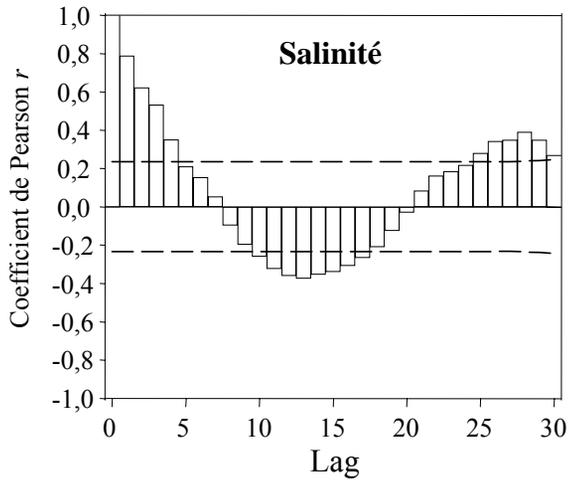
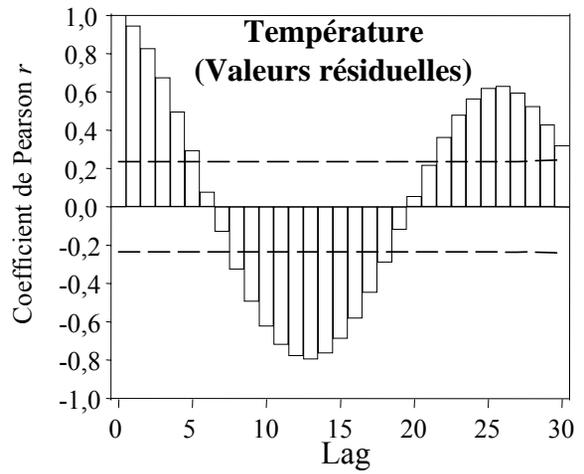
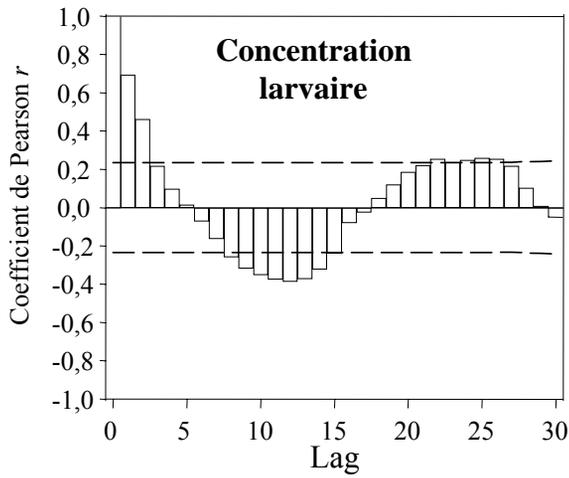


Figure II.7. Résultats des analyses d'autocorrélation des concentrations larvaires de *C. fornicata* et des trois paramètres environnementaux. Cette analyse a été effectuée à partir des données interpolées grâce à la méthode LOESS (Voir annexe 1). Les lignes pointillées représentent le seuil de significativité ($\alpha=5\%$) du coefficient de Pearson r calculé en fonction des effectifs corrélés. Un lag correspond à 15 jours.

barycentre de la distribution (Fig.II.6) est donc décalé, plus tôt de 47 jours (le 24 mai), par rapport à 2005 et 2006 où le barycentre est observé les 8 et 10 juillet, respectivement.

En 2005, les températures varient entre 9,15°C l'hiver et 15,47°C en juillet. Pour 2006, l'hiver a été particulièrement froid avec des températures de 7,93°C au mois de mars, tandis qu'au mois de juillet l'eau a atteint 16,84°C. 2007 est l'année la plus chaude avec des températures autour des 10°C l'hiver et un maximum de 17,97°C début août.

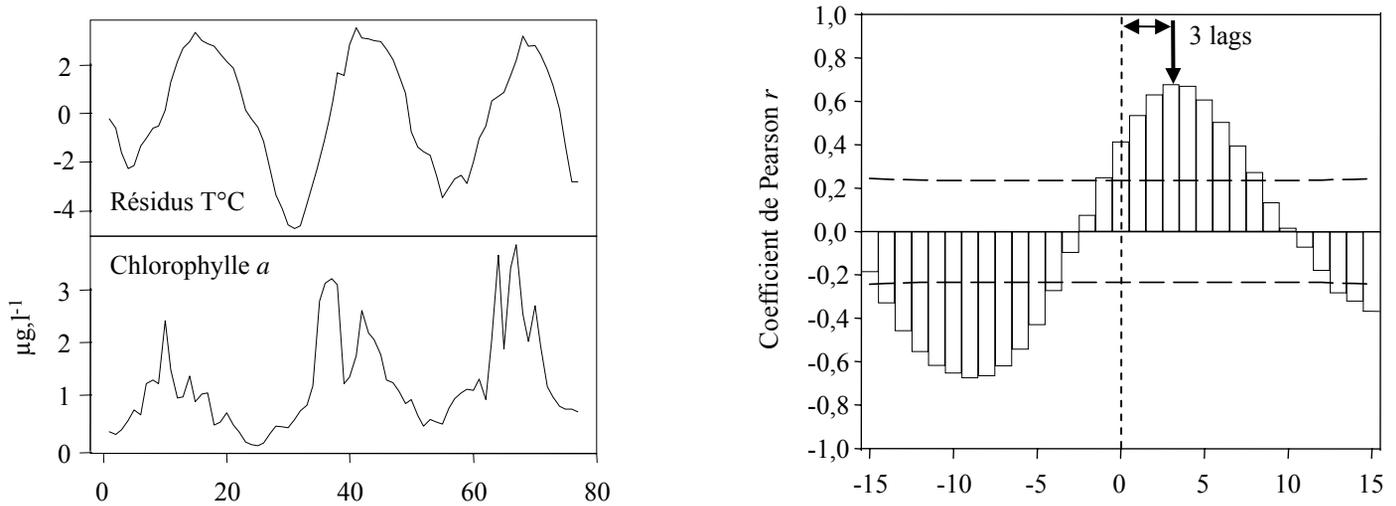
La chlorophylle *a* présente une évolution saisonnière avec des maximums situés au printemps (entre 3,5 et 4,5 µg l⁻¹). Le barycentre montre cependant un décalage d'un mois plus tôt en 2005 par rapport aux années 2006 et 2007. Ceci peut s'expliquer en partie par l'absence en 2005 d'un deuxième pic de chlorophylle *a* présent en 2006 et 2007 aux alentours des mois de septembre / octobre.

La salinité varie peu avec une amplitude de un pour 2006 et 2007. En 2005, les valeurs provenant du point SOMLIT de l'estacade présentent une grande stabilité pouvant s'expliquer par l'absence d'apport d'eaux douces en ce site par rapport à notre point d'échantillonnage larvaire. L'influence maritime est cependant également visible à notre site d'échantillonnage avec de faibles dessalures observées seulement durant la période de la fin d'hiver / début de printemps, quand les précipitations sont les plus importantes.

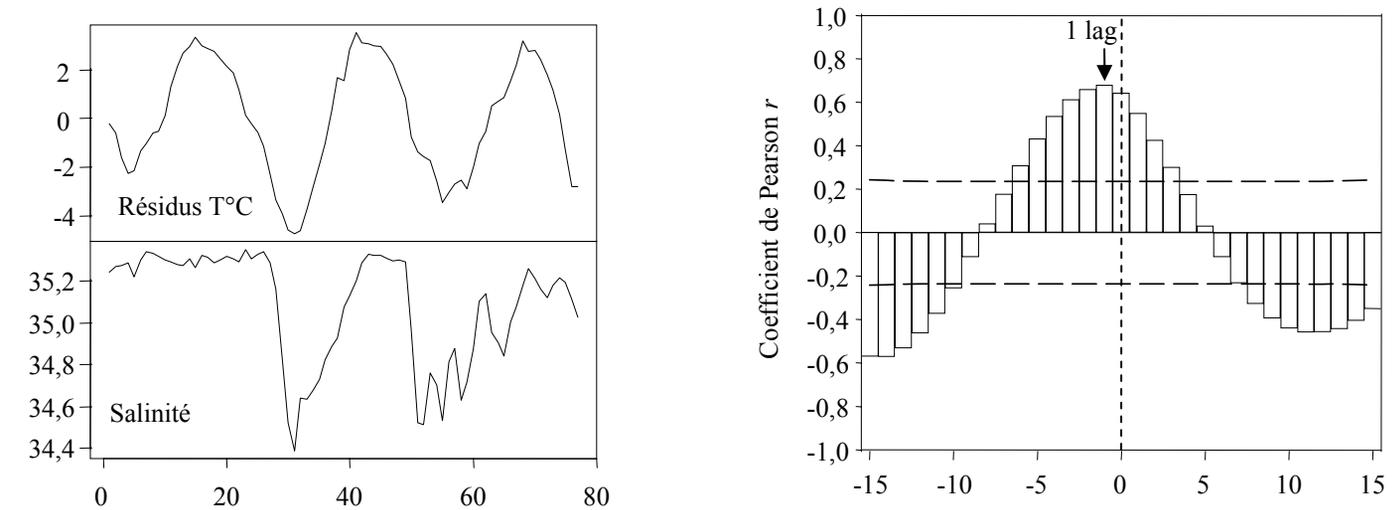
Les résultats des analyses d'autocorrélations avec les données interpolées (voir résultats de l'interpolation en annexe II.2) de concentration larvaire, de température, de concentration en chlorophylle *a* et de salinité sont présentés en figure II.7. Les concentrations larvaires sont autocorrélées négativement et de façon significative sur un cycle de six mois (12 lags) signifiant que six mois séparent une valeur faible (voir nulle) d'une valeur forte. La présence de larves dans le milieu (autocorrélation positive et significative) présente un cycle d'environ un an (25 lags). La température (valeurs des résidus), la salinité et la concentration en chlorophylle *a* présentent également un cycle de six mois (autocorrélation négative) et d'un an (autocorrélation positive) significatifs dans les deux cas illustrant la forte saisonnalité de ces variables.

Les résultats des « run tests » effectués sur les distributions temporelles des concentrations larvaires durant la période de présence des larves montrent une distribution non-aléatoire pour l'année 2005 ($t_s = -2,422$; $p = 0,015$). Pour les années 2006 ($t_s = 0,314$; $p = 0,753$) et 2007 ($t_s = -1,669$; $p = 0,095$), le test est non significatif suggérant une distribution aléatoire des concentrations larvaires.

Corrélation avec retard entre la température (valeurs résiduelles) et la concentration en chlorophylle *a*



Corrélation avec retard entre la température (valeurs résiduelles) et la salinité



Corrélation avec retard entre la concentration en chlorophylle *a* et la salinité

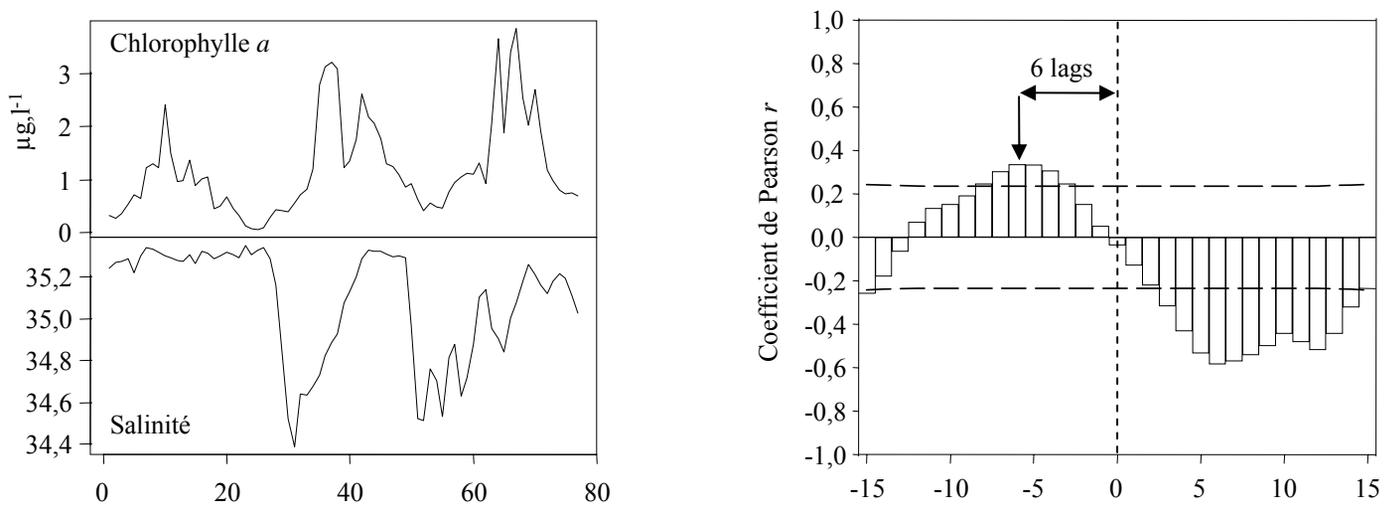
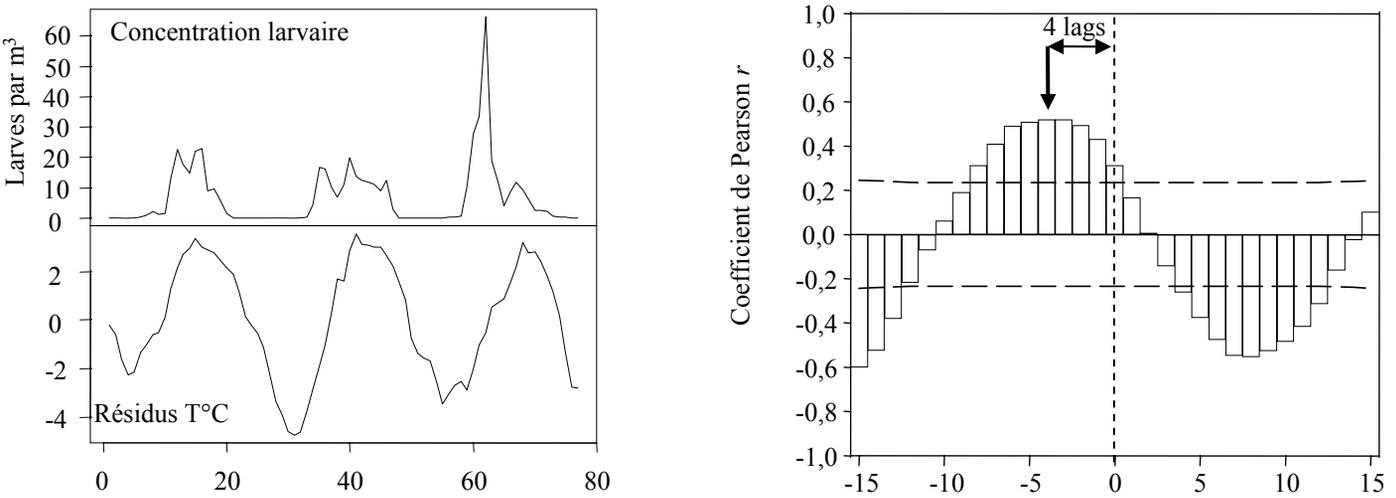
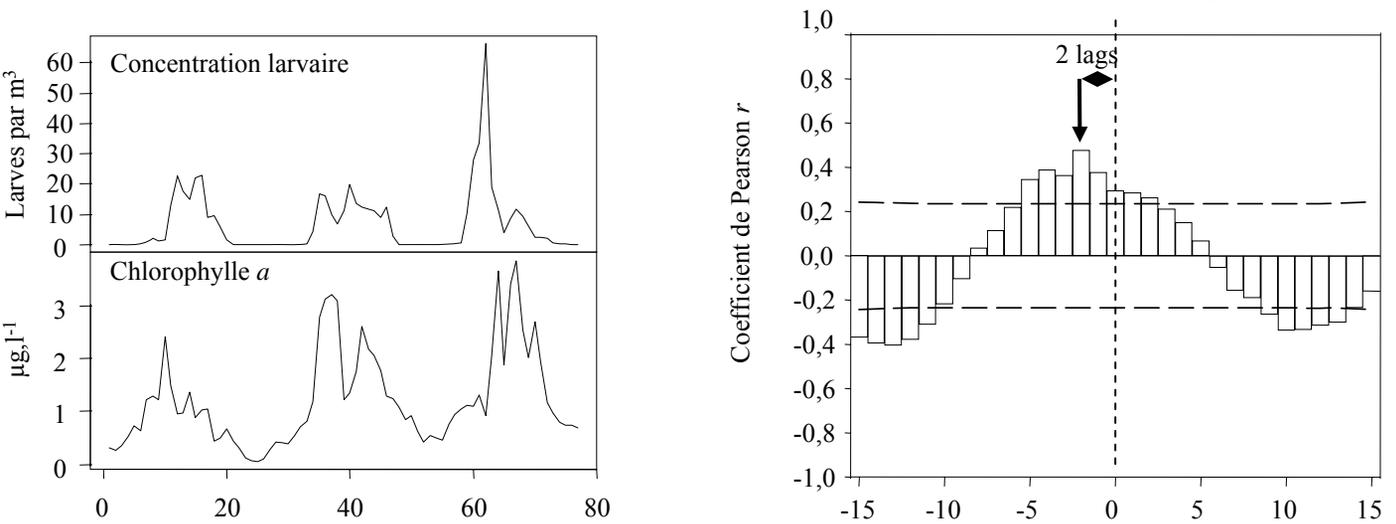


Figure II.8. Résultats des analyses de corrélation avec retard entre les trois paramètres environnementaux, analyses effectuées à partir des données interpolées grâce à la méthode LOESS (Voir annexe 1). Les lignes pointillées horizontales représentent le seuil de significativité ($\alpha=5\%$) du coefficient de Pearson r calculé en fonction des effectifs corrélés. Pour chacune des analyses, un lag correspond à 15 jours.

Corrélation avec retard entre la concentration larvaire et la température (valeurs résiduelles)



Corrélation avec retard entre la concentration larvaire et la concentration en chlorophylle a



Corrélation avec retard entre la concentration larvaire et la salinité

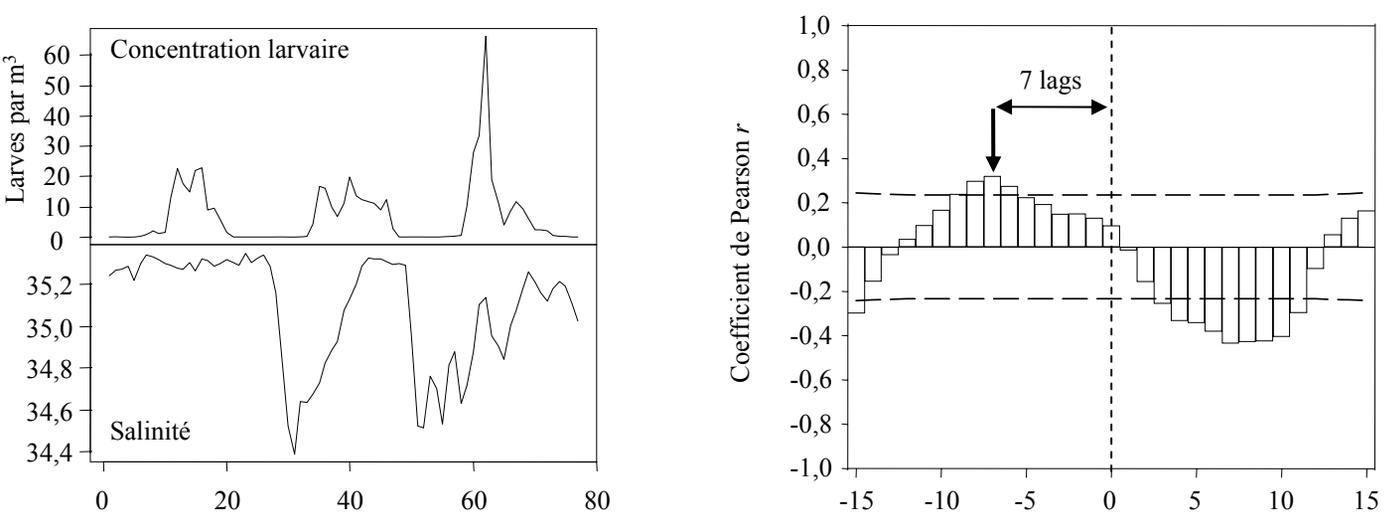


Figure II. 9. Résultats des analyses de corrélation avec retard entre les concentrations larvaires de *C. fornicata* et les trois paramètres environnementaux. Ces analyses ont été effectuées à partir des données interpolées grâce à la méthode LOESS (Voir annexe II.1). Les lignes pointillées horizontales représentent le seuil de significativité ($\alpha=5\%$) du coefficient de Pearson r calculé en fonction des effectifs corrélés. Pour chacune des analyses, un lag correspond à 15 jours.

Les corrélations avec retard (Fig. II.8) entre les variables environnementales montrent une avance d'environ deux mois (3 lags) du pic de chlorophylle *a* par rapport au pic de température et un décalage de phase de 3 mois (6 lags) avec la salinité. La température, quant à elle, est en phase avec la salinité illustrant l'adéquation entre les périodes chaudes et les périodes où l'apport d'eau douce est minimal.

II.2.3. RELATIONS ENTRE LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET LES CONCENTRATIONS LARVAIRES

La figure II.9 montre les résultats des corrélations avec retard analysées entre la concentration larvaire et (1) la température (valeurs des résidus), (2) la concentration en chlorophylle *a* et (3) la salinité. L'évolution des concentrations larvaires sur les trois années présente un décalage de phase significatif d'environ 60 jours (4 lags) avec la température signifiant que l'apparition des larves et l'augmentation de leur concentration précèdent l'augmentation de la température d'environ deux mois. Ce décalage, toujours significatif, est réduit à 1 mois (2 lags) avec la concentration en chlorophylle *a*. Le cycle des valeurs de salinité présente un décalage de phase d'environ trois mois et demi avec celui des concentrations larvaires.

L'analyse de régression multiple entre les valeurs de concentration larvaire et les variables environnementales montre un ajustement significatif ($R^2=0,35$; $F=12,51$; $p<10^{-3}$) illustrant la forte corrélation entre l'évolution temporelle des concentrations larvaires avec les variables environnementales (valeurs de résidus de la température, salinité et concentration en chlorophylle *a*). Cependant, seules la température ($p=0,002$) est significativement corrélées à la concentration larvaire (pour la chlorophylle *a*, $p=0,0109$ et pour la salinité, $p=0,957$).

II.2.4. EVOLUTION DE LA STRUCTURE DE TAILLES DU NUAGE LARVAIRE

Les distributions des classes de tailles pour chaque date dont les effectifs sont supérieurs à 10 larves sont présentées en figures II.10A, II.10B et II.10C pour les trois années.

Les tailles moyennes des larves sont significativement différentes entre les échantillons du suivi temporel pour chacune des trois années (tests de Kruskal-Wallis significatif en 2005, 2006 et 2007 ; $p<10^{-3}$). Les résultats des tests de comparaisons deux à deux sont présentés en figures II.11A et II.11B, graphique n°2. La distribution des tailles au cours de l'année 2005 est différente entre la période de mai à début juillet pendant laquelle seules des larves de petites tailles sont présentes et la période de fin juillet à mi-octobre

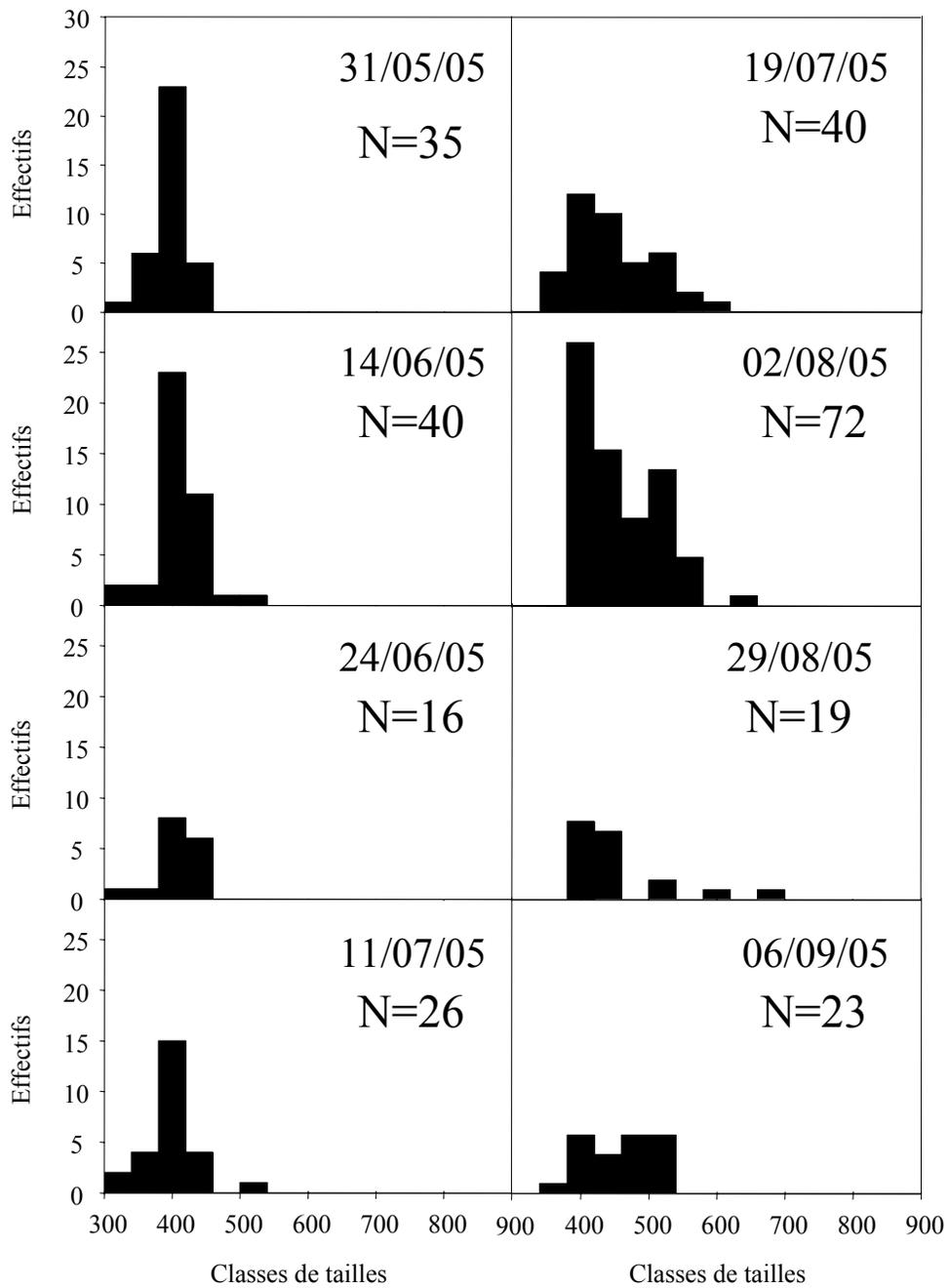


Figure II.10A. Distribution des classes de tailles des larves de *C. fornicata* pour chaque échantillon de l'année 2005 ayant des effectifs supérieurs à 10 larves.

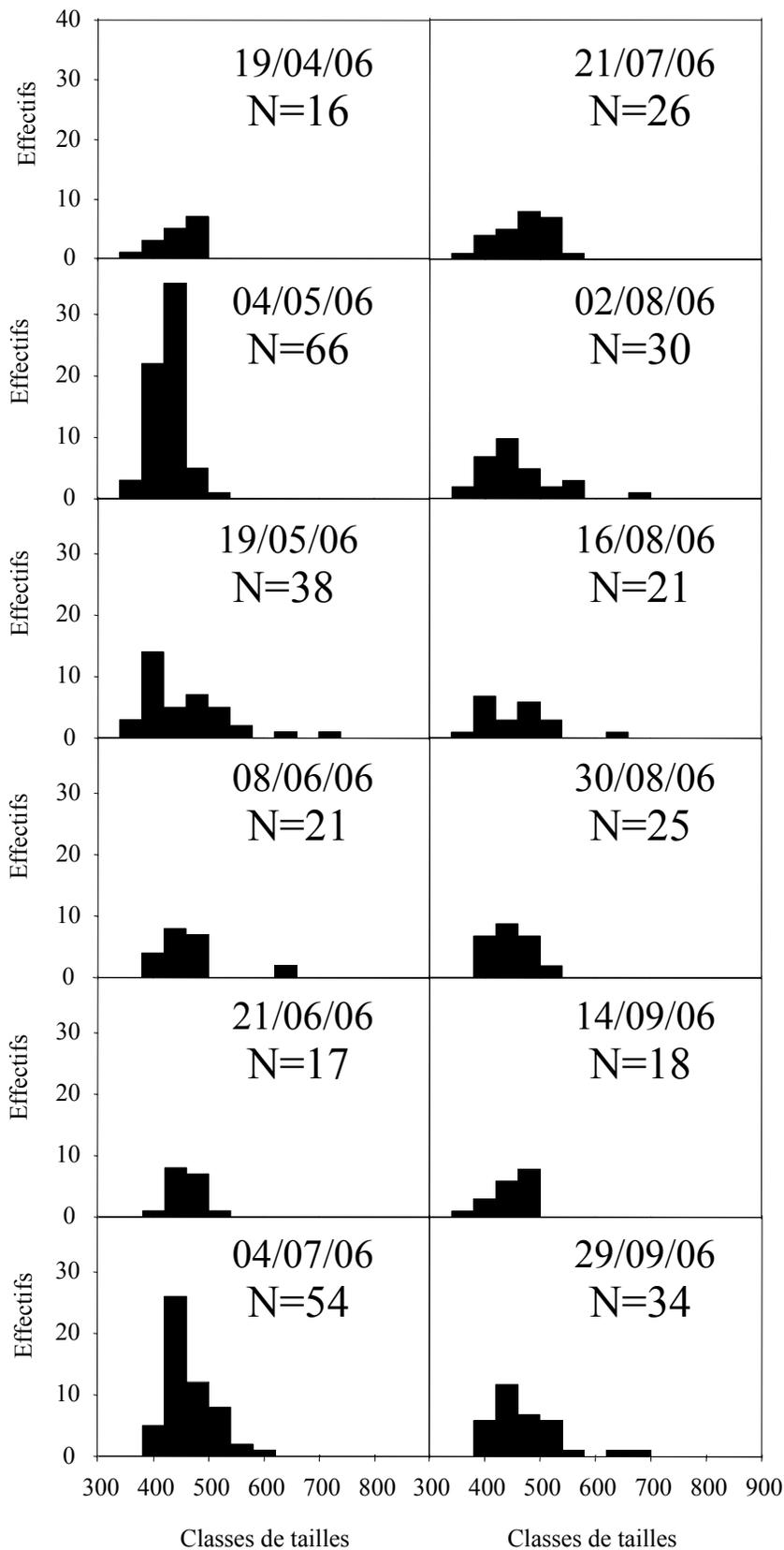


Figure II.10B. Distribution des classes de tailles des larves de *C. fornicata* pour chaque échantillon de l'année 2006 ayant des effectifs supérieurs à 10 larves.

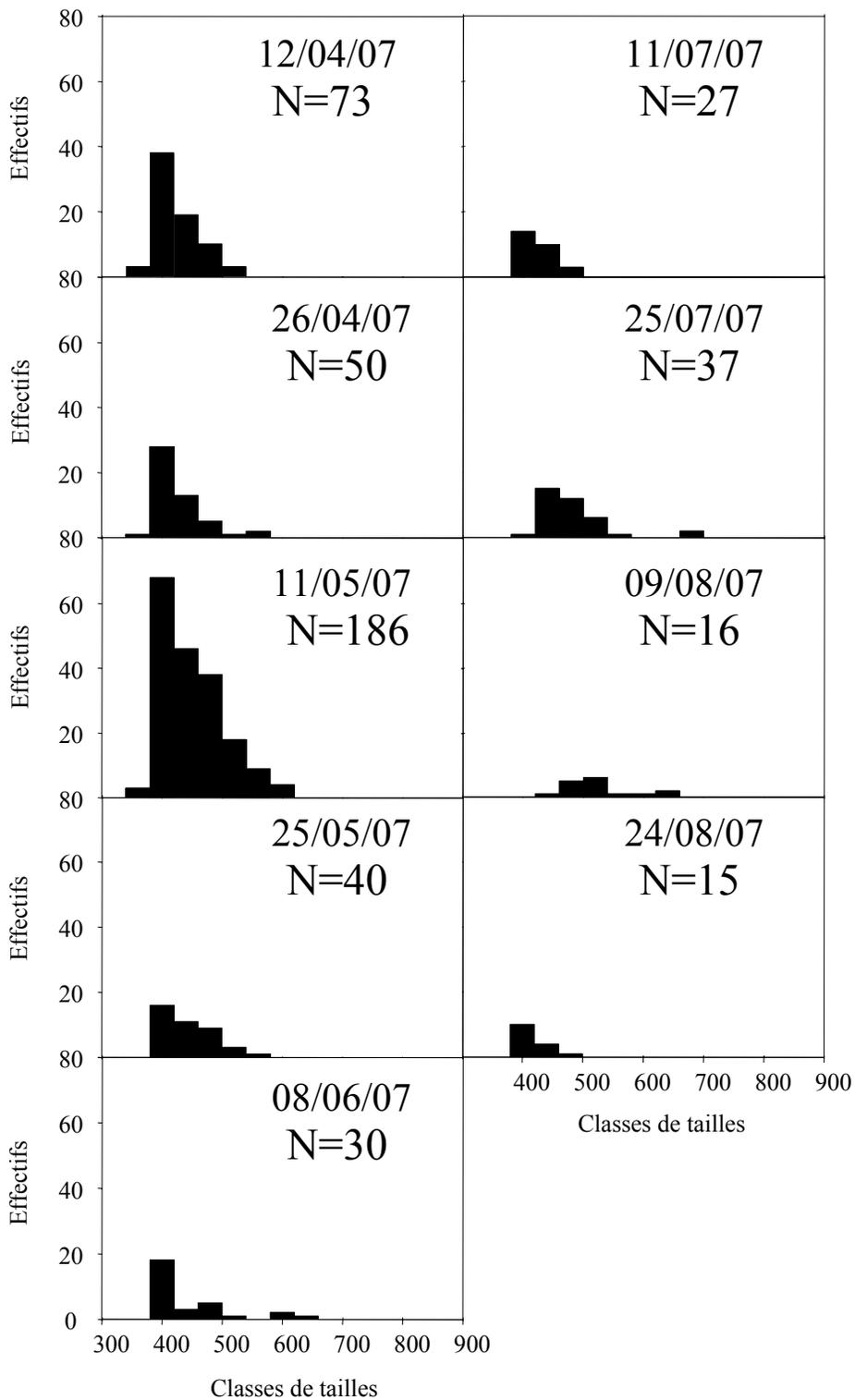


Figure II.10C. Distribution des classes de tailles des larves de *C. fornicata* pour chaque échantillon de l'année 2007 ayant des effectifs supérieurs à 10 larves.

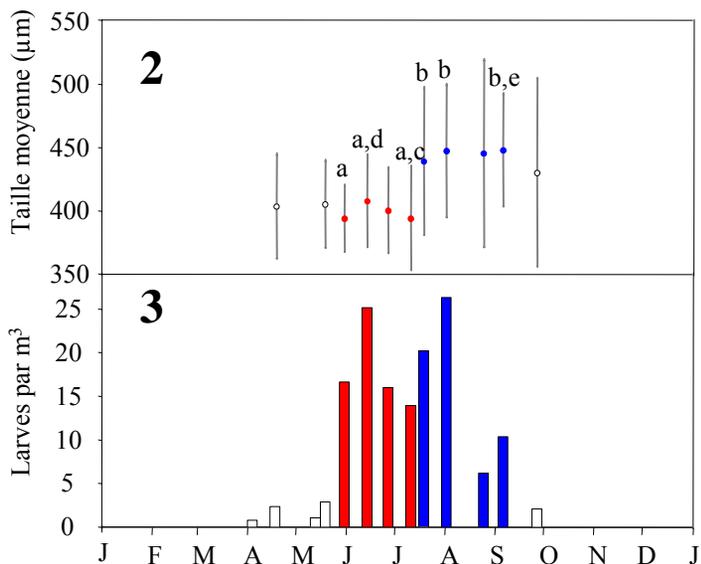
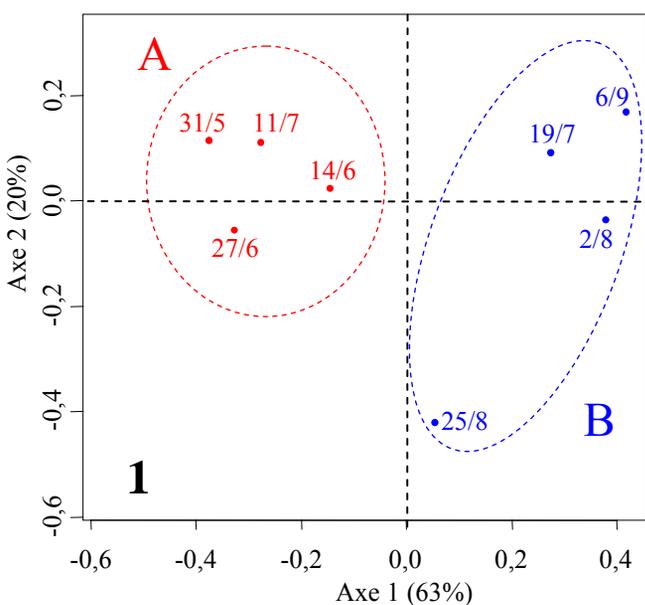
pendant laquelle co-existent des larves de petites et de grandes tailles (voir histogrammes des distributions des classes de tailles en figure II.10A), ce qui se traduit par une augmentation de la taille moyenne entre ces deux périodes. En 2006, les deux échantillons du mois de juillet et l'échantillon de fin octobre présentent des tailles moyennes supérieures au reste de l'année. En 2007, la structure temporelle est plus complexe. On observe une augmentation des tailles moyennes sur les périodes d'avril et mi-mai et entre mi-juin et mi-août atteignant des valeurs maximales le 11/05/07 et le 9/08/07.

Les analyses en coordonnées principales (ACoP), basées sur les distributions des classes de taille, sont présentées en figures II.11A et II.11B (graphique n°1). L'ordination des dates sur le plan factoriel pour l'année 2005 distingue deux groupes de dates consécutives (A et B) selon l'axe 1 (63% de la variance expliquée) : la période entre le 31 mai et le 11 juillet (A), pendant laquelle la population larvaire est composée uniquement de petites larves (en rouge) et la période du 19 juillet au 6 septembre, où la structure de tailles est plus hétérogène, avec une dominance des petites larves et la présence de larves plus grandes (groupe B, dates en bleue). Ceci s'observe clairement sur les histogrammes de distributions des classes pour 2005 (Fig. II.10A). En 2006, l'ordination de l'ACoP des dates fait également ressortir deux groupes le long de l'axe 1 (39% de la variance expliquée) composés pour le groupe B de quatre dates consécutives de l'été (du 4/07/06 au 16/08/06) et des dates du 19/05/06 et du 29/09/06. Le groupe A (principalement des petites larves) comprend les dates restantes du début de printemps, du mois de juin et de fin août/mi-septembre. En 2007, l'ordination présente une dispersion des dates sur le plan factoriel de lecture moins clair qu'en 2005 et 2006. Les dates du 25/05/07 et du 11/05/07 sont situées à l'intersection des axes signifiant qu'elles ne peuvent pas être rattachées clairement à un groupe. Cependant, les dates consécutives du 25/07/07 et du 09/08/07 (en bleu) se remarquent par la présence de grandes larves tandis que les dates restantes (mois d'avril, mois de juin, mi-juillet et fin août) sont composées uniquement de petites larves.

Ces deux analyses (Kruskal-Wallis et tests *a posteriori* et analyse en coordonnées principales) montrent qu'il y a une concordance entre leurs résultats, tous deux, montrant que les dates de début de période de présence des larves sont moins riches en grandes classes de tailles que les dates de fin de printemps / été. Seule l'année 2007 ne semble pas présenter une ségrégation aussi claire.

Composition en classes de taille hétérogènes ■
 Petites classes de tailles uniquement ■
 Echantillon ayant un effectif <10 exclus de l'ACoP

2005



2006

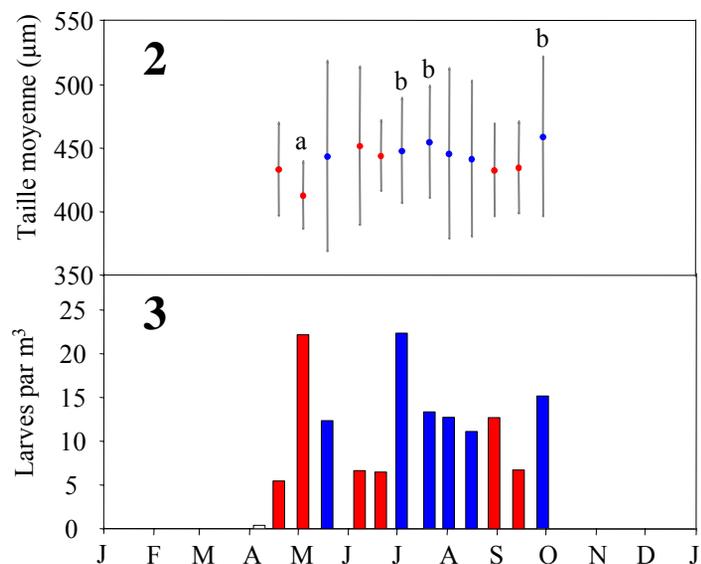
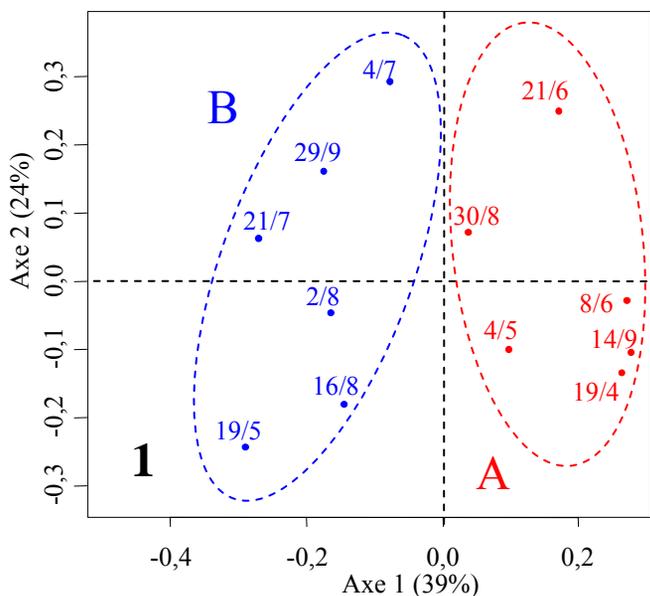


Figure II.11A. Analyse de la structure de taille pour les années 2005 et 2006. Le graphique 1 représente l'ordination des dates de prélèvements en fonction de leur composition en classes de tailles selon les 2 premiers axes factoriels de l'analyse en coordonnées principales (ACoP). Le graphique 2 représente les tailles moyennes (et écart-type, barres verticales) au sein de chaque échantillon avec en indices (lettres) les résultats du test *a posteriori*. Le graphique 3 représente les concentrations larvaires à chaque date. Pour le graphique 2 et 3, chaque date est colorée en fonction de sa position dans le plan factoriel de l'ACoP.

Composition en classes de taille hétérogènes ■
 Petites classes de tailles uniquement ■
 Echantillon non assigné à un groupe ■
 Echantillon ayant un effectif <10 exclus de l'ACoP

2007

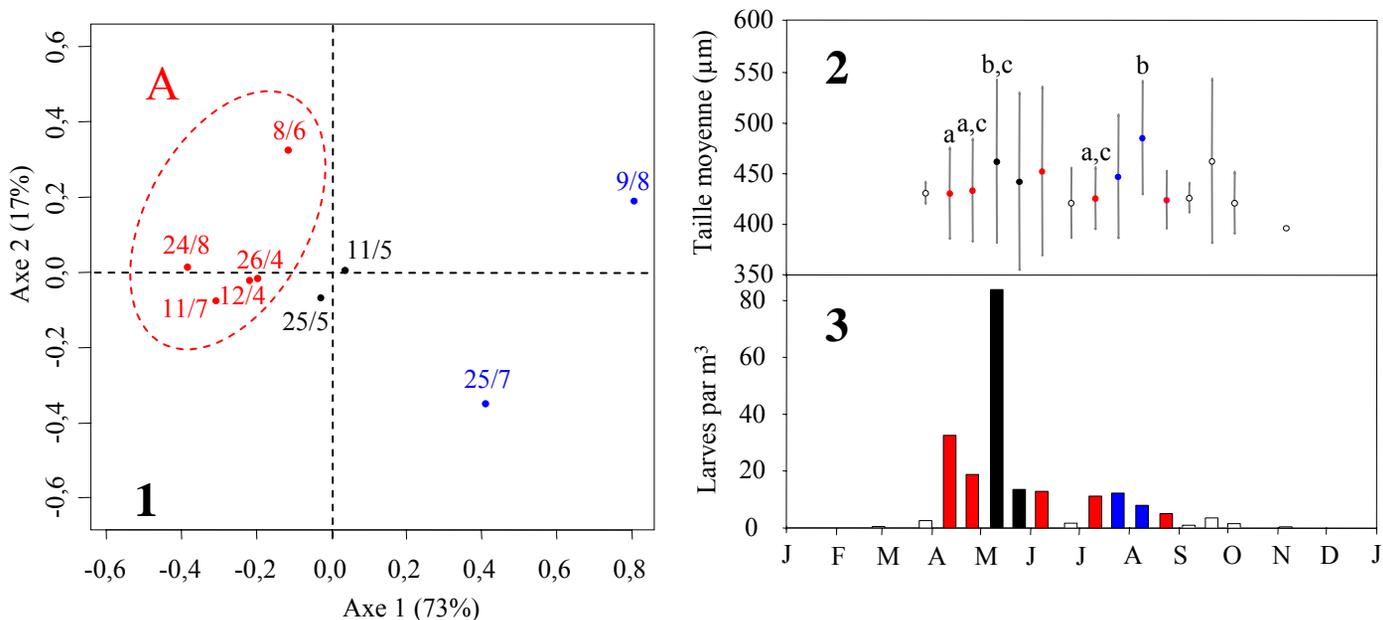


Figure II.11B. Analyse de la structure de taille pour l'année 2007. Le graphique 1 représente l'ordination des dates de prélèvements en fonction de leur composition en classes de tailles selon les 2 premiers axes factoriels de l'analyse en coordonnées principales (ACoP). Le graphique 2 représente les tailles moyennes (et écart-type, barres verticales) au sein de chaque échantillon avec en indice (lettres) les résultats du test *a posteriori*. Le graphique 3 représente les concentrations larvaires à chaque date. Pour le graphique 2 et 3 chaque date est colorée en fonction de sa position dans le plan factoriel de l'ACoP.

II.3. DISCUSSION

II.3.1. PLACE DES LARVES DE *CREPIDULA FORNICATA* AU SEIN DE LA COMMUNAUTE LARVAIRE.

L'étude des variations saisonnières de la composition de la communauté larvaire a permis de mettre en évidence une longue période de présence des larves des trois groupes taxonomiques étudiés (hors crépidule), de mars à novembre. Nous avons observé une forte synchronie de la présence larvaire de ces trois groupes qui est illustrée par la position du barycentre de chacune des distributions, situé entre les mois de juin et juillet. Les résultats de l'ACP ont montré que les concentrations larvaires maximales étaient corrélées avec les fortes températures caractéristiques de la période estivale. Ceci n'est pas surprenant et corrobore de nombreuses observations mettant en évidence la présence de fortes abondances larvaires durant les mois de fin de printemps et de début d'été (e.g. de Vooy 1999; Chicharo et Chicharo 2001).

L'abondance relative des trois groupes est néanmoins variable au cours du temps. Les larves de polychètes représentent 20% en moyenne des larves échantillonnées (excepté au mois de mai avec plus 70% de l'échantillon). Présentes tout au long de la période de prélèvement, les larves de bivalves atteignent des abondances importantes à la fin du mois de juillet (16000 larves par m³), dominant les échantillons du 19 juillet et de début août (55 et 70% respectivement). Les larves de gastéropodes, quant à elles, dominent les échantillons à partir de fin août jusqu'au dernier prélèvement (21 décembre 2005). La distribution dans le temps des concentrations larvaires de *C. fornicata* concorde avec celle observée pour les trois autres groupes. Le barycentre de la distribution est situé au mois de juillet et les larves sont présentes durant une période un peu plus courte, d'avril à octobre.

Ces résultats montrent donc une synchronie entre les quatre groupes analysés. Au vu des variations saisonnières des paramètres environnementaux mesurés, il apparaît que le barycentre de chacun de ces groupes se situe un mois après celui de la concentration en chlorophylle *a* situé en mai pour l'année 2005. Ces quatre groupes étant présent hors des périodes de blooms phytoplanctoniques, une compétition pour la nourriture pourrait s'installer entre espèces à larves planctotrophes (incluses dans chacun des groupes) et les larves de *C. fornicata*. Une récente étude réalisée en laboratoire a démontré que contrairement aux larves d'huitres (*Crassostrea gigas*) les larves de crépidules pouvaient consommer toutes les cellules phytoplanctoniques quelles que soient leur tailles, et ceci, à des taux de filtrations plus élevées (Blanchard et al. 2008). Prenant à titre d'exemple la coexistence entre les larves d'huitres et

les larves de crépidules en baie du Mont Saint-Michel, ces auteurs ont suggéré que les larves de crépidules pourraient abaisser notablement la concentration de phytoplancton entraînant alors une compétition trophique avec les larves d'huitres. En baie de Morlaix, la concordance de la présence des larves de crépidules avec celles des trois autres groupes pourrait également avoir un impact négatif sur la nutrition des larves des espèces natives. L'impact réel est cependant à relativiser compte tenu des faibles concentrations larvaires de *C. fornicata* en baie de Morlaix. En effet, au sein des échantillons analysés, les larves de crépidule représentent moins d'1% des larves de gastéropodes, ce qui faible comparé aux résultats obtenus par Lasbleiz (2003) en baie du Mont Saint-Michel où, à certaines période de l'année, les larves de crépidules pouvaient représenter plus de 60% des larves échantillonnées (dans cette étude, les larves échantillonnées sont : les larves de bivalve, de gastéropode (hors crépidules) de crépidule).

II.3.2. DES LARVES PRESENTES DURANT UNE LONGUE PERIODE

Au cours des trois années de suivi réalisé durant cette thèse, un des résultats majeurs est l'observation d'une longue période de présence de larves de *Crepidula fornicata*, période allant de six mois en 2005 et 2006 à huit mois en 2007. Des durées de présence de larves du même ordre ont été observées dans d'autres sites colonisés par cette espèce, par exemple en baie du Mont Saint-Michel où Lasbleiz (2003) rapporte leur présence de fin mars à début octobre 2002. Toujours en baie du Mont Saint-Michel dans le secteur de Granville, Quiniou et Blanchard (1987) ont observé des larves de fin février à mi-novembre pour les années 1984 et 1985. Enfin, en rade de Brest, Coum (1979) les observe de début avril à la mi-octobre en 1977. Au sein de notre site d'étude, la période de présence des larves de *C. fornicata* est similaire à celle de la présence de femelles présentant des embryons incubés dans la cavité palléale. Les données de la figure II.12, obtenues par Sabrina Le Cam au cours de sa thèse, montrent en effet une période de reproduction très étendue, allant de la mi-janvier à la mi-octobre avec un maximum (plus de 80% de femelles avec des pontes) atteint en mai 2005, juin 2006 et juin 2007. Cette durée de la période de reproduction est identique à celle enregistrée dans d'autres populations des côtes françaises (Tableau II.2). Cependant, en Angleterre (estuaire de la rivière Blackwater, Essex; Chipperfield 1951) et au nord de l'Allemagne (Sylt en Mer de Wadden; Thieltges et al. 2004), la période de reproduction semble réduite à la fin du printemps et à l'été. Dans ces sites, les hivers très froids (ex. formation de glace sur l'estran à Sylt) induisent un fort taux de mortalité chez les adultes de

Tableau II.2. Etendue de la période de reproduction de *Crepidula fornicata* dans différents sites côtiers de l'aire d'origine et de l'aire d'introduction.

Site	Période de ponte	Méthode	Références
Aire native	Côte de la Nouvelle Angleterre (USA)	Début de l'été jusqu'au 15 août	Conklin 1897
	Woods Hole, Massachusetts (USA)	Femelles avec pontes récoltées le 25 avril et le 8 juillet 1994	Pechenik et al. 1996
	Baie de Narragansett (Rhodes Island ; USA)	Collecte de larves le 18 juin et le 18 juillet 1994	Pechenik et Levine 2007
Aire introduite	Ile de Sylt (Allemagne)	Avril à septembre	Echantillonnage mensuel à bimensuel, présence/absence de capsules Thieltges et al. 2004
	Rivière Blackwater (Angleterre)	Début du printemps à septembre	Echantillonnage hebdomadaire, présence/absence de capsules, stade de développement des œufs, déduction du nombre de pontes Chipperfield 1951
	Rivière Crouch (Angleterre)	Mars à septembre	Echantillonnage mensuel, présence/absence de capsules Walne 1956
	Banc de Quihot (France)	Mars à octobre	Echantillonnage mensuel, présence/absence de capsules Lubet et Le Gall 1972
	Rade de Brest (France)	Mars à août	Echantillonnage tous les 2 mois, présence/absence de capsules, stade de développement des œufs Coum 1979
	Baie de Marennes-Oléron (France)	Fin février à octobre	Echantillonnage mensuel, présence/absence de capsule Deslous-Paoli 1985 Deslous Paoli et Héral 1986
	Rade de Brest (France)	Mi-février à septembre	1 à 3 échantillonnages par mois, présence/absence de capsule, stade de développement des œufs Richard et al. 2006
	Baie de Morlaix (France)	Mi-janvier à mi-octobre	Echantillonnage mensuel sur 40 mois, présence/absence de capsules Thèse de Sabrina Le Cam (2009)

Crepidula fornicata (Thieltges et al. 2004) et pourraient être responsables du raccourcissement de la période de reproduction. Cette réduction a pour conséquence une période de présence des larves plus courte, l'émission des premières larves débutant deux à trois mois plus tard que dans les sites français caractérisés par un climat tempéré (notre étude ; Coum 1979; Quiniou et Blanchard 1987; Lasbleiz 2003). Ces observations sont en accord avec celles d'une réduction des périodes de reproduction (limitées à l'été) de nombreux invertébrés marins vivant sous un climat boréal ou arctique (e.g. Giese et Pearse 1974 ; Pearse et al. 1991). Il serait intéressant de pouvoir comparer cette variabilité des périodes de reproduction et de présence de larves décrite au sein de l'aire introduite avec des observations réalisées au sein de l'aire d'origine. En effet, chez certaines espèces invasives, des changements de phénologie ont été observés entre populations de l'aire native et populations de l'aire introduite (Yan et al. 2001) résultant par exemple d'une acclimatation ou d'une adaptation au nouvel environnement colonisé. Les données dans l'aire d'origine sont cependant très rares et ponctuelles : les quelques données existantes (tableau II.2) indiquent que des femelles en pontes ont été échantillonnées de fin avril à l'été, concordant en partie avec les observations rapportées dans l'aire introduite. Cependant, aucun suivi annuel de la reproduction et de la présence de larves n'est disponible dans l'aire d'origine.

L'allongement de la période de reproduction chez *Crepidula fornicata* amène ses larves à se développer dans un environnement changeant rythmé par les saisons. L'évolution annuelle de la température, de la salinité et des concentrations en chlorophylle *a* a montré une forte saisonnalité (analyse d'autocorrélation, Fig. II.7). L'amplitude thermique peut ainsi dépasser 10°C entre les mois d'hiver et la fin de l'été (ex : année 2006). L'analyse de régression multiple a en outre permis de montrer que la concentration larvaire et la température étaient fortement corrélées ($p=0,002$). Cette corrélation est fréquemment retrouvée chez un grand nombre d'invertébrés marins. En effet, la reproduction chez un grand nombre d'entre eux est soumise à l'influence des variations thermiques du milieu (Orton 1920 ; Giese et Pearse 1974) pouvant contraindre les espèces à émettre leur gamètes ou leurs larves à partir de températures seuils. Dans le milieu, pour les trois années étudiées, les larves sont apparues quand la température était d'environ 10°C précédant ainsi de plusieurs semaines l'augmentation printanière des températures (corrélation avec retard, Fig. II.8). L'apparition de larves à ces faibles températures est une observation déjà rapportée dans d'autres sites européens tels qu'en baie du Mont Saint-Michel (Lasbleiz 2003) ou dans l'estuaire de la rivière Blackwater (Essex, RU ; Chipperfield 1951). Notons cependant

qu'aucune donnée expérimentale ne permet de conclure à un déterminisme de la première émission larvaire en fonction d'une température seuil chez *Crepidula fornicata*. Le déterminisme de la reproduction et de l'émission larvaire, bien qu'il puisse être fortement contraint par la température est en effet régi par l'interaction de facteurs aussi bien endogènes qu'exogènes (e.g. Giese 1959, Morgan 1995b) rendant délicate l'identification des causes déclenchant la reproduction et la ponte chez *C. fornicata* sans expérimentation dédiée à cette question.

De même que la température, les valeurs de concentration en chlorophylle *a* varient fortement, atteignant leur maximum en fin de printemps et en été, corroborant ainsi des observations antérieures en baie de Morlaix (Paulmier 1969 ; Colobert-Le Floch 2001). La concentration en chlorophylle *a* et la concentration larvaire co-varient bien que les larves apparaissent en moyenne un mois plus tôt que l'augmentation printanière des concentrations en chlorophylle *a*. Il n'y a donc pas de synchronie marquée entre l'apparition du bloom phytoplanctonique, source principale de nourriture pour les larves planctotrophes, et l'augmentation des concentrations larvaires. Dans notre site, les larves de crépidules sont présentes durant le pic de production primaire mais également durant les périodes de non-bloom.

A l'inverse de la température et de la concentration en chlorophylle *a*, la salinité varie très peu et ne présente pas de corrélation avec les concentrations larvaires malgré la présence d'un cycle saisonnier. Ceci s'explique par l'importante influence des eaux marines au sein de la baie de Morlaix (Colobert-Le Floch 2001) qui limite les fluctuations. Le cycle saisonnier observé illustre néanmoins l'apport d'eaux douces durant les périodes hivernales provoquant les faibles dessalures observées en 2006 et 2007.

La longue période de présence larvaire sur l'année et la présence de cycles saisonniers en phase ou en décalage de phase entre la concentration larvaire, la température et la chlorophylle *a* nous ont permis donc de décrire en partie la phénologie de *C. fornicata* en baie de Morlaix. Les variations saisonnières de l'environnement au sein duquel se développent les larves de *C. fornicata* sont ainsi susceptibles d'affecter la dynamique du pool larvaire en termes de concentrations larvaires mais également en termes de structure de tailles.

II.3.3. DYNAMIQUE TEMPORELLE DES CONCENTRATIONS ET DE LA STRUCTURE DE TAILLE DU POOL LARVAIRE.

Le premier résultat ressortant du suivi larvaire réalisé en baie de Morlaix était la longue période de présence des larves de *Crepidula fornicata* dans le milieu. Le second résultat majeur est que les valeurs de concentrations sont faibles, un résultat corroborant les observations ponctuelles faites au cours de l'analyse spatiale (cf. chapitre I). Les concentrations larvaires, ne dépassent en effet que très rarement 20 larves par m³ (concentration maximale en 2005 : 26 larves par m³ ; en 2006, 22 larves par m³ et en 2007, 83 larves par m³). Ainsi, comme nous l'avons discuté au chapitre I, ces valeurs sont très inférieures à celles rapportées couramment dans la littérature dans d'autres sites (ex. 2000 larves par m³ dans le secteur de Cancale ; Lasbleiz 2003). Nous avons proposé dans le chapitre I que ces différences remarquables pouvaient être expliquées par une faible densité en adultes en baie de Morlaix (20 ind.m² ; voir discussion chapitre I).

Une autre différence par rapport aux données de la littérature est l'absence de pics majeurs de présence de larves dans la baie de Morlaix, à l'exception du prélèvement du 11 mai 2007, où plus de 80 larves par m³ ont été enregistrées. Les concentrations larvaires fluctuent de manière aléatoire au cours de la période de présence excepté pour 2005 ($p=0,015$). Ces résultats sont différents de ceux observés dans le secteur de Cancale (Lasbleiz 2003) et en Rade de Brest (Coum 1979) où deux pics principaux se détachent : un en juin et un plus tardif en septembre. Deux périodes de fortes abondances sont également notées par Polk (1962) dans le Bassin d'Ostende : une en mai-juin et une beaucoup plus faible en septembre.

Si les concentrations larvaires semblent relativement variables au cours du temps, en revanche, nos résultats ont mis en évidence l'existence de patrons saisonniers en termes de structure de tailles, au moins pour les années 2005 et 2006. Pour ces deux années, les quatre prélèvements estivaux sont en effet plus riches en grandes larves que ne le sont les prélèvements printaniers. En 2007, la structure temporelle est moins tranchée; seuls les deux échantillons de fin août / début septembre semblent présenter une composition plus riche en grandes larves. Notons par ailleurs que les distributions des tailles surprennent par l'absence de certaines classes de tailles (entre 740 et 900 μm environ). Les différentes hypothèses émises au chapitre I pour expliquer leur absence peuvent être à nouveau évoquées dans ce cas : une forte mortalité, la possibilité d'une migration ontogénique, la rapidité des processus

de sédentarisation et la métamorphose à des tailles plus petites que celles décrites dans la littérature.

La saisonnalité de la composition en classes de tailles du nuage larvaire peut résulter de différents facteurs. Premièrement, l'absence de grandes larves en début de saison pourrait s'expliquer par un développement larvaire ralenti par les faibles températures rencontrées (cf. chapitre III) et des concentrations en phytoplancton limitantes. La faible croissance des larves pourrait ainsi avoir pour conséquence de maintenir au sein des échantillons une taille proche de la taille à l'émission (400 μm , e.g. Pechenik et Lima 1984) durant les mois les plus froids. De plus, le stress induit par les basses températures, le manque de nourriture ainsi qu'une exposition prolongée à la prédation pélagique (Beaumont et Budd 1982; Young et Chia 1987; Rumrill 1990) pourraient accroître la mortalité larvaire et ainsi diminuer la probabilité d'échantillonner de grandes larves. A l'inverse, la période estivale permettrait un développement larvaire plus rapide (croissance accélérée à haute température, Pechenik 1984 et chapitre III; apparition du bloom phytoplanctonique favorisant la croissance, Olson et Olson 1989) susceptible de réduire l'impact de la mortalité larvaire due aux basses températures et à la prédation du fait d'un temps plus court passé par les larves dans la colonne d'eau. Ce dernier point peut cependant être discuté puisque certains auteurs suggèrent que la période estivale, succédant au bloom phytoplanctonique serait également la plus propice à la prédation du fait de la mise en place de la chaîne trophique pélagique (e.g. Moloney et al. 1994).

D'après les résultats de l'étude de la distribution spatiale des larves dans la baie de Morlaix présentée au chapitre I, les structures de tailles et les concentrations observées au sein des échantillons pourrait également résulter de l'influence de l'hydrodynamisme très actif de la baie de Morlaix. Au cours de l'étude spatiale nous avons mis en évidence l'importance du transport tidal sur la possibilité d'exportation des larves en dehors de la baie. Bien que fortement contraint par le régime de marée, l'hydrodynamisme en baie de Morlaix, comme la majorité des baies de la Manche occidentale, est également régi par la vitesse et la direction des vents (e.g. Ellien 2001; Barnay et al. 2003). Bien que nous ayons négligé leur impact dans notre modèle analytique (cf. chapitre I §I.1.3) du fait de leur faible puissance durant l'échantillonnage spatial de l'été 2006, la direction des vents et leur intensité pourraient moduler le déplacement des masses d'eau à d'autres périodes de l'année. Plusieurs études réalisées à l'aide d'un modèle biophysique englobant plusieurs sites de la Manche occidentale ont montré l'importance de la direction des vents sur les taux de retentions de plusieurs baies le long des côtes françaises (e.g. Ellien 2001; Barnay et al. 2003; Lefebvre et al. 2003). Ainsi

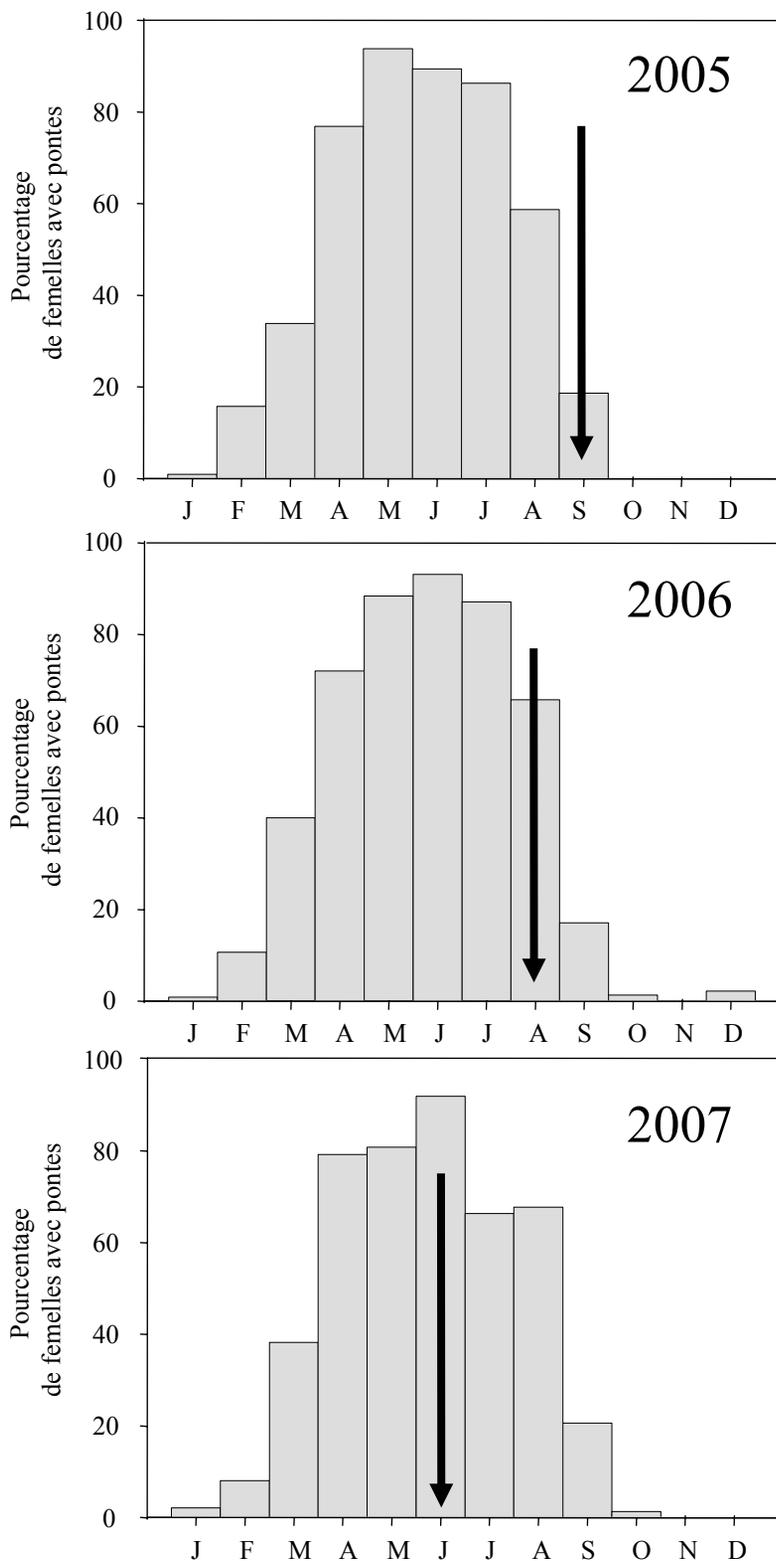


Figure II.12. Pourcentage de femelles avec pontes pour les trois années de suivi. La flèche marque le début de l'épisode annuel majeur de recrutement au sein de la population bien que des individus immatures aient été observés sur les chaînes tout au long de l'année. Le nombre de femelles avec pontes a été obtenu sur une trentaine de chaînes prélevées chaque mois en plongée sur un transect d'une vingtaine de mètres. Le mois marquant le début de l'épisode majeur de recrutement correspond au mois où la médiane des tailles des immatures baisse fortement. Ces données ont été acquises par Sabrina Le Cam au cours de sa thèse (Dir.: F. Viard).

Barnay et al. (2003), considérant un point d'émission de larves fixé en sortie de la baie de Morlaix, ont montré que le nombre de recrues originaires de la baie chez le polychète tubicole *Owenia fusiformis* pouvait varier de 2,5 ind m⁻² avec des vents de sud-ouest (6 m s⁻¹) à 9,9 ind m⁻² avec des vents de nord-est (6 m s⁻¹). Les figures présentées en annexe II.3A, II.3B et II.3C montrent que les vents de nord ont tendance à être dominant durant le printemps et les mois d'été sur les trois années de suivi. Cette dominance pourrait par conséquent limiter l'échappement des larves de la baie et ainsi permettre le maintien d'une structure de tailles du nuage larvaire plus hétérogène.

II.3.4. LA DYNAMIQUE DU RECRUTEMENT EN BAIE DE MORLAIX EST-ELLE LE REFLET DE LA DYNAMIQUE DU POOL LARVAIRE?

Chez les invertébrés marins, la synchronie entre l'apparition de larves âgées dans le milieu et l'apparition de nouveaux individus dans la population benthique reste encore peu documentée, étant pour l'essentiel démontrée par l'adéquation entre la présence dans la colonne d'eau de fortes abondances larvaires et d'intenses événements de recrutement. A titre d'exemple, cela a été décrit chez les moules *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis* et la palourde *Ruditapes decussatus*, pour lesquelles le pic d'abondance larvaire est atteint entre 15 et 30 jours avant l'arrivée des recrues (de Vooy 1999; Chicharo et Chicharo 2000; Chicharo et Chicharo 2001) et pour certains invertébrés en Mer de Wadden (e.g. Strasser et Günther 2001). Néanmoins, dans une étude sur les variations spatiales et temporelles de l'abondance des larves du bivalve *Spisula solidissima* dans le New Jersey (USA), Ma (2005) a mis en évidence l'adéquation entre l'arrivée des larves compétentes dans le milieu et l'apparition d'un recrutement significatif dans la population benthique. Dans le cas de *C. fornicata* en baie de Morlaix, c'est également de façon indirecte que nous pouvons essayer d'analyser la synchronie entre la dynamique du nuage larvaire et la dynamique de recrutement. Dans le cadre du suivi de la dynamique de la population benthique réalisé par Sabrina Le Cam au cours de sa thèse, des données sont disponibles sur la dynamique du recrutement au sein de la population (Fig. II.12) située au point de notre échantillonnage larvaire temporel (site 8 de l'étude spatiale, figure II.1). La saisonnalité de la composition en classes de tailles des larves de *C. fornicata* en baie de Morlaix est en adéquation avec les données d'apparition de nouveaux individus dans la population benthique (i.e. individus de taille inférieure à 3 mm et immatures sexuellement que nous appellerons « recrues » dans la suite de ce texte). En 2005, les échantillons présentant de grandes classes de tailles sont ceux du 19 juillet au 6 septembre.

Or les données de suivi de la population benthique montrent qu'au cours de l'année 2005, l'arrivée des recrues débute en juillet puis s'intensifie de manière significative en septembre. En 2006, les échantillons composés de grandes classes de tailles se distribuent du 4 juillet au 30 août alors que l'arrivée des recrues débute en août. Enfin en 2007, le recrutement semble plus important que pour les années 2005 et 2006 et débute en juin, soit encore un mois après l'observation d'un pic d'abondance larvaire (11 mai), le recrutement s'intensifiant ensuite en juillet. Il semble donc bien que dans notre site d'étude la composition du nuage larvaire reflète avec une anticipation d'environ un mois les événements majeurs de recrutement observés dans la population benthique. Il semble donc qu'en ce site, il y ait un couplage efficace entre phase benthique et pélagique malgré les exports possibles de larves tels que suggérés sur la base des faibles concentrations larvaires mesurées ainsi que des patrons spatiaux de distribution larvaire observés (cf. chapitre I).

II.4. CONCLUSIONS & PERSPECTIVES

L'étude des variations temporelles des concentrations larvaires et de la structure de tailles des larves a permis de mettre en évidence une longue période de présence larvaire en adéquation avec la période de reproduction observée dans la population de la baie de Morlaix. Cependant la distribution du pourcentage de femelles avec ponte n'est pas reflétée dans les concentrations larvaires qui varient de façon aléatoire, et restent très faibles en comparaison des données rapportées dans la littérature.

Nous avons montré l'existence d'une saisonnalité dans la structure de tailles du pool larvaire avec schématiquement des mois de fin d'hiver et de printemps pour l'essentiel composés de petites larves et des mois d'été à la composition en tailles plus hétérogène, et correspondant aux mois où les premières recrues de l'année apparaissent dans la population benthique. Il nous est difficile de déterminer quel est le phénomène majeur responsable de ce patron saisonnier de la structure démographique du pool larvaire. La présence de larves de petites tailles en début d'année pourrait résulter de l'interaction entre une forte mortalité larvaire due aux stress environnementaux, un développement ralenti et un hydrodynamisme actif de la baie provoquant l'export des larves hors de la baie. A l'inverse, les conditions favorables au développement durant les mois estivaux pourraient permettre une meilleure survie et une croissance plus rapide, permettant aux larves de se maintenir au sein de la baie de Morlaix et augmentant ainsi la probabilité d'observer des larves plus âgées dans les échantillons. Le devenir des larves émises au sein de la baie semble ainsi fonction de la

période d'émission. D'après nos hypothèses sur l'hydrodynamisme de la baie (cf. chapitre I), la probabilité pour une larve d'être retenue devrait être corrélée négativement avec sa durée de vie. En admettant que le développement des larves de crépidules soit fortement ralenti durant les mois de début d'année, on peut faire l'hypothèse qu'elles ne participeront pas au recrutement local. A l'inverse les mois estivaux, permettant un développement plus court seraient favorables au maintien des larves au sein de la baie et par conséquent à une sédentarisation locale. Pour affiner notre compréhension de la dynamique du nuage larvaire, l'utilisation d'un modèle couplé biologie-physique de dispersion larvaire, que nous avons proposé en fin de chapitre I, semble ici encore une piste intéressante à explorer en particulier si celui-ci peut être paramétré avec des conditions météorologiques réelles sur l'ensemble de la période de présence des larves.

CHAPITRE III : INFLUENCE DE LA
TEMPERATURE SUR LE DEVELOPPEMENT
LARVAIRE DE *CREPIDULA FORNICATA*.

Parmi les différents facteurs biotiques et abiotiques pouvant influencer le développement larvaire, la température est considérée comme l'un des plus importants car pouvant agir sur la croissance des larves (e.g. MacEdward 1985 ; O'Connor et al. 2007) ou être un facteur de mortalité larvaire (e.g. Rumrill 1990). L'influence de la température sur le développement larvaire a fait l'objet d'une multitude d'études expérimentales sur un grand nombre d'invertébrés marins (e.g. crustacés : Dawirs 1979, Johns 1981 Anger 1983 ; polychètes : Ushakova 2003 ; céphalopodes : Katsanevakis et Verriopoulos 2006 ; gastéropodes : Pechenik 1984, Pechenik et Lima 1984). Un patron général se dégage de ces études : les faibles températures ralentissent le développement et augmentent la mortalité larvaire (stress thermique) tandis que les températures élevées accélèrent le développement et sont généralement associées à de plus faibles taux de mortalité. Notons cependant que pour certaines espèces, des températures trop élevées peuvent également être un facteur de stress responsables de fortes mortalités.

Dans le milieu naturel, les larves sont susceptibles de rencontrer au cours de leur développement une forte amplitude thermique. En effet, chez un grand nombre d'invertébrés marins à cycle benthopélagique, en particulier en zones tempérées, la reproduction est étendue sur plusieurs mois de l'année, voire dans certains cas sur toute l'année (Giese et Pearse 1974). Ainsi en transposant les résultats des études expérimentales aux conditions naturelles, les fluctuations thermiques rencontrées par les larves peuvent avoir différentes conséquences. A titre d'exemple, le prolongement de la durée de vie larvaire à basse température peut prolonger la durée des interactions proie-prédateur dans le milieu (e.g. Rumrill 1990) et par conséquent accroître la mortalité larvaire. Par ailleurs, le prolongement de la durée de vie larvaire, en augmentant le temps pendant lequel la larve va être soumise aux courants marins, peut influencer les patrons de dispersion réalisés par les larves pélagiques (Siegel et al. 2003 ; Kinlan et al. 2005).

Au cours du suivi larvaire temporel réalisé en baie de Morlaix (cf. résultats du chapitre II), nous avons observé l'apparition des larves de *C. fornicata* dans le milieu à de faibles températures : 10,7°C le 04/04/05, 9,6°C le 07/04/06 et 10,9°C le 27/02/07. La présence des larves de cette espèce à de faibles températures (10°C) dans le milieu naturel a déjà été rapportée dans d'autres sites par plusieurs auteurs, notamment dans la rivière Blackwater (Essex, Royaume-Uni) par Chipperfield (1951), en Mer de Wadden par Thielges et al. (2004) mais également en baie du Mont Saint Michel par Lasbleiz (2003). Les résultats obtenus lors du suivi temporel ont permis de montrer que la longue période de présence des larves (entre cinq et six mois), observée au cours des trois années étudiées, ne semblait pas refléter

Tableau III.1. Synthèse des données tirées de la littérature sur le développement larvaire de *Crepidula fornicata* à différentes températures.

T-iso = *Isochrysis galbana* clone T-iso ; T°C = température d'élevage ; Taux = taux de croissance calculé par la régression linéaire ; Tc = taille à la compétence estimée par le test KCl ; Jcé = Jour moyen à la coquille évasée ; Tcé = taille moyenne à la coquille évasée ; Jms = jour moyen à la métamorphose spontanée ; Tms = taille moyenne à la métamorphose spontanée.

Nourriture	T°C	Taux ($\mu\text{m j}^{-1}$)	Tc	Jcé	Tcé	Jms	Tms	Référence
T-iso	29	74,2	-	8,3±3,8	853±79,8	21±1 3,9	986,1±172	Pechenik et Lima 1984
T-iso	25	71,4	-	7,3±1,9	877±8 76,7	19,9±4	1203,8±249,1	
T-iso	20	38,5	-	12±1,2	916,8±53,7	34,7±5,1	1241,2±46,3	
T-iso	25	63,4	-	7,9±0,9	961,4±59,9	17,9±5,1	1364,2±71,5	
T-iso	20	52,3	-	8,75±0,5	897±37,4	23±5,7	1302,7±100,2	
T-iso	15	15,5	-	-	-	23	977,4	
<i>Isochrysis galbana</i>	29	97,5	-	5,5±0,7	907±73,5	12,3±4,1	1111,2±109,7	
<i>Isochrysis galbana</i>	25	83,2	-	6,2±0,4	905,5±68,2	12,7±4,8	1095,2±92,8	
<i>Isochrysis galbana</i>	20	50,9	-	8,2±0,7	863,6±62,7	20,5±6,5	1237±166,8	
<i>Isochrysis galbana</i>	15	33,3	-	16,2±1,3	843,7±71,2	28,5±2,4	1167,9±94,5	
<i>Isochrysis galbana</i>	24	65,7	-	6,6±1,6	881,6±89,1	17,6±2,8	1404,5±57,1	
<i>Isochrysis galbana</i>	18	37,6	-	12,1±1,9	900,6±70,3	26,5±5	1475,4±118,6	
<i>Isochrysis galbana</i>	24	71,7	-	-	802-883	-	1473±184	Pechenik 1984
<i>Isochrysis galbana</i>	18	45,3	-	-	843-931	-	1601±184	
T-iso	27,5	85,2	807-985	-	-	-	-	Pechenik et Heyman 1987
T-iso	25	76	768-1005	-	-	-	-	
T-iso	18	49	729-1005	-	-	-	-	
T-iso	27,5	105,4	729-1044	-	-	-	-	
T-iso	25	87,7	827-1123	-	-	-	-	
T-iso	18	49	768-1103	-	-	-	-	
<i>Dunaliella tertiolecta</i> & <i>Pavlova lutheri</i>	30	66,4	-	-	-	-	-	Lucas et Costlow 1979
<i>Pyramirionas grossii</i>	12	de 2,4 à 3,8						Pilkington et Fretter 1970
<i>Monochrysis lutheri</i>	12	de 3,8 à 8						Pilkington et Fretter 1970
<i>Cricosphaera</i> ap. <i>carterae</i>	12	de 5,7 à 8,6						Pilkington et Fretter 1970

l'événement majeur (et annuel) de sédentarisation des juvéniles, concentré durant la période estivale. Une des hypothèses formulées en fin de chapitre II pour expliquer cette observation était la non-sédentarisation des larves émises en début d'année à des faibles températures. Cette hypothèse nous a amené à étudier l'impact des températures enregistrées *in situ* en baie de Morlaix, en particulier les basses températures, sur différents paramètres du développement larvaire. Les difficultés pour mener à bien des expériences sur des larves *in situ* nous ont conduit à privilégier une approche expérimentale en laboratoire.

De nombreux travaux ont déjà été menés dans le but d'étudier l'effet de la température sur différentes composantes du développement des larves de *Crepidula fornicata* : taux de croissance, apparition de la coquille évasée (synonyme d'un stade avancé de développement), métamorphose spontanée (Pechenik et Lima 1984), ou encore taux de croissance d'un organe particulier, par exemple le velum (Klinzing Estrella et Pechenik 2000). Cependant, les températures étudiées par ces auteurs étaient comprises entre 15°C et 29°C (e.g. Pechenik 1984, Pechenik et Lima 1984), gamme ne correspondant pas aux conditions de températures rencontrées par les larves en baie de Morlaix, où le spectre de température est fortement décalé vers des températures plus basses (entre ~9 et ~17°C). Par ailleurs, au démarrage de ce travail de thèse, aucune donnée n'existait dans la littérature concernant l'impact de températures inférieures à 15°C sur le développement, excepté dans une publication de Pilkington et Fretter (1970) (Tableau III.1) où les auteurs avaient étudié l'influence de différentes microalgues sur la croissance de larves de crépidules élevées à 12°C. Néanmoins, dans cette étude, aucune autre température n'avait été utilisée permettant une étude de l'effet de la température. Il était donc nécessaire de mettre en place une telle étude. Nous avons tout d'abord mis en place une expérience dans le but de préciser l'influence des températures mesurées en baie de Morlaix sur le développement des larves de *C. fornicata* en étudiant trois paramètres : (1) la croissance (2) l'acquisition de la compétence et (3) la métamorphose spontanée des larves. Pour cela, nous avons choisi quatre températures représentatives de la gamme rencontrée *in situ* : 9°C et 17°C ont été choisies comme températures extrêmes enregistrées en baie de Morlaix entre 2005 et 2007 durant la période de présence des larves dans le milieu (cf. chapitre II), 12°C et 14°C représentant des températures intermédiaires. Une cinquième température de 20°C a été choisie pour avoir un point de comparaison avec des données déjà existantes (e.g. Pechenik et Lima 1984). Cette expérience a été menée à température constante. Or, au cours de son développement, une larve est susceptible de subir des changements de température. Ces changements peuvent être

d'ordres spatiaux, par exemple lors de passage au travers d'une thermocline ou de fronts thermiques. Les données de température enregistrées au cours de l'étude de la distribution spatiale des larves (cf. chapitre I) ont par exemple montré qu'il pouvait exister plus de 3°C de différence entre les parties intérieure et extérieure de la baie de Morlaix. Les changements peuvent aussi être d'ordre temporel, par exemple dans le cas de l'existence de cycles nyctéméraux. Dans une seconde expérience, nous avons donc choisi d'étudier l'effet des changements de température sur le développement larvaire de *Crepidula fornicata*. En particulier, nous avons choisi de tester si une larve soumise en début de développement à une faible température pouvait avoir un taux de croissance ralenti lors d'un retour à des conditions de température plus favorables (i.e. élevées), ce que nous appellerons dans la suite de ce texte un « effet mémoire ». Nous avons conduit cette deuxième expérience sur des larves individuelles, et non élevées en groupe, afin d'appréhender également l'hétérogénéité des réponses individuelles à des variations thermiques.

Un des résultats issu de l'expérience 1 est une variabilité importante du jour à la métamorphose spontanée. Or, les larves utilisées provenaient d'une même ponte donc d'une même mère. La paternité multiple au sein d'une même ponte étant un trait très fréquemment observé chez *C. fornicata* (Dupont et al. 2006) et la variabilité du taux de croissance larvaire étant associé à la diversité paternelle (i.e. nombre et contribution des pères à une ponte) influençant (Le Cam et al. sous presse), nous avons cherché si une part de la variabilité observée pour le jour à la métamorphose pouvait également être en lien avec la composante paternelle de la ponte. Pour tester cette hypothèse, nous avons mis en place une analyse de paternité des larves métamorphosées. En outre, cette étude génétique a été réalisée également sur le pool larvaire de départ afin de nous permettre de quantifier les effets de la mortalité larvaire sur la diversité génétique (i.e. une plus forte dérive génétique étant attendue sous l'effet de plus fortes mortalités larvaires) et les éventuels biais de représentation parentale en découlant au cours de l'expérience réalisée. Chacune de ces trois études fait l'objet d'une partie de ce chapitre.

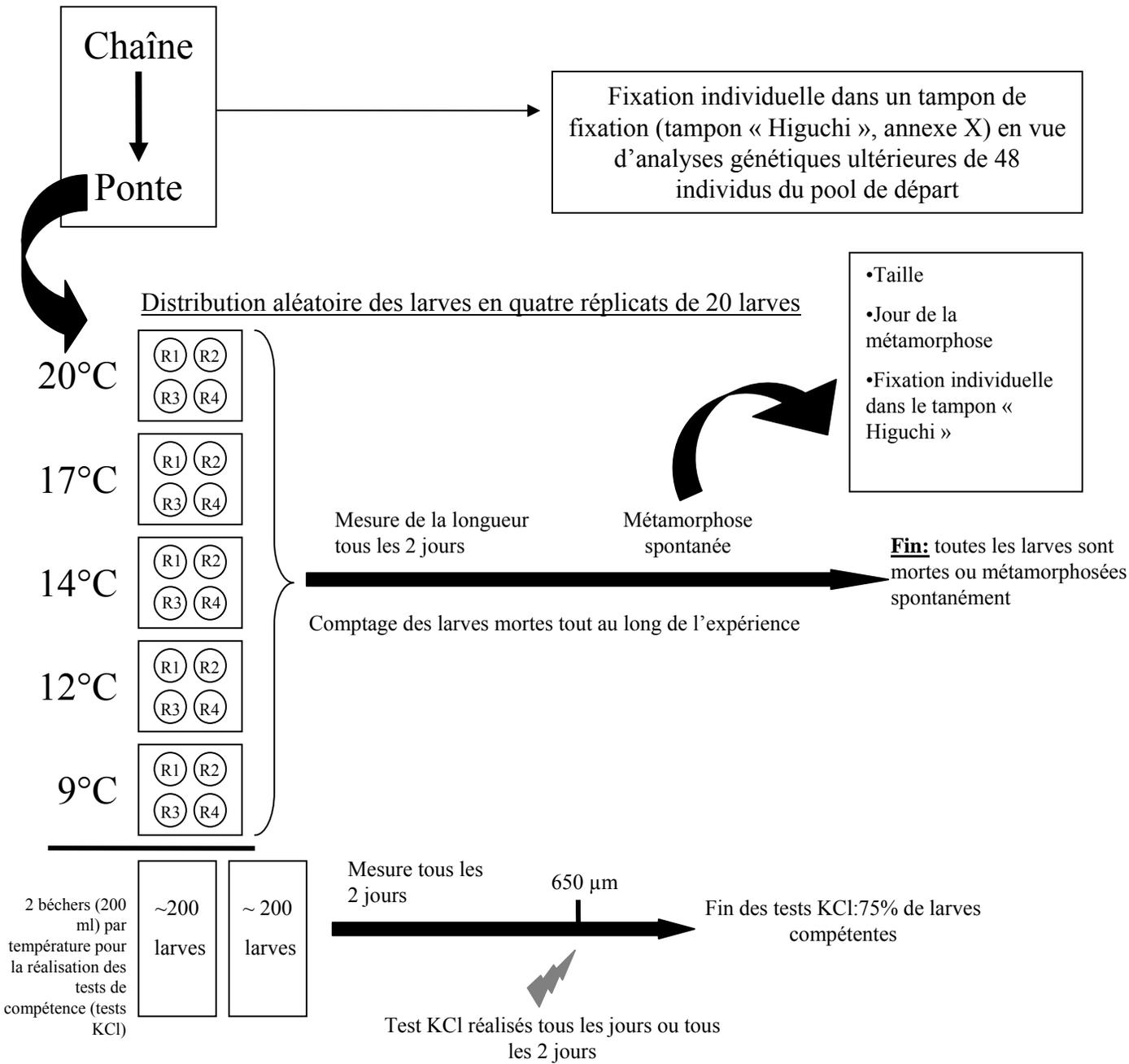


Figure III.1. Schéma synthétique présentant le protocole utilisé pour l'expérience 1 étudiant l'effet de la température sur le développement des larves de *Crepidula fornicata*

III.1. TEMPERATURES DU MILIEU ET DEVELOPPEMENT LARVAIRE

DE *CREPIDULA FORNICATA*

L'objectif de cette première partie est d'étudier le développement larvaire à différentes températures maintenues constantes et choisies pour refléter la gamme des températures rencontrées en baie de Morlaix (i.e. 9°C à 17°C). Plusieurs traits larvaires sont étudiés : (1) la croissance, (2) le jour et la taille à l'acquisition de la compétence à la métamorphose, (3) le jour à l'apparition d'un caractère typique du développement larvaire de la crépidule (i.e. coquille évasée), (4) le jour et la taille à la métamorphose spontanée.

III.1.1. MATERIELS ET METHODES

Un schéma synthétisant le protocole expérimental est présenté dans la figure III.1.

III.1.1.1. MISE EN PLACE DE L'EXPERIMENTATION (EXPERIENCE I)

Des adultes de *Crepidula fornicata* ont été collectés en plongée début septembre 2006 en baie de Morlaix et maintenus en aquarium en eau vive à la température du milieu (~16°C). A cette période, le pourcentage de femelles avec pontes dans le milieu n'excédait pas 20%. Nous avons sélectionné une dizaine de chaînes pour maximiser les chances d'obtenir une émission de larves. Ces chaînes ont été placées dans une chambre thermostatée (~20°C) dans de l'eau de mer changée quotidiennement pour stimuler l'émission de larves. Des larves, émises par une femelle, ont été isolées sur un tamis de 200 µm et transférées dans de l'eau de mer filtrée (0,45 µm). Au départ de l'expérimentation (jour 1), 400 larves ont été aléatoirement distribuées dans quatre réplicats de 20 larves et assignées à cinq températures (9, 12, 14, 17 et 20°C) dans des chambres thermostatées (± 0,1°C). Pour chaque température, 2 lots de 200 larves ont été placés dans deux béciers de 200 ml (excepté à 20°C avec un seul bécier de 200 larves). Ces larves ont été placées dans les mêmes chambres thermostatées afin de déterminer le jour de l'acquisition de la compétence à la métamorphose (appelé par la suite « jour à la compétence ») à l'aide du test KCl (cf paragraphe 1.1.3). Toutes les larves ont été maintenues sous une photopériode 10 h lumière : 14 h obscurité. Les larves ont été nourries avec la microalgue *Isochrysis galbana* (clone T-ISO) à une concentration de $1,8 \times 10^5$ cellules ml⁻¹. L'eau de mer filtrée (0,45 µm) et la nourriture ont été changées tous les jours (Fig. 1).

III.1.1.2. CROISSANCE ET MORTALITE

Pour chaque larve de chaque réplicat, la plus grande longueur de la coquille a été mesurée tous les deux jours de manière non destructive à l'aide d'une loupe binoculaire (grossissement x500) équipée d'un oculaire micrométrique. L'erreur de mesure est estimée à +/- 20 µm. Au cours de ces observations, les individus morts ont été comptabilisés et retirés. La présence de la forme évasée de la coquille a également été notée. Ce stade, outre sa relative facilité d'identification, pourrait être un critère morphologique permettant de déterminer de façon individuelle et non destructive l'acquisition de la compétence à la métamorphose (Pechenik et Lima 1984).

III.1.1.3. JOUR D'ACQUISITION DE LA COMPETENCE

Chez *Crepidula fornicata*, il n'existe pas de caractère phénotypique strict du moment d'acquisition de la compétence (mais §III.1.1.2.). Néanmoins, Pechenik et Heyman (1987) ont montré qu'une solution de KCl à 20 mM dans de l'eau de mer filtrée induisait la métamorphose chez des larves compétentes. Ces auteurs ont donc proposé un protocole permettant de déterminer la date à laquelle les larves d'une population sont compétentes (appelé « test KCl » dans la suite de ce manuscrit). Nous avons exposé des larves à partir d'une taille de ~650 µm (Pechenik et Heyman 1987) provenant des lots placés dans les béciers de 200 ml à une solution de KCl 20 mM. Deux lots de 10 larves aléatoirement choisies dans les deux béciers de chaque condition thermique ont été transférés dans deux puits (plaques de culture cellulaire) de 2 ml et 10 larves supplémentaires ont été déposées dans un puits de 2 ml d'eau de mer filtrée (témoin). Durant les huit premières heures d'exposition, le nombre de larves qui se sont métamorphosées a été enregistré toutes les heures. L'expérimentation a été répétée tous les jours jusqu'au jour où le seuil de 75% de larves métamorphosées après huit heures d'exposition a été atteint : ce jour a été qualifié de jour à la compétence pour le lot de larves (Pechenik et Heyman 1987).

III.1.1.4. METAMORPHOSE SPONTANEE

Les larves de *Crepidula fornicata* peuvent se métamorphoser spontanément en l'absence de stimulus externe (Pechenik et Lima 1984). Chaque jour, les larves métamorphosées spontanément ont été comptées, retirées du réplicat et mesurées. L'expérimentation s'est terminée au jour 80, date à laquelle toutes les larves survivantes s'étaient métamorphosées aux températures de 20, 17, 14 et 12°C. A 9°C, au jour 80,

seulement 5 individus étaient vivants tous réplicats confondus. Ces larves présentaient un velum rétracté et une faible coloration par manque de nutrition, suggérant une probabilité de survie très faible. Nous avons donc décidé de les déposer dans une solution de KCl 20mM pour déterminer si elles étaient compétentes. Aucune ne s'est métamorphosée. L'expérience a néanmoins été arrêtée.

III.1.1.5. ANALYSES STATISTIQUES

III.1.1.5.a. Comparaison des taux de croissance

Les courbes de croissance obtenues sont linéaires jusqu'au jour à la compétence. Pour calculer les taux de croissance, nous avons ainsi calculé la pente de la partie linéaire de la courbe de croissance, entre le jour 1 et le jour à la compétence estimé par le test KCl, ceci pour chaque réplikat. Un test de comparaison multiple de Kruskal-Wallis a ensuite été réalisé pour comparer les taux de croissance obtenus pour chaque température. Dans le cas où le test s'est révélé significatif, un test *a posteriori* de comparaisons deux à deux a été réalisé pour identifier les températures différant significativement les unes des autres.

III.1.1.5.b. Compétence et délai à la métamorphose

Dans le but de tester l'intérêt du caractère « coquille évasée » comme indicateur de la compétence, nous avons cumulé les pourcentages de larves à coquille évasées au cours du temps et estimé le nombre de jours nécessaires pour atteindre 75% de l'effectif total (ce seuil a été choisi par analogie avec le seuil utilisé lors des tests KCl). L'évolution du pourcentage cumulé de larves présentant une coquille évasée suit une fonction logistique, de la forme:

$$Y = \frac{a}{1 + \left(\frac{x}{x_0}\right)^b}$$

avec Y le pourcentage cumulé, x le temps, a le pourcentage final (ici fixé à 100%), x_0 le jour où 50% des larves présentent une coquille évasée et b une constante. Les régressions logistiques ont été réalisées grâce au logiciel SigmaPlot. Un test de comparaison multiple de Kruskal-Wallis (suivi d'un test *a posteriori* quand le test de comparaison multiple est significatif) a été utilisé pour comparer la valeur du jour auquel 75% des larves ont une coquille évasée entre les cinq températures (4 réplicats par température).

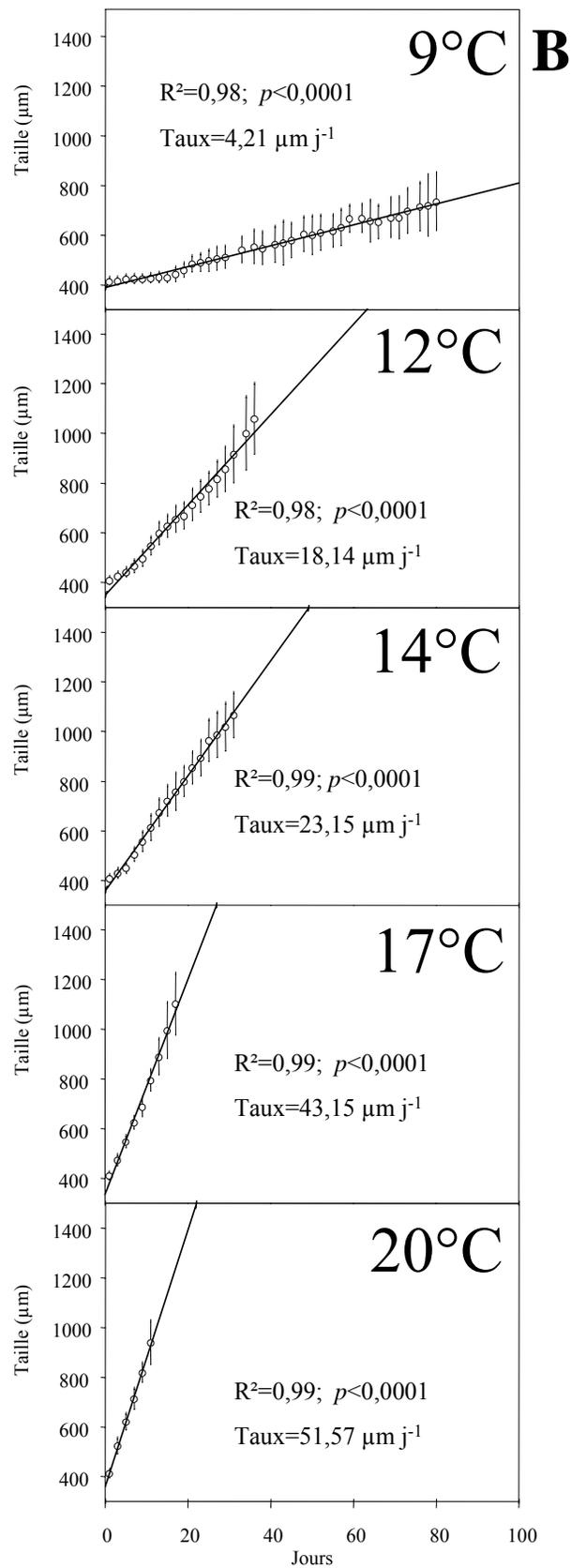
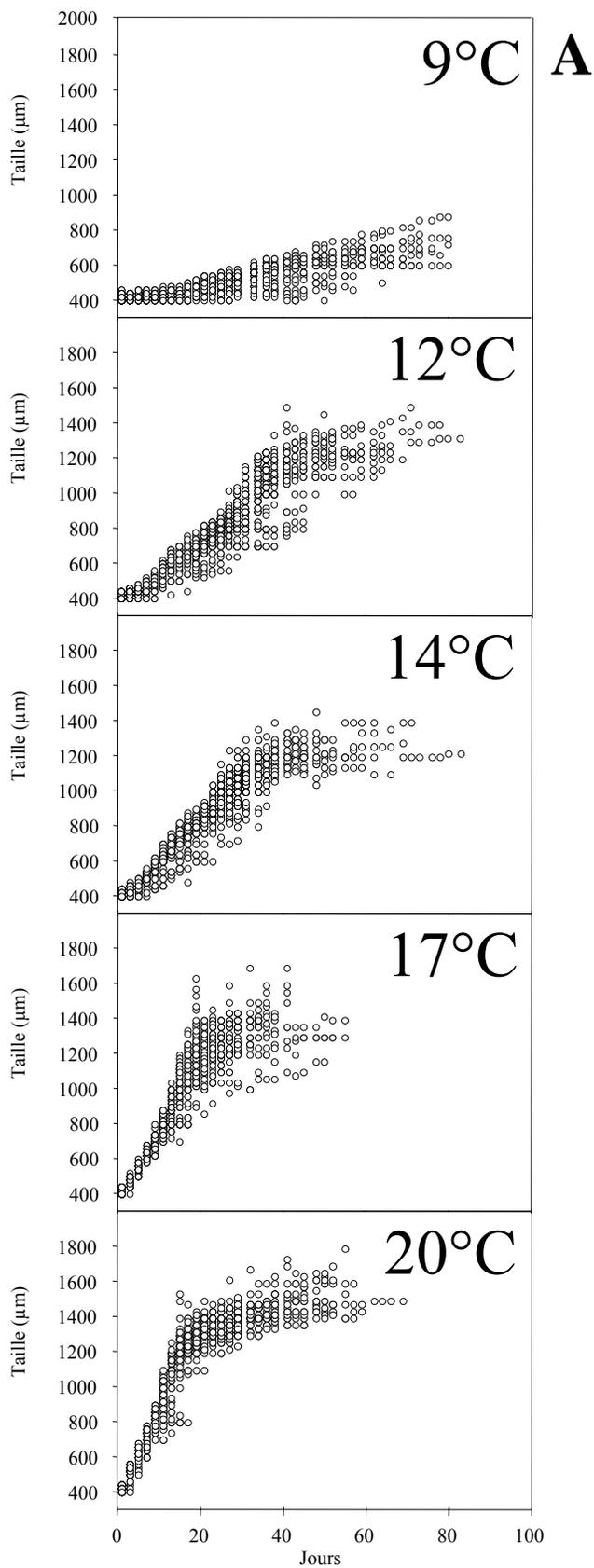


Figure III.2. Analyse de la croissance des larves de *Crepidula fornicata* au cours du temps à différentes températures. (A) Evolution de la taille en fonction du temps aux 5 températures expérimentales choisies. (B) Croissance des larves jusqu'à l'acquisition de la compétence (déterminée par le test KCl, voir texte). Les taux de croissance (pente de la droite de régression) ainsi que les résultats de l'analyse de régression linéaire sont indiqués pour chaque température.

III.1.1.5.c. Métamorphose spontanée

Le jour moyen à la métamorphose spontanée (= moyenne des nombres de jours auxquels les métamorphoses ont été observées) a été comparé entre les températures par un test de Kruskal-Wallis (suivi d'un test *a posteriori* quand le test de comparaison multiple est significatif).

Du fait de la normalité des données et de l'égalité des variances, une analyse de variance à un facteur a été réalisée pour tester l'effet de la température sur la taille à la métamorphose spontanée. Un test de Tukey (comparaison deux à deux) a été réalisé pour déterminer les températures auxquelles la taille à la métamorphose spontanée était différente.

III.1.1.5.d. Délai à la métamorphose spontanée

Le temps écoulé entre le jour à la compétence et le jour à la métamorphose d'une larve est appelé période de « délai à la métamorphose ». Les larves n'étant pas suivies de façon individuelle, nous avons estimé la durée du délai à la métamorphose de deux manières:

- En soustrayant le jour où 75% de larves compétentes sont obtenues par le test KCl au jour moyen à la métamorphose spontanée (Délai 1).
- En soustrayant le jour où 75% des larves ont une coquille évasée (estimé par la régression logistique) au jour moyen à la métamorphose spontanée (Délai 2).

Pour chaque méthode, un test de Kruskal-Wallis (suivi d'un test *a posteriori* si $p < 0,05$) a été réalisé afin de comparer la valeur du délai à la métamorphose entre les cinq températures. Dans le but de déterminer si l'apparition de la coquille évasée était un indicateur de l'acquisition de la compétence, les mesures « délai 1 » et « délai 2 » ont été comparées entre elles au sein de chaque température par un test de Mann-Whitney.

III.1.2. RESULTATS

III.1.2.1. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LE TAUX DE CROISSANCE ET LA MORTALITE

Les résultats ont montré une croissance linéaire jusqu'à une taille comprise entre 900 et 1000 μm à 12, 14, 17 et 20°C. Par la suite, la croissance a ralenti très fortement à chacune des 4 températures (Tableau III.2 et fig. III.2). A 9°C, la compétence n'ayant jamais été atteinte, le taux de croissance a été calculé sur toute la durée de l'expérimentation. Le tableau 1 présente les résultats par température et par réplicat. Comme attendu, la température a une influence significative sur les taux de croissance (test de Kruskal-Wallis, $H=18,29$, $ddl=4$, $p=0,001$) et ces différences sont significatives pour chaque comparaison deux à deux (test *a*

Tableau III.2. Valeurs des différents paramètres mesurés au cours du développement des larves de *Crepidula fornicata*, élevées à cinq températures constantes, par réplicat et sur l'ensemble des réplicats.

Taux de croissance larvaire calculé à partir de la pente de la droite de régression linéaire entre le jour 1 et le jour à la compétence estimé par le test KCl. A 9°C, la compétence n'étant jamais atteinte, le taux de croissance est calculé jusqu'à la fin de l'expérimentation (jour 80) et diffère donc en fonction des réplicats Mortalité en pourcentage en fin d'expérience au jour 80. Jour où 75% des larves ont une coquille évasée déterminé à partir de la régression logistique effectuée sur le pourcentage cumulé ; les paramètres b et x_0 de l'équation de régression logistique sont indiqués (a fixé à 100%). Pour les deux types de régression (linéaire et logistique), le coefficient de détermination (R^2) est indiqué. La probabilité associée étant pour chaque cas inférieure à 10^{-3} , les valeurs ne sont pas présentées dans le tableau.

Température	Taux de croissance			Jour à la compétence	Mortalité (%)	Jour où 75% des larves ont une coquille évasée (régression logistique)			
	Réplicat	Taux ($\mu\text{m j}^{-1}$)	R^2			b	x_0	R^2	Jour
20°C	Re1	49,98	0,91	11	10	-7,61	12,22	0,99	14,10
	Re2	51,32	0,93		25	-16,15	10,84	0,99	11,60
	Re3	51,39	0,93		5	-22,01	10,70	0,99	11,25
	Re4	53,76	0,95		15	-19,55	11,18	0,99	11,80
	Total	51,57	0,99		13,75	-12,22	11,08	0,99	12,14
17°C	Re1	43,97	0,92	17	0	-21,14	14,54	0,99	15,30
	Re2	45,25	0,94		15	-23,40	13,72	0,99	14,40
	Re3	40,9	0,91		0	-20,31	14,19	0,99	15,00
	Re4	42,47	0,90		0	-24,34	13,96	0,99	14,60
	Total	43,15	0,99		3,75	-21,14	14,10	0,99	14,85
14°C	Re1	23,77	0,94	31	30	-43,99	25,99	0,99	26,60
	Re2	22,86	0,93		40	-51,65	26,75	0,98	27,40
	Re3	23,09	0,91		25	-19,94	25,55	0,99	27,00
	Re4	22,99	0,91		30	-13,80	26,92	0,99	29,20
	Total	23,15	0,99		31,25	-25,27	24,13	0,99	25,35
12°C	Re1	17,81	0,86	36	50	-13,96	33,14	0,98	35,90
	Re2	18,26	0,88		60	-21,45	32,54	0,99	34,30
	Re3	16,95	0,86		20	-15,17	32,94	0,99	35,40
	Re4	18,87	0,89		15	-15,12	32,24	0,99	34,70
	Total	18,14	0,98		36,25	-18,59	33,00	0,99	35,38
Durée de l'expérience									
9°C	Re1	3,98	0,81	80 ^a	85	-	-	-	-
	Re2	4,52	0,73	76	100	-	-	-	-
	Re3	3,93	0,69	66	100	-	-	-	-
	Re4	4,38	0,75	80 ^a	90	-	-	-	-
	Total	4,21	0,98		93,75	-	-	-	-

^a Pour les réplicats 1 et 4, les 3 et 2 larves restantes, respectivement, ont été placées dans une solution de KCl 20mM afin de réaliser un test de compétence à la métamorphose. Aucune ne s'est métamorphosée.

posteriori). De même, la température a un fort effet sur la mortalité : très élevée à 9°C (93,75% en fin d'expérience à J80) elle est faible à 20°C et 17°C (Tableau III.2).

III.1.2.2. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR L'ACQUISITION DE LA COMPETENCE

Plus la température a été élevée, plus les larves ont acquis rapidement la compétence. Pour toutes les températures (excepté 9°C), le jour à la compétence correspond au moment où le taux de croissance diminue (Tableau III.2). Il varie entre 11 jours à 20°C et 36 jours à 12°C. A 9°C, la compétence n'a jamais été atteinte. Cependant, une larve s'est métamorphosée spontanément au sein des lots de larves destinées aux tests KCl, au jour 73, signifiant que la compétence a été atteinte à 9°C. La taille des larves qui se sont métamorphosées durant les tests KCl est comprise entre 800 à 1000 µm.

III.1.2.3. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LE CARACTERE « COQUILLE EVASEE »

La figure III.3 montre, pour chaque température, la cinétique moyenne de l'apparition de la coquille évasée. Les valeurs des constantes b et x_0 des régressions logistiques pour chaque réplicat et pour les données moyennées par température sont présentées dans le tableau III.2. En utilisant la régression logistique, nous avons déterminé le jour où 75% des larves ont présenté le caractère coquille évasée (Tableau III.2 et figure.III.3). Les larves de crépidule ont acquis ce caractère plus rapidement à haute température : la durée nécessaire à l'apparition de la coquille évasée varie entre 12,14 jours à 20°C et 35,38 jours à 12°C. Cette durée est significativement différente entre ces quatre températures (test de Kruskal-Wallis, $H=14,11$, $ddl=3$, $p=0,002$) et ces différences sont significatives pour chaque comparaison deux à deux (test *a posteriori*). A 9°C, aucune larve avec coquille évasée n'a été observée.

III.1.2.4. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LA METAMORPHOSE SPONTANEE

Les larves se sont métamorphosées spontanément plus tôt à haute température (test de Kruskal-Wallis, $H=91,47$, $ddl=3$, $p<0,001$ et test *a posteriori*) et ces différences sont significatives pour chaque comparaison entre 20°C et 17°C et entre 12°C, 14°C (Fig.III.4). A 9°C, aucune larve ne s'est métamorphosée spontanément dans les réplicats.

La taille moyenne à la métamorphose spontanée est significativement différentes entre toutes les températures (ANOVA, $ddl=3$, $F=72,28$, $p<0,001$, et test *a posteriori*, Fig. III.4), l'expérience à 20°C étant caractérisée par la plus grande taille moyenne à la métamorphose spontanée et l'expérience à 14°C par la plus petite (Fig.III.4).

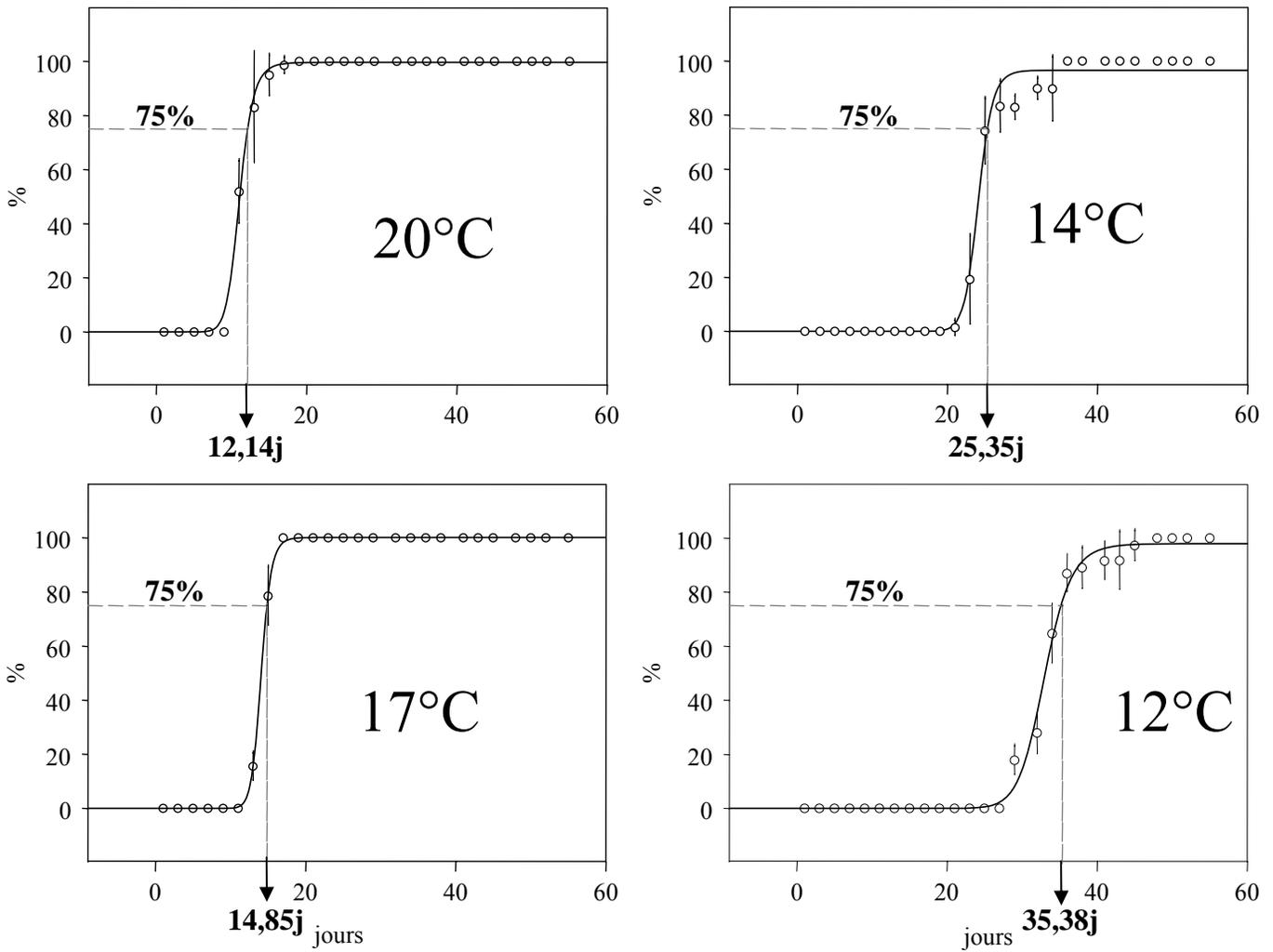


Figure III.3. Pourcentages moyens cumulés (moyenne des 4 réplicats) (cf. Tableau III.2, valeurs indiquées dans la ligne « Total ») des larves à coquille évasée (○) et courbes de la régression logistique ajustées (en trait plein). Les lignes pointillées permettent de pointer le jour théorique correspondant à 75% de larves à coquille évasée. Le chiffre indiqué en gras sous la flèche indique ce jour.

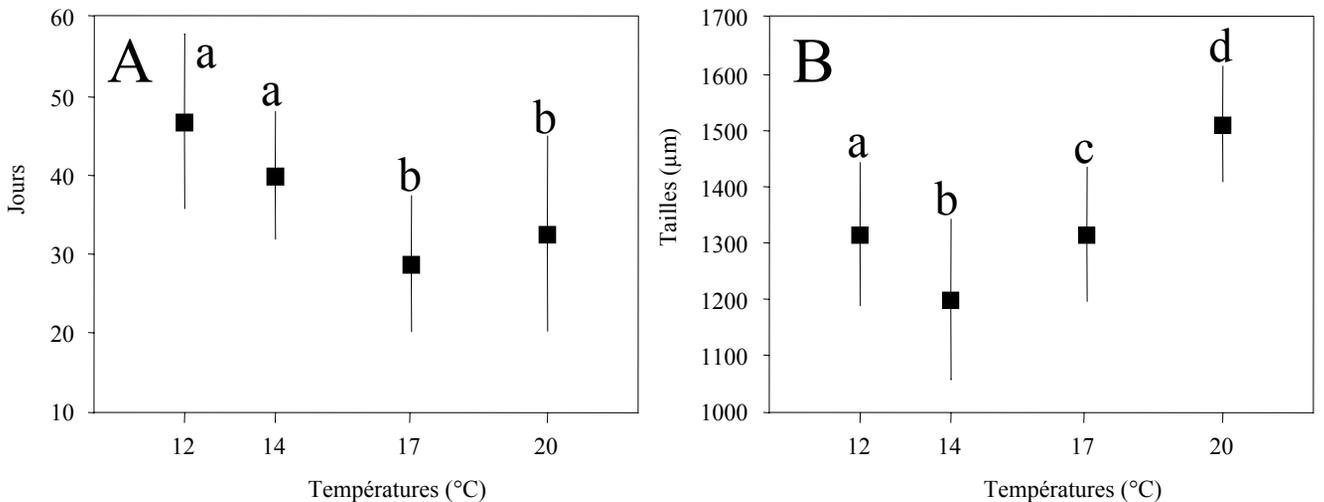


Figure III.4. Comparaison (A) du jour moyen et (B) des tailles moyennes à la métamorphose spontanée entre les quatre températures (12 à 20°C). Les numéros correspondent aux conditions. Les lettres représentent les résultats des tests *a posteriori* de comparaison deux à deux.

III.1.2.5. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LE DELAI A LA METAMORPHOSE

Les deux estimateurs du délai à la métamorphose ne sont pas significativement différents, à chacune des températures testées (Fig. III.5). Par ailleurs, pour les deux estimateurs, il existe un effet de la température : on note en particulier une différence globale significative de la durée du délai entre températures (test de Kruskal-Wallis ; délai 1 : $H=10,15$, $ddl=3$, $p=0,017$; délai 2 : $H=8,93$, $ddl=3$, $p=0,03$) mais seul le délai à 20°C présente une durée significativement plus longue qu'à 12, 14 et 17°C (tests *a posteriori*).

III.1.3. DISCUSSION

III.1.3.1. EXISTE-T'IL UNE TEMPERATURE LIMITE INFERIEURE POUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE DE *CREPIDULA FORNICATA* ?

Les résultats de cette expérience témoignent de l'importante influence de la température sur la durée de la période pré-compétente chez *C. fornicata*. Un résultat notable est l'impact fortement négatif, aussi bien en termes de croissance que de survie, d'une température de 9°C. A cette température en effet, la croissance larvaire est très faible, bien que mesurable ($\sim 4 \mu\text{m j}^{-1}$). Certaines larves ont ainsi survécu 80 jours, atteignant une taille comprise entre 700 et 900 μm mais aucune ne s'est révélée être compétente à la métamorphose (tests KCl). Il est néanmoins important de noter que l'une des larves maintenues dans le lot utilisé pour les tests KCl s'est métamorphosée spontanément au jour 73, à une taille de 851 μm . La température de 9°C est à notre connaissance la plus basse testée sur le développement des larves de *Crepidula fornicata*. Les résultats obtenus suggèrent que cette température constitue une température limite inférieure pour le développement larvaire de cette espèce. Cette température a déjà été répertoriée comme une température critique pour d'autres espèces, par exemple chez le décapode *Crangon uritai* pour lequel une mortalité de 100% a été enregistrée après deux semaines d'élevage à 9°C (Li et Hong 2007). La survie des larves véligères de *Pecten maximus* est également fortement diminuée par une exposition prolongée à 8°C, avec à l'extrême 100% de mortalité après deux mois d'élevage à cette température (Davenport et al. 1975).

Ces observations ont d'importantes implications écologiques car les larves de *C. fornicata* sont présentes en baie de Morlaix à des températures proches de 9°C et la question du devenir de ces larves dans le milieu se pose. Au-delà de l'impact direct des

- Délai 1 [entre le jour à l'acquisition de la compétence (tests KCl) et le jour moyen à la métamorphose spontanée]
- Délai 2 [entre le jour à 75% de larves à la coquille évasée et le jour moyen à la métamorphose spontanée]

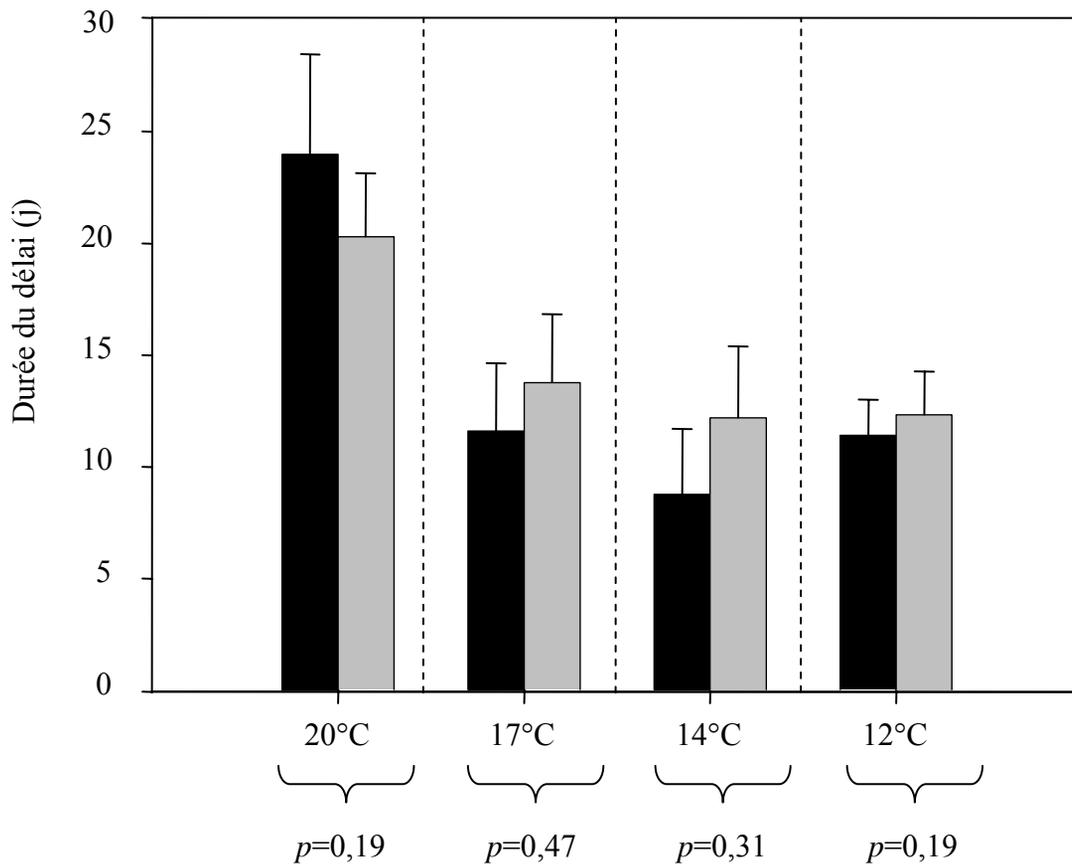


Figure III.5. Comparaison des deux estimateurs du délai à la métamorphose pour chaque température. Les résultats des tests de Mann-Whitney sont présentés sous les accolades.

basses températures sur la survie larvaire, la probabilité de survie des larves est également diminuée de façon indirecte du fait de l'allongement de la durée de vie pélagique (liée à la diminution du taux de croissance), par exemple par des risques accrus de rencontre avec un prédateur. En conséquence, les larves émises à basse température pourraient, du point de vue des adultes qui les ont produites, être considérées comme une perte en termes d'investissement dans la reproduction. Cette hypothèse est renforcée par le fait que les périodes où les larves sont présentes à 9-10°C sont aussi des périodes où les concentrations en chlorophylle *a* sont les plus faibles de l'année (cf. chapitre II). La larve de *C. fornicata* étant planctotrophe, sa présence dans des conditions limitantes de nourriture pourrait limiter l'accumulation de réserves énergétiques nécessaires à son bon développement (Sewell 2005), et donc là encore diminuer ses chances de survie. Cependant, pour les larves capables de réaliser leur développement dans de telles conditions, l'allongement de la durée de vie larvaire à basse température pourrait, en augmentant le temps durant lequel les larves vont être transportées par les masses d'eau (e.g. Siegel et al. 2003), contrebalancer ce coût par un avantage en termes de potentiel de dispersion et de colonisation de nouveaux habitats.

Une autre question posée par nos résultats est l'importance réelle de l'effet des basses températures en milieu naturel. En effet, les données obtenues sur les périodes de présence des larves en baie de Morlaix (cf chapitre II) montrent que la période durant laquelle les larves sont présentes à des températures de 9-10°C est très courte. Un grand nombre de larves vont ainsi se développer dans un milieu où la température augmente au cours de leur développement. Les effets délétères des températures très basses pourraient alors être restreints à une petite période de leur développement, les larves pouvant poursuivre leur développement dans des conditions plus favorables.

III.1.3.2. INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LES PERIODES PRE-COMPETENTE ET POST-COMPETENTE

En accord avec de nombreuses autres études, notre expérience montre une relation significative et positive entre la température et le taux de croissance. Ainsi, entre 12°C et 20°C, le taux de croissance larvaire varie de 18,14 à 51,57 $\mu\text{m j}^{-1}$ (soit un taux près de 3 fois plus élevé à 20°C). Ces valeurs sont proches de celles obtenues chez *C. fornicata* par Pechenik et ses collaborateurs au cours de plusieurs expériences réalisées sur une gamme de température allant de 15°C à 29°C (voir synthèse de ces résultats dans le tableau 1). En

particulier, le taux de croissance de $51,57 \mu\text{m j}^{-1}$ obtenu à 20°C au cours de notre étude est proche de celui obtenu par Pechenik et Lima (1984) ($50,9 \mu\text{m j}^{-1}$ pour des larves nourries avec *Isochrysis galbana*, $38,5 \mu\text{m j}^{-1}$ pour des larves nourries avec le clone T-iso d'*I. galbana* ; Tableau III.1.) Nous avons également observé une importante variabilité des tailles larvaires qui s'accroît au cours de l'expérience pour les cinq températures testées illustrant la variabilité des taux de croissance individuels au sein d'une même ponte (Pechenik 1984, Le Cam et al. sous presse).

Si le taux de croissance est fortement influencé par la température, la taille à la compétence semble en revanche indépendante de la température. Les tailles des larves compétentes telles que mesurées lors des tests au KCl sont comprises entre 800 et 1000 μm correspondant à la gamme observée par Pechenik et Heyman (1987) (Tableau III.1). Cette stabilité de la taille à la compétence par rapport à la température a déjà été observée chez d'autres espèces comme par exemple le bivalve *Macoma balthica* (Drent 2002), indiquant que la compétence semble être avant tout liée à un stade de développement et non à un âge absolu. La taille des larves compétentes est cependant trop étendue pour être utilisée comme un indicateur fiable de la compétence à la métamorphose, ce qui est également observé chez *Crepidula plana* (Zimmerman et Pechenik 1991). Nos résultats suggèrent en revanche qu'un autre caractère larvaire, l'apparition de la coquille évasée, pourrait être un indicateur intéressant pour déterminer l'état de compétence chez les larves de *Crepidula fornicata*. En effet, l'absence de différence significative entre le jour où 75% des larves sont compétentes à la suite d'un test KCl et le jour où 75% des larves ont une coquille évasée illustre la synchronie entre ces deux caractéristiques. Cette relation avait été suggérée par Pechenik et Lima (1984) pour *C. fornicata* et par Zimmerman et Pechenik (1991) pour *C. plana* mais n'avait pas été statistiquement démontrée. Ce résultat a un intérêt pratique très important puisqu'il est alors possible de déterminer si une larve de crépidule est compétente, sans utiliser le test KCl, donc d'obtenir une information individuelle et immédiate. Bien que la validité de cet indicateur reste à tester pour des larves échantillonnées dans le milieu naturel, il pourrait permettre d'estimer, à partir d'un critère morphologique simple, la proportion de larves compétentes dans le milieu et ainsi analyser l'effet de paramètres environnementaux sur le pourcentage de larves prêtes à se métamorphoser.

Les résultats de cette expérience montrent que la durée de vie larvaire totale (jusqu'à la métamorphose spontanée) varie en fonction de la température. Cependant, nos résultats montrent que l'influence de la température est plus importante entre le jour de l'émission et

l'acquisition de la compétence (de 11 jours à 20°C à 36 jours à 12°C) qu'entre l'acquisition de la compétence et le jour moyen à la métamorphose spontanée (pas de différence significative entre 12, 14 et 17°C mais seulement avec 20°C). Ces résultats suggèrent donc une influence plus importante de la température sur la période pré-compétente que sur la période post-compétente. Ces données obtenues chez *C. fornicata* (délai à la métamorphose en moyenne court et peu sensible à la température) tranchent avec un certain nombre de résultats de la littérature chez d'autres espèces. Bien que le délai à la métamorphose soit un trait très variable entre espèces, un grand nombre d'entre elles peuvent en effet présenter un délai long allant de plusieurs semaines à plusieurs mois. Par exemple, chez le gastéropode *Aplysia juliana*, Kempf (1981) enregistre des durées de délai à la métamorphose allant jusqu'à 200 jours à des températures d'élevage entre 23,5 et 30°C. Les larves du nudibranche *Rostanga pulchra* peuvent quant à elles, retarder leur métamorphose jusqu'à trois semaines en moyenne (Chia et Koss 1978). Chez certaines espèces le délai à la métamorphose est influencé par la température. Ainsi, chez *Crepidula plana*, le délai à la métamorphose, particulièrement court, varie peu entre températures (Zimmerman et Pechenik 1991) mais est statistiquement plus court lorsque les larves ont été élevées à haute température. De même, chez *Mytilus edulis*, la durée du délai peut varier entre 43 et 2 jours pour des larves élevées à 10 et 22°C respectivement (Bayne 1965). Ces deux derniers exemples illustrent une théorie (voir pour exemple Jackson et Strathmann 1981) qui stipule que plus la période pré-compétente est longue, plus la période post-compétente est longue, ce qui permettrait à une larve ayant parcouru une distance importante pendant sa période pré-compétente de parcourir la même distance en retour dans le but de retrouver un habitat favorable. Nos résultats chez *Crepidula fornicata* sont peu en adéquation avec ce scénario, le délai à la métamorphose étant relativement similaire quelle que soit la température, donc quelle que soit la durée de la période pré-compétente. Ils vont même à l'encontre de cette théorie, les larves ayant la plus courte période pré-compétente (20°C, 11 jours) présentant statistiquement le délai le plus long.

Quelle que soit la température, la croissance ralentit pendant la période de délai à la métamorphose. Ce relâchement de la croissance est assez commun chez les larves d'invertébrés marins (e.g. *Nassarius obsoletus*, Scheltema 1967 ; *Aplysia juliana*, Kempf 1981) et s'explique, dans certain cas, par le fait que les larves arrêtent de se nourrir durant cette période (e.g. Bayne 1965 ; Lesoway et Page 2008). Chez *Crepidula fornicata*, Pechenik et Lima (1984) observent néanmoins que cet arrêt ou ralentissement de la croissance est très variable entre individus. En effet, ils notent que certaines larves

continuent de croître linéairement pendant la période de délai tandis que d'autres arrêtent de grandir après l'acquisition de la compétence. Nos données ne permettent malheureusement pas de discuter ce point car les larves n'ont pas été suivies de façon individuelle. Une autre expérience est à mettre en place ici (cf. §III.2).

De nombreux points restent encore à approfondir à la suite de cette étude. Par exemple, malgré la relative uniformité de la durée moyenne du délai entre les quatre températures testées, nos résultats suggèrent une importante variabilité interindividuelle de la durée du délai au sein de chaque température. Par exemple à 20°C, plus de 50 jours séparent la première métamorphose spontanée de la dernière. Cette variabilité pourrait être le fait d'une plasticité phénotypique mais également d'une composante génétique puisque, en règle générale, chez *C. fornicata*, les larves d'une même ponte sont fécondées par plusieurs pères (Dupont et al. 2006 ; Le Cam et al. sous presse). Dans la troisième partie de ce chapitre, je présenterai des résultats visant à tester l'existence d'un lien entre l'identité paternelle et la durée du délai à la métamorphose observée dans cette expérience. Un autre point sur lequel nous avons essayé d'apporter des compléments d'information est l'effet de changement de température au cours du développement. En effet, les conclusions ci-dessus reposent sur des données de croissance et de survie obtenues à température constante. Cependant, la température du milieu évolue durant le développement larvaire et nous n'avons pas d'informations chez la crépidule sur l'impact des variations de températures durant le développement sur les performances de croissance. De plus, nous avons également observé une forte variabilité des taux de croissance difficilement interprétable du fait de l'absence de suivi individuel. Dans la deuxième partie de ce chapitre nous allons chercher à apporter des réponses à ces deux points : quel est l'influence des changements de température sur le développement larvaire et quelle est la variabilité individuelle du taux de croissance ?

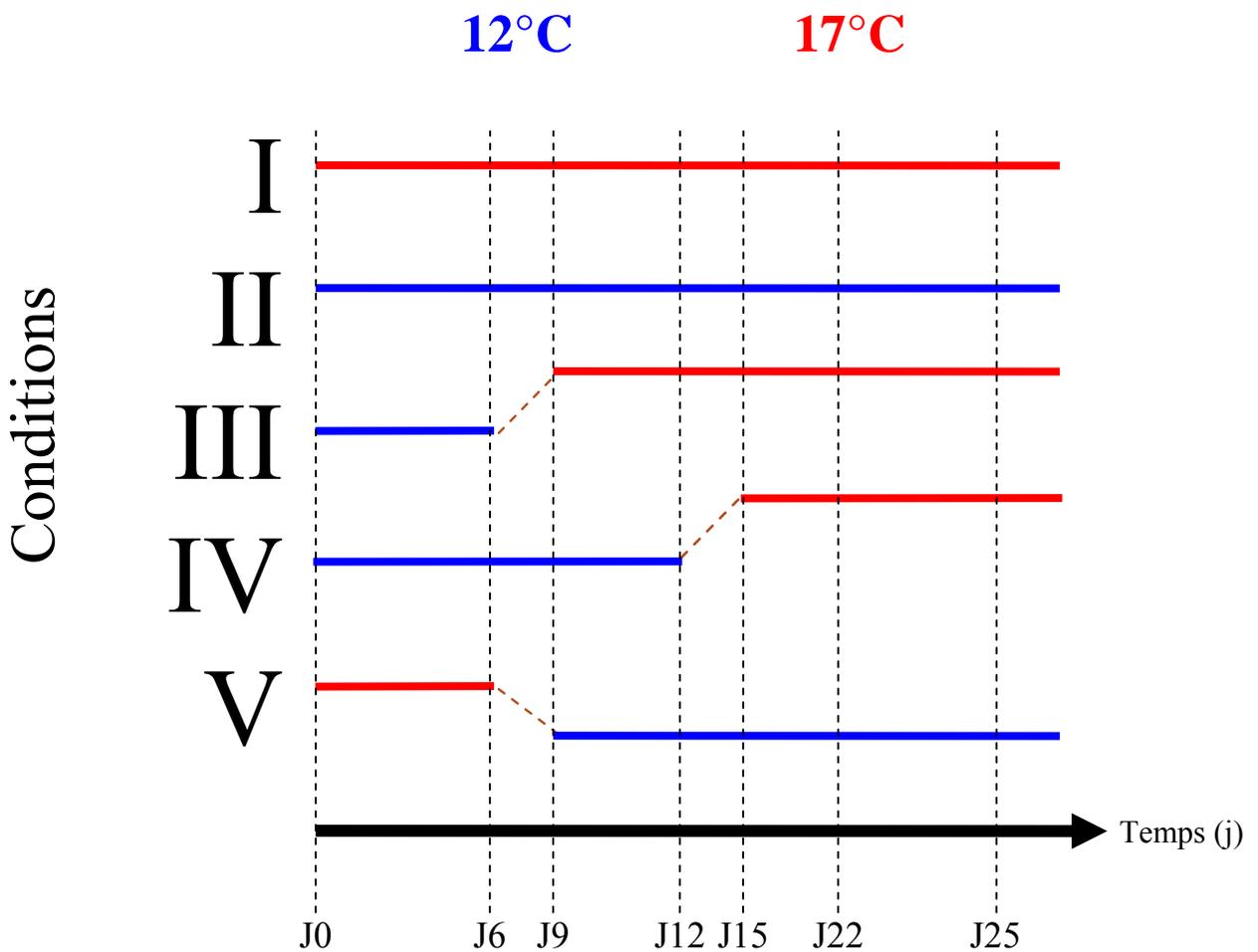


Figure. III.6. Expérience A: schéma synthétique des conditions expérimentales mises en place pour tester les effets des changements progressifs de température sur le développement des larves de *Crepidula fornicata*. En bleu, périodes où les larves sont exposées à une température de 12°C. En rouge, périodes où les larves sont exposées à une température de 17°C. Les lignes pointillées rouges représentent les périodes de changement progressif.

Les taux de croissance ont été comparés sur différentes périodes en fonction des questions posées

- Variation du taux de croissance au sein de chaque condition:
 - Au sein de la condition I les taux de croissance sont comparés entre les périodes **J0-J9**, **J9-J15** et **J15-J25**.
 - Au sein de la condition II les taux de croissance sont comparés entre les périodes **J0-J9**, **J9-J22**.
- Comparaison des taux de croissance entre les cinq conditions
 - Ils sont comparés pour les périodes **J0-J6** et **J0-J22**.
- Comparaison des taux de croissance pour une température donnée entre différentes conditions:
 - Le taux de croissance à 17°C a été comparé entre **J0-J25** pour la condition I, **J9-J25** pour la condition III et **J15-J25** pour la condition IV.
 - Le taux de croissance à 12°C a été comparé entre **J0-J22** pour la condition II et **J9-J22** pour la condition V.

III.2. EFFET DES CHANGEMENTS DE TEMPERATURES SUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE DE *CREPIDULA FORNICATA*

Note : ce travail a fait l'objet du stage de Master 1 de Narimane Dorey

L'objectif de cette deuxième partie est d'étudier l'effet des changements de température sur le développement larvaire de *Crepidula fornicata*. Ces changements vont être effectués progressivement sur trois jours pour éviter un choc thermique. En outre, compte-tenu de la grande variabilité des taux de croissance observés lors de l'expérience précédente, un suivi individuel des larves a été effectué. Une expérience complémentaire a été ensuite réalisée en appliquant des changements instantanés de température durant le développement. Cette dernière expérience a été réalisée sur deux familles pour voir de façon préliminaire si l'hétérogénéité des taux de croissance pouvait être en partie due à une composante familiale.

III.2.1. MATERIELS ET METHODES

III.2.1.1. EXPERIENCE A : EFFET DE CHANGEMENTS PROGRESSIFS DE TEMPERATURE SUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE.

Dans le cadre d'expériences de conditionnement d'adultes de *Crepidula fornicata* en laboratoire, des larves émises par des adultes maintenus à température constante (15°C) ont été obtenues. Les parents des larves obtenues sont inconnus mais proviennent tous du même site d'échantillonnage, le site du Château du Taureau en baie de Morlaix. Les larves récupérées sur un tamis ont été réparties individuellement dans des puits (plaques de culture cellulaire) remplis de 2ml d'eau de mer filtrée (0,45 µm) et ont été nourries tous les jours avec la micro-algue *Isochrysis galbana* (clone T-ISO), à raison d'une concentration de $2 \cdot 10^5$ cellules ml⁻¹. L'eau de mer filtrée a également été changée tous les jours.

Les cinq conditions testées au cours de l'expérience A sont présentées en figure III.6. Cinq séries de 72 larves (soit trois plaques de 24 larves pour chaque condition) ont été soumises à deux conditions de référence, pour lesquelles la température est maintenue constante tout au long de l'expérience : I (17°C) et II (12°C) et trois conditions de température variant au cours du temps (III, IV et V ; Fig. III.6). Dans les conditions III et IV, les larves sont maintenues à 12°C pendant 6 et 12 jours, respectivement, avant d'être passées progressivement à 17°C, à raison d'1°C toutes les 12 heures, pour limiter les effets d'éventuels

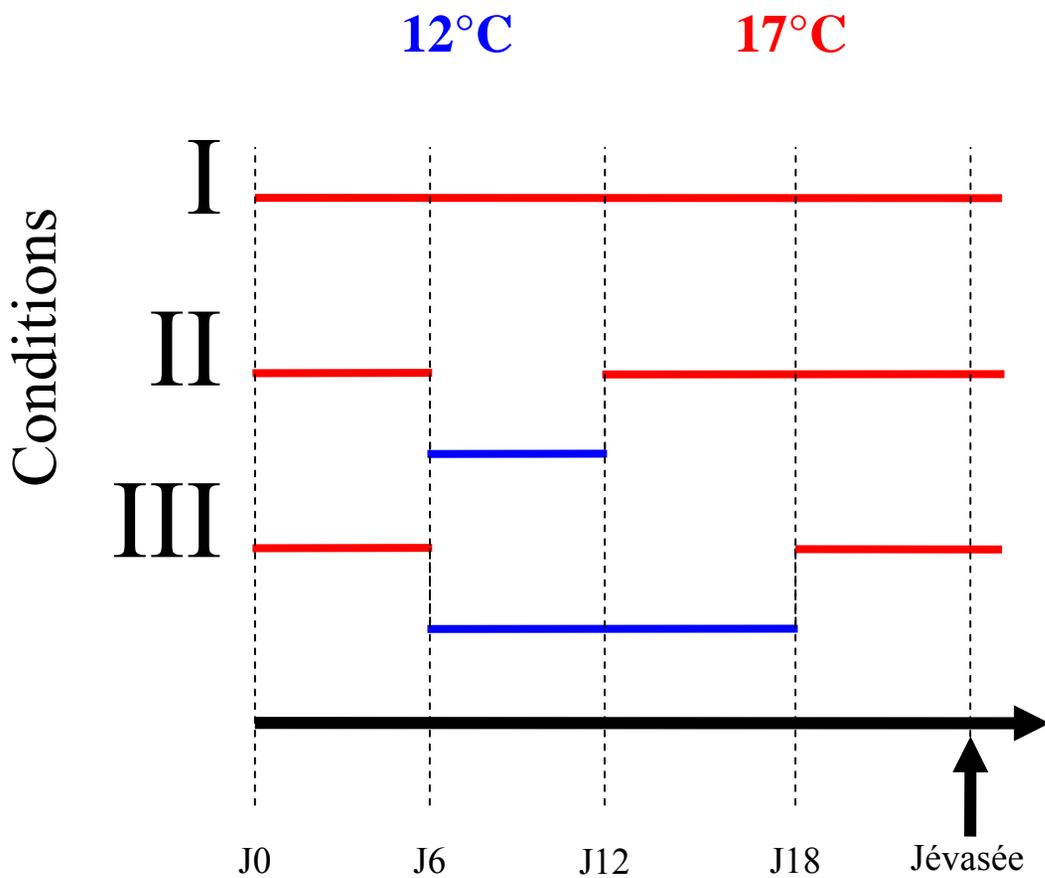


Figure III.7. Expérience B: schéma synthétique des conditions expérimentales mises en place pour tester les effets des changements instantanés de température sur le développement des larves de *Crepidula fornicata*. En bleu, périodes où les larves sont exposées à une température de 12°C. En rouge, périodes où les larves sont exposées à une température de 17°C.

Les taux de croissance ont été comparés entre les trois conditions pour les périodes **J0-J6** et **J0-Jévasée** (jour à l'apparition de la coquille évasée) et par la suite entre **J6-J12**, **J6-J18**, **J12-Jévasée**.

chocs thermiques. Dans la condition V, les larves sont élevées à 17°C pendant 6 jours et transférées à 12°C avec un changement progressif de 1°C toutes les 12 heures. Ces expériences ont été réalisées dans des armoires thermostatées paramétrées avec un cycle jour-nuit 14 L: 10 D. La plus grande longueur de la coquille de chaque larve a été mesurée tous les deux jours à l'aide d'une loupe binoculaire (grossissement x500) équipée d'un oculaire micrométrique. L'erreur de mesure est estimée à +/- 20 µm. Le nombre de larves mortes a été noté à chaque jour de mesure ainsi que la présence de larves avec une coquille évasée.

*III.2.1.2. EXPERIENCE B : EFFET DE CHANGEMENTS INSTANTANES DE TEMPERATURE
SUR LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE*

L'expérience B a été mise en place sur des larves émises simultanément par deux chaînes (Famille 1 et Famille 2) de *C. fornicata* récoltées sur la population du Château du Taureau et maintenues en laboratoire à température ambiante (~20°C) jusqu'à émission des larves. Les larves ont été récupérées sur un tamis et isolées sur des plaques de culture cellulaire (4 x 6 puits), chaque plaque recevant 12 larves de la famille 1 et 12 larves de la famille 2. Par la suite, les larves ont été élevées suivant le même protocole que pour l'expérience A.

Les trois conditions testées au cours de l'expérience B sont présentées en figure III.7. Trois séries de 48 larves (24 de la famille 1 et 24 de la famille 2) ont été soumises à trois conditions de températures (Fig. III.7): une condition de référence pour laquelle la température est maintenue constante tout au long de l'expérience, la condition I à 17°C, et deux conditions de température variant au cours du temps (II et III). Dans ces conditions II et III, les larves sont maintenues à 17°C pendant six jours, avant d'être passées instantanément à 12°C pendant 6 (condition II) et 12 jours (condition III). Après la période à 12°C, les larves sont replacées instantanément à 17°C jusqu'à la fin de l'expérience. Ces expériences ont été réalisées dans des armoires thermostatées paramétrées avec un cycle jour-nuit semblable à celui de la saison de reproduction (14L:10D). La plus grande longueur de la coquille de chaque larve a été mesurée tous les deux jours à l'aide d'une loupe binoculaire (grossissement x 500) équipée d'un oculaire micrométrique. L'erreur de mesure est estimée à +/- 20 µm. Le nombre de larves mortes a été noté à chaque jour de mesure ainsi que la présence du caractère « coquille évasée ».

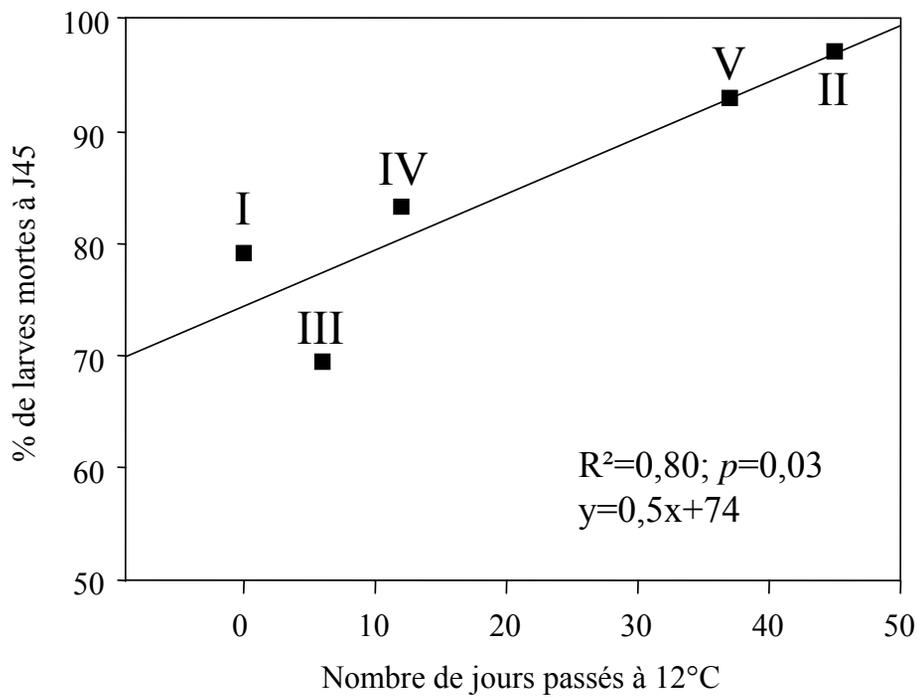


Figure III.8. Expérience A. Relation entre le temps passé à 12°C et le pourcentage de mortalité à 45 jours (fin de l'expérience A).

III.2.1.3. ANALYSE DES DONNEES

Les taux de croissance individuels sont calculés à partir des données de taille grâce à des droites de régression linéaire. Selon les hypothèses testées et afin d'avoir au minimum 10 individus par condition, les périodes sur lesquelles sont calculées ces taux de croissance varient selon les tests réalisés (voir détail en légende des figures III.6 et III.7). Les larves mortes dans l'intervalle de temps considéré ne sont pas prises en compte. Du fait de l'erreur de mesure de +/- 20 µm, certains taux de croissance peuvent être négatifs. De ce fait, nous avons retiré à chaque condition les individus dont la croissance était inférieure à -20 µm entre deux jours de mesure. Le nombre de valeurs de taux de croissance inférieures à -20 µm j⁻¹ reste cependant anecdotique. A titre d'exemple pour la condition II à 12°C constant (expérience A), neuf mesures sur 500 réalisées ont été exclues (1.8%). Les autres paramètres mesurés pour chaque condition sont le jour moyen et la taille moyenne à l'apparition du caractère « coquille évasée » ainsi que le jour moyen et la taille moyenne à la métamorphose spontanée.

Dans le but de comparer les taux de croissance obtenus par condition et par période, et les autres paramètres mesurés, des tests de comparaisons multiples de Kruskal-Wallis suivis de tests *a posteriori* lorsque $p < 0.05$, ainsi que des tests de comparaison deux à deux [Mann-Whitney] ont été effectués à l'aide de R (R Development Core Team 2008) et du logiciel MiniTab[®].

L'impact des changements de température sur la mortalité a été étudié en analysant la relation entre le pourcentage de mortalité cumulée en fin d'expérience et le temps d'exposition à 12°C dans chacune des conditions. Par ailleurs, pour chaque condition, la relation entre le taux de croissance d'un individu et le jour de sa mort a été analysée par une régression linéaire.

III.2.2. RESULTATS

III.2.2.1. EXPERIENCE A

Les résultats montrent une forte hétérogénéité des taux de croissance individuels quelles que soient les conditions de température. A 17°C constant, sur 22 jours, le taux de croissance minimal est de 13,23 µm j⁻¹ et le taux de croissance maximal de 29,59 µm j⁻¹. A 12°C, les taux de croissance sont compris entre 4,27 µm j⁻¹ et 13,92 µm j⁻¹. Par ailleurs, les mortalités observées lors de cette expérience sont très élevées (jusqu'à 98% après 45 jours dans la condition II). La température joue un rôle très important sur la mortalité, ce qui est illustré par l'existence d'une relation linéaire significative ($R^2=0,8$; $n=5$; $p=0,03$; Fig. III.8)

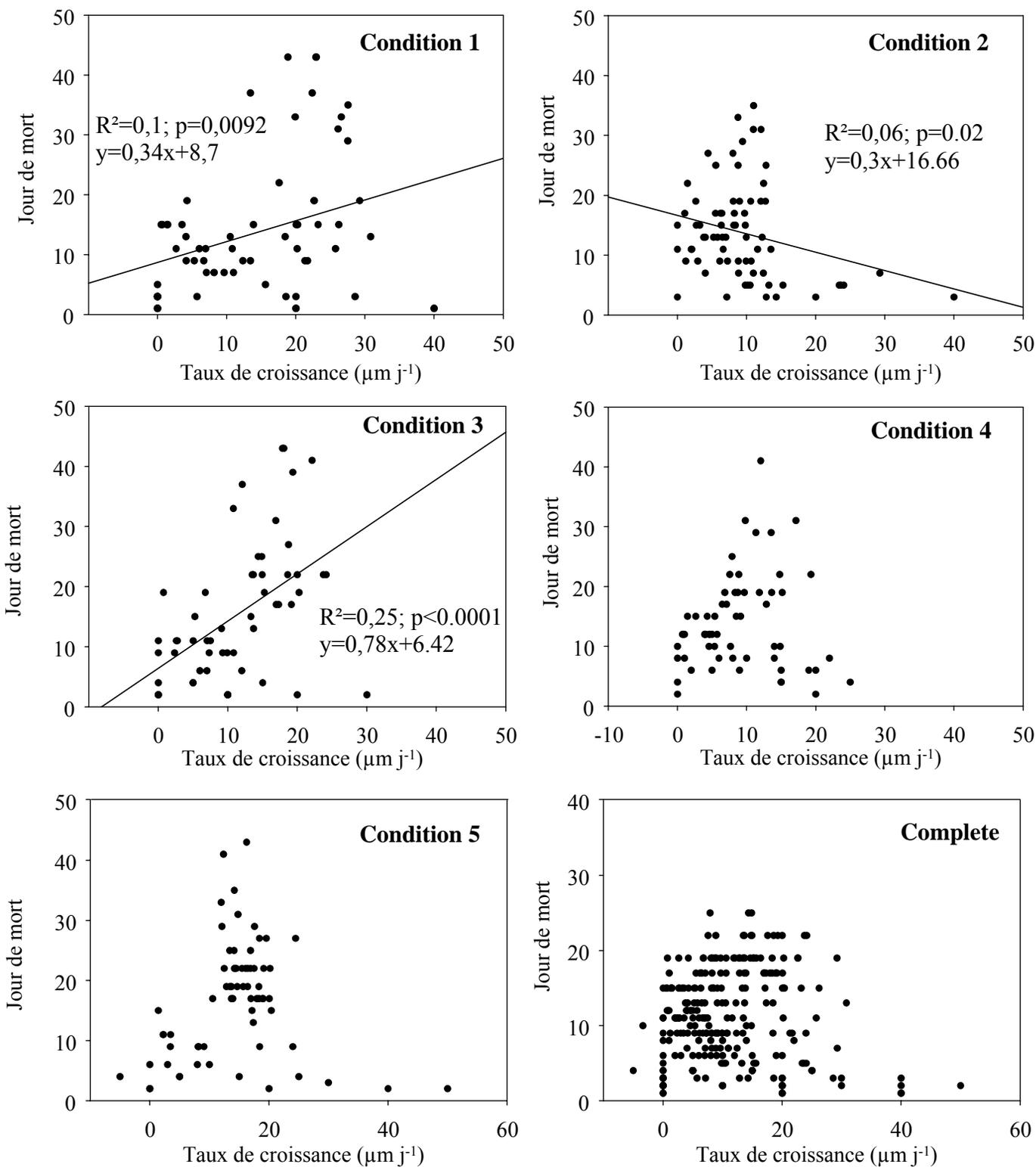


Figure III.9. Expérience A. Relation entre le taux de croissance individuel et le jour de la mort pour chaque condition et pour le jeu de données complet.

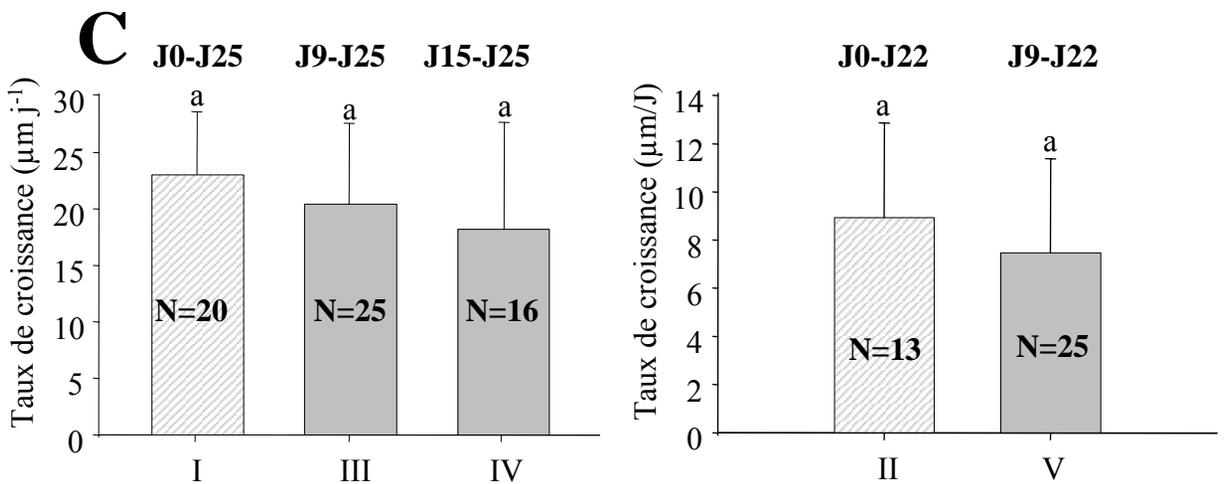
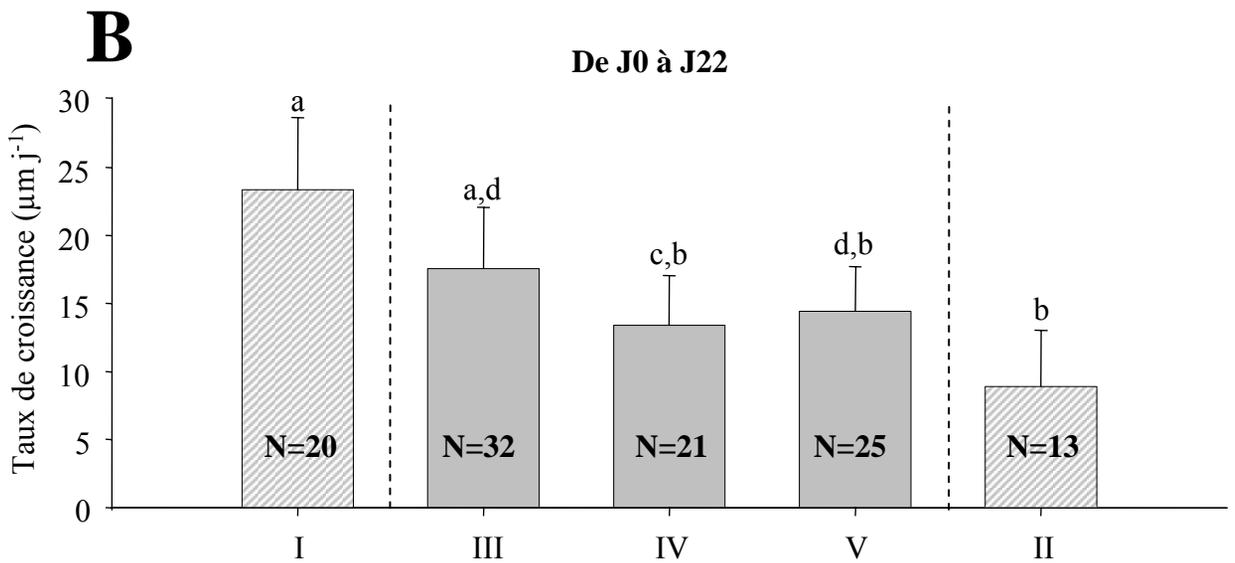
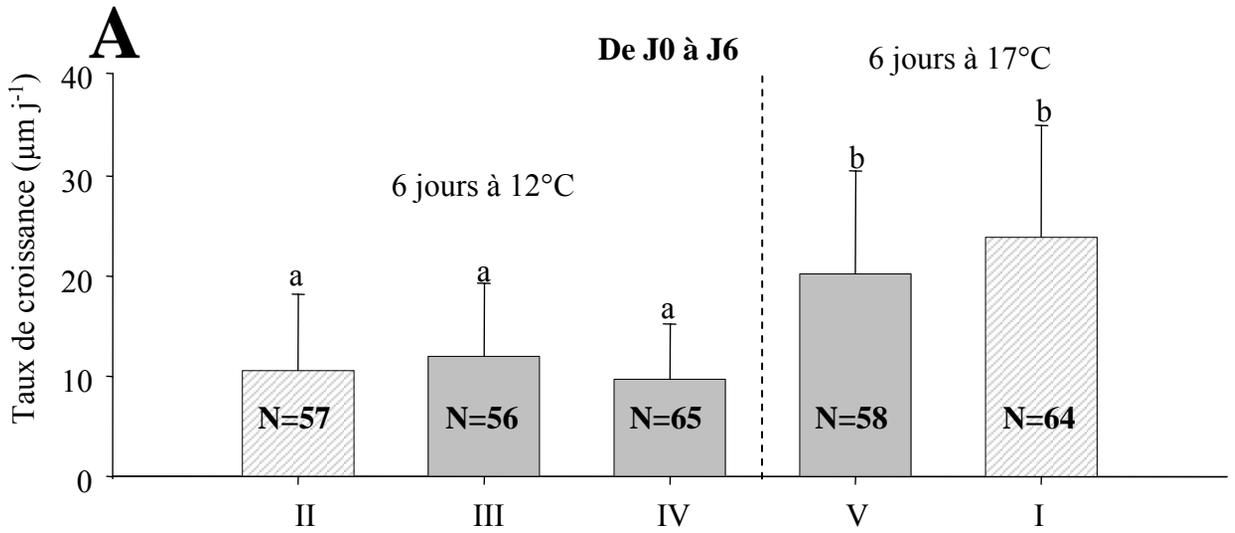


Figure III.10. Expérience A. A, B et C: Comparaison des taux de croissance calculés sur différentes périodes au cours de l'expérience (cf. également légende de la figure III.6). Les barres rayées en gris représentent les conditions à température constante (I et II) et celles en gris plein les conditions à température variable (III, IV et V). Les effectifs (N) sont indiqués sur les histogrammes.

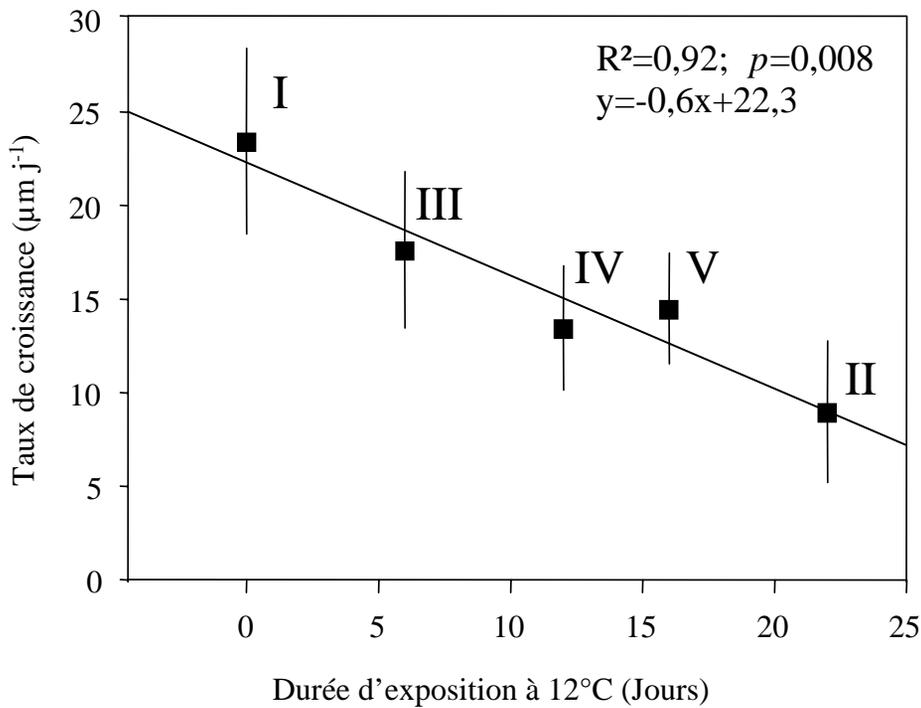


Figure III.11. Expérience A. Taux de croissance calculés sur la période de J0 à J22 pour chaque condition. Relation linéaire entre le taux de croissance entre J0 et J22 et le temps passé à 12°C.

Tableau III.3. Expérience A. Influence des variations de température sur le caractère «coquille évasée ».

Pour les conditions I, III et IV, les effectifs étaient suffisants pour réaliser des tests de comparaison multiples de Kruskal-Wallis. Les lettres en exposant indiquent le résultat du test *a posteriori* effectué pour comparer le jour moyen à l'apparition du caractère « coquille évasée ».

	Nombre final de larves à coquille évasée à J45	Premier jour d'observation de coquille évasée (j)	Jour moyen d'apparition de la coquille évasée ± écart-type (j)	Taille moyenne des coquilles évasées observées (µm)
I	18	19	24,5 ± 5,3^{ab}	1001 ± 78
II	1	35	35	1040
III	22	19	27,8 ± 5,1^a	976 ± 74
IV	12	25	29,2 ± 4,1^b	998 ± 46
V	5	27	33 ± 5,7	904 ± 79

entre le temps passé à 12°C et le pourcentage de mortalité en fin d'expérience (45 jours). Ainsi deux et cinq larves seulement ont survécu dans les conditions où la durée d'exposition à 12°C était la plus grande (i.e. conditions II et V, respectivement), 15 larves dans la condition I (17°C constant), 12 et 22 dans les conditions IV et III respectivement.

Pour les conditions I et III, le taux de croissance explique 10 et 25% des variations individuelles du jour de la mort respectivement. Cependant, ce signal est inexistant pour les conditions IV, V et le jeu complet de données ; cette relation est en revanche significativement négative pour la condition II (Fig.III.9).

Au départ de l'expérience et avant tout changement de température (de J0 à J6), les larves élevées à une même température devraient avoir des taux de croissance identiques, ce qui est confirmé par les tests statistiques effectués : il n'y a pas de différence significative entre les taux de croissance à 12°C des conditions II ($11,1 \pm 6,2 \mu\text{m j}^{-1}$), III ($9,8 \pm 4,2 \mu\text{m j}^{-1}$) et IV ($11,9 \pm 6,6 \mu\text{m j}^{-1}$) (Test de Kruskal-Wallis, $H=3,71$, $\text{ddl}=2$, $p=0,175$; Fig.III.10A) d'une part, ni entre ceux à 17°C des conditions I ($20,6 \pm 9,7 \mu\text{m j}^{-1}$) et V ($23,56 \pm 10,8 \mu\text{m j}^{-1}$) (MW, $p=0,057$; Fig.III.10A) d'autre part. Au sein des conditions à température constante (I et II), les taux de croissance mesurés à différentes périodes sont identiques. Par exemple, pour 12°C constant (II), les taux de croissance calculés sur les périodes J0-J9 et J9-J22 ne sont pas différents (MW, $p=0,97$). De façon semblable, les taux de croissance observés dans la condition I sont identiques sur les différentes périodes testées : J0-J9, J9-J15 et J15-J25 (Test de Kruskal-Wallis, $H=0,84$, $\text{ddl}=2$, $p=0,656$). En revanche, sur une période s'étalant de J0 à J22, période à la fin de laquelle les effectifs larvaires au sein des cinq conditions sont supérieurs à 10, les conditions de températures subies ont un effet significatif sur les taux de croissance (Test de Kruskal-Wallis, $H=61,22$, $\text{ddl}=4$, $p < 10^{-3}$; Fig. III.10B pour le test *a posteriori*). Il existe ainsi une relation linéaire négative et significative entre le temps passé à 12°C et le taux de croissance (Fig. III.11).

Les taux de croissance mesurés à chacune des deux températures testées (pour des effectifs supérieurs à 10) au sein des conditions III, IV et V par rapport à ceux mesurés aux conditions de référence semblent indiquer une réponse très rapide des larves en terme d'évolution des taux de croissance en réponse aux changements de température (Fig.III.10C). Pour la condition V, il n'y a pas d'effet d'une exposition initiale à 17°C pendant 6 jours sur le taux de croissance ultérieur à 12°C (J9 à J22), ce dernier est en effet identique au taux de croissance des larves soumises à 12°C constant (J0-J22) (MW, $p=0,09$). De même, pour les conditions III et IV, il n'y a pas d'effet d'une exposition initiale à 12°C pendant 6 ou 12 jours sur les taux de croissance ultérieurs à 17°C (III : J9 à J25 ; IV : J15 à J25), ceux-ci sont

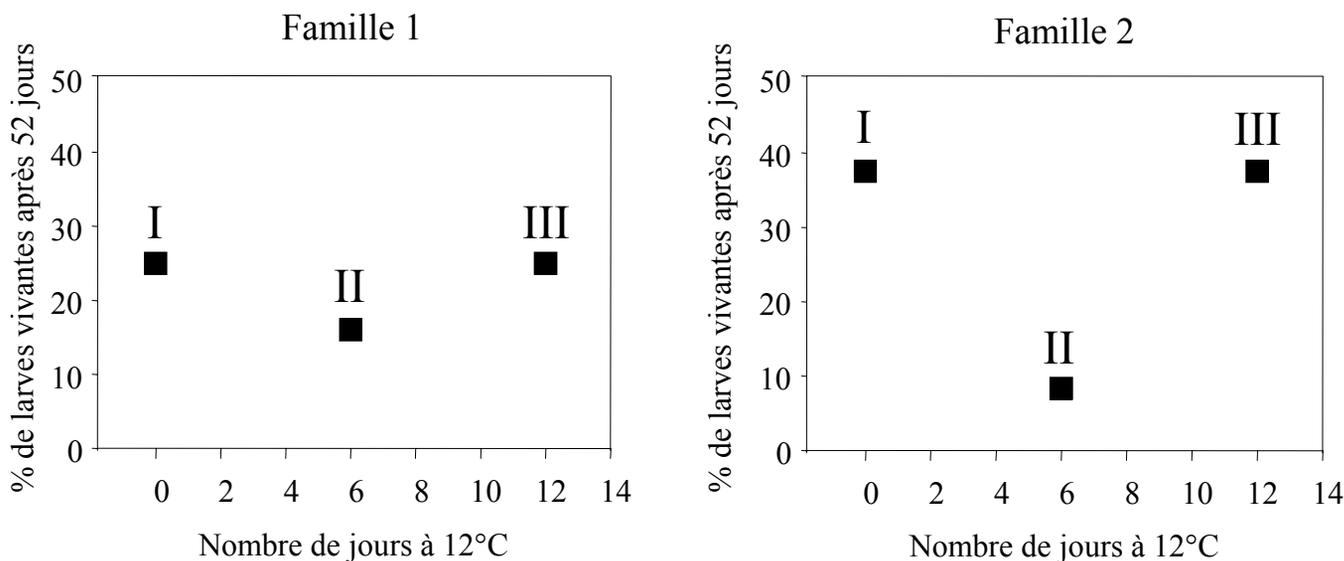


Figure III.12. Expérience B. Relation entre le pourcentage de larves survivantes après 52 jours et le nombre de jours d'exposition à 12°C, pour les 2 familles testées.

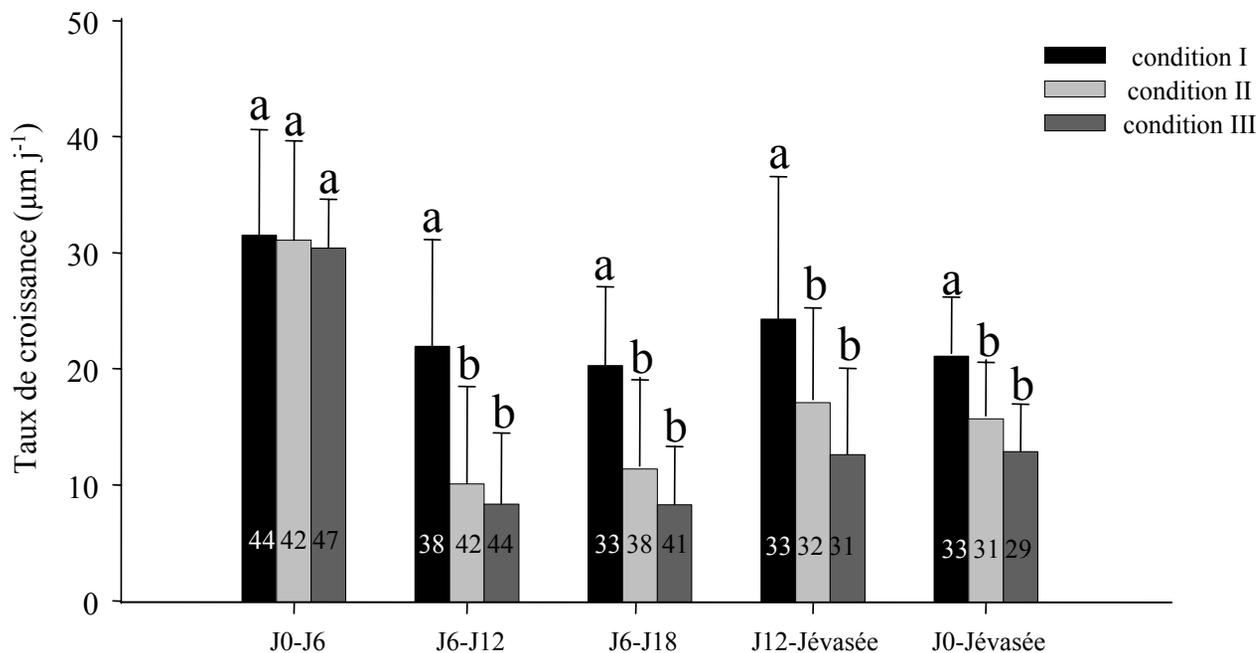


Figure III.13. Expérience B. Comparaison des taux de croissance individuels calculés sur différentes durées entre les trois conditions testées (cf fig. III.7). Les données des familles 1 et 2 ont été cumulées. Les chiffres sur les histogrammes indiquent les effectifs testés. Les lettres a et b indiquent les résultats des tests *a posteriori* effectués pour chacune des périodes.

identiques aux taux de croissance des larves soumises à 17°C constant (J0-J25) (Test de Kruskal-Wallis, $H=2,31$, $ddl=2$, $p=0,316$, Fig. III.10C).

Le nombre de jours précédant l'observation de coquilles évasées diffère significativement entre les conditions I, III et IV (Test de Kruskal-Wallis, $H=7,02$, $ddl=2$, $p=0,03$). En revanche, il n'existe pas de différence significative de la taille à l'apparition du caractère coquille évasée entre les conditions I, III, IV (Test de Kruskal-Wallis, $H=2,23$, $ddl=2$, $p=0,328$) (Tableau III.3). Le nombre d'individus présentant une coquille évasée était trop faible dans les conditions II et V pour effectuer des comparaisons (Tableau III.3).

III.2.2.2. EXPERIENCE B

A l'inverse de l'expérience A, le nombre de larves ayant survécu au moment de l'apparition de la coquille évasée étant supérieur à 10, nous avons pu calculer les taux de croissance jusqu'à l'apparition de ce caractère dans les trois conditions. Les résultats montrent une forte hétérogénéité des taux de croissance individuels pour les trois conditions. Par exemple, pour la condition I (17°C constant), de J0 à l'apparition de la coquille évasée, le taux de croissance individuel varie de $12,06 \mu\text{m j}^{-1}$ à $31,5 \mu\text{m j}^{-1}$. Les mortalités observées lors de cette expérience sont élevées mais plus faible que pour l'expérience A (Fig. III.12). Pour la famille 1, le pourcentage de larves ayant survécu sur la durée de l'expérience sont autour de 20% quelle que soit la condition. Pour la famille 2, ce pourcentage est plus variable, allant de 37,5% dans les conditions I et III à 8,75% dans la condition II. Contrairement à ce que nous avons observé dans quelques cas de l'expérience A, les variations individuelles des taux de croissance n'expliquent pas les variations du temps de survie de la larve pour aucune condition, ni lorsqu'on utilise l'ensemble des données (régressions non significatives, données non montrées). Autrement dit, ce ne sont pas les larves avec le plus faible taux de croissance qui meurent le plus tôt.

Les résultats des comparaisons entre familles sont présentés en annexe III.1A-B et III.2A-B. Sur toutes les périodes et stades considérés, les résultats des tests de comparaison de Mann-Whitney entre les familles 1 et 2 ne montrent aucune différence significative, excepté pour le jour moyen à la métamorphose spontanée (MW $p=0,01$). Aucun « effet famille » n'a donc été décelé au cours de notre expérience sur les paramètres étudiés. Dans la suite, nous considérerons donc les données obtenues pour les deux familles comme un seul ensemble.

Au départ de l'expérience (J0 à J6), les larves élevées à 17°C dans les trois conditions ont un taux de croissance identique (Fig.III.13). En effet, il n'y a pas de différence significative entre les taux de croissance des conditions I ($31,6 \pm 8,7 \mu\text{m j}^{-1}$), II ($31,2 \pm 8,2 \mu\text{m j}^{-1}$)

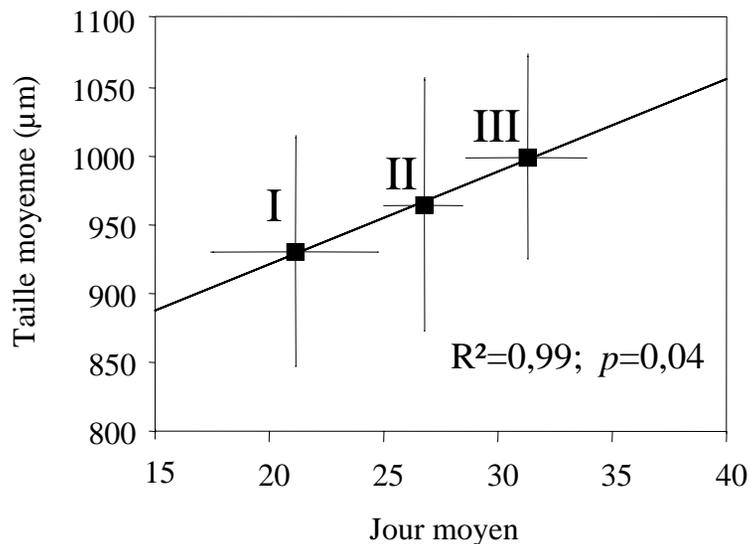


Figure III.14. Expérience B. Relation linéaire entre la taille moyenne et le jour moyen à l'apparition du caractère « coquille évasée ».

Tableau III.4. Expérience B. Influence des variations de température sur le caractère «coquille évasée » et sur la métamorphose spontanée pour les trois conditions testées.

Pour les trois conditions, les effectifs étaient suffisants pour réaliser des tests de comparaison multiples de Kruskal-Wallis. Les lettres en exposant indiquent le résultat du test *a posteriori* effectué pour comparer le jour moyen et la taille moyenne à l'apparition du caractère « coquille évasée » et à la métamorphose spontanée.

	Nombre final de larves à coquille évasée à J52	Premier jour d'observation de coquille évasée (j)	Jour moyen d'apparition de la coquille évasée ± écart-type (j)	Taille moyenne des coquilles évasées (µm)
I	28	19	21,1 ± 3,6 ^a	930,4 ± 83,3 ^a
II	19	26	26,8 ± 1,7 ^b	964,4 ± 91,4 ^{a,b}
III	23	29	31,3 ± 2,6 ^c	999,1 ± 73,7 ^b
	Nombre final de larves métamorphosées spontanément à J52	Premier jour d'observation de larves métamorphosées (j)	Jour moyen de la métamorphose spontanée ± écart-type (j)	Taille moyenne des larves métamorphosées spontanément (µm)
I	25	26	35,5 ± 5,5 ^a	1152,7 ± 128,2
II	15	32	35,8 ± 3,4 ^a	1163,3 ± 98,7
III	19	32	42,3 ± 6,2 ^b	1262,2 ± 111,9

¹) et III ($30,5 \pm 3,7 \mu\text{m j}^{-1}$) (Test de Kruskal-Wallis, $H=0,94$, $\text{ddl}=2$, $p=0,625$). En revanche, sur la période de J0 à l'apparition de la coquille évasée (Jévasée), les températures ont un effet significatif sur les taux de croissance (Test de Kruskal-Wallis, $H=39,53$, $\text{ddl}=2$, $p<0,001$). Le test *a posteriori* montre, en effet, une différence significative entre les taux mesurés aux conditions II et III et les taux de croissance à 17°C constant (condition I). Cependant, la durée de l'exposition à 12°C n'a pas d'effet significatif sur le taux de croissance sur cette même période (Fig.III.13). Entre J6 et J12, les taux de croissance à 12°C sont significativement différents des taux à 17°C (Test de Kruskal-Wallis, $H=44,63$, $\text{ddl}=2$, $p<0,001$) mais ne diffèrent pas entre eux (Fig.III.13). Entre J6 et J18, les taux mesurés sous les conditions II et III diffèrent significativement de ceux de la condition I (Test de Kruskal-Wallis, $H=44,85$, $\text{ddl}=2$, $p<10^{-3}$). Cependant, les taux mesurés sous la condition III ne sont pas significativement différents de ceux de la condition II malgré les six jours supplémentaires à 12°C (Fig. III.13).

Pour la condition II entre J12 et l'apparition de la coquille évasée, le taux de croissance après 6 jours à 12°C est significativement différent de celui calculé sous la condition I sur la même période et ne diffère pas significativement de celui de la condition III où les larves ont passé 6 jours de plus à 12°C (Test de Kruskal-Wallis, $H=19,15$, $\text{ddl}=2$, $p<0,001$, Fig.III.13).

Il existe une différence significative de la taille à l'apparition du caractère coquille évasée entre les conditions I et III, la taille moyenne à la condition II étant intermédiaire (Test de Kruskal-Wallis, $H=7,28$, $\text{ddl}=2$, $p=0,026$, tableau III.4). Le jour moyen à l'apparition de la coquille évasée diffère significativement d'une condition à l'autre (Test de Kruskal-Wallis, $H=46,53$, $\text{ddl}=2$, $p=0,001$, tableau III.4). Il existe une relation linéaire positive et significative entre la taille moyenne et le jour moyen à l'apparition de la coquille évasée (Fig.III.14).

Le jour à la métamorphose spontanée est significativement plus tardif pour la condition III (Test de Kruskal-Wallis, $H=13,36$, $\text{ddl}=2$, $p=0,001$, tableau III.4.) bien qu'en moyenne la taille à la métamorphose spontanée ne diffère pas entre les conditions (Test de Kruskal-Wallis, $H=5,42$, $\text{ddl}=2$, $p=0,066$, tableau III.4).

III.2.3. DISCUSSION

Au sein des deux expériences A et B réalisées ici, les taux de croissance mesurés à 12 et 17°C en températures constantes ont été plus faibles que ceux enregistrés lors de l'expérience 1 sur l'influence des températures constantes (cf §III.1). De plus, la mortalité a

été beaucoup plus forte lors de ces deux expériences. Ces différences pourraient s'expliquer par l'origine des larves. Les larves utilisées lors de l'expérience A proviennent en effet d'individus conditionnés depuis plusieurs mois en aquarium à 15°C contrairement aux individus utilisés dans l'expérience 1 qui venaient d'être prélevés dans le milieu naturel. Il se pourrait que les différences marquantes observées sur les taux de croissance et de mortalité proviennent d'une différence de qualité des larves issues des adultes conditionnés. Par ailleurs, bien que nourries avec la même souche algale (*Isochrysis galbana*, T-iso), le mode et la période de production des algues diffèrent entre ces expériences. On peut faire l'hypothèse que le milieu de culture utilisé n'ait pas fourni la même qualité nutritive aux microalgues entre les différentes expériences. Nous avons de plus observé au cours des élevages individuels la présence de petits ciliés, plus particulièrement des vorticelles, ayant pu être en compétition trophique et qui auraient pu pénaliser la survie larvaire. Enfin, nous avons également mis en place deux méthodes d'élevage différentes. Dans l'expérience 1 à température constante, les larves ont été élevées en réplicats composés de 20 larves tandis que pour les expériences A et B, les larves ont été élevées individuellement. Il est néanmoins surprenant que l'élevage individuel ait eu un impact négatif sur la croissance des larves (une larve par 2 ml) Notons cependant que dans les réplicats de 20 larves les concentrations étaient plus fortes au début et plus faibles à la fin en raison de la mortalité. Ces expériences préliminaires seront donc à répéter pour tester ces différentes hypothèses et valider les résultats obtenus.

Malgré cette forte mortalité présente à toutes les conditions testées, il existe une relation linéaire significative entre le temps passé à 12°C et le pourcentage final de mortalité au sein de l'expérience A. De plus, toujours au sein de l'expérience A, une relation positive significative entre le taux de croissance et le temps de vie de la larve a été mise en évidence pour certaines conditions pouvant laisser penser à une contre-sélection des larves à faible taux de croissance. Cependant, ces deux relations n'ont pas été retrouvées au cours de l'expérience B. Là encore, les résultats obtenus au sein de l'expérience A nécessitent d'être confirmés lors d'une expérience similaire avec une mortalité expérimentale moindre. En effet l'absence de ces relations au sein de l'expérience B peut être due à une perte du signal à cause de la mortalité plus faible. Il reste que l'hypothèse d'un artéfact ne peut être rejetée.

Malgré les limites soulignées ci-dessus, un résultat clair obtenu au cours des deux expériences est la forte variabilité des taux de croissance individuels, quelles que soient les conditions. Nos observations confirment les résultats de deux études précédentes sur la

mesure du taux de croissance individuel chez *C. fornicata* (Pechenik et Lima 1984 ; Pechenik 1984). Pechenik (1984) avait ainsi mesuré des taux de croissance allant de $16 \mu\text{m j}^{-1}$ à $57 \mu\text{m j}^{-1}$ à 18°C et de $25 \mu\text{m j}^{-1}$ à $65 \mu\text{m j}^{-1}$ à 24°C . Pechenik et Lima (1984) avaient montré une variabilité du taux de croissance larvaire tout aussi forte à quatre autres températures (15 , 20 , 25 et 29°C). Les sources d'une telle variabilité peuvent être multiples (par exemple : qualité de la larve à l'émission, effet parental) et restent peu étudiées chez les invertébrés marins. Une récente étude sur les larves de *Crepidula fornicata*, a montré que la variabilité des taux de croissance de larves issues d'une même ponte était fonction du nombre de pères et de leur contribution relative (Le Cam et al. sous presse). De ce fait, l'effet famille (ici définit par une mère et plusieurs pères pour une même ponte) pourrait être à l'origine d'une partie de la variabilité des taux de croissance observés dans l'expérience A. Cependant, l'expérience B n'a pas mis en évidence de différences significatives entre les deux familles utilisées aussi bien sur les taux de croissance (même variabilité au sein de chaque famille) que sur les autres caractères mesurés au cours de l'expérience (jour et taille à l'apparition de la coquille évasée, jour et taille à la métamorphose spontanée). Avec deux familles utilisées, il est difficile de généraliser ces résultats et une expérience de plus grande ampleur devrait être menée pour analyser la source de la variabilité individuelle des caractères larvaires étudiés ici.

Les résultats des expériences A et B ont permis de confirmer les observations obtenues lors de l'expérience 1 et des résultats de la littérature sur *C. fornicata* (ex. Pechenik 1984) notamment : (1) la constance des taux de croissance jusqu'à l'apparition de la coquille évasée à température constante et (2) l'effet des températures constantes sur le taux de croissance des larves de *C. fornicata* : le taux de croissance est significativement plus faible à 12°C qu'à 17°C . Par ailleurs, la taille moyenne à l'acquisition de la coquille évasée semble être conservée excepté à la condition III de l'expérience B où cette taille est statistiquement plus grande. Considérant le lien statistique entre l'acquisition de la compétence et l'apparition de ce caractère morphologique démontré au cours de l'expérience 1, nos résultats confirment la présence d'une taille moyenne à la compétence située dans une gamme de 800 - $1000 \mu\text{m}$ (Pechenik et Heyman 1987) quelles que soient les conditions expérimentales. Comme nous l'avons montré précédemment, l'ensemble de ces observations confirme que chez *C. fornicata* la durée de la période pré-compétente est fortement influencée par la température rencontrée par la larve au cours de son développement.

Le second point, qui constituait l'objectif initial de cette étude concerne la recherche d'un « effet mémoire » sur le taux de croissance larvaire lorsque la température varie au cours du développement. Les résultats de l'expérience A mettent en évidence l'absence d'un tel effet, quels que soient les changements de température testés, le sens de ces changements (augmentation ou diminution) ou la durée d'exposition aux deux températures testées (12 et 17°C). Par exemple, une période initiale passée à une température faible (12°C) n'a pas d'influence sur le taux de croissance larvaire après un retour à une température plus élevée (17°C). La croissance larvaire montre ainsi une forte réactivité aux changements de température. Beaumont et Budd (1982) avaient obtenu des résultats similaires en analysant les taux de croissance des larves de *Mytilus edulis* qui retrouvaient des performances de croissance à 17°C après deux mois à 5°C équivalentes à celles de larves élevées à 17°C. Cependant, dans notre cas, nous ne pouvons pas exclure la présence d'un effet mémoire chez les larves de *C. fornicata* sur de plus grandes gammes de température. Ces mêmes auteurs avaient en effet observé la présence d'un effet mémoire chez des larves de *Pecten maximus* à 17°C après un mois passé à 8°C.

La réactivité du taux de croissance observée dans l'expérience A pourrait néanmoins être altérée en cas de changements plus rapides de la température : l'expérience B montre en effet que les larves élevées à 17°C, puis exposées six jours à 12°C, ne regagnent pas les mêmes performances de croissance une fois placées à nouveau à une température plus élevée. Bien qu'une baisse instantanée de 5°C soit peu probable dans le milieu, ce résultat illustre néanmoins une limite des capacités de réaction des larves en termes de croissance. De plus, il est possible que l'effet mémoire observé au cours de l'expérience B ne soit pas uniquement du au changement instantané de température mais aussi à la période concernée par ces changements. La période pré-compétente est une période obligatoire dans le développement des larves d'invertébrés marins pendant laquelle la larve va subir de profondes transformations physiologiques et morphologiques. Ces transformations sont notamment la mise en place des organes tels que les branchies, dont le rôle d'organe respiratoire et de filtration est tenu par le velum durant la vie pélagique (Hadfield et al. 2001). Il paraît donc probable que certaines périodes du développement larvaire jusqu'à la compétence soient plus critiques que d'autres. De nombreux travaux sur la sensibilité des larves au manque de nourriture, notamment chez les larves de crustacés (pour une revue, voir Olson et Olson 1989), ont montré que certains stades du développement larvaire étaient plus sensibles au stress de nourriture, provoquant par exemple des effets irréversibles sur le taux de croissance ou la perte des capacités de prédation chez certaines espèces.

L'impact d'un stress sur une période cruciale du développement peut également avoir un effet sur d'autres caractéristiques que le taux de croissance. Bien que la taille à la compétence semble stable dans toutes les conditions testées dans l'expérience 1 et expérience A, l'exposition durant 12 jours à 12°C après une semaine passée à 17°C (condition III de l'expérience B) se traduit chez les larves de crépidule par une taille à la compétence plus grande qu'en condition I (17°C constant) et II (6 jours à 12°C). Une récente étude sur les larves du bivalve *Macoma balthica* a montré que l'absence de nourriture durant la deuxième semaine de développement induisait une compétence à une taille plus petite que lorsque la larve était privée de nourriture en première ou troisième semaine (Bos et al. 2007). Les auteurs de cette étude expliquent leur observation par une réponse adaptative de l'individu tendant à réduire le temps passé dans un environnement inhospitalier. L'apparition dans l'expérience B d'une taille à la compétence supérieure en condition III reste néanmoins difficile à interpréter. La comparaison entre les effets d'un stress thermique et d'un stress de nourriture est délicate. En effet, l'impact physiologique de ces deux paramètres diffère. Dans le cas d'une baisse de température en condition de nourriture non limitante, l'individu subit une dépression métabolique ralentissant son développement dans sa totalité tandis que la privation de nourriture pourrait contraindre l'individu à allouer son énergie restante à la croissance ou à la différenciation morphologique. Ce dernier point pourrait expliquer la présence d'une taille plus faible à la compétence chez les larves de *Macoma balthica* qui aurait poursuivi la différenciation morphologique (atteindre la capacité à se métamorphoser) au détriment de la croissance. Les variations de la taille à l'acquisition de la compétence en fonction de changements de température durant le développement restent peu étudiées, et il est envisageable que sous certaines conditions de stress thermique des variations de la taille à l'acquisition de la compétence puissent apparaître. Il serait intéressant de réaliser une expérience similaire à l'expérience B en utilisant des changements instantanés de température de différentes amplitudes et de différentes durées en milieu de développement pour voir si la taille à la compétence varie en fonction de la durée et de l'intensité des stress thermiques subis par l'individu. De plus, nous avons estimé le jour et la taille à la compétence par le critère de présence de la coquille évasée et il est possible que cette caractéristique morphologique ne concorde plus statistiquement dans certaines conditions à l'acquisition de la compétence.

Le jour à la métamorphose spontanée diffère entre conditions pour les deux expériences A et B reflétant la variabilité des taux de croissance. La taille à la métamorphose spontanée n'est pas significativement différente entre conditions ce qui est en contradiction

avec l'expérience 1 où la taille à la métamorphose était un paramètre très variable entre températures. Il est bien entendu que les deux jeux de données sont difficilement comparables du fait de l'importante mortalité réduisant de manière drastique les effectifs de larves métamorphosées et par conséquent la quantité d'information disponible.

III.3. ANALYSE DE LA COMPOSITION GENETIQUE DES LARVES

METAMORPHOSEES : EFFETS DE LA DERIVE GENETIQUE ET DE

L'IDENTITE PATERNELLE

Lors de l'étude de l'influence des températures constantes sur le développement larvaire de *Crepidula fornicata* (cf. III.1, expérience 1), nous avons observé une importante variabilité de la durée de la période post-compétence. Par exemple, 55 jours séparent la première métamorphose larvaire spontanée de la dernière à 20°C. La littérature concernant les résultats d'analyses de paternité menées sur des larves issues d'une même ponte a révélé que la paternité multiple est la règle chez *C. fornicata* : en moyenne entre 1,8 et 3,3 pères par ponte ont ainsi été mis en évidence dans les études de Dupont et al. (2006), Proestou et al. (2008) et Le Cam et al. (sous presse), dans des populations natives et introduites. Par ailleurs, Le Cam et al. (sous presse) ont montré que la variabilité des taux de croissance larvaire était corrélée négativement et significativement avec le niveau d'apparement des larves d'une même ponte, c'est-à-dire corrélée positivement avec la diversité des pères. La variabilité du jour à la métamorphose spontanée, observée dans l'expérience 1 pourrait ainsi être expliquée également par un effet paternel. Par ailleurs, lors de cette expérience nous avons mis en évidence que la mortalité était fonction de la température utilisée. La mortalité se traduit potentiellement par un effet de dérive génétique (i.e. une fluctuation de la diversité allélique et une perte de diversité). Nous avons ainsi réalisé une analyse génétique des larves métamorphosées avec le double objectif de (1) identifier si la variabilité du jour de métamorphose à une température donnée pouvait s'expliquer par la diversité et/ou l'identité des pères de ces larves et (2) analyser l'importance des effets de la dérive génétique entre températures par comparaison avec la diversité génétique initiale (i.e. larves à l'émission). Ces analyses ont été menées avec six locus microsatellites déjà mis au point chez cette espèce (Dupont et Viard 2003, Dupont et al. 2006, Le Cam et al. sous presse).

III.3.1. OBTENTION ET ANALYSE DES DONNEES GENETIQUES

III.3.1.1. ECHANTILLONS ET ANALYSES MOLECULAIRES

Au départ de l'expérience sur l'influence des températures constantes sur le développement larvaire de *C. fornicata* (Fig. III1), 48 larves du lot de départ ont été fixées dans un tampon permettant leur analyse génétique ultérieure (tampon « Higuchi » ; Higuchi

1989) ; composition donnée en annexe III.3A). Les larves métamorphosées spontanément dans les réplicats à 12°C, 17°C et 20°C ont également été conservées individuellement dans du tampon Higuchi dans le but d'être génotypées.

Les outils moléculaires choisis pour cette étude sont des locus microsatellites. Les microsatellites sont des régions présentes dans le génome sous forme de séquences répétées en tandem dont l'unité de répétition est comprise entre 1 et 6 paires de bases (Tautz 1989). Ces marqueurs présentent un haut degré de polymorphisme, dû en première approximation à la variation du nombre de répétitions du motif de base. Le polymorphisme observé est ainsi un polymorphisme de longueur d'un fragment qui peut être amplifié par PCR (« Polymerase Chain Reaction ») grâce à des amorces spécifiques du locus. L'importante variabilité génétique de ces locus en fait des marqueurs de choix pour des analyses de parenté ou de descendance (Jarne et Lagoda 1996). Nous avons utilisés six locus précédemment développés au laboratoire (Dupont et Viard 2003, Dupont et al. 2006): CfH7, CfGT9, CfCaTGT, CfCA2, CfCA4 et CfGT14.

Avant de procéder à l'extraction d'ADN, les larves sont retirées du tampon Higuchi, et rincées dans du tampon « PBS » (Phosphate Buffered Saline, composition donnée en annexe III.3A) pour supprimer toutes traces du tampon de fixation susceptible d'altérer la réaction de PCR. Les larves sont ensuite incubées quatre heures au minimum à 56°C dans un bain-marie. L'ADN de chaque larve est extrait à l'aide du kit « NucleoSpin® Tissue 96 » selon les recommandations du fabricant (Macherey-Nagel).

Les PCR sont réalisées dans des thermocycleurs « MJ PTC 200 » ou « Perkin Elmer Gene Amp PCR system 9700 ». La composition des mélanges de PCR et le programme d'amplification commun six locus sont présentée en annexes III.4 et III.3B. Chaque produit de PCR est ensuite mélangé à 7,5 µl d'un tampon de charge (composé de formamide déionisé et de colorant congo red, composition des solutions en annexe III.3C) qui sert à colorer, maintenir la dénaturation des brins d'ADN et « alourdir » le produit PCR dans un milieu aqueux.

III.3.1.2. MIGRATION SUR GEL DENATURANT D'ACRYLAMIDE

Les différents allèles des locus microsatellites ont été visualisés grâce à une migration sur gel d'acrylamide dénaturant à 6% permettant de distinguer des différences de taille d'une paire de base. Cette analyse est réalisée grâce à un analyseur de fragments d'ADN « Li-Cor®

4200 ». Les fragments d'ADN migrent à une vitesse proportionnelle à leur longueur dans le champ électrique. Ils sont détectés lors de leur passage devant un laser grâce à un fluorochrome se situant sur une des amorces utilisées pour amplifier sélectivement le locus considéré. Des individus préalablement calibrés servent de marqueurs de taille. Les locus microsatellites sont des locus co-dominants (i.e. on peut distinguer les individus hétérozygotes des individus homozygotes) : pour un individu donné, (1) l'obtention de deux bandes distinctes sur le gel indique que l'individu est hétérozygote alors que (2) si une seule bande (i.e. deux allèles identiques) est observée sur le gel, il s'agit d'un individu homozygote au locus considéré.

III.3.1.3. ANALYSES STATISTIQUES

III.3.1.3.a. Distribution de la diversité génétique

La diversité génétique au sein du pool de larves utilisé au départ de l'expérience et au sein de chaque groupe de larves métamorphosées spontanément à 12°C, 17°C et 20°C a été estimée par les indices suivants :

1. Le nombre total et le nombre moyen d'allèle par locus.
2. La richesse allélique qui est une mesure du nombre d'allèles indépendante de la taille de l'échantillon, ce qui permet une comparaison entre des échantillons de taille inégale (El Mousadik et Petit 1996). Le principe est d'estimer le nombre d'allèles attendu dans un sous-échantillon $2n$ de $2N$ gènes échantillonnés ($n \leq N$), selon la formule :

$$R_s = \sum_{i=1}^n \left(1 - \frac{\binom{2N - N_i}{2n}}{\binom{2N}{2n}} \right)$$

où N_i est le nombre d'allèles de type i dans les $2N$ gènes. n est fixé au plus petit nombre d'individus génotypés sur l'ensemble des locus et populations.

3. L'hétérozygotie observée (h_{obs}) représentant la fréquence des individus hétérozygotes observés à chaque locus, se calculant d'après la formule :

$$h_{obs} = 1 - \sum_{i=1}^k X_{ii}$$

où X_{ii} est la fréquence des homozygotes pour l'allèle i .

4. L'hétérozygotie attendue sous l'hypothèse de l'équilibre de Hardy-Weinberg pour chaque locus, estimée par l'indice d'hétérozygotie non-biaisé ($h_{n.b}$) défini par Nei (1987) selon :

$$h_{n.b} = [2n/(2n-1)] \times [1 - \sum x_i^2]$$

avec x_i la fréquence du $i^{\text{ième}}$ allèle, n étant la taille de l'échantillon. Le rapport $2n/(2n-1)$ permet de prendre en compte le biais d'échantillonnage.

Note : Les valeurs de H_{obs} et $H_{n.b}$ sur la totalité des locus sont :

$$H_{obs} = \frac{1}{n} \sum h_{obs}$$

$$H_{n.b} = \frac{1}{n} \sum h_{n.b}$$

avec n le nombre de locus analysés (six locus dans notre cas).

Les estimations de h_{obs} , H_{obs} , $h_{n.b}$, $H_{n.b}$ et le calcul du nombre moyen d'allèles ont été réalisés à l'aide du logiciel GENETIX (version 4.05, Belkhir et al. 2004). Le calcul de R_s est effectué par le logiciel Fstat 2.9.3.2. (Goudet 2001).

Les distributions des fréquences alléliques et des fréquences génotypiques ont été comparées entre échantillons deux à deux par un test exact de Fisher avec le logiciel GENEPOP V.4.0.7 (Raymond et Rousset 1995 ; Rousset 2008).

Afin de déterminer s'il existait des différences génétiques entre les larves se métamorphosant tôt et tard, un modèle dit « d'isolement par la distance » a été testé (Slatkin 1993). Classiquement ce modèle est utilisé pour tester l'hypothèse que les individus les plus éloignés dans l'espace sont également les plus différents génétiquement mais ce modèle est également utilisé pour déterminer dans des échantillons répétés dans le temps une corrélation entre leur différence génétique et le temps écoulé entre les échantillons. En outre ce modèle, développé initialement pour des études de populations, a été validé et modifié pour analyser des données individuelles. Il est basé sur le calcul de deux matrices : une matrice de distance entre paires d'individus (ici la distance temporelle est le nombre de jours séparant la métamorphose de deux larves données) et une matrice de distance génétique entre paires d'individus. Concernant les distances génétiques, le coefficient a_r calculé est défini par :

$$a_r = \frac{(f - \theta(d))}{1 - f}$$

où f est le coefficient de consanguinité d'un individu et $\theta(d)$ est le coefficient de parenté entre deux individus séparés par une distance géographique d (Rousset 2008). Dans notre cas, la distance d est une distance temporelle.

Par la suite, un test de corrélation entre les deux matrices de distance génétique et de distance temporelle est réalisé par un test de Mantel dont l'hypothèse nulle est l'indépendance des deux variables. La valeur d'un paramètre Z établissant les relations entre les deux matrices est calculée à partir des données réelles, puis comparée à une série de valeurs obtenues par permutations aléatoires des lignes et des colonnes des matrices. S'il n'y a pas de relation entre les deux matrices, la valeur de Z obtenue sur les données réelles ne s'écartera pas de la distribution des Z obtenus après permutations. Dans le cas contraire, l'hypothèse nulle d'absence de corrélation est rejetée. Cette analyse est effectuée par le logiciel GENEPOP V.4.0.7 (Raymond et Rousset 1995 ; Rousset 2008) sur les données obtenues pour chacune des trois températures étudiées.

III.3.1.3.b. Identification des pères des larves métamorphosées

Au cours de cette expérience, nous avons travaillé sur des larves issues d'une même chaîne dans laquelle étaient présentes quatre femelles. Les génotypes des larves nous ont permis d'identifier sans ambiguïté la mère (génotype de la mère en annexe III.5) parmi ces quatre femelles grâce à ses allèles spécifiques. Nous avons ensuite cherché à connaître le nombre de pères ayant participé à la ponte utilisée lors de l'expérience et leur contribution respective à cette ponte. L'assignation de paternité a été réalisée pour la totalité des larves (métamorphosées aux trois températures et pool de départ) sur la base du génotype maternel et de celui des larves avec comme référence les fréquences des allèles dans la population adulte de la baie de Morlaix. Ces dernières ont été obtenues sur des individus adultes benthiques échantillonnés en juillet/août 2006 (caractéristiques des individus en annexe III.6 et fréquences alléliques en annexe III.7), les données moléculaires ayant été obtenues en utilisant le même protocole que celui utilisé pour les larves. Les fréquences alléliques de la population adulte nous ont permis de calculer les probabilités d'exclusion pour chaque locus, avec le logiciel GERUD 2.0. (Jones 2005). Cet indice permet de savoir si les locus utilisés permettent de réaliser des analyses de paternité en toute confiance.

Pour réaliser les études de paternité, nous avons utilisé une méthode utilisant des calculs de maximum de vraisemblance (Wang 2008) et proposée dans le logiciel COLONY

Tableau III.5. Diversité génétique par locus et sur l'ensemble des 6 locus pour les différents échantillons du pool de départ et des larves métamorphosées spontanément à 12, 17 et 20°C et sur l'ensemble des larves.

N : nombre total d'individus analysés ; Nb ind : nombre d'individus analysés ; Nb allèles : nombre d'allèles par locus ; $h_{n.b.}$: hétérozygotie attendue (Nei 1987) ; $h_{obs.}$: hétérozygotie observée ; R_s : richesse allélique.

		pool de départ	12°C	17°C	20°C	Total
	N	41	32	39	57	169
CfH7	Nb ind	39	32	38	50	159
	Nb allèles	4	4	4	4	4
	R_s	3,99	3,98	3,942	3,999	3,967
	$h_{n.b.}$	0,659	0,628	0,615	0,665	0,643
	$h_{obs.}$	1	0,968	0,894	1	0,968
CfGT9	Nb ind	34	27	30	56	147
	Nb allèles	7	6	6	6	7
	R_s	5,667	5,704	4,996	5,95	5,697
	$h_{n.b.}$	0,790	0,772	0,716	0,800	0,780
	$h_{obs.}$	1	1	0,866	0,982	0,966
CfCaTGT	Nb ind	38	28	32	48	146
	Nb allèles	5	5	5	5	5
	R_s	4,997	4,971	4,995	4,998	4,976
	$h_{n.b.}$	0,787	0,737	0,772	0,786	0,778
	$h_{obs.}$	1	1	0,937	1	0,986
CfCA2	Nb ind	38	23	38	52	151
	Nb allèles	3	3	3	3	3
	R_s	3	3	2,605	2,973	2,953
	$h_{n.b.}$	0,4853	0,3353	0,2347	0,3669	0,3617
	$h_{obs.}$	0,6316	0,3913	0,2632	0,4423	0,4371
CfCA4	Nb ind	35	30	36	53	154
	Nb allèles	4	4	4	4	4
	R_s	3,999	3,767	3,956	3,991	3,95
	$h_{n.b.}$	0,665	0,640	0,633	0,650	0,645
	$h_{obs.}$	1	1	0,944	1	0,987
CfGT14	Nb ind	39	32	37	55	163
	Nb allèles	4	4	5	5	5
	R_s	4,589	4	4	4,41	4,263
	$h_{n.b.}$	0,702	0,748	0,722	0,717	0,737
	$h_{obs.}$	0,692	0,843	1	0,745	0,809
Moyenne sur les 6 locus	Nb ind	41	32	39	57	169
	Nb allèles	4,5	4,33	4,17	4,5	4,5
	R_s	4,374 (0,925)	4,237 (0,955)	4,082 (0,882)	4,387 (1,012)	4,301 (0,944)
	$H_{n.b.}$ (écart-type)	0,643 (0,111)	0,615 (0,162)	0,664 (0,195)	0,681 (0,158)	0,658 (0,157)
	$H_{obs.}$ (écart-type)	0,867 (0,175)	0,817 (0,240)	0,861 (0,275)	0,887 (0,228)	0,859 (0,217)

Tableau III.6. Probabilités associées aux tests exacts de comparaison des distributions des allèles (au-dessous de la diagonale) et des génotypes (au-dessus de la diagonale) entre paires d'échantillons. En gras sont indiquées les valeurs traduisant une différence significative.

	Pool de départ	12°C	17°C	20°C
Pool de départ		0,049	<0,001	0,626
12°C	0,139		0,002	0,149
17°C	<0,001	0,009		<0,001
20°C	0,869	0,412	<0,001	

2.0 : cette méthode permet de reconstituer les génotypes paternels pour chacune des larves individuellement, et ce même en absence du génotype des pères potentiels, ce qui était notre cas puisque seules les femelles de la chaîne avaient été conservées lors de la mise en place de l'expérience. De plus, le logiciel COLONY 2.0 permet de prendre en compte la présence d'allèles « nuls » (allèles artéfactuellement non amplifiés lors de la PCR) en précisant un taux d'erreur spécifique à chaque locus analysé. Le nombre de larves assignées à chacun des pères identifiés sur l'ensemble des 169 larves a été comparé sur l'ensemble des quatre échantillons et pour les échantillons pris deux à deux par des tests exacts avec le module STRUC du logiciel GENEPOP V.3.1 (Raymond et Rousset 1995).

III.3.2. RESULTATS

III.3.2.1. DIVERSITE GENETIQUE

La faible quantité d'ADN extraite par larve rend les PCR plus difficiles à réaliser et les génotypes n'ont pu être obtenus pour tous les locus et toutes les larves. Pour éviter les biais d'analyse, nous avons conservé seulement les larves pour lesquelles un génotype a pu être obtenu au minimum pour quatre des six locus (soit 70% de l'information au minimum). Les analyses génétiques des larves ont permis de voir que 11 larves parmi les 231 conservées pour ces analyses ne possédaient aucun des allèles maternels présents chez les 220 autres, suggérant une contamination par des larves d'une autre ponte ; ces 11 larves ont également été enlevées de l'analyse. Ainsi sur les 231 larves isolées, les analyses génétiques ont été réalisées sur 169 larves qui se répartissent sur les différentes températures de la façon suivante : 57 individus sur les 67 conservés après leur métamorphose à 20°C, 39 sur 69 à 17°C, 32 sur 47 à 12°C et 41 sur 48 pour le pool de départ. Le tableau III.5 présente les paramètres décrivant la diversité génétique de ces quatre groupes par locus et sur l'ensemble des locus. Les valeurs de ces estimateurs sont sensiblement identiques entre les quatre groupes. Cependant, l'échantillon « 17°C » présente pour la majorité des locus une baisse des valeurs d'hétérozygotie attendue, d'hétérozygotie observée et de richesse allélique. Par exemple, pour les locus CfH7 et CfGT9, la valeur d'hétérozygotie observée baisse de plus de 10% par rapport au pool de départ.

Les résultats des tests exacts de différence de distribution des fréquences alléliques ou génotypiques montrent une différence significative pour les larves de l'échantillon à 17°C par rapport aux trois autres échantillons. L'échantillon à 12°C montre en outre des différences de distribution génotypique avec le pool de départ et l'échantillon à 17°C (Tableau 6).

Tableau III.7. Résultats des tests d'isolement par la distance effectués aux trois températures expérimentales sur les larves métamorphosées spontanément. Les constantes a et b de la régression linéaire (de la forme $y=ax+b$) entre la distance génétique et la distance temporelle (en jours séparant les dates de métamorphose) entre deux larves sont indiquées ainsi que les résultats des tests de Mantel associés.

Pool de larves métamorphosées spontanément		a	b	P_{Mantel}
N	Température			
57	20°C	$3,502 \cdot 10^{-4}$	-0,227	0,101
39	17°C	$-2,856 \cdot 10^{-5}$	-0,257	0,597
32	12°C	$-6,357 \cdot 10^{-5}$	-0,257	0,063

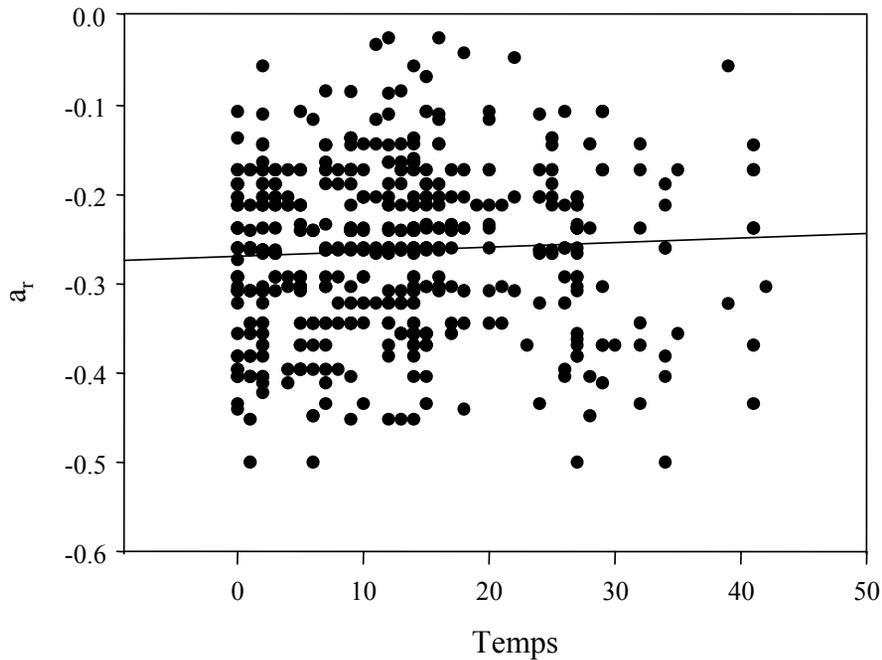


Figure III.15. Relation entre la distance génétique a_r entre deux larves et le nombre de jours séparant leur date de métamorphose (expérience à 12°C). Le test de Mantel associé à la comparaison des deux matrices de distances est non significatif au seuil de 5% ($p=0,063$; cf. Tableau III.7)

III.3.2.2. ANALYSES D'ISOLEMENT PAR LA DISTANCE

Pour les trois températures, il n'existe pas de relation significative entre la distance génétique entre deux larves et la distance temporelle, exprimée en nombre de jours, entre leurs dates de métamorphose ($P_{mantel} > 0,05$) (Tableau III.7 et Fig .III.15).

III.3.2.3. ANALYSES DE PATERNITE

Le fort polymorphisme des marqueurs utilisés se traduit par des probabilités d'exclusion élevées pour cinq des six locus, variant de 0,63 (CfCA4) à 0,93 (CfGT9). Seul CfCA2 présente une faible probabilité d'exclusion (0,23) traduisant le faible polymorphisme de ces marqueurs sur l'ensemble du jeu de données (trois allèles). En cumulant l'information sur l'ensemble des locus (annexe III.8 pour les valeurs de probabilité d'exclusion), la probabilité d'exclusion atteint la valeur maximale de 1 ce qui permet de réaliser des analyses de paternité de façon rigoureuse.

Le nombre de pères potentiels et leur génotype multi-locus sont présentés dans le tableau III.8. Six pères ont été identifiés suite à l'analyse des 169 larves. Le génotype des pères 1 et 2 présente une probabilité de vraisemblance maximale pour chacun des six locus. Pour les pères 3, 4, 5 et 6, au moins trois locus sur six ont une probabilité supérieure à 95%.

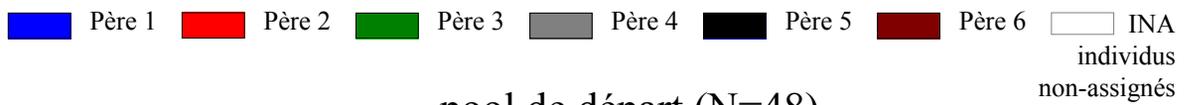
La figure III.16 montre la contribution de chacun des pères au sein des quatre groupes de larves étudiés (pool de départ, 12, 17 et 20°C).

La contribution de ces différents pères est très inégale : le père 1 contribue majoritairement aux larves (126 sur 169 analysées) et ce quel que soit l'échantillon ; le père 2 a une participation plus limitée avec une paternité assignée à 27 larves mais est présent dans tous les groupes et plus particulièrement dans le pool de départ ainsi que dans l'échantillon à 20°C. Les pères 3, 4, 5 et 6 contribuent à eux quatre à moins de 10% des larves analysées sur l'ensemble des groupes et seules 3 (pères 4 et 6) ou 5 larves (pères 3 et 5) leur sont assignées. Le père 3 n'est présent qu'à 12 et 17°C et contribue respectivement à une et quatre larves de ces deux groupes, tandis que le père 4 n'est présent qu'à 20°C. La distribution des différents pères est significativement différente quand on compare l'ensemble des échantillons (test exact, $p < 10^{-5}$). L'échantillon de larves du pool de départ présente également une distribution des contributions paternelles significativement différente des contributions paternelles observées dans les échantillons de larves métamorphosées des trois conditions de température (Tableau III.9). En particulier, les pères 3 et 4 y sont absents.

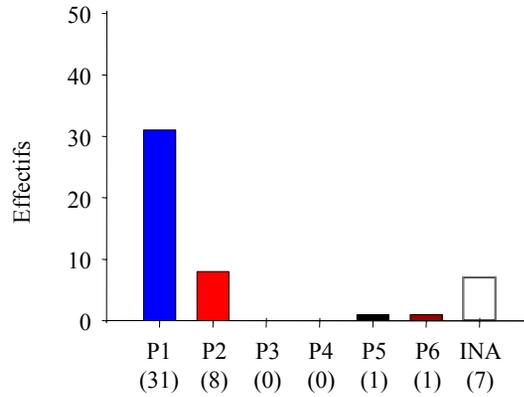
Tableau III.8. Génotypes multi-locus des six pères identifiés par la méthode de maximum de vraisemblance, avec le logiciel COLONY2.0.

La probabilité de vraisemblance est donnée pour chaque père et chaque locus. Le nombre de larves (N_{Larves}) assignées à chacun de ces 6 pères est indiqué.

Père	N_{Larves}	Locus	Génotype paternel inféré		Probabilité
			Allèle 1	Allèle 2	
1	126	CfH7	78	98	1
		CfGT9	275	310	1
		CfCaTGT	167	168	1
		CfCA2	179	181	1
		CfCA4	130	134	1
		CfGT14	207	211	1
2	27	CfH7	78	102	1
		CfGT9	287	308	1
		CfCaTGT	173	173	1
		CfCA2	179	182	1
		CfCA4	122	130	1
		CfGT14	207	215	1
3	5	CfH7	94	94	0,784
		CfGT9	275	287	0,357
		CfCaTGT	168	175	0,999
		CfCA2	179	181	0,993
		CfCA4	122	135	0,988
		CfGT14	207	211	1
4	3	CfH7	98	102	0,999
		CfGT9	275	310	0,999
		CfCaTGT	168	168	0,873
		CfCA2	179	181	0,708
		CfCA4	130	134	0,999
		CfGT14	215	215	0,541
5	5	CfH7	102	102	0,842
		CfGT9	308	308	0,666
		CfCaTGT	167	173	0,999
		CfCA2	179	181	1
		CfCA4	130	134	1
		CfGT14	207	207	0,799
6	3	CfH7	98	102	0,999
		CfGT9	287	291	0,370
		CfCaTGT	168	168	0,774
		CfCA2	179	182	0,998
		CfCA4	130	135	0,980
		CfGT14	211	229	0,999



pool de départ (N=48)



12°C (N=47)

17°C (N=69)

20°C (N=67)

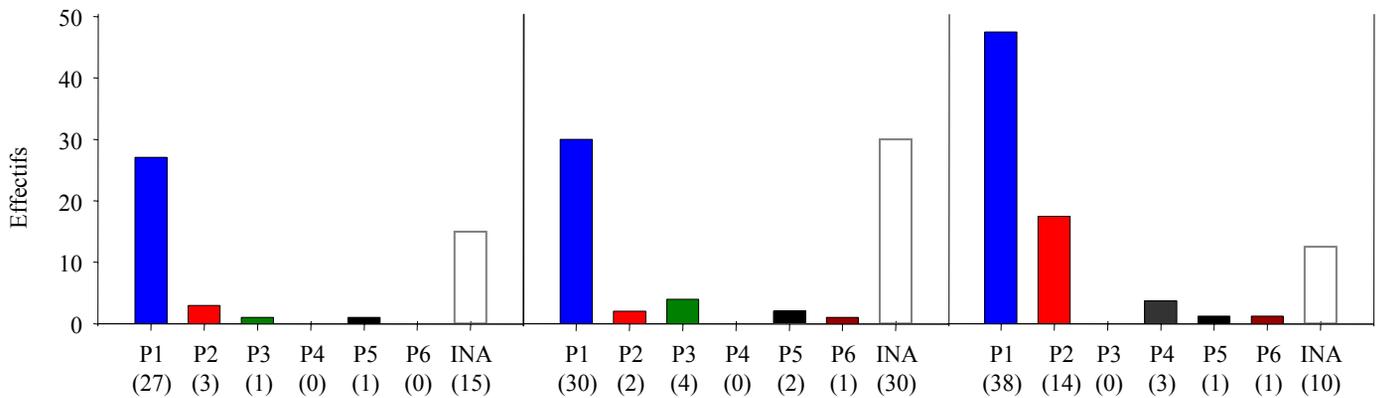


Figure III.16. Contribution des différents pères (P_i) identifiés grâce au logiciel COLONY pour les différents groupes de larves (pool de départ et larves métamorphosées spontanément à 12, 17 et 20°C).

Le nombre de larves assignées à chaque père est indiqué entre parenthèses sous chaque père ainsi que le nombre d'individus non assignés (INA). Le nombre de larves disponibles par condition (N) est précisé. Les résultats des tests exacts entre les distributions des pères pour les quatre conditions et entre les conditions deux à deux sont présentés dans le tableau III.9.

Tableau III.9. Probabilités associées aux tests exacts effectués sur les tables de contingence du nombre de larves par père entre les différents échantillons (tests réalisés par le module STRUC du logiciel Genepop v3.0)

	Pool de départ	12°C	17°C
12°C	0,004		
17°C	0,001	0,683	
20°C	<0,001	0,116	<0,001

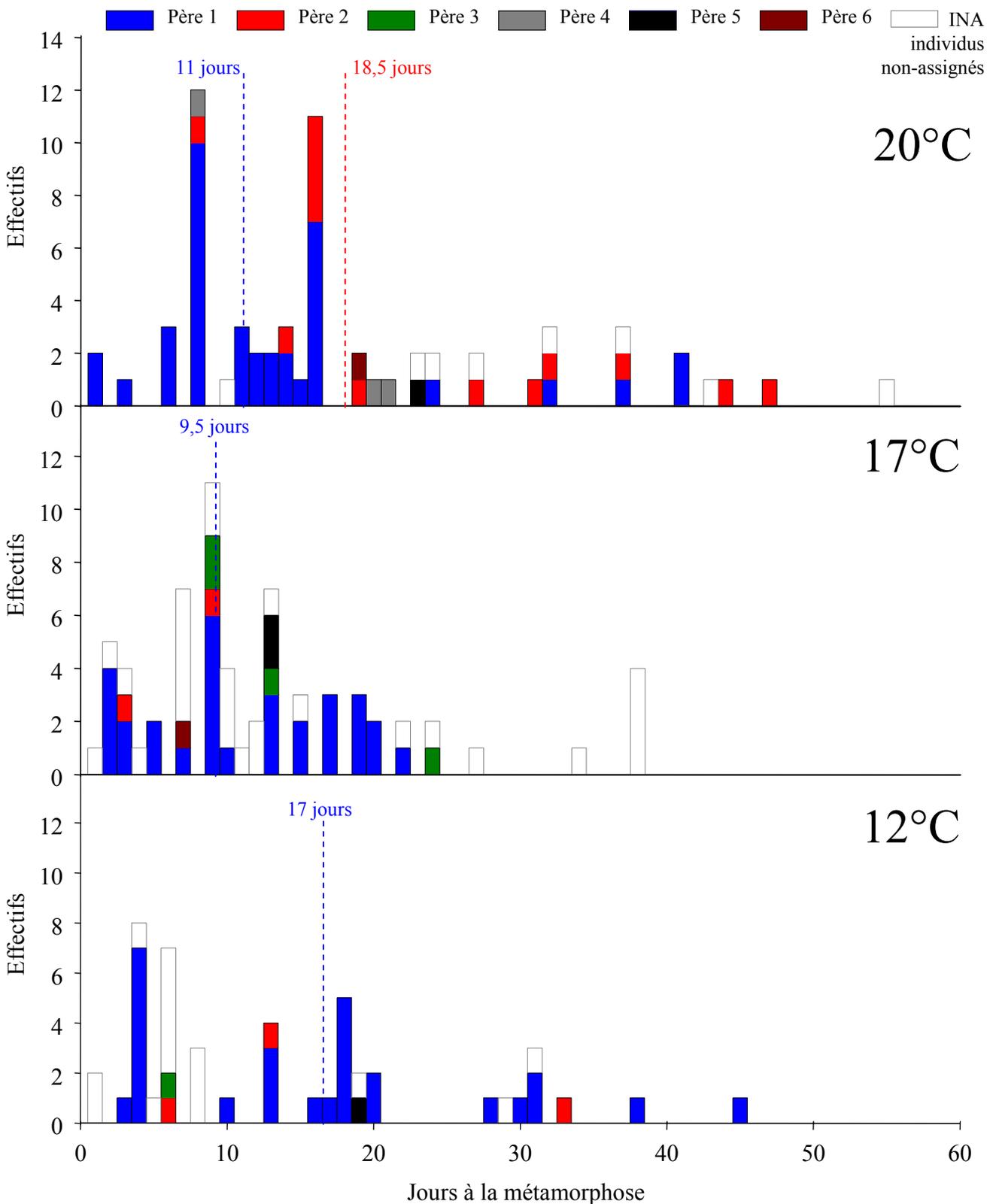


Figure III.17. Distribution dans le temps et identité paternelle des larves métamorphosées spontanément aux trois températures testées.

Le code couleur indique l'identité des pères de chacune des larves résultant de l'assignation effectuée grâce au logiciel COLONY 2.0. Les médianes des distributions des larves métamorphosées assignées aux deux pères majoritaires, père 1 (bleu) et père 2 (rouge), sont indiquées par les traits pointillés.

La figure III.17 représente la distribution des larves métamorphosées dans le temps avec un code couleur désignant le génotype paternel. Du fait des problèmes techniques d'amplification, nous n'avons pas pu obtenir les identités paternelles sur des larves représentatives de l'ensemble de la période de métamorphose. Par exemple, dans l'échantillon à 20°C, nous n'avons pu identifier les pères que des larves métamorphosées dans les 47 premiers jours (sur 55 jours au total). A l'inverse pour l'échantillon à 12°C, où les effectifs sont plus faibles, ce sont plutôt les larves du début de la période de métamorphose qui sont manquantes. 17°C présente également un profil incomplet puisque les larves métamorphosées entre le jour 24 et le jour 40, n'ont pas pu être assignées. Cette sous-représentation de différentes périodes ne permet pas de comparer les résultats entre les différentes conditions et pourrait également induire un biais pour les pères minoritaires. Cependant, si on se restreint aux larves issues des deux pères majoritaires et aux données obtenues à 20°C, qui sont les plus complètes, il est intéressant de noter que la moyenne des jours à la métamorphose des larves assignées au père 1 ($13,5 \pm 9.7$ jours) est significativement différente de celle des larves assignées au père 2 ($24,3 \pm 12$ jours) (test de Mann-Whitney, $p < 0,001$) avec des médianes des distributions séparées de 7,5 jours (Fig. III.17).

III.3.3. DISCUSSION

Les analyses de diversité génétique réalisées sur les larves de *C. fornicata* métamorphosées spontanément ont mis en évidence (1) une homogénéité des indices de diversité génétique entre les différents échantillons expérimentaux étudiés et (2) l'absence de différences génétiques entre les larves utilisées au départ de l'expérience et les larves métamorphosées à 12°C et 20°C. Seul l'échantillon des larves métamorphosées à 17°C présente une singularité en termes de diversité génétique ainsi que de différences génétiques par rapport au pool de départ (Tableau III.6).

Des effets de dérive génétique, c'est-à-dire des effets de « sous-échantillonnage » dans les groupes larvaires induisant une perte de diversité génétique et un changement de composition génétique, étaient attendus avec une intensité augmentant avec les taux de mortalité. L'absence de différence génétique entre l'échantillon « 20°C » et le pool de départ ($p = 0,869$, tableau III.6) est en accord avec cet attendu, à savoir une faible dérive génétique en présence d'une faible mortalité larvaire (égale à 13,75% sur l'ensemble de l'expérience). La stabilité de la composition génétique à 12°C quant à elle, est plus surprenante. Le nombre d'individus métamorphosés spontanément est en effet faible du fait de la mortalité observée à

cette température (36,25%). Pourtant il n'y a pas de perte de diversité significative ni de changement majeur de la distribution de la diversité génétique par rapport au pool de départ ($p=0,139$, tableau 6). Ces résultats montrent donc que les effets de dérive génétique sur une ponte de *C. fornicata*, donc sur un ensemble de larves demi-sœurs ou pleine-sœurs (même mère mais pas toujours le même père), au cours d'une expérience telle que celle menée en première partie de ce chapitre, sont limités, même avec des taux de mortalité relativement importants. Seules les larves de l'échantillon expérimental à 17°C montrent des différences génétiques significatives avec le pool de départ et les autres échantillons, alors que la mortalité larvaire est la plus faible de l'expérience (3,75%). Ce résultat est certainement à mettre en relation avec la mauvaise qualité du jeu de données obtenu dans cet échantillon. En effet, le nombre de larves pour lesquelles un génotype multi-locus a été obtenu à cette température (i.e. larves pour lesquelles au moins quatre des six locus ont été génotypés avec succès) est faible (56%), ce qui a donc pu entraîner un effet de dérive génétique dû à ce « sous-échantillonnage » très fort avant l'analyse. Il est ainsi probable que le résultat obtenu pour l'échantillon « 17°C » soit artéfactuel.

La stabilité génétique observée entre le début et la fin de l'expérience sur l'effet des températures constantes trouve une explication avec les résultats de l'analyse de paternité. Celle-ci révèle en effet que les larves sont issues en majeure partie de deux pères dont l'un est à l'origine de près de 75% des larves étudiées sur l'ensemble de l'analyse. Avec une plus grande diversité paternelle, il est probable que les effets de la mortalité sur l'évolution de la composition génétique des larves auraient été plus importants. Néanmoins, l'analyse de paternité a permis de mettre en évidence que la proportion des larves issues des différents pères est significativement différente entre le pool de larves métamorphosées à 20°C, 17°C et 12°C et le pool de départ, ce qui est particulièrement marqué pour les larves issues des pères minoritaires. Ceci signifie que les études des relations entre le succès reproducteur et les caractéristiques paternelles peuvent être sensiblement biaisées selon le stade durant lequel l'analyse de paternité est réalisée. Ceci a d'ailleurs déjà été observé chez d'autres espèces du genre *Crepidula*. Brante (2007) et Brante et al. (en préparation) ont notamment montré que chez *C. coquimbensis*, espèce à développement direct, le comportement de cannibalisme des embryons au sein des pontes entraînait une modification de la contribution paternelle au cours du développement embryonnaire.

Même si deux pères seulement ont joué un rôle majeur, un autre résultat notable à l'issue de l'analyse de paternité est que six pères ont pu être identifiés, ce qui est un nombre très important en regard des précédentes analyses de paternité réalisées sur *C. fornicata*. Par

exemple, bien qu'ayant étudié plus de 80 larves par mère, Le Cam et al. (sous presse) ont identifié une moyenne de 3,3 pères dans leur analyse de paternité avec un maximum de 5 pères contribuant à une ponte. Dupont et al. (2006) avaient quant à eux déterminé une moyenne de 2,2 à 3,3 pères par ponte pour 10 à 16 larves analysées par ponte. Lors d'une étude dans l'aire d'origine de l'espèce (Rhodes Island, USA), Proestou et al. (2008) avaient déterminé une moyenne de 1,8 pères par ponte en analysant 20 à 30 embryons par ponte. Ces différents résultats ainsi que ceux obtenus lors de notre étude suggèrent l'existence d'une relation positive entre le nombre de descendant analysés par ponte et le nombre de père contribuant à cette ponte. Etant donné la grande variabilité des contributions entre pères à une ponte, il est probable que plus le nombre de descendants analysés par ponte est grand et plus certains pères minoritaires (exemple des pères 3 à 6, figure III.16) ont des chances d'apparaître dans les contributions paternelles. En effet, rares sont les analyses de paternité qui ont étudié un grand nombre de descendants. En ce sens, il serait pertinent de réaliser une analyse semblable avec tous les pères potentiels de la chaîne, qui n'étaient pas disponibles pour notre étude.

Les raisons pour lesquelles nous avons identifié jusqu'à six pères différents pourraient être aussi dues à la période d'échantillonnage des adultes utilisés, ici à la fin de la saison de reproduction (fin d'été-début d'automne). Le stockage spermatique par les femelles est une propriété bien démontrée chez *C. fornicata* (Dupont et al. 2006), et la mère utilisée lors de notre expérience pourrait avoir stocké le sperme de nombreux mâles tout au long de la saison de reproduction. Dans les analyses de paternité réalisées précédemment sur les populations bretonnes de la crépidule (Dupont et al. 2006, Le Cam et al. sous presse), les descendances larvaires analysées avaient été échantillonnées au printemps-début été. Il serait intéressant pour valider cette hypothèse d'analyser les pontes successives d'une même mère tout au long de la saison de reproduction.

Un second objectif de notre étude était de tester l'hypothèse d'un effet de l'identité paternelle sur le jour de la métamorphose spontanée des larves, et de déterminer comment la température pouvait moduler cet effet s'il existait. Le fait que dans la ponte, six pères différents aient été identifiés est une observation à rapprocher des résultats d'une étude récente sur la variabilité du taux de croissance chez les larves de *C. fornicata* (Le Cam et al. sous presse). Dans cette étude, les auteurs ont montré que plus le nombre de pères contribuant à une ponte était élevé et leur contribution relative identique, plus la variabilité des taux de croissance larvaire était grande. Or, au cours de notre étude expérimentale, outre une grande

variabilité des taux de croissance, nous avons également constaté une grande variabilité du jour où a eu lieu la métamorphose spontanée. L'impossibilité d'obtenir les génotypes de toutes les larves métamorphosées aux différentes conditions ne nous a pas permis d'analyser la relation entre l'effet de la température, le jour de la métamorphose et l'identité paternelle. Cependant, nous avons pu analyser la relation entre identité paternelle et jour de la métamorphose au sein de chacune des conditions de température. Les tests d'isolement par la distance n'ont pas montré de relation significative entre la distance génétique et la distance temporelle entre deux larves. Néanmoins, à 20°C, les larves assignées aux deux pères majoritaires 1 et 2 possèdent un jour moyen à la métamorphose spontanée statistiquement différent (Fig.III.17) signifiant qu'une larve métamorphosée tôt a plus de chances d'être issue du père 1 qu'une larve métamorphosée plus tard. Le jour à la métamorphose spontanée pourrait ainsi être en partie fonction de l'identité paternelle de la larve. Cependant, l'expérience n'a été réalisée que sur une famille et un seul échantillon de larves métamorphosées spontanément (20°C) présente un jeu de données exploitable. Une étude supplémentaire visant à comparer les gammes de variation des jours de métamorphose pour différentes pontes et tester si la gamme de variation est fonction du nombre de pères devra être réalisée afin de tester si les résultats observés sur le caractère « croissance larvaire » (Le Cam et al. sous presse) sont également valables pour le caractère « jour de la métamorphose spontanée ». Explorer plus finement les facteurs responsables des variations du délai à la métamorphose est en effet une question importante en écologie larvaire. Une des implications écologiques importantes de ces variations est le temps pendant lequel la larve va être transportée par les courants marins ce qui peut moduler les modalités (distance) de dispersion de l'individu. A titre d'exemple, Toonen et Pawlik (1996) ont montré l'existence d'une importante variabilité de réponse à l'induction de la métamorphose par des adultes conspécifiques chez les larves du polychète *Hydroides dianthus*. Une certaine proportion des larves de ce polychète a la capacité de se sédentariser sur des substrats vierges de tout adulte conspécifique (larves appelées « *founders* » par les auteurs), tandis que les autres se sédentarisent uniquement en présence d'adultes conspécifiques (larves appelées « *aggregators* » et caractérisées par des délais à la métamorphose pouvant atteindre 70 jours pour des larves élevées en laboratoire). Chez l'espèce non-grégaire *Alderia modesta*, Krug (2001) a également montré que certaines larves se sédentarisent dès l'émission tandis que d'autres avaient la capacité de prolonger leur vie post-compétente jusqu'à la rencontre d'une algue hôte de l'adulte, productrice d'un inducteur de la métamorphose larvaire. Ces deux exemples illustrent l'importante variabilité intra-spécifique voire intra-fratrie pour le jour de

la métamorphose avec des implications sur les distances de dispersion des larves. Néanmoins l'origine de cette variabilité est encore loin d'être élucidée. L'originalité de notre approche reposait sur la recherche d'une relation entre l'identité génétique et la durée de la période post-compétente. Cette relation n'a pour l'instant jamais été montrée dans la littérature mais Toonen et Pawlik (2001) avaient déjà suggéré que la proportion de larves « *founders* » par ponte chez le polychète *Hydroides dianthus*, pouvait varier en fonction du nombre de pères. L'existence d'une telle relation suggérerait que chez *Crepidula fornicata* comme chez d'autres invertébrés marins (e.g. Marshall et Evans 2005; Mäkinen et al. 2007), la polyandrie (i.e. paternité multiple au sein d'une fratrie) est un moyen particulièrement efficace pour maintenir de la variabilité intra-fratrie sur des traits d'histoire de vie larvaire. Nos résultats sont prometteurs mais fragiles (seul l'échantillon « 20°C » ayant pu être analysé) et il est nécessaire de reproduire cette expérience pour pouvoir confirmer ou infirmer le rôle de l'identité paternelle sur la durée de la période post-compétence chez les larves de crépidule. De plus, compte tenu de l'importante variabilité du jour de la métamorphose spontanée observée dans notre expérience, il serait intéressant d'avoir une approche similaire à celles de Toonen et Pawlik (2001) et Krug (2001) afin de savoir s'il existe également une variabilité de réponse à l'induction de la métamorphose par des adultes conspécifiques, en d'autres termes si certaines larves sont plutôt susceptibles de se sédentariser à côté de congénères alors que d'autres seraient susceptibles de se sédentariser sur des substrats vierges de tout adulte.

III.4. RESUME DES PRINCIPAUX RESULTATS ET CONCLUSIONS

L'objectif de ce chapitre était d'étudier l'influence de la température sur des traits d'histoire de vie larvaire chez *Crepidula fornicata*. Le choix des températures a été déterminé par nos observations *in situ* qui ont révélé la présence de larves de *C. fornicata* sur un très large spectre thermique allant de 9°C à 17°C.

Les résultats principaux de ce chapitre peuvent être résumés de la façon suivante :

- La température a une forte influence sur le taux de croissance larvaire de *C. fornicata* et donc sur la durée de la période pré-compétente compte-tenu de la stabilité de la taille à l'acquisition de la compétence chez cette espèce.
- La température n'a pas d'influence majeure sur la durée de la période post-compétente en condition expérimentale ; en revanche la durée de la période post-compétence est très variable entre larves d'une même ponte à une température donnée.
- 9°C semble être une température critique pour les larves de *C. fornicata* : le taux de croissance est faible, la mortalité élevée et une seule larve s'est spontanément métamorphosée sur 80 larves étudiées.
- Le taux de croissance larvaire varie rapidement en réponse à des changements de température. Aucun « effet mémoire » n'a été mis en évidence lorsque les changements de températures sont effectués de manière progressive. Néanmoins, il semble que cet effet existe lors de changements de température instantanés.
- La conduite d'une analyse de paternité sur les larves utilisées au cours de l'expérience a montré que le nombre de pères au sein d'une fratrie de larves de *C. fornicata* peut être très élevé (ici 6 pères identifiés).
- Les expériences réalisées sur un cycle de développement larvaire complet n'induisent pas de modifications significatives de la diversité génétique de la fratrie larvaire bien qu'elles puissent modifier la composition du pool paternel des pères minoritaires.
- Les données préliminaires obtenues lors des analyses de paternité suggèrent que l'identité paternelle pourrait être un des facteurs expliquant la variabilité des durées du délai à la métamorphose chez *C. fornicata*.

Malgré l'impact de la température sur la mortalité larvaire et le taux de croissance, la taille à l'acquisition de la compétence est peu influencée par la température. Nous proposons en figure III.18 quatre schémas synthétiques résumant les résultats des trois expériences

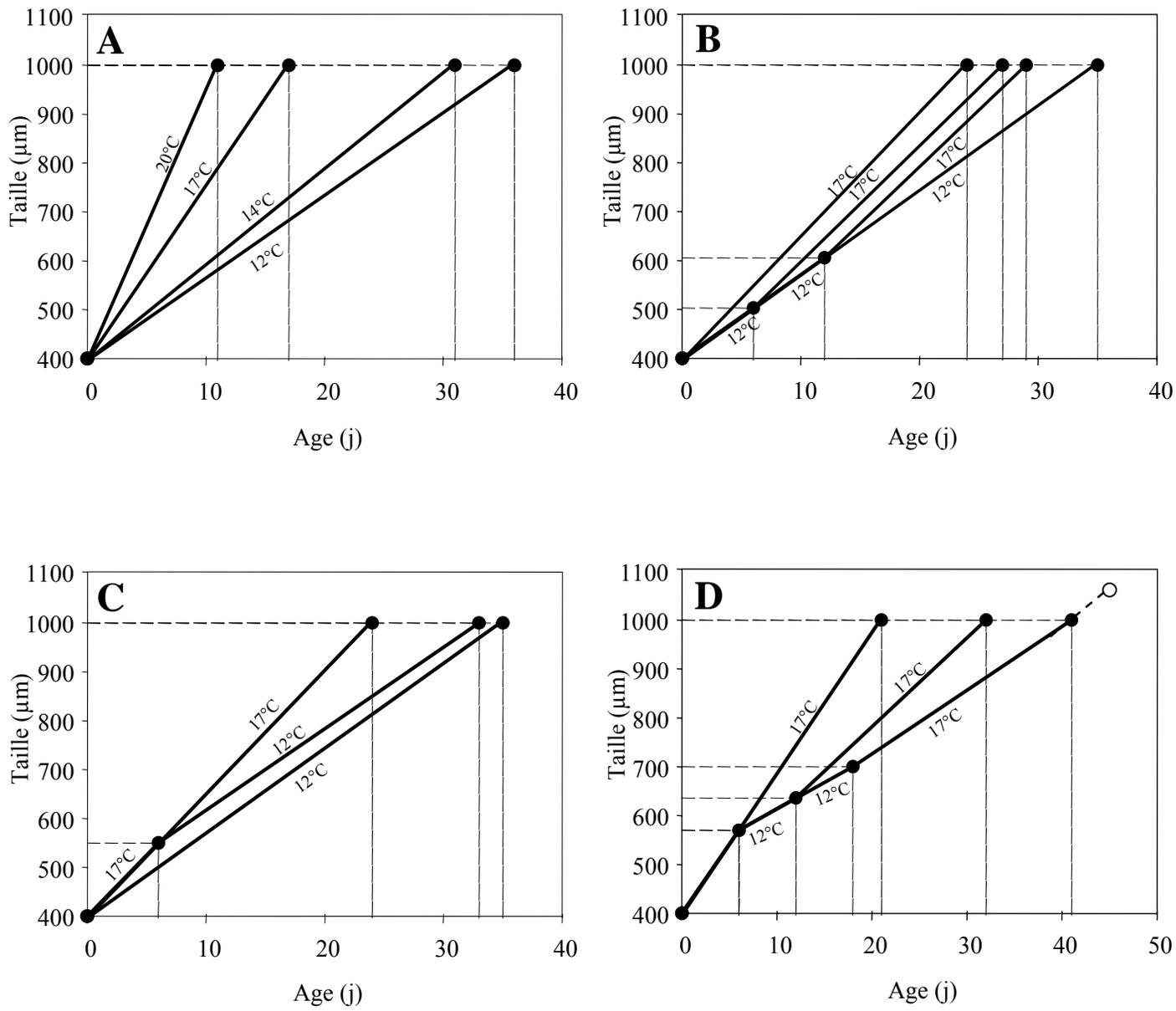


Figure III.18. Synthèse des résultats issus de l'expérience de la partie 1 et des expériences A et B de la partie 2. (A) Trajectoires de croissances à températures constantes. (B) Trajectoires de croissance à 17°C après une exposition de 6 et 12 jours à 12°C. (C) Trajectoires de croissances à 12°C après une exposition de 6 jours à 17°C. Pour (B) et (C), les changements sont progressifs. (D) Trajectoires de croissances à 17°C avec la présence d'une période de 6 et 12 jours à 12°C. Les changements sont dans ce cas instantanés. La taille à la compétence pour les larves exposées 12 jours à 12°C est significativement plus grande que pour les deux autres trajectoires.

conduites dans ce chapitre sur l'influence de la température sur le développement larvaire de *C. fornicata*. Initialement proposées pour illustrer et discuter les conséquences des variations en nourriture sur l'âge et la taille à la métamorphose (e.g. Wilbur 1980; Twombly 1996; Hentschel 1999), ces trajectoires de croissance sont utilisées ici pour illustrer l'influence de la température sur le développement larvaire. Dans notre représentation, la fin du parcours développemental est fixée à la compétence, considérée comme l'équivalent de la métamorphose chez d'autres espèces (par exemple les amphibiens, Wilbur et Collins 1973). Cette nuance est préconisée par Hentschel (1999) puisque nous ne pouvons pas représenter la durée du délai sachant qu'elle est susceptible de fluctuer en fonction de la présence ou non d'inducteur de la métamorphose. La figure III.18A illustre l'importante fluctuation des durées de vie pré-compétente en fonction de la température. La figure III.18B issue de l'expérience A montre que le taux de croissance à haute température n'est pas affecté par un début de développement à basse température, ceci étant illustré par le parallélisme des trajectoires correspondant aux périodes à 17°C. Il en est de même dans le cas contraire (Fig. III.18C) en effet la larve ne montre pas d'avantage à débiter son développement à haute température en termes de performances de croissance à 12°C. La figure III.18D (expérience B) montre que des passages instantanés à basse température en milieu de développement provoquent une diminution de la pente de la droite de croissance à 17°C, illustrant les limites de réactivité du taux de croissance chez cette espèce.

Les résultats obtenus au cours de ce chapitre renforcent les données déjà acquises sur le caractère eurytherme des larves de *Crepidula fornicata*. Cette tolérance aux variations de températures pourrait constituer un avantage pour la colonisation de nouveaux milieux et être un paramètre participant au succès de *Crepidula fornicata* dans les régions où elle a été accidentellement introduite. Sax et Brown (2000) ont souligné que lorsque les espèces étaient tolérantes à des conditions abiotiques, elles présentaient de fortes probabilités d'être introduites avec succès dans un environnement favorable. La crépidule est présente sur un long gradient latitudinal au sein de son aire d'origine allant de la côte nord-est américaine (Escuminac point ,47°N) aux îles Caraïbes (Walne 1956). Au sein de son aire d'introduction, elle est actuellement présente sur plus 24° de latitude allant de la Norvège jusqu'à la côte espagnole (Blanchard 1997). Il est donc tout à fait probable que la tolérance de ses larves à un large spectre thermique ait été un facteur important dans le succès de sa colonisation. Cette tolérance à la température n'est cependant pas sans conséquence pour la larve et pour la

dynamique de l'espèce. Ces liens entre température, taux de croissance, durée de vie larvaire, dynamique des populations et succès de la colonisation vont être au cœur du chapitre IV.

CHAPITRE IV : VARIABILITE DE LA DUREE DE
VIE PELAGIQUE CHEZ *CREPIDULA FORNICATA*:
INFLUENCE DE LA TEMPERATURE ET
IMPLICATIONS SUR LE POTENTIEL DE
DISPERSION

Note : Une partie de ce chapitre fait l'objet d'une publication en préparation pour *Ecology Letters* présentée en annexe VI : Rigal, F., Comtet, T. & Viard, F. Invasion in a changing world: can increase in temperature promote connectivity in a marine invader?

Comprendre les processus sous-jacents au succès des invasions biologiques, et plus particulièrement, à l'expansion des populations introduites, nécessite de comprendre si et comment les modalités de la dispersion sont affectées par l'environnement rencontré par l'espèce introduite. Dans le milieu marin, le stade larvaire planctonique des invertébrés benthiques est le principal vecteur de dispersion et, concernant les espèces invasives, ce stade participe à l'introduction primaire (ex : transport par les eaux de ballasts), au succès d'installation (ex : autorecrutement) et à l'expansion (ex : colonisation de nouveaux habitats) (Levin 2006 ; Dunstan et Bax 2007 ; Pineda et al. 2007). Ainsi, dans le cas des invertébrés à cycle benthopélagique, l'étude de la dispersion larvaire apparaît comme critique dans la compréhension des invasions biologiques. L'échelle de la dispersion peut être très variable pour une espèce donnée (Pineda et al. 2007), en raison de plusieurs facteurs contrôlant le transport larvaire. En particulier, la durée de vie larvaire planctonique joue un rôle fondamental. Parmi les nombreux facteurs modulant la durée et la couverture spatiale du transport larvaire, la durée de vie larvaire planctonique (planktonic larval duration, PLD)¹ joue un rôle fondamental (Siegel et al. 2003 ; Shanks et al. 2003 ; Kinlan et al. 2005 ; Cowen et al. 2007). Déjà, Thorson (1950)² suggérait que les larves à longue vie planctonique, qui permettent aux espèces de se déplacer sur de longues distances avec les masses d'eaux, de s'installer dans de nouveaux habitats et de fonder de nouvelles populations, seraient, parmi tous les types de larves existantes, les meilleures candidates pour l'invasion. Depuis, plusieurs travaux ont montré l'existence d'une relation positive entre PLD et distance de dispersion en considérant plusieurs taxons, y compris des espèces invasives (Siegel et al. 2003 ; Shanks et al. 2003 ; Kinlan et al. 2005, Figure 3 de l'introduction).

Or, une importante variabilité de la PLD a été démontrée chez de nombreux taxons notamment en réponse à des facteurs environnementaux. Cette variabilité pourrait être

¹ J'utiliserais dans la suite de ce chapitre l'acronyme PLD comme synonyme de « durée de vie larvaire planctonique »

² “Their [the planktotrophic larvae with a long pelagic life] long life in the plankton enables them to spread far with the water masses, to settle in new areas, and found new populations. Of all the different types of larvae, these are the best fitted to be invaders”

particulièrement importante chez les espèces invasives qui rencontrent de nouveaux milieux au cours de leur introduction primaire et de leur expansion secondaire. De ce fait, il est nécessaire de mieux comprendre dans quelle mesure les variables environnementales des habitats hôtes vont influencer les variations de la PLD chez des espèces introduites. Parmi ces variables environnementales, la température est certainement un paramètre clé, qui est connu pour fortement moduler la durée de vie larvaire (O'Connor et al. 2007). Dans le cas de *Crepidula fornicata*, nous avons par exemple montré que les températures susceptibles d'être rencontrées *in situ* avaient un fort impact sur la durée du développement larvaire, avec l'acquisition de la compétence au bout de 36 jours à 12°C mais 17 jours à 17°C (cf. chapitre III). Du fait de la difficulté d'étudier les larves *in situ*, notre étude comme la grande majorité des études portant sur les effets de la température sur le développement larvaire a été réalisée en laboratoire et à température constante. Cependant, au cours du développement d'une larve en milieu naturel, la température est susceptible d'évoluer et par conséquent de modifier la PLD. Ainsi chez *C. fornicata*, en baie de Morlaix, la période de présence des larves dans le milieu est très étendue, pouvant aller jusqu'à huit mois pour l'année 2007. Cette longue période de présence implique que les différentes larves émises au cours d'une saison de reproduction se développent sur une large gamme de température (~9 à ~17°C ; cf. chapitre II). De plus, sur une période de deux à cinq semaines, les températures sont susceptibles d'évoluer fortement si bien qu'une larve de crépidule peut se développer dans des conditions thermiques variables pouvant s'ajouter à d'autres variations thermiques (ex : effet de la marée).

Dans ce chapitre, je présenterai des résultats montrant l'importance des variations saisonnières de la PLD de *C. fornicata* en baie de Morlaix. La PLD est ici estimée à partir des données de présence des larves et de températures acquises *in situ* durant trois années (cf. chapitre II) et des courbes de développement larvaire acquises expérimentalement à différentes températures (cf. chapitre III). Ces estimations de PLD permettront ainsi de prendre en compte (i) le jour d'émission des larves et (ii) les fluctuations thermiques journalières succédant au jour d'émission. Des données bibliographiques m'ont ensuite permis de réaliser des calculs similaires pour quatre autres sites colonisés par *C. fornicata* en Europe afin de comparer les variations saisonnières de PLD le long d'un gradient géographique sud-ouest/nord-est. L'impact de ces variations, aussi bien au sein de la baie de Morlaix qu'à l'échelle européenne sera discuté en termes de variation du potentiel dispersif présent et futur de l'espèce.

Tableau IV.1. Relation entre la durée du développement (PLD) et la température. Ajustement de cinq modèles théoriques (Hamel et al. 1997) aux données obtenues dans le chapitre III.

Les régressions non-linéaires ont été effectuées (i) sur les quatre températures pour lesquelles une durée de vie pré-compétente a été estimée expérimentalement (voir chapitre III) et (ii) sur le même jeu de données complété par l'unique valeur disponible à 9°C (une larve métamorphosée spontanément au jour 73). k est la somme des degré-jours, t_0 est la température (°C) limite pour laquelle le développement est infini, T est la température (°C), PLD (planktonic larval duration) est la durée de vie larvaire et y_0 , a et b sont des constantes. S et NS signifient respectivement que l'ajustement est significatif ou non significatif. NA signifie que la procédure d'estimation a échoué du fait du trop faible nombre de valeurs disponibles. Les régressions ont été effectuées grâce à la procédure d'estimation non-linéaire du logiciel SYSTAT V.11. La significativité des régressions a été testée par un test F .

Modèle	Degré-jour	Loi de				Exponentielle
		puissance	Bělehrádek	Quadratique		
Equation	$PLD = k/(T - t_0)$	$PLD = aT^b$	$PLD = k/(T - t_0)^b$	$PLD = y_0 + aT + bT^2$	$PLD = ab^T$	
12, 14, 17, 20 et 9°C	k	208,60		4150,25		
	t_0	6,15		-0,01		
	y_0				217,63	
	a		9750,21		-21,22	376,63
	b		-2,22	2,1	0,54	0,83
	R ²	0,98	0,99	0,99	0,95	0,98
	Test F	S	S	NS	S	S
12, 14, 17 et 20°C	k	176,27				
	t_0	7,31				
	y_0				104,48	
	a		7822,44		-7,02	214,51
	b		-2,14		0,11	0,86
	R ²	0,92	0,94	NA	0,94	0,8
	Test F	S	S	NA	NS	NS

IV.1. METHODE D'ESTIMATION DES DUREES DE VIE LARVAIRE

IV.1.1. RELATION ENTRE LA PLD ET LA TEMPERATURE

Chez *C. fornicata*, une importante variabilité de la durée post-compétence a été enregistrée lors des études en laboratoire menées au cours de ce travail de thèse (chapitre III). Par ailleurs, les réponses *in situ* des larves compétentes à la métamorphose sont très mal connues. Aussi, nous avons choisi d'étudier uniquement les variations de la durée de vie pré-compétente, période au cours de laquelle la larve n'est pas capable de se métamorphoser. Les estimations de PLD que nous réaliserons ici sont donc celles d'une PLD minimale.

La relation entre la durée de vie larvaire et la température a été obtenue d'après les résultats de l'expérience sur l'influence des températures constantes sur le développement larvaire (cf. chapitre III, §III.1). Un grand nombre de fonctions mathématiques existent dans la littérature pour décrire la relation entre la durée de développement et la température. Nous avons choisi de tester cinq des équations proposées par Hamel et al. (1997) (les plus communément rencontrées dans la littérature) sur notre jeu de données pour pouvoir sélectionner le modèle de régression le mieux adapté (Tableau IV.1).

Par ailleurs, la gamme de température rencontrée par les larves *in situ* en baie de Morlaix incluait la température de 9°C et cette dernière était une des températures sélectionnées dans notre expérience (cf chapitre III, §3.1). Cependant, des taux de mortalité particulièrement importants ont été observés à cette température et une seule larve s'est métamorphosée au cours de l'expérience. Par conséquent, dans un premier temps, les tests d'ajustement des cinq équations n'ont été basés que sur les résultats obtenus à 12, 14, 17 et 20°C. Ne pas inclure la température 9°C impliquerait cependant par la suite d'utiliser une extrapolation de l'équation $PLD=f(\text{Température})$ ce qui est fortement critiquable statistiquement. Nous avons donc également testé chacune des équations avec la donnée obtenue à 9°C pour observer l'adéquation de cette (unique) donnée avec la courbe obtenue à partir des quatre autres températures. Les ajustements ont été effectués grâce à la procédure d'estimation non-linéaire du logiciel SYSTAT V.11

Parmi les cinq équations décrivant la relation entre la durée de développement et la température, le meilleur ajustement a été obtenu avec une loi de puissance, aussi bien avec et sans la valeur à 9°C (Tableau IV.1 figure IV.1). De plus, ce résultat montre que les deux ajustements sont peu différents et suggère qu'à partir de l'équation obtenue avec les quatre

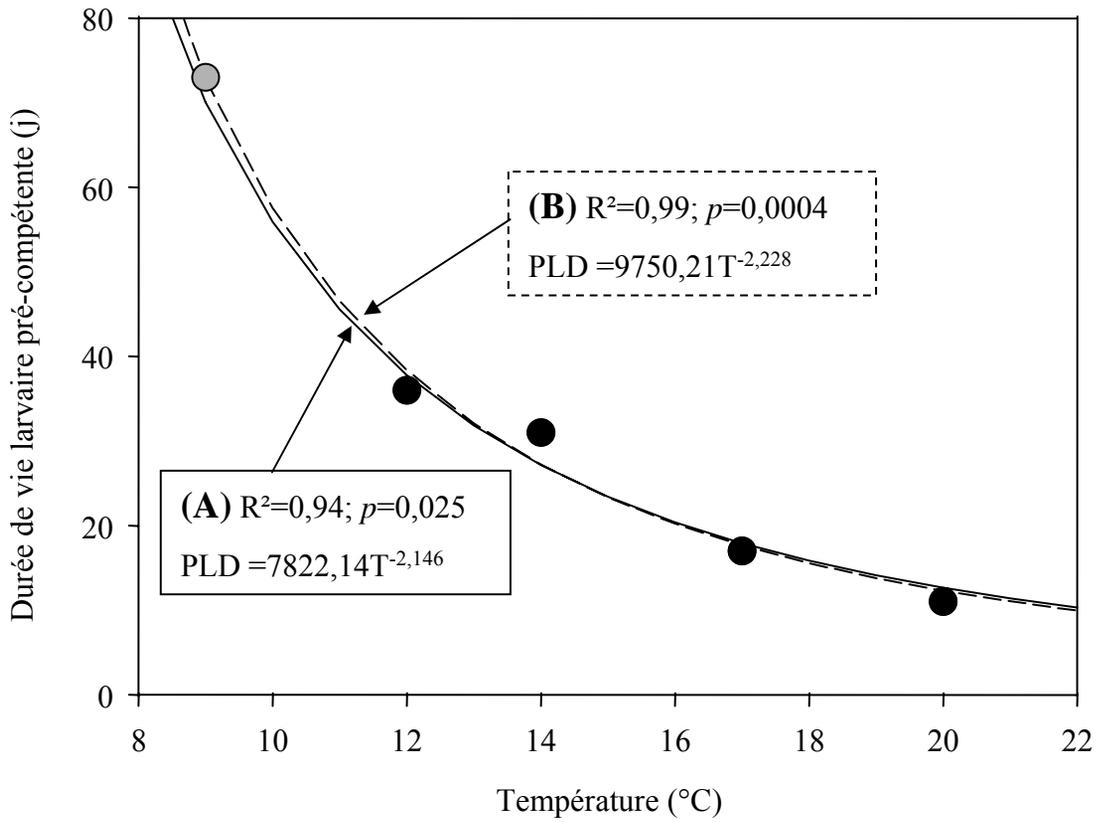


Figure IV.1. Relation entre la durée de vie larvaire pré-compétente (PLD) et la température (T). (A) Régression par une loi de puissance utilisant les valeurs de durées de vie larvaire obtenues à 12, 14, 17 et 20°C (● et trait plein). (B) Régression utilisant les valeurs obtenues aux quatre températures entre 12 et 20°C ainsi que l'unique valeur du jour à la métamorphose enregistrée à 9°C (jour 73) (● et trait pointillé).

températures les plus élevées l'extrapolation à des températures plus basses (jusqu'à 9°C) est possible. C'est cette équation que nous avons utilisée par la suite dans la mesure où elle est indépendante de l'unique donnée à 9°C. L'ajustement obtenu entre les valeurs de PLD expérimentales à 12, 14, 17 et 20°C et la température (T) est décrit par l'équation suivante:

$$PLD = 7822,44T^{-2,146} \quad (1)$$

IV.1.2. CALCUL DES PLD THEORIQUES EN BAIE DE MORLAIX

Chez *C. fornicata* comme chez beaucoup d'invertébrés marins à cycle benthopélagique, la reproduction et l'émission de larves s'étalent sur plusieurs mois de l'année (e.g. Giese et Pearse 1974). La température subie par une larve au cours de son développement est donc susceptible d'évoluer non seulement au cours du développement mais également en fonction du jour d'émission. Pour obtenir des estimations des variations de durées de vie larvaire *in situ*, nous avons voulu prendre en compte le moment de l'émission et les variations de température du milieu. Pour cela, nous avons utilisé une méthode proposée par plusieurs auteurs depuis le début des années 80 et essentiellement utilisée pour étudier les variations de durée de développement embryonnaire et larvaire chez différentes espèces de crabes (Dawirs 1985 ; Bryars et Havenhand 2006, deRivera et al. 2007), chez un céphalopode (Katsanevakis et Verriopoulos 2006) ou chez des poissons (Hamel et al. 1997).

Cette méthode fait l'hypothèse que le développement réagit de manière instantanée (ici, à l'échelle d'une journée) aux changements de température, c'est-à-dire notamment qu'elle exclut l'existence d'effets à plus long terme de températures extrêmes subies sur une courte période (e.g. basses températures en début de développement). Les résultats obtenus au cours du chapitre III sur le développement larvaire de *C. fornicata* à température variable (§III.2) ont montré que lors d'un passage progressif de 12°C à 17°C en trois jours, cette hypothèse était vérifiée.

Pour chaque date d'émission larvaire, la durée théorique de la PLD est calculée de la façon suivante : le premier jour, une PLD_1 est calculée en utilisant la valeur de la température à ce jour ; une fraction journalière du développement est alors obtenue en calculant la valeur inverse (soit $1/PLD_1$). On procède de la même façon, chacun des jours suivants, jusqu'à ce que la somme de ces valeurs inverses soit égale à 1. La valeur théorique n de la PLD est alors le nombre de termes contenus dans la somme :

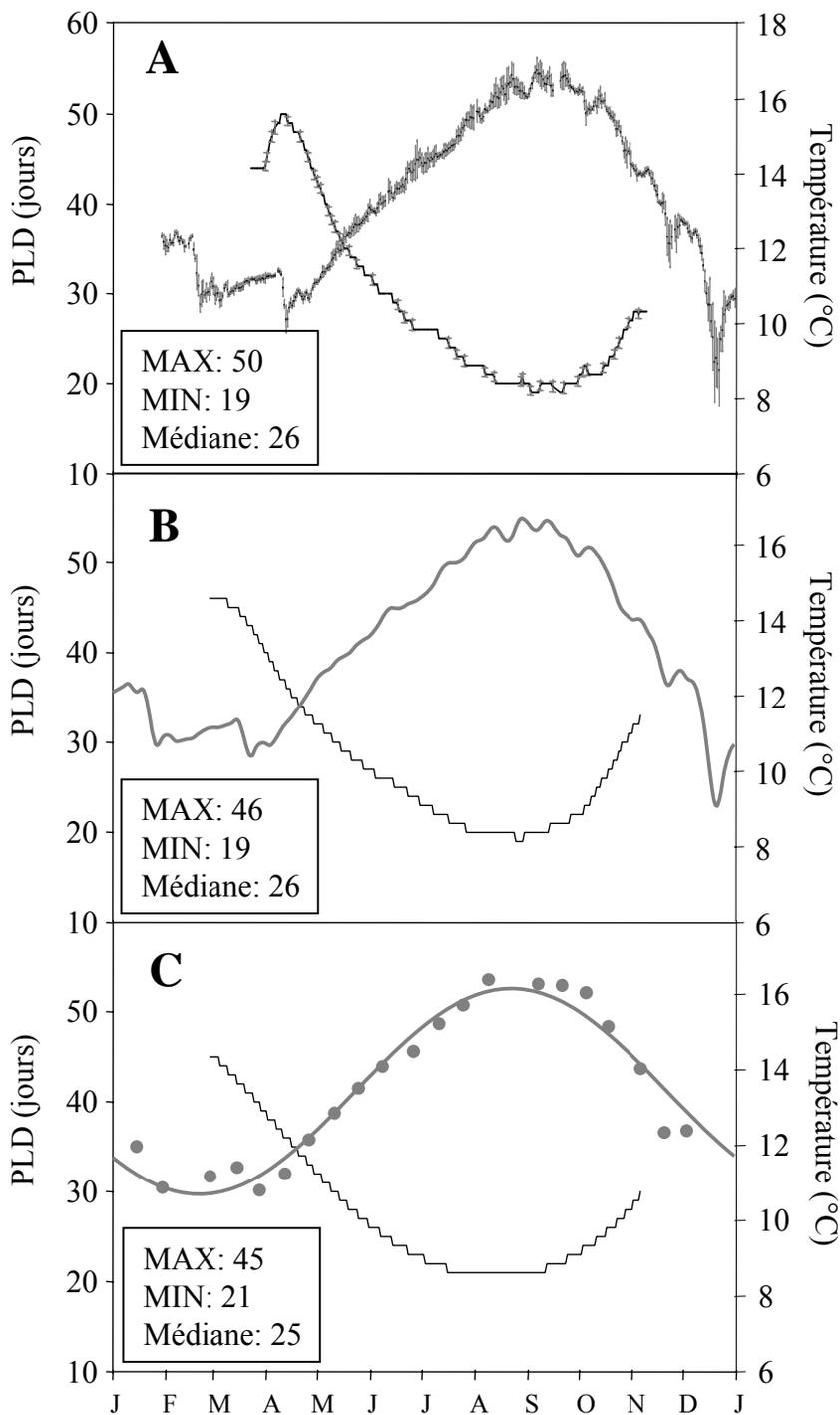


Figure IV.2. PLD calculées sur la période de présence des larves de *Crepidula fornicata* en 2007 en fonction de 3 profils de températures (A-C): (A) Les PLD ont été calculées en prenant en compte un intervalle de 6 heures (4 données par jour) et ensuite moyennées sur une journée. (B) les PLD ont été calculées en prenant une température moyenne journalière. (C) les PLD ont été calculées en prenant en compte des températures estimées par une fonction sinusoïdale ajustée aux données bimensuelles extraites des données de températures à haute fréquence. Les valeurs de PLD maximale, minimale et la médiane sont présentées dans les encadrés de chaque figure.

$$\sum_{i=1}^n \frac{\Delta t_i}{PLD_i} = 1 \quad (2)$$

où Δt_i est le pas de temps (ici égal à 1 jour) et PLD_i la durée de vie larvaire au jour i .

Le calcul des valeurs théoriques de PLD a été effectué pour les années 2005, 2006 et 2007, pour chaque jour de la période de présence des larves dans le milieu (cf. chapitre II).

Les données journalières de température nécessaires à l'application de cette méthode ont été calculées par une fonction sinusoïdale construite à partir des données bimensuelles de température de surface récoltées au cours du suivi larvaire (cf. chapitre II) pour chaque année:

$$T = y_0 + a \times \sin \left[\left(\frac{2\pi}{b} \right) \times x + c \right] \quad (3)$$

où T est la température (°C), x le jour de l'année ($1 \leq D \leq 365$), y_0 la moyenne annuelle des températures, b l'amplitude de l'oscillation (ici de 365 jours) et a et c deux constantes. Les valeurs des constantes et les résultats de l'ajustement sont présentés dans le tableau IV.2

Dans le but de vérifier que l'estimation de températures journalières à partir de données bimensuelles n'induisait pas de biais majeur dans les calculs de la PLD théorique par rapport à des données qui seraient effectivement obtenues avec un rythme journalier, nous avons comparé les valeurs de PLD calculées avec trois types de données de température. Les données brutes sont des données haute fréquence acquises en 2007 par une sonde immergée au site de Blosson, à 4 km de notre point d'échantillonnage de suivi larvaire. Les trois types de données de température utilisées étaient: (i) quatre valeurs de températures par jour prises à 6h00, 12h00, 18h00 et 00h00 et utilisées ensuite pour calculer une PLD moyenne pour chaque jour d'émission dans le but de prendre en compte des variations tidales; (ii) une valeur moyenne journalière de température et (iii) des valeurs journalières obtenues par une fonction sinusoïdale construite à partir de valeurs moyennes journalières extraites tous les 15 jours (aux dates d'échantillonnage larvaire réelles de 2007) des données de températures haute fréquence. Ce dernier cas mime ce que nous avons fait à partir des données obtenues tous les 15 jours au site d'échantillonnage larvaire. Pour chacun de ces trois cas, nous avons calculé les valeurs de PLD théorique. Les estimations de PLD réalisées à partir de ces trois types de données de température ne présentent pas de différences majeures (Fig. IV.2). Les ajustements ont été réalisés et testés à l'aide du logiciel SigmaPlot. Le calcul des valeurs théoriques de PLD a été réalisé grâce à un

Tableau IV.2. Variations des PLD le long des côtes européennes.

Sources des données de températures et de périodes de présence larvaire de *Crepidula fornicata*. Les valeurs de données journalières de températures ont été estimées à partir d'une fonction sinusoïdale ajustée aux données bimensuelle. Les valeurs de R^2 et les résultats du test F associé de la régression sinusoïdale ainsi que les constantes a , c et y_0 de l'équation sont indiquées. La constante b est fixé à 365.

Sites	Abréviations	Années	Paramètres de l'équation décrivant les fluctuations journalières de la température					Références
			a	c	y_0	R^2	p	
Rade de Brest (France)	BR	2000	3.64	3.95	13.11	0.96	<0.0001	Richard et al. 2006 ^{1,3}
		2001	3.79	4.02	13.54	0.96	<0.0001	
		2002	3.49	3.96	13.22	0.96	<0.0001	
		2003	4.35	4.02	13.40	0.98	<0.0001	
Baie de Morlaix (France)	MX	2005	2.89	3.70	12.68	0.96	<0.0001	Présente étude
		2006	4.39	3.80	12.72	0.96	<0.0001	
		2007	3.44	4.02	13.84	0.99	<0.0001	
Baie du Mont St-Michel (France)	BdM	1984	5.56	3.76	12.43	0.96	0.0007	Quiniou et Blanchard 1987 ²
		1985	6.19	3.93	11.89	0.99	0.0002	
		2002	4.66	3.79	14.63	0.95	<0.0001	
Sylt (mer de Wadden, Allemagne)	SY	1996	10.12	4.13	7.75	0.96	<0.0001	Thieltges et al. 2004 ²
		1997	10.10	4.27	9.21	0.94	<0.0001	
		1998	7.51	4.30	9.60	0.94	<0.0001	
		1999	8.60	4.19	10.46	0.95	<0.0001	
		2000	6.52	4.24	10.53	0.91	<0.0001	
		2001	8.58	4.14	9.84	0.96	<0.0001	
		2002	9.26	4.33	10.21	0.93	<0.0001	
		2003	9.41	4.32	10.09	0.96	<0.0001	
Rivière Blackwater (Essex, Angleterre)	UK	1947	11.03	4.29	10.54	0.94	<0.0001	Chipperfield 1951 ^{1,2}

¹ Les périodes de présence larvaire pour la rade de Brest et pour la rivière Blackwater ont été estimées à partir des périodes de présence des pontes au stade final de développement.

² Données de températures extraites des publications citées

³ Données de températures obtenues par le Service d'observation de milieu littoral SOMLIT,

(http://www.domino.u-bordeaux.fr/somlit_national/)

algorithme écrit en langage C++ par Denis Roze (UMR7144, station biologique de Roscoff).

IV.1.3. COMPARAISON DES PLD DANS DIFFERENTS SITES EUROPEENS

IV.1.3.1. DONNEES SOURCES

La méthode précédemment décrite a été appliquée à des données de périodes de présence larvaire et de températures obtenues dans la littérature pour plusieurs années dans quatre sites situés en Mer du Nord et en Manche (Tableau IV.2). Au total, nous avons obtenu 16 jeux de données permettant un calcul de la PLD théorique sur quatre années en rade de Brest, trois années en baie du Mont Saint-Michel, une année dans la rivière Blackwater (Angleterre), et huit années à Sylt en mer de Wadden. Pour les sites de la rade de Brest et de la rivière Blackwater, les données de présence de larves ont été estimées à partir des données de période de présence des embryons incubés au stade véligère précédant l'émission (Chipperfield 1951). Concernant les données de températures leur origine était différente selon les sites : il s'agissait (i) de valeurs extraites graphiquement pour les sites de Sylt, Blackwater et Granville (baie du Mont Saint-Michel), (ii) de valeurs issues de suivis temporels et fournies par les auteurs (site du secteur de Cancale en baie du Mont Saint-Michel) ou (iii) de valeurs fournies par le Service d'observation du milieu littoral SOMLIT (rade de Brest).

IV.1.3.2. COMPARAISON DES PLD THEORIQUES OBTENUES

Compte-tenu du nombre important de valeurs obtenues (3413 valeurs de PLD), et afin de comparer facilement les PLD et leurs variations entre sites (y compris la baie de Morlaix) et entre années, nous avons utilisé une valeur de PLD-seuil au delà de laquelle les PLD pouvaient être considérées comme des PLD plus longues que la normale. Deux approches ont été utilisées pour estimer cette valeur-seuil. Dans un premier temps, nous avons choisi la médiane de toutes les PLD calculées (3413 valeurs), ce qui donne un seuil égal à 21 jours. La deuxième approche a été choisie pour être totalement indépendante de notre jeu de données : basée sur une étude de génétique des populations menée par Dupont et al. (2003) (Fig. IV.3), nous avons utilisé la relation d'isolement par la distance obtenue par ces auteurs pour estimer la distance géographique à laquelle la différenciation génétique entre les populations est égale à zéro, traduisant l'absence de barrière à l'échange de gènes (i.e. seuil de dispersion effective non limitée). A partir de la valeur de cette distance, une valeur de PLD a ensuite été obtenue grâce à l'équation proposée par Siegel et al. (2003) qui

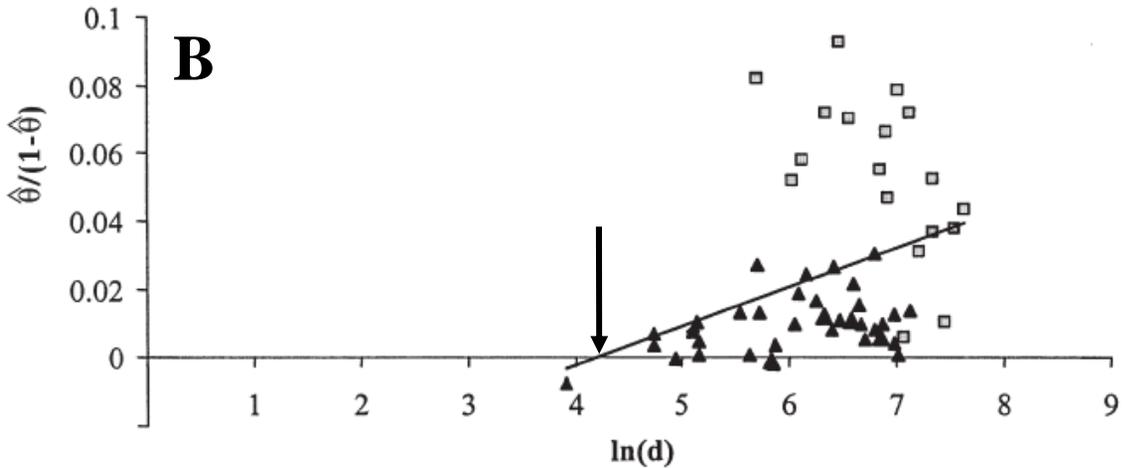
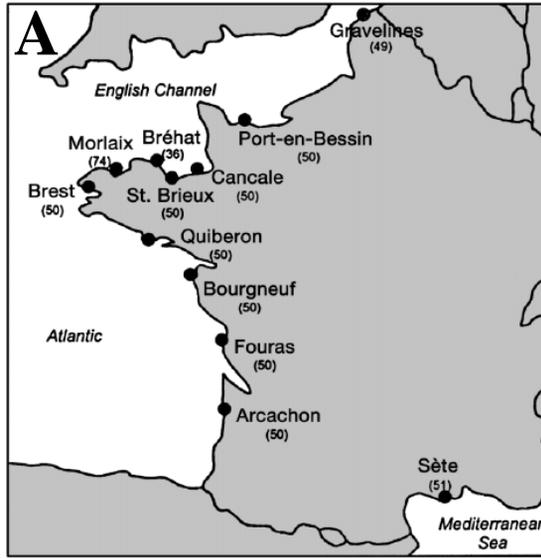


Figure IV.3. Estimation de la valeur seuil de PLD par utilisation des résultats du modèle d'isolement génétique par la distance géographique (d) (d'après Dupont et al. 2003).

(A) Localisation des 12 populations de *Crepidula fornicata* étudiées sur le littoral français par Dupont et al. (2003). Les nombres indiquent le nombre d'individus analysés par population

(B) Distance génétique entre paires de populations de *C. fornicata* [$\theta / (1 - \theta)$] en fonction de la distance géographique entre paires de populations ($\ln(d)$) (d'après Dupont et al. 2003). Le modèle d'isolement par la distance est testé par un test de Mantel (1967): l'hypothèse nulle est « les matrices de distances génétiques et des distances géographiques sont indépendantes ». 74 km [$\ln(d)=4.3$, flèche noire] est la distance géographique pour laquelle la distance génétique est nulle (pas de barrière au flux de gènes entre populations). D'après l'équation proposée par Siegel et al. (2003) décrivant la relation entre distance géographique (estimée à partir de données génétiques) et durée de vie planctonique (Fig IV.4), cette valeur de 74 km correspond à une PLD de 22 jours.

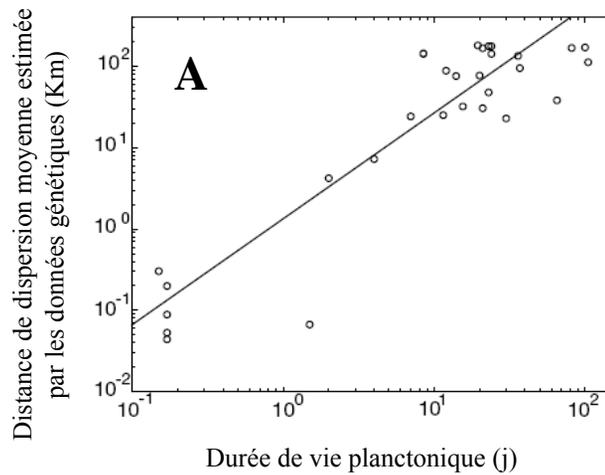


Figure IV.4. Relation entre la distance de dispersion (estimée à partir de données génétiques; Dd en km) et la durée de vie planctonique (PLD en jours) pour 32 espèces (19 invertébrés, 12 poissons et une macroalgue). Les durées de vie planctonique ont été estimées par âgeage à partir des otolithes des larves de poissons ou à partir d'expériences en laboratoire (invertébrés et macroalgues) (D'après Siegel et al. 2003). L'équation de la régression est: $Dd=1,33 (PLD)^{1,3}$ avec $R^2=0,802$.

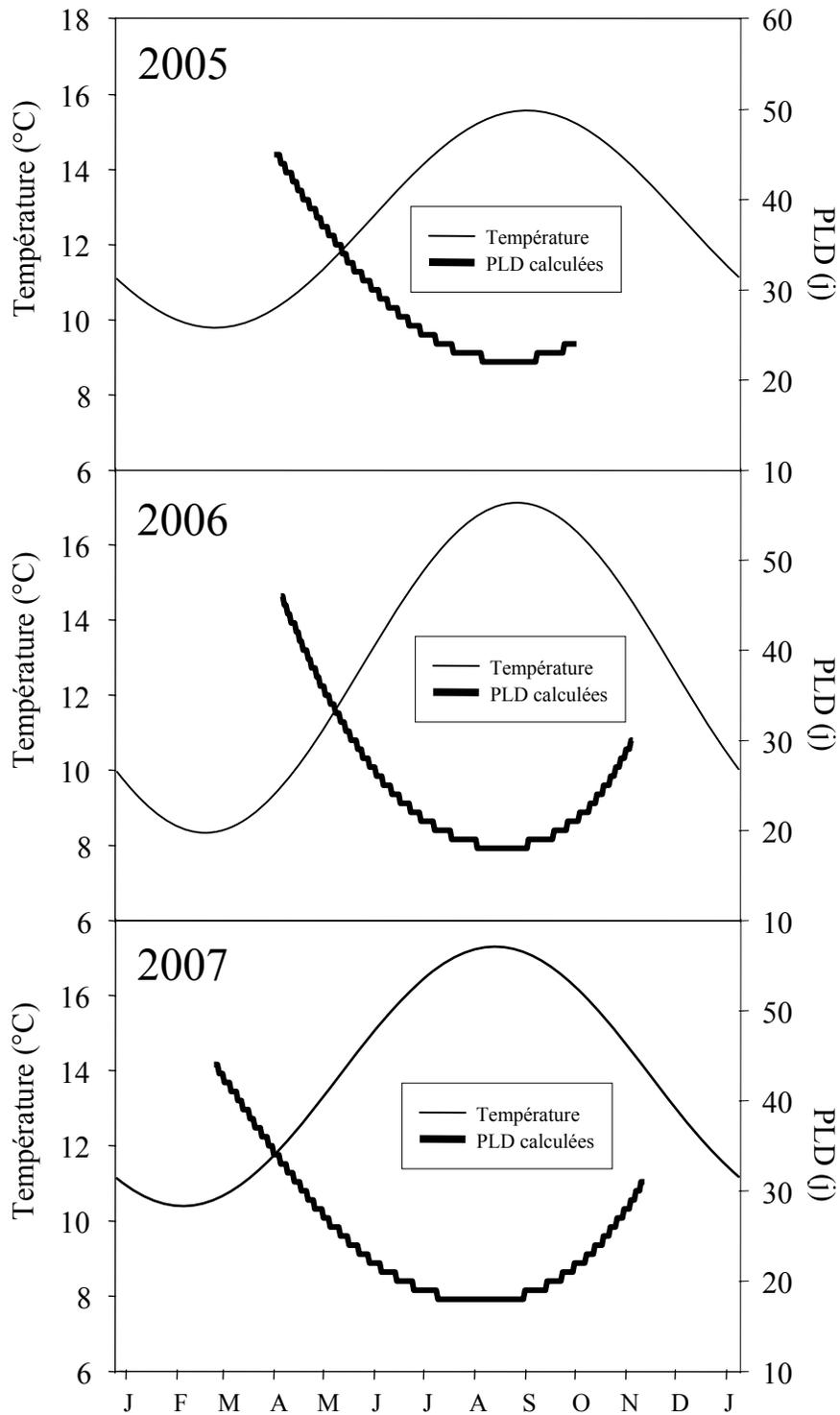


Figure IV.5. PLD calculées tout au long de la période de présence des larves de *Crepidula fornicata* (courbe en trait épais). Les variations de température ajustées avec une fonction sinusoïdale sont indiquées (courbe en trait fin).

relie la PLD à la distance de dispersion (Fig. IV.4). La valeur seuil obtenue avec cette seconde méthode est de 22 jours. Les deux estimations donnent des valeurs de seuil très proches, qui correspondent d'ailleurs à la durée de vie larvaire communément citée dans la littérature (2 à 3 semaine, e.g. Coe 1949) pour *C. fornicata*. Nous avons choisi la valeur seuil de 21 jours (médiane) pour comparer les sites et les années en représentant le nombre de jours où les PLD étaient supérieures à ce seuil en fonction de la température moyenne hivernale (janvier-février-mars), choisie pour refléter les différences thermiques entre les sites de la Manche et les sites plus au Nord. Nous avons également étudié la relation entre le premier jour d'émission larvaire et la température moyenne hivernale.

IV.2. RESULTATS

IV.2.1. VARIATION DES PLD EN BAIE DE MORLAIX

Sur les trois années d'étude en baie de Morlaix, 2005, 2006 et 2007, les valeurs de PLD simulées présentent un profil similaire caractérisé par une importante variabilité en fonction du jour d'émission et une forte saisonnalité (Fig. IV.5). Pour 2005, les valeurs varient de 22 jours (émissions du 10 au 31 août) à 45 jours (émissions du 4 et 5 avril). En 2006, les larves sont présentes durant une période caractérisée par une plus grande amplitude thermique (cf. chapitre II), expliquant ainsi une plus grande variation des valeurs de PLD : entre 18 jours (émissions du 27 juillet au 10 septembre) et 46 jours (émission le 7 avril). En 2007, les PLD varient entre 18 (émissions du 8 juillet au 27 août) et 44 jours (émission du 27 février).

IV.2.2. VARIATIONS DES PLD EN EUROPE

3413 valeurs de PLD ont été simulées à partir des 19 jeux de données (dont les trois années de suivi en baie de Morlaix). 20% de ces calculs contiennent au moins une valeur de fraction journalière du développement ($1/PLD$, cf. paragraphe IV.1.2) nécessitant une extrapolation de la fonction $PLD=f(\text{Température})$ en dessous de la valeur de 12°C.

Les résultats des simulations sont présentés en figure IV.6. D'une manière générale, les valeurs de PLD montrent des variations saisonnières tout au long de la période de reproduction. Les différences observées entre les sites portent principalement sur la période de présence des larves, l'amplitude des variations de PLD, et la répartition des PLD longues tout au long de l'année (i.e. début ou fin d'année). Ainsi, pour les sites de la Mer du Nord (Sylt et Blackwater), la période de présence des larves est plus courte qu'en Manche

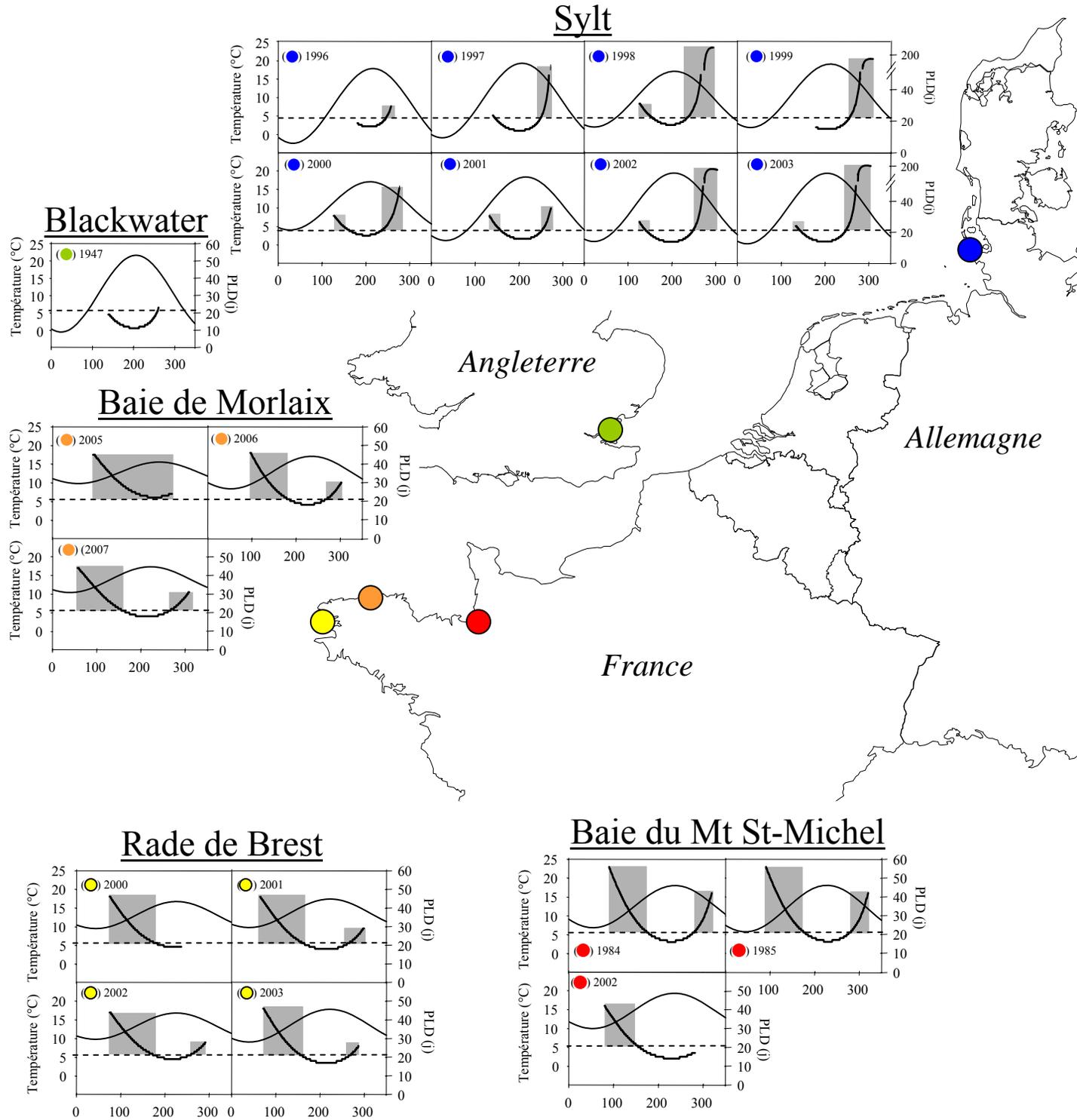
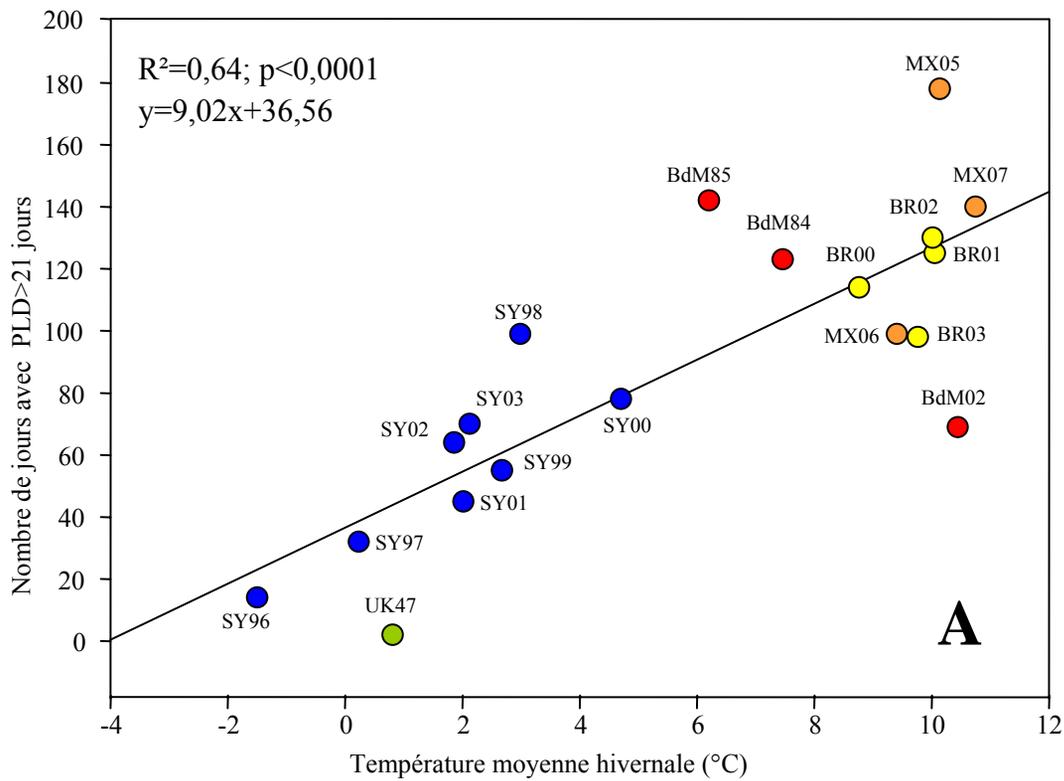


Figure IV.6. Variations annuelles des PLD dans différentes populations européennes de *Crepidula fornicata*. Les PLD sont simulées en fonction de l'évolution journalière des températures (valeurs journalières de température estimées par une fonction sinusoidale) pour chaque année en 5 sites européens. Les zones grisées représentent les périodes pendant lesquelles les PLD sont supérieures au seuil de 21 jours (ligne pointillée).



- (●) SY (Sylt)
- (●) UK (Blackwater river)
- (●) BdM (Baie du Mt St Michel)
- (●) MX (Baie de Morlaix)
- (●) BR (Rade de Brest)

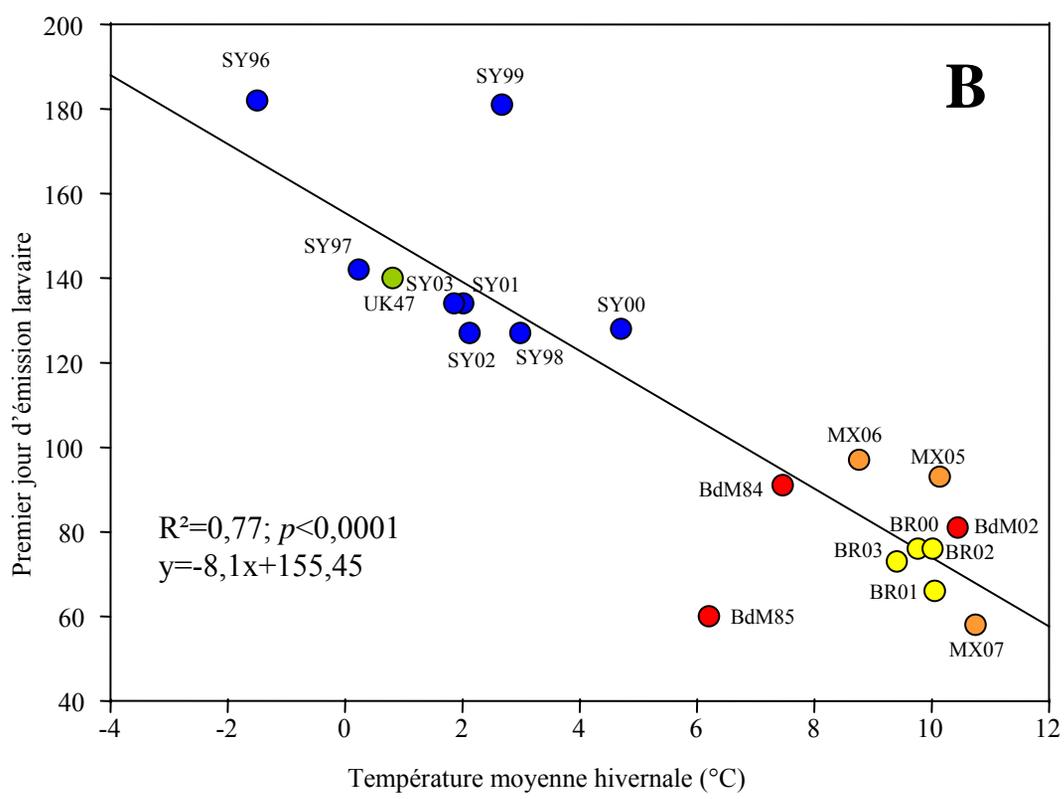


Figure IV.7. (A) Relation entre le nombre de jours où les valeurs de PLD calculées sont supérieures au seuil de 21 jours (seuil=médiane de la totalité des PLD calculées; voir paragraphe 3.1.3) et la température moyenne hivernale (°C) (1^{er} janvier-31 mars). (B) Relation entre le premier jour d'apparition des larves dans le milieu et la température moyenne hivernale. Pour A et B, les données ont été obtenues pour cinq populations européennes. Le détail des abréviations et le code couleur sont indiqués.

occidentale. Par exemple, les larves sont présentes durant 96 jours à Sylt en 1999 et 122 jours dans la rivière Blackwater (1947) contre 234 jours en rade de Brest en 2001. Il en résulte, dans la rivière Blackwater, qu'aucune valeur de PLD ne dépasse le seuil de 21 jours. A Sylt, pour les 8 années de suivi, les périodes avec des PLD supérieures au seuil sont essentiellement situées en fin d'année, avec des PLD extrêmement longues (jusqu'à 200 jours pour le dernier jour d'émission larvaire). A l'inverse, les sites de la Manche possèdent de très longues périodes avec des PLD supérieures au seuil, pour l'essentiel en début d'année. C'est le cas notamment de la baie de Morlaix en 2005.

Dans le but de synthétiser ces informations, la figure IV.7A montre la relation entre le nombre de jours où la PLD est supérieure au seuil de 21 jours (médiane des 3413 PLD) et la température moyenne hivernale pour chaque site et chaque année simulée. Cette relation linéaire positive est significative. Plus l'hiver est froid et plus la période où les PLD sont longues est raccourcie. De ce fait, les sites de Sylt et de Blackwater ont une période avec de longues PLD plus courte que les sites de la Manche. La figure IV.7B montre l'existence d'une relation linéaire négative entre le premier jour d'émission larvaire et la température moyenne hivernale pour chaque site et chaque année. Les hivers froids provoquent une émission larvaire plus tardive. Ainsi en Manche occidentale les émissions larvaires débutent au plus tard début avril tandis qu'en Mer du Nord (Sylt et Blackwater) l'émission larvaire débute majoritairement autour du mois de juin.

IV.3. DISCUSSION

IV.3.1. VARIABILITE DES DUREES DE VIE LARVAIRE DE *CREPIDULA FORNICATA* EN BAIE DE MORLAIX

Les périodes de présence de larves de *C. fornicata* en baie de Morlaix reflètent une période de reproduction très étendue sur l'année, notamment au cours de l'année 2007 où les larves ont été observées de fin février à début novembre, sur une large gamme de température. Les résultats de nos calculs de PLD en fonction des variations journalières de température montrent que cette longue présence dans le milieu, associée à des fluctuations thermiques importantes, se traduit par d'importantes variations de PLD, allant de 18 jours à 46 jours, selon la date d'émission larvaire.

Ces variations de durée de vie larvaire observées chez *C. fornicata* sont en accord avec celles décrites chez plusieurs espèces d'invertébrés marins. Par exemple, chez le crustacé décapode *Carcinus maenas*, de Rivera et al. (2007) ont estimé, par une méthode de

Encadré IV.1: Résumé de la publication d'O'Connor et al. (2007)

En 2007, O'Connor et al. ont publié les résultats d'une étude sur les relations entre température et durée de développement larvaire. Le but de cette étude était de montrer l'universalité de cette relation dans le milieu marin. Les auteurs ont compilé des données de durée de développement larvaire en fonction de la température pour 72 espèces réparties dans cinq phylums (Tableau IV.1.1). L'analyse montre un ralentissement du développement larvaire à basse température et une accélération à plus hautes températures. A partir de ce constat, les auteurs ont construit un modèle général permettant de décrire la relation PLD vs température, modèle dérivé de la loi de puissance (Fig IV.1.1A).

Tableau IV.1.1 Résumé des caractéristiques des 72 espèces analysées (D'après O'Connor et al. 2007 Tab.3 Annexe)

	Total	Polaire	Tempérée	Tropicale	L	P
Total	72	8	52	12		
Type de développement						
Lécithotrophe	16	5	9	2		
Planctotrophe	56	3	43	10		
Phylum						
Brachiopode	1	0	1	0	1	0
Arthropode	39	4	31	4	4	35
Echinoderme	4	0	3	1	2	2
Chordés	6	1	3	2	0	6
Mollusque	17	0	13	4	6	11
Annélide	5	3	1	1	3	2

L : Lécithotrophe ; P : Planctotrophe

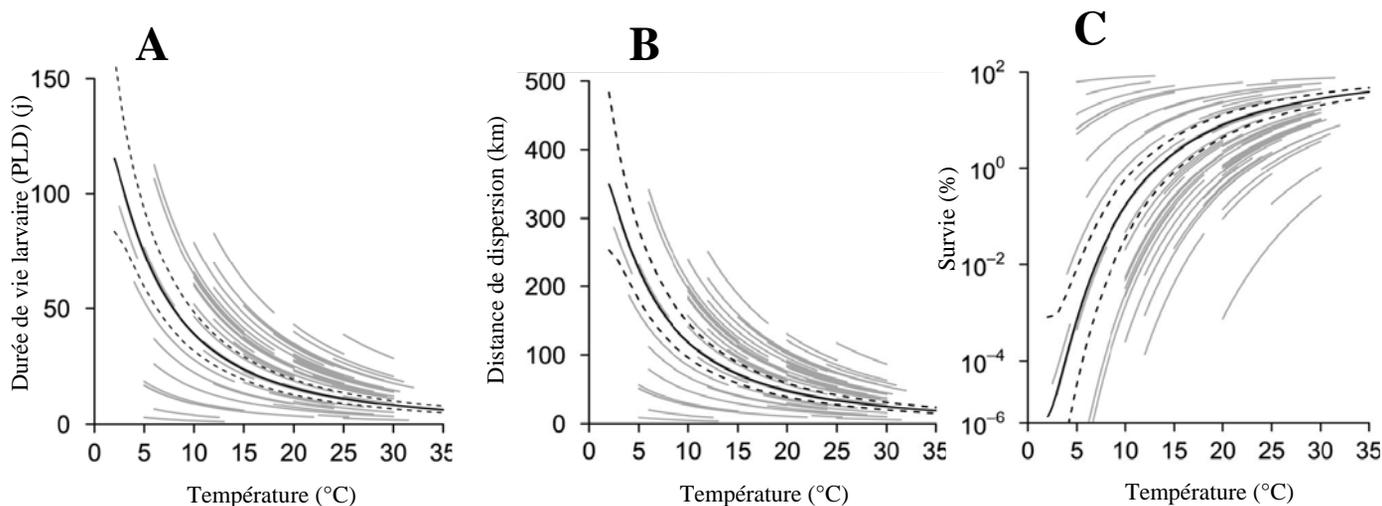


Figure. IV.1.1. (A) Relation entre la température de l'eau et la PLD basée sur des résultats d'études expérimentales en laboratoire sur l'effet de la température sur la durée de développement larvaire. Les courbes grises indiquent l'ajustement du modèle pour chaque espèce et la courbe noire indique l'ajustement moyen. **(B)** Estimation des distances de dispersion en fonction de la température. Le calcul des distances de dispersion est basé sur un modèle nul de dispersion publié par Siegel et al. (2003) utilisant une vitesse moyenne $U = 0 \text{ cm s}^{-1}$ et un écart-type $\sigma_u = 15 \text{ cm s}^{-1}$ pour refléter un courant moyen côtier. **(C)** Pourcentage de survie en fonction de la température. Le calcul de la survie pour chaque durée de vie larvaire est basé sur l'application d'un taux de mortalité instantané de 15% (0.15 j^{-1}). Plus la PLD est longue et plus le pourcentage de survie en fin de développement est faible.

Comme la durée de vie larvaire (Fig. IV.1.1A), la distance de dispersion (Fig. IV.1.1B) et la survie (Fig. IV.1.1C) sont fortement influencées par la température. Ces auteurs concluent que les changements futurs des températures océaniques pourraient avoir un effet direct (et prévisible) sur la connectivité des populations marines, la structure des communautés et les patrons de biodiversité régionaux et globaux.

calcul similaire à celle présentée dans ce chapitre, des variations annuelles de PLD allant de 18 à 65 jours pour la côte est américaine et de 22 à 86 jours pour les populations de la côte ouest.

Il est intéressant de noter que cette variabilité intraspécifique de la PLD chez *C. fornicata* et d'autres invertébrés est du même ordre de grandeur que celle utilisée pour comparer des espèces dites à « petites » et « grandes » capacités de dispersion potentielle (i.e. PLD courte et PLD longue, respectivement). Par exemple, Purcell et al. (2006) expliquent les différences de structure génétique observées entre les populations de deux espèces de poissons *Haemulon flavolineatum* et *Thalassoma bifasciatum* par une différence de durée de vie larvaire; l'espèce présentant la plus forte structure génétique possédant la plus courte PLD (15 jours) et l'espèce présentant la plus faible structure génétique possédant une PLD plus longue (45 jours).

Les variations saisonnières de PLD observées chez *C. fornicata* pourraient ainsi avoir des conséquences majeures sur le potentiel dispersif de l'espèce et la connectivité des populations. En utilisant la relation, basée sur des données génétiques, entre PLD et distance de dispersion, telle que proposée par Siegel et al. (2003) (Fig. IV.4), nous obtenons pour les larves de *C. fornicata* émises en baie de Morlaix une distance de dispersion potentielle variant entre 50 et 190 km (pour des PLD de 18 et 46 jours respectivement). Ces auteurs ont proposé un autre modèle très simplifié permettant d'estimer une distance de dispersion (Dd) à partir de la PLD et de vitesses de courant selon l'équation:

$$Dd = 0,695 \times (PLD \times U) + 0,234 \times (PLD \times \sigma_u) \quad (4)$$

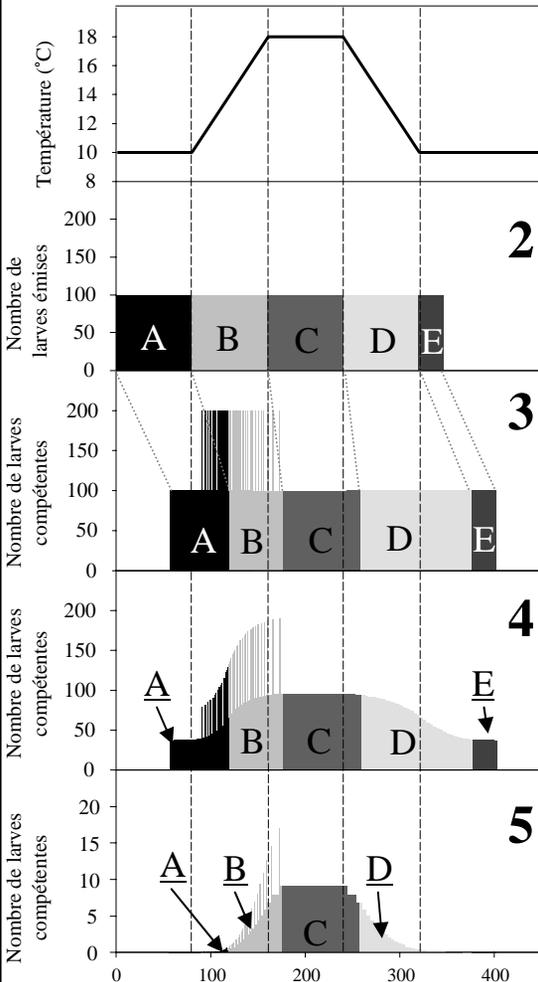
avec U , le courant résiduel et σ_u l'écart-type de la vitesse du courant.

Cette équation a été récemment utilisée par O'Connor et al. (2007) pour étudier l'impact de la température sur les distances de dispersion potentielle de 72 espèces marines (Encadré IV.1). Dans le cas de *C. fornicata* en baie de Morlaix, avec des valeurs $U = 3 \text{ cm s}^{-1}$ (reflétant le courant résiduel typique connu pour la Manche occidentale, Salomon et Breton 1991 ; voir chapitre I) et un écart-type $\sigma_u = 15 \text{ cm s}^{-1}$ (O'Connor et al. 2007, encadré IV.1) cette équation conduit à calculer des distances de dispersion allant de 87 à 222 km. La variabilité de la PLD chez *C. fornicata* pourrait ainsi se traduire par une grande variabilité des distances de dispersion des larves. Il est d'ailleurs intéressant de souligner que malgré les nombreuses hypothèses à la base de ces deux modèles, nos estimations sont proches de celles obtenues par Dupont et al. (2003) et Dupont et al. (2007) lors d'analyses génétiques

Encadré IV.2: Schéma théorique de l'effet de PLD et mortalité variant avec la température sur le nombre de recrues potentielles

A la suite du calcul des valeurs théoriques de PLD par l'approche décrite en §IV.1.2, l'impact des variations de PLD sur la dynamique de sédentarisation des larves de *Crepidula fornicata* en baie de Morlaix a été étudié en prenant en compte deux sources de mortalité larvaire : (1) une mortalité journalière fonction de la température subie par la larve et (2) une mortalité journalière constante (taux de $0,15 \text{ j}^{-1}$, valeur couramment utilisée dans la littérature (e.g Rumrill 1990, O'Connor et al. 2007) .

Le jour à l'acquisition de la compétence J_C est égal à $J_E + \text{PLD}$ avec J_E le jour à l'émission (e.g. Moloney et al. 1994). Sous l'hypothèse de sédentarisation dès la compétence acquise, les dates minimales de recrutement théorique des larves émises tout au long de la période de reproduction sont estimées en prenant en compte et en calculant successivement:



(1) un profil théorique de température.

Ici: 10°C en hiver et fin d'automne et 18°C en été.

(2) un effectif de larves émises.

Ici 100 larves émises par jour. Les blocs A à E représentent cinq saisons d'émission larvaire différentes.

(3) un effectif de larves compétentes, sous l'hypothèse d'une mortalité nulle.

- Calcul du jour à la compétence J_c , obtenu en additionnant la PLD (calculée en fonction de la température) au jour d'émission J_e .
- Calcul des effectifs de larves compétentes à chaque valeur de J_c .

(4) Un effectif recalculé avec un taux de mortalité variable en fonction de la température.

Un taux de mortalité journalier r_t est calculé pour les 5 températures de l'expérience 1 (chapitre III) selon l'équation suivante: $N(t) = N_0 e^{-rt}$ (Rumrill 1990) avec N_0 l'effectif de départ et N_t l'effectif au temps t . Une relation de type puissance est ensuite ajustée entre r_t et la température T ($r_t = 13,5T^3$, $R^2 = 0,89$; $p = 0,01$). Le taux de survie $(1 - r_t)$ a été alors déterminé pour chaque température rencontrée durant la vie larvaire. Ces taux journaliers sont multipliés selon: $(1 - r_{T_1}) \times (1 - r_{T_2}) \times \dots \times (1 - r_{T_n})$ avec $n = \text{PLD}$ afin d'obtenir un taux de survie final fonction des températures et de la PLD. Ces calculs sont appliqués aux effectifs initiaux (2) et les effectifs de larves compétentes sont calculés comme dans l'étape 3.

(5) Un effectif recalculé avec un taux de mortalité constant.

A partir des effectifs de l'étape 2 un taux de mortalité instantané constant de $0,15 \text{ j}^{-1}$ est appliqué en parallèle des calculs de l'étape 4 pour calculer de nouveaux effectifs *via* une équation exponentielle négative $N_{cst} = N_{th} \times e^{-(0,15 \times \text{PLD})}$, où N_{cst} est le nouvel effectif et N_{th} l'effectif de larves compétentes après l'impact de la mortalité due au stress thermique. Par la suite l'étape 3 est effectuée.

Figure IV.2.1. Effet des variations de PLD et de mortalité sur la dynamique de sédentarisation (inspiré de Moloney et al. 1994).

Résultats:

Les valeurs de PLD diminuant lorsque la température augmente, des larves émises tôt dans l'année (à basses températures) pourront être compétentes à la même période que des larves émises plus tard (à températures plus élevées). Les périodes propices à la sédentarisation (3) des larves sont ainsi plus courtes que les périodes d'émission larvaire (2) (rétrécissement des blocs A et B). Au contraire, l'allongement de la PLD avec la baisse de la température allonge la période de sédentarisation (Bloc D).

La prise en compte d'un taux de mortalité variable au cours de la saison de reproduction (4) conduit à diminuer les effectifs des larves émises aux températures les plus basses ou subissant une baisse de température durant leur développement (fin d'année). Cet effet est accentué avec la prise en compte d'un taux de mortalité journalier constant supplémentaire (5).

Conclusion:

Cet exemple schématique montre que la prise en compte de PLD et de mortalité conduit à modifier fortement la période de sédentarisation en comparaison de la période d'émission des larves. On note par exemple une absence de contribution au recrutement des larves émises dans les blocs A et E. Une application de cette approche à la dynamique du recrutement de *C. fornicata* en baie de Morlaix est proposée dans le texte principal, paragraphe 3.3.1.

réalisées entre différentes populations de *C. fornicata* de la Manche occidentale. Ces différents résultats suggèrent que la variabilité de la PLD pourrait à elle seule fortement moduler la connectivité des populations de *C. fornicata* selon les saisons d'émission des larves. Ces fluctuations saisonnières de la PLD peuvent de plus se superposer aux variations saisonnières d'autres facteurs agissant sur la dispersion tels que la direction et la force des vents ou bien la stratification de la colonne d'eau (e.g. Levin 2006 ; Pineda et al. 2007 ; Cowen et Sponaugle 2008). A titre d'exemple, les vents forts rencontrés pour l'essentiel en hiver et au printemps en Manche occidentale pourraient avoir un effet synergique avec les longues PLD rencontrées chez *C. fornicata* au cours de cette période, accentuant les dispersions à longue distance pour les larves survivant à ces longues périodes de développement.

Les résultats obtenus dans ce chapitre viennent donc appuyer les suggestions en conclusion du chapitre II concernant la distinction entre une saison de fin d'hiver/début de printemps réunissant des conditions favorables à la dispersion des larves hors de la baie (ex : longue PLD, hydrodynamisme plus actif en hiver et en début de printemps) et une saison plus favorable au recrutement local (ex : courte PLD, hydrodynamisme moins actif).

Les données disponibles en baie de Morlaix sur les périodes de sédentarisation des jeunes crépidules soutiennent également cette hypothèse. En particulier, dans le cadre de sa thèse, Sabrina Le Cam a montré par des analyses de structures démographiques que, bien que la période de présence de larves soit très étendue, le recrutement en baie de Morlaix était concentré sur un mois de la période estivale.

Ces différents résultats suggèrent que seules les larves émises à température élevées participeraient effectivement au recrutement local, les autres étant « perdues » par des effets de dispersion hors baie. Néanmoins, la dispersion hors baie n'est pas la seule explication possible à une perte de larves, et la mortalité larvaire pourrait également contribuer au contrôle de la dynamique du recrutement. Nous avons testé l'influence de la mortalité en considérant deux sources possibles : une mortalité due à un effet direct de la température, estimée à partir des données obtenues expérimentalement (cf. chapitre III), et un taux de mortalité constant tout au long de la période de présence larvaire.

L'encadré IV.2 présente un exemple schématique de l'approche que nous avons suivie, inspirée des travaux de Moloney et al. (1994). Cette approche a ensuite été utilisée avec les données de la baie de Morlaix, pour les années 2005 à 2007, avec comme point de

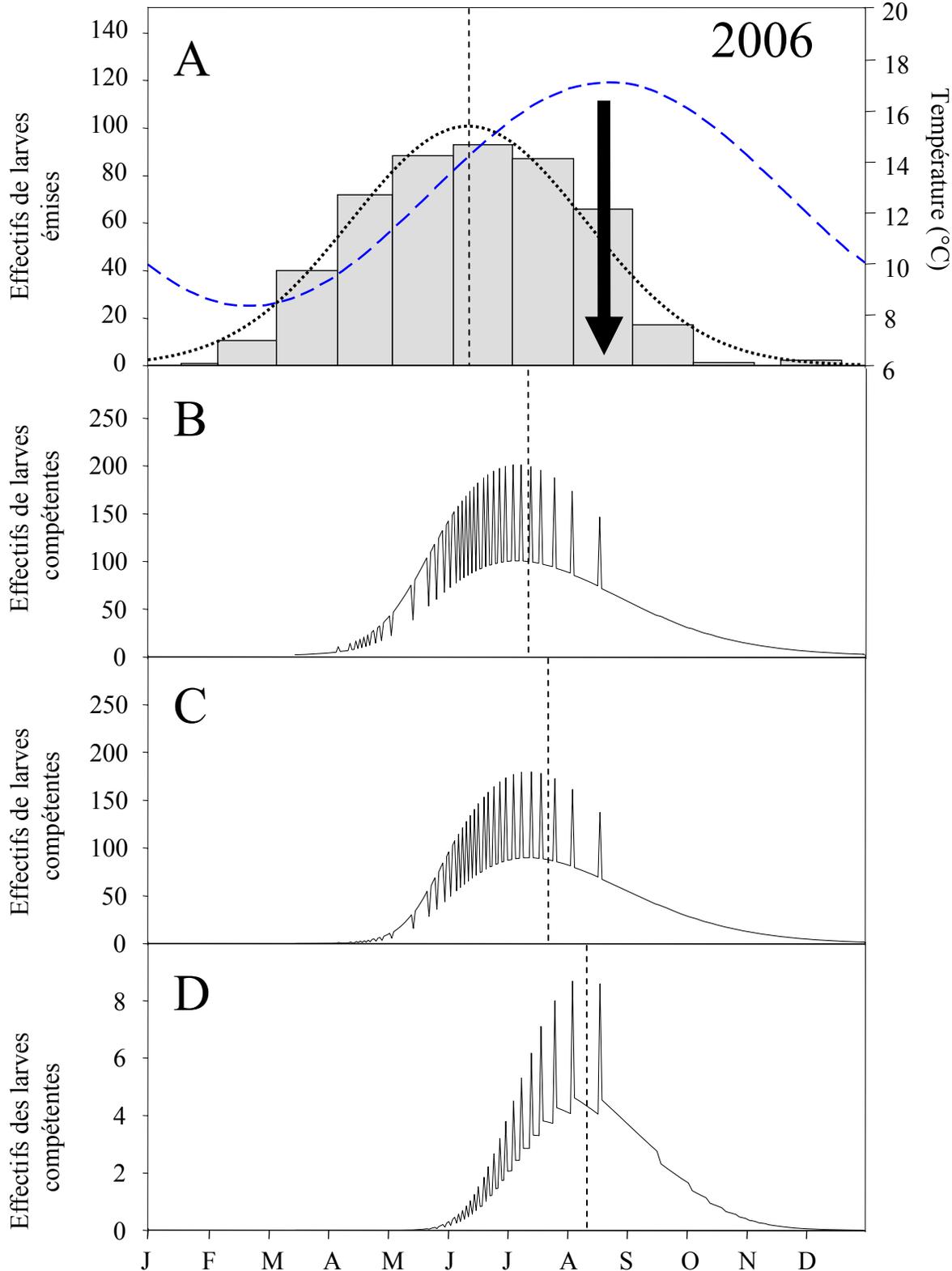


Figure IV.8. Distributions des effectifs de larves compétentes calculées en fonction des variations de PLDs simulées pour l'année 2006. Les effectifs de départ (A) sont représentés par la courbe en trait pointillé noir : ils ont été estimés d'après les pourcentages mensuels de femelles avec pontes à l'aide de l'ajustement d'une loi normale (histogrammes gris; Données S. Le Cam). Le profil de température de 2006 est indiqué par la courbe en pointillé bleu et la flèche noire indique le mois d'arrivée des premières recrues annuelles (Données S. Le Cam). Les effectifs de larves compétentes sont montrés en B. En C sont représentées les larves compétentes restantes après application d'un taux de mortalité fonction de la température. En D, sont représentées les larves compétentes de C après application d'un taux de mortalité constant. Les traits pointillés verticaux montrent le barycentre des distributions.

départ des effectifs larvaires proportionnels aux effectifs de femelles portant des pontes (données de la thèse de S. Le Cam), et distribués selon une loi normale, probabilité du test de normalité de Kolmogorov-Smirnov supérieur à 0.1 pour les trois années : hypothèse H_0 de la normalité des données non-rejetée).

Etant donné que les résultats obtenus pour les trois années de suivi étaient similaires, seule l'année 2006 est présentée en Figure IV.8. Avant l'application des taux de mortalité, les variations de PLD en fonction de la température montrent que l'une des conséquences de l'allongement de la durée de vie larvaire à basse température est de retarder la sédentarisation des post-larves au sein des populations benthiques : une larve émise tôt dans l'année (longue PLD) pourra donc devenir compétente (et se sédentariser) le même jour qu'une larve émise plus tard (PLD plus courte). En considérant l'ensemble des larves émises au cours de la période de reproduction, les variations de la PLD ont pour conséquence de resserrer la période de sédentarisation durant les mois d'été, période à laquelle les conditions de croissance et de survie des juvéniles pourraient être meilleures (e.g. Dawirs 1985). De plus, sous l'hypothèse de pools reproducteurs génétiquement différenciés entre saisons ou issus de populations génétiquement structurées, ce mécanisme pourrait permettre d'augmenter la diversité génétique dans le pool des larves se sédentarisant ou se dispersant de façon simultanée. En prenant en compte les taux de mortalité, la diminution de la durée de la période de sédentarisation potentielle est encore accentuée. Lorsque les deux sources de mortalité sont prises en compte, il résulte que la probabilité de survie des larves émises à basses températures (longues PLD) est très faible. A l'échelle de la population de la baie Morlaix, la période de sédentarisation potentielle calculée se situe au mois de juillet/août pour les trois années d'étude (Fig. IV.8D) ce qui correspond à la période durant laquelle l'événement de recrutement annuel majeur est observé *in situ* dans cette population. Ces résultats suggèrent donc que les larves émises en début et fin d'année pourraient être perdues, réduisant ainsi l'origine des recrues aux larves émises durant les mois d'été. Les résultats obtenus avec cette approche exploratoire sont naturellement fortement dépendant des valeurs de mortalité planctonique utilisées.

Il est ainsi prématuré de conclure que les causes provoquant le début tardif du recrutement (par comparaison avec la période de présence des larves) sont uniquement dues à la mortalité pélagique. En effet, dans notre cas, les larves à longues PLD de début d'année sont également celles qui ont le plus de chances d'être expulsées hors de la baie (cf résultat chapitre II). Deux sources, la dispersion et la mortalité concourent donc certainement au fait

que les larves émises en début d'année aient une faible contribution relative au renouvellement des générations de la population de crépidule de la baie de Morlaix.

IV.3.2. ROLE DES VARIATIONS DE PLD SUR LE POTENTIEL DISPERSIF DE *CREPIDULA FORNICATA* EN EUROPE

Nous avons montré, dans le cas particulier des conditions de la baie de Morlaix, d'importantes variations saisonnières des durées de vie larvaire qui pourraient être un paramètre clé pour la dynamique de la population benthique.

Les résultats obtenus sur quatre autres sites européens colonisés par *C. fornicata* montrent également (1) des patrons saisonniers au sein de ces sites mais également (2) une importante différence entre sites. Les sites de la Manche occidentale présentent en effet généralement une longue période avec des larves caractérisées par des PLD supérieures au seuil de 21 jours, essentiellement en début d'année. A l'inverse, les sites de la Mer du Nord montrent une très courte période avec des larves à longue PLD, en particulier une absence complète de longues PLD en début d'année. Dans ces sites, les périodes où les larves ont de longues PLD sont situées en fin d'années avec, durant quelques jours, des valeurs de PLD extrêmement longues, suggérant que les larves émises en fin d'année pourraient être recrutées au printemps. Nous pouvons toutefois nous interroger sur la probabilité de survie d'une larve vivant 200 jours dans des conditions hivernales extrêmes, caractérisées par des températures de l'eau très basses (jusqu'à -2°C en hiver 1996 à Sylt). Dans le cas des populations de la Manche occidentale, les larves à longues PLD émises en début d'année seraient susceptibles de se sédentariser en fin de printemps ou en été, ce qui pourrait augmenter dans ce cas les performances de croissance du juvénile et ses chances de survie.

La température est un facteur clé contrôlant la phénologie d'un grand nombre d'organismes (e.g. Thackeray et al. 2008), incluant les invertébrés marins (Edwards et Richardson 2004). Dans les sites de la Mer du Nord, les larves *C. fornicata* apparaissent beaucoup plus tard qu'en Manche (Fig IV.7B) car les hivers très froids impliquent chez un grand nombre d'espèces un retard et une réduction de la période d'émission des larves (e.g. Strasser et Günther 2001). En effet, l'émission larvaire est la plus souvent corrélée à une température seuil (e.g. Giese 1959). Chez *Crepidula fornicata*, nos observations et des données déjà publiées (Chipperfield 1951) suggèrent que les larves seraient présentes dans la colonne d'eau autour de $9-10^{\circ}\text{C}$. Les observations en mer de Wadden montrent que la rigueur des hivers décale l'apparition des premières larves au-delà de cette température

seuil. Par exemple à Sylt en 2003, les larves apparaissent à 13°C à la mi-mai, avant que les températures n'augmentent rapidement (plus de 7 degrés en 2 mois). Cette augmentation abrupte a pour conséquence une décroissance rapide des valeurs de la PLD. A l'opposé, par exemple à Morlaix en 2006, les larves apparaissent début avril à une température de 9-10°C, sans qu'il y ait d'augmentation rapide et importante de la température du milieu, ce qui génère une plus longue période avec des larves caractérisées par de longues PLD (Fig IV.6). Ainsi, il existe une relation linéaire positive significative entre un potentiel de dispersion important (déterminé ici par le nombre de jours où les PLD sont supérieures à 21 jours) et la température moyenne hivernale. Un résultat inattendu de cette étude est que plus l'hiver est froid, plus l'émission des larves est retardée dans l'année avec comme conséquence des valeurs de PLD en moyenne plus courtes en comparaison de sites avec des hivers moins froids.

Plusieurs auteurs ont suggéré que le réchauffement climatique pourrait être responsable de l'augmentation du nombre d'invasions biologiques (e.g. Occhipinti-Ambrogi 2007; Hellmann et al. 2008). Une limitation des invasions due aux températures froides pourrait notamment être levée par le réchauffement climatique sous les hautes latitudes. Dans l'hémisphère sud, une récente étude a par exemple montré que le réchauffement climatique sur les côtes tasmaniennes permettait à l'oursin invasif *Centrostephanus rodgersii* de coloniser de nouveaux sites. 12°C étant la température limite basse pour le développement des larves de l'espèce, les auteurs ont démontré que le déplacement vers le sud du courant chaud Est Australien (EAC, East Australian Current) augmentait la fréquence des hivers où la température de l'eau était supérieure à cette température seuil en Tasmanie, accroissant ainsi le nombre d'habitats disponibles pour l'espèce (Ling et al. 2008). Les modifications des contraintes climatiques et de la distribution des espèces sous l'effet des changements climatiques pourraient être particulièrement importantes dans le cas de *C. fornicata*. Nous avons en effet montré que la présence d'hivers doux élargissait la gamme de PLD de l'espèce. Ces observations peuvent avoir une implication majeure sur le potentiel d'expansion future de *C. fornicata*. D'après Sheppard (2004), une augmentation de la température moyenne de l'eau de 4°C a été prédite entre 2000 et 2099 pour la Manche et la Mer du Nord. En étudiant l'évolution future des températures de l'air, Christensen et al. (2001) ont prédit que les augmentations de température se répercuteraient plus fortement sur les mois d'hivers que sur les mois d'étés (3.3°C et 2°C respectivement pour le scénario le plus extrême) au sein des régions

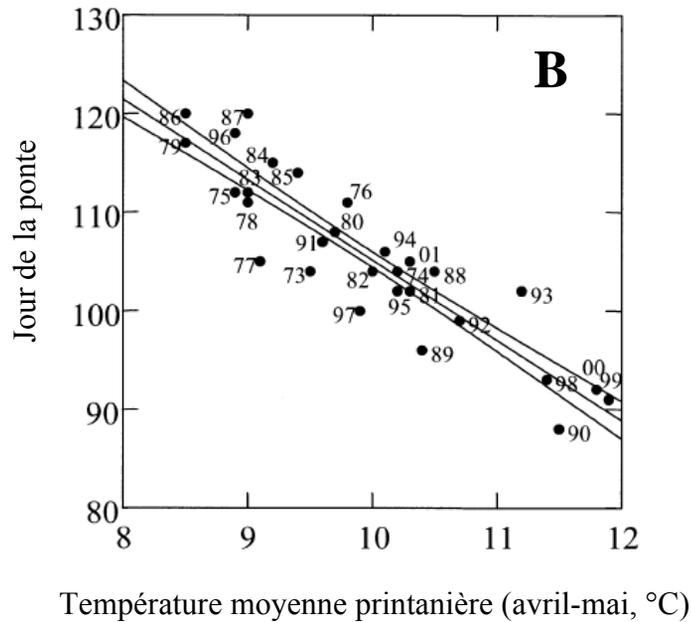
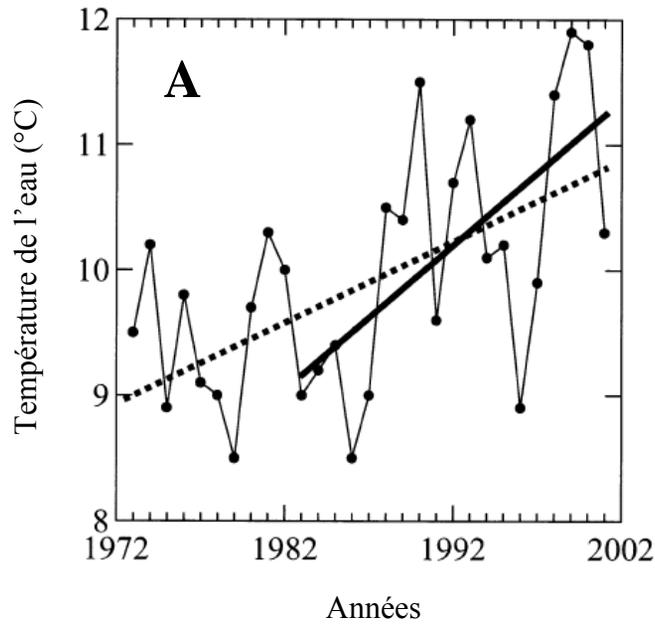


Figure IV.9. Effet de l'augmentation des températures printanières sur le moment de la ponte chez le bivalve *Macoma balthica* en Mer de Wadden (d'après Philippart et al. 2003).

(A) Température moyenne printanière (avril-mai, °C). Ligne pointillée (Période 1): augmentation linéaire de $0,07^{\circ}\text{C}$ par an ($n=29$, $R^2=0,33$, $p<0,001$). Ligne pleine (Période 2): augmentation de $0,118^{\circ}\text{C}$ par an ($n=19$, $R^2=0,37$, $p=0,006$). (B) Relation entre la température moyenne printanière (avril-mai, °C) et le jour de la ponte chez *M. balthica* (jour de l'année) dans l'ouest de la Mer de Wadden entre 1973 et 2001 ($n=29$, $R^2=0,82$, $p<0,001$).

Scandinaves. D'après la relation liant le jour d'émission à la température hivernale, une augmentation de 4°C de la température hivernale pourrait ainsi avancer l'apparition des larves de crépidules de 32 jours. Cette conséquence du réchauffement climatique est déjà observable chez plusieurs invertébrés marins. Ainsi, lors d'un suivi de 30 ans en mer de Wadden, Philippart et al. (2003) ont montré, pour l'espèce native *Macoma baltica*, un décalage d'un mois vers le début d'année du jour de ponte en fonction de l'augmentation des températures moyennes printanières (avril-mai) (Fig. IV.9). En conséquence du réchauffement des eaux de la mer du Nord depuis 1987, Kirby et al. (2007) ont mis en évidence une gamétogenèse et une émission des larves plus précoce chez l'oursin *Echinocardium cordatum*.

De plus, dans notre étude, nous montrons que l'avancement de l'apparition des larves dans le milieu a pour conséquence l'accroissement du nombre de jour avec une PLD longue. D'après la relation liant le potentiel dispersif à la température moyenne hivernale, une augmentation de 4°C pourrait accroître de 35 jours la période où la PLD est supérieure à 21 jours. Ainsi, alors que Duarte (2007) a postulé que le réchauffement climatique pourrait résulter en une réduction drastique des capacités de dispersion due à la diminution des durées de vie larvaire (réduction de 45% avec un réchauffement de 4°C en moyenne), nos résultats suggèrent donc que le réchauffement climatique, en changeant la phénologie de l'espèce, pourrait augmenter le potentiel dispersif de certaines d'entre elles au sein de leur aire géographique. Ceci est particulièrement important pour une espèce invasive.

IV.4. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'étude présentée dans ce chapitre nous a permis de montrer l'importante variabilité des PLD en fonction de la saison d'émission, du fait de l'évolution de la température durant le développement larvaire. La méthode utilisée ici pour le calcul des PLD permet de générer des durées de vie larvaire plus réalistes que celle communément rencontrées dans la littérature, le plus souvent extraites d'expérimentations à température constante. La transposition de cette variabilité des PLD en capacités de dispersion potentielle suggère que les variations saisonnières de température pourraient conférer à *Crepidula fornicata* la capacité de disperser sur de longues distances et en même temps de participer au recrutement local au sein de la population émettrice. De plus, une approche exploratoire de l'impact de ces variations de PLD sur la dynamique benthique de l'espèce a permis de

montrer que (1) la température et (2) la mortalité larvaire pourraient être une source d'explication des patrons de recrutement annuel observés en baie de Morlaix.

L'étude de données obtenues dans d'autres sites colonisés montre que la variabilité des PLD observée en baie de Morlaix, l'est aussi dans d'autres populations de crépidules à l'échelle européenne, mais que cette variabilité est fortement réduite lorsque que les conditions climatiques hivernales sont rigoureuses. Dans ce dernier cas, les larves émises présentent en moyenne de faibles valeurs de PLD. Ces observations suggèrent que, dans le contexte du réchauffement climatique, avec des hivers plus doux conduisant à une période de reproduction plus précoce et allongée, des larves pourraient être émises sur une plus large gamme de températures et montrer des valeurs de PLD plus grandes entraînant une augmentation du potentiel dispersif de l'espèce.

Pour poursuivre ces études, deux points seraient toutefois à prendre en compte. Nous n'avons ici travaillé qu'à partir de valeurs de durée de vie larvaire pré-compétente et donc sur la base d'une estimation minimale de la PLD. Si des mécanismes de délai à la métamorphose existent dans le milieu naturel, nous avons pu sous-estimer les PLD calculées ici. L'importance du délai à la métamorphose chez *C. fornicata* est très mal connue et il nous était impossible de le paramétrer. En outre, lors de notre expérience en laboratoire, nous n'avons pas mis en évidence un effet significatif de la température sur la durée du délai. Remarquons par ailleurs qu'au cours de nos différents échantillonnages *in situ* en baie de Morlaix (cf chapitre I et chapitre II), aucune larve susceptible d'être en délai (larves de grandes tailles, généralement supérieures à 1000 μm , e.g. Pechenik 1984) n'a été échantillonnée. Mais comme nous l'avons discuté lors du chapitre I, l'absence des ces larves pourraient être due en partie au mode d'échantillonnage. Dans une des rares études concernant la mise en évidence *in situ* du délai à la métamorphose, Pechenik (1986) avait estimé à 5-20% la quantité des larves échantillonnées de *Crepidula plana* et *C. fornicata* présentant un délai. Néanmoins, à l'heure actuelle, nous ne possédons aucune quantification de ce processus dans notre aire d'étude et par conséquent, son rôle dans les patrons saisonniers du potentiel dispersif de *C. fornicata* est impossible à estimer.

Le deuxième point à considérer dans de futures approches est le rôle de la mortalité dans le devenir des larves émises à différentes périodes. Nous avons initié cette réflexion ici mais l'approche utilisée reste préliminaire. La mortalité est un paramètre clé de la dynamique du pool larvaire, néanmoins, son intensité et les facteurs qui la modulent restent très délicats à estimer dans le milieu. Son étude représente un vaste champ d'investigation

pour les écologistes marins et une revue sommaire de la littérature montre à quel point il est difficile d'arriver à un consensus sur l'estimation de taux de mortalité. Des observations *in situ* ont par exemple suggéré l'existence d'un taux de mortalité larvaire extrêmement fort allant de 40% à 80% par jour (e.g. Stoner 1990 chez l'ascidie *Diplosoma simili*), tandis que Johnson et Shanks (2003) ont constaté l'absence de mortalité à l'aide d'expérimentations en mésocosmes incluant des proies (véligères de différents mollusques et larves d'oursin) et des prédateurs (ex : hydroméduses, copépodes). Moloney et al. (1994) avaient proposé l'utilisation d'un taux de mortalité positivement corrélé à la température justifiant ce choix par le fait que la plupart des prédateurs planctoniques sont ectothermes et que leur aptitude à prédater croît avec l'augmentation de température. Mais il est vraisemblable que les taux de mortalité soient influencés par de nombreux autres facteurs (ex. nourriture).

La réalisation d'un modèle plus complexe, intégrant notamment les compartiments pélagique et benthique de l'espèce étudiée (e.g. Dudas et al. 2007) est également une piste à considérer. Une récente étude de modélisation (modèle individu-centré) de la dynamique démographique incluant la phase larvaire de la moule zébrée invasive *Dreissena polymorpha* dans son aire naturelle (Griebeler et Seitz 2007) a permis, entre autres, de montrer que (1) l'accroissement de températures provoquait une émission précoce des larves mais (2) qu'au delà de certaines températures (ex : 28°C), la survie des populations pouvait être compromise. L'application d'un tel modèle à *Crepidula fornicata* permettrait de tester l'effet de différents facteurs non encore pris en compte ainsi que de tester différents scénarios prédictifs de l'expansion future de *Crepidula fornicata*.

CONCLUSIONS & PERSPECTIVES

V.1. SYNTHÈSE DES RESULTATS

Ce travail de thèse avait pour but d'étudier la dynamique spatio-temporelle du nuage larvaire du gastéropode invasif *Crepidula fornicata* en baie de Morlaix en s'intéressant plus particulièrement (1) à la dynamique temporelle *in situ* de la population larvaire et (2) au rôle d'un facteur environnemental majeur, la température, sur le développement larvaire dans le but de mieux comprendre certains des mécanismes du couplage entre une population adulte et les larves émises à l'échelle d'une baie. Quatre résultats principaux émergent de ce travail :

1. L'analyse de la distribution spatiale et de la structure de taille des larves de *Crepidula fornicata* dans la baie de Morlaix a permis de montrer que le nuage larvaire était fortement structuré avec un gradient fond-large des concentrations et des tailles des larves. Cette structure pourrait dépendre de
 - a) la localisation des adultes, elle-même fortement structurée dans la baie étudiée : cette spatialisation des adultes détermine les zones principales d'émission des larves ainsi que les zones de sédentarisation des post-larves.
 - b) l'hydrodynamisme de la baie caractérisé par d'intenses courants de marée pouvant conduire à l'échappement d'une grande partie des larves hors de la baie.

La faible disponibilité en larves pourrait être un facteur limitant la prolifération de l'espèce au sein de la baie de Morlaix.

2. L'analyse de la distribution temporelle, sur trois années, des larves de *C. fornicata* en baie de Morlaix a montré que les larves étaient présentes, au cours d'une année, durant une longue période caractérisée par des conditions de température et de concentration en chlorophylle *a* très variables. L'étude de l'évolution de la structure de taille des larves a permis de mettre en évidence une saison durant laquelle les structures de taille étaient plus hétérogènes (petites et moyennes classes de taille en mélange dans les échantillons). Cette saison correspond en outre à l'apparition des premières recrues de l'année dans la population benthique. Cette étude a ainsi permis de montrer l'adéquation entre la dynamique du pool larvaire et la dynamique du recrutement de la population de la baie de Morlaix.

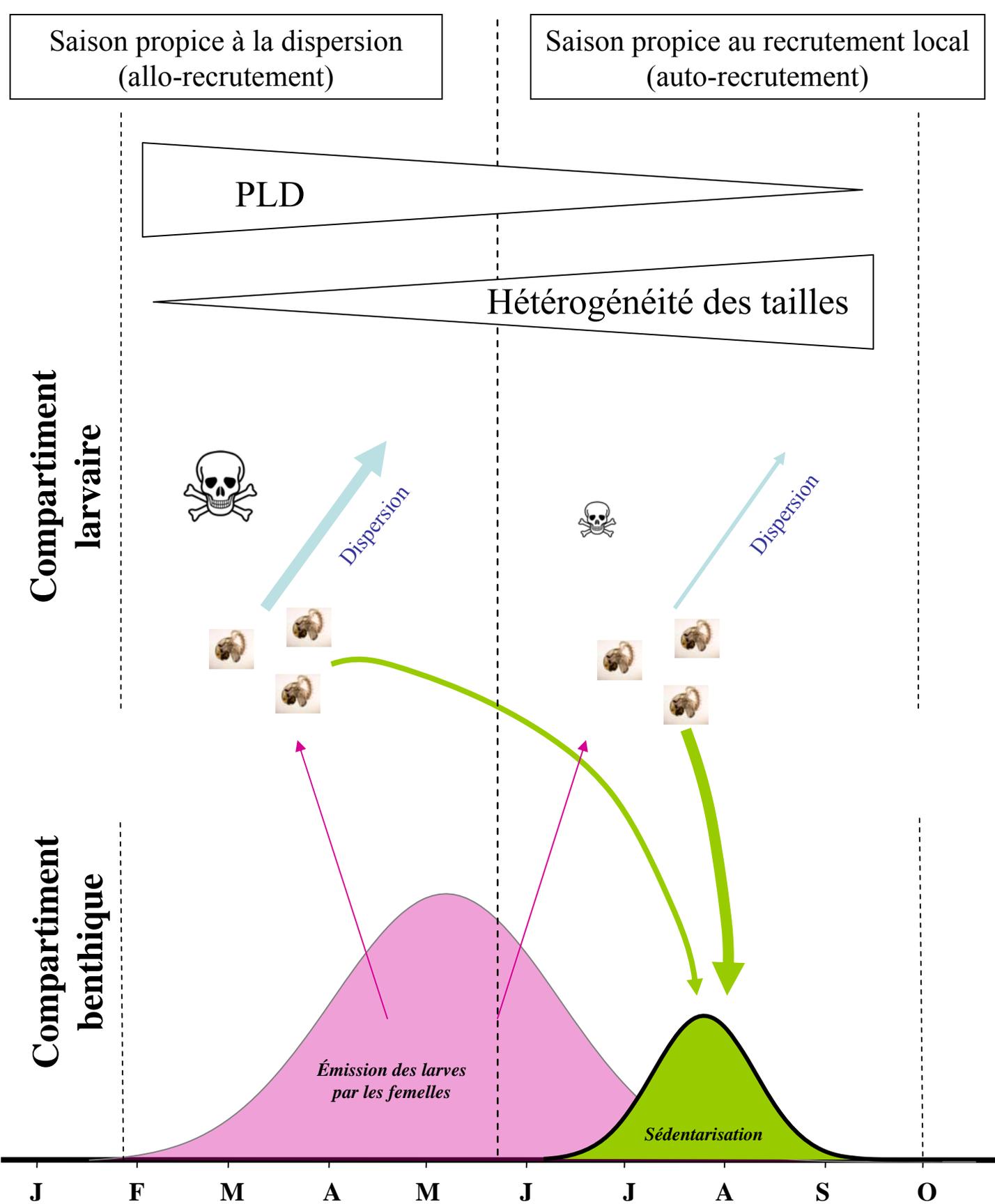


Figure V.1. Schéma synthétique illustrant la dynamique potentielle du nuage larvaire de *Crepidula fornicata* en baie de Morlaix et son impact sur la dynamique benthique de l'espèce.

3. Des approches expérimentales et analytiques ont permis de montrer l'importance de l'effet des températures mesurées *in situ* sur le développement et la durée de vie jusqu'à l'acquisition de la compétence à la métamorphose des larves de *C. fornicata*. Les expériences en laboratoire indiquent par ailleurs que le développement des larves répond très rapidement aux changements de température survenant au cours de la vie larvaire jusqu'à la compétence mais que les effets semblent moindres sur la durée du développement post-compétence. Les approches analytiques menées au cours de cette thèse ont plus particulièrement permis de montrer que pendant la période de présence des larves en baie de Morlaix, les durées de vie planctoniques pouvaient varier de 18 à 46 jours, illustrant la variabilité des capacités de dispersion potentielle de l'espèce. Cette variabilité est saisonnière avec une première période caractérisée par de longues durées de vie larvaire suivie d'une période estivale caractérisée par de courtes durées de vie larvaire.

A l'issue de ce travail sur *C. fornicata* en baie de Morlaix, nous pouvons ainsi suggérer l'existence de deux saisons distinctes dans la dynamique du nuage larvaire et de ses conséquences sur la dynamique de la population benthique: (1) une saison propice à la dispersion hors de la baie et (2) une saison propice au recrutement local, résultant de l'interaction entre les facteurs environnementaux et la reproduction de l'espèce dans la population de la baie. Ce schéma général est présenté en figure V.1.

4. Nous avons étendu l'approche analytique réalisée en baie de Morlaix à d'autres sites européens. Comme dans le cas de la baie de Morlaix, une saisonnalité des durées de vie larvaire est rencontrée dans différents sites colonisés en Europe du Nord. Certains sites plus au nord ayant des caractéristiques climatiques hivernales plus rigoureuses ont néanmoins une période favorable aux longues durées de vie larvaire très réduite voire inexistante, du fait d'un retard dans le déclenchement de la reproduction conduisant à l'apparition des larves à des températures plus élevées. Dans le contexte du réchauffement global, cette constatation suggère que si les hivers se radoucissent, cette période pourrait s'allonger accroissant ainsi le potentiel dispersif de populations de cette espèce invasive.

V.2. POSSEDER UNE PHASE LARVAIRE : CONDITION NECESSAIRE ET SUFFISANTE AU SUCCES DE L'INVASION ?

Le succès de l'introduction d'une espèce exotique dans un nouvel environnement implique le franchissement de différentes barrières depuis le prélèvement d'individus dans leur aire d'origine jusqu'à l'installation de nouvelles populations dans l'aire d'introduction, suivie de leur éventuelle prolifération et expansion (Vermeij 1996). Colautti et al. (2006) ont distingué cinq stades dans ces processus d'introduction biologique : le stade 0 correspond à l'espèce dans son aire d'origine, le stade 1 est l'étape de transport par l'homme hors de l'aire de distribution naturelle de l'espèce. Cette étape précède le stade 2, qui correspond à l'arrivée dans le nouvel environnement, hors de l'aire de répartition naturelle. Le stade suivant (stade 3) correspond à la reproduction permettant l'établissement d'une population dans le nouvel environnement. Le stade 4 correspond à la dispersion d'individus au-delà du point initial d'introduction (stade 4a) ou à l'augmentation de la densité des populations initiales (stade 4b). Enfin, le stade 5 est défini par une espèce exotique se développant en forte densité en dehors de son (ses) point(s) d'introduction initial (initiaux).

Le franchissement de chacune de ces étapes par une espèce repose en partie sur des propriétés biologiques permettant la survie, la croissance et la reproduction des individus introduits (Kolar et Lodge 2001).

Dans le cas de *Crepidula fornicata*, la répartition, la densité et la stabilité des populations sur les côtes françaises démontrent que cette espèce a franchi avec succès les cinq étapes décrites par Colautti et al. (2006). Mes travaux de thèse s'ajoutent à des travaux antérieurs montrant que la phase larvaire a pu être un atout à chacune de ces étapes. En effet, aussi bien lors du transport, de l'arrivée ou de l'établissement initial de populations (stades 1, 2 et 3) les capacités de thermotolérance des larves de *C. fornicata* ont certainement été un avantage. Des études précédentes avaient montré que le développement larvaire complet était possible entre 15°C et 29°C (Pechenik et Lima 1984). Nos résultats ont montré que la larve de crépidule était capable de réaliser son développement entre 12 et 20°C voire à 9°C. Aux stades 4a et 5, la présence d'une larve eurytherme reste un avantage étant donné que le transport larvaire peut amener la larve à rencontrer des masses d'eau de températures variées. La larve va par ailleurs jouer un rôle déterminant dans l'établissement de nouvelles populations en dehors du point initial d'introduction ainsi que dans le maintien durable et l'accroissement de la densité locale des individus (stades 4b et 5). Les larves présentant de

longues durées de vie pélagique pourraient notamment faciliter l'expansion géographique de l'espèce introduite alors que le recrutement local pourrait être facilité par des larves de courtes durées de vie, retenues à proximité de la population parentale. La variabilité de la durée de vie larvaire et des capacités dispersives chez *C. fornicata* est perceptible à différentes échelles : (1) au sein d'une ponte : une variabilité intra-ponte des taux de croissance a été mise en relation avec le nombre et la diversité paternelle dans une étude récente (Le Cam et al. sous presse) ; dans cette thèse nous avons également observé une variation importante des jours de métamorphose au sein des pontes dont les bases restent à élucider (chapitre III), (2) dans le milieu, en fonction de la saison d'émission des larves et des températures rencontrées (chapitre IV). Cette diversité dans les caractéristiques développementales des larves de *C. fornicata* pourrait être à l'origine de la fondation de nouvelles populations, du maintien de la connectivité entre populations introduites mais également du maintien durable des populations déjà établies.

Les caractéristiques de la phase larvaire de *C. fornicata* s'ajoutent ainsi à la liste des autres caractéristiques de cette espèce qui ont pu contribuer à la réussite de son introduction (par exemple : hermaphrodisme séquentiel, Dupont et al. 2006 ; dispersion assistée par l'homme, Blanchard 1995; absence de certains parasites, Pechenik et al. 2001a).

Au delà de notre modèle d'étude, certains auteurs avaient déjà relevé l'importance de la phase pélagique dans l'histoire des invasions en milieu aquatique (e.g. Müller et al. 2001; Miller et al. 2007).

Cependant, il existe également un grand nombre d'espèces invasives en milieu marin qui ne présentent pas de phase pélagique et qui ont pourtant franchi les différentes étapes proposées par Colautti et al. (2006). C'est par exemple le cas du gastéropode *Cyclope neritea*. Cette espèce à développement direct a été introduite sur les côtes atlantiques depuis les années 70. Des études récentes ont montré que la présence de cette espèce sur des sites conchylicoles avait été à l'origine de son introduction récurrente sur les côtes atlantiques françaises (Bachelet et al. 2004; Simon-Bouhet et al. 2006). De même, le gastéropode invasif *Ocenebrellus inornatus*, prédateur de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* (autre espèce exotique introduite en France) s'est étendu le long des côtes atlantiques, certainement grâce à des taux de croissance et de reproduction élevés, créant de fortes nuisances dans les bassins ostréicoles (Martel et al. 2004).

Certains auteurs, tels que (Dethier et al. 2003), suggèrent même que les organismes à cycle benthopélagique, en particulier avec une longue phase larvaire planctonique, seraient de mauvais colonisateurs en raison d'un auto-recrutement trop faible pour assurer l'équilibre démographique des populations. La survie des populations de ces espèces à fort potentiel de dispersion serait donc dépendante de la migration depuis d'autres populations. Cette proposition est intéressante à considérer par rapport aux résultats que nous avons obtenus lors de l'étude sur la distribution et les caractéristiques du nuage larvaire de *Crepidula fornicata* en baie de Morlaix (chapitre I). En effet, nous avons suggéré que la présence de larves compétentes en fond de baie pouvait être sérieusement compromise par des exports massifs dûs au régime de marée, composante principale de l'hydrodynamisme de la baie de Morlaix. Ces caractéristiques particulières pourraient expliquer les faibles densités de la population de crépidule dans la baie de Morlaix : le faible recrutement permettrait le maintien mais pas l'expansion locale de la population. Dunstan et Bax (2007) ont obtenu des résultats proches lors de leur étude de l'étoile de mer invasive *Asterias amurensis* en démontrant que dans certaines conditions hydrodynamiques les larves étaient dans l'incapacité de se maintenir au dessus des populations entraînant une baisse du recrutement et par la suite une diminution de la densité des adultes sur le fond avec comme risque majeur l'apparition d'un effet Allee* précédant la possible extinction de la population.

Les effets négatifs attribuables à la phase larvaire sont ainsi souvent indissociables de l'hydrodynamisme particulier rencontré par la population larvaire. Ceci renvoie à un problème formulé dans les années 70 par Müller (1974) comme le « paradoxe de la dérive » (*drift paradox*), pour décrire les difficultés de persistance de populations d'espèces des eaux douces, à cycle de vie complexe, sous des conditions de courants unidirectionnels avec comme cas extrême les milieux de rivière. En milieu marin, cette problématique a été également récemment discutée dans le cadre d'une étude de (Byers et Pringle 2006) sur la dynamique de populations invasives soumises à un fort courant moyen. En utilisant des modèles hydrodynamiques, ces auteurs ont montré que trois facteurs permettaient aux populations de persister : (1) la présence d'une reproduction étendue sur plusieurs saisons permettant d'augmenter les chances de rétention du fait des variations de courants rencontrées

* L'effet Allee décrit un scénario dans lequel des populations à faible effectif sont affectées par une relation positive entre le taux d'accroissement et la densité. Des populations de petite taille ou de faible densité peuvent subir un recrutement moindre, ou une mortalité supérieure, résultant en une nouvelle décroissance de la taille (ou baisse de la densité). La plupart du temps, le point final de cette réaction en boucle est l'extinction de la population (Stephens et Sutherland 1999)

par les larves, (2) la capacité à produire des larves de courte durée de vie, augmentant les chances de rétention et (3) la capacité de produire ces larves en très grandes quantités. Nos résultats comme ces études soulignent la nécessité d'intégrer des approches couplant l'étude des propriétés biologiques des larves d'invertébrés marins avec des approches modélisant le transport larvaire.

V.3. CRITIQUES ET PERSPECTIVES DE TRAVAIL

V.3.1. LIMITE DE LA RELATION PLD VS DISTANCE DE DISPERSION

Une des conclusions de ce travail de thèse est que les capacités dispersives de *C. fornicata* pourraient être modulées en fonction des températures rencontrées par les larves. Cette conclusion repose naturellement sur l'hypothèse qu'il existe une relation positive et significative entre la durée de vie larvaire et la distance de dispersion.

Comme nous l'avons vu dans l'introduction et au cours du chapitre IV, plusieurs études ont mis en évidence l'existence d'une telle relation (e.g. Siegel et al. 2003 ; Shanks et al. 2003). Néanmoins, dans l'une de ces études (Shanks et al. 2003), les auteurs avaient observé que pour certaines espèces utilisées dans la construction de la relation les distances de dispersion estimées par la durée de vie des propagules étaient supérieures aux distances mesurées par d'autres approches, suggérant l'existence de phénomènes de rétention

Par ailleurs, de nombreux exemples de la littérature contredisent cet attendu. Partant du postulat que chez les organismes marins, une longue durée de vie larvaire correspond à une grande capacité dispersive se traduisant par d'importants flux de gènes (Palumbi 1994), Teske et al. (2007) ont comparé la structure génétique le long des côtes sud-africaines de cinq invertébrés marins aux modes de développement distincts : (1) deux espèces, le décapode *Upogebia africana* et le bivalve *Perna perna*, possédant une phase larvaire à longue vie planctonique (27 et 15-20 jours, respectivement), (2) une espèce avec une larve à vie planctonique courte, le décapode *Hymenosoma orbiculare* ne possédant pas de stade mégalope et (3) deux espèces à développement direct, l'isopode *Exosphaeroma hylecoetes* et le cumacé *Iphinoe truncata*. En accord avec leur attendu, les auteurs ont montré que la structure génétique était plus faible pour les trois espèces possédant une phase larvaire comparée aux espèces à développement direct. En revanche, ils n'ont pas identifié de différences notables entre les espèces à courte et longue durée de vie larvaire. Ainsi, la pertinence de la relation entre la durée de vie larvaire et la distance de dispersion reste un

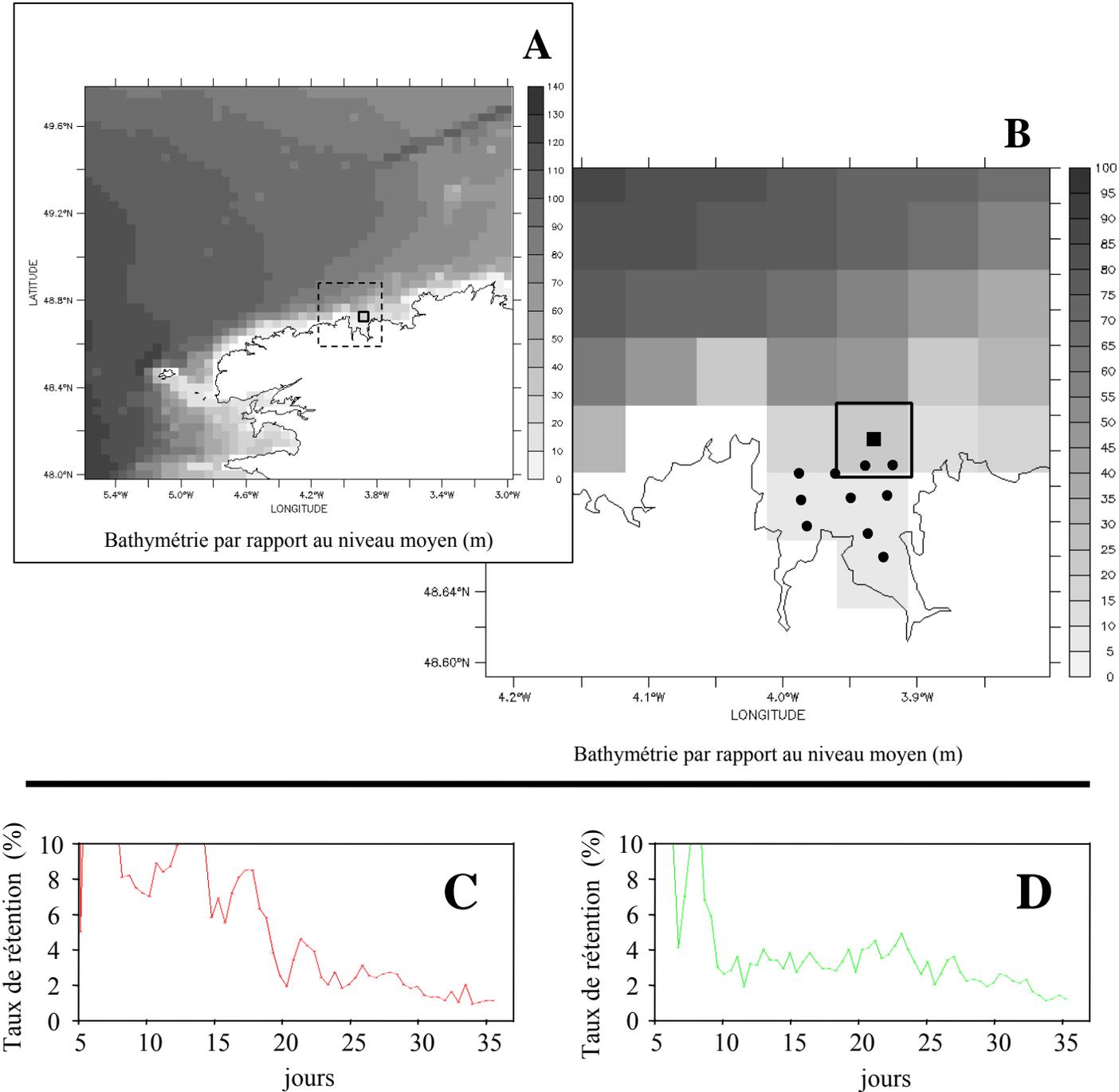


Figure V.2. Simulation de la dispersion des larves de *Crepidula fornicata* émises en sortie de la baie de Morlaix. Présentation de la zone considérée lors des simulations (A) et de la position du point d'émission (3.881°W 48.72°N) en sortie de la baie de Morlaix indiqué par le carré noir (B). Les points échantillonnés lors de l'étude de la distribution spatiale des larves dans la baie (cf. chapitre I) sont indiqués par les points noirs. Le carré en ligne pleine (Longitude entre 3.91°W et 3.857°W et latitude entre 48.7°N et 48.736°N), correspondant à la maille du modèle de 4x4 km, indique la zone où sont calculés les taux de rétention journaliers pour les mois d'avril 2005 (C) et juin 2005 (D).

Le modèle utilisé pour les simulations est le modèle hydrodynamique MARS 3D (Lazure et Dumas 2008) avec la configuration "Golfe de Gascogne Étendu". Les limites du modèle 3D sont: 50.8°N -43.2°N en latitude et 3.08°W -8.08°W en longitude. Le maillage est discrétisé sur la verticale en 30 couches sigma et la résolution horizontale est de 4 km de côté. Le forçage météorologique (vent, pression atmosphérique, température de l'air) est issu du modèle Arpège de MétéoFrance (résolution de 0,5°). Le modèle MARS utilise le long de ces limites ouvertes les conditions (champs de courant, de salinité et de température) calculées par un plus grand modèle 2D du plateau continental (40°N-65°N, 20°W-15°E, mailles de 5,6km de côté). 1000 larves sont émises de la couche la plus au fond et aucune mortalité larvaire n'est appliquée. (Présentation des 6 simulations effectuées en figure V.3)

important sujet d'étude en écologie marine et nombre d'études menées sur ce sujet pourraient conclure avec cette citation de Lester et al. (2007): '*Pelagic larval duration is far from a perfect measure of dispersal. There is increasing evidence that some larvae are capable of surprisingly sophisticated behaviours [...], and both larval behaviour and complex oceanographic mechanisms can result in high levels of self-recruitment for some species with moderate to long-larval durations [...]. Thus, in some cases PLD may be a poor indicator of mean dispersal distance.*

Une perspective à mon travail de thèse serait ainsi d'intégrer les résultats obtenus sur la variabilité des durées de vie larvaire en baie de Morlaix chez *Crepidula fornicata* dans des modèles couplés biologie-physique de transport larvaire pour pouvoir réellement quantifier l'influence des variations de la durée de vie larvaire sur les distances de dispersion en fonction des conditions hydrodynamiques rencontrées par la larve au cours de son développement. Actuellement aucun modèle hydrodynamique de ce type n'est disponible à l'échelle de la baie de Morlaix, y compris pour étudier les transports larvaires. Cependant, pour pouvoir apporter un tout premier élément de discussion, des simulations individu-centré ont été réalisées par Sakina Ayata qui, dans le cadre de sa thèse (dir. E. Thiébaud), utilise de tels modèles pour étudier la dispersion larvaire à l'échelle de la Manche et du Golf de Gascogne. Dans le modèle utilisé, MARS 3D (configuration Golfe de Gascogne Étendu, Lazure et Dumas 2008), il est possible d'utiliser un point d'injection en sortie de la baie de Morlaix (Fig. V.2A-B). Nous avons utilisé ce modèle pour observer la distribution de larves caractérisée par trois valeurs de durée de vie larvaire (2, 4 et 6 semaines), avec des dates d'émission en avril 2005 et juin 2005. Ces dates reflètent ainsi les conditions de début de saison d'émission caractérisées par de longues durées de vie larvaire, et des conditions de milieu de saison d'émission caractérisées par de courtes durées de vie larvaire. La figure V.2C-D présente les taux de rétention obtenus dans la maille d'émission en sortie de baie. Il est intéressant de noter que cette maille où se situe le point d'émission est incluse dans la région E, région externe de la baie dans notre modèle analytique présenté au chapitre I (§I.1.3). Les taux de rétention calculé dans la maille y sont très faibles aussi bien lors d'une émission en avril qu'en juin 2005 (en dessous de 10% dès 15 jours de vie larvaire) et ces résultats renforcent l'idée d'un export massif des larves en dehors de la baie. La figure V.3 présente les résultats des simulations. Les figures V.3-A(iii) et 3B(i) correspondent aux cas extrêmes identifiés lors de mon travail de thèse : en avril nous avons calculé des durées de vie larvaire de plus de 40 jours tandis qu'en juin, elles variaient entre 15 et 20 jours. On observe que le panache larvaire au bout de 6 semaines (émission d'avril) est beaucoup plus étendu, notamment vers l'est,

(A) avril 2005

(B) juin 2005

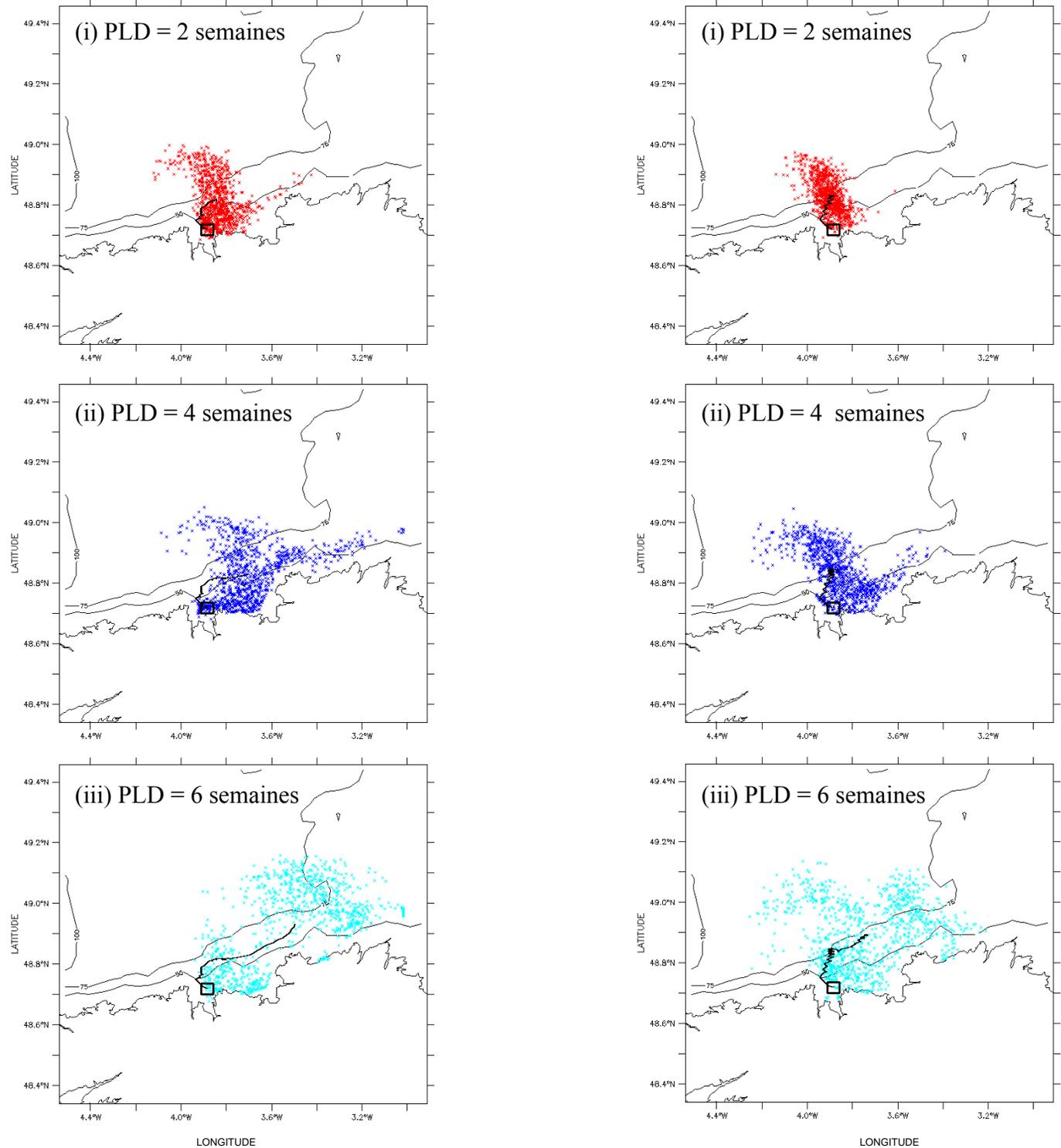


Figure V.3. Positions finales des larves de *Crepidula fornicata* émises en sortie de la baie de Morlaix en (A) avril et (B) juin 2005. Les positions finales ont été calculées pour des PLD de 2, 4 et 6 semaines. Les carrés noirs indiquent la zone (4 x 4 km) au sein de laquelle sont calculés les taux de rétention journaliers pour avril 2005 et juin 2005 (voir figure V2.C-D). La ligne noire indique la trajectoire du barycentre du nuage larvaire. Simulations effectuées par Sakina Ayata.

allant jusqu'à la limite du modèle (Fig. V.2) tandis qu'au bout de 2 semaines (émission de juin) les larves restent en grande majorité au nord du point d'émission. La comparaison entre les résultats obtenus pour ces deux dates de simulation permet de voir que pour une durée de vie larvaire identique les variations saisonnières des conditions climatiques influent également sur la dispersion avec par exemple, dans le cas d'une durée de vie larvaire de 6 semaines, un panache larvaire en juin beaucoup plus transporté vers l'ouest qu'en avril. Ces premiers résultats prometteurs mériteraient d'être approfondis.

V.3.2. AUTORECRUTEMENT VS ALLORECRUTEMENT

Un paramètre qui n'a également pas pu être considéré dans mon travail de thèse, bien qu'il ait pu avoir un effet important sur la dynamique du pool larvaire étudié en baie de Morlaix, est la contribution de l'apport larvaire extérieur.

Dupont (2004) puis Lorion (2005) avaient réalisé une analyse temporelle de la diversité génétique entre années et entre cohortes au sein de la population benthique de la baie de Morlaix. Une des principales conclusions de ces travaux était le rôle majeur joué par l'autorecrutement dans le maintien de la population. Néanmoins, une étude basée sur des analyses d'assignations génétiques réalisées par Dupont et al. (2007) dans 17 populations de la Manche et de l'Atlantique Nord (cf. discussion du chapitre I) avait suggéré l'existence en parallèle d'apports larvaires en baie de Morlaix en provenance des baies environnantes. C'est en effet dans la baie de Morlaix que les taux d'auto-assignation génétique avaient été les plus faibles (cf. discussion du chapitre I).

L'analyse génétique directe du pool larvaire pourrait permettre de mieux appréhender la relation entre phase larvaire et phase benthique, notamment pour vérifier que les larves échantillonnées dans la baie proviennent majoritairement des adultes présents sur le site. Cette étude repose sur la mise en évidence de signatures génétiques des différentes sources potentielles.

Par ailleurs, une étude du pool larvaire pourrait nous permettre d'affiner les études des processus de reproduction et de recrutement en analysant la variabilité temporelle de la structure génétique du pool larvaire et en la comparant avec celle des individus se sédentarisant au cours de l'année. Les résultats d'abondance et d'hétérogénéité de taille ont montré en effet une absence des grandes classes de tailles suggérant une importante mortalité au cours du développement larvaire, synonyme d'un important goulot d'étranglement démographique, qui pourrait se traduire par une baisse de la diversité génétique entre les

différentes étapes du développement larvaire. La stratégie d'échantillonnage par un trait horizontal (cf. chapitre II) pourrait permettre d'obtenir un grand nombre de larves nécessaire à ce type d'analyse. Cependant, du fait de l'absence de cohortes larvaires identifiables sur la base d'analyses de distribution des tailles dans les quelques échantillons dépouillés (voir également les structures des tailles des échantillons temporels en Fig II.10A-C dans le chapitre II), cette analyse sera certainement difficile à réaliser. Pour cette raison, afin de tester l'hypothèse de diminution de la diversité génétique entre larves jeunes et âgées, il conviendra de travailler sur les classes de tailles situées aux extrémités de la distribution.

V.3.3. LIMITES DE L'APPROCHE EXPERIMENTALE MONO-FACTORIELLE

Comme nous l'avons rappelé dans l'introduction de cette thèse, les facteurs influençant le développement larvaire sont multiples et leurs variations peuvent avoir des effets divers aussi bien sur la larve elle-même (ex : taux de croissance, mortalité) que sur les juvéniles qui en résultent (ex : taille à la sédentarisation, performance de croissance). Le suivi larvaire sur les trois années ayant mis en évidence la présence de larves sur une large gamme de température, nous choisis d'étudier l'influence des températures rencontrées *in situ* sur le développement larvaire. Bien que nos résultats expérimentaux soient sans ambiguïté sur l'effet de la température sur le développement larvaire de *Crepidula fornicata*, l'extrapolation de données expérimentales aux conditions du milieu naturel reste délicate. Une des raisons majeures est la prise en compte d'un seul facteur environnemental dans notre étude. Plusieurs questions se posent alors : l'influence d'autres facteurs est-elle antagoniste ou synergique de l'influence de la température ? Par exemple, existe-t'il une source de nourriture disponible pour la larve permettant de contrebalancer les effets négatifs des basses températures ? Est-ce que la larve est sensible aux faibles dessalures observées en début de saison de reproduction ? Les variations saisonnières d'autres facteurs non-mesurés dans notre étude tels que la teneur en oxygène dissout, influencent-elles le développement larvaire ?

Le suivi larvaire et l'enregistrement en simultané de trois paramètres environnementaux (salinité, température et teneur en chlorophylle *a*) ont montré que les teneurs en chlorophylle *a* fluctuaient fortement durant la période de présence des larves, impliquant notamment la présence de larves en dehors des périodes de bloom phytoplanctonique. Ces observations ont amené à réfléchir sur l'importance du facteur nourriture, aussi bien en termes de quantité que de qualité, dans le développement larvaire.

Des données expérimentales préliminaires obtenues lors du stage de Master 2 de Frédérique Edmond auquel j'ai contribué (Edmond 2007) ont montré que les larves de crépidules étaient capables de se nourrir de la microalgue *Micromonas pusilla* (taille d'environ 2 μ m), espèce dominant le picophytoplancton dans les périodes de non-bloom (Not et al. 2004). Bien que les taux de croissance mesurés lors des élevages étaient très faibles (<5 μ m j⁻¹), les taux de survie mesurés jusqu'à l'acquisition de la compétence étaient comparables à ceux obtenus dans les élevages larvaires nourris avec *Isochrysis galbana* en conditions non-limitantes suggérant la capacité pour les larves de se maintenir vivantes dans le plancton jusqu'à l'arrivée de conditions plus favorables. Ces travaux seraient à poursuivre notamment par des expériences croisées température / nourriture pour quantifier le niveau d'interaction de ces deux facteurs environnementaux fondamentaux dans le développement larvaire.

En résumé trois perspectives émergent de ce travail de thèse :

1. Mieux quantifier l'influence des variations de durée de vie larvaire sur la dispersion des larves de *Crepidula fornicata* issues de la baie de Morlaix, à l'aide d'un modèle couplé biologie-physique à maille plus fine (meilleure appréhension de l'hydrodynamisme de la baie de Morlaix), qui permettrait également d'étudier l'origine des larves présentes dans la baie (modèle intégrant des populations avoisinantes).
2. Utiliser les échantillons larvaires et benthiques disponibles pour approfondir notre connaissance du fonctionnement de la population de la baie de Morlaix grâce à des approches de génétique des populations.
3. Etudier l'influence d'autres facteurs sur le développement de la larve de crépidule et dans l'avenir mettre en place des expérimentations avec plusieurs facteurs croisés.

RÉFÉRENCES

A

- Amend, M. et A. Shanks. 1999. Timing of larval release in the mole crab *Emerita talpoida*. Marine Ecology Progress Series **183**:295-300.
- Anger, K. 1983. Temperature and the larval development of *Hyas araneus* L. (Decapoda: Majidae): extrapolation of laboratory data to field conditions. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **69**:203-215.
- Annis, E. R. 2004. Biology and ecology of larval lobsters (*Homarus americanus*): implications for population connectivity and larval transport. University of Maine, Orono.
- Ayata, S. D., C. Ellien, F. Dumas, S. Dubois, et E. Thiebaut. soumis. Modelling larval dispersal and settlement of the reef-building polychaete *Sabellaria alveolata*: role of hydroclimatic processes on the sustainability of biogenic reefs. Continental Shelf Research.

B

- Bachelet, G., C. Cazaux, H. Gantès, et P.-J. Labourg. 1980. Contribution à l'étude de la faune marine de la région d'Arcachon. Bulletin du Centre d'Etude et de Recherche Scientifique de Biarritz **13**:45-64.
- Bachelet, G., B. Simon-Bouhet, C. Desclaux, P. Garcia-Meunier, G. Mairesse, X. de Montaudouin, H. Raigné, K. Randriambao, P.-G. Sauriau, et F. Viard. 2004. Invasion of the eastern Bay of Biscay by the nassariid gastropod *Cyclope neritea*: origin and effects on resident fauna. Marine Ecology Progress Series **276**:147-159.
- Barnay, A.-S., C. Ellien, F. Gentil, et E. Thiébaud. 2003. A model study on variations in larval supply: are populations of the polychaete *Owenia fusiformis* in the English Channel open or closed? Helgoland Marine Research **56**:229-237.
- Baynes, B. L. 1965. Growth and delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia* **2**:1-47.
- Beaugrand, G. et P. C. Reid. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**:801-817.
- Beaumont, A. R. et M. D. Budd. 1982. Delayed growth of mussel (*Mytilus edulis*) and scallop (*Pecten maximus*) veligers at low temperatures. *Marine Biology* **71**:97-100.
- Belkhir, K., P. Borsa, J. Goudet, L. Chikhi, et F. Bonhomme. 2004. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Population, Interactions, Université Montpellier II.
- Ben Rais Lasram, F., J. A. Tomasini, F. Guilhaumon, M. S. Romdhane, T. Do Chi, et D. Mouillot. 2008. Ecological correlates of dispersal success of Lessepsian fishes. *Marine Ecology Progress Series* **363**:273-286.
- Beukema, J. J., P. J. C. Honkoop, et R. Dekker. 1998. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. *Hydrobiologia* **375-376**:23-34.
- Bhaud, M. 2000. Two contradictory elements determine invertebrate recruitment: dispersion of larvae and spatial restrictions on adults. *Oceanologica Acta* **23**:409-422.
- Black, K. P., S. L. Gay, et J. C. Andrews. 1990. Residence times of neutrally-buoyant matter such as larvae, sewage or nutrients on coral reefs. *Coral Reefs* **9**:105-114.
- Blanchard, M. 1995. Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français. *Halictis* **24**:75-86.

- Blanchard, M. 1995. Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français. *Haliotis* **24**:75-86.
- Blanchard, M. 1997. Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L.1758) in Europe: current state and consequences. *Scientia Marina* **61**:109-118.
- Blanchard, M. et A. Ehrhold. 1999. Cartographie et évaluation du stock de crépidules (*Crepidula fornicata* L.) en baie du Mont Saint-Michel. *Haliotis* **28**:11-20.
- Blanchard, M., J. A. Pechenik, E. Giudicelli, J. P. Connan, et R. Robert. 2008. Competition for food in the larvae of two marine molluscs, *Crepidula fornicata* and *Crassostrea gigas*. *Aquatic living resources* **21**:197-205.
- Bos, O. G., I. E. Hendriks, M. Strasser, P. Dolmer, et P. Kamermans. 2006. Estimation of food limitation of bivalve larvae in coastal waters of north-western Europe. *Journal of sea research* **55**:191-206.
- Bos, O. G., C. J. M. Philippart, et J. Van der Meer. 2007. Effects of temporary food limitation on development and mortality of *Macoma balthica* larvae. *Marine Ecology Progress Series* **330**:155-162.
- Botsford, L. W., A. Hastings, et S. D. Gaines. 2001. Dependence of sustainability on the configuration of marine reserves and larval dispersal distance. *Ecology Letters* **4**:144-150.
- Brante, A. J. 2007. Intracapsular limitations in two gastropod species with contrasting developmental modes: *Crepidula fornicata* and *C. coquimbensis*. Pontifica Universidad Catolica de Chile, Chili.
- Bryars, S. R. et J. N. Havenhand. 2004. Temporal and spatial distribution and abundance of blue swimmer crab (*Portunus pelagicus*) larvae in a temperate gulf. *Marine and Freshwater Research* **55**:809-818.
- Bryars, S. R. et J. N. Havenhand. 2006. Effects of constant and varying temperatures on the development of blue swimmer crab (*Portunus pelagicus*) larvae: Laboratory observations and field predictions for temperate coastal waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **329**:218-229.
- Butman, C. A. 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* **25**:113-166.
- Byers, J. E. et J. M. Pringle. 2006. Going against the flow: retention, range limits and invasions in advective environments. *Marine Ecology Progress Series* **313**:27-41.

C

- Cabioch, L. 1968. Contributions à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie Marine* **9**:493-720.
- Cabioch, L. et J.-L. Douvillé. 1979. La circulation des eaux dans la baie de Morlaix et ses abords: premières données obtenues par suivis de flotteurs dérivants. *Travaux de la Station Biologique de Roscoff* **26**:11-20.
- Carlton, J. T. 1992. Introduced marine and estuarine mollusks of North America: an end-of-the-20th-century perspective. *Journal of Shellfish Research* **11**:489-505.
- Carlton, J. T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation* **78**:97-106.
- Carlton, J. T. et J. B. Geller. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* **261**:78-82.
- Carlton, J. T. et G. Ruiz. 2005. Vector science and integrated vector management in bioinvasion ecology: Conceptual Framework. Pages 36-56 *in* H. A. Mooney, Mack,

- R.N., McNeely J.A., Neville L.E., Schei, P.J., Waage, J.K., editor. Invasive alien species A new synthesis. Island Press, Washington, Covelo, London.
- Chauvaud, L. 1998. La coquille St Jacques en rade de Brest: un modèle biologique d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Chen, Y.-H., P.-T. Shaw, et T. G. Wolcott. 1997. Enhancing estuarine retention of planktonic larvae by tidal currents. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **45**:525-533.
- Chia, F. S. et R. Koss. 1978. Development and metamorphosis of the planktotrophic larvae of *Rostanga pulchra* (Mollusca: Nudibranchia). *Marine Biology* **46**:109-119.
- Chícharo, L. et M. A. Chícharo. 2001. Effects of environmental conditions on planktonic abundances, benthic recruitment and growth rates of the bivalve mollusc *Ruditapes decussatus* in a Portuguese coastal lagoon. *Fisheries Research* **53**:235-250.
- Chicharo, L. M. Z. et M. A. Chicharo. 2000. Estimation of the life history parameters of *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) larvae in a coastal lagoon (Ria Formosa - south Portugal). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **243**:81-94.
- Chipperfield, P. N. J. 1951. The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Blackwater, Essex. *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.* **30**:49-71.
- Chiu, J. M.-Y., V. Thiyagarajan, J. A. Pechenik, O. S. Hung, et P.-Y. Qian. 2007. Influence of bacteria and diatoms in biofilms on metamorphosis of the marine slipper limpet *Crepidula onyx*. *Marine biology* **151**:1417-1431.
- Christensen, J. H., J. Räisänen, T. Iversen, D. Bjørge, O. B. Christensen, et M. Rummukainen. 2001. A synthesis of regional climate change simulations - A Scandinavian perspective. *Geophysical Research Letters* **28**:1003-1006.
- Coe, W. R. 1936. Sexual phases in *Crepidula*. *The Journal of Experimental Zoology* **72**:455-477.
- Coe, W. R. 1949. Divergent methods of development in morphologically similar species of prosobranch gastropods. *Journal of Morphology* **84**:383-399.
- Cohen, A. N. et J. T. Carlton. 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* **279**:555-558.
- Colautti, R. I., I. A. Grigorovich, et H. J. MacIsaac. 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* **8**:1023-1037.
- Cole, H. A. 1982. The American slipper limpet (*Crepidula fornicata* L.) on Cornish oyster beds. *Fishery Investigations* **17**:1-13.
- Collin, R. 1995. Sex, size and position: a test of models predicting size at sex change in the protandrous gastropod *Crepidula fornicata*. *The American Naturalist* **146**:815-831.
- Colobert-Le Floch, I. 2001. Absorption et régénération de l'azote dans les systèmes côtiers; réponse à des apports massifs de nitrate. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Coma, R., M. Ribes, J.-M. Gili, et M. Zabala. 2000. Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **15**:448-453.
- Comtet, T. et P. Riera. 2006. delta C-13 and delta N-15 changes after dietary shift in veliger larvae of the slipper limpet *Crepidula fornicata*: an experimental evidence. *Helgolander Marine Research* **60**:281-285.
- Conklin, E. G. 1897. The embryology of *Crepidula*, a contribution to the cell lineage and early development of some marine gastropods. *Journal of Morphology* **13**:1-226.
- Coum, A. 1979. La population de crépidules *Crepidula fornicata* (L. 1758) en rade de Brest: écologie et dynamique. Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Cowen, R. K., G. Gawarkiewicz, J. Pineda, S. R. Thorrold, et F. E. Werner. 2007. Population connectivity in marine systems: an overview. *Oceanography* **20**:14-21.
- Cowen, R. K. et S. Sponaugle. 2008. Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science* **1**:443-466.

Cushing, D. H. 1975. Marine ecology and fisheries, London.

D

- Dame, R. F. et D. M. Allen. 1996. Between estuaries and the sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **200**:169-185.
- Dauvin, J.-C. 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Davenport, J., L. D. Gruffydd, et A. R. Beaumont. 1975. An apparatus to supply water of fluctuating salinity and its use in a study of the salinity tolerance of larvae of the scallop *Pecten maximus* L. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* **55**:391-409.
- Dawirs, R. R. 1979. Effect of temperature and salinity on larval development of *Pagurus bernhardus* (Decapoda, Paguridae). *Marine Ecology Progress Series* **1**:323-329.
- Dawirs, R. R. 1985. Temperature and larval development of *Carcinus maenas* (Decapoda) in the laboratory; predictions of larval dynamics in the sea. *Marine Ecology Progress Series* **24**:297-302.
- de Montaudouin, X., D. Labarraque, K. Giraud, et G. Bachelet. 2001. Why does the introduced gastropod *Crepidula fornicata* fail to invade Arcachon Bay (France)? *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.* **81**:97-104.
- de Montaudouin, X. et P. G. Sauriau. 1999. The proliferating gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.* **79**:1069-1077.
- de Vooy, C. G. N. 1999. Numbers of larvae and primary planigrades of the mussel *Mytilus edulis* in the western Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research* **41**:189-201.
- Dekker, R. et J. J. Beukema. 1999. Relations of summer and winter temperatures with dynamics and growth of two bivalves, *Tellina tenuis* and *Abra tenuis*, on the northern edge of their intertidal distribution. *Journal of Sea Research* **42**:207-220.
- deRivera, C. E., N. G. Hitchcock, S. J. Teck, A. H. Hines, et G. M. Ruiz. 2007. Larval development rate predicts range expansion of an introduced crab. *Marine Biology* **150**:1275-1288.
- Deslou-Paoli, J. M. 1985. *Crepidula fornicata* L. (gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron: structure, dynamique et production d'une population. *Oceanologica Acta* **8**:453-460.
- Deslous-Paoli, J.-M. et M. Héral. 1986. *Crepidula fornicata* L. (Gastéropode, Calyptraeidae) dans le bassin de Marennes-Oléron : composition et valeur énergétique des individus et des pontes. *Oceanologica Acta* **9**:305-311.
- Dethier, M. N., K. McDonald, et R. R. Strathmann. 2003. Colonization and connectivity of habitat patches for coastal marine species distant from source populations. *Conservation Biology* **17**:1024-1035.
- DiBacco, C., D. Sutton, et L. McConnico. 2001. Vertical migration behavior and horizontal distribution of brachyuran larvae in a low-inflow estuary: implications for bay-ocean exchange. *Marine Ecology Progress Series* **217**:191-206.
- Drent, J. 2002. Temperature responses in larvae of *Macoma balthica* from a northerly and southerly population of the European distribution range. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **275**:117-129.
- Duarte, C. M. 2007. Marine ecology warms up to theory. *Trends in Ecology and Evolution* **22**:331-333.

- Dudas, S. E. et J. F. Dower. 2006. Reproductive ecology and dispersal potential of varnish clam *Nuttallia obscurata*, a recent invader in the Northeast Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **320**:195-205.
- Dudas, S. E., J. F. Dower, et B. R. Anholt. 2007. Invasion dynamics of the varnish clam (*Nuttallia obscurata*): a matrix demographic modeling approach. *Ecology* **88**:2084-2093.
- Dunstan, P. K. et N. J. Bax. 2007. How far can marine species go? Influence of population biology and larval movement on future range limits. *Marine Ecology Progress Series* **344**:15-28.
- Dupont, L. 2004. Invasion des côtes françaises par le mollusque exotique *Crepidula fornicata* : contribution de la dispersion larvaire et du système de reproduction au succès de la colonisation. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Dupont, L., C. Ellien, et F. Viard. 2007. Limits to gene flow in the slipper limpet *Crepidula fornicata* as revealed by microsatellite data and a larval dispersal model. *Marine Ecology Progress Series* **349**:125-138.
- Dupont, L., D. Jollivet, et F. Viard. 2003. High genetic diversity and ephemeral drift effects in a successful introduced mollusc (*Crepidula fornicata*: Gastropoda). *Marine Ecology Progress Series* **253**:183-195.
- Dupont, L., J. Richard, Y.-M. Paulet, G. Thouzeau, et F. Viard. 2006. Gregariousness and protandry promote reproductive insurance in the invasive gastropod *Crepidula fornicata*: evidence from assignment of larval paternity. *Molecular Ecology*.
- Dupont, L. et F. Viard. 2003. Isolation and characterization of highly polymorphic microsatellite markers from the marine invasive species *Crepidula fornicata* (Gastropoda: Calyptraeidae). *Molecular Ecology Notes* **3**:180-182.
- Dupouy, H. et D. Latrouite. 1979. Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc. *Science et Pêche, Bulletin de l'Institut des Pêches Maritimes* **292**:13-19.

E

- Eckert, G. 2003. Effects of planktonic period on marine population fluctuations. *Ecology* **84**:372-383.
- Edmond, F. 2007. Nutrition des larves du gastéropode invasif *Crepidula fornicata* (L.) en période de non-bloom : utilisation potentielle du picophytoplancton. Mémoire de Master 2 Océanographie et Environnements Marins. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Edwards, K. P., J. A. Hare, F. E. Werner, et H. Seim. 2007. Using 2-dimensional dispersal kernels to identify the dominant influences on larval dispersal on continental shelves. *Marine Ecology Progress Series* **352**:77-87.
- Edwards, M. et A. J. Richardson. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* **430**:881-884.
- Ehrhold, A., M. Blanchard, J. P. Auffret, et T. Garlan. 1998. Conséquences de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) sur l'évolution sédimentaire de la baie du Mont-Saint-Michel (Manche, France). *Géosciences de Surfaces* **327**:583-588.
- El Mousadik, A. et R. J. Petit. 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L. Skeels)] endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics* **92**:832-836.

Ellien, C. 2001. Modélisation du transport larvaire en Manche et conséquences sur le recrutement d'invertébrés à cycles benthopélagique. Importance relative des processus biologiques et hydrodynamiques. Université de Pierre et Marie Curie, Paris.

F

- Fisher, J. L. 2006. Seasonal timing and duration of brachyuran larvae in a high-latitude fjord. *Marine Ecology Progress Series* **323**:213-222.
- Fogarty, M. J. et L. W. Botsford. 2007. Population connectivity and spatial management of marine fisheries. *Oceanography* **20**:112-123.
- Freire, A. S., T. M. Absher, A. C. Cruz-Kaled, Y. Kern, et K. L. Elbers. 2006. Seasonal variation of pelagic invertebrate larvae in the shallow antarctic waters of Admiralty Bay (King George Island). *Polar Biology* **29**:294-302.
- Frontier, S. 1972. Calcul d'erreur sur un comptage de zooplancton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **10**:121-132.
- Frontier, S. et D. Pichod-Viale. 1991. *Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris.

G

- Gaines, S. D. et M. D. Bertness. 1992. Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Nature* **360**:579-580.
- Gaines, S. D. et J. Roughgarden. 1985. Spatial variation in larval concentrations as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* **67**:267-272.
- García de Severeyn, Y., H. Severeyn, W. Grant, et Y. Reverol. 2000. Effect of water temperature on larval development of the bivalve mollusk *Tivela mactroides*: evaluation in the laboratory and via simulation. *Ecological Modelling* **129**:143-151.
- Gaylord, B. et S. D. Gaines. 2000. Temperature or transport? Range limits in marine species solely mediated by flow. *The American Naturalist* **155**:769-789.
- Gebauer, P., K. Paschke, et K. Anger. 1999. Costs of delayed metamorphosis: reduced growth and survival in early juveniles of estuarine grapsid crab, *Chasmagnathus granulata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **238**:271-281.
- Geyer, W. R. et R. P. Signell. 1992. A reassessment of the role of tidal dispersion in estuaries and bays. *Estuaries* **15**:97-108.
- Giese, A. C. 1959. Comparative physiology: Annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Annual Review of Physiology* **22**:547-576.
- Giese, A. C. et J. S. Pearse. 1974. *Reproduction of marine invertebrates*, New York and London.
- Goudet, J. 2001. FSTAT: a program to estimate and test gene diversities and fixation Indices. Available from <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>.
- Gouletquer, P., G. Bachelet, P. G. Sauriau, et P. Noel. 2002. Open Atlantic coast of Europe - A century of introduced species into French waters. Pages 276-290 in E. Leppäkoski, S. Gollasch, and S. Olenin, editors. *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Griebeler, E. M. et A. Seitz. 2007. Effects of increasing temperatures on population dynamics of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*: implications from an individual-based model. *Oecologia* **151**:530-543.

- Gros, P. et J.-C. Cochard. 1978. Biologie de *Nyctiphanes couchii* (Crustacea, euphasiacea) dans le secteur Nord du Golfe de Gascogne. *Annales de l'Institut Océanographique* **54**:25-46.
- Grosberg, K. 1982. Intertidal zonation of barnacles: the influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. *Ecology* **63**:894-899.
- Grosberg, R. K. 1981. Competitive ability influences habitat choice in marine invertebrates. *Nature* **290**:700-702.
- Grosberg, R. K. et D. K. Levitan. 1992. For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends in Ecology and Evolution* **7**:130-133.
- Grosholz, E. D. 1996. Contrasting rates of spread for introduced species in terrestrial and marine systems. *Ecology* **77**:1680-1686.
- Grosholz, E. D. et G. M. Ruiz. 1995. Spread and potential impact of the recently introduced european green crab, *Carcinus maenas*, in central California. *Marine Biology* **122**:239-247.
- Grosholz, E. D. et G. M. Ruiz. 2003. Biological invasions drive size increases in marine and estuarine invertebrates. *Ecology Letters* **6**:700-705.
- Guillaud, J.-F., J.-C. Le Saulx, et M. Pommepuy. 1997. Compatibilité entre élevage conchylicole et rejets urbains dans l'estuaire de Morlaix (Finistère), Paris.

H

- Hadfield, M. G., E. J. Carpizo-Ituarte, K. del Carmen, et B. T. Nedved. 2001. Metamorphic competence, a major adaptive convergence in marine invertebrate larvae. *American Zoologist* **41**:1123-1131.
- Hadfield, M. G. et M. F. Strathmann. 1996. Variability, flexibility and plasticity in life histories of marine invertebrates. *Oceanologica Acta* **19**:323-334.
- Hamel, P., P. Magnan, P. East, M. Lapointe, et P. Laurendeau. 1997. Comparison of different models to predict the *in situ* embryonic developmental rate of fish, with special reference to white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**:190-197.
- Hellmann, J. J., J. E. Byers, B. G. Bierwagen, et J. S. Dukes. 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology* **22**:534-543.
- Hentschel, B. T. 1999. Complex life cycle in a variable environment: Predicting when the timing of metamorphosis shifts from resource dependent to developmentally fixed. *The American Naturalist* **154**:549-558.
- Highsmith, R. C. 1982. Induced settlement and metamorphosis of sand dollar (*Dendraster excentricus*) larvae in predator-free sites: adult sand dollar beds. *Ecology* **63**:329-337.
- Higuchi, R. 1989. Simple and rapid preparation of samples for PCR. Pages 31-38 in H. A. Erlich, editor. *PCR technology. Principles and applications for DNA amplification*. Stockton Press, New York.
- Hill, W. E., S. P. Keasler, M. W. Trucksess, P. Feng, C. A. Kaysner, et K. A. Lampel. 1991. Polymerase chain reaction identification of *Vibrio vulnificus* in artificially contaminated oysters. *Applied and Environmental Microbiology* **57**:707-711.
- Hoagland. 1975. Reproductive strategies and evolution in the genus crepidula (Gastropoda: Calyptraeidae). Harvard University, Cambridge.
- Hoagland, K. E. 1979. The behavior of three sympatric species of *Crepidula* (Gastropoda: Prosobranchia) from the Atlantic, with implications for evolutionary ecology. *Nautilus* **94**:143-149.

- Huey, R. B. et J. G. Kingsolver. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution* **4**:131-135.
- Hughes, T. P., A. H. Baird, E. A. Dinsdale, N. A. Moltschaniwskyj, M. S. Pratchett, J. E. Tanner, et B. L. Willis. 2000. Supply-side ecology works both ways: the link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology* **81**:2241-2249.
- Hui, W., R. G. Yulia, et L. G. Joseph. 2008. lawstat: An R package for law, public policy and biostatistics. *Journal of Statistical Software* **28**:1-26.

J

- Jackson, G. A. et R. R. Strathmann. 1981. Larval mortality from offshore mixing as a link between precompetent and competent periods of development. *The American Naturalist* **118**:16-26.
- Jarne, P. et P. J. L. Lagoda. 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology and Evolution* **11**:424-429.
- Jarrett, J. N. et J. A. Pechenik. 1997. Temporal variation in cyprid quality and juvenile growth capacity for an intertidal barnacle. *Ecology* **78**:1262-1265.
- Johns, M. 1981. Physiological studies on *Cancer irroratus* larvae. 1. Effects of temperature and salinity on survival, development rate and size. *Marine Ecology Progress Series* **5**:75-83.
- Johnson, K. B. et L. A. Brink. 1998. Predation on bivalve veligers by polychaete larvae. *Biological bulletin* **194**:297-303.
- Johnson, K. B. et A. L. Shanks. 2003. Low rates of predation on planktonic marine invertebrate larvae. *Marine Ecology Progress Series* **248**:125-139.
- Jones, A. 2005. GERUD 2.0: a computer program for the reconstruction of parental genotypes from half-sib progeny arrays with known or unknown parents. *Molecular Ecology Notes* **5**:708-711.
- Jones, G. P., S. Planes, et S. R. Thorrold. 2005. Coral reef fish larvae settle close to home. *Current Biology* **15**:1314-1318.
- Jonsson, P. R., K. M. Berntsson, et A. I. Larsson. 2004. Linking larval supply to recruitment: flow-mediated control of initial adhesion of barnacle larvae. *Ecology* **85**:2850-2859.

K

- Katsanevakis, S. et G. Verriopoulos. 2006. Modelling the effect of temperature on hatching and settlement patterns of meroplanktonic organisms: the case of the octopus. *Scientia Marina* **70**:699-708.
- Kempf, S. C. 1981. Long-lived larvae of the gastropod *Aplysia juliana*: do they disperse and metamorphose or just slowly fade away? *Marine Ecology Progress Series* **6**:61-65.
- Kinlan, B. P., S. D. Gaines, et S. E. Lester. 2005. Propagule dispersal and the scales of marine community process. *Diversity and Distributions* **11**:139-148.
- Kinlan, B. P. et A. Hastings. 2005. Rates of population spread and geographic range expansion, Inc, Sunderland, Massachusetts.
- Kirby, R. R., G. Beaugrand, J. A. Lindley, A. J. Richardson, M. Edwards, et P. C. Reid. 2007. Climate effects and benthic-pelagic coupling in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* **330**:31-38.

- Klinzing Estrella, M. S. et J. A. Pechenik. 2000. Evaluating whether velar lobe size indicates food limitation among larvae of the marine gastropod *Crepidula fornicata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **252**:255-279.
- Kolar, C. S. et D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**:199-204.
- Kowley, R. J. 1989. Settlement and recruitment of sea urchins (*Strongylocentrotus* spp.) In a sea-urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement processes? *Marine Biology* **100**:485-494.
- Krug, P. J. 2001. Bet-hedging dispersal strategy of a specialist marine herbivore: a settlement dimorphism among sibling larvae of *Alderia modesta*. *Marine Ecology Progress Series* **213**:177-192.

L

- Largier, J. L. 2003. Considerations in estimating larval dispersal distances from oceanographic data. *Ecological Applications* **13**:71-89.
- Lasbleiz, R. 2003. Etude de la distribution spatio-temporelle des larves de mollusques en baie du Mont Saint-Michel. Cas des bivalves et de la crépidule. Rapport de DES Sciences Naturelles. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Lazure, P. et F. Dumas. 2008. An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in Water Resources* **31**:233-250.
- Le Cam, S., J. A. Pechenik, M. Cagnon, et F. Viard. sous presse. Fast vs. slow larval growth rate in a invasive marine mollusc: does paternity matter? *Journal of Heredity*.
- 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*. Université de Caen, Caen.
- Le Pape, O., D. Guérault, et Y. Désaunay. 2004. Effect of an invasive mollusc, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series* **277**:107-115.
- Lefebvre, A., C. Ellien, D. Davoult, E. Thiébaud, et J.-C. Salomon. 2003. Pelagic dispersal of the brittle-star *Ophiothrix fragilis* larvae in a megatidal area (English Channel, France) examined using an advection/diffusion model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**:421-433.
- Legendre, P. et L. Legendre. 1998. Numerical ecology, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Leppäkoski, E. et S. Olenin. 2000. Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea. *Biological Invasions* **2**:151-163.
- Lesoway, M. P. et L. R. Page. 2008. Growth and differentiation during delayed metamorphosis of feeding gastropod larvae: signatures of ancestry and innovation. *Marine Biology* **153**:723-734.
- Lester, S. E., B. I. Ruttenberg, S. D. Gaines, et B. P. Kinlan. 2007. The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters* **10**:745-758.
- Leung, B., J. M. Drake, et D. M. Lodge. 2004. Predicting invasions: propagule pressure and the gravity of allee effect. *Ecology* **85**:1651-1660.
- Levin, L. A. 1986. The influence of tides on larval availability in shallow waters overlying a mudflat. *Bulletin of Marine Science* **39**:224-231.
- Levin, L. A. 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and comparative biology* **46**:282-297.

- Levin, L. A. et T. S. Bridges. 1995. Pattern and diversity in reproduction and development. Pages 1-48 in L. McEdwards, editor. Ecology of marine invertebrate larvae. CRC Press, Inc., Florida.
- Lewin, R. 1986. Supply-side ecology. *Science* **234**:25-27.
- Li, H. Y. et S. Y. Hong. 2007. The effect of temperature and salinity on survival and growth of *Crangon uritai* (Decapoda: Crangonidae) larvae reared in the laboratory. *Marine Ecology* **28**:1-8.
- Lima, G. M. et R. A. Lutz. 1990. The relationship of larval shell morphology to mode of development in marine prosobranch gastropods. *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.* **70**:611-637.
- Ling, S. D., C. R. Johnson, K. Ridgway, A. J. Hobday, et M. Haddon. 2008. Climate-driven range extension of sea urchin: inferring future trends by analysis of recent population dynamics. *Global Change Biology* **15**:719-731.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, et T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **20**:223-228.
- Loosanoff, V. L. 1959. The size and shape of metamorphosing larvae of *Venus (Mercenaria) mercenaria* grown at different temperatures. *Biological Bulletin* **117**:308-318.
- Lorenzen, C. J. 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll *a* concentration. *Deep-Sea Research* **13**:223-227.
- Lorion, J. 2005. Suivi temporel de *Crepidula fornicata* (Linné, 1758) en baie de Morlaix. Structure de la population et recrutement. Mémoire de Master 2 Ecologie et Biologie Evolutive. Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Lubet, P. et P. Le Gall. 1972. Recherches préliminaires sur la structure des populations de *Crepidula fornicata* Philb., mollusque mésogastéropode. *Bulletin de la société zoologique de France* **97**:211-222.

M

- Ma, H. 2005. Spatial and temporal variation in surfclam (*Spisula solidissima*) larval supply and settlement on the New Jersey inner shelf during summer upwelling and downwelling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **62**:41-53.
- MacEdward, L. R. 1985. Effects of temperature on the body form, growth, electron transport system activity, and development rate of an echinopluteus. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **93**:169-181.
- Maki, J. S., L. Ding, et J. Stokes. 2000. Substratum bacterial interactions and larval attachment: films and exopolysaccharides of *Halomonas marina* and their effect on barnacle cyprid larvae, *Balanus amphitrite* Darwin. *Biofouling* **16**:159-170.
- Mäkinen, T., M. Panova, et C. André. 2007. High levels of multiple paternity in *Littorina saxatilis*: hedging the bets? *Journal of Heredity* **98**:705-711.
- Mann, R. et J. M. Harding. 2003. Salinity tolerance of larval *Rapana venosa*: implications for dispersal and establishment of an invading predatory gastropod on the North American Atlantic Coast. *Biological bulletin* **204**:96-103.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* **27**:209-220.
- Marshall, D. J. et J. P. Evans. 2005. The benefits of polyandry in the free-spawning polychaete *Galeolaria caespitosa*. *Journal of Evolutionary Biology* **18**:735-741.
- Marshall, D. J., J. A. Pechenik, et M. J. Keough. 2003. Larval activity levels and delayed metamorphosis affect post-larval performance in the colonial, ascidian *Diplosoma listerianum*. *Marine Ecology-Progress Series* **246**:153-162.

- Marteil, L. 1963. La crépidule (*Crepidula fornicata* L.) en France. *Science et Pêche* **121**:1-6.
- Martel, C., J.-M. Guarini, G. Blanchard, P. G. Sauriau, C. Trichet, S. Robert, et P. Garcia-Meunier. 2004. Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. III. Comparison of biological traits with the resident species *Ocenebra erinacea*. *Marine Biology* **146**:93-102.
- Martin, S., G. Thouzeau, M. Richard, L. Chauvaud, F. Jean, et J. Clavier. 2007. Benthic community respiration in areas impacted by the invasive mollusk *Crepidula fornicata*. *Marine Ecology Progress Series* **347**:51-60.
- McQuaid, C. D. et T. E. Phillips. 2000. Limited wind-driven dispersal of intertidal mussel larvae: *in situ* evidence from the plankton and the spread of the invasive species *Mytilus galloprovincialis* in South Africa. *Marine Ecology Progress Series* **201**:211-220.
- Miller, A. W., G. M. Ruiz, M. S. Minton, et R. F. Ambrose. 2007. Differentiating successful and failed molluscan invaders in estuarine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* **332**:41-51.
- Miller, S. E. 1993. Larval period and its influence on post-larval life history: comparison of lecithotrophy and facultative planktotrophy in the aeolid nudibranch *Phestilla sibogae*. *Marine biology* **117**:635-645.
- Miron, G., B. Boudreau, et E. Bourget. 1995. Use of larval supply in benthic ecology: testing correlations between larval supply and larval settlement. *Marine Ecology Progress Series* **124**:301-305.
- Moksnes, P.-O. et H. Wennhage. 2001. Methods for estimating decapod larval supply and settlement: importance of larval behavior and development stage. *Marine Ecology Progress Series* **209**:257-273.
- Molinet, C., E. Niklitschek, C. A. Moreno, et A. Arévalo. 2008. Vertical distribution of early and competent larvae of *Concholepas concholepas* in two systems of Chilean inland seas. *Marine Biology* **153**:779-787.
- Moloney, C. L., L. W. Botsford, et J. L. Largier. 1994. Development, survival and timing of metamorphosis of planktonic larvae in a variable environment: the Dungeness crab as an example. *Marine Ecology Progress Series* **113**:61-79.
- Morgan, S. G. 1995a. Life and death in the plankton: Larval mortality and adaptation. *Ecology of marine invertebrate larvae* **CRC Press**:279-322.
- Morgan, S. G. 1995b. The timing of larval release. *Ecology of marine invertebrate larvae* **CRC Press**:157-192.
- Morse, A. N. C. et D. E. Morse. 1984. Recruitment and metamorphosis of *Haliotis* larvae induced by molecules uniquely available at the surfaces of crustose red algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **75**:191-215.
- Morse, D. E., N. Hooker, H. Duncan, et L. Jensen. 1979. G-aminobutyric acid, a neurotransmitter, induces planktonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis. *Science* **204**:407-410.
- Müller, J., S. Wöll, U. Fuchs, et A. Seitz. 2001. Genetic interchange of *Dreissena polymorpha* populations across a canal. *Heredity* **86**:103-109.
- Müller, K. 1974. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:309-323.

N

- Nehring, S. 2006. Four arguments why so many alien species settle into estuaries, with special reference to the German river Elbe. *Helgoland Marine Research* **60**:127-134.

- Nei, M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- Not, F., M. Latasa, D. Marie, T. Cariou, D. Vaultot, et N. Simon. 2004. A single species, *Micromonas pusilla* (Prasinophyceae), dominates the eukaryotic picoplankton in the Western English Channel. *Applied and Environmental Microbiology* **70**:4064-4072.

O

- O'Connor, M. I., J. F. Bruno, S. D. Gaines, B. S. Halpern, S. E. Lester, B. P. Kinlan, et J. M. Weiss. 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **104**:1266-1271.
- Occhipinti-Ambrogi, A. 2007. Global change and marine communities: alien species and climate change. *Marine Pollution Bulletin* **55**:342-352.
- Olson, R. R. et M. H. Olson. 1989. Food limitation of planktotrophic marine invertebrate larvae: does it control recruitment success? *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**:225-247.
- Orton, J. H. 1920. Sea-temperature, breeding and distribution of marine animals. *Journal of Marine Biology Association U.K* **12**:339-366.

P

- Paine, R. T. et S. A. Levin. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs* **51**:145-178.
- Palumbi, S. R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **25**:547-572.
- Paulmier, G. 1969. Le microplancton des rivières de Morlaix et de la Penzé. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* **33**:311-332.
- Pawlik, J. R. 1986. Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Sabellariidae Polychaeta). *Marine Biology* **91**:59-68.
- Pawlik, J. R. 1990. Natural and artificial induction of metamorphosis of *Phragmatopoma lapidosa californica* (Polychaeta Sabellaridae), with a critical look at the effects of bioactive compounds on marine invertebrate larvae. *Bulletin of Marine Science* **46**:512-536.
- Pawlik, J. R. 1992. Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **30**.
- Pearse, J. S., J. B. McClintock, et I. Bosch. 1991. Reproduction of antarctic benthic marine invertebrates: tempos, modes, and timing. *American Zoologist* **31**:65-80.
- Pechenik, J. A. 1984. The relationship between temperature, growth rate, and duration of planktonic life for larvae of the gastropod *Crepidula fornicata* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **74**:241-257.
- Pechenik, J. A. 1986. Field evidence for delayed metamorphosis of larval gastropods: *Crepidula plana* Say, *C. fornicata* (L.), and *Bittium alternatum* (Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **97**:313-319.
- Pechenik, J. A. 1990. Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates: does it occur? is there a price to pay? *Ophelia* **32 (1-2)**:63-94.
- Pechenik, J. A. 1999. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series* **177**:269-297.

- Pechenik, J. A. 2006. Larval experience and latent effects - metamorphosis is not a new beginning. *Integrative and Comparative Biology* **46**:323-333.
- Pechenik, J. A., M. S. Estrella, et K. Hammer. 1996a. Food limitation stimulates metamorphosis of competent larvae and alters postmetamorphic growth rate in the marine prosobranch gastropod *Crepidula fornicata*. *Marine Biology* **127**:267-275.
- Pechenik, J. A. et L. S. Eyster. 1989. Influence of delayed metamorphosis on the growth and metabolism of young *Crepidula fornicata* (Gastropoda) juveniles. *Biological Bulletin* **176**:14-24.
- Pechenik, J. A., B. Fried, et H. L. Simpkins. 2001a. *Crepidula fornicata* is not a first intermediate host for trematodes: who is? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **261**:211-224.
- Pechenik, J. A., T. Gleason, D. Daniels, et D. Champlin. 2001b. Influence of larval exposure to salinity and cadmium stress on juvenile performance of two marine invertebrates (*Capitella* sp. I and *Crepidula fornicata*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **264**:101-114.
- Pechenik, J. A., K. Hammer, et C. Weise. 1996b. The effect of starvation on acquisition of competence and post-metamorphic performance in the marine prosobranch gastropod *Crepidula fornicata* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **199**:137-152.
- Pechenik, J. A. et W. D. Heyman. 1987. Using KCl to determine size at competence for larvae of the marine gastropod *Crepidula fornicata* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **112**:27-38.
- Pechenik, J. A., J. N. Jarrett, et J. Rooney. 2002. Relationships between larval nutritional experience, larval growth rates, juvenile growth rates, and juvenile feeding rates in the prosobranch gastropod *Crepidula fornicata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **280**:63-78.
- Pechenik, J. A. et S. H. Levine. 2007. Estimates of planktonic larval mortality using the marine gastropods *Crepidula fornicata* and *C. plana*. *Marine Ecology Progress Series* **344**:107-118.
- Pechenik, J. A. et G. M. Lima. 1984. Relationship between growth, differentiation, and length of larval life for individually reared larvae of the marine gastropod, *Crepidula fornicata*. *Biological Bulletin* **166**:537-549.
- Petersen, J. K. et I. Svane. 1995. Larval dispersal in the ascidian *Ciona intestinalis* (L.). Evidence for a closed population. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **186**:89-102.
- Philippart, C. J. M., H. M. van Aken, J. J. Beukema, O. G. Bos, G. C. Cadée, et R. Dekker. 2003. Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* **48**:2171-2185.
- Pilkington, M. C. et V. Fretter. 1970. Some factors affecting the growth of prosobranch veligers. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **20**:576-593.
- Pineda, J., J. A. Hare, et S. Sponaugle. 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography* **20**:22-39.
- Plus, M., D. Maurer, J.-Y. Stanisière, et F. Dumas. 2006. Caractérisation des composantes hydrodynamiques d'une lagune mésotidale, le Bassin d'Arcachon. Rapport IFREMER.
- Polk, P. 1962. Waarnemingen aangaande het voorkomen, de voortplanting, de settling en de groei van *crepidula fornicata* (L.). Bijdrage tot de kennis der mariene fauna van de belgische kust (III):47-80.
- Possingham, H. et J. Roughgarden. 1990. Spatial population dynamics of a marine organism with a complex life cycle. *Ecology* **71**:973-985.

- Proestou, D. A., M. R. Goldsmith, et S. Twombly. 2008. Patterns of male reproductive success in *Crepidula fornicata* provide new insight for sex allocation and optimal sex change. *Biological Bulletin* **214**:194-202.
- Pulfrich, A. 1997. Seasonal variation in the occurrence of planktic bivalve larvae in the Schleswig-Holstein Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* **51**:23-39.
- Purcell, J. F. H., R. K. Cowen, C. R. Hughes, et D. A. Williams. 2006. Weak genetic structure indicates strong dispersal limits: a tale of two coral reef fish. *Proceeding of the royal society B* **273**:1483-1490.

Q

- Qiu, J.-W. et P.-Y. Qian. 1997. Combined effects of salinity, temperature and food on early development of the polychaete *Hydroides elegans*. *Marine Ecology Progress Series* **152**.
- Quiniou, F. et M. Blanchard. 1987. Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata* L.) dans le secteur de Granville (Golfe normano-breton - 1985). *Haliotis* **16**:513-526.

R

- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Race, M. S. 1982. Competitive displacement and predation between introduced and native mud snails. *Oecologia* **54**:337-347.
- Raymond, M. et F. Rousset. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**:248-249.
- Reise, K., S. Olenin, et D. W. Thielges. 2006. Are aliens threatening European aquatic coastal ecosystems? *Helgoland Marine Research* **60**:77-83.
- Richard, J., M. Huet, G. Thouzeau, et Y.-M. Paulet. 2006. Reproduction of the invasive slipper limpet, *Crepidula fornicata*, in the Bay of Brest, France. *Marine biology* **149**:789-801.
- Richmond, C. E. et S. A. Woodin. 1996. Short-term fluctuations in salinity: effects on planktonic invertebrate larvae. *Marine Ecology Progress Series* **133**:167-177.
- Rodriguez, S. R., F. P. Ojeda, et N. C. Inestrosa. 1993. Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* **97**:193-207.
- Roegner, G. C. 2000. Transport of molluscan larvae through a shallow estuary. *Journal of Plankton Research* **22**:1779-1800.
- Roughgarden, J., S. D. Gaines, et H. Possingham. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* **241**:1460-1466.
- Rousset, F. 2008. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* **8**:103-106.
- Rumrill, S. S. 1990. Natural mortality of marine invertebrate larvae. *Ophelia* **32**:163-198.

S

- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson, et S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**:305-332.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. LeRoy Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, et D. H. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**:1770-1774.
- Salomon, J.-C. et M. Breton. 1991. Courants résiduels de marée dans la Manche. *Oceanologica Acta* **Vol. sp. N°11**:47-53.
- Sax, F. D. et J. H. Brown. 2000. The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography* **9**:363-371.
- Scheltema, R. S. 1967. The relationship of temperature to the larval development of *Nassarius obsoletus* (Gastropoda). *Biological bulletin of Laboratory, Woods Hole* **132**:253-265.
- Scheltema, R. S. 1972. Reproduction and dispersal of bottom dwelling deep-sea invertebrates: a speculative summary. Pages 58-66 in R. W. Brauer, editor. *Barobiology and the experimental biology of the deep-sea*. University of North Carolina, Chapel Hill.
- Schneider, D. W., J. A. Stoeckel, C. R. Rehmann, K. Douglas Blodgett, R. E. Sparks, et D. K. Padilla. 2003. A developmental bottleneck in dispersing larvae: implications for spatial population dynamics. *Ecology Letters* **6**:352-360.
- Shanks, A. L., B. A. Grantham, et M. H. Carr. 2003. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications* **13**:S159-S169.
- Sheppard, C. 2004. Sea surface temperature 1871-2099 in 14 cells around the United Kingdom. *Marine pollution bulletin* **49**:12-16.
- Siegel, D. A., B. P. Kinlan, B. Gaylord, et S. D. Gaines. 2003. Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology Progress Series* **260**:83-96.
- Simon-Bouhet, B., P. Garcia-Meunier, et F. Viard. 2006. Multiple introductions promote range expansion of the mollusc *Cyclope neritea* (Nassariidae) in France: evidence from mitochondrial sequence data. *Molecular Ecology* **15**:1699-1711.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47**:264-279.
- Smith, L. D., M. J. Wonham, L. D. McCann, G. M. Ruiz, A. H. Hines, et J. T. Carlton. 1999. Invasion pressure to a ballast-flooded estuary and an assessment of inoculant survival. *Biological Invasions* **1**:67-87.
- Sokal, R. R. et F. J. Rohlf. 1980. *Biometry*. second edition. W. H. Freeman and company, New York.
- Stephens, P. A. et W. J. Sutherland. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:401-405.
- Stoner, D. S. 1990. Recruitment of a tropical colonial ascidian: relative importance of pre-settlement vs. post-settlement processes. *Ecology* **71**:1682-1690.
- Strasser, M. 1999. *Mya arenaria*-an ancient invader of the North Sea coast. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **52**:309-324.
- Strasser, M. et C.-P. Günther. 2001. Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research* **46**:57-67.
- Strathmann, M. F. et R. R. Strathmann. 2007. An extraordinarily long larval duration of 4.5 years from hatching to metamorphosis for teleplanic veligers of *Fusitriton oregonensis*. *Biological Bulletin* **213**:152-159.

T

- Tautz, D. 1989. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Research* **17**:6463-6471.
- Teske, P. R., I. Papadopoulos, G. I. Zardi, C. D. McQuaid, M. T. Edkins, C. L. Griffiths, et N. P. Barker. 2007. Implications of life history for genetic structure and migration rates of southern African coastal invertebrates: planktonic, abbreviated and direct development. *Marine Biology* **152**:697-711.
- Thackeray, S. J., I. D. Jones, et S. C. Maberly. 2008. Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change. *Journal of Ecology* **96**:523-535.
- Thiébaud, E., J.-C. Dauvin, et Y. Lagadeuc. 1992. Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical migration. *Marine Ecology Progress Series* **80**:29-39.
- Thieltges, D. W., M. Strasser, et K. Reise. 2006. How bad are invaders in coastal waters? The case of the American slipper limpet *Crepidula fornicata* in western Europe. *Biological Invasions* **8**:1673-1680.
- Thieltges, D. W., M. Strasser, J. E. E. Van Beusekom, et K. Reise. 2004. Too cold to prosper - winter mortality prevents population increase of the introduced american slipper limpet *Crepidula fornicata* in northern Europe. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **311**:375-391.
- Thiriou-Quévieux, C. et R. S. Scheltema. 1982. Planktonic larvae of New England gastropods. V. *Bittium alternatum*, *Triphora nigrocincta*, *Cerithiopsis emersoni*, *Lunatia heros* and *Crepidula plana*. *Malacologia* **23**:37-46.
- Thompson, R. C., T. A. Norton, et S. J. Hawkins. 1998. The influence of epilithic microbial films on the settlement of *Semibalanus balanoides* cyprids – a comparison between laboratory and field experiments. *Hydrobiologia* **375/376**:203-216.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* **25**:1-45.
- Thouzeau, G., L. Chauvaud, J. Grall, et L. Guérin. 2000. Rôle de interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *Comptes rendu de l'académie des sciences séries II-Sciences de la vie* **323**:815-825.
- Thresher, R., C. Proctor, G. M. Ruiz, R. Gurney, C. MacKinnon, W. Walton, L. Rodriguez, et N. J. Bax. 2003. Invasion dynamics of the European Shore crab, *Carcinus maenas*, in Australia. *Marine Biology* **142**:867-876.
- Todd, C. D. 1998. Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always disperse as much as we believe? *Hydrobiologia* **375/376**:1-21.
- Toonen, R. J. et J. R. Pawlik. 1996. Settlement of the tube worm *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae): cues for gregarious settlement. *Marine biology* **126**:725-733.
- Toonen, R. J. et J. R. Pawlik. 2001. Foundations of gregariousness: dispersal polymorphism among the planktonic larvae of a marine invertebrate. *Evolution* **55**:2439-2454.
- Twombly, S. 1996. Timing of metamorphosis in a freshwater crustacean: comparison with anuran models. *Ecology* **77**:1855-1866.

U

- UNESCO. 1968. Zooplankton Sampling. Page 174 Monographs on oceanographic methodology, UNESCO, Paris. UNESCO.

- Ushakova, O. O. 2003. Combined effect of salinity and temperature on *Spirorbis spirorbis* L. and *Circeus spirillum* L. larvae from the White Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **296**:23-33.

V

- Van der Have, T. M. 2002. A proximate model for thermal tolerance in ectotherms. *Oikos* **98**:141-155.
- Vermeij, G. J. 1996. An agenda for invasion biology. *Biological Conservation* **78**:3-9.
- Verween, A., M. Vincx, et S. Degraer. 2007. The effect of temperature and salinity on the survival of *Mytilopsis leucophaeata* larvae (Mollusca, Bivalvia): the search for environmental limits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **348**:111-120.
- Viard, F., C. Ellien, et L. Dupont. 2006. Dispersal ability and invasion success of *Crepidula fornicata* in a single gulf: insights from genetic markers and larval-dispersal model. *Helgoland Marine Research* **60**:144-152.

W

- Walne, P. R. 1956. The biology and the distribution of the slipper limpet *Crepidula fornicata* in Essex Rivers: with notes on the distribution of the larger epibenthic invertebrates. *Fishery Investigations* **20**:1-47.
- Wang, J. 2008. COLONY. Available from <http://www.zoo.cam.ac.uk/ioz/software.htm#COLONY>, University of Cambridge.
- Werner, B. 1955. Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und der Veliconcha von *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda Prosobranchia). *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* **5**:169-217.
- Wilbur, H. M. 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**:67-93.
- Wilbur, H. M. et J. P. Collins. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* **182**:1305-1314.
- Williams, G. B. 1964. The effect of extracts of *Fucus serratus* in promoting the settlement of larvae of *Spirorbis borealis* (Polycheta). *Journal of Marine Biological Association U.K.* **44**:397-414.

Y

- Yan, N. D., A. Blukacz, W. G. Sprules, P. K. Kindy, D. Hackett, R. E. Girard, et B. J. Clark. 2001. Changes in zooplankton and the phenology of the spiny water flea, *Bythotrephes*, following its invasion of Harp Lake, Ontario, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**:2341-2350.
- Yentsch, C. S. et D. W. I. Menzel. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep Sea Research* **10**:221-231.
- Yool, A. J., S. M. Grau, M. G. Hadfield, R. A. Jensen, D. A. Markell, et D. E. Morse. 1986. Excess potassium induces larval metamorphosis in four marine invertebrate species. *Biological Bulletin* **170**:255-266.

Young, C. M. et F. S. Chia. 1987. Abundance and distribution of pelagic larvae as influenced by predation, behavior, and hydrographic factors. Pages 385-463 in A. C. Giese, J. S. Pearse, and V. B. Pearse, editors. *Reproduction of marine invertebrates*. Blackwell scientific publications, Palo Alto.

Z

Zimmerman, K. M. et J. A. Pechenik. 1991. How do temperature and salinity affect relative rates of growth, morphological differentiation, and time to metamorphic competence in larvae of the marine gastropod *Crepidula plana*? *Biological Bulletin* **180**:372-386.

Annexes

Annexe I

Annexes du chapitre I

Annexe I.1. Matrice de distances (m) entre les 10 sites étudiés dans la baie de Morlaix.

Annexe I.2. Exemples (sites 5 et 2) de profils obliques de remontée du filet tels qu'enregistrés avec un ordinateur de plongée fixé au filet à plancton.

Annexe I.3A. Profils de densité de l'eau de mer (σ_T) pour les dix sites de la baie de Morlaix échantillonnées le 20/07/06.

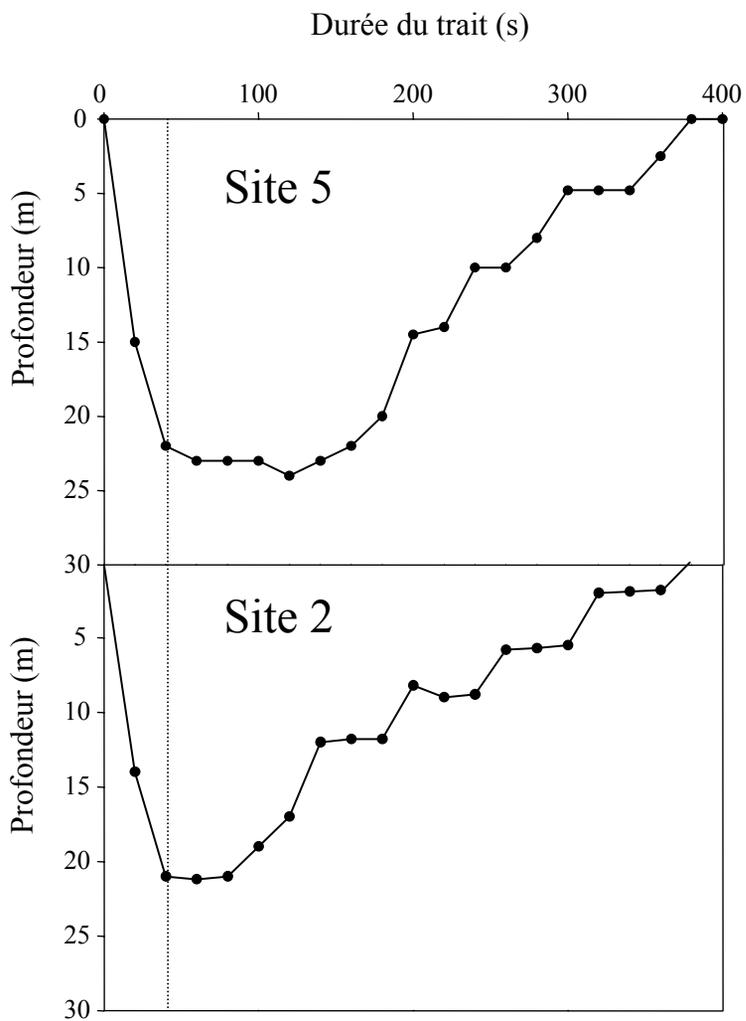
Annexe I.3B. Profils de densité de l'eau de mer (σ_T) pour les dix sites de la baie de Morlaix échantillonnées le 04/08/06.

Annexe I.3C. Profils de densité de l'eau de mer (σ_T) pour les dix sites de la baie de Morlaix échantillonnées le 21/08/06.

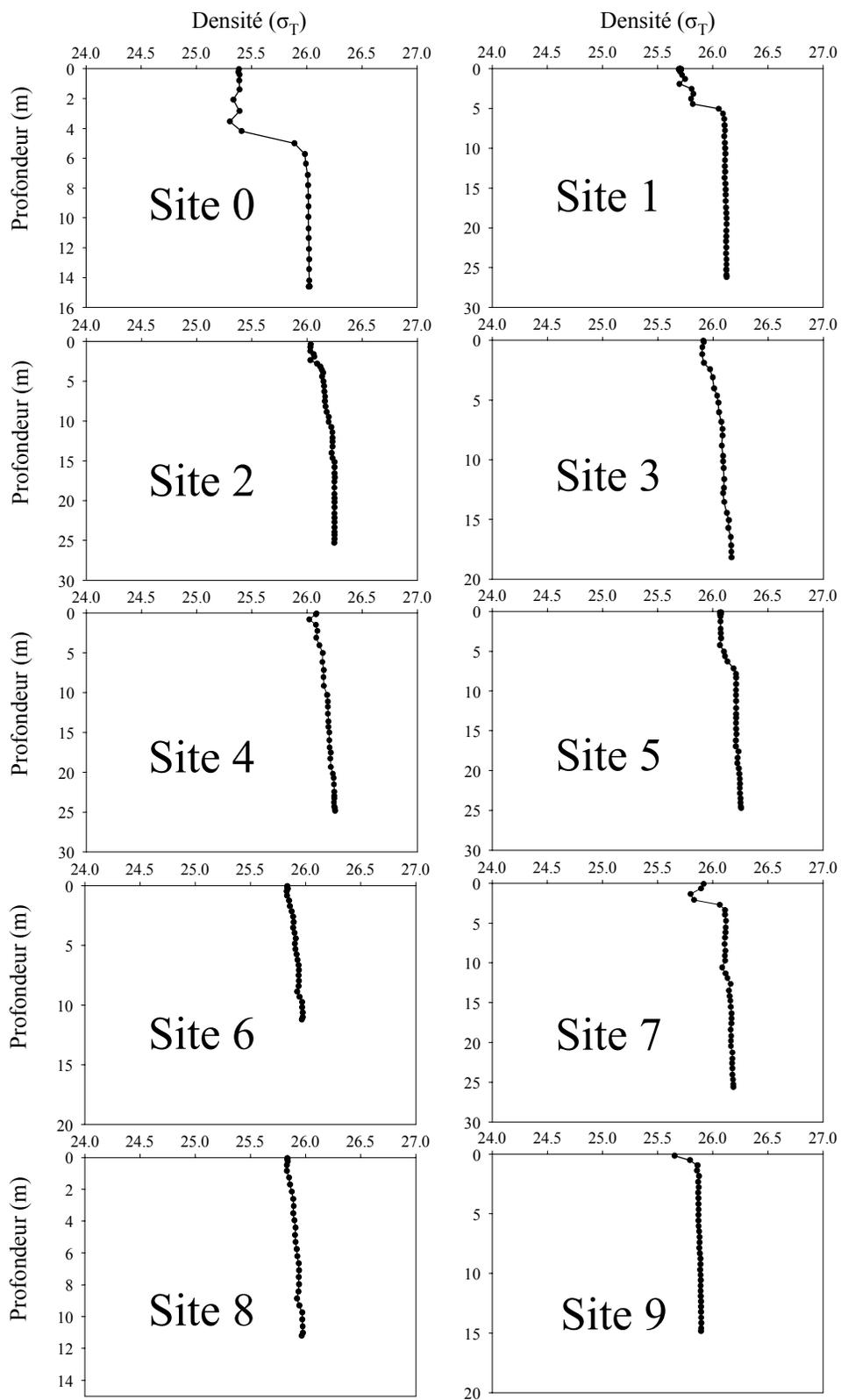
Annexe I.1. Matrice de distances (m) entre les 10 sites étudiés dans la baie de Morlaix.

Une représentation graphique de la localisation de ces sites est présentée en Figure I.1 et dans le tableau I.2.

	<i>0- Figuiier</i>	<i>1-Caspari</i>	<i>2-Pointe de la Vache</i>	<i>3-Ile Verte</i>	<i>4-La Vieille</i>	<i>5-Pierre Noire</i>	<i>6-La Chambre</i>	<i>7-La Noire</i>	<i>8-Taureau</i>
<i>1-Caspari</i>	1760								
<i>2-Pointe de la Vache</i>	3508	1754							
<i>3-Ile Verte</i>	3865	2707	2221						
<i>4-La Vieille</i>	5362	4542	4111	1932					
<i>5-Pierre Noire</i>	6628	6068	5778	3578	1673				
<i>6-La Chambre</i>	5343	5302	5621	3514	2377	2026			
<i>7-La Noire</i>	3290	3062	3577	1862	2290	3345	2241		
<i>8-Taureau</i>	3807	4679	5816	4435	4467	4748	2767	2581	
<i>9-Rivière de Morlaix</i>	5139	6304	7568	6231	6096	6058	4040	4371	1800

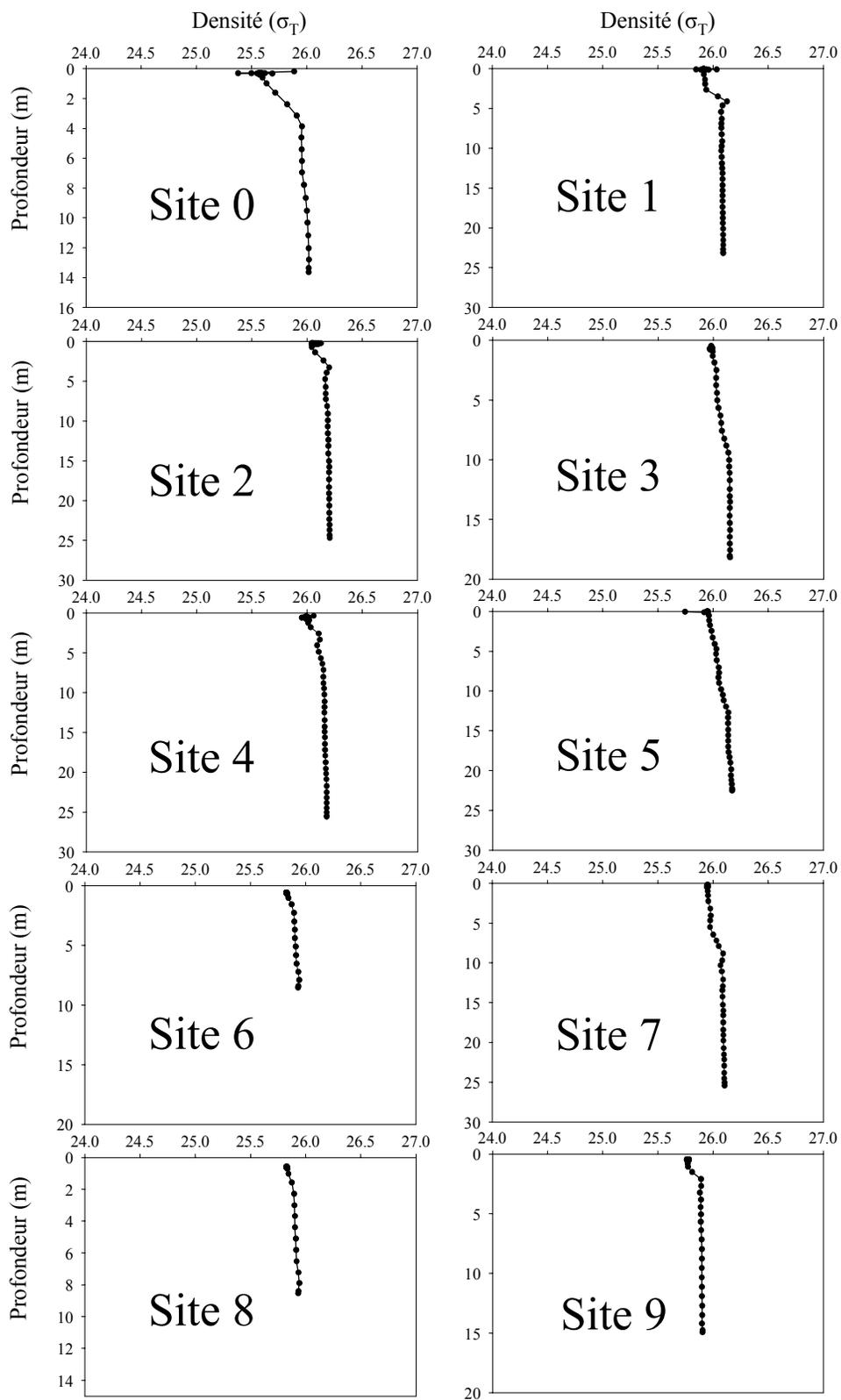


Annexe I.2. Exemples (sites 5 et 2) de profils obliques de remontée du filet tels qu'enregistrés avec un ordinateur de plongée fixé au filet à plancton.

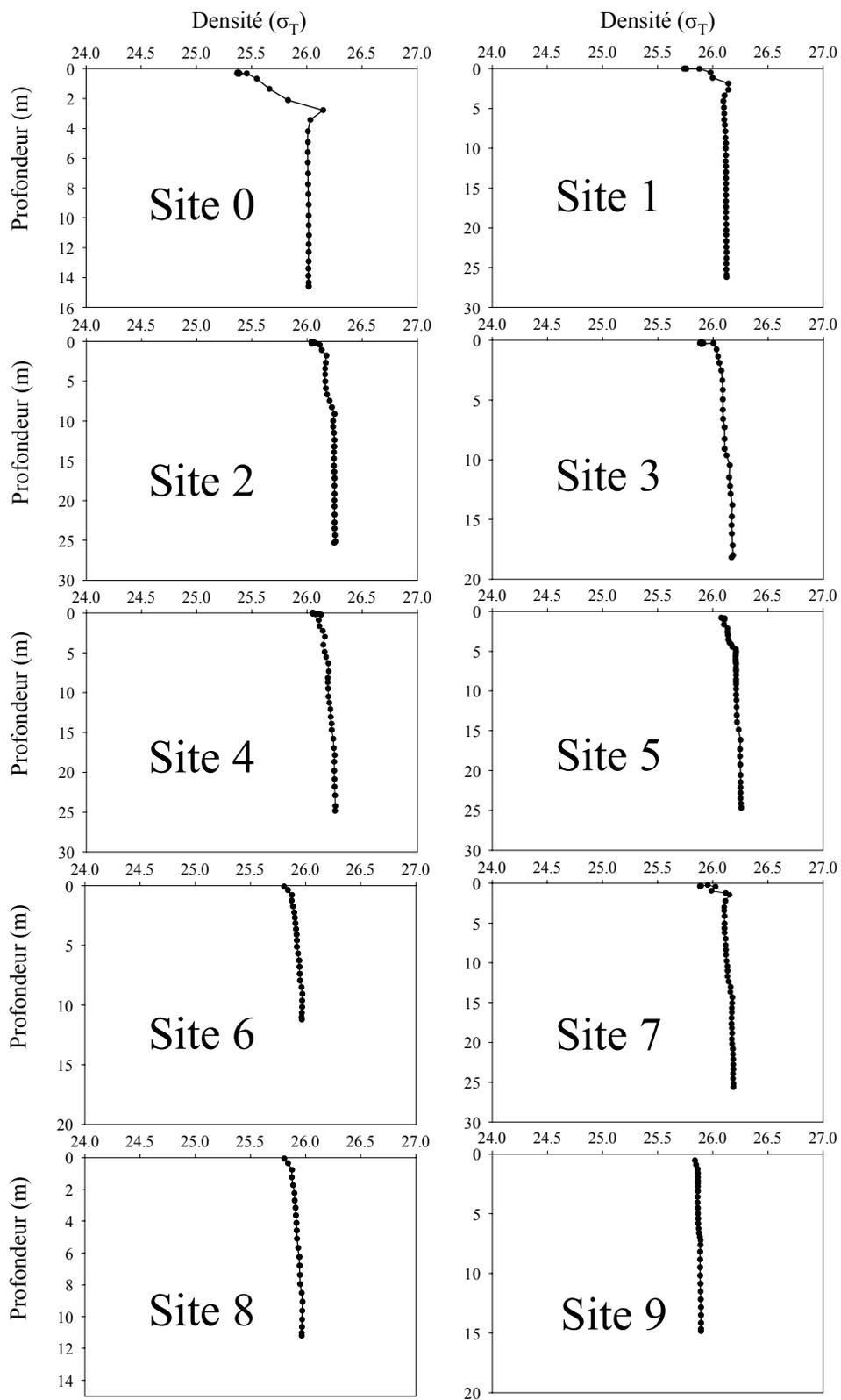


Annexe I.3A. Profils de densité de l'eau de mer (σ_T) pour les dix sites de la baie de Morlaix échantillonnés le 20/07/06.

La densité a été calculée, à partir des valeurs de température et de salinité obtenues au cours des échantillonnage aux trois dates, d'après l'équation d'état de l'eau de mer (Unesco 1981).



Annexe I.3B. Profils de densité de l'eau de mer (σ_T) pour les dix sites de la baie de Morlaix échantillonnés le 04/08/06 (cf. annexe I.3A).



Annexe I.3C. Profils de densité de l'eau de mer (σ_T) pour les dix sites de la baie de Morlaix échantillonnés le 21/08/06 (cf. annexe I.3A).

Annexe II

Annexes du chapitre II

Annexe II.1A. Profils de température, salinité et fluorescence relative (sans unité) pour l'année 2006 [données obtenues à l'aide de la sonde CTD (SBE19+)]. Interpolations réalisées grâce au logiciel ODV (Ocean Data View) <http://odv.awi.de>, 2006.

Annexe II.1B. Profils de température, salinité et fluorescence relative (sans unité) pour l'année 2007 [données obtenues à l'aide de la sonde CTD (SBE19+)]. Interpolations réalisées grâce au logiciel ODV (Ocean Data View) <http://odv.awi.de>, 2006.

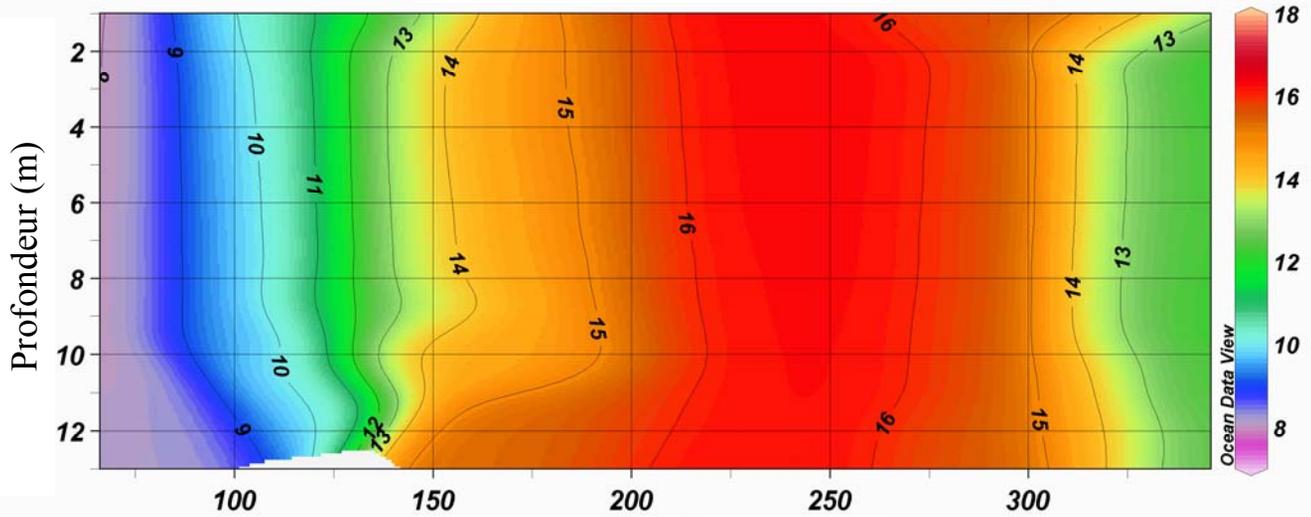
Annexe II.2. Interpolation des données de concentration larvaire, salinité, température et concentration en chlorophylle *a* à l'aide de la méthode LOESS (Local regrESSion) dans le but de générer des valeurs tous les 15 jours pour chacune des variables.

Annexe II.3A. Vitesse et direction des vents pour l'année 2005. Les flèches ont été coloriées d'avril à octobre correspondant à la période de présence des larves.

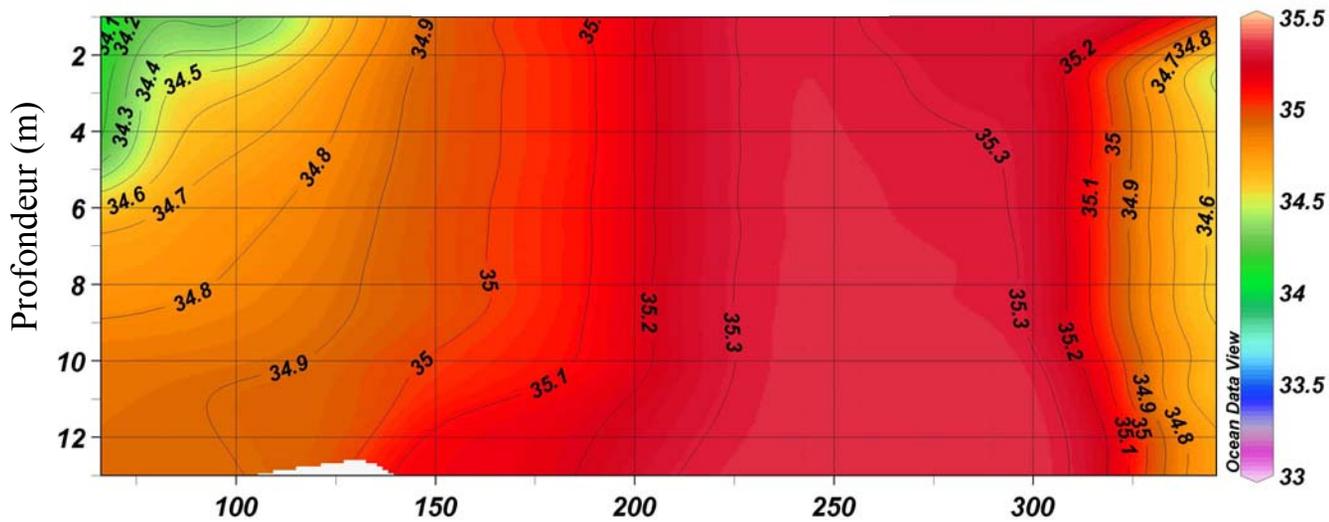
Annexe II.3B. Vitesse et direction des vents pour l'année 2006. Les flèches ont été coloriées d'avril à octobre correspondant à la période de présence des larves.

Annexe II.3C. Vitesse et direction des vents pour l'année 2007. Les flèches ont été coloriées d'avril à octobre correspondant à la période de présence des larves.

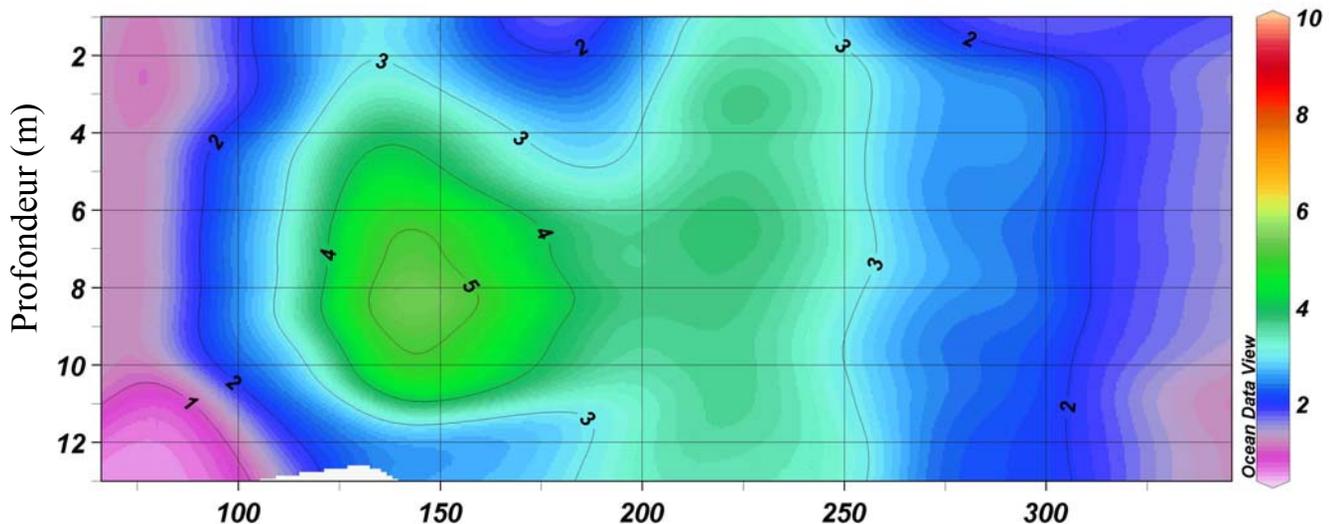
Température (°C)



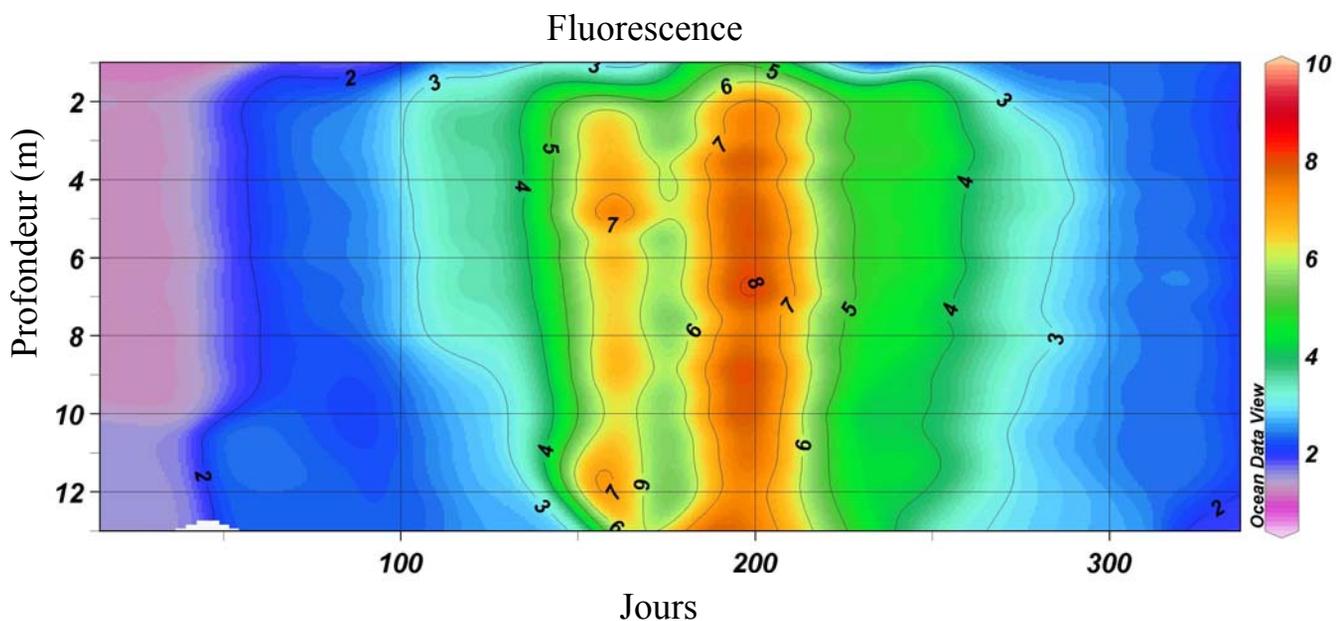
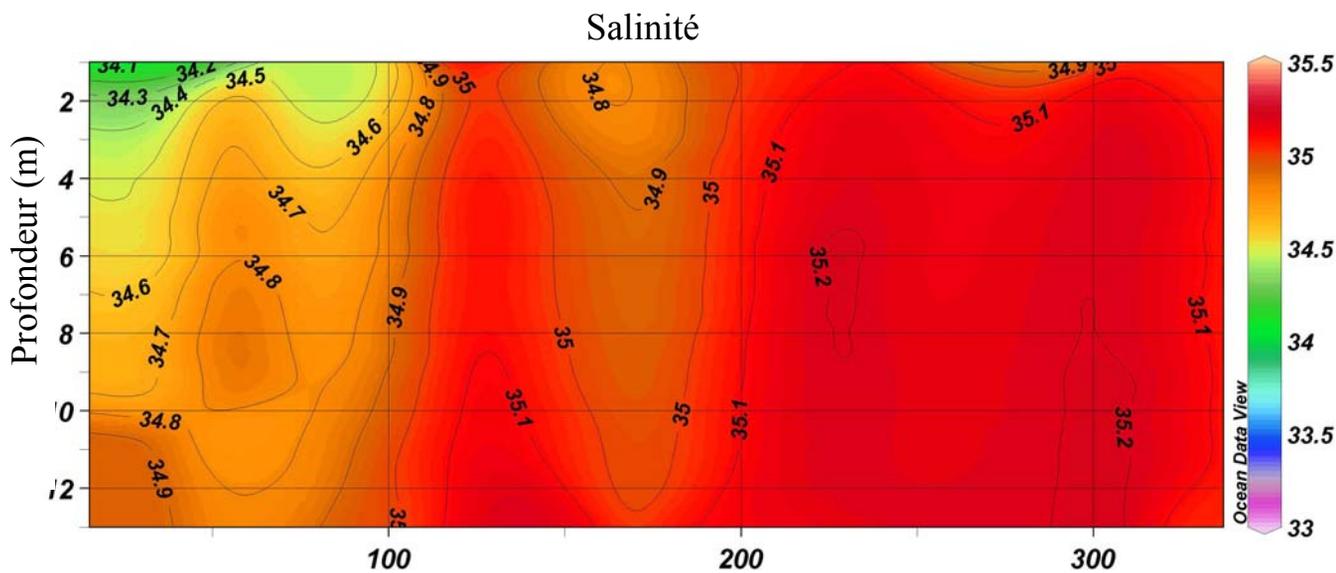
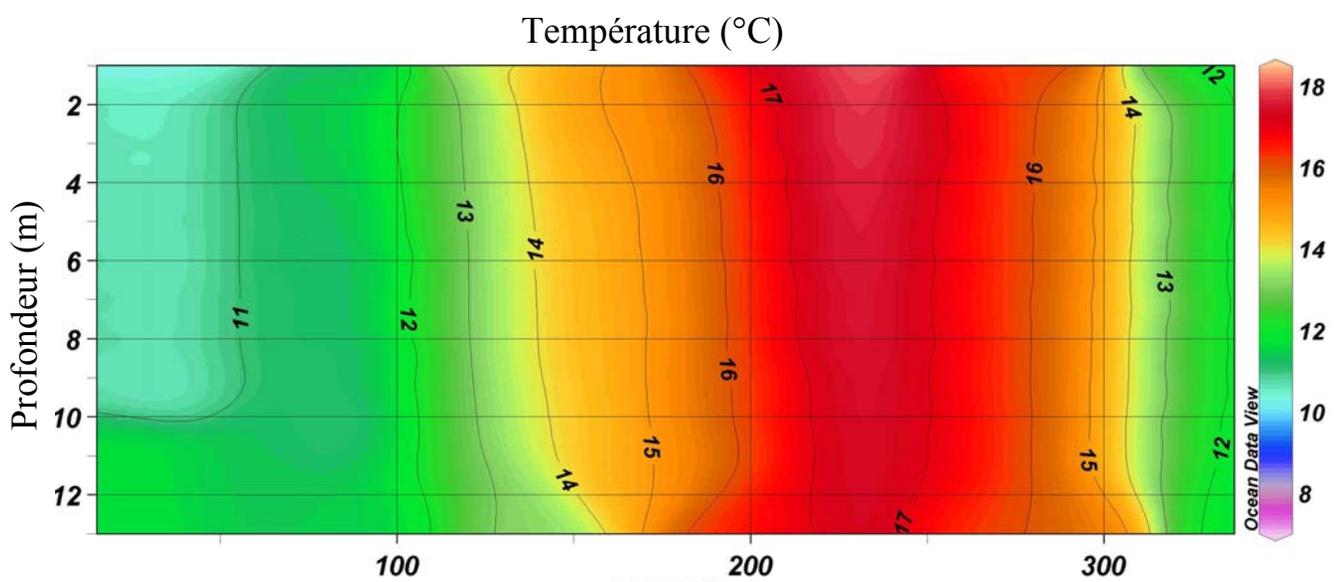
Salinité



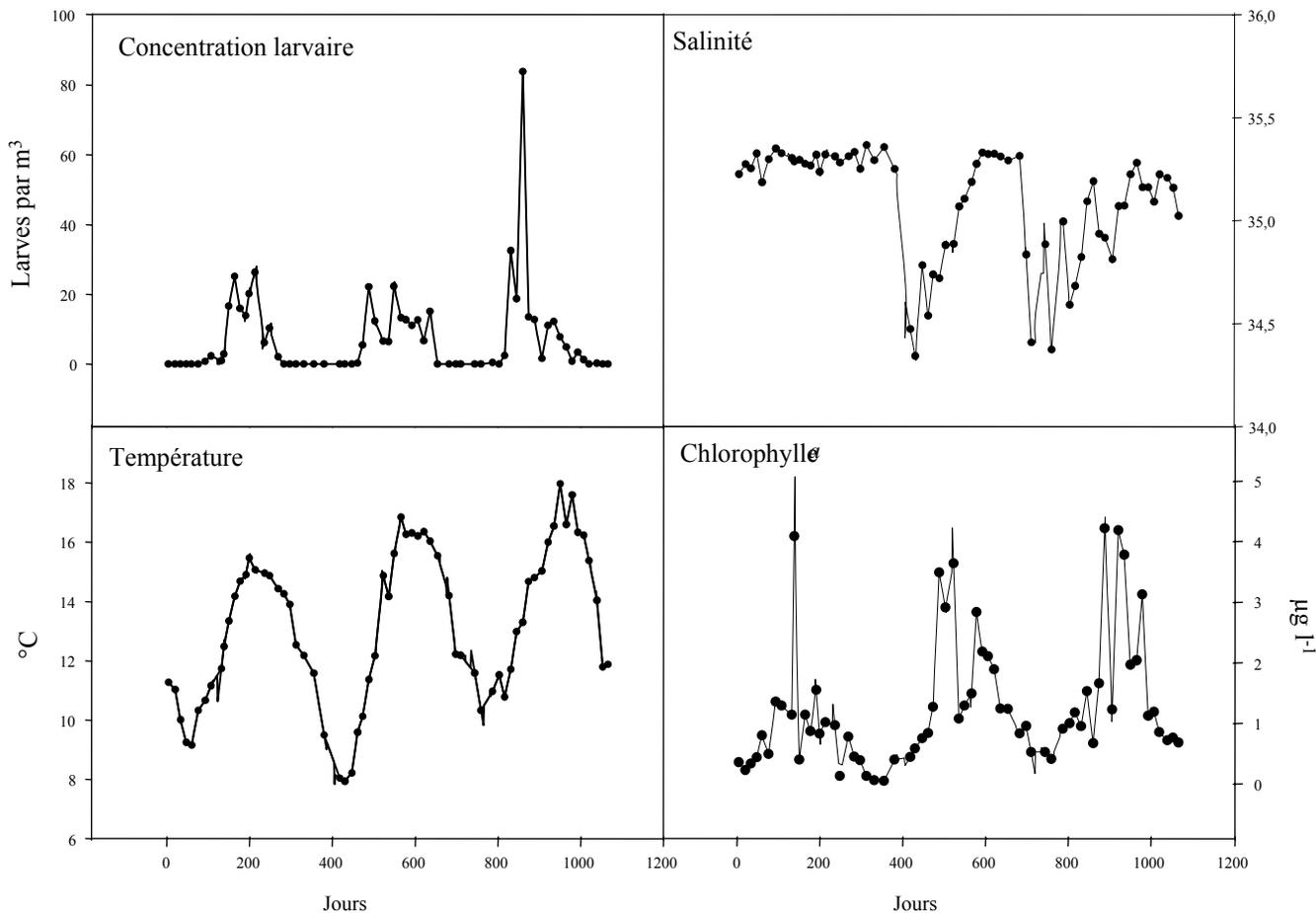
Fluorescence



Annexe II.1A. Profils de température, salinité et fluorescence relative (sans unité) pour l'année 2006 [données obtenues à l'aide de la sonde CTD (SBE19+)]. Interpolations réalisées grâce au logiciel ODV (Ocean Data View) <http://odv.awi.de>, 2006.



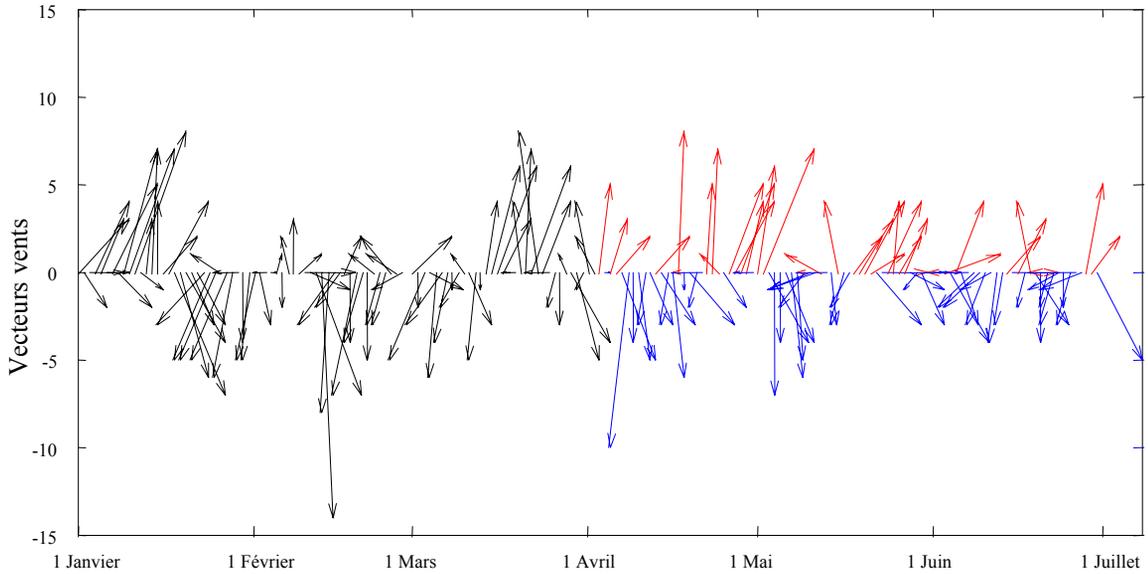
Annexe II.1B. Profils de température, salinité et fluorescence relative (sans unité) pour l'année 2007 [données obtenues à l'aide de la sonde CTD (SBE19+)]. Interpolations réalisées grâce au logiciel ODV (Ocean Data View) <http://odv.awi.de>, 2006.



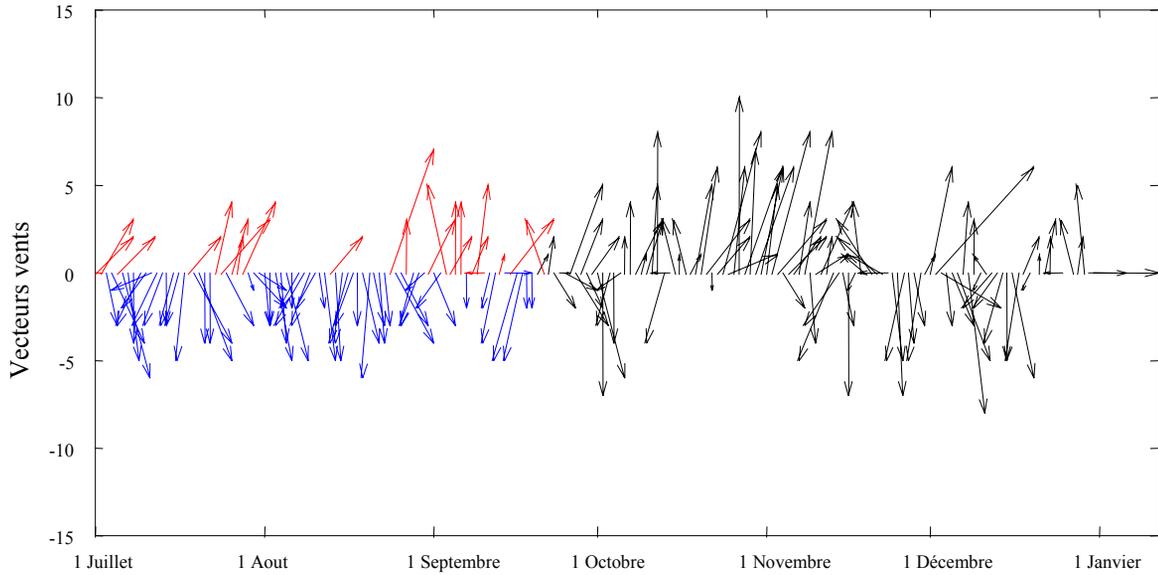
Annexe II.2. Interpolation des données de concentration larvaire, salinité, température et concentration en chlorophylle *a* à l'aide de la méthode LOESS (Local regrESSion) dans le but de générer des valeurs tous les 15 jours pour chacune des variables.

Les points noirs indiquent les valeurs mesurés *in situ* sur les trois années de suivi. Les traits noirs représentent le résultat de l'interpolation, correspondant à des données interpolées journalières. Le jour 0 correspond au 1^{er} échantillonnage de janvier 2005 (05/01/05). Les valeurs tous les 15 jours utilisées par la suite dans les analyses d'auto-corrélation et de corrélation avec retard ont donc été échantillonnées à partir des données interpolées journalières.

1^{er} semestre



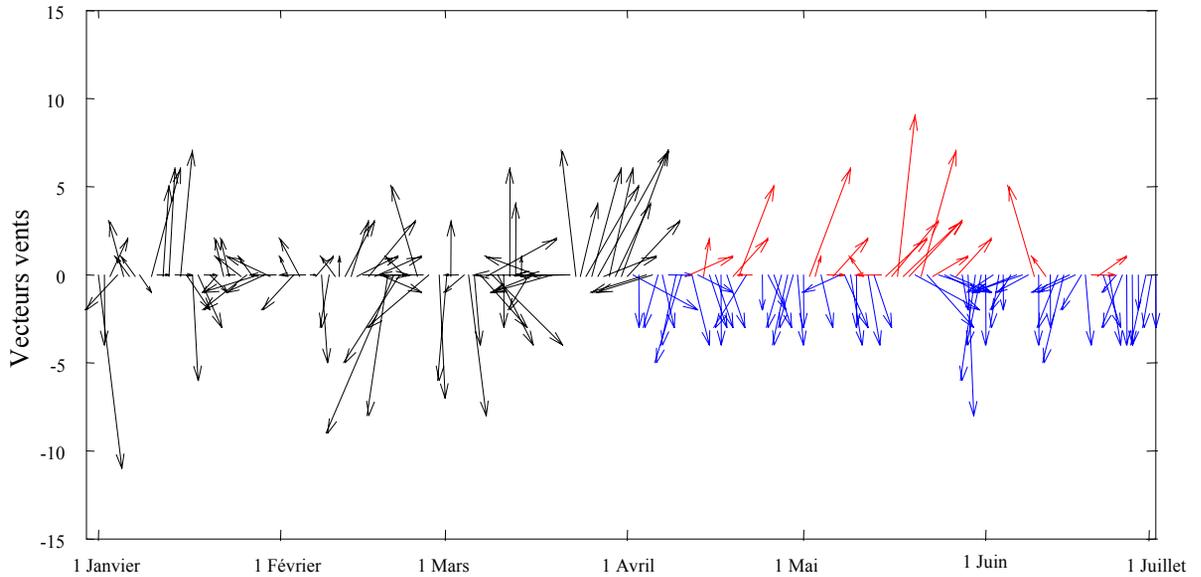
2nd semestre



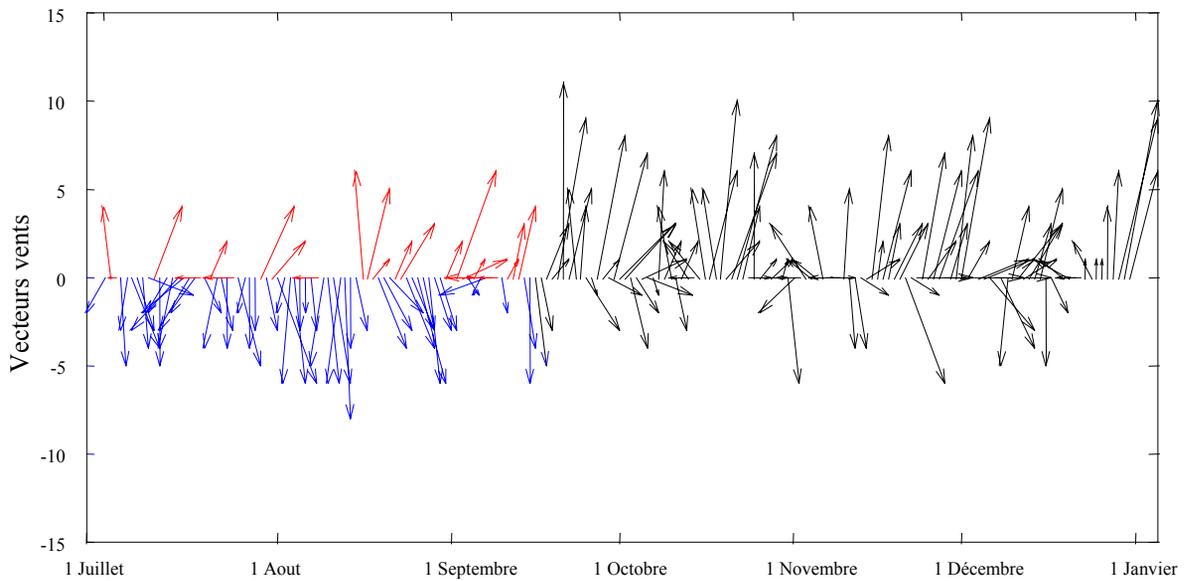
Annexe II.3A. Vitesse et direction des vents pour l'année 2005. Les flèches ont été coloriées d'avril à octobre correspondant à la période de présence des larves.

Les flèches rouges indiquent les vents orientés nord et les flèches bleues indiquent les vents orientés sud. (données MétéoFrance du sémaphore de Sibiril, Finistère).

1^{er} semestre

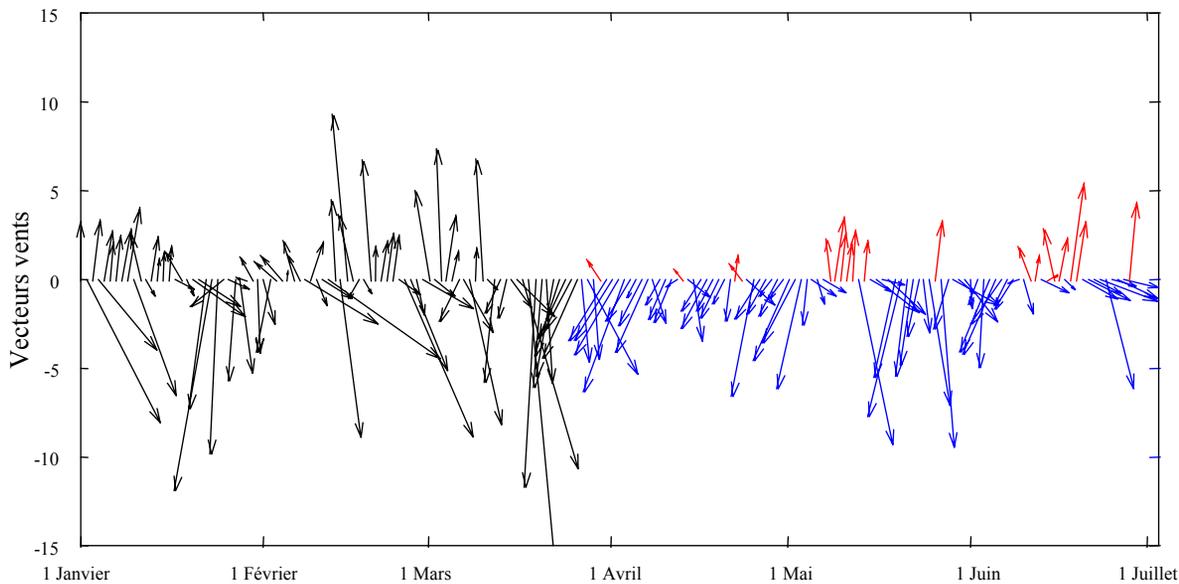


2nd semestre

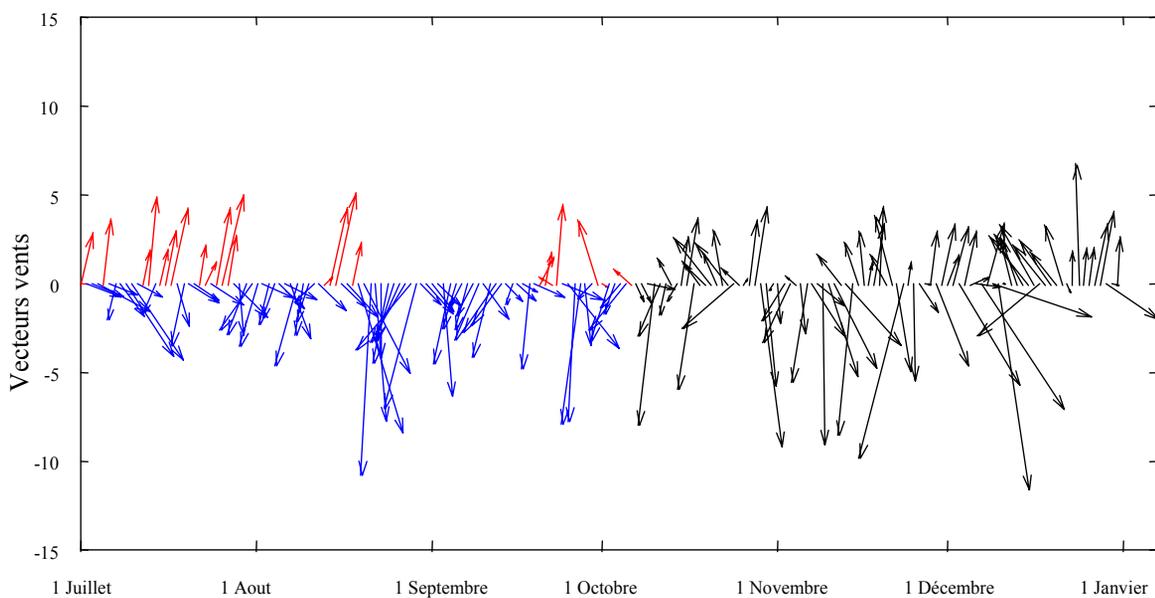


Annexe II.3B. Vitesse et direction des vents pour l'année 2006. Les flèches ont été coloriées d'avril à octobre correspondant à la période de présence des larves (cf.annexe II.2A).

1^{er} semestre



2nd semestre



Annexe II.3C. Vitesse et direction des vents pour l'année 2007. Les flèches ont été coloriées d'avril à octobre correspondant à la période de présence des larves.

Les flèches rouges indiquent les vents orientés nord et les flèches bleues indiquent les vents orientés sud. (données fournies par la station météorologique de la Station Biologique de Roscoff).

Annexe III

Annexes du chapitre III

Annexe III.1A. Expérience B. Taux de croissance pour différentes durées pour chaque condition entre les familles 1 et 2.

Annexe III.1B. Résultats des tests de Mann-Whitney de comparaison des taux de croissance ($\mu\text{m j}^{-1}$) pour chaque durée testée et par condition entre les familles 1 et 2.

Annexe III.2A. Expérience B. Comparaison de la taille moyenne et du jour moyen à l'apparition du caractère « coquille évasée » et à la métamorphose spontanée, entre les familles 1 et 2, pour chaque condition.

Annexe III.2B. Résultats des tests de Mann-Whitney entre les familles 1 et 2 pour chaque condition, concernant la taille et le jour à l'apparition du caractère « coquille évasée », la taille et le jour à la métamorphose spontanée, la durée du délai à la métamorphose et le taux de croissance juvénile.

Annexe III.3A. Composition du tampon de rinçage PBS et du tampon d'extraction Higuchi (Higuchi 1989).

Annexe III.3B. Programme d'amplification.

Annexe III.3C. Migration et visualisation : Composition du STOP-Congo Red et réalisation d'un gel d'acrylamide.

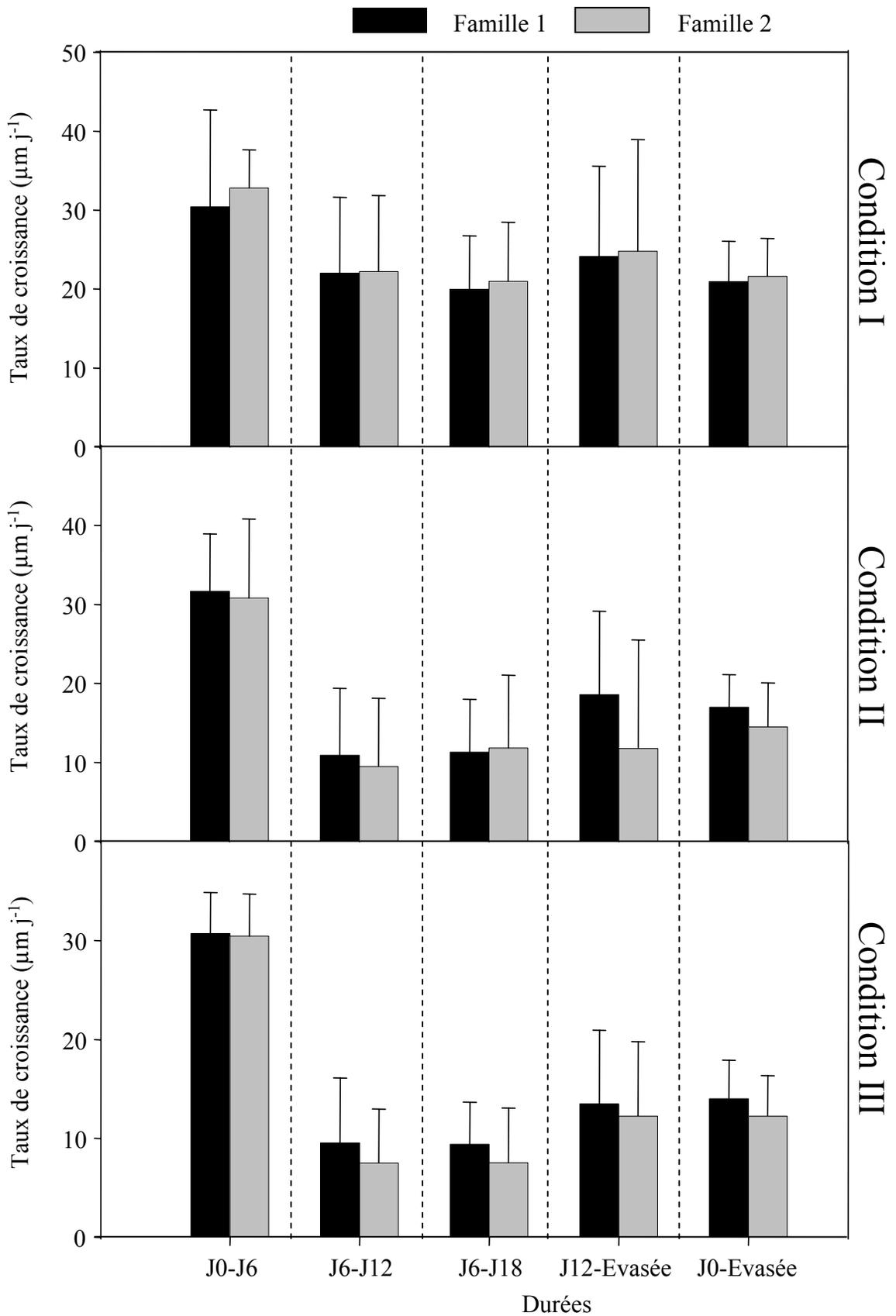
Annexe III.4. Réactions de PCR. Composition du mélange réactionnel pour l'amplification de chaque locus microsatellite.

Annexe III.5. Génotypes de la mère et des larves dans les quatre groupes étudiés (cf chapitre III) : le pool de départ et les larves métamorphosées spontanément à 12, 17 et 20°C. Seuls les individus pour lesquels quatre locus sur six ont été obtenus sont présentés.

Annexe III.6. Individus de la population benthique échantillonnés en juillet et août 2006 et utilisés pour déterminer les fréquences alléliques dans la population benthique de la baie de Morlaix.

Annexe III.7. Fréquences alléliques et diversité génétique ($h_n.b$, diversité génétique non biaisée de Nei (1987) et $h.obs$, hétérozygotie observée) dans la population benthique (juillet et août 2006) analysées à l'aide des marqueurs microsatellites.

Annexe III.8. Diversité génétique de la population benthique échantillonnée en juillet et août 2006.



Annexe III.1A. Expérience B. Taux de croissance mesurés pour différentes durées pour chaque condition; comparaison entre les familles 1 et 2.

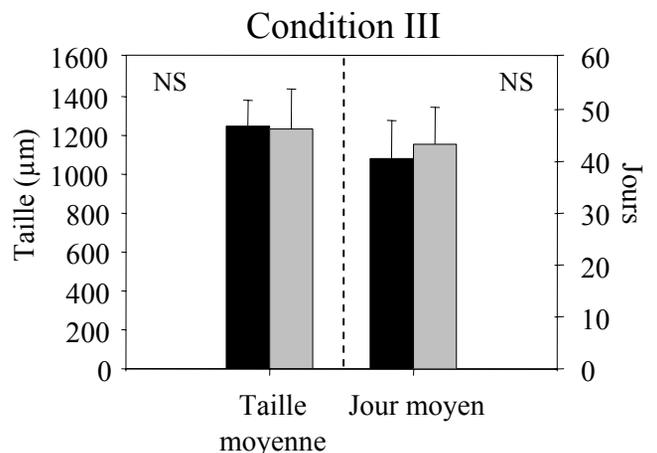
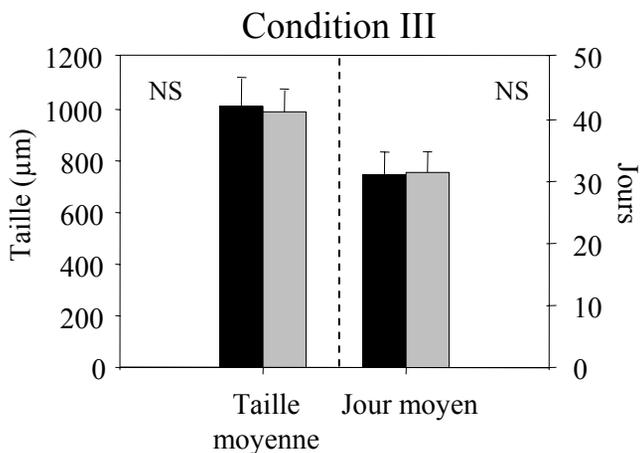
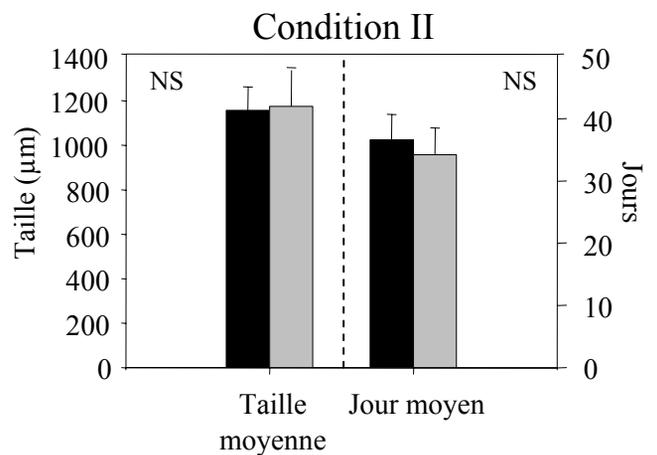
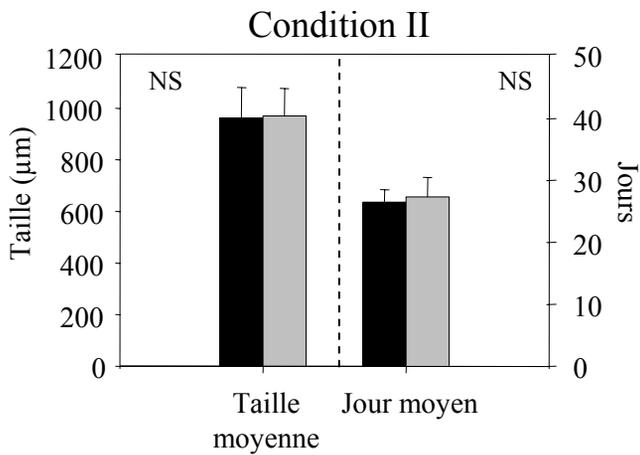
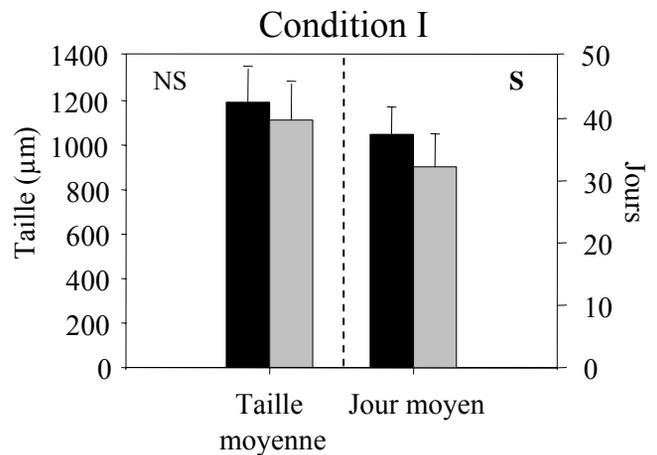
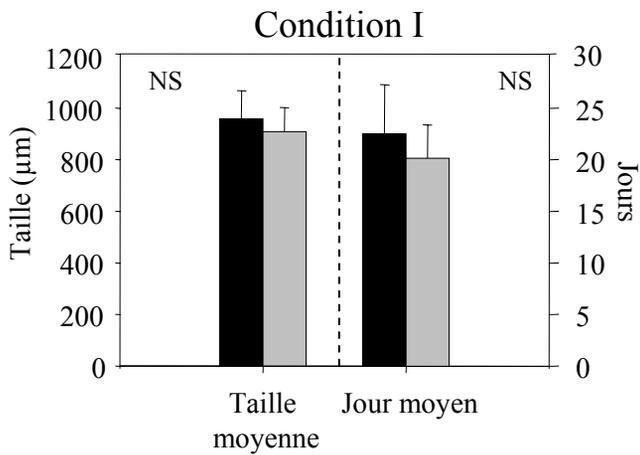
Pour chaque comparaison entre les deux familles, le test de Mann-Whitney est non significatif (voir annexe III.1B).

Annexe III.1B. Résultats des tests de Mann-Whitney de comparaison des taux de croissance ($\mu\text{m j}^{-1}$) pour chaque durée testée et par condition entre les familles 1 et 2.

Famille	Condition I			Condition II			Condition III		
	N	Médiane	p	N	Médiane	p	N	Médiane	p
J0-J6	1	27	0,230	22	32,5	0,707	23	30	0,932
	2	33		22	30,5		24	30,5	
J6-J12	1	22,5	0,965	22	10	0,623	22	10	0,245
	2	22,5		20	10		22	10	
J6-J18	1	20,3	0,787	22	13,2	0,859	20	8,2	0,240
	2	20,2		16	12,3		21	7,3	
J12-Jévasée	1	24,7	0,942	17	19,6	0,135	13	11,8	0,674
	2	23,9		15	18,6		18	12,3	
J0-Jévasée	1	20,2	0,678	17	17,2	0,275	13	13,2	0,227
	2	20,6		14	14,4		16	11,7	
JEvasée-fin	1	22,5	0,714	4	23,5	1	6	29,2	0,215
	2	16,7		2	20,7		9	23,0	

Apparition du caractère « coquille évasée »

Métamorphose spontanée



■ Famille 1 ■ Famille 2

Annexe III.2A. Expérience B. Comparaison de la taille moyenne et du jour moyen à l'apparition du caractère « coquille évasée » et à la métamorphose spontanée, entre les familles 1 et 2, pour chaque condition.

Les résultats des tests de comparaison de Mann-Whitney sont indiqués aux coins gauche et droit de chaque graphique. NS=non significatif ; S=significatif (voir annexe III.2B).

Annexe III.2B. Résultats des tests de Mann-Whitney entre les familles 1 et 2 pour chaque condition, concernant la taille et le jour à l'apparition du caractère « coquille évasée », et comparaison de la taille et du jour à la métamorphose spontanée

Famille	Condition I			Condition II			Condition III			
	N	Médiane	<i>p</i>	N	Médiane	<i>p</i>	N	Médiane	<i>p</i>	
Taille à la coquille évasée	1	12	930	0,236	12	940	0,962	10	1000	0,709
	2	14	910		6	1000		13	1000	
Jour à la coquille évasée	1	16	19	0,150	12	26	0,642	10	29	0,664
	2	12	21		7	26		13	32	
Taille à la métamorphose spontanée	1	10	1180	0,226	8	1180	0,932	9	1260	0,624
	2	10	1130		4	1180		10	1300	
Jour à la métamorphose spontanée	1	11	39	0,01	10	36	0,220	10	38,5	0,241
	2	12	32		5	32		10	41,5	

Annexe III.3A. Composition du tampon de rinçage PBS et du tampon d'extraction Higuchi (Higuchi 1989).

Tampon PBS (Phosphate Buffered Saline)

137 mM de NaCl
2,7 mM de KCl
10 mM de Na₂HPO₄
2 mM de KH₂PO₄

Tampon Higuchi

50mM de KCl,
10mM de Tris-HCl (pH 8,3)
2,5mM de MgCl₂
0,45% de NP40 (Igepal 630)
0,45% de Tween 20
0,1mg/ml de gelatine

Annexe III.3B. Programme d'amplification.

Programmes communs au six locus utilisés pour l'amplification des microsatellites des larves et des individus de la population benthique de juillet / août 2006.

Programme d'amplification : PCR « touch-down » 62-54°C

1. dénaturation initiale de 4 minutes à 94°C
2. 9 cycles en « touch-down »
45 sec à 94°C
45 sec à la température d'appariement (température initiale 62°C), puis -1°C par cycle jusqu'à 54°C.
45 sec à 72°C
3. 28 cycles :
45 sec à 94°C
45 sec à 54°C
45 sec à 72°C
4. élongation finale : 12 minutes à 72°C

Annexe III.3C. Migration et visualisation : Composition du STOP-Congo Red et réalisation d'un gel d'acrylamide.

Solution STOP-Congo Red :

Solution stock : 25 µl de Congo-Red/ml de solution d'EDTA à 0.125M

Solution de travail : ajouter 80µl de Congo-Red Stock à 920µl de formamide déionisé

Gel d'acrylamide à 6% (pour un volume final de 30ml, gel de 41cm):

12,6 g d'urée (7M)

3,6 ml de Long Ranger® 50% Cambrex

3 ml de TBE 10X

La solution doit ensuite être filtrée pour éliminer les cristaux d'urée non dissous.

Au moment de couler le gel ajouter :

200 µl d'APS (1X)

20 µl de Temed

Annexe III.4. Réactions de PCR. Composition du mélange réactionnel pour l'amplification de chaque locus microsatellite.

Locus CfH7

	[C] de la solution mère	[C] finale ou quantité	Volume (µl) pour 1 individu
Tampon	10x	0.9x	1.35
BSA	1 mg/ml	0.5 µg/µl	0.75
dNTP	2.5 mM chaque	0.4 mM	0.60
MgCl ₂	25 mM	1.5 mM	0.80
Amorce sens marquée ¹	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.45
Amorce sens non marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.30
Amorce anti-sens	5 pM/µl	0.250 pM/µl	0.75
Taq Thermoprime Plus Abgene®	5 unités/µl	0.4 unités	0.08
H ₂ O			8.42
ADN ²			1.50
Volume réactionnel			15

¹Les amorces sens sont marquées avec une molécule fluorescente IRD700™ ou IRD800™ (MWG)

²L'ADN des larves est utilisé non dilué. Pour les individus de la population benthique de juillet/août 2006 l'ADN est utilisé dilué au 1/100.

Locus CfGT9

	[C] de la solution mère	[C] finale ou quantité	Volume (µl) pour 1 individu
Tampon	10x	0.9x	1.35
BSA	1 mg/ml	1.5 µg/µl	2.25
dNTP	2.5 mM chaque	0.4 mM	0.60
MgCl ₂	25 mM	1.5 mM	0.80
Amorce sens marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.45
Amorce sens non marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.30
Amorce anti-sens	5 pM/µl	0.250 pM/µl	0.75
Taq Thermoprime Plus Abgene®	5 unités/µl	0.5 unités	0.10
H ₂ O			7.40
ADN			1.00
Volume réactionnel			15

Locus CfCaTGT

	[C] de la solution mère	[C] finale ou quantité	Volume (µl) pour 1 individu
Tampon	10x	0.9x	1.35
BSA	1 mg/ml	1 µg/µl	1.50
dNTP	2.5 mM chaque	0.4 mM	0.60
MgCl ₂	25 mM	1.5 mM	0.80
Amorce sens marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.45
Amorce sens non marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.30
Amorce anti-sens	5 pM/µl	0.250 pM/µl	0.75
Taq Thermoprime Plus Abgene®	5 unités/µl	0.5 unités	0.08
H ₂ O			7.18
ADN			2.00
Volume réactionnel			15

Locus CfCA2

	[C] de la solution mère	[C] finale ou quantité	Volume (µl) pour 1 individu
Tampon	10x	0.9x	1.35
BSA	1 mg/ml	0.1 µg/µl	0.15
dNTP	2.5 mM chaque	0.4 mM	0.60
MgCl ₂	25 mM	2 mM	1.20
Amorce sens marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.45
Amorce sens non marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.30
Amorce anti-sens	5 pM/µl	0.250 pM/µl	0.75
Taq Thermoprime Plus Abgene®	5 unités/µl	0.4 unités	0.08
H ₂ O			8.63
ADN			1.50
Volume réactionnel			15

Locus CfCA4

	[C] de la solution mère	[C] finale ou quantité	Volume (µl) pour 1 individu
Tampon	10x	0.9x	1.35
BSA	1 mg/ml	0.5 µg/µl	0.75
dNTP	2.5 mM chaque	0.4 mM	0.60
MgCl ₂	25 mM	2 mM	1.20
Amorce sens marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.45
Amorce sens non marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.30
Amorce anti-sens	5 pM/µl	0.250 pM/µl	0.75
Taq Thermoprime Plus Abgene®	5 unités/µl	0.4 unités	0.08
H ₂ O			8.63
ADN			1.50
Volume réactionnel			15

Locus CfGT14

	[C] de la solution mère	[C] finale ou quantité	Volume (µl) pour 1 individu
Tampon	10x	0.9x	1.35
BSA	1 mg/ml	0.5 µg/µl	0.75
dNTP	2.5 mM chaque	0.4 mM	0.60
MgCl ₂	25 mM	1 mM	0.60
Amorce sens marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.45
Amorce sens non marquée	5 pM/µl	0.125 pM/µl	0.30
Amorce anti-sens	5 pM/µl	0.250 pM/µl	0.75
Taq Thermoprime Plus Abgene®	5 unités/µl	0.4 unités	0.08
H ₂ O			8.13
ADN			2.00
Volume réactionnel			15

Annexe III.5. Génotypes de la mère et des larves dans les quatre groupes étudiés (cf chapitre III) : le pool de départ et les larves métamorphosées spontanément à 12, 17 et 20°C. Seuls les individus pour lesquels quatre locus sur six ont été obtenus sont présentés. Les larves sont codées de la manière suivante : LD=larves du pool de départ ; LF=larves métamorphosées spontanément à 12°C, LM= larves métamorphosées spontanément à 17°C et LC= larves métamorphosées spontanément à 20°C. Le premier chiffre indique le numéro de larve rangée de la première à la dernière métamorphose spontanée. Pour LF, LM et LC, Le deuxième numéro indique le jour à la métamorphose spontanée. Les six chiffres indiquent le génotype de l'individu : ex : 094094, individu homozygote pour l'allèle 094 ; 094098 : individu hétérozygote ; 000000 indique que le génotype est manquant.

	CfH7	CfG79	CfCATGT	CfCA2	CfCA4	CfGT14
Mère	094094	291300	163175	179179	135135	209215
LD1	094098	291275	175168	179179	135130	215211
LD2	094098	300275	163167	179181	135130	209211
LD3	094098	300275	175167	179181	135130	215211
LD4	094078	291275	163167	179179	135134	209207
LD5	094098	300275	175167	179179	135134	209211
LD7	094102	300308	163173	179182	135122	209207
LD8	094098	300275	163167	179181	135134	215211
LD9	094098	300310	175167	179181	135130	209211
LD10	094098	300275	163167	179179	135134	215211
LD11	094078	291275	163168	179181	135134	209207
LD12	094078	300310	175168	179181	135134	215215
LD13	094078	291310	163167	179181	135130	215215
LD14	094078	300275	163168	179181	135134	215215
LD15	094078	291275	175168	179179	135130	215215
LD16	094078	291275	163167	179179	135130	209207
LD17	094098	300275	163168	179179	135130	209211
LD18	094078	291308	000000	179182	135122	209215
LD19	094078	300287	175173	179182	135122	215215
LD20	094098	300310	163167	179181	135130	215211
LD21	094078	000000	175173	179182	135130	215215
LD22	094078	300310	163167	179179	135130	209207
LD23	094102	000000	000000	179179	135130	209207
LD25	094098	291310	163167	179181	135134	209211
LD26	094078	291308	175173	179182	135122	215215
LD27	000000	300310	175168	179179	135134	000000
LD28	094098	000000	163167	179181	135134	215211
LD29	094098	300310	163168	179179	135134	000000
LD30	000000	291275	175168	179181	135130	215215
LD31	094078	300310	175167	179179	135130	215215
LD32	094098	291310	163167	179179	135134	215211
LD33	094078	300310	163167	179181	000000	215215
LD34	094098	300275	163167	179181	135134	209211
LD35	094078	291308	163173	179182	135122	215215
LD36	094098	291310	175167	000000	000000	209211
LD37	094078	000000	175168	179181	000000	215215
LD38	094102	000000	175173	179182	000000	209207
LD39	094098	300310	175167	179179	000000	215211
LD40	094098	291310	163168	000000	000000	215211
LD44	094102	000000	000000	179182	135122	209207
LD46	094098	291310	175168	000000	135130	215211
LD47	094102	000000	175168	179182	135130	209229

	CfH7	CfGT9	CfCATGT	CfCA2	CfCA4	CfGT14		
12°C	LF3_3	094078	291310	163167	179181	135130	209207	
	LF5_4	094078	291310	163167	179181	135134	209207	
	LF6_4	094078	291275	175167	179181	135130	215215	
	LF8_4	094098	300310	163167	000000	135134	215211	
	LF9_4	094078	291275	163167	179179	000000	209207	
	LF10_4	094078	291275	163167	179179	135134	215215	
	LF11_4	094078	300275	175167	179179	135130	209207	
	LF12_4	094078	291275	163168	000000	135134	209207	
	LF14_6	094102	000000	175173	179179	135130	209215	
	LF17_6	094094	291275	000000	179179	000000	209207	
	LF23_10	094078	291275	163167	000000	135134	209207	
	LF24_13	094102	300287	000000	000000	135130	215207	
	LF25_13	094078	291275	163167	179179	135130	215215	
	LF26_13	094098	300310	175167	000000	135130	209211	
	LF27_13	094098	291310	175167	000000	135130	215211	
	LF28_16	094078	300275	175167	179179	135134	209207	
	LF29_17	094078	300310	175167	179179	135130	209207	
	LF30_18	094078	300310	175167	179179	135130	215211	
	LF31_18	094078	300310	175167	179179	135130	209207	
	LF32_18	094078	300310	163167	179182	135130	209207	
	LF33_18	094098	000000	175168	000000	135134	215211	
	LF34_18	094078	291310	175167	179179	135134	209207	
	LF36_19	094102	300308	175167	179181	135130	209207	
	LF37_20	094098	291275	175168	179181	135130	209211	
	LF38_20	094098	000000	175168	179182	135130	209211	
	LF39_28	094098	000000	175167	179181	135134	215211	
	LF41_30	094098	291275	163167	179179	135134	215211	
	LF42_31	094078	291275	000000	179179	135134	215215	
	LF44_31	094078	291310	163167	179179	135130	209211	
	LF45_33	094078	000000	163173	000000	135122	209207	
	LF46_38	094078	291275	163168	179181	135134	209207	
	LF47_45	094078	291310	000000	000000	135130	215215	
	17°C	LM2_2	094078	291275	163168	179179	135130	209211
		LM3_2	094098	291275	163167	179179	135134	209211
		LM5_2	094098	000000	163167	179179	000000	209211
		LM6_2	094098	291275	163168	179181	135134	209211
		LM7_3	094078	291275	163168	179179	135134	000000
		LM8_3	094102	291308	163173	179179	135122	000000
		LM9_3	094098	291275	000000	179179	135134	215211
		LM12_5	094078	300275	163167	179179	135130	209207
		LM14_5	094078	000000	000000	179179	135130	209207
		LM16_7	094078	291275	175168	179179	135130	209211
		LM21_7	094098	291291	000000	000000	135135	215211
		LM23_9	094078	291275	163167	179181	135134	215211
		LM25_9	094098	300310	163168	179181	135134	215211
		LM26_9	094098	291291	000000	179181	135130	209211
		LM27_9	094078	291308	175173	179182	135130	209207
LM28_9		094094	000000	163168	179179	135135	209207	
LM29_9		094094	000000	175175	179179	135122	215211	
LM30_9		094098	300275	163168	179181	135130	209211	
LM31_9		094094	000000	163168	179179	135134	209211	
LM33_9		094078	300310	163168	179179	135130	209207	
LM37_10		094098	300275	163168	179179	135134	215211	
LM48_13		094098	000000	163167	179179	135134	209207	
LM49_13		094102	291308	163173	179181	135134	209207	
LM50_13		000000	291275	163168	179179	135122	215211	
LM51_13		094098	291291	175168	179179	135134	215211	
LM52_13		094098	000000	163167	179179	135134	215211	
LM53_13		094102	291308	163173	179179	135134	209207	
LM56_15		094078	291275	175168	179179	135130	215211	
LM57_15		094098	300275	163168	179179	135134	215211	
LM58_17		094078	291275	175167	179179	135130	209207	
LM59_17		094078	300310	175168	179179	135130	209207	
LM60_17		094078	291275	175168	179179	135134	209211	

	CfH7	CfGT9	CfCATGT	CfCA2	CfCA4	CfGT14	
17°C	LM61_19	094098	300310	175167	179179	135134	209211
	LM62_19	094098	300275	000000	179179	135134	209211
	LM63_19	094098	291291	000000	179179	135134	209211
	LM64_20	094098	291275	000000	179181	135130	215211
	LM65_20	094078	291275	163167	179181	135130	215211
	LM67_22	094098	000000	175167	179179	000000	209211
	LM68_24	094094	000000	175175	179181	000000	209211
20°C	LC1_1	094078	291275	175167	179181	135130	209207
	LC2_1	094078	291310	175167	179179	135134	215215
	LC3_3	094098	300275	163167	179179	135134	215211
	LC4_6	094078	300275	163167	179181	135130	215211
	LC5_6	094098	300310	163167	179181	135130	215211
	LC6_6	094098	300275	163167	179181	135134	209211
	LC7_8	094098	300275	163168	179179	135134	215215
	LC8_8	094098	300275	163168	179179	135134	209207
	LC9_8	094098	291275	163167	179179	135130	209211
	LC10_8	094078	300287	175173	179182	135122	000000
	LC11_8	094098	300310	175168	179179	135130	209211
	LC12_8	094098	291275	175168	179179	135130	215211
	LC13_8	094098	291310	175167	179181	135130	209211
	LC14_8	094098	291275	175168	000000	000000	209211
	LC15_8	094098	291310	175168	179181	000000	215215
	LC16_8	094078	291310	163168	179179	135130	215215
	LC17_8	094078	300310	175167	179179	135134	209207
	LC18_8	094078	291275	163168	179179	135134	209207
	LC20_10	094078	300310	175168	179179	135130	215215
	LC22_10	094078	300275	163167	000000	135130	209211
	LC23_10	094098	300275	175167	179181	135130	209211
	LC24_12	094098	300310	175167	179181	135134	209211
	LC25_12	094078	291275	175168	179179	135130	209207
	LC26_13	094078	300310	175167	179179	135134	215215
	LC27_13	094098	291275	163168	179181	135134	215211
	LC28_14	094102	291308	175173	179179	135130	000000
	LC29_14	094098	291275	163168	179181	135134	215215
	LC30_14	094078	291310	163168	179179	135130	215215
	LC31_15	094098	300275	163168	179181	135134	209211
	LC32_16	094078	291275	175167	179179	135130	209207
	LC33_16	000000	300287	163173	179182	135122	209215
	LC34_16	000000	291310	175168	179179	135130	209207
	LC35_16	000000	291275	163167	179181	135134	215215
	LC36_16	000000	291308	175173	179179	135122	209207
	LC37_16	094078	300310	175167	179181	135130	215215
	LC38_16	094102	291308	175173	179179	135130	215207
	LC40_16	094078	291310	175167	179179	135130	209207
	LC41_16	094102	291275	175167	179181	135134	215211
	LC42_16	094078	300287	000000	179182	135122	209215
	LC43_16	000000	300275	175168	179181	135130	209207
	LC44_18	094078	000000	000000	179179	135122	215215
	LC45_19	094078	291308	000000	179179	135122	215215
	LC46_19	094098	291291	000000	179179	135130	215229
	LC47_20	094102	291310	163168	000000	135134	215215
	LC48_21	094102	300275	000000	000000	135130	215215
	LC49_23	094102	291308	000000	179179	135130	209207
LC52_24	094078	291310	000000	179179	135130	215207	
LC53_27	094078	300287	000000	179182	135130	209215	
LC55_31	094102	300287	175173	179179	135130	215207	
LC56_32	094102	300287	175173	179182	135130	215207	
LC58_32	000000	300310	163168	179179	000000	209207	
LC59_37	094098	300275	175167	179181	135130	209207	
LC60_37	094102	300308	000000	179182	135122	209207	
LC62_41	094078	291275	163167	179181	000000	209207	
LC63_41	000000	291275	175167	000000	135130	209215	
LC65_44	094102	291308	175173	179179	135122	209215	
LC66_47	094078	300308	175173	179179	135130	215207	

Annexe III.6. Individus de la population benthique échantillonnés en juillet et août 2006 et utilisés pour déterminer les fréquences alléliques dans la population benthique de la baie de Morlaix. Les individus ont été échantillonnés par le Service Mer et Observation de la station biologique de Roscoff. Pour chaque individu, le phénotype sexuel a été déterminé (f=femelle, m=mâle), la longueur droite de la coquille mesurée (Long.), la présence de ponte (p) notée et un morceau de tissu fixé dans l'alcool 95% (Travaux effectués par Sabrina Le Cam et Frédérique Viard).

Juillet 2006 (48 ind.)				Août 2006 (48 ind.)			
Chaîne	Sexe	Ponte	Long. (mm)	Chaîne	Sexe	Ponte	Long. (mm)
1	f	p	51,4	1	f		40,6
1	f	p	50,9	1	f	p	40,8
1	m		47,2	1	m		43,8
1	m		45,4	1	m		35,1
2	f	p	47,3	2	f	p	46,3
2	f	p	45,4	2	f	p	42,7
2	m		43,9	2	m		38,7
2	m		37,7	2	m		35,9
3	f	p	41,9	3	f	p	54,6
3	f	p	43,8	3	m		53,6
3	m		48,4	3	m		39,6
3	m		43	3	m		34,4
4	f	p	43	4	f	p	48,8
4	f	p	39,7	4	f		46,2
4	m		42,2	4	m		47,2
4	m		38	4	m		14,7
5	f	p	44,9	5	f	p	41,3
5	f	p	48,4	5	m		49,5
5	m		46,1	5	f	p	29,8
5	m		41,7	5	m		29,3
6	f	p	47,2	6	f	p	39,2
6	f	p	47,4	6	f	p	43,3
6	m		44,7	6	m		45
6	m		28,6	6	m		26,4
7	f	p	45,2	7	f	p	47,7
7	f	p	50	7	m		50
7	m		49,8	7	m		33,1
7	m		21	7	m		21,3
8	f	p	51,3	8	f	p	42,1
8	m		48,3	8	m		51,9
8	m!		27,8	8	f		35,2
8	f	p	31,2	8	m		15,6
9	f	p	46,5	9	f	p	37
9	m		46	9	m		33,9
9	m		34,4	9	f		39,7
9	m		15	9	m		42,4
10	f		49,3	10	f		49,4
10	f	p	45,6	10	f	p	45,9
10	m		47,1	10	m		43,5
10	m		14,2	10	m		17,3
11	f	p	43,4	11	f	p	46,8
11	f	p	47,4	11	f	p	47,2
11	m		42,5	11	m		42,2
11	m		28	11	m		34
12	f	p	48,8	12	f	p	53,6
12	f	p	53,6	12	f	p	53
12	m		42,7	12	m		32,1
12	m		37,4	12	m		17,3

Annexe III.7. Fréquences alléliques et diversité génétique (*hn.b*, diversité génétique non biaisée de Nei (1987) et *h.obs*, hétérozygotie observée) dans la population benthique (juillet et août 2006) analysées à l'aide des marqueurs microsatellites. All. : Allèle et Fréq. : Fréquences. (Logiciel Genetix V4.02 ; Belkhir et al. 2000)

CfH7		CfGT9		CfCATGT		CfCA2		CfCA4		CfGT14	
All.	Fréq.	All.	Fréq.	All.	Fréq.	All.	Fréq.	All.	Fréq.	All.	Fréq.
70	0.028	247	0.009	145	0.008	179	0.709	111	0.007	180	0.007
74	0.183	250	0.009	147	0.008	181	0.179	118	0.007	184	0.015
78	0.127	252	0.026	151	0.008	182	0.112	122	0.044	186	0.101
82	0.056	262	0.026	157	0.008			125	0.007	187	0.007
86	0.028	263	0.035	162	0.008			128	0.052	189	0.007
88	0.007	264	0.060	163	0.008			129	0.066	191	0.022
90	0.063	265	0.009	164	0.016			130	0.419	195	0.022
94	0.176	267	0.052	165	0.008			131	0.081	197	0.051
98	0.120	268	0.017	166	0.008			132	0.074	200	0.007
102	0.141	269	0.009	167	0.031			133	0.015	201	0.036
106	0.035	271	0.026	168	0.430			134	0.052	202	0.007
110	0.021	272	0.017	169	0.023			135	0.096	203	0.029
114	0.007	273	0.009	170	0.016			137	0.015	205	0.065
122	0.007	274	0.035	171	0.070			138	0.066	207	0.051
		275	0.026	172	0.016					209	0.073
		277	0.009	173	0.063					210	0.022
		278	0.009	174	0.031					211	0.044
		279	0.017	175	0.023					213	0.073
		280	0.043	176	0.008					214	0.007
		281	0.043	178	0.031					215	0.058
		282	0.035	179	0.031					216	0.015
		283	0.026	180	0.008					217	0.051
		284	0.017	181	0.023					219	0.065
		286	0.017	182	0.008					221	0.051
		287	0.086	186	0.016					222	0.007
		289	0.026	187	0.008					223	0.007
		290	0.035	189	0.016					224	0.007
		291	0.017	190	0.008					225	0.007
		292	0.009	193	0.008					226	0.007
		295	0.026	194	0.023					227	0.007
		297	0.017	204	0.031					229	0.029
		299	0.017							230	0.007
		300	0.026							231	0.007
		302	0.043							235	0.007
		303	0.009							243	0.015
		306	0.017							297	0.007
		308	0.043								
		310	0.017								
		311	0.009								
		314	0.009								
		315	0.009								
		316	0.009								
<i>hn.b</i>	0.8808		0.9732		0.8036		0.4562		0.7925		0.9562
<i>hobs</i>	0.7606		0.3793		0.5469		0.4776		0.8529		0.7826

Annexe III.8. Diversité génétique de la population benthique échantillonnée en juillet et août 2006.

N : nombre d'individus analysés ; Nb allèles : nombres d'allèles par locus ; Nbm allèles : nombres moyens d'allèles pour les six locus ; R_s : richesse allélique ; $h_{n.b}$ et $H_{n.b}$: hétérozygotie attendue (Nei 1987) ; h_{obs} et H_{obs} : hétérozygotie observée ; F_{is} = estimateur de Weir et Cockerham (1984) mesurant le déficit en hétérozygote par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg, la probabilité associée est celle de Fisher (*, $p < 0.05$) ; P_{ex} = probabilité d'exclusion

Total	N	73
CfH7	N	71
	Nb allèles	14
	R_s	13,443
	$h_{n.b}$	0,8808
	$h_{obs.}$	0,7606
	F_{is}	0,137*
	P_{ex}	0,75
CfGT9	N	58
	Nb allèles	42
	R_s	42
	$h_{n.b}$	0,9732
	$h_{obs.}$	0,3793
	F_{is}	0,612*
	P_{ex}	0,93
CfCATGT	N	64
	Nb allèles	31
	R_s	29,644
	$h_{n.b}$	0,8036
	$h_{obs.}$	0,5469
	F_{is}	0,321*
	P_{ex}	0,67
CfCA2	N	67
	Nb allèles	3
	R_s	3
	$h_{n.b}$	0,4562
	$h_{obs.}$	0,4776
	F_{is}	-0,047
	P_{ex}	0,23
CfCA4	N	68
	Nb allèles	14
	R_s	13,517
	$h_{n.b}$	0,7925
	$h_{obs.}$	0,8529
	F_{is}	-0,077
	P_{ex}	0,63
CfGT14	N	69
	Nb allèles	36
	R_s	33,364
	$h_{n.b}$	0,9562
	$h_{obs.}$	0,7826
	F_{is}	0,183*
	P_{ex}	0,90
Total	N	73
	Nbm allèles	23,3
	R_s (écart-type)	22,495 (14,780)
	$H_{n.b}$ (écart-type)	0,810 (0,189)
	$H_{obs.}$ (écart-type)	0,633 (0,191)
	F_{is}	0,21*
	P_{ex}	1

ANNEXE IV

Taille des larves de *Crepidula fornicata*
échantillonnées.

Annexe IVB. Taille des larves échantillonnées durant le suivi temporel pour les années 2005, 2006 et 2007. Chaque larve a été mesurée sur lame à l'aide d'une loupe binoculaire équipée d'un oculaire micrométrique.

19/5/05	31/5/05	14/6/05	27/6/05	11/7/05	19/7/05	2/8/05	25/8/05	6/9/05	27/9/05
400	320	320	440	400	340	440	400	400	500
420	340	320	400	400	360	440	400	400	500
360	360	360	400	400	360	420	400	400	480
440	360	360	400	420	360	420	400	400	520
	360	380	400	400	380	400	420	400	480
	360	380	420	400	380	420	400	400	460
	360	380	420	360	400	420	420	400	460
	380	400	380	400	400	620	400	400	400
	380	400	400	400	400	420	420	420	500
	400	400	440	400	400	400	420	420	420
	400	400	300	440	400	400	400	420	460
	400	400	360	500	400	560	420	420	500
	400	400	400	300	400	500	400	420	360
	400	400	420	440	400	460	400	440	500
	400	400	400	400	400	500		440	400
	400	400	420	400	400	520		500	400
	400	400		400	420	460		520	400
	400	400		360	420	440		600	440
	400	400		360	420	500		660	440
	400	400		380	420	440			460
	400	400		380	420	420			440
	400	400		400	440	480			500
	400	400		440	440	540			460
	400	400		300	440	540			
	400	400		360	440	500			
	400	400		400	440	400			
	400	400			460	500			
	400	420			460	400			
	400	420			460	400			
	400	440			480	460			
	420	440			480	400			
	420	440			500	400			
	440	440			500	440			
	440	440			520	400			
	440	440			520	400			
		440			520	400			
		440			520	400			
		440			540	460			
		480			540	400			
		520			580	400			
						540			
						400			
						500			
						400			
						540			
						520			
						500			
						500			
						480			
						500			
						460			
						460			
						480			
						500			
						500			
						400			
						400			

Annexe V

Does larval supply explain the low proliferation of the invasive gastropod *Crepidula fornicata* in a tidal estuary?

Rigal, F., Comtet, T., Ayata, S.D. & Viard, F.

(En préparation pour *Biological Invasions*)

1 **Does larval supply explain the low proliferation of the invasive gastropod**
2 ***Crepidula fornicata* in a tidal estuary?**

3

4 François RIGAL ^{1,2*}, Thierry COMTET ^{1,2}, Sakina-Dorothee AYATA ^{1,2} AND Frédérique
5 VIARD ^{1,2}

6

7 ¹Université Pierre et Marie Curie-Paris 6, UMR 7144, Equipe DivCo, Station Biologique,
8 Roscoff, 29682 France

9

10 ²CNRS, UMR 7144, Adaptation & Diversité en Milieu Marin, Station Biologique Roscoff,
11 29682, France

12

13 *Author for correspondence:

14 rigal@sb-roscoff.fr, phone: (33) 2 98 29 23 67, fax: (33) 2 98 29 23 23.

15 **Key words:** *Crepidula fornicata*, spatial distribution, propagule supply, larval dispersal,
16 benthic-pelagic cycle

17 **Running-Head:** Larval supply of *Crepidula fornicata*.

18 **Abstract**

19 Human-mediated transports and aquaculture have promoted the establishment of non-
20 indigenous marine species (NIS) in many estuaries around the world over the last
21 centuries. Along the European Atlantic coasts, *Crepidula fornicata*, a gastropod native
22 from the Eastern coast of North America, has successfully invaded many European bays
23 and estuaries since the 19th century. Its spread in Europe has been explained by a
24 combination of human-mediated transports and natural dispersal. *C. fornicata* is indeed a
25 benthic-pelagic species with a long-lived planktonic larva. However in terms of population
26 dynamics, most of the attention has been put on the adult population variability rather than
27 on the larvae. This study investigated the larval spatial distribution within a bay (Bay of
28 Morlaix; Brittany) over ten sites sampled three times. Patterns of larval abundance and size
29 structure were analyzed regarding characteristics of adult populations and environmental
30 features (salinity, temperature, chlorophyll *a*, depth). Our results evidenced a strong
31 spatial structure of larval abundance and size (i.e. a proxy for age structure) at the bay
32 scale: the inner and the outer parts of the bay displayed contrasted features. In spite of
33 strong dispersal capacity and habitat availability, adult locations seem to play a critical role
34 on the larval dynamic and consequently on the invasion process. One reason for such
35 coupling between larvae and adults is that the study bay seems to be characterized by a
36 dominance of larval exportation, a pattern that may explain the low proliferation of *C.*
37 *fornicata* in this locality more than 50 years after its first introduction.

38 **Introduction**

39 In marine ecosystems, invasions by non-indigenous species (NIS) are a major
40 component of biodiversity changes (e.g. Leppäkoski and Olenin 2000, Reise et al. 2006).
41 Among marine ecosystems, bays and estuaries are particularly prone to invasions Cohen
42 and Carlton 1998, Nehring 2006) mostly due to human-mediated activities which largely
43 contribute to the worldwide transportation and subsequent introduction of aquatic
44 organisms (e.g. Carlton and Geller 1993, Naylor et al. 2001). The success of biological
45 introductions not only depends on the introduced species but also on the environmental
46 conditions prevailing in the invaded bays and estuaries (Nehring 2006). Therefore, in the
47 context of biological conservation and NIS management, it is crucial to analyze not only
48 the factors which explain the success of introductions and invasions, but also the factors
49 responsible for their potential failure.

50 In benthic marine invertebrates with a pelagic developmental stage, larvae are known
51 to play a major role at all steps of the invasion process. Larvae may first be the primary
52 introduction stage of a NIS, being transported within ballast waters for long periods
53 (Carlton and Geller 1993). Due to their microscopic size, they may be transported in huge
54 numbers and then may ensure propagule pressure. Once a species has been introduced, its
55 larvae may facilitate its long-term establishment by promoting the demographic
56 reinforcement of its local benthic populations through recruitment (Dunstan and Bax
57 2007). Finally, larvae may in part allow the regional spread of the NIS through natural
58 dispersal, and once several populations have been established larvae may ensure
59 connectivity (Dupont et al. 2003, Kinlan et al. 2005, Dupont et al. 2007). As such larval
60 supply may thus play a major role in the failure or success of invasions.

61

62 Larval supply results from the balance between the arrival of larvae (either from the
63 parental population, when retention occurs, or from distant populations) and the loss of
64 locally-produced larvae through dispersal and mortality. In this scheme, the adult
65 populations obviously play a central role by supplying larvae, but also by determining the
66 place where larvae will recruit (Roughgarden et al. 1988; Bhaud 2000), which is even more
67 constraining in species with a gregarious behavior. Therefore, local hydrodynamics will
68 also control larval supply through either larval retention which will enhance larval
69 settlement in the vicinity of adults or larval exportation. Understanding the processes
70 responsible for the successful establishment of introduced species thus requires to jointly
71 examine the larval pool distribution and the adult locations and characteristics.

72 In this context, this study aimed to investigate the spatial distribution of larvae of an
73 emblematic marine invader of the North East Atlantic, the slipper limpet *Crepidula*
74 *fornicata*, at a local scale (i.e. within a bay). This gastropod, native from the East coast of
75 the USA, was first accidentally introduced into the UK at the end of the 19th century. This
76 species was then introduced repeatedly along the European coasts during the 20th century
77 mostly because of aquaculture and trade of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*
78 (Blanchard 1997). *C. fornicata* has successfully invaded many European bays and estuaries
79 where it has major ecological and economical impacts (Reise et al. 2006). However, its
80 success over Europe is not uniform, and in some places, this species failed to invade the
81 introduced area. For instance, de Montaudouin et al. (2001) highlighted the role of several
82 features, i.e. the presence of *Zostera* sp. beds and the absence of bottom trawl fishing, to
83 explain why *C. fornicata* failed to invade the bay of Arcachon (France).

84 In the bay of Morlaix (France) *C. fornicata* was first recorded more than fifty years
85 ago (Blanchard 1995). Although its population is now well established it displays a

86 moderate proliferation. Factors involved in such a low proliferation of *C. fornicata* in this
87 bay are still unknown.

88 In this paper, we addressed the question of the potential role played by the larvae of *C.*
89 *fornicata* in the maintenance of the population in the bay of Morlaix. We focused on the
90 spatial distribution of the larvae (both in terms of abundance and size structure) at ten sites
91 of the bay sampled three times during the main breeding season, and analyzed these data
92 regarding both adult distribution (abundance and reproductive status) and environmental
93 characteristics. We addressed more specifically the following questions: (1) do the
94 abundance and mean larval size differ among sites within the bay? (2) how much the larval
95 pool distribution is controlled by the adults distribution or the variation in environmental
96 variables (i.e. temperature, depth, salinity, chlorophyll *a*)? By addressing these questions,
97 we aimed to examine the importance of the larval-adult coupling in the dynamics of a
98 marine invader and how local hydrodynamic processes affect the larval supply.

99

100 **Materials and methods**

101 **Sampling**

102 The sampling was conducted in the bay of Morlaix (48°05'–48°09'N; 3°49'–3°59'W)
103 which is located in northern Brittany along the English Channel (Fig. 1).

104 *Crepidula fornicata* larvae were sampled at three dates over a period of one month,
105 during the main breeding period, in summer 2006. Sampling was conducted at ten sites
106 (numbered 0 to 9, Table 1), chosen to cover the inner and the outer parts of the bay within a
107 ~6x6 km grid. For each date, samples were collected over 4 to 5 hours around the neap
108 high tide using a WP2 plankton net with a 200µm size mesh (UNESCO 1968). For the first
109 (20th July 2006) and second (04th August 2006) dates, vertical tows from the bottom to the
110 surface were used in order to get measures of larval concentrations. For the third one (21st

111 August 2006), oblique 5-min tows, corresponding to ca. 70 m³ of filtered water, were
112 carried out to increase the amount of larvae collected in order to analyze the size structure
113 of the larval pool. Each plankton sample was placed in a 2-liter bottle and preserved in the
114 laboratory in 96% ethanol within 5 hours after collection. Larvae of *C. fornicata* were
115 sorted, counted and their shell length measured using a dissecting microscope with an
116 ocular micrometer. For the first and second sampling dates, concentration of larvae m⁻³ was
117 calculated using the abundance and the filtered volume, measured by means of a flowmeter
118 (TSK model) mounted on the net aperture.

119

120 Environmental parameters were measured with a CTD probe (SBE 19+) at each
121 sampling site. Because of no or very low stratification, we calculated the mean water
122 temperature and salinity. Depth was also recorded at each site. The chlorophyll *a*
123 concentration was measured only for the first and second dates from surface water and
124 measured with a Turner Design fluorometer, following the method of Lorenzen (1966).

125

126 At each of the ten sites, stacks (i.e. perennial groupings of individuals, a typical feature
127 of this species) of benthic adult *C. fornicata* were sampled one week before the first larval
128 sampling by scuba diving following a semi-quantitative approach: all the stacks or isolated
129 individuals found by two divers during a 15-minute dive were collected. In the laboratory,
130 all individuals were measured for their shell length. *C. fornicata* is a sequential protandrous
131 hermaphrodite (i.e. it changes sex from male to female during its lifetime) and females
132 breed their embryos during several weeks. The sex and the presence of brooded embryos or
133 larvae were thus recorded to examine the reproductive status of individuals from each site.

134

135 Data analyses

136 Two main larval features were studied: abundance and size structure. To investigate
137 the spatial structure of larval abundances, data from the first and second sampling dates
138 were used. First, multiple regression analyses with abundance (larvae m⁻³) and
139 geographical coordinates as explanatory variables were performed to test for the
140 homogeneity of the larval abundances across the bay. Then, to investigate the relationships
141 between larval abundance, benthic population characteristics (adult abundance and
142 reproductive status) and environmental variables, a normalized principal component
143 analysis (PCA) was carried out using the software StatBox v. 6.40 pro.

144 To analyze the larval size structure, the mean size at each site was compared by using a
145 multiple comparison Kruskal-Wallis test for each of the three sampling dates. When
146 significant differences were detected, an *a posteriori* test was used to determine which sites
147 contributed to the observed differences. To further analyze the size structure, data from the
148 third sampling date (i.e. for which large samples were obtained) were used to generate
149 larval size-frequency histograms using 40 µm size-class intervals, first for each then by
150 pooling data over the ten sites. The size-class interval fits three criteria: (1) size classes
151 have at least 5 individuals; (2) the number of adjacent empty classes is minimized and (3)
152 the interval is larger than the error on measurements (Jollivet et al. 2000). Size-frequency
153 histograms were smoothed using a weighted moving average at the 3rd order to rule out
154 spurious peaks (Frontier and Pichod-Viale 1991). The number of size groups was estimated
155 using the Normsep software (Gros and Cochard 1978) which assumes that the sizes within
156 each age-group follow a Gaussian distribution. Based on maximum likelihood criteria, it
157 then allows the overall size-frequency histogram to be split into several age-groups.

158 Finally, to determine if the spatial pattern in size structure was related to the
159 distribution of benthic adults and environmental variables, a canonical redundancy analysis
160 (RDA, Legendre and Legendre 1998), was performed using the table of size classes across

161 sites as response variables and the table of adult abundances and environmental
162 descriptors, including geographical coordinates, across sites as explanatory variables. The
163 RDA is a direct extension of the multiple regression analysis for the modeling of
164 multivariate response data (here the size-class distributions). Before the RDA computation,
165 the numbers of larvae per size class were transformed using the square-root Hellinger's
166 transformation (Legendre and Gallagher 2001) in order to lower the weight of the small
167 size classes (which were very abundant). We then used the automatic forward selection
168 procedure, based on the Monte Carlo permutation test computed in the R library Packfor,
169 to select a subset of the explanatory variables, with a cut-off point of 0.20 (P. Legendre,
170 pers. comm.). RDA was then performed with this subset. The contribution of each
171 explanatory variable and the significance of the RDA axes were tested by analyses of
172 variance and permutation tests using the R tool rdaTest in the R package Vegan 1.11-4.
173 (<http://vegan.r-forge.r-project.org/>).

174 Analytical model

175 In the English Channel, currents are driven by tides, winds and density gradients
176 (Salomon and Breton 1991; Ellien et al. 2000, Barnard et al. 2006). In our study, since the
177 wind showed a mean speed of less than 0.5 m s^{-1} in July and August 2006, its influence on
178 the hydrodynamics was considered negligible. The temperature and salinity profiles
179 obtained from CTD measurements showed a weak stratification in July and August in the
180 inner part of the bay, while the water column was found to be homogeneous in the outer
181 part. The stratification, which can lead to strong effects on dispersal patterns (e.g. Thiébaud
182 et al. 1992) was thus also considered negligible. According to these observations, we
183 expected a strong influence of the tidal regime in the hydrodynamics of the bay of Morlaix.
184 Since no hydrodynamical model at a fine spatial scale exists to allow the study of larval
185 transport in the bay of Morlaix, we developed a simple analytical model inspired from

186 Black et al. (1990). It allowed us to investigate the impact of the tide on the transport of
 187 larvae released at different sites in the bay, and in particular to test for larval retention
 188 processes (See Appendix).

189 The bay was schematically divided into two regions differing by their hydrodynamic
 190 characteristics (see Fig. A1) : (i) the inner part of the bay (**B**), only under the influence of a
 191 zonal tidal current $u(t)$, and where the spawning adults are located, and (ii) the external part
 192 of the bay (**E**), under the influence of both the tidal current $u(t)$ and a offshore residual
 193 current U , perpendicular to $u(t)$. The size of the region **E** is determined by the maximum
 194 distance covered by a larva released in B during the tidal movement (maximal tidal
 195 amplitude x_T). Its width L thus depends on the location of the release site within B. See
 196 appendix for more details on the definition of each region.

197 The numbers of larvae in regions **B** and **E** at time t are noted $N_B(t)$ and $N_E(t)$,
 198 respectively. The volumes of regions B and at time t are noted $V_B(t)$ and $V_E(t)$. The larval
 199 concentrations are assumed to be homogeneous within each region. In this model only the
 200 advection is taken into account (i.e. the number of larvae in each region only varies under
 201 the effects of the currents $u(t)$ and U). During each time step Δt , the volume of water
 202 exchanged between the two regions by the tidal current $u(t)$ is noticed $V_1(t)$ and the volume
 203 of water removed from the region **E** by the current U is noticed $V_2(t)$. Detailed equations
 204 for $V_B(t)$, $V_E(t)$, $V_1(t)$ and $V_2(t)$ are given in the appendix.

205 At each time step Δt , a portion $V_2(t)/V_E(t)$ of the larvae of **E** is removed by the current U .
 206 During the ebbing tide, a portion $V_1(t)/V_B(t)$ of the larvae of **B** is transported to **E**. Hence
 207 the changes of $N_B(t)$ and $N_E(t)$ during ebb are given by the following equations:

$$208 \quad N_B(t + \Delta t) = N_B(t) - \frac{V_1(t)}{V_B(t)} \times N_B(t) \quad (1)$$

$$209 \quad N_E(t + \Delta t) = N_E(t) + \frac{V_1(t)}{V_B(t)} \times N_B(t) - \frac{V_2(t)}{V_E(t)} \times N_E(t) \quad (2)$$

210 During the rising tide, **B** receives a portion $V_1(t)/V_E(t)$ of the larvae from **E**. The changes of
211 $N_B(t)$ and $N_E(t)$ during flow then follow:

$$212 \quad N_B(t + \Delta t) = N_B(t) + \frac{V_1(t)}{V_E(t)} \times N_E(t) \quad (3)$$

$$213 \quad N_E(t + \Delta t) = N_E(t) - \frac{V_1(t)}{V_E(t)} \times N_E(t) - \frac{V_2(t)}{V_E(t)} \times N_E(t) \quad (4)$$

214 According to these equations, we tested two scenarios, one at spring tide and one at neap
215 tide. For each scenario, we used 5 values of U (1, 2, 3, 4 and 5 cm s^{-1} , corresponding to a
216 range of values commonly reported in the literature (Salomon and Breton 1991) and 9
217 spawning locations. This lead to 90 simulations. A time step Δt of one hour was chosen,
218 since the values of the tidal current $u(t)$ and of the free surface elevation $\varepsilon(t)$ used in the
219 volume calculations were obtained hourly from the SHOM (Service Hydrographique et
220 Océanographique de la Marine, www.shom.fr). The simulations were performed for 15
221 days, which corresponds to the estimate of the larval life span at the temperatures
222 prevailing in the bay in July and August 2006 (Rigal et al. in prep).

223

224 **Results**

225 Spatial structure of larval abundance and mean larval size within the bay

226 Over the three sampling dates, 1742 *C. fornicata* larvae were sampled and measured.
227 Whatever the date and site, larval abundances ranged between less than 1 (site 5, 07/20/06)
228 to 34 larvae m^{-3} (site 9, 08/04/06) (Fig.2). These values were not randomly distributed: the
229 multiple regression analysis showed a significant correlation between the larval
230 abundances and the latitudinal axis (1st sampling: $p=0.003$ and 2nd sampling: $p=0.007$), thus
231 evidencing a spatial structure from the inner to the outer part of the bay.

232 As observed for the abundance, the mean larval size (per date, per site) differed among
233 sites ranging between $389 \pm 25 \mu\text{m}$ (mean \pm standard deviation) on 20th July (site 0), and

234 572±54 µm on 21st August (site 5). A multiple comparison Kruskal-Wallis test ($p < 0.0001$
235 for the three dates, Table 2) followed by an *a posteriori* test revealed, for each sampling
236 date, that the inner sites (in particular sites 8 and 9) displayed a significantly lower mean
237 size. Interestingly, all the larvae had a size lower than the typical size at competence (i.e.
238 800-1,000 µm, Pechenik and Heyman 1987). Only 3 larvae out of the 1270 that were
239 sorted during the last sampling date could have reached competence, based on this sole size
240 criterion. All were collected in the outer part of the bay, one at site 2 (800µm) and two at
241 site 3 (800 and 900µm).

242

243 Adult characteristics and environmental descriptors

244 The distribution of adults showed a strong heterogeneity among sites (Table 1). Almost
245 all adults were sampled in the inner sites with up to 304 individuals at site 8. Absence of
246 adults was noticed only in the outer part of the bay at the four sites 2, 4, 5 and 6. The
247 number of brooding females showed the same pattern with maximum values recorded in
248 the inner part of the bay (Table 1).

249 Mean temperatures and chlorophyll *a* concentrations also differed between sites. In
250 particular, the Penzé estuary (site 0) displayed the highest temperatures with a maximum
251 value of 18.4°C in July while the lowest mean temperature (15.55°C) was recorded at site 5
252 at the end of August. Chlorophyll *a* concentrations displayed higher values in the Penzé
253 estuary (2.33 µg l⁻¹, site 0, 1st and 2nd sampling dates) and in the outer sites (e.g. site 5, 2.47
254 µg l⁻¹, 1st sampling). Conversely, the salinity was homogeneous at the bay scale with a
255 weak decrease at site 0 for the third sampling (35.05). This absence of spatial structure for
256 salinity evidenced an important oceanic influence within the bay.

257

258 Relationship between larval abundances, adult characteristics and environmental
259 descriptors.

260 This relationship was analyzed with a PCA carried out on the first and second
261 sampling dates. The first two PCA axes explained more than 75% of the dataset variation
262 (53 and 30 %, respectively, for the first sampling, Fig. 3; 52 and 24 %, respectively, on the
263 second dataset, data not shown). Larval abundances were positively and significantly
264 correlated with the number of mature individuals (i.e. males and females) for the first
265 sampling date but not for the second one. At both dates, the number of mature individuals
266 and the number of brooding females were positively and significantly correlated. Both
267 were negatively and significantly correlated with chlorophyll *a* concentration and depth.
268 Depth and salinity were also negatively correlated (Table 3).

269 For the first (Fig. 3) and second (not shown) sampling dates, PCA allowed to
270 discriminate 2 clusters according to the first axis, opposing the inner (sites 0, 8 and 9) and
271 outer (all other sites) sites of the bay. According to the contribution of environmental
272 variables along the first axis, the inner sites were characterized by a higher number of
273 adults and brooding females (which contribute for 21.9 and 21.6 % to axis 1, respectively)
274 and displayed higher larval abundances (which contribute for 19% to axis 1) for the first
275 sampling. Outer sites were mainly characterized by higher depth (18%) and higher
276 concentrations of chlorophyll *a* (10%). The second axis discriminated sites according to the
277 temperature (34% contribution to axis 2) and opposed sites 0 and 8, site 0 (Penzé estuary),
278 being the warmest location. Similar results were obtained for the second sampling date
279 (data not shown).

280

281 Relationship between size structure, adult characteristics and environmental descriptors.

282 Length-frequency histograms generated for each site sampled during the last date
283 differed according to their location (Fig.4). Inner sites displayed significantly lower median
284 values with a dominance of larvae in small size classes (sites 8 and 9). Site 0 shared the
285 same characteristic but a higher proportion of larger larvae was also observed. In the outer
286 sites, the smallest larvae were absent (site 4) or represented a low proportion of the total
287 number of larvae (e.g. sites 2 and 7). This reflected a shift from small size classes to larger
288 ones from the inner to the outer sites.

289 Taking advantage of the large sampling size obtained during the third sampling, the
290 size structure has been examined in relation to the environmental and adult descriptors
291 using a canonical redundancy analysis (RDA). Among the 7 explanatory variables, 3 were
292 found significant after the forward selection procedure: the latitude (latitude only,
293 $p=0,002$), the longitude (latitude x longitude, $p=0.096$) and the mean temperature (latitude
294 x longitude x temperature, $p=0.143$). Using these three variables, the RDA was significant
295 ($p=0.005$). The first two axes were significant (RDA1, $p=0.001$; RDA2, $p=0.02$) and
296 explained 69 and 23 % of the total variance, respectively (Fig. 5). Only the latitude
297 contributed significantly to the variability of the overall larval dataset ($p=0.005$), reflecting
298 the size gradient between the inner and outer sites. Along RDA1, two clusters were
299 separated. The cluster composed of the inner sites (0, 6, 8 and 9) was characterized by the
300 highest values of mean temperature and lowest latitude and was dominated by small size
301 classes. In the opposite, the cluster composed of the outer sites (1-5 and 7) was
302 characterized by large size classes and highest latitude.

303

304 Tidal influence on the larval transport

305 Our analytical model took into account both the instantaneous tidal current within the
306 bay and an offshore residual current to simulate the larval transport, and allowed us to

307 calculate the larval retention rate within the bay for several spawning locations and
308 hydrodynamic scenarios. In all simulations, the number of larvae retained within the bay
309 oscillated according to the tidal cycle and decreased due to the loss of a proportion of
310 larvae by the offshore residual current (Fig. 6A). As an example, with $U = 3 \text{ cm.s}^{-1}$, 91 %
311 of the larvae released from the main adult population (site 8) were lost after 15 days of
312 simulation (Fig. 6A). Fig. 6B illustrated that, for a given offshore residual current, larvae
313 released more upstream (i.e. low value of E width) were more likely to be retained within
314 the bay. However, for a realistic residual current in this area ($U = 3 \text{ cm.s}^{-1}$), the retention
315 rate never exceeded 20 %, whatever the spawning site.

316

317 **Discussion**

318 Our results clearly showed that the abundance and size structure of *Crepidula*
319 *fornicata* larvae are spatially heterogeneous, exhibiting a gradient from the inner to the
320 outer sites. In the inner sites, characterized by lower depths, higher temperatures and lower
321 chlorophyll *a* concentrations, larval abundances were higher and small size classes were
322 dominant, while in the outer sites, deeper, colder and with higher chlorophyll *a*
323 concentrations, lower abundances were observed and larger larvae occurred. The spatial
324 structure of both larval abundance and size distribution is also linked to the distribution of
325 benthic reproductive adults which was the most important factor explaining the observed
326 pattern of larval abundance (PCA, Fig. 3). The overall abundance of adults is low in the
327 Bay of Morlaix, with adults mainly located in the inner part of the bay (84% of the adults
328 were sampled at sites 8 and 9). The low larval abundance observed at the bay scale might
329 thus be related to the low adult abundance. This relationship has been documented for *C.*
330 *fornicata* in other locations of its geographic range. High concentrations of *C. fornicata*
331 larvae (up to 2000 larvae m^{-3}) were reported in other European bays such as the bay of

332 Mont Saint Michel (Lasbleiz and Comtet, unpublished data) where the local adult densities
333 reached 2000 individuals per m² (Viard et al. 2006). The local density of the larvae might
334 thus be a clue for the abundance of adults. This is congruent with the supply-side theory
335 (Gaines and Roughgarden 1985, Lewin 1986) which postulates that spatial distribution and
336 supply of propagules can control the distribution and abundance of populations of benthic
337 individuals.

338 *Crepidula fornicata* settles gregariously by responding to ecologically relevant cues
339 which may be released by sessile conspecific adults (Pechenik and Heyman 1987; McGee
340 and Targett 1989). Due to such aggregative behavior towards adults we expected to sample
341 large larvae (close to the size at competence, i.e. 800-1,000 μm , Pechenik and Heyman
342 1987) above adult beds. This was not what we observed, only 3 larvae at this size were
343 sampled and none of them were above the main adult beds (sites 8 and 9). In the opposite,
344 mean larval size was positively related to the distance from the major spawning area (sites
345 8 and 9) with the smallest larvae collected close to the adults. The mean larval size at these
346 locations was close to the size-at-hatching ($\sim 400 \mu\text{m}$, Pechenik and Lima 1984) which
347 suggested that larvae were probably recently released by the reproductive females. This
348 low number of large larvae did likely reflect the strong developmental bottleneck due to
349 mortality occurring during larval development (Rumrill 1990; Pedersen et al. 2008). In
350 addition, late developmental stages are expected to be found close to the bottom, looking
351 for available substrate (Grosberg 1981), which makes these larvae more difficult to sample
352 with vertical tows. Moreover, when larvae find suitable habitat (e.g. conspecific adults for
353 *C. fornicata*), settlement processes run fast (Todd 1998), decreasing the opportunity to
354 sample large larvae in the field.

355

356 If larval supply depends in part on the location of spawning adults, it is also influenced
357 by local hydrodynamics and their interactions with spawning location (e.g. Dunstan and
358 Bax 2007). The presence of the largest larvae in low abundance in sites distant from the
359 main broodstock, as well as the overall low larval abundances, might be explained by the
360 transport of larvae outside the bay, which might be expected from the shape of the bay (V-
361 shape, gradually deeper and widening towards the mouth) (Dame and Allen 1996). As
362 suggested by Geyer and Signell (1992) in other bays and estuaries, larval exportation might
363 be due to tidal currents, known to be a major component of the prevailing hydrodynamics
364 regime in the English Channel (Salomon and Breton 1991;Ellien et al. 2000). Outputs of
365 our analytical model agreed with this assumption, and showed that retention rates after 15
366 days were low for larvae released from the main known spawning locations (sites 8 and 9)
367 For a residual current typical of this area ($U = 3 \text{ cm.s}^{-1}$, Salomon and Breton 1991), the
368 retention rate never exceeded 20 % after 15 days, whatever the spawning site. This
369 approach however suggested that higher retention rates might be observed in some cases if
370 larvae were to be released more upstream in the estuary. However, although larvae were
371 collected upstream (authors' personal observations), it is still not known if spawning adults
372 live there. This last observation highlighted previous results by Edwards et al. (2007) who
373 investigated the interactions between spawning location and hydrodynamics and showed
374 that spawning location plays a dominant role in shaping dispersal kernels. Conversely to
375 this previous study made at a regional scale, our results evidenced the importance of
376 spawning location at a finer scale (~1 km). More complex bio-physical models have to be
377 specifically designed to ascertain our hypothesis of larval exportation.

378 Despite the strong tidal export of its larvae, *C. fornicata* is now well established in the
379 bay, which implies that efficient recruitment occurs in the population. Due to the low
380 retention rates we estimated, self-recruitment would probably be limited and recruitment

381 from larvae originating from distant populations might be involved in population
382 maintenance. Genetic assignments between 17 populations of the English Channel
383 highlighted that the bay of Morlaix displays the lowest level of self-recruitment, suggesting
384 that its population also relies on exchanges from other populations (Dupont et al. 2007).
385 The size-frequency analysis done on the whole dataset revealed 2 groups of larvae (with a
386 mean size of $474\pm 40\ \mu\text{m}$ and $602\pm 60\ \mu\text{m}$, respectively; Fig. 7), whose mean ages can be
387 calculated according to a relationship between size, growth rate and temperature (Rigal et
388 al. in prep). These mean ages were estimated to be 2.5 to 3.8 days old at high temperature
389 (maximum field temperature: 18.4°C) and 5.2 to 8.2 days old at low temperature
390 (minimum field temperature: 15.6°C). However, whether these rather old larvae (one
391 week-old) were produced locally or came from adjacent bays is not known.

392
393 Occurring since more than 50 years along the French coasts, *C. fornicata* is
394 particularly developed in sheltered areas such as bays or estuaries, with some noticeable
395 exceptions as failures or low success (Blanchard 1995). For instance, *C. fornicata* failed to
396 invade the bay of Arcachon, which was explained by hydrosedimentary features of the bay
397 and the presence of *Zostera* beds (de Montaudouin et al. 2001). In this case, only 30% of
398 the water mass is removed after 15 days in the inner part of the bay where *C. fornicata*
399 population occurs (Plus et al. 2006), which suggest that the hypothesis of larval exportation
400 could not be responsible of the invasion failure. Conversely, our study evidenced the role
401 of (1) adult distribution and (2) local hydrodynamics as determinant factors modulating
402 larval supply. Examples of bays where *C. fornicata* became highly proliferative may
403 further highlight the role of larval supply in the invasion success. Thus, the bay of Mont
404 Saint-Michel displays high adult biomasses with 170000 tons estimated in the western part
405 of the bay where tidal residual current may promote larval retention in a large and

406 permanent gyre (Dubois et al. 2007). Similarly, the bay of Brest (10000 tons of *C.*
407 *fornicata* estimated in the inner part, Blanchard 1995) is a semi-enclosed marine system
408 favoring larval retention in which genetic analysis proved genetic isolation..

409

410 Our study evidenced that the high variability in the spatial distribution of larvae at the
411 bay scale can be explained by the interaction between biological processes and local
412 hydrodynamics features. Both characteristics promote a limitation of local recruitment that
413 may impede the proliferation of the species in the bay. This may have important
414 implications in terms of invasion management.

415 ACKNOWLEDGEMENTS

416 We are grateful to our colleagues from Service Mer et Observation at the Station
417 Biologique de Roscoff for their help in field sampling. We particularly acknowledge
418 Laurent Lévêque who provided us with parameters calculated for the analytical model. We
419 are grateful to Pr. Pierre Legendre for his help in statistical analyses. FR and SDA
420 acknowledge a PhD fellowship from the Ministère de la Recherche et de l'Enseignement
421 Supérieur.

422 References

- 423 Barnard C, Martineau C, Frenette J-J, Dodson JJ and Vincent WF (2006) Trophic position of
424 zebra mussel veligers and their use of dissolved organic carbon. *Limnology and*
425 *Oceanography* 51: 1473-1484
- 426 Bhaud M (2000) Two contradictory elements determine invertebrates recruitment: dispersion
427 of larvae and spatial restrictions on adults. *Oceanologica Acta* 23: 409-422
- 428 Black KP, Gay SL and Andrews JC (1990) Residence times of neutrally-buoyant matter such
429 as larvae, sewage or nutrients on coral reefs. *Coral Reefs* 9: 105-114
- 430 Blanchard M (1995) Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda
431 Prosobranchia) sur le littoral français. *Haliotis* 24: 75-86
- 432 Blanchard M (1997) Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L.1758) in Europe:
433 current state and consequences. *Scientia Marina* 61: 109-118
- 434 Carlton JT and Geller JB (1993) Ecological roulette: the global transport of nonindigenous
435 marine organisms. *Science* 261: 78-82
- 436 Cohen AN and Carlton JT (1998) Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary.
437 *Science* 279: 555-558
- 438 Dame RF and Allen DM (1996) Between estuaries and the sea. *Journal of Experimental*
439 *Marine Biology and Ecology* 200: 169-185
- 440 de Montaudouin X, Labarraque D, Giraud K and Bachelet G (2001) Why does the introduced
441 gastropod *Crepidula fornicata* fail to invade Arcachon Bay (France)? *Journal of the*
442 *Marine Biological Association of the U. K.* 81: 97-104
- 443 Dubois S, Comtet T, Retière C and Thiébaud E (2007) Distribution and retention of *Sabellaria*
444 *alveolata* larvae (Polychaeta: Sabellariidae) in the Bay of Mont-Saint-Michel, France.
445 *Marine Ecology Progress Series* 346: 243-254

446 Dunstan PK and Bax NJ (2007) How far can marine species go? Influence of population
447 biology and larval movement on future range limits. *Marine Ecology Progress Series*
448 344: 15-28

449 Dupont L, Ellien C and Viard F (2007) Limits to gene flow in the slipper limpet *Crepidula*
450 *fornicata* as revealed by microsatellite data and a larval dispersal model. *Marine*
451 *Ecology Progress Series* 349: 125-138

452 Dupont L, Jollivet D and Viard F (2003) High genetic diversity and ephemeral drift effects in
453 a successful introduced mollusc (*Crepidula fornicata*: Gastropoda). *Marine Ecology*
454 *Progress Series* 253: 183-195

455 Edwards KP, Hare JA, Werner FE and Seim H (2007) Using 2-dimensional dispersal kernels
456 to identify the dominant influences on larval dispersal on continental shelves. *Marine*
457 *Ecology Progress Series* 352: 77-87

458 Ellien C, Thiébaud E, Barnay A-S, Dauvin J-C, Gentil F and Salomon J-C (2000) The
459 influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation
460 in the eastern Channel. *Oceanologica Acta* 23: 423-442

461 Frontier S and Pichod-Viale D (1991) *Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution.*
462 Masson, Paris

463 Gaines SD and Roughgarden J (1985) Spatial variation in larval concentrations as a cause of
464 spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* 67: 267-
465 272

466 Geyer WR and Signell RP (1992) A reassessment of the role of tidal dispersion in estuaries
467 and bays. *Estuaries* 15: 97-108

468 Gros P and Cochard J-C (1978) *Biologie de Nyctiphanes couchii* (Crustacea, euphasiacea)
469 dans le secteur Nord du Golfe de Gascogne. *Annales de l'Institut Océanographique* 54:
470 25-46

471 Grosberg RK (1981) Competitive ability influences habitat choice in marine invertebrates.
472 Nature 290: 700-702

473 Jollivet D, Empis A, Baker MC, Hourdez S, Comtet T, Jouin-Toulmond C, Desbruyères D and
474 Tyler PA (2000) Reproductive biology, sexual dimorphism, and population structure of
475 the deep sea hydrothermal vent scale-worm, *Branchipolynoe seepensis* (Polychaeta:
476 Polynoidae). Journal of the Marine Biological Association of the U. K. 80: 55-68

477 Kinlan BP, Gaines SD and Lester SE (2005) Propagule dispersal and the scales of marine
478 community process. Diversity and Distributions 11: 139-148

479 Legendre P and Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination
480 of species data. Oecologia 129: 271-280

481 Legendre P and Legendre L (1998) Numerical ecology, 2nd English edition. Elsevier Science
482 BV, Amsterdam, 853 pp

483 Leppäkoski E and Olenin S (2000) Non-native species and rates of spread: lessons from the
484 brackish Baltic Sea. Biological Invasions 2: 151-163

485 Lewin R (1986) Supply-side ecology. Science 234: 25-27

486 Lorenzen CJ (1966) A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll *a*
487 concentration. Deep-Sea Research 13: 223-227

488 McGee BL and Targett NM (1989) Larval habitat selection in *Crepidula* (L.) and its effect on
489 adult distribution patterns. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 131:
490 195-214

491 Naylor RL, Williams SL and Strong DR (2001) Aquaculture-a gateway for exotic species.
492 Science 294: 1655-1656

493 Nehring S (2006) Four arguments why so many alien species settle into estuaries, with special
494 reference to the German river Elbe. Helgoland Marine Research 60: 127-134

495 Pechenik JA and Heyman WD (1987) Using KCl to determine size at competence for larvae
496 of the marine gastropod *Crepidula fornicata* (L.). Journal of Experimental Marine
497 Biology and Ecology 112: 27-38

498 Pechenik JA and Lima GM (1984) Relationship between growth, differentiation, and length of
499 larval life for individually reared larvae of the marine gastropod, *Crepidula fornicata*.
500 Biological Bulletin 166: 537-549

501 Pedersen TM, Hansen JLS, Josefson AB and Hansen BW (2008) Mortality through ontogeny
502 of soft-bottom marine invertebrates with planktonic larvae. Journal of Marine Systems
503 73: 185-207

504 Plus M, Maurer D, Stanisière J-Y and Dumas F (2006) Caractérisation des composantes
505 hydrodynamiques d'une lagune mésotidale, le Bassin d'Arcachon.
506 RST/LER/AR/06.007, p 54, Rapport IFREMER

507 Reise K, Olenin S and Thielges DW (2006) Are aliens threatening European aquatic coastal
508 ecosystems? Helgolander Marine Research 60: 77-83

509 Roughgarden J, Gaines SD and Possingham H (1988) Recruitment dynamics in complex life
510 cycles. Science 241: 1460-1466

511 Rumrill SS (1990) Natural mortality of marine invertebrate larvae. Ophelia 32: 163-198

512 Salomon J-C and Breton M (1991) Courants résiduels de marée dans la Manche.
513 Oceanologica Acta Vol. sp. N°11: 47-53

514 Thiébaud E, Dauvin J-C and Lagadeuc Y (1992) Transport of *Owenia fusiformis* larvae
515 (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water
516 column stratification and ontogenic vertical migration. Marine Ecology Progress
517 Series 80: 29-39

518 Todd CD (1998) Larval supply and recruitment of benthic invertebrates: do larvae always
519 disperse as much as we believe? Hydrobiologia 375/376: 1-21

- 520 UNESCO (1968) Zooplankton Sampling. Monographs on oceanographic methodology,
521 UNESCO, Paris, p 174, UNESCO
- 522 Viard F, Ellien C and Dupont L (2006) Dispersal ability and invasion success of *Crepidula*
523 *fornicata* in a single gulf: insights from genetic markers and larval-dispersal model.
524 Helgoland Marine Research 60: 144-152

1 **Table 1.** Location (coordinates and depth) of the ten sampling sites. For each one, the number
 2 of mature individuals and number of brooding females is indicated.

Sites	Coordinates (degree, min)		Depth (m)	Benthic adult characteristics	
	Latitude (°N)	longitude (°W)		Number of mature individuals	Number of brooding females (% of sampled ind.)
0	48° 40,579	3° 56,192	15	29	8 (27.6)
1	48° 41,510	3° 56,473	27	9	4 (44.4)
2	48° 42,454	3° 56,580	28	0	0
3	48° 42,440	3° 54,773	20	34	9 (26.5)
4	48° 42,723	3° 53,255	28	0	0
5	48° 42,742	3° 51,895	26	0	0
6	48° 41,664	3° 52,161	25	0	0
7	48° 41,583	3° 53,980	18	7	3 (42.9)
8	48° 40,185	3° 53,162	12	304	88 (28.9)
9	48° 39,488	3° 52,343	19	115	29 (25.5)

3 **Table 2.** Comparison of the mean size of *C. fornicata* larvae between the sites for the 3
4 sampling dates. Results of the Kruskal-Wallis tests and of the *a posteriori* tests are indicated
5 for each sampling date (1st-2nd-3rd) by NS (non significant) and S (significant, in bold).

Kruskal-Wallis Tests	H	df	<i>p</i>
1 st sampling (07/20/06)	86.96	9	<0.0001
2 nd sampling (08/04/06)	69.82	9	<0.0001
3 rd sampling (08/21/06)	170.53	9	<0.0001

<i>a posteriori</i> tests									
	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5	Site 6	Site 7	Site 8	Site 9
Site 2	NS-NS-NS								
Site 3	NS-NS-NS	NS-NS-NS							
Site 4	NS-NS-NS	NS-NS-NS	NS-NS-NS						
Site 5	NS-NS-NS	NS-NS-NS	NS-NS-NS	NS-NS-NS					
Site 6	NS-NS-S	NS-NS-S	NS-NS-S	NS-NS-S	NS-NS-NS				
Site 7	NS-NS-NS	NS-NS-NS	NS-NS-NS	NS-NS-NS	NS-NS-NS	NS-NS-S			
Site 8	S-S-S	S-S-S	NS-S-S	NS-NS-S	S-S-NS	S-NS-S	S-S-S		
Site 9	S-S-S	S-S-S	NS-S-S	NS-NS-S	S-NS-NS	S-NS-NS	S-S-S	NS-NS-NS	
Site 0	NS-NS-S	NS-NS-S	NS-NS-S	NS-NS-S	NS-NS-NS	NS-NS-NS	NS-NS-S	S-NS-NS	S-NS-NS

6 **Table 3.** Pearson correlation coefficients matrix between variables for the 1st and the 2nd
7 sampling dates. Numbers in bold indicate significant correlations ($p < 0.05$). La = larval
8 abundance (larvae m⁻³), Nmi = number of mature individuals, Nbf = number of brooding
9 females, Sa = salinity, MT = mean temperature (°C), Ch = Chlorophyll *a* (µg l⁻¹), De = depth
10 (m)

First sampling date		La	Nmi	Nbf	Sa	MT	Ch
Nmi		0.64					
Nbf		0.62	1.00				
Sa		0.58	0.14	0.11			
Mt		0.43	-0.15	-0.16	0.73		
Ch		-0.50	-0.65	-0.66	0.19	0.11	
De		-0.60	-0.70	-0.69	-0.67	-0.29	0.21
Second sampling date		La	Nmi	Nbf	Sa	MT	Ch
Nmi		0.40					
Nbf		0.36	1.00				
Sa		0.53	0.36	0.34			
Mt		0.04	-0.35	-0.35	0.28		
Ch		-0.08	-0.67	-0.69	-0.05	0.26	
De		-0.41	-0.69	-0.68	-0.73	-0.02	0.42

11

12 Figure legends.

13

14 **Figure 1.** Map of the Bay of Morlaix in Brittany along the French coast of the English

15 Channel showing the ten sampling sites.

16

17 **Figure 2.** Spatial distribution of the abundance (larvae m⁻³) of *Crepidula fornicata* larvae for

18 the 1st (A) and 2nd (B) sampling.

19

20 **Figure 3.** Ordination of the 10 sites for the 1st sampling based on the principal component

21 analysis. Correlation circle is represented in the upper part of the figure (see Table 3 for

22 abbreviations) in order to present the contribution of each variable to the first two axes.

23

24 **Figure 4.** Length-frequency histograms of larvae collected at the ten sites sampled during the

25 3rd date. Arrows indicate the median of the distributions. Inserted maps indicate site location.

26 *N* is the number of larvae measured.

27

28 **Figure 5.** RDA ordination biplots based on the RDA analysis. Maps indicate the location of

29 the sites included in each group discriminated after the analysis (see Table 3 for

30 abbreviations). Arrows indicate the variables selected after the forward selection procedure,

31 triangles indicate sites and dots the size classes.

32

33 **Figure 6.** (A) Retention rate (%) within the region **B** calculated with $U=3 \text{ cm s}^{-1}$ and larvae

34 released above the main adult population. (B) Retention rate (%) in the bay calculated as a

35 function of the offshore current *U* and the width of the region **E** (defined by the spawning

36 location, see appendix). Black bar represents retention rate for the case showed in A. Results
37 are presented for the spring tide.

38

39 **Figure 7.** Length-frequency distribution of *Crepidula fornicata* larvae at the bay scale.

40 Curves represent the age groups identified with the Normsep software. White and dashed

41 histograms represent groups of sites revealed by the RDA analysis according to the RDA 1

42 axis (see fig. 5), as shown on the inserted map.

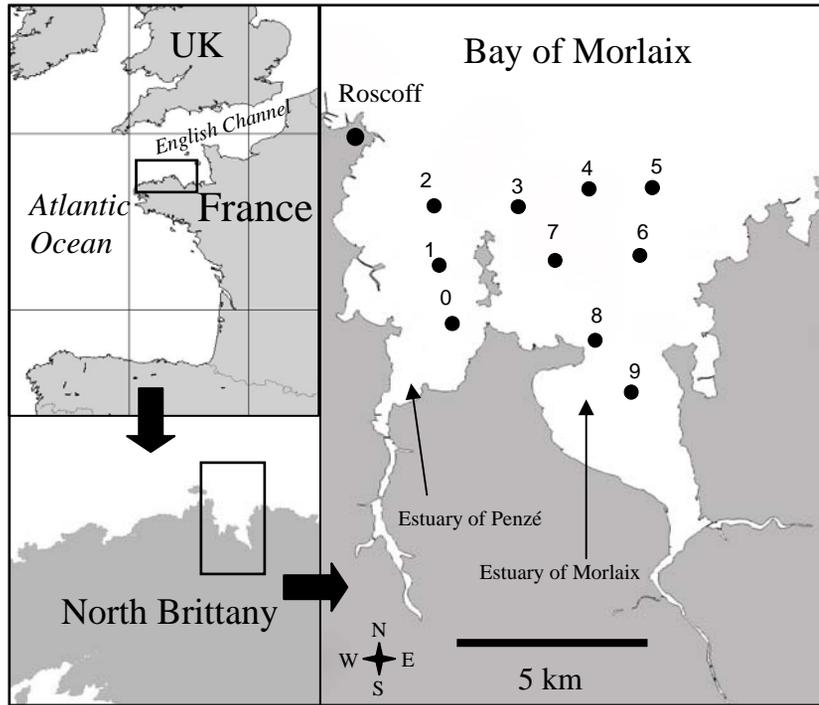


Figure 1

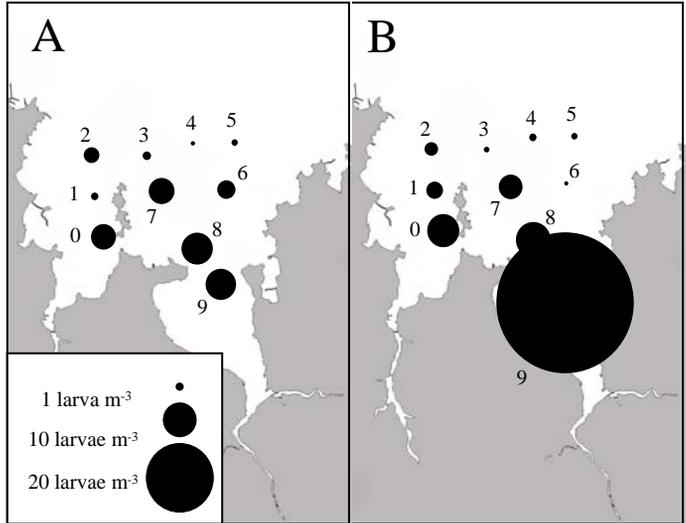


Figure 2

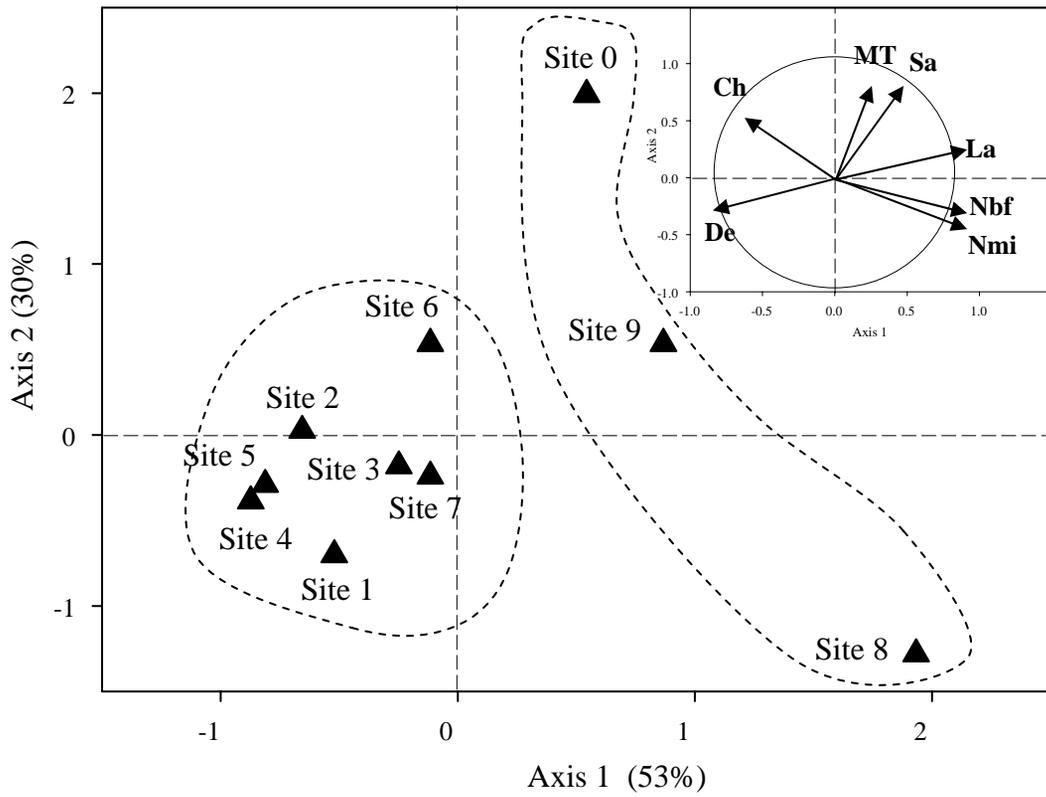


Figure 3

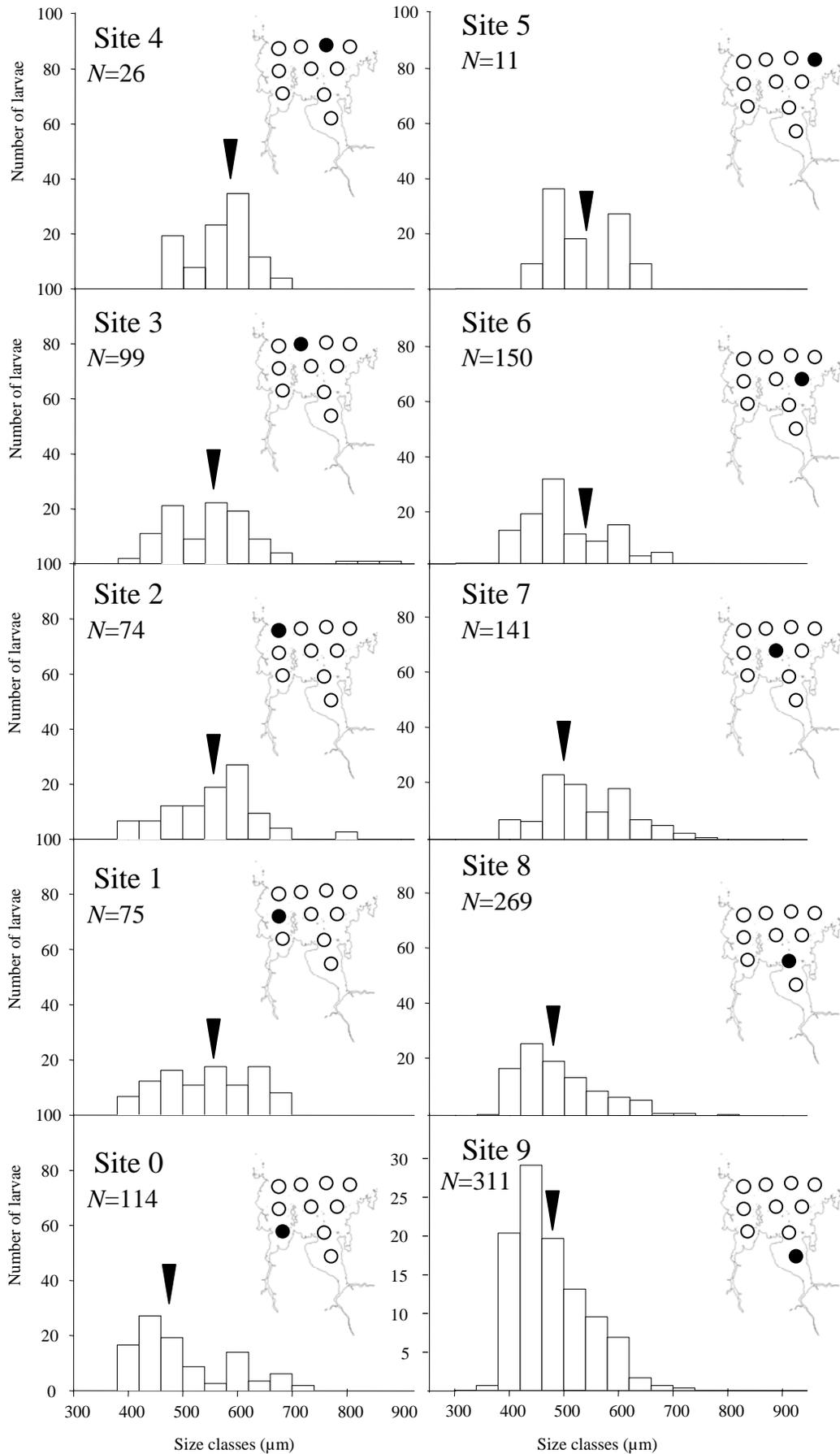


Figure 4

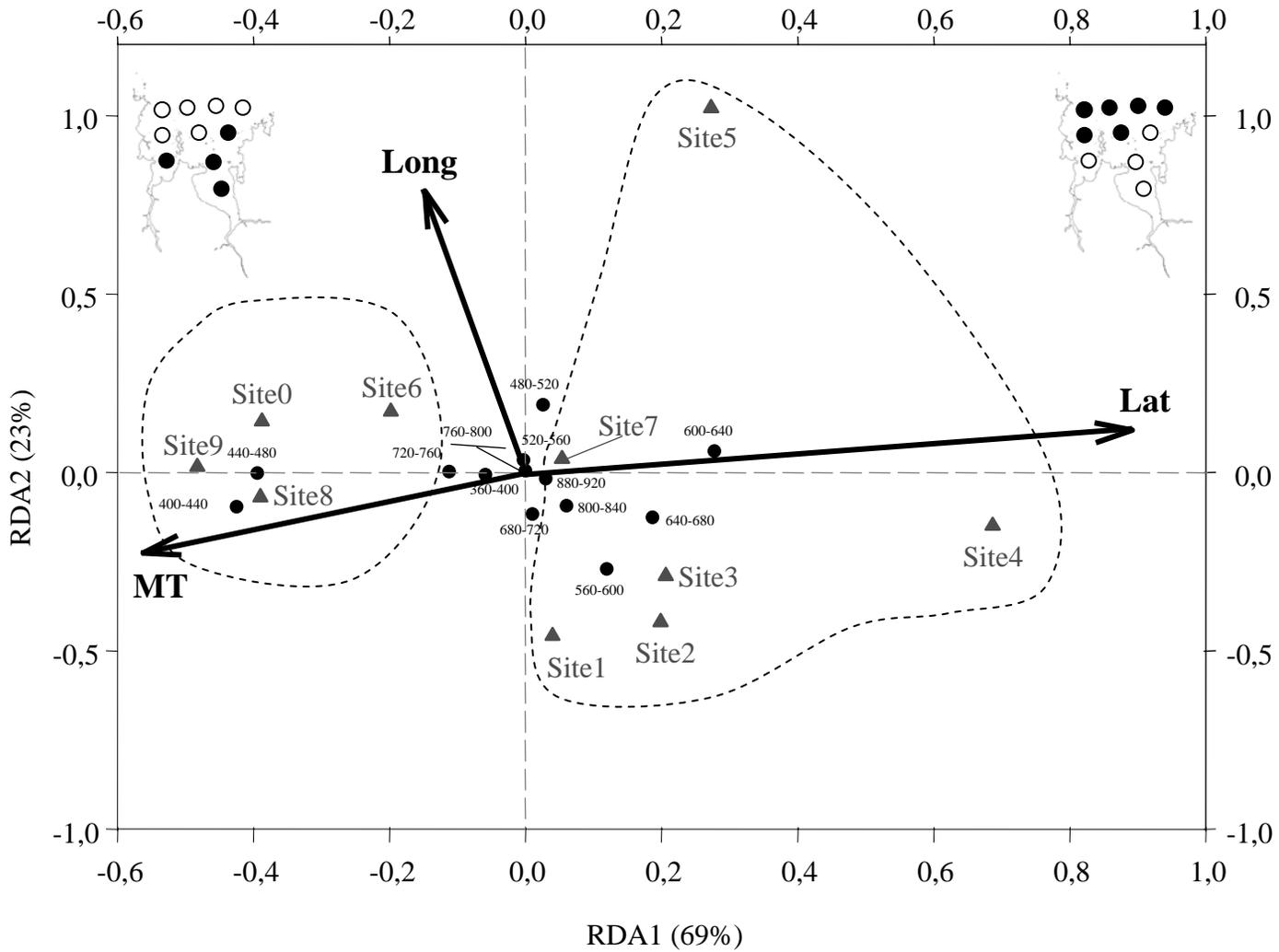


Figure 5

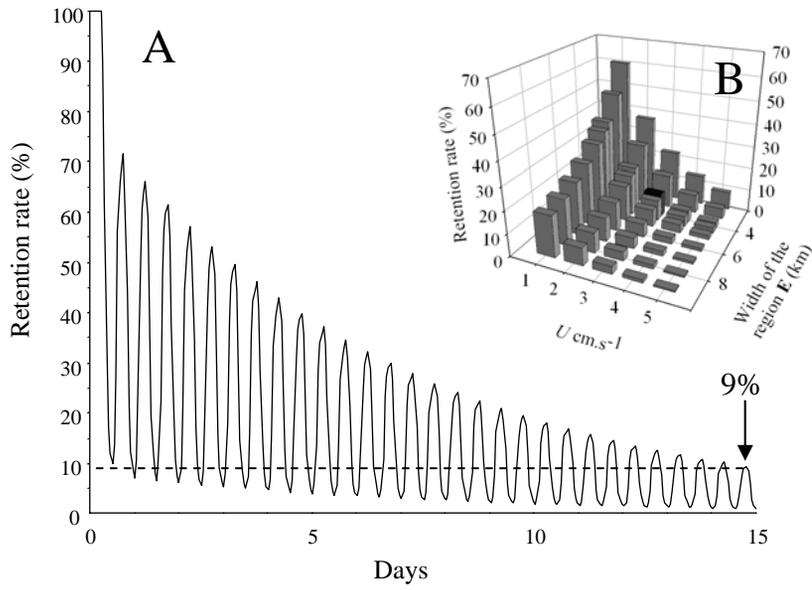


Figure 6

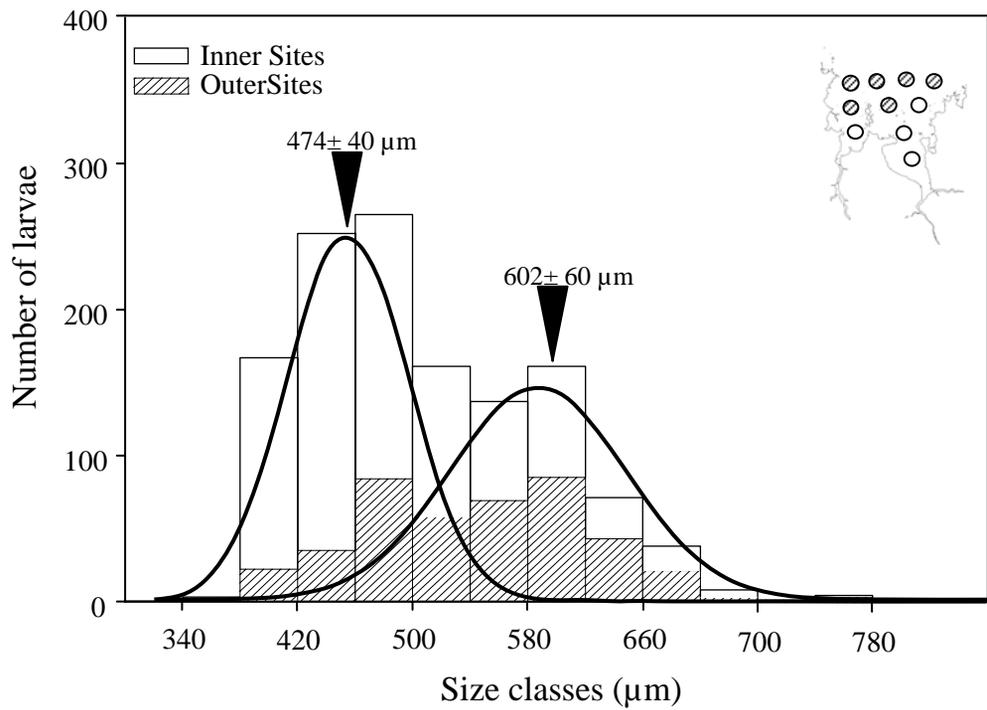


Figure 7

Figure appendix

Appendix

The descriptions and the values of the parameters used in the analytical model are given in table A1. The figure S1 gives the schematic representation of the study bay used in the analytical model. Two regions are considered in the analytical approach (Fig.A1). The region **B** is delimited in the north by the section of surface $s_1(t)$. The adult population is located within the region **B** at a distance x of the section $s_1(t)$. The region **E** is defined as the area outside the bay where the larvae released from the adult population can be exported by the tide: its width L is equal to $x_T - x$, where x_T is the maximal tidal excursion. The surface $s_1(t)$ of the section separating the regions **B** and **E** varies with the tidal cycle and is given by:

$$s_1(t) = W \times (h + \varepsilon(t)) \quad (1),$$

with W the length of the region **E**, h the mean depth of the bay, and $\varepsilon(t)$ the free surface elevation.

The section of surface $s_2(t)$ is the other section of the region **E**. By this section, larvae are exported outside **E** by the residual current U . $s_2(t)$ also varies with the tidal cycle following:

$$s_2(t) = L \times (h + \varepsilon(t)) = (x_T - x) \times (h + \varepsilon(t)) \quad (2).$$

The volume $V_B(t)$ of the region **B** is calculated from the surface of the bay S , the mean depth of the bay h , and the free surface elevation $\varepsilon(t)$ following the equation:

$$V_B(t) = S \times (h + \varepsilon(t)) \quad (3),$$

and the volume $V_E(t)$ of the region **E** is calculated from:

$$V_E(t) = W \times s_2(t) \quad (4).$$

The volume $V_1(t)$ exchanged between the regions **B** and **E** according to the tidal current $u(t)$ through the section of surface $s_1(t)$ and during a time step Δt is defined by:

$$V_1(t) = u(t) \times s_1(t) \times \Delta t \quad (5),$$

and the volume $V_2(t)$ removed from region **E** by the residual current U through the section of surface $s_2(t)$ during a time step Δt is defined by:

26
$$V_2(t) = U \times s_2(t) \times \Delta t \quad (6')$$

27 Using those equations, the final equations of the analytical model are:

28 During ebb:

29
$$N_B(t + \Delta t) = N_B(t) \times \left(1 - \frac{u(t) \times W \times \Delta t}{S} \right) \quad (7')$$

30
$$N_E(t + \Delta t) = N_E(t) \times \left(1 - \frac{U \times \Delta t}{W} \right) + \frac{u(t) \times W \times \Delta t}{S} \times N_B(t) \quad (8')$$

31 During flow:

32
$$N_B(t + \Delta t) = N_B(t) + \frac{u(t) \times \Delta t}{(x_T - x)} \times N_E(t) \quad (9')$$

33
$$N_E(t + \Delta t) = N_E(t) \times \left(1 - \frac{U \times \Delta t}{W} - \frac{u(t) \times \Delta t}{(x_T - x)} \right) \quad (10')$$

34

35

36 Table A1. Parameters

Parameter	Description	Values	Source
L	Width of the region E	$x_T - x$	
x_T	Maximal tidal excursion	10,000 m	Cabioch and Douvillé 1979
x	Distance between the release location and the boundary between regions E and B	from 1,000 m to 8,000 m	
W	Width of the region E and B	10,813 m	SHOM [®]
h	Mean depth of the regions B and E	15 m	SHOM [®]
$\varepsilon(t)$	Free surface elevation	Hourly values, range from 2.15 to 7.94 m	SHOM [®] , www.shom.fr
S	Surface of the bay (under the hydrographic zero)	38,421,300 m ²	SHOM [®]
Δt	Time step of the simulation	one hour	
$u(t)$	Tidal current	Hourly values range from 5.14 to 51.39 cm s ⁻¹	map of the bay (SHOM) [®]
U	Tidal residual current	from 1 to 5 cm s ⁻¹	Salomon & Breton (1991)

37 © SHOM 2007: Service Hydrographique et Océanographique de la Marine. Data communicated by the SHOM

38 (contract n° 115/2007). www.shom.fr

39 Figure legend

40

41 **Figure A1.** Schematic view of the bay used to construct the analytical model. Meaning of the letters

42 are presented in table 1.

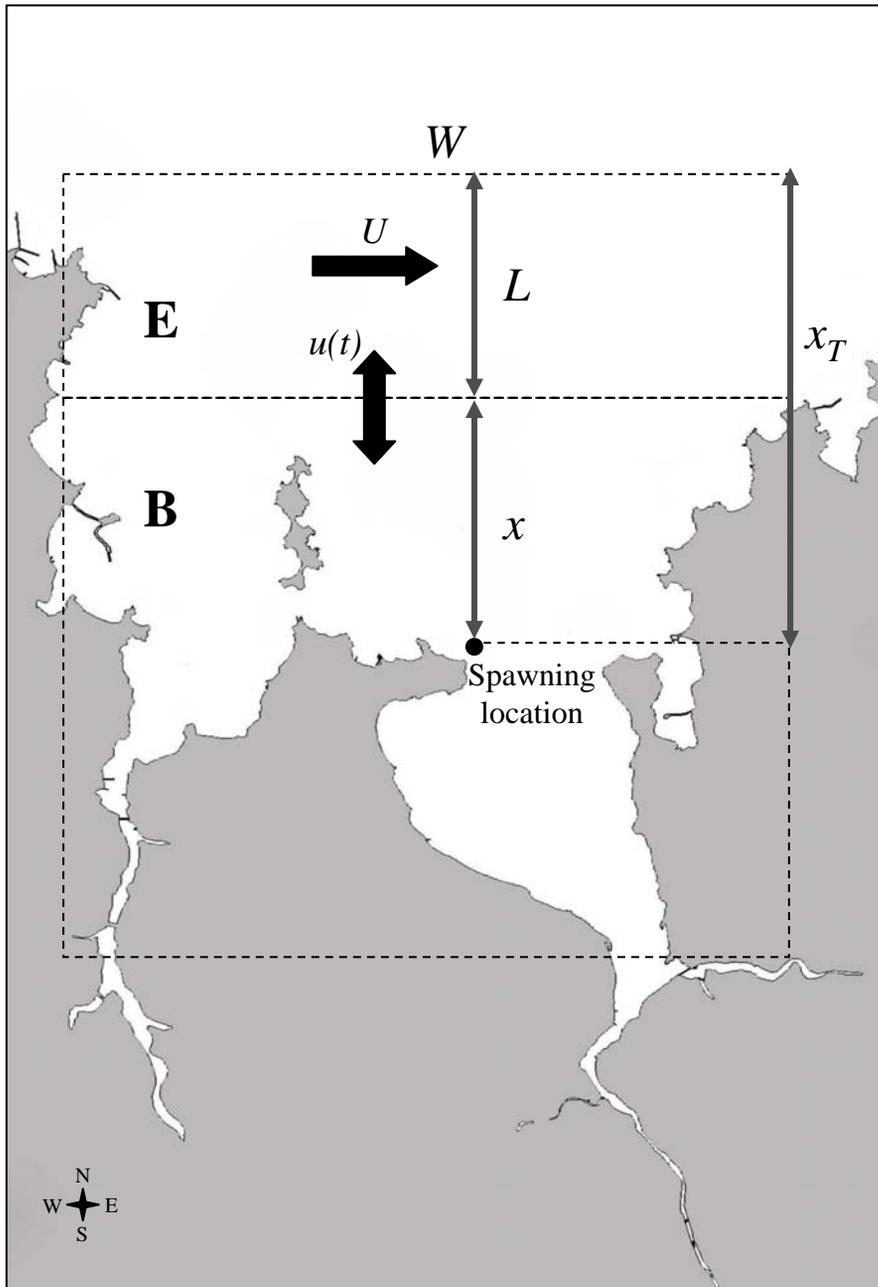


Figure A1 appendix

Annexe VI

Invasion in a changing world: can increase in temperature
promote connectivity in a marine invader?

Rigal, F., Comtet, T., & Viard, F.

(En préparation pour *Ecology Letters*)

1 **Invasion in a changing world: can increase in temperature promote connectivity in**
2 **a marine invader?**

3

4 **Author affiliation**

5 **François Rigal^{*†}, Thierry Comtet^{*†}, and Frédérique Viard^{*†}**

6 * UPMC Univ Paris 06, UMR 7144, Equipe Div&Co, Station Biologique, Roscoff,
7 29682 France

8 † CNRS, UMR 7144, Adaptation & Diversité en Milieu marin, Station Biologique
9 Roscoff, 29682, France

10

11 **Corresponding author**

12 Thierry Comtet

13 CNRS-UPMC, UMR 7144, Adaptation & Diversité en Milieu marin, Station Biologique,
14 29682 Roscoff Cedex, France

15 Tel: (+33)(0)2 98 29 23 13

16 Fax: (+33)(0)2 98 29 23 24

17 Email: comtet@sb-roscoff.fr

18

19 **Manuscript information:** 23 text pages (incl. title page, abstract, main text, references,
20 figure legends), 3 figures, 1 table; supporting information: 1 figure and 1 table.

21 **Abstract**

22 Dispersal plays a crucial role at all steps of biological invasions as it controls the pattern of
23 propagule pressure during both introduction and spread. Assessing how dispersal is affected
24 by environmental features is thus required to better understand the spread of established
25 species. Here, we used a combination of a 3-year field survey of larval abundances, laboratory
26 experiments and theoretical simulations to assess how temperature affects planktonic larval
27 duration (PLD), a key component of the dispersal ability in marine invertebrates, in the
28 emblematic marine invader *Crepidula fornicata*. We showed that PLD greatly varies
29 seasonally along the extended breeding season of *C. fornicata* in its introduced area, leading
30 to the occurrence of periods promoting local settlement and periods most favourable to
31 spread, two main aspects of the dynamics of invasive species. By simulating PLD variations
32 in five European sites where literature data were available, we showed that seasonal variations
33 in PLD exhibit a latitudinal pattern, with lower potential dispersal abilities at higher latitudes.
34 Our results ultimately showed that, contrary to the common expectation of a reduction in
35 dispersal potential due to a decrease in PLD, climate warming may promote the dispersal
36 potential and then the spread of some marine invaders, at least in part of their geographic
37 range.

38 **Introduction**

39 Since biological invasions were recognised as a major threat to biodiversity and
40 ecosystem functioning, many investigators have put a lot of efforts to propose a general
41 framework for their explanation, in order to better predict, prevent or control them. Much
42 focused on characteristics of successful invaders and invaded communities (Sax &
43 Brown 2000). In the last ten years, several studies have emphasized the interactions
44 between both ecological and evolutionary processes in the understanding of biological
45 invasions (Sax & Brown 2000, Lambrinos 2004). In this “eco-evolutionary framework”
46 (*sensu* Facon and colleagues, Facon *et al.* 2006), dispersal lies at a central place: (i) it
47 controls the pattern of propagule pressure during both introduction and spread (Hastings
48 *et al.* 2005, Voisin *et al.* 2005), (ii) it is constrained by both environmental (e.g. climate,
49 landscape changes) and evolutionary forces, and in turn (iii) it influences local adaptation
50 and hybridization processes (Facon *et al.* 2006, Lambrinos 2004). Understanding the
51 processes underlying the success of biological invasions and especially the spread of
52 established species thus requires the study of the dispersal abilities of the invader and
53 how dispersal is affected by environmental features.

54 In the marine realm, the pelagic larval stage of benthic invertebrates is the main
55 vector of natural dispersal, and as such is responsible of both introduction, successful
56 establishment and spread of invasive marine invertebrates (Levin 2006, Dunstan & Bax
57 2007, Pineda *et al.* 2007). Numerous studies have shown from both hydrodynamics
58 modeling and population genetics analyses that the scale of dispersal can vary greatly
59 within a given species in space and time (Pineda *et al.* 2007). Among the numerous
60 factors which may affect larval transport, planktonic larval duration (PLD) is known to
61 play a major role (Pineda *et al.* 2007, Cowen *et al.* 2007, Sponaugle *et al.* 2002, Siegel *et*
62 *al.* 2003, Kinlan *et al.* 2005). It already appeared in the pioneer work of the larval

63 ecologist G. Thorson that long-lived larvae “enable species to spread far with the water
64 masses, to settle in new areas and found new populations” and that “of all the different
65 types of larvae, these are best fitted to be invaders” (Thorson 1950). Since these
66 observations, several studies showed the positive relationship between PLD and
67 estimated dispersal distance in many taxa, including invasive species (Siegel *et al.* 2003,
68 Kinlan *et al.* 2005).

69 As PLD is one of the key parameters needed in larval transport modeling
70 approaches, there is a need for accurate estimations of larval durations (Gawarkiewicz *et*
71 *al.* 2007). Indeed, many studies rely on “typical” PLD values, or values inferred from
72 closely related species, which may not be satisfactory. The task is even more difficult
73 when dealing with introduced species for which life history traits may vary between the
74 native and introduced areas (Caño *et al.* 2008). It is thus required to better assess how
75 environmental variables influence PLD variations. Temperature is known to greatly
76 influence larval duration (O'Connor *et al.* 2007), which in turn may have consequences in
77 terms of dispersal potential, or spread in the case of invasive species (deRivera *et al.*
78 2007). Investigating the temperature effects on PLD does not only require the laboratory
79 study of larval development under different temperature conditions, but also the previous
80 knowledge of the temperatures larvae are really facing when living in the plankton during
81 the reproductive season.

82 We addressed these issues in the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L.), one of the
83 most emblematic invasive species in Europe. This gastropod is native from the East coast
84 of North America and was first introduced at the end of the 19th century into Europe,
85 where it colonised numerous bays from the South West coast of Norway to the North
86 West coast of Spain. Even if recurrent introductions took place as adults transferred with
87 cultured oysters, population genetics studies highlighted the role of larvae in the spread

88 of this species (e.g. Dupont *et al.* 2007). In this paper, we combined the results from a 3-
89 year survey, laboratory experiments and model simulations, to assess the variations in
90 PLD in *C. fornicata* from a population established for 50 years on the northern coast of
91 France. We showed that PLD greatly varies seasonally along its reproductive season,
92 indicating that depending on their date of release, larvae will more contribute to local
93 settlement or to further spread, two main features of the dynamics of invasive species. We
94 then showed that seasonal variations in PLD exhibit a latitudinal pattern, with lower
95 potential dispersal abilities at higher latitudes. Finally, our findings indicated that climate
96 warming may enhance the dispersal potential and then the spread of some marine
97 invaders, at least in part of their geographic range.

98

99 **Methods**

100 **Field larval sampling.** Abundances of *Crepidula fornicata* larvae were monitored
101 bi-monthly from February 2005 to December 2007 in the bay of Morlaix (France) [see
102 supporting information (SI) Fig. S1]. Samples were collected at neap high tide with a
103 WP2 plankton net (200µm mesh size), vertically towed above the main *C. fornicata* adult
104 population. Plankton samples were preserved in the laboratory in 96% ethanol within 2
105 hours after collection. *C. fornicata* larvae were sorted and counted using a dissecting
106 microscope. Concentrations of larvae were then calculated using the filtered volume
107 determined using a TSK flowmeter (Tsurumi Seiki Co., Ltd., Yokohama, Japan). Water
108 temperatures were recorded with a Seabird SBE 19 CTD probe, except in 2005 when
109 they were obtained at a site (Astan, Fig. S1) located close to our sampling site, using data
110 provided by the Service d'Observation en Milieu Littoral ([http://www.domino.u-](http://www.domino.u-bordeaux.fr/somlit_national/)
111 [bordeaux.fr/somlit_national/](http://www.domino.u-bordeaux.fr/somlit_national/)). No temperature differences were observed according to the
112 depth, so only surface temperatures were given.

113 **Laboratory experiments: temperature influence on larval development.** *C.*
114 *forficata* adults, collected in September 2006, were kept at room temperature (ca. 20°C)
115 until release of larvae. The larvae were then transferred to 0.45 µm-filtered seawater. All
116 larvae used in the following experiment were released on the same day but not
117 necessarily from only one female.

118 At the start of experiment (day 0), 400 larvae were randomly distributed into four
119 20-mL replicates of 20 larvae each, at each of the following temperatures: 9°C, 12°C,
120 14°C, 17°C and 20°C, in controlled incubators (accuracy of 0.1°C), on a 10h:14h
121 light:dark cycle. 9 to 17°C were chosen to encompass the field temperature range. 20°C
122 was chosen as a control for comparison with literature data (Pechenik & Lima 1984). At
123 each temperature, two additional batches of 200 larvae (1 larva mL⁻¹) were maintained in
124 the same conditions to determine day at competency (see details below). Larvae were fed
125 1.8 10⁵ cells mL⁻¹ of *Isochrysis galbana* (clone T-ISO) obtained from the Roscoff Culture
126 Collection (Vaulot *et al.* 2004) cultured in K medium. 0.45 µm-filtered seawater and food
127 were changed every day. Dead larvae were counted and removed every day.

128 Three parameters were considered: (1) growth rate, (2) day and size at competency,
129 and (3) day and size at metamorphosis. Larval shell length was measured non-
130 destructively every two days using a dissecting microscope with an ocular micrometer.
131 Growth rates (µm day⁻¹) were determined in each replicate by linear regression analysis
132 on the linear part of the growth curve. A multiple comparison Kruskal-Wallis test and an
133 *a posteriori* test were used to look for significant differences in growth rates between the
134 five temperatures. Larvae which underwent spontaneous metamorphosis were counted,
135 removed and measured to assess day and size at spontaneous metamorphosis. A multiple
136 comparison Kruskal-Wallis test and an *a posteriori* test were used to assess differences in
137 mean day at spontaneous metamorphosis between the five temperatures. The experiment

138 was stopped after 80 days when all larvae at 12, 14, 17 and 20°C had metamorphosed or
139 died. When some larvae reached 650 µm in the experimental replicates, competency tests
140 were carried out (Pechenik & Heyman 1987) using 200 mL replicates (see above). 20
141 larvae were exposed to 20mM KCl in filtered seawater. 10 additional larvae in filtered
142 seawater were used as controls. Larval metamorphosis was checked every hour for the
143 first 8h. The number of individuals that had metamorphosed was then recorded. Tests
144 were repeated at 1 to 3-day intervals according to growth rate until reaching 75% of
145 metamorphosis. The day at 75% of metamorphosis was recorded as the day at
146 competency.

147

148 **From experimental data to estimated PLD values.** Theoretical planktonic larval
149 durations (PLD) were calculated for each day of larval release over the whole
150 reproductive period, deduced from larval field data, considering daily temperature
151 fluctuations and growth rates obtained in the above laboratory experiments. A sine-curve
152 function was used to estimate daily sea surface temperatures from bi-monthly data
153 obtained for the 3 years. To model larval duration with temperature we used the power-
154 law equation shown to provide good fits in a variety of species (e.g. Hamel *et al.* 1997,
155 but see O'Connor *et al.* 2007 for another equation). From this equation, we calculated for
156 a given date of release the larval duration d . We then calculated the daily developmental
157 rate as $1/d$, equivalent to the proportion of the total development occurring on each day.
158 The simulated PLD thus corresponded to the day when the sum of these proportions
159 reached one (Hamel *et al.* 1997, Dawirs 1985). For the 3 years, simulations started on the
160 first day of larval occurrence and ended on the last day of larval occurrence.

161

162 **Estimations of PLD among introduced populations.** PLDs were calculated as
163 described above at four additional European sites (North Sea and English Channel) where
164 temperature data and larval occurrences were available (Table S1). When larvae were
165 present at decreasing low temperatures (e.g. Sylt in the North Sea), PLD calculations
166 implied that larvae would be able to survive the winter which is unlikely given the very
167 low temperatures encountered at these latitudes (less than 5°C in Sylt). To avoid such
168 cases, we did not consider larvae that would spend more than 13 days at temperatures
169 below or equal to 9°C, which corresponded to the 25% mortality observed in our
170 experiment at 9°C. To study the impact of prevailing climatic conditions at these sites in
171 different years on dispersal potential, we determined from PLD estimations the number
172 of days when PLD was above a value which could be considered as a “long” PLD. The
173 higher this number, the higher the dispersal potential over the reproductive period. Two
174 approaches were used to estimate this threshold. The first one was simply the mean of all
175 simulated PLDs (all sites, all dates), giving a value of 23 days. The second one was
176 independent of the gathered data and was based on previous genetic studies. We used the
177 isolation-by-distance relationship provided in Dupont *et al.* (2003) to calculate the
178 geographic distance at which population differentiation equals zero (i.e. no barrier to
179 population exchange). We then inferred the corresponding PLD value following the
180 model provided in Siegel *et al.* (2003) which linked PLD and dispersal distance (based
181 on genetic data). This gave a threshold of 22 days.

182

183 **Results**

184 **Temporal survey of the larval abundance in the field.** *Crepidula fornicata* larvae
185 were observed from 4 April to 27 September in 2005 (Fig. 1A), from 7 April to 30
186 October in 2006 (Fig. 1B) and from 27 February to 6 November in 2007 (Fig. 1C).

187 Larvae thus occurred continuously during 5 to 8 months during this study. The highest
188 abundance was 26 larvae m⁻³ in 2005 (8 August), 22 larvae m⁻³ in 2006 (4 July) and 83
189 larvae m⁻³ in 2007 (11 May). Larvae occurred over a wide range of temperatures,
190 particularly in 2007. First larvae appeared at temperature of about 11°C in 2005, 9°C in
191 2006 and 11°C in 2007. Maximum temperatures were 16.3°C in 2005, 16.4°C in 2006,
192 and 18.0°C in 2007.

193

194 **Effect of temperature on developmental rate.** The growth rate varied markedly
195 according to temperature (Table 1). At 9°C, larvae showed a very low growth rate
196 (4.21±0.29 µm.d⁻¹). After 80 days only 5 larvae were still alive (93.75% of mortality at
197 the end of experiment) ranging in size between 594 and 871.2 µm. At the end of the
198 experiment, competency, as assessed through the KCl test, was not reached. 9°C was thus
199 not considered in subsequent analyses on duration to competency. For the other four
200 temperatures, mortality was lower than at 9°C, (the best survivorship was at 17°C with
201 3.75% mortality). Growth was linear until competency. Growth rate was thus calculated
202 from day at hatching to day at competency and was found to be significantly different
203 according to temperature (KW, $H = 18.29$, $df = 4$, $p = 0.001$ and *a posteriori* tests). A
204 strong temperature effect was also revealed concerning the day at competency which
205 varied from 11 days (20°C) to 36 days (12°C). Larvae also metamorphosed
206 spontaneously sooner at higher temperature (Table 1): mean day at spontaneous
207 metamorphosis was significantly different between temperatures (KW, $H = 91.22$, $df = 3$,
208 $p = 0.001$ and *a posteriori* tests) except when comparing 17°C and 20°C and between
209 12°C and 14°C. Contrary to the duration from hatching to competency, the duration of
210 delay (from competency to spontaneous metamorphosis) was not significantly different
211 between 12, 14 and 17°C except with 20°C. This suggested a lower influence of

212 temperature on this duration. Over the whole dataset, the time between the first (20°C)
213 and the last (12°C) spontaneous metamorphosis was large (42±3.65 days).

214

215 **Time to reach competency under varying temperature.** From the power-law
216 which provided a good correlation between PLD and temperature ($R^2 = 0.95$; $p = 0.03$),
217 PLD values were calculated according to the day of release. For 2005, predicted time to
218 reach competency varied between 34 days (hatching on 13, 14 and 15 May) and 22 days
219 (hatching from 10 to 31 August). In 2006 larvae occurred during a period with higher
220 thermal amplitude which explained much more variations in duration which ranged
221 between 18 (hatching from 27 July to 10 September) and 46 days (hatching on 7 April).
222 In 2007, similar results were obtained with PLD ranging from 18 (hatching from 8 July to
223 27 August) to 44 days (hatching on 2 February).

224 To investigate the variations of PLD at 4 additional sites in Europe, we realized 19
225 simulations. Fig. 2 showed the relationship between the mean winter temperatures
226 calculated for all 5 sites in Europe and the number of days with PLD above the 23-day
227 threshold, considered as a long PLD. Cold winters (as recorded at Sylt and Blackwater)
228 resulted in short periods with long PLD, as compared to the milder winters recorded at
229 sites located along the French coasts of the English Channel. Identical results were
230 obtained with a 22-day threshold (see *Methods*).

231

232 **Discussion**

233 **Plasticity in planktonic larval duration.** Although sharp interannual variations were
234 observed in larval abundances, the period of occurrence of *C. fornicata* larvae, spanning
235 from the end of February to the beginning of November (2007 situation), reflected an
236 extended reproductive period. This result is in agreement with similar findings in other parts
237 of the invaded area, based on the observations of brooding females or larval abundances

238 (Pilkington & Fretter 1970, Richard *et al.* 2006, and references herein). In the native area, the
239 breeding season is only poorly known. To our knowledge, a single study reported a much
240 shorter reproductive season (early summer to mid-August) in the northern part of the native
241 area (New England, USA), dating back to the end of the 19th century (Conklin 1897).
242 However, more recent investigations sampled brooding females in February, April or late
243 August in the same area (Pechenik *et al.* 1996, Pechenik *et al.* 2001) which suggest that the
244 reproductive period is not different between the native and introduced areas. Further
245 investigating this question is of primary importance in order to assess the possibility for life
246 history changes in invaders' introduction range.

247 The interannual difference in first larval occurrence was sharp, with a one month shift
248 between 2006 and 2007, which, considering the sampling frequency (every two weeks),
249 would lead to a possible shift of 15-45 days. This observation is reinforced when considering
250 the central tendency in larval abundances which showed a 46 days shift between 2006 and
251 2007. Such observations are not unusual, for example, a maximal shift of 25 days in first
252 larval arrival was observed in the invasive mytilid *Mytilopsis leucophaeata* (Verween *et al.*
253 2007), but may have considerable consequences for larval dispersal (see later). It is well
254 known that temperature is a major factor controlling the phenology of reproduction,
255 including larval production in marine invertebrates (e.g. Verween *et al.* 2007). Our results
256 were in agreement with this expectation, i.e. an earlier larval occurrence due to milder winter
257 temperatures. It is noteworthy that the first larvae appeared above 9-10°C, a temperature at
258 which egg capsules are deposited or at which larvae first appeared in other parts of the
259 introduced and native ranges of the species (Chipperfield 1951, Hoagland 1979, Thieltges *et*
260 *al.* 2004).

261 Over the breeding period, larvae of *C. fornicata* were found over a wide range of
262 temperatures (9 to 18°C), which may potentially greatly influence the early life history traits

263 of this species on a seasonal basis. The lack of data on *C. fornicata* developmental rates in
264 the lower part (9-14°) of its natural temperature range prompted us to study experimentally
265 the effects of temperature on larval development. This extended previous studies which
266 focused on the 15-29°C range (Pechenik & Lima 1984, Pechenik 1984 but see experiments
267 at 12°C in Pilkington & Fretter 1970), corresponding to temperatures at which larvae occur
268 in parts of *C. fornicata* native range (Massachusetts and North Carolina, USA) over the
269 course of the reproductive season. At the lowest recorded field temperature (9°C), despite
270 high mortality, larvae were able to grow very slowly, as long as 80 days. Even if competency
271 tests did not allow us to estimate the time to reach competence at this temperature, the
272 observation of one metamorphosed larva showed that they could reach competence at 9°C.
273 This temperature thus appeared to be the lowest threshold for larval development in
274 *C. fornicata*, which might partly explain their appearance above this temperature.
275 Interestingly 9°C was also shown to prevent egg laying in *C. fornicata* (Hoagland 1979). In
276 the field, larvae released at 9°C are not likely to stay at this temperature during their whole
277 pelagic life, and although not tested once exposed to warmer temperatures their chance of
278 completing their development would probably increase, as shown for the bivalve *Mytilus*
279 *edulis* (Beaumont & Budd 1982) and the shrimp *Crangon uritai* (Li & Hong 2007) at 5 and
280 9°C, respectively.

281 The planktonic larval duration (PLD) can be separated into two distinct stages, the
282 obligate pre-competent stage, during which the larva has to stay in the plankton, and the
283 competent stage, during which the competent larva may settle if it encounters suitable cues.
284 In *C. fornicata* larvae, acquisition of competency is accompanied by a sharp decrease in
285 growth rate, which is more obvious at 20, 17 and 14°C, although larvae are still growing, as
286 in many prosobranch gastropods (Lesoway & Page 2008). The pre-competent stage duration
287 was strongly influenced by constant temperatures, ranging from 11 days at 20°C to 36 days

288 at 12°C. In the opposite, although the duration of the delay to metamorphosis was highly
289 variable between individuals, our results showed that its mean duration is not significantly
290 different between 12, 14 and 17°C (8.7-11.6 days; Table 1), with the exception of 20°C at
291 which it was longer (21.5±1.6 days). This suggested that temperature has less influence on
292 delay duration than on precompetent stage duration, as also reported in *Crepidula plana*
293 (Zimmerman & Pechenik 1991). However, this low variability in the duration of the delay to
294 metamorphosis may be greatest in the field as many factors are involved, especially
295 settlement cues, and one larva may metamorphose as soon as it has reached competency if
296 cues are detected. For these reasons, we only used the precompetent period to simulate the
297 variations of PLD under variable temperatures.

298 Although the absolute development times from laboratory studies might not be
299 accurate for field conditions, the relative effects of temperature on the developmental rates
300 are probably acceptable (Moloney *et al.* 1994). We thus simulated PLD variations over the
301 whole reproductive period of *C. fornicata* in the Bay of Morlaix, taking into account the
302 daily field temperatures. Our results showed a great variability in PLD according to the day
303 of larval release, ranging from 18 to 46 days (Fig. 3).

304 Seasonal variations in PLD potentially have many consequences on marine
305 population connectivity. A great range of potential dispersal distances may be associated with
306 the simulated range of PLD values (Siegel *et al.* 2003, Kinlan *et al.* 2005). To assess such
307 variations in *C. fornicata*, we simply used the relationship provided in Siegel *et al.* (2003)
308 between PLD and dispersal scale, based on a review of genetic data. This gave us an
309 estimation of potential dispersal distances to vary between 50 and 190 km. Using an
310 idealized model linking PLD and dispersal distance proposed by the same authors (Siegel *et al.*
311 *et al.* 2003) and later used by O'Connor and colleagues (O'Connor *et al.* 2007), assuming a
312 mean along-shore current velocity $U = 3 \text{ cm s}^{-1}$, which reflects typical residual current

313 velocity in coastal parts of the English Channel (Salomon & Breton 1991), and a standard
314 deviation $\sigma_u = 15 \text{ cm s}^{-1}$ (Siegel *et al.* 2003, O'Connor *et al.* 2007), potential dispersal
315 distances were estimated to range between 87 and 222 km. In both estimations, potential
316 dispersal distances lie within distances commonly found between populations of *C. fornicata*
317 on the coasts of France (Dupont *et al.* 2003). The whole range of PLD values might thus
318 allow most of these populations to be interconnected, depending on the season of release.

319 These results add a seasonal component in fluctuations of PLD which will be
320 superimposed on known seasonal variations of other factors involved in larval transport, like
321 seasonal wind forcing or seasonal water-column stratification (Pineda *et al.* 2007). For
322 example, stronger winter wind-forcing may act synergistically with longer PLD to enhance
323 dispersal potential. Food sources available for larvae and larval condition, which could be
324 linked indirectly to temperature, might also vary seasonally (Jarrett 2003). One might thus
325 expect the shape of dispersal kernels to greatly vary seasonally, in particular for the tail of
326 the distribution with enhanced long distance dispersal (Kinlan *et al.* 2005), adding further
327 complexity to an inherently stochastic process (Siegel *et al.* 2003).

328 Assessing PLD fluctuations is not only important for estimating dispersal distances,
329 but also because PLD might influence larval mortality, and subsequent juvenile survival, as
330 conditions encountered during the larval life greatly influence the juvenile performance, both
331 in invertebrates and fishes (Pechenik *et al.* 1996, Sponaugle *et al.* 2006). A long PLD is
332 expected to yield higher cumulative mortalities than a short PLD (Pineda *et al.* 2007).
333 However, this direct relationship has not been demonstrated, particularly dealing with
334 temperature effects. Indeed, it has been suggested that mortality due to low temperature
335 (direct effect) might be at least in part compensated by a decrease in mortality by predation
336 due to the lower metabolism of potential predators (indirect effect) (Moloney *et al.* 1994).

337

338 **Role of PLD variations in potential spread of *Crepidula fornicata* in Europe.**

339 Factors influencing the number of propagules, dispersal mode, and vital rates are critical
340 factors regulating the spread of invasive species (Sakai *et al.* 2001). Life-history traits
341 plasticity such as the wide range of larval durations estimated for *C. fornicata* might have
342 contributed to the establishment of its populations along the European coasts. The ability of
343 its larvae to develop under a wide range of temperatures adds to its potential for invasion,
344 allowing the species to complete its development in various thermal conditions, as pointed
345 out for the invasive crab *Carcinus maenas* (deRivera *et al.* 2007). Moreover, the extended
346 reproductive period observed for this species and the resulting seasonal variations in
347 planktonic larval duration would result in the possibility for both local settlement (periods
348 with short PLDs) and spread (periods with long PLDs). This is of paramount importance for
349 both the sustainable establishment and spread of invader populations.

350 Invasion success theoretically depends on migration, environmental and evolutionary
351 changes, and their interactions (Facon *et al.* 2006). Anthropogenic climate warming is one of
352 the most important environmental change that will affect biological systems, and has been
353 suggested to increase the rates of invasion by nonindigenous species (Hellmann *et al.* 2008).
354 Similarly to what was previously stated for the invasive crab *C. maenas* (deRivera *et al.*
355 2007), climate warming may increase the geographic range of potential habitats suitable for
356 the complete development of *C. fornicata* larvae, then possibly the geographic range of
357 susceptible new invaded sites, assuming that the species would be able to reach these areas
358 (either through human-mediated or natural dispersal).

359 Here, we investigated an other possible consequence of climate warming that may
360 alter the migration rate of an invader. Based on published data, we explored how different
361 climatic conditions may affect seasonal variations in *C. fornicata* PLD at four additional sites
362 in Europe (English Channel and North Sea) where temperatures and larval abundances were

363 available. Our results showed great latitudinal differences in the seasonal pattern of PLD
364 variations, suggesting different dispersal potential. This difference is well exemplified when
365 considering results from the bay of Morlaix (2006) and Sylt (Wadden Sea, 2003). Long
366 PLDs (above the 23-day threshold) are mostly observed at the beginning of the reproductive
367 season (April) in the bay of Morlaix but at the end of the year (September-October) at Sylt
368 (Fig. 3). Post-metamorphosis growth will thus take place in summer for the larvae from Bay
369 of Morlaix, in winter for the Sylt-born larvae, which might have implications on the survival
370 of recruits originating from these long-distance dispersers, and in turn influence the potential
371 spread of the species.

372 It is well known that temperature is a key factor controlling the phenology of a wide
373 range of organisms, including marine invertebrates (Edwards & Richardson 2004). The
374 observed latitudinal pattern may thus likely be explained by phenological differences
375 between sites. Indeed, at Sylt in 2003, the low winter temperatures resulted in larvae to first
376 appear in May (Fig. 3), a period during which the temperature increase was sharp, which led
377 to a rapid decrease in PLDs. In the opposite, following the temperature records from the bay
378 of Morlaix in 2006, larvae were first released in April, leading to greater periods with long
379 PLDs. These observations were generalized to the whole dataset which led to a positive
380 linear relationship between dispersal potential, expressed as the number of days with PLD
381 above the 23-day threshold (Fig. 2) and the mean winter temperature (January, February and
382 March). When winter is colder, larvae are first released when temperatures are higher, then
383 with shorter periods with a "long" PLD.

384 When viewed in the context of global warming, these observations have major
385 implications for the potential spread of invasive species like *C. fornicata*. A mean sea surface
386 temperature rise of up to 4°C has been forecasted between 2000 and 2099 in the English
387 Channel and the North Sea (Sheppard 2004). Based on additional forecasted air temperatures

388 in Scandinavia (Christensen *et al.* 2001), warming would be higher in winter compared to
389 summer (3.3 and 2°C, respectively, under the highest warming scenario). From the previous
390 relationship linking dispersal potential and mean winter temperature (Fig. 2), such a
391 temperature increase would result in a 35 days increase in the window available for long
392 distance dispersal.

393 In summary, without challenging the hypothesis of Duarte (Duarte 2007), which
394 stated that global warming would result in a reduction in dispersal distances due to a
395 decrease in planktonic larval durations (average reduction of 45% with a 4°C warming), our
396 results suggested that warming might increase the dispersal potential of some species, at least
397 in part of their geographic range, due to phenological changes. In particular, for invasive
398 species, climate warming may favor spread and range extension. To go even further, such
399 processes may also be involved in predicted invasion scenarii, like trans-Arctic invasions
400 that have been recently highlighted (Vermeij & Roopnarine 2008). In such cases, longer
401 PLDs, and longer periods with long PLDs would enhance the ability for larvae to disperse
402 through the Arctic.

403

404 **ACKNOWLEDGMENTS.** We are grateful to the past and present members of the Service
405 Mer et Observation (FR2424) at the Station Biologique de Roscoff, and especially the
406 captains and crew of the R/V Mysis, for their assistance in field sampling. We thank Denis
407 Roze for his help with the simulations of PLD variations, and Jan Pechenik for stimulating
408 discussions during his stay in Roscoff. This work was supported by the Centre National de la
409 Recherche Scientifique, the University Pierre & Marie Curie and the Agence Nationale de la
410 Recherche (MIRAGE project, N°ANR-05-BLAN-0001-01). This work is part of the PhD of
411 F.R. who benefited from a grant by the Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la
412 Recherche.

413 REFERENCES

- 414 Beaumont A.R. & Budd M.D. (1982). Delayed growth of mussel (*Mytilus edulis*) and scallop
415 (*Pecten maximus*) veligers at low temperatures. *Mar. Biol.*, 71, 97-100.
- 416 Caño L., Escarré J., Fleck I., Blanco-Moreno J.M. & Sans F.X. (2008). Increased fitness and
417 plasticity of an invasive species in its introduced range: a study using *Senecio*
418 *pterophorus*. *J. Ecol.*, 96, 468-476.
- 419 Chipperfield P.N.J. (1951). The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Blackwater,
420 Essex. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 30, 49-71.
- 421 Christensen J.H., Räisänen J., Iversen T., Bjørge D., Christensen O.B. & Rummukainen M.
422 (2001). A synthesis of regional climate change simulations - A Scandinavian
423 perspective. *Geophys. Res. Lett.*, 28, 1003-1006.
- 424 Conklin E.G. (1897). The embryology of *Crepidula*, a contribution to the cell lineage and
425 early development of some marine gastropods. *J. Morph.*, 13, 1-226.
- 426 Conover D. & Schultz E.T. (1995). Phenotypic similarity and the evolutionary significance of
427 countergradient variation. *Trends Ecol. Evol.*, 10, 248-252.
- 428 Cowen R.K., Gawarkiewicz G., Pineda J., Thorrold S.R. & Werner F.E. (2007). Population
429 connectivity in marine systems: an overview. *Oceanography*, 20, 14-21.
- 430 Dawirs R.R. (1985). Temperature and larval development of *Carcinus maenas* (Decapoda) in
431 the laboratory; predictions of larval dynamics in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24,
432 297-302.
- 433 deRivera C.E., Hitchcock N.G., Teck S.J., Hines A.H. & Ruiz G.M. (2007). Larval
434 development rate predicts range expansion of an introduced crab. *Mar. Biol.*, 150,
435 1275-1288.
- 436 Duarte C.M. (2007). Marine ecology warms up to theory. *Trends Ecol. Evol.*, 22, 331-333.

437 Dunstan P.K. & Bax N.J. (2007). How far can marine species go? Influence of population
438 biology and larval movement on future range limits. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 344, 15-28.

439 Dupont L., Ellien C. & Viard F. (2007). Limits to gene flow in the slipper limpet *Crepidula*
440 *fornicata* as revealed by microsatellite data and a larval dispersal model. *Mar. Ecol.*
441 *Prog. Ser.*, 349, 125-138.

442 Dupont L., Jollivet D. & Viard F. (2003). High genetic diversity and ephemeral drift effects in
443 a successful introduced mollusc (*Crepidula fornicata*: Gastropoda). *Mar. Ecol. Prog.*
444 *Ser.*, 253, 183-195.

445 Edwards M. & Richardson A.J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic
446 phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881-884.

447 Facon B., Genton B.J., Shykoff J., Jarne P., Estoup A. & David P. (2006). A general eco-
448 evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 130-
449 135.

450 Gawarkiewicz G, Monismith S. & Largier J. (2007). Observing larval transport processes
451 affecting population connectivity: progress and challenges. *Oceanography*, 20, 40-53.

452 Hamel P., Magnan P., East P., Lapointe M. & Laurendeau P. (1997). Comparison of different
453 models to predict the *in situ* embryonic developmental rate of fish, with special
454 reference to white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54,
455 190-197.

456 Hastings A., Cuddington K., Davies K.F., Dugaw C.J., Elmendorf S., Freestone A., Harrison
457 S., Holland M., Lambrinos J., Malvadkar U., Melbourne B.A., Moore K., Taylor C. &
458 Thomson D. (2005). The spatial spread of invasions: new developments in theory and
459 evidence. *Ecol. Lett.*, 8, 91-101.

460 Hellmann J.J., Byers J.E., Bierwagen B.G. & Dukes J.S. (2008). Five potential consequences
461 of climate change for invasive species. *Conserv. Biol.*, 22, 534-543.

462 Hoagland K.E. (1979). The behavior of three sympatric species of *Crepidula* (Gastropoda:
463 Prosobranchia) from the Atlantic, with implications for evolutionary ecology. *Nautilus*,
464 94, 143-149.

465 Jarrett J.N. (2003). Seasonal variation in larval condition and postsettlement performance of
466 the barnacle *Semibalanus balanoides*. *Ecology*, 84, 384-390.

467 Kinlan B.P., Gaines S.D. & Lester S.E. (2005). Propagule dispersal and the scales of marine
468 community process. *Diversity Distrib.*, 11, 139-148.

469 Lambrinos J.G. (2004). How interactions between ecology and evolution influence
470 contemporary invasion dynamics. *Ecology*, 85, 2061-2070.

471 Lesoway M.P. & Page L.R. (2008). Growth and differentiation during delayed metamorphosis
472 of feeding gastropod larvae: signatures of ancestry and innovation. *Mar. Biol.*, 153,
473 723-734.

474 Levin L.A. (2006). Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and
475 digressions. *Integr. Comp. Biol.*, 46, 282-297.

476 Li H.Y. & Hong S.Y. (2007). The effect of temperature and salinity on survival and growth of
477 *Crangon uritai* (Decapoda: Crangonidae) larvae reared in the laboratory. *Mar. Ecol.*,
478 28, 288-295.

479 Moloney C.L., Botsford L.W. & Largier J.L. (1994). Development, survival and timing of
480 metamorphosis of planktonic larvae in a variable environment: the Dungeness crab as
481 an example. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 113, 61-79.

482 O'Connor M.I., Bruno J.F., Gaines S.D., Halpern B.S., Lester S.E., Kinlan B.P. & Weiss J.M.
483 (2007). Temperature control of larval dispersal and the implications for marine
484 ecology, evolution, and conservation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 1266-1271.

485 Pechenik J.A. (1984). The relationship between temperature, growth rate, and duration of
486 planktonic life for larvae of the gastropod *Crepidula fornicata* (L.). *J. Exp. Mar. Biol.*
487 *Ecol.*, 74, 241-257.

488 Pechenik J.A., Gleason T., Daniels D. & Champlin D. (2001). Influence of larval exposure to
489 salinity and cadmium stress on juvenile performance of two marine invertebrates
490 (*Capitella* sp. I and *Crepidula fornicata*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 264, 101-114.

491 Pechenik J.A., Hammer K. & Weise C. (1996). The effect of starvation on acquisition of
492 competence and post-metamorphic performance in the marine prosobranch gastropod
493 *Crepidula fornicata* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 199, 137-152.

494 Pechenik J.A. & Heyman W.D. (1987). Using KCl to determine size at competence for larvae
495 of the marine gastropod *Crepidula fornicata* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 112, 27-38.

496 Pechenik J.A. & Lima G.M. (1984). Relationship between growth, differentiation, and length
497 of larval life for individually reared larvae of the marine gastropod, *Crepidula*
498 *fornicata*. *Biol. Bull.*, 166, 537-549.

499 Pilkington M.C. & Fretter V. (1970). Some factors affecting the growth of prosobranch
500 veligers. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 20, 576-593.

501 Pineda J., Hare J.A. & Sponaugle S. (2007). Larval transport and dispersal in the coastal
502 ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20, 22-39.

503 Richard J., Huet M., Thouzeau G. & Paulet Y.-M. (2006). Reproduction of the invasive slipper
504 limpet, *Crepidula fornicata*, in the Bay of Brest, France. *Mar. Biol.*, 149, 789-801.

505 Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S.,
506 Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I.M.,
507 Thompson J.N. & Weller S.G. (2001). The population biology of invasive species.
508 *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, 305-332.

- 509 Salomon J.-C. & Breton M. (1991). Courants résiduels de marée dans la Manche. *Oceano.*
510 *Acta.*, Vol. sp. N°11, 47-53.
- 511 Sax F.D. & Brown J.H. (2000). The paradox of invasion. *Global Ecol. Biogeogr.*, 9, 363-371.
- 512 Sheppard C. (2004). Sea surface temperature 1871–2099 in 14 cells around the United
513 Kingdom. *Mar. Pollut. Bull.*, 49, 12-16.
- 514 Siegel D.A., Kinlan B.P., Gaylord B. & Gaines S.D. (2003). Lagrangian descriptions of
515 marine larval dispersion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 260, 83-96.
- 516 Sponaugle S., Cowen R.K., Shanks A., Morgan S.G., Leis J.M., Pineda J., Boehlert G.W.,
517 Kingsford M.J., Lindeman K.C., Grimes C. & Munro J.L. (2002). Predicting self-
518 recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bull. Mar.*
519 *Sci.*, 70 (1) Suppl, 341-375.
- 520 Sponaugle S., Grorud-Colvert K. & Pinkard D. (2006). Temperature-mediated variation in
521 early life history traits and recruitment success of the coral reef fish *Thalassoma*
522 *bifasciatum* in the Florida Keys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 308, 1-15.
- 523 Thieltges D.W., Strasser M., Van Beusekom J.E.E. & Reise K. (2004). Too cold to prosper -
524 winter mortality prevents population increase of the introduced american slipper
525 limpet *Crepidula fornicata* in northern Europe. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 311, 375-391.
- 526 Thorson G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol.*
527 *Rev.*, 25, 1-45.
- 528 Vulot D., Le Gall F., Marie D., Guillou L. & Partensky F. (2004). The Roscoff Culture
529 Collection (RCC): a collection dedicated to marine picoplankton. *Nova Hedwigia*, 79,
530 49-70.
- 531 Vermeij G.J. & Roopnarine P.D. (2008). The coming Arctic invasion. *Science*, 321, 780-781.

- 532 Verween A., Hendrickx F., Vincx M. & Degraer S. (2007). Larval presence prediction through
533 logistic regression: an early warning system against *Mytilopsis leucophaeata*
534 biofouling. *Biofouling*, 23, 25-35.
- 535 Voisin M., Engel C.R. & Viard F. (2005). Differential shuffling of native genetic diversity
536 across introduced regions in a brown alga: aquaculture vs. maritime traffic effects.
537 *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102, 5432-5437.
- 538 Zimmerman K.M. & Pechenik J.A. (1991). How do temperature and salinity affect relative
539 rates of growth, morphological differentiation, and time to metamorphic competence
540 in larvae of the marine gastropod *Crepidula plana*? *Biol. Bull.*, 180, 372-386.

541 **Figure legends**

542

543 **Fig. 1.** Bi-monthly abundances of *Crepidula fornicata* larvae (bars) and bi-monthly sea
544 surface temperatures (line) for the years 2005 (A), 2006 (B) and 2007 (C). The vertical dotted
545 lines represent the central tendency for each year (see ref. 44 for details). Arrowheads indicate
546 the date of first larval record.

547

548 **Fig. 2.** Relationship between the mean winter (Jan.-Feb.-Mar.) temperatures and the number
549 of days with predicted pelagic larval duration (PLD) above 23 days (the value used as a
550 threshold for long PLD; see *Methods* for details). Data were obtained from 5 European sites
551 (inserted map) in several years. See Table S1 for abbreviations. Symbols represent Sylt (●),
552 Blackwater (▼), the Bay of Mont Saint Michel (■), the Bay of Morlaix (◆) and the Bay of
553 Brest (▲).

554

555 **Fig. 3.** Predicted planktonic larval duration (PLD) (bold line) from two contrasted cases [Sylt
556 in 2003 (B) and Bay of Morlaix in 2006 (C)] with different patterns of temperature variations
557 (smooth line) and larval abundances (not shown). The dotted horizontal line represents a PLD
558 of 23 days used as a threshold for long PLD and a proxy for high dispersal potential (see
559 *Methods*). The vertical shaded bars indicate the periods during which PLD is above the
560 threshold. The inserted map (A) indicates the site locations.

Figure legends

Fig. 1. Bi-monthly abundances of *Crepidula fornicata* larvae (bars) and bi-monthly sea surface temperatures (line) for the years 2005 (A), 2006 (B) and 2007 (C). The vertical dotted lines represent the central tendency for each year (see ref. 44 for details). Arrowheads indicate the date of first larval record.

Fig. 2. Relationship between the mean winter (Jan.-Feb.-Mar.) temperatures and the number of days with predicted pelagic larval duration (PLD) above 23 days (the value used as a threshold for long PLD; see *Methods* for details). Data were obtained from 5 European sites (inserted map) in several years. See Table S1 for abbreviations. Symbols represent Sylt (●), Blackriver (▼), the Bay of Mont Saint Michel (■), the Bay of Morlaix (◆) and the Bay of Brest (▲).

Fig. 3. Predicted planktonic larval duration (PLD) (bold line) from two contrasted cases [Sylt in 2003 (B) and Bay of Morlaix in 2006 (C)] with different patterns of temperature variations (smooth line) and larval abundances (not shown). The dotted horizontal line represents a PLD of 23 days used as a threshold for long PLD and a proxy for high dispersal potential (see *Methods*). The vertical shaded bars indicate the periods during which PLD is above the threshold. The inserted map (A) indicates the site locations.

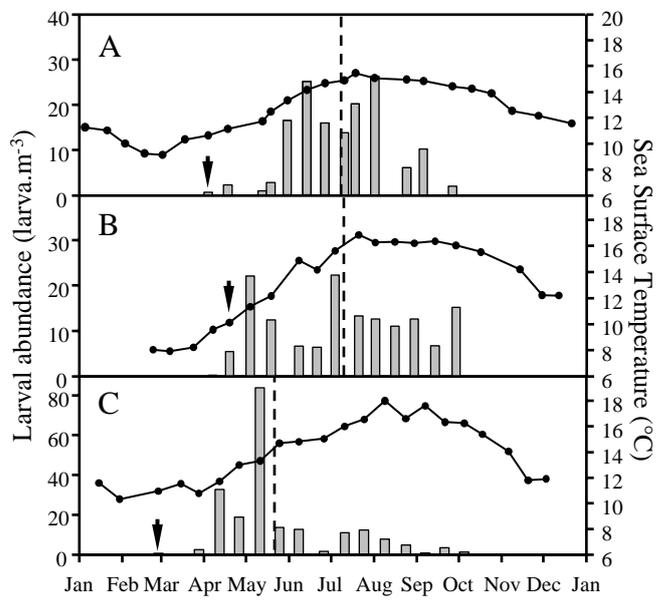


Figure 1

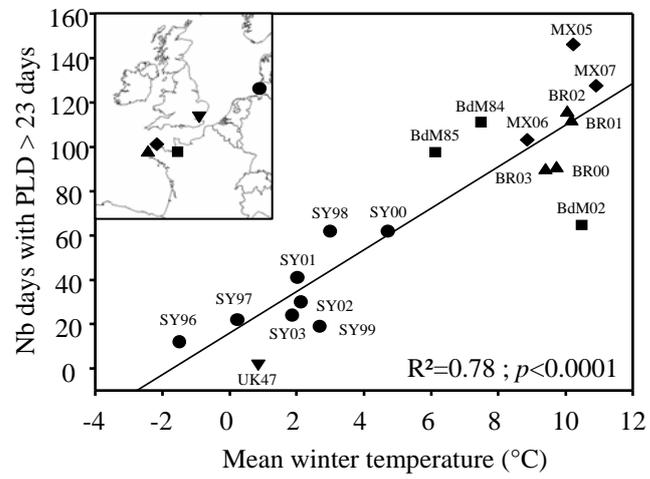


Figure 2

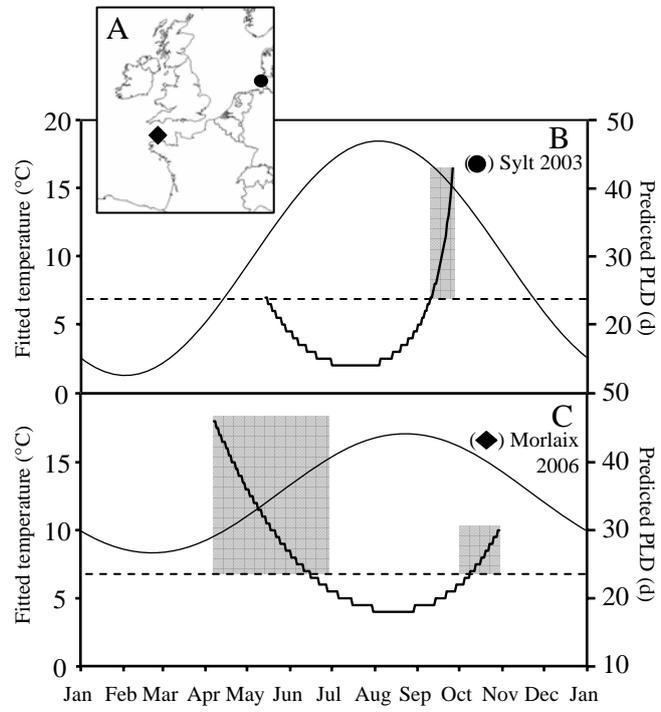


Figure 3

Table 1. Temperature effects on larval development in *Crepidula fornicata*.

Temperature (°C)	Growth rate ($\mu\text{m}/\text{day}$)	Tc (days)	Tm (days)	Delay (days)	Mortality (%)
20	51.62 \pm 1.57 ^a	11	32.4 \pm 12.3 ^a (69)	21.5 \pm 1.6 ^a	13.8
17	43.15 \pm 1.88 ^b	17	28.6 \pm 8.5 ^{a,b} (77)	11.6 \pm 2.8 ^b	3.8
14	23.18 \pm 0.41 ^c	31	39.8 \pm 8 ^b (54)	8.7 \pm 2.7 ^b	31.3
12	17.97 \pm 0.81 ^d	36	46.7 \pm 10.9 ^b (50)	10.7 \pm 1.5 ^b	36.3
9	4.21 \pm 0.29 ^e	-	-	-	93.8

Tc, time to competency; Tm, mean time to spontaneous metamorphosis (in parentheses: number of larvae). The delay of metamorphosis was defined as the time elapsed between the day at competency (Tc) and the day at metamorphosis (Tm). Mortality was measured at the end of experiment (day 80). The different uppercase letters indicate significant differences after *a posteriori* statistical tests.

Supporting Information

Figure legend (Supporting information)

Fig. S1. Location of the study sites. (A) Sampling site (◆) ($48^{\circ}40'40''\text{N}$; $3^{\circ}52'28''\text{W}$) located in the Bay of Morlaix (Brittany) for the 3-year survey of larval abundances of *Crepidula fornicata*. The site Astan (○) ($48^{\circ}46'40''\text{N}$; $3^{\circ}56'15''\text{W}$) where temperature data were obtained in 2005 is also indicated. (B) European sites for which available literature data could be used to estimate pelagic larval duration (sources indicated in Table S1). Symbols represent Sylt (●), Blackriver, (▼) the Bay of Mont Saint Michel, (■) the Bay of Morlaix (◆) and the Bay of Brest (▲).

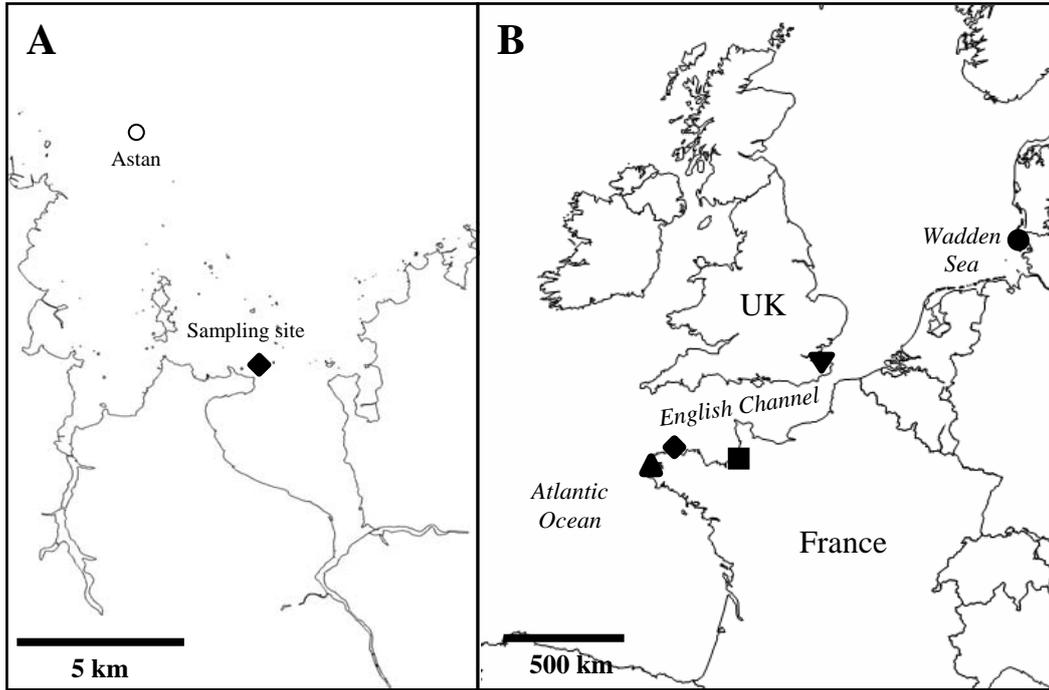


Figure S1

Table S1. Sources of temperature data and *Crepidula fornicata* larval occurrence periods, used for the estimation of pelagic larval duration.

Study site	Site abbreviation	Period coverage	References
Sylt, Germany	SY	1996-2003	Thieltges <i>et al.</i> 2004 ^a
Bay of Mont Saint Michel, France	BdM	1984-1985	Quiniou & Blanchard 1987 ^a
		2002	Lasbleiz & Comtet (unpub. data) ^a
Bay of Morlaix, France	MX	2005-2007	This study
Bay of Brest, France	BR	2000-2003	Richard <i>et al.</i> 2006 ^b
Blackwater, Essex, UK	UK	1947	Chipperfield 1951 ^a

Larval occurrence in the bay of Brest and in Blackwater were estimated from the proportion of late brooded larval stages as a proxy. At all other sites, larval occurrences were obtained directly through larval sampling data.

^a Temperature data from cited reference

^b Temperature data from the monitoring network SOMLIT, Service d'Observation en Milieu Littoral

(http://www.domino.u-bordeaux.fr/somlit_national/)

REFERENCES

- Chipperfield P.N.J. (1951). The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Blackwater, Essex. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 30, 49-71.
- Quiniou F. & Blanchard M. (1987). Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata* L.) dans le secteur de Granville (Golfe normano-breton - 1985). *Halictis*, 16, 513-526.
- Richard J., Huet M., Thouzeau G. & Paulet Y.-M. (2006). Reproduction of the invasive slipper limpet, *Crepidula fornicata*, in the Bay of Brest, France. *Mar. Biol.*, 149, 789-801.
- Thieltges D.W., Strasser M., Van Beusekom J.E.E. & Reise K. (2004). Too cold to prosper - winter mortality prevents population increase of the introduced american slipper limpet *Crepidula fornicata* in northern Europe. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 311, 375-391.

RESUME

La dispersion est un processus majeur dans la dynamique et l'évolution des populations d'espèces marines. Pour les invertébrés à cycle benthopélagique, la larve est généralement le principal vecteur de dispersion. Dans le cas particulier des espèces introduites, aux côtés des activités humaines, les capacités de dispersion naturelle conférées par les larves pélagiques sont un élément essentiel pour leur expansion. L'objectif principal de cette thèse était d'étudier la dynamique spatio-temporelle des larves du gastéropode invasif *Crepidula fornicata* et son rôle sur la dynamique des populations benthiques adultes en baie de Morlaix.

Par une étude de la distribution spatiale du pool larvaire de *C. fornicata* à l'échelle de la baie de Morlaix, nous avons montré que le recrutement local pourrait être limité par l'interaction entre la position des adultes benthiques et l'hydrodynamisme très actif, expliquant ainsi le caractère peu expansif de cette population. L'analyse de la dynamique temporelle du pool larvaire pendant trois années consécutives a montré (1) la présence majoritaire de petites larves durant les mois de début d'année, lorsque le recrutement est très faible et (2) la présence plus tardive dans l'année de larves de plus grande taille durant le pic de recrutement, ce qui suggère l'existence d'un fort couplage larves-adultes durant les mois d'été. Au cours de cette même étude, l'observation de larves de crépidules dans des conditions de températures très différentes (entre 9 et 17°C) nous a amené à considérer la température comme un paramètre clé de la dynamique du pool larvaire. Une série d'expériences en laboratoire a permis de montrer entre autre le fort impact des températures rencontrées *in situ* sur le développement larvaire. Considérant la durée de vie larvaire (PLD) comme un indicateur des distances potentielles de dispersion (i.e. transport larvaire), une estimation des variations de PLD en fonction des variations de température durant la période de reproduction a mis en évidence l'existence d'une forte saisonnalité dans les capacités dispersives de l'espèce. Ces résultats suggèrent l'existence d'une saison plus propice à la dispersion (longue PLD) et d'une saison plus propice au recrutement local (PLD courte). L'application de cette approche à d'autres sites colonisés en Europe a montré que les très basses températures hivernales rencontrées dans les sites situés au nord pouvaient compromettre l'existence d'une saison propice à la dispersion. Nos résultats suggèrent finalement que dans la perspective d'un réchauffement climatique dans les sites nordiques, les capacités dispersives de l'espèce pourraient être accrues, augmentant ses potentialités d'expansion.

Mots clés : *Crepidula fornicata*, espèce invasive, dispersion larvaire, durée de vie larvaire, température

ABSTRACT

Dispersal is a major process which controls the dynamics and evolution of marine populations. For benthopelagic invertebrates, larva is the main vector of dispersal. In the case of introduced species, along with human activities, the natural dispersal capacities conferred by the pelagic larvae are essential for their spread. The main objective of this thesis was to study the spatio-temporal dynamics of the larvae of the invasive gastropod *Crepidula fornicata* and its potential effects on the benthic population dynamics in the Bay of Morlaix (France).

The study of the spatial distribution of *C. fornicata* larvae at the scale of the Bay of Morlaix, showed that local recruitment could be limited by the interactions between the location of benthic adults and the local hydrodynamics, thus explaining the reduced expansion of this population. Besides, a 3-years survey of the larval pool dynamics in this bay showed that: (1) small larvae dominated early in the year when recruitment is very low and (2) larger larvae occurred later during the annual peak of recruitment. This suggested a strong larval-adult coupling during the summer. This study also showed the occurrence of larvae in the field over a wide range of temperatures (between 9 and 17°C) which led us to consider the temperature as a key parameter in the understanding of the larval pool dynamics. Laboratory experiments emphasized the strong influence of temperatures as recorded *in situ* on *C. fornicata* larval development. Considering the larval duration (PLD) as a proxy for the potential dispersal distance (i.e. larval transportation), a numerical approach allowed us to compute the PLD variations based on the temperature variations recorded during the breeding season of *C. fornicata*. These computations showed the existence of a strong seasonal component in the dispersal capacities of *C. fornicata* larvae. This suggested the occurrence of one season which favours dispersal (long PLD) and one which favours local recruitment (short PLD). Based on a similar approach applied to other European colonized sites, we showed that very low winter temperatures encountered in the northern sites could jeopardize the existence of a dispersal season. Hence, we suggested that climate warming in northern sites might increase the dispersal capacities of *C. fornicata*, significantly enhancing its potential for spread.

Key words: *Crepidula fornicata*, larval dispersal, planktonic larval duration, invasive species, temperature