

PEEXNAC

Programme d'Etude pour l'EXploitation durable de la Nasse Changeante

-
Rapport final

Cépralmar



P2A
DEVELOPPEMENT



Décembre 2021

Préambule

Le projet PEEYNAC s'est déroulé du 2 janvier 2018 au 31 décembre 2021. Porté par le Cépralmar en partenariat avec l'Organisation des Producteurs du Sud, ce projet a bénéficié d'un appui du bureau d'étude P2A Développement. Une large communauté scientifique a également contribué à la réussite du projet, notamment :

- Frédérique CARCAILLET, Université de Montpellier
- Fabrice DUPONCHELLE, IRD
- Benjamin GEFFROY, Ifremer
- Francesca ROSSI, CNRS
- Olivier THALER, Université de Montpellier

Chacun d'entre eux a fait bénéficier le projet de son expertise dans la mise en place des protocoles et l'analyse des résultats.

Enfin, ce projet n'aurait pas existé sans la motivation et volonté de pêcheurs professionnels. Ils ont été à l'origine du projet et y ont contribué par la fourniture d'échantillons et la participation à des ateliers.

Table des matières

Partie 1 : contexte générale du projet

1- La pêcherie de noisette de mer : un nouveau métier	3
2- La noisette de mer, une espèce méconnue	5
3- La noisette de mer, une ressource à pérenniser	5

Partie 2: la reproction de la noisette de mer

1- Matériel et méthodes.....	8
1.1- Zone d'étude	8
1.2- Echantillonnage et sélection des individus pour les analyses histologiques	8
1.3- Sex-ratio et taille à la maturité sexuelle.....	9
1.4- Le cycle de reproduction	9
1.5- Analyse des données	12
1.6- La capacité reproductive	12
2- Résultats	13
2.1- La distribution en taille de <i>T. mutabilis</i> durant la période de ponte	13
2.2- Le stade de développement des gonades.....	13
2.3- La capacité reproductive	18
3- Discussion.....	20

Partie 3 : la croissance de la noisette de mer

1- Récolte des données	23
2- Traitement des données	23

2.1- Analyse de la taille et de la croissance	23
2.2- Poids des pêches	24
3- Résultats	24
3.1- Analyse de la taille et de la croissance des nasses.....	24
3.2- Analyse de la distribution en tailles des nasses	25
3.3- Analyse du poids des pêches.....	27
4- Conclusion	29

Partie 4 : le régime alimentaire de la noisette de mer

1- Introduction.....	30
2- Matériel et méthode	31
2.1- Site d'échantillonnage.....	31
2.2- L'échantillon	31
2.3- L'analyse isotopique.....	31
2.4- Analyse statistique	31
3- Résultats	32
3.1- Différences de valeurs isotopiques dans les tissus des individus	32
3.2- Les changements de niches alimentaires suivant le sexe, la saison et les zones de pêche.....	34
4- Discussion	35

Partie 5 : étude comportementale de la noisette de mer

1- Introduction.....	38
2- Matériel et méthode	39
2.1- Test d'enfouissement.....	39
2.2- Test de détection de la source de nourriture en milieu naturel	39
2.3- Test de détection de la source de nourriture en milieu contrôlé	40
3- Résultats	41
3.1- Test d'enfouissement.....	41
3.2- Test de détection de la source de nourriture en milieu naturel	41
3.3- Test de détection de la source de nourriture en milieu contrôlé	42
4- Discussion	43
4.1- Test d'enfouissement.....	43
4.2- Test de détection de la source de nourriture en milieu naturel	44
4.3- Test de détection de la source de nourriture en milieu contrôlé	45

Discussion et perspectives

PARTIE 1 : contexte général du projet

1- La pêcherie de noisette de mer : un nouveau métier

Depuis 2011, les petits métiers méditerranéens exploitent un nouveau petit coquillage, la nasse changeante (*Tritia mutabilis*), commercialement appelé noisette de mer. Il est exploité à l'aide de paniers dont le maillage (fond et côté) est de 10 mm. Ces derniers sont montés sur des filières d'une cinquantaine de paniers identifiées par des signaux. Cet engin de pêche est identique à ceux utilisés par des pêcheurs professionnels de la côte est de l'Italie (Adriatique).

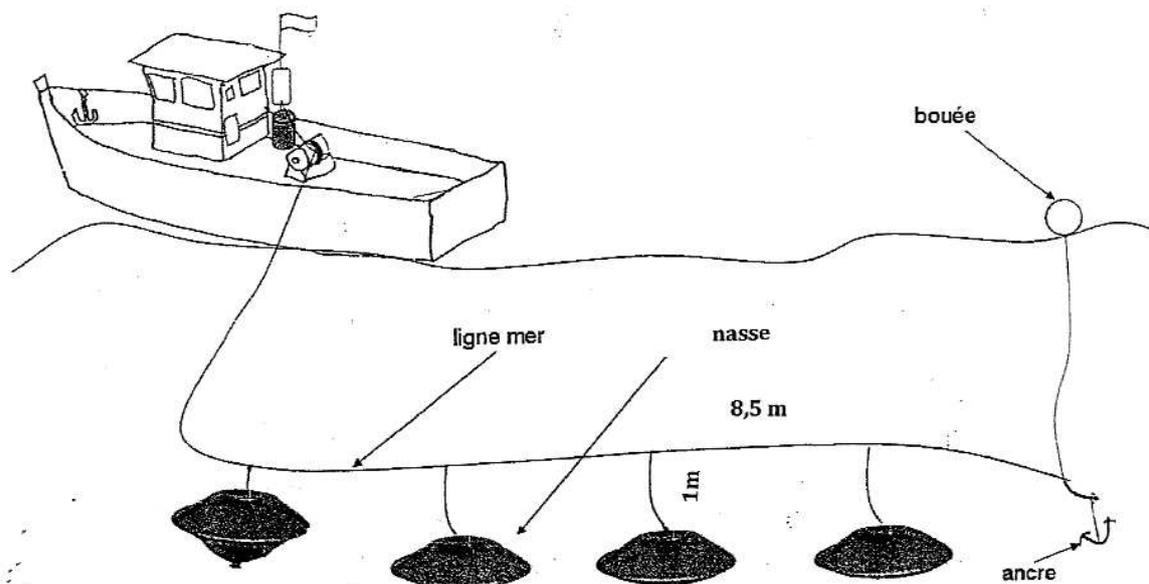


Figure 1 : schéma d'une filière de paniers à la noisette de mer (Op du Sud et Cépralmar ;2017)

Ces paniers disposent d'une poche à appât dans laquelle le professionnel place un morceau de poisson (muge, chinchard, maquereau...). Ils sont généralement mis à l'eau pour une durée de 24 à 48h avant d'être relevés à l'aide d'un vire-ligne.



Figure 2 : photo de la relève d'une filière sur le navire Atlantide, basé au Grau d'Agde

A l'issue de la journée de pêche, les captures sont triées manuellement afin de relâcher les captures accessoires, et plus particulièrement les nasses réticulées (*Tritia reticulata*) et les bernard l'hermite (super-famille des *paguroidea*). Les noix de mer de petites tailles sont également triées, généralement à l'aide d'une grille.



Figure 3 : illustration d'une nasse réticulée (www.aquaportail.com) et d'un bernard l'hermite (www.doris.ffesm.fr)

Ce nouveau métier se pratique principalement l'hiver et au printemps. La capturabilité de ce coquillage chute avec la montée des températures. Malgré tout, sur les secteurs de plus fortes abondances, des professionnels exploitent cette ressource même en période estivale, la baisse des captures étant compensée par une hausse des prix de vente.

2- La noisette de mer, une espèce méconnue



Figure 4 : illustration d'une noisette de mer (www.doris.ffessm.fr)

La noisette de mer ou nasse changeante (*Tritia mutabilis*, Linnaeus 1758) est un petit gastéropode de moins de 4 cm qui vit sur les fonds sablo-vaseux (Fisher et al., 1987) à proximité des côtes (bathymétrie de 3 à 15 m). Elle est largement répartie sur tout le littoral méditerranéen. Elle dispose d'une coquille spiralée, ovale de couleur beige clair à brun foncé, ornée de flammules longitudinales avec un dernier tour globuleux qui occupe la majeure partie du test. Son manteau est moucheté.

Tableau 1 : classification de la noisette de mer (*Tritia mutabilis*) selon WoRMS – Numéro d'entré 876640

Embranchement	Mollusques
Classe	Gastéropode
Sous-classe	Caenogastropodes
Ordre	Néogastéropodes
Famille	Nassaridés
Sous-famille	Nassariinés
Genre	Tritia
Espèce	muabilis

Bien qu'exploitée depuis de nombreuses années en Adriatique, la bibliographie sur cette espèce est faible et de nombreuses incertitudes demeurent sur sa biologie. Les rares travaux trouvés sur cette espèce proviennent d'études en Emilie Romagne (Région d'Italie). La distribution de la noisette de mer en Adriatique est non homogène sans bathymétrie préférentielle (Balducci 2006 ; Piccinetti et Piccinetti Manfrin, 1998), ce qui semble également être le cas d'après l'analyse des captures le long du Golfe du Lion. Espèce a priori protandre, le changement de sexe se ferait autour d'une longueur totale de 18-20 mm (Polidori et al, 2015). La maturité sexuelle mâle surviendrait à 11 mm, 20 mm pour la maturité des femelles (Polidori et al, 2015). La période de reproduction s'étale de la fin de l'hiver au début du printemps, la fécondation est interne avec ponte des œufs sur des substrats durs entre mars et mai (Fabi et Giannini, 1983). Aucun élément probant sur la croissance n'a pu être trouvé.

3- La noisette de mer, une ressource à pérenniser

Depuis 2011, le nombre de professionnels effectuant ce métier a fortement augmenté. A dire d'acteurs, il s'agit en effet d'un métier « facile » et qui se pratique à une saison où les autres ressources sont parfois moindres.

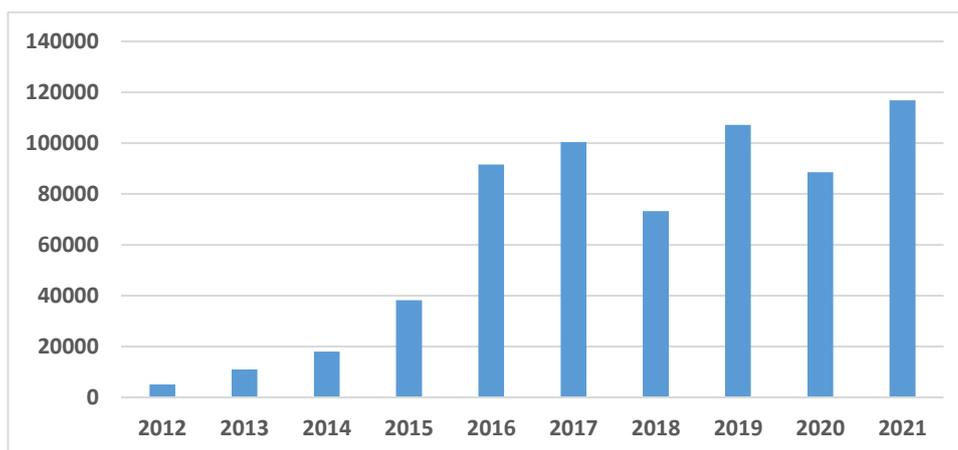


Figure 5 : évolution des débarquements de noisettes de mer en kg des adhérents de l'OP du Sud depuis 2012.

Dès 2015, des pêcheurs professionnels adhérents de l'OP du Sud ont contacté le Cépralmar afin d'essayer de mettre en place des mesures de gestion. La crainte était de surexploiter cette nouvelle ressource comme cela a pu être le cas avec la telline par le passé. C'est ainsi qu'un premier projet fut mené en 2016-2017 afin d'acquérir un peu d'informations sur les débarquements (saisonnalité, distribution en taille...), tester quelques mesures de gestion (changement de maille et table de tri) et débiter un travail de communication sur le produit. Un voyage d'étude fut également mené en Emilie Romagne afin de mieux comprendre les modalités de gestion mises en place par les professionnels italiens.

Malgré tout, suite à ces premiers travaux, les discussions pour la mise en place d'une gestion à l'initiative des professionnels étaient limitées en raison de l'absence de connaissance sur la biologie de cette espèce, notamment les données de reproduction et de croissance sur le Golfe du Lion. Afin d'y répondre, le Cépralmar et l'OP du Sud ont mis en place le projet PEEXNAC avec le soutien financier de l'Union Européenne (FEAMP : mesure 28 partenariat pêcheurs-scientifiques), l'Etat et France Filière Pêche.

A travers une collaboration entre pêcheurs et scientifiques, le projet PEEXNAC ambitionne de réaliser un état de l'art de la connaissance sur cette espèce, et plus particulièrement de caractériser la reproduction et la croissance de la noisette de mer sur nos côtes. Il vise également à en apprendre davantage sur son régime alimentaire et son comportement via des travaux en bassins. Pour répondre à toutes ces questions, des échantillonnages ont été menés 2 fois par mois pendant 2 ans sur 3 secteurs de pêche (Port-St-Louis/les Saintes, le Grau du Roi, le Grau d'Agde) par des pêcheurs professionnels volontaires. Ces derniers ont inclus dans leurs filières 5 paniers à petites mailles (5 mm au lieu de 10 mm) afin de capturer une image représentative de la population, y compris les plus petits individus. [NB : initialement, un 4^{ème} secteur (Port-la-Nouvelle) avait été envisagé dans le projet, mais les quelques professionnels présents ont *in fine* refusé d'y participer]. Si nécessaire, notamment pour récupérer des individus vivants, des captures supplémentaires ont été mises à disposition du projet par les professionnels.

Tableau 2 : liste des navires par secteur géographique réalisant l'échantillonnage chaque mois.

Site	Nom navire	Immatriculation
Port-St-Louis/les Saintes	Le belier	670 467
	Mes 3 chipies	734 077
Le Grau du Roi	Lucivic	926 021
	Sébastien	401 059
Agde	Atlantide II	924 876
	Blackman	624 119

BIBLIOGRAPHIE

Balducci G.M., Omiccioli H., Giannatasio S. Minelli D. Collevocchio V., Vallisneri M. M. et Sabelli B., 2006. Studio sulla biologia e distribuzione di *Nassarius Mutabilis* (L., 1758) nel compartimento marittimo di pesaro per una corretta gestione della risorsa. *Biol. Mar. Medit.*, 13(2), pp. 156-157.

Fabi G. et Giannini S., 1983. Considerazioni sulla pesca della lumachina di mare *Shaeronassa mutabilis* (L.) in Adriatico. *Gazzettino della Pesca*, 30(9), pp 8-10.

Fisher W., Bauchot M.L. et Schneider M., 1987. Fiche FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37. Vol. 1. FAO, Rome, 760p.

Grati F., Polidori P., Scarcella G. et Fabi G., 2010. Estimation of basket trap selectivity for changeable nassa (*Nassarius mutabilis*) in the Adriatic sea. *Fish. Res.*, 101, pp. 100-107.

LE GRANCHÉ Philippe, MÜLLER Yves in : DORIS, 20/01/2021 : *Tritia mutabilis* (Linnaeus, 1758), <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/4560>

OP du Sud et Cépralmar, 2017. Projet nasse changeante : mieux gérer, mieux valoriser. Rapport final. 19p

Piccinetti C. et Piccinetti-Manfrin G., 1998. Considerazioni per la gestione della pesca del lumachino, *Nassarius mutabilis* (Linnaeus, 1758). *Biol. Mar. Medit.*, 5(2), pp. 355-361.

Polidori P et al., 2015. Towards a better management of *Nassarius mutabilis* (Linnaeus, 1758): biometric and biological integrative study. *ACTA ADRIAT.*, 56(2). Pp 233-244.

PARTIE 2 : la reproduction de la noisette de mer

Ces travaux ont été menés avec l'appui pour partie de Benjamin Geffroy (Ifremer).

Une bonne connaissance de la reproduction (taille de première maturité sexuelle, nombres d'œufs...) est un élément indispensable à la mise en place d'une exploitation durable d'une pêcherie. La période de reproduction de *Tritia mutabilis* se déroule de la fin de l'hiver au début du printemps (Polidori et al, 2015). La femelle dépose ses œufs dans des capsules transparentes sur un substrat dur (Fabi & Giannini, 1983). Après le stade larvaire, les individus passent l'essentiel de leur temps enfouis dans le sédiment. Malgré tout, la connaissance sur la reproduction est encore très limitée. Il existe un dimorphisme sexuel entre les mâles et les femelles, les femelles étant beaucoup plus grosses que les mâles. Les deux sexes sont facilement reconnaissables, le mâle possède en effet un pénis nettement visible en partie antérieure, derrière le tentacule droit, la femelle disposant d'une glande contenant les capsules d'œufs. A l'âge adulte, les plus gros individus sont essentiellement des femelles. Des études suggèrent donc que cette espèce soit (d'abord mâle puis femelle), avec un changement de sexe autour d'une taille de 18-20 mm (Balducci et al., 2006 ; Polidori et al., 2015). Ces conclusions ont été réalisées à partir de données morphométriques des individus avec le constat notamment que les plus gros individus sont systématiquement des femelles et les plus petits individus des mâles. Cependant, ces données ne sont pas basées sur des observations histologiques mais uniquement sur des critères morphométriques. Un premier travail d'histologie sur différentes classes de taille a été mené pour corroborer ou non ces travaux. Une étude en milieu fermé a été réalisée afin de quantifier le nombre d'œufs moyen produit par femelle.

1- Matériel et méthodes

1.1- Zone d'étude

Dans le cadre du projet, des échantillonnages ont été réalisés 2 fois par mois par des pêcheurs professionnels à l'aide de paniers à petites mailles sur 3 secteurs de pêche (Port-St-Louis/les Saintes, le Grau du Roi, le Grau d'Agde). En dehors de possibles légers décalages temporels sur les périodes de fécondation et de pontes des œufs liés aux conditions environnementales, les études sur la reproduction ont été exclusivement menées avec des individus capturés sur le secteur du Grau du Roi de mars 2019 à mars 2020.

1.2- Echantillonnage et sélection des individus pour les analyses histologiques

A chaque pêche, les nasses ont été séparées des autres prises accidentelles et collectées. Aucun pré-tri de taille n'a été effectué. 20 nasses ont alors été prélevées chaque mois pour un total de 240 individus. La longueur totale de chaque individu a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse électronique de la pointe de la coquille jusqu'au bord du canal siphonal avec une précision de 0,1 mm.

Malgré la taille réduite des mailles des engins de pêche, aucun individu de moins de 10 mm n'a été mesuré. 5 classes de tailles ont été arbitrairement définies [10-15[, [15-20[, [20-25[, [25-30[, [30,35]. Une fois collectée, les individus ont été anesthésiés pendant 5 minutes au congélateur et mesurés. La coquille de chaque individu a été cassée à l'aide d'une pince et le corps mou extrait. Les gonades ont alors été fixées séparément dans du forlmadéhyde 4% (Formaldehyde 4%, buffered Ph6.9, Sigma-Aldrich) pendant une semaine. Les échantillons ont ensuite été rincés trois fois dans une solution à 70% d'alcool pendant 24 heures. Ils ont ensuite été expédiés au Réseau d'Histologie Expérimentale de Montpellier (RHEM), déshydratées par de l'éthanol, avant d'être incluses dans de la paraffine.

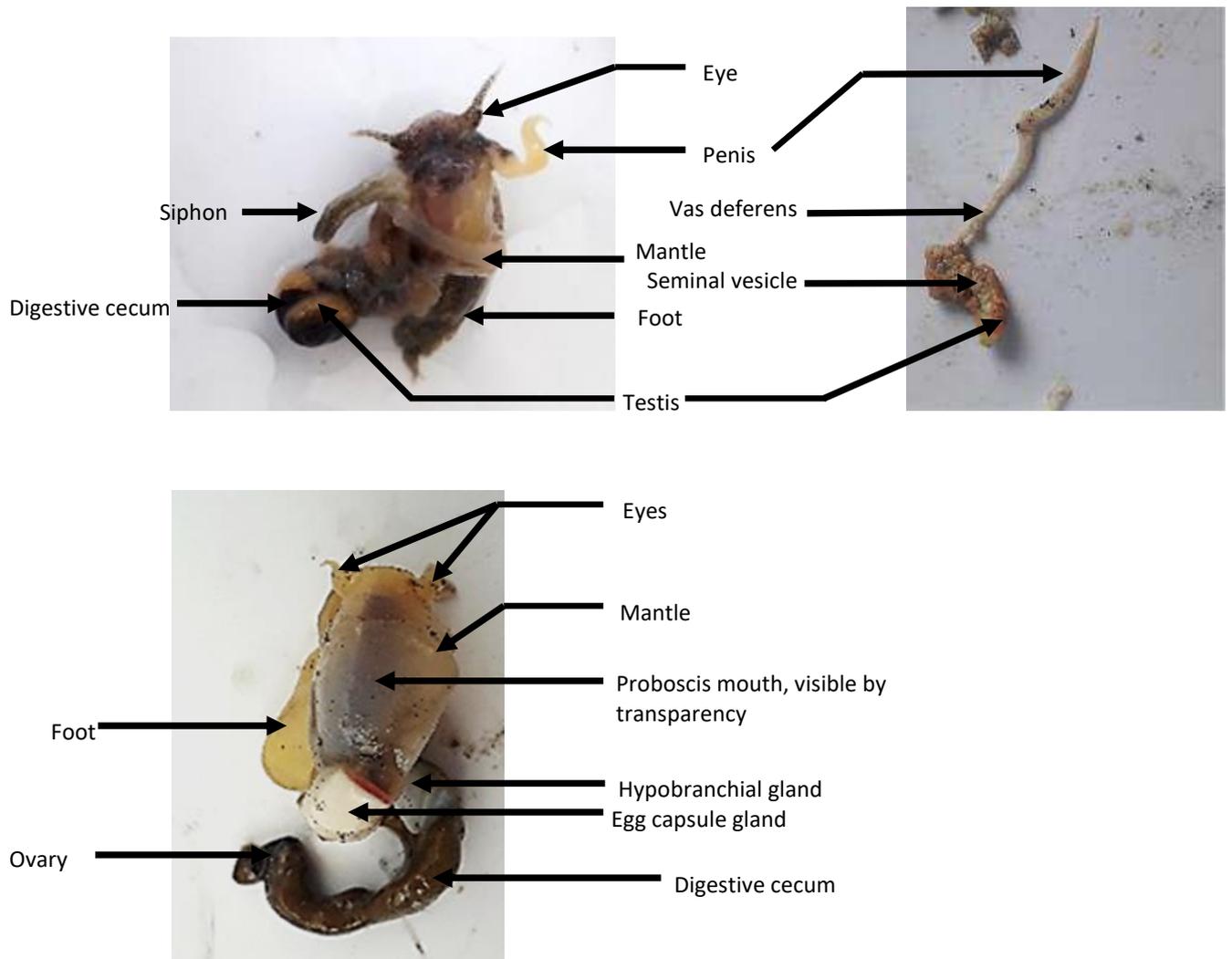


Figure 6. Anatomie de *T. mutabilis*. Spécimen mâle (en haut) et femelle (en bas).

Pour chaque gonade, 4 sections transversales de 3 μm d'épaisseur ont été faites et fixées avec une coloration classique d'hématoxyline éosine safran (HES). Elles ont ensuite été examinées au microscope optique (Nanozoomer Hamamatsu) avec des grossissements de 10 à 40.

1.3- Sex-ratio et taille à la maturité sexuelle

428 individus furent prélevés de manière aléatoire lors des pêches expérimentales sur le secteur du Grau du Roi durant la période de ponte (mars à mai) afin de définir le sex-ratio.

Les femelles étaient considérées comme matures seulement lorsque la plupart des ovocytes étaient au stade vitellogénique, avec la vésicule germinale en périphérie. Le nombre et la taille des femelles matures ou immatures ont été enregistrés afin de déterminer la taille à la maturité sexuelle des femelles. Puisque de grandes femelles immatures ont été observées (certaines redémarrant l'ovogénèse) après la période de reproduction, un sous-échantillon de 20 individus a été utilisé pour estimer la taille à maturité sexuelle.

Les mâles étaient considérés mature seulement lorsque la présence de sperme étaient observés. Tout comme pour les femelles, un sous-échantillon de 20 individus durant la période de reproduction a été utilisé pour estimer la taille à la maturité sexuelle.

1.4- Le cycle de reproduction

Pour les femelles.

Les ovocytes ont été comptés et mesurés à différents stades pour décrire le développement des gonades des femelles. Le nombre de cellules de chaque stade a été comptés sur une surface de 0,15 mm² sélectionnée de façon aléatoire pour chaque coupe. 5 femelles ont été étudiées pour chaque classe de taille.

En se basant sur nos observations histologiques et sur les analyses histologiques d'une espèce proche, *Buccinanops globulosus*, publiées par Avaca et al. (2015), quatre stades ont été considérés :

- Stade ovogonie : les cellules sont encore très immatures, elles sont attachées à la paroi du follicule et se caractérisent par la présence de deux nucléoles (Figure 7a ci-dessous)
- Stade pré-vitellogenèse : il est caractérisé par une augmentation de l'ovoplasme, la présence de la vésicule germinale et d'un seul nucléus (Figure 7b ci-dessous).
- Stade de croissance ovocytaire : à ce stade, l'ovocyte est facilement reconnaissable par la présence de granules vitellogéniques et la forte augmentation du volume cytoplasmique (Figure 7c ci-dessous).
- Stade vitellogénique : l'ovocyte présente une taille moyenne de 500µm avec un gros volume cytoplasmique rempli de granules vitellogéniques. Ce stade est caractérisé par la migration de la vésicule germinale à la périphérie de l'ovocyte, indiquant la phase d'extrusion du second corps polaire du noyau. Les œufs sont donc considérés fertiles à ce stade (Figure 7d ci-dessous).

Enfin, les mesures effectuées sur les ovocytes sont utilisées comme un indicateur de développement. Le plus grand axe des cinq plus larges ovocytes dans les sous-échantillons de 0,15 mm² ont été mesurés, donnant un total de 25 plus grands axes d'ovocytes par classe de taille.

Pour les mâles.

Les différents stades de la spermatogénèse ont également été décrits dans différentes études histologiques. 4 stades sont très clairement identifiables dans les différents individus, bien que présentés ci-après dans un seul individu mature (Figure 7e).

- Stade spermatogonie (Spg) : à ce stade, les cellules sont attachées à la paroi du tube séminifère, elles sont diploïdes et en prolifération mitotique.
- Stade spermatocyte (Spc) : à ce stade, les cellules sont en méiose, elles sont plus larges et plus rondes que les spermatogonies et la décondensation de la chromatine peut être observée par l'apparence claire du noyau.
- Stade spermatide (Spd) : les cellules sont en différenciation, elles sont haploïdes et débutent leur processus d'élongation.
- Stade spermatozoïde (Spz) : c'est le stade de maturité cellulaire du processus de spermatogénèse. A ce stade, les cellules sont complètement différenciées, très reconnaissables et prêtes à être émises par le vas deferens.

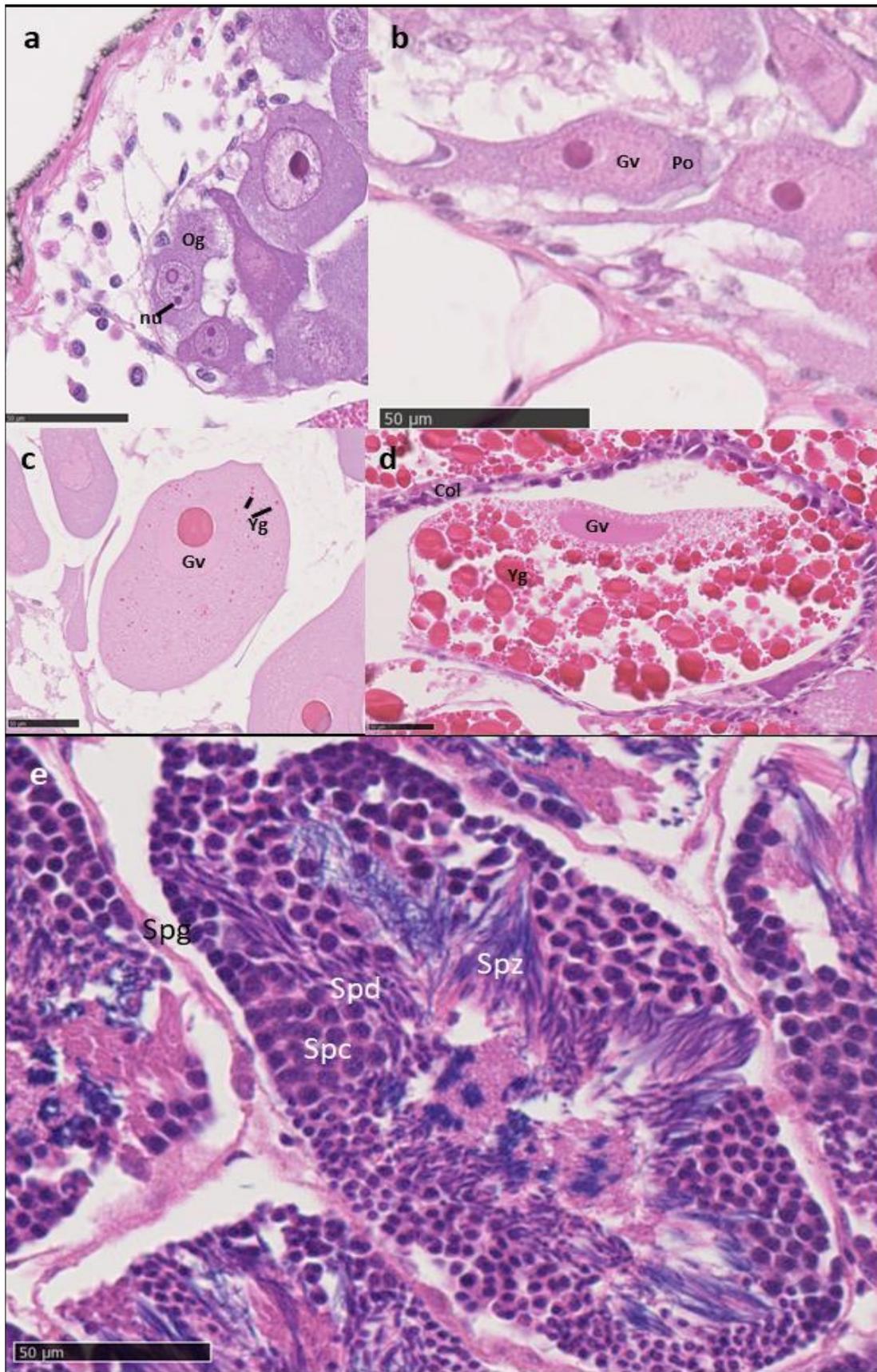


Figure 7. Coupe histologique des gonades femelle (haut, a, b, c, d) et mâle (bas, e) montrant les différents stades de maturation des cellules sexuelles.

1.5- Analyse des données

La normalité des distributions en taille des mâles et des femelles a été estimée par le test de Shapiro. Les distributions n'étant pas normales, le test non-paramétrique de Wilcoxon a été utilisé pour comparer les mâles et les femelles.

Les différences de sex-ratio chaque mois ont été estimées par un modèle binomial. Afin d'estimer la taille à partir de laquelle un individu choisi de façon aléatoire avait 50% de chance d'être mature, le R package "sizeMat" (Torrejon-Magallanes, 2020) et la fonction "gonad_mature" avec une régression logistique de Bayes ont été utilisés avec 10000 itérations. La corrélation entre le nombre et la taille des ovocytes a été évaluée à l'aide d'un modèle linéaire.

Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel R (3.3.0).

1.6- La capacité reproductive

32 femelles de tailles comprises entre 28.7 et 38.5mm ont été placées dans des bassins compartimentés en circuit ouvert de la station marine de Sète le 15 février 2021. Chaque jour, une observation des bassins a été réalisée afin d'appréhender la date précise des pontes.

Lorsque les pontes ont commencé, la température et la salinité ont été relevées. Les nombres de capsules véligères ont alors été comptés dans chaque compartiment. De manière aléatoire, environ 40 capsules ont été sélectionnées pour une observation au microscope et un comptage des œufs à l'intérieur des capsules.



Figure 8. Dispositif expérimental du protocole de ponte en bassin.

Afin de prendre en compte un éventuel effet de l'âge, les analyses sur la capacité reproductive ont été menées sur des femelles regroupées par classe de taille, à savoir [25-30[, [30-35[et [35-40[.

2- Résultats

2.1- La distribution en taille de *T. mutabilis* durant la période de ponte

428 individus ont été mesurés et sexés pour une répartition de 200 femelles et 228 mâles. Alors que l'engin de pêche devait capturer toutes les gammes de tailles, les individus capturés faisaient au minima 15 mm de longueur (de 15,5 à 32,4 mm pour les mâles et de 16 à 35,9 mm pour les femelles) durant la période de ponte. Malgré tout, la taille moyenne des femelles est supérieure à celle des mâles (30 ± 3.7 versus $24 \text{ mm} \pm 2.7$; $W=5334.5$, $p\text{-value}<2.2e-16$). Le sex-ratio ne diffère pas significativement durant les 3 mois étudiés avec un sex-ratio de 53% de mâles.

2.2- Le stade de développement des gonades

Stade indifférenciées

Les cellules au stade d'ovogonie ou spermatogonie sont considérées comme indifférenciées. Les ovogonies ont été observées chez des femelles dès 10 mm, alors que les spermatogonies ont été observées chez les mâles à partir de 13 mm (Figure 9a et e).

La différenciation sexuelle

Des fonctionnalités sexuelles spécifiques ont été observées en histologie aussi bien chez des mâles que des femelles de 14 mm, tel que des ovocytes prévitellogéniques (Figure 9b) et des spermatogonies présentant une organisation cystique avec peu de tissu conjonctif (Figure 9e et f).

L'analyse histologique d'individus de 14, 16 et 18 mm confirme la présence d'ovocytes prévitellogénétiques (Figure 9b, c et d). Aucun spermatozoïde dégénéré n'a été observé dans les sections de coupe de tissu de gonade femelle. Spermatogonies et spermatocytes ont été observés chez des mâles de moins de 17 mm (Figure 7Figure 4f et 9g). Chez des mâles de tailles supérieures, des spermatides ont été observées avec peu de spermatozoïdes (Figure 7h).

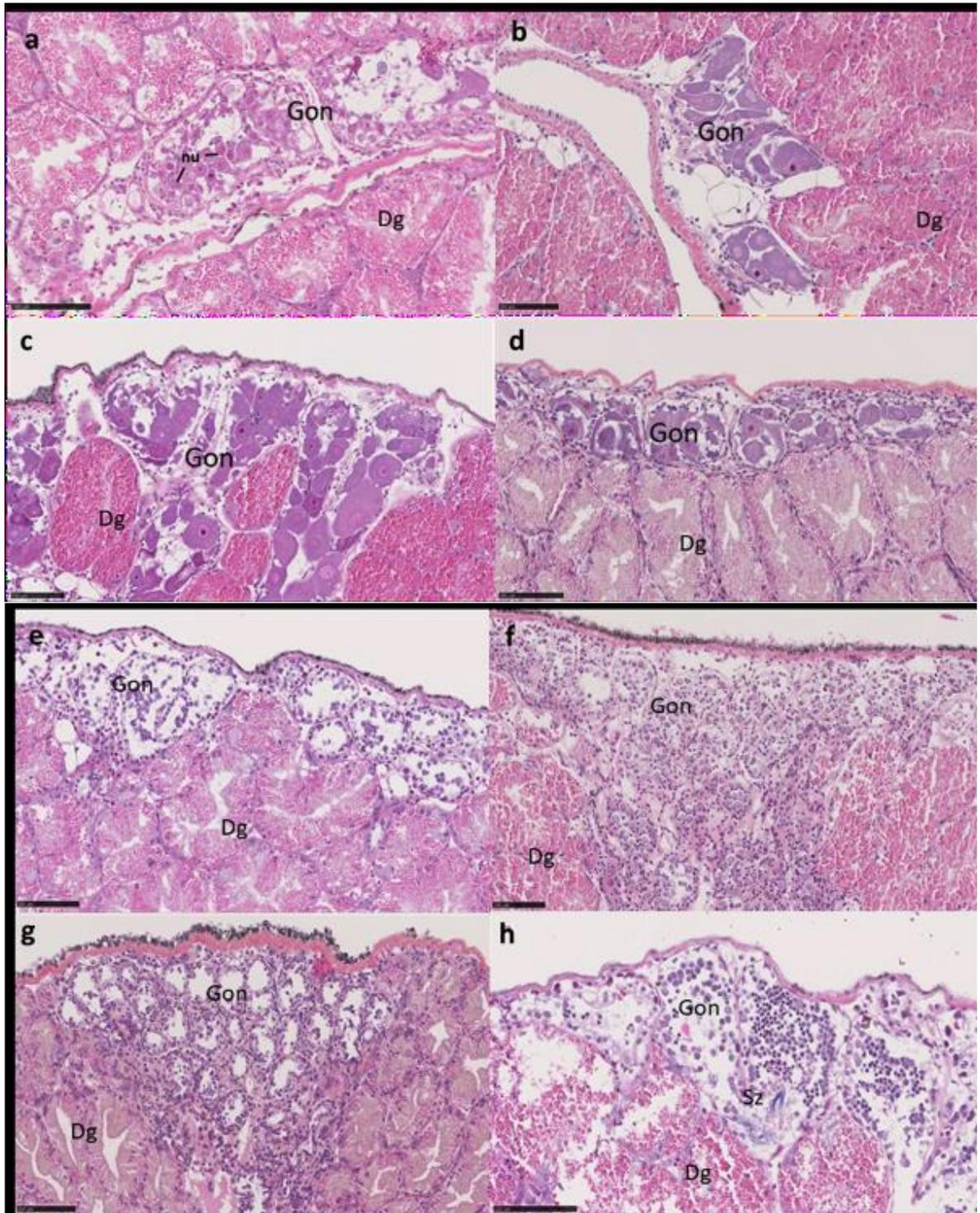


Figure 9. Analyses histologiques de jeunes individus (femelles et mâles), caractérisés par la présence de cellules sexuelles engagées dans le processus d'ovogenèse (a, b, c et d) et de spermatogenèse (e, f, g, h).

Les individus matures

Afin de déterminer la taille de première maturité sexuelle des mâles et des femelles, la présence de cellules sexuelles (ovocytes vitellogéniques tardifs et spermatozoïdes) a été recherchée. Des preuves d'accouplement telles que la présence d'espace vide dans le lumen des tubes séminifères ou des follicules ont également été recherchées.

Concernant les femelles, aucun ovocyte mature n'a été observé chez des individus de moins de 24 mm (Figure 10a) alors qu'un nombre important le fut pour des individus plus

grands. Entre 24 et 25 mm, 100% des femelles n'étaient pas matures, certaines ayant principalement développé des ovocytes (Figure 10b et d). Entre 25 et 30 mm, la plupart des femelles ont des ovocytes vitellogéniques matures et sont donc considérées comme sexuellement matures (Figure 10e et f). D'après notre modèle (Figure 10a), la L50 est de 24,4 mm ($R^2 = 0,65$). Des lumens étaient également présents dans des follicules d'individus de 28 et 29 mm, indiquant très probablement que des œufs avaient été pondus (Figure 10g et h). De façon concomitante au processus de développement des ovocytes, un nouveau lot d'ovocytes en croissance a été observé à proximité de la paroi folliculaire (figure 5h). Pour les individus au-delà de 29 mm, deux profils histologiques ont été décrits avec soit la présence d'ovocytes vitellogéniques matures soit des ovocytes en développement, indiquant un second cycle de développement (Figure 10i et j). Dans le second cas, il s'agit exclusivement d'individus capturés entre septembre et novembre.

La proportion de cellules sexuelles à différents stades de développement pour chacune des classes de taille est cohérente avec la description histologique et indique un changement du type de cellules prédominantes en lien avec la croissance. A partir de 25 mm, comme prédit par le modèle, la proportion de cellules sexuelles matures augmente significativement. Il y a également une forte corrélation entre le volume cytoplasmique de l'ovocyte et la longueur de la coquille ($R^2=0,73$; $p>0,01$; valeur de $\rho=0,83$).

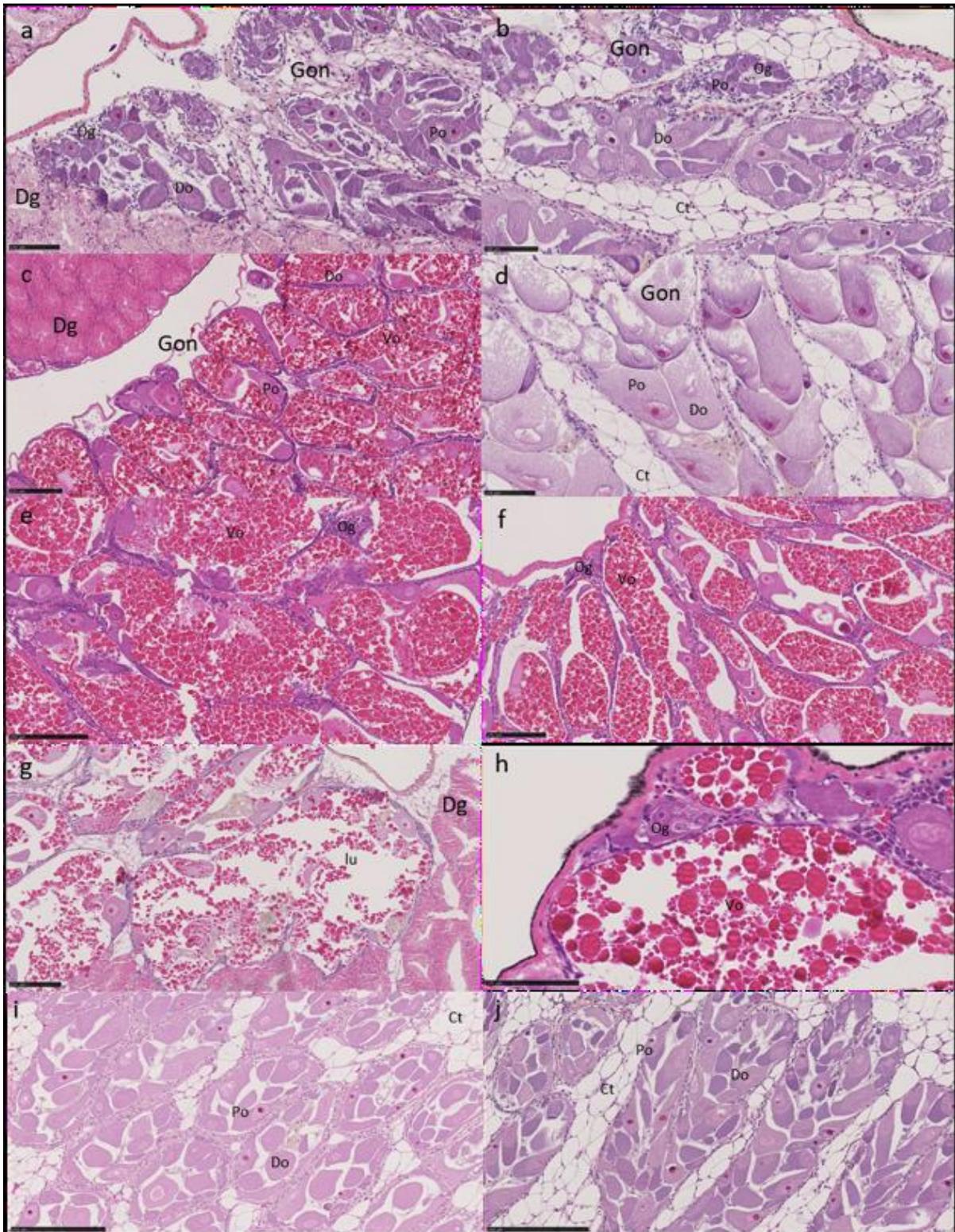


Figure 10. Coupes histologiques d'individus femelles matures

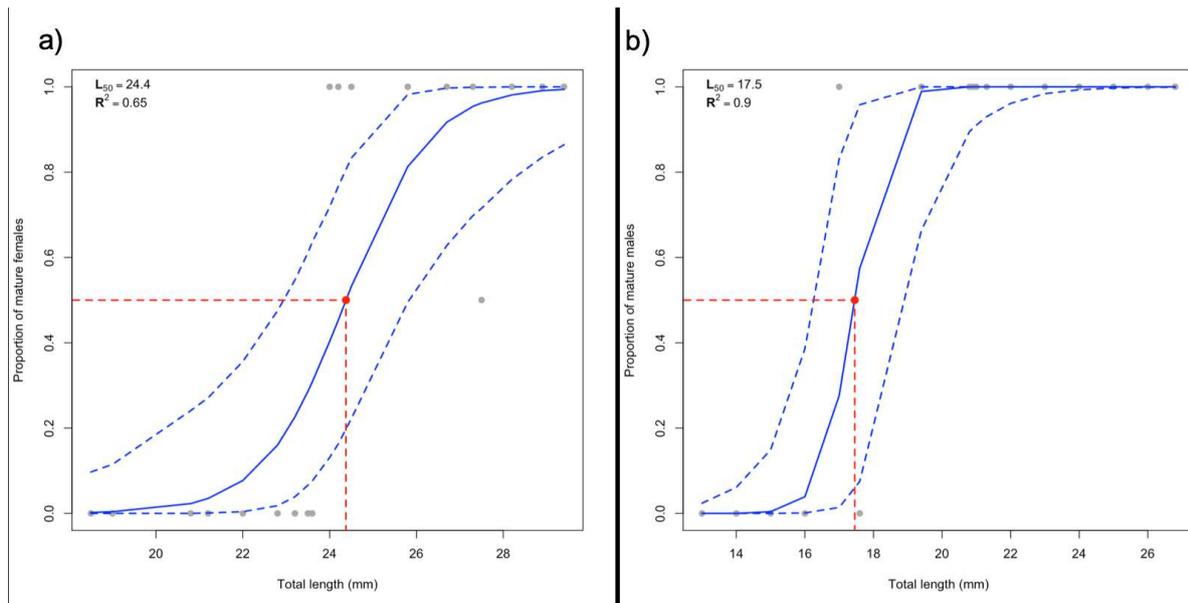


Figure 11. Modèle prédictif d'estimation de la taille à maturité sexuelle, lié à la proportion d'individus matures.

Concernant les mâles, entre 18 et 19 mm, les gonades deviennent denses et les cellules sexuelles différenciées occupent le tube séminal. Tous les stades sont présents. Les spermatogonies (sans doute de Type A) sont sur la paroi du tube séminal et réalisent des mitoses. Les spermatogonies au stade métaphase, avec les chromosomes alignés sont clairement visibles, comme chez l'individu de 19,4 mm (Figure 12a). Des spermatozoïdes et spermatozoïdes sont également visibles. Des spermatozoïdes matures peuvent également être observés dans le lumen du tube séminal (Figure 12a). A partir de 23 mm, il y a un vide dans le lumen du tube séminal indiquant que le sperme a été relâché dans le canal déférent (Figure 12g). L'apparence dispersée des gonades dans la vue d'ensemble des coupes histologiques indique que les tubes séminifères ont été vidés (Figure 12d et f). D'après notre modèle (Figure 11b), le L₅₀ est 17,5 mm (R²=0,9).

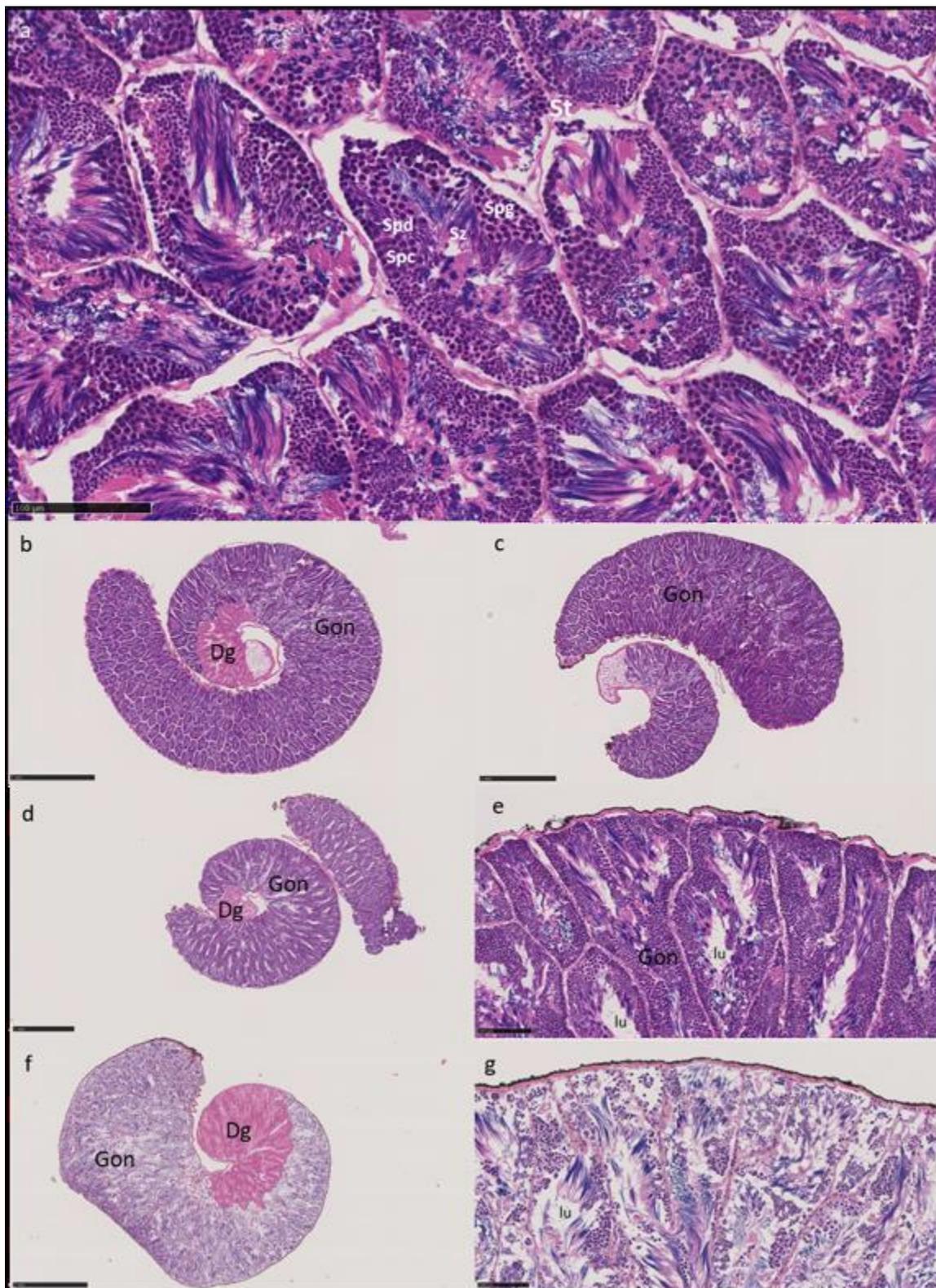


Figure 12. Coupes histologiques des individus mâles matures

2.3- La capacité reproductive

Les premières pontes ont commencé le 25 février 2021 lorsque la température de l'eau a atteint 13°C avec une salinité de 37.3 PSU. 72% des femelles ont émis des œufs entre le 25 février et le 17 juin. 28% des femelles n'ont jamais pondu.

Parmi les femelles pondeuses, le nombre de capsules moyennes émises par individu est de $51,8 \pm 32$. On observe une grande variabilité du nombre de capsules émises par femelle. Certaines pondent plus de 100 capsules alors que d'autres n'en émettent qu'une dizaine (Figure 13).

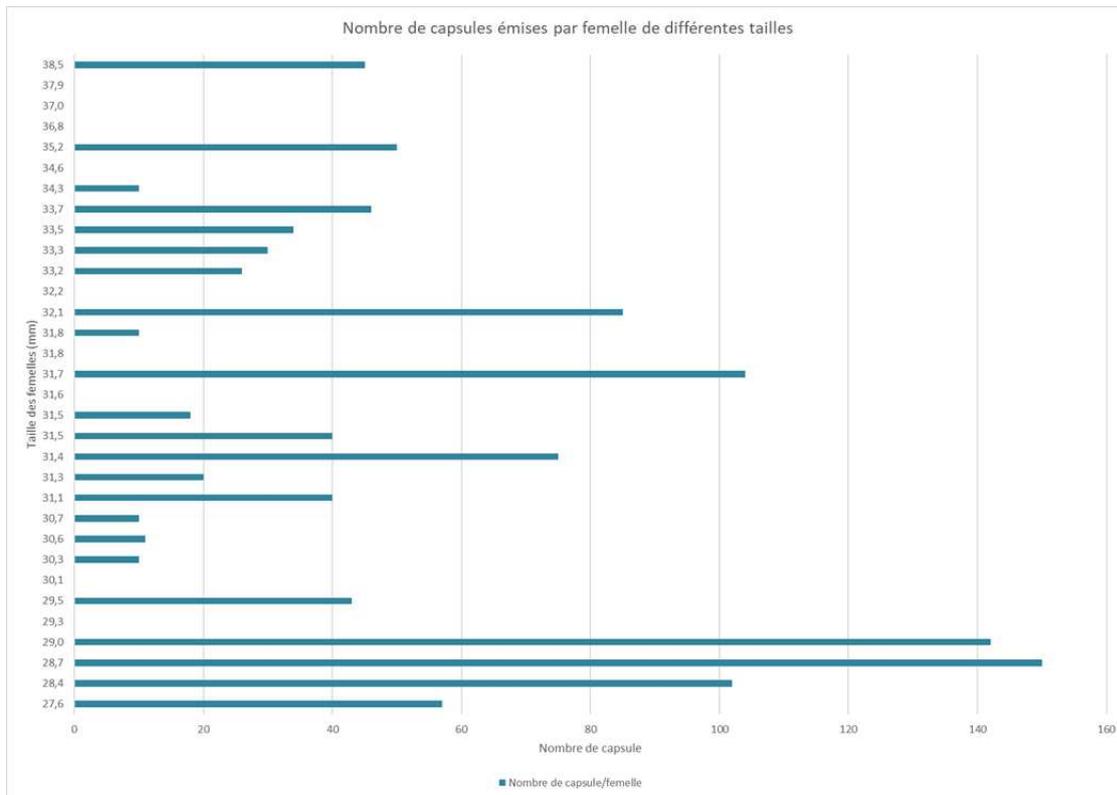


Figure 13 Nombre de capsule émis par femelle de différentes tailles

La proportion de femelles pondeuse est plus importante chez les femelles matures de plus petites tailles. Afin d'évaluer un potentiel effet de l'âge, les femelles pondeuses ont été regroupées par classe de taille, à savoir [25-30[; [30-35[; [35-40[. Les résultats sont représentés sur la figure ci-après.

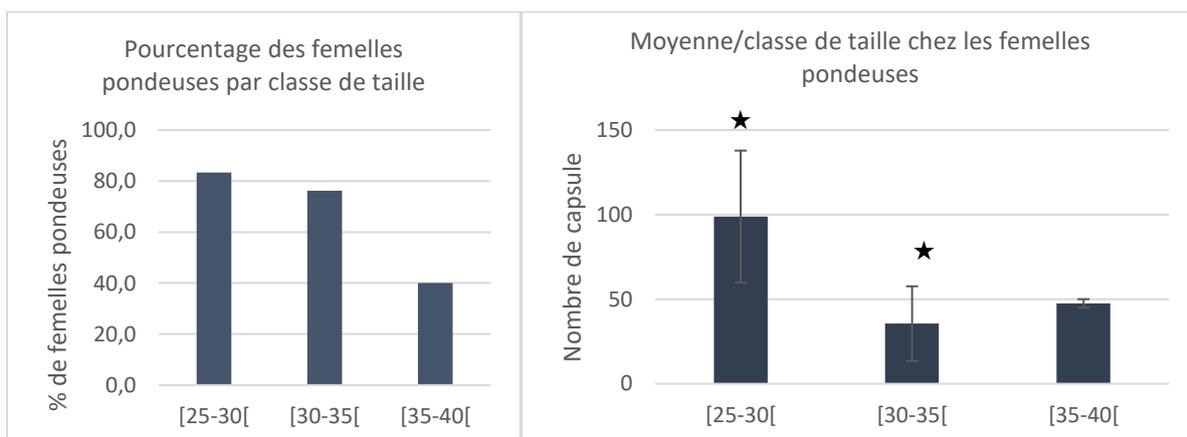


Figure 14 Pourcentage de femelles pondeuses par classe de taille et nombre de capsule moyen émis par classe de taille ($p=0.009$).

Le pourcentage de femelles pondeuses est plus élevé chez les plus jeunes femelles. L'ensemble des analyses réalisées sur le nombre de capsules véligères montre que les plus

jeunes femelles comprises entre 25 et 30mm possèdent de meilleures capacités reproductrices que les plus grosses femelles (30-40mm), plus âgées.

Sur les 40 capsules prélevées, la moyenne du nombre d'œufs par capsule est de 15.4 ± 0.8 . La variabilité est très faible, avec un minimum de 13 œufs comptabilisés dans certaines capsules et 17 œufs maximum comptabilisés dans d'autres capsules.

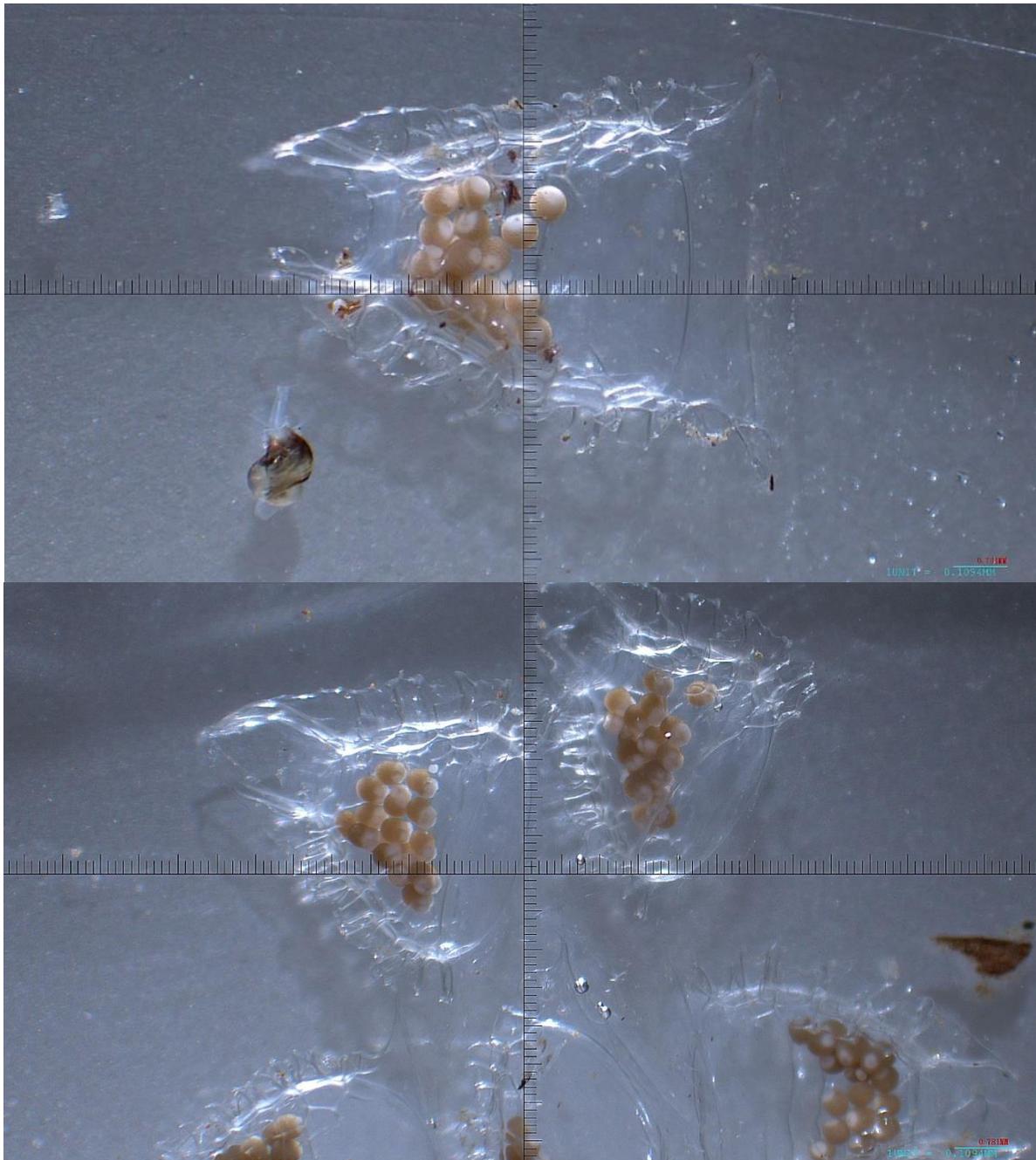


Figure 15 : observation des capsules vésigères transparentes.

3- Discussion

Ces travaux amènent très clairement des éléments nouveaux sur la reproduction de *Tritia mutabilis*. Les analyses histologiques indiquent que cette espèce est très probablement gonochorique. C'est le cas de la plupart des prosobranches dont la fécondation est interne. Malgré tout, suite aux quelques études sur cette question (Crisp, 1978; Cespuglio et al., 1999; Baladucci et al., 2006; Piccinetti & Piccinetti-Manfrin, 1998; Salvato et al., 2001; Plessi, Bertelli

& Monzani, 2001; Solustri et al., 2002; Polidori et al., 2015; Caprioli et al., 2018), Polidori et al. (2015) avait supposé une protandrie avec un changement de sexe entre 18 et 20 mm. Cette hypothèse est contredite par nos travaux puisque 1) les gonades mâles et femelles n'ont jamais été retrouvées simultanément dans nos échantillons et 2) des petites femelles (14 mm) et de grands mâles (27 mm) ont été observés. En outre, le sex-ratio était toujours équilibré durant la période de reproduction. Enfin, ces travaux déterminent une taille de première maturité à 17,5 mm pour les mâles et 24,4 mm pour les femelles.

De grandes femelles (>29 mm) encore immature ont été observées, et pour d'autres, l'ovogénèse avait redémarré entre octobre et novembre. Ces observations suggèrent soit qu'il existe une période de reproduction à la fin de l'automne, soit que les individus soient capables de se reproduire à nouveau l'année suivante entre mars et mai. Des travaux sur des espèces proches (*Nassarius reticulatus* et *Buccinanops globulosus*) vont dans le sens de la seconde hypothèse (Avaca et al., 2015; Barroso et al., 1998, Fretter and Graham, 1984). Enfin, les observations de capsules véligères par les pêcheurs professionnels sont toutes survenues au printemps, confirmant notre hypothèse d'une seule période de ponte dans l'année pour cette espèce.

Concernant la différenciation sexuelle, la multiplication des cellules souches survient chez des individus de taille inférieure à 14 mm. Cependant, la faiblesse des échantillons entre 6 et 14 mm ne permet pas d'identifier avec certitude à quelle taille la différenciation sexuelle démarre. Le manque de petits individus dans les engins de pêche pourrait résulter du fait que les appâts utilisés sont moins attractifs pour les petits que pour les gros.

Les travaux préliminaires sur la capacité reproductive laissent penser que les plus jeunes femelles (25-30mm) ont un potentiel reproducteur supérieur (proportion de femelles pondueuses plus important ; nombre plus élevé de capsules véligères émises) aux plus grosses femelles (30-40mm). Malgré tout, ce résultat est à prendre avec précaution, le nombre d'individus étant limité. Des observations à plus large échelle sont nécessaires pour le confirmer. En outre, ces expérimentations n'ont pas été réalisées en milieu naturel. Bien que les conditions environnementales de température et de salinité aient été respectées, les manipulations peuvent avoir un impact sur le comportement des individus (ponte de stress, etc...).

BIBLIOGRAPHIE

Avaca, M.S., Martín, P., Van der Molen S. & Narvarte, M., 2015. Comparative study of the 303 female gametogenic cycle in three populations of *Buccinanops globulosus* (*Caenogastropoda: Nassariidae*) from Patagonia. *Helgoland Mar. Res.*, 69: 87-99.

Baladucci, G.M., Omiccioli, H., Giannattasio, S., Minelli, D., Collevocchio, V., Vallisneri, M., Sabelli, B., 2006. Studio sulla biologia e distribuzione di *Nassarius mutabilis* 308 (L., 1758) (Gastropoda, Prosobranchia) nel compartimento marittimo di Pesaro per una corretta gestione della risorsa. *Biol. Mar. Medit.*, 13 (2): 156-157.

Barroso CM., Moreira MH., 1998. Reproductive cycle of *Nassarius reticulatus* in the Ria de Aveiro, Portugal : implications for imposex studies. *J Mar Biol Assoc UK* 78 : 1233–1246.

Bedulli, D., 1976. Studi preliminari sulla reazione di emersione di *Cyclope neritea* (L.), *Hinia reticulata* (Renieri) e *Sphaeronassa variabilis* (L.). *Acta Naturalia*, 12: 239-249.

Caprioli, R., Giansante C. 2018. Preliminary investigation on the use of artificial substrates to favor *Tritia mutabilis* (Linnaeus, 1758) spawning in Central Adriatic Sea: a possible contribution to stock maintenance. *ACTA ADRIAT.*, 59(1):141-148, 2018.

- Cespuglio, G., Piccinetti, C. & Longinelli, 1999.**A. Oxygen and carbon isotope profiles from *Nassa mutabilis* shells (Gastropoda): accretion rates and biological behaviour. *Marine Biology* 135, 627–634.
- Crisp, M., 1978.** Effects of feeding on the behaviour of *Nassarius* species (Gastropoda: Prosobranchia). *J.Mar.Biol.Assoc. UK.*, 58 :659-669.
- Fabi, G. & Giannini, S., 1983.** Considerazioni sulla pesca 328 della lumachina di mare *Sphaeronassa mutabilis* (L.) in Adriatica. *Gazzettino della Pesca*, 30(9): 8-10.
- Fisher, W., Bauchot, M.L. & SCHNEIDER, M., 1987.** Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37. Vol. 1. FAO, Rome, 760 pp.
- Fretter, V. & Graham, A., 1984.** The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. Part 8. Neogastropoda. *Journal of Molluscan Studies*, 15, supplement, 435-556.
- Grati, F., Polidori P., Scarcella G., & Fabi G., 2010.** Estimation of basket trap selectivity for changeable nassa (*Nassarius mutabilis*) in the Adriatic Sea. *Fish. Res.*, 101:100-107.
- Torrejon-Magallanes, J., 2020.** sizeMat: Estimate Size at Sexual Maturity. R package version 1.1.1. <https://CRAN.R-project.org/package=sizeMat>.
- Leiva, G.E., Castilla, J.C., 2002.** A review of the world marine gastropod fishery: evolution of catches, management and the Chilean experience. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11, 283–300
- Piccinetti, C. & G. Piccinetti-Manfrin., 1998.** Considerazione per la gestione della pesca del lumachino, *Nassarius mutabilis* (Linnaeus, 1758). *Biol.Mar. Medit.*, 5(2):355-361.
- Plessi, M., D. Bertelli & A. Monzani., 2001.** Mercury and selenium content in selected seafood. *J. Food Compos. Anal.*, 14 :461-467.
- Polidori P. Grati F. Bolognini L. Domenichetti F. Scarcella G. & Fabi G., 2015.** Towards a better management of *Nassarius mutabilis* (Linnaeus, 1758): biometric and biological integrative study. *Acta Adriat* 56:233-44.
- Salvato, B., V. Cuomo, P. Di Muro & M. Beltramini., 2001.** Effects of environmental parameters on the oxygen consumption of four marine invertebrates: a comparative factorial study. *Mar.Biol.*, 138(4): 659-668.
- Solustri, C., G. Fabi, M. Magi, M. Panfili & A. Spagnolo., 2002.** Biometrics of *Nassarius mutabilis* (L.) (Gastropoda, Nassariidae) in the Central Adriatic Sea. *Boll. Malacol.*, 4: 79-82.

PARTIE 3 : la croissance de la noisette de mer

Cette partie a bénéficié de l'appui de Frédérique Carcaillet (Université de Montpellier), Fabrice Duponchelle (IRD) et Chloé Mérien (Université de Montpellier)

Avec la reproduction, la croissance est un paramètre important pour construire une gestion durable d'un stock. Aucune information n'a été identifiée concernant *Tritia mutabilis*. Afin d'y remédier, un travail de dynamique des populations a été mené à partir des captures scientifiques menées dans le cadre du projet PEEXNAC.

1- Récolte des données

De décembre 2018 à août 2020, sur les trois sites d'étude (Grau d'Adge, Grau du Roi et Saint Maries de la Mer/Port Saint-Louis) deux pêcheurs ont recueilli chaque mois des spécimens à l'aide de paniers expérimentaux installés sur leurs filières de pêche. Les paniers expérimentaux étaient constitués d'une nappe d'un maillage de 4 mm, maillage plus fin que celui traditionnellement utilisé (10 mm). L'objectif était de recueillir un spectre plus large de la population de noisette de mer présente, c'est-à-dire en incluant les juvéniles. Ces paniers ont été appâtés avec des morceaux de poissons.

Lors de chaque sortie de pêche, le contenu de chacun des paniers a été pesé et le nombre total de nasses comptabilisé. La masse et le nombre total de nasses par panier ont été reportés sur une fiche de débarquement sur laquelle ont aussi été renseignée la date, le lieu de pêche, le nom du bateau, le nombre total de paniers mis à l'eau, le poids total de la pêche du bateau ainsi que les conditions de mer et les conditions météo.

Pour les analyses de dynamique de populations, 200 nasses sont prélevées aléatoirement parmi les captures des paniers expérimentaux, puis mesurées à l'aide d'un pied à coulisse électronique. La longueur totale de la coquille (de la pointe jusqu'au bord du canal siphonal) a été mesurée avec une précision de 0,1 mm.

2- Traitement des données

2.1- Analyse de la taille et de la croissance

Les caractéristiques d'âge et de croissance ont été estimées à partir des progressions modales des distributions de fréquence de longueur (King, 1995), à l'aide de la routine ELEFAN (Electronic Analyse de fréquence de longueur) (Pauly, David, 1981), fournie dans le programme FISAT II (FAO-ICLARM Fish Stock Ensemble d'outils d'évaluation) (<http://www.fao.org/fi/statist/fisoft/fisat/index.htm>) (Gayanilo et al., 2005). L'ensemble des paramètres qui correspondaient le mieux aux schémas de reproduction observés pour l'espèce (c'est-à-dire qui donne une estimation de date de naissance correspondant au pic de reproduction) et qui s'ajustaient le mieux aux distributions (c'est à dire qui passaient par le plus grand nombre de modes et a donné le plus grand score = paramètre « de qualité d'ajustement » de la routine ELEFAN) ont été sélectionnés. Les paramètres de croissance ont été calculés par la fonction de croissance de von Bertalanffy (VBGF) ajustée par la méthode ELEFAN :

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

où L_t est la longueur moyenne à l'âge t , L_∞ est la longueur asymptotique, K le coefficient de croissance et t_0 l'âge théorique à la taille 0.

Afin d'explorer si la croissance des nasses est ralentie ou nulle pendant un moment de la période hivernale, nous avons également utilisé une version modifiée de la VBGF (Pauly 1984, 1998) :

$$L_t = L_{\infty}(1 - \exp(-K(t - t_0)) + S_{ts} - S_{t_0})$$

où : $S_{ts} = (CK/2\pi) \cdot \sin(2\pi(t - t_s))$ et $S_{t_0} = (CK/2\pi) \cdot \sin(2\pi(t - t_0))$ avec t_s = moment où l'oscillation sinusoïdale de croissance commence ($t_s = 0,5 + WP$), avec WP = Winter Point (mois de l'année où la croissance devient nulle)

C est le coefficient de saisonnalité. $C=1$ signifie que la croissance est nulle une fois dans l'année. Des valeurs de $0 < C < 1$ signifient que la croissance ralentie (sans toutefois s'arrêter totalement) durant la période hivernale. $C = 0$ signifie qu'il n'y a pas de ralentissement de croissance pendant l'année (Pauly 1984).

Les données n'étant pas normalement distribuées, nous avons effectué des analyses avec des tests non paramétriques. Un test de Kuskal-Wallis suivi d'un test post-hoc non paramétrique a été effectué pour comparer les tailles des nasses des différents sites. Un test de Wilcoxon a aussi été effectué pour comparer les tailles des mâles et des femelles.

2.2- Poids des pêches

Nous avons étudié les variations des prises par paniers entre les lieux et les mois de pêche. Pour cela, nous avons utilisé le test de Shapiro pour tester la normalité des données et des Anova à 2 facteurs sur les données de poids avec une transformation en logarithme de base 10 pour tester les effets du lieu et du mois de pêche, suivis de tests post-hoc de Tukey pour détecter les différences. Des tests de Kuskal-Wallis ont aussi été utilisés quand la normalisation n'était pas possible.

3- Résultats

3.1- Analyse de la taille et de la croissance des nasses

A partir de l'analyse des fréquences de longueurs de l'ensemble de ces individus (routine ELEFAN) pour la période 2019-2020, le meilleur modèle de croissance (i.e. avec le meilleur score d'ajustement et donnant une date de recrutement correspondant à la période de reproduction de l'espèce) a été obtenu avec un arrêt total de croissance hivernale ($C=1$, Fig. 16).

Les nasses atteindraient ainsi environ 12 cm la première année, 21 cm la deuxième année, et 27 cm la troisième année (Figure 17). La maturité sexuelle serait donc atteinte en moyenne à 1,6 ans pour les mâles et à 2,5 ans pour les femelles, sur la base des tailles à la première maturité sexuelle identifiées en partie 1, et publiées par Mallet et al. (2021; 14,5 cm pour les mâles et 24,4 cm pour les femelles).

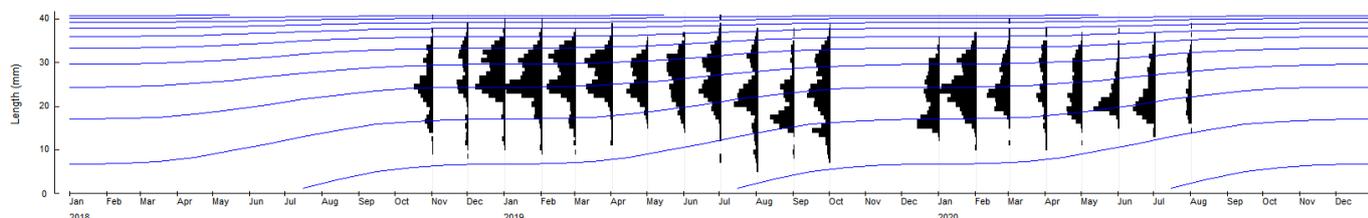


Figure 16 : Distribution des fréquences de taille de *T. mutabilis*, tous sites confondus et modèle obtenu pour $C=1$ $k=0.34$ $L = 42.53$ score = 148 ($n=16\ 182$)

Ces modèles nous permettent de tracer la courbe de croissance de *T. mutabilis* (fig. 17)

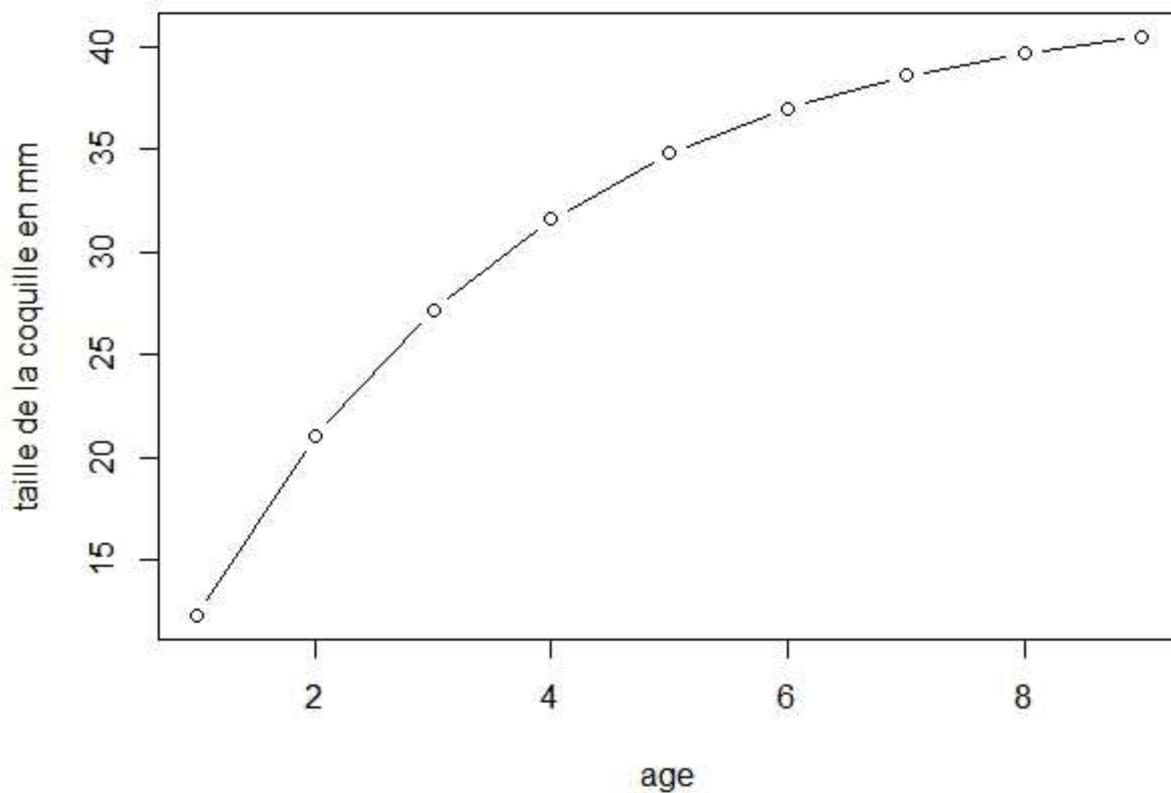


Figure 17 : courbe de croissance de *T. mutabilis*, obtenue par modélisation à partir de l'analyse des fréquences de tailles.

3.2- Analyse de la distribution en tailles des nasses

Afin de compléter ces résultats, nous avons étudié la distribution des tailles des nasses pêchées tous sites et dates confondus. Ces tailles varient entre 5,9 et 40,3 mm. La médiane se situe à 24.40 mm et la moyenne à 24,72. La distribution des tailles ne suit pas une distribution normale ; elle est bimodale. Cela va dans le sens de la présence d'un dimorphisme sexuel (Figure 18).

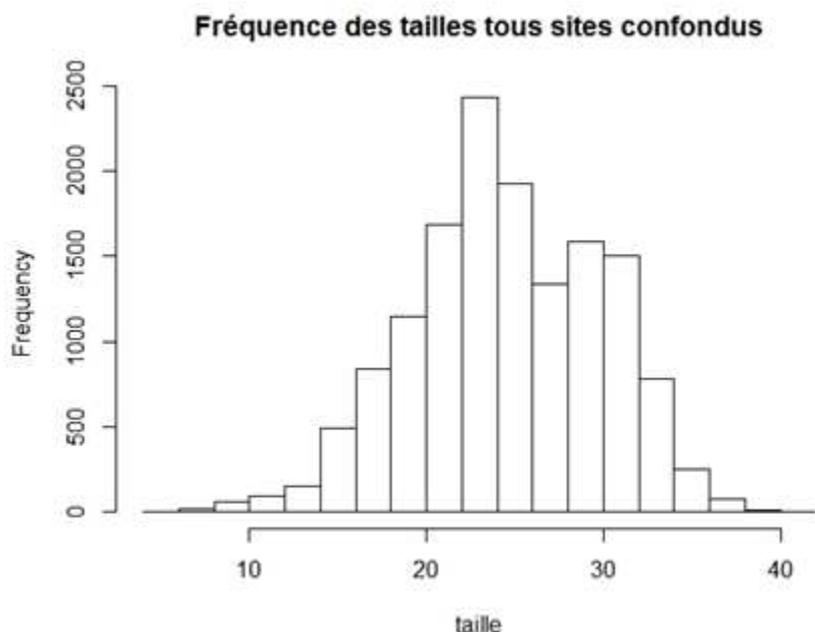


Figure 18 Distribution des tailles de *T. mutabilis*, tous sites et dates confondus (n=16 182)

Un sexage a posteriori d'environ 2000 individus confirme cette hypothèse. Les tailles varient de 10 à 29,99 mm avec une médiane à 23,79 pour les mâles, alors que les femelles ont une gamme de taille allant de 13,05 à 37,29 mm avec une médiane à 29,38mm (Figure 19). Un test de Wilcoxon indique une différence significative de tailles entre les mâles et les femelles ($p\text{-value} < 2.2e-16$), avec des femelles globalement plus grandes que les mâles.

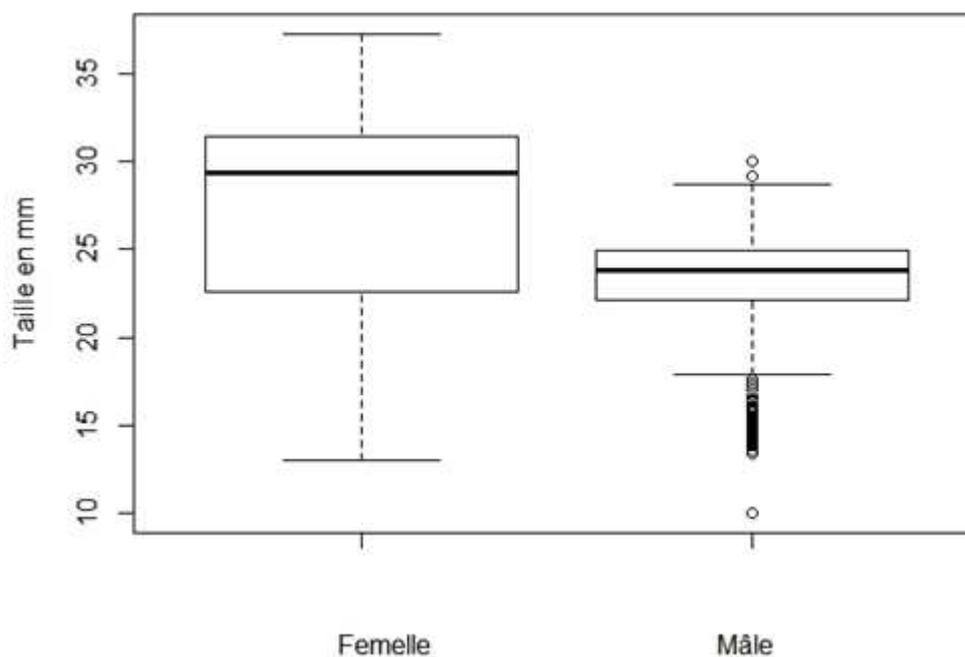


Figure 19 Distribution des tailles de mâles et de femelles de *T. mutabilis*, tous sites et dates confondus (n=2000)

Une analyse supplémentaire des tailles en fonction des zones de pêche par un test de Kruskal-Wallis nous indique qu'il y a une différence significative de taille entre les différents

lieux de pêche (p-value < 2.2e-16) (Figure 20Figure 19). Le test de comparaisons multiples non paramétrique indique que le site du Grau du Roi est différent des 2 autres, avec des individus globalement plus petits que les 2 autres sites (p-value < 2.2e-05).

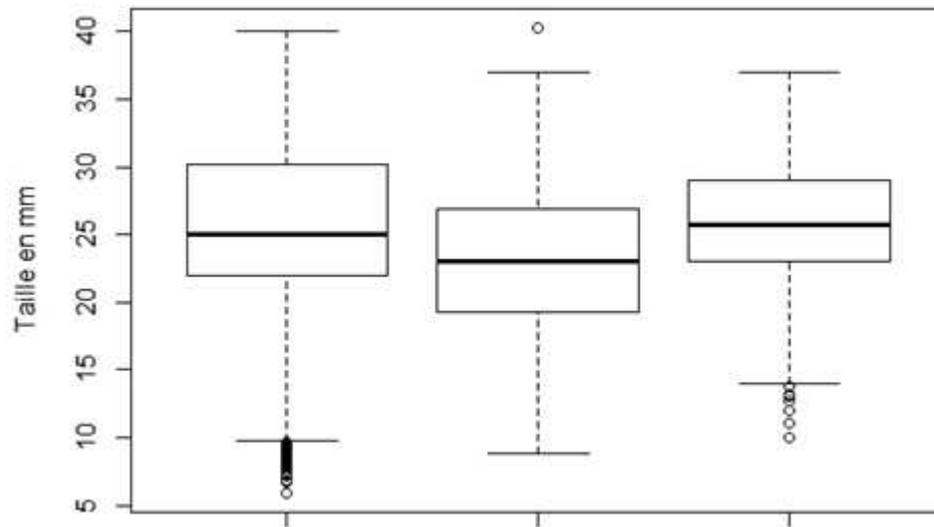


Figure 20 Distribution des tailles de *T. mutabilis* en fonction des sites (n=16 182)

3.3- Analyse du poids des pêches

Nous n'observons pas de différences significatives de poids entre les paniers lors d'une même pêche. Nous avons donc moyenné le poids des 5 nasses utilisées à chaque pêche. Nous avons ainsi obtenu 77 poids moyens, correspondant aux 77 pêches effectuées.

Il n'apparaît pas de différence significative de poids moyen de nasses par panier ni entre les différents sites (Test de Kruskal, p-value = 0.06146), ni entre les différents mois (Test de Kruskal, p-value = 0.8748) (Figure 21 et 22). Un regroupement des données par saison n'indique pas non plus de différence temporelle dans les poids moyens capturés (Test de Kruskal, p-value = 0.6515) (Figure 23).

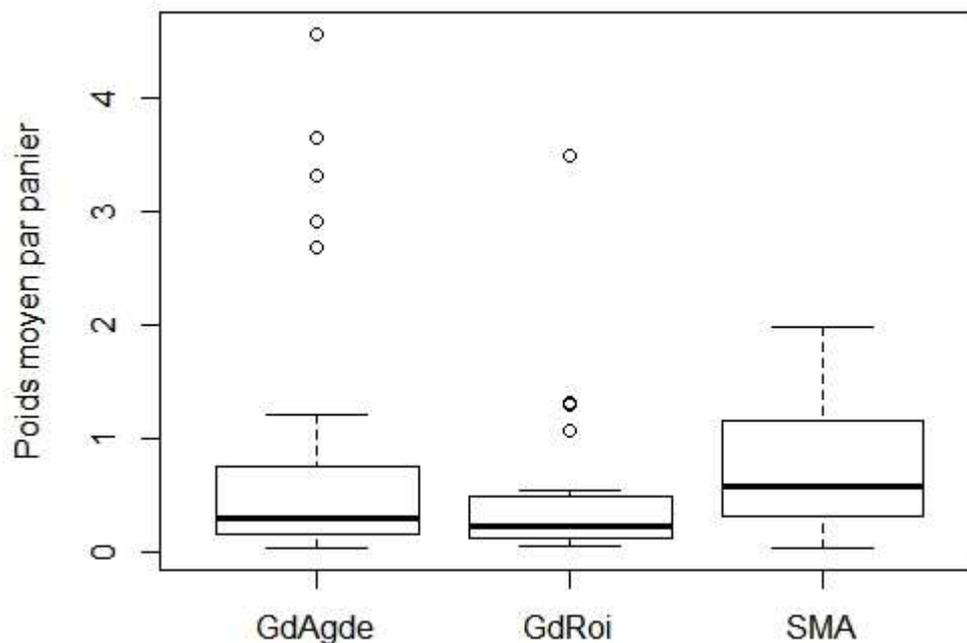


Figure 21. Distribution des poids moyens de *T. mutabilis* capturées par panier de pêche en fonction des sites (n=77)

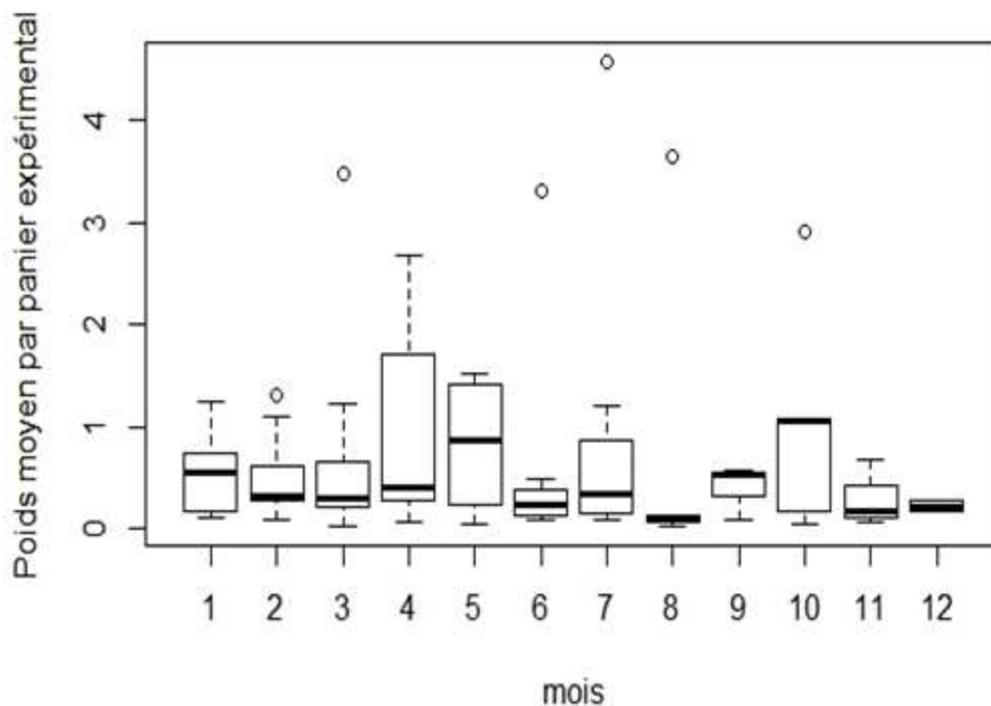


Figure 22. Distribution des poids moyens de *T. mutabilis* capturées par panier de pêche en fonction des mois, indiqués par ordre chronologique : 1= janvier (n=77)

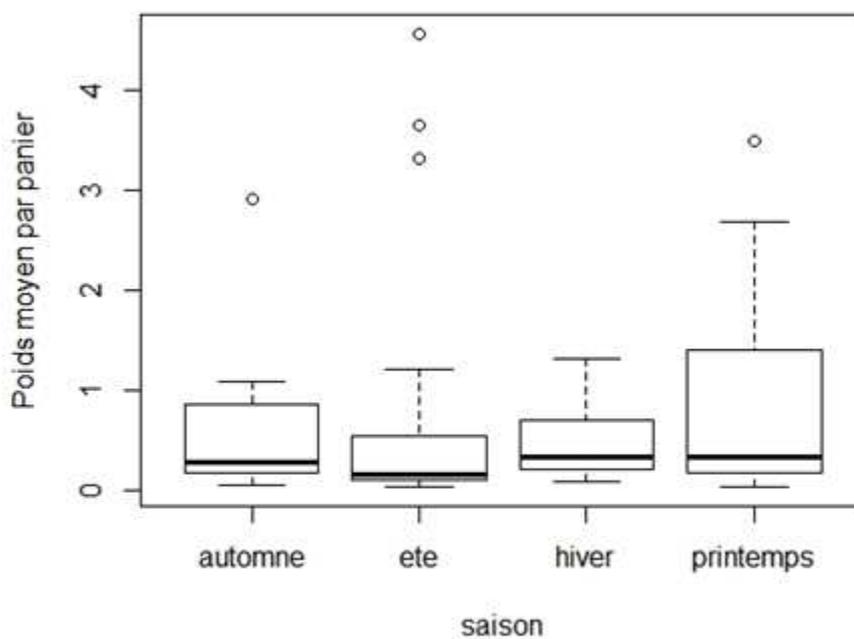


Figure 23 : Distribution des poids moyens de *T. mutabilis* capturées par panier de pêche en fonction des saisons (n=77)

Par contre, si nous supprimons les pêches exceptionnelles de plus de 2 kg en moyenne par panier (7 pêches sur 77), il apparaît une différence nette entre les sites (Test de Kruskal, p-value = 0.004952), les Sainte-Maries ayant une masse moyenne de 0.753 (\pm 0.559 SD) kg par panier contre 0.321 kg (\pm 0.3081 SD) pour le Grau d'Agde et 0.358 kg (\pm 0.358 SD) pour le Grau du Roi. Cependant, il n'apparaît pas de différence entre les mois, ni entre les saisons. Après une transformation log base 10 des données pour normaliser les résidus et une Anova à 2 facteurs croisés, lieux et mois ou lieux et saisons, on obtient les mêmes résultats et les facteurs n'interagissent pas.

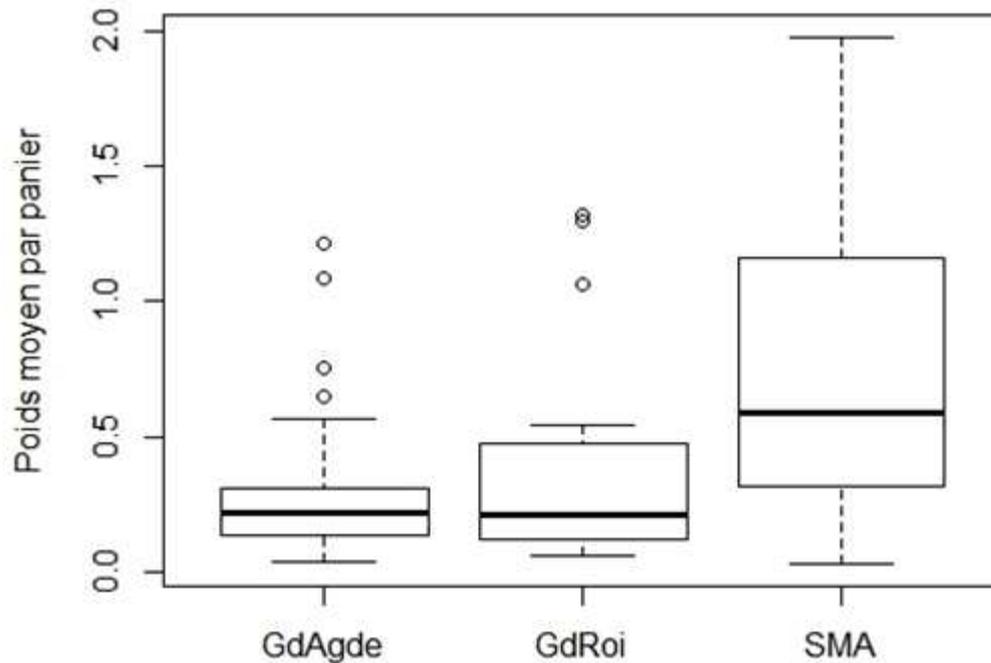


Figure 24 Distribution des poids moyens de *T. mutabilis* capturées par panier de pêche en fonction des sites, les pêches de plus de 2Kg ayant été enlevées de l'analyse (n=70)

4- Conclusion

La courbe de croissance obtenue donne une bonne idée de la croissance moyenne des nasses, tous sexes confondus. Mais il reste à mieux comprendre la différence de vitesse de croissance et de durée de vie des 2 sexes séparés. Le sexage *a posteriori* de 2000 individus n'a pas été suffisant pour pouvoir obtenir des résultats de modélisation fiable. Il a permis cependant de mettre en évidence un dimorphisme sexuel chez cette espèce, les femelles atteignant des tailles plus grosses que les mâles.

Les différences de tailles et de poids en fonction des lieux de pêche devront faire l'objet d'une étude supplémentaire, notamment pour mieux comprendre les efforts de pêches dans chaque site.

BIBLIOGRAPHIE

Gayanilo FC, Jr., Sparre P, Pauly D., 2005. FAO-ICLARM Stock assessment tools II (FISAT II): revised version, user's guide. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. (Computerized Information Series, Fisheries ; No. 8).

Pauly, D., 1984. Fish Population Dynamics in Tropical Waters: A manual for use with programmable calculators. ICLARM Studies and Reviews 8. 325p.

Pauly D, David N., 1981. ELEFAN I, a basic program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. Ber Deut Wiss Komm. 28(4):205-11.

Mallet A., Jouvenel J.Y., Morgane Broyon M., Pirot N. and Geffroy B., 2021 Histology of *Tritia mutabilis* gonads: using reproductive biology to support sustainable fishery management. Aquatic Living Resources, 34, 6. <https://doi.org/10.1051/alr/2021006>

PARTIE 4 : le régime alimentaire de la noisette de mer

Cette partie a bénéficié de l'appui de Francesca Rossi (CNRS).

1- Introduction

Les pêcheurs professionnels capturent la noisette de mer à l'aide de paniers appâtés avec des charognes de poissons. Malgré tout, d'après la littérature, le régime des gastéropodes est divers. Ils peuvent être herbivores, carnivores ou omnivores. Leurs stratégies alimentaires sont également très variables : brouteur, filtreur de nourriture en suspension, prédateur ou même parasitisme (Morton B., 1990).

Britton et Morton (1994a) décrivent les Nassaridae comme un groupe de gastéropodes marins proches de charognards exclusifs. D'après la littérature, les petits individus (inférieur à 15 mm) se nourrissent des détritiques présents sur le substrat alors que les plus gros sont carnivores (Relini, Bertrand & Zamboni, 1999) et se nourrissent soit d'individus morts, soit d'animaux vivants qu'ils étouffent avec leur pied (Torelli, 1982). En conséquence, l'importance des nassaridae dans une communauté benthique indique le niveau de disponibilité de charognes. Ce groupe étant des charognards fouisseurs, ils émergent en grand nombre dès qu'une charogne est détectée et le repas commence rapidement après.

Un nombre important d'espèces charognards interagissent et se répartissent dans l'espace en fonction de la disponibilité alimentaire. Récemment, Morton indique l'existence de gastéropodes nécrophages sur une plage quasi pristine. Les observations les plus surprenantes étant que les espèces de Nassaridae ne restent pas enfouies mais émergent à une période de la marée basse pour s'alimenter. Ces sorties se font à des diverses périodes indiquant un partage temporel de la plage pour l'accès aux ressources. L'ensemble des gastéropodes charognards se réenfouissent dans le sédiment dès que la marée revient, probablement en raison de l'arrivée de bancs de poissons, de raies ou de petits requins se nourrissant sur le fond.

Afin d'en apprendre davantage sur l'écologie de ces espèces, une analyse isotopique a été menée afin de déterminer la position de la noisette de mer dans les réseaux trophiques, ce travail pouvant être analysé en regard des tests comportementaux menés sur la noisette de mer.

La signature isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ (soit le rapport entre $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) de la matière organique est utilisée pour déterminer l'origine de la matière organique consommée. La valeur $\delta^{13}\text{C}$ d'un animal dépend donc de la valeur $\delta^{13}\text{C}$ des producteurs primaires du milieu et de l'intensité des fractions isotopiques associées. $\delta^{15}\text{N}$ est utilisé pour définir la place de l'organisme dans la chaîne trophique (DeNiro et Epstein, 1978; DeNiro et Epstein, 1981). Les valeurs isotopiques de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ augmentent respectivement de 0,5 à 1‰ et de 2,8 à 3,6‰ lorsque le niveau trophique augmente (Jacol et al., 2005). L'analyse isotopique nécessite cependant que toutes les sources de nourritures aient une signature isotopique contrastée (Dufour et al, 2001).

Il est important de définir les références en termes de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de l'ensemble des éléments de la chaîne alimentaire afin de pouvoir caractériser l'ensemble de la chaîne trophique à partir des valeurs de base (Van der Zanden, 2001).

Les isotopes stables de carbone et d'azote sont des outils intéressants pour étudier le positionnement des espèces. La représentation graphique de ces mesures avec les différents deltas sur les axes peut être considérée comme une réminiscence de la représentation des niches écologiques à n dimensions de Hutchinson, pour laquelle des variables environnementales étaient utilisées. L'étude des isotopes stables rend possible de reproduire ce graphique en considérant $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ comme des dimensions. C'est ce qui est appelé la niche isotopique. Cette technique a cependant des limites. Elle ne distingue pas des sources de nourriture de même composition. Les différences d'assimilation des macromolécules dans la digestion ou dans le métabolisme peut entraîner des erreurs d'interprétation de la dimension de la niche (Newsome et al., 2007). Ces erreurs ont été corrigées en transformant les valeurs isotopiques en proportion alimentaire (p-value) et en incorporant un degré d'erreur dans cette transformation (Phillips et Gregg, 2003).

2- Matériel et méthode

2.1- Site d'échantillonnage

Les échantillons ont été collectés sur les 3 sites d'études du projet PEEXNAC : Port-St-Louis du Rhones/Saintes-Maries de la Mer, le Grau du Roi et le Grau d'Agde à des bathymétries comprises entre 6 et 15m sur des fonds sablo-vaseux. Ils ont été capturés par des pêcheurs professionnels à l'aide de paniers à petits maillages afin de disposer également d'individus de petites tailles.

2.2- L'échantillon

Un total de 90 individus a été collecté durant deux campagne de pêche (printemps et automne), couvrant une gamme de taille de 10 à 35 mm. Chaque individu a été détendu dans une solution d'eau de mer puis des morceaux de muscle du pied ont été séché à 65°C pendant 24h. Chaque échantillon a été identifié avec la date de capture, la taille, le sexe et le site de pêche avant d'être conservé dans un tube Eppendorf au dessiccateur jusqu'à ce que les échantillons soient utilisés pour l'analyse isotopique.

2.3- L'analyse isotopique

Les mesures des isotopes de carbone et d'azote ont été réalisées sur des échantillons de 0,3 à 0,9 mg, à l'aide d'un spectromètre de masse isotopique couplé à un analyseur élémentaire par le Laboratoire d'Analyses d'Isotopes Stables (LADIS) au sein de l'UMR Fare de l'INRAE de Reims.

La composition isotopique a été exprimée en notation δ suivant les standards internationaux (sous azote ou VPDB) :

$$\delta X(\text{‰}) = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

où R est la proportion de l'isotope le plus lourd sur l'isotope le plus léger. Les échantillons ont été analysés avec un gaz référent calibré en comparaison avec le matériel de référence USGS40 et USGS41 (acide glutamique) de l'AIEA. La dérive a été corrigée en utilisant un standard interne au laboratoire. La déviation standard des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ dans USGS40 était inférieure à 0,15‰ (n=8).

2.4- Analyse statistique

La distribution des valeurs isotopiques a été explicitée à l'aide de modèles linéaires couplant des variables explicatives (taille, sexe) et des variables aléatoires (saison et sites de capture). La taille a été considérée soit comme une variable continue soit comme une variable ordinaire en considérant des classes de taille. La modélisation a utilisé la fonction lmer du

package lme 4 de R. La signature isotopique également été modélisé en la considérant comme une fonction de taille à l'aide de modèle GAM et de la fonction gam du mgcv R package.

Le SIAR package de R a ensuite été utilisé pour estimer la niche isotopique des gastéropodes comme une indication de leur niche alimentaire en fonction du site, de la taille et de la saison. Ce programme nécessitant un minimum de 5 individus, les échantillons plus petits n'ont pas été réalisés.

3- Résultats

3.1- Différences de valeurs isotopiques dans les tissus des individus

Une régression significative marginale a été constatée concernant les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ pour le paramètre de taille (Table 3). En revanche, il n'y a aucune différence de distribution des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ en fonction du sexe.

Le modèle GAM utilisé pour identifier les liens entre valeurs isotopiques et tailles a révélé une légère relation avec la taille ($F=7,71$, $p<0,001$). Cela indique qu'une relation monotone non linéaire explique mieux les données que le modèle linéaire. Le modèle GAM démontre une relation monotone où les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ diminuent quand la taille de l'animal augmente. Cette relation est observée jusqu'à la taille de 20 mm, les valeurs isotopiques restant constantes ensuite (cf. figure 26).

Tableau 3 : analyse de variance pour les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ dans un modèle linéaire utilisant les données de sexe et de taille des animaux. Les individus pour lesquels le sexe n'avait pas pu être déterminé ont été exclus de l'analyse.

Fixed effect	df	SS	MS	F	p
Size	1	1.07	1.07	3.50	0.06
Sex	1	0.01	0.01	0.22	0.64
Random effect					
	N. obs	Variance	St dev		
Site x season	5	0.24	0.49		
Residual	83	0.31	0.55		

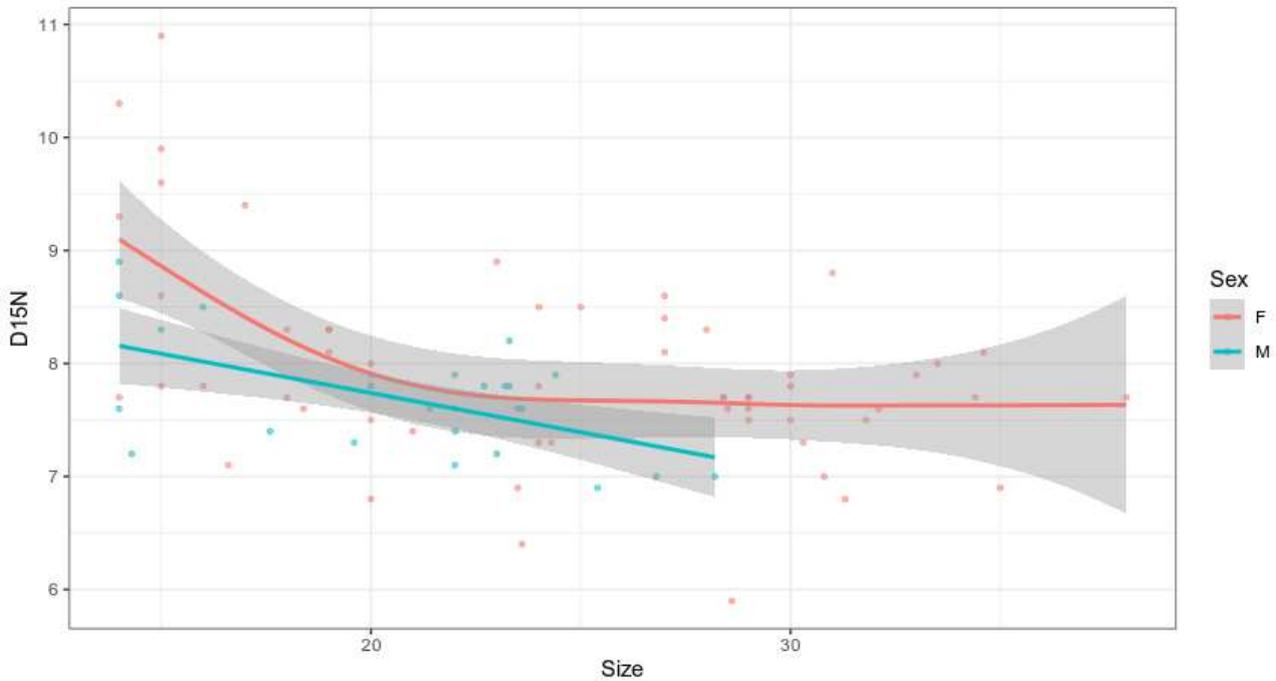


Figure 25 : Relation non linéaire entre la taille des spécimens de *T.mutabilis* et les valeurs de $\delta^{15}N$. Les valeurs ont été ajustées avec la régression LOWESS. Les valeurs ajustées sont séparées entre mâle et femelle.

La distribution des valeurs de $\delta^{13}C$ évolue de façon significative en fonction des classes de taille et du sexe des individus, sans interaction entre eux (cf. tableau 4). Les mâles présentent des valeurs $\delta^{13}C$ légèrement inférieures aux femelles, et les classes des plus gros individus ont des valeurs plus importantes jusqu'à la classe 4 (cf. figure 27). Au-delà, il n'y a que des femelles et les valeurs de $\delta^{13}C$ augmentent. Aucune relation n'a été trouvée en considérant la taille comme une variable continue.

Tableau 4 : analyse de variance pour le modèle linéaire $\delta^{13}C$ - classe de taille + sexe. Les individus pour lesquels le sexe n'avait pas pu être déterminé ont été exclus de l'analyse

$\delta^{13}C$ VALUES	DF	SS	MS	F	p
Fixed effect					
class	5	12.72	2.55	4.75	0.001
Sex	1	2.53	2.53	4.72	0.03
Random effects	N. obs	Variance	St dev		
Site x season	5	0.09	0.30		
Residual	83	0.54	0.73		

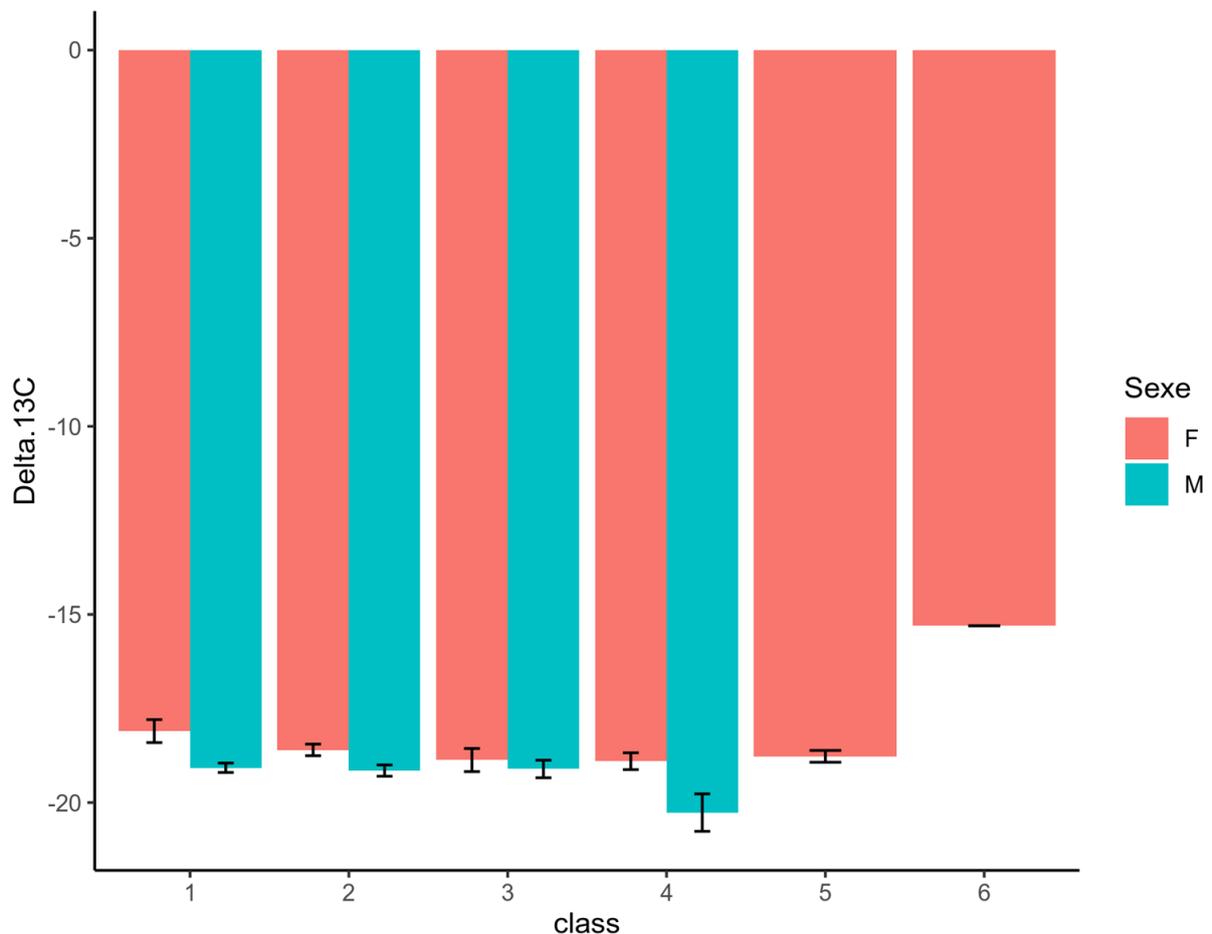


Figure 26 : Moyenne (\pm écart-type) de la signature isotopique de carbone stable pour les différentes classes de taille pour les mâles et les femelles.

3.2- Les changements de niches alimentaires suivant le sexe, la saison et les zones de pêche

En considérant des individus de toutes les classes de taille, les niches trophiques des individus pêchés au Grau du Roi semblent plus importantes qu'à Agde, particulièrement en automne. Au Grau du Roi, les femelles ont également des niches trophiques plus importantes que les mâles (cf. figure suivante). Parmi ces deux groupes, les niches isotopiques se recouvrent davantage au printemps qu'à l'automne (respectivement 45% et 19%).

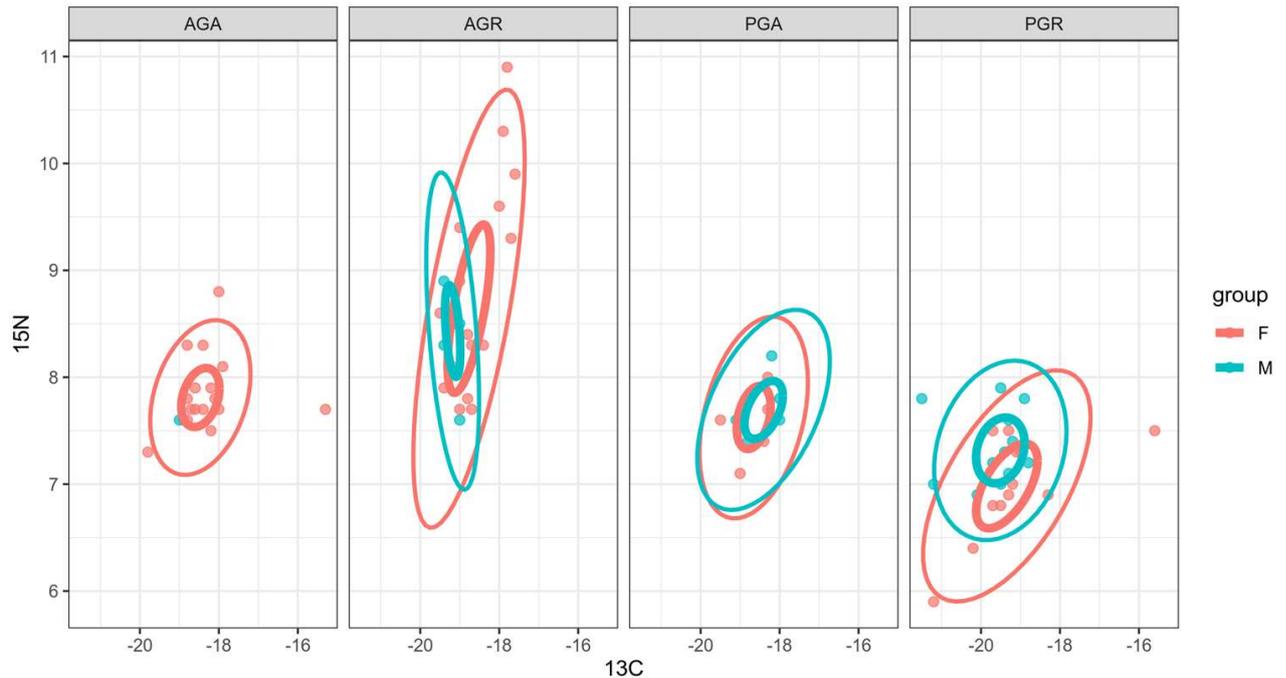


Figure 27 : Représentation des niches isotopiques en fonction des différents sites de pêche et pour les deux sexes (AGA : site Grau du Roi, AGR : site Grau d'Agde) pour les ellipses à 50% (à gauche) et à 95% (à droite).

4- Discussion

Les différences observées pour $\delta^{15}\text{N}$ pourraient indiquer que les individus plus grands pourraient suivre un régime alimentaire qui ne comprend pas seulement des animaux morts comme proies, puisque cette espèce est un charognard, mais aussi des éléments alimentaires à des niveaux trophiques inférieurs, probablement de la matière organique sédimentaire et des détritits. Cela peut s'expliquer par le besoin d'éléments à haute énergie combiné à un petit intestin pour les jeunes spécimens, comme c'est le cas pour d'autres invertébrés (voir Rossi et al 2004 et les références dans ce document, en particulier Hentschel et al 1998 et également Rossi et Middelburg 2008).

Les tests de comportement alimentaire semblent être en accord avec ce résultat dans le sens où les juvéniles montrent un comportement de recherche très actif lorsqu'ils sont exposés à des sources de type « chair », alors que les adultes ne semblent pas montrer le même intérêt de recherche.

Le résultat concernant le ^{13}C pourrait être expliqué en supposant un changement dans le régime alimentaire en fonction du sexe. Cependant, le sexe est également lié à la taille car les grandes tailles ne concernent que les femelles. Étant donné les valeurs plus faibles chez les mâles se rapprochant des valeurs de -20‰ , il est possible qu'ils aient tendance à se nourrir davantage à la surface des sédiments puisque -20 est une valeur typique de la matière organique sédimentaire (Rossi et al 2004). De plus, l'augmentation des valeurs chez les plus grands individus femelles pourrait indiquer le changement vers un régime alimentaire comprenant certains éléments algaux, étant donné les valeurs proches de la valeur typique des algues benthiques (Rossi et al 2004). Cependant, sans les valeurs des aliments possibles, nos hypothèses ne peuvent pas être soutenues.

Les résultats concernant les analyses de l'espace isotopique (niche) montrent qu'il existe des changements de régime alimentaire en fonction du contexte environnemental (Rossi et al 20015).

Ces résultats nous permettent d'observer un changement de niveau trophique entre les jeunes individus et les adultes. Les juvéniles recherchent activement des sources de nourriture, alors que les adultes semblent être des charognards opportunistes (comme décrit dans la littérature), mais sont enfouis dans les sédiments la plupart du temps. De plus, les expériences ont été menées au printemps. Il est possible que les individus sélectionnés pour les tests de comportement soient des spécimens déjà reproduits et donc en repos physiologique.

En effet, la réduction de l'alimentation avec le début de la reproduction, comme nous l'avons observé pour *Buccinum undatum*, a été observée pour d'autres gastéropodes (Feare, 1970 ; Stickle, 1973). Pour *B. undatum*, la reprise de l'alimentation active n'a eu lieu que 2 ou 3 mois après la fin de la reproduction. Chia (1968) a noté que, chez le gastéropode *Leptasterias hexactis*, la croissance des ovocytes se produit lorsqu'ils couvent et ne se nourrissent pas, ce qui suggère l'utilisation de réserves stockées. Un cycle réciproque dans la taille de la gonade et de la glande digestive, suggérant l'utilisation de matériaux dans la glande digestive pour la production de gamètes, a été documenté pour un certain nombre d'astéroïdes (Farmanfarmaian et al, 1958 ; Mauzey, 1966 ; Barker et Nichols, 1983) et un transfert de la glande digestive aux gonades a été démontré pour *Asterias vulgaris* (Ferguson, 1964).

BIBLIOGRAPHIE

Barker M. F. et Nichols D., 1983. Reproduction, recruitment and juvenile ecology of the starfish, *Asterias rubens* and *Marthasterias glacialis*. J. mar. biol. Ass. U.K. 63, 745-766.

Chia F. S., 1968. Some observations on the development and cyclic changes in the oocytes in a brooding starfish, *Leptasterias hexactis*. J. Zool. Lond. 154, 453-461.

Feare C. J., 1970. The reproductive cycle of the dog whelk (*Nucella lapillus*). Proc. Malacol. Soc. Lond. 39, 125-137.

Ferguson J. C., 1964. Nutrient transport in starfish. II. Uptake of nutrients by isolated organs. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 126, 391-406.

Farmanfarmaian A., A. C., 1958. Giese, R. A. Boolootian and J. Bennett: Annual reproductive cycles in four species of west coast starfishes. J. exp. Zool. 138, 358-367.

Mauzey K. P., 1966. Feeding behavior and reproductive cycles in *Pisaster ochraceus*. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 131, 127-144.

Newsome, Seth & Rio, Carlos & Bearhop, Stuart & Phillips, Donald., 2007. A niche for isotopic ecology. Frontiers in Ecology and The Environment - FRONT ECOL ENVIRON. 5. 429-436. 10.1890/060150.1.

Olabarria C, Incera, M, Garrido J., Rodil I., Rossi F., 2009. Intraspecific diet shift in *Talitrus saltator* inhabiting exposed sandy beaches Estuarine, Coastal and Shelf Science 84 (2) 282-288 2009

Rossi F. et Middelburg JJ., 2011. Intraspecific diet shift of *Macoma balthica* during community reassembly in an estuarine intertidal flat. Estuarine, Coastal and Shelf Science 92 3. 496-501.

Rossi F., Baeta A., Marques João C., 2015. Stable isotopes reveal habitat-related diet shifts in facultative deposit-feeders *Journal of Sea Research* 95 172-179

Rossi F., Herman PMJ., Middelburg JJ., 2004. Interspecific and intraspecific variation of δC and δN in deposit and suspension-feeding bivalves (*Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*): Evidence of ontogenetic changes in feeding mode of *Macoma balthica* *Limnology and Oceanography* 49 (2) 408-414

Sánchez-Hernández J., Nunn A.D., Adams C.E. and Amundsen P.-A., 2019, Causes and consequences of ontogenetic dietary shifts: a global synthesis using fish models. *Biol Rev*, 94: 539-554. <https://doi.org/10.1111/brv.12468>

Stickle W. B., 1973. The reproductive physiology of the intertidal prosobranch *Thais lamellosa* (Gmelin). I. Seasonal changes in the rate of oxygen consumption and body component indices. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* 144, 511-524.

PARTIE 5 : étude comportementale de la noisette de mer

1- Introduction

Tritia mutabilis (Galindo et al., 2016 ; Marshall et Gofas, 2016), est un gastéropode prosobranche de la famille des Nassaridés (Figure 28).

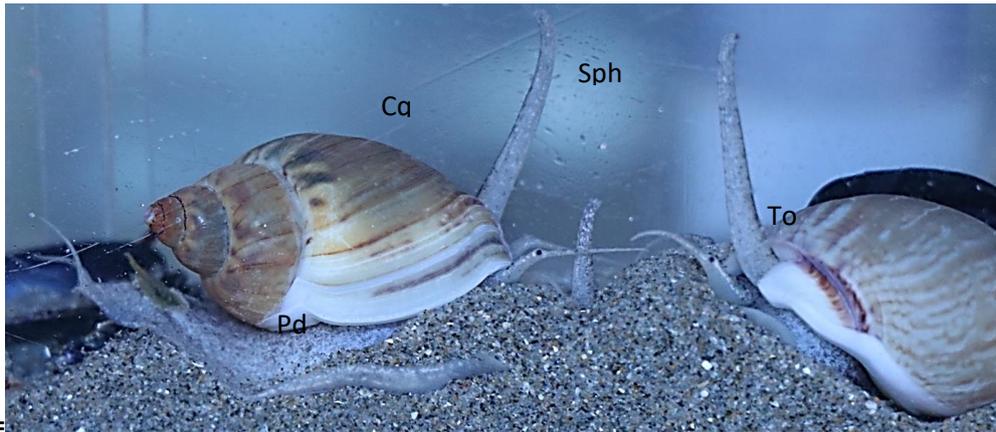


Figure 28 *T. mutabilis* en milieu contrôlé. Cq Coquille, Pd Pied, Sph Siphon, To Tentacule oculaire.

Les habitats de l'espèce sont les fonds de sable fin ou sablo-vaseux entre 2 et 15m de profondeur le long des côtes méditerranéennes (Fisher et al., 1987). De jour, elle peut être observée enfouie dans le substrat laissant dépasser son siphon hors du sable (Figure 29).



Figure 29 Siphon de *T. mutabilis* sortant du substrat

Les individus sortent la nuit pour se nourrir, guidés par leur odorat développé (Dimon, 1905 ; Copeland, 1918 ; Kohn, 1961 ; Bedulli, 1976 ; Crisp, 1978). Il a été observé que le régime alimentaire varie avec l'âge des individus. Les juvéniles semblent nécrophages alors que les adultes sont carnivores (Relini et al., 1999), utilisant parfois leur pied afin d'étouffer leurs proies (Torelli, 1982). Malgré tout, peu d'études ont été menées sur le comportement de cette espèce. Afin de contribuer au renforcement des connaissances (vitesse de déplacement, sensibilité à la température...), des expérimentations ont été initiées en bassin et en milieu semi-contrôlé.

2- Matériel et méthode

2.1- Test d'enfouissement

Afin de vérifier l'influence de la température sur le comportement d'enfouissement des nasses dans le sédiment, des tests ont été menés dans 3 bassins identiques, avec un système de filtration sous gravier, une couche de sédiment et un espace délimité de 4 cm d'épaisseur permettant de voir les nasses dans le sédiment par transparence.

Trois températures ont été préalablement définies pour les tests : 12°C, 19°C et 24°C. Ces températures ont été choisies à partir d'observations préliminaires réalisées en bassin au lycée de la mer Paul Bousquet (Sète), et que diverses études où P2A Développement a montré que l'eau sur les côtes du Golfe du Lion peut atteindre des températures moyennes d'environ 19°C entre 5 et 12 m de profondeur (zone de présence de *T. mutabilis*), et de façon exceptionnelle 24°C dans des petits fonds.

5 nasses ont été réparties dans chacun des bassins. Pendant 5 jours, des observations ont été effectuées à la même heure. Le nombre de nasses enfouies, ainsi que le nombre de nasses sur le sédiment, ont été comptabilisés. Des mesures de profondeur d'enfouissement ont également été réalisées.

Suite à ces essais, un test sur 5 individus a été réalisé à une température de 26°C afin d'estimer l'effet potentiel d'un réchauffement des eaux.

2.2- Test de détection de la source de nourriture en milieu naturel

La question du régime alimentaire de *Tritia mutabilis* n'a été que peu étudié jusqu'ici. Les plus petits spécimens (<15mm) semblent attirés par des substrats riches en détritiques dont ils se nourrissent. Les plus gros sont carnivores (Relini, Bertrand & Zamboni, 1999) et mangent des organismes morts ou vivants en les prédatant par étouffement avec leur pied (Torelli, 1982). La détection des sources de nourriture dans le genre *Nassarius* se fait par chémo-détection (Morton, 2006 ; Weissburg et al, 2002 ; Gurin & Carr, 1971 ; Morton et Yuen, 2000). Afin de déterminer la distance maximale de détection d'une source de nourriture ainsi que la vitesse de déplacement de *T. mutabilis* à la source, des tests sur environ 30 individus ont été réalisés dans un milieu semi-contrôlé (étang d'Ingril).

Les nasses ont été préalablement placées dans le milieu pendant 24h minimum (durée d'acclimatation) dans un panier. Les individus n'ont reçu aucune source de nourriture pendant au moins 4 jours avant le test.

Lors du test, la date, l'heure, la température et la salinité de l'eau sont mesurées. Le sens du courant et sa vitesse sont également enregistrés afin de pouvoir disposer la source de nourriture en fonction du courant.

Deux types d'appât ont été utilisés : moule de méditerranée (*Mytilus* sp.) écrasée et maquereau. La source de nourriture est d'abord placée à 10 centimètres des individus dans le sens du courant (Figure 30). Dès que l'appât est placé, le chronomètre est déclenché pour mesurer le temps de détection et d'arrivée à la source de nourriture. Les individus n'ayant pas atteint la source de nourriture dans les 15 premières minutes de l'expérience sont considérés comme « n'ayant pas détectée la source de nourriture ». Si les individus atteignent la source, l'expérience est répétée sur une distance supérieure (entre 10 et 50 cm).

Les tests ont également été réalisés dans le sens inverse du courant.

Enfin, il est décrit que les nasses se nourrissent la nuit (Dimon, 1905 ; Copeland, 1918 ; Kohn, 1961 ; Bedulli, 1976 ; Crisp, 1978). Les mêmes expériences ont donc été répétées de nuit.

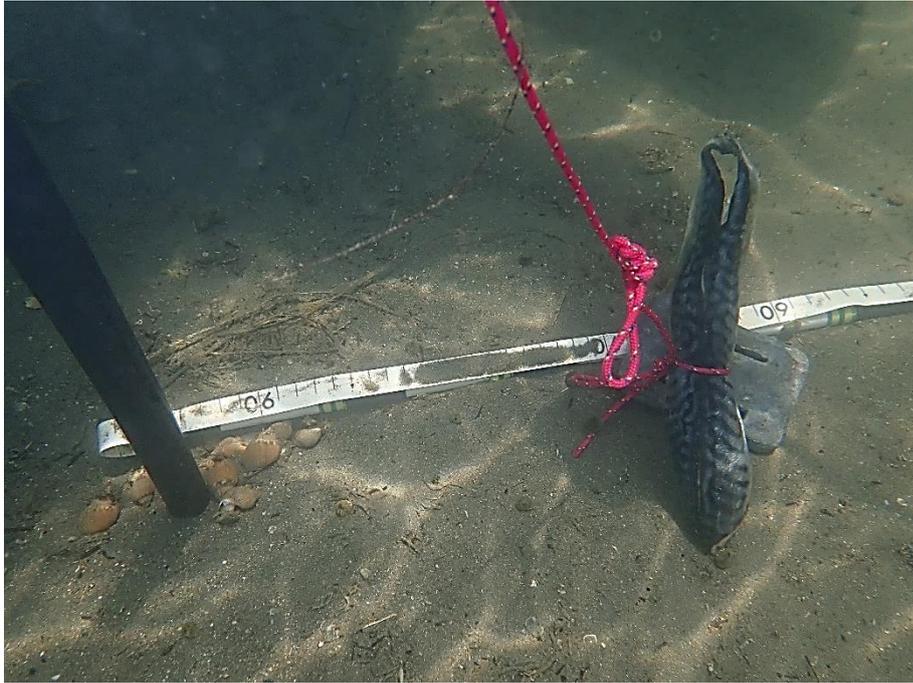


Figure 30 Dispositif expérimental pour tester la capacité à détecter une source de nourriture. L'appât de maquereau lesté est placé à 30 cm des nasses changeantes *Tritia mutabilis*.

2.3- Test de détection de la source de nourriture en milieu contrôlé

Suite à l'émission des œufs en milieu contrôlé (cf. partie 2), des pontes de *Tritia mutabilis* ont été placées dans un dispositif d'éclosion. Pour cela les supports de ponte ont été mis dans une cuvette de filet de maille 200µm immergée au $\frac{3}{4}$ (Figure 32).



Figure 31 : dispositif d'éclosion des pontes de *Tritia mutabilis*

Sur 50 capsules véligères mises en protocole d'éclosion, seulement 4 juvéniles éclos fin avril ont été détectés dans le milieu (cf. figure ci-après). Le comportement alimentaire de ces individus a été observé à la loupe binoculaire. Des tests sur la vitesse de déplacement ont été menés. Pour cela, les 4 individus contenus dans un tube Eppendorf ont été disposés dans le centre d'une boîte de pétri avec 3 types de nourriture à équidistance : de la sardine, des œufs de nasses percés et du zooplancton (*Artemia salina*, rotifères, daphnies...). Cette expérience a été répétée 3 fois.

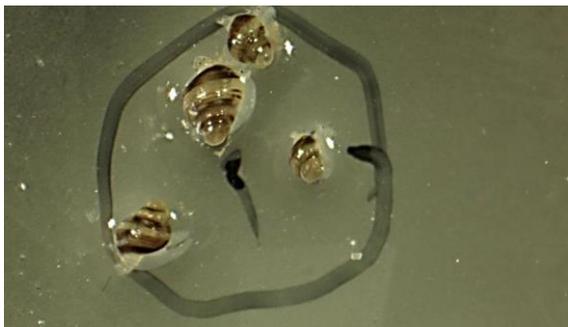


Figure 32 : juvéniles issus des pontes du 25 février et éclos fin avril

Un test similaire fut également conduit avec 4 nasses adultes de grandes tailles (de 29,3mm à 33,2 mm). Les nasses étaient disposées en alignement dans une boîte rectangulaire de 20 cm de longueur et toujours à équidistance d'une seule source de nourriture, à savoir de la sardine.

L'ensemble de ces tests a été filmé à la loupe binoculaire.

3- Résultats

3.1- Test d'enfouissement

A 12,5°C, les 5 individus se sont enfouis à une profondeur comprise entre 3 et 3,5 cm de la surface. Leurs siphons ne sont pas visibles en surface. Aucune sortie n'est observée durant les 5 jours de suivi.

Dans le bassin à 19°C, entre 60 et 100% des nasses sont en surface (selon les dates). Les 40% restants sont enfouis à une profondeur de 2 cm.

Les 5 individus testés dans le bassin à 24°C se sont tous enfouis à une profondeur comprise entre 3 et 4 cm le premier jour de l'étude. Cependant, les 4 jours suivants, les 5 nasses ont été observées en surface.

Dans une eau à 26°C, 3 individus sur 5 sont décédés. Les 2 individus restants sont observés en surface.

3.2- Test de détection de la source de nourriture en milieu naturel

En journée, l'eau était à une température comprise entre 19,2°C et 24°C (selon les expériences) et avait une salinité avoisinant les 42,5 psu. Aucun courant bien défini n'a été enregistré. Aucun individu de *T. mutabilis* ne s'est déplacé vers les diverses sources de nourriture proposées (moules et maquereau).

Lors d'une première expérience de nuit, avec une eau à 19,2°C et une salinité à 39,7 psu, les 7 nasses testées se sont déplacées vers un appât de maquereau placé à une distance de 50cm, en l'absence d'un courant défini. Les nasses observées ont présenté une forme de déplacement particulière : la roulade. Ce déplacement est plus rapide que de ramper vers l'appât. Aucune vitesse n'a pu être enregistrée suite à une erreur de déclenchement du chronomètre.

Lors d'un deuxième test de nuit, aucun des 20 individus testés n'a manifesté d'intérêt pour l'appât de maquereau placé à une distance de 30 cm, malgré un courant marqué en direction du Sud d'environ 67cm/s.

Pour toutes ces expériences, d'autres espèces telles que du crabe vert (*Carcinus maenas*), du murex (*Bolinus brandaris*) ou encore d'autres petits gastéropodes (*Gibbula* sp.), ont été attirés par l'appât à des distances supérieures à 1m. Ils ont été retrouvés sur l'appât pendant l'expérience (Figure 33 et Figure 34).



Figure 33 Compétiteurs interspécifiques (*Euspira* sp. et *Natica* sp.) retrouvés sur l'appât de maquereau.



Figure 34 Prédateur (crabe vert, *Carcinus maenas*) sur l'appât de maquereau

3.3- Test de détection de la source de nourriture en milieu contrôlé

Cas des post-larves / juvéniles

- 1^{ère} expérience :
 - 6'11" : 2 nasses commencent à manger proche de la sardine.
 - 8'32" : 3 nasses mangent la sardine. La 4^{ème} se situe « au sud » de la boîte de Pétri.
 - 10'18" : fin de la 1^{ère} expérience.
- 2^{ème} expérience :
 - 10'11" : 1 nasse mange la sardine.
- 3^{ème} expérience :
 - 3'05" : ajout d'eau dans la boîte de Pétri.
 - 3'52" : les artémias se dirigent vers les nasses entraînant un recroquevillement de ces dernières.
 - 13'30" : 1 nasse mange (source de nourriture « indéterminée » : sardine probable).
 - 16'00" : 1 nasse mange les œufs percés.
 - 23'40" : fin de la 3^{ème} expérience.

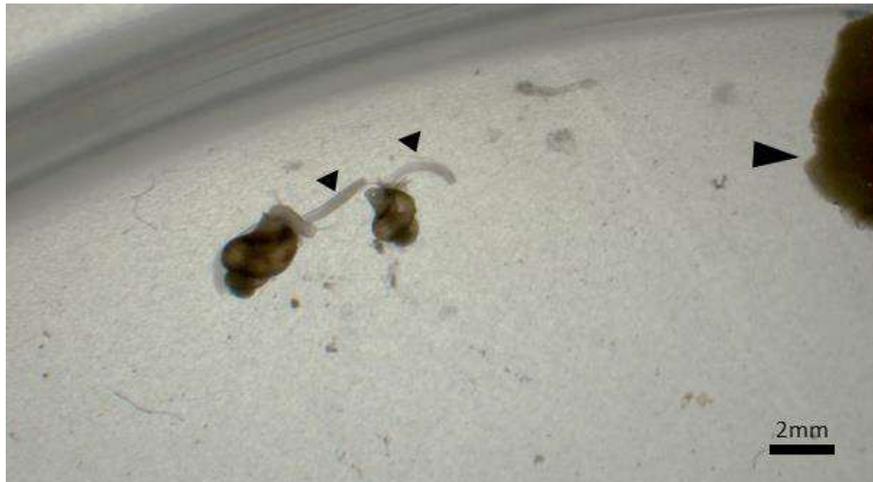


Figure 35 : photographie de 2 juvéniles de *Tritia mutabilis* se déplaçant en direction de la source de nourriture (*Sardinelle aurita*, flèche noire) à l'aide de l'allongement de leur pied.

Cas des nasses adultes

Aucun déplacement n'a été observé avec des adultes durant la durée de l'expérience.

4- Discussion

4.1- Test d'enfouissement

L'enfouissement des différentes espèces de nasses dans le substrat est un comportement n'ayant été documenté jusqu'ici qu'en réponse à des signaux de danger (Froehlich & Lord, 2020 ; Atema & Stenzler, 1977). Cependant, au cours de l'entretien des bassins et des expériences réalisées dans le cadre de cette étude, nous avons pu observer que les individus de *T. mutabilis* vivaient généralement enfouis dans le substrat, laissant parfois dépasser leur siphon en surface. Cet organe est doté d'une grande capacité sensorielle (Crisp, 1971 et 1976) et joue un rôle dans la détection de signaux environnementaux (Crisp, 1976). Cette expérience avait pour but d'essayer de comprendre l'occupation du substrat par *T. mutabilis*, et notamment d'essayer de déterminer leur comportement à la saison estivale, où les pêcheurs relatent une forte diminution des taux de captures.

Les tests réalisés montrent que les nasses s'enfouissent de façon variable selon la température de l'eau. Si la température est trop faible (12,5°C), les individus s'enfouissent relativement profond dans le sédiment entre 3 et 4 cm de la surface. De nombreuses études ont montré que des températures trop faibles freinent voire arrêtent le développement et la croissance chez les espèces de *Nassariidae* (Tallmark, 1980 ; Scheltema, 1967 ; Chatzinikolaou et Richardson, 2010) et une autre montre que certaines espèces de nasses présentent un comportement d'enfouissement pour se protéger d'un milieu aux conditions défavorables (張越, 2015). Nous pouvons donc supposer que dans une eau à une température de 12,5°C, *T. mutabilis* n'est pas en conditions optimales pour sa survie et va donc s'enfouir dans le sédiment, milieu thermiquement plus stable pour s'en protéger.

A des températures plus élevées, les nasses sont en surface. Nous pouvons supposer qu'une eau autour de 19°C est optimale pour cette espèce. Cette gamme de préférence de température ambiante est aussi observée chez *N. reticulatus* qui présente un développement optimal pour une température comprise entre 15 et 17,5°C (Chatzinikolaou et Richardson, 2010). Il serait pertinent d'explorer davantage les températures intermédiaires, et de réitérer l'expérience avec ces nouvelles conditions afin de définir un préférendum pour la présence de *T. mutabilis* en surface, en supposant que c'est à cette profondeur qu'elle est la plus active pour se nourrir et se reproduire.

Le dernier test semble démontrer que la TL50 (température létale pour 50% de la population étudiée) de *Tritia mutabilis* est située autour de 26°C. 3 des 5 individus testés sont

morts dans les premiers jours alors qu'aucune mortalité n'a été constatée aux températures plus fraîches. Cette température semble relativement basse en comparaison avec les gammes de tolérance observées chez les autres espèces du même genre : *N. obsoletus* peut survivre à des températures jusqu'à 35°C (Smith, 1980) et présente son optimum thermique dans une eau à 25°C (Scheltema, 1967) ; *N. trivittatus* présente un préférendum de températures entre 30 et 35°C (Casterlin & Reynolds, 1980). Comment se fait-il que notre LT50 observée soit alors si faible en comparaison ? Il a été suggéré que la tolérance à la température de certaines espèces du genre *Nassarius* varie en fonction des saisons (Murphy, 1979) ; ce qui signifierait qu'une LT50 observée au printemps peut varier avec celle observée en été ou en hiver. Afin de savoir si *T. mutabilis* confirme cette hypothèse, il serait intéressant de répéter l'expérience de l'enfouissement à chaque saison afin d'observer s'il y a ou non la présence d'une horloge interne saisonnière chez l'espèce et si oui, si elle dicte ou non sa tolérance à la chaleur dans l'année.

4.2- Test de détection de la source de nourriture en milieu naturel

Diverses espèces du genre *Nassarius* disposent d'une capacité de détection accrue concernant les sources de nourriture : *N. festivus* est capable de détecter une source éloignée de 2m et *N. clarus* jusqu'à 26m (Morton, 1990 et 2003). Dans le cadre de nos expériences, la distance maximale à laquelle nous avons pu observer une réponse positive à l'appât a été de 50cm et ce, de nuit, en l'absence d'un courant bien défini. Malheureusement, il nous a été impossible de calculer une vitesse précise de déplacement pour l'espèce, même si nous pouvons noter qu'en 15 minutes elle parvient à détecter et atteindre une source de nourriture située à 50cm, ce qui reviendrait à estimer grossièrement une vitesse de 3,33 cm/min (soit 0,55 mm/s ou 2 m/h). Ceci correspond approximativement aux vitesses observées chez *N. conoidalis* et *N. siquijorensis* (Zhao et al., 2011). De plus, cela veut dire que *T. mutabilis* serait plus rapide que des juvéniles de *N. reticulatus*, qui se déplacent à 1,24 mm/s (Davenport et al, 2015), mais moins rapide que les adultes qui se déplacent à 7,2m/h (Lambeck, 1984).

Cette expérience nous a permis de constater un comportement particulier, qui n'avait jusqu'ici été documenté qu'en méthode d'évasion face à la prédation par les étoiles de mer (Bullock, 1953) : la roulade. Les individus de *T. mutabilis* s'appuient sur le bord de leur pied pour se propulser en avant avec une rotation de la coquille. Ce mouvement semble leur accorder une plus grande vitesse de déplacement que les individus qui rampent jusqu'à leur proie, permettant donc d'atteindre la source de nourriture plus rapidement et se nourrir avant l'arrivée de potentiels compétiteurs.

Puisque que chez diverses nasses, plus la période de jeûne a été longue, plus la nasse est rapide à détecter et atteindre la source de nourriture (Zhao et al, 2011 ; Lucena et al, 2012), le non déplacement lors du 2^{ème} test de nuit suppose un sentiment de satiété encore présent, ou que la dépense énergétique est considérée comme trop importante en raison du courant.

La présence de prédateurs (crabe vert, *Carcinus maenas*; murex, *Bolinus brandaris*) et autres concurrents (*Gibbula* sp.) sur l'appât ont également pu dissuader les nasses de s'y rendre lors de différents tests. La détection des proies mais aussi des prédateurs de l'espèce se fait par chémo-perception (Weissburg et al, 2002). Si l'individu perçoit un cocktail de signaux chimiques comportant à la fois des signaux attractifs et répulsifs, il ne se rendra pas forcément sur la source de nourriture (McKillup & McKillup, 1994). Selon les espèces, la durée pour que la faim supplante le risque de danger est de 7 à 21 jours (Morton & Chang, 1999), et nous étions loin de ces durées de jeûne pour les individus testés.

Il faut aussi noter que les conditions d'incubation des nasses pour les acclimater au milieu n'ont pas été optimales et ont pu affecter le comportement des individus lors des tests. De nombreuses nasses sont mortes pendant l'incubation, dont au moins une partie est due à une prédation. Des murex (*Bolinus brandaris*), crabes verts (*Carcinus maenas*) et même une sépiole de Rondelet (*Sepiola rondeletti*) ont été observés attaquant les individus malgré la

présence d'une cagette pour les protéger. La mort d'individus, par prédation ou autre, a pu affecter les survivants : en présence de congénères morts, surtout lorsqu'ils sont abimés et émettent des substances de danger, la consommation par les individus vivants diminue significativement (Zhang et Goshima, 2013).

4.3- Test de détection de la source de nourriture en milieu contrôlé

Les observations ont montré que les individus mesuraient entre 2 et 4mm. Ils se déplacent très vite et sont « à l'affut » de la moindre source de nourriture. Les juvéniles semblent être des « carnivores opportunistes », ils se nourrissent de ce qu'ils trouvent pour une prise de masse rapide



Figure 36 : juvénile de 2,8 mm en train de manger une daphnie (*Daphnia* sp.).

BIBLIOGRAPHIE

Bedulli, D., 1976. Studi preliminari sulla reazione di emersione di *Cyclope neritea* (L.), *Hinia reticulata* (Renieri) e *Sphaeronassa variabilis* (L.). *Acta Naturalia*, 12 : 239-249

Bullock, T., 1953. Predator Recognition and Escape Responses of Some Intertidal Gastropods in Presence of Starfish, *Behaviour*, 5(1), 130-140. doi: <https://doi.org/10.1163/156853953X00078>

Casterlin, M.E., Reynolds, W.W., 1980. Behavioral response of the New England dog whelk, *Nassarius trivittatus*, to a temperature gradient. *Hydrobiologia* 69, 79–81. <https://doi.org/10.1007/BF00016539>

Charifson, D., 2019. Phenotypic plasticity in gastropod shell remodeling. *Invertebr Biol.* 138 : e12267 <https://doi.org/10.1111/ivb.12267>

Chatzinikolaou, E., Richardson, C.A., 2008. Population dynamics and growth of *Nassarius reticulatus* (Gastropoda: Nassariidae) in Rhosneigr (Anglesey, UK). *Mar Biol* 153, 605–619. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0835-5>

Chatzinikolaou, E., Richardson, C.A., 2010. Parental size and environmental conditions affect egg capsule production by *Nassarius reticulatus* (Linnaeus 1758) (Gastropoda:

Nassariidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Volume 390, Issue 1, Pages 14-21, ISSN 0022-0981, <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.04.029>

Copeland, M., 1918. The olfactory reactions and the organs of the marine snails *Alectrion obsoleta* (Say) and *Busycon canalicatum* (linn.). *J. Exp. Zool.*, 25 : 177-227
<https://doi.org/10.1002/jez.1400250107>

Crisp, M., 1971. Structure and Abundance of Receptors of the Unspecialized External Epithelium of *Nassarius Reticulatus* [Gastropoda, Prosobranchia]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 51(4), 865-890. doi :10.1017/S0025315400018026

Crisp, M., 1976. Electrical responses of the siphon of *Nassarius reticulatus* (Gastropoda, Prosobranchia) to mechanical and chemical stimuli", *Marine Behaviour and Physiology*, 3 :4, 275-282, DOI : [10.1080/10236247609378516](https://doi.org/10.1080/10236247609378516)

Crisp, M., 1978. Effects of feeding on the behaviour of *Nassarius* species (Gastropoda: Prosobranchia). *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 58 : 659-669 doi :10.1017/s0025315400041308

Davenport J, McCullough S, Thomas RW, Harman L, McAllen R., 2015. Nassariid whelks hitch-hiking on *Cancer pagurus*: phoresis, commensalism or fouling?, *Marine Biodiversity Records; London Vol. 8*. DOI :10.1017/S1755267215001232

Dimon, A.C., 1905. The mud snail: *Nassa obsoleta*". *Cold Spring Harbor Monography*, 5 : 1-50

Fisher, W., Bauchot, M.L. & Schneider, M., 1987. *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37. Vol. 1*. FAO, Rome, 760 pp.

Froehlich, K. R, Joshua P Lord, J. P., 2020. Can ocean acidification interfere with the ability of mud snails (*Tritia obsoleta*) to sense predators?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Volume 526, 151355, ISSN 0022-0981, <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151355>

Galindo, L. A. ; Puillandre, N. ; Utge, J. ; Lozouet, P. ; Bouchet, P., 2016. The phylogeny and systematics of the Nassariidae revisited (Gastropoda, Buccinoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 99 : 337-353., available online at <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.03.019>

Grati, F., P. Polidori, G. Scarcella & Fabi, G., 2010 Estimation of basket trap selectivity for changeable nassa (*Nassarius mutabilis*) in the Adriatic Sea. *Fish. Res.*, 101 : 100-107. doi: 10.1016/j.fishres.2009.09.012

Hadlock, R. P., 1980. Alarm response of the intertidal snail *Littorina littorea* (L.) to predation by the crab *Carcinus maenas* (L.), *The Biological Bulletin*, 159(2), 269–279. doi :10.2307/1541092

Kohn, A.J., 1961. Chemoreception in gastropod molluscs". *Am. Zool.*, 1 : 291-308 Retrieved August 6, 2020, from www.jstor.org/stable/3881260

Lambeck, R.H.D., 1984 Dynamics, migration and growth of *Nassarius reticulatus* (Mollusca: Prosobranchia) colonizing saline Lake Grevelingen (SW Netherlands). *Netherlands Journal of Sea Research*, Volume 18, Issues 3–4, Pages 395-417, ISSN 0077-7579, [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(84\)90012-7](https://doi.org/10.1016/0077-7579(84)90012-7)

Lucena, J. M., Oliveira de Meirelles, C. A., and Matthews-Cascon, H., 2012 Feeding behavior of *Nassarius vibex* (Gastropoda: Nassariidae). *Arq. Ciên. Mar, Fortaleza*, 45(2) : 60 - 67 <https://doi.org/10.32360/acmar.v45i2.134>

Marshall, B., Gofas, S., 2016. *Nassarius mutabilis* (Linnaeus, 1758). In : *MolluscaBase* (2016). Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=876840> Accessed on 4 August 2020

McKillup, S. C., & McKillup, R. V., 1994. The decision to feed by a scavenger in relation to the risks of predation and starvation. *Oecologia*, 97(1), 41–48. doi :10.1007/bf00317907

Morton, B., 1990. The physiology and feeding behaviour of two marine scavenging gastropods in Hong Kong : the subtidal *Babylonia lutosa* (Lamarck) and the intertidal *Nassarius festivus* (Powys). *Journal of Molluscan Studies*, 56(2), 275–288. doi :10.1093/mollus/56.2.275

Morton, B., Chan, K., 1999. Hunger rapidly overrides the risk of predation in the subtidal scavenger *Nassarius siquijorensis* (Gastropoda : Nassariidae) : an energy budget and a comparison with the intertidal *Nassarius festivus* in Hong Kong. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Volume 240, Issue 2, Pages 213-228, ISSN 0022-0981, [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00060-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00060-X)

Morton, B., 2003. Observations on the feeding behaviour of *Nassarius clarus* (Gastropoda : Nassariidae) in Shark Bay, Western Australia. *Molluscan Research* 23, 239-249 <https://doi.org/10.1071/MR03008>

Murphy, D. J., 1979. A Comparative Study of the Freezing Tolerances of the Marine Snails *Littorina littorea* (L.) and *Nassarius obsoletus* (Say)". *Physiological Zoology* 52, no. 2, 219-230. <https://doi.org/10.1086/physzool.52.2.30152565>

Relini, G., Bertrand, J. & Zamboni, A., 1999. Synthesis of the knowledge on bottom fishery resources in Central Mediterranean (Italy and Corsica)". *Biol. Mar. Medit.*, 6(suppl. 1): 672-674.

Scheltema, R. S., 1967. The relationship of temperature to the larval development of *Nassarius obsoletus* (Gastropoda). *The Biological Bulletin* 132 :2, 253-265 <https://doi.org/10.2307/1539893>

Smith, B. S., 1980. The estuarine mud snail, *Nassarius obsoletus*: abnormalities in the reproductive system", *Journal of Molluscan Studies*, Volume 46, Issue 3, Pages 247–256, <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a065539>

Stenzler, D., Atema, J., 1977. Alarm response of the marine mud snail, *Nassarius obsoletus*: Specificity and behavioral priority. *J Chem Ecol* 3, 159–171 <https://doi.org/10.1007/BF00994143>

Tallmark, B., 1980.. Population Dynamics of *Nassarius reticulatus* (Gastropoda, Prosobranchia) in Gullmar Fjord, Sweden. *Marine Ecology Progress Series*, 3(1), 51-62. Retrieved August 4, 2020, from www.jstor.org/stable/24813300

Torelli, A., 1982. *Gasteropodi conchigliati. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque lagunari e costiere italiane.* CNR, Roma, 235 pp.

Weissburg, M.J., Ferner, M.C., Pisut, D.P. & Smee, D. L Ecological Consequences of Chemically Mediated Prey Perception". *J Chem Ecol* 28, 1953–1970
<https://doi.org/10.1023/A:1020741710060>

Zhang, Y. & Goshima, S., 2013. Effects of crushed conspecifics and starvation periods on the foraging behavior of the marine gastropod sea snail *Nassarius fraterculus*". *Journal of Marine Animals and Their Ecology*, 6 : 20–27.

Zhao, Q., Cheung, S. G., Shin, P. K. S. & Chiu, J. M. Y., 2011. Effects of starvation on the physiology and foraging behaviour of two subtidal nassariid scavengers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 409(1-2) : 53-61. doi: 10.1016/j.jembe.2011.08.003

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Les gastéropodes constituent une ressource importante du secteur des pêches (environ 2% de l'ensemble des mollusques capturés dans le monde (Leiva and Castilla, 2002)). La noisette de mer (*Tritia mutabilis*, Linnaeus, 1758) est une ressource marine qui génère un chiffre d'affaires croissant en Adriatique et en Méditerranée occidentale. Ces dix dernières années, elle a représenté un revenu important pour des pêcheurs professionnels du Golfe du Lion. Ce métier est en augmentation puisque de plus en plus de professionnels le pratiquent, notamment sur le secteur allant de Port-Saint-Louis du Rhône au Grau du Roi. Il se pratique exclusivement à l'aide de paniers appâtés calés sur le fond en zone côtière (3 à 15 m de bathymétrie).

En raison de l'importance économique de la noisette de mer pour certains armements et de la croissance du nombre de navires l'exploitant observée, certains pêcheurs professionnels ont exprimé la volonté forte de réfléchir à une gestion durable de cette pêcherie, garantissant la rentabilité du métier et de la ressource. Outre des intérêts individuels parfois divergents, cette volonté s'est confrontée à une absence de connaissance sur la biologie et l'écologie de la noisette de mer ne permettant pas de prendre des décisions éclairées en termes de gestion. Afin de combler ces manques le programme d'études collaboratif pêcheurs-scientifiques PEEXNAC a été lancé.

Les 4 années de projet ont permis des avancées significatives sur la biologie et l'écologie de la noisette de mer. En premier lieu, cette espèce n'est pas protandre mais à sexes séparés. Suite à un accouplement en hiver, les femelles pondent un nombre variable de capsules véligères contenant chacune en moyenne 15 œufs. Après éclosion, les individus éclos font de 2 à 4 mm. Carnivores opportunistes, les juvéniles entament leur croissance. Les individus mâles seront matures à 17,5 mm durant leur 2^{ème} année de vie, les femelles à 24,4 mm l'année suivante.

La croissance moyenne de la noisette de mer est relativement lente. Durant l'hiver, elle est nulle ou ralentie, l'énergie étant essentiellement utilisée pour la reproduction. Les femelles atteignent des tailles supérieures aux mâles. L'absence de sexage sur l'ensemble des échantillons prélevés chaque quinzaine n'a malheureusement pas permis de définir si cet écart est lié à une croissance plus rapide et/ou une durée de vie plus longue des noisettes de mer femelles.

Afin d'assurer son développement, l'analyse isotopique suggère que la noisette de mer adopte un régime préférentiellement charognard ou carnivore durant la première partie de leur vie. En vieillissant, elles consomment majoritairement des aliments de bas niveau trophique, tels que des détritiques ou des algues. Ce résultat semble cohérent avec les tests de comportement. Les études comportementales en bassin ont également confirmé que les noisettes de mer passent la plus grande partie du temps enfouie dans le sédiment, ne laissant apparaître que leur siphon. L'enfouissement est d'autant plus important que l'eau est froide. L'optimum thermique est autour de 19°C. L'ensemble de ces résultats peuvent expliquer une moindre capturabilité en période estivale, puisque les besoins énergétiques sont moindres et la nourriture de bas niveau trophique abondante.

L'ensemble des connaissances acquises par le programme PEEXNAC a été présenté aux professionnels lors d'ateliers pour alimenter leurs réflexions sur la potentielle mise en place d'une gestion durable adaptée à leurs pratiques de pêche. Un lien a également été fait avec le CRPMEM de Normandie et le Synergie Mer et Littoral (SMEL) pour mieux comprendre la gestion du bulot en Baie de Granville ainsi que la manière dont cette gestion a évolué dans le temps.

La participation active des pêcheurs professionnels à la fin du projet confirme si besoin la volonté d'une partie d'entre eux de mettre en place une gestion par et pour les pêcheurs. A l'image de la pêcherie de bulot, la question d'une licence gérée par le CRPMEM Occitanie et PACA a été débattue par la profession. Si elle est vue comme une limitation d'accès au métier et comme un obstacle à la polyvalence indispensable aux petits métiers de Méditerranée, elle est également l'élément de base sur laquelle s'appuyer pour définir un niveau d'effort de pêche adapté à la ressource tout en garantissant une rentabilité économique pour les professionnels. Sans mettre une taille minimale de capture (règle trop contraignante en termes opérationnels), l'ensemble des professionnels a acté l'importance d'essayer de minimiser les captures en deçà de 24 mm pour permettre aux femelles de se reproduire. La mise en place d'une période de fermeture ne semble pas une option intéressante afin d'éviter les ruptures d'approvisionnement des marchés. A l'heure actuelle, les règles de régulation des apports mises en place par les criées et coopératives de vente (quotas journaliers d'apport accepté par les structures de vente pour chaque navire) semblent être de bonnes pratiques à pérenniser et à valoriser, puisqu'elles permettent déjà *in fine* une régulation de l'effort de pêche par la profession elle-même, en plus d'assurer une bonne valorisation des captures des professionnels (maintien d'un prix de vente satisfaisant).

A ce stade de connaissance, l'état du stock de noisette de mer n'est pas connu. Aucune réelle évaluation n'a été menée par des scientifiques. Les travaux du projet PEEXNAC ont malgré tout permis de définir les bases théoriques d'une gestion et d'engager la profession dans la démarche. Ces discussions sont toujours en cours à l'issue du projet. Il semble également indispensable de poursuivre un suivi des captures tout au long de la saison de pêche et un suivi standardisé une fois par an. Ce suivi est indispensable pour évaluer l'amélioration ou la dégradation de l'état des stocks de noisette. Il permettra à la profession de prendre des mesures éclairées suivant l'évolution et d'évaluer l'impact des outils de gestion qu'elle pourrait mettre en place.