

Étude expérimentale des taux d'ingestion et de métabolisme de *Eupolymnia nebulosa* : influence de l'état de maturation sexuelle

Mangeur de dépôts
Métabolisme
Eupolymnia nebulosa
Lactobacillus sp.
Coût de reproduction
Deposit-feeder
Metabolism
Eupolymnia nebulosa
Lactobacillus sp.
Reproductive coast

Antoine GRÉMARE, Jean-Michel AMOUROUX
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France.

Reçu le 23/7/87, révisé le 1/2/88, accepté le 8/2/88.

RÉSUMÉ

Les taux d'ingestion de l'annélide polychète *Eupolymnia nebulosa* (Montagu), nourrie à partir d'une souche monospécifique de bactérie (*Lactobacillus* sp.), ont été mesurés pendant deux périodes distinctes du cycle de maturation. Parallèlement à ces expériences, les besoins métaboliques des animaux étaient évalués. Les taux d'ingestion décroissent quand la durée expérimentale augmente. Ils ne varient pas significativement entre les périodes d'activité et de repos sexuel. En revanche, la consommation d'oxygène est significativement inférieure pendant la période hivernale (maturation). La décroissance des taux d'ingestion avec la durée des expériences peut être causée soit par une nutrition intermittente, soit par un épuisement de la source de nourriture. Les variations des taux de métabolisme sont liées au cycle saisonnier des températures. Ces fluctuations compliquent la mesure du coût physiologique de la reproduction chez *E. nebulosa*.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 3, 299-305.

ABSTRACT

Ingestion and respiration rates in *Eupolymnia nebulosa*: influence of sexual maturity

Measurements of the ingestion rates of *Eupolymnia nebulosa* fed on monospecific cultures of *Lactobacillus* sp. have been monitored during two different periods of the sexual cycle. Similarly, metabolic rates have been recorded during these two periods. Ingestion rates do not differ in relation to the sexual state, but oxygen consumption is significantly lower during the winter (maturation period). The decrease of the ingestion rates with the duration of the experiments may be due either to intermittent feeding or to a depletion of the food source. Variations of the metabolic rates are related to the seasonal cycle of temperature. Such fluctuations complicate the evaluation of the physiological cost of reproduction in *E. nebulosa*.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 3, 299-305.

INTRODUCTION

Des travaux récents ont été consacrés aux conséquences sédimentologiques et biologiques que peut engendrer le processus de nutrition chez les mangeurs de dépôts tentaculaires (Gordon Jr., 1966; Price, Thayer, 1983). Ces études ont notamment porté sur l'analyse du comportement de nutrition (Brown, Ellis, 1971; Grémare, sous presse), ainsi que sur des mesures de l'ingestion sélective des particules minérales suivant certaines de leurs caractéristiques telles que leur taille, leur contenu organique, ou leur texture de surface (Self, Jumars, 1978; Jumars *et al.*, 1982). Cependant, paradoxalement,

il n'existe encore que peu de données concernant la bioénergétique de certains groupes taxonomiques dont l'action peut être dominante dans les écosystèmes de substrats meubles. C'est le cas de la famille des terebellidae (Fauchald, Jumars, 1979).

Parallèlement, la théorie démographique de l'évolution repose sur deux concepts essentiels: la notion d'effort de reproduction et la notion de coût de reproduction (Williams, 1966). L'effort de reproduction peut être défini comme le pourcentage de l'énergie assimilée allouée à la reproduction. Son estimation a déjà été réalisée pour deux populations de *Eupolymnia nebulosa* (Grémare, 1986). Le coût de reproduction décrit les

conséquences négatives que peut engendrer une reproduction trop intensive sur le succès des reproductions futures. Bien qu'empiriquement évident, ce concept est très difficile à quantifier (Reznick, 1985). Calow (1979) a récemment proposé la comparaison des besoins métaboliques des animaux en état de repos sexuel et des animaux en phase de maturation comme base de la mesure du coût physiologique de la reproduction. L'étude des taux de métabolisme de *Mytilus edulis* à différentes périodes de son cycle a déjà été utilisée à cet effet (Bayne *et al.*, 1983; Thompson, 1984). Cependant de récentes contributions soulignent l'importance du mode d'acquisition puis de transit de l'énergie vers les gonades (Tuomi *et al.*, 1983).

Ces deux pôles d'intérêt (bioénergétique d'une terebellidae, et évaluation du coût de la reproduction) nous ont poussés à étudier les besoins métaboliques et les taux d'ingestion de *Eupolyornia nebulosa* (Montagu). Le cycle biologique de cette terebellidae a déjà été décrit dans Grémare (1986), Lang (1986), Bhaud *et al.* (1987), et Bhaud et Grémare (sous presse). Deux périodes distinctes du cycle de maturation ont été retenues: les mois de juillet et d'août, pendant lesquels les annélides ne renferment pas de produits sexuels, et le mois de décembre pendant lequel les coelomes sont remplis de gamètes. Les couches de nourriture sélectionnées sont constituées par trois diatomées (*Navicula incerta*, *Nitzschia acicularis*, et *Nitzschia* sp.), et une souche bactérienne (*Lactobacillus* sp.). Le présent article décrit les résultats concernant l'ingestion de la souche bactérienne et les taux de métabolisme.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel biologique

Eupolyornia nebulosa est une terebellidae particulièrement abondante sur la côte catalane (Laubier, Paris, 1962). Bien que capable de coloniser de nombreux habitats (voir Lang, 1986 pour revue), cette annélide se rencontre préférentiellement sous les galets envasés des eaux peu profondes (<20 m; Grémare, 1986). La reproduction de cet organisme a déjà été étudiée tant du point de vue de ses variations qualitatives (Bhaud *et al.*, 1987) que du point de vue de son intensité (Grémare, 1986).

Les animaux sont récoltés en plongée dans la baie de Port-Vendres. Dès le retour au laboratoire, ils sont placés en eau de mer courante dans des aquariums dont la température diffère de moins de 2°C de celle du milieu extérieur. Moyennant la pose de dispositifs évitant une fuite par les siphons, ces animaux peuvent être conservés pendant plusieurs mois. 48 heures avant chaque expérience les annélides sont mises à jeûner dans la chambre à température constante où aura lieu l'expérimentation.

Lactobacillus sp. a été isolée à partir de prélèvements effectués dans la baie de Port-Vendres (Amouroux, 1986). Les principales caractéristiques physiques de cette souche sont résumées dans le tableau 1.

Les méthodes de culture et de marquage

Lactobacillus sp. est cultivée sur milieu Zobell liquide (Oppenheimer, Zobel, 1952). Après deux jours de culture et environ 12 heures avant chaque expérience, les bactéries sont marquées à l'aide de 14 C acide glutamique (C.E.A.). 30 minutes avant chaque expérience, les cultures sont centrifugées (15 minutes, 5000 RPM, 15°C), rincées puis recentrifugées. Le volume est ensuite ajusté à 11 à l'aide d'eau de mer stérile filtrée sur membrane Nucléopore de 0,2 µm. La concentration en bactéries est déterminée à partir de la relation liant la densité optique de cette solution et son contenu en bactéries viables (Amouroux, 1986). La quantité de matière organique introduite dans chaque microcosme est ajustée à 20 mg de poids sec.

Le dispositif expérimental

Chacun des microcosmes est constitué par un cylindre de plexiglass étanche contenant 150 cm³ de sédiment fin autoclavé et 850 cm³ d'eau de mer stérile contenant la source de nourriture. Les expériences se déroulent à l'obscurité à la température de 15°C. Elles commencent avec l'introduction dans 3 des 4 enceintes expérimentales de 5 annélides. Le quatrième microcosme est utilisé afin de mesurer l'évolution de la radioactivité en l'absence de *Eupolyornia nebulosa*, et plus particulièrement la répartition des bactéries entre composantes libres et fixées.

La durée des expériences est de 4, 10, et 48 heures. Afin de mettre en évidence de possibles variations liées à l'état de maturation des annélides, deux séries d'expériences ont été réalisées. La première série a été effectuée pendant les mois de juin et juillet 1986; elle porte sur des animaux en état de repos sexuel. La seconde série a été réalisée durant le mois de décembre 1986, sur des animaux en phase de maturation. Dans le dernier cas, seules des durées expérimentales de 10 et 48 heures ont été retenues.

Pour chaque expérimentation, les variables mesurées sont les suivantes:

Au temps zéro: l'activité spécifique introduite dans chacun des microcosmes.

A la fin de l'expérimentation:

— l'activité spécifique de chacune des annélides (après rinçage à l'eau distillée, séchage à 60°C, pesée, et solubilisation);

— l'activité spécifique associée au sédiment (après séchage et hydrolyse, NaOH concentrée à 60°C);

Tableau 1
Principales caractéristiques de *Lactobacillus* sp.
Principal characteristics of *Lactobacillus* sp.

| Caractéristiques | Valeur moyenne pour <i>Lactobacillus</i> sp. |
|-------------------------------|--|
| Diamètre (µm) | 0,5 |
| Poids sec (EE-10 gPs-cendres) | 5,76 |
| Contenu en carbone (%) | 36,3 |
| Valeur calorifique (Cal/mgPs) | 4,35 |

- l'activité spécifique correspondant à du matériel particulaire en suspension (après filtration sur membrane Nucléopore de 0,2 µm puis solubilisation);
- l'activité spécifique correspondant à du matériel dissous (après acidification à l'acide sulfurique concentré du filtrat précédent);
- l'activité correspondant à du CO₂, des carbonates ou des bicarbonates dissous (après capture sur filtre imbibé d'éthanolamine du dégagement obtenu après l'acidification précédente);
- l'activité correspondant à du CO₂ gazeux (après entraînement par bullage et capture dans des flacons contenant de l'éthanolamine).

Toutes les mesures de radioactivité sont réalisées sur un compteur à scintillation Beckmann LS 7000. Les liquides scintillants utilisés sont le Lumagel (30/70 vvh 20/Lumagel) pour les solutions aqueuses (filtres, annélides, dissous) et le toluène Popop (5,5 mg/l) pour les solutions non aqueuses (CO₂). Les mesures obtenues sont corrigées en fonction de l'efficacité du comptage et du bruit de fond.

Présentation des calculs et expression des résultats

L'activité spécifique de chaque individu est convertie en taux d'incorporation spécifique après l'adjonction d'un terme de correction destiné à prendre en compte l'absorption de substances dissoutes et la métabolisation des substances ingérées par les annélides. Le calcul de ce coefficient est détaillé dans Grémare et Amouroux (en prép.). Brièvement, ce terme est dérivé de la comparaison entre: 1) l'activité de la source de nourriture; 2) l'activité des substances dissoutes; 3) l'activité des carbonates et bicarbonates en présence et en l'absence des annélides.

La variation des taux d'ingestion en fonction de la durée des expériences a été étudiée à l'aide d'une analyse de variance à un facteur contrôlé, et de régressions linéaires (simples et multiples). La comparaison entre les deux séries d'expériences visant à mettre en évidence l'influence de l'état de maturation des animaux a été réalisée à l'aide de tests *t* de Student. L'ensemble du traitement statistique a été réalisé sur ordinateur IBM XT à l'aide du logiciel Statgraphics.

Les mesures de métabolisme

Les mesures de métabolisme sont effectuées en circuit fermé. Les expériences sont pratiquées à l'intérieur d'une double enceinte thermostatée. 72 heures avant chaque expérience, les annélides sont mises à jeûner à la température expérimentale. Les annélides sont ensuite placées dans un tube de verre dont les extrémités sont obturées par du filet à plancton. Ce tube est lui-même suspendu à l'intérieur de la chambre de mesure. Ce dispositif, bien accepté par *Eupolyornia nebulosa*, permet la bonne agitation du milieu nécessaire au fonctionnement des capteurs utilisés. Le système de mesure de l'oxygène dissous est constitué par une électrode polarographique associée à un détecteur (ref. SCG 867),

lui-même couplé à un enregistreur graphique. Les expériences ont été réalisées à 15 et 20°C. Les annélides sont ensuite déshydratées (60°C jusqu'à poids constant), puis pesées sur une balance Sartorius MP2001 au 1/10 de mg près.

RÉSULTATS

Les taux d'ingestion

Les moyennes des taux d'ingestion de *Lactobacillus sp.* par *Eupolyornia nebulosa* en période de repos sexuel sont présentées dans le tableau 2. Ces valeurs varient de 0,607 EE-4 mg de matière sèche par milligramme de poids sec et par heure (pour l'expérience de 4 heures), à 0,300 EE-4 mg de matière sèche par milligramme de poids sec et par heure (pour l'expérience de 10 heures). Une analyse de variance à un facteur contrôlé (cf. tab. 3) démontre que la durée des expériences exerce une influence significative sur les valeurs des taux d'ingestion. Un test de la différence la moins significative (LSD) révèle, au seuil de 5%, que les taux d'ingestion mesurés pour la durée de 4 heures sont significativement supérieurs à ceux enregistrés pour les deux autres durées expérimentales.

Tableau 2

Consommation de *Lactobacillus sp.* par *Eupolyornia nebulosa* en période de repos sexuel.

Ingestion rates of Lactobacillus sp. by Eupolyornia nebulosa during the period of sexual inactivity.

| Durée expérimentale | 4 h | 10 h | 48 h |
|--|-------|-------|-------|
| Taux d'ingestion moyen (*EE-4 mgPs/mgPS/h) | 0,607 | 0,300 | 0,331 |

Tableau 3

Analyse de variance mettant en évidence l'influence de la durée de la présentation de la nourriture sur les taux d'ingestion de *Eupolyornia nebulosa*.

Demonstration by variance analysis of the effect of the duration of experiments on the ingestion rates of Eupolyornia nebulosa.

| Source de variation | SC | ddl | CM | F | P |
|---------------------|-------|-----|------|------|-------|
| Inter groupes | 0,923 | 2 | 0,46 | 5,39 | 0,009 |
| Intra groupes | 3,34 | 39 | 0,08 | | |
| Totale | 4,26 | 41 | | | |

Les moyennes des taux d'ingestion en période d'activité sexuelle sont de 0,408 EE-4 mg de matière sèche par milligramme de poids sec et par heure pour l'expérience de 10 heures et de 0,106 EE-4 mg de matière sèche par milligramme de poids sec et par heure pour l'expérience de 48 heures.

Les comparaisons par tests *t* de Student révèlent que pour l'expérience de 10 heures, les taux d'ingestion sont significativement supérieurs en période d'activité sexuelle ($p=0,026$) alors que l'inverse est vrai pour l'expérience de 48 heures ($p=0,0003$).

Les taux de métabolisme

Les relations liant les logarithmes des poids secs et les consommations spécifiques en oxygène des animaux pendant la période de repos sexuel sont données en

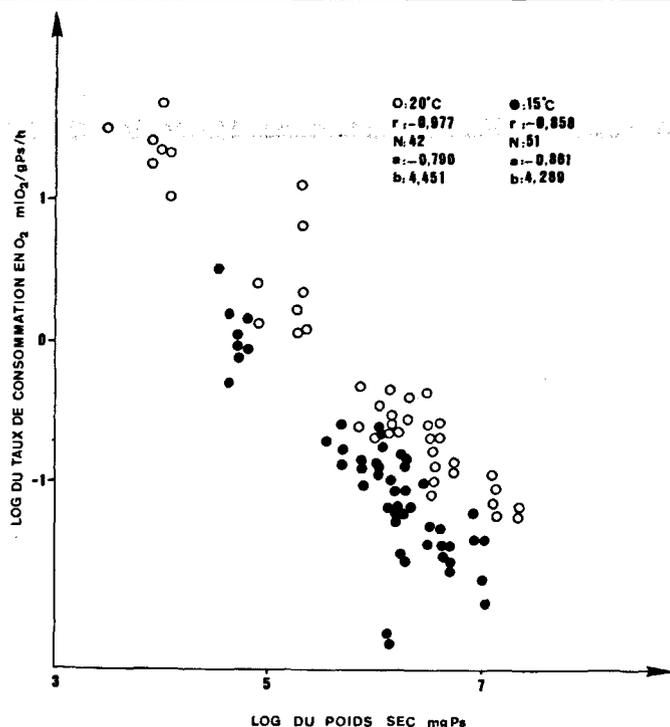


Figure 1
 Consommation spécifique d'oxygène par *Eupolyornia nebulosa* en période de repos sexuel (● : 15°C, ○ : 20°C).
Specific oxygen consumption rates of Eupolyornia nebulosa in periods of sexual inactivity (● : 15°C, ○ : 20°C).

figure 1. Les consommations moyennes d'un animal de 250 mg sont de 0,628 ml O₂ par gPs et par heure à 15°C et de 1,093 ml O₂ par gPs et par heure à 20°C. Ces valeurs sont à rapprocher des résultats déjà disponibles pour d'autres espèces de terebellidae (voir tab. 4). Bien qu'une pondération soit nécessaire pour tenir compte des masses corporelles différentes, les taux de métabolisme de *Eupolyornia nebulosa* en phase de repos sexuel sont inclus entre les valeurs extrêmes.

Le rôle de la température

Les valeurs du Q10 entre 15°C et 20°C peuvent être calculées à partir des régressions liant les poids secs et les taux horaires de consommation. Les résultats varient de 3,26 à 3,85 (cf. fig. 2). Ce niveau est relativement élevé (Walsh et Sommero, 1981 signalent une valeur de 3,78 pour une population de *Metridium senile*).

Le rôle de la concentration en oxygène

Prosser (1973) a proposé de séparer les animaux en deux grands groupes: «oxyconformes» et «oxy-

régulateurs» suivant leur type de réaction à une déplétion du milieu en oxygène. La figure 3 représente les effets de la pression partielle en oxygène sur le métabolisme de deux annélides de poids différents. La consommation spécifique d'oxygène diminue clairement au fur et à mesure que ce gaz se raréfie. *Eupolyornia nebulosa* peut donc être qualifiée d'«oxyconforme». Ce qui est le cas de la majorité des polychètes (voir Shumway, 1979 pour revue).

Le rôle de l'état de maturation sexuelle

Les mesures relatives à la période d'activité sexuelle ont été réalisées en janvier et février 1987. Pour les deux températures expérimentales (15°C et 20°C), les résultats sont donnés figures 4 et 5. Dans les deux cas, les taux de métabolisme sont légèrement inférieurs à ce qu'ils étaient en période de repos sexuel. L'influence de l'état de maturation sur les valeurs du Q10 est présentée figure 2. En période d'activité sexuelle, le Q10 des animaux de faible taille est inférieur à ce qu'il est en période de repos sexuel. Au-dessus de 500 mg, la tendance est inversée.

DISCUSSION

Les taux d'ingestion

La décroissance des taux d'ingestion en fonction de la durée des expériences a été également observée chez *Eupolyornia nebulosa* nourrie à partir de souches algales (Grémare, Amouroux, en prép.). L'explication retenue peut être liée, soit à une nutrition intermittente, soit à un épuisement de la source de nourriture. Guidi (1986) remarque que la plupart des animaux se nourrissent de manière discontinue. Du fait des conditions de jeûne imposées avant chaque expérience, il est possible que les premières heures de présentation de la nourriture

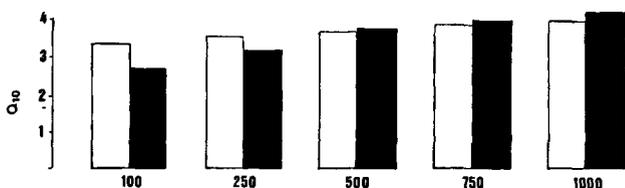


Figure 2
 Valeur du Q10 entre 15°C et 20°C (□ : repos sexuel, ■ : activité sexuelle).
Q10 value between 15°C and 20°C (□ : sexual inactivity, ■ : sexual activity).

Tableau 4

Données de la littérature concernant les consommations en oxygène d'autres représentants de la famille des terebellidae.
Literature data concerning the oxygen consumption of other terebellid polychaetes.

| Espèce | T (°C) | Ps (mg) | M (ml O ₂ /gPs/h) | Référence |
|-----------------------------------|--------|---------|------------------------------|-----------------------------|
| <i>Enoplobranchus sanguinens</i> | 23 | 107 | 0,130 | Mangum <i>et al.</i> (1975) |
| <i>Eupolyornia heterobranchia</i> | 13 | 585 | 0,540 | Dales (1961) |
| <i>Lysilla alba</i> | 23 | 240 | 0,100 | Mangum <i>et al.</i> (1975) |
| <i>Neoamphitrite robusta</i> | 13 | 1150 | 0,200 | Dales (1961) |
| <i>Terebella haplochaeta</i> | 20 | 100 | 0,902 | Wells <i>et al.</i> (1980) |
| <i>Thelepus crispus</i> | 13 | 950 | 0,280 | Dales (1961) |
| <i>Thelepus setosus</i> (Kerg.) | 15 | 725 | 0,500 | Duchêne (1985) |
| <i>Thelepus setosus</i> (Rosc.) | 15 | 20 | 2,270 | Duchêne (1985) |

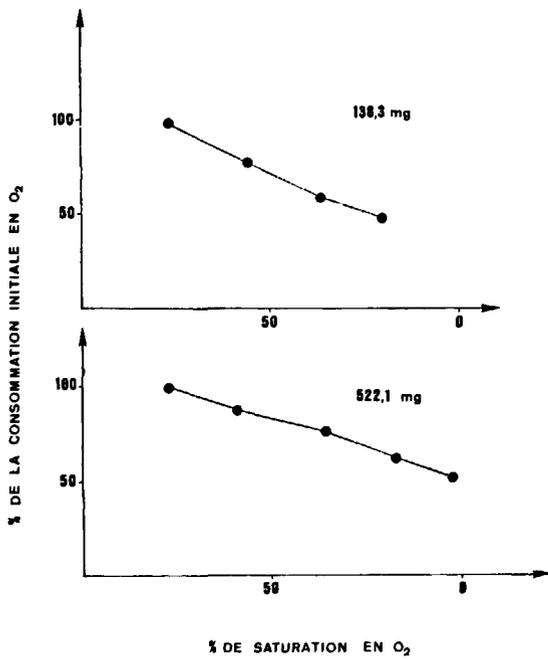


Figure 3
Influence de la pression partielle en oxygène sur les taux de métabolisme de *Eupolymnia nebulosa*.
Effect of oxygen concentration on the metabolic rates of *Eupolymnia nebulosa*.

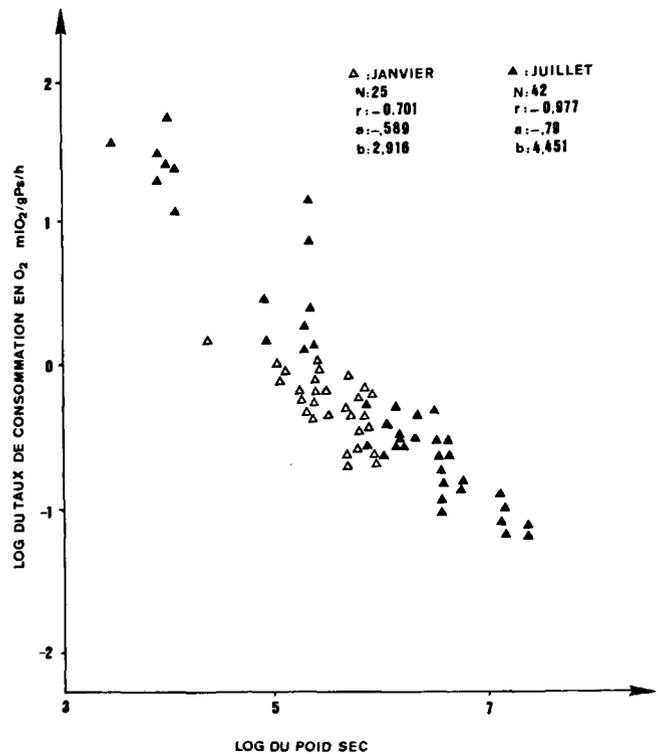


Figure 5
Comparaison des taux de métabolisme de *Eupolymnia nebulosa* en période d'activité (Δ) et de repos (▲) sexuel (20°C).
Comparison of the metabolic rates of *Eupolymnia nebulosa* in period of sexual activity (Δ) and sexual inactivity (▲) (20°C).

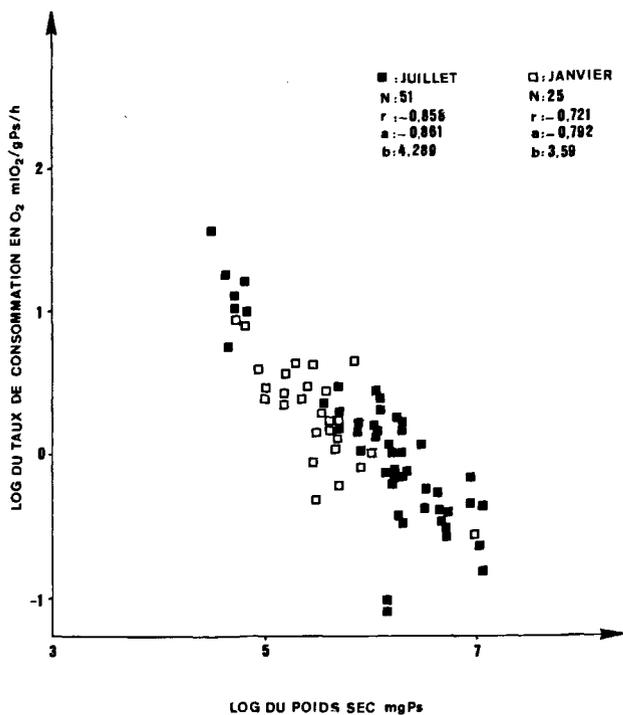


Figure 4
Comparaison des taux de métabolisme de *Eupolymnia nebulosa* en période d'activité (□) et de repos (■) sexuel (15°C).
Comparison of the metabolic rates of *Eupolymnia nebulosa* in period of sexual activity (□) and sexual inactivity (■) (15°C).

correspondent toujours à une phase de nutrition maximale. La décroissance observée par la suite correspondrait à une diminution de l'intensité de nutrition (par effet de moyenne entre les périodes d'activité et de repos).

La quantification de la nourriture restant disponible dans les microcosmes est compliquée par le fait que les bactéries peuvent se trouver, soit en suspension dans

l'eau de mer, soit fixées sur les grains de sédiment (Guidi, 1981; 1986). Nous avons mesuré l'évolution du pourcentage de bactéries en suspension en fonction de la durée des expériences (voir fig. 6). En l'absence d'annélides, on assiste à une diminution constante de cette proportion au cours du temps. En présence de *Eupolymnia nebulosa*, cela n'est plus le cas. Deux explications peuvent être retenues: 1) les annélides n'influent pas sur le mécanisme de fixation en lui-même, mais consomment préférentiellement les bactéries fixées; 2) de par leur action de bioturbation, les annélides affectent directement le processus de fixation des bactéries.

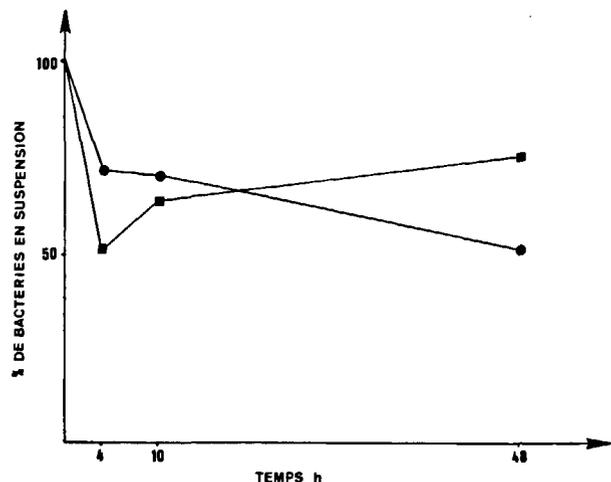


Figure 6
Évolution du pourcentage de bactéries en suspension dans les microcosmes (●: en l'absence d'annélides, ■: en présence d'annélides).
Evolution of the proportion of suspended bacteria inside the microcosms (●: without annelids, ■: with annelids).

La faible différence entre les décroissances du pourcentage de radioactivité sous forme particulaire en présence et en l'absence des animaux conforte cette seconde hypothèse.

L'analyse par régression multiple des facteurs contrôlant les taux d'ingestion de *Eupolyornia nebulosa* met en évidence le rôle prédominant de la taille des animaux. Afin de préciser la relation liant les taux d'ingestion et la durée des expériences, nous avons comparé les coefficients de corrélation obtenus en associant à ce facteur principal: 1) la quantité totale de matériel particulaire disponible au moment de la mesure; 2) la quantité de matériel particulaire fixé restant dans les mésocosmes au moment de la mesure; 3) la durée des expériences. Le meilleur ajustement est obtenu pour la quantité totale de matériel particulaire. Le moins bon ajustement est observé pour la durée des expériences. Ces résultats suggèrent que la décroissance des taux d'ingestion en fonction du temps n'est peut-être qu'un artefact résultant des corrélations entre les taux d'ingestion et la nourriture disponible d'une part, et la durée des expériences et la nourriture disponible d'autre part.

Le fait que le meilleur ajustement soit observé pour la quantité totale de matériel particulaire peut être interprété de deux façons: 1) *Eupolyornia nebulosa* est capable de consommer indifféremment les bactéries fixées et les bactéries en suspension; 2) il existe un équilibre dynamique à turn-over rapide entre les composantes bactériennes libres et fixées. La rapidité de ces échanges couplée avec la fréquence faible de l'échantillonnage aurait en effet la conséquence de rendre la totalité de la biomasse bactérienne accessible aux annélides entre deux mesures.

Les taux de métabolisme

Le fait que les taux de métabolisme soient supérieurs en période de repos sexuel peut paraître surprenant. Cependant, Wells *et al.* (1980) ont signalé une forte augmentation de la concentration du sang en hémoglobine durant la période estivale, chez une autre terebellidae (*Terebella haplochaeta*). Ces auteurs interprètent ce résultat comme étant une adaptation à l'augmentation des taux de métabolisme due à l'élévation de température (Mangum, 1978).

Lors des deux périodes d'expérimentations, la température du milieu extérieur était respectivement de 22°C (période de repos sexuel) et de 11°C (période d'activité sexuelle). Il est possible que, chez *Eupolyornia nebulosa*, cette différence de température s'accompagne d'une modification de la concentration en pigment sanguin. Ce phénomène pourrait expliquer la consommation en oxygène réduite par les animaux sexuellement actifs (adaptés à une température plus basse). Si ce mécanisme est effectif, il complique la mesure du coût « physiologique » de la reproduction chez *Eupolyornia nebulosa*.

La mesure du coût de reproduction chez *Eupolyornia nebulosa*

La mesure du coût de la reproduction (CR) a été définie par Hirshfield et Tinkle (1975) comme la diffé-

rence entre les valeurs reproductives résiduelles obtenues: 1) avec l'effort de reproduction mesuré pour l'année considérée; et 2) avec un effort de reproduction nul pour l'année considérée. La difficulté de la mesure pratique de ce concept réside dans le fait qu'il recouvre deux mécanismes différents.

Le premier de ces mécanismes ou « coût direct » correspond à l'augmentation de la mortalité des femelles résultant de leur reproduction (Shine, 1980; Berglund, Rosenquist, 1986). Cependant, il est clair que chez certaines espèces, les mesures des taux de mortalité en période de reproduction sont insuffisantes pour décrire les conséquences de cette reproduction en termes de mortalité directe. Chez *Eupolyornia nebulosa*, l'énergie destinée à la reproduction transite par un compartiment de réserves lipidiques (Bhaud, Grémare, sous presse). L'acquisition de cette énergie précède l'ovogenèse; l'augmentation de mortalité qui en résulte devrait néanmoins être incorporée dans la mesure du « coût direct » de la reproduction.

Le second mécanisme, ou « coût physiologique », décrit les conséquences négatives de l'effort de reproduction sur les reproductions futures. Sa mesure (Calow, 1979; Bayne *et al.*, 1983) est basée sur la comparaison de l'énergie disponible pour les besoins métaboliques en période de reproduction et les taux de métabolisme des animaux sexuellement inactifs (Rs). Bayne *et al.* (1983) préconisent de mesurer Rs immédiatement après la ponte. Thompson (1984) propose de séparer le cycle sexuel de *Mytilus edulis* en deux périodes distinctes: une période d'activité sexuelle et une période de repos sexuel. La mesure des besoins métaboliques pendant cette seconde période permet, après pondération des effets de la température, l'obtention d'une valeur moyenne de Rs. Dans tous les cas, le terme Rs doit être intégré sur l'ensemble de la période de maturation. Chez *Eupolyornia nebulosa*, la valeur de Rs varie tout au long de cette période. Du fait de l'accumulation, puis de l'utilisation de réserves somatiques, la pondération par les valeurs de température ne suffit pas à décrire ces variations. La détermination du coût physiologique de la reproduction paraît donc difficile chez cette espèce.

CONCLUSION

Selon Calow (1979), la démarche visant à mesurer un coût de reproduction doit toujours être adaptée au cas particulier de l'espèce considérée. Au vu de nos résultats, *Eupolyornia nebulosa* ne modifie pas ses taux d'ingestions en fonction de besoins énergétiques liés à sa reproduction. La mesure du coût physiologique de la reproduction proposée par Calow (1979), puis modifiée par Bayne *et al.* (1983), est donc susceptible de s'adapter à cette espèce. Cependant, la comparaison des besoins métaboliques en période d'activité et de repos sexuel s'avère impossible chez cette annélide. Les restrictions présentées ici (présence de réserves somatiques, modifications physiologiques liées à la température d'adaptation) étant susceptibles de se rencontrer chez un grand nombre d'organismes, les études visant

à l'évaluation du coût de la reproduction devraient concerner en priorité: 1) des espèces à cycle long quand la totalité de la population n'est pas simultanément sexuellement active; et 2) des organismes à cycle court

et à reproduction continue. Ces deux types de support biologique permettent en effet la comparaison directe des taux de métabolisme et de mortalité d'animaux à des stades de maturation différents.

RÉFÉRENCES

- Amouroux J. M., 1986. Comparative study of the carbon cycle in *Venus verrucosa*. I: Consumption of bacteria (*Lactobacillus* sp.), *Mar. Biol.*, **90**, 237-241.
- Bayne B. L., Salked P. N., Worrall C. M., 1983. Reproductive effort and value in different populations of the mussel *Mytilus edulis* L., *Oecologia*, **59**, 18-26.
- Berglund A., Rosenquist A., 1986. Reproductive costs in the prawn *Palaeomonetes adspersus*: effects on growth and predator vulnerability, *Oikos*, **46**, 349-354.
- Bhaud M., Grémare A., sous presse. Reproductive cycle of *Eupolyornia nebulosa* (Polychaeta: Terebellidae) in the western Mediterranean Sea, in: *Proc. 2nd international polychaete conference*, edited by J. B. Kirkegaard and M. E. Pedersen, E. J. Brill, Leiden.
- Bhaud M., Grémare A., Lang F., Rétière C., 1987. Étude comparative des caractères reproductifs du Terebellien *Eupolyornia nebulosa* (Montagu) (annélide-polychète) en deux points de son aire géographique, *CR Acad. Sci. Paris, Sér. III*, **5**, 119-122.
- Brown P. L., Ellis D. V., 1971. Relation between tube building and feeding in *Neoamphitrite robusta* (Polychaeta: Terebellidae), *J. Fish. Res. Board Can.*, **28**, 1433-1435.
- Calow P., 1979. The cost of reproduction—a physiological approach, *Biol. Rev.*, **54**, 23-40.
- Dales R. P., 1961. Oxygen uptake and irrigation of the burrow by three terebellid polychaetes: *Eupolyornia*, *Thelepus*, and *Neoamphitrite*, *J. Physiol.*, **34**, 306-311.
- Duchêne J.-C., 1985. Comparative study of respiration in a north temperate and a sub-antarctic population of *Thelepus setosus* (Annelida polychaeta), in: *Marine biology of polar regions and the effects of stress on marine organisms*, edited by J. S. Gray and M. E. Christiansen, J. Wiley, London, 247-255.
- Fauchald K. A., Jumars P. A., 1979. The diet of worms a study of polychaete feeding guilds, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **17**, 191-284.
- Gordon D. C. Jr., 1966. The effects of the deposit-feeding polychaete *Pectinaria gouldii* on the intertidal sediment of Barnstable Harbor, *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 327-332.
- Guidi L. D., 1981. Étude expérimentale de la nutrition d'un amphipode épibenthique *Siphonocoetes dellavallei*: relation qualité-quantité de la nourriture et ingestion, *Thèse, Univ. Paris IV*, 88 p.
- Guidi L. D., 1986. The feeding response of the epibenthic amphipod *Siphonocoetes dellavallei* Stebbing to varying particles size and concentrations, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **98**, 51-63.
- Grémare A., 1986. A comparative study of the reproductive energetics of two populations of the terebellid polychaete *Eupolyornia nebulosa* (Montagu) with different reproductive modes, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **96**, 287-302.
- Grémare A., 1986. Feeding, tube-building, and particle size selection in the terebellid polychaete *Eupolyornia nebulosa*, *Mar. Biol.*, **95**, 287-302.
- Hirshfield M. F., Tinkle D. W., 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **72**, 2227-2231.
- Jumars P. A., Self R. M. L., Nowell A. R. M., 1982. Mechanics of particle selection by tentaculate deposit-feeders, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **64**, 47-70.
- Lang F., 1986. Peuplement des fonds durs du bassin maritime de la Rance, rôle fonctionnel de *Eupolyornia nebulosa* (annélide polychète), *Thèse, Univ. Rennes*, 240 p.
- Laubier L., Paris J., 1962. *Faune marine des Pyrénées orientales. Fasc. 4: Annélides polychètes*, Hermann, Paris, 72 p.
- Mangum C. P., 1978. Temperature adaptation, in: *Physiology of Annelids*, edited by P. J. Mills, Academic Press, London, 447-478.
- Mangum C. M., Woodin B. R., Bonaventura C., Sullivan B., Bonaventura G., 1975. The role of coelomic and vascular hemoglobin in the Annelid family terebellidae, *Comp. Biochem. Physiol.*, **51A**, 281-294.
- Oppenheimer C. H., ZoBell C. E., 1952. The growth and viability of sixty three species of marine bacteria as influenced by hydrostatic pressure, *J. Mar. Res.*, **11**, 10-18.
- Price T. J., Thayer G. W., 1983. Sediment transport by the terebellid polychaete *Amphitrite ornata* (Leidy), under natural conditions, *Northeast Gulf Sci.*, **6**, 161-165.
- Prosser C. L., 1973. Oxygen: respiration and metabolism, in: *Comparative animal physiology. Vol. 1*, Saunders, Philadelphia.
- Reznick D., 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence, *Oikos*, **44**, 255-267.
- Self R. F. L., Jumars P. A., 1978. New resource axes for deposit-feeders?, *J. Mar. Res.*, **37**, 627-641.
- Shine R., 1980. "Costs" of reproduction in reptiles, *Oecologia*, **46**, 92-100.
- Shumway S. E., 1979. The effects of body size, oxygen tension and mode of life on the oxygen uptake rates of polychaetes, *Comp. Biochem. Physiol.*, **64A**, 273-278.
- Thompson R. J., 1984. Production, reproductive effort, reproductive value, and reproductive cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **16**, 249-257.
- Tuomi J., Hakala T., Haukioja T., 1983. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction and selection in life history evolution, *Am. Zool.*, **23**, 25-34.
- Walsh P. J., Sombrero G. N., 1981. Temperature adaptation in sea anemones: physiological and biochemical variability in geographically separate populations of *Metridium senile*, *Mar. Biol.*, **62**, 25-34.
- Wells R. M. G., Jarvis P. J., Shumway S. E., 1980. Oxygen uptake, the circulatory system, and haemoglobin function in the intertidal polychaete *Terebella haplochaeta* (Elhers), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **46**, 255-278.
- Williams G. C., 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle, *Am. Nat.*, **100**, 687-690.