

Biomasse, production et dynamique des populations de *Nereis diversicolor* (annélide polychète) de l'estuaire de la Loire (France)

Dynamique des populations
Nereis diversicolor
Estuaire
Production
Croissance

Population dynamics
Nereis diversicolor
Estuary
Production
Growth

Patrick GILLET

Laboratoire de Zoologie et d'Écologie marine, Institut de Recherche Fondamentale et Appliquée, 3, place A.-Leroy, 49005 Angers Cedex, France.

Reçu le 18/4/89, révisé le 19/10/89, accepté le 3/1/90.

RÉSUMÉ

Les récoltes de *Nereis diversicolor*, d'octobre 1986 à mai 1988, dans la zone intertidale de l'estuaire de la Loire, ont révélé des densités moyennes de 1700 ind./m² et des biomasses de 16 g/m². La séparation des cohortes par le logiciel « Bhatta », adapté de la méthode de Bhattacharya, a permis de suivre la croissance et la production de six cohortes. Pendant l'année 1987, la production était de 34,7 g/m² pour un rapport production-biomasse P/B de 2,2. Ces résultats sont comparés avec les autres données de la côte atlantique.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 3, 361-371.

ABSTRACT

Biomass, production and population dynamics of *Nereis diversicolor* (polychaetous annelid) in the Loire estuary (France)

Sampling of *Nereis diversicolor*, from October 1986 to May 1988 in the intertidal zone of the Loire estuary gives mean annual densities of 1700 ind./m² and biomass of 16 g/m². Cohort analysis by "Bhatta" software, adapted from the Bhattacharya method, permits evaluation of the growth and production of six cohorts. During the year 1987, production was 34.7 g/m², giving a production-biomass ratio P/B of 2.2. These results are compared with other data from the Atlantic coast.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 3, 361-371.

INTRODUCTION

Nereis diversicolor est une espèce estuarienne très répandue du Maroc jusqu'en URSS. Dans l'estuaire de la Loire, elle forme des populations abondantes dans les vases fluides à *Scrobicularia plana*, et constitue un élément important des chaînes trophiques, largement consommée par les crustacés *Crangon crangon* et les poissons *Anguilla anguilla* et *Dicentrarchus labrax*. L'aire de répartition de *Nereis diversicolor* dans l'estuaire de la Loire se situe de la plage de Saint-Brévin au feu Vert-Gabon, rive sud, et jusqu'au feu du Pinard, rive nord (Marchand, 1971). L'étude qui prend en compte les variations saisonnières de la densité et de la biomasse, permet, en séparant les cohortes à l'aide du logiciel « Bhatta », adapté de la méthode de Bhattacharya, de déterminer la croissance et la production. Le rapport production-biomasse est alors comparé aux données de la côte atlantique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le site retenu pour l'étude de la dynamique des populations de *Nereis diversicolor*, est une zone en aval de Paimbœuf, délimitée par Marchand, (1971), (fig. 1). Outre sa localisation au milieu de l'aire de répartition de l'espèce, il n'y a pas de mélange avec *Nereis succinea*, qui occupe la basse slikke avec *Polydora lignerica*. Par contre, à l'embouchure de l'estuaire, on observe un mélange de *Nereis diversicolor* avec *Nereis succinea*. Les prélèvements ont été effectués mensuellement d'octobre 1986 à mai 1988 dans la zone intertidale par basse mer de vives eaux. Quatre échantillons de 1/16 m² soit 1/4 m² ont été prélevés au hasard à la bêche plate. Un système de plaques permet d'éviter les éboulements et augmente la précision du volume échantillonné. La profondeur de prélèvement de 30 cm est supérieure à la limite d'enfouissement de l'espèce dans la zone étudiée. Les prélèvements sont tamisés au

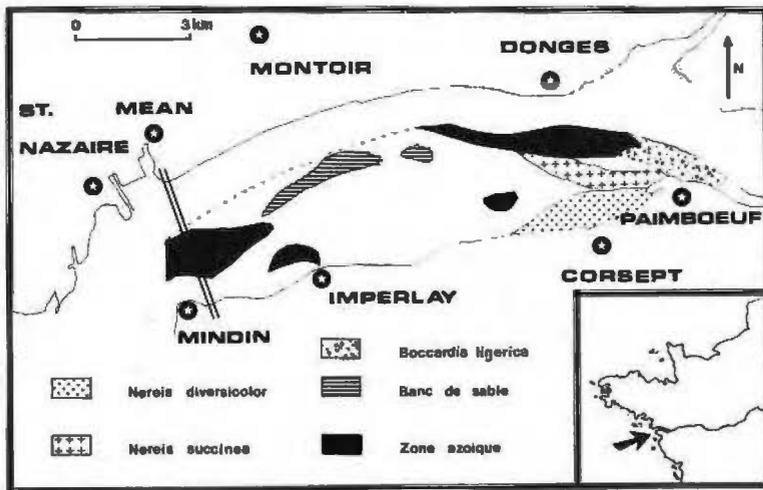


Figure 1
Localisation du site d'échantillonnage de *Nereis diversicolor* dans l'estuaire de la Loire (d'après Marchand, 1971).
Location of sampling site of *Nereis diversicolor* from the Loire estuary (from Marchand, 1971).

laboratoire sur tamis de 0,5 mm de vide de maille et les spécimens sont conservés dans le formol à 4 %.

Recherche d'un critère de taille

La plupart des auteurs (Chambers et Milne, 1975; Mettam, 1979; Olive et Garwood, 1981; Mettam *et al.*, 1982; Essink *et al.*, 1985) ont utilisé la longueur des mâchoires comme critère de taille. Seuls Heip et Herman (1979), puis Bachelet (1987), ont utilisé la largeur du corps qu'ils transforment en longueur par la relation :

Longueur totale en millimètres
= 15,5 (largeur 10^e sétigère)¹. 4¹.

Cependant, Gillet (1986) avait montré que ce paramètre était mal corrélé avec le poids sec de l'animal. Sur des populations de l'estuaire du Bou Regreg, au Maroc, la longueur des trois premiers segments L3 (prostomium, péristomium et premier sétigère) était la mieux corrélée avec le poids ($r=0,97$ et seulement $r=0,67$ avec la largeur sur cinquante individus mesurés). C'est donc le critère de taille L3 qui a été retenu pour les populations de l'estuaire de la Loire. Cinquante-trois individus représentatifs des différentes classes de taille, sont mesurés avec un micromètre au 1/20 mm, et chaque spécimen numéroté est placé à l'étuve à une température de 100°C pendant 24 heures, puis dans un dessiccateur, avant d'être pesé au 1/10 000 g. La relation fonctionnelle entre la taille et le poids est la suivante :

$\text{Log } P = 4.29 \text{ Log } L_3 - 0.22$
(avec $r=0.94$, $N=53$ et $P < 0.0001$).

Elle permet d'ajuster la droite d'allométrie (Tessier, 1955) qui représente au mieux le nuage de points (fig. 2). Une comparaison entre le poids sec d'individus formolés et non formolés ne met pas en évidence de modifications notables pouvant affecter la valeur de la biomasse (Gillet, 1986). Par contre, la fixation par le formol entraîne une contraction qui modifie la taille d'un facteur 1,27 par rapport aux mesures effectuées sur du matériel vivant (Kristensen, 1984). Le critère de taille L3 présente l'avantage d'être facilement mesurable, et donc d'un intérêt pratique pour la dynamique

des populations, qui porte toujours sur des effectifs importants. Le deuxième avantage est d'éviter les problèmes dus à l'autotomie fréquente des spécimens. Desrosiers *et al.* (1988) ont obtenu des résultats similaires chez *Nereis virens* en considérant la longueur des 25 premiers segments et le poids partiel. La meilleure solution consiste en un compromis entre la rapidité des mesures et la meilleure corrélation entre le critère de taille retenu et le poids sec.

Séparation des cohortes par le logiciel « Bhatta »

Il existe plusieurs méthodes permettant la séparation des générations d'une population à partir d'histogram-

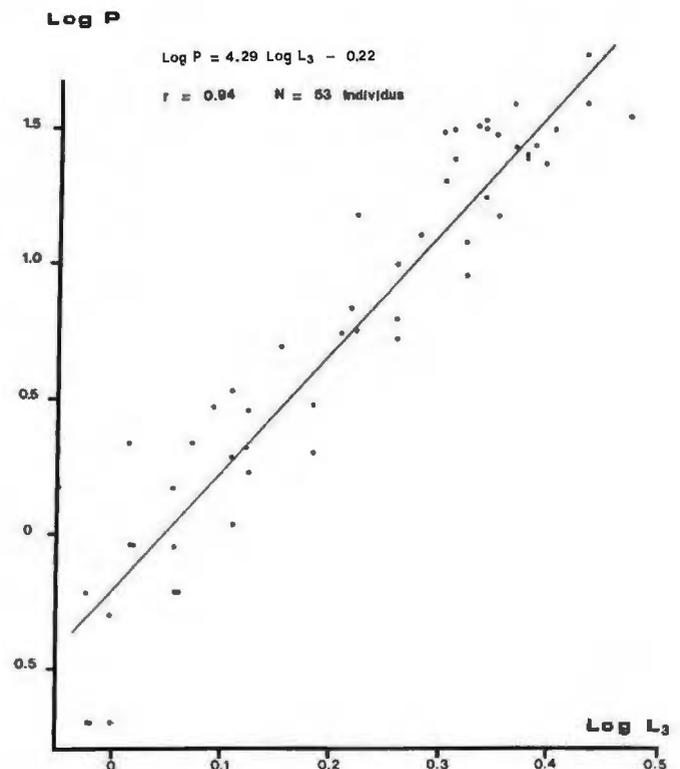


Figure 2
Relation entre le logarithme de la longueur L3 et le logarithme du poids sec chez *Nereis diversicolor* dans l'estuaire de la Loire (N=53 individus).
Relationship between the logarithm of length L3 and the logarithm of dry weight in *Nereis diversicolor* from the Loire estuary (N=53 individuals).

mes de classes de taille. On peut ajuster une courbe normale englobant les individus d'une même classe d'âge par la méthode graphique de Harding (1949) sur papier probit, ou dégager les modes masqués par la méthode des maximums successifs de Daget et Le Guen (1975); mais si ces deux méthodes donnent des résultats comparables, (Gillet, 1986), elles s'appliquent à des effectifs différents. La méthode des différences logarithmiques de Bhattacharya (1967) a fait l'objet d'un programme en fortran IV (Tomlinson, 1970) qui fut repris par Gros et Cochard (1978). C'est cette méthode qui a été utilisée par Lepetit *et al.* (1990) pour concevoir le logiciel « Bhatta » compatible IBM PC. Les résultats permettent de tracer les courbes de croissance de chacune des cohortes et de calculer la production par la méthode de Crisp (1971) qui fut utilisée par Chambers et Milne (1975), Heip et Herman (1979), Möller (1985) et Gillet (1986).

RÉSULTATS

Densité et biomasse

La densité moyenne pour l'année 1987 est de 1708 ± 307 individus/m², avec un minimum de 800 ind./m² et un maximum de 3248 ind./m². La biomasse moyenne pour la même année est de $15,8 \pm 4,2$ g/m², avec un minimum de 6,8 g/m² et un maximum de 26,9 g/m². Les deux courbes sont parallèles (fig. 3), la biomasse et la densité sont bien corrélées et l'ajustement est de type polymodal :

$$Y = 94,034 - 0,161 X + 0,00009748 X^2 - 1,79 E - 8 X^3$$

(avec $r = 0,87$, $N = 18$ et $P < 0,0001$; fig. 4). On observe une chute importante des effectifs et de la biomasse

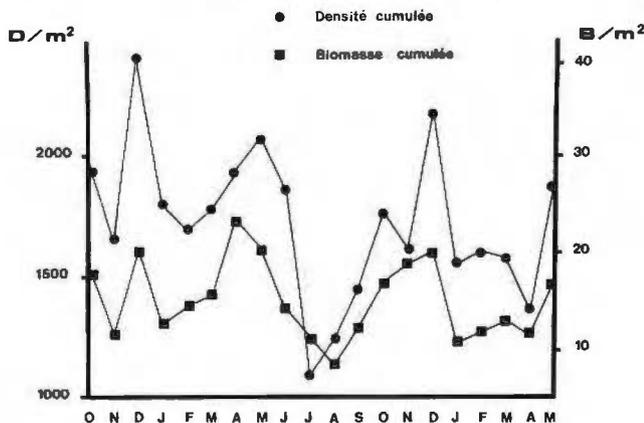


Figure 3
Évolution temporelle de la densité et de la biomasse de *Nereis diversicolor* dans l'estuaire de la Loire. Octobre 1986 à mai 1988. ● densité; ■ biomasse.
Seasonal changes of density and biomass of *Nereis diversicolor* from the Loire estuary. October 1986 to May 1988. ● density; ■ biomass.

due à la mortalité estivale (juillet-août), alors que la densité et la biomasse de la population augmentent fortement en mai et décembre, qui correspondent aux deux périodes de recrutement. Ces points se situent aux

extrémités de la courbe et représentent les états limites de la population.

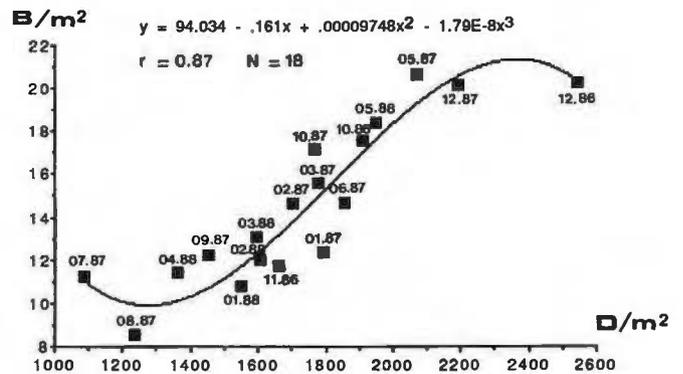


Figure 4
Relation entre la densité et la biomasse d'une population de *Nereis diversicolor* dans l'estuaire de la Loire ($N = 18$ prélèvements).
Relationship between density and biomass in a population of *Nereis diversicolor* from the Loire estuary ($N = 18$ samples).

Séparation des cohortes par le logiciel « Bhatta » et croissance des cohortes

Le logiciel « Bhatta » trace l'histogramme représentant les classes de taille en indiquant l'effectif de chacune des classes et le nombre total d'individus, c'est-à-dire l'effectif de l'échantillon pour un mois donné (fig. 5a). Le problème des classes vides (logarithme de 0) est résolu en affectant une valeur non nulle mais négligeable, permettant le calcul des différences logarithmiques. Le logiciel permet de passer à l'étape suivante, qui est la séparation en régions à partir du graphique des différences logarithmiques. A chaque segment coupant l'axe des abscisses correspond une région, c'est-à-dire un groupe d'individus ou cohorte (fig. 5b). La troisième étape est la représentation de l'histogramme découpé qui sépare les différentes cohortes et détermine les paramètres théoriques de chacun des groupes tels que l'effectif, la taille moyenne et l'écart-type (fig. 5c). L'histogramme des classes de taille du mois de février 1987 présente deux classes modales, de respectivement 30 et 35 individus. Le graphique des différences logarithmiques met en évidence deux segments : les segments formés des points 1, 2, 3 et 6, 7, 8, 9, qui coupent l'axe des abscisses. L'utilisateur retiendra donc l'hypothèse de deux régions. Pour la première région, on choisira les points 2 et 3, excluant le point 1 afin de ne pas avoir un effectif trop important surestimant la cohorte C4 par rapport à la cohorte C3. A l'inverse, en plus des points 6, 7, 8, 9, on traitera les fréquences résiduelles en tenant compte des points 10 et 11, afin que l'effectif de la cohorte C3 soit suffisant. On peut noter d'ailleurs qu'en tenant compte des points 10 et 11, on obtient un segment avec les points 12 et 13; tous ces points faisant partie de la même région. L'histogramme découpé est alors tracé avec la cohorte C3 en hachures et la cohorte C4 en noir. Le logiciel permet de choisir le mode de représentation graphique, afin qu'une cohorte soit toujours représentée de la même manière. Les paramètres sont affichés dans une fenêtre. Les effectifs sont de 58 pour le groupe 1 (C4) et 153

pour le groupe 2 (C3), soit un effectif total de 211 individus. La taille moyenne est de 1,05 mm, avec un écart-type de 0,13 pour C4, et 2,11 mm avec un écart-type de 0,41 pour C3. Le logiciel calcule des effectifs théoriques; dans le cas traité, l'effectif théorique et l'effectif réel de l'échantillon sont identiques. Dans certains cas, ils peuvent être différents et les individus non pris en compte pour les calculs resteront « en blanc ». Ces différences proviennent de l'échantillonnage et des erreurs de mesure. Afin de vérifier la validité des résultats du logiciel « Bhatta », un test comparatif avec les méthodes de Buchanan-Wollaston et Hodgeson (1929), Cassié (1954) et Tanaka (1962) a été effectué (Lepetit *et al.*, sous presse). Les résultats fournis par le logiciel se situent dans la moyenne des

résultats des différentes méthodes et en concordance avec les résultats obtenus par la méthode graphique de Harding (1949). Le logiciel « Bhatta » permet, pour chaque mois, d'isoler les cohortes et d'en déterminer les paramètres : effectifs, moyenne, écart-type (fig. 6). Le premier mois de prélèvement, en octobre 1986, on observe trois cohortes C1, C2 et C3; les cohortes les plus anciennes, C1 et C2, ont disparu en janvier 1987. De janvier à août 1987, on suit l'évolution des cohortes C3 et C4. En septembre 1987 a lieu le recrutement de la cohorte C5, puis en janvier 1988 celui de la cohorte C6. Cela conduit donc à la mise en évidence de six cohortes. Les cohortes 1 et 2 de l'année 1985, qui disparaissent fin 1986; les cohortes 3 et 4 de 1986, qui disparaissent fin 1987 et début 1988; et l'apparition des

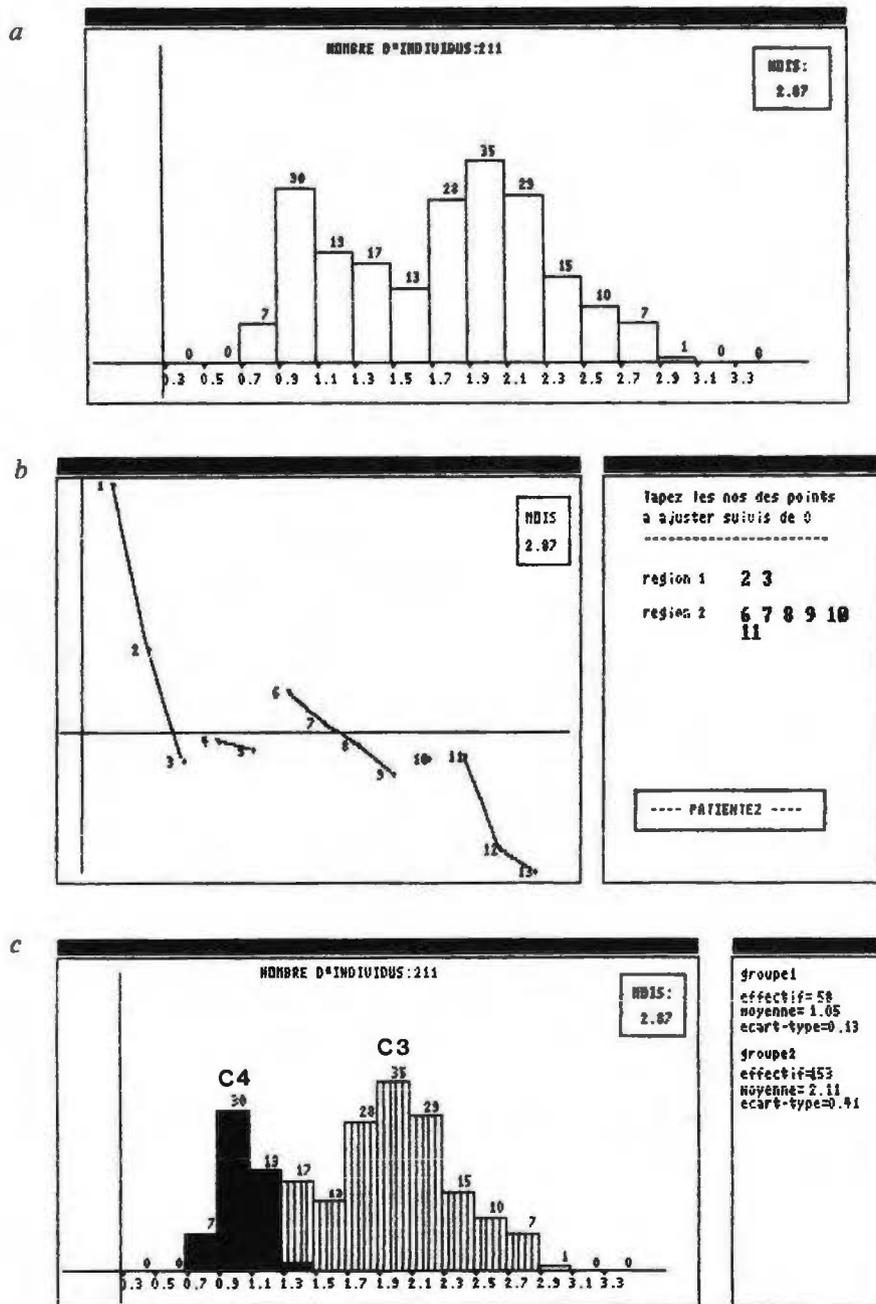
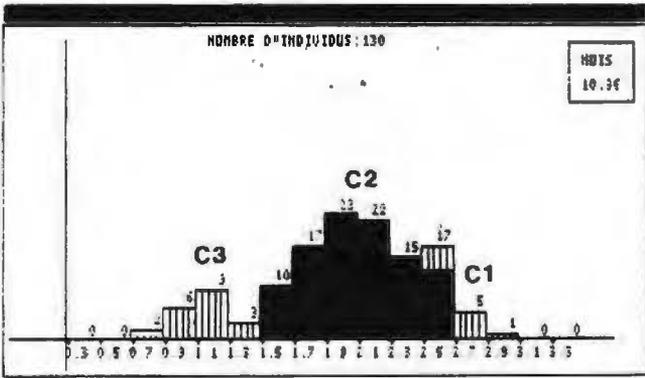
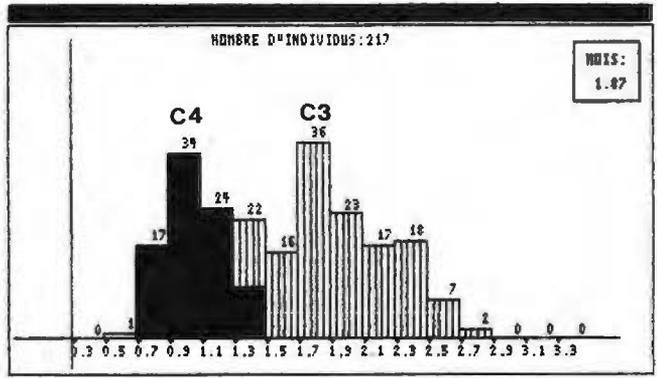


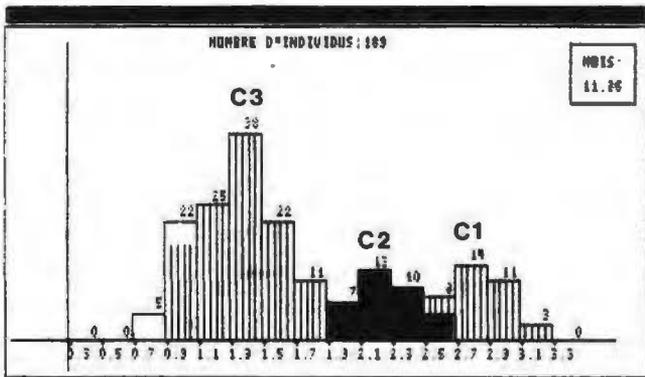
Figure 5
 Traitement par le logiciel « Bhatta ». 5a : histogramme des fréquences de taille; 5b : graphique des différences logarithmiques et ajustement; 5c : histogramme découpé et paramètres.
 Processing with "Bhatta" software. 5a : histogram of size classes; 5b : graph of logarithmic differences and adjustment; 5c : histogram and parameters.



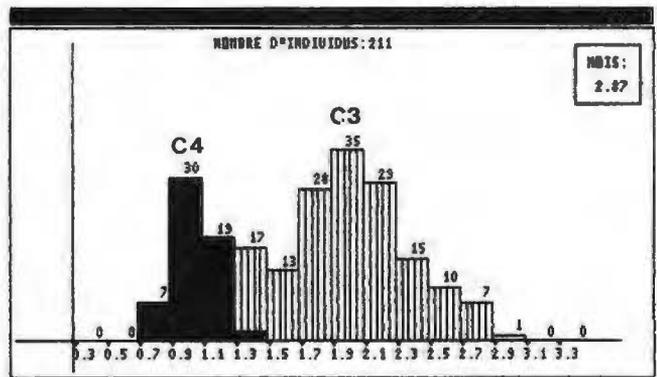
a



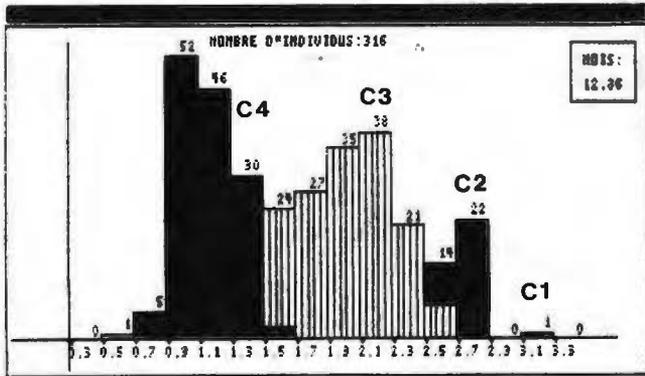
a



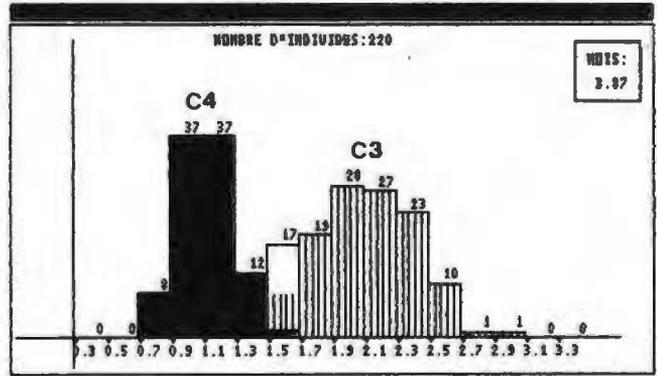
b



b



c



c

groupe1
effectifs: 13
moynnes: 1.15
ecart-type: 0.15
groupe2
effectifs: 40
moynnes: 2.07
ecart-type: 0.33
groupe3
effectifs: 16
moynnes: 2.50
ecart-type: 0.23

a

groupe1
effectifs: 19
moynnes: 1.90
ecart-type: 0.26
groupe2
effectifs: 35
moynnes: 2.29
ecart-type: 0.21
groupe3
effectifs: 90
moynnes: 2.89
ecart-type: 0.22

b

groupe1
effectifs: 38
moynnes: 1.19
ecart-type: 0.16
groupe2
effectifs: 49
moynnes: 2.06
ecart-type: 0.30
groupe3
effectifs: 36
moynnes: 2.72
ecart-type: 0.06
groupe4
effectifs: 1
moynnes: 3.20
ecart-type: 0.0

c

groupe1
effectifs: 85
moynnes: 1.03
ecart-type: 0.19
groupe2
effectifs: 111
moynnes: 2.01
ecart-type: 0.36

a

groupe1
effectifs: 58
moynnes: 1.05
ecart-type: 0.13
groupe2
effectifs: 53
moynnes: 2.11
ecart-type: 0.41

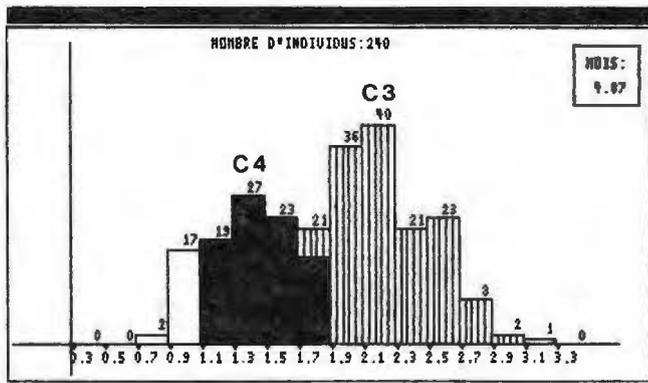
b

groupe1
effectifs: 95
moynnes: 1.12
ecart-type: 0.16
groupe2
effectifs: 114
moynnes: 2.11
ecart-type: 0.25

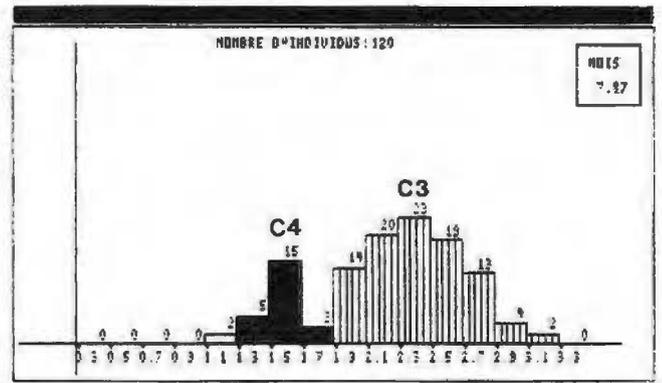
c

Figure 6 (1)

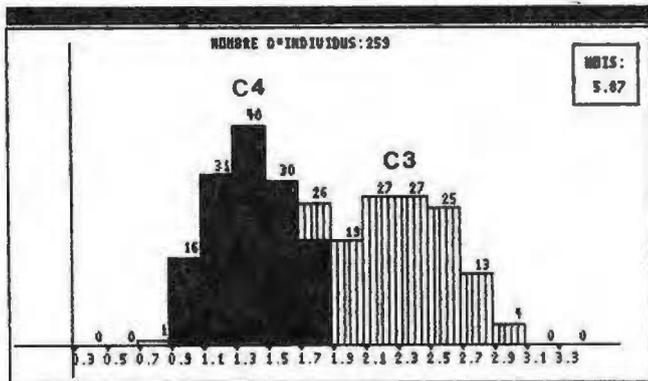
Figure 6 (2)



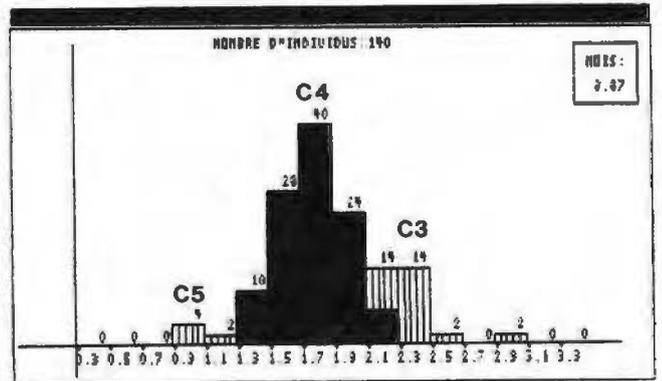
a



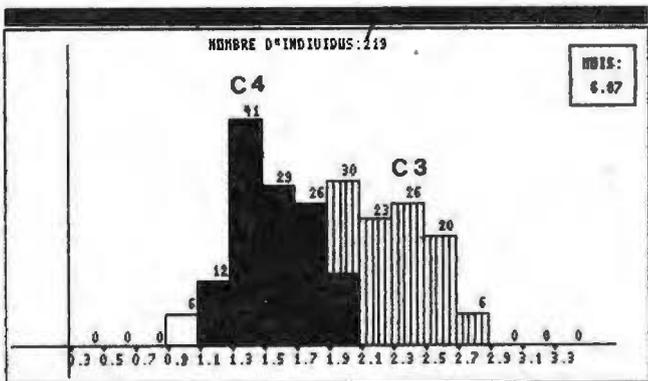
a



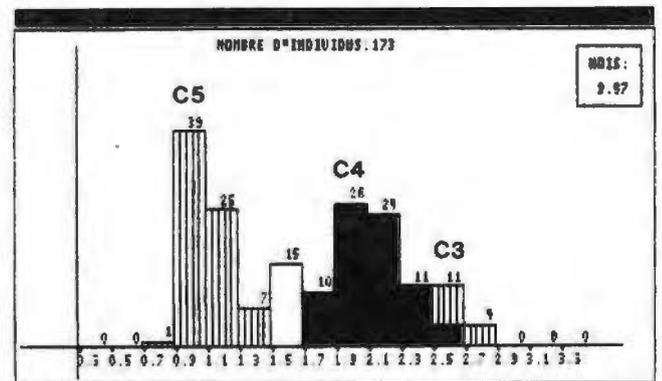
b



b



c



c

```

groupe1
effectifs: 85
moyenne= 1.43
ecart-type= 0.22

groupe2
effectifs: 178
moyenne= 2.12
ecart-type= 0.32
    
```

a

```

groupe1
effectifs: 136
moyenne= 1.39
ecart-type= 0.27

groupe2
effectifs: 133
moyenne= 2.34
ecart-type= 0.35
    
```

b

```

groupe1
effectifs: 121
moyenne= 1.58
ecart-type= 0.24

groupe2
effectifs: 106
moyenne= 2.36
ecart-type= 0.32
    
```

c

```

groupe1
effectifs: 23
moyenne= 1.55
ecart-type= 0.11

groupe2
effectifs: 100
moyenne= 2.38
ecart-type= 0.34
    
```

a

```

groupe1
effectifs: 8
moyenne= 1.07
ecart-type= 0.09

groupe2
effectifs: 108
moyenne= 1.78
ecart-type= 0.21

groupe3
effectifs: 32
moyenne= 2.30
ecart-type= 0.13

groupe4
effectifs: 2
moyenne= 3.00
ecart-type= 0.06
    
```

b

```

groupe1
effectifs: 72
moyenne= 1.15
ecart-type= 0.11

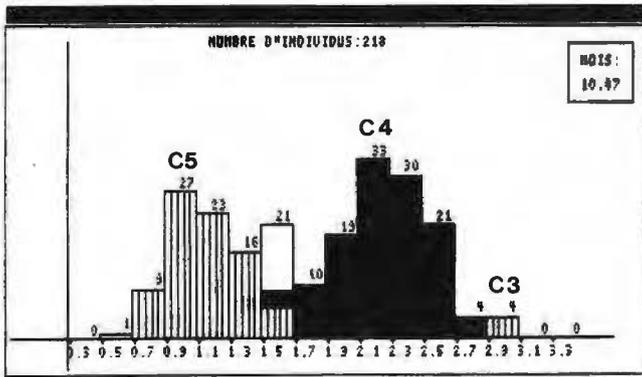
groupe2
effectifs: 75
moyenne= 2.11
ecart-type= 0.21

groupe3
effectifs: 31
moyenne= 2.50
ecart-type= 0.19
    
```

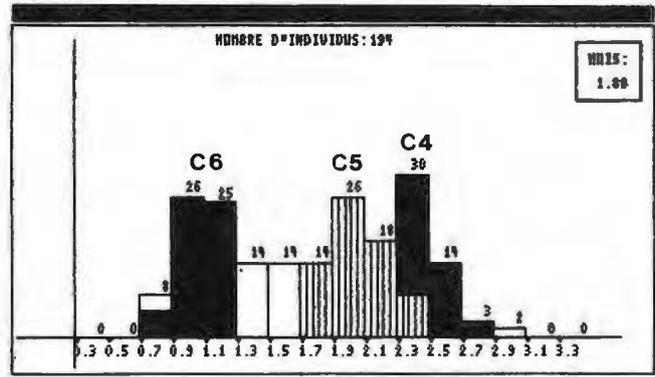
c

Figure 6 (3)

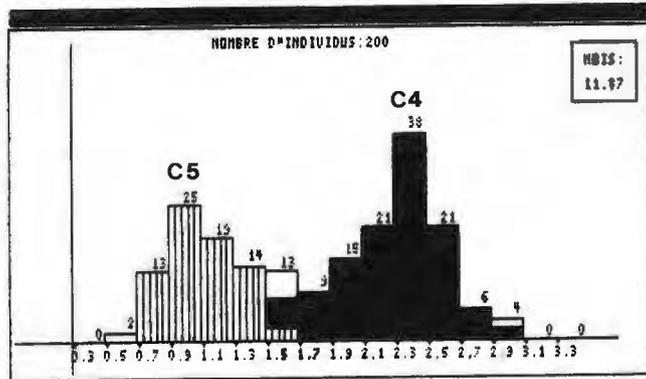
Figure 6 (4)



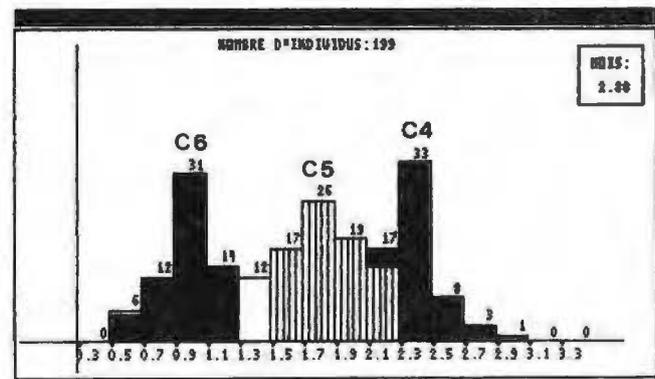
a



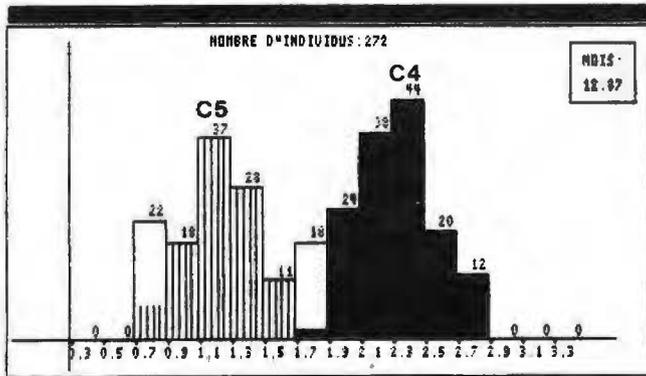
a



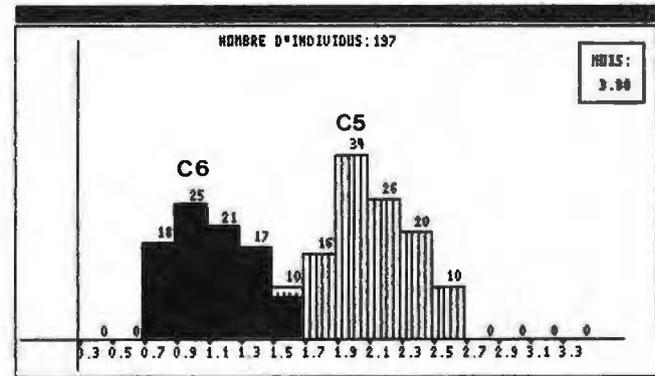
b



b



c



c

groupe1	effectif= 81
noyenne= 1.12	ecart-type= 0.21
groupe2	effectif= 20
noyenne= 2.23	ecart-type= 0.26
groupe3	effectif= 6
noyenne= 2.30	ecart-type= 0.09

a

groupe1	effectif= 79
noyenne= 1.13	ecart-type= 0.21
groupe2	effectif= 15
noyenne= 2.26	ecart-type= 0.29

b

groupe1	effectif= 80
noyenne= 1.26	ecart-type= 0.21
groupe2	effectif= 99
noyenne= 2.30	ecart-type= 0.18

c

groupe1	effectif= 56
noyenne= 1.07	ecart-type= 0.12
groupe2	effectif= 68
noyenne= 2.03	ecart-type= 0.19
groupe3	effectif= 67
noyenne= 2.38	ecart-type= 0.17

a

groupe1	effectif= 62
noyenne= 0.97	ecart-type= 0.16
groupe2	effectif= 76
noyenne= 1.82	ecart-type= 0.23
groupe3	effectif= 58
noyenne= 2.36	ecart-type= 0.13

b

groupe1	effectif= 89
noyenne= 1.03	ecart-type= 0.20
groupe2	effectif= 107
noyenne= 2.12	ecart-type= 0.19

c

Figure 6 (5)

Figure 6 (6)

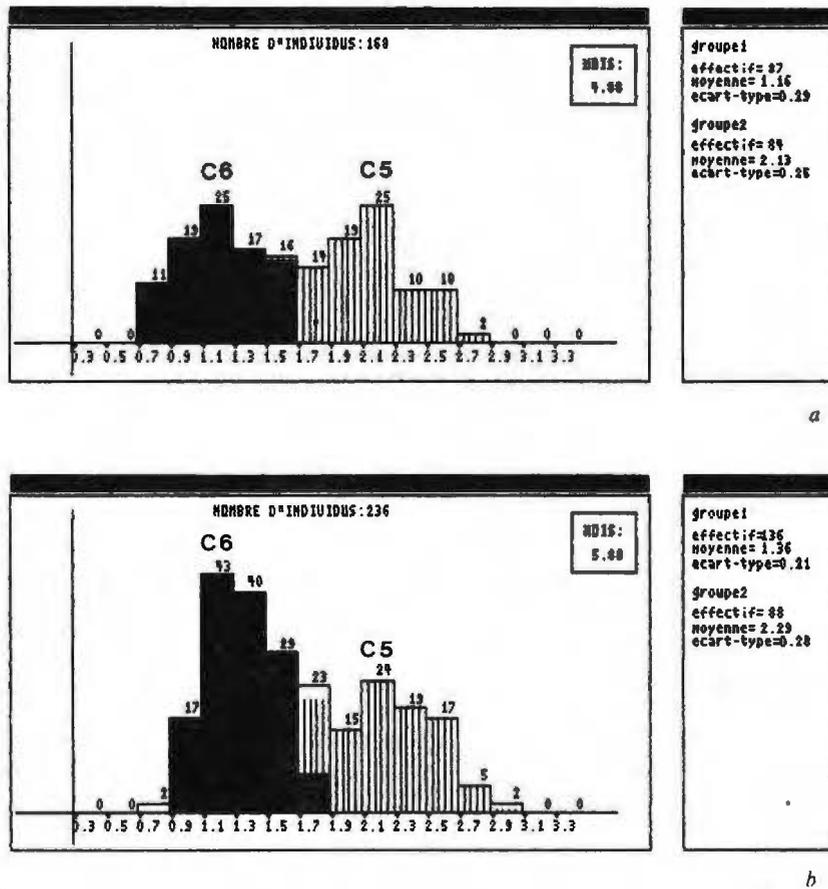


Figure 6 (1-7)
 Histogrammes de la longueur L3 de *Nereis diversicolor* des différents prélèvements d'octobre 1986 à mai 1988.
 Histograms of length L3 of the *Nereis diversicolor* population on each sampling date from October 1986 to May 1988.

cohortes 5 et 6 en 1987. Il y a donc chaque année deux périodes de recrutement. La taille moyenne L3 varie de 0,9 à 3,2 mm (fig. 7). L'accroissement de taille (L3) pour la cohorte C4 au cours de l'année 1987 est de 1,27 mm, soit un accroissement de 0,1 mm par mois. Pour la cohorte C3, la croissance est de 0,89 mm en dix mois (janvier à octobre 1987), soit une croissance de 0,09 mm par mois. A partir d'une taille donnée, il est possible de calculer le poids d'un individu ou d'une cohorte à partir de l'équation taille-poids. A titre d'exemple, pour des individus dont L3=2 mm, le poids sec Ps=11,9 mg; pour L3=3 mm, Ps=67,5 mg et pour L3=4 mm, Ps=232 mg. Ainsi la croissance pondérale est de 21 mg par an, soit 1,75 mg par mois pour la cohorte C4, et 46,3 mg par an, soit 4,6 mg par mois, pour la cohorte C3. Ces deux cohortes n'étant pas au même stade de maturité, il est normal que la croissance pondérale soit différente. La figure 8 montre l'importance respective des différentes cohortes qui composent la population. On note une importante diminution des effectifs de la cohorte C4 en juillet 1987, qui correspond à une forte prédation pouvant être imputée aux poissons qui pénètrent plus profondément dans l'estuaire pendant l'étiage. La possibilité de migrations

au niveau de la slikke est peu probable, les déplacements de *Nereis diversicolor* étant très réduits (Lambert, 1986; Lambert et Retière, 1987).

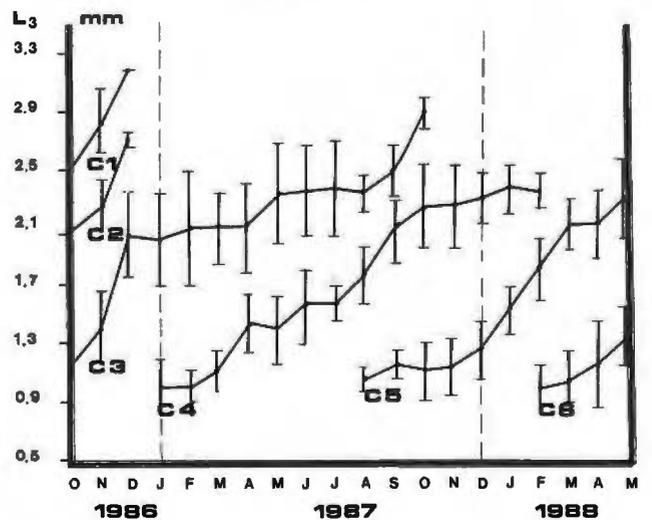


Figure 7
 Courbes de croissance des cohortes de *Nereis diversicolor* d'octobre 1986 à mai 1988. (écart-type).
 Growth curves of cohorts of *Nereis diversicolor* from October 1986 to May 1988. (standard deviation).

Production

La production calculée pour 1987 est de 18,9 g/m² pour la cohorte C3, de 15,3 g/m² pour la cohorte C4 et seulement 0,45 g/m² pour la cohorte C5 apparue en août 1987, les deux premières cohortes, C1 et C2, ayant disparu fin 1986 (tab. 1). La production totale de l'année 1987 est donc de 34,7 g/m² pour l'ensemble de la population. Le rapport production-biomasse établi en prenant en compte la biomasse réelle mesurée est P/B=2,2.

DISCUSSION

La biomasse

Les biomasses sont très proches de celles observées au Maroc (13,1 à 15,3 g/m²) par Gillet (1986), malgré des densités nettement supérieures. En Angleterre, la biomasse moyenne annuelle n'est que de 4,22 g/m² (Chambers et Milne, 1975). Les biomasses les plus élevées sont celles de Belgique (13 à 39 g/m²) relevées par Heip et Herman (1979). Möller (1985) avait signalé des biomasses beaucoup plus faibles (0,3 à 2,8 g/m²), mais en ne prenant en compte que les juvéniles.

La densité

Les densités sont supérieures à celles relevées dans l'estuaire de la Gironde (39 à 1256 ind./m² : Bachelet, 1987), au Maroc (585 à 620 ind./m² : Gillet, 1986) et en Angleterre (35 à 281 ind./m² : Dales, 1951 et 208 à 961 ind./m² : Chambers et Milne, 1975). Elles se situent parmi les valeurs moyennes observées en Hollande (3200 ind./m² : Essink *et al.*, 1985) et au Danemark (40 à 3700 ind./m² : Rasmussen, 1973). Des valeurs supérieures ont été obtenues en tenant compte des juvéniles, 5000 à 17000 ind./m² par Heip et Herman (1979) en Belgique et 800 à 60000 ind./m² par Möller (1985) en Suède (tab. 2). Comme au Maroc, on note la présence de deux pics de densité, l'un en avril-mai et l'autre en décembre. En Angleterre, Chambers et Milne (1975), qui avaient observé deux pics pour la

Tableau 1

Production des cohortes C3, C4 et C5 au cours de l'année 1987 chez *Nereis diversicolor* calculée par la méthode de Crisp.

Production of cohorts C3, C4 and C5 of *Nereis diversicolor* estimated by the method of Crisp during the year 1987.

Cohorte	Poids sec (mg)	ΔPmg (mg)	Effectif N	$\frac{N+N'}{2}$	Production (mg)
C3 :					
J	12,1	1,4	1056	1124	-1 573,6
F	14,9	2,8	1224	1140	3 192,0
M	14,9	0	912	1068	0
A	15,2	0,3	1 408	1160	348,0
M	23,3	8,1	1 064	1236	10 011,6
J	24,1	0,8	848	956	764,8
J	25,0	0,9	800	824	741,6
A	21,6	13,4	256	528	-1 795,2
S	30,9	9,3	248	252	2 343,6
O	58,4	27,5	64	156	4 290,0
Total C3 :					18 323,0
C4 :					
J	0,7	0,6	680	884	- 530,4
F	0,75	0,05	464	572	28,6
M	1,0	0,25	760	612	15,3
A	2,8	1,8	680	720	1 296,0
M	2,5	0,3	1 144	912	- 273,6
J	4,3	1,8	968	1 056	1 900,8
J	4,3	0	184	576	0
A	7,2	2,9	864	524	1 519,6
S	14,9	7,7	600	732	5 636,4
O	18,9	4,0	960	780	3 120,0
N	20,1	1,2	920	940	1 128,0
D	21,6	1,5	1 120	1 020	1 530,0
Total C4 :					15 370,7
C5 :					
A	0,8	-	48	-	-
S	1,1	0,3	576	312	93,6
O	1,0	0,1	648	612	61,2
N	1,0	0	592	620	0
D	1,6	0,6	800	696	417,6
Total C5 :					450
Total C3 + C4 + C5 :					34 668,3

biomasse, le plus élevé en juin et un second en octobre, n'ont signalé qu'un seul pic de densité. Les années où les conditions climatiques sont particulièrement défavorables il n'y aurait qu'un seul recrutement, comme en Suède où Möller (1985) n'observe qu'une période de reproduction, en mai, pendant deux à trois semaines.

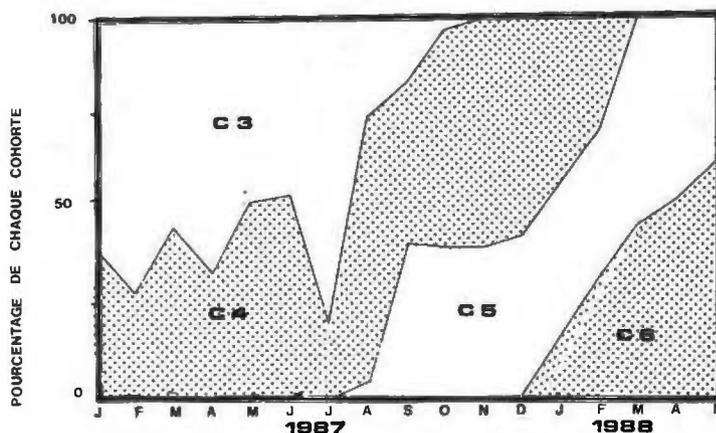


Figure 8

Représentation relative des cohortes dans la population de *Nereis diversicolor* en 1987 et 1988.

Year class composition of the population of *Nereis diversicolor* during 1987 and 1988.

Il y a donc, le long de la côte atlantique, du Maroc, jusqu'en Angleterre, deux périodes de recrutement chaque année, et progressivement une seule période au nord de l'Europe.

La reproduction et le développement

A Roscoff, la reproduction a lieu en janvier-février (Just, 1940), des larves nectochètes ayant été récoltées dès les premiers mois de l'année (Cabioch *et al.*, 1967). A Arcachon, Cazaux (1973) a trouvé des nectochètes de février à avril. En Angleterre, la reproduction a lieu de janvier à mars (Chambers et Milne, 1975), alors qu'elle est plus tardive dans les pays nordiques : mars et avril au Danemark (Rasmussen, 1973) et mai en Suède (Möller, 1985). Le développement larvaire décrit par Cazaux (1969) est benthique, l'œuf de 230 µm de diamètre se développe en larve trocophore qui atteint 280 µm à la fin de la première semaine. La larve erpochète de 400 à 700 µm à trois semaines, atteint 1,3 mm en un mois. Les premiers juvéniles qui mesurent près de 2 mm peuvent être récoltés le deuxième mois après la reproduction.

La croissance

La croissance des différentes cohortes isolées présente des discontinuités correspondant à des arrêts de croissance. Ces arrêts se situent avant la période de recrutement, et correspondent à la période où les individus à maturité sexuelle utilisent leur énergie pour la production des gamètes. Ce phénomène avait déjà été observé sur les populations marocaines (Gillet, 1986). La cohorte C4 a été récoltée pendant quatorze mois, bien que les premiers stades n'aient pas été pris en compte. La durée de vie des populations de *Nereis diversicolor* dans l'estuaire de la Loire se situe donc entre un et deux ans. Dales (1950) estimait la durée de vie des populations anglo-saxonnes à un an, mais actuellement la plupart des auteurs s'accordent pour situer la durée de vie de *Nereis diversicolor* aux environs de deux ans (Chambers et Milne, 1975; Mettam, 1979; Gillet, 1986).

La production

La production calculée par la méthode de Crisp, 1971 ($P = 34,7 \text{ g/m}^2$), intermédiaire entre la production des populations anglo-saxonnes ($P = 12,8 \text{ g/m}^2$: Chambers et Milne, 1975) et les populations marocaines (P compris entre 50,8 et 66,1 g/m^2 : Gillet, 1986), confirmerait l'hypothèse d'un gradient de production Nord-Sud le long de la côte atlantique; la production étant en général plus élevée dans les eaux chaudes. Cependant, si on tient compte de la biomasse en calculant le rapport production-biomasse (P/B de 2,2), on s'aperçoit que celui-ci est nettement inférieur à celui du Maroc (P/B compris entre 3,9 et 4,6), et à celui de l'Angleterre ($P/B = 3,0$). En Belgique, Heip et Herman (1979) ont trouvé un rapport $P/B = 2,5$ très voisin, alors que Möller (1985) observe des rapports compris entre 3,5 et 9,0 chez les juvéniles, qui constituent les plus forts rapports production/biomasse observés.

Les populations de *Nereis diversicolor* de l'estuaire de la Loire, qui présentent une biomasse élevée et de fortes densités, n'ont qu'une production modeste. Il est possible que les conditions climatiques particulièrement rigoureuses au cours des hivers 1985, 1986 et 1987, aient perturbé la production de l'espèce. Cependant, il serait intéressant d'avoir d'autres données sur les côtes françaises, afin de savoir si la faible production qui a été observée est une caractéristique de l'estuaire de la Loire, en raison de conditions écologiques propre à cet estuaire où s'il s'agit d'un phénomène plus général qu'on retrouve dans d'autres estuaires français.

Remerciements

Je remercie mes collègues J.-M. Marion et R. Rousseau de l'Institut de Mathématiques Appliquées, et plus particulièrement Myriam Lepetit et Sylvie Loranchet pour la mise au point du logiciel « Bhatta ». Je remercie également les deux arbitres anonymes pour leurs commentaires et suggestions sur le manuscrit.

Tableau 2

Évolution de la densité, de la biomasse et de la production de *Nereis diversicolor* en fonction de la situation géographique.
Evolution of density, biomass and production of Nereis diversicolor in relation to geographical distribution.

Origine	Auteur	Densité (N/m ²)	Biomasse (g/m ²) matière sèche	Production (g/m ²)	P/B
Suède :					
Güteborg	Möller (1985)	800 à 60 000	0,3 à 2,8	1,6 à 7,0	3,5 à 9,0
Danemark :					
Isefjord	Rasmussen (1973)	40 à 3 700	—	—	—
Hollande :					
Ems	Essink <i>et al.</i> (1985)	3 200	—	—	—
Belgique :					
Dievengat	Heip et Herman (1979)	5 000 à 17 000	24	61	2,5
Angleterre :					
Ythan	Chambers et Milne (1975)	208 à 961	4,2	12,8	3,0
France :					
Loire	Présent travail	800 à 3 200	15,8	35,5	1,8 à 2,25
Gironde	Bachelet (1987)	39 à 1 256	—	—	—
Maroc :					
Bou Regreg	Gillet (1986)	585 à 620	13,1 à 15,3	50,8 à 66,1	3,3 à 4,6

RÉFÉRENCES

- Bachelet G.** (1987). Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu estuarien. *Thèse de Doctorat d'État, Université de Bordeaux*, 478 pp.
- Bhattacharya C. G.** (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, **23**, 1, 115-135.
- Buchanan-Wollaston H. G. et W. C. Hodgeson** (1929). A new method of treating frequency curves in fishery statistics with some results. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, **4**, 207-225.
- Cabioch L., J. P. L'Hardy et F. Rullier** (1967). *Inventaire de la faune marine de Roscoff. Annélides*. Station Biologique Roscoff, Éditeur, 1-98.
- Cassié R. M.** (1954). Some use of the probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, **5**, 513-522.
- Cazaux C.** (1969). Étude morphologique du développement larvaire d'Annélides Polychètes (Bassin d'Arcachon). Phyllodocidae, Syllidae, Nereidae. *Archs Zool. exp. gén.*, **110**, 145-202.
- Cazaux C.** (1973). Cycle et distribution de Polychètes; caractères du méroplancton des différents types de masses d'eaux du Bassin d'Arcachon. *Bull. Ecol.*, **4**, 4, 257-275.
- Chambers M. R. et H. Milne** (1975). Life cycle and production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller in Ythan estuary Scotland. *Estuar. coast. mar. Sci.*, **3**, 133-144.
- Crisp P.** (1971). Energy flow measurements, in: *Methods for study of marine benthos*, Blackwell Éditeur, Oxford, 197-279.
- Daget J. et Le Guen** (1975) in: *Écologie des populations et des peuplements*, by R. Barbault, 1981, Masson, Paris, 200 pp.
- Dales R. P.** (1950). The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O.F. Müller. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **29**, 321-360.
- Dales R. P.** (1951). An annual history of population of *Nereis diversicolor* O.F. Müller. *Biol. Bull.*, **101**, 131-137.
- Desrosiers G., B. Vincent, C. Retière et L. Boucher** (1988). Comparaison de critères utilisables pour l'étude de la structure de populations du polychète *Nereis virens* (Sars). *Can. J. Zool.*, **66**, 6, 1454-1459.
- Essink K., H. L. Kleef, W. Visser et P. Tydeman** (1985). Population dynamics of the ragworm *Nereis diversicolor* in the Dolland (Ems Estuary) under changing conditions of stress by organic pollution. In: *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms*. J.S. Gray and M.E. Christiansen, éditeurs, Wiley and sons Ltd., 585-600.
- Gillet P.** (1986). Contribution à l'étude écologique des Annélides Polychètes de l'estuaire du Bou Regreg (Maroc). *Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille*, 215 pp.
- Gros P. et J.-C. Cochard** (1978). Biologie de *Nyctiphanes couchii* dans le secteur nord du Golfe de Gascogne. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, **54**, 1, 25-46.
- Harding J. F.** (1949). The use of probability paper for graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **28**, 141-153.
- Heip C. et R. Herman** (1979). Production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Polychaeta) on a shallow brackish water pond. *Estuar. coast. mar. Sci.*, **8**, 297-305.
- Kristensen E.** (1984). Life cycle growth and production in estuarine populations of the polychaetes *Nereis virens* and *Nereis diversicolor*. *Holarctic Ecol.*, **7**, 259-256.
- Just E. E.** (1940). Egg-laying in *Nereis diversicolor* at Roscoff. *Anat. Rec. Philadelphia*, **131**, 131.
- Lambert R.** (1986). Étude de la territorialité chez *Nereis diversicolor*. Approche méthodologique. *Mémoire de D.E.A., Université de Rennes*, 28 pp.
- Lambert R. et C. Retière** (1987). Étude de la territorialité chez les adultes de *Nereis diversicolor* (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sci., Paris*, **3**, 18, 643-647.
- Lepetit M., S. Loranchet, P. Gillet et J.-M. Marion**. Un logiciel de traitement des histogrammes de structure de population par la méthode des différences logarithmiques de Bhattacharya, sous presse, *Vie et Milieu*, **41**, 1.
- Marchand J.** (1971). Bionomie benthique de l'estuaire de la Loire. I: Observations sur l'estran maritime de la mer à Cordermais. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **36**, 1, 47-67.
- Mettam C.** (1979). Seasonal changes in populations of *Nereis diversicolor* O.F. Müller from the Severn estuary. Cys. Ph. in *Mar. Plants An.*, 123-130.
- Mettam C., V. Santhanam et M.S.C. Havard** (1982). The oogenic cycle of *Nereis diversicolor* under natural conditions. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **62**, 637-645.
- Möller P.** (1985). Production and abundance of juvenile *Nereis diversicolor* and oogenic cycle of adults in shallow waters of Western Sweden. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **65**, 603-616.
- Olive P. J. W. et P. R. Garwood** (1981). Gametogenic cycle and population structure of *Nereis (Hediste) diversicolor* and *Nereis (Nereis) pelagica* form North East England. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **61**, 193-213.
- Rasmussen E.** (1973). Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark) with a survey of the eelgrass (*Zostera*) vegetation and its communities. *Ophelia*, **142**, 1-495.
- Tanaka S.** (1962). A method of analysing of polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of Porgy, *Tarus tumifrons* (J. and S.) *J. Fish: Res. Bd. Can.*, **19**, 1143-1159.
- Teissier G.** (1955). Sur la détermination d'un nuage rectiligne de points. *Biometrics*, **11**, 344-356.
- Tomlinson P. K.** (1970). Program NORMSEP Normal distribution separator 11 (1) 2. 1 to 11 (1) 2. 10, N. J. Abramson, Éditeur, *F.A.O. Fish tech. Pap.*, 101 pp.

