



Université de Caen / Basse-Normandie
U.F.R. : Institut de Biologie Fondamentale & Appliquée
Ecole Doctorale Normande Chimie-Biologie

THESE
intitulée

Infestation des coquilles d'huîtres *Crassostrea gigas*
par les polydores en Basse-Normandie :
recommandations et mise au point d'un traitement
pour réduire cette nuisance

présentée par
Thierry RUELLET

sous la direction d'Yvan LAGADEUC,
Jean-Claude DAUVIN et Joël KOPP

en vue de l'obtention du
Doctorat de l'Université de Caen
Spécialité : Physiologie, Biologie des Organismes, populations, interactions
(Arrêté du 25 avril 2002)

Soutenue le 28 juin 2004

Membres du Jury :

Pr. Jean-Claude DAUVIN, Dir. de la Station Marine de Wimereux
Université des Sciences et Technologies de Lille (co-directeur de thèse)
Patrick GILLET, Dir. de recherche, Vice-recteur de l'Université Catholique de l'Ouest
Université Catholique de l'Ouest, Angers (rapporteur)
Philippe GOULLETQUER, Dir. du Laboratoire de Génétique et de Pathologie
IFREMER, La Tremblade (rapporteur)
Joël KOPP, Cadre de Recherche Conchylicole au Laboratoire Environnement Ressources de Normandie
IFREMER, Port-en-Bessin (co-directeur de thèse)
Pr. Yvan LAGADEUC, Dir. du Centre Armoricaïn de Recherches en Environnement
Université de Rennes 1 (co-directeur de thèse)
Pr. Michel MATHIEU, Dir. du Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines
Université de Caen / Basse-Normandie

« Une description absolue de l'espèce sur laquelle il a été formé, et que Bosc a appelée polydore cornue, Polydora cornuta, mettra plus en état d'apprécier la valeur de ce genre que tout ce qu'on pourroit en dire. »

L.A.G. Bosc, 1802
in *Histoire Naturelle des Vers,*
contenant leur Description et leurs Mœurs
(première description d'une polydore)

Avant-propos :

Avant même de commencer la présentation de mon travail, il me tient à cœur de remercier certaines personnes, au premier rang desquelles Joël Kopp. Co-directeur de cette thèse, il m'a accueilli en 2000 au sein du Laboratoire Conchylicole de Normandie dont il était alors le responsable. Toujours disponible, bien au-delà de son rôle de co-directeur, il m'a guidé tout au long de ce travail appliqué à la conchyliculture normande qu'il connaît si bien. Je ne peux que l'en remercier et souhaiter bon vent à Moo Noi dans sa nouvelle entreprise.

Je souhaite également remercier Jean-Claude Dauvin avec qui j'ai commencé cette étude lors de mon DEA en 2000. Je me souviens encore de cette journée d'octobre 1999 à Banyuls où il proposa à notre promotion le sujet de stage qui allait me faire plonger dans l'univers des polydores. J'étais alors ravi de pouvoir travailler aux côtés d'un éminent spécialiste des polychètes et de collaborer avec la station IFREMER de Port-en-Bessin. C'est tout naturellement qu'il accepta de co-encadrer cette thèse lorsque l'étude pu se poursuivre.

C'est au cours du même séminaire de DEA que je fis connaissance avec Yvan Lagadeuc, alors Professeur à l'IUT de Caen. Ces cours avaient captivé l'ensemble de l'assistance mais étaient bien loin de mon sujet de recherche. Quelle ne fut donc pas ma surprise quand j'appris qu'il avait étudié les polydores à Wimereux. Lorsqu'il fallut trouver un co-directeur de thèse basé à Caen, c'est donc évidemment à lui que nous nous sommes adressés. Je tiens à lui exprimer ma sincère reconnaissance d'avoir accepté cette tâche.

Je me dois aussi de remercier Paul Nival d'une part de m'avoir fait confiance en me prenant dans son DEA, et d'autre part de m'avoir permis de faire un stage orienté « ressources vivantes » alors que j'étais inscrit dans la filière modélisation. Je lui dois encore un grand merci.

Depuis 2000, que de monde a séjourné dans le bureau où je suis. Tout ce petit monde m'a été fort sympathique. La bonne humeur de chacun a permis de rendre ce séjour agréable et je leur dois donc un grand merci. J'en garderais un bon souvenir. Tout d'abord celui d'une collègue et amie, Florence Cornette, qui m'a accueilli dans la communauté portaise et dans son bureau en septembre 2000. Son dynamisme et sa joie de vivre n'avaient pu que me sauter aux yeux quelques mois auparavant lorsqu'elle débarqua à la SMW pour m'aider à trouver un vermifuge efficace sur les polydores. Flo me fit ensuite découvrir la Normandie. C'est avec plaisir que nous avons pu travailler ensemble, tant sur le terrain qu'au laboratoire. Outre son amitié, je lui dois l'idée des radiographies et sa collaboration dans cette manip. Encore merci pour tout.

Quelques semaines après mon arrivée, Gregory Messiaen vint remplacer temporairement Michel Ropert parti faire quelques acrobaties à l'autre bout du monde. Greg a apporté sa pierre à l'édifice de la bonne ambiance de travail, et ne peut donc qu'en être remercier.

Quelques mois après, Charlotte Simonne rejoignit l'équipe. Elle apporta sa bonne humeur normande et accepta par la suite de former aux dosages biochimiques un stagiaire pour effectuer les analyses présentées dans cette thèse. Je me dois aussi de la remercier pour les marées « périlleuses » à Lestre et à Utah. Promis : la prochaine fois je fournis palmes, masque et tuba à la place des waders.

Bien avant que le stagiaire bioch' n'arrive, je me mis à encadrer une autre stagiaire de maîtrise à qui je dois un grand merci pour les longues heures passées les yeux rivés à la binoculaire. Valérie Laisney m'a en effet permis d'établir les premières cartographies expérimentales de l'infestation en Baie des Veys. Nous étions alors quatre dans le bureau.

Puis les mois passèrent et Bénédicte Mundreuil arriva, reprenant la place laissée vacante par Valérie. En plus du travail qu'elle menait dans le cadre de son stage de fin d'étude, Béné m'aida à plusieurs reprises dans les comptages d'huîtres. Merci notamment pour Lestre. Puis Flo s'en alla retrouver La Tremblade.

Nous nous retrouvions à regret de nouveau à trois. Pas pour bien longtemps car Sylvain arriva quelques semaines plus tard, et avec lui son flot de questions fondamentales (je n'en doute pas) mais qui restent pour moi encore énigmatiques. Si vous savez combien un goéland rejette d'excréments par

an, je lui transmettrai la réponse. En tout cas merci car ces questions ont l'art de détendre l'atmosphère.

Sylvain parti, Virginie Hugonnet arriva peu de temps avant que Bénédicte ne parte-t-elle aussi. Qui a dit que les Portais n'étaient pas accueillants ? S'il fallait un exemple de franchise et de bonne humeur malgré les difficultés rencontrées au travers de la précarisation des postes, je citerai sans hésiter Virginie. Qu'elle en soit remerciée. Nous nous retrouvâmes que tous les deux lorsque Charlotte eue son bureau suite à l'extension de la station.

Là encore, cela ne dura pas très longtemps car ce bureau déteste le vide. Je pris Jérôme Werda en stage pour analyser la qualité de chair des huîtres traitées à Lestre. Il cohabita donc avec nous. Je me dois de le remercier pour les analyses mais aussi sa ténacité car dès qu'un résultat était douteux, il recommençait les analyses de lui-même quel que soit son emploi du temps. Les stages ne durèrent qu'un temps et de nouveau nous n'étions plus que deux.

Puis vint l'été et avec lui Sophie Baguenard. Que lui dire si ce n'est merci pour tous ces week-end et soirées avec l'équipe du foyer qui m'ont permis de travailler détendu ?. Merci aussi à Sophie pour son amitié et ses encouragements.

Quelques mois passèrent et Anne-Laure séjourna quelques temps ici. Elle amena une grande nouveauté dans le bureau : le silence absolu, fort appréciable en période de rédaction. Puis Virginie s'en alla et je me retrouvai seul dans ce grand bureau.

Au moment où je rédige ses quelques lignes, il y a encore une nouvelle tête : Fabienne. Toujours souriante, en quelques semaines seulement tout le labo lui doit déjà un grand merci pour les spécialités culinaires bretonnes. Je n'oserais plus jamais faire de crêpes tant la comparaison est impossible.

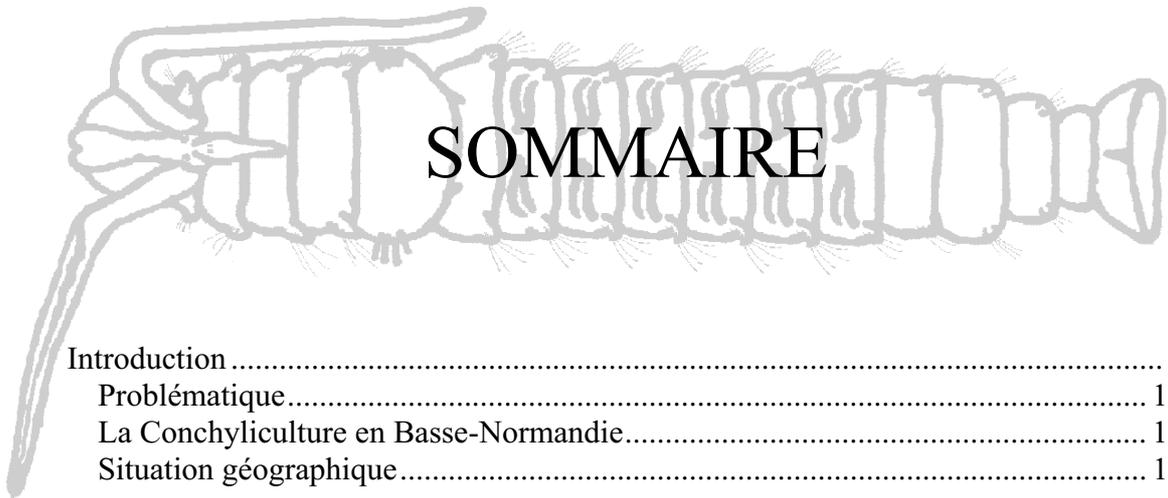
En dehors de ce bureau, c'est aussi toute une équipe qui est à Port-en-Bessin. Je voudrais ici la remercier en particulier pour le travail accompli : les prélèvements de plancton par les ex-DEL-PB, les mesures de classe de taille et la réalisation des vidéos avec le matériel de RH (merci à Marie-Laure de m'avoir si souvent prêté sa salle), les prélèvements et les comptages avec les ex-LCN (merci à Michel et à Eric), et les nombreux dépannages informatiques (merci à Michel et à Philippe). Merci aussi à Eric, Nico, Charlotte, Joël (désolé pour ceux que j'oublis) de m'avoir si souvent signalé ou approvisionné en renards, blaireaux, oiseaux, ...

Le présent travail n'aurait pas été possible sans l'aide de nombreux ostréiculteurs. Je voudrais remercier en particulier Patrick Perdriel pour avoir hébergé le point (parfois envahissant) de suivi temporel en Baie des Veys. Merci également à Jacques Desprès d'avoir hébergé le point de suivi temporel à Utah Beach et merci pour les moules (les meilleures de la région). Merci aussi à Eric Leterrier d'avoir hébergé l'essai grandeur nature de saumurage et d'avoir fourni les huîtres pour cette manip. Merci également à Franck Garnier pour la manip de transfert, à Francis Trébutien pour les premiers essais de saumurage, et à l'ensemble des professionnels qui ont accepté de me fournir les échantillons nécessaires à la réalisation de ce travail. J'espère qu'ils pourront tous mettre à profit le dernier chapitre de cette thèse.

Ce travail a également bénéficié de la collaboration de l'équipe du Dr Paul Le Roquais du Centre d'Imagerie Médicale Saint Quentin à Bayeux. Je tiens à la remercier pour le temps passé sur une demande quelque peu inhabituelle ...

Je n'aurais sans doute pu travailler de la même façon sans le soutien moral parfois nécessaire des amis et de la famille. Qu'ils en soient toutes et tous remerciés.

Je tiens également à remercier les membres du jury qui ont eu l'amabilité d'accepter de juger ce travail et les deux co-financeurs de ce projet : la Section Régionale Conchylicole Normandie – Mer du Nord et le Conseil Régional de Basse-Normandie.



Introduction	9
Problématique.....	10
La Conchyliculture en Basse-Normandie.....	16
Situation géographique.....	18

Chapitre 1 : Présentation des polydores	25
A/ Systématique	26
B/ Biogéographie	36
1. Habitats.....	37
2. Répartition géographique et préférences écologiques.....	43
C/ Cycle de vie.....	67
1. Reproduction et développement.....	67
2. Nutrition et prédation	70

Chapitre 2 : Méthodologie.....	75
A/ Etude des polydores et des structures qui y sont liées.....	76
1. Extraction des polydores	76
a) Extraction manuelle des polydores	76
b) Extraction des polydores par dissolution des coquilles.....	76
c) Extraction des polydores à l'aide de vermifuges	78
2. Taille des polydores	80
3. Etude des structures engendrées par les polydores	84
a) Radiographies des coquilles d'huîtres.....	84
b) Estimation visuelle de l'infestation.....	86
B/ Etude des huîtres	89
1. Mesure de la taille des huîtres	89
2. Mesure du poids de l'huître.....	90
3. Lyophilisation des chairs d'huîtres	90
4. Dosages biochimiques.....	91
a) Dosage des lipides.....	91
b) Dosage des sucres.....	92
c) Dosage des protéines.....	92

Chapitre 3 : Etude spatiale	95
A/ Stratégie d'échantillonnage	96
1. Variabilité au niveau d'une poche.....	97
2. Variabilité à l'échelle d'une concession.....	98
B/ Cartographies de terrain	98
1 La Baie des Veys en 2000	99
2 La côte est du Cotentin en 2000	103
C/ Cartographies expérimentales	105
1 La Baie des Veys.....	106
a) Les adultes en 2001	106
b) Le 18 mois en 2001	110
c) Les adultes en 2002	113
2 Meuvaines	116
a) Les adultes en 2001	116
b) Le 18 mois en 2001	117
c) Les adultes en 2002	118
D/ Les facteurs responsables de la répartition spatiale de l'infestation	118
1 La bathymétrie.....	118
2 Les transferts de cheptels	120
3 La sédimentologie	121
4 L'hydrodynamisme	122
5 Expériences de colonisation	123
Chapitre 4 : Etude temporelle	129
A/ La ponte.....	132
B/ La phase planctonique	135
C/ La phase benthique	136
1 Croissance des huîtres	141
2 Infestation des huîtres.....	154
3 Durée de vie des polydores	180
4 Galeries des polydores	184
5 Qualité visuelle des coquilles.....	189
6 Variabilité spatiale.....	195

Chapitre 5 : Applications	203
A/ Traitements.....	204
1 Traitement avec de l'eau sursalée	206
a) Expériences préliminaires	206
b) Suivi d'une expérience de saumurage à Lestre	208
Définition du saumurage	208
Objectifs de l'expérimentation	208
Matériel utilisé.....	208
Calendrier	211
Efficacité.....	213
Mortalité ostréicole.....	214
Croissance des huîtres	217
Composition biochimique de la chair des huîtres.....	238
Qualité visuelle des coquilles	245
Dynamique de colonisation des polydores	250
Bilan économique.....	252
2 Traitement avec de l'eau douce.....	255
3. Traitement avec une solution d'eau de Javel	257
B/ Pratiques culturelles	258
1 Décalage de la date de mise à l'eau	258
2 Transfert préventif des huîtres.....	259
3 Transfert curatif des huîtres.....	260
4 Nettoyage des huîtres	261
5 Modification de la charge en huîtres dans les poches	261
 Conclusions et Perspectives	 263
 Annexes.....	 271
 Bibliographie.....	 467

Introduction

Problématique

Les coquilles de mollusques bivalves et en particulier des huîtres servent de support à de nombreux organismes benthiques (Figure 1) vivant soit en épiphytes (algues, éponges, hydraires, crustacés, ... ; Schodduyn, 1931), soit directement dans la coquille calcaire, celle-ci servant de substrat dur aux colonisateurs (Lamy *et al.*, 1937 ; Blake, 1969b ; Blake *et al.*, 1973).

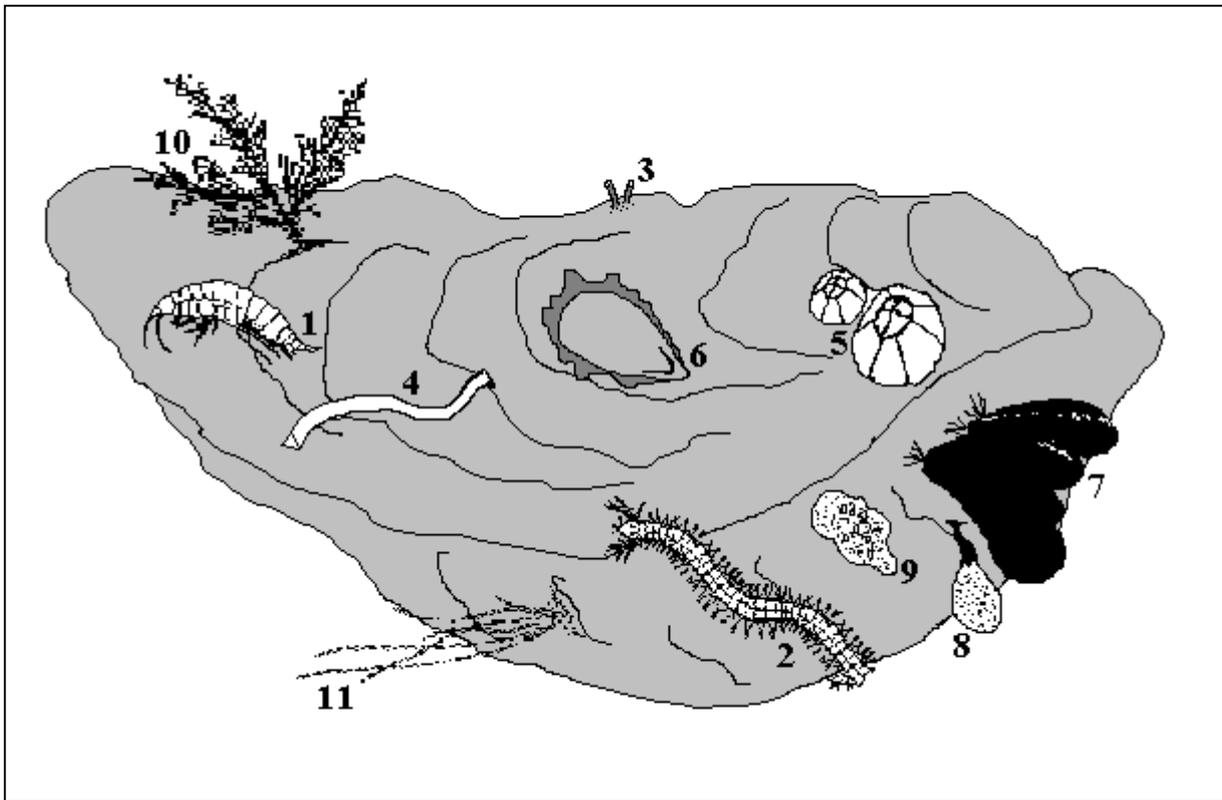


Figure 1 : Les coquilles d'huîtres servent de support à de nombreux organismes benthiques, parmi lesquels on trouve des amphipodes (1), des polychètes errantes (2), des polychètes sédentaires tels que les polydores (3) et les serpulidés (4), des balanes (5), d'autres huîtres (6), des moules (7), des ascidies (8), des éponges (9), des bryozoaires (10), et des algues (11).

Parmi les organismes perforant la coquille des huîtres, on trouve des bryozoaires (Soule *et al.*, 1969), des éponges du genre *Cliona* (Nassanov, 1924 ; Old, 1942 ; Cobb, 1969), des perceurs tels que *Ocenebra erinacea*, *Ocinebrellus inornatus* (Pigeot *et al.*, 2000) ou *Urosalpinx cinerea* (Carriker, 1969), et des annélides polychètes sédentaires de la famille des Spionidae, notamment des espèces du complexe des polydores. Tous ces organismes fragilisent les coquilles, mais seules les polydores sont impliquées dans le « chambrage » (Figure 2) des huîtres creuses *Crassostrea gigas* (Skeel, 1979 ; Handley, 1995 ; Handley *et al.*, 1997 ; Caceres-Martinez *et al.*, 1998), qui forment la quasi-totalité des huîtres cultivées en France.

« Une huître est dite chambrée lorsque l'intérieur de sa coquille présente une ou plusieurs poches ou chambres isolées chacune par une cloison de la cavité de la coquille où se tient l'animal » (Dollfus, 1921).

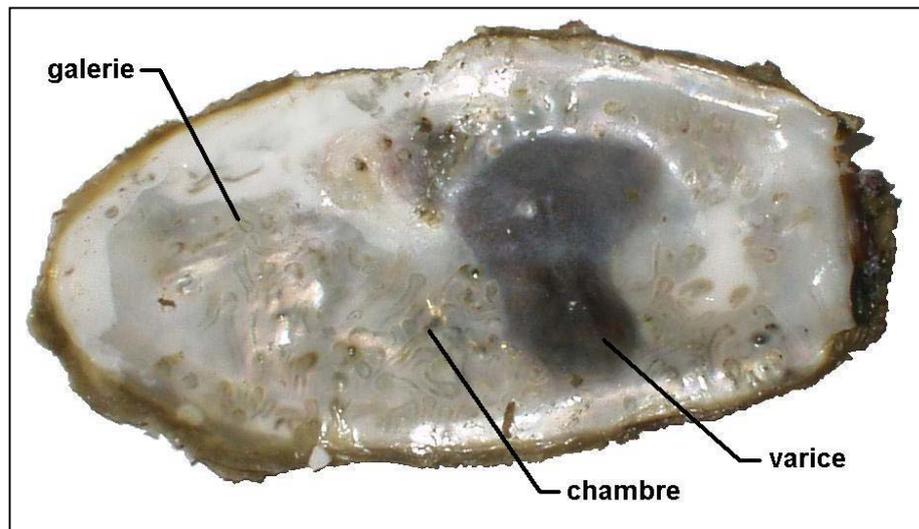


Figure 2 : La face interne d'une coquille d'huître laisse apparaître de petits tubes en U qui sont des galeries de polydore. Ces derniers peuvent les transformer en chambres au fur et à mesure de l'accumulation de vase entre les branches des galeries. Suite à la réaction du mollusque, ces chambres peuvent devenir des varices.

Chaque larve de polydore se fixe sur la coquille d'huître, puis la perfore chimiquement et mécaniquement pour se créer une galerie qu'elle agrandit au fur et à mesure de sa croissance. Les branches en U de son tube s'écartent et de la vase s'accumule dans cet espace (Figure 3a), entraînant un amas de substances fétides riches en hydrogène sulfuré peu agréable lors de l'ouverture des huîtres (Houlbert *et al.*, 1916a ; Blake *et al.*, 1973 ; Handley, 1995). La chambre ainsi formée stimule l'huître qui réagit en sécrétant une nouvelle couche de coquille (Loosanoff *et al.*, 1943 ; Almeida *et al.*, 1996a), provoquant ainsi la formation d'une « varice », c'est-à-dire d'une chambre convexe. L'intérieur de la galerie est tapissé d'une paroi (Figure 3b) qui fait parfois saillie à l'extérieur de la coquille (Daro *et al.*, 1973). La polydore peut changer régulièrement d'orientation dans sa galerie (Daro *et al.*, 1973) dont elle est capable d'obturer les extrémités avec des bouchons de vase.

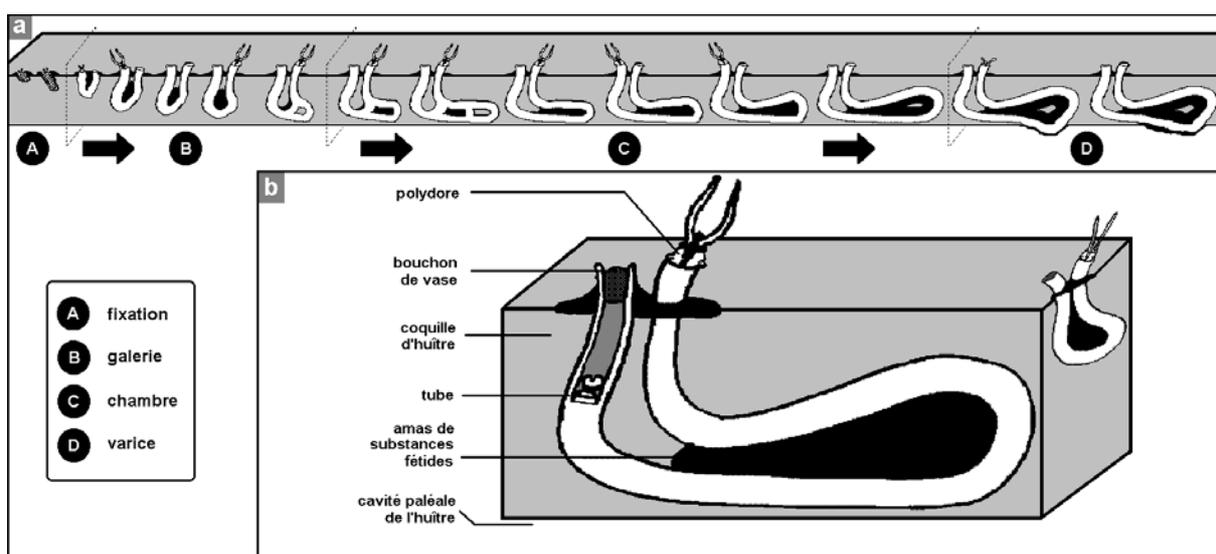


Figure 3 : a) Création et transformation d'une galerie de polydore. b) Vue en coupe de deux galeries creusées par des polydore dans une coquille d'huître. De la vase est accumulée par les polychètes entre les branches de leurs tubes, formant ainsi des chambres visibles sur la face interne de la coquille.

On trouve des traces fossiles d'annélides du genre *Caulostrepsis*, dont les galeries ressemblent à celles des polydore, à partir du Dévonien inférieur (Cameron, 1969) et jusqu'au Tertiaire, dans des coquilles de brachiopodes, d'échinoides et de mollusques (Moore *et al.*, 1962). Les premières polydore semblent apparaître dans des coquilles de mollusque au Miocène (Binder, 2002). Quant aux premières huîtres chambrées, elles dateraient du Pliocène (Boekschoten, 1967) et ont été récoltées en Europe. Il faut attendre le Pleistocène pour observer des huîtres chambrées en Amérique (Lunz, 1941), où des galeries du même type que celles des polydore sont également retrouvées dans des coquilles de clams (Davis, 1967).

En France, le chambrage des huîtres était déjà observé dans les bancs naturels au début du XX^{ème} siècle, comme à Cancale (Houlbert *et al.*, 1916a, b). Ce phénomène n'était à l'époque pas attribué aux polydore. Le manque de nourriture organique, dû à de trop fortes densités ostréicoles, était mis en cause (Houlbert *et al.*, 1916b), ainsi que des annélides du genre *Sclerocheilus* (Houlbert *et al.*, 1916a).

Ce phénomène n'est donc pas nouveau mais il a pris depuis quelques années une dimension qui entraîne la non-commercialisation d'une partie des huîtres trop atteintes par le chambrage. Le REseau MOllusque des Rendements Aquacoles (REMORA) a en effet mis en évidence une diminution de la qualité des coquilles due aux polydore de 1994 à 1999 (Figure 4) au plan national (Manche, Atlantique, Méditerranée ; Fleury *et al.*, 2000) au moment de la principale période de vente des huîtres, en décembre. C'est dans ce contexte que les présents travaux ont débutés en 2000, lors du DEA. Depuis, l'Indice Polydora des huîtres adultes, contrairement à celui des juvéniles, a diminué, reflétant une amélioration globale de la qualité visuelle des coquilles. Néanmoins, de forts niveaux d'infestation demeurent dans certains secteurs bas-normands, comme il sera vu par la suite.

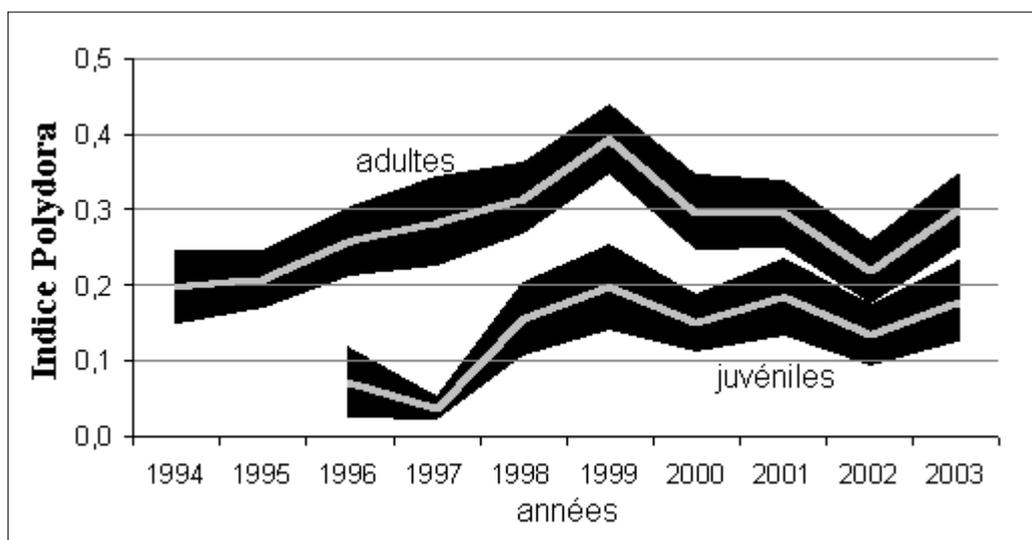


Figure 4 : L'Indice Polydora des huîtres surveillées en France par l'IFREMER dans le cadre du réseau REMORA a eu tendance à augmenter de 1994 à 1999. Contrairement aux huîtres juvéniles, la qualité des coquilles des huîtres adultes tend depuis 2000 à s'améliorer. L'Indice Polydora mesuré en décembre est représenté en gris, et les intervalles de confiance à 95% en noir.

Le chambrage est considéré par certains auteurs comme une maladie qui rend l'huître impropre à la consommation (Houlbert *et al.*, 1916a ; Gilles, 1991). Ce jugement est certainement excessif mais le chambrage rebute de nombreux consommateurs qui n'apprécient alors pas l'aspect de la coquille et surtout l'odeur de la vase libérée sur la chair du mollusque lorsque qu'une chambre est percée par le couteau qui sert à l'ouvrir.

Les polydores contribuent également à la fragilisation des coquilles (Roughley, 1922, 1925), qui résistent ainsi beaucoup moins aux prédateurs (Leloup, 1937) et qui se prêtent moins facilement aux manipulations fréquentes. Certains auteurs pensent par conséquent que les polydores sont en partie à l'origine de fortes mortalités ostréicoles, comme celles observées en Casamance avec l'huître des palétuviers *Crassostrea gasar* (Gilles, 1991 ; Zabi *et al.*, 1992). Cependant, aucun lien de cause à effet n'a été jusqu'à présent prouvé.

De plus, les huîtres infestées par les polydores sont obligées d'allouer une partie de leur énergie à la reconstruction de leur coquille plutôt qu'à leur croissance (Kent, 1979 ; Almeida *et al.*, 1996a). Les huîtres chambrées peuvent paraître amaigries et moins savoureuses (Houlbert *et al.*, 1916a).

Par conséquent, la présence des polydores engendre des pertes économiques (Figure 5). En effet, la mauvaise qualité visuelle des coquilles entraîne des difficultés pour commercialiser les huîtres ou une diminution des prix de vente (Marteil, 1976a), et la fragilisation des coquilles amène à une réduction des quantités d'huîtres produites. De plus, l'affectation d'une plus grande part de l'énergie à la reconstruction de la coquille conduit à la fois à une diminution des prix de vente (les huîtres étant jugées parfois moins savoureuses) et à une diminution des quantités produites (la croissance des huîtres devenant plus faible).

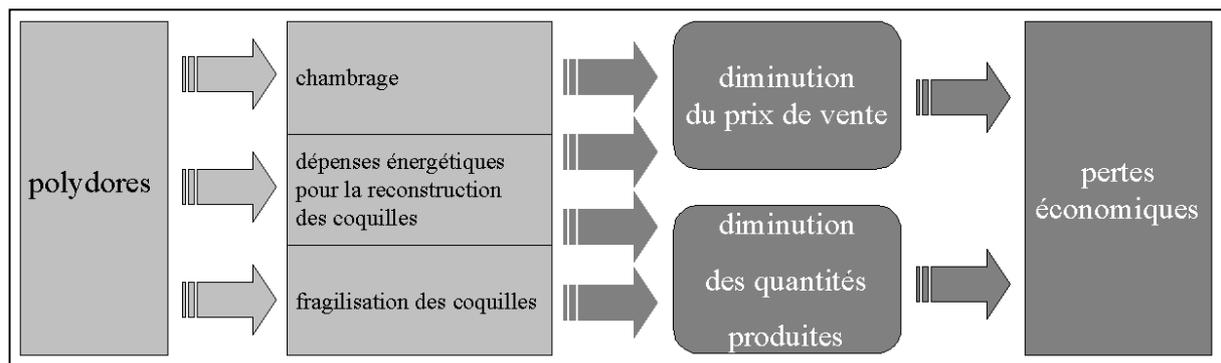


Figure 5 : Schématisation des conséquences économiques de la présence des polydores dans les élevages conchylicoles.

A titre d'exemple, une entreprise conchylicole de taille moyenne de la côte est du Cotentin affichait ainsi 75K€ de pertes liées aux polydores (diminution des prix de vente et impossibilité de commercialiser une partie de la production) pour l'année 2001.

La Basse-Normandie est le premier bassin conchylicole français, avec environ 35 000 tonnes d'huîtres commercialisées en 2000 (Kopp *et al.*, 2001), réparties sur les côtes du Calvados et de La Manche. Cette région est donc particulièrement préoccupée par les problèmes qui affectent les conchyliculteurs.

De plus, le Calvados est un département dont la façade maritime est en partie caractérisée par la présence d'un platier rocheux calcaire (Figure 6) fortement infesté par les polydores, puisqu'il héberge environ 300 000 de ces annélides par m² (Joyeux-Laffuie, 1893). Les courants sont tels que les masses d'eau qui baignent ce platier se dirigent ensuite plus à l'ouest sur la côte est du Cotentin, là où sont situés de nombreux parcs conchylicoles. Cet apport perpétuel d'eaux chargées en larves de polydores sur les zones d'élevage explique probablement les forts niveaux d'infestation observés. Les polydores constituent donc une

menace économique permanente pour la production ostréicole bas-normande, davantage que dans les autres régions.

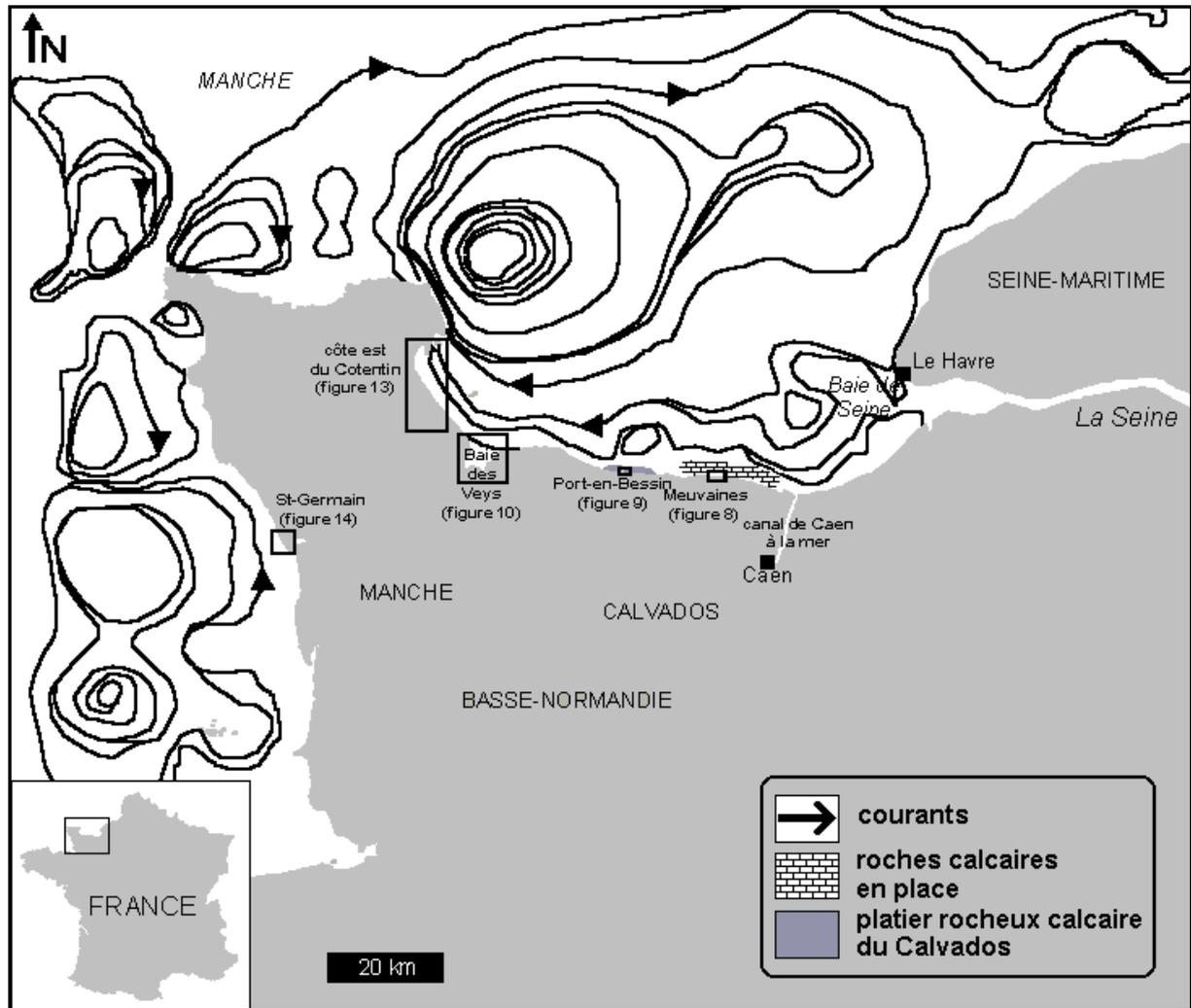


Figure 6 : Localisation des principaux sites d'étude bas-normands. Les courants résiduels (d'après Salomon *et al.*, 1991) sont indiqués, ainsi que l'emplacement du platier rocheux calcaire du Calvados et des roches calcaires en place, au large de Meuvaines.

Avant que ces travaux de thèse ne commencent, deux espèces semblaient affecter le bassin ostréicole de Basse-Normandie : *Polydora ciliata* et *Polydora hoplura* (Dollfus, 1921). Une troisième espèce semblait présente dans certains secteurs, mais demeurerait non déterminée (*Polydora sp.*). Le présent travail s'attache donc en premier lieu à faire un bilan des espèces présentes, ou susceptibles d'être présentes, en Basse-Normandie, dans les coquilles d'huîtres, mais également dans les autres habitats de ces annélides, au moyen d'une étude biogéographique menée à l'échelle mondiale. Un recensement de toutes les espèces de polydore connues à ce jour est proposé. Il doit permettre de mieux cerner les préférences écologiques des polydore. Les principales connaissances déjà acquises sur leur cycle de vie sont présentées au chapitre 1.

Les polydore ont un corps mou et sont de petite taille. Leur maniement requiert donc des outils fins à même de ménager leur fragilité. Mais elles vivent ici dans un substrat dur qui nécessite des moyens agressifs pour accéder aux individus. Les techniques d'extraction

efficaces et de dénombrement de l'endofaune des substrats durs sont rares. Il a donc fallu mettre au point une nouvelle méthodologie. Les techniques communes à l'ensemble des expérimentations qui ont permis l'étude des polydores et le suivi de croissance des huîtres qui les hébergent sont présentées au chapitre 2. Une technique originale de dénombrement y est donc notamment proposée. Elle peut être utilisée pour l'étude d'autres groupes systématiques. Elle combine une extraction qualitative et une extraction quantitative. Le choix d'une mesure biométrique capable de refléter la structure de la population est également présenté dans ce chapitre.

Il existe une forte disparité dans l'infestation des huîtres (Almeida *et al.*, 1998) entre les différents bassins de la façade Atlantique-Manche, et même à l'intérieur d'un bassin où des parcs présentent une infestation quasi-totale du cheptel alors que d'autres en sont exemptes. C'est pourquoi des cartographies de l'infestation ont été entreprises, afin de définir les parcs potentiellement plus exposés que d'autres à de telles infestations en Normandie. De telles cartographies ont permis, dans d'autres régions, de réduire la prévalence et l'intensité de l'infestation dans les cultures de pectinidés en choisissant des zones plus appropriées (Bower *et al.*, 1994b). Les facteurs biotiques susceptibles de régir les distributions observées sont donc étudiés au chapitre 3. Le rôle des transferts de cheptel est également examiné. Les facteurs régissant la distribution des polydores à l'échelle d'une poche d'huître sont étudiés. La compétition avec les épibiontes, notamment pour l'espace et pour la ressource trophique, est examinée.

Les périodes de colonisation varient également beaucoup d'une région à une autre, il a été nécessaire d'entreprendre un suivi de la colonisation à partir d'expériences de colonisation d'huîtres « saines », sous-entendues peu infestées avant leur mise à l'eau. Les résultats de ces suivis, présentés au chapitre 4, ont permis de définir les périodes les plus problématiques pour les conchyliculteurs et les périodes auxquelles des traitements sont envisageables en Normandie. Ils permettent également de définir le cycle biologique des polydores dans un milieu très riche tel que la Baie des Veys. La croissance des polychètes est étudiée, de même que leur durée de vie et la mortalité naturelle de la population. La variabilité spatiale de ce cycle biologique est abordée. La croissance des hôtes est mise en parallèle. La possibilité pour des polydores de coloniser une galerie déjà existante est ici démontrée.

Ces différents chapitres ne sont en fait qu'un préambule nécessaire à l'objectif ultime (chapitre 5) de cette thèse : mettre au point un traitement et établir des recommandations à l'usage des conchyliculteurs bas-normands pour réduire les nuisances dues à la présence des polydores. Ce volet appliqué a de plus permis d'étudier le grégarisme des polydores.

Cette thèse a donc un caractère appliqué et une vocation régionale. Le lecteur y remarquera néanmoins des informations susceptibles de l'éclairer pour la gestion de ce problème dans d'autres régions. En outre, les écologues y trouveront le cycle biologique d'une espèce benthopélagique opportuniste dans un milieu riche anthropisé. Les biologistes s'attarderont sans doute davantage sur la méthodologie employée. Quant aux taxonomistes, ils ne pourront que ressentir le besoin pressant de revoir la classification de ces annélides.

La Conchyliculture en Basse-Normandie

Les paragraphes suivants visent à aider le lecteur dans sa compréhension du manuscrit au cas où il n'aurait point idée de la façon dont la conchyliculture fonctionne, notamment en Basse-Normandie.

Les conchyliculteurs normands élèvent l'huître creuse *Crassostrea gigas* en surélevé sur l'estran. Les huîtres sont conditionnées dans des poches en matière plastique (1 x 0,5 m) disposées sur des tables métalliques à environ 50 cm au-dessus du sédiment (Figure 7).



Figure 7 : Les huîtres sont dans des poches disposées sur des tables à environ 50 cm au-dessus du sédiment. On parle d'élevage en surélevé. Il s'agit ici du point d'étude n°160, à Lestre.

La ponte des huîtres a lieu en été. La température de l'eau n'étant pas suffisante, les jeunes huîtres, appelées « naissain », ne sont pas produites naturellement sur place. Les ostréiculteurs s'approvisionnent donc au près de leurs confrères situés plus au sud (80%) ou bien au près d'écloseries (20% ; Yves Leborgne, communication personnelle). La mise à l'eau des poches de naissain se fait en général entre février et avril. On peut donc considérer que l'huître a ainsi environ 6 mois d'âge.

Les huîtres sont alors mises à pousser pendant un an sur des parcs d'élevage pour devenir ce qu'on appelle du « demi-élevage » qui a donc environ 18 mois d'âge. Les poches d'huîtres sont régulièrement « virées » : les poches sont retournées afin que les macroalgues qui se développent sur la face supérieure des poches meurent en l'absence de lumière en se

retrouvant sur la face inférieure des tables, et afin de faciliter la répartition des huîtres dans les poches pour qu'elles aient une forme homogène. Durant la croissance des huîtres, les poches sont « dédoublées » : les huîtres, trop à l'étroit dans leur poche, sont réparties dans 2 ou 3 poches au maillage plus grand. Cette opération est réalisée en atelier après que les huîtres aient été triées (les mortes sont jetées), « détroquées » (les huîtres collées entre elles sont séparées les unes des autres), et « calibrées » (les huîtres sont classées selon leur poids en différentes catégories afin d'obtenir des lots les plus homogènes possibles).

La densité est alors d'environ 220 huîtres par poche. Les huîtres sont encore gardées entre 10 et 22 mois sur l'estran. Le cheptel est transféré sur des parcs d'engraissement. Les poches continuent d'être régulièrement virées excepté quand les huîtres sont « en lait », c'est-à-dire lorsque les produits génitaux sont accumulés à la fin du printemps, et durant la période estivale où les huîtres sont physiologiquement plus fragiles du fait de la ponte. Ces huîtres adultes ont donc entre 28 et 38 mois d'âge. Les huîtres sont ramenées en atelier où elles sont de nouveau triées et calibrées. Puis elles sont remises en mer sur des parcs de réserve, c'est-à-dire des parcs ostréicoles situés plus en haut de l'estran, durant la période qui précède les ventes (essentiellement en décembre). Les huîtres sont ainsi habituées progressivement à être de moins en moins immergées, et elles sont facilement accessibles en fonction de la demande commerciale.

Les huîtres mettant plus ou moins de temps pour grandir selon les individus, les lots sont définis par leur taille et non par leur âge réel. On trouvera même parfois quelques "boudeuses", c'est-à-dire des huîtres qui "refusent" de grandir. On appellera donc « 18 mois » une huître de demi-élevage, même si elle a en réalité 30 mois d'âge. Il est à noter que le cycle d'élevage se fait beaucoup plus rapidement en Normandie que dans les autres régions conchylicoles françaises, les meilleures croissances d'huîtres sur le littoral Manche-Atlantique étant régulièrement observées en Baie des Veys (Fleury, 2001).

Les stocks normands, évalués à 40 000 tonnes d'huîtres en 2000, sont répartis sur quatre bassins : la côte ouest du Cotentin, la côte est du Cotentin, la Baie des Veys, et Meuvaines (Kopp *et al.*, 2001).

Situation géographique

Afin de faciliter la lecture du présent document, les principaux sites d'étude dont il sera question par la suite sont dès à présent situés. L'intitulé même du sujet se limitant à la Basse-Normandie, le lecteur ne s'étonnera point que les lieux cités appartiennent tous à cette région (Figure 6). Cette description se fera d'est en ouest. Les principales caractéristiques de ces lieux ont été rassemblées dans un tableau synthétique (Tableau 1).

Tableau 1 : Caractéristiques hydro-sédimentaires des principaux sites d'études.

dpt = département (14 : Calvados, 50 : Manche).

lieu	dpt	superficie (km ²)	sources d'eau douce (hors pluviales)	hydrodynamisme	sédiment
Meuvaines	14	0,4	la Provence	fort	sableux
platier rocheux du Calvados	14	10,0	Résurgences de l'Aure & eaux de ruissellements	fort	rocheux
Baie des Veys	Grandcamp	2,7	chenaux d'Isigny (l'Aure & la Vire) et de Carentan (la Taute & la Douve)	moyen	rocheux & sableux
	Géfosse			faible	sablo-vaseux
	Brévands	6,0		faible	sablo-vaseux
	Utah Beach	1,1		-	fort
Côte est du Cotentin	50	2,8	la Bonde, au Nord & la Sinope, au Sud	fort (sauf au Cul-du-Loup)	sableux parfois vaseux
St-Germain	50	0,2	l'Ay	fort	rocheux & sableux

La zone conchylicole dite de « Meuvaines » est située sur les communes de Meuvaines et Ver-sur-Mer. Ce site, en pleine expansion, se limitait durant mes travaux de thèse à 43 parcs conchylicoles, dont 9 de stockage (Figure 8). La surface exploitée était de 0,4 km². Le sédiment y est sableux. Il s'agit d'un milieu battu. Seule la *Provence*, petit cours d'eau, se jette près de ce lieu. Les niveaux d'infestation sur ce site sont présentés au chapitre 3.

Le platier rocheux calcaire du Calvados s'étend du Cap Manvieux à Sainte-Honorine-des-Pertes, en passant par Port-en-Bessin où l'Aure réapparaît (Figure 9). Considérant qu'il s'étend sur 10 km de rivage et 1 km de large, sa surface est estimée à 10 km². Il est situé dans une zone intertidale battue par les flots et lessivée par les eaux de ruissellements, comme en témoigne l'érosion des falaises qui le bordent. Les zones rocheuses sont en général perforées par de nombreux organismes, notamment des algues (Golubic, 1969), des gastéropodes (Craig *et al.*, 1969), des bivalves (Warme *et al.*, 1969), et des polydores (Russell, 1957). Mais ici, ces derniers contribuent davantage que les mollusques et les éponges à la dégradation du littoral (Joyeux-Laffuie, 1893). Les espèces de polydores présentes sur ce site sont indiquées au chapitre 1.

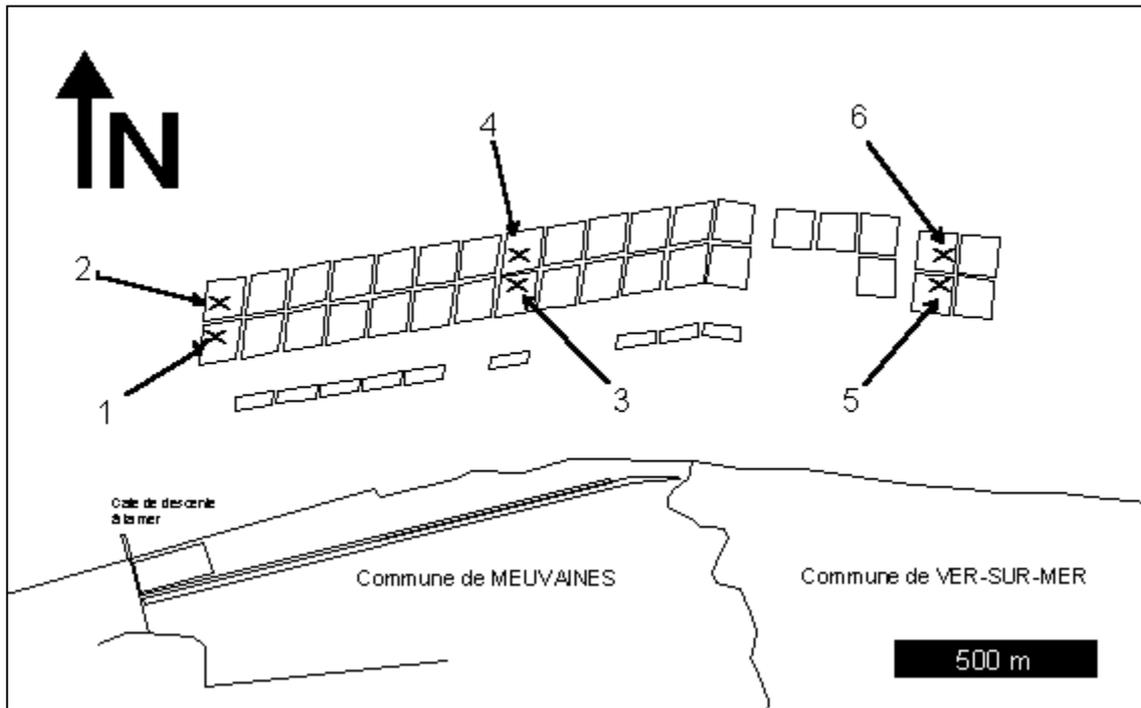


Figure 8 : Localisation des points d'étude n° 1 à 6 dans le secteur ostréicole de Meuvaines, dans le Calvados. D'après la feuille cadastrale n° 02-1 du Quartier de Caen des Affaires Maritimes.

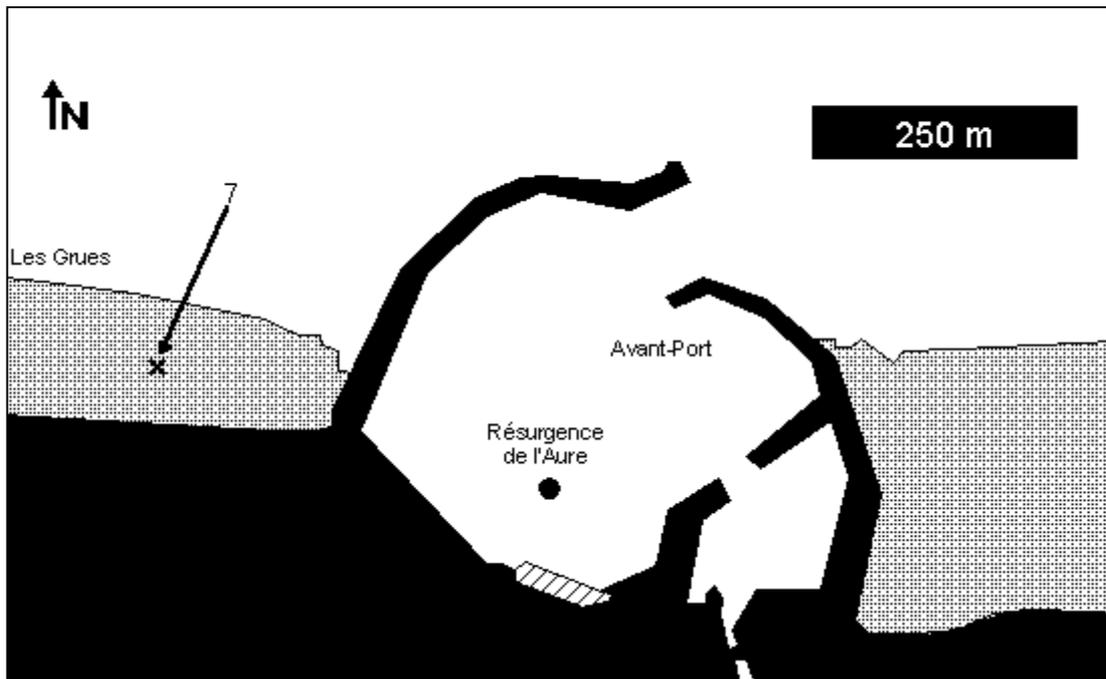


Figure 9 : Localisation du point d'étude n° 7 à Port-en-Bessin, sur le platier rocheux calcaire du Calvados. D'après la carte IGN 1512 O.

La Baie des Veys, située à la limite entre le Calvados et la Manche, s'étend sur environ 30 km². Elle accueille sur son flanc est la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy / Géfosse-Fontenay, et sur son flanc ouest celle d'Utah Beach (Figure 10). Pour plus de commodités, la dénomination « Baie des Veys » sera par la suite réservée à la partie calvadosienne. Plus au sud, au cœur de l'échancrure, se trouve le site de Brevands.

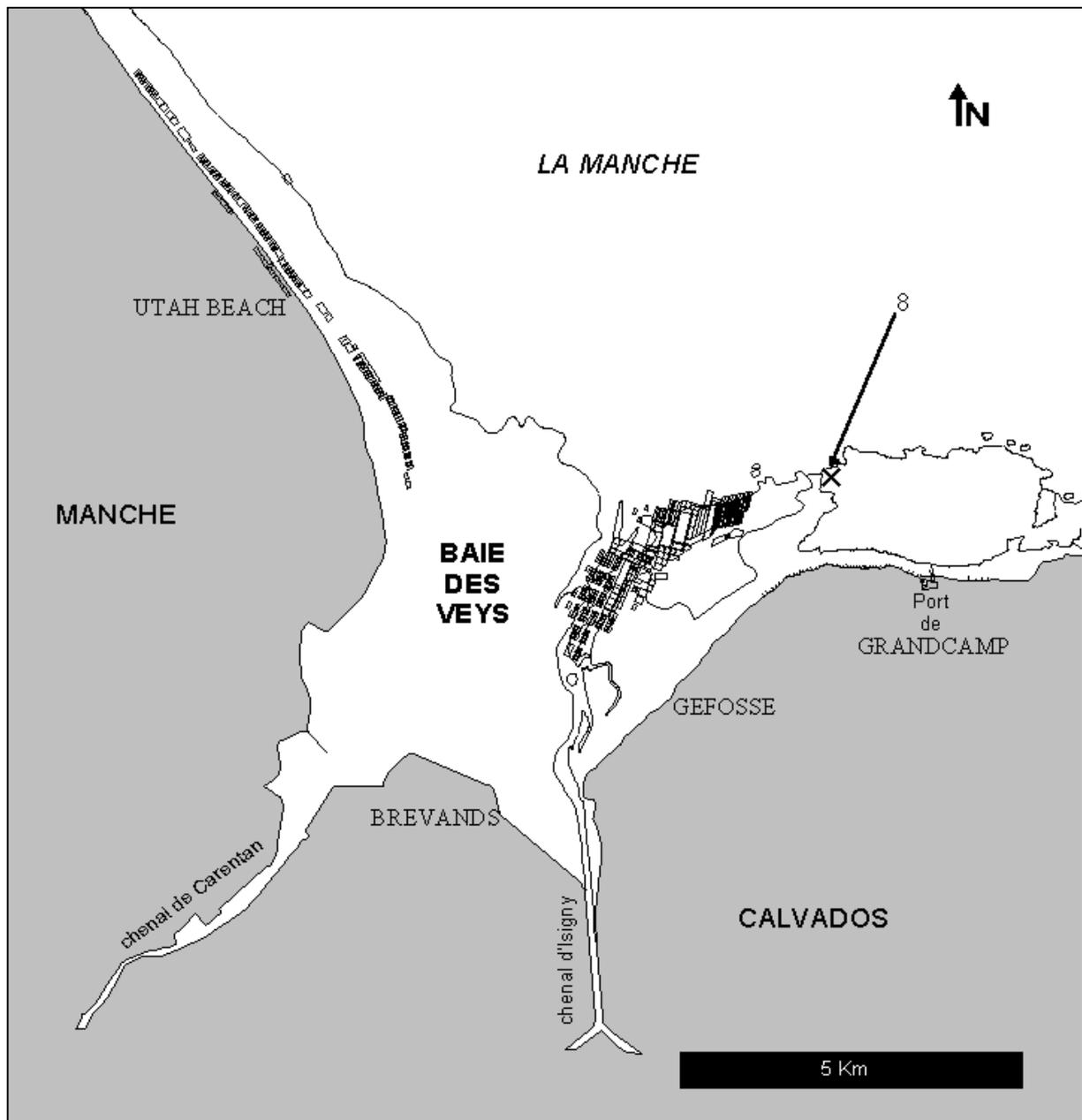


Figure 10 : Vue d'ensemble de la Baie des Veys et localisation du point d'étude n° 8 au large de Grandcamp. D'après les cartes du SHOM.

La Baie des Veys est un milieu estuarien. Elle est donc épargnée d'un fort hydrodynamisme marin. Néanmoins, les sédiments sablo-vaseux se déplacent au gré des courants, changeant ainsi régulièrement la physionomie de la baie. Quatre cours d'eau s'y déversent : l'*Aure* et la *Vire* via le chenal d'Isigny, la *Taute* et la *Douve* via le chenal de Carentan (Figure 10). La baie est alimentée par un bassin versant de plus de 3500 km². Environ 175 parcs à huîtres se trouvent dans cette zone, dont une quinzaine réservés au

stockage (Figure 11). Quelques parcs à moules sont également implantés. Des cartographies et un suivi temporel de l'infestation sont proposés pour ce site aux chapitres 3 et 4.

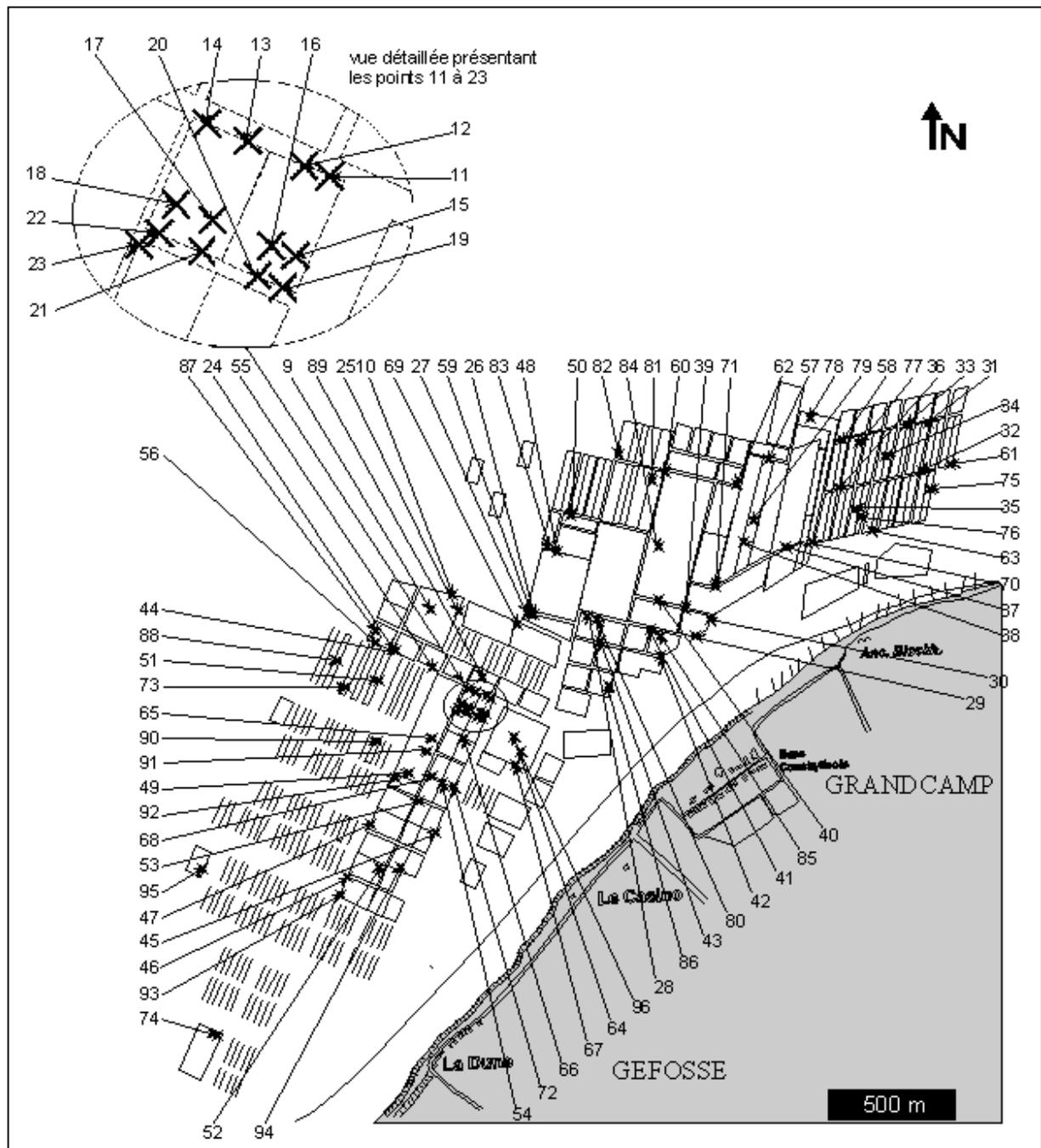


Figure 11 : Localisation des points d'étude n° 9 à 96 dans les secteurs ostréicoles de Grandcamp et de Géfosse, sur le flanc est de la Baie des Veys. D'après la feuille cadastrale n°01-1 du Quartier de Caen des Affaires Maritimes.

La pointe de Brévands (Figure 10) est tapissée d'un grand banc sablo-vaseux où se trouve un important gisement de coques. Sa surface ne cesse de diminuer au fur et à mesure de l'exhaustion du terrain et de l'avancée qui en découle des terres sur la mer.

La plage d'Utah Beach se trouve sur la côte est du Cotentin. Elle accueille 13 concessions de bouchots de moules et 44 parcs à huîtres dont 19 de stockage (Figure 12). Certains sont beaucoup plus profonds que ceux de la Baie des Veys. De nature sableuse, le

sédiment bouge rapidement, entraînant de perpétuels changements topographiques. Aucun cours d'eau n'aboutit en ce lieu. Un suivi temporel de l'infestation est présenté pour ce site au chapitre 4.

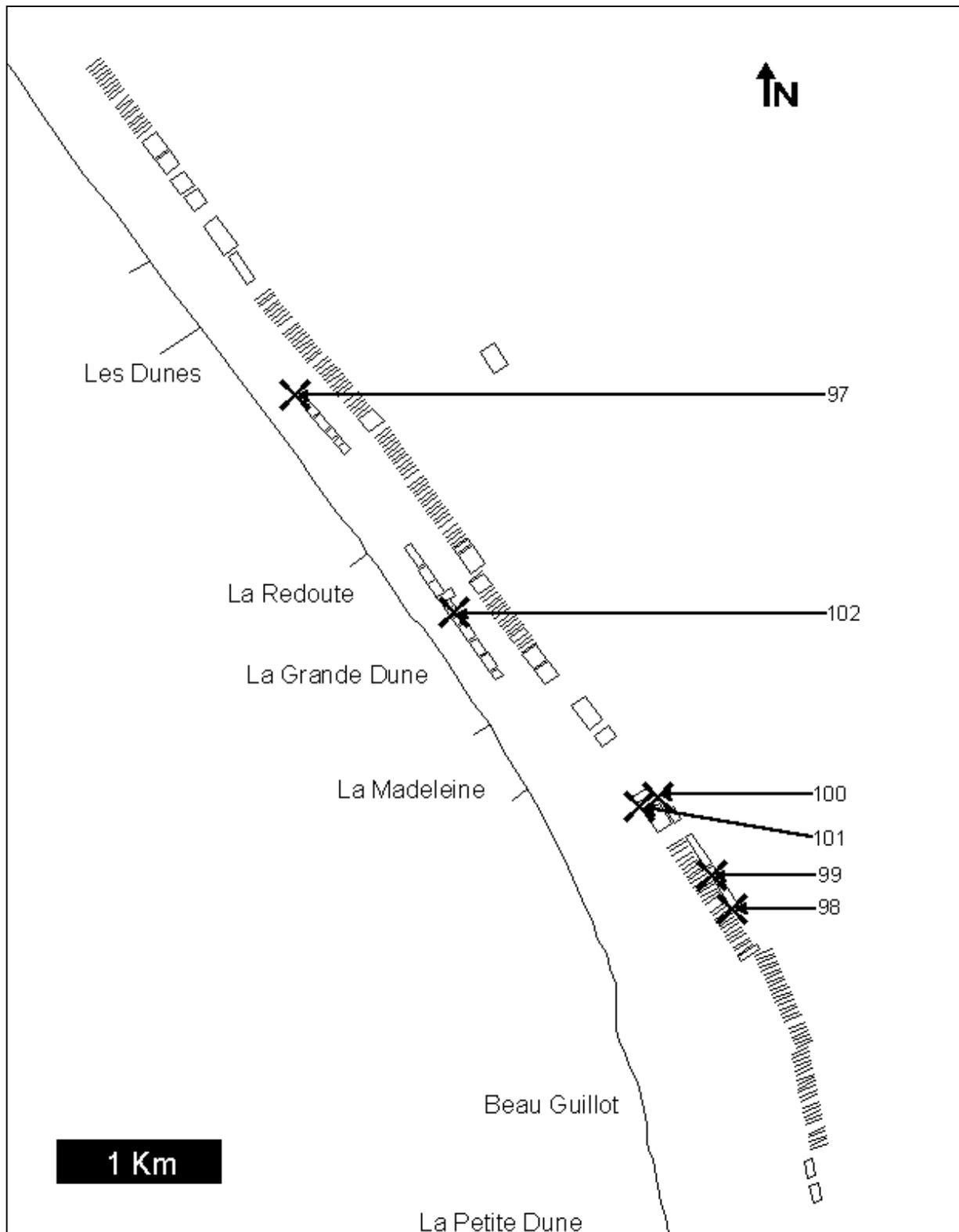


Figure 12 : Localisation des points d'étude n° 97 à 102 dans le secteur ostréicole d'Utah Beach, sur le flanc ouest de la Baie des Veys. D'après les feuilles cadastrales n°27-0 et 28-0 du Quartier de Cherbourg des Affaires Maritimes.

La zone étudiée sur la côte est du Cotentin s'étend de Lestre, au sud, jusqu'à Saint-Vaast La-Hougue, au nord. Cette vaste bande côtière regroupe 290 parcs à huîtres (Figure 13). Dans sa partie sud, à Lestre, le sable y est plus grossier et plus stable qu'à Utah Beach. Un petit cours d'eau, la Sinope, débouche au sud des parcs. Le milieu est plutôt battu. Au nord, le Cul-du-Loup forme une anse protégée par La-Hougue. Ce lieu est propice à l'accumulation de vases. Un petit ruisseau appelé « La Bonde » s'y jette au Pont des Bernes, à la limite entre les communes de St-Vaast et de Quettehou. Une cartographie de l'infestation est proposée pour cette zone au chapitre 3, ainsi qu'un suivi temporel dans le cadre d'expériences de traitements présentées au chapitre 5.

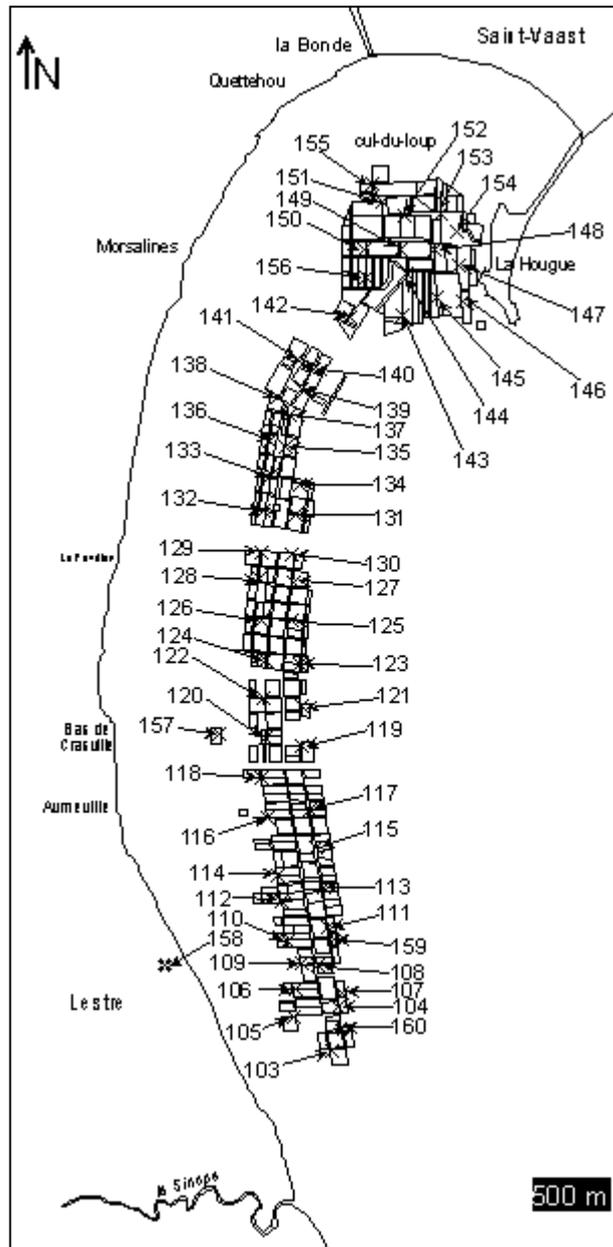


Figure 13 : Localisation des points d'étude n° 103 à 160 dans les parcs ostréicoles de Lestre, Aumeville, Crasville, Morsalines et du Cul de Loup, situés sur la côte est du Cotentin. D'après la feuille cadastrale n° 04-0 du Quartier de Cherbourg des Affaires Maritimes.

St-Germain-sur-Ay-Plage est un site ostréicole de la côte ouest du Cotentin (Figure 14). L'Ay débouche à 2 km au sud des parcs. Le substrat est rocheux ou sableux selon les endroits. Les parcs subissent les assauts des vagues. La plupart des huîtres dites « saines », utilisées au cours des présents travaux, proviennent de ce site.

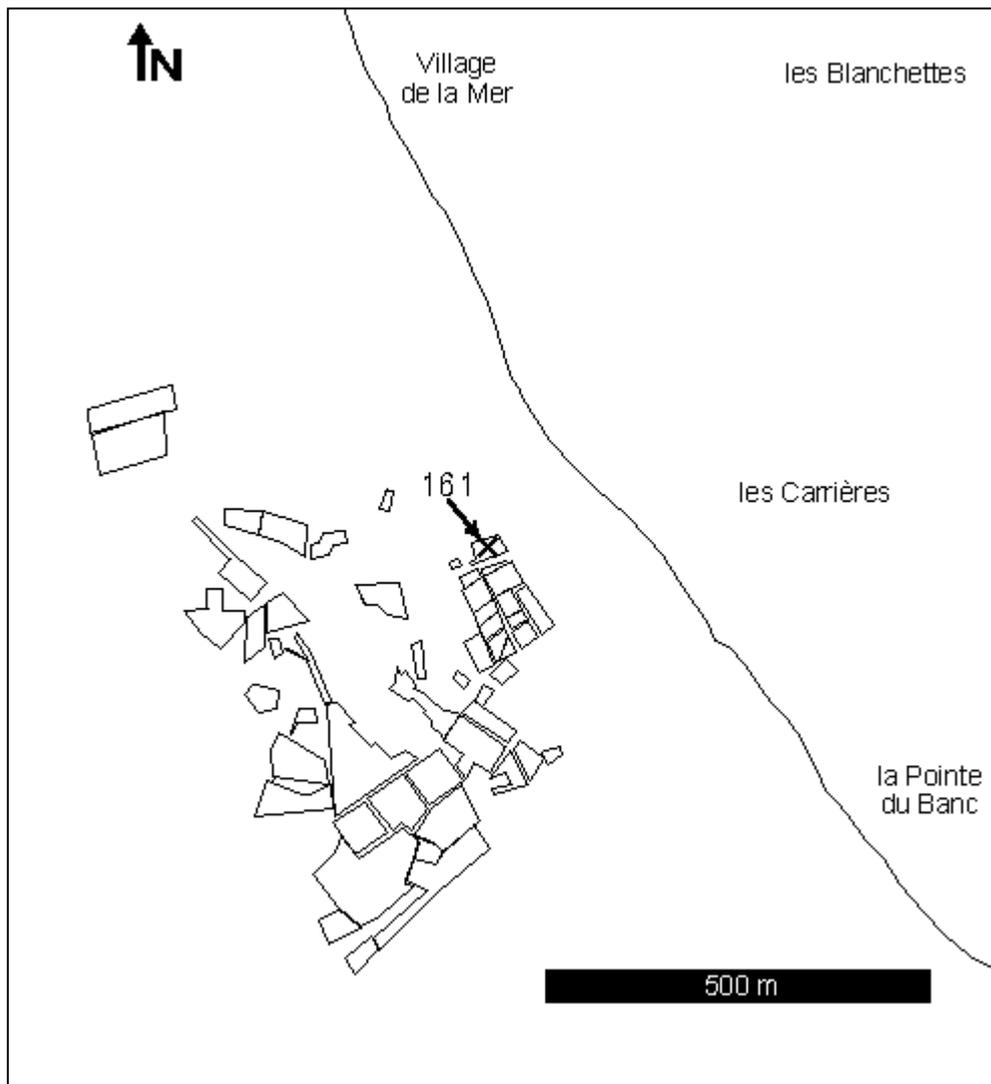


Figure 14 : Localisation du point d'étude n° 161 dans le secteur ostréicole de St-Germain-sur-Ay-Plage, sur la côte ouest du Cotentin. D'après la feuille cadastrale n° 12-0 du Quartier de Cherbourg des Affaires Maritimes.

Chapitre 1 : Présentation des polydores

A/ Systématique

La classification des familles d'annélides qui a été retenue est celle publiée en 1997 par Fauchald et Rouse. Elle se base sur l'analyse cladistique de la morphologie des Polychètes. Elle n'utilise pas les catégories linnéennes. Ainsi, la famille des Spionidae, à laquelle appartiennent toutes les espèces communément appelées « polydores », est considérée comme suit :

Embranchement : **Annelida**, car ce sont des animaux de forme cylindrique qui possèdent un grand nombre de métamères.

Classe : **Polychaeta**, car ils portent de nombreuses soies.

Sous-Classe : **Palpata**, car ils sont munis de palpes.

Super-Ordre : **Canalipalpata**, car leurs palpes ont une gouttière ciliée.

Ordre : **Spionida**, car leur prostomium, clairement démarqué de leur péristomium, ne porte pas de palpe, et car leurs parapodes ont des rames neuropodiales et notopodiales différentes qui ne portent pas de soies composées.

Famille : **Spionidae**, car ils possèdent des soies dentées encapuchonnées, une antenne protostomiale médiane et des palpes péristomiaux, et que leurs parapodes sont spiomorphes.

Les « polydores » forment un complexe monophylétique (Blake *et al.*, 1998) d'espèces caractérisées par la présence d'un cinquième segment sétigère modifié (Figure 15). Ce terme a été défini en tant que nom féminin lors de sa création. Mais, tout comme le terme de « polychète », il peut être employé aussi bien au féminin qu'au masculin.

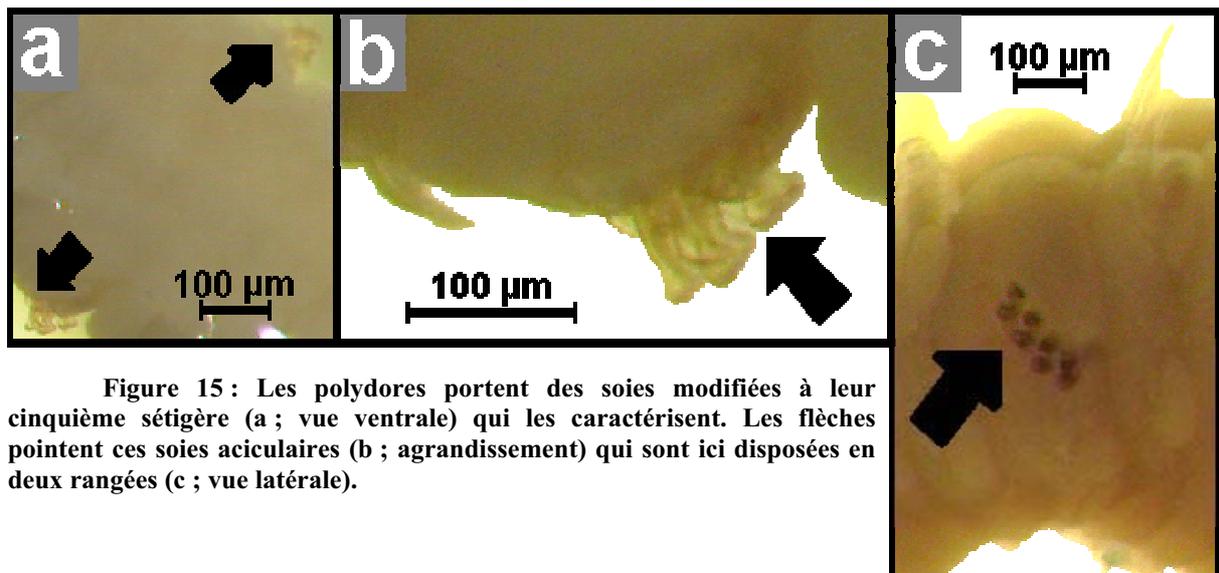


Figure 15 : Les polydores portent des soies modifiées à leur cinquième sétigère (a ; vue ventrale) qui les caractérisent. Les flèches pointent ces soies aciculaires (b ; agrandissement) qui sont ici disposées en deux rangées (c ; vue latérale).

L'anatomie d'une polydore (Figure 16) est ici décrite de la partie antérieure de l'animal vers sa partie postérieure.

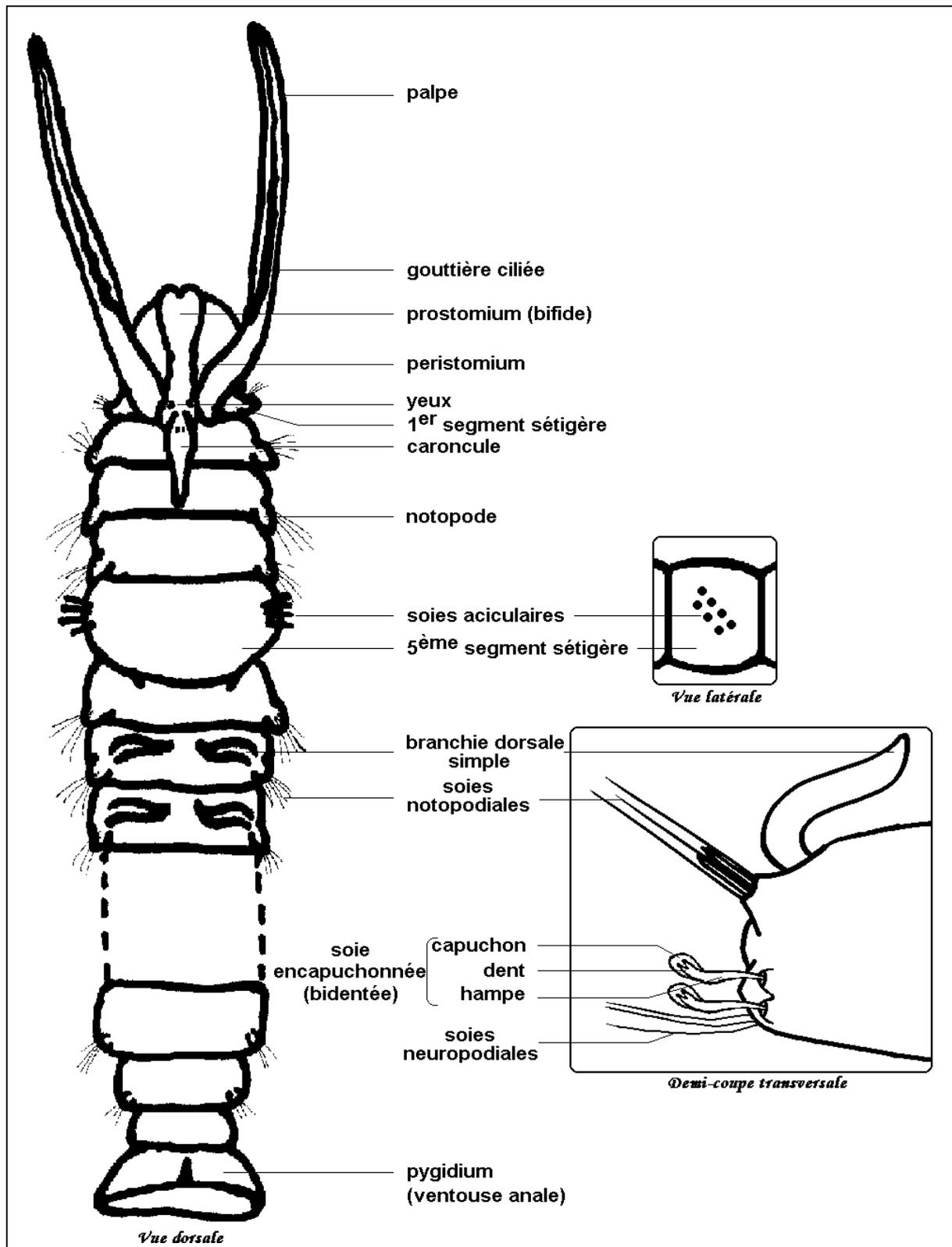


Figure 16 : Anatomie d'une polydore.

Le premier segment, appelé « prostomium », est en avant de la bouche. La forme du prostomium est souvent un élément déterminant dans la description des espèces. Celui représenté sur la figure 16 est bifide, c'est-à-dire fendu en deux parties dans sa région antérieure. Le second segment, appelé le « péristomium », est autour de la bouche. Cette tête porte une paire de palpes qui servent à collecter les particules environnantes. Ces palpes sont parcourus d'une gouttière ciliée qui permet de transporter les particules jusque vers la bouche. Les palpes sont parfois arrachés sur les spécimens collectés (Rullier, 1960). Leur ornementation est néanmoins utilisée par les systématiciens et il importe de les observer si on veut conforter sa détermination (Worsaae, 2001). Il peut s'agir par exemple d'une alternance de bandes noires et claires (Radashevsky *et al.*, 2000b), comme dans le cas de *Polydora brevipalpa* (Zachs, 1933) ou de *Polydora narica* (Light, 1969). La tête porte également des yeux. Ces derniers sont souvent au nombre de quatre, disposés en trapèze. Ils semblent temporaires. Ils disparaissent souvent avec l'âge chez les individus observés en Baie des Veys. Leur fonctionnalité n'a jamais été étudiée. Le prostomium est parfois prolongé dorsalement par une caroncule, sorte de petite excroissance charnue disposée sur la partie médiane de l'animal. Elle peut être munie d'une ou de plusieurs antennes médianes.

Après la « tête », apparaissent les premiers segments sétigères, c'est-à-dire les segments porteurs de soies. C'est leur présence qui justifie d'ailleurs le terme de « polychète ». Ces sétigères comportent latéralement une paire d'extensions appelées « parapodes ». Ces parapodes sont constitués de deux rames. La rame ventrale est appelée « neuropode » car le système nerveux des annélides est ventral, tandis que la rame dorsale est appelée « notopode ». Seuls les notopodes sont visibles dorsalement chez les polydores, formant une sorte de mamelon portant les soies notopodiales, répartie en trois rangées sur la première moitié du corps (Radashevsky, 1995). Les neuropodes portent également des soies appelées « soies neuropodiales ». Le cinquième segment sétigère des polydores est modifié. Il porte des soies spéciales rigides appelées « soies aciculaires » du fait qu'elles sont constituées d'une matière appelée « l'acicule ». Le nombre visible, la forme et l'arrangement de ces soies sont aujourd'hui considérés comme des critères essentiels pour la détermination des espèces. Il faut malgré tout signaler que des travaux ont montré que les formes de ces soies, et même leur nombre visible, résultaient partiellement de l'usure naturelle par frottement des soies des polydores contre les parois de leurs galeries. Les figures 15 et 16 illustrent une disposition de ces soies en deux rangées qui, avec la disposition en fer à cheval, est l'une des plus courantes. Certains sétigères portent également des soies encapuchonnées uni-, bi- ou tridentées sur la rame ventrale des parapodes. L'angle formé par les dents et la hampe de ces soies est un critère qui sert à la détermination des espèces, de même que les numéros des segments qui les portent. Les branchies des polydores sont toujours simples et dorsales. Bien souvent les premières branchies sont plus petites que les suivantes. Là encore, le numéro du segment auxquelles elles apparaissent est déterminant.

Les derniers segments vont en se réduisant plus ou moins pour finir par un pygidium (c'est le nom du dernier segment). Ce segment est en forme ou bien de ventouse anale plus ou moins échancrée (comme sur la figure 16), ou bien de fleur formée de deux ou quatre lobes par exemple. La forme du pygidium est elle aussi considérée comme spécifique. C'est la forme en ventouse de ce pygidium qui avait incité Bosc (1802) à créer un nouveau genre. Les derniers segments sétigères portent parfois des soies dorsales de forme particulière, tels des crochets par exemple chez *Polydora hoplura* (de Claparède, 1870a).

Les principales caractéristiques à observer pour déterminer le genre d'une polydore sont la position des branchies, la forme des soies encapuchonnées, celle des soies modifiées du cinquième segment sétigère, et celle des parapodes. A l'heure actuelle, le complexe des polydores regroupe neuf genres valides. La clef de détermination, donnée à la figure 17, a été

établie d'après les travaux d'Arnofsky, de Blake, de Kudenov et de Radashevsky (Blake *et al.*, 1978, 1999 ; Radashevsky, 1996).

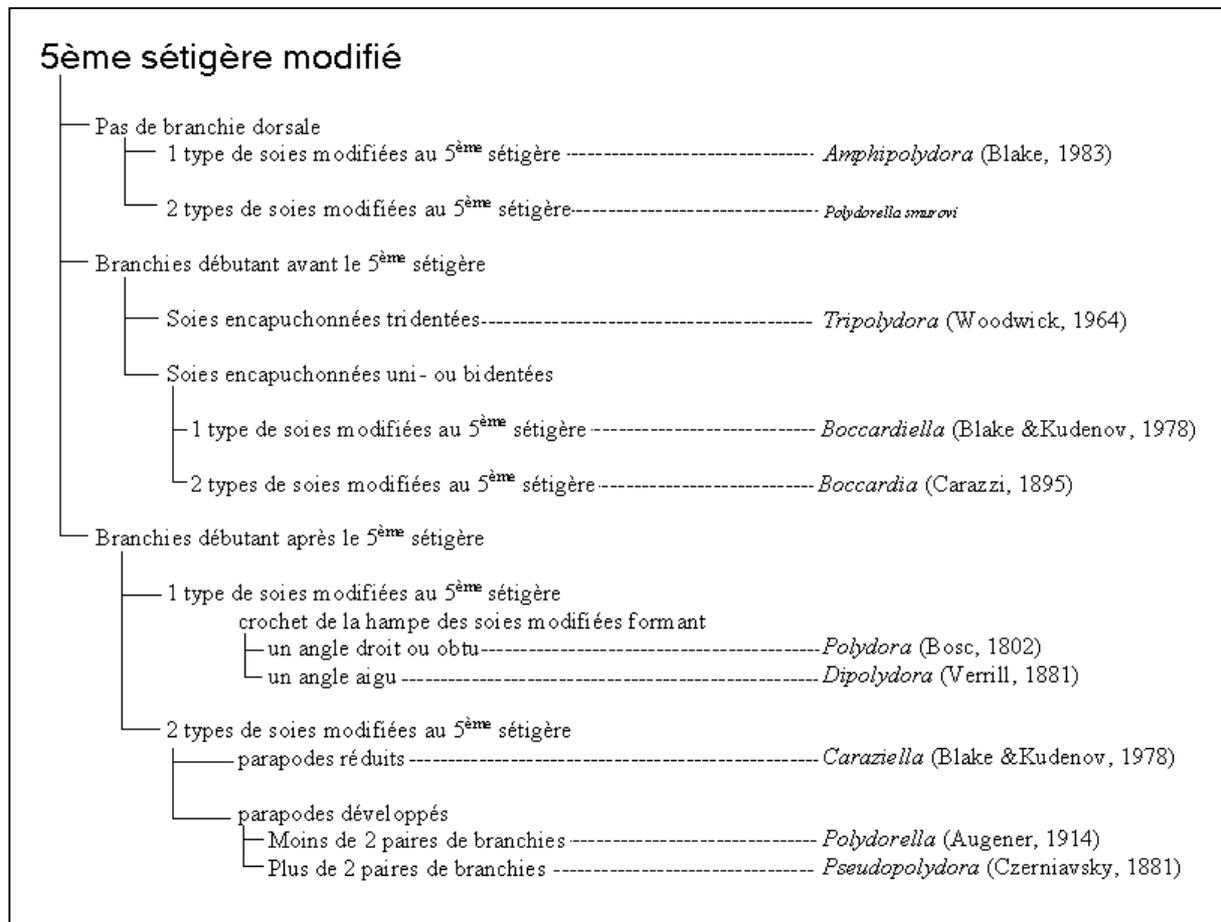


Figure 17 : Clef de détermination des genres de polydores.

La taxonomie a beaucoup évolué depuis la première description d'une polydore par Bosc en 1802. Il est curieux de noter que dans son ouvrage, Bosc ne fait pas mention par exemple du cinquième segment sétigère dont les modifications caractérisent le complexe d'espèces des polydores.

Le premier des genres de polydores à avoir été créé est le genre *Polydora*. Bosc (1802) attribua ce « nom d'une nymphe de la mer de la suite de Nérée » à une annélide qu'il jugea proche des néréides. L'espèce type, *Polydora cornuta* (Bosc, 1802), a longtemps été considérée comme indéterminable au niveau de l'espèce (Hartman, 1959), ce qui n'a pas été sans poser de nombreux problèmes. *Polydora ligni* (Webster, 1879a ; aujourd'hui considérée comme synonyme de *Polydora cornuta*) et *Polydora ciliata* (Johnston, 1838) ont souvent servi d'espèce type à ce genre, mais de façon informelle. A l'heure actuelle, cinquante et une espèces appartiennent au genre *Polydora*.

Le genre *Leucodora*, également orthographié *Leucodorum* ou *Leucodore*, fut créé par Johnston en 1838. Il forma ce nom à partir du grec *leukos* qui signifie *blanc*, et de Dôris, le nom de la mère des Néréides, en raison de la couleur de ces annélides et de leur parenté morphologique évidente avec les néréides. L'espèce type de ce genre était *Leucodora ciliata*, aujourd'hui communément appelée *Polydora ciliata*. En effet, ce genre fut mis en synonymie avec *Polydora* par de Claparède en 1863. Les deux genres ont toutefois continué à être considérés comme distincts pendant quelques années, car certains auteurs refusaient

d'admettre que les branchies des *Polydora* n'étaient pas ventrales mais bien dorsales, comme chez les *Leucodora* (de Quatrefages, 1865). Giard a ainsi décrit une nouvelle espèce en 1881 sous le nom de *Leucodora sanguinea* (aujourd'hui considérée comme synonyme de *Polydora hoplura*). Progressivement, ce nom de genre a disparu. La dernier usage de ce terme date à ma connaissance de 1891 (Vaillant) ; la synonymie entre les deux genres étant clairement rappelée par Mesnil en 1896.

En 1881, Verrill créa le genre *Dipolydora* en prenant *Dipolydora concharum*, l'espèce qu'il avait décrit un an plus tôt sous le nom de *Polydora concharum*, comme espèce type. Il forma ce terme à partir du grec *di* qui signifie *deux fois*, et du nom de genre *Polydora*, pour signifier qu'il s'agissait d'un deuxième genre apparenté à *Polydora*. Mais sa proposition ne fut pas retenue. Webster et Benedict parlent ainsi de *Polydora concharum* et non de *Dipolydora concharum* en 1884. Verrill persiste en vain en utilisant en 1885 le nom de genre qu'il avait créé. Il faut attendre 1996 pour que la synonymie soit levée. En effet, Blake ressuscita alors ce genre en créant une nouvelle combinaison. Les espèces du genre *Polydora* dont le crochet de la hampe des soies modifiées forment un angle aigu furent alors transférées dans le genre *Dipolydora*. Ce dernier regroupe actuellement trente neuf espèces. L'espèce type est toujours *Dipolydora concharum*.

Toujours en 1881, Czerniavsky créa quatre nouveaux genres de polydore : *Protoleucodora*, *Protopolydora*, *Pseudoleucodora*, et *Pseudopolydora*. Les trois premiers n'ont pas été retenus par la communauté scientifique. Ils faisaient référence au caractère primitif (*prôtos* en grec) ou ressemblant (du grec *pseudês* qui signifie *menteur*) de certaines espèces avec celles des genres existants ou ayant existé (*Leucodora* et *Polydora*). Quant à *Pseudopolydora*, elle a été considérée comme un sous genre de *Polydora* avant d'être élevé au niveau du genre par Hartman en 1959. L'espèce type est *Pseudopolydora antennata* (de Claparède, 1870b). Ce genre comprend actuellement dix huit espèces.

Carazzi créa en 1895 le genre *Boccardia*, en hommage au naturaliste italien G. de Boccard. *Boccardia* fut longtemps considérée comme un sous-genre de *Polydora* avant d'être élevé au niveau du genre par Hartman en 1959. L'espèce type est *Boccardia polybranchia* (Haswell, 1885). Ce genre comprend actuellement vingt deux espèces.

En 1896, Mesnil créa le genre *Carazzia*, en hommage à Davide Carazzi qui avait proposé une révision du genre *Polydora* en 1893. Cette création de genre ne tenait pas compte des propositions faites quelques années auparavant par Czerniavsky. Les espèces du genre *Carazzia* ont donc depuis été transférées dans le genre *Pseudopolydora* (Hartman, 1959).

En 1914, Augener créa le genre *Polydorella* à partir du nom *Polydora* et du suffixe latin *ella* qui sert à créer un dérivatif. Ce genre, qui ne comprenait à l'époque qu'une seule espèce (*Polydorella prolifera* ; Augener, 1914) fut mis en synonymie avec *Pseudopolydora* par Blake et Kudenov en 1978. Le genre *Polydorella* a été réutilisé par Tzetlin & Britayev en 1985, mais certains spécialistes comme Blake & Arnofsky (1999) se refusent à abandonner la synonymie, alors que d'autres comme Radashevsky & Fauchald (2000) reconnaissent ce genre. Les travaux les plus récents de description d'une polydore, comme ceux de Gibson & Paterson (2003), emploient la dénomination de *Polydorella*. *Polydorella prolifera* est l'espèce type de ce genre qui comprend actuellement quatre espèces.

Woodwick créa en 1964 le genre *Tripolydora* qui ne comprend qu'une seule espèce : *Tripolydora spinosa* (Woodwick, 1964). Il forma ce nom de genre à partir du grec *tri* qui signifie *trois*, et du nom de genre *Polydora*, en raison de la présence de soies encapuchonnées tridentées chez ce genre s'apparentant à *Polydora*.

Rainer transféra en 1973 certaines espèces de *Boccardia* dans un nouveau genre qu'il nomma *Paraboccardia*, en raison de leur évidente parenté (du grec *para* qui signifie *à côté de*) avec *Boccardia*. Ce genre n'est plus considéré comme valide (Read, 1975).

Blake & Kudenov créèrent en 1978 le genre *Boccardiella*. Le nom *Boccardiella* est formé à partir du genre *Boccardia* et du suffixe latin *ella* qui sert à créer un dérivatif. En effet, cinq espèces de *Boccardia* furent alors transférées dans ce nouveau genre et une nouvelle espèce décrite. Le genre *Boccardiella*, dont l'espèce type est *Boccardiella hamata* (Webster, 1879a), comprend aujourd'hui sept espèces.

En 1978, Blake & Kudenov créèrent également le genre *Carazziella*, ainsi nommé en hommage à Davide Carazzi, et du suffixe latin *ella* qui sert à créer un dérivatif pour ne pas créer un homonyme au genre proposé par Mesnil en 1896. *Polydora citrona* (Hartman, 1941) fut alors transféré dans ce nouveau genre dont elle devint l'espèce type. Le genre *Carazziella* comprend actuellement treize espèces.

En 1983, Blake créa le genre *Amphipolydora*. Il forma ce terme à partir du grec *amphi* qui signifie *des deux côtés*, et du nom de genre *Polydora*, pour indiquer qu'il s'agissait d'un genre apparenté à *Polydora* qu'il trouvait des deux côtés du détroit de Magellan. *Amphipolydora abbranchiata* (Hartman, 1953) est l'espèce type de ce genre qui comprend actuellement deux espèces.

En 1985, Buzhinskaja transféra *Boccardia perata* dans un nouveau genre qu'il nomma *Neoboccardia*. Il forma ce terme à partir du nom de genre *Boccardia* et du grec *neos* qui signifie *nouveau*, pour indiquer qu'il s'agissait d'un nouveau genre apparenté à *Boccardia*. *Neoboccardia* a été remis en synonymie avec *Boccardia* par Blake en 1996.

Sur les 202 espèces de polydorees décrites à ce jour, seules 157 sont à présent considérées comme valides. *Polydora cornuta*, dont il est fait mention ci-dessus a d'ailleurs été re-décrite (Blake *et al.*, 1987) et est aujourd'hui considérée comme valide. Depuis la parution en 1959 du catalogue mondial des annélides polychètes établi par Olga Hartman, toutes les listes de polydorees sont partielles et souvent régionales (Blake, 1971, 1979a, 1980, 1996 ; Blake *et al.*, 1973, 1978 ; Sato-Okoshi, 1999, 2000 ; Radashevsky *et al.*, 2000b, c)¹. Nous verrons par la suite que les espèces de polydorees présentes en Basse-Normandie ne sont pas toutes des espèces originaires des latitudes tempérées et qu'elles n'appartiennent pas qu'au genre *Polydora*. Le transport maritime international aidant, les annélides sont de plus en plus ubiquistes. Les eaux de ballast et les transferts de cheptels sont d'ailleurs considérés comme responsables de la présence d'espèces non-indigènes de polydorees, souvent invasives, dans bon nombre de régions (Bowen *et al.*, 1996 ; Cohen, 1998 ; Oemcke, 1999 ; Wasson *et al.*, 2001). Il a donc semblé nécessaire d'établir une liste mondiale des polydorees. Ce travail a été mené en se basant sur le catalogue mondial des annélides polychètes pour ce qui concerne la période 1802-1959, sur l'analyse de nombreux tirés-à-part et de résumés d'articles et de livres pour la période 1959-2004, et sur l'interrogation des bases de données *Zoological Record Plus*² pour la période 1978-2003. La liste qui suit se veut donc exhaustive, afin de faciliter par la suite les démarches de celles et ceux qui cherchent à identifier des polydorees.

Dans la liste qui suit, il est précisé pour chaque espèce décrite le genre auquel elle est rattachée ou, à défaut, la synonymie en vigueur. Les variantes orthographiques les plus courantes sont également reportées dans cette liste. Un astérisque signale deux espèces fossiles décrites sous les noms de *Polydora biforans* (Gripp, 1967) et *Polydora habichi* (Lissón, 1907), et qui ne sont aujourd'hui plus considérées comme des polydorees (Hillmer *et al.*, 1973 ; Bromley, 1996). Les précisions concernant les découvreurs et la date de description de chacune des espèces seront apportées dans la partie suivante consacrée à la biogéographie des ces annélides.

¹ Seuls les travaux s'intéressant à ne nombreuses espèces ont été cités ici.

² Les bases de données *Zoological Record Plus* sont consultables via internet, moyennant un droit d'entrée. Pour plus d'informations, vous pouvez consulter les sites officiels : www.biosis.org et www.csa.com.

Espèce

Genre ou synonyme

<i>abranchiata</i>	<i>Amphipolydora</i>
<i>achaeata</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>aciculata</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>acus</i>	<i>Boccardia</i>
<i>agassizii</i>	<i>Polydora</i>
<i>aggregata</i>	<i>Polydora</i>
<i>akaina</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>alborectalis</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>alloporis</i>	<i>Polydora</i>
<i>amarincola</i>	voir <i>cornuta</i>
<i>ancistrata</i>	voir <i>colonia</i>
<i>androgyna</i>	<i>Boccardia</i>
<i>anoculata</i>	voir <i>giardi</i>
<i>anophthalma</i>	<i>Boccardia</i>
<i>antennata</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>antennata pulchra</i>	voir <i>pulchra</i>
<i>antonbruunae</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>armata</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>audax</i>	voir <i>ciliata</i>
<i>aura</i>	<i>Polydora</i>
<i>barbilla</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>basilaria</i>	<i>Boccardia</i>
<i>bassarginensis</i>	voir <i>kempi</i>
<i>berkeleyorum</i>	<i>Boccardia</i>
<i>bidentata</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>biforans*</i>	* <i>Ramosulcichnus</i>
<i>bifurcata</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>bihamata</i>	<i>Boccardiella</i>
<i>bioccipitalis</i>	<i>Polydora</i>
<i>blakei</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>brachycephala</i>	voir <i>caulleryi</i>
<i>brevipalpa</i>	<i>Polydora</i>
<i>caeca</i>	voir <i>coeca</i>
<i>caeca magna</i>	voir <i>socialis</i>
<i>caecum</i>	voir <i>coeca</i>
<i>calafia</i>	<i>Carazziella</i>
<i>calcareia</i>	voir <i>ciliata</i>
<i>californica</i>	voir <i>proboscidea</i>
<i>capensis</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>carazzi</i>	voir <i>caulleryi</i>
<i>cardalia</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>carrascoi</i>	<i>Carazziella</i>
<i>carunculata</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>caulleryi</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>cavitensis</i>	<i>Polydora</i>
<i>chilensis</i>	<i>Boccardia</i>
<i>ciliata</i>	<i>Polydora</i>
<i>ciliata brevipalpa</i>	voir <i>brevipalpa</i>
<i>ciliata limicola</i>	voir <i>limicola</i>
<i>ciliata minuta</i>	voir <i>langerhansi</i>
<i>ciliata possjetica</i>	voir <i>bidentata</i>
<i>ciliata spongicola</i>	voir <i>spongicola</i>
<i>ciliatum</i>	voir <i>cornuta</i>
<i>ciliatus</i>	voir <i>ciliata</i>
<i>cirrosa</i>	<i>Polydora</i>
<i>citrona</i>	<i>Carazziella</i>
<i>coeca</i> (Oersted)	<i>Dipolydora</i>

Espèce

Genre ou synonyme

<i>coeca</i> (Webster)	voir <i>neocaeca</i>
<i>coeca magna</i>	voir <i>socialis</i>
<i>coecum</i>	voir <i>coeca</i>
<i>coecus</i>	voir <i>coeca</i>
<i>colonia</i>	<i>Polydora</i>
<i>columbiana</i>	<i>Boccardia</i>
<i>commensalis</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>concharum</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>convexa</i>	voir <i>bidentata</i>
<i>corallicola</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>corniculata</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>cornuta</i>	<i>Polydora</i>
<i>curiosa</i>	<i>Polydora</i>
<i>dawydoffi</i>	<i>Polydorella</i>
<i>derjugini</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>dimai</i>	<i>Polydora</i>
<i>diopatra</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>dorsomaculata</i>	voir <i>flava</i>
<i>dubius</i>	voir <i>ciliata</i>
<i>ecuadoriana</i>	<i>Polydora</i>
<i>elegantissima</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>euryhalina</i>	voir <i>polybranchia</i>
<i>fabricii</i>	voir <i>ciliata</i>
<i>flava</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>flava bidentata</i>	voir <i>bidentata</i>
<i>flava orientalis</i>	voir <i>paucibranchiata</i>
<i>flava söderströemi</i>	voir <i>cardalia</i>
<i>fleckera</i>	<i>Boccardia</i>
<i>fulva</i>	<i>Polydora</i>
<i>fusca</i>	<i>Polydora</i>
<i>gaikwadi</i>	<i>Polydora</i>
<i>gallapagense</i>	<i>Boccardia</i>
<i>giardi</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>gibbsi</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>gigeriosa</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>glandulosa</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>glycymerica</i>	<i>Polydora</i>
<i>goreensis</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>gracilis</i>	voir <i>socialis</i>
<i>guillei</i>	<i>Polydora</i>
<i>habichi*</i>	* <i>Diplocraterion</i>
<i>hamata</i> (Webster)	<i>Boccardiella</i>
<i>hamata</i> (Langerhans)	voir <i>posthamata</i>
<i>hartmanae</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>haswelli</i>	<i>Polydora</i>
<i>hermaphroditica</i>	<i>Polydora</i>
<i>heterochaeta</i>	<i>Polydora</i>
<i>hirsutiseta</i>	<i>Carazziella</i>
<i>hobsonae</i>	<i>Carazziella</i>
<i>hoplura</i>	<i>Polydora</i>
<i>hoplura hoplura</i>	voir <i>hoplura</i>
<i>hoplura inhaca</i>	voir <i>colonia</i>
<i>hornelli</i>	<i>Polydora</i>
<i>huelma</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>hymenobranchiata</i>	<i>Carazziella</i>
<i>jubata</i>	voir <i>chilensis</i>
<i>kaneohe</i>	<i>Polydora</i>

Espèce

Genre ou synonyme

<i>kempi</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>kempi californica</i>	voir <i>kempi</i>
<i>kempi japonica</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>kempi kempi</i>	voir <i>kempi</i>
<i>knoxi</i>	<i>Boccardia</i>
<i>lamellata</i>	<i>Boccardia</i>
<i>langerhansi</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>langerhansii</i>	voir <i>langerhansi</i>
<i>langerhansis</i>	voir <i>langerhansi</i>
<i>laticephala</i>	voir ?
<i>latispinosa</i>	<i>Polydora</i>
<i>ligerica</i>	<i>Boccardiella</i>
<i>ligni</i>	voir <i>cornuta</i>
<i>limicola</i>	<i>Polydora</i>
<i>limnicola</i>	<i>Boccardiella</i>
<i>littorea</i>	voir <i>cornuta</i>
<i>mabinii</i>	<i>Polydora</i>
<i>maculata</i>	<i>Polydora</i>
<i>magellanica</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>magna</i>	voir <i>socialis</i>
<i>magniovata</i>	<i>Boccardiella</i>
<i>melanopalpa</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>monilaris</i>	voir <i>armata</i>
<i>mutica</i>	voir <i>ciliata</i>
<i>muticum</i>	voir <i>ciliata</i>
<i>narica</i>	<i>Polydora</i>
<i>nasuta</i>	voir <i>ciliata</i> ?
<i>natrux</i>	<i>Boccardia</i>
<i>neocaeca</i>	<i>Polydora</i>
<i>neocardalia</i>	voir <i>socialis</i>
<i>normalis</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>notialis</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>novaegeorgiae</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>nuchalis</i>	<i>Polydora</i>
<i>occipitalis</i>	<i>Boccardiella</i>
<i>orientalis</i>	voir <i>paucibranchiata</i>
<i>otakuica</i>	<i>Boccardia</i>
<i>pacifica</i>	<i>Polydora</i>
<i>paradoxum</i>	voir <i>ciliata</i>
<i>patagonica</i>	<i>Carazziella</i>
<i>paucibranchiata</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>paucibranchis</i>	voir <i>polybranchia</i>
<i>paucibranchus</i>	voir <i>polybranchia</i>
<i>penicillata</i>	<i>Polydora</i>
<i>perata</i>	<i>Boccardia</i>
<i>peristomialis</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>phillipensis</i>	<i>Carazziella</i>
<i>pigmentata</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>pilikia</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>pilocollaris</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>plena</i>	voir <i>cardalia</i>
<i>polybranchia</i>	<i>Boccardia</i>
<i>posthamata</i>	<i>Polydora</i>
<i>primigenia</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>proberti</i>	<i>Carazziella</i>
<i>proboscidea</i>	<i>Boccardia</i>
<i>prolifera</i>	<i>Polydorella</i>
<i>protuberata</i>	<i>Dipolydora</i>

Espèce

Genre ou synonyme

<i>pseudonatrix</i>	<i>Boccardia</i>
<i>pugettensis</i>	<i>Boccardia</i>
<i>pulchra</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>punctata</i>	<i>Polydora</i>
<i>pusilla</i>	voir <i>flava</i>
<i>pygidialis</i>	<i>Polydora</i>
<i>quadricirrata</i>	<i>Carazziella</i>
<i>quadrilobata</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>redeki</i>	voir <i>ligerica</i>
<i>reishi</i>	<i>Carazziella</i>
<i>reticulata</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>rickettsi</i>	<i>Polydora</i>
<i>robi</i>	<i>Polydora</i>
<i>rogeri</i>	voir <i>armata</i>
<i>saint josephi</i>	voir <i>saintjosephi</i>
<i>saintjosephi</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>saint-josephi</i>	voir <i>saintjosephi</i>
<i>sanguinea</i>	voir <i>hoplura</i>
<i>semibranchiata</i>	<i>Boccardia</i>
<i>smurovi</i>	<i>Polydorella</i>
<i>sociabilis</i>	voir <i>socialis</i>
<i>socialis</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>socialis plena</i>	voir <i>cardalia</i>
<i>soedertroemi</i>	voir <i>cardalia</i>
<i>spinosa</i>	<i>Tripolydora</i>
<i>spondylana</i>	<i>Polydora</i>
<i>spongicola</i>	<i>Polydora</i>
<i>spongilla</i>	<i>Carazziella</i>
<i>stolonifera</i>	<i>Polydorella</i>
<i>syrtis</i>	<i>Boccardia</i>
<i>tentaculata</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>tetrabranchia</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>tricuspa</i>	<i>Boccardia</i>
<i>tridenticulata</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>triglanda</i>	<i>Polydora</i>
<i>trilobata</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>truncata</i>	<i>Boccardiella</i>
<i>tubifex</i>	voir <i>quadrilobata</i>
<i>umangivora</i>	<i>Polydora</i>
<i>uncata</i>	voir <i>hamata</i>
<i>uncatiformis</i>	voir <i>ligerica</i>
<i>uncinata</i>	<i>Polydora</i>
<i>uschakovi</i>	voir <i>spongicola</i>
<i>uviferum</i>	voir <i>coeca</i>
<i>variegata</i>	voir <i>brevipalpa</i>
<i>vestalis</i>	<i>Amphipolydora</i>
<i>vexillosa</i>	<i>Pseudopolydora</i>
<i>victoriensis</i>	<i>Carazziella</i>
<i>villosa</i>	<i>Polydora</i>
<i>vulcanica</i>	<i>Dipolydora</i>
<i>vulgaris</i>	<i>Polydora</i>
<i>websteri</i>	<i>Polydora</i>
<i>wellingtonensis</i>	<i>Boccardia</i>
<i>wobberi</i>	<i>Polydora</i>
<i>wolokowensis</i>	<i>Polydora</i>
<i>woodwicki</i>	<i>Polydora</i>

Le nombre d'espèces considérées valides chez les polydore évolue de façon exponentielle (Figure 18). On peut considérer quatre époques. La première va de 1802, date de la première description d'une polydore, à 1836, date de la description d'une deuxième espèce. La seconde époque va jusqu'aux années 1860. Très peu de nouvelles descriptions sont alors faites : une tous les quatre ans en moyenne. La troisième époque, qui va des années 1860 à 1959, est marquée par la multiplication des descriptions (trois tous les quatre ans) et le faible nombre de mises en synonymie avec des espèces déjà décrites (en moyenne une tous les sept ans). La publication du catalogue mondial des polychètes par Hartman en 1959 fut l'occasion de faire apparaître bon nombre de problèmes de systématique. Son bilan clarifia la situation et il sembla alors que bon nombre d'espèces n'avaient en fait jamais été décrites. Depuis, les nouvelles descriptions sont donc encore plus fréquentes (une tous les neuf mois en général), et les mises en synonymie, bien qu'également plus fréquentes (une tous les trois ans), ne sont pas très nombreuses. Quel sera à ce rythme le nombre d'espèces reconnues valides chez les polydore dans 20 ans ? Ne faudrait-il pas revoir la taxonomie de ces annélides ? Le quart des descriptions est dû à une seule et même personne : James Blake. Quatre autres taxonomistes (Kudenov, Radashevsky, Woodwick, et Hartman) ont à leur actif un autre quart de ces descriptions.

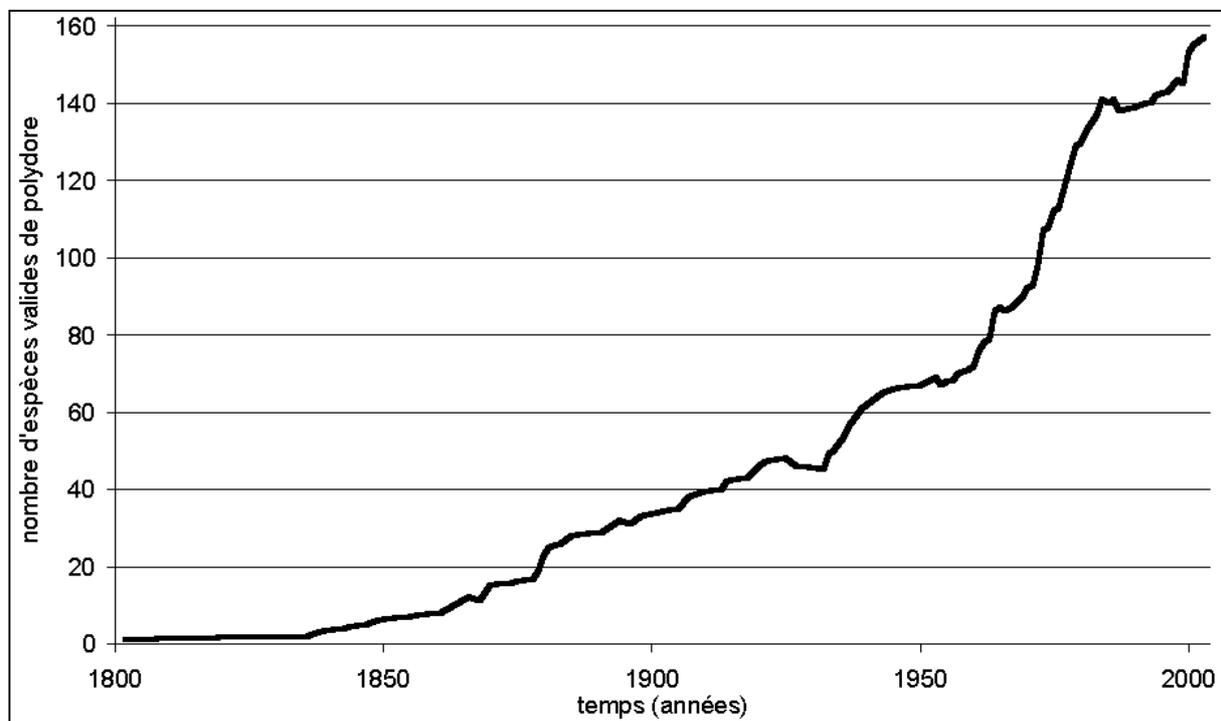


Figure 18 : Évolution du nombre d'espèces de polydore considérées comme valides au cours du temps.

Il ne fait aucun doute que ces spécialistes distinguent bien les espèces qu'ils ont décrites les unes des autres, mais seul parmi eux Radashevsky fait appel aux outils de la génétique pour distinguer ces différents taxa. Ses premiers essais (Manchenko *et al.*, 1993) n'ont pas permis de mieux distinguer *Polydora ciliata* de *Polydora limicola* (Annenkova, 1934) qui sont facilement confondues lors d'un examen morphologique (Radashevsky, 1987). Mais depuis, la génétique a apporté des éléments intéressants sur l'évolution de la détermination et de la systématique de ces Spionidae. L'étude du caryotype de *Dipolydora commensalis* (Andrews, 1891b) a, par exemple, permis de mettre en évidence la signification de la polyploïdie chez les polydore (Korablev *et al.*, 1996). Le nombre de gènes pourra donc

sûrement à l'avenir être utilisé pour distinguer des espèces morphologiquement indistingables, comme l'a montré une étude génétique de deux espèces allopatriques (Manchenko *et al.*, 1994) : *Polydora glycymerica* (Radashevsky, 1993) et *Polydora vulgaris* (Mohammad, 1972). Les chromosomes sexuels n'ont été que récemment découverts chez les polydore (Korablev *et al.*, 1999) lors d'une étude de *Polydora curiosa* (Radashevsky, 1994a). C'est d'ailleurs l'un des rares cas d'hétérogamétie mâle (XY) signalé chez les polychètes et c'est en tout cas le premier chez les Spionidae. Ce type d'étude ne fait donc que commencer mais *Polydora cornuta* est d'ores et déjà utilisée comme modèle biologique dans des études de génétique (Irvine *et al.*, 2001).

Certaines isoenzymes peuvent aussi être utilisées comme des caractères espèces-spécifiques pour discriminer de façon non-équivoque des espèces de polydore parentes (Manchenko *et al.*, 1998). C'est pour cette raison que des études (Manchenko, 2001 ; Manchenko *et al.*, 2002) ont été menées sur les isoenzymes de *Polydora brevipalpa* (Zachs, 1933), ainsi que celles de *Dipolydora melanopalpa* (Manchenko & Radashevsky, 2002) et *Dipolydora carunculata* (Radashevsky, 1993). Ces deux dernières espèces ne se distinguent d'ailleurs dans la pratique que de cette façon. Ces nouvelles techniques posent évidemment un problème délicat : l'impossibilité de nommer une espèce de polydore sur de simples critères morphologiques, ce qui était jusqu'à présent la règle. Elles amènent à une remise en cause de plus en plus fréquente de la systématique de certaines espèces (Bhaud, 2000b), comme cela a été le cas par le passé pour *Capitella capitata* (Fabricius, 1780). Cette dernière est aujourd'hui considérée comme un complexe de plus d'une dizaine d'espèces jumelles qu'il n'est pas possible de différencier morphologiquement les unes des autres mais qui présentent des différences génétiques et écologiques (Grassle *et al.*, 1976 ; Gamenick *et al.*, 1997). Chez les polydore, une étude des isoenzymes de *Polydora ciliata* (Mustaquim, 1988) a semé le doute sur l'identité de cette espèce dont la forme non-perforante semblerait génétiquement similaire à *Polydora cornuta*. Cette forme non-perforante serait d'ailleurs plus proche de *Polydora limicola* que de la forme perforante de *Polydora ciliata*. *Polydora cornuta* elle-même présente de grandes variations morphologiques et génétiques (Rice, 1978 ; Rice *et al.*, 1980) et correspond certainement dans sa définition actuelle à un complexe d'espèces.

B/ Biogéographie

Au cours de la présente étude, cinq espèces de polydore ont été trouvées dans les élevages conchylicoles bas-normands, dont quatre ont pu être identifiées de façon certaine d'après les critères morphologiques actuellement admis : *Polydora ciliata*, *Polydora hoplura*, *Boccardia polybranchia*, et *Boccardia semibranchiata* (Guérin, 1990). La cinquième serait du genre *Boccardia* mais elle n'a pu être identifiée au niveau de l'espèce, faute d'individus entiers en bon état.

J'ai retrouvé *Polydora ciliata* là où elle avait déjà été signalée, c'est-à-dire dans le platier rocheux calcaire du Calvados et dans les coquilles d'huîtres. *Polydora ciliata* serait originaire du nord de l'Europe, mais elle a rapidement été détectée à l'autre bout du monde, en Australie (Haswell, 1885). *Polydora ciliata* semble ubiquiste, mais les déterminations la concernant ne sont pas toujours certaines. Comme il a été signalé précédemment, la définition de cette espèce est certainement à revoir. Elle a notamment été confondue pendant des années avec *Polydora websteri* en Amérique du Nord. Elle est probablement parfois confondue avec *Polydora limicola* sur les côtes de l'Europe de l'ouest (Radashevsky, 1987). Elle est capable de vivre dans des milieux dessalés, puisqu'elle a été trouvée à Nantes dans La Loire (Fonseca-Genevois *et al.*, 1987). Cette espèce, s'il s'agit bien d'une seule espèce, présente donc de grandes capacités d'adaptations.

J'ai également trouvé *Polydora hoplura* dans les coquilles d'huîtres de la région, comme cela avait déjà été signalé. Quant à *Boccardia polybranchia*, elle était déjà connue dans la région mais pas dans les coquilles d'huîtres où je l'ai trouvée (à la fois sur la côte ouest du Cotentin au point 161, en Baie des Veys, et sur la côte est du Cotentin). Cette espèce dominait parfois au sein de la population des polydore, notamment en décembre. Je l'ai également trouvée en abondance dans le platier rocheux calcaire du Calvados. C'est la première fois qu'il est fait mention de cette espèce dans un tel habitat.

J'ai trouvé en de rares occasions quelques exemplaires de *Boccardia semibranchiata* dans les coquilles d'huîtres élevées en Baie des Veys. Cette espèce n'avait jamais été signalée en Manche. Elle semble limitée aux côtes françaises, mais il va falloir attendre quelques années pour qu'elle soit prise en compte dans les inventaires faunistiques réalisés dans d'autres régions du globe, car sa description est récente et rédigée en français. Sa présence dans les coquilles d'huîtres n'a été signalée que récemment.

On trouve également en Normandie d'autres espèces de polydore (voir Annexe 1), a priori en dehors des coquilles d'huîtres : *Boccardiella ligerica* (Ferrounière, 1898), *Dipolydora armata* (Langerhans, 1880), *D. caulleryi* (Mesnil, 1897), *D. coeca* (Oersted, 1843), *D. flava* (de Claparède, 1870b), *D. giardi* (Mesnil, 1893), *Pseudopolydora antennata* et *P. pulchra* (Carazzi, 1893).

Il y aurait donc au moins douze espèces identifiées en Basse-Normandie dont la clef de détermination est la suivante :

1. Branchies débutant avant le cinquième sétigère :	
oui	2
non	3
2. Branchies présentes au quatrième sétigère :	
oui	4
non	<i>Boccardiella ligerica</i>
3. Nombre de types de soies modifiées au cinquième sétigère :	
un	5
deux	6
4. Branchies présentes :	
sur la moitié du corps	<i>Boccardia semibranchiata</i>
jusque dans la région postérieure	<i>Boccardia polybranchia</i>
5. Crochet de la hampe des soies modifiées formant un angle :	
droit ou obtu	7
aigu	8
6. Présence de bandes transversales foncées sur le dos :	
oui	<i>Pseudopolydora pulchra</i>
non	<i>Pseudopolydora antennata</i>
7. Présence de soies dorsales spéciales en crochet dans la région postérieure :	
oui	<i>Polydora hoplura</i>
non	<i>Polydora ciliata</i>
8. Présence de soies dorsales spéciales en crochet dans la région postérieure :	
oui	9
non	<i>Dipolydora giardi</i>
9. Présence de nombreuses soies fines aux derniers sétigères :	
oui	<i>Dipolydora flava</i>
non	10
10. Présence de soies en poinçon formant un cône :	
oui	<i>Dipolydora armata</i>
non	11
11. Soies du cinquième sétigère se terminant en forme de :	
brosse	<i>Dipolydora caulleryi</i>
cuillère	<i>Dipolydora coeca</i>

1. Habitats

Parmi les polydores, environ un quart est connu pour présenter à la fois des formes perforantes et des formes non-perforantes. Cela témoigne encore des grandes capacités d'adaptation de ces polychètes. Un peu moins d'un tiers possèdent des formes exclusivement perforantes et également un peu moins d'un tiers des formes exclusivement non-perforantes (Figure 19). Le type d'habitat d'environ une espèce sur six est inconnu à ce jour, soit parce que seule la phase planctonique a été récoltée dans la nature, soit parce qu'il n'a pas été possible de déterminer si l'espèce perforait ou non le substrat dans lequel elle se trouvait, ou, plus rarement, en l'absence totale d'information sur la récolte des spécimens, comme par exemple pour *Dipolydora saintjosephi*, *Polydora hermaphroditica* et *Polydora posthamata* (Blake *et al.*, 1973).

Les informations relatives à l'habitat de chaque espèce ont été représentées sur les cartes de distribution géographique (Annexe 1 ; à l'exception des espèces bas-normandes présentées dans les pages suivantes).

Parmi les espèces de polydores,

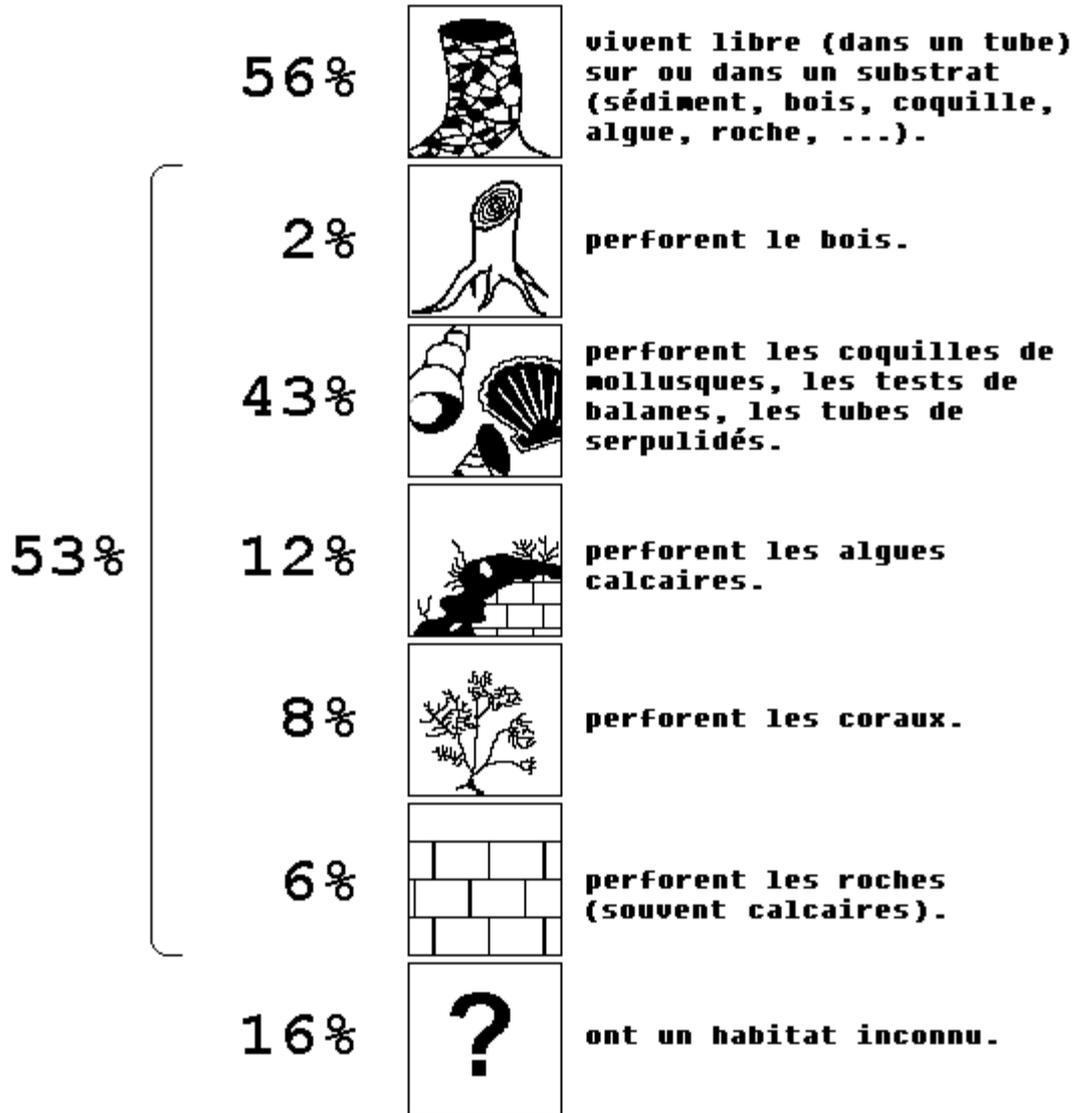


Figure 19 : Habitats fréquentés par les polydores.

Les formes non perforantes de polydores construisent un tube à la surface du sédiment, de roches ou de coquilles de mollusques. Les densités peuvent être importantes puisqu'il a déjà été dénombré plus de 2400 *Dipolydora armata* sur une seule coquille d'*Haliotis iris* (Read, 1975). De nombreuses espèces de polydores sont capables de vivre en l'absence de culture de bivalves et la plupart des milieux (Annexe 2) sont à même d'abriter des populations de géniteurs qui pourraient affecter par la suite les élevages conchylicoles. Les larves de *Polydora websteri* sont par exemple capables de se fixer dans un sédiment fin (Blake, 1969a), puis de coloniser des huîtres. Toutefois, les sables fins bien calibrés en profondeur sont peu propices pour loger des polydores adultes (Ambrogi *et al.*, 1983).

Plus de la moitié des espèces de polydores est capable de perforer au moins un type de substrat. Il s'agit essentiellement de coquilles de mollusques et d'algues corallinacées (Annexe 2). Quelques espèces perforent également certains coraux, ainsi que des roches. Ce type d'habitat leur procure une protection contre la prédation et la déshydratation. Le platier rocheux calcaire du Calvados héberge une importante population de *Polydora ciliata* et de *Boccardia polybranchia* (Figure 20). Les infestations de coquilles de bivalves reportées dans la littérature scientifique ne concernent pas que les huîtres. Les moules présentes sur les pieds des tables ostréicoles en Baie des Veys, ainsi que celles qui croissent à Port-en-Bessin, sont parfois infestées par des polydores (Figure 21).

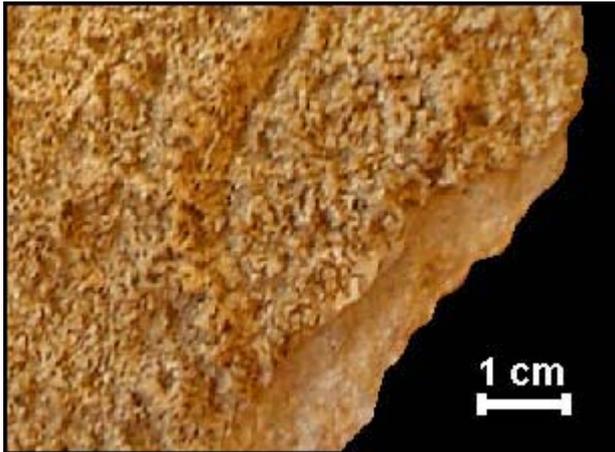


Figure 20 : Fragment du platier rocheux calcaire du Calvados, présentant de nombreuses traces de galeries creusées par des polydores.

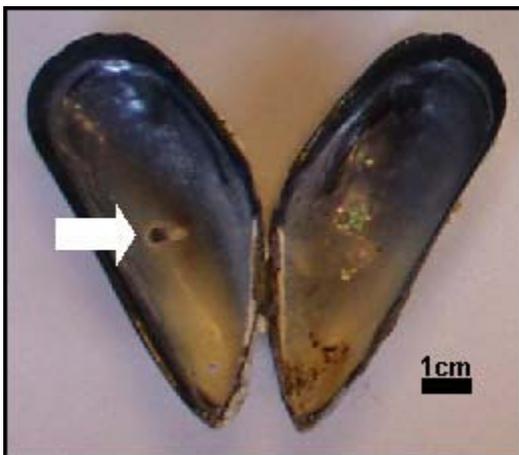


Figure 21 : Coquille de moule provenant de la Baie des Veys et présentant des traces d'infestation par des polydores. La flèche montre une chambre créée par l'un d'eux.

Les algues corallinacées, fréquentes en Normandie, peuvent être perforées par des polydores. Sous d'autres latitudes, les polydores colonisent également les coraux.

Les polydores ne sont donc pas présentes que dans les mollusques cultivés. En Normandie, on les trouve essentiellement dans le platier rocheux calcaire du Calvados et dans les coquilles d'huîtres. Mais elles colonisent aussi les moules (Figures 21 et 22), les lutraires (observations faites sur des individus ramassés à Utah Beach parmi les laisses de mer après une tempête), les crépidules, les littorines et les patelles (observations faites à Port-en-Bessin), ainsi que les coques (observations faites à Brevands) et les ormeaux (observations faites notamment par Clavier *et al.* (1985) en Bretagne Nord).

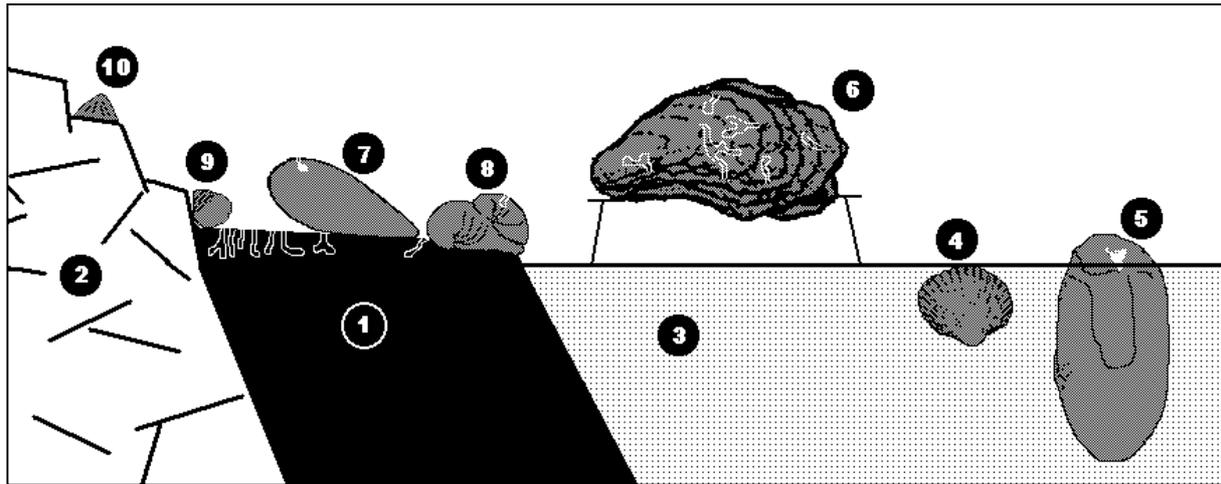


Figure 22 : Les polydores (traces de galeries dessinées en blanc) peuvent rencontrer différents substrats en Basse-Normandie. Ils les colonisent plus ou moins en fonction entre autre de leur nature et de leur mode de vie (voir texte). 1 : platier rocheux calcaire du Calvados ; 2 : roche non-calcaire ; 3 : sable ; 4 : *Cerastoderma edule* (coque ; fouisseur) ; 5 : *Lutraria lutraria* (lutraire elliptique ; fouisseur émergeant en partie au-dessus du sédiment) ; 6 : *Crassostrea gigas* (huître creuse ; coquille rugueuse) ; 7 : *Mytilus edulis* (moule ; coquille lisse) ; 8 : *Crepidula fornicata* (crépidule) ; 9 : *Littorina littorea* (bigorneau) ; 10 : *Patella sp.* (patelle).

Cependant, les niveaux d'infestations diffèrent selon les substrats perforés (Tableau 2). Les fouisseurs sont moins touchés que les autres mollusques car seules les parties sortant du sédiment sont infestées, comme j'ai pu le constater sur des lutraires et comme il a déjà été observé chez d'autres bivalves (Davis, 1969 ; Mouritsen, 2002). Certains organismes comme les patelles sont à des niveaux bathymétriques qui n'optimisent pas la survie des polydores. Ils sont donc peu infestés par les polydores. La structure de la coquille est également un facteur déterminant. L'arrangement des prismes de calcite chez les huîtres (Medcof, 1946b ; Travis *et al.*, 1969) favorise la pénétration des polydores dans la coquille (Figure 23), au contraire de ce qui est observé chez les moules (Kobayashi, 1969). Ces dernières ont une coquille beaucoup plus lisse, ne présentant que beaucoup plus rarement les microcavités favorables à la fixation des larves de polydores.

Tableau 2 : Densités maximales de polydores observées en Normandie dans différents substrats (roches et coquilles) et pourcentage de ces derniers présentant une infestation * : animaux de taille commerciale. nm = nom mesuré.

habitat en Normandie		pourcentage de la population infestée	densité maximale observée en Normandie
platier rocheux calcaire		100%	300 000 / m ²
coquilles	<i>Crassostrea gigas</i> *	95%	600 / coquille
	<i>Haliotis tuberculata</i> *	80%	55 / coquille
	<i>Crepidula fornicata</i>	nm	50 / coquille
	<i>Mytilus edulis</i> *	25%	10 / coquille
	<i>Littorina littorea</i>	40%	2 / coquille
	<i>Lutraria lutraria</i>	25%	2 / coquille
	<i>Patella vulgata</i>	25%	2 / coquille
	<i>Cerastoderma edule</i> *	<1%	1 / coquille

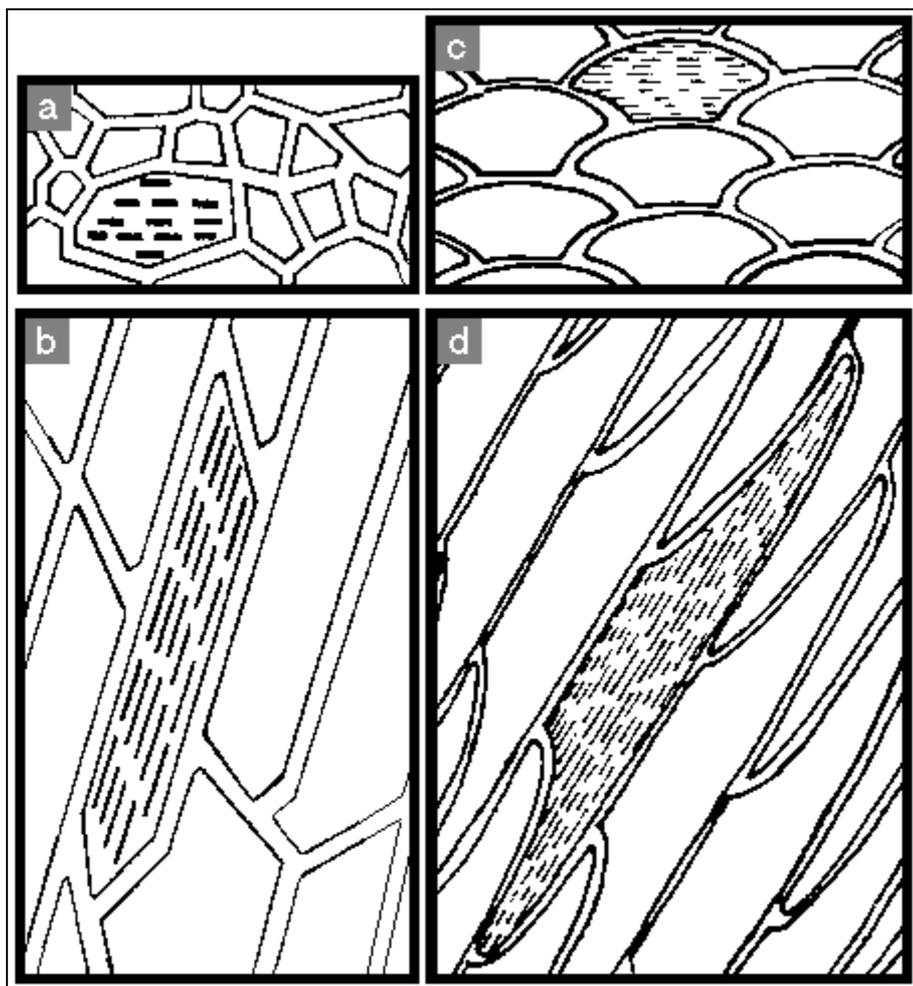


Figure 23 : Structure et arrangement des prismes de calcite dans les coquilles d'huîtres du genre *Crassostrea* (coupe transversale : a ; coupe sagittale : b) et de moules du genre *Mytilus* (coupe transversale : c ; coupe longitudinale : d). In Travis & Gonsalves (1969).

La taille du substrat est également importante. Ainsi, pour une même classe d'âge de moules, seules les plus grandes sont touchées par les polydores en Baie des Veys (Figure 24). Il semble y avoir une taille minimum pour que les moules et les ormeaux puissent être infestés (Murina *et al.*, 1991 ; Clavier, 1992). On rencontre des huîtres chambrées de toute taille : de 2 cm jusqu'au pied de cheval de plus de 15 cm (Houlbert *et al.*, 1916b). Mais les grosses huîtres apparaissent plus fragiles vis-à-vis du chambrage (Gilles, 1991 ; O'Connor, 2001). Il a même été préconisé à une époque d'enlever les grosses huîtres vieilles (Houlbert *et al.*, 1916b). Mais cela est méconnaître la biologie des polydores qui sont incapables de créer une nouvelle galerie quand elles sont extirpées de leur habitat, comme j'ai pu m'en rendre compte en extrayant 30 polydores de 3 coquilles d'huîtres puis en les plaçant au contact de ces mêmes coquilles pendant deux jours dans un aquarium. Les mêmes constats ont été faits avec des *Polydora uncinata* qui habitaient dans des coquilles de *Crassostrea gigas* (Sato-Okoshi, 1998), et avec des *Polydora villosa* (Liu *et al.*, 2000). Supprimer les huîtres trop atteintes par le chambrage permettrait simplement de réduire les effectifs de géniteurs de polydores dans les parcs, ce qui ne représente pas une grande quantité en Normandie par rapport aux effectifs présents dans le platier rocheux calcaire du Calvados.

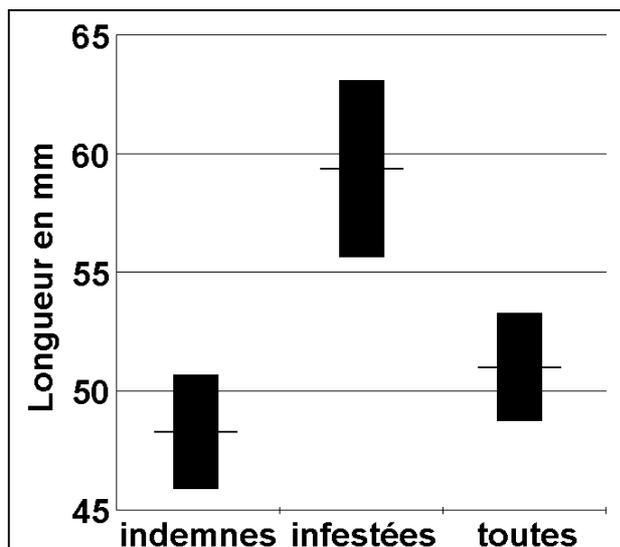


Figure 24 : Longueur moyenne (en mm) de moules, issues d'un même lot, indemnes (n = 73 moules) et infestées (n = 24 moules) par des polydores. Les IC à 95% sont indiqués. Les moules infestées sont plus longues que les moules non-infestées.

Parmi les espèces présentes en Normandie, certaines peuvent vivre en commensales avec des bernard-l'ermite, mais ce mode de vie n'est pas obligatoire. *Dipolydora armata* peut par exemple être associée avec *Clibanarius cubensis* (Radashevsky *et al.*, 2003), et *Polydora ciliata* avec *Pagurus granosimanus* (Berkeley *et al.*, 1936). Parmi les espèces qui causent des dommages à la conchyliculture américaine, *Polydora websteri* a déjà été observée associée à *Pagurus longicarpus* (Blake, 1969a).

Mais certaines espèces semblent obliger de vivre en commensalisme avec des bernard-l'ermite. C'est par exemple le cas de *Polydora robi* qui a été trouvée associée à *Calcinus gaimardii*, *C. latens*, *C. minutus*, *C. pulcher*, *Clibanarius cruentatus*, *Clibanarius sp.*, *Dardanus woodmasonii*, *Dardanus sp.*, et *Diogenes sp.* (Williams, 2000a, c). C'est aussi le cas de *Dipolydora commensalis* qui a été trouvée associée à *Clibanarius vittatus*, *Pagurus annulipes*, *P. branchiomastus*, *P. capillatus*, *P. granosimanus*, *P. longicarpus*, *P. middendorfi*, *P. pollicaris*, *P. samuelis*, et *Pagurus sp.* (Andrews, 1891b, a ; Berkeley *et al.*, 1936 ; Annenkova, 1938 ; Berkeley *et al.*, 1956a ; Hatfield, 1965 ; Blake, 1969a, b, 1971 ; Radashevsky, 1989 ; Dauer, 1991 ; Williams *et al.*, 1997 ; McDermott, 2001). Il a été démontré que *Dipolydora commensalis* est incapable de perforer *Crassostrea virginica* et *Mytilus edulis* (Hatfield, 1965). Ces espèces ne sont donc pas une menace pour la conchyliculture.

Toutefois, il a été montré récemment que ce commensalisme serait plutôt du parasitisme car ces polydores consomment parfois les embryons des pagures auxquels elles sont associées (Williams, 2002). Une synthèse bibliographique des espèces vivant obligatoirement ou facultativement en commensal a été proposée par Martin *et al.* (1998) qui qualifient la plupart des polydores de symbiotes.

En ce qui concerne les espèces présentes dans les coquilles d'huîtres, notamment *Boccardia polybranchia*, *Polydora ciliata*, et *P. hoplura*, Clark (1956), qui a mené une étude bibliographique sur le parasitisme et le commensalisme chez les polychètes, les qualifie de commensaux. Néanmoins, il a été précisé en introduction que les polydores épuisent les huîtres et qu'elles les fragilisent au point de faciliter leur prédation par d'autres organismes. Les polydores peuvent en effet briser les coquilles de leurs hôtes et donc faciliter leur prédation (Clavier, 1992 ; Bower, 1997 ; O'Connor, 2001). L'huître répond à cette agression en sécrétant une couche organique, confinant et finalement recouvrant de calcitostracum la galerie de la polydore (Almeida *et al.*, 1996b). Les chambres ainsi créées peuvent se

superposer (Houlbert *et al.*, 1916a). Les pectinidés dont la coquille est ainsi trop épaissie présentent des capacités de natation réduites, les rendant donc plus accessibles aux prédateurs (Bower *et al.*, 1994b). Les polydorees peuvent donc affaiblir leur hôte (Wada, 1991) en provoquant une augmentation de sa production de nacre, d'où une baisse de sa croissance et de sa reproduction (Murina *et al.*, 1991 ; Clavier, 1992). Mais les polydorees semblent ne pas changer l'indice de condition de leur hôte quand l'infestation est modérée (Clavier, 1992). Elle entraîne en revanche une diminution du poids de chair chez les ormeaux qui les abritent pour des infestations de plus de 10 polydorees par coquille (Bower, 1997 ; Lleonart *et al.*, 2003a). Les polydorees sont soupçonnés d'avoir participé aux fortes mortalités conchylicoles (dont *Crassostrea gigas* et *Ostrea edulis*) constatées sur l'île Maurice (FARC, 2002), ainsi qu'aux mortalités d'ormeaux en 1995-1997 en Nouvelle-Zélande (Lleonart *et al.*, 2003a) et en Tasmanie (Westaway *et al.*, 1997), et de pectinidés au Canada (Bower, 1990). En effet, l'infestation est parfois tellement importante que les coquilles d'huîtres sont transpercées de part en part et que ces dernières finissent par se déshydrater à marée basse. *Polydora websteri* a ainsi causé des dommages économiques significatifs à l'industrie ostréicole australienne (Westaway *et al.*, 1997 ; Bower, 2001) et a empêché la culture de pectinidés dans certains sites canadiens (Bower, 1990). En 1998, à Pen-Bé, les huîtres étaient tellement chambrées, leurs coquilles fragiles, et leur chair maigre, qu'elles ont été difficiles à vendre (Ménoret, 1989b). *Polydora ciliata* diminue également la valeur commerciale des moules (Murina *et al.*, 1991). Pour les polydorees qui vivent en perforant des coraux, le parasitisme est encore plus évident. Elles participent à leur bioérosion (Zubia *et al.*, 2001). Les travaux les plus récents tendent donc à parler de parasite à leur sujet (Bower, 1995 ; Debrosse *et al.*, 1996). Il arrive parfois que les polydorees interfèrent avec l'attache du muscle adducteur des huîtres (Flimlin *et al.*, 1983 ; observations personnelles) ou des moules (Murina *et al.*, 1991), mais ces cas sont fortuits (Davis, 1969). Etant donné qu'en général elles ne pénètrent pas dans la chair de leur hôte mais qu'elles restent dans leur coquille, le terme d'ectoparasite semble le plus approprié (Mouritsen, 2002).

2. Répartition géographique et préférences écologiques

J'ai entrepris de recenser les différentes mentions faites de chaque espèce de polydorees dans la littérature. A chaque fois qu'une référence est trouvée, elle est reportée sur un planisphère en grisant le ou les carreau(x) de Marsden (dix degrés de longitude sur dix degrés de latitude) correspondant(s). La distribution géographique des différentes espèces de polydorees est ainsi présentée sur les figures 25 à 36 pour celles signalées en Basse-Normandie, et en annexe 1 pour les autres espèces. Ce travail ne se prétend pas exhaustif mais il tend à l'être. La littérature grise n'a pas été notamment complètement exploitée, mais la découverte d'une espèce nouvelle pour une région est bien souvent signalée dans des articles référencés, et est donc prise en compte. Ces cartes doivent permettre de connaître les espèces de polydorees qui risqueraient d'être introduites dans les eaux françaises via des importations ou des eaux de ballast, comme cela a été le cas récemment par exemple en Espagne (Borja *et al.*, 2000) avec *Boccardia chilensis* (Blake & Woodwick, 1971) qui est originaire de l'hémisphère sud (îles Fackland). Le risque existe quel que soit la région d'origine des polydorees car il sera vu par la suite que certaines espèces sont capables de vivre en milieu polaire, tempéré et tropical. L'étymologie des noms d'espèces et de leurs synonymes est indiquée avant chacune des cartes.

Boccardia polybranchia (Haswell, 1885)

Étymologie : Du grec *polus* qui signifie *nombreux*, et du grec *brankhia* qui signifie *branchies* ; en raison de la présence de nombreuses branchies sur le corps de cette espèce.

Synonymies : L'espèce décrite sous le nom de *Polydora paucibranchis* (Ehlers, 1913), parfois orthographiée *Polydora paucibranchus* (du latin *pauci* qui signifie *peu nombreux*, et du grec *brankhia* qui signifie *branchies* ; en raison du faible nombre de branchies chez cette espèce), a été mise en synonymie avec *Boccardia polybranchia* selon Blake (1983). L'espèce décrite par Hartmann-Schröder (1960b) sous le nom de *Polydora euryhalina* (du grec *eurus* qui signifie *large* et du grec *halos* qui signifie *sel* car cette espèce a été trouvée dans des eaux de différentes salinités) a été mise en synonymie avec *Boccardia polybranchia* par Blake & Kudenov (1978) qui ont redécrit l'espèce.

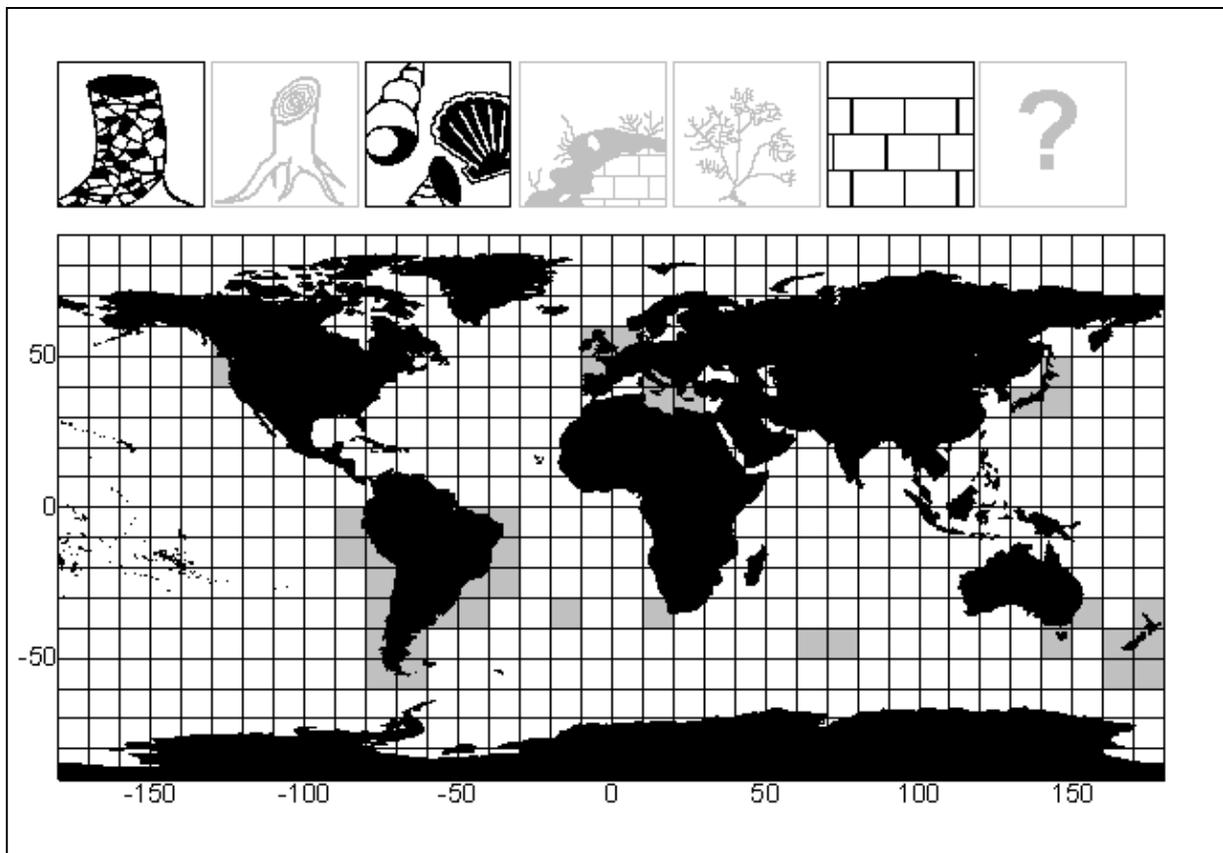


Figure 25 : Répartition biogéographique de *Boccardia polybranchia*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Haswell, 1885 ; Blake *et al.*, 1978), Nouvelle-Zélande (Ehlers, 1905 ; Benham, 1909 ; Augener, 1923, 1926b ; Rainer, 1973 ; Read, 1975), Tasmanie (Blake *et al.*, 1978), îles des Antipodes (Glasby *et al.*, 1999) - **Pacifique sud-est** : (Blake, 1983), Pérou (Hartmann-Schröder, 1960b), Chili (Bertran, 1989) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Berkeley *et al.*, 1952 ; Hobson *et al.*, 1981), Washington (Hobson *et al.*, 1981) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Söderström, 1920 ; Okuda, 1937 ; Imajima *et al.*, 1964) - **Mer Egée** : (Arvanitidis, 2000) - **Mer Tyrrhénienne** : Italie (Carazzi, 1893 ; Lo Bianco, 1893) - **Mer Antarctique** : îles Kerguelen (Ehlers, 1913 ; Hartman, 1966a ; Rullier, 1966 ; Bellan, 1975 ; Duchêne, 1984, 1989, 2000), île Macquarie (Blake *et al.*, 1978) - **Atlantique nord-est** : France (Fauvel, 1927), Espagne (Rioja, 1917c, 1918, 1925, 1931 ; Urkiaga-Alberdi *et al.*, 1999 ; Borja *et al.*, 2000) –

Atlantique sud-est : Tristan da Cunha (Day, 1954), Afrique du Sud (Day, 1967) - **Atlantique sud-ouest** : Brésil (Fauvel, 1927), Argentine (Blake, 1983 ; Vallarino *et al.*, 2002), Détroit de Magellan (Straughan, 1981) - **Manche** : Nord Cotentin (Mesnil, 1893 ; Mesnil, 1896), Baie des Veys (présente étude), platier rocheux du Calvados (présente étude), côte ouest du Cotentin (présente étude) - **Mer du Nord** : îles Britanniques (Hansson, 1998).

Boccardia semibranchiata (Guérin, 1990)

Etymologie : Du latin *semi* qui signifie *demi* et du grec *brankhia* qui signifie *branchies* ; en raison de la présence des branchies sur la moitié du corps de cette espèce.

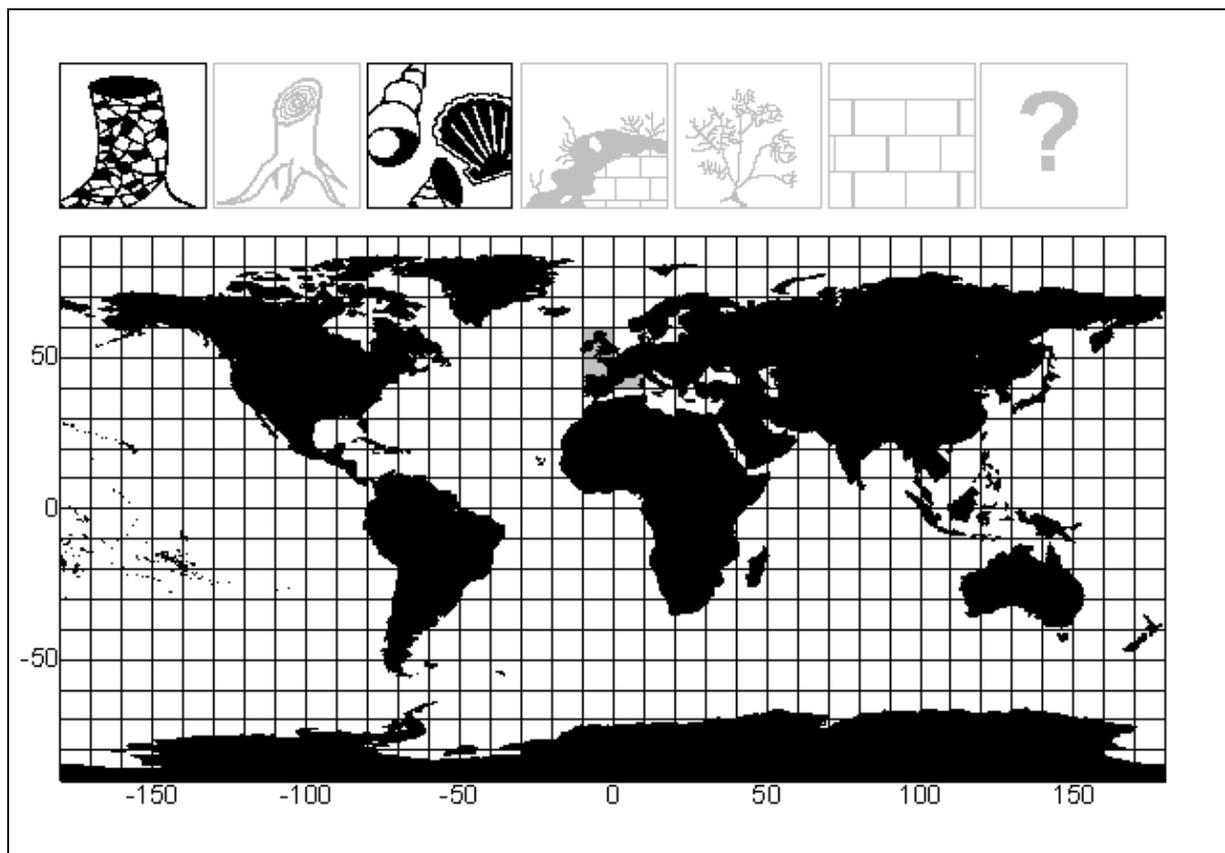


Figure 26 : Répartition biogéographique de *Boccardia semibranchiata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Méditerranée** : étang de Prévost, étang de Berre (Guérin, 1990, 1991), Tès, Leucate (Gagnon, 1999) – **Atlantique nord-est** : bassin d’Arcachon (Gagnon, 1999) – **Manche** : Bretagne Nord (Gagnon, 1999), Normandie (présente étude).

Boccardiella ligerica (Ferronière, 1898)

Etymologie : Du latin *ligerica* qui signifie *de la Loire* ; en raison de la découverte de cette espèce dans ce fleuve.

Synonymies : L'espèce décrite sous le nom de *Polydora redeki* par Horst (1920), en l'honneur de Heinrich Carl Redeke (qui était directeur de la station zoologique allemande de Den Helder, en Mer du Nord, au moment et là où fut découvert cette espèce) a été mise en synonymie avec *Boccardia ligerica* par Blake *et al.* (1971), devenue depuis *Boccardiella ligerica* (Blake *et al.*, 1978). L'espèce décrite par Monro (1938) sous le nom de *Polydora uncatiformis* (du latin *uncata* qui signifie *recourbée* et du latin *forma* qui signifie *forme*) a été mise en synonymie avec *Boccardiella ligerica* par Blake & Kudenov (1978).

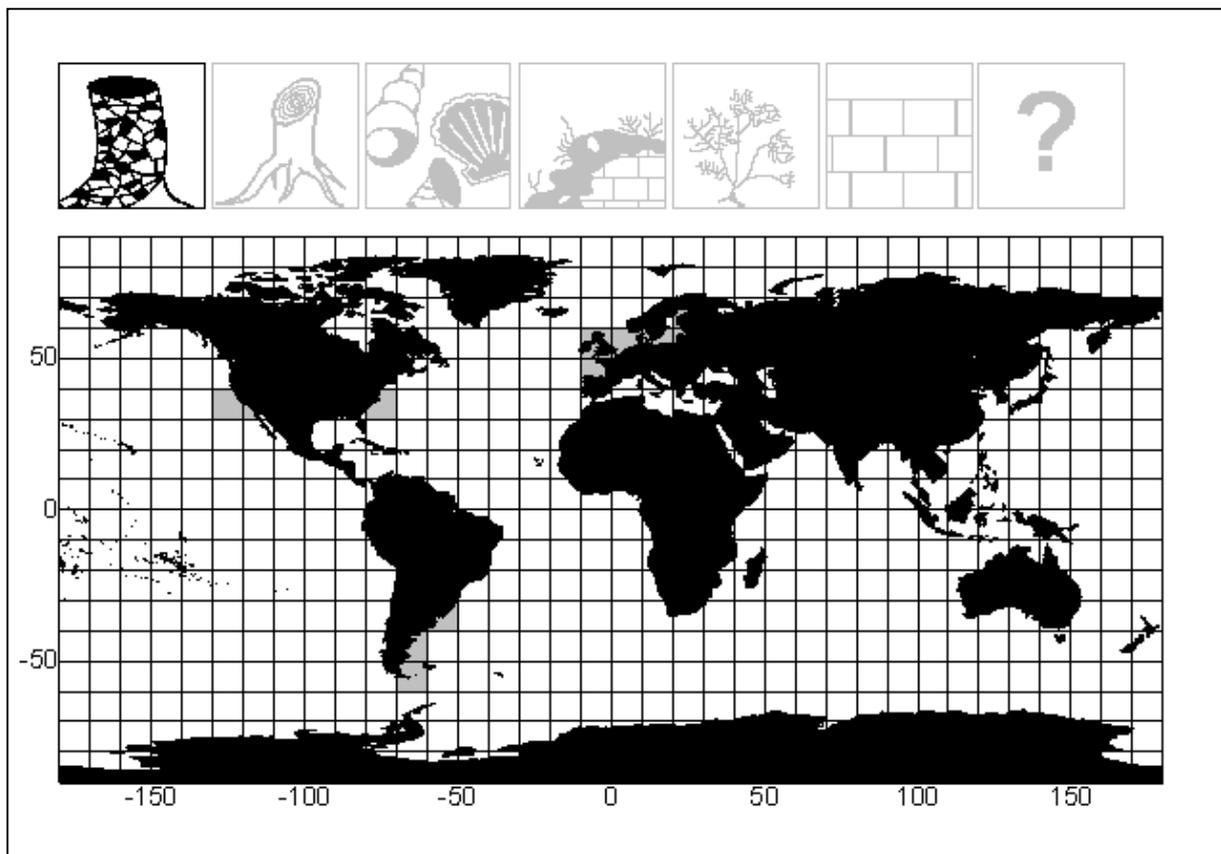


Figure 27 : Répartition biogéographique de *Boccardiella ligerica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-est** : France (Ferronière, 1898), Espagne (Borja *et al.*, 2000) – **Atlantique nord-ouest** : Baie de Chesapeake (ICPRB, 1998 ; Ruiz *et al.*, 2000) - **Atlantique sud-ouest** : Argentine (Lopez Gappa *et al.*, 2001) – **Pacifique nord-est** : Californie (Hartman, 1941 ; Siegfried *et al.*, 1980 ; Cohen, 1998 ; Ruiz *et al.*, 2000) - **Mer du Nord** : (Horst, 1920, 1922 ; Vorstman, 1935), Belgique (Ysebaert *et al.*, 2000), Allemagne (Nehring *et al.*, 1999a) - **Mer Baltique** : Allemagne (canal de Kiel) et Finlande (Augener, 1939 ; Hempel, 1957a ; Eliason *et al.*, 1969 ; Halsinaho, 1984 ; Kraufvelin *et al.*, 2001) – **Manche** : Normandie, canal de Tancarville et canal allant de Caen à la mer (Rullier, 1960), Baie de Seine (Bellan, 1961).

Dipolydora armata (Langerhans, 1880)

Étymologie : Du latin *armata* qui signifie *armée* ; en raison de l'apparence que procure les soies à l'animal chez cette espèce.

Synonymies : L'espèce nommée *Dipolydora rogeri* par Daniel Martin (1996), en l'honneur de son frère *Roger* qui est né en même temps que la découverte de l'espèce, a été mise en synonymie avec *Dipolydora armata* par Radashevsky (2003). L'espèce décrite par Ehlers (1905) sous le nom de *Polydora monilaris* (du latin *monilaris* qui signifie *monilaire, chapelet*) a été mise en synonymie avec *Dipolydora armata* par Day (1954).

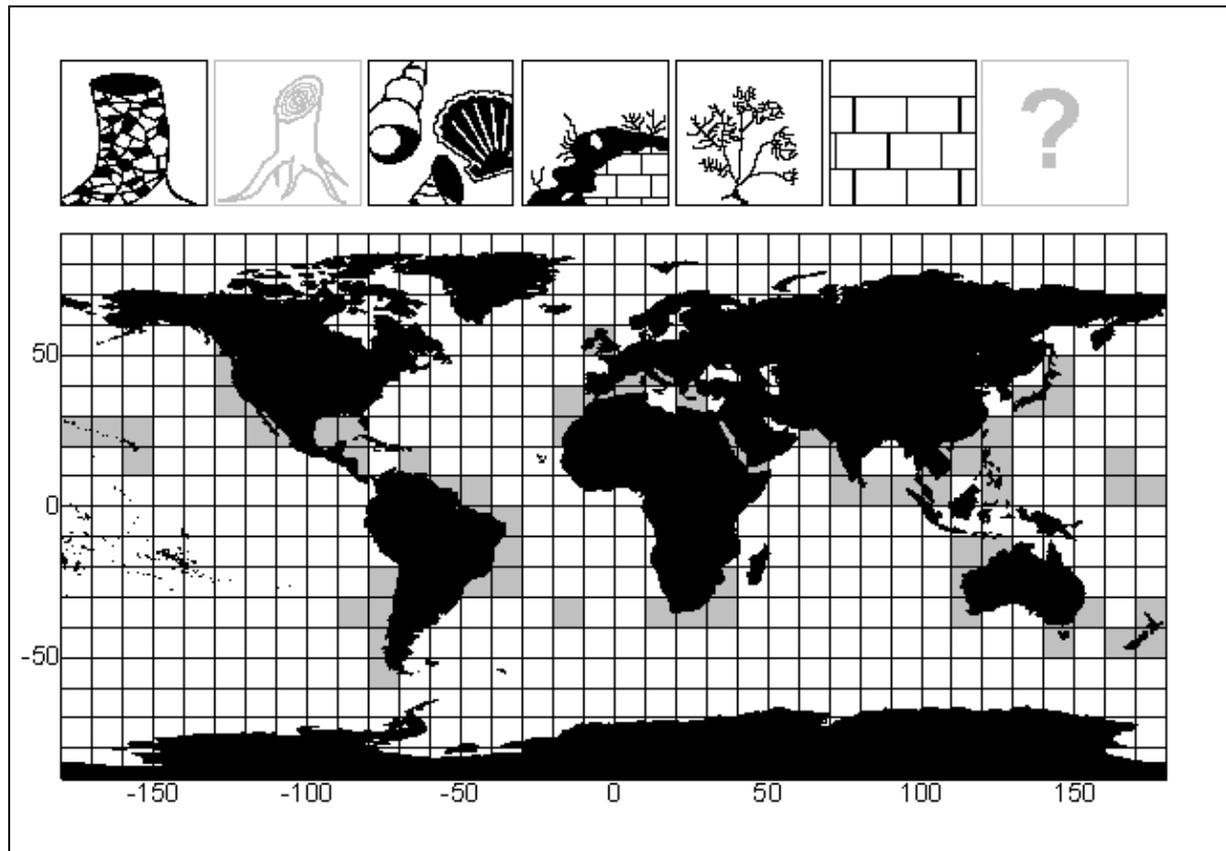


Figure 28 : Répartition biogéographique de *Dipolydora armata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-est** : Madère (Langerhans, 1880 ; Radashevsky *et al.*, 2003), Maroc (Fauvel, 1936 ; Amoureux, 1976) – **Manche** : Bretagne Nord (Bénard, 1960 ; Cabioch *et al.*, 1968 ; Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992), Nord Cotentin (Mesnil, 1893, 1896) - **Méditerranée** : France (Laubier, 1958, 1959 ; Bellan, 1969), Espagne (Campoy *et al.*, 1978 ; Sarda, 1986 ; Martin, 1996 ; Radashevsky *et al.*, 2003), Ibiza (Bick, 2001 ; Radashevsky *et al.*, 2003) – **Mer d'Alboran** : Maroc (Tena *et al.*, 2000) - **Mer Tyrrhénienne** : Italie (Carazzi, 1893 ; Lo Bianco, 1893 ; Lardicci, 1989 ; Radashevsky *et al.*, 2003) – **Mer Adriatique** : Croatie (Katzmann, 1972) - **Mer Egée** (Arvanitidis, 2000) - **Golfe du Mexique** (Hartman, 1951) – **Mer des Antilles** : Mexique (Radashevsky *et al.*, 2003), Belize (Radashevsky *et al.*, 2003), La Barbade (Lewis, 1998a, b) - **Atlantique sud-ouest** : Brésil (Radashevsky *et al.*, 2003) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Okuda, 1937 ; Imajima *et al.*, 1964 ; Kojima *et al.*, 1982 ; Sato-Okoshi, 1999), Philippines (Williams, 2001a) - **Golfe du Siam** (Kohn *et al.*, 1973b), Vietnam (Radashevsky *et al.*, 2003) – **Mer de Chine Méridionale** : Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2003), Vietnam (Radashevsky *et al.*, 2003), Philippines (Williams, 2000a) - **Pacifique équatorial ouest** : Hawaii (Bailey-Brock, 1979 ; Ward, 1981 ; Bailey-Brock *et al.*, 1991), îles Marshall (Woodwick, 1964) – **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande (Ehlers, 1905 ; Sinclair, 1963 ; Rainer, 1973 ; Read, 1975 ; Knox *et al.*,

1985 ; Radashevsky *et al.*, 2003), sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978 ; Hartmann-Schröder, 1987), Tasmanie (Leonart, 2001) – **Pacifique sud-est** : Chili (Blake, 1983), îles Juan Fernandez (Augener, 1922 ; Radashevsky *et al.*, 2003) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique et Washington (Hobson *et al.*, 1981), Californie (Hartman, 1941 ; Blake, 1996), Mexique (Rioja, 1943) - **Mer de Timor** : Australie (Hartmann-Schröder, 1979) - **Mer d'Andaman** : Thaïlande (Radashevsky *et al.*, 2003) - **Océan Indien** : ouest de l'Australie (Augener, 1914 ; Leonart, 2001), Sri Lanka (Watson, 1905), Inde (Hartman, 1975), Afrique du Sud (Day, 1967) – **Atlantique sud-est** : Afrique du Sud (McIntosh, 1925), Tristan da Cunha (Day, 1954) - **Mer d'Oman** : Pakistan (Mustaqim, 1997) - **Mer Rouge** : (Hartmann-Schröder, 1960a), Egypte (Amoureux *et al.*, 1978).

Dipolydora caulleryi (Mesnil, 1897)

Etymologie : Ainsi nommée en hommage à Maurice Caullery, qui étudia de nombreux Polychètes avec Félix Mesnil, à Wimereux.

Synonymie : L'espèce décrite par Hartman (1936a) sous le nom de *Polydora brachycephala* (du grec *brachus* qui signifie *court* et du latin *cephalaeum* qui désigne *la tête* ; en raison de la petite taille de la tête chez cette espèce) a été mise en synonymie avec *Dipolydora caulleryi* par Pettitbone (1954). L'espèce décrite par McIntosh (1909) sous le nom de *Polydora carazzi* (ainsi nommée en hommage au biologiste Davide Carazzi) a été mise en synonymie avec *Dipolydora caulleryi* selon Fauvel (1927).

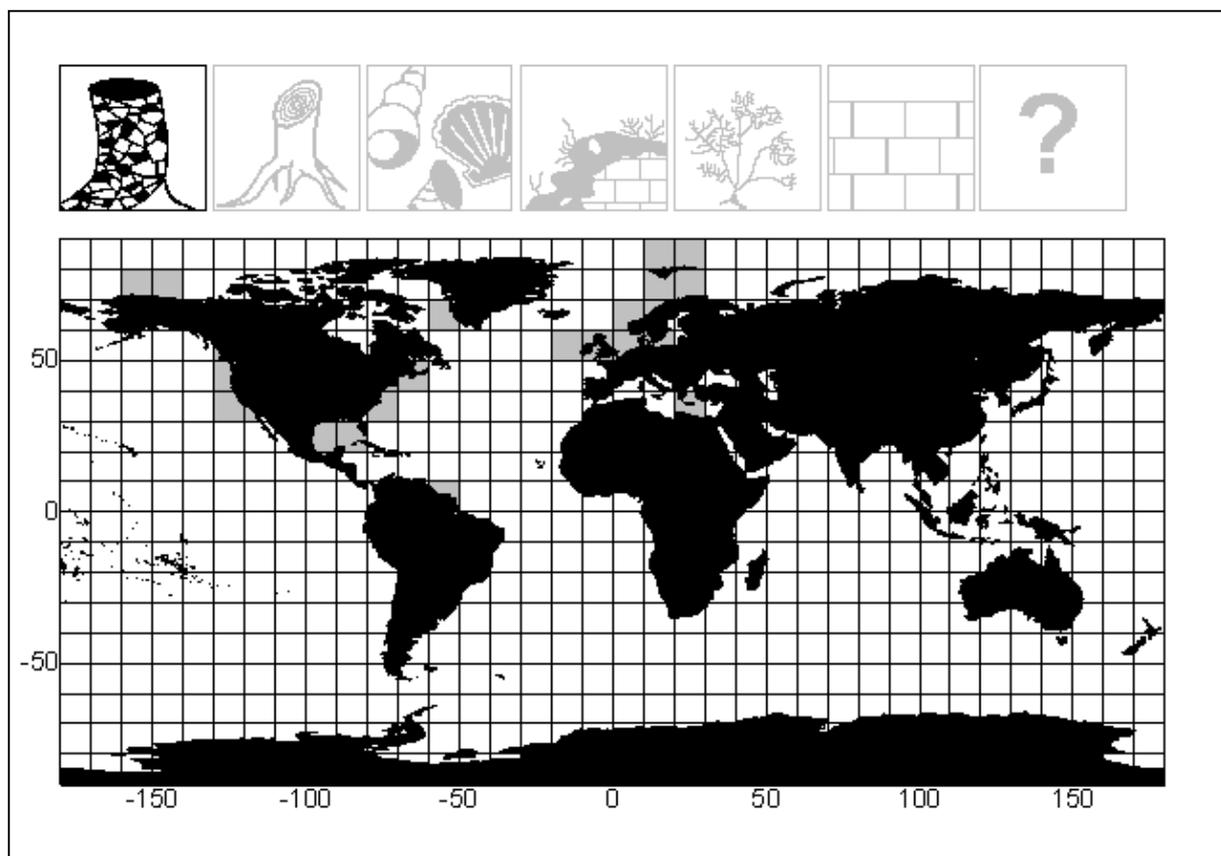


Figure 29 : Répartition biogéographique de *Dipolydora caulleryi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Manche** : Nord Cotentin (Mesnil, 1897) - **Mer du Nord** : Ecosse (McIntosh, 1909, 1915), Allemagne (Hartmann-Schröder, 1971), Norvège (Ramberg *et al.*, 1982 ; Olsgard, 1999), Suède (Hannerz, 1956 ; Blake, 1971) - **Mer Baltique** : Danemark (Eliason, 1962) - **Mer de Norvège** : Norvège (Hansson, 1998) - **Mer d'Irlande** (Hansson, 1998), Irlande (Breen *et al.*, 1998) - **Atlantique nord-est** : Irlande (Southern, 1914) – **Océan Arctique** : Spitzberg (Söderström, 1920) – **Baie de Baffin** : Groënland (Curtis, 1979) - **Mer Ionienne** : Grèce (Zenetos *et al.*, 1997) - **Atlantique nord-ouest** : Maine (Hartman, 1965 ; Blake, 1969a, 1971 ; Maciolek, 1984), Massachusetts et Connecticut (Blake, 1971), Rhode Island (Maciolek, 1984), Baie de Chesapeake (ICPRB, 1998), Delaware (Kinner *et al.*, 1978 ; Maciolek, 1984), Surinam (Maciolek, 1984) - **Golfe du Mexique** (Hartman, 1951), Texas (Palmer *et al.*, 2002) - **Mer de Beaufort** : Alaska (Pettibone, 1954 ; Bilyard *et al.*, 1980) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique et Washington (Hobson *et al.*, 1981), Californie (Hartman, 1936a, 1941, 1954, 1961, 1969 ; Filice, 1958 ; Reish, 1959 ; Reish, 1964a ; Blake, 1971 ; Blake *et al.*, 1999).

Dipolydora coeca (Oersted, 1843)

Etymologie : Du latin *caeca* qui signifie *aveugle* ; car Oersted nota que cette espèce était aveugle.

Synonymie : L'espèce décrite sous le nom de *Leipoceras uviferum* (Möbius, 1874) (du latin *uva* qui désigne *une grappe*, et du latin *ferre* qui signifie *porter*) a été mise en synonymie avec *Dipolydora coeca* selon Fauvel (1927), ainsi que Blake *et al.* (1987).

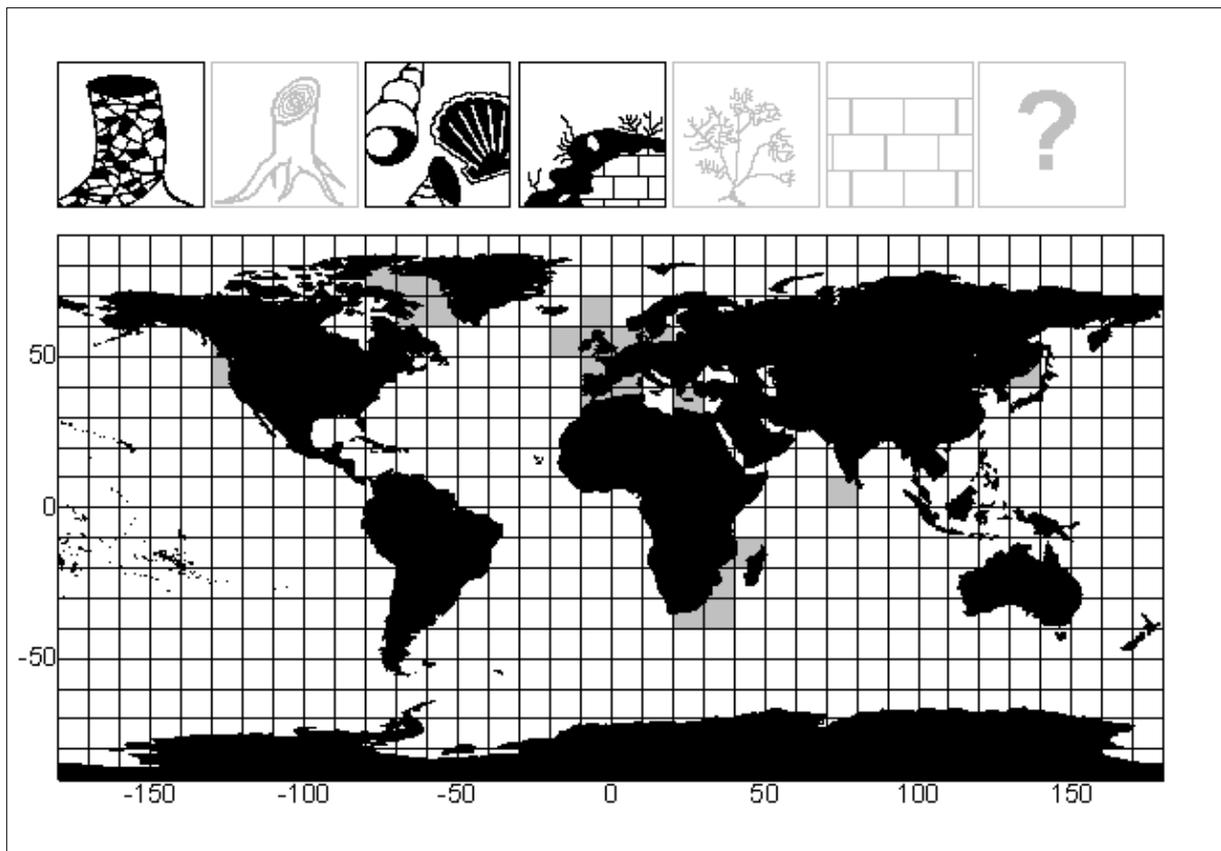


Figure 30 : Répartition biogéographique de *Dipolydora coeca*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Remarque : Différentes variantes orthographiques se trouvent dans la littérature. La plus usitée est « caeca », mais il y a aussi « coecus », « coecum », et « caecum ».

Distribution : **Mer Baltique** : Danemark (Thorson, 1946 ; Eliason, 1962), Allemagne (Hansson, 1998) - **Mer du Nord** : Suède (Molander, 1930 ; Hannerz, 1956), Norvège (Hansson, 1998), Danemark (Oersted, 1843, 1844) - **Manche** : Boulonnais (Giard, 1896 ; Glaçon, 1977 ; Lagadeuc, 1985), Baie de Seine (Dauvin *et al.*, 2003), côte est du Cotentin (Fauvel, 1885), Nord Cotentin (Mesnil, 1893, 1896 ; Giard, 1896), Golfe normano-breton (Retière, 1979), Bretagne Nord (Saint-Joseph, 1894 ; Pruvot, 1897 ; Bénard, 1960 ; Bellan-Santini, 1963 ; Dollfus *et al.*, 1965 ; Cabioch *et al.*, 1968 ; Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992), Devon (Russell, 1957) - **Atlantique nord-est** : îles Féroé (Willemoës-Suhm, 1873), Irlande (Southern, 1914), Espagne (Rioja, 1917a, 1925, 1931 ; Angulo *et al.*, 1978 ; Borja *et al.*, 2000), Portugal (Saldanha, 1974) - **Méditerranée** : Espagne (Fauvel, 1914), France (Pruvot, 1897 ; Soulier, 1903 ; Bellan, 1969) - **Mer Egée** : Grèce (Arvanitidis, 2000) - **Océan Indien** : Afrique du Sud (Day *et al.*, 1956), Mozambique (Kalk, 1958 ; MacNae *et al.*, 1958 ; Day, 1967) - **Golfe de Mannar** : île de Krusadai (Fauvel, 1930) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Berkeley *et al.*, 1936) - **Mer du Japon** : Russie (Omelyanenko *et al.*, 2002) - **Mer du Labrador** : Terre Baffin (McIntosh, 1879 ; Ellis, 1955, 1960 ; Dale, 1982), Groënland (Malmgren, 1867 ; McIntosh, 1879).

Dipolydora flava (de Claparède, 1870b)

Etymologie : Du latin *flava* qui signifie *de couleur jaune* ; en raison de la couleur jaune des individus ayant servi à la description de cette espèce.

Synonymies : L'espèce décrite par Saint-Joseph (1894) sous le nom de *Polydora pusilla* (du latin *pusilla* qui signifie *naine* en raison de la petite taille de cette espèce) a été mise en synonymie avec *Dipolydora flava* par Mesnil (1896). L'espèce décrite par Rainer (1973) sous le nom de *Polydora dorsomaculata* (du latin *dorsum* qui désigne *le dos* et du latin *macula* qui signifie *tache* ; en raison de la pigmentation dorsale chez cette espèce) a été mise en synonymie avec *Dipolydora flava* par Blake *et al.* (1978).

Distribution : **Mer Tyrrhénienne** : Italie (de Claparède, 1870b ; Carazzi, 1893 ; Lo Bianco, 1893) - **Mer Egée** : Grèce (Arvanitidis, 2000) - **Méditerranée** : France (Thouveny, ; Pruvot, 1897 ; Soulier, 1903), Espagne (Desbruyeres *et al.*, 1972) - **Atlantique nord-est** : Espagne (Rioja, 1918, 1923, 1931 ; Borja *et al.*, 2000 ; Gomez Gesteira *et al.*, 2000), France (Fauvel, 1927) - **Atlantique équatorial est** : Côte d'Ivoire (Intes *et al.*, 1977), Cameroun (Kirkegaard, 1959) - **Atlantique sud-est** : Afrique du Sud (Day, 1961, 1967) - **Mer d'Oman** : Pakistan (Mustaquim, 1997) - **Océan Indien** : Sri Lanka (Augener, 1926a ; Fauvel, 1953), Sumatra (Fauvel, 1927) - **Mer du Japon** : Russie (Anonyme, 1971 ; Rybakov, 1984) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Fauvel, 1927) - **Mer d'Okothsk** : Russie (Uschakov, 1950) - **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978), Nouvelle-Zélande (Rainer, 1973) - **Pacifique sud-est** (Blake, 1983) - **Mer d'Irlande** : Irlande (Breen *et al.*, 1998), Pays de Galles (Kaiser *et al.*, 1999) - **Mer du Nord** : Suède (Hannerz, 1956), Norvège (Ramberg *et al.*, 1982), Allemagne (Hartmann-Schröder, 1971 ; Plate *et al.*, 1994), Angleterre (Hansson, 1998) - **Manche** : Bretagne Nord (Saint-Joseph, 1894 ; Pruvot, 1897 ; Beauchamp, 1914 ; Beauchamp *et al.*, 1914 ; Bénard, 1960 ; Bodo, 1963 ; Cabioch *et al.*, 1968 ; Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992), Golfe normano-breton (Retière, 1979), Nord Cotentin (Mesnil, 1893, 1896 ; Giard, 1896), Baie de Seine (Bellan, 1961), Angleterre (McIntosh, 1915 ; Russell, 1957).

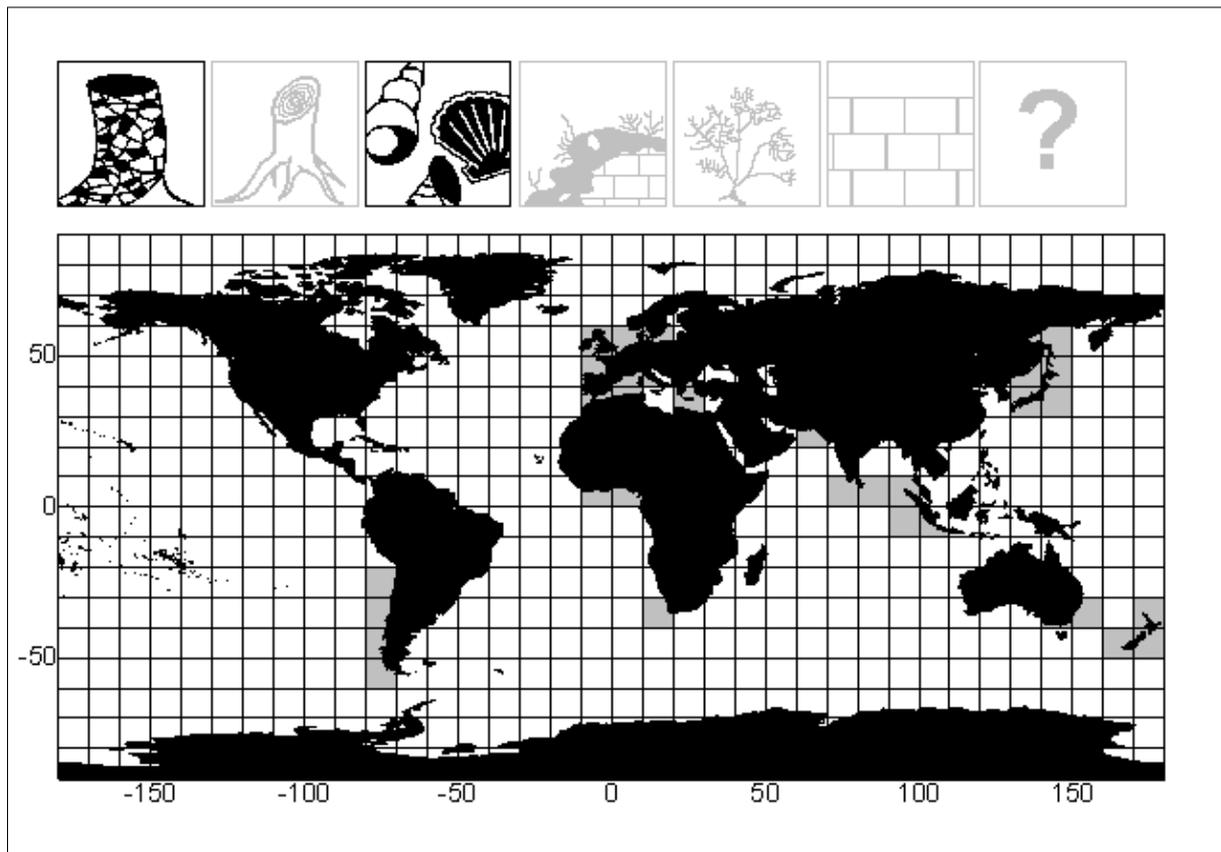


Figure 31 : Répartition biogéographique de *Dipolydora flava*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Dipolydora giardi (Mesnil, 1893)

Etymologie : Ainsi nommée en hommage à Alfred Giard, qui étudia de nombreuses polychètes à Wimereux.

Synonymie : L'espèce décrite par Moore (1907) sous le nom de *Polydora anoculata* (de la préposition grecque privative *an-* et du latin *oculus* qui signifie *oeil* ; en raison de l'absence d'yeux sur le spécimen ayant servi à la description de l'espèce) et redécrite par Blake (1971) a été mise en synonymie avec *Dipolydora giardi* selon Bick (2001).

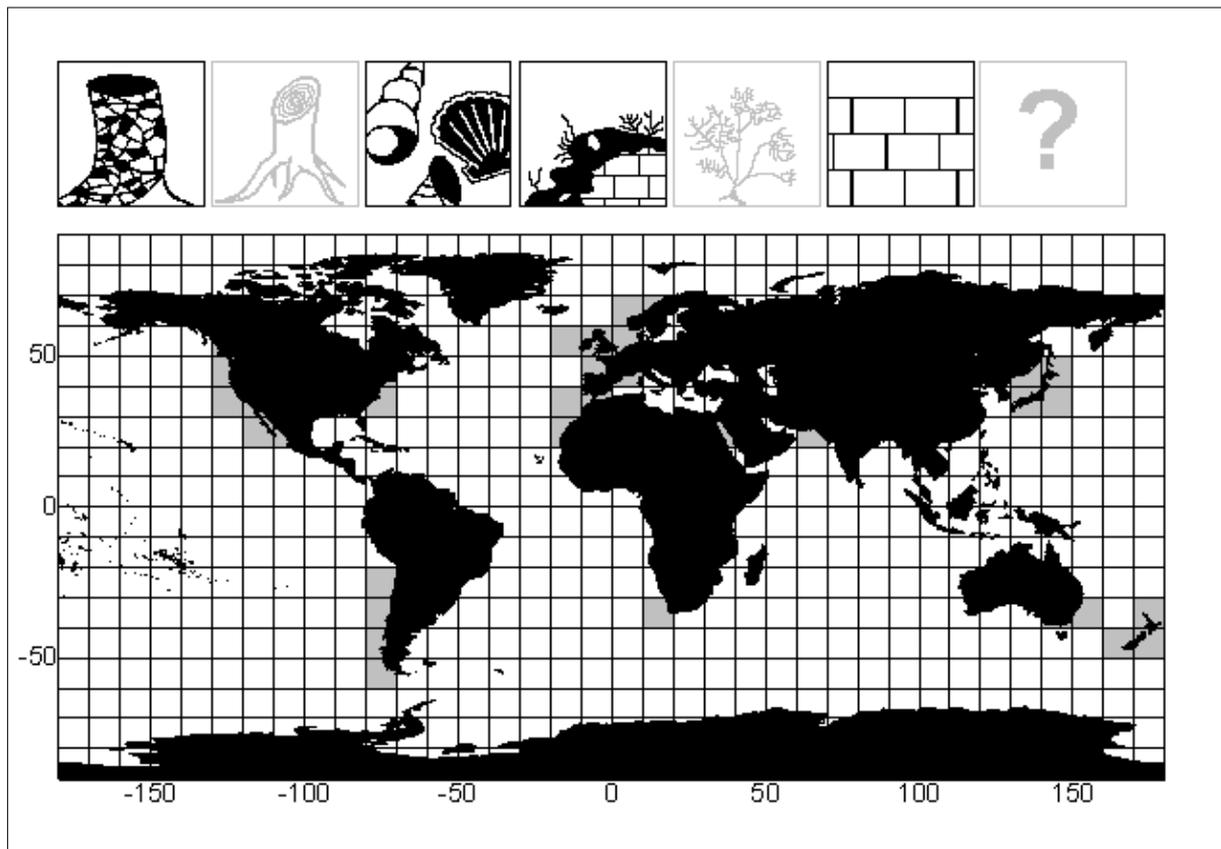


Figure 32 : Répartition biogéographique de *Dipolydora giardi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Manche** : Nord Cotentin (Mesnil, 1893 ; Giard, 1895, 1896), Boulonnais (Mesnil, 1893, 1896), Bretagne Nord (Bénard, 1960 ; Cabioch *et al.*, 1968), Angleterre (Russell, 1957) – **Mer de Norvège** (Hansson, 1998) – **Mer du Nord** (Hansson, 1998) – **Atlantique nord-est** : Irlande (Southern, 1914 ; Amoureux, 1982), Bretagne (Amoureux, 1982), Espagne (Vieitez, 1978), Maroc (Amoureux, 1976) – **Atlantique nord-ouest** : Massachussetts (Moore, 1907 ; Sumner *et al.*, 1913 ; Blake, 1971 ; Maciolek, 1984), Caroline du Nord (Hartman, 1945 ; Maciolek, 1984) – **Atlantique sud-est ?** : Afrique du Sud (Day, 1961) – **Mer d'Oman** : Pakistan (Mustaquim, 1997) – **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978), Nouvelle-Zélande (Rainer, 1973 ; Read, 1975) – **Pacifique sud-est** : Chili (Blake, 1983 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001) – **Pacifique nord-est** : Mexique (Blake, 1980), Californie (Hartman, 1941, 1969 ; Day *et al.*, 1979), Washington (Hobson *et al.*, 1981), Colombie Britannique (Hobson *et al.*, 1981 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000) – **Pacifique nord-ouest** : Japon (Kojima *et al.*, 1982 ; Sato-Okoshi, 1999) – **Mer du Japon** : Japon (Radashevsky, 1993) – **Mer Rouge** : Egypte (Amoureux *et al.*, 1978) – **Méditerranée** : France (Laubier *et al.*, 1962).

Polydora ciliata (Johnston, 1838)

Etymologie : Du latin *ciliatus* qui signifie *cil* ; en raison de l'apparence ciliée que donnent les branchies à de cette espèce décrite sous le nom de *Leucodore ciliatus*.

Synonymies : *Spio calcarea* (Templeton, 1836), devenue *Leucodore calcarea* (Lankester, 1868 ; du latin *calcarius* qui désigne *la chaux* car cette espèce a été découverte perforant le calcaire), a été mise en synonymie avec *Polydora ciliata* par McIntosh (1868). L'espèce décrite sous le nom de *Leucodorum paradoxum* (du grec *paradoxos* qui signifie *bizarre, extraordinaire*) par Frey *et al.* (1847) a été mise en synonymie avec *Polydora ciliata* par Hannerz (1956). L'espèce décrite par Leuckart (1849) sous le nom de *Leucodorum muticum*, également appelée *Leucodore mutica* (du latin *mutica* qui signifie *tronquée*), a été mise en synonymie avec *Polydora ciliata* par Mesnil (1896). Il en est de même pour les espèces décrites par de Quatrefages (1866) sous les noms de *Leucodore audax* (du latin *audax* qui signifie *audacieux*), *Leucodore dubius* (du latin *dubius* qui signifie *douteux*) et *Leucodore fabricii* (ainsi nommée en hommage au systématicien danois Johan Christian Fabricius). *Leucodore nasuta* (du latin *nasus* qui désigne *le nez*), également décrite par de Quatrefages, n'est plus aujourd'hui considérée comme valide et serait peut-être un synonyme de *Polydora ciliata* selon Fauvel (1927).

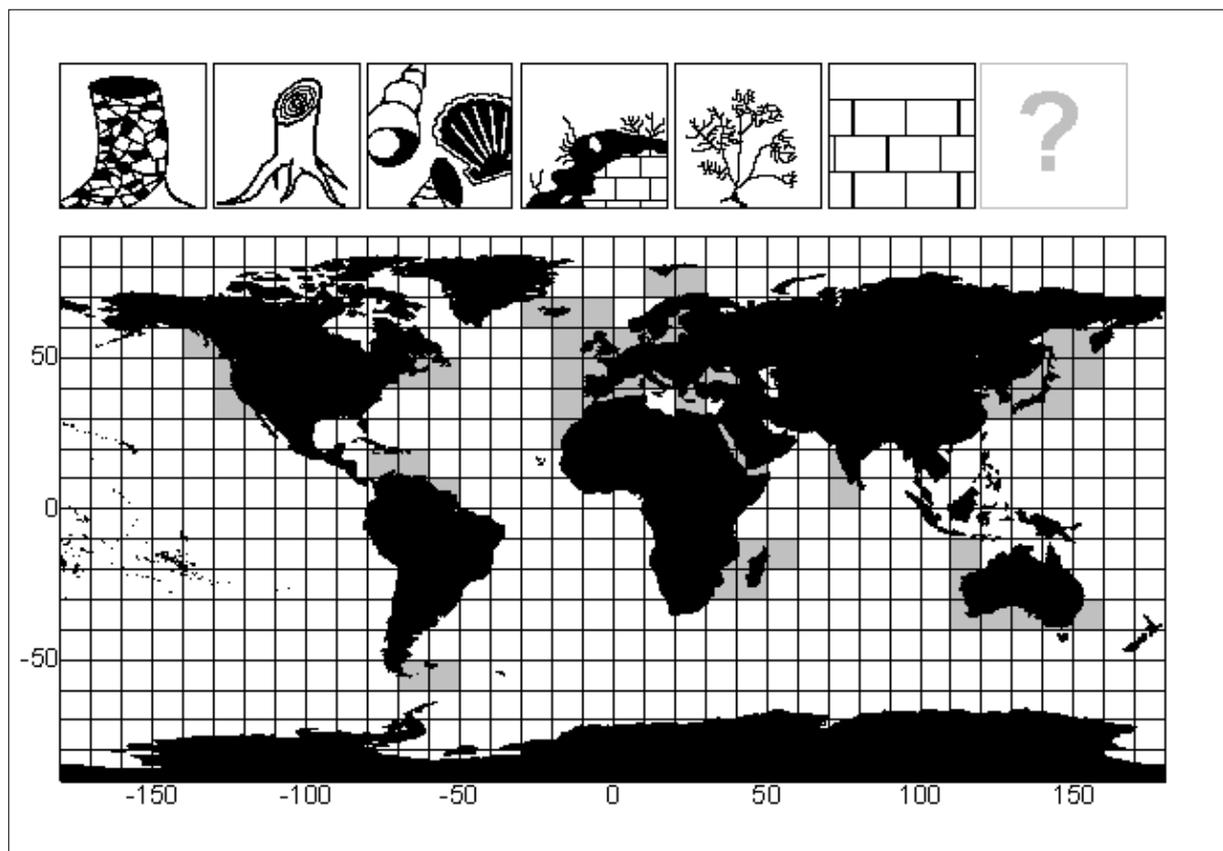


Figure 33 : Répartition biogéographique de *Polydora ciliata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer du Nord** : Grande-Bretagne (Johnston, 1838-1865 ; Williams, 1851 ; Lankester, 1868 ; Cunningham *et al.*, 1888 ; Lebour, 1907 ; McIntosh, 1915 ; Newell, 1954 ; Dorsett, 1961 ; Williams, 1968 ; Kendall, 1980 ; Gudmundsson, 1985 ; Mustaquim, 1986, 1988 ; Evans *et al.*, 1998), Grande-Bretagne ? (Baxter, 1984), Norvège (Söderström, 1920, 1923 ; Ramberg *et al.*, 1982 ; Green, 1983 ; Olsgard, 1999), Suède (Hannerz, 1956 ; Orrhage, 1969 ; Osterling *et al.*, 2001), Danemark (Oersted, 1843, 1844 ; Levinsen, 1883 ; Rasmussen, 1973), Allemagne (Ankel, 1936 ; Hertweck, 1971 ; Michaelis, 1978 ; Harms *et al.*, 1983 ; Anger *et al.*, 1986 ; Plate *et al.*, 1994), Pays-Bas (Horst, 1896 ; Dollfus, 1932), et Belgique (Leloup, 1937 ; Persoone, 1965 ; Daro, 1970 ; Daro *et al.*, 1973 ; Delcour *et al.*, 1982) – **Manche** : Boulonnais (de Quatrefages, 1865 ; Malaquin, 1890 ; Mesnil, 1893 ; Giard, 1896 ; Schodduyn, 1931 ; Glaçon, 1977 ; Lagadeuc, 1985 ; Kaandorp, 1986 ; Lagadeuc *et al.*, 1987, 1992 ; Lagadeuc, 1991), Picardie (Vaillant, 1891b ; Lamy *et al.*, 1937 ; Lagadeuc *et al.*, 1987 ; Ropert *et al.*, 2002), Baie de Seine (Bellan, 1961 ; Desprez, 1981), platier rocheux calcaire du Calvados (de Claparède, 1863 ; Vaillant, 1891b ; Joyeux-Laffuie, 1893 ; Collin *et al.*, 1989), Baie des Veys (Collin *et al.*, 1989), côte est du Cotentin (Fauvel, 1885 ; Collin *et al.*, 1989, 1990), Nord Cotentin (Mesnil, 1893, 1896 ; Giard, 1896), Golfe normano-breton (Retière, 1979), Bretagne Nord (Grube, 1872 ; Saint-Joseph, 1894 ; Pruvot, 1897 ; Beauchamp, 1914 ; Dollfus *et al.*, 1965 ; Cabioch *et al.*, 1968 ; Gruet, 1970 ; Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992), Devon (Wilson, 1928 ; MBA, 1931 ; Russell, 1957 ; Kent, 1979, 1981 ; Mustaquim, 1986, 1988), Hampshire (Warner, 2001), Kent (Dorsett, 1961a) – **Mer Baltique** (Möbius, 1873 ; Jacobi, 1883 ; Fauvel, 1916 ; Eliason, 1920 ; Thorson, 1946 ; Hempel, 1957a, b ; Meixner, 1981 ; Banse, 1986 ; Linke *et al.*, 1993 ; Kohler *et al.*, 1999 ; Göransson, 2000 ; Schlüter *et al.*, 2000 ; Wahl, 2001 ; Wahl *et al.*, 2002) – **Mer de Barents** : Norvège (Oug, 2001) - **Mer d'Irlande** : Grande-Bretagne (Ambariyanto *et al.*, 1991), Irlande (Templeton, 1836 ; Crowley, 1972 ; Petit *et al.*, 1989 ; Breen *et al.*, 1998) – **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Haswell, 1885 ; Roughley, 1922, 1925 ; Skeel, 1979 ; Russell *et al.*, 2000), sud-est de l'Australie ? (Whitlegge, 1889) - **Océan Indien** : Madagascar (Fauvel, 1919b ; Day, 1967), Mozambique (Day, 1967), Inde (Stephen, 1978), Australie (Russell *et al.*, 2000) - **Mer Rouge** (Fauvel, 1919b ; Day, 1967) - **Mer d'Oman** : Pakistan (Mustaquim, 1997) - **Mer du Japon** (Rybakov, 1984 ; Radashevsky, 1987 ; Manchenko *et al.*, 1993, 1998 ; Kulikova *et al.*, 2001 ; Omel'yanenko *et al.*, 2002) - **Mer d'Okhotsk** (Mori *et al.*, 1985 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990b ; Radashevsky, 1994a) – **Mer Jaune** : Corée du Sud (Je *et al.*, 1988) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Imajima, 1968b ; Kojima *et al.*, 1982), îles Kouriles (Radashevsky, 1994a)– **Pacifique nord-est** : Canada (Berkeley *et al.*, 1936 ; Medcof, 1946a), Californie (Woodwick, 1963b) - **Atlantique nord-est** : Maroc (Amoureux, 1976 ; Amoureux *et al.*, 1976), Portugal (Amaral *et al.*, 1999 ; Mucha *et al.*, 1999), Espagne (Rioja, 1917a, 1918, 1925, 1931 ; Ibáñez, 1973 ; Vieitez, 1978 ; Borja *et al.*, 2000 ; Garcia-Arberas *et al.*, 2002), France (Dollfus, 1937 ; Fonseca-Genevois *et al.*, 1987 ; Audemard *et al.*, 2001), Angleterre (Kendall, 1980 ; Crothers, 1981 ; Mustaquim, 1986, 1988), Hébrides (de Claparède, 1862), Islande (Leuckart, 1849 ; Malmgren, 1867 ; Wesenberg-Lund, 1951) – **Atlantique nord-ouest** ? : Nouvelle-Ecosse (Willey *et al.*, 1921 ; Medcof, 1946a), Maine (Webster *et al.*, 1887), Massachusetts (Davis, 1969), Guyane (Fauvel, 1919a) - **Mer des Antilles** : Venezuela (Amaral *et al.*, 1975) – **Atlantique sud-ouest** : îles Fackland (Fauvel, 1916) - **Méditerranée** : Algérie (Guelorget *et al.*, 1989), Espagne (Rioja, 1917b, 1931 ; Cuadras *et al.*, 1977 ; Mendez *et al.*, 1998), France (Pruvot, 1897 ; Fauvel, 1916 ; Harmelin, 1964 ; Dollfus *et al.*, 1965 ; Bellan, 1969) - **Mer Tyrrhénienne** : Italie (Lo Bianco, 1893 ; Lardicci *et al.*, 1998) - **Mer Adriatique** : Italie (Sars, 1853 ; Ambrogi *et al.*, 1983 ; Ponti *et al.*, 1998 ; Mistri *et al.*, 2001), Italie (Boscolo *et al.*, 2002) ? - **Mer Egée** : Grèce (Arvanitidis, 2000), Turquie (Ergen *et al.*, 2002) - **Mer Noire** (Tkachuk, 1988 ; Murina *et al.*, 1991 ; Moroz, 1993 ; Konsulov, 1998 ; Alexandrov, 2001 ; Machkevsky, 2001 ; Losovskaya *et al.*, 2003), Bulgarie (Zaitsev *et al.*, 1998), Roumanie (Gutu *et al.*, 1979 ; Petranu, 1997).

Polydora hoplura (de Claparède, 1870a)

Etymologie : Du grec *hoplo* qui signifie *armé* et du grec *oura* qui signifie *queue* ; en raison de l'armure que porte cette espèce sur ses derniers segments.

Synonymie : L'espèce décrite par Giard (1881) sous le nom de *Leucodora sanguinea* (du latin *sanguinea* qui signifie *ensanglantée* ; en raison de l'apparence que procure la couleur rouge des branchies à cette espèce) fut mise en synonymie avec *Polydora hoplura* selon Dollfus (1932).

Remarque : Suite à la description de *Polydora hoplura inhaca* par Day (1957), le nom de *Polydora hoplura hoplura* fut employé jusqu'à la mise en synonymie de *Polydora hoplura inhaca* avec *Polydora colonia* par Blake (1971).

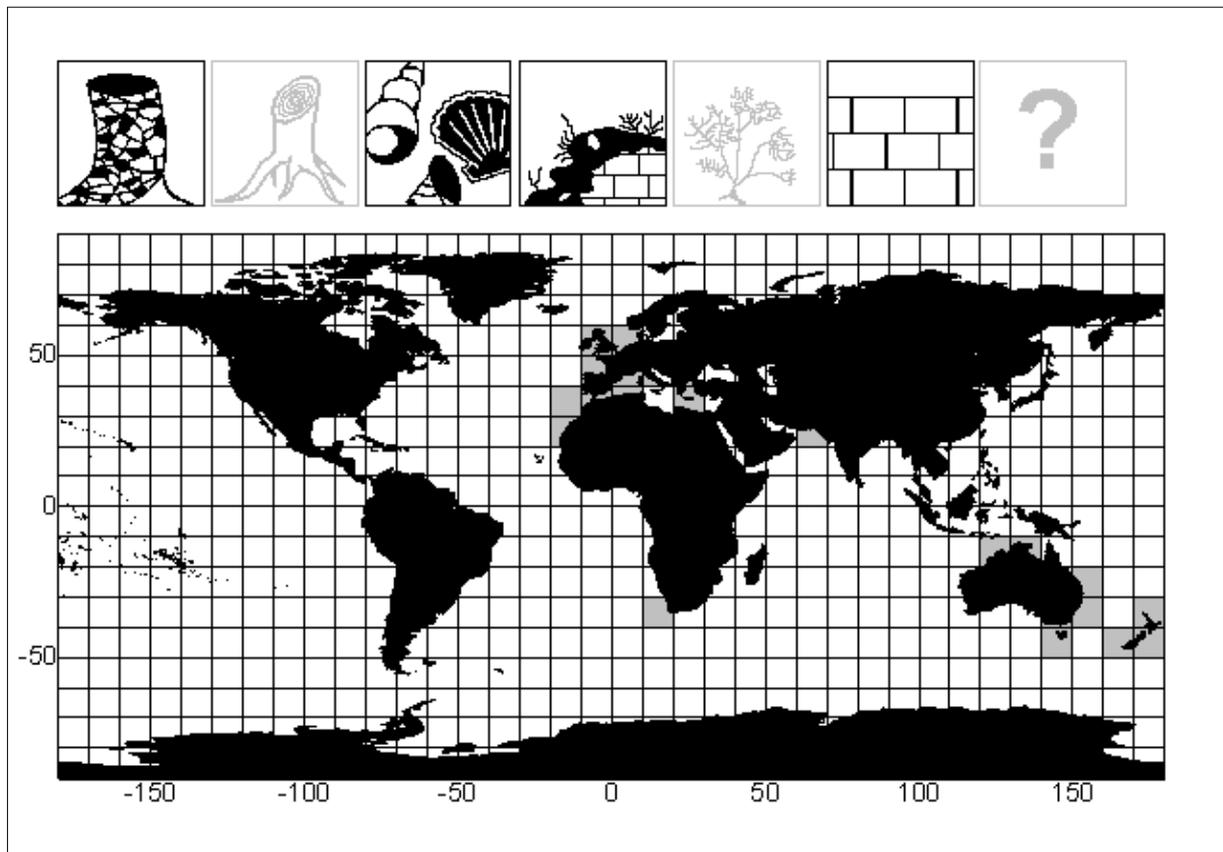


Figure 34 : Répartition biogéographique de *Polydora hoplura*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer Tyrrhénienne** (de Claparède, 1870a) - **Mer Méditerranée** : France (Pruvot, 1897 ; Soulier, 1903 ; Fauvel, 1927 ; Dollfus, 1937 ; Laubier, 1959 ; Gagnon, 1999), Espagne (Rioja, 1917b, 1931) - **Mer Egée** (Arvanitidis, 2000) – **Manche** : Grande-Bretagne (Wilson, 1928 ; MBA, 1931 ; Russell, 1957), France (Pruvot, 1897 ; Dollfus, 1921 ; Fauvel, 1927 ; Fischer, 1930 ; Schodduyn, 1931 ; Bénard, 1960 ; Dollfus *et al.*, 1965 ; Cabioch *et al.*, 1968 ; Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992 ; Collin *et al.*, 1989, 1990 ; Gagnon, 1999 ; Ropert *et al.*, 2002 ; Dauvin *et al.*, 2003) - **Mer du Nord** : Pays-Bas (Korringa, 1951) - **Mer d'Irlande** : Irlande (Petit *et al.*, 1989) – **Atlantique nord-est** : Maroc (Elkaim, 1972 ; Amoureux *et al.*, 1976), Espagne (Rioja, 1917a, 1931 ; Angulo *et al.*, 1978), France (Giard, 1881 ; Dollfus, 1921, 1937 ; Fauvel, 1927 ; Gagnon, 1999 ; Audemard *et al.*, 2001) – **Atlantique sud-est** : Afrique du Sud (Day, 1961 ; Nel *et al.*, 1996) - **Mer d'Oman** : Pakistan (Mustaquim, 1997) – **Pacifique sud-ouest** : Australie (Blake *et al.*, 1978 ; Skeel, 1979 ; Hutchings *et al.*, 1984 ; Leonart, 2001), Tasmanie (Skeel, 1979 ; Pregoner, 1983 ; Westaway *et al.*, 1997 ; Leonart, 2001 ; Leonart *et al.*, 2003b), Nouvelle-Zélande (Read, 1975 ; Handley, 1995, 2002 ; Handley *et al.*, 1997) - **Mer de Timor** : Australie (Russell *et al.*, 2000).

Pseudopolydora antennata (de Claparède, 1870b)

Etymologie : Du latin *antennates* qui signifie *antennes* ; en raison de la description, par de Claparède, d'antennes sur le lobe céphalique chez cette espèce.

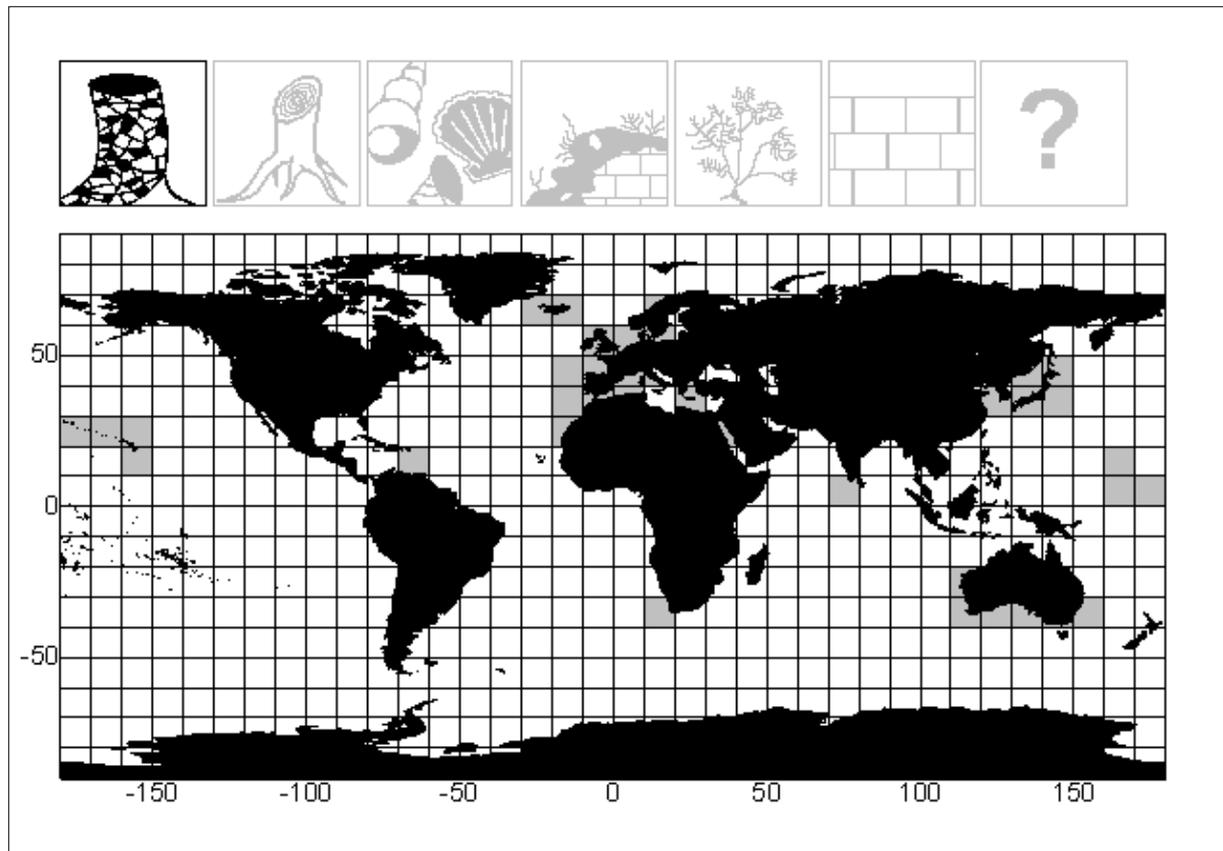


Figure 35 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora antennata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer Tyrrhénienne** : Italie (de Claparède, 1868, 1870a, b ; Lo Bianco, 1899) - **Méditerranée** : Espagne (Mendez *et al.*, 1997, 1998) - **Mer Egée** : Grèce (Arvanitidis, 2000) - **Mer Rouge** : Egypte (Amoureux *et al.*, 1980) - **Atlantique nord-est** : Maroc (Amoureux, 1976), Portugal (Mucha *et al.*, 1999), Espagne (Ibáñez, 1973 ; Borja *et al.*, 2000 ; Gomez Gesteira *et al.*, 2000 ; Garcia-Arberas *et al.*, 2002), France (Audemard *et al.*, 2001 ; Laima *et al.*, 2001), Islande (Wesenberg-Lund, 1951) - **Manche** : Baie de Seine (Gentil, 1976) - **Mer du Nord** : Suède (Hannerz, 1956 ; Rosenberg *et al.*, 2001) - **Mer Baltique** : Danemark (Thorson, 1946 ; Eliason, 1962 ; Rasmussen, 1973), Allemagne (Hansson, 1998) - **Mer de Norvège** : îles Lofoten (Hansson, 1998) - **Atlantique sud-est** : Afrique du Sud (Day, 1955, 1961) - **Mer des Antilles** : Guadeloupe (Amoureux, 1985) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Okuda, 1937 ; Imajima *et al.*, 1964 ; Sato-Okoshi, 2000) - **Mer du Japon** : Japon (Sato-Okoshi, 2000) - **Mer de Chine orientale** : Japon (Sato-Okoshi, 2000) - **Pacifique équatorial ouest** : Hawaii (Ward, 1981), îles Marshall (Woodwick, 1964) - **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Hutchings *et al.*, 1984) - **Mer d'Oman** : Pakistan (Mustaquim, 1997) - **Golfe de Mannar** : Inde (Fauvel, 1932), île de Krusadai (Fauvel, 1930) - **Océan Indien** : sud de l'Australie (Hutchings *et al.*, 1984), ouest de l'Australie (Hartmann-Schröder, 1981).

Pseudopolydora pulchra (Carazzi, 1893)

Etymologie : Du latin *pulchra* qui signifie *magnifique* ; en raison de la beauté que Davide Carazzi a trouvé à cette espèce en la décrivant sous le nom de *Pseudopolydora antennata pulchra* et qui a ensuite été élevée au rang d'espèce (voir Hannerz, 1956).

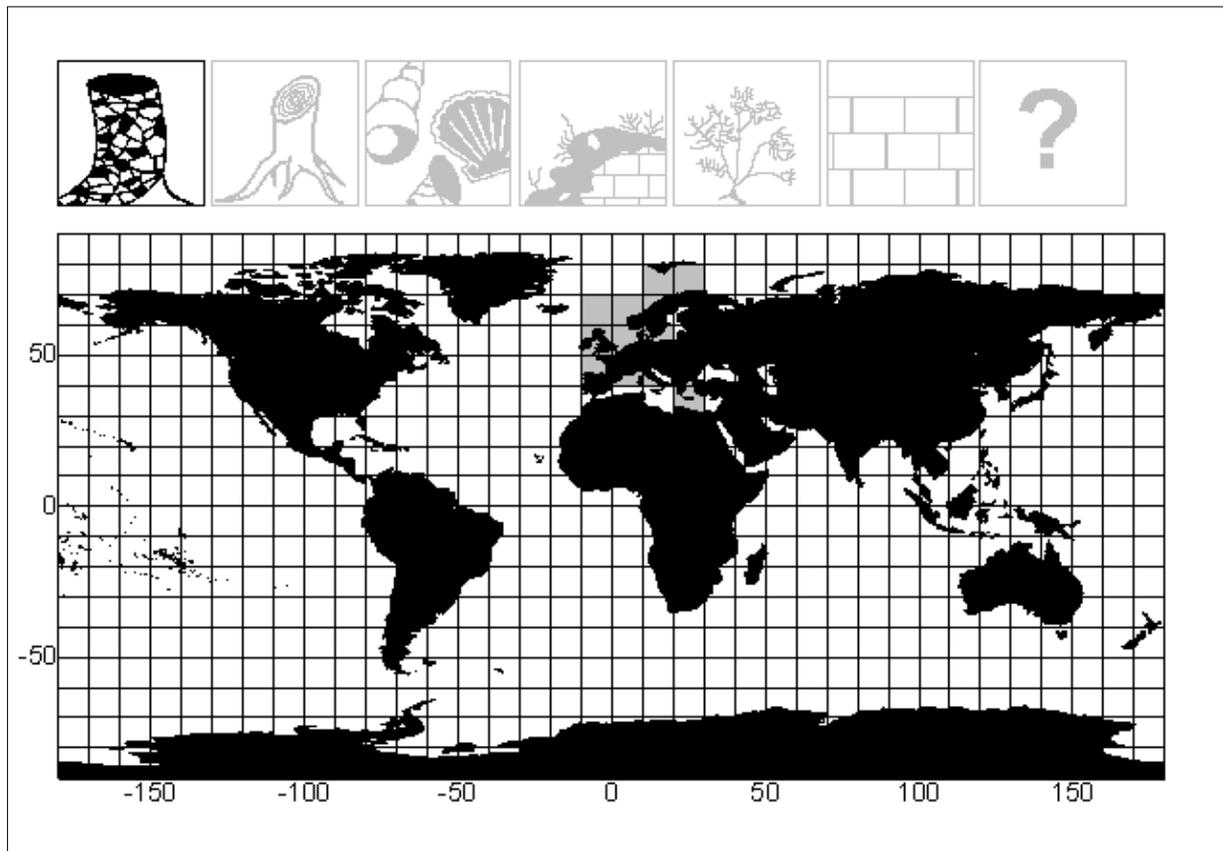


Figure 36 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora pulchra*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer Tyrrhénienne** : Italie (Carazzi, 1893 ; Lo Bianco, 1893) - **Méditerranée** : France (Casanova, 1952) - **Mer Egée** : Grèce (Arvanitidis, 2000) - **Atlantique nord-est** : Espagne (Rioja, 1923, 1931 ; Vieitez, 1977, 1978 ; Borja *et al.*, 2000 ; Gomez Gesteira *et al.*, 2000), Ecosse, Hébrides et îles Shetlands (Eleftheriou, 1970), îles Féroé (Fauvel, 1946 ; Sakarisson, 2000) - **Manche** : Bretagne Nord (Bodo, 1963 ; Rullier, 1963 ; Dollfus *et al.*, 1965 ; Cabioch *et al.*, 1968 ; Dauvin *et al.*, 1983 ; Gomez Gesteira *et al.*, 2000), Baie de Seine (Dauvin *et al.*, 2003), Boulonnais (Glaçon, 1977) - **Mer du Nord** : Allemagne (Plate *et al.*, 1994 ; Armonies, 2000), Ecosse (Eleftheriou, 1970), Suède (Hannerz, 1956) - **Mer Baltique** : Danemark (Thorson, 1946 ; Eliason, 1962) - **Mer de Norvège** : Norvège (Wesenberg-Lund, 1939) - **Mer de Barents** : Norvège (Oug, 2001) - **Mer d'Irlande** : île de Man (Ranade, 1956, 1957).

Préférences écologiques

La température ne semble pas limiter la distribution géographique de certaines espèces, notamment parmi celles présentes en Normandie. *Pseudopolydora pulchra* se trouve par exemple aussi en milieu polaire, *Dipolydora armata*, *D. flava*, *Polydora hoplura*, et *Pseudopolydora antennata* en milieu tropical, *Boccardia polybranchia* en milieu sub-polaire et tropical, et *Dipolydora coeca*, *D. caulleryi*, et *Polydora ciliata* en milieu à la fois polaire et tropical (voir les fiches pour les références). *Polydora ciliata* a même été observée dans des eaux dont la température varie rapidement (près du débouché d'une centrale thermo-électrique) de 6 à 28°C (Ambrogi *et al.*, 1983). Ces polydores sont donc eurythermes. L'augmentation des polydores dans les élevages conchylicoles a, malgré cela, parfois été attribuée à l'augmentation de température de l'eau (Terranova, 1999).

La plupart des 157 espèces de polydores sont présentes en zone tempérée (90%), et plus d'un tiers en zone tropicale (Figure 37). Seules neuf espèces se rencontrent en milieu

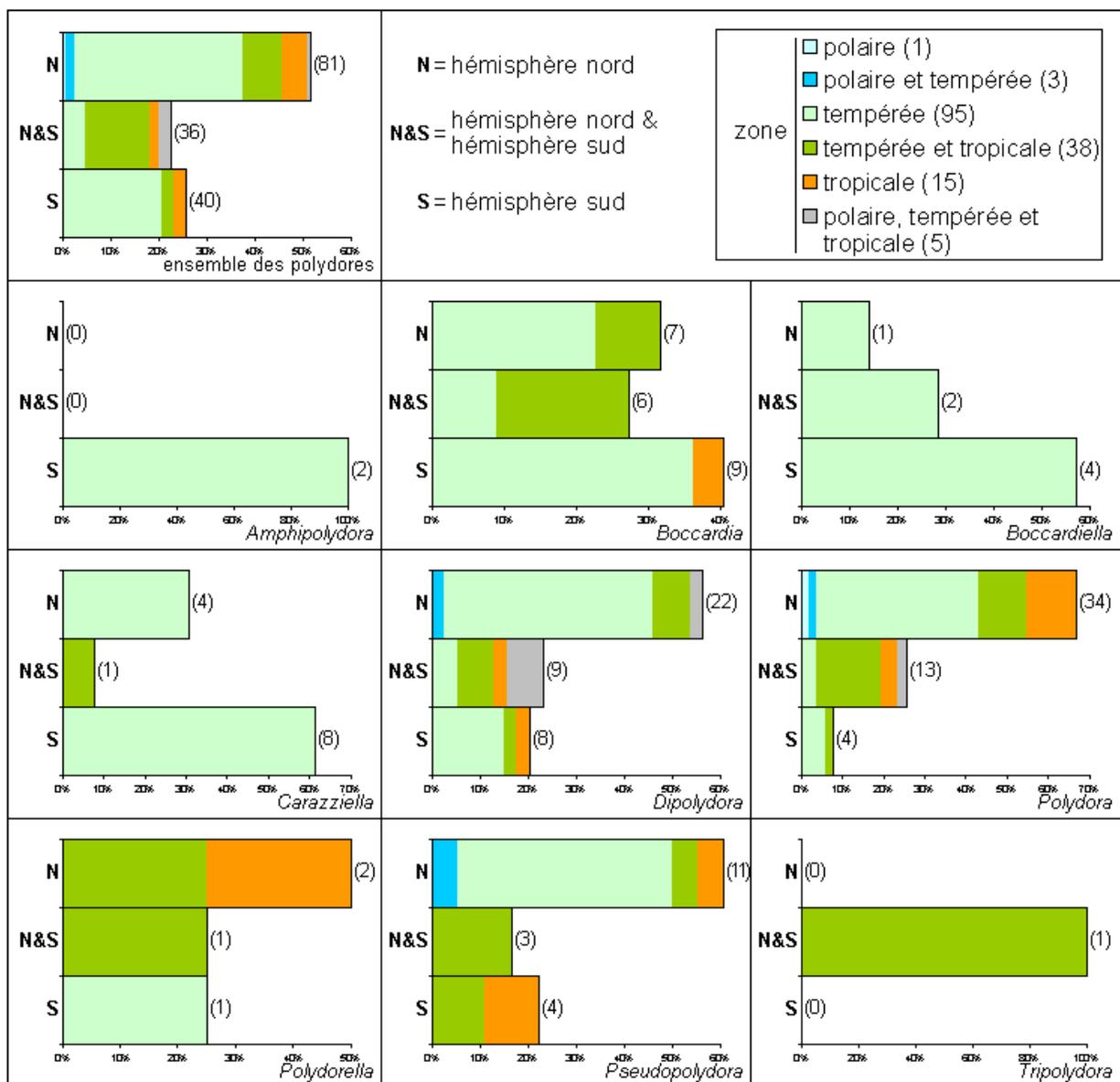


Figure 37 : Affinités climatiques des polydores. Les nombres d'espèces sont précisés entre parenthèses.

polaire (uniquement en Arctique), dont cinq vivent également en zone tempérée et en zone tropicale. Les polydores peuvent donc se rencontrer sous tous les climats.

De fortes variations de salinité sont également supportées par certaines espèces comme *Pseudopolydora kempi* (Southern, 1921), ou *Polydora cornuta* que l'on trouve à la fois dans des lacs (Hartman, 1941) et des marais salants (Amaral *et al.*, 1999 ; Stocks, 2000), ou du moins à proximité (Rozas *et al.*, 2000). Mais certaines espèces de polydores n'apprécient pas les dessalures (Stoner *et al.*, 1983 ; Furota *et al.*, 1993 ; Almeida *et al.*, 1998 ; Swain *et al.*, 1998 ; Williams *et al.*, 1998), tandis que d'autres préfèrent les faibles salinités (Edgar *et al.*, 2000). Il existe d'ailleurs deux espèces qui vivent exclusivement en eau douce ou saumâtre : *Boccardiella limnicola* et *Carazziella spongilla* (voir l'annexe 1 pour les références). En ce qui concerne les espèces présentes dans les élevages conchylicoles normands, *Boccardia polybranchia* semble préférer les faibles salinités (Urkiaga-Alberdi *et al.*, 1999), et *Polydora ciliata* semble avoir une préférence pour l'isohaline 20 (Ambrogi *et al.*, 1983 ; Banse, 1986) tout en étant euryhaline (Cognetti *et al.*, 2000). La faible infestation des huîtres par les polydores sur des parcs situés près des terres (Jayapada, 2002) a même été attribuée à la faible salinité des eaux en hiver (Houlbert *et al.*, 1916b ; Almeida *et al.*, 1998). Mais ces parcs sont également les moins profonds et sont ceux qui sont les plus souvent exondés. De plus, de fortes infestations ont déjà été observées dans des zones de faible salinité (Almeida *et al.*, 1996a). Certains auteurs considèrent d'ailleurs que le chambrage est provoqué par les dessalures (Gilles, 1991 ; Terranova, 1999).

Les sites avec une faible circulation de l'eau sont plus touchés par les polydores que les autres (Almeida *et al.*, 1996a). Les polydores préfèrent les endroits abrités aux endroits à fort hydrodynamisme (Snelgrove *et al.*, 1999 ; Widdicombe *et al.*, 2001).

La teneur en vase ne semble pas influencer la quantité de *Polydora ciliata* (Ambrogi *et al.*, 1983). Mais certains auteurs considèrent que le chambrage est provoqué par l'envasement (Gilles, 1991). La prévalence et l'intensité de l'infestation peuvent être réduites en cultivant les bivalves éloignés du fond (Bower *et al.*, 1994a, b). L'élevage en surélevé est donc à ce titre plus approprié que l'élevage à plat et l'entretien des poches déterminant (Gilles, 1991). Les sédiments peu riches en matière organique ne permettent d'ailleurs pas le maintien de certaines espèces telles que *Boccardia proboscidea* (Cohen *et al.*, 2001). Les mesures de la concentration en matière organique en même temps que de la densité en polydores sont rares. Une seule donnée chiffrée est à ma connaissance disponible : *Polydora cornuta* a été trouvée dans un sédiment sablo-vaseux où il y avait de 2,6 à 3,3 % de matière organique (Rozas *et al.*, 2000).

Les polydores comme *Polydora ciliata* supportent d'importantes fluctuations de la concentration en oxygène dissous (Ambrogi *et al.*, 1983). *Polydora ciliata* et *P. cornuta* peuvent vivre avec de faibles niveaux en oxygène (Sagasti *et al.*, 2000 ; Schlüter *et al.*, 2000), ce qui les amène souvent à dominer l'écosystème lors de périodes d'hypoxies (Ueda *et al.*, 2000). Malgré tout, des expériences menées en laboratoire ont montré que *Polydora cornuta* est peu tolérante au manque d'oxygène puisque le TL50 (temps léthal pour la moitié des individus) est de trois jours lorsqu'il y a moins de 0,5 mg d'oxygène par litre (Sagasti *et al.*, 2001). Le pourcentage de mortalité des polydores serait de 90% quand le niveau d'oxygène est faible contre 4% quand il est fort (Sagasti *et al.*, 2001). Les résultats de ces études menées par l'équipe de Sagasti (2000 et 2001) sont donc contradictoires entre eux.

Selon de nombreux auteurs, les polydores sont associées aux plus grands niveaux de pollution organique, comme par exemple *Boccardia proboscidea*, *Boccardiella ligerica*, *Dipolydora alborectalis*, *D. armata*, *D. bidentata*, *D. caeca*, *D. cardalia*, *D. carunculata*, *D. flava*, *D. quadrilobata*, *D. socialis*, *D. trilobata*, *Polydora brevipalpa*, *P. ciliata*, *P. cirrosa*, *P. cornuta*, *Pseudopolydora antennata*, *P. kempfi*, *P. paucibranchiata*, et *P. pulchra* (Reish, 1955, 1959 ; Bellan, 1969 ; Crippen *et al.*, 1969 ; Anger, 1977 ; Rice *et al.*, 1980 ; Green, 1983 ; Calderon-Aguilera, 1992 ; Bower, 1997 ; Lee *et al.*, 1997 ; Lu *et al.*, 1998 ; Mendez *et al.*, 1998 ; Ponti *et al.*, 1998 ; Williams *et al.*, 1998 ; Yokoyama, 1998 ; Belan, 1999 ; Mucha *et al.*, 1999 ; Wells, 1999 ; Borja *et al.*, 2000 ; Gomez Gesteira *et al.*, 2000 ; Silina *et al.*, 2000 ; Cohen *et al.*, 2001 ; Eaton, 2001 ; Samuelson, 2001 ; Zubia *et al.*, 2001 ; Stewart *et al.*, 2002). C'est pourquoi la pollution du bassin versant est parfois dénoncée par les médias lorsque la présence des polydores devient trop importante, comme par exemple en Bretagne où une laiterie avait été mise en cause (Ménoret, 1989a, c). Les polydores peuvent supporter divers polluants. Ainsi, *Dipolydora caulleryi* tolère des concentrations en cuivre de 2000 ppm, tandis que *Polydora cornuta* tolère des concentrations en hydrocarbures de 300 ppm (Rozas *et al.*, 2000), et présente une CL50 (concentration létale pour la moitié des individus) de 2,3 g.L⁻¹ pour l'azamethiphos, un pesticide employé dans certains élevages piscicoles (Ernst *et al.*, 2001). D'autres articles affirment au contraire que les polydores ne sont présentes que dans des conditions non-polluées et qu'elles sont sensibles à l'enrichissement organique comme par exemple *Boccardia chilensis*, *B. polybranchia*, *Boccardiella sp.*, et *Polydora ciliata* (DeCoursey *et al.*, 1975 ; Lardicci *et al.*, 1998 ; Borja *et al.*, 2000 ; Edgar *et al.*, 2000). Certaines espèces sont sensibles aux polluants, comme par exemple *Pseudopolydora paucibranchiata* qui est sensible au cuivre (Olsgard, 1999). Mais en fait, les polydores sont physiologiquement plus tolérantes aux perturbations environnementales à court-terme que les autres composantes de la faune benthique (Jewett *et al.*, 1999 ; Ueda *et al.*, 2000 ; Samuelson, 2001). Ce sont des opportunistes (Virnstein, 1979 ; Haines *et al.*, 1980 ; Green, 1983 ; Berge, 1990 ; Yokoyama, 1997 ; Powilleit *et al.*, 1999 ; Saiz-Salinas *et al.*, 1999 ; Stenton-Dozey *et al.*, 1999 ; Borja *et al.*, 2000 ; Gomez Gesteira *et al.*, 2000 ; Sagasti *et al.*, 2000 ; Cohen *et al.*, 2001). Elles peuvent dominer rapidement l'écosystème dans lequel elles sont introduites (Stenton-Dozey *et al.*, 1999), ce qui a évidemment de lourdes conséquences (Moore, 1998).

On trouve des polydores à toutes les profondeurs, puisqu'une même espèce comme *Polydora websteri* (qui cause notamment des dommages aux élevages conchylicoles américains) peut vivre aussi bien en zone intertidale qu'en zone abyssale (Maciolek, 1984). Néanmoins, la plupart des polydores semblent vivre en zone littorale, mais cela est peut être lié au manque d'observations de la faune cryptique dans les domaines bathyal et abyssal. Les espèces présentes en zone intertidale en Normandie ont déjà été récoltées jusqu'à 800 m de profondeur pour *Dipolydora giardi* (Intes *et al.*, 1977), 80 m pour *Dipolydora flava* (Amoureux, 1982) et *Pseudopolydora pulchra* (Eleftheriou, 1970), 60 m pour *Polydora ciliata* (Olsgard, 1999), 20 m pour *P. hoplura* (Day, 1961), et 10-20 m pour *Boccardiella ligerica* (Eliason *et al.*, 1969). Les élevages d'huîtres en eaux profondes ne permettent donc pas d'éliminer les risques de colonisation par des polydores. Mais ces dernières sont en revanche sensibles à l'exondation (Almeida *et al.*, 1998) et ont un optimal bathymétrique comme pour *Dipolydora flava* (Russell, 1957) ou pour *Polydora ciliata* qui est à 5,6 m au-dessus du zéro des cartes marines (Vaillant, 1891b). *Polydora hoplura* se trouve, quant à elle, indifféremment en zone subtidale (Read, 1975), littorale (Laubier *et al.*, 1962) et infralittorale (Amoureux *et al.*, 1976).

Dissémination

Les principaux facteurs du transport des espèces macrozoobenthiques sont la navigation (salissures et eaux de ballast) et l'arrivée involontaire d'animaux lors de transferts de cheptels de bivalves, essentiellement des huîtres (Nehring *et al.*, 1999b).

Lorsque des espèces d'intérêt aquacole comme *Crassostrea gigas* sont intentionnellement introduites dans une région, d'autres espèces, dont beaucoup sont classées comme nuisibles aux activités humaines, sont introduites par erreur (Moore, 1998), et notamment des polydores. Cela a par exemple été le cas avec l'importation de 1971 à 1974 de *Crassostrea virginica*, *Crassostrea gigas* et *Ostrea edulis* en provenance des Etats-Unis sur l'île Maurice (FARC, 2002). En Normandie, *Boccardia semibranchiata* a probablement été introduite avec des huîtres. En effet, depuis que sa diagnose a été établie à partir d'individus provenant des étangs de Berre et de Prévost, sur les côtes françaises de la Mer Méditerranée (Guérin, 1990, 1991), elle n'a été collectée que dans des coquilles d'huîtres élevées dans le bassin d'Arcachon en Atlantique (Gagnon, 1999) et dans la présente étude en Baie des Veys. Vu les distances entre ces lieux et l'habitat dans lequel elle a été trouvée, les huîtres sont très probablement le vecteur de dissémination de l'espèce. Si certaines espèces sont transportées dans les coquilles, comme *Polydora brevipalpa* et *P. websteri*, d'autres, comme *Polydora cornuta*, *Pseudopolydora kempfi* et *P. paucibranchiata* sont transportées dans la vase qui réside entre les coquilles (Blake, 1999).

En Normandie, l'apparition de *Boccardiella ligERICA*, originaire de la Loire inférieure, s'est faite après 1857 (année de l'ouverture à la navigation du canal allant de Caen à la mer où elle a été trouvée) et est même probablement postérieure à 1925 car à cette époque les suivis faunistiques ne font pas état de sa présence (Poisson *et al.*, 1925). Elle a été observée à partir de 1932 sur les côtes allemandes de la mer du Nord (Nehring *et al.*, 1999b). Elle est considérée comme "*neozoon incertum*", c'est-à-dire que c'est une espèce dont on ne sait pas si elle est là à cause de l'Homme ou bien si elle est là grâce à ses capacités de reproduction et de dispersion via les courants (Nehring *et al.*, 1999b). En effet, les observations ne sont pas suffisantes car c'est une espèce cryptogénique (Ruiz *et al.*, 2000), comme beaucoup d'autres polydores (Bell *et al.*, 1982 ; Ruiz *et al.*, 2000), qui peut se maintenir avec des densités inférieures à 2 individus par m² (Kraufvelin *et al.*, 2001). Selon leur état de développement lors de l'éclosion, les larves de polydores comme celles de *Boccardia semibranchiata* peuvent être dispersées au gré des courants sur des distances variables (Guérin, 1991). Elles peuvent donc coloniser les côtes de proche en proche. En ce qui concerne *Boccardiella ligERICA*, elle a ensuite été introduite aux Etats-Unis dans l'estuaire de San Francisco en 1935 (Cohen, 1998 ; Ruiz *et al.*, 2000) et en mer Baltique en 1963 via des eaux de ballast (Leppäkoski *et al.*, 2000).

Pour d'autres espèces, les eaux de ballast sont plus clairement mises en cause. Par exemple *Boccardia proboscidea*, qui est originaire du Pacifique Nord, a été introduite en Australie (Blake *et al.*, 1978 ; Grady *et al.*, 2000 ; Ruiz *et al.*, 2000 ; Russell *et al.*, 2000) grâce aux eaux de ballast (Bowen *et al.*, 1996 ; Oemcke, 1999). Cela est certainement le cas aussi pour *Dipolydora caulleryi*, décrite dans le nord Cotentin et aujourd'hui présente sur les côtes Atlantique et Pacifique de l'Amérique du Nord (voir l'annexe 1 pour les références).

Polydora cornuta, décrite dans l'Atlantique Nord américain, est certainement l'exemple le plus documenté. C'est en 1932 qu'elle est vue pour la première fois dans le Pacifique, où elle a été amenée par des eaux de ballast (Cohen, 1998). Mais *Polydora cornuta* a ensuite été transportée non seulement par les eaux de ballast et les salissures des navires, mais aussi par les transferts d'huîtres en Californie centrale (Wasson *et al.*, 2001) et par la dissémination naturelle. L'extension de l'aire de répartition des polydores est donc pluricausale. Ces introductions d'espèces exotiques peuvent conduire à des populations bien

établies comme pour *Polydora cornuta* suite à son introduction dans les eaux de Washington et de la Colombie Britannique (Moore, 1998). Le développement de ces populations de polychètes est le signe de niches écologiques non-saturées (Nehring *et al.*, 1999b).

Diversité

En reprenant les cartes de distribution géographiques établies pour chaque espèce, il est possible de définir le nombre d'espèces connu dans chaque carreau de Marsden (Figure 38). Les plus fortes diversités (plus de vingt espèces par carreau) sont apparemment observées dans les eaux de la Californie (42 espèces), du Japon, de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande. En ce qui concerne le carreau de Marsden dans lequel est incluse la Normandie (avec également la Mer d'Irlande et une partie de la Mer du Nord), on dénombre 16 espèces dont douze sont présentes dans la région. Ces chiffres sont évidemment biaisés d'une part parce qu'il s'agit bien souvent d'espèces cryptogéniques et d'autre part parce l'effort d'observation n'est pas le même par exemple en Californie où Blake a beaucoup travaillé et en Afrique où les travaux sont peu nombreux. Il reste par exemple à identifier des espèces de polydores trouvées en Casamance (Zabi *et al.*, 1992) et aux îles Fidji (Newell *et al.*, 1997), mais aussi dans les huîtres récoltées au Sénégal (Blanc, 1970) et en Equateur (Terranova, 1999). Actuellement, 81 espèces de polydores sont présentes exclusivement dans l'hémisphère Nord, et 40 exclusivement dans l'hémisphère Sud (Figure 37). Il y a 36 espèces présentes à la fois dans les deux hémisphères.

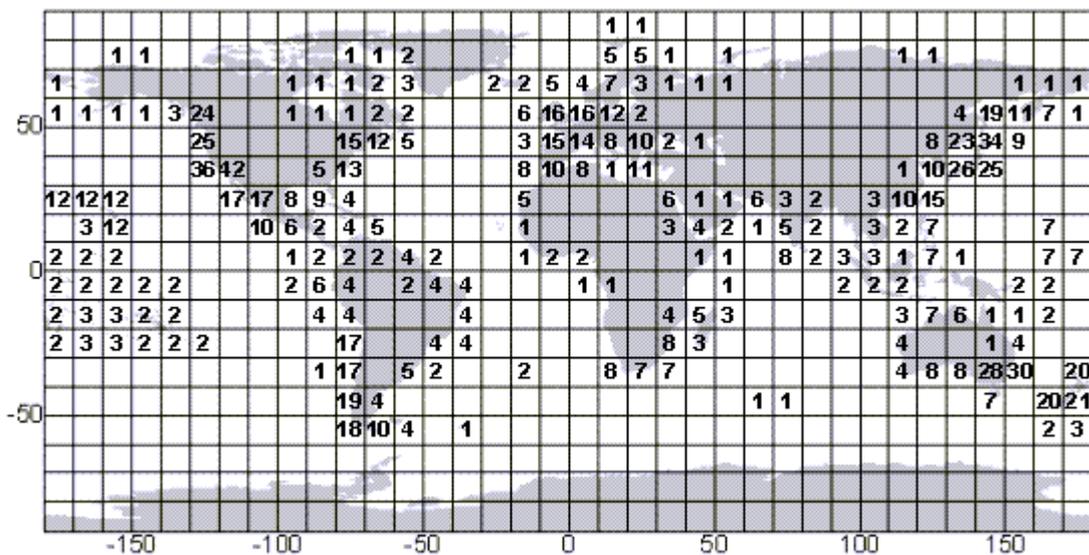


Figure 38 : Répartition géographique du nombre d'espèces de polydores. Lorsqu'il n'est pas nul, ce nombre est indiqué dans le carreau de Marsden correspondant.

La figure 39 exprime la richesse spécifique en fonction de la latitude. Les maxima observés dans chaque hémisphère sont de 69 espèces de polydores différentes entre 30 et 40 ° de latitude nord et de 60 espèces de polydores différentes entre 30 et 40 ° de latitude sud. La richesse spécifique semble donc maximale dans les régions tempérées. Elle serait plus importante dans l'hémisphère nord que dans l'hémisphère sud. Il faut toutefois se rappeler que les deux hémisphères n'ont pas été autant étudiés l'un que l'autre.

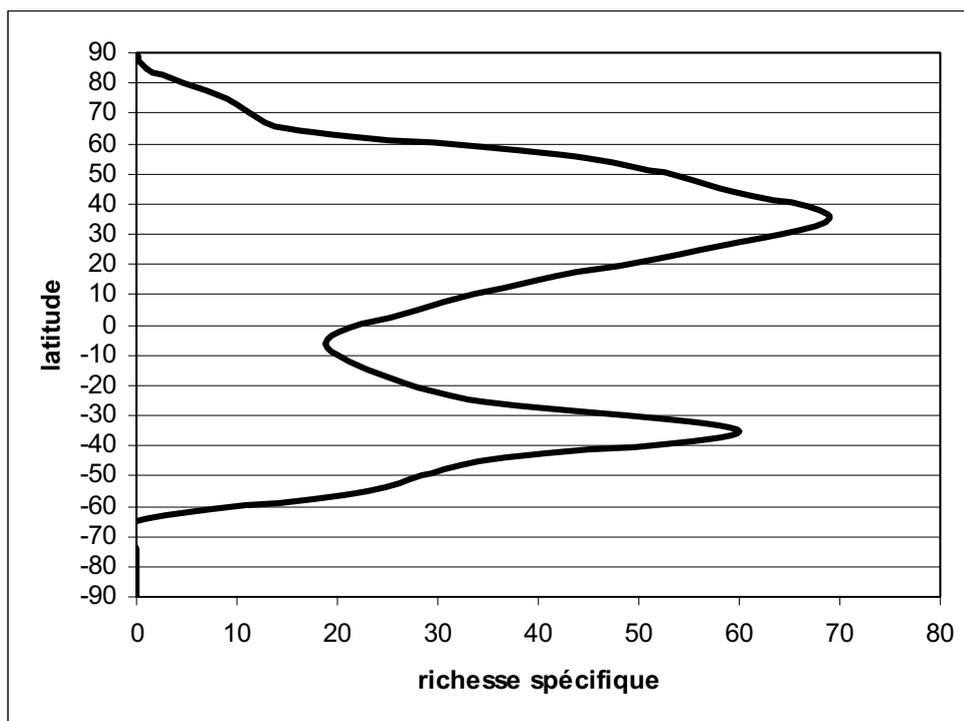


Figure 39 : Evolution de la richesse spécifique en polydores avec la latitude.

Plus de la moitié des espèces de polydores est endémique de sa région de description : 15 espèces n'ont été observées que dans un seul carreau de Marsden et 97 ne sont pas présentes dans plus de quatre carreaux (Figure 40). Parmi les autres espèces, qui ont une large répartition géographique, vingt deux sont particulièrement très répandues puisqu'elles ont déjà été observées dans plus de quinze carreaux de Marsden. Toutes les espèces présentes en Basse-Normandie, à l'exception de *Boccardia semibranchiata* qui n'a été observée que sur le littoral français, ont une vaste aire de répartition. Mais ce sont toutes, sauf *B. semibranchiata*, des espèces décrites au XIX^{ème} siècle. La période d'observation les concernant est donc plus longue que pour la plupart des espèces de polydores. La Normandie n'est pas ici un cas particulier. En effet, toutes les espèces de polydores présentes dans plus de 15 carreaux de Marsden ont été décrites avant 1950 (Figure 41), et cela pour deux raisons. D'abord, les espèces réellement ubiquistes ont statistiquement plus de chance d'être découvertes que les autres, et d'autre part, les premières descriptions de polydores ont plus de chance d'être utilisées comme références que les suivantes. Onze espèces décrites avant 1950 semblent néanmoins endémiques de leur région de description et les deux tiers des espèces à large répartition ont été découvertes après 1950.

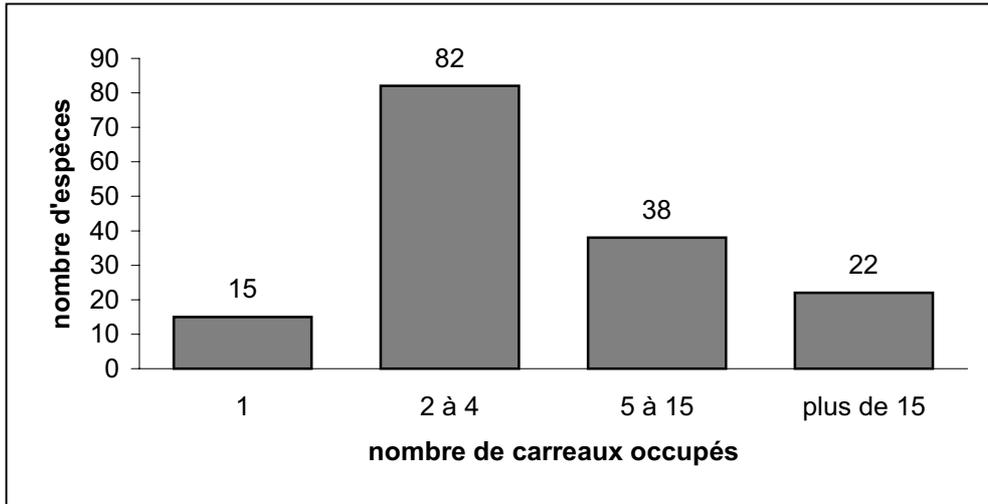


Figure 40 : Emprise géographique des espèces de polydores.

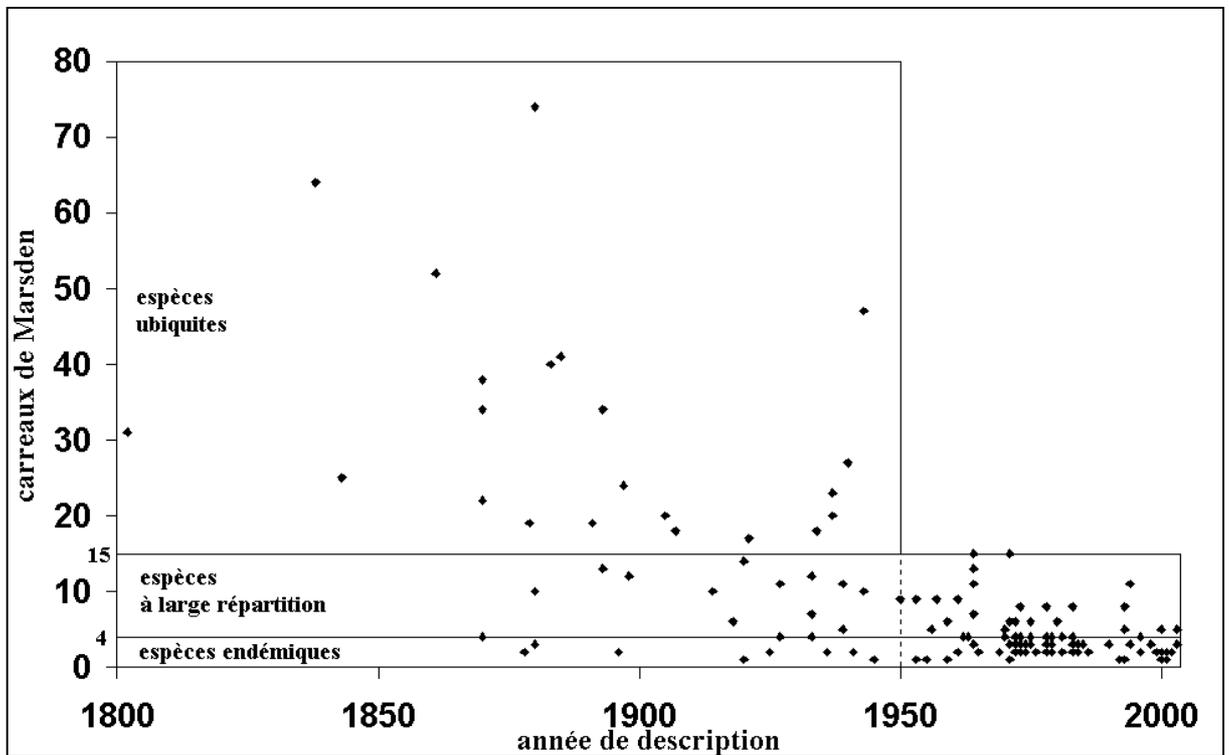


Figure 41 : Emprise géographique des espèces de polydores en fonction de leur année de première description. Chaque point représente une espèce.

Afin de définir de grandes entités biogéographiques caractérisées chacune par leur composition spécifique en polydores, la similarité a été calculée entre chaque carreau de Marsden où au moins une espèce de polydore a déjà été vue. L'indice de similarité de Sorensen a été choisi car il accorde beaucoup d'importance à la présence qu'à l'absence des espèces, ce qui est nécessaire étant donné que la plupart des polydores vivent dans un habitat cryptique et que seul un relevé de leur présence est par conséquent informatif. Cet indice, noté S, est calculé de la façon suivante : $S = 2A / (2A+B+C)$ avec A, le nombre d'espèces présentes dans les deux carreaux, puis B et C, les nombres d'espèces présentes dans un carreau mais pas dans l'autre (tel que défini dans le tableau 3).

Tableau 3 : Paramètres utilisés pour le calcul de S (1 = présence ; 0 = absence).

		ensemble 2	
		1	0
ensemble 1	1	A	B
	0	C	D

La matrice de présence / absence a été simplifiée en 109 ensembles en regroupant les carreaux adjacents qui ont souvent été groupés lors de l'étude bibliographique (Figure 42). Le choix de ces préregroupements a été effectué en se basant sur la première analyse de similarité menée sur chaque carreau de Marsden. Deux carreaux adjacents ont été regroupés dès que la similarité entre eux était supérieure ou égale à 0,8. C'est par exemple le cas des deux carreaux de Marsden de l'Islande, ou bien des différents carreaux couverts par la Nouvelle-Zélande.

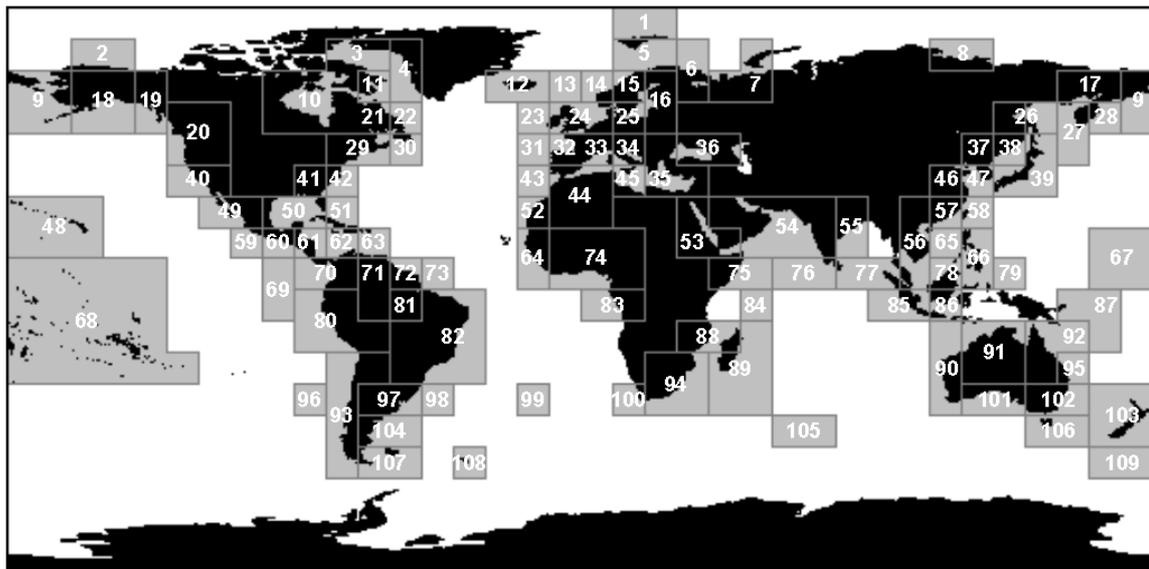


Figure 42 : Préregroupements proposés : 109 ensembles géographiques dont les carreaux de Marsden ont un indice de similarité de Sorensen supérieur à 0,8.

L'analyse de similarité a de nouveau été menée mais sur ces ensembles, et non plus sur les carreaux. La figure 43 propose une représentation cartographique des résultats de cette analyse (annexe 3) pour $S > 0,3$: 33 ensembles ont ainsi été mis en évidence.

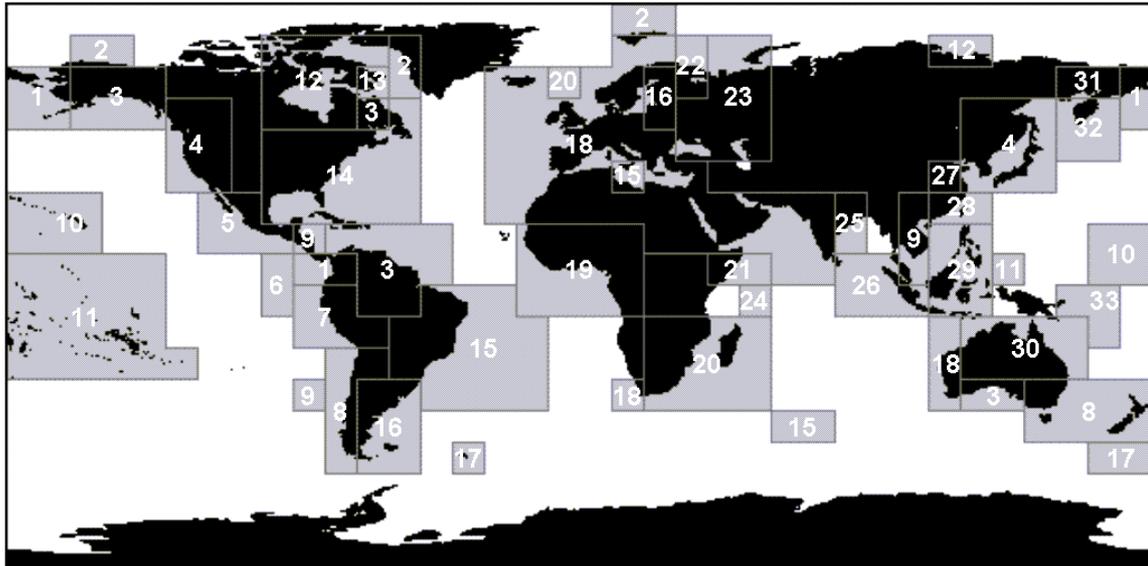


Figure 43 : Résultats de l'analyse de similarité : 33 ensembles géographiques dont les sous-ensembles ont un indice de similarité de Sorensen supérieur à 0,3.

En Atlantique, on distingue essentiellement six grands ensembles. D'abord au nord-est, une zone (numérotée 18 sur la figure 43) qui va de la Norvège au Maroc en passant par la Normandie, et qui se prolonge en Méditerranée. Il y a également un ensemble caractéristique de l'Afrique de l'Ouest (n°19). A l'ouest, quatre ensembles : un en Amérique du Nord (n°14), un équatorial (n°3) et deux en Amérique du Sud (n°15 et 16).

Dans le Pacifique, de nombreux ensembles sont distinguables parmi lesquels quatre particulièrement vastes : un côtier caractéristique du Pacifique Nord (n°4 ; la faune présente au Japon est similaire à celle présente sur la côte ouest des Etats-Unis), un côtier caractéristique du Pacifique Sud (n°8 ; la faune présente au sud-est de l'Australie et en Nouvelle-Zélande est similaire à celle de la côte pacifique de l'Amérique du Sud) et deux du Pacifique équatorial central (n°10 et 11 ; Hawaï et Polynésie).

Dans l'Océan Indien, il y a surtout 3 ensembles : un au nord-est (n°26), un similaire (n°18) à la faune de la Méditerranée et qui comprend la Mer Rouge, la Mer d'Oman, la côte ouest de l'Australie, et un qui englobe Madagascar et le sud-est de l'Afrique (n°20).

L'Arctique se partage surtout en deux ensembles (n°2 et 12).

Certaines associations ont des justifications peu biologiques, tel l'ensemble n°23 qui associe la Mer Noire et le nord de la Russie. Il semblerait que ces deux zones soient similaires car les biologistes qui les ont étudiées se sont référés à des ouvrages en langue russe, à l'exclusion de toute autre littérature.

La constitution des ensembles n°4 et 18 est probablement due en partie à des transferts d'espèces d'une zone à une autre au sein de ces ensembles.

C/ Cycle de vie

1. Reproduction et développement

Parmi les polydores, seules les espèces des genres *Amhipolydora* et *Polydorella*, ainsi que *Dipolydora caulleryi*, *D. tetrabanchia*, et *D. socialis* semblent avoir une reproduction asexuée, soit par paratomie (Augener, 1914 ; Campbell, 1955 ; Blake *et al.*, 1978 ; Tzetlin *et al.*, 1985 ; Radashevsky, 1996 ; Gibson *et al.*, 2003), soit par architomie (Stock, 1964 ; Blake, 1983).

Chez les autres espèces, dont celles observées dans les élevages conchylicoles bas-normands, la reproduction serait uniquement sexuée. Mais une variation irrégulière des schémas de reproduction s'observe avec la latitude chez les polychètes (Bhaud, 2000a), et il n'est donc pas certain que d'autres espèces que celles citées précédemment ne puissent pas procéder à une reproduction asexuée.

Le dimorphisme sexuel est rare chez les Spionidae (Eibye-Jacobsen *et al.*, 2000), mais les mâles de certaines espèces du genre *Pseudopolydora* ont par exemple une distribution des branchies différente de celle des femelles (Blake, 1983), et les femelles de certaines espèces comme *Dipolydora commensalis* semblent plus longues que les mâles (Berkeley *et al.*, 1936).

Le mâle expulse des spermatogonies de ses gonades dans sa cavité coelomique, où la spermatogenèse se produit (Rice, 1981 ; Williams, 2000b). Le sperme est ensuite évacué dans la galerie via les néphridies dans des spermatophores (Blake, 1969a ; McEuen, 1979 ; Rice, 1980). De son côté, la femelle expulse des oocytes de ses ovaires dans sa cavité coelomique, où l'oogenèse se produit (Blake *et al.*, 1999). Elle féconde ensuite ses ovules avec les spermatophores. Les œufs ainsi formés sont pondus dans des sacs attachés en général par deux petits pédoncules à un grand cordon qui tapisse la paroi de la femelle (Figure 44). Le nombre de paquets formant cette chaîne est variable selon les espèces : un seul pour *Boccardia semibranchiata*, une vingtaine pour *Boccardia polybranchia* et *Polydora ciliata*, et une cinquantaine pour *Polydora hoplura* (Wilson, 1928 ; Duchêne, 1984 ; Guérin, 1991). Le nombre d'œufs dans chaque paquet est également variable : environ 20 pour *P. ciliata*, 40 à 90 pour *B. polybranchia*, 60 pour *P. hoplura*, et 60 à 150 pour *B. semibranchiata*. Le nombre d'œufs que pond chaque femelle est donc d'environ 60 à 150 pour *B. semibranchiata*, 400 pour *P. ciliata*, 800 à 1800 pour *B. polybranchia*, et 3000 pour *P. hoplura*.

La reproduction et le développement larvaire des Spionidae ont fait l'objet d'une synthèse bibliographique, particulièrement complète, par Blake & Arnofsky (1999). Seuls les principaux traits de cette synthèse sont repris ici afin d'expliquer le développement larvaire des polydores.

Le développement des larves est d'abord assuré par lécitotrophie. Selon les espèces, certains œufs, qui n'ont pas été fécondés, peuvent ensuite servir de nourriture aux larves qui se développent dans ces sacs. C'est le cas pour *B. polybranchia*, *B. semibranchiata* et *P. hoplura*, mais pas pour *P. ciliata*. Les larves pratiquent également l'adelphophagie. En effet, celles qui, faute de réserves suffisantes, n'ont pu grandir suffisamment pour atteindre la taille

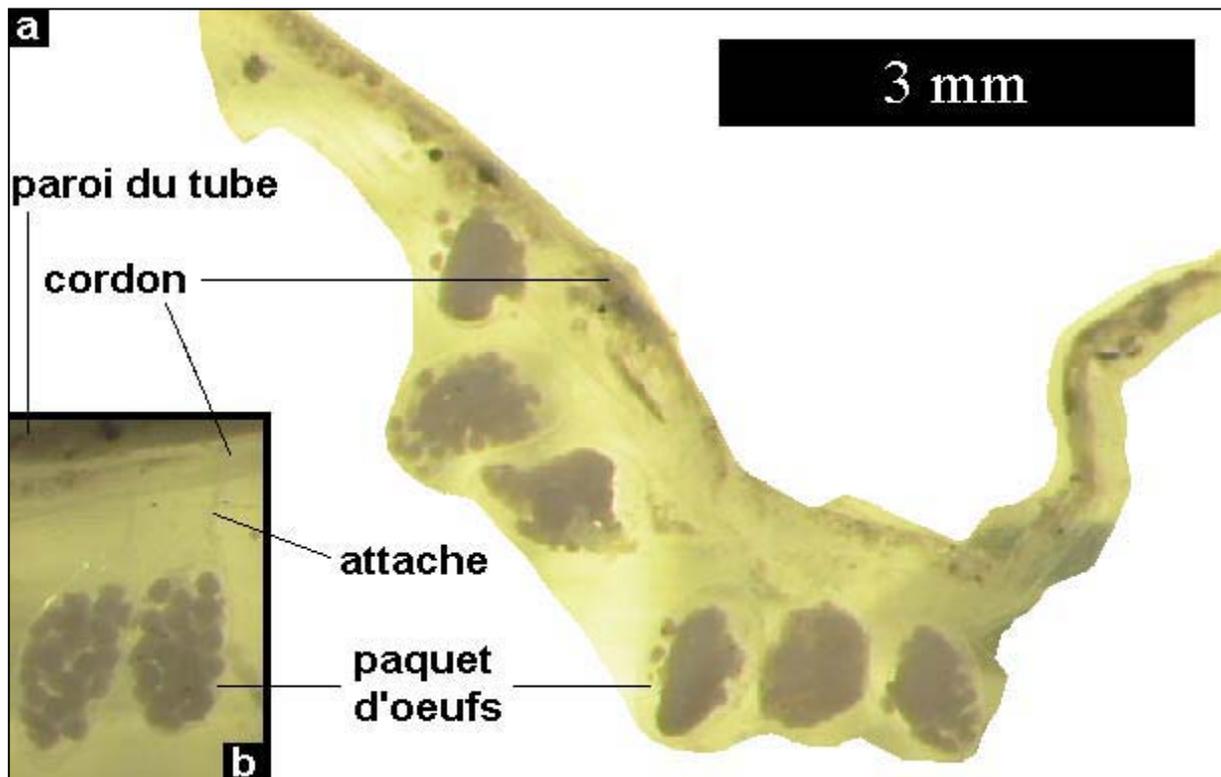


Figure 44 : Les œufs des polydores sont rassemblés en paquets attachés à un cordon qui tapisse la paroi du tube de la femelle. La coquille a ici été dissoute et la femelle ôtée. a) Vue d'ensemble ; b) Détail de deux paquets, ou sacs.

leur permettant d'ingérer des œufs nourriciers, sont consommées par les autres larves (Duchêne, 1989 ; Guérin, 1991 ; Mackay *et al.*, 1999). Plus le développement est long, et plus les grandes larves ingèrent les petites, et donc moins il y a de larves libérées dans le milieu. L'éclosion a lieu lorsque la paroi des paquets se déchire. Les larves quittent alors le tube maternel pour être libérées dans le milieu. La taille des larves varie au sein d'un même paquet en fonction de la quantité de nourriture dont elles ont disposé (Levin *et al.*, 1990). Les plus grandes larves sont déjà compétentes lors de l'éclosion et elles se fixent au plus tard dans les deux jours qui suivent. Par conséquent, elles se dispersent très peu. Elles possèdent un photoaxe dont la direction est déterminée par la salinité (Ranade, 1957). Pour une salinité donnée, les larves conservent la même orientation jusqu'à ce qu'elles trouvent un substrat convenable ou jusqu'à la mort, quelles que soient la température et la luminosité. Les autres larves, qui ont au moins 3 sétigères et qui sont souvent nageuses, continuent leur développement dans le mézozooplancton (Alexandrov, 2001) jusqu'à ce qu'elles deviennent elles aussi compétentes, c'est-à-dire rampantes. Ces larves peuvent donc être davantage dispersées que les précédentes. La métamorphose se produit entre les stades 10 et 18 sétigères pour *B. polybranchia*, entre les stades 12 et 19 sétigères pour *P. ciliata*, et vers le stade 15 sétigères pour *P. hoplura* (Wilson, 1928 ; Delcour *et al.*, 1982 ; Duchêne, 1989). Le stade de la métamorphose n'est pas encore connu pour *B. semibranchiata*. Le taux de croissance des larves de polydores varie de 0,2 à 1,0 j^{-1} (Anger *et al.*, 1986 ; Hansen, 1999). Il dépend notamment de la température et de la nourriture disponible. En effet, les larves de *P. hoplura* se métamorphosent après 45 jours de vie pélagique dans des eaux à 10°C et après 85 jours dans des eaux à 6°C (Wilson, 1928), tandis que les larves de *Polydora cornuta* se métamorphosent, dans des eaux à 12°C, après 20 jours quand elles sont nourries avec des *Dunaliella tertiolecta* et après 113 jours quand elles sont nourries avec des *Scrippsiellia faeroënsis* (Anger *et al.*, 1986). Bien que le jeûne augmente le taux de mortalité larvaire,

réduise le taux de fixation des larves, et prolonge la durée de vie larvaire (Qian *et al.*, 1991), plus de la moitié des larves est encore capable de se métamorphoser si elle reprend son alimentation après une ou deux semaines de jeûne (Qian *et al.*, 1993). Cette disposition explique notamment les capacités de survie de ces larves dans les eaux de ballast. La durée de vie pélagique de *Polydora ciliata* varie en moyenne de 2 à 6 semaines (Wilson, 1928 ; Anger *et al.*, 1986).

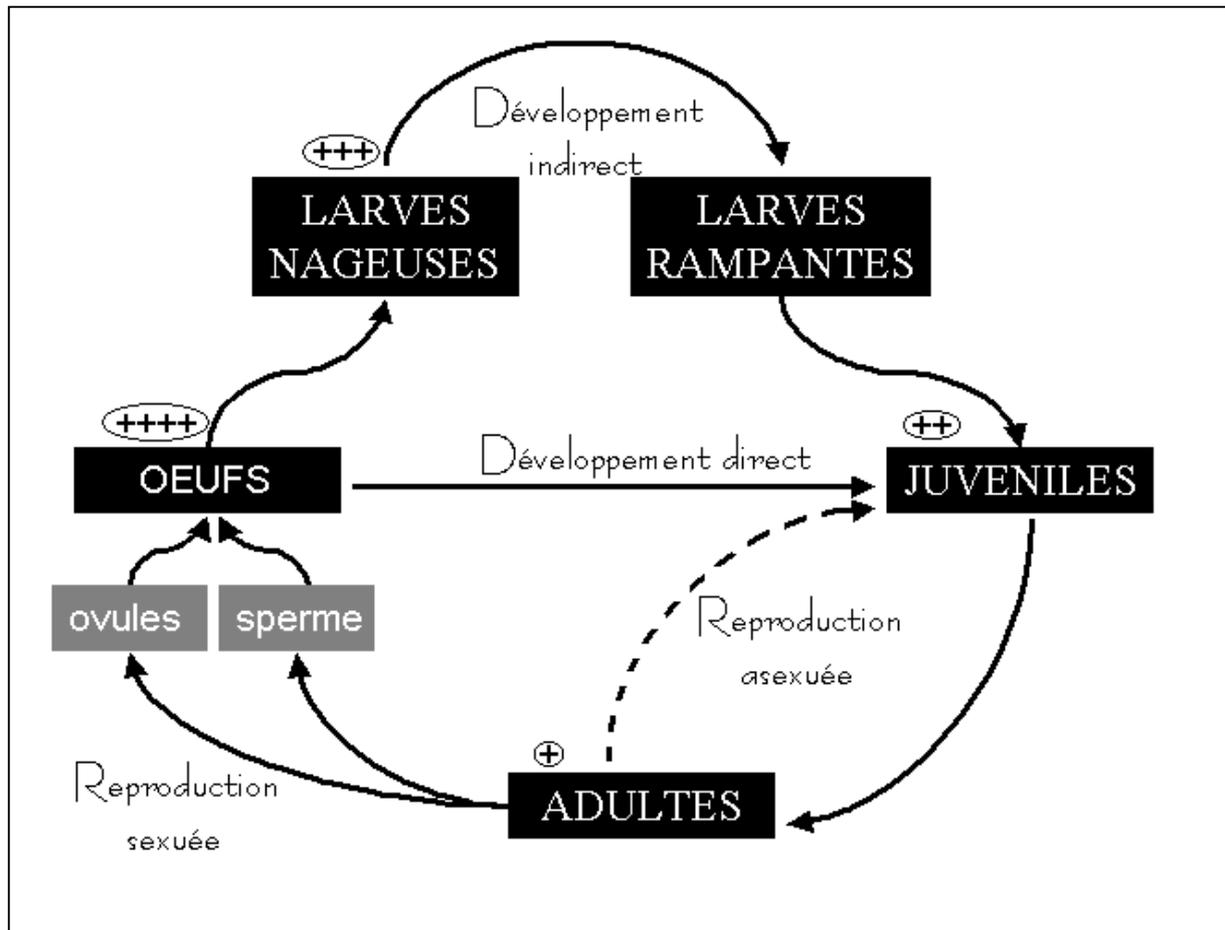


Figure 45 : Schéma du cycle de vie des polydores. Les '+' correspondent aux quantités relatives d'individus. Le type de développement et de reproduction dépendent des espèces.

Le développement des larves peut donc être assuré dans une même ponte par lécitotrophie, adelphophagie, et planctotrophie, ce qui permet aux polydores de s'adapter à la richesse trophique du milieu. Celle-ci conditionne, avec la température, la durée de la vie pélagique et par conséquent les distances sur lesquelles la dispersion va pouvoir se faire (Blake *et al.*, 1981a) ainsi que les périodes de colonisation des huîtres par les polydores qui varient donc d'une région à une autre. L'existence d'un développement direct et d'un développement indirect (Figure 45) assure une pérennisation de la population sur le site et une dispersion de celle-ci vers d'autres sites.

Les polydores perforent lorsqu'elles sont juvéniles les substrats dans lesquels elles vivent. Les post-larves ne disposent que de quelques heures (Stocks, 2002) pour trouver leur habitat définitif (Wilson, 1951). Elles perdent ensuite leurs soies modifiées provisoires (Radashevsky *et al.*, 2000a). La colonisation est étalée dans le temps (Amaral *et al.*, 1999). Aucune observation n'a jamais été rapportée d'une polydore adulte qui perforerait un substrat

ou qui même changerait d'habitat. Ce dernier est, dans le cas qui nous intéresse, constitué d'une galerie creusée dans les coquilles des huîtres. Celle-ci est souvent en forme de U, mais peut avoir des branches (Berkeley *et al.*, 1936 ; Mouritsen, 2002).

Les deux extrémités de cette galerie sont éventuellement prolongées par un tube à l'extérieur de la coquille de l'huître (Vaillant, 1891b). Ce tube est constitué de particules agglutinées par la polydore grâce à du mucus (Mortensen *et al.*, 1944). Le tube est nettoyé grâce à des protéases (Zottoli *et al.*, 1974b). La formation d'une galerie puis d'une chambre a été présentée en introduction (Figure 3). Les polydores perforent la coquille mécaniquement et chimiquement (Dorsett, 1961a ; Sato-Okoshi *et al.*, 2000).

Les polydores se reproduisent un mois après leur fixation et pas au-delà de l'âge d'un an (Anger *et al.*, 1986). La durée de vie maximale observée en laboratoire pour *Polydora ciliata* est de 2 ans. La durée de vie d'autres espèces de polydores comme *Polydora brevipalpa* est en revanche communément de plus de 2 ans et demi (Sato-Okoshi *et al.*, 1990b).

2. Nutrition et prédation

Les polydores adultes sont qualifiés dans la littérature de dépositivores de surface ou de subsurface (Eckman, 1979 ; Amaral *et al.*, 1999 ; Kaiser *et al.*, 1999 ; Mucha *et al.*, 1999 ; Stenton-Dozey *et al.*, 1999 ; Borja *et al.*, 2000), et de suspensivores (Kaiser *et al.*, 1999 ; Zubia *et al.*, 2001 ; Shimeta *et al.*, 2003). En l'absence de particules en suspension, elles se nourrissent des dépôts.

Pour rentrer en contact avec leur nourriture et s'en saisir, elles utilisent leurs palpes. Cette activité est discontinue (Eckman, 1979). Elles peuvent faire varier le comportement de leurs palpes en fonction de la densité de la population et de celle des compétiteurs. Elles limitent ainsi leur balayage à 30 à 45° autour de la position verticale lorsque les densités sont importantes, tandis que leurs palpes effectuent rythmiquement un balayage à 180° quand la densité est moindre (Dauer *et al.*, 1981). La réduction de cet angle de balayage limite le contact entre les palpes de différents individus et diminue aussi le contact avec les cirres nourriciers des balanes éventuellement présentes. Elles adaptent également l'utilisation de leurs palpes à la quantité de nourriture disponible dans le milieu. Ainsi, elles utilisent leurs deux palpes au lieu d'un seul quand la quantité de nourriture diminue (Shimeta *et al.*, 2003). La sécrétion de mucus est également modifiée lorsque la quantité de nourriture disponible diminue afin d'améliorer le taux de rétention des particules rencontrées (Shimeta *et al.*, 2003).

Les principales sources de nourriture des polydores sont présentées à la figure 46. *Polydora ciliata* est ainsi capable d'exploiter les débris qui s'accumulent dans les crevasses des microhabitats (Ponti *et al.*, 1998). *Polydora cornuta* peut se nourrir de microalgues (Sagasti *et al.*, 2001), notamment celles utilisées pour la culture des mollusques (Breese *et al.*, 1972). Les polydores peuvent également se nourrir de larves de mollusques, comme celles de *Crassostrea gigas* et de *Tapes semidecussata* consommées par *Polydora cornuta* (Breese *et al.*, 1972) et celles d'*Haliotis iris* consommées par *Boccardia chilensis* (Naylor *et al.*, 1997). Une même polydore peut avoir ingéré plus de vingt larves de mollusques (Breese *et al.*, 1972). Les larves de polydores peuvent elles-mêmes consommer de grandes quantités de larves de mollusques (Buyanovsky *et al.*, 1992). Les polydores consomment également la progéniture de certains crustacés, comme par exemple les embryons de pagures que *Polydora robi* et *Polydora umangivora* capturent (Williams, 2000c, 2002), ou les cystes d'artémies que *Dipolydora commensalis* consomme (Williams *et al.*, 1997). Le zooplancton est également utilisé (Guerin *et al.*, 1987 ; Williams *et al.*, 1997), de même que le phytoplancton (Qian *et*

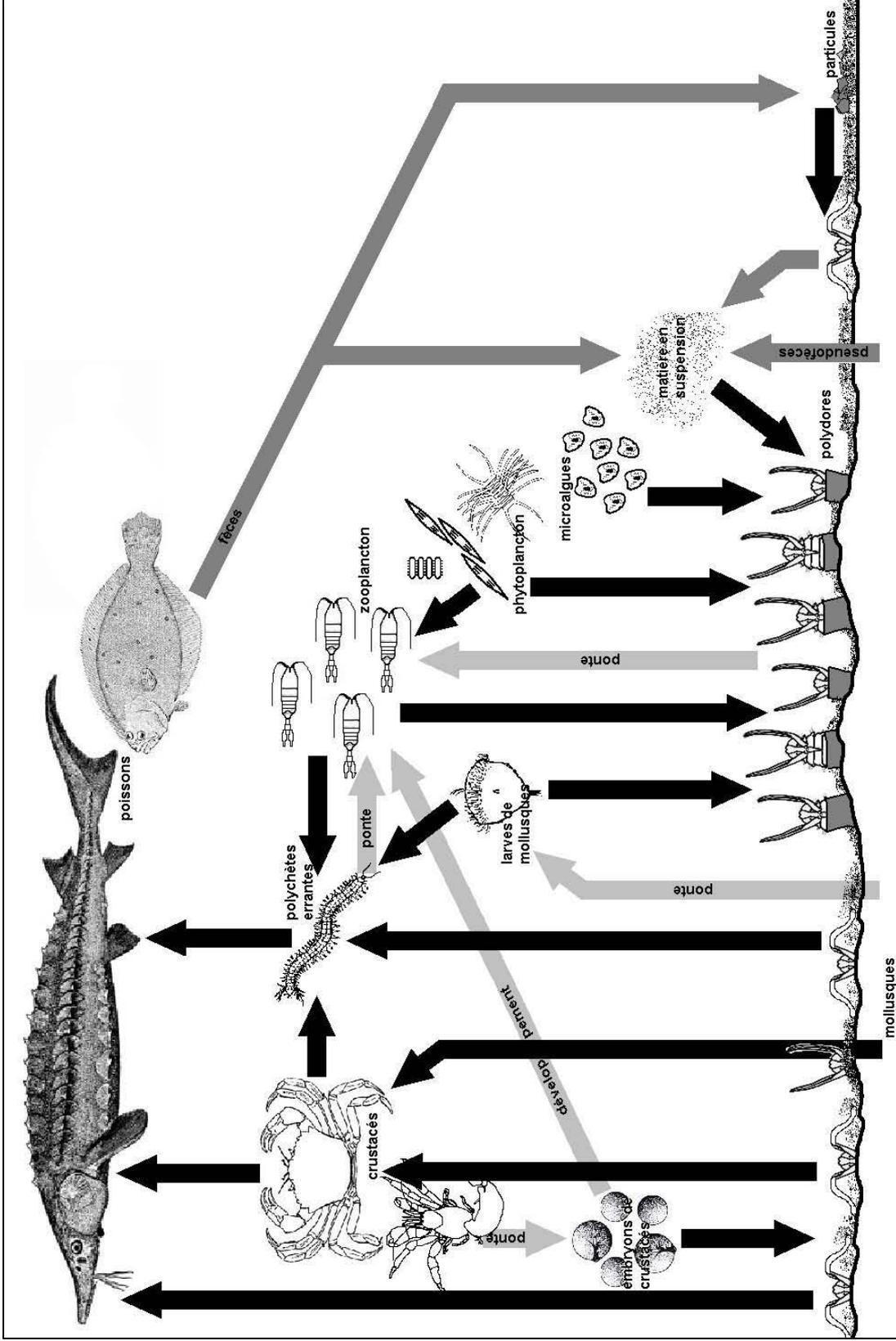


Figure 46 : Place des polydores dans la chaîne alimentaire. Les flèches noires représentent des consommations, les flèches en gris foncé une production de féces ou de pseudofèces, et les flèches en gris clair une production de larves ou d'embryons.

al., 1993). Par exemple, *Polydora glycymerica*, *P. brevipalpa*, et *Dipolydora bidentata* se nourrissent essentiellement de diatomées (Zhukova *et al.*, 1995).

Les particules sont ensuite triées (Williams *et al.*, 1997) en fonction de leur taille (Shimeta *et al.*, 1997). De très petites particules (3 μm) peuvent être ingérées par les polydores (Shields *et al.*, 1998), mais celles trop grosses par rapport aux palpes sont rejetées (Shimeta *et al.*, 1997). Les mécanismes de cette sélection ont été modélisés par Shimeta & Koehl (1997). La sélection se fait également en fonction des propriétés chimiques (Mortensen *et al.*, 1944) de ces particules grâce aux papilles ciliées (voir l'article publié par Dauer en 2000 pour leur morphologie) présentes à l'extrémité et au milieu des palpes (Qian *et al.*, 1995). *Boccardia chilensis* est ainsi capable d'éjecter les coquilles vides de larves d'*Haliotis iris* et d'ignorer les larves qui sont déjà fixées, pour ne capturer finalement que les larves qui sont en train de se fixer (Naylor *et al.*, 1997).

Les particules sont ensuite transportées jusqu'à la bouche grâce à la gouttière ciliée garnie de mucus dont sont munis les palpes (Qian *et al.*, 1995), à une vitesse comprise entre 0,2 et 1,3 $\text{mm}\cdot\text{sec}^{-1}$ (Williams *et al.*, 1997). Une partie des particules est perdue pendant le trajet (Williams *et al.*, 1997). Selon leur taille, les particules sont alors soit utilisées pour construire le tube, soit ingérées (Williams *et al.*, 1997). Afin de se protéger du contact des matériaux solides continuellement avalés, la polydore sécrète du mucus (Jacobi, 1883).

La production fécale des polydores augmente en présence d'un courant de particules en suspension (Dauer *et al.*, 1981). Pour *Polydora cornuta*, cette production est estimée, en poids sec, entre 35 et 66 $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}$ par annélide en fonction de la présence ou non d'un courant (Dauer *et al.*, 1981). Cela équivaut à 307 à 578 $\text{g}\cdot\text{an}^{-1}$ par annélide ; ce qui est considérable. Si on admet malgré tout que ces chiffres sont valables pour les polydores présentes en Basse-Normandie, et que l'on estime à dix polydores par huître le niveau d'infestation, on peut calculer, en prenant une densité de 220 huîtres par poche ostréicole, que les polydores présentes dans chaque poche d'huître excrètent entre 674 et 1270 kg de poids sec de matières fécales par an. Comme il y a 160 ha cultivés en Baie des Veys avec 6000 poches à l'hectare, cela conduit à une estimation comprise entre 647 000 et 1 220 160 tonnes de poids sec de matières fécales rejetées chaque année par les polydores en Baie des Veys. Si on se réfère aux données disponibles pour *Dipolydora quadrilobata*, les polydores recycleraient chaque année (en poids sec) l'équivalent d'environ 18% de leur biomasse : 1,5 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ d'excréments pour une biomasse de 8,2 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ (Souza *et al.*, 2000). Carrer *et al.* (1999) estiment ce recyclage par les polydores à environ 30 % de leur biomasse. Le poids sec moyen d'une polydore en Baie des Veys est d'environ 0,6 mg ($n = 200$ individus entiers lyophilisés originaire du point 71). Si la production fécale annuelle d'une polydore est comprise entre 18 et 30 % de son poids sec, alors elle est d'environ 0,108 à 0,180 mg. Cela équivaut pour la Baie des Veys à une production annuelle comprise entre 228 et 380 kg, soit une estimation de un à cinq millions de fois moins élevée que la première. L'évaluation de la production fécale d'une polydore est délicate car il est notamment difficile de ne pas prélever de particules issues du tube de la polydore lors du prélèvement des excréments avec une pipette. Cela est d'autant plus laborieux qu'elle ne produit pas de pelotes fécales mais crée un amoncellement de matières fécales (non solides) qui sont emportées hors du tube par le courant respiratoire (Dauer *et al.*, 1981). La polydore nettoie également son tube de ses excréments grâce à sa structure pygidiale en forme d'entonnoir qui fait office de piston (Mortensen *et al.*, 1944). Jusqu'à présent, ces expérimentations n'ont été menées que sur une période ne dépassant pas 24 h et avec tout au plus trois individus. Seules des mesures menées avec de nombreux individus et sur une longue période seraient à même d'affiner les estimations. Les polydores causent de profonds changements dans l'écosystème en amassant d'importantes quantités de vase, étouffant souvent d'autres organismes avec l'épaisse couche de matériel que forment leurs tubes vaseux et leurs excréments (Mortensen *et al.*, 1944).

Les polydores sont la proie de nombreux organismes, à commencer par d'autres polychètes comme *Nereis virens* (Ambrose, 1984), *Pholoe minuta* (Pleijel, 1983), *Eteone heteropoda* (Zajac, 1985a, 1995) et *Phyllodoce arenae* (Zajac, 1985a).

Le gastéropode subtidal *Oenopota levidensis* (originnaire de Colombie britannique et vivant dans les mêmes zones que les ormeaux) est un prédateur des polydores qui pourrait potentiellement être utilisé comme une méthode de lutte biologique dans les structures de culture d'ormeaux (Bower, 1997).

Les crustacés chassent aussi les polydores (Furota *et al.*, 1993), comme *Cancer magister* qui est attiré par leurs fortes densités (Jones, 1984), ou *Hyas araneus* qui consomme *Polydora ciliata* (Anger *et al.*, 1979).

Elles sont également consommées par des poissons (Furota *et al.*, 1993), comme par exemple, dans l'estuaire de la Gironde par l'esturgeon *Acipenser sturio* (Brosse *et al.*, 2000a, b). Mais ce sont surtout des poissons plats qui en consomment (De Vlas, 1979 ; Toole, 1980 ; Woodin, 1982 ; Meng *et al.*, 2001). Dans le Rhode Island, elles constituent même la nourriture favorite de *Pseudopleuronectes americanus*, puisqu'elles représentent de 60 à 70% du contenu stomacal de plus de la moitié de ces poissons (Meng *et al.*, 2001).

La prédation des polydores est fréquemment sublétales (Zajac, 1985a, 1995). Elles perdent soit leurs palpes (De Vlas, 1979 ; Woodin, 1982 ; Zajac, 1985a, 1995), soit leur pygidium (Zajac, 1985a, 1995) mais arrivent ensuite à les régénérer (Thouveny, 1958 ; Zajac, 1985a ; Jackson *et al.*, 2002), pour 7 à 15 % des individus selon les cas respectifs.

Les polydores peuvent également être victimes de parasites comme cela a été observé à la fin du XIX^{ème} siècle dans le nord du Cotentin pour des *Dipolydora giardi* avec des copépodes *Thamaleus germanicus* (Giard, 1895). Les parasites se fixent sur la polydore avant qu'elle ne commence à creuser sa galerie (Giard, 1895, 1896), et ils sortent en rompant le tégument et la membrane amniotique de la polydore pour pondre et disséminer leurs embryons pendant leur vie pélagique (Giard, 1896).

Chapitre 1 : Présentation des polydores



Les polydores constituent un complexe de 157 espèces de Spionidae qui ne cesse de s'enrichir de nouvelles descriptions. Elles sont réparties en neuf genres, tous caractérisés par la présence d'un cinquième segment sétigère modifié. Certaines formes sont non-perforantes tandis que d'autres perforent chimiquement et mécaniquement divers substrats, essentiellement des coquilles de mollusques, des algues calcaires et des coraux. Actuellement, quatre espèces sont clairement identifiées dans les huîtres bas-normandes : *Polydora ciliata* et *Polydora hoplura* (déjà connues), ainsi que *Boccardia polybranchia* et *Boccardia semibranchiata* (nouvelles dans ce biotope dans cette région). Une cinquième espèce, non identifiée, est également présente. Les polydores sont dépositivores et suspensivores. Elles sont la proie de polychètes errantes. Elles sont ubiquistes et tolérantes aux variations de la plupart des paramètres environnementaux. Elles ne semblent pas avoir de préférences climatiques puisque le ratio entre le nombre d'espèces connues en zone tempérée et tropicale est égal au ratio entre les superficies de ces mêmes zones. La plupart des polydores ont une reproduction sexuée avec des sexes séparés. Les larves se développent par lécitotrophie, adelphophagie, et planctotrophie, ce qui permet une adaptation à la richesse trophique du milieu. Une partie des larves mène un développement direct, ce qui assure la pérennisation de la population sur le site. L'autre partie suit un développement indirect (larves nageuses puis rampantes), plus ou moins long selon le stade de développement atteint lors de l'éclosion, la température de l'eau et la disponibilité en nourriture. Cela permet une dispersion de la population vers de nouveaux sites. Les géniteurs des polydores qui arrivent en Baie des Veys et sur la côte est du Cotentin proviennent essentiellement du platier rocheux calcaire du Calvados.

Chapitre 2 : Méthodologie

A/ Etude des polydores et des structures qui y sont liées

Afin de pouvoir étudier les polydores vivants dans une coquille d'huître, il a fallu mettre au point une méthodologie pour à la fois quantifier et qualifier l'infestation.

1. Extraction des polydores

a) Extraction manuelle des polydores

Comme pour tous les organismes vivants dans un substrat dur, l'extraction manuelle des polydores requiert l'utilisation de tenailles et d'un marteau. Mais n'étant pas protégés par une coquille ou une enveloppe dure, les polydores sont particulièrement sensibles à ce type d'agression. Cette technique, maintes fois employée par le passé (Haswell, 1885 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990b, 2000, 2001 ; Nel *et al.*, 1996 ; Handley *et al.*, 1997 ; Caceres-Martinez *et al.*, 1998), permet d'extraire quelques individus convenant aux déterminations taxonomiques, d'autant qu'ils conservent leurs couleurs. En revanche, elle s'avère inadéquate à une étude quantitative, et elle reflète, de plus, que la partie la plus âgée de la population, tant il est difficile d'extraire ainsi les polydores de petite taille qui viennent de se fixer dans les coquilles.

b) Extraction des polydores par dissolution des coquilles

Les dénombrements de polydores dans les coquilles d'huîtres ont donc été menés par une toute autre technique. Si on ne peut faire sortir tous les polydores de leurs abris, on peut toutefois supprimer tout ce qui les protège : la coquille. La coquille des huîtres étant principalement de nature calcaire, l'utilisation d'une solution d'acide chlorhydrique s'avère efficace pour la dissoudre. Il faut doser la quantité d'acide ajoutée dans l'eau qui baigne les coquilles d'huîtres afin de dissoudre la coquille sans éliminer les polydores. Une concentration d'environ un Molaire s'est révélée adéquate dans bien des cas, pour des volumes de l'ordre de 250 mL. Il s'agit d'un compromis entre une concentration qui ne doit pas être trop élevée pour tenir compte des problèmes de résistance des polydores à l'acide et une concentration qui doit être assez élevée pour que la vitesse de dissolution soit suffisante afin de ne pas trop prolonger le séjour des polydores dans une telle solution qui abîme leurs tissus. Malgré toutes ces précautions, les corps des vers sont souvent abîmés. Cette technique a déjà été utilisée avec succès pour le dénombrement de Serpulidés et de polydores (Blake, 1980 ; Haines *et al.*, 1980).

Afin de déterminer le nombre de polydores présents dans une coquille donnée, cette dernière est plongée dans une solution d'acide chlorhydrique d'environ 1 M, de sorte qu'elle soit entièrement recouverte de la solution. Lorsque la coquille est presque entièrement dissoute, soit entre 6 et 24 h après le début du bain, les récipients contenant les coquilles d'huîtres et la solution (parfois encore acide, si l'acide est versé par excès) sont transvasés sur

un filtre de 200 μm de vide de maille rincé à l'eau douce. Les éléments retenus par le filtre sont alors re-transvasés dans leurs récipients respectifs et de l'eau douce est ajoutée en attendant qu'ils puissent être examinés sous une loupe binoculaire. Il est parfois nécessaire de rajouter un peu d'acide au cours de la dissolution, lorsque la coquille est particulièrement épaisse. Ce type d'extraction permet un dénombrement des vers (Figure 47), mais ne permet pas une étude de leur taille ou de leurs caractères morphologiques car les individus sont rarement entiers et en excellent état. Il a donc fallu se tourner vers d'autres techniques pour être à même d'obtenir des polydores en bon état, permettant notamment l'étude des classes de taille au sein de leurs populations.

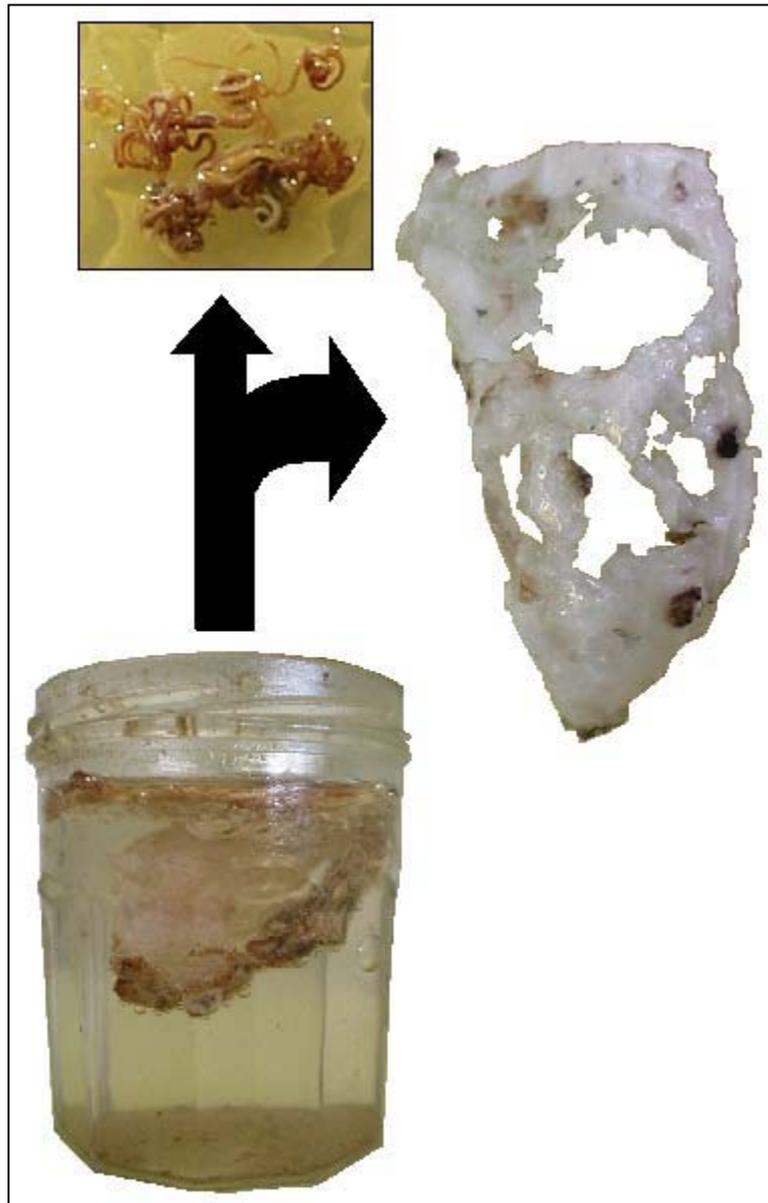


Figure 47 : Une fois la partie calcaire dissoute sous l'action de l'acide chlorhydrique, la coquille de l'huître flotte (en bas) et peut être filtrée et rincée afin d'obtenir d'un côté les polydores (en haut), et de l'autre un reste de coquille (à droite).

c) Extraction des polydore à l'aide de vermifuges

L'utilisation de neurotoxiques pour extraire des vers de leur milieu n'est pas nouvelle. Un article paru en 1961 a été consacré aux effets vermifuges et vermicides de nombreux composés chimiques, notamment sur les *Polydora websteri* vivants dans des coquilles d'huîtres (Mackenzie *et al.*, 1961). Les composés qui engendraient une émergence hors des coquilles de plus de 50% des deux taxons testés (*Polydora websteri* et des Néréidés) en moins de 3 h étaient considérés comme des vermifuges efficaces. De même, les composés qui tuaient plus de 50% des vers durant le même laps de temps étaient considérés comme des vermicides efficaces. Dans ces expériences, les vermifuges les plus efficaces pour *P. websteri* étaient les composés benzénés et l'éthylène. Le sel courant était quant à lui le vermicide le plus pratique car facile d'emploi, peu coûteux et tuant les vers rapidement. Fort de ces résultats acquis sur uniquement deux huîtres pour chaque composé, des essais ont été entrepris avec les mêmes produits au laboratoire et sur davantage d'individus afin de s'assurer de la reproductibilité de l'expérience et surtout afin de calibrer les résultats. L'idée alors développée était qu'un vermifuge, dont l'efficacité serait constante, permettrait d'entreprendre des suivis d'infestation sans craindre de voir les résultats sujets à une trop forte variabilité intrinsèque à l'extraction.

Les auteurs réalisaient leurs expériences en plaçant deux huîtres dans un récipient contenant 9 L de la solution à tester. Ce volume étant incompatible avec des suivis réalisés en routine (cela aurait nécessité le recyclage de plusieurs milliers de litres de dérivés benzénés chaque année), des volumes plus petits ont été retenus dans les essais présentés ici, allant de 250 à 500 mL, volumes suffisants pour recouvrir les coquilles d'huîtres jusqu'à effleurement. Afin de déterminer la quantité totale de vers présente dans chaque coquille d'huître, les auteurs ont baigné ces dernières pendant 24 h dans une solution d'o-dichlorobenzène à 100 ppm qui, selon eux, s'avère être efficace sur quasiment 100 % des *Polydora websteri*. Les auteurs font remarquer que les huîtres peuvent mourir dans ce bain, ce qui montre qu'elles ont été plongées vivantes, et donc entières, dans les solutions à tester. Les expériences présentées ci-après n'ont porté que sur les coquilles d'huîtres, les chairs de ces dernières étant souvent destinées à des examens biométriques.

Bon nombre des composés testés est difficile à dissoudre dans l'eau de mer, condition pourtant nécessaire pour être efficaces. L'o-dichlorobenzène, est l'un de ces composés dont la dissolution dans l'eau de mer est difficile, voire impossible dans de petits volumes. Ayant été utilisé comme « témoin » dans les expériences, les résultats obtenus précédemment, dont certains sont présentés à la figure 48, doivent être remis en cause. Les essais réalisés avec les mêmes produits que ceux présentés sur cette figure (ortho- et para-dichlorobenzène, trichloréthylène, et phénol), ainsi qu'avec du naphthalène, ont montré que seul le phénol avait des propriétés vermifuges intéressantes.

La solution de phénol est connue pour ses propriétés vermifuges. Divers auteurs avaient observé qu'une solution de phénol à 500 ppm dans de l'eau de mer forçait les *Polydora websteri* à sortir de leurs galeries creusées dans les coquilles d'huîtres (Mackn *et al.*, 1952 ; Oon, 1957). Mackenzie *et al.* (1961) signalent que des concentrations inférieures sont inefficaces. Dorsett (1961b) recommande quant à lui une concentration de 5000 ppm, mais Lagadeuc & Brylinsk(1987) considèrent que cette concentration est trop agressive pour les vers et préconisent donc une concentration de 250 ppm. Afin de standardiser les mesures faites par la suite, un bain dans une solution de phénol à 500 ppm dans de l'eau de mer pendant 24 ± 2 h a été retenu.

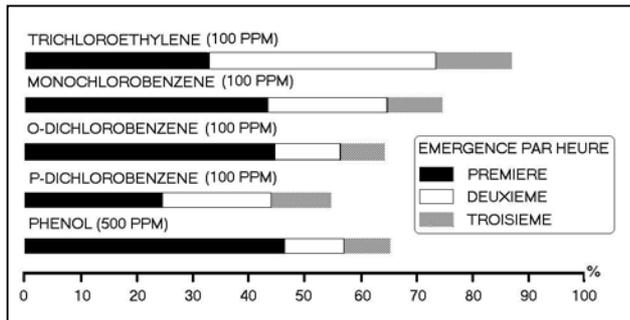


Figure 48 : Pourcentage d'émersion de *Polydora websteri* après 1, 2 et 3 heures dans différentes solutions testées (d'après MacKenzie *et al.*, 1961).

Pour évaluer l'efficacité d'une telle méthode, 500 coquilles d'huîtres ont d'abord été plongées individuellement dans des récipients contenant 250 mL d'une solution de phénol à 500 ppm dans de l'eau de mer pendant 24 ± 2 h. Suite à ce bain, les solutions ont été filtrées sur un tamis de 200 μ m de vide de maille. Le matériel collecté a été examiné sous une loupe binoculaire, ainsi que les coquilles, afin d'extirper les vers légèrement sortis de leurs galeries. Les polydores ainsi obtenus sont dénombrées ($=Np$). Les coquilles sont ensuite plongées individuellement dans des récipients contenant 250 mL d'une solution d'acide chlorhydrique d'environ 1 Molaire pendant 6 à 24 h, tel que défini précédemment. La solution est là encore examinée, ainsi que les restes de coquille. Les polydores sont encore une fois dénombrées ($=Na$). On considère que l'on a une polydore lorsque l'on peut distinguer la forme si particulière du cinquième segment sétigère caractéristique de ce complexe d'espèces. L'efficacité du phénol ($=eff$) est calculée selon la formule suivante : $eff = 100 \times Np / (Np + Na)$.

Cette efficacité varie de 0 à 100 %. L'efficacité du phénol est représentée sur la Figure 49 en fonction du nombre total de polydores ($= Np + Na$) qui varie quant à lui de 1 à 688 polydores par huître. Il n'y a pas de corrélation entre le nombre de polydores par huître et l'efficacité de la solution ($R^2 = 0,1339$ pour l'ensemble des données ; $t_r = 1,16 \nless \alpha=0,05$ quand il y a 10 polydores ou moins par huître ($n = 218$) donc H_0 ($\rho = 0$) rejetée).

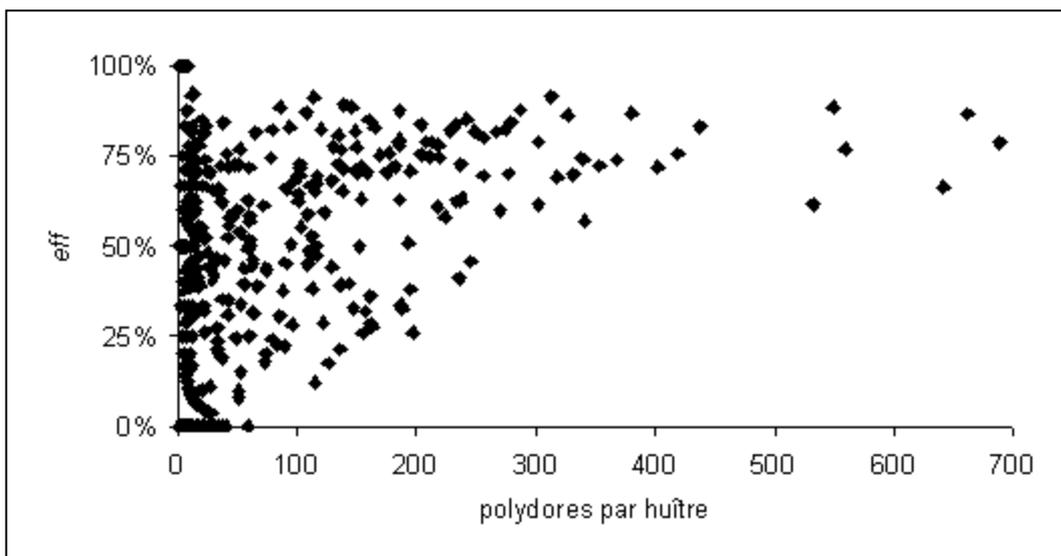


Figure 49 : Efficacité de l'action vermifuge d'une solution de phénol à 500 ppm dans de l'eau de mer (durée : 24 ± 2 h) en fonction du nombre de polydores par huître. $n = 500$ huîtres.

Hdley (1995) signale que cette méthode est plus efficace que l'extraction manuelle des polydores : il arrive à obtenir plus de vers dans 10 huîtres ainsi traitées que dans 30 huîtres du même lot examinées grâce à des tenailles. Il signale que cette technique est très avantageuse pour les études qualitatives. Cette technique a donc été adoptée dans les présents travaux pour obtenir des vers en vue de leur examen biométrique.

2. Taille des polydores

Afin de distinguer les différentes classes d'âge, générations et cohortes composant une population animale et en particulier d'annélides, il est bien souvent utile d'établir des histogrammes fréquence - taille. On suppose donc, sans pour autant l'avoir vérifié ici, que l'âge de l'animal (le critère qui en définitive nous intéresse) est lié à sa taille (Zjac, 1986). On ne préjuge point du type de relation qui existe entre ces deux critères : linéaire, logarithmique, .Toutefois, on émet l'hypothèse que la croissance de l'animal est moins dépendante des conditions environnementales que de son âge comme cela a été montré pour *Polydora cornuta* (Zjac, 1986). Ce postulat est nécessaire pour mener à bien des comparaisons entre des sites dont la température de l'eau et la richesse trophique diffèrent.

Dans le cas des polychètes extraites de galeries creusées dans un substrat dur, les individus sont rarement entiers (Nel *et al.*, 1996). Cela tient au fait de l'utilisation d'outils peu appropriés à la manipulation des annélides, mais également à la prédation naturelle qui s'exerce sur leur partie terminale et qui amène à une régénération partielle du nombre de segments (voir chapitre 1). Par conséquent, il n'est pas envisageable de compter le nombre de segments des exemplaires récoltés, contrairement aux travaux effectués le plus souvent sur les polychètes (Dorsett, 1961b ; Gudmundsson, 1985).

Il a donc fallu trouver un autre paramètre biométrique qui puisse rendre compte de la taille ou de l'âge de l'animal. La largeur du cinquième sétigère (Figure 50) a été choisie comme paramètre biométrique.

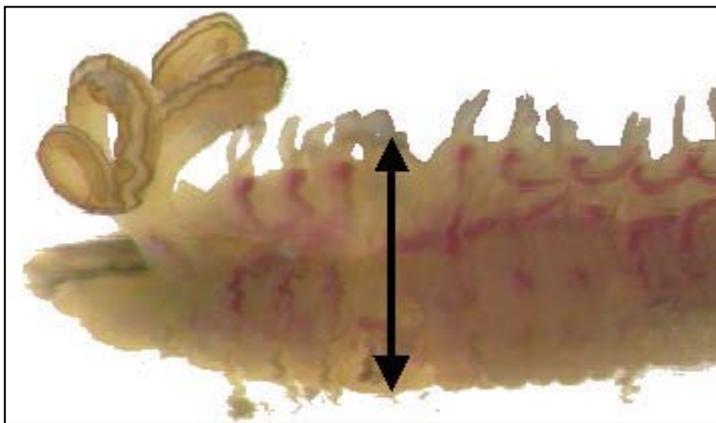


Figure 50 : La largeur du cinquième sétigère des polydores (ici *Boccardia polybranchia*) est mesurée pour suivre les différentes cohortes.

Il a été montré que cette largeur est proportionnelle au nombre de segments chez *Boccardia polybranchia* (Annexe 4), espèce présente en Baie des Veys, et chez *Polydora brevipalpa* (Annexe 5 ; Duchêne, 1984 ; Mori *et al.*, 1985 ; Sato-Okushi *et al.*, 1990b). Les données recueillies au point 9 en Baie des Veys à différentes périodes de l'année ont permis de confirmer cette relation sur un mélange d'espèces de polydores. On peut assimiler cette relation à une droite (Figure 51). Les vers de grande taille sont ici sur-représentés car ils ont été beaucoup plus faciles à manipuler sans les abîmer en vue du dénombrement de leurs segments. En effet, la plupart des polydores dont il sera question par la suite mesurent moins

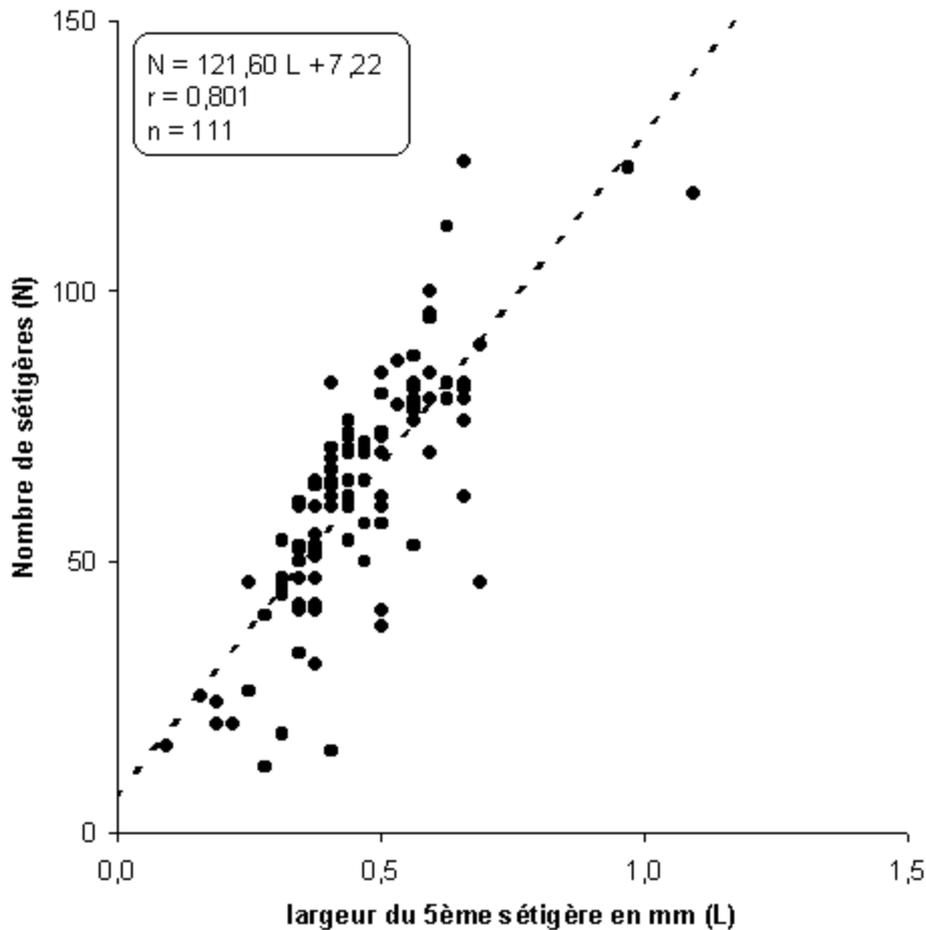


Figure 51 : La largeur du cinquième sétigère est proportionnelle au nombre de sétigères chez les polydores présents en Baie des Veys.

de 500 μm de large, c'est-à-dire moins de 68 sétigères si on s'en réfère à l'équation de la droite de régression présentée à la figure 51. Ce calcul se doit d'être comparé à la valeur obtenue en utilisant l'équation trouvée par Duchêne pour *Boccardia polybranchia* (Duchêne, 1984), qui est l'une des espèces qui se trouve dans notre mélange de polydores étudié. Cette valeur n'est que de 31 sétigères (voir annexe 4), soit moins de la moitié de la valeur moyenne trouvée sur le jeu de données issues de la Baie des Veys, différence importante malgré la dispersion des données (de 38 à 86 sétigères pour une largeur de 500 μm). Cette différence peut s'expliquer de plusieurs façons. D'une part le fait que la relation de Duchêne soit mono-spécifique, alors que celle présentée ici ne l'est pas, plaide évidemment en faveur de son équation ($r = 0,968$ au lieu de $0,801$). D'autre part, la taille du jeu de données utilisé pour calculer les équations : 27 polydores pour l'équation du Duchêne, contre 111 polydores pour l'équation de la Baie des Veys ; ce qui en revanche permet de considérer cette dernière équation comme plus robuste (malgré un r plus faible). Enfin, l'environnement est très différent puisque Duchêne travaille sur des populations vivant aux îles Kerguelen, en zone subantarctique. Malgré ces divergences, toutes les mesures effectuées à ce jour montrent que la largeur du cinquième sétigère des polydores est linéairement proportionnelle au nombre de segments quelle que soit l'équation qui lie ces deux paramètres. Le cinquième sétigère est un segment facile à identifier puisqu'il porte les soies anormales caractéristiques du complexe des polydores. Ainsi, un animal tronqué peut être pris en compte dans les calculs.

D'une façon pratique, suite à l'extraction des polydore par un bain de phénol à 500 ppm durant 24 h (± 2 h), les polydore conservées dans une solution de formol neutralisé à 9% sont disposées dans une cuvette de Dolfusse. Les individus sont disposés un à un dans les carreaux qui composent la cuve, de sorte qu'aucun d'eux ne se superpose et que le cinquième segment soit visible. Chaque carreau est alors photographié au moyen d'une camera couleur pilotée par un ordinateur. Les photographies sont enregistrées au format tif, de sorte que leur définition soit suffisante pour le travail effectué, sans pour autant nécessiter un trop grand espace de stockage.

Les photos sont emmagasinées sur des CD-Roms jusqu'à ce que leur exploitation soit nécessaire. Les dimensions de chaque carreau étant connues (Figure 52), les photographies sont calibrées en micromètres grâce au logiciel Sigma Scan Pro 5. Celui-ci permet d'ailleurs d'effectuer d'autres réglages tels que le contraste ou la luminosité au cas où ceux-ci auraient été inadéquats lors de la prise de vue.

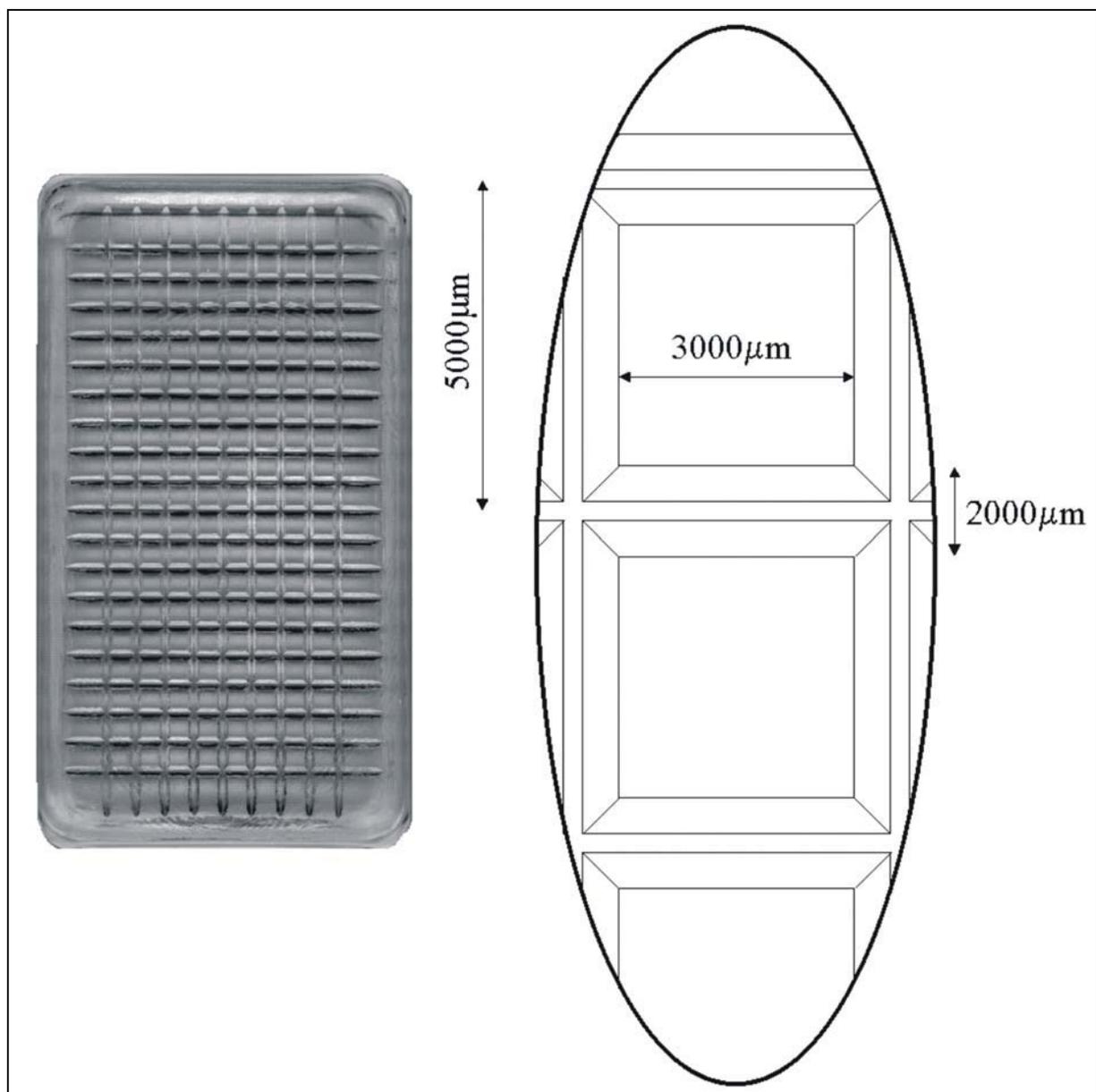


Figure 52 : La cuvette de Dolfusse (à gauche) est constituée de carreaux de dimensions connues (détail à droite).

Les mesures sont effectuées au moyen du même logiciel, Sigma Scan Pro 5, grâce à une fonction de mesure de distance. On considère que le cinquième sétigère a une section circulaire, ce qui permet d'effectuer des mesures aussi bien sur la face dorsale de l'annélide que sur les faces latérales. Les mesures sont exprimées dans les mêmes unités que celles indiquées lors de la calibration. Chaque mesure vient s'ajouter dans une feuille de calcul exploitable par la suite avec n'importe quel tableur.

On obtient ainsi une feuille de calcul par prélèvement (généralement une poche à une date donnée). Les résultats sont ensuite exploités sous Excel de sorte que la fréquence de chaque classe de taille soit connue. Les classes de taille ont été définies de façon à couvrir tout le spectre des tailles rencontrées. Lorsque les histogrammes fréquence-taille sont convertis en histogrammes effectifs-taille, le facteur multiplicatif utilisé n'est pas le nombre de polydore mesurés mais le nombre total de polydore comptés ($= Np + Na$), et ce, afin de contourner le problème de la variabilité de l'efficacité du phénol en tant que vermifuge.

Ces histogrammes effectifs-taille sont ensuite analysés à l'aide de la version 5 du progiciel LFDA (Length Frequency Distribution Analysis). Ce dernier permet d'estimer les paramètres de croissance et les taux de mortalité à partir des distributions observées. Ce n'est donc pas une analyse des modes présents dans les histogrammes qui est proposé. Ce package a été développé pour la communauté des halieutes qui se sert de la longueur des poissons (notée L) comme paramètre biométrique. La courbe de croissance utilisée ici est la version non-saisonnnière de la courbe de croissance de von Bertalanffy :

$$L(t) = L_{\infty} [1 - \exp(-K(t-t_0))]$$

Avec $L(t)$ la largeur du cinquième sétigère des polydore à l'âge t , L_{∞} la largeur maximale moyenne du cinquième segment chez les polydore (on peut donc observer des valeurs de L supérieures à L_{∞} compte tenu de la variabilité individuelle), K une mesure du taux de croissance, et t_0 l'âge théorique auquel $L = 0$ (comme les polydore naissent avec $L > 0$, cet âge théorique n'existe pas).

L et L_{∞} sont exprimées en μm , K en an^{-1} , et t et t_0 en années.

Pour estimer les paramètres de croissance, c'est la méthode ELEFAN (Pauly, 1987) qui a été retenue. Les méthodes SLCA (Shepherd's Length Composition Analysis) et PROJMAT (PROJection MATrix) ne donnaient pas satisfaction (Shepherd, 1987 ; Basson *et al.*, 1988). L'équivalence entre les valeurs de L et l'âge des polydore peut ensuite se calculer en utilisant les courbes de croissance estimées. Il faut noter que si K et L_{∞} peuvent être estimés correctement par la méthode ELEFAN, cette dernière ne peut distinguer (tout comme d'ailleurs les deux autres méthodes proposées dans LFDA5) entre les valeurs de t_0 qui diffèrent d'un entier. Le package donne donc une valeur de t_0 comprise entre -1 et 0 . Les polydore ayant en général un cycle de vie dépassant rarement 1 an, on s'attend de toute façon à une valeur de t_0 comprise entre -1 et 0 , le développement embryonnaire ne pouvant être plus long que la durée de vie des géniteurs.

La méthode ELEFAN propose de réaliser une grille de score L_{∞} versus K . Ce score est une fonction de la proportion de pics disponibles sur les histogrammes. On définit la plage de valeurs de K et de L_{∞} à tester et le nombre de valeurs que l'on veut tester pour chacun de ces paramètres. On recherche ensuite le couple (K, L_{∞}) qui donne le score maximal. On affine progressivement la gamme des valeurs à tester, de sorte que le résultat ne soit pas sur une des marges de la grille. En général, on commence par obtenir une zone de scores importants en forme de banane allant des faibles valeurs de K pour de fortes valeurs de L_{∞} vers de fortes valeurs de K pour des faibles valeurs de L_{∞} (Figure 53). LFDA5 calcule ensuite la valeur de t_0 correspondante. Il existe en effet une forte corrélation négative entre ces deux paramètres.

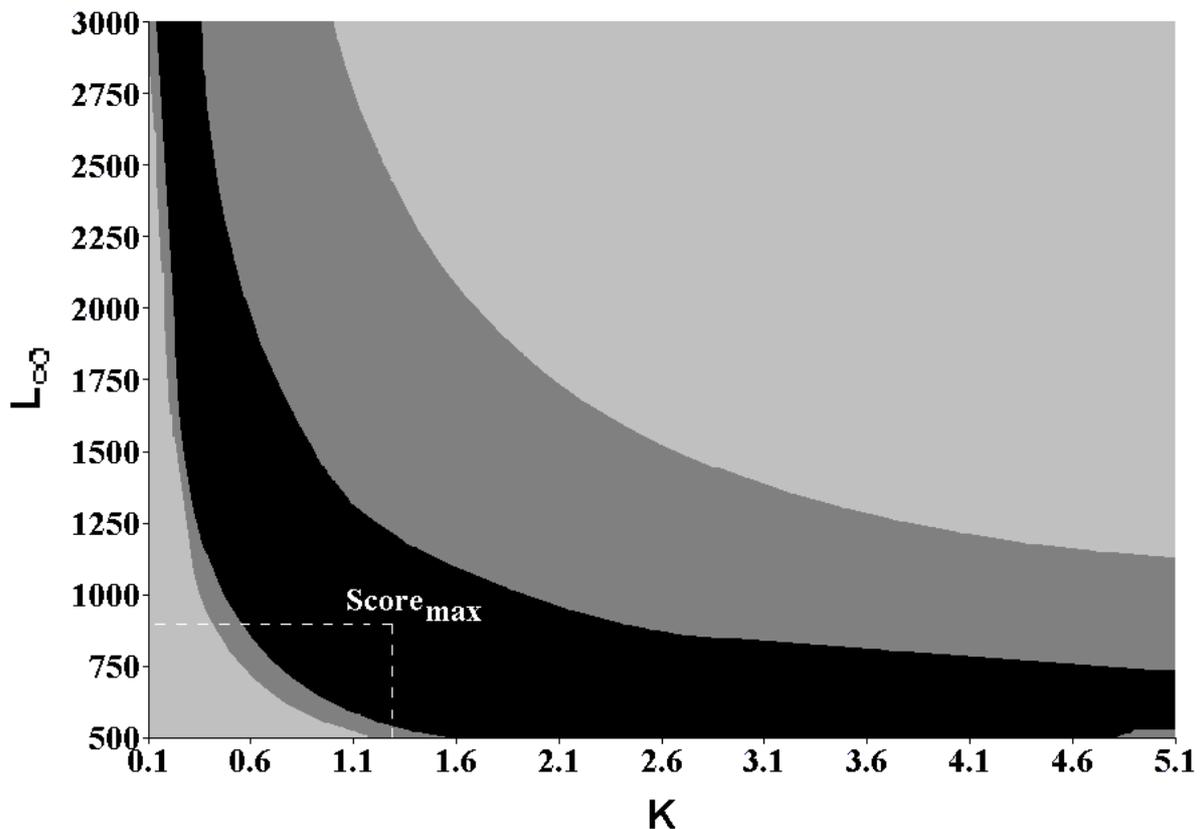


Figure 53 : La grille de score montre que les paramètres K (taux de mortalité, en an^{-1}) et L_{∞} (largeur maximale moyenne, en μm) sont intimement liés. Les scores les plus élevés (en noir) sont obtenus pour des valeurs du couple (K, L_{∞}) en forme de banane. Plus K est petit et plus L_{∞} est élevée.

Le calcul du taux de mortalité Z se fait grâce à la méthode « Catch Curve ». Celle-ci utilise les valeurs de K et de L_{∞} trouvées précédemment. Pour chaque distribution, c'est-à-dire chaque date d'échantillonnage pour chaque poche ou ensemble de poches, une droite de régression est calculée pour $\ln(N/\Delta T)$ en fonction de l'âge relatif des polydores ; N étant l'effectif de polydores et T le temps exprimé en années. On peut exclure des valeurs aberrantes de la régression, sachant que la droite doit nécessairement être décroissante. Il y a donc une certaine forme de subjectivité dans le choix des points à inclure dans la régression. La pente de la droite de régression donne une valeur de Z . Une valeur moyenne de Z est ensuite calculée pour la ou les poches étudiées sur l'ensemble des dates.

3. Etude des structures engendrées par les polydores

a) Radiographies des coquilles d'huîtres

Au cours des expérimentations, il est parfois apparu comme nécessaire de déterminer le nombre de galeries et de chambres présentes dans une coquille. Pour cela, il a été fait appel aux techniques de la radiographie aux rayons X (Figure 54). Des radiographies de coquilles d'huîtres, mais aussi de crépidules, de moules, d'ormeaux, de patelles, et de pectinidés ont déjà été réalisés pour étudier les polydores (Bergman *et al.*, 1982 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990a,

1997, 2001 ; Ambariyanto *et al.*, 1991 ; Clavier, 1992 ; Sato-Okoshi, 1999 ; Cornette *et al.*, 2000). Pour quantifier l'infestation des coquilles radiographiées, le logiciel Sigma Scan Pro 5 a été utilisé. Les radiographies, une fois calibrées, sont débarrassées de leur fond qui est caractérisé par un pic de faible intensité lumineuse, tel que présenté sur la Figure 55. La surface de la projection de la coquille est alors calculée. Les galeries et les chambres sont surlignées, permettant ainsi au logiciel de calculer la surface infestée. Les coquilles d'huîtres n'étant pas planes, c'est le rapport entre ces deux surfaces calculées qui est examiné. Les radiographies permettent de distinguer les galeries mais ne renseignent pas sur l'occupation de ces dernières (Nel *et al.*, 1996). Le nombre de galeries sert à déterminer le nombre maximum de galeries rencontrées au cours de la vie de l'huître, mais aussi à estimer le degré de fragilité des coquilles. Ce nombre, combiné au nombre de polydores, permet de calculer le pourcentage d'occupation des galeries.

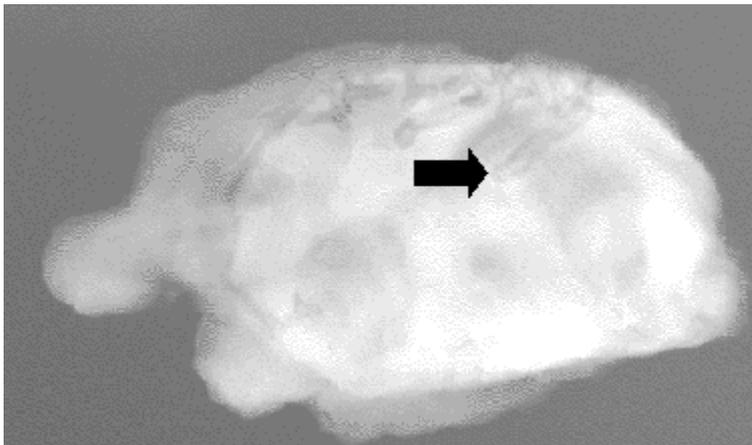


Figure 54 : Radiographie d'une valve plate d'huître creuse *Crassostrea gigas*. La flèche montre l'une des nombreuses galeries présentes dans cette coquille.

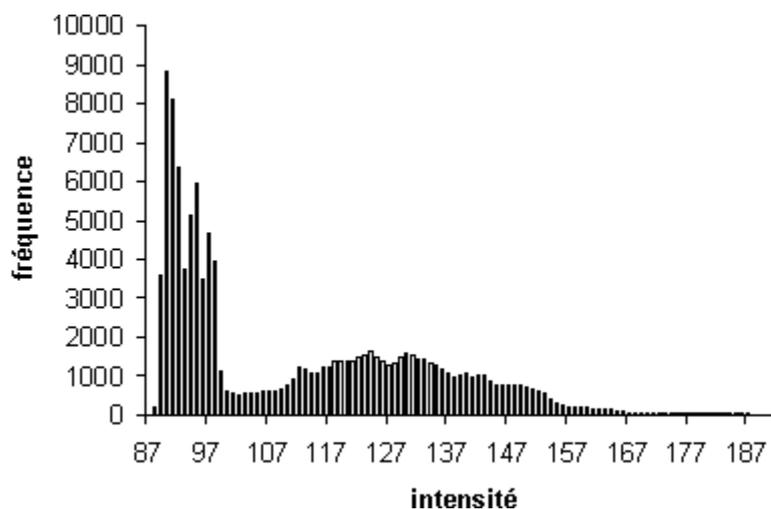


Figure 55 : Les radiographies présentent un pic de faible intensité lumineuse correspondant au fond de l'image.

b) Estimation visuelle de l'infestation

La qualité visuelle de la coquille est un facteur déterminant dans la présente étude. La plupart des publications se contentent d'une estimation visuelle de l'infestation, soit pour parler de la qualité de la coquille, ce qui se conçoit bien, soit pour quantifier le nombre de polydore présents, ce qui est beaucoup plus discutable. Mohammad (1972) essaye de contourner ce problème en utilisant une codification présence / absence de chambres pour suivre l'infestation de coquilles par des polydore. La présence de galeries n'étant pas synonyme de la présence de polydore, cette méthode paraît peu fiable.

Dans la présente étude, les huîtres sont rangées selon cinq classes, telles que définies par l'IFREMER (Catherine *et al.*, 1996), permettant ainsi le calcul d'un indice dit « indice Polydora », utilisé dans le cadre du réseau REMORA (Fleury *et al.*, 2001) :

Classe 0 : pas de trace de vers, Classe 1 : quelques galeries d'extension limitée, pas de chambre, Classe 2 : pas plus de 2 chambres et surface infestée <10%, Classe 3 : plus de 2 chambres ou surface infestée entre 10 et 25 %, Classe 4 : surface infestée > 25%.

$$IP = 0,00 \times p_0 + 0,25 \times p_1 + 0,50 \times p_2 + 0,75 \times p_3 + 1,00 \times p_4$$

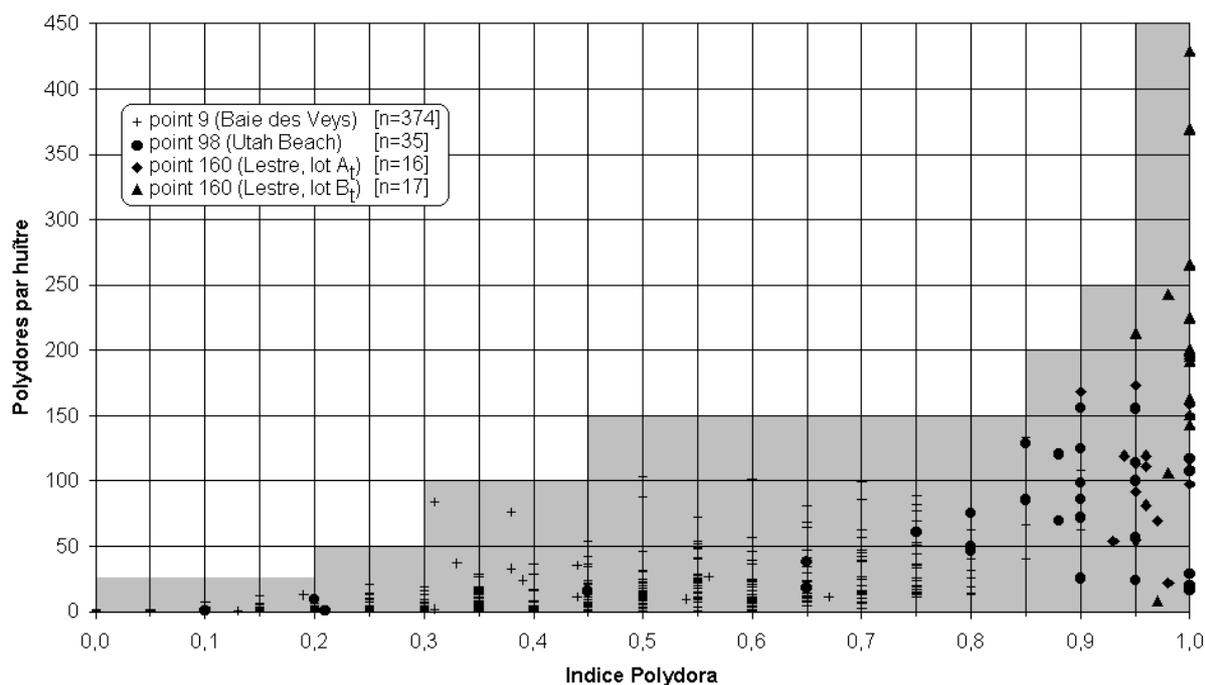


Figure 56 : Nombre de polydore par huître en fonction de l'indice Polydora d'après les données recueillies à la fois en Baie des Veys, à Utah Beach et à Lestre (A_t et B_t = sous-lots A et B témoins). L'origine des données est indiquée par un symbole différent selon le site. Le nombre de couples de données utilisé (n) est précisé à chaque fois. Les plages de valeurs pour lesquelles des couples de données ont été trouvées ont été grisées. Les deux paramètres semblent liés mais aucune relation significative ne peut ici être estimée.

p_0, p_1, p_2, p_3, p_4 étant les fréquences des huîtres respectivement de classe 0, 1, 2, 3, et 4, et IP étant l'indice Polydora. Malgré son nom, cet indice ne reflète pas uniquement la

présence d'annélides du genre *Polydora*. L'IP tient également compte des structures créées par d'autres polydores. Les classes sont déterminées sur la moins belle (visuellement, pour le consommateur) des valves de l'huître.

L'indice Polydora est bien évidemment lié au nombre de polydores présents dans les huîtres mais aucune relation significative n'existe entre ces deux paramètres si l'on prend l'intégralité des jeux de données issus des suivis aux points 9, 98 et 160, c'est-à-dire en Baie des Veys, à Utah Beach et à Lestre (Figure 56). Plusieurs facteurs peuvent être responsables de cette absence de relation, notamment l'effet site, mais aussi l'effet lot ou bien encore l'effet temporel. Il sera montré par la suite que la relation entre ces deux grandeurs évolue entre autre avec le temps, puisque l'IP est un bilan de l'activité des annélides mais aussi des huîtres qui tentent d'épaissir leurs coquilles.

L'utilisation de l'IP étant propre à l'IFREMER, cet indice présentant des paliers et ne tenant compte que de la pire des valves, il a parfois été utile de compter le nombre de galeries et de chambres visibles à l'œil nu, ou bien encore d'estimer le pourcentage de surface infestée sur chacune des valves. Ce travail permet de comparer les résultats avec d'autres auteurs qui utilisent des indices différents tels que le pourcentage de surface infestée à l'intérieur de la valve plate des huîtres (Wargo *et al.*, 1993), ou le pourcentage d'huîtres présentant des traces de polydores (Almeida *et al.*, 1996a). Handley (1998) a établi une classification tenant compte des deux valves :

- Catégorie 0 : aucune chambre visible,
- Catégorie 1 : chambres recouvrant moins de 50% de la surface de la coquille,
- Catégorie 2 : chambres recouvrant plus de 50% de la surface de la coquille.

La catégorie 0 de Handley correspond bien à la classe 0 de l'IFREMER, mais la catégorie 1 regroupe quasiment toutes les autres classes, à l'exception d'une partie de la classe 4 (Figure 57).

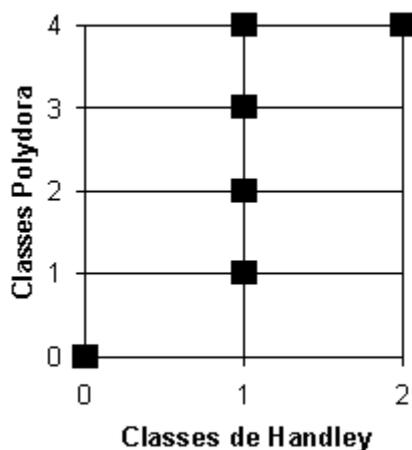


Figure 57 : Correspondance entre les classes Polydora (telles que définies pour le calcul de l'indice Polydora) et les classes d'infestation définies par Handley (voir texte).

Mouritsen (2002) a utilisé la classification suivante sur des coques :

Classe 0 = pas d'attaque,

Classe 1 = légère attaque (c'est-à-dire une galerie) sur une ou deux valves,

Classe 2 = attaque importante (c'est-à-dire plusieurs galeries ou présence d'au moins une galerie avec des branches) sur une valve mais pas sur l'autre (ou bien une légère attaque sur cette autre valve),

Classe 3 = attaque importante sur les deux valves.

Néanmoins, toutes ces comparaisons doivent être pondérées par l'effet « lecteur ». La figure 58 présente le nombre de galeries vues dans 20 échantillons présentés à 5 lecteurs différents (les échantillons fournis à chaque lecteur étant évidemment les mêmes). Les résultats ont été classés dans un ordre croissant d'infestation selon les lectures du premier lecteur. Ce graphique montre la cohérence qualitative des résultats entre eux : les fortes infestations sont toujours considérées comme telles.

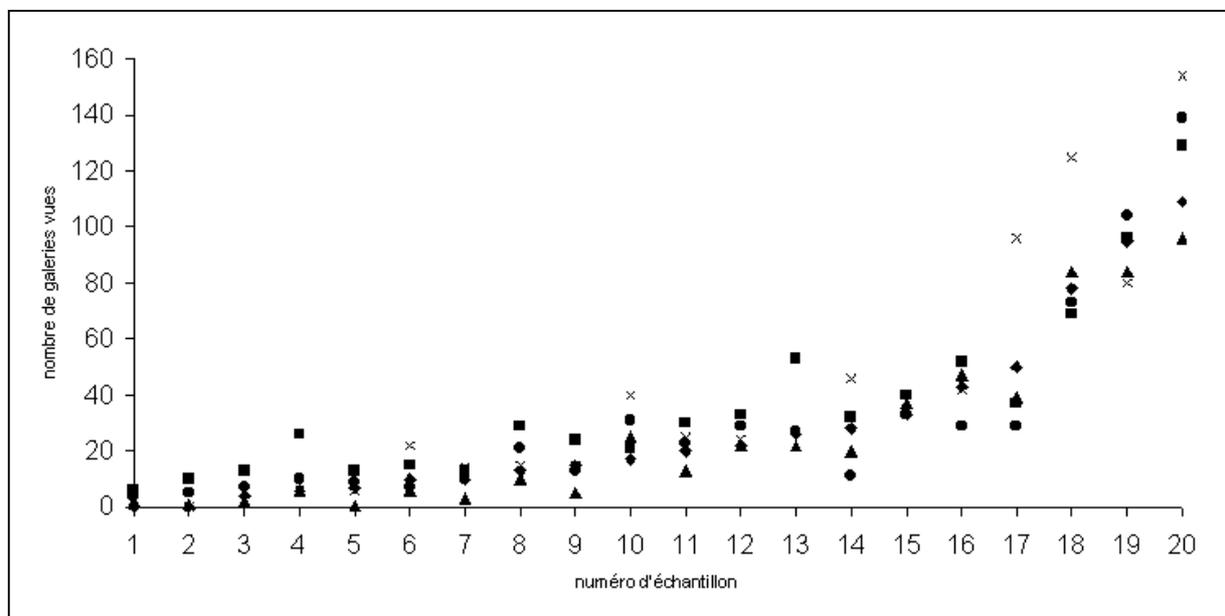


Figure 58 : Nombre de galeries vues par 5 lecteurs différents (symbolisés par une croix, un rond, un rectangle, un losange et un triangle) sur la face interne de 20 coquilles d'huîtres. Les huîtres sont classées par ordre croissant d'infestation selon l'un des lecteur.

Mais les faibles valeurs souffrent d'une grande variabilité : la plupart des mesures de faibles valeurs sont associées à des coefficients de variations (rapport de l'écart type et de la moyenne) supérieurs à 30 % (Figure 59). Les variations (valeurs absolues des écarts) sont toutefois plus importantes pour les fortes valeurs.

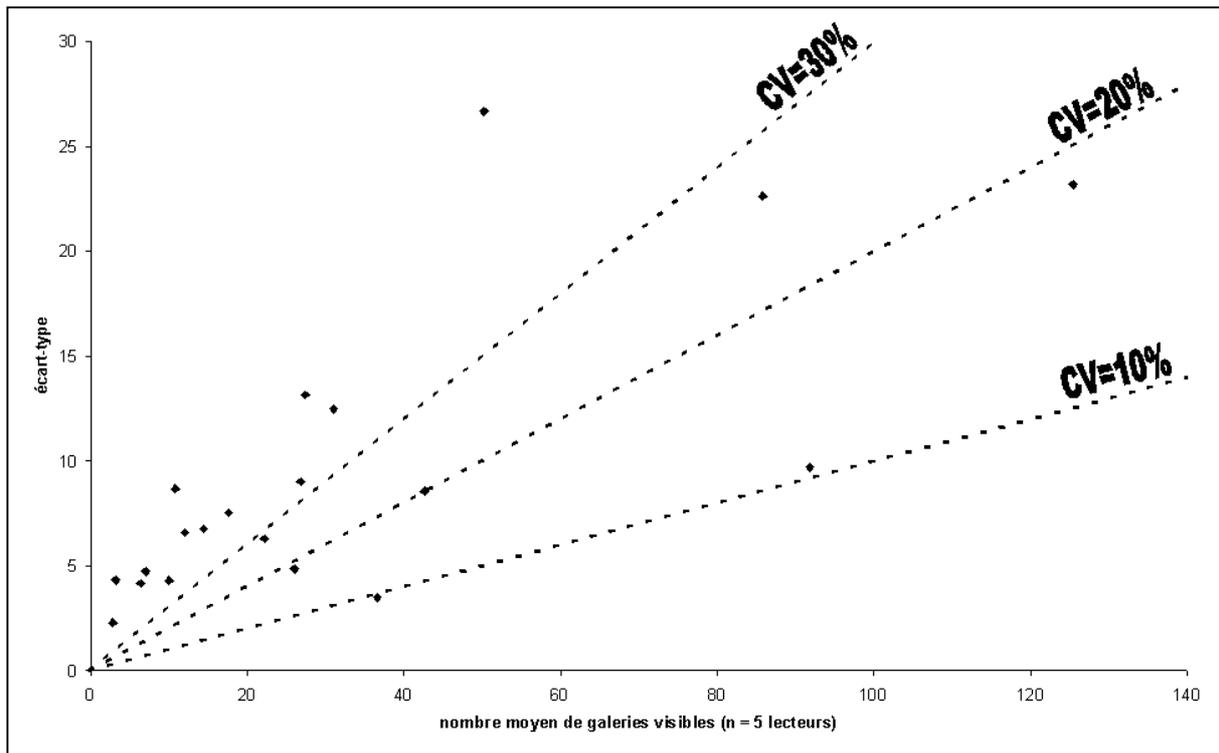


Figure 59 : Écart-types associés au nombre moyen de galeries vues par 5 lecteurs sur la face interne de 20 coquilles d'huîtres. Les coefficients de variation (notés CV) de 10, 20 et 30 % sont indiqués sur le graphique.

B/ Etude des huîtres

1. Mesure de la taille des huîtres

Pour suivre la croissance des huîtres, ces dernières sont mesurées après avoir été lavées, sauf indications contraires. Les mesures sont effectuées à l'aide d'un pied à coulisse (modèle Digit Cal SM de chez Tesa) relié à un ordinateur via le logiciel Labokit. Longueur, largeur, et épaisseur des huîtres sont mesurées (à 0,1 millimètre près) dans leurs plus grandes dimensions, tel que représenté sur la figure 60.

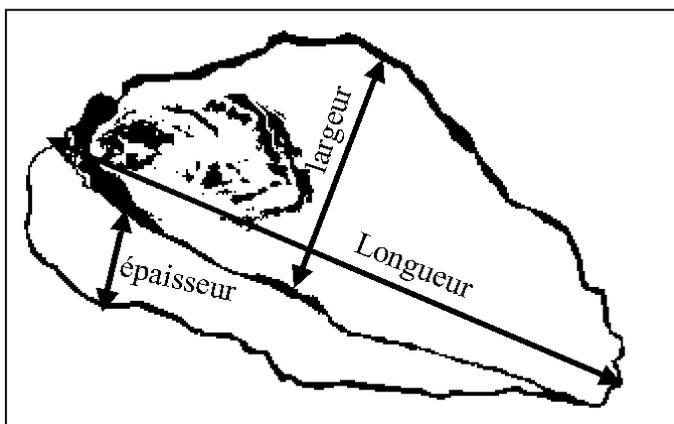


Figure 60 : Longueur, largeur et épaisseur des huîtres sont mesurées dans leurs plus grandes dimensions.

Les coefficients de longueur, de largeur et d'épaisseur sont calculés selon les formules ci-dessous :

$$\text{coef} L = 100 \times \frac{L}{(l + ép) / 2}$$

$$\text{coef} l = 100 \times \frac{l}{(L + ép) / 2}$$

$$\text{coef} ép = 100 \times \frac{ép}{(L + l) / 2}$$

Avec L la longueur, l la largeur, et $ép$ l'épaisseur des huîtres, toutes trois exprimées en millimètres. Et $\text{coef} L$ le coefficient de longueur, $\text{coef} l$ le coefficient de largeur et $\text{coef} ép$ le coefficient d'épaisseur, qui sont tous trois des grandeurs sans dimension.

2. Mesure du poids de l'huître

Les huîtres sont pesées individuellement afin d'obtenir leur poids entier avec épibiontes à 0,1 gramme près grâce à une balance (modèle BA210 de chez Sartorius) reliée à un ordinateur via le logiciel Labokit. Elles sont ensuite grattées puis de nouveau pesées afin d'obtenir le poids entier sans épibionte (avec la même précision). Le poids d'épibiontes est calculé par différence entre ces deux pesées.

Une fois ces pesées faites, les huîtres sont ouvertes au couteau. Les chairs sont ôtées puis mises à égoutter sur deux couches de papier absorbant. Pendant que les chairs s'égouttent, les coquilles, encore humides, sont pesées (à 0,1 gramme près) avec la même balance que précédemment.

Selon les expérimentations, les chairs sont pesées directement ou bien transférées dans des sachets en plastique (minigrip®) préalablement pesés et identifiés (date de prélèvement, poche, numéro de l'individu) et sont alors pesés de nouveau. Le poids de chair frais égoutté (noté PF) est alors obtenu par différence entre ces deux pesées, à 0,01 g près.

3. Lyophilisation des chairs d'huîtres

Les sachets contenant les chairs d'huîtres sont placés dans un congélateur à -40°C pendant au moins 24 h. Ils sont ensuite transférés dans un lyophilisateur (soit le modèle Christ Alpha 1-4 de chez Bioblock, soit le modèle Lyovac GT2 de chez Steris). La lyophilisation vise à déshydrater les échantillons par sublimation de l'eau qu'ils contiennent à basse-température et sous vide. Le terme de la lyophilisation est en général atteint après 72 h. Les sachets sont alors fermés, éventuellement stockés dans un dessiccateur, puis pesés afin d'obtenir le poids sec de chair à 0,01 g près (noté PS) par différence entre cette pesée et celle du sachet en plastique vide.

La teneur en matière sèche est calculée en faisant le rapport entre PS et PV.

4. Dosages biochimiques

Les chairs d'huîtres sont broyées à l'aide d'un moulin à café (modèle Prep'line 850 de chez Seb) en une fine poudre homogène dans laquelle on ne peut plus distinguer aucune fibre. Cette technique a été préférée à l'utilisation d'un broyeur à billes car l'opération est rapide (moins d'une minute), ce qui évite d'échauffer l'échantillon et donc de biaiser les résultats. Les dosages biochimiques réalisés sur ces chairs broyées concernent les protéines, les lipides, le glycogène et les sucres totaux. Les extractions sont réalisées selon des macrométhodes, tandis que les dosages colorimétriques et spectrophotométriques sont réalisés au moyen d'un lecteur de microplaques iEMS-MF de chez Labsystems. Cet appareil est piloté par ordinateur via le logiciel Biolise (version 1.65) avec lequel sont définis des protocoles précisant la longueur d'onde de lecture, les conditions d'agitation et d'incubation, ainsi que la présence d'une gamme étalon ou bien uniquement d'échantillons. Les microplaques comportent 96 puits. Chaque puits reçoit 200 µl de solution à doser. Chaque échantillon est disposé dans 3 puits. Les résultats des lectures sont sauvegardés dans des fichiers au format « txt » afin d'être exploités par la suite sous Excel.

a) Dosage des lipides

Les lipides sont extraits et purifiés selon la méthode de Bligh & Dyer (1959) grâce à un mélange binaire monophasique constitué d'un volume de chloroforme pour deux volumes de méthanol et grâce à des centrifugations. Ils sont ensuite dosés selon la méthode de Marsh & Weinstein (1966). Il s'agit d'une hydrolyse acide à chaud des lipides, ce qui permet de libérer les acides gras. Il se forme alors un complexe coloré, plus ou moins brun selon la quantité de lipides présente. Les absorbances, lues à une longueur d'onde de 360 nm, sont donc proportionnelles à la quantité de lipides. Le protocole expérimental utilisé est détaillé en annexe 6.

Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque, $[L]$ la concentration en lipides dans le puits (exprimée en mg.L^{-1}), $\%L$ le pourcentage de lipides dans l'échantillon, et $m_{\text{pesée}}$ la masse de chair d'huître utilisée (en mg).

La concentration en lipides dans le puits est calculée selon la formule suivante :

$$[L] = a \times (A_M - A_B) + b$$

Le pourcentage de lipides dans l'échantillon est calculé selon la formule suivante :

$$\%L = \frac{0,010 \times [L]}{m_{\text{pesée}}} \times 100$$

Le facteur 0,010 correspond à la dilution opérée pendant le dosage : 2 fois 1 mL de chloroforme et 2 mL de méthanol, plus 4 mL d'eau distillée, soit un total de 0,010 l rajoutés (voir annexe 6).

Ce pourcentage est ensuite multiplié par le poids sec de chair de l'huître analysée (ou par le poids moyen s'il s'agit d'un pool de chairs d'huîtres) afin d'obtenir la quantité de lipides présente dans l'huître (ou dans une huître « moyenne », représentative du pool).

b) Dosage des sucres

Le dosage des sucres totaux et du glycogène est réalisé selon la méthode de Dubois *et al.* (1956). En présence d'acide sulfurique concentré chaud, les sucres se transforment en furfural et en hydroxyméthyl furfural. Le phénol induit ensuite la formation d'un complexe de coloration brun-orangé dont l'absorption maximale est à une longueur d'onde de 490 nm, longueur d'onde à laquelle les absorbances sont donc lues. Les dosages des sucres totaux et du glycogène s'effectuent de la même manière, si ce n'est que dans le cas du glycogène, ce dernier est précipité avec de l'éthanol absolu pour l'extraire. Le protocole expérimental utilisé est détaillé en annexe 7.

Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque, $[S]$ et $[G]$ les concentrations en sucres totaux et en glycogène dans le puits (exprimées en mg.L^{-1}), $\%S$ et $\%G$ les pourcentages de sucres totaux et de glycogène dans l'échantillon, et $m_{\text{pesée}}$ la masse de chair d'huître utilisée (en mg).

La concentration en sucres totaux dans le puits est calculée selon la formule suivante :

$$[S] = a \times (A_M - A_B) + b$$

Le pourcentage de sucres totaux dans l'échantillon est calculé selon la formule suivante :

$$\%S = \frac{0,003 \times [S]}{m_{\text{pesée}}} \times 100$$

Le facteur 0,003 correspond à la dilution opérée pendant le dosage : 0,003 l de TCA ont été rajoutés (voir annexe 7).

Les formules sont du même type pour le glycogène.

$$\%G = \frac{0,003 \times [G]}{m_{\text{pesée}}} \times 100$$

Ces pourcentages sont ensuite multipliés par le poids sec de chair de l'huître analysée (ou par le poids moyen s'il s'agit d'un pool de chairs d'huîtres) afin d'obtenir les quantités de sucres totaux et de glycogène présentes dans l'huître (ou dans une huître « moyenne », représentative du pool).

c) Dosage des protéines

Les protéines sont dosées selon la méthode de Lowry *et al.* (1951). Celle-ci donne une estimation de la quantité de protéines par dosage des liaisons amides et de deux acides aminés, le tryptophane et la tyrosine. Les protéines sont d'abord hydrolysées en milieu basique. Il se forme alors une réaction de type Biuret qui est caractérisée par une coloration violette observée après addition d'une solution alcaline de CuSO_4 (formation d'un complexe cuivrique avec les liaisons peptidiques). Le réactif de Folin-Ciocalteu permet d'amplifier la couleur obtenue et de déceler la présence du tryptophane et de la tyrosine (Folin *et al.*, 1927). Les autres acides aminés ne sont pas décelables par la méthode de Lowry *et al.* (1951). Les absorbances sont lues à une longueur d'onde de 750 nm. Le protocole expérimental utilisé est détaillé en annexe 8.

Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque, $[P]$ la concentration en protéines dans le puits (exprimée en mg.L^{-1}), $\%P$ le pourcentage de protéines dans l'échantillon, et $m_{\text{pesée}}$ la masse de chair d'huître utilisée (en mg).

La concentration en protéines dans le puits est calculée selon la formule suivante :

$$[P] = a \times (A_M - A_B) + b$$

Le pourcentage de protéines dans l'échantillon est calculé selon la formule suivante :

$$\%P = \frac{0,010 \times [P]}{m_{\text{pesée}}} \times 100$$

Le facteur 0,010 correspond à la dilution opérée pendant le dosage : 0,010 l de NaOH ont été rajoutés (voir annexe 8).

Ce pourcentage est ensuite multiplié par le poids sec de chair de l'huître analysée (ou par le poids moyen s'il s'agit d'un pool de chairs d'huîtres) afin d'obtenir la quantité de protéines présente dans l'huître (ou dans une huître « moyenne », représentative du pool).

Chapitre 2 : Méthodologie



Les huîtres utilisées sont mesurées (taille et poids) afin de suivre en parallèle les phases de colonisation des polydores et les périodes de croissance de leurs hôtes. Leurs coquilles sont inspectées visuellement pour estimer leur qualité et sont éventuellement radiographiées de façon à déterminer le nombre de galeries. Afin de suivre la dynamique de population des polydores, les coquilles d'huîtres qui les abritent sont plongées pendant 24 h dans une solution vermifuge de phénol à 500 ppm. La largeur du cinquième segment sétigère des annélides ainsi extraits est mesurée afin d'établir des histogrammes fréquence-taille. L'efficacité vermifuge du phénol étant variable, les coquilles d'huîtres sont ensuite plongées dans une solution d'acide chlorhydrique 1 M jusqu'à dissolution quasi-totale de l'habitat des polydores. Ces dernières ne sont pas en assez bon état pour être mesurées mais peuvent être dénombrées. Le nombre total de polydores par huître est obtenu en additionnant les effectifs issus de l'extraction au phénol et de l'extraction à l'acide. Ce nombre permet d'obtenir des histogrammes effectifs-taille à partir desquels les paramètres de croissance et de mortalité de la population de polydores sont calculés.

Chapitre 3 : Etude spatiale

La première étude menée dans le cadre de cette thèse concerne la répartition spatiale des polydores à différentes échelles. Après avoir étudié la variabilité de l'infestation au niveau d'une poche ostréicole puis d'une concession, permettant ainsi de définir une stratégie d'échantillonnage, des cartographies « de terrain » ont été entreprises en 2000 en Baie des Veys et sur la côte est du Cotentin, plus touchée par le phénomène que la côte ouest. L'interprétation des cartes obtenues présentant quelques difficultés compte tenu de l'absence de renseignements sur l'historique des lots échantillonnés, des cartographies « expérimentales » ont ensuite été entreprises en 2001 et 2002 en Baie des Veys et à Meuvaines à partir de lots d'huîtres dont on connaît l'historique. Elles ont permis de rechercher le ou les facteurs structurant la répartition spatiale des polydores à l'échelle d'un bassin ostréicole. Les différences entre la côte ouest et la côte est sont également commentées. Une série d'expériences, visant à connaître les facteurs pouvant influencer la répartition des polydores entre deux poches voisines (vase, épibiontes, taille et activité des huîtres), complète ce chapitre.

A/ Stratégie d'échantillonnage

Avant même de pouvoir entreprendre une cartographie de l'infestation, il importait de savoir si les huîtres présentes dans une même poche ostréicole présentaient toutes le même niveau d'infestation. En effet, il n'aurait pas été possible de poursuivre ce travail si ce phénomène avait présenté une variabilité tout aussi importante à l'échelle d'une poche qu'à toute autre échelle plus grande.

L'effectif d'huîtres à prélever en chaque point a également dû être déterminé afin qu'il soit suffisant pour caractériser le niveau d'infestation avec un risque d'erreur de 20%, comme il est communément admis dans le cadre des études sur le macrozoobenthos (Dauvin, 1989). Cet effectif se devait de plus d'être minimum, de sorte que les prélèvements ne pénalisent pas les professionnels chez qui ils ont été effectués et demeure compatible avec les conditions pratiques de cette étude. Pour le même nombre total d'huîtres examinées lors de chaque campagne, moins d'huîtres dans un prélèvement est synonyme de plus de points de prélèvements et donc de cartographie plus fine. Mais cela implique également une plus grande variabilité au sein d'un échantillon, et donc une moins bonne précision. La fiabilité des résultats au seuil de 20% a été vérifiée pour chaque donnée acquise grâce au test de Healy (1962). Ce dernier consiste à calculer les valeurs de $t_H = \frac{m \times \sqrt{n}}{\sigma}$ avec m la moyenne, n le nombre de réplicats et σ l'écart-type. Le nombre de réplicats (n) est considéré comme suffisant quand la valeur de t_H calculée devient supérieure à la valeur t de la table de Student pour (n-1) degrés de libertés au seuil de signification choisi, c'est-à-dire ici 20%. Cela revient à tester si les moyennes obtenues sont significativement différentes de zéro.

Le pas d'échantillonnage, c'est-à-dire la distance entre deux points d'échantillonnages, a également dû être déterminé. Plus ce pas est grand et plus on peut se permettre de couvrir une grande aire géographique ou bien d'augmenter les effectifs d'huîtres prélevées en chaque point.

Il faut donc trouver un compromis entre un effectif à prélever suffisant mais le plus petit possible, et un pas d'échantillonnage suffisant mais le plus grand possible. Les

paragraphes qui suivent expliquent les démarches menées pour répondre à cet objectif. Néanmoins, il a été vérifié, pour chaque prélèvement, que le nombre d'huîtres utilisé et le pas d'échantillonnage étaient suffisants avant d'analyser les données acquises.

1. Variabilité au niveau d'une poche

La poche 1, située sur le point 10 en Baie des Veys (Figure 11), a été ouverte le 18 avril 2000 sur 3 de ses 4 côtés, de sorte qu'aucune huître ne change de place au sein de cette poche durant les prélèvements. Ces derniers, constitués chacun par trois huîtres, ont été effectués sur chacun des 4 côtés de la poche, ainsi que dans le dessus, le cœur, et le dessous de la poche. Les polydores présents dans chacune des 21 coquilles prélevées (7 prélèvements x 3 huîtres par prélèvement) ont été dénombrés après dissolution de ces dernières.

Les résultats obtenus ont été reportés sur un papier probit qui a permis de tracer une droite de Henry (Figure 61). Celle-ci a été ajustée par la méthode des moindres carrés. Cette droite, qui représente une estimation de la fonction de répartition de la population d'où sont extraites ces données, témoigne de la normalité des données. L'infestation de la poche 1 peut donc se résumer par une loi normale de 35,55 polydores par huître de moyenne avec un écart-type de 15,54 polydores par huître. On généralise ce résultat en admettant que les données issues d'une poche suivent une loi normale. Ce résultat va permettre ensuite de caractériser les niveaux d'infestation par des moyennes.

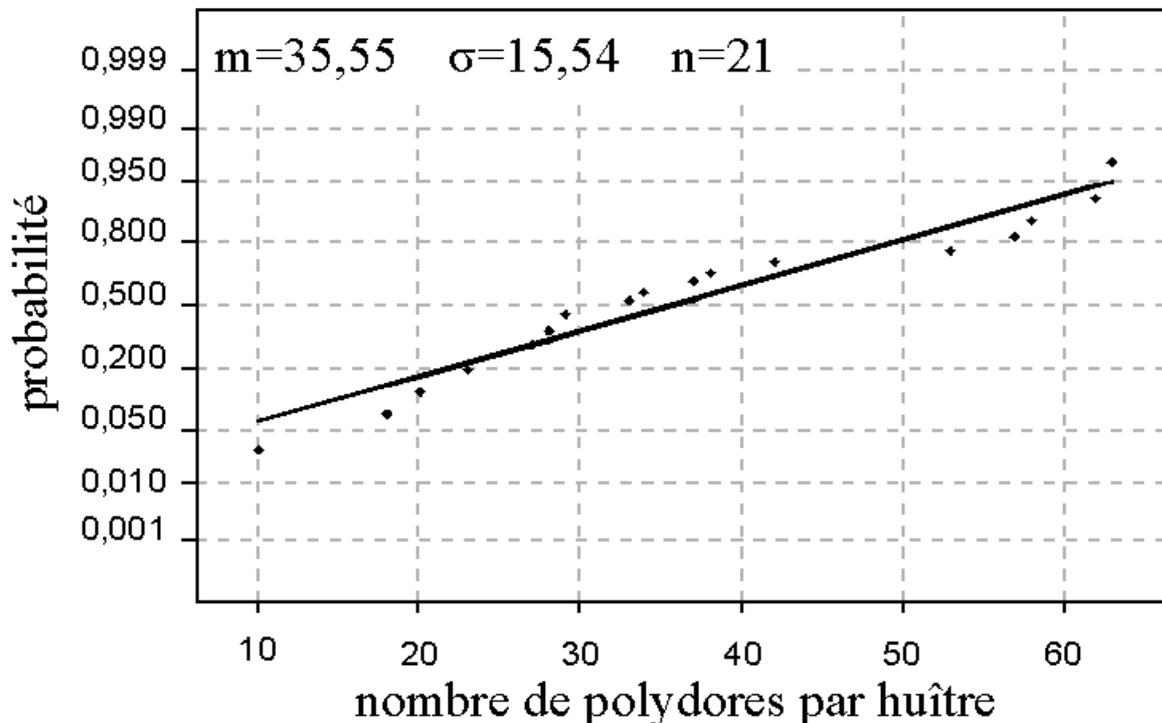


Figure 61 : Les nombres de polydores par huîtres issues d'une même poche suivent une loi normale, comme en témoigne cette droite de Henry.

Les résultats issus des différentes parties de la poche ne diffèrent pas les uns des autres : le niveau d'infestation est homogène au sein d'une poche. Les prélèvements pourront donc par la suite être effectués au hasard dans les poches. En fait, pour des raisons pratiques, tous les prélèvements se feront vers l'ouverture des poches. On évitera ainsi de devoir détacher les poches et d'homogénéiser leur contenu à chaque date de prélèvement. Ce résultat n'est guère surprenant quand on sait que les poches d'huîtres sont régulièrement retournées. Les huîtres situées dans le dessus de la poche étaient donc auparavant dans le dessous, et inversement. De plus, les dédoublements assurent un brassage complémentaire des huîtres à l'intérieur des poches.

Trois huîtres semblent donc suffisantes pour caractériser le niveau d'infestation par les polydores des huîtres d'une poche (selon le test de Healy). Ces données suivent une loi normale (selon la droite de Henry) et peuvent donc être caractérisées par une moyenne, un écart-type et un intervalle de confiance.

2. Variabilité à l'échelle d'une concession

Douze points de prélèvements régulièrement espacés ont été choisis sur une concession en Baie des Veys. Deux lots d'huîtres de 30 mois y étaient présents. Le premier lot était disposé sur les points 11, 13, 15, 17, 18 et 21 (voir la figure 11, p. 21). Le second lot était quant à lui disposé sur les points 12, 14, 16, 19, 20 et 22. Les points étaient donc séparés de 25 à 115 m les uns des autres pour chaque lot (6 points par lot).

L'analyse de variance à un seul facteur a donné les résultats suivants :

1^{er} lot : $F = 0,304 < 3,106$, $p_{\alpha=0,05} = 0,901$;

2nd lot : $F = 1,260 < 3,106$, $p_{\alpha=0,05} = 0,342$.

Le niveau d'infestation du premier lot était de 31 ± 3 polydores par huître (moyenne \pm intervalle de confiance à 80%), tandis que celui du second lot était de 13 ± 3 polydores par huître. Les huîtres de ces deux lots sont sensiblement de même taille et de même poids : 99 x 53 x 30 mm pour 86 grammes (dont 63 g de coquille et 18 g de chair) pour le premier et 101 x 56 x 30 pour 90 grammes (dont 63 g de coquille et 19 g de chair) pour le second. On voit là l'un des problèmes d'une cartographie de terrain qui ne peut distinguer toutes ces huîtres d'après leurs caractéristiques biométriques et qui les intègre donc dans une même carte alors qu'il s'agit de deux lots différents.

On peut conclure de ces ANOVA que les niveaux d'infestation ne diffèrent pas à l'échelle d'une concession, du moins jusqu'à 115 mètres de distance. Les points d'échantillonnage ont donc souvent été espacés de plus de 115 m par la suite.

B/ Cartographies de terrain

On entend par cartographie de « terrain », une cartographie opérée à partir de prélèvements effectués dans les poches d'huîtres élevées par les conchyliculteurs. Les prélèvements sont donc réalisés dans des poches d'huîtres qui ne sont probablement pas issues d'un même lot et qui n'ont pas le même historique. Il est impossible de prévoir à l'avance les points où les échantillons seront pris, toutes les tables ostréicoles n'étant, en effet, pas garnies.

De plus, il faut utiliser des huîtres ayant séjourné assez longtemps sur le site pour être infestées par les polydores. Seules des huîtres de taille commercialisable ont donc été prélevées lors des cartographies de terrain. Après les ventes traditionnellement importantes durant les fêtes de fin d'année, celles-ci sont en principe peu nombreuses au printemps, période à laquelle les cartes ont été établies. Il y a surtout du naissain et du demi-élevage sur les parcs. Néanmoins, il faut reconnaître que si cette précaution augmente les chances de prélever des huîtres élevées sur place (les transferts d'huîtres de cette taille sont rares), elle ne le garantit pas. Il se peut que certains échantillonnages aient été faits dans des poches disposées depuis très peu de temps sur le point, n'illustrant donc pas le niveau d'infestation de la zone. Le fait de cibler une catégorie commerciale pour les prélèvements limite encore plus les zones où il est possible d'échantillonner. De grandes étendues n'ont donc parfois pas pu être soumises à des mesures. Les parcs de réserve ont été de plus soigneusement évités, de même que les autres parcs où les poches étaient superposées, témoignant d'un stockage et non d'un élevage sur le parc. Il importe en effet de ne prélever que des huîtres reflétant le niveau d'infestation du parc où elles sont prélevées. Il convient de signaler dès à présent que cette condition ne peut pas être vérifiée et qu'elle n'est pas toujours remplie. De telles cartes doivent cependant fournir les premières tendances aidant à comprendre les facteurs à l'origine de la répartition spatiale des polydores à l'échelle d'un bassin conchylicole.

1 La Baie des Veys en 2000

Une cartographie de terrain de l'infestation a été entreprise en 2000 en Baie des Veys. Les prélèvements ont été réalisés les 3, 4, 17 et 18 avril 2000. Cinquante neuf points (points 10 à 68 ; Figure 11) ont pu être échantillonnés. En règle générale, 3 huîtres ont été prélevées en chaque point. Ce sont des huîtres d'un poids moyen de 99 g (écart-type : 35 g).

Certains points de prélèvement ont été relevés sur le terrain grâce à un GPS en coordonnées Lambert I étendu. De telles coordonnées métriques permettent de réaliser des variogrammes de façon isotropique, contrairement aux coordonnées exprimées en degrés, minutes et secondes. Ces quelques points relevés avec précision ont permis de « recadrer » la feuille cadastrale des Affaires Maritimes qui a servi de fond de carte pour la côte. Les limites des concessions ostréicoles ont été dessinées à partir d'une série de photographies aériennes et des observations des Affaires Maritimes. Les photographies aériennes ont permis de situer avec précision les points de prélèvements à partir des notes de terrain qui précisaient la rangée et la poche ouverte pour chacun d'eux. Les coordonnées de ces points ont ensuite été calculées. Le test t de Healy a permis de valider tous les résultats. Tous les répliquats collectés en Baie des Veys (incluant celles des douze stations ayant servi à l'analyse de la variabilité de l'infestation à l'échelle d'une concession, c'est-à-dire à moyenne échelle) ont donc servi à élaborer un variogramme expérimental (c'est-à-dire la fonction de structure de ces données) avec le logiciel Surfer 7 (de la firme Golden Software).

Il convient de donner ici une définition du variogramme car il sera souvent fait mention de cette fonction par la suite. En écologie marine, les données sont souvent très éloignées de la stationnarité, c'est-à-dire qu'elles ne sont pas indépendantes du temps et/ou de l'espace. L'interpolation de telles données nécessite donc de faire appel aux techniques du krigeage qui seront expliquées par la suite. Il s'agit de la seule méthode qui tienne compte de la structure des données. Elle repose sur la connaissance de la fonction de structure de ces données : le variogramme. L'hypothèse développée par Matheron est la suivante : le processus étudié n'est pas stationnaire mais les accroissements sont stationnaires (Matheron, 1970). Autrement dit, les accroissements sont de moyenne (espérance notée E) nulle et leur

variance ne dépend que de la distance (ou de la durée) entre les stations d'échantillonnage (et non pas de leur position ou de la date d'échantillonnage). On peut donc écrire que $E [Z(x) - Z(x+h)] = 0$, avec $Z(x)$ la variable dite « régionalisée », car dépendante de l'espace et du temps, et h la distance ou la durée. Mais si les accroissements positifs sont bien compensés par les accroissements négatifs lors du calcul de la moyenne, il n'en est pas de même lorsque ces accroissements sont élevés au carré. On écrit donc que $E [Z(x) - Z(x+h)]^2$ n'est pas nulle et est égale à $2 \gamma(h)$, $\gamma(h)$ étant le demi-variogramme, appelé communément « variogramme » pour simplifier. On a donc :

$$\gamma(h) = \frac{1}{2} E [Z(x) - Z(x+h)]^2$$

$$\text{d'où } \gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum [Z(x) - Z(x+h)]^2$$

avec $N(h)$ le nombre de points séparés de h .

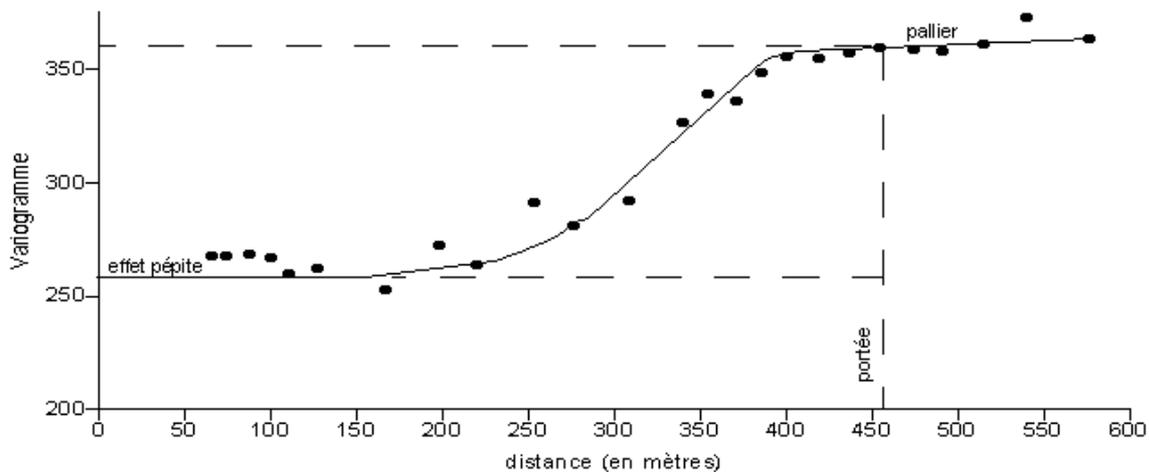


Figure 62 : Variogramme utilisé lors du krigeage des données recueillies, en nombre de polydore par huître, pendant la cartographie de terrain de 2000 en Baie des Veys. Le variogramme est modélisé par une sigmoïde. L'effet pépité, le palier et la portée du variogramme sont indiqués.

Sur les jeux de données utilisés ici, les stations d'échantillonnage ne sont pas espacées de façon régulière. Des classes de distance non-chevauchantes sont donc utilisées. Tous ces calculs sont réalisés par le logiciel Surfer et représentés graphiquement sous forme d'un variogramme expérimental qu'il faut ensuite modéliser. Si on prend comme exemple le variogramme présenté à la figure 62, on s'aperçoit que deux caractéristiques apparaissent alors : l'effet pépité (si on a plusieurs réplicats en un même point) qui équivaut à une variance en un point, et la portée qui est la distance à partir de laquelle les stations d'échantillonnage n'ont plus d'influence les unes sur les autres. L'effet pépité (valeur de $\gamma(0)$) et la variance (σ^2) ne sont pas rigoureusement identiques mais symbolisent toutes les deux la variabilité inter-individuelle. En effet on a $\gamma(0) = \frac{1}{2N(0)} \sum [Z(x) - Z(x)]^2$ et $\sigma^2 = \frac{1}{N} \sum [Z(x) - \overline{Z(x)}]^2$. La portée est la plupart du temps déterminée de façon empirique. C'est la valeur de h à laquelle la fonction $\gamma(h)$ atteint un plateau. Au-delà de cette distance, les mesures ne seront pas prises en compte pour calculer les valeurs en un point. La différence entre la valeur de $\gamma(h)$ au niveau du plateau et celle de l'effet pépité est appelée « amplitude » du variogramme.

L'ajustement des modèles de variogramme a été réalisé dans un premier temps avec le logiciel Table Curve 2D (AISN Software) afin de choisir les modèles les plus appropriés. Le variogramme expérimental est numérisé et les valeurs de chaque point sont calculées grâce au logiciel Sigma Scan Pro car le logiciel Surfer ne fournit pas ces valeurs. Table Curve 2D permet d'appliquer plus de 3600 types d'équations sur le variogramme expérimental numérisé. Seules les équations des modèles disponibles dans le logiciel Surfer sont sélectionnées. Elles peuvent être combinées entre elles. Ces équations sont ensuite classées du meilleur au moins bon ajustement, selon la valeur du coefficient r^2 associé à ces courbes qui ont été optimisées selon la méthode des moindres carrés (Müller, 1999). Puis le logiciel Surfer est utilisé afin d'optimiser de nouveau les valeurs des constantes des modèles choisis. Si les étapes précédentes ont été correctement menées, les valeurs trouvées doivent être en accord avec celles fournies par le logiciel Table Curve 2D. Ces deux logiciels fournissent des renseignements différents. Table Curve 2D donne les valeurs des constantes des équations tandis que Surfer donne les valeurs de l'effet pépite, de la portée ou de la demi-portée (selon les modèles) et de l'amplitude du variogramme. Les caractéristiques de ces modèles ont servi à réaliser l'interpolation des données sur des grilles aux mailles régulières grâce aux techniques de krigeage. Le krigeage permet d'estimer, grâce à une fonction de pondération, les moyennes locales et les valeurs manquantes. Les niveaux d'infestation dans les parcs qui n'ont pas pu être échantillonnés sont donc calculés par cette méthode. Cette dernière a été utilisée pour interpoler les données car elle respecte deux conditions : l'universalité ($\sum[Z^* - Z] = 0$; Z étant la valeur observée et Z^* la valeur krigée) et l'optimalité ($\sigma^2[Z^* - Z]$ minimale). On a $Z^* = \sum \lambda_i Z(x_i)$ avec i allant de 1 à n (n étant ici le nombre de points pris en compte). Les valeurs de λ_i sont calculées par le logiciel. Les valeurs réellement observées de Z se retrouvent identiques après krigeage.

Le variogramme expérimental réalisé ici est omnidirectionnel. Cette précision est d'importance car il aurait été possible d'introduire une notion d'anisotropie, c'est-à-dire qu'il aurait été possible de définir un espace autour de la valeur à kriger qui ne soit pas circulaire mais ovoïde. N'ayant pas de préjugés sur le sens d'éventuels gradients, aucune direction n'a été privilégiée. La distance maximale dont il a été tenu compte entre deux stations est ici de 600 m (Figure 62). Au-delà de cette distance, le variogramme n'a pas été calculé, ou du moins modélisé. Le modèle ajusté a une portée d'environ 460 m et une amplitude d'environ 100. L'effet pépite, inévitable en général avec les données biologiques, est estimé à 260. Le logiciel Table Curve 2D a permis de déterminer l'équation de ce modèle qui est une sigmoïde du type :

$$\gamma(h) = a + \frac{b}{1 + \exp\left(-\frac{h-c}{d}\right)}$$

où h est la distance (en mètres) séparant deux points et où $\gamma(h)$ est le variogramme. a (l'effet pépite), b (l'amplitude), c et d sont des constantes qui ont pour valeurs :

$$a = 259,95 \quad b = 100,99 \quad c = 315,00 \quad d = 34,70.$$

Les données collectées sur le terrain sont donc indépendantes entre elles à partir de 460 m. Le pas d'échantillonnage choisi pour cette cartographie de terrain (100 m en moyenne entre deux stations voisines les plus proches, 300 m au maximum) est donc suffisant.

Toutes ces valeurs ont été reportées dans l'Annexe 9. Celle-ci permet de comparer entre elles les différentes équations et les valeurs des paramètres utilisées au cours des différentes cartographies présentées dans les pages suivantes.

Ces caractéristiques sont utilisées pour réaliser l'interpolation des données sur une grille aux mailles régulières. Cette grille comporte ici 73 lignes et 100 colonnes, soit un total de 7300 nœuds. Ces lignes sont séparées de 37,5 m les unes des autres, tandis que les

colonnes sont séparées entre elles par 27,8 m. Sur la carte ainsi obtenue (Figure 63), la présence d'un gradient côte-large est identifiée pour l'intensité de l'infestation, qui varie de 5 à 70 polydores par huître environ. Les parcs situés vers le large sont en effet davantage infestés (plus de 25 polydores par huître) que ceux situés près de la côte (moins de 25 polydores par huître). Les parcs non colorés sur la carte sont ceux qui n'ont pas été échantillonnés, et non pas ceux où il n'y a pas de polydore. Aucune valeur manquante n'a été krigée en ces lieux bien que la grille y comportait des nœuds. En effet, cela aurait consisté à faire de l'extrapolation, et non de l'interpolation, ce qui n'aurait pas été correct. L'échelle d'abondance utilisée sur la carte présentée à la figure 63 peut sembler inadéquate avec les niveaux d'infestation constatés (quatre classes d'abondance entre 0 et 20 polydores par huître mais une seule pour plus de 20 alors que le maximum est à 70). En fait, il s'agit d'une échelle commune avec les autres cartes. Elle est le meilleur compromis trouvé pour visualiser facilement les différences entre les cartes et bien entendu entre les différents parcs cartographiés. Le contraste sera davantage visible dans les cartographies suivantes réalisées en Baie des Veys. Les forts niveaux d'infestation constatés autour des points 42, 43, 64 et 67 sont probablement dus à des transferts de cheptel de zones plus infestées vers ces parcs. Cette hypothèse sera confortée par les observations faites par la suite.

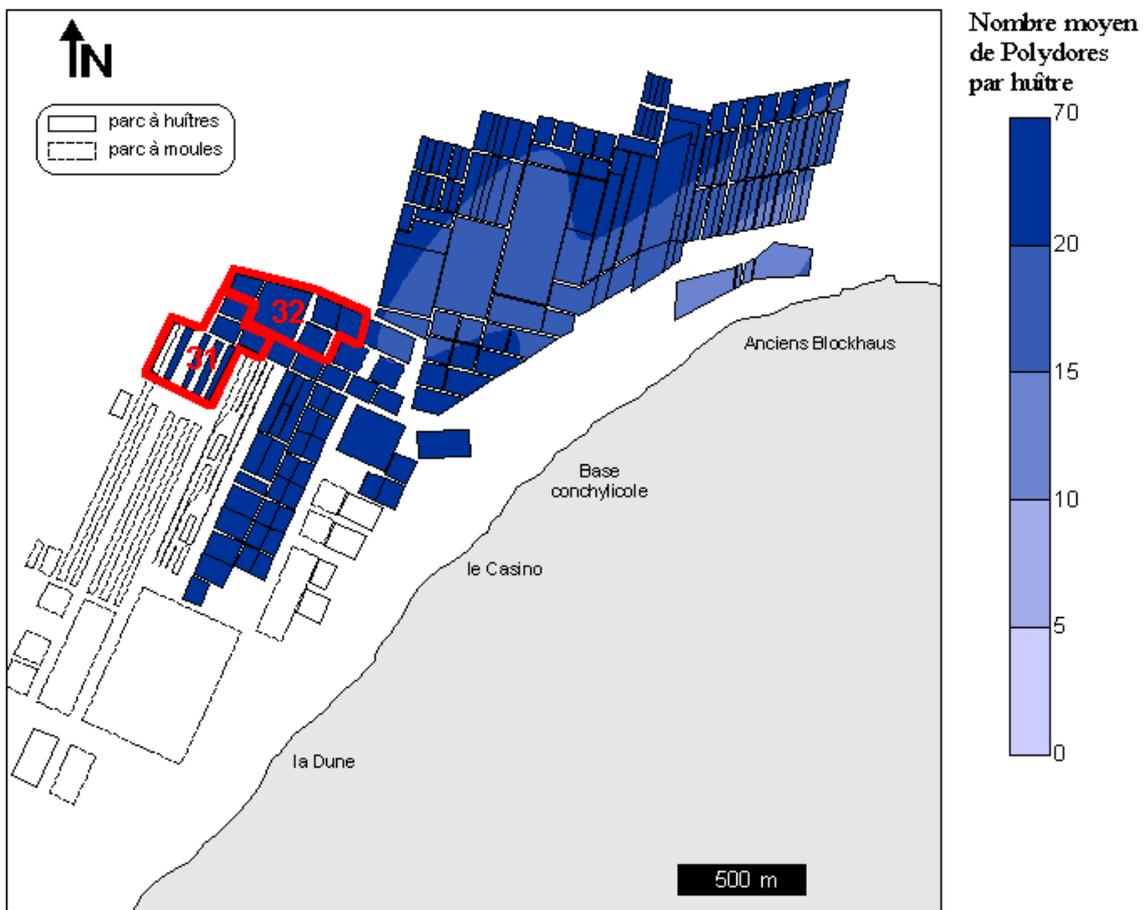


Figure 63 : Cartographie de terrain de l'infestation des huîtres, exprimée en nombre moyen de polydores par huître, en 2000 en Baie des Veys. Les données ont été krigées en utilisant les propriétés du variogramme présenté à la figure 62. Les strates 31 et 32 sont délimitées.

2 La côte est du Cotentin en 2000

Une cartographie de terrain de l'infestation a également été entreprise en 2000 sur une partie de la côte est du Cotentin, allant de Lestre au Cul de Loup. Les prélèvements ont été réalisés les 19 et 20 avril 2000. A la différence de la cartographie précédente, les polydors n'ont pas été dénombrés. Seules les galeries et les chambres visibles à l'œil nu ont été comptées et sommées. Les chambres sont donc ici considérées comme des galeries qui se sont agrandies. Cinquante cinq points (points 103 à 157 ; Figure 13) ont pu être échantillonnés. En règle générale, trois huîtres ont été prélevées en chaque point. Ce sont des huîtres d'environ 65 grammes (écart-type : 28 g).

Le variogramme obtenu pour la Baie des Veys (Figure 62) montre qu'il était inutile de faire des prélèvements trop serrés. Un pas d'échantillonnage de 200 m en moyenne a donc été adopté. Un variogramme a également été réalisé pour ce secteur ostréicole (Figure 64). Le modèle qui a été ajusté a pour équation une gaussienne de la forme suivante :

$$\gamma(h) = a + b \left[1 - e^{-\left(\frac{h}{c}\right)^2} \right]$$

où h est la distance (en mètres) séparant deux points et $\gamma(h)$ est le variogramme. a (l'effet pépité), b (l'amplitude), et c (demi-portée) sont des constantes qui ont pour valeurs :

$$a = 360 \quad b = 340 \quad c = 230 \text{ m.}$$

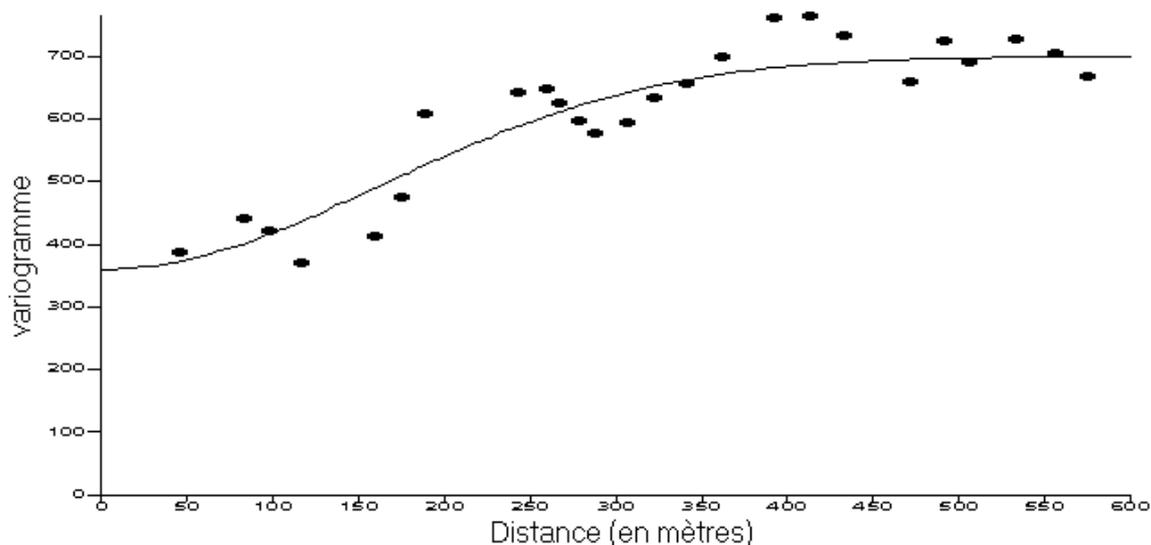
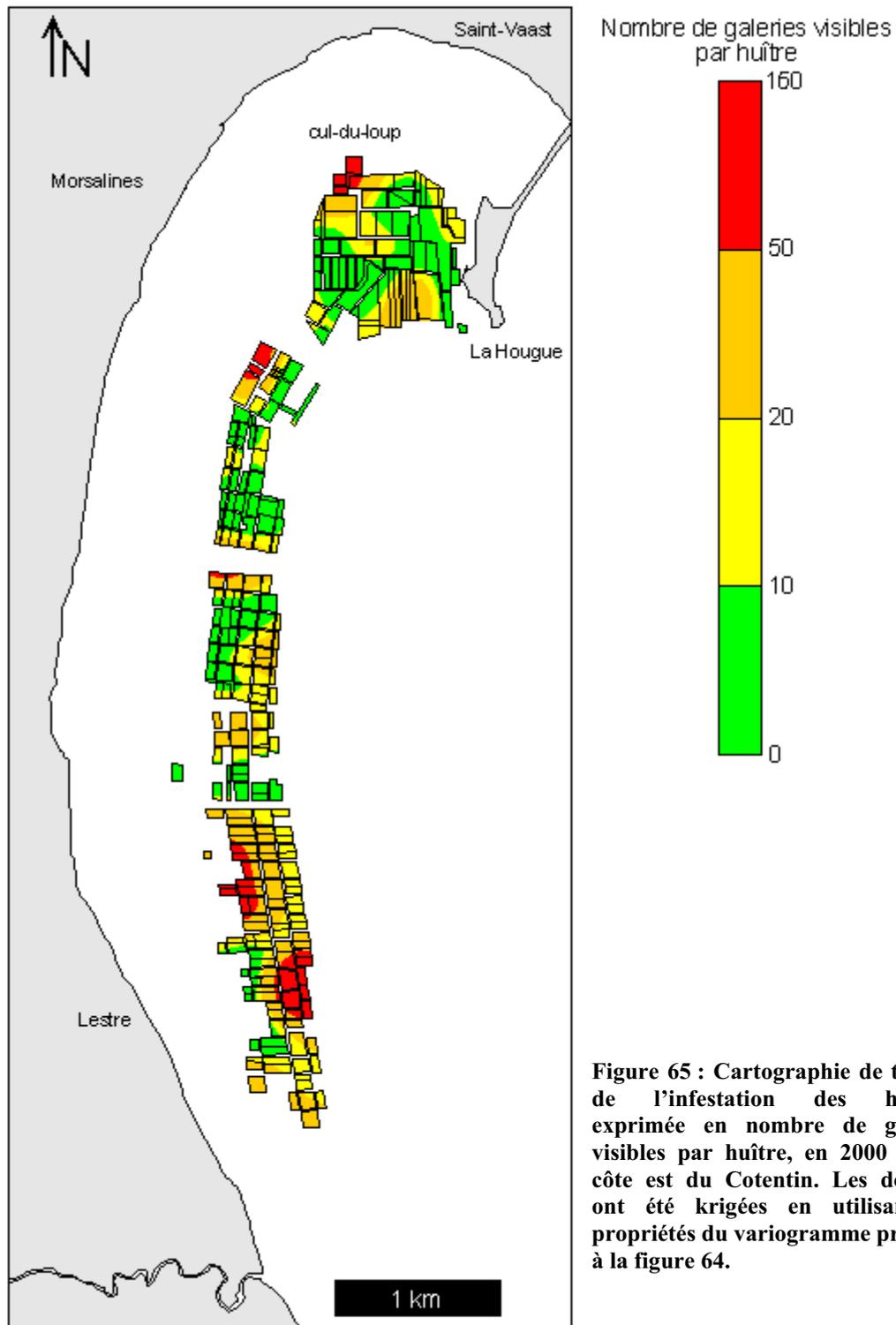


Figure 64 : Variogramme utilisé lors du krigeage des données recueillies, en nombre de galeries visibles par huître, pendant la cartographie de terrain de 2000 sur la côte est du Cotentin. Le variogramme est modélisé par une courbe de Gauss.

Le modèle ajusté a une portée identique à celle trouvée pour le cas précédent (environ 460 m). L'effet pépité est d'environ 360 et l'amplitude de ce modèle est d'environ 340 (Figure 64). Le pas d'échantillonnage choisi (200 m) est donc suffisant car les données ne deviennent indépendantes entre elles qu'au-delà de 460 m (demi-portée de 230 m).

Les données ont été interpolées sur une grille de 100 lignes et 28 colonnes espacées entre elles de 58,2 et 59,3 mètres respectivement. La carte ainsi obtenue par krigeage est présentée à la figure 65. Afin de pouvoir comparer les résultats obtenus entre les différents

parcs, la proportion de galeries visible est considérée comme identique sur toutes les huîtres prélevées et le taux d'occupation de ces galeries est également considéré comme identique pour l'ensemble des prélèvements. Les niveaux d'infestation varient beaucoup plus rapidement d'un parc à l'autre qu'en Baie des Veys, avec des zones de forte infestation (plus de 20 et même plus de 50 galeries visibles par coquille) côtoyant des zones de faible infestation (moins de 10 galeries visibles par coquille). Mais la partie nord de ce secteur semble moins infestée que sa partie sud. En effet, la figure 65 présente de grandes étendues de couleur verte, c'est-à-dire avec moins de 10 galeries visibles par huître, dans le secteur nord. Il sera vu par la suite à quoi correspondent les taches de forte infestation (en rouge sur la figure 65), localisées pour une d'entre elle sur un parc d'élevage assez profond (à Lestre),



et pour les quatre autres sur des parcs qui se sont révélés servir à du stockage. Lors de la campagne de prélèvement, ils ressemblaient à des parcs d'élevage et ont donc été échantillonnés. Peut-être faut-il envisager que les huîtres présentes sur ces parcs de stockage proviendraient du parc d'élevage fortement infesté. Les transferts habituellement constatés vont dans le sens de cette hypothèse.

C/ Cartographies expérimentales

Les cartographies de terrain ont permis de dégager de grandes tendances : infestation plus forte au large qu'à la côte en Baie des Veys et plus forte au sud qu'au nord sur la côte est du Cotentin. Mais aucune certitude n'est apportée sur la représentativité des échantillons qui ont servi à établir ces cartes. L'hypothèse de transferts de cheptels peut être émise pour expliquer certaines taches de forte infestation mais elle ne peut être prouvée. Il a donc fallu entreprendre des cartographies expérimentales.

On entend par cartographie « expérimentale », une cartographie opérée à partir de prélèvements effectués dans des poches d'huîtres déposées spécialement sur les parcs en vue de l'expérimentation. Ces poches sont celles du programme BDV2000-Production qui s'est attaché à définir les rendements annuels et les performances de croissance, ainsi que les mortalités ostréicoles en Baie des Veys et à Meuvaines. Deux paramètres sont suivis : l'indice Polydora, qui reflète la qualité visuelle de la coquille, et le nombre de polydores par huître, qui reflète le niveau d'infestation des huîtres par les polydores.

Matériel utilisé :

Deux classes d'âge d'huîtres sont utilisées : du naissain et du demi-élevage lors de la mise à l'eau. Les huîtres sont, pour chaque classe d'âge, issues d'un même lot et ont le même historique. Trois poches de chaque lot ont été disposées en chaque point.

Le naissain est appelé « lot A ». Il est originaire d'écloserie et a été tamisé sur une maille de 10 mm. Chaque huître pèse en moyenne 1 g lors de sa mise à l'eau.

Le demi-élevage est appelé « lot B ». Il est d'origine naturelle (bassins d'Arcachon et de Marennes-Oléron). Chaque huître pèse en moyenne 35 g lors de sa mise à l'eau.

Ce dispositif permet de couvrir toute la zone conchylicole en disposant les poches dans des lieux choisis par avance comme représentatifs d'un secteur, en fonction de la bathymétrie et de l'influence estuarienne. Lors des comptages, toutes les poches utilisées auront donc séjourné durant la même période sur le site étudié. Cette méthode permet également de s'intéresser à l'infestation des huîtres qui n'ont pas encore atteint une taille commercialisable. Deux bassins ont été étudiés de la sorte : la Baie des Veys, avec 30 points de suivi (points 10, 31, 59 et 70 à 96 ; Figure 11), et Meuvaines, avec 6 points de suivi (points 1 à 6 ; Figure 8). On s'affranchit ici de tout problème de transfert.

Les poches ont été confiées aux professionnels qui les ont déposées aux endroits prédéterminés sur leurs parcs en février 2000. Les conchyliculteurs ont ensuite effectué un entretien simple des poches ; à savoir, un retournement de toutes les poches, et un dédoubleage des poches du lot A. Au bout de 12 mois d'élevage, le lot A est donc devenu du demi-élevage et le lot B est devenu adulte. En février 2001, les poches ont alors été remontées en atelier et les lots ont été homogénéisés pour chacun des points avant l'échantillonnage de cinq huîtres pour chaque classe d'âge. Contrairement aux cartographies précédentes, ce ne sont pas trois

mais cinq huitres, comme dans d'autres études (Mahadevan *et al.*, 1979), qui ont été échantillonnées en chaque point afin de s'assurer une meilleure fiabilité des données. Les données ont été testées avec le test de Healy avec un risque d'erreur de 20%. Les échantillons ont ensuite été congelés en vue de cette étude. Certaines poches ont été perdues au cours de l'élevage ou bien n'ont pas pu être remontées lors du relevage. Des zones n'ont donc parfois pas été couvertes correctement. De plus, en ce qui concerne Meuvaines, les données recueillies ne sont pas suffisantes pour établir de réelle cartographie. En effet, seuls six points sont disponibles pour couvrir cette zone assez grande (Figure 8).

Après l'échantillonnage de février 2001, les contenus des trois poches du lot A ont été mélangés entre eux pour chaque point, et remis en poche. Ces poches ont été remises aux mêmes points que précédemment. Les poches ont subi le même entretien que les poches du lot B l'année précédente. Elles ont été relevées définitivement en avril 2002 pour être échantillonnées. Cette nouvelle cartographie permet de suivre l'évolution inter annuelle de « l'infestabilité ». On définit par ce terme l'état de ce qui est « infestable », c'est-à-dire de ce qui peut être infesté.

De telles cartes doivent donc fournir des éléments fiables aidant à comprendre les facteurs à l'origine de la répartition spatiale des polydore à l'échelle de la Baie des Veys.

1 La Baie des Veys

a) Les adultes en 2001

En 2001, l'indice Polydora varie de 0,00 à 0,90 pour le lot B (adultes), avec une moyenne de 0,40 pour l'ensemble des 27 points échantillonnés en Baie des Veys. Ces résultats permettent l'élaboration d'un variogramme omnidirectionnel à l'allure parabolique (Figure 66) conduisant à une cartographie de cet indice (Figure 67). Le variogramme a été modélisé par un effet pépite de 0,02 et une fonction puissance 1,6 pour laquelle on obtient une amplitude de 0,04 avec une portée de 1100 mètres, distance maximale examinée. La valeur de la constante est par conséquent de $0,04/1100^{1,6}$, soit $5,44 \cdot 10^{-7}$. L'équation du variogramme est donc la suivante : $\gamma(h) = 0,02 + 5,44 \cdot 10^{-7} \times h^{1,6}$.

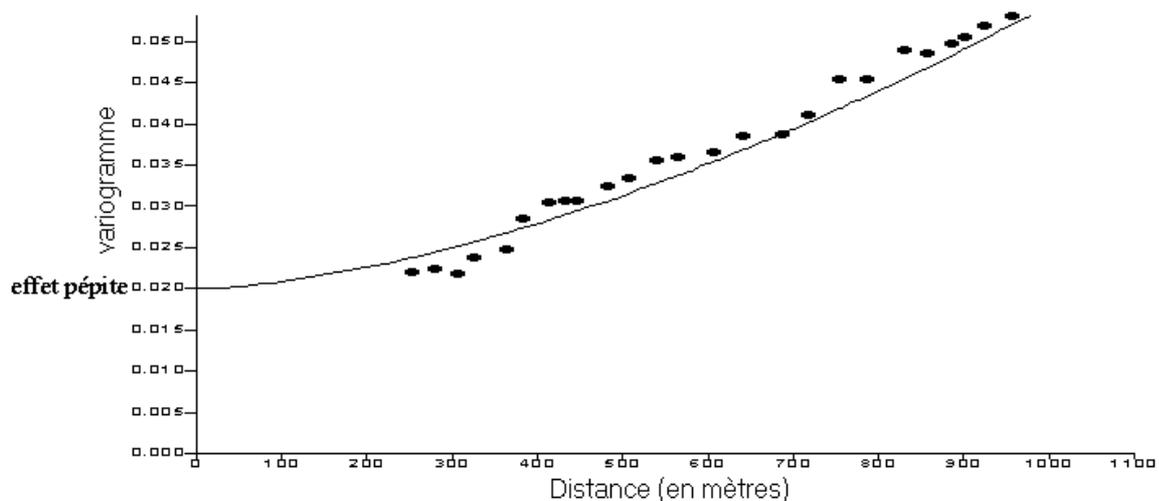


Figure 66 : Variogramme utilisé lors du krigeage des indices Polydora mesurés en février 2001 sur le lot de 18 mois mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Le variogramme est modélisé par une courbe d'allure parabolique.

La portée de ce variogramme (1100 m) est bien supérieure au pas d'échantillonnage qui est de 250 mètres environ.

La grille utilisée comporte 86 lignes et 100 colonnes. Chacune est séparée entre elles par 28,4 et 28,2 mètres respectivement. La carte obtenue fait ressortir que l'indice Polydora est plus faible ($IP < 0,4$) dans le secteur de Géfosse que dans le secteur de Grandcamp ($IP > 0,4$). Dans ce dernier secteur, l'indice augmente suivant un gradient côte-large. Les huîtres des parcs situés au large ont des coquilles visiblement plus infestées ($IP > 0,7$) que celles situées près de la côte ($IP < 0,5$). L'IP dépend du nombre de polydores qui ont pu être présents dans les coquilles, mais aussi des capacités de recalcification des huîtres. Il se peut donc que les différences observées ne soient pas dues qu'aux annélides, mais aussi aux capacités de croissance des huîtres, différentes entre les points. C'est pourquoi il a été procédé à une cartographie à partir de l'effectif de polydores présents dans les coquilles.



Figure 67 : Cartographie de l'indice Polydora mesuré en février 2001 sur le lot de 18 mois mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Les données ont été krigées en utilisant les propriétés du variogramme présenté à la figure 66. L'indice Polydora peut varier de 0 (très bonne qualité visuelle de coquille) à 1 (très mauvaise qualité visuelle de coquille).

A partir des données d'infestation en nombre de polydores par huître (27 stations), un variogramme expérimental a été construit, toujours en regardant les stations distantes de moins de 1100 mètres les unes des autres. Il est omnidirectionnel (Figure 68) et l'effet pépète (12,8) est plus important que pour le 18 mois (quasiment nul) qui sera traité par la suite, témoignant ainsi de la variabilité de l'infestation en un même point. La portée est d'environ 1180 mètres selon les calculs, ce qui suggère que les données sont indépendantes les unes des

autres à partir de cette distance. Graphiquement, cette portée semble légèrement inférieure à 1100 mètres. La portée est donc à peu près semblable à celle trouvée pour l'indice Polydora (1100 mètres). Le pas d'échantillonnage moyen (250 mètres) étant inférieur à cette portée, ce dernier est suffisant. Le modèle que l'on peut y ajuster a une composante linéaire et une

composante gaussienne et a pour équation : $\gamma(h) = 12,8 + 30,16 \left[1 - e^{-\left(\frac{h}{590}\right)^2} \right]$.

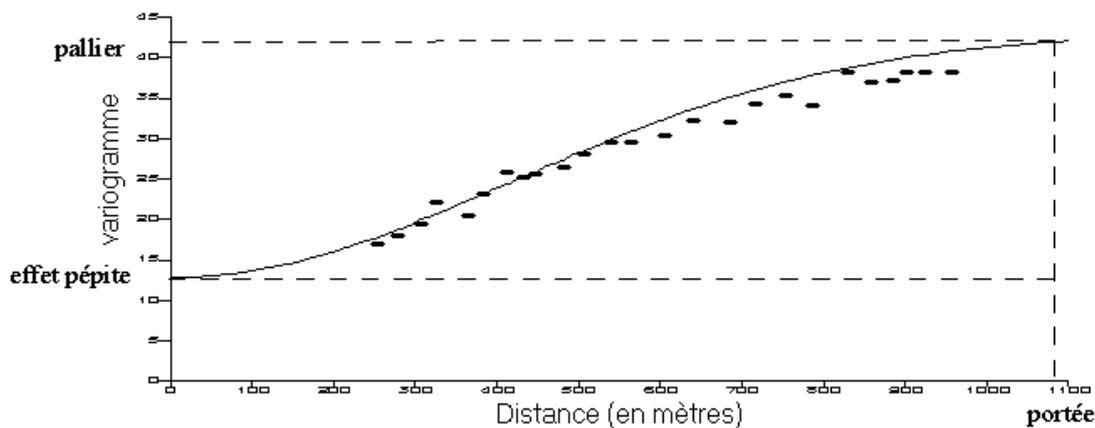


Figure 68 : Variogramme utilisé lors du krigeage des données recueillies en février 2001, en nombre moyen de polydores par huître, pour le lot de 18 mois mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Le variogramme est modélisé par une courbe de Gauss avec une composante linéaire. L'effet pépité, le palier et la portée du variogramme sont indiqués.

La grille utilisée a les mêmes caractéristiques (nombre de lignes et de colonnes et espacement entre chacune) que celle présentée pour l'IP. Ces caractéristiques seront toujours utilisées par la suite pour les cartographies réalisées en Baie des Veys.

Les taux d'infestation mesurés varient en moyenne de 0 à 25 polydores par huître (6,6 en moyenne). Le gradient côte large, observé avec l'indice Polydora pour cette même classe d'âge, apparaît ici beaucoup plus nettement (Figure 69). Le secteur de Géfosse est peu infesté, avec en moyenne moins de 5 polydores par huître. Dans le secteur de Grandcamp l'infestation augmente progressivement de la côte vers le large. Le niveau d'infestation dépasse les 15 polydores par huître dans les parcs les plus au large.

Les tendances dégagées avec l'IP étaient donc bien le reflet des tendances dues aux polydores et non pas aux capacités des huîtres à masquer les traces des galeries. Il a été vu au chapitre 2 qu'aucune relation significative ne ressortait entre l'indice Polydora et le nombre de polydores par huître quand on utilisait l'ensemble des données (toutes dates confondues) acquises à la fois en Baie des Veys, à Utah Beach et à Lestre. Mais ici les classes Polydora qui servent à calculer l'IP sont liées à l'effectif de polydores par huître (Figure 70). En effet, toutes les données ont ici été acquises au même moment. La relation qui lie les deux variables semble donc dépendre du moment auquel les prélèvements sont effectués. Cette relation est de type exponentiel pour le lot d'huîtres adultes en février 2001. Ces huîtres hébergent alors environ 13 polydores par huître quand elles sont de classe Polydora 3 et environ 23 quand elles sont de classe 4.

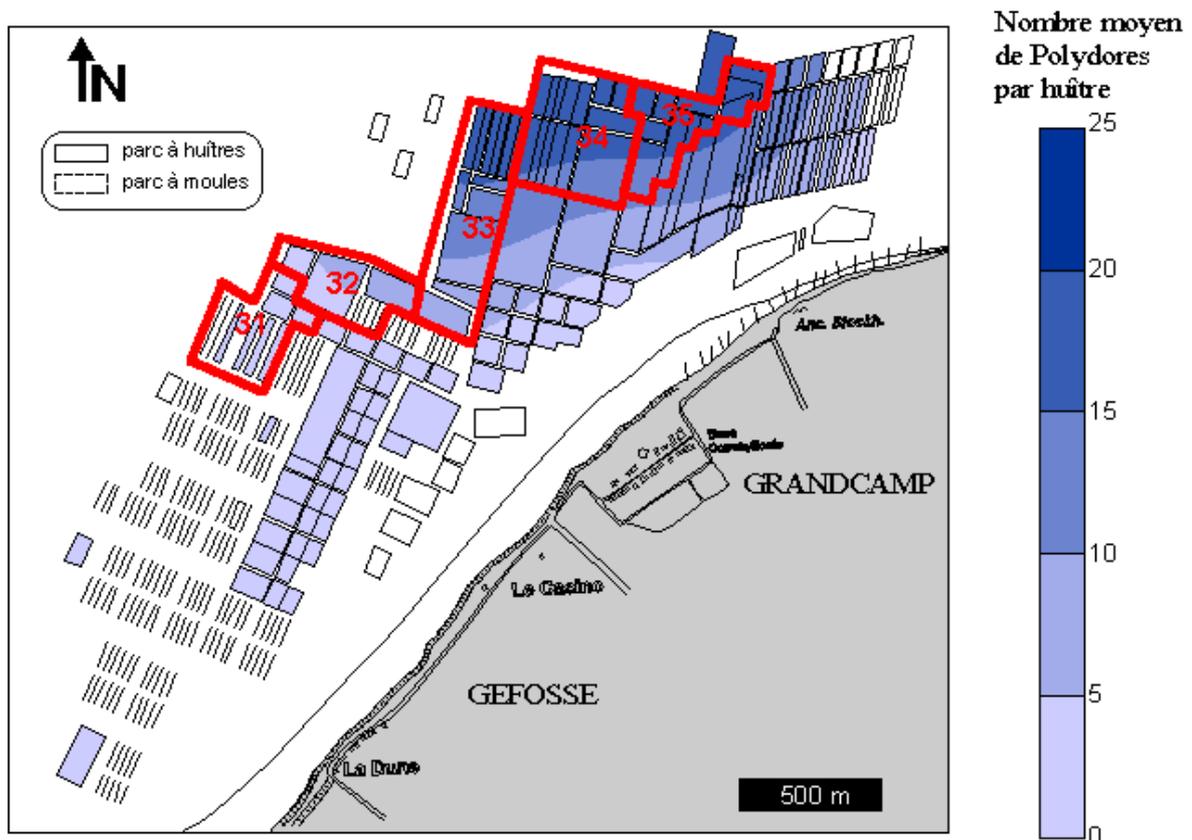


Figure 69 : Cartographie expérimentale de l'infestation des huîtres en février 2001, en nombre moyen de polydores par huître, pour le lot de 18 mois mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Les données ont été krigées en utilisant les propriétés du variogramme présenté à la figure 68. Les strates 31 à 35 sont délimitées.

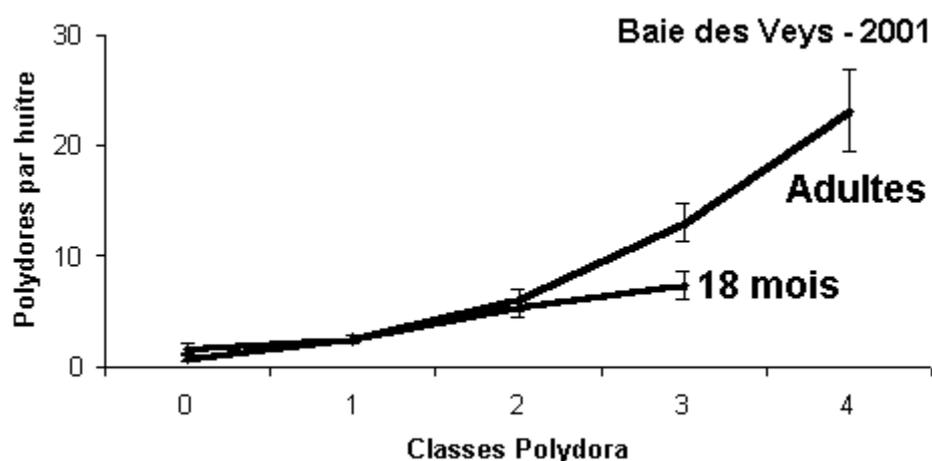


Figure 70 : Relations entre le nombre de polydores par huître (moyenne \pm intervalle de confiance à 80%) et les classes Polydora (telles que définies pour le calcul de l'indice Polydora) en Baie des Veys lors de la cartographie expérimentale de l'infestation en 2001 (tous points confondus) sur des lots d'huîtres de 18 mois et d'adultes.

b) Le 18 mois en 2001

Pour le 18 mois, l'indice Polydora varie en 2001 (lot A) de 0,00 à 0,55 (Figure 71). Il est en moyenne de 0,30 pour l'ensemble du bassin, ce qui est fort pour cette classe d'âge (en comparaison avec la Figure 4). La distance maximale observée est de 900 m. Le variogramme expérimental obtenu à partir de ces données (21 points) n'a pas de forme caractéristique (Figure 72). Par conséquent il n'a pas servi à l'interpolation des données. Les résultats ont donc été reportés de façon chiffrée sur le fond de carte de la Baie des Veys (Figure 71). L'IP n'atteint pas des valeurs aussi élevées que dans les huîtres adultes du lot B. Il est en revanche beaucoup plus variable. Il passe ainsi sur le secteur de Géfosse de 0,25 à 0,50 entre deux stations voisines séparées uniquement par 175 m. Cette distance est inférieure au pas d'échantillonnage moyen qui est de 215 m. L'IP varie de 0,30 (points 70 et 86) à 0,55 (point 84) sur Grandcamp et de 0 (point 94) à 0,50 (point 72) sur Géfosse. Cette variabilité est sans doute à l'origine de l'absence de forme caractéristique du variogramme.

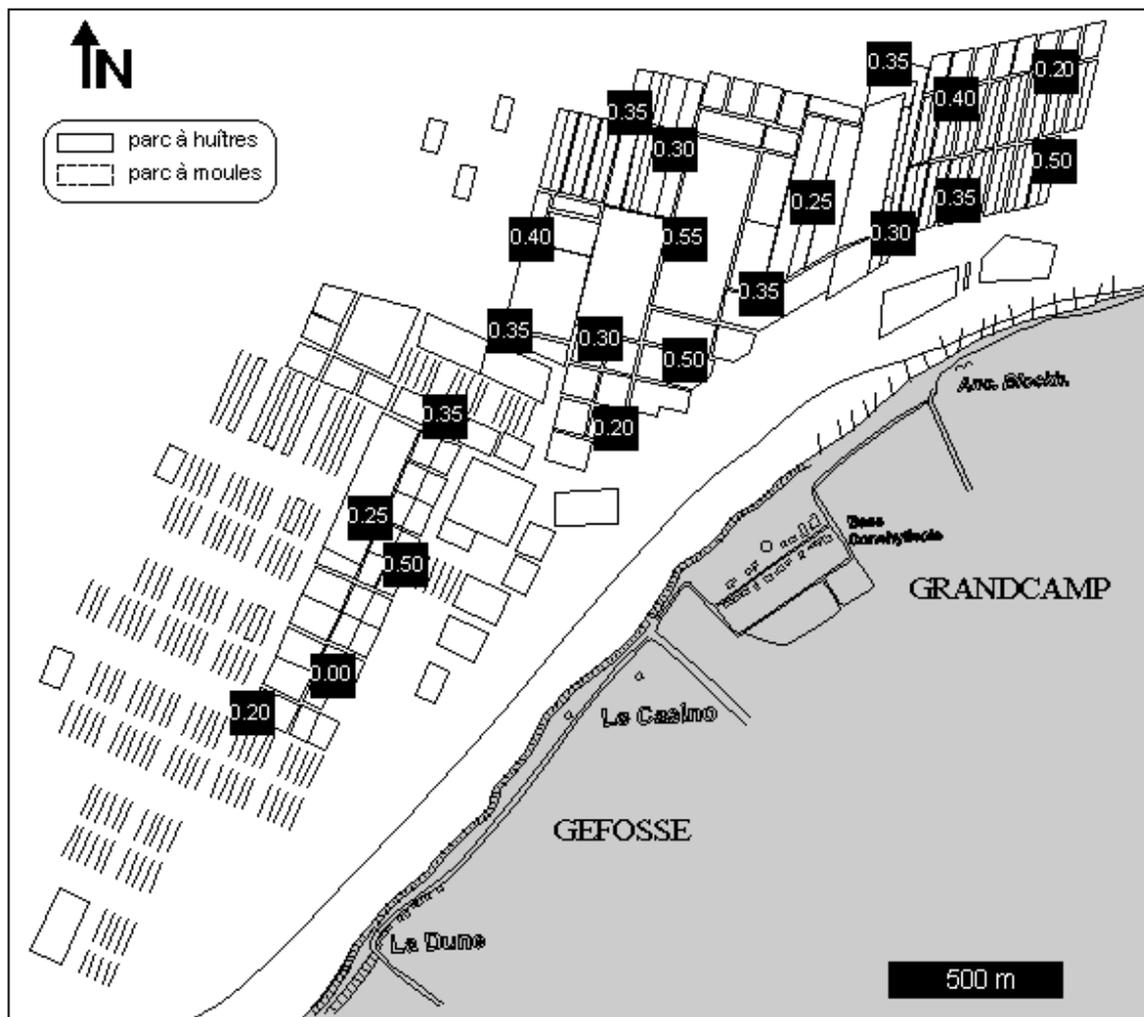


Figure 71 : Indices Polydora mesurés en février 2001 sur le lot de naissain mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. L'indice Polydora peut varier de 0 (très bonne qualité visuelle de coquille) à 1 (très mauvaise qualité visuelle de coquille).

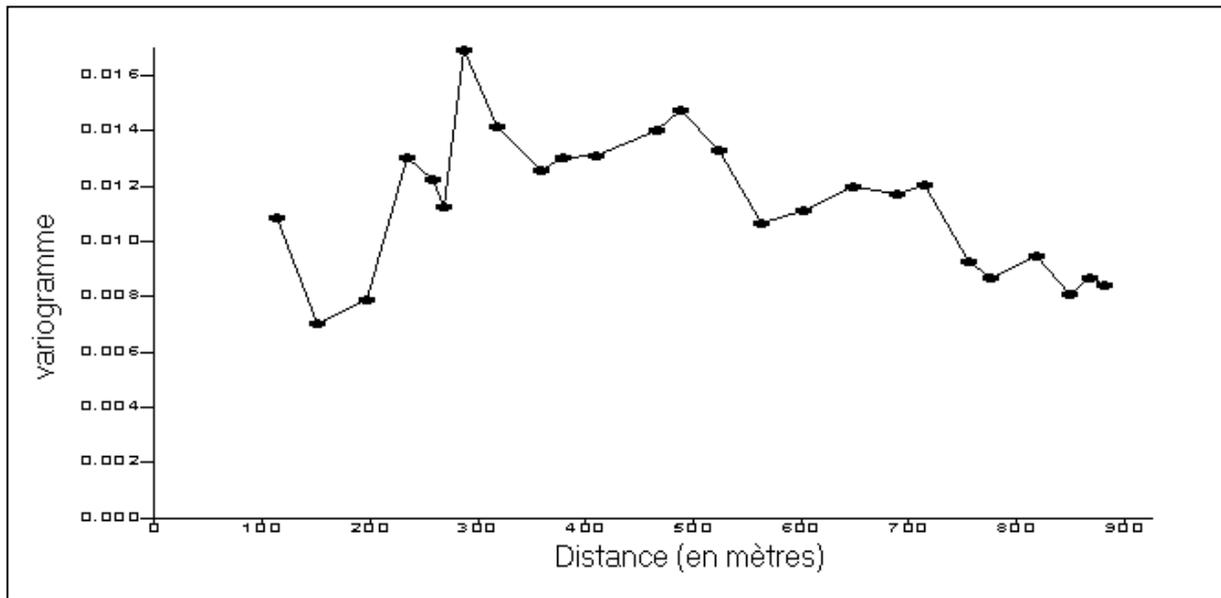


Figure 72 : Variogramme établi à partir des indices *Polydora* mesurés en février 2001 sur le lot de naissain mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Le variogramme n'a pas de forme caractéristique.

A partir des données d'infestation en nombre de polydores par huître (22 points), un variogramme expérimental a été construit. Il est omnidirectionnel (Figure 73) et l'effet pépité est négligeable, traduisant une faible variabilité intra-station. Le nombre de polydores par huître semble donc un critère plus fiable que l'indice *Polydora* pour décrire cette infestation. La capacité à renacrer des huîtres varie peut être beaucoup plus d'une station à une autre à cet âge là qu'à l'âge adulte. Seules les stations séparées les unes des autres de moins de 1000 m ont été examinées.

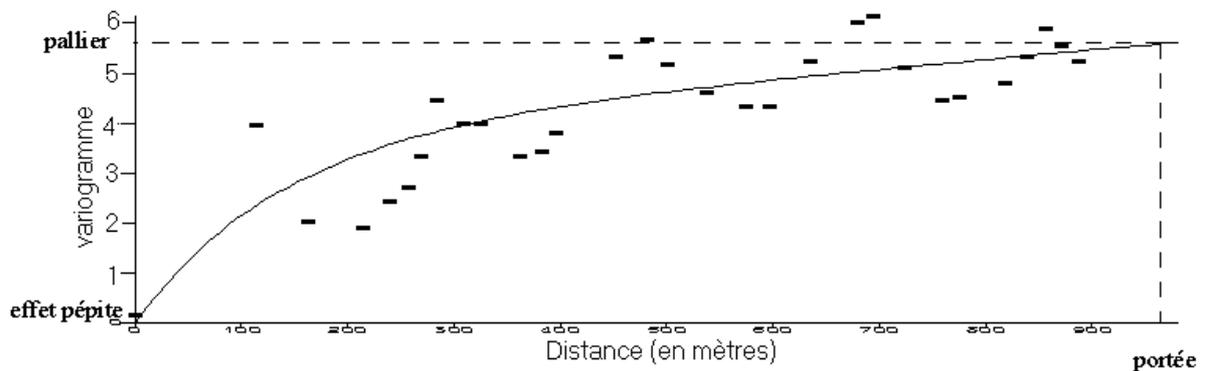


Figure 73 : Variogramme utilisé lors du krigeage des données recueillies en février 2001, en nombre moyen de polydores par huître, pour le lot de naissain mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Le variogramme est modélisé par une exponentielle avec une composante linéaire. L'effet pépité, le pallier et la portée du variogramme sont indiqués.

Le modèle qui s'ajuste sur ce variogramme a une composante exponentielle et une composante linéaire et a pour équation : $\gamma(h) = 0,002 h + 3,802 \left[1 - e^{-\frac{h}{138}} \right]$.

La portée, distance à partir de laquelle les échantillons sont indépendants les uns des autres, est de 970 m. La distance maximale entre deux stations voisines (310 m) étant inférieure à cette portée, le pas d'échantillonnage est suffisant.

La carte obtenue est présentée en figure 74. Les taux d'infestation moyens varient de 0 à 8,8 polydore par huître pour le lot A en Baie des Veys (3,3 en moyenne). Sur Géfosse l'infestation est faible et relativement homogène (moins de 3 polydore par huître en moyenne, sauf pour le point 72 : 4,4 polydore par huître). Le point 72 se distingue donc comme précédemment par un niveau d'infestation un peu plus fort que les autres points du secteur de Géfosse. Ce point est en bordure d'un chenal. Sur Grandcamp les taux d'infestation sont plus importants, augmentant au fur et à mesure que l'on s'approche du centre de la zone (point 84). Le maximum observé est au même point qu'avec l'IP (point 84).

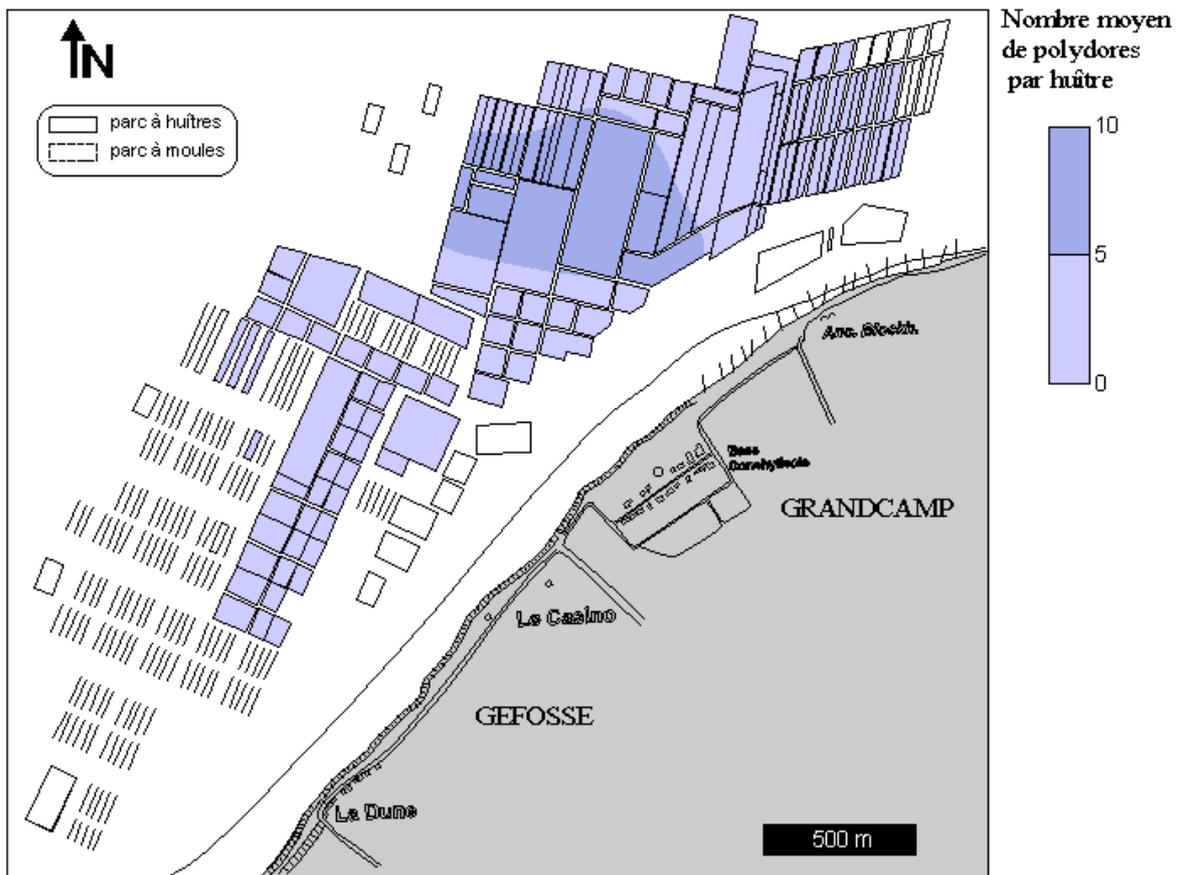


Figure 74 : Cartographie expérimentale de l'infestation des huîtres en février 2001, en nombre moyen de polydore par huître, pour le lot de naissain mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Les données ont été krigées en utilisant les propriétés du variogramme présenté à la figure 73.

Les classes *Polydora* sont là encore liées au nombre de polydore par huître (Figure 70). Mais la relation qui lie ces deux variables n'est pas la même qu'avec le lot d'adultes. Elle semble donc dépendre du lot d'huîtres suivi. Ici, cette relation est quasi-linéaire. Les huîtres du lot A de classe *Polydora 2* hébergent en février 2001 environ 5 polydore par huître, tandis

que celles de classe 3 en hébergent environ 7. La différence (en nombre de polydore) est donc plus faible entre deux classes Polydora pour le lot de 18 mois qu'avec le lot d'adultes.

Les huîtres de 18 mois sont nettement moins infestées que les huîtres adultes. Pourtant, elles étaient toutes deux indemnes de polydore lors de leur mise à l'eau et sont restées dans les mêmes conditions durant toute l'année d'élevage. La seule différence entre les deux lots vient de la coquille. Elle est de plus grande dimension chez les adultes que chez le 18 mois ; la surface pouvant accueillir des polydore est donc plus importante chez les huîtres adultes. La coquille a également une structure différente selon l'âge de l'huître (celle des juvéniles est plus lisse que celle des adultes). Il sera déterminé par la suite si les différences observées entre les deux classes d'âge d'huîtres sont dues à la structure ou bien à la taille de leurs coquilles. Il n'est pas possible ici de normaliser les niveaux d'infestation par la taille des huîtres ou le poids de leur coquille. Ce dernier n'a pu être mesuré qu'humide et présente donc pour le 18 mois une trop forte variabilité.

c) Les adultes en 2002

En 2002, le lot qui était en 2001 du 18 mois (lot A) est devenu adulte. Les indices Polydora mesurés (19 points) permettent l'élaboration d'un variogramme omnidirectionnel à l'allure parabolique (Figure 75) conduisant à une cartographie de cet indice (Figure 76). Le variogramme a été modélisé avec un effet pépité de 0,01 et une fonction puissance 1,8 pour laquelle on obtient une amplitude de 0,045 avec une portée de 1350 mètres. La valeur de la constante est donc de $0,045/1350^{1,8}$, soit $1,04 \cdot 10^{-7}$. L'équation du variogramme est donc la suivante :

$$\gamma(h) = 0,01 + 1,04 \cdot 10^{-7} \times h^{1,8}.$$

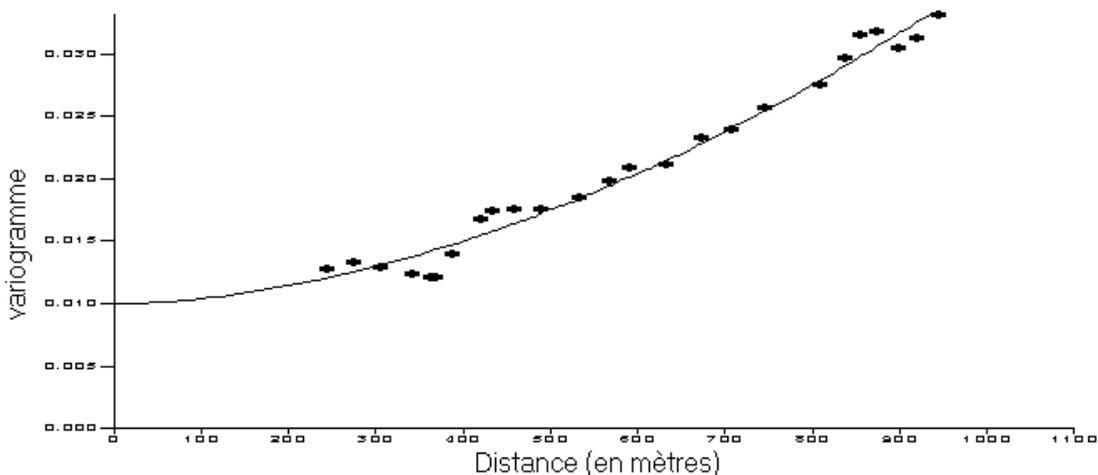


Figure 75 : Variogramme utilisé lors du krigeage des indices Polydora mesurés en avril 2002 sur le lot de naissain mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Le variogramme est modélisé par une courbe à l'allure parabolique.

La portée de ce variogramme (1350 m) est bien supérieure au pas d'échantillonnage qui est de 270 mètres environ, et elle est supérieure à la distance maximale observée pour la construction du variogramme (1100 mètres). L'indice Polydora varie de 0,15 à 0,95. L'IP (0,66 en moyenne) est plus élevé que celui relevé un an plus tôt sur le lot B (0,40 en moyenne) qui avait alors le même âge que le présent lot. La différence, au-delà d'une éventuelle variation annuelle ou propre au niveau d'infestation de départ des lots, vient aussi

du fait que le lot B n'avait passé qu'un an en Baie des Veys alors que ce lot A y a passé deux ans. Quasiment tout le secteur de Grandcamp présente un IP supérieur à 0,60. Cet indice est supérieur aux indices relevés l'année précédente sur le même lot. L'impact visuel de l'infestation a donc progressé. On considère qu'il est difficile de vendre des huîtres quand elles atteignent la classe Polydora 3. Cela correspond à un IP supérieur ou égal à 0,75. La progression de l'indice Polydora enregistré durant la première puis la deuxième année d'élevage en Baie des Veys fait craindre que cet indice ne dépasse la valeur critique de 0,75 durant une troisième année d'élevage. Il n'est donc a priori pas souhaitable que les huîtres subissent une troisième année d'élevage en Baie des Veys.



Figure 76 : Cartographie de l'indice Polydora mesuré en avril 2002 sur le lot de naissain mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Les données ont été krigées en utilisant les propriétés du variogramme présenté à la figure 75. L'indice Polydora peut varier de 0 (très bonne qualité visuelle de coquille) à 1 (très mauvaise qualité visuelle de coquille).

En ce qui concerne l'infestation exprimée en nombres de polydore par huître (19 points), un variogramme expérimental a été construit puis modélisé par une exponentielle avec un effet pépité de 30 (Figure 77). La portée est de 300 m. La distance maximale examinée est de 900 m. L'équation de ce modèle est la suivante : $\gamma(h)=30+30\left[1-e^{-\frac{h}{70}}\right]$.

La carte obtenue avec krigeage des données est présentée à la figure 78. L'infestation varie de 3 à 25 polydore par huître (moyenne : 12,8). Aucun gradient n'y est observé. Sans doute faut-il y voir un effet de la variabilité biométrique du lot d'huîtres utilisé. En effet, le lot B avait pu être correctement calibré avant d'être utilisé, mais le lot A ayant la taille du naissain lors de sa mise à l'eau, sa calibration n'a évidemment pas pu empêcher l'expression

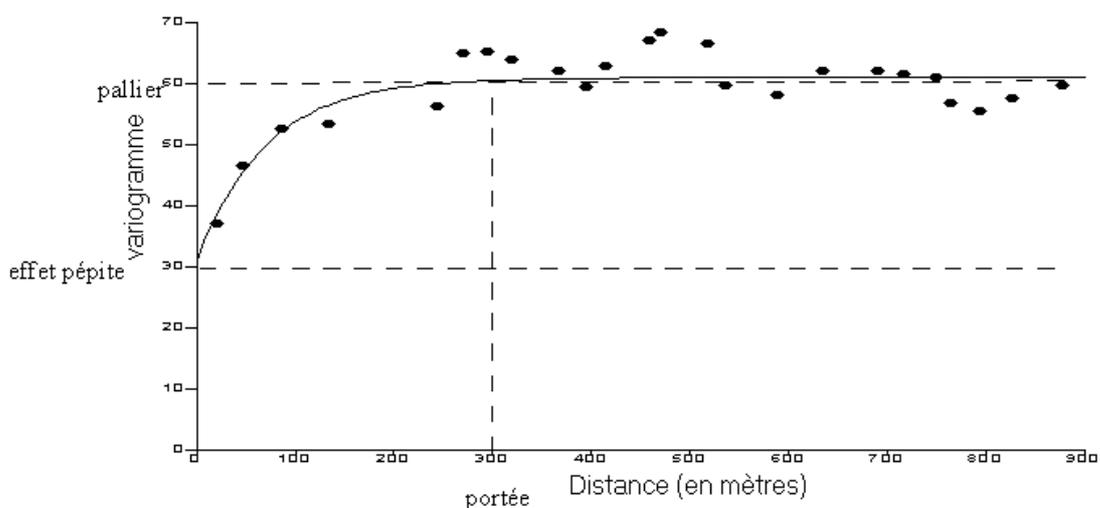


Figure 77 : Variogramme utilisé lors du krigeage des données recueillies en avril 2002, en nombre moyen de polydores par huître, pour le lot de naissain mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Le variogramme est modélisé par une exponentielle. L'effet pépité, le pallier et la portée du variogramme sont indiqués.

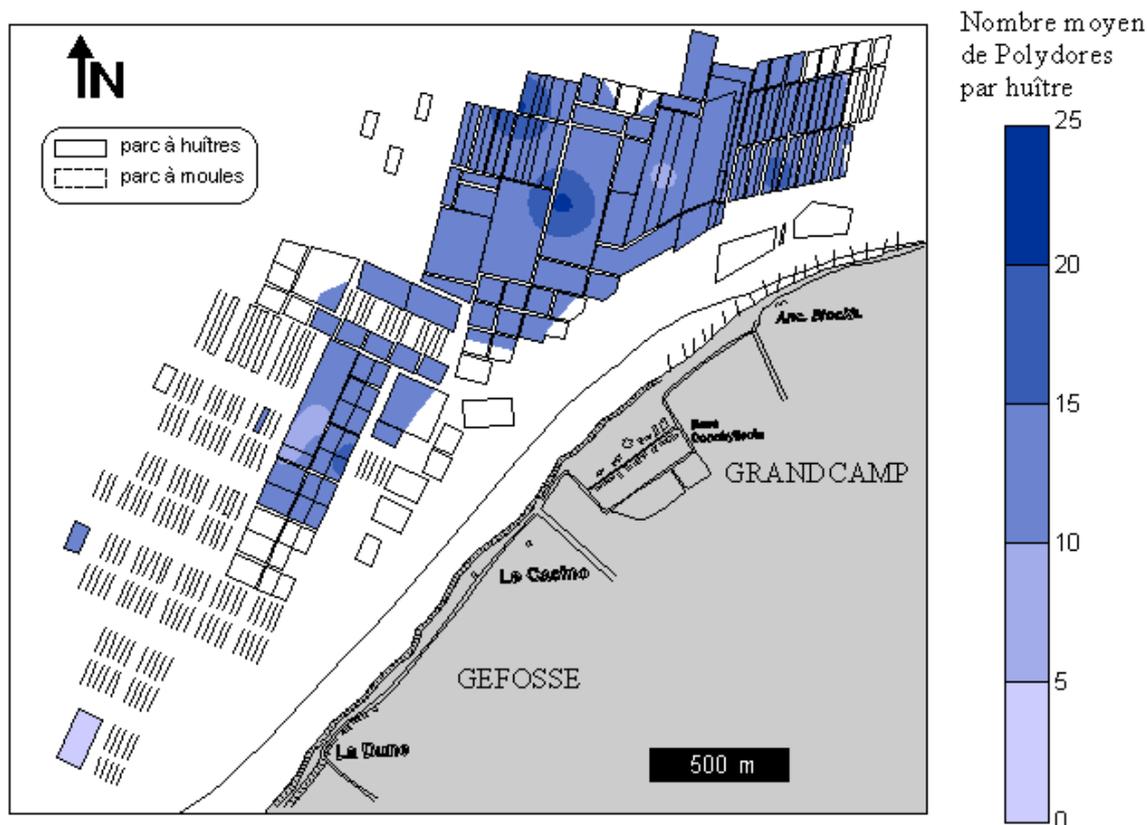


Figure 78 : Cartographie expérimentale de l'infestation des huîtres en avril 2002, en nombre moyen de polydores par huître, pour le lot de naissain mis à l'eau en février 2000 en Baie des Veys. Les données ont été krigeées en utilisant les propriétés du variogramme présenté à la figure 77.

d'une certaine hétérogénéité, puisqu'il n'a pas été calibré durant son élevage. Après deux années passées en baie, les lots présentent donc une forte variabilité de l'infestation.

L'infestation des huîtres du lot A a augmenté depuis le relevage précédent en 2001. Une échelle allant de 0 à 10 polydores suffisait alors pour décrire les observations faites en Baie des Veys. Il faut ici utiliser en 2002 une échelle allant jusqu'à 25. La plupart des stations échantillonnées hébergent entre 10 et 15 polydores par huître, ce qui est supérieur au maximum observé sur ce lot lors de la campagne de 2001. Le gradient observé avec les adultes du lot B en 2001 ne se retrouve pas du tout avec les adultes de ce lot. Les mêmes explications que pour l'IP peuvent être avancées.

Il faut donc retenir que si de nouvelles cartes devaient être établies sur d'autres secteurs, il faudrait utiliser un lot de 18 mois d'âge bien calibré lors de la mise à l'eau et ne l'y laisser que durant un an afin de limiter l'expression d'une variabilité inter individuelle dans la croissance des huîtres (à moins de pratiquer, comme les ostréiculteurs, d'autres calibrations au cours de l'élevage). Les lots seraient alors tous comparables entre eux. C'est ainsi que ressortent les facteurs structurant la répartition des polydores dans les parcs conchylicoles.

2 Meuvaines

Un état de l'infestation a été établi à Meuvaines en 2001 et 2002 sur 6 points. Ces points étaient équitablement répartis en deux séries : une sur les parcs du large et une sur les parcs situés plus près de la côte. La distance entre les deux séries est d'environ 100 m. On distingue trois groupes : un à l'ouest, un au centre et un à l'est (Figure 8). Plus de 750 m séparent le groupe ouest de celui du centre et plus de 1050 m séparent le groupe du centre du groupe est. Le pas d'échantillonnage étant trop grand, il n'a pas été possible d'interpoler les données. Les résultats (IP et nombre de polydores par huître) ont donc été reportés directement sur le fond de carte (Figure 79). En revanche, les mêmes lots ayant été utilisés en Baie des Veys et à Meuvaines (lots A et B), il demeure possible de comparer les niveaux d'infestation entre les deux bassins.

En 2001, les 6 points ont pu être examinés pour le lot A (18 mois) mais seuls 4 points ont pu être échantillonnés pour le lot B (adultes). En effet, les poches disposées sur les deux points centraux n'étaient pas disponibles. En 2002, le lot A est devenu adulte. Sur les 6 points, seul le point 4, situé au centre vers la large, n'a pu être cette fois échantillonné.

a) Les adultes en 2001

En 2001, l'indice Polydora est en moyenne de 0,26 pour les adultes (lot B). Il varie de 0,05 (point 6 ; au large à l'est) à 0,55 (point 2 ; au large à l'ouest). L'IP fluctue fortement puisqu'il passe de 0,15 à 0,55 à l'ouest et de 0,05 à 0,30 à l'est en 100 m environ. Cette forte variation ne se fait pas dans le même sens selon le groupe : plus fort au large qu'à terre pour les parcs situés à l'est (ce qui est en accord avec les observations faites précédemment), mais plus fort à terre qu'au large pour les parcs situés à l'est.

Si on regarde le nombre de polydores qu'abrite chaque huître, celui-ci ne paraît même pas corrélé avec l'indice Polydora, puisque ces deux variables ne varient pas toujours dans le même sens. En effet, alors que l'IP double quand on passe du point 1 au point 5, le nombre de polydores diminue quant à lui, passant de 4,20 à 1,80 polydores par huîtres. Les deux points situés à l'est sur la commune de Ver-sur-mer (points 5 et 6) présentent un faible taux

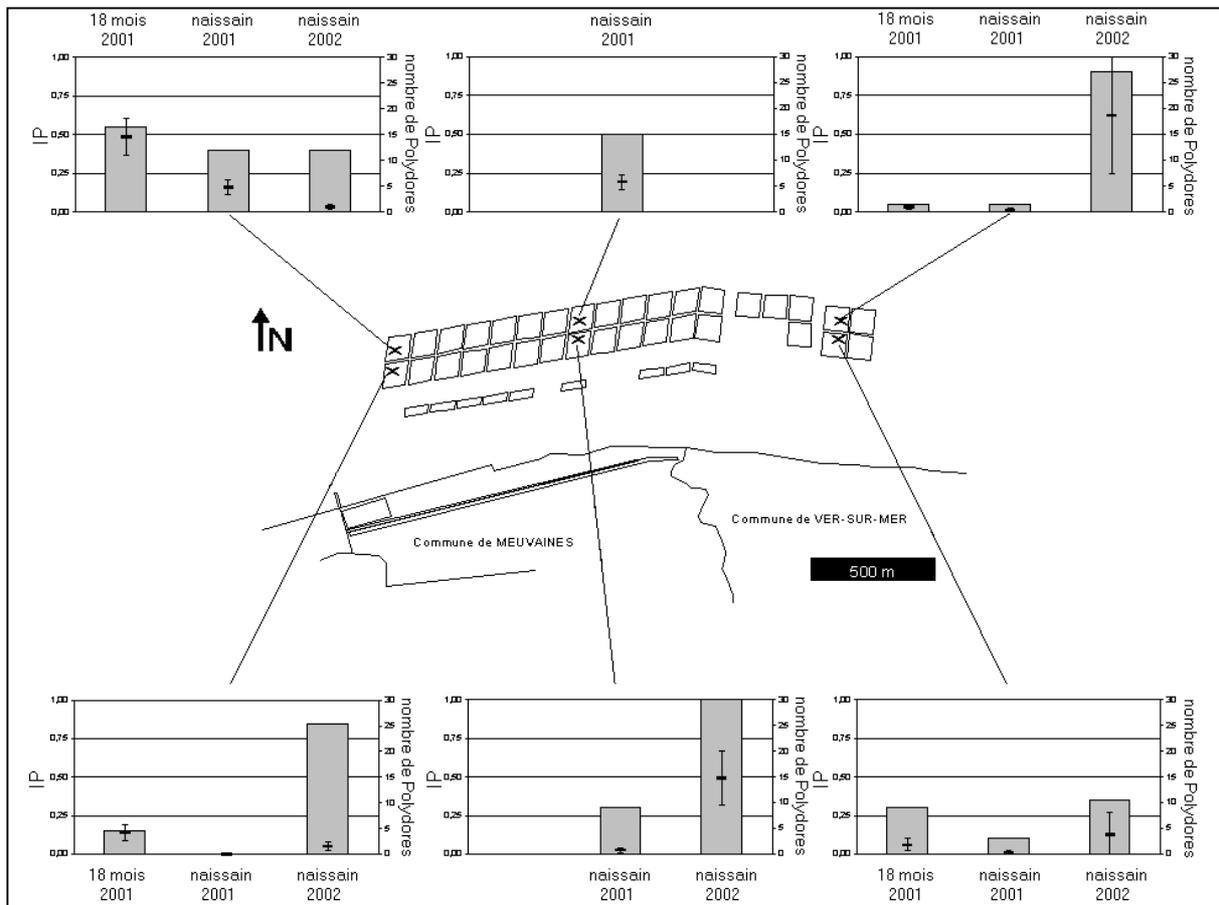


Figure 79 : Indices Polydora (histogrammes en gris ; échelle de gauche) et nombre moyen de polydores par huître (en noir, avec l'intervalle de confiance à 80% ; échelle de droite) en février 2001 et avril 2002 sur les 6 points où ont été mis à l'eau en février 2000 un lot de naissain et un lot de 18 mois à Meuvaines.

d'infestation (1,8 et 1,0 polydores par huître respectivement), tandis que les deux points situés à l'ouest, sur la commune de Meuvaines (points 1 et 2) présentent un taux d'infestation plus élevé (4,2 et 14,6 polydores par huître respectivement).

Comparé à la situation en Baie des Veys, les huîtres semblent avoir une meilleure qualité visuelle de coquille (IP moyen de 0,26 contre 0,40 en Baie des Veys), mais elle est plus hétérogène. En ce qui concerne l'infestation exprimée en nombre de polydores par huître, les moyennes observées en Baie des Veys (6,6 polydores par huître) et à Meuvaines (5,4 polydores par huître) ne sont pas très différentes. Les valeurs maximales sont toutefois très supérieures en Baie des Veys par rapport à Meuvaines (25,0 polydores par huître contre 14,6).

b) Le 18 mois en 2001

En 2001, l'indice Polydora du lot A (18 mois) est en moyenne de 0,23. Il varie de 0,00 (point 1 ; vers la côte à l'ouest) à 0,50 (point 4 ; au large, au centre).

Le nombre moyen de polydores par huître (2 en moyenne) varie quant à lui de 0,0 (point 1 ; vers la côte à l'ouest) à 5,8 (point 4 ; au large, au centre).

Les valeurs sont similaires à celles observées en Baie des Veys avec le même lot, que ce soit au niveau de l'IP (0,23 à Meuvaines et 0,30 en Baie des Veys) ou du nombre de polydores par huître (2 à Meuvaines et 3 en Baie des Veys). Ce niveau d'infestation est,

comme en Baie des Veys, plus faible que celui du lot d'huîtres adultes (lot B). Ce constat est nettement visible sur la figure 79.

c) Les adultes en 2002

Le lot A est devenu adulte en 2002. Il présente un indice Polydora qui varie de 0,35 à 1,00. Il s'agit d'une détérioration notable de la qualité des coquilles du lot A par rapport à l'année précédente. Au point 1, l'IP est ainsi passé de 0,00 à 0,85 en un an, rendant très difficile la commercialisation des huîtres. Mais peut-être faut-il voir là un effet de la taille des échantillons qui est trop faible (5 huîtres par point) lorsque la variabilité est grande. L'IP moyen (0,70) est similaire à celui constaté en Baie des Veys (0,66) avec le même lot. Il en est de même pour le nombre de polydores par huître qui est en moyenne de 8,0 pour Meuvaines et de 12,8 pour la Baie des Veys. Cet effectif varie de 1,0 (point 2 ; au large à l'ouest) à 18,6 (point 6 ; au large à l'est). Le niveau d'infestation a donc été multiplié par quatre en un an.

Meuvaines semble donc être un milieu beaucoup plus hétérogène que la Baie des Veys puisque les niveaux d'infestation y varient beaucoup plus d'un point à un autre.

D/ Les facteurs responsables de la répartition spatiale de l'infestation

Au-delà de l'intérêt que peuvent avoir les cartes expérimentales présentées pour le choix de concessions par un professionnel, celles-ci renseignent sur les facteurs qui régissent la distribution spatiale des polydores. Plusieurs hypothèses ont déjà été avancées pour expliquer les différences observées entre les parcs. En Baie des Veys, par exemple, les parcs situés les plus au large peuvent être plus infestés que ceux situés vers la côte. De même, les taches de forte infestation constatées sur certains parcs près des côtes lors de la cartographie de terrain sur la côte est du Cotentin seraient dues à des transferts de cheptels. Ces facteurs vont être examinés dans les paragraphes qui suivent, de même que la sédimentologie et l'hydrodynamisme, pour expliquer les variations des niveaux d'infestation et d'infestabilité (définition p. 106) entre les différents bassins ostréicoles et les différents parcs. Le facteur trophique n'a pas été étudié. Les variations à plus petite échelle seront ensuite abordées.

1 La bathymétrie

La figure 80 présente l'altimétrie de la Baie des Veys. Les niveaux d'infestation du lot B en 2001 y sont également reportés. La limite des 1,6 m au-dessus du zéro des cartes marines correspond à la limite d'infestation de 15 polydores par huître. La limite des 2,2 m correspond quant à elle à peu près à la limite d'infestation de 5 polydores par huître. Ce constat amène à penser que la bathymétrie structure la répartition spatiale des polydores en Baie des Veys. Mais il n'est pas possible d'établir une analyse sur un jeu de données qui comporterait d'un côté le nombre de polydores par huître en un point, et de l'autre sa profondeur. En effet, cette dernière varie fortement sur de courtes distances. Le terrain peut connaître des exhaussements

ou des dépressions atteignant plusieurs dizaines de centimètres en des endroits très localisés. Il importe donc d'utiliser des cartes qui ont lissé ces variations pour donner le reflet de la topographie générale du terrain.

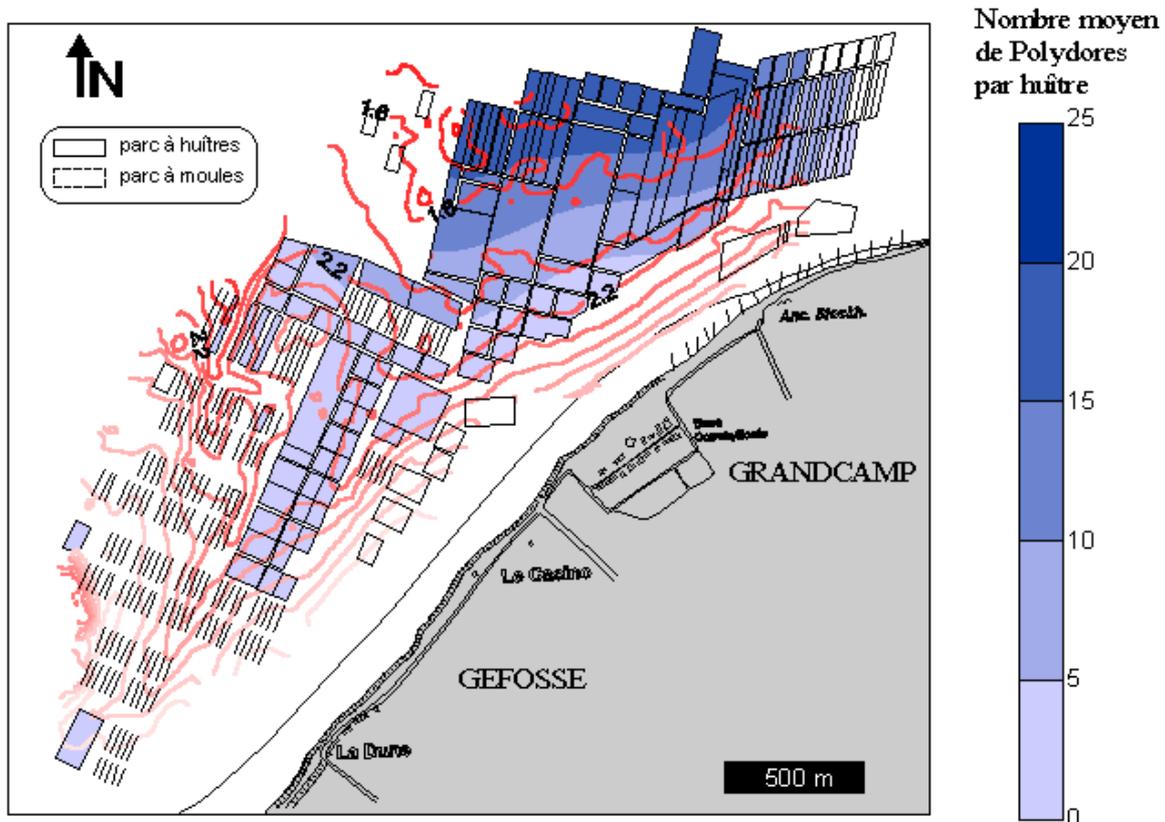


Figure 80 : Bathymétrie (en rouge ; d'après Ropert, 1999) de la Baie des Veys et répartition des taux d'infestation en février 2001 en nombre moyen de polydores par huître pour le lot de 18 mois mis à l'eau en février 2000. Les cotes au-dessus du zéro des cartes marines sont exprimées en mètres.

De nombreux professionnels avaient déjà fait le constat que le niveau d'infestation des huîtres diminuait lorsque ces dernières étaient placées quelques temps sur leurs parcs de réserve. Ces parcs, situés plus près de la côte que les autres pour notamment être accessibles plus souvent, sont beaucoup plus hauts (au-dessus de 2,5 m) que les parcs d'élevage.

La relation qui lie le niveau d'infestation des huîtres par les polydores et la bathymétrie peut correspondre à plusieurs hypothèses.

Les parcs les plus profonds (en dessous de 1,5 m) sont les parcs situés les plus au large. Ce sont donc a priori les premiers à être touchés par le front de marée. Si tel est le cas, ils devraient donc être les premiers à être touchés par les nuages larvaires de polydores. On peut imaginer que les jeunes recrues colonisent le premier substrat convenable qu'elles rencontrent. En fait, en Baie des Veys, le front de marée ne suit pas le niveau bathymétrique. La topographie, les courants, et notamment l'existence de chenaux font que l'eau atteint certains parcs de réserve avant certains parcs d'élevage pour lesquels le front de marée arrive après. Cette hypothèse n'est donc pas valable.

Plus un parc est profond, et plus la colonne d'eau au-dessus des huîtres est importante. Par conséquent, malgré les courants, le temps de résidence du nuage larvaire de polydores est plus important au-dessus des huîtres qui sont sur ces parcs. Elles ont donc une plus grande probabilité d'être colonisées que les huîtres qui n'ont un nuage larvaire de polydores que peu de temps au-dessus d'elles.

D'autre part, plus un parc est haut, et plus les huîtres restent longtemps à l'air libre à marée basse. Cette exondation est néfaste aux polydores qui ne supportent pas d'être émergés trop souvent (Baxter, 1984). La vase, que les polydores accumulent entre les branches de leurs tubes, les protège de l'environnement extérieur (*cf* l'expérimentation avec le rose bengal), particulièrement contre la déshydratation durant la marée basse (voir les bouchons de vase à l'entrée des galeries sur la Figure 3b). Il a d'ailleurs été précisé au chapitre 1 qu'il existait une profondeur optimale pour *Polydora ciliata* sur le platier rocheux, c'est-à-dire une profondeur à laquelle on la rencontrait plus souvent. Les polydores craignent la déshydratation et donc les hauts niveaux bathymétriques.

La bathymétrie est le facteur le plus structurant pour la répartition spatiale des polydores en Baie des Veys. Mais ce n'est pas parce qu'une station d'échantillonnage est toujours submergée qu'elle est pour autant infestée par les polydores (Almeida *et al.*, 1998).

2 Les transferts de cheptels

La bathymétrie semble déterminante pour le niveau d'infestabilité des parcs, c'est-à-dire pour leur probabilité de se faire infester si l'élevage est identique sur chacun d'eux. Elle ne peut en revanche expliquer à elle seule les niveaux d'infestation constatés. Ces derniers dépendent du niveau d'infestabilité mais aussi des huîtres utilisées et des pratiques ostréicoles, comme la date de mise à l'eau des huîtres sur les parcs (avant ou après les pics de colonisation des huîtres par les polydores) et comme les transferts de cheptels d'une strate à une autre. Ces derniers semblent responsables de la plupart des variations constatées dans les gradients d'infestation entre les cartes de terrain et les cartes expérimentales en Baie des Veys (Figures 63 et 69). Sur la cartographie expérimentale menée en 2001, les niveaux maximums d'infestation sont observés dans les strates 33, 34 et 35 (Figure 69). Lors de la cartographie de terrain menée en 2000, les niveaux maximums d'infestation étaient observés dans les strates 31 et 32 (Figure 63). Les strates sont des zones définies en fonction de leur bathymétrie et de leur éloignement au fond de la baie (Kopp *et al.*, 1991). Les huîtres sont transférées d'une strate à une autre en fonction des qualités de ces dernières pour la pousse ou l'engraissement. Une étude des stocks ostréicoles bas-normands a révélé que les strates 31 et 32 ne contiennent respectivement que 13,46 et 0 % d'huîtres n'ayant pas atteint la taille commerciale (Kopp *et al.*, 2001). Les huîtres les plus infestées récoltées en 2000 n'ont donc probablement pas été élevées sur les parcs où elles ont été échantillonnées. Toujours selon cette même étude, il est fort probable que ce sont des huîtres élevées dans les strates 33, 34 ou 35 qui ont été échantillonnées dans les strates 31 et 32 lors de la cartographie de terrain en 2000.

En ce qui concerne la carte de terrain réalisée sur la côte est du Cotentin (Figure 65), quatre taches de forte infestation étaient situées sur des parcs de stockage. Selon les hypothèses émises précédemment, ces parcs sont pourtant peu infestables. De plus, ils sont pour la plupart (parcs accueillant les points 116, 141 et 155) utilisés par l'ostréiculteur qui détient le parc d'élevage où on trouve la cinquième tache d'infestation (autour du point 111) de la côte est (Figures 13 et 65). On peut donc penser que ce professionnel a effectué des transferts d'huîtres du parc d'élevage vers ces parcs de stockage.

Les cartographies expérimentales évitent ce genre de biais lors de la description de l'infestabilité des concessions.

3 La sédimentologie

Les polydores accumulent de la vase dans leurs galeries. Cela les protège contre la déshydratation. Il a été observé que des substrats vierges de nature calcaire (par analogie, cela pourrait être des coquilles d'huîtres) ne sont pas colonisés tandis que ceux placés au cœur d'une zone couverte avec de la vase à polydore sont colonisés (Lagadeuc, 1991). La teneur en vase du milieu environnant pourrait donc moduler le niveau d'infestation des huîtres. Afin de vérifier cette hypothèse, la teneur en vase du sédiment en mars 2003 (Sylvand *et al.*, 2003) et le niveau d'infestation des huîtres du lot B en février 2001 (huîtres adultes) en Baie des Veys ont été reportés sur une même carte (Figure 81). Les plus forts niveaux d'infestation (plus de 15 polydores par huître) sont au niveau du platier rocheux de Grandcamp. Mais ce dernier possède également des zones de moyenne et de faible infestation (entre 10 et 5 polydores par huître et moins de 5). Les huîtres situées au-dessus des zones vaseuses (plus de 10% de vase dans le sédiment) ne sont pas toutes infestées avec la même intensité. Elles hébergent par exemple entre 5 et 10 polydores par coquille au niveau de la zone centrée sur le point 28 (tache grise la plus au nord sur la figure 81). Mais elles en hébergent moins de 5 par coquille dans la zone centrée entre les points 45 et 72 (la plus grande des taches grises s'étalant sur Géfosse). On peut aussi rencontrer toute la gamme de variation de l'infestation (de 0 à plus de 15 polydores par huître) pour des niveaux moyens de teneur en vase (entre 1 et 5%) dans le

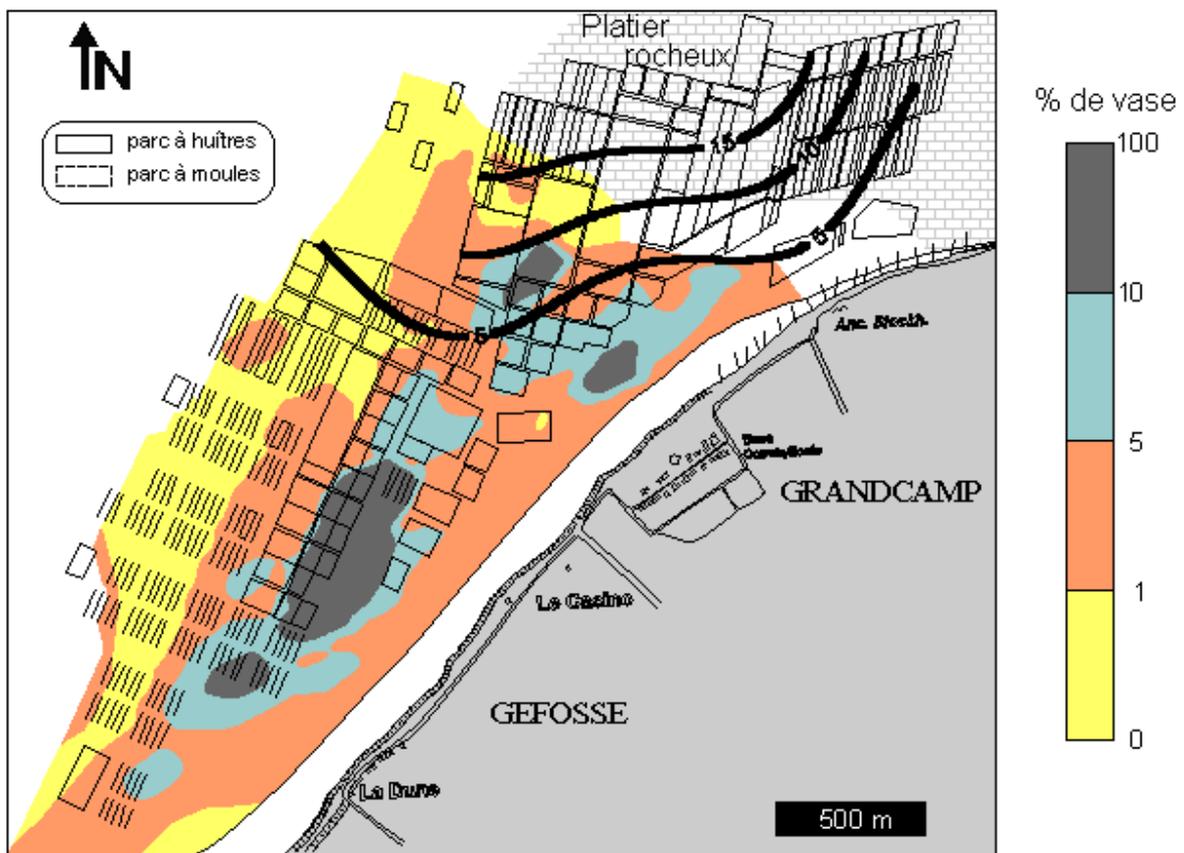


Figure 81 : Sédimentologie (pourcentage de vase en 2003 ; d'après Sylvand *et al.*, 2003) de la Baie des Veys et répartition des taux d'infestation en février 2001 (seules les isolignes 5, 10 et 15 polydores par huître sont indiquées) pour le lot de 18 mois mis à l'eau en février 2000. La présence du platier rocheux de Grandcamp est indiquée.

sédiment présent sous les tables d'élevage. Par conséquent, le niveau d'infestation des huîtres n'est pas lié à la teneur en vase du sédiment sous-jacent.

Une quantification des polydores (et notamment des juvéniles) présentes dans le sédiment au moment de l'arrivée des larves en Baie des Veys aiderait sûrement à clarifier la situation. Elle permettrait de savoir clairement si les larves compétentes de polydores préfèrent coloniser le sédiment vaseux présent sous les tables plutôt que les coquilles d'huîtres qui sont au-dessus, ce qui expliquerait le peu de polydores dans les huîtres où il y a beaucoup de vase en dessous. Cette étude devrait être menée au moment d'une forte colonisation car il est probable que la survie des vers est très faible dans le sédiment après la colonisation. En effet, les polydores qui ne vivent pas dans un substrat calcaire sont souvent prédatés et mutilés au niveau de leur pygidium. Les coquilles des huîtres assurent une protection contre les prédateurs, mais il existe des formes non perforantes des espèces présentes dans ces coquilles (voir chapitre 1). Sato-Okushi & Okushi (1997) supposent que ce type d'habitat (en dehors de tout substrat calcaire) pourrait réduire les dépenses d'énergie liées à l'activité de perforation des coquilles. Cela compenserait les pertes dues à la prédation et au manque de stabilité de l'habitat.

Aucune relation n'apparaît ici entre les niveaux d'infestation et la teneur en vase du sédiment. La survie des polydores étant de plus compromise dans ce sédiment, l'hypothèse selon laquelle les polydores préféreraient coloniser la vase plutôt que les coquilles d'huîtres paraît peu probable.

La sédimentologie ne semble donc pas influencer les niveaux d'infestabilité des huîtres à l'échelle de la Baie des Veys.

4 L'hydrodynamisme

Les huîtres de la côte ouest du Cotentin sont nettement moins parasitées par les polydores que celles de la côte est. Des huîtres provenant du point 161 à Saint-Germain sur la côte ouest ont été régulièrement échantillonnées de mars 2000 à mars 2002. Plus de la moitié d'entre elles contenait 0 ou 1 polydore seulement. En moyenne elles n'hébergeaient que 2,24 polydores par huître (écart-type = 2,84 polydores par huître). D'ailleurs, lorsqu'une expérimentation exige d'utiliser des huîtres indemnes de toute infestation, les huîtres provenant de la côte ouest du Cotentin sont utilisées. Ces huîtres sont en effet protégées de l'action des polydores par celle des vagues. Les polydores vivent difficilement dans un environnement battu (Leloup, 1937 ; Marteil, 1976b ; Baxter, 1984). Or, la côte ouest du Cotentin est un milieu nettement plus battu que les autres côtes de la Normandie où l'élevage des huîtres se pratique.

De plus, la circulation des eaux en Manche est telle que la côte ouest ne peut pas recevoir les larves émises sur la côte est ou sur le platier rocheux calcaire du Calvados (Figure 6). Ce dernier, sur environ 10 km², est perforé d'environ 300 000 galeries par m² (voir chapitre 1). C'est le véritable centre d'émission des larves de polydores de la région. Les larves qui y sont émises ne peuvent se diriger que vers l'ouest, c'est-à-dire vers la côte est du Cotentin. La Baie des Veys se situe sur ce parcours mais elle est enclavée par rapport au courant principal. La plupart des larves ne rentrent donc pas dans la Baie des Veys et arrivent sur la côte est du Cotentin qu'elles parcourent du sud vers le nord (Mazières *et al.*, 1978 ; Ellien *et al.*, 2000). La partie sud de cette côte (Utah Beach) semble nettement plus touchée que la partie nord. C'est là que les larves arrivent en premier. Les parcs fortement infestés à Utah Beach sont également à un niveau bathymétrique plus profond que ceux situés plus au

nord ou qu'en Baie des Veys. Les larves arrivent peut-être aussi au-dessus de cette zone au moment de leur fin de vie larvaire. La côte ouest est également parcourue du sud vers le nord par les courants. Mais ce sont des rochers granitiques qui se trouvent plus au sud, en Bretagne. Les polydores y sont donc beaucoup moins nombreux. Au nord du Cotentin, les courants se dirigent vers la Baie de Seine.

Schématiquement, on peut donc s'attendre à retrouver les espèces de la côte ouest du Cotentin dans le Calvados puis sur la côte est du Cotentin (Figure 6). Les choses se compliquent avec les transferts de cheptel qui rendent possibles rapidement tous les déplacements de parasites. Ils permettent par exemple de transporter des espèces de la côte ouest directement sur la côte est et inversement.

L'hydrodynamisme (côte ouest plus battue que la côte est et courants amenant des eaux provenant d'une région pauvre en polydores pour la côte ouest et riche en polydores pour la côte est) semble donc pouvoir expliquer les différences observées entre les faibles niveaux rencontrés sur la côte ouest du Cotentin et les forts niveaux d'infestation des huîtres par les polydores sur la côte est du Cotentin.

5 Expériences de colonisation

La distribution des polydores à petite échelle, celle d'une poche, est ici étudiée. L'objectif est de déterminer quels sont **les facteurs** qui font qu'une larve compétente de polydore va coloniser une huître plutôt qu'une autre, une fois arrivée à proximité d'une poche ostréicole.

L'expérimentation consiste en une série d'expériences de colonisation menées au point 9 en Baie des Veys (Figure 11). Elles utilisent un lot d'huîtres, indemnes de polydores lors de leur mise à l'eau, provenant du point 161 à St-Germain sur Ay sur la côte ouest du Cotentin (Figure 14). L'absence de vers au début de l'expérimentation est ici beaucoup plus importante que dans le cadre du suivi de la colonisation qui sera présenté au chapitre suivant. En effet, il ne faudrait pas que des polydores soient ici présentes et puissent jouer un rôle attracteur pour les larves de leurs congénères (le **grégarisme des polydores** sera démontré au chapitre 5). Toutes les expériences étant menées avec un même lot d'huîtres, le niveau d'infestation de toutes ces coquilles est supposé semblable lors de la mise à l'eau. Trente six huîtres, prélevées dans les pochons qui ont servi à la constitution des poches, ont permis de caractériser ce niveau d'infestation. Il est en moyenne de 5 ± 1 polydores par huître (intervalle de confiance à 80%). L'indice Polydora de ces huîtres est de 0,53, bien que 5% uniquement de leur surface soit visiblement infestée. L'IP est assez élevé pour une si faible surface infestée car de nombreuses petites chambres sont visibles sur la face interne de la coquille de ces huîtres. Leur poids entier est d'environ 20 g, dont 2 g de chair et 11 g de coquille. Le niveau d'infestation rapporté par unité de coquille est par conséquent de 0,44 polydores par g de coquille. Les huîtres n'ont alors quasiment pas d'épibiontes à leur surface (67 mg en moyenne par huître) et la quantité de vase présente est négligeable. Les dimensions moyennes des huîtres sont de 59 x 32 x 18 mm lors de la mise à l'eau. Cette dernière a eu lieu le 7 mars 2001.

Il s'agit de demi-poches (sous-lots 1153 à 1160) d'huîtres vivantes et quatre quarts de poches (sous-lots 1144 à 1147) d'huîtres mortes ont été constituées (Figure 82), ainsi qu'un montage d'huîtres fixées à un support qui sera décrit par la suite. Les huîtres mortes ont été obtenues par ouverture et écharnage au laboratoire d'huîtres issues du même lot que les huîtres vivantes.

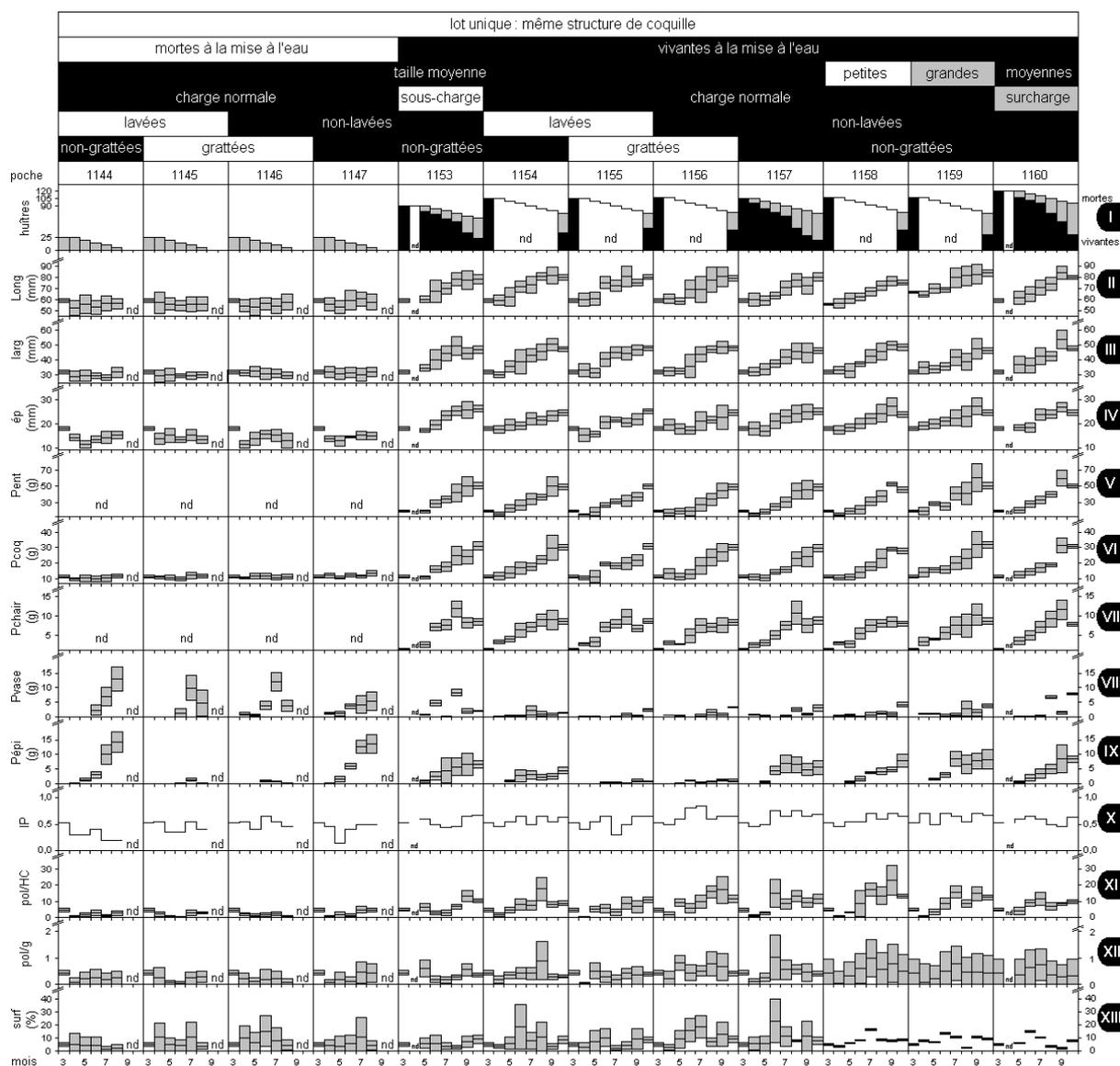


Figure 82 : Constitution des sous-lots suivis dans le cadre de l'expérimentation sur les conditions de colonisation et évolution des différents paramètres mesurés sur les huîtres : I-densité ostréicole, II-longueur, III- largeur, IV- épaisseur, V- poids entier, VI-poids de coquille humide, VII- poids de chair égouttée, VIII- poids de sédiment (vase) sur la coquille, IX- poids d'épibiontes (balanes), X- indice Polydora, XI- nombre de polydores par huître, XII- nombre de polydores par gramme de coquille, XIII- pourcentage de la surface de coquille visiblement infestée.

La charge en huîtres est normale dans toutes les poches (105 huîtres par demi-poche et 25 par quart de poche), hormis dans une poche qui a été sous-chargée (90 huîtres dans la demi-poche 1153) et dans une autre qui a été surchargée (120 huîtres dans la demi-poche 1160). Les termes de sous-charge et de surcharge ne signifient pas ici que la quantité d'huîtres dans la poche n'est pas assez ou est trop importante pour être dans des conditions optimales d'élevage. Ils font simplement une référence relative à la quantité d'huîtres généralement conditionnées dans une poche.

Le suivi dure jusqu'au mois d'août pour les sous-lots 1144 à 1147, et jusqu'en octobre pour tous les autres. Chaque mois, les poches sont ramenées au laboratoire. Cinq huîtres vivantes sont alors prélevées dans chacun des sous-lots 1153 à 1160, tandis que cinq valves plates et cinq valves creuses sont prélevées dans chacun des sous-lots 1144 à 1147. Les prélèvements ne sont pas remplacés par des huîtres issues d'une poche de réserve. La charge

en huître diminue donc dans toutes les poches au fur et à mesure de l'expérimentation. Les prélèvements subissent des examens biométriques et leur niveau d'infestation est déterminé. Les moyennes obtenues avec les valves plates et les valves creuses sont sommées pour obtenir l'équivalent d'une coquille, hormis pour l'épaisseur des huîtres qui n'est mesurée que sur les valves creuses, et excepté aussi des mesures de longueur, de largeur et de pourcentage de surface infestée qui sont moyennées sur l'ensemble des valves.

Les coquilles des sous-lots 1144, 1145, 1154, et 1155 sont lavées chaque mois au laboratoire avant d'être remises sur le point 9. Le sédiment, essentiellement de la vase, est ainsi éliminé de la surface de ces coquilles. Tous les autres sous-lots ne sont jamais lavés avant d'être remis en Baie des Veys.

Les coquilles des sous-lots 1145, 1146, 1155, et 1156 sont grattées chaque mois au laboratoire avant d'être remises sur le point 9. Les épibiontes sont ainsi éliminés de la surface de ces coquilles. Tous les autres sous-lots ne sont jamais grattés avant d'être remis en Baie des Veys.

Après la mise à l'eau, le niveau d'infestation des coquilles d'huîtres a chuté à environ 1 polydore par huître dans toutes les poches (graphiques K: Figure 82). Les polydores présentes au départ n'ont donc plus la possibilité d'influencer les résultats suivants, au cas où il y aurait un phénomène de gréganisme.

Une des hypothèses pouvant expliquer la présence de davantage de polydores sur certaines huîtres que sur d'autres au sein d'une même poche est que :

Hypothèse 1 : Les polydores coloniseraient les huîtres « par gravité ». On entend par là que les larves compétentes se laisseraient tomber sur les poches d'huîtres et qu'elles ne coloniseraient donc que fortuitement les valves exposées vers le sédiment.

L'étude de la variabilité de l'infestation au niveau d'une poche nous a appris en début de chapitre que l'infestation était uniformément répartie dans la poche mais cela n'infirme pas l'hypothèse présentée puisque les huîtres sont régulièrement mélangées dans les poches. Une huître placée dans le dessous d'une poche peut très bien se retrouver sur le dessus par la suite.

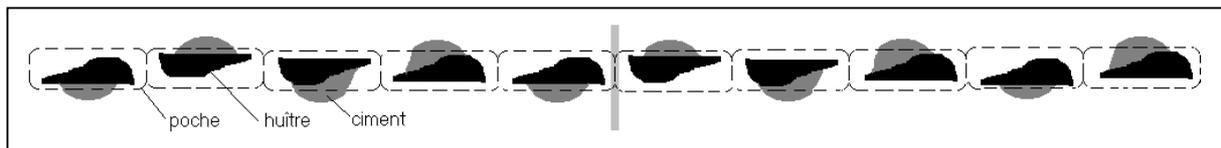


Figure 83 : Schéma de la coupe transversale de la poche 1149. Les huîtres, figurées en noir, sont attachées à la poche ostréicole (en pointillés) par du ciment (figuré en gris), de sorte que leur orientation de change pas au cours de l'expérimentation.

Afin d'essayer de trancher la question, un montage a été réalisé en fixant 50 huîtres (sous-lot 1149) dans une poche ostréicole au moyen de petits plots de ciment prompt, tel que présenté à la figure 83. Chaque huître a été pesée (19 ± 1 g) et mesurée avant d'être fixée : $61 (\pm 2) \times 32 (\pm 1) \times 17 (\pm 1)$ mm. Afin d'écartier le risque d'un effet de la présence du ciment prompt sur la colonisation par les polydores, les plots de ciment ont été déposés alternativement sur la face supérieure et sur la face inférieure de la poche. Souhaitant écartier également le risque d'une colonisation préférentielle des valves creuses par rapport aux valves plates, les huîtres ont également été disposées de façon alternée : autant de rangées avec la valve plate vers le haut que de rangées avec la valve creuse vers le haut. La poche a été marquée de sorte que sa disposition reste inchangée durant toute la durée de l'expérience. Afin de limiter les risques de voir des huîtres se détacher de leur support, chacune d'elle a été entourée d'agrafes empêchant ainsi aux huîtres de se « balader » dans la poche. Malheureusement, cette précaution s'est trouvée être fatale à la plupart des huîtres. En effet, la

réduction de leur espace vital les a empêchés de s'entrouvrir à marée haute. Asphyxiées et à jeun, elles sont presque toutes mortes. Le 5 juin 2001, lors du premier relevage, la moitié de la poche a été découpée et ramenée au laboratoire. La demi poche a ensuite été ouverte et les huîtres ont été retirées de leurs logettes en notant leur orientation. A cette date, sur les 25 huîtres prélevées, seules 2 étaient encore vivantes. Le 3 septembre 2001, lors du relevage final, la deuxième partie de la poche ne contenait plus aucune huître vivante. Les résultats de cette expérimentation sont malgré tout présentés. Ils auraient pu être obtenus de la même façon avec des coquilles d'huîtres mortes dès le début, fixées par un rivet par exemple sur un support plus simple à manipuler. Cela aurait évité de collecter certaines données qui de toute façon s'avèrent aberrantes. C'est par exemple le cas du poids entier de l'huître qui est biaisé par la présence du plot de ciment. Soit ce dernier est encore en partie présent lors des biométries, soit une partie de la coquille est arrachée lors du grattage de la coquille pour enlever ce plot. Par conséquent, les résultats ne peuvent être exprimés correctement par unité de poids de coquille que pour les valves qui n'étaient pas en contact avec le plot.

Les niveaux d'infestation atteints sont très faibles comparés à ceux obtenus avec des poches d'huîtres vivantes élevées sur le même point (point 9) en Baie des Veys. En effet, la poche 1123 a également été mise à l'eau le 7 mars 2001. Cette poche est constituée d'huîtres du même lot que celles de la poche 1149. Lors de cette mise à l'eau, les huîtres contenaient environ $1,80 \pm 1,24$ polydores par coquille (moyenne \pm IC 80%). Le 5 juin 2001, lors du premier relevage de la poche 1149, les huîtres de la poche 1123 hébergeaient en moyenne $9,40 \pm 2,88$ polydores par huître alors que celles de la poche 1149 n'en abritaient que $1,40 \pm 0,45$. Le 3 septembre 2001, ces mêmes poches contenaient des huîtres qui abritaient respectivement $17,40 \pm 9,28$ et $1,48 \pm 0,37$ polydores par huître.

Lors des deux relevages, deux analyses de variance à un facteur furent pratiquées.

La première, qui utilisait comme facteur le type de valve (plate ou creuse), donna les résultats suivants :

$F = 0,153$, $p_{\alpha=0,20} = 0,697$ pour le 5 juin 2001,

$F = 0,509$, $p_{\alpha=0,20} = 0,479$ pour le 3 septembre 2001.

La deuxième analyse, qui utilisait comme facteur l'orientation des valves (dessus ou dessous de la poche), donna les résultats suivants :

$F = 0,429$, $p_{\alpha=0,20} = 0,516$ pour le 5 juin 2001,

$F = 1,009$, $p_{\alpha=0,20} = 0,320$ pour le 3 septembre 2001.

On peut conclure de ces analyses que **le niveau d'infestation ne diffère pas selon l'orientation et le type de valve**. Par conséquent, l'hypothèse 1 semble invalide, malgré les faibles niveaux d'infestation enregistrés dans cette expérience.

Au cours du suivi, il est apparu que le niveau d'infestation des huîtres mortes (graphique ~~K~~1147) est inférieur à celui de s huîtres vivantes (~~K~~1157), ce qui peut correspondre à six hypothèses :

Hypothèse 2 : Les polydores préféreraient coloniser la vase plutôt que l'huître. La couche de sédiment étant plus importante sur les huîtres mortes que sur les coquilles d'huîtres vivantes (graphiques VIII), les huîtres mortes seraient moins colonisées.

Hypothèse 3 : Les larves de polydores seraient en compétition avec les épibiontes pour l'espace disponible. Les épibiontes étant plus nombreux sur les coquilles d'huîtres mortes (~~I~~147) que sur les coquilles d'huîtres vivantes (~~I~~157), ces dernières seraient davantage colonisées par les polydores.

Hypothèse 4 : Les polydores auraient une plus grande probabilité de coloniser les coquilles d'huîtres vivantes car ces dernières sont plus grandes que les coquilles d'huîtres mortes (graphiques II à IV).

Hypothèse 5 : La survie des polydores fixés serait compromise dans les coquilles d'huîtres mortes à cause de la trop épaisse couche de vase présente à leur surface (graphiques VIII).

Hypothèse 6 : La survie des polydores fixés serait compromise dans les coquilles d'huîtres mortes en raison de l'absence d'un courant de particules nutritives.

Hypothèse 7 : Les polydores seraient attirées par le courant de filtration des huîtres vivantes qu'elles coloniseraient donc davantage.

Il a été vu précédemment que **le niveau d'infestation des huîtres n'était pas lié à la teneur en vase du sédiment** sous-jacent. Par conséquent, l'hypothèse 2 n'est pas valable. De plus, les huîtres lavées régulièrement, même si l'efficacité du lavage est discutable (graphiques VIII), ne présentent pas des niveaux d'infestation différents des huîtres qui n'ont pas subi ce traitement (graphiques X).

Il convient de remarquer que chez les huîtres mortes, seule la surface externe de la coquille est facilement perforable. La face nacrée est beaucoup plus difficile à attaquer. Elle peut être percée, mais uniquement quand la polydore est déjà bien établie dans la couche calcaire (donc de l'extérieur vers l'intérieur). Les épibiontes se fixent quant à eux indifféremment sur l'une ou l'autre face de la coquille. Par conséquent, il faut diviser par deux la quantité d'épibiontes mesurée sur les huîtres mortes (IX147) pour la comparer avec celle des huîtres vivantes (IX157). Ces deux paramètres semblent alors atteindre des valeurs semblables entre elles. L'hypothèse 3 n'est donc pas valide. De plus, les coquilles d'huîtres mortes débarrassées de leurs épibiontes (IX146) ne sont pas plus infestées par les polydores (X1146) que celles recouvertes d'épibiontes (IX147 et X1147). Il en est de même pour les huîtres vivantes grattées (IX156 et X1156) et non-grattées (IX157 et X1157). **Les larves de polydores ne sont pas en compétition avec les épibiontes** pour l'espace disponible, du moins dans la gamme de variation observée (moins de 20 g d'épibiontes par coquille).

Rapportés par unité de poids de coquille, et donc de surface disponible, le niveau d'infestation des huîtres vivantes (X-1157) est supérieur à celui des huîtres mortes (X-1147). Par conséquent l'hypothèse 4 est invalidée. De plus, les grandes huîtres ne sont pas plus infestées que les petites (sous-lots 1158 et 1159). **La surface disponible ne semble donc pas influencer l'intensité de l'infestation**. Les différences observées lors des cartographies expérimentales entre le niveau d'infestation du naissain et du 18 mois sont donc vraisemblablement liées aux différences de structure de coquille entre ces deux classes d'âge (les deux étant indemnes de polydores lors de leur mise à l'eau et ayant passé le même temps sur l'estran en un même lieu). **Les huîtres adultes ont une coquille plus épaisse que le naissain et présentant des microcavités favorables à l'implantation des polydores**.

Si seule la survie des polydores (hypothèses 5 et 6) est affectée dans le cas des huîtres mortes, il devrait alors y avoir autant de polydores qui se fixent par unité de surface au sol, et donc dans chaque poche ostréicole. La poche 1160 contient plus d'huîtres que la poche 1157 qui elle-même en contient plus que la poche 1153. Lors du relevage final, les niveaux d'infestation de ces trois sous-lots sont semblables (X1153, X1157, et X1160). Par conséquent les hypothèses 5 et 6 sont fausses. **L'activité de filtration des huîtres**, plus importante par définition dans une poche surchargée, **ne nuit donc pas à la fixation des larves de polydores**.

En revanche, **la colonisation de la poche sous-chargée se fait après celle des poches surchargée** et de charge normale. La seule différence entre ces sous-lots réside dans le nombre d'huîtres (I-1153, I-1157, et I-1160). Deux hypothèses peuvent amener à ce constat :

Hypothèse 7 (déjà présentée) : Les polydores seraient attirées par le courant de filtration des huîtres vivantes qu'elles coloniseraient donc davantage. Dinamani (1996) a d'ailleurs montré que les polydores étaient attirées par les agrégations d'huîtres.

Hypothèse 8 : il existerait un comportement grégaire chez les polydores et l'hydrodynamisme ne permettrait pas aux larves de se fixer sur des coquilles dans une poche sous-chargée.

Il n'est pas possible ici de vérifier ces deux hypothèses. Il sera vu au chapitre 5 que **l'hypothèse 8 est juste**, ce qui n'implique pas nécessairement que l'hypothèse 7 soit fausse. En effet, ces différents facteurs co-agissent peut-être.

Chapitre 3 : Etude spatiale



L'infestation des huîtres par les polydores suit une loi normale à l'échelle d'une poche. L'utilisation d'un unique lot d'huîtres de demi-élevage bien calibré et non-infesté lors de sa mise à l'eau a permis d'établir une cartographie de l'infestabilité des huîtres par les polydores en Baie des Veys. La bathymétrie est le principal facteur structurant cette répartition : les secteurs les plus exondés sont les moins infestés. La sédimentologie ne semble pas intervenir à ce niveau. Les transferts de cheptel expliquent en grande partie les différences observables entre ce type de carte et les cartes d'infestation constatée sur les parcs des ostréiculteurs. La présence d'un platier rocheux calcaire dans le Calvados et l'existence d'un hydrodynamisme plus fort sur la côte ouest du Cotentin que sur la côte est sont à l'origine d'une plus forte infestation des huîtres sur la côte est que sur la côte ouest du Cotentin. A une échelle plus fine, les polydores colonisent davantage les huîtres déjà infestées. Elles ne sont pas en compétition avec les épibiontes. Le naissain a une coquille dont la structure permet difficilement aux polydores de se fixer.

Chapitre 4 : Etude temporelle

Il ne saurait être question de lutter efficacement contre des endobiontes sans en connaître leur cycle de vie. En effet, le choix de la période opportune à d'éventuels traitements ou à certaines pratiques culturales dépend de la connaissance des variations temporelles des populations de parasites. Malgré une abondante littérature concernant les polydores (Annexe 1), aucune indication fiable n'était jusqu'à présent disponible concernant les périodes de colonisation des huîtres par les polydores en Basse-Normandie. La grande variabilité apparente du cycle de vie de ces espèces en fonction des aires géographiques est sans doute liée en partie aux problèmes de détermination des espèces en présence. Elle peut aussi être due aux différences de condition du milieu (voir chapitre 1).

C'est pourquoi des suivis temporels de l'infestation ont été mis en place en Normandie. Ils constituent la plus grande partie du travail de laboratoire durant cette thèse.

Un suivi bimensuel a démarré sur le point 9 en Baie des Veys (Figure 11) dès février 2000. Dans un premier temps, ce point était garni de poches réputées « indemnes de toute infestation » (et confirmées comme telles) chaque mois. Les huîtres indemnes provenaient du point 161 situé à St-Germain sur Ay sur la côte ouest du Cotentin (Figure 14). Le calendrier du suivi sur ce point est résumé à la figure 84. Chaque prélèvement était en général constitué de 5 huîtres vivantes, conformément aux recommandations expliquées dans le chapitre précédent. Les échantillons n'étaient pas toujours traités immédiatement, en fonction des contraintes calendaires et du nombre d'échantillons à traiter. Les huîtres subissaient les examens biométriques classiques. Puis elles étaient soit vermifugées puis dissoutes, soit directement dissoutes. On considère que les résultats sont comparables quelle que soit la procédure utilisée. Les mesures de classe de taille sur les polydores sont réalisées par la suite.

Un suivi, mensuel cette fois, a également été mis en place à Utah Beach sur le point 98 à partir de mars 2001 puis sur le point 102 (Figure 12) à partir du 6 décembre 2002. Les poches d'huîtres utilisées pour ce suivi ont subi plusieurs fois des ensablements. Le point de suivi est situé à un niveau bathymétrique plus bas que celui qui est en Baie des Veys. Les résultats seront néanmoins comparés en tenant compte de ces remarques.

Le chapitre suivant, consacré aux applications, sera l'occasion d'un autre point de suivi temporel bimensuel sur le point 160 à Lestre, sur la côte est du Cotentin (Figure 13), à partir d'avril 2002. Cette fois, les huîtres mises en place ne sont pas indemnes d'infestation au départ car leur vocation première n'est pas de déterminer les périodes de colonisation des huîtres par les polydores.

Les modalités de suivi pour les deux derniers points étant différentes du protocole établi pour la Baie des Veys, le point 9 demeure le point de référence pour le suivi temporel au cours de cette étude.

Ces trois suivis ont pris fin en décembre 2002.

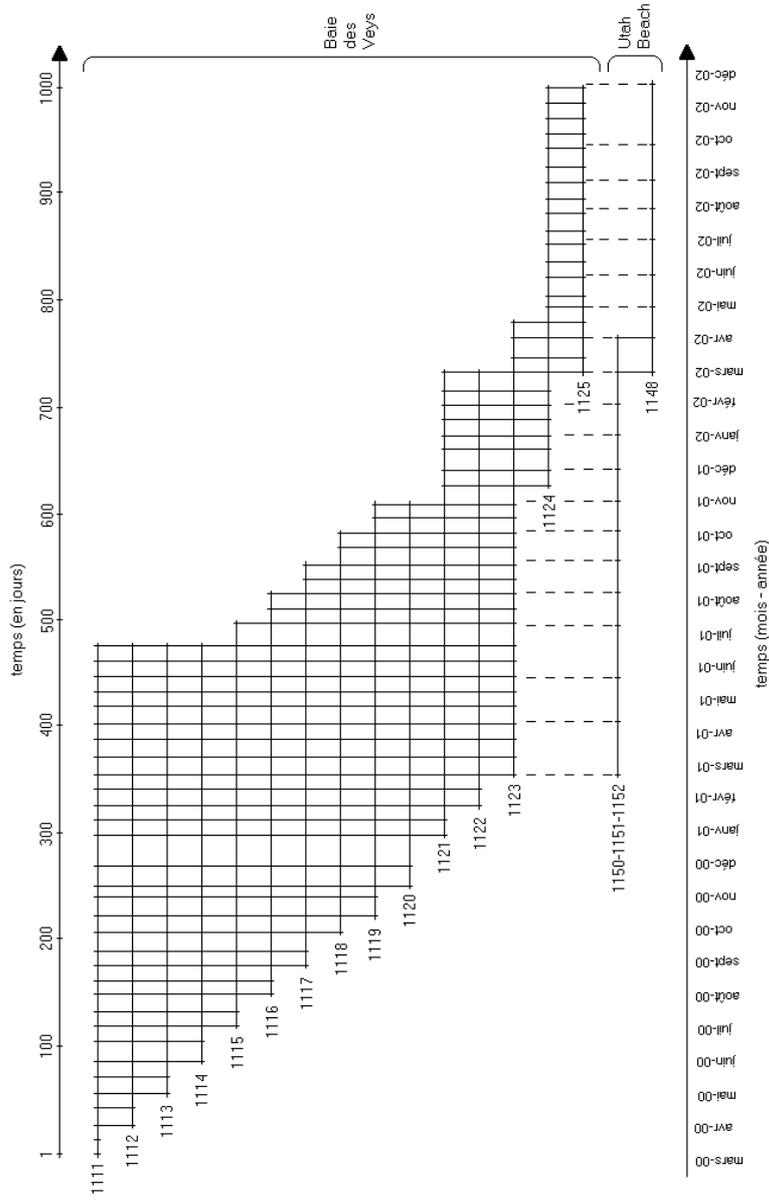


Figure 84 : Répartition temporelle des prélèvements ayant permis le suivi de l'infestation des huîtres par les polydores sur le point 9 en Baie des Veys de mars 2000 à décembre 2002 et sur le point 98 à Utah Beach de mars 2001 à décembre 2002. Les numéros des poches sont indiqués sur le graphique. Le temps est exprimé en jours sur l'axe supérieur (le 21 mars 2000 étant considéré comme le jour 1), tandis que les mois et les années correspondantes sont reportés sur l'axe inférieur. Chaque intersection correspond à un prélèvement.

A/ La ponte

Afin de mieux prévoir les périodes durant lesquelles les polydores colonisent les huîtres, il importe de savoir si la ponte d'une femelle est étalée dans le temps.

La distribution du diamètre des ovules d'une femelle (espèce indéterminée) a pu être établie à partir d'une femelle de 720 μm de large extraite d'une huître de la poche 1111 au point 9 en Baie des Veys le 12 décembre 2000. Cet individu a été disséqué et les 326 ovules qu'il contenait ont été mesurés au moyen du micromètre intégré à la loupe binoculaire servant aux observations. Les ovules sont assimilés à des sphères. Les mesures ont été faites en unités arbitraires (u.a., les graduations du micromètre) à 0,5 u.a. près, puis converties en micromètres (facteur de conversion : 31,25). Ces ovules mesuraient entre 1,5 et 5,0 u.a. soit entre 47 et 157 μm de diamètre. Ce dernier est en moyenne de 108 μm ($\sigma = 16 \mu\text{m}$). La distribution observée est unimodale (Figure 85). Le développement de tous les ovules est donc synchrone chez une même femelle.

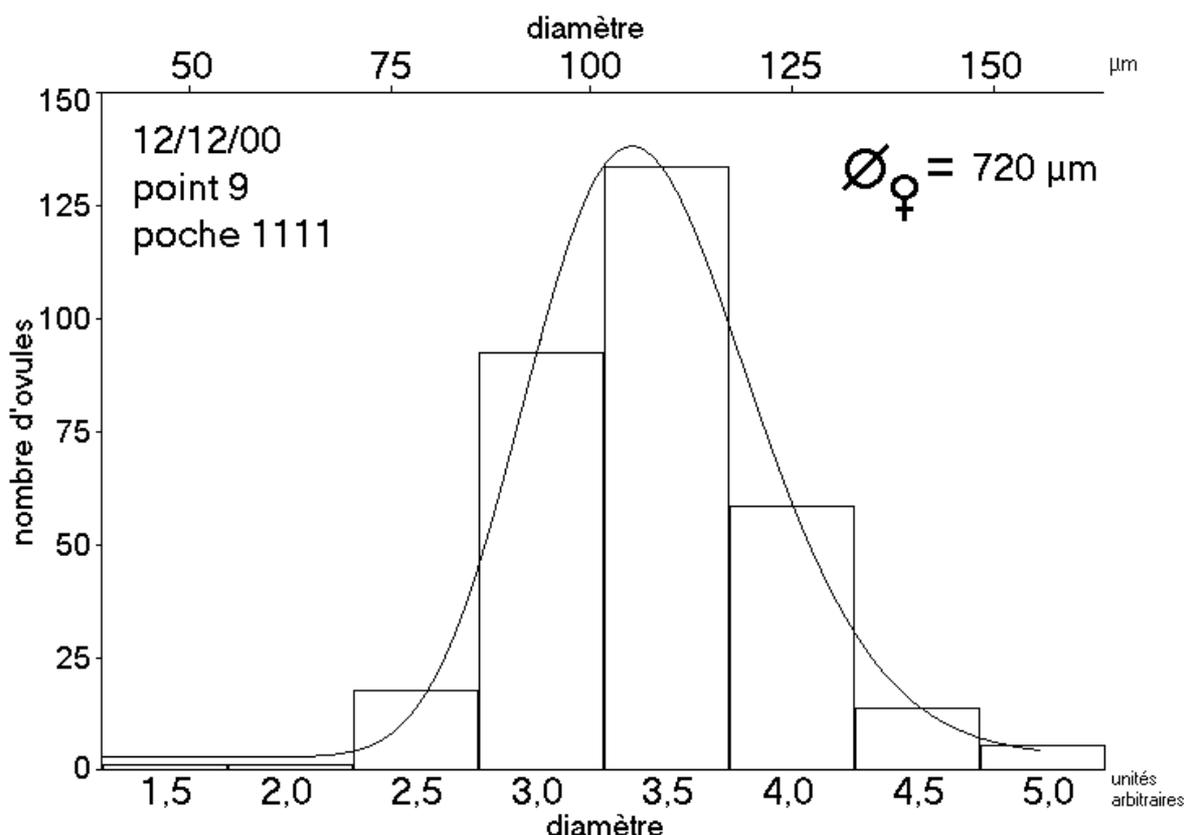


Figure 85 : La distribution du diamètre des ovules d'une femelle est unimodale. Cette femelle, de 720 μm de largeur au niveau de son cinquième sétigère, contenait 326 ovules qui ont été assimilés à des sphères. Le diamètre des ovules est indiqué en micromètres sur l'axe supérieur et en unités arbitraires (tel que mesuré) sur l'axe inférieur.

Une fois fécondés, les ovules deviennent des œufs et perdent progressivement leur forme sphérique. Ils sont contenus dans des sacs (voir chapitre 1), plus communément appelées « grappes ». Des mesures effectuées sur 40 de ces grappes (provenant peut-être d'une autre espèce) collectées lors du suivi au point 9 en Baie des Veys à différentes périodes de l'année ont montré que la longueur du grand axe (y) de ces grappes était proportionnelle à la longueur de leur petit axe (x). Ces grappes sont donc de forme ovoïde (Figure 86) : $y = 1,43x + 227,62$ ($r = 0,76$). Ces grappes faisaient pour la plupart entre 200 et 800 μm de large pour une longueur de 500 à 1400 μm . La disposition des grappes est telle dans les galeries que ces dernières doivent avoir un diamètre au moins égal à la longueur du grand axe des grappes qu'elles abritent.

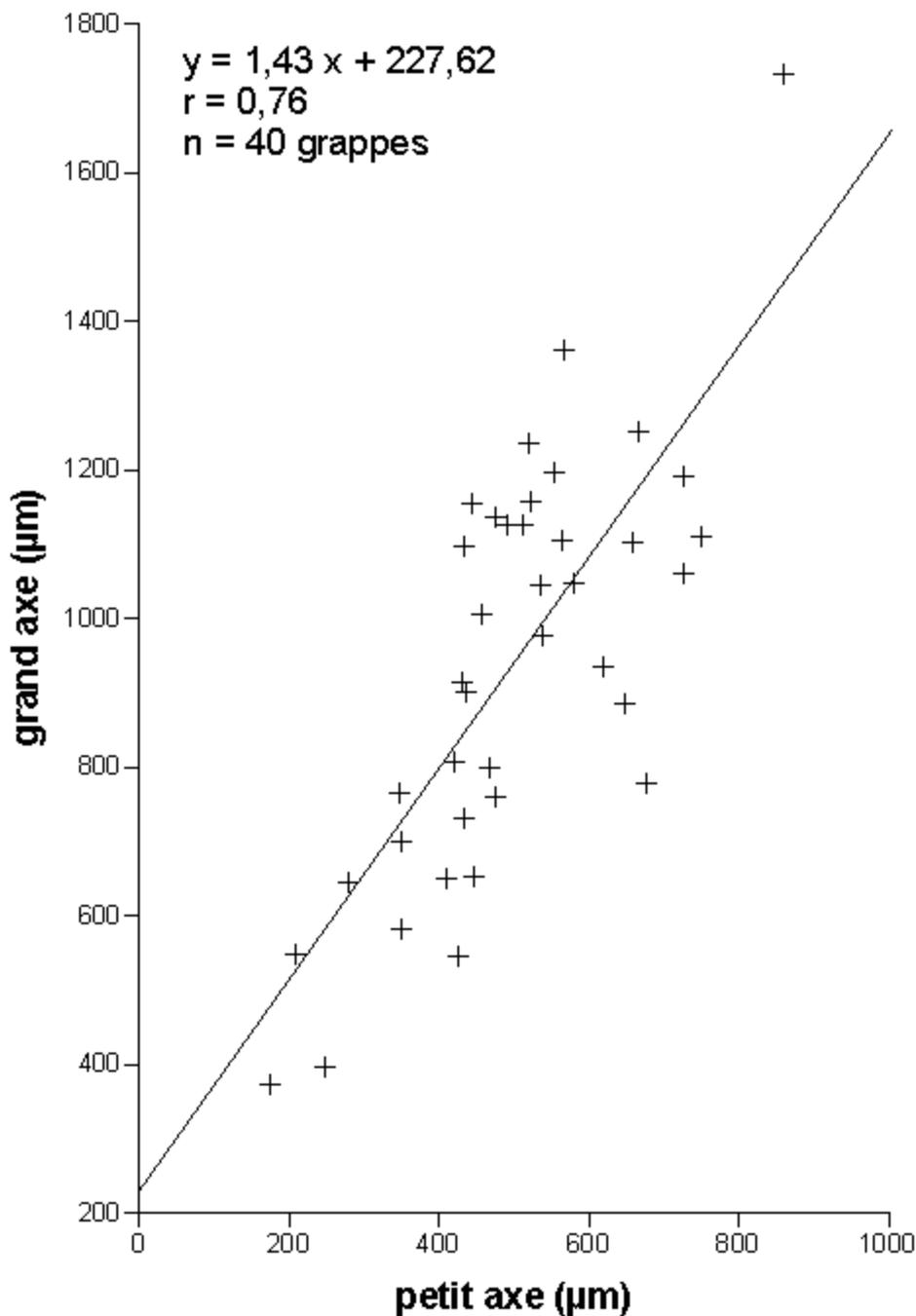


Figure 86 : La longueur du petit axe des sacs ovigères est proportionnelle à la longueur du grand axe de ces mêmes grappes. Ces dernières sont donc de forme ovoïde.

Quatorze de ces grappes, issues d'huîtres de la poche 1122 au point 9 en Baie des Veys, ont été disséquées suite au prélèvement du 20 juin 2001. Les œufs qu'elles contenaient ont été dénombrés (y). Ces résultats ont été exprimés en fonction des dimensions des sacs ovigères (Figure 87). Il apparaît que plus une grappe est large (x) et plus elle contient d'œufs ($y = 0,06 x - 7,47$; $r = 0,78$). Le nombre d'œufs est également proportionnel à la longueur (x) de la grappe ($y = 0,03 x - 11,22$; $r = 0,97$). Plus un sac ovigère est grand et plus il contient d'œufs. En tenant compte des équations ci-dessus, une grappe devrait faire au moins $141 \times 407 \mu\text{m}$ pour pouvoir contenir au moins un œuf.

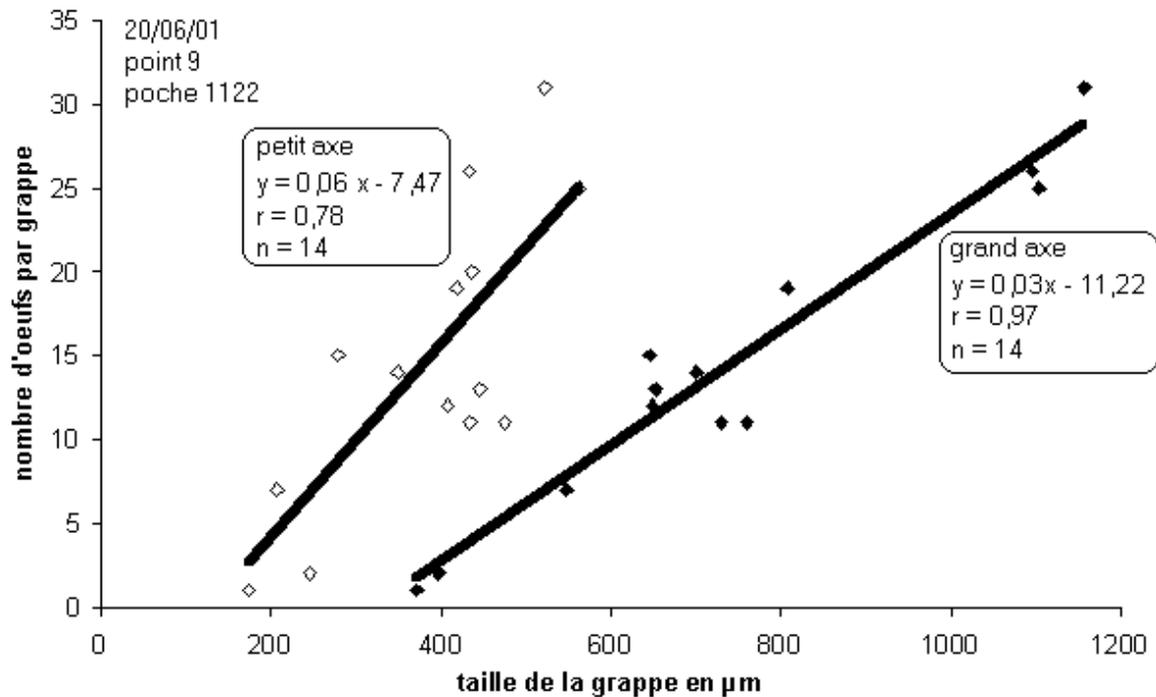


Figure 87 : Le nombre d'œufs contenus dans les sacs ovigères des polydores est proportionnel aux dimensions de ces sacs qui sont assimilés à des grappes de forme ovoïde dont le petit et le grand axe ont été mesurés.

Les œufs contenus dans l'une des grappes extraites d'une huître de la poche 1116 (point 9) ont été mesurés suite au prélèvement du 9 mai 2001. Cette opération (mesure du grand et du petit axe des œufs) a été menée sur la plus grande des grappes mesurées ($860 \times 1730 \mu\text{m}$) afin d'obtenir des résultats sur le plus d'œufs possibles. Cent vingt huit œufs ont ainsi servi à établir la distribution de la taille des œufs au sein d'une grappe. Celle-ci apparaît comme unimodale sur la représentation 3D proposée à la figure 88. Au sein d'une même grappe, le développement des œufs est donc synchrone. Ces œufs faisaient en moyenne $94 \times 187 \mu\text{m}$; leurs dimensions allant de 69 à $129 \mu\text{m}$ pour le petit axe et de 139 à $233 \mu\text{m}$ pour le grand axe, soit des amplitudes de 59 et $93 \mu\text{m}$ respectivement.

La ponte n'est donc pas étalée dans le temps chez une femelle polydore. Il sera vu par la suite si la ponte des différentes femelles est également synchronisée.

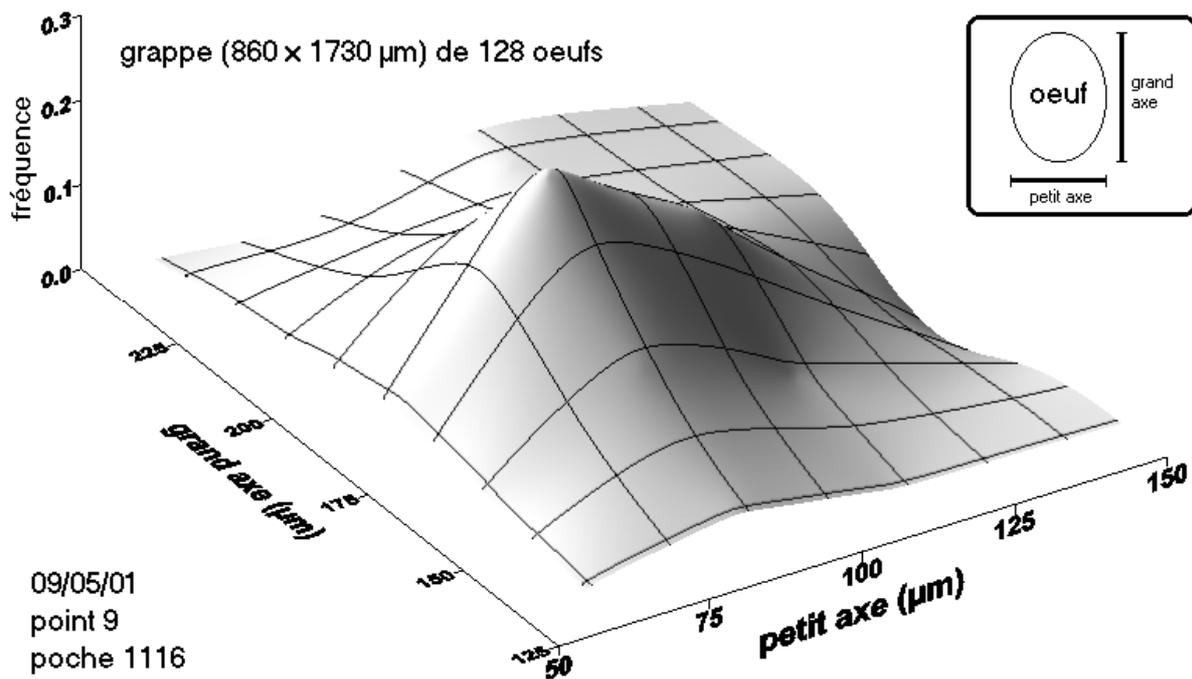


Figure 88 : La distribution des dimensions des œufs contenus dans un sac ovigère est unimodale. Ce sac, qui ressemblait à une grappe de 860 µm sur 1730 µm, contenait 128 œufs de forme ovoïde. Les longueurs du grand et du petit axe de ces derniers ont été mesurés.

B/ La phase planctonique

Les expériences de colonisation d'huîtres saines permettent de suivre la dynamique des populations des polydores dans leur ensemble. Mais on ne distingue pas de façon quantitative les différentes espèces qui composent cet ensemble. Afin d'apprécier la contribution de chaque taxon, des prélèvements de plancton, à l'entrée de la Baie des Veys, ont été réalisés.

En effet, la distinction par exemple entre *P. ciliata* et *P. hoplura* est beaucoup plus facile à l'état larvaire qu'à l'état adulte. A la différence des larves de *P. hoplura*, les larves de *P. ciliata* possèdent une tache pigmentaire brun foncé dans leur région antérieure (Wilson, 1928). A l'état adulte, ces deux espèces du genre *Polydora* se distinguent surtout par la présence de soies dorsales spéciales en crochet dans la région postérieure (voir la clef de détermination proposée au chapitre 1). Ce caractère est plus difficile à observer qu'une tache pigmentaire, d'autant que les individus ne sont pas souvent entiers.

Le cycle de vie de *P. ciliata* varie beaucoup d'une région à une autre (voir chapitre 1). Leur reproduction n'intervient cependant jamais en Europe avant la fin du mois de janvier. Sachant que la période majeure de colonisation des huîtres de la Baie des Veys par les polydores semblait, d'après des expériences préliminaires menées par l'IFREMER, s'étendre en 1999 de la mi-avril à la mi-juillet, on pouvait raisonnablement penser qu'il est inutile de commencer les prélèvements de plancton avant la mi-février. En fonction des conditions du milieu, leur durée de vie pélagique peut être réduite à 2 semaines, d'où la nécessité d'effectuer des prélèvements au moins tous les 15 jours. Les prélèvements ont été effectués au point 8, au

large du port de Grandcamp (Figure 10). Cette opération s'est réalisée au moyen d'un filet à plancton de 20 µm de vide de maille. Les traits, réalisés peu avant la pleine mer, ont été faits en traversant toute la colonne d'eau (5 m de profondeur environ) à une vitesse d'approximativement 2 nœuds de moyenne pendant 1 min 30 à 2 min. Passé ce délai, le filet se serait colmaté s'il n'avait pas été remonté. Le filet est ensuite vidé et rincé au-dessus d'un contenant ramené au laboratoire. A ce moment-là, moins d'une heure après le prélèvement, du formol neutralisé est rajouté afin de conserver les échantillons jusqu'à analyse (concentration finale = 9% de formol). Le point 8 a été retenu pour des raisons de commodités techniques, ce point faisant l'objet d'un suivi de la part d'un autre laboratoire.

date	nombre de larves de polydores examinées
14/02/01	0
27/02/01	0
14/03/01	0
11/04/01	0
24/04/01	3
23/05/01	2
08/06/01	0
12/06/01	1
03/07/01	0

Tableau 4 : Effectifs de larves de polydores ayant pu être examinées au sein des prélèvements de plancton réalisés sur le point 8, au large de Grandcamp.

Au sein de la série de 9 prélèvements de plancton qui a été entreprise entre le 14 février 2001 et le 3 juillet 2001, aucun des prélèvements n'a permis de ramener plus de 3 larves de polydores au laboratoire (Tableau 4)! Ce faible effectif n'a pas permis d'atteindre l'objectif fixé. Les prélèvements étaient riches en plancton et ne permettaient donc pas de réaliser des traits de plus de 3 mn. Il était donc hors de question d'augmenter la durée des traits. Il a donc été décidé de mettre un terme à cette expérimentation en

juillet 2001, moins de 5 mois après qu'elle ait commencé.

Cet échec est attribuable en partie au filet utilisé, de mailles trop fines (20 µm) et de faible ouverture (15 cm), et donc inadéquat. En effet, l'évitement était trop important et la richesse du milieu en matière en suspension a induit un colmatage trop rapide du filet. La durée (moins de 2 mn) et la fréquence (une ou deux fois par mois) d'échantillonnage, qui n'ont pu être modifiées pour des raisons techniques, étaient elles aussi inadéquates. Il conviendrait de corriger ces différents facteurs techniques si d'autres études de ce type devaient être menées.

La contribution de chaque taxon à l'ensemble de la population des polydores n'a donc pas été estimée.

C/ La phase benthique

Il a été expliqué en début de chapitre la stratégie expérimentale qui préside au suivi mené au point 9 en Baie des Veys. Quinze poches d'huîtres ont été utilisées. Il s'agit des poches 1111 à 1125. Il sera vu dans les paragraphes qui suivent que la colonisation des huîtres par les polydores est quasi permanente mais que certaines périodes sont plus privilégiées que d'autres. L'objectif est de découper l'année en périodes. Ces périodes sont constituées de deux phases. Durant la première phase, la colonisation des huîtres par les polydores est plus importante que la mortalité naturelle de ces dernières. Durant la deuxième phase, c'est la mortalité naturelle qui domine. Le recrutement demeure néanmoins mais il est moins

important que la mortalité. D'autres données que le simple effectif de polydores par huître ont été acquises afin de localiser les périodes majeures de colonisation des huîtres par les polydores par rapport aux phases de croissance et du cycle sexuel des huîtres.

Lissage des données

Pour chaque poche, un nombre moyen de polydores par huître a été déterminé environ toutes les deux semaines. A chaque fois, les mesures sont effectuées sur 5 huîtres prélevées au hasard dans la poche. La poche n'est pas à effectif constant au cours du suivi. Cela influence bien sûr la croissance des huîtres. Néanmoins, les paramètres de croissance sont mesurés. Parmi eux, les dimensions de l'huître, son poids brut entier, son poids humide de coquille et son poids égoutté de chair seront utilisés. Le poids de coquille mesuré est un poids humide et non pas sec car l'humidité doit être maintenue pour que les polydores survivent et que leur dénombrement soit ensuite effectué. Ces données étant acquises sur un faible effectif d'huîtres, les valeurs obtenues sont lissées afin de gommer la variabilité liée aux mesures.

Pour cela, les valeurs de poids égoutté de chair sont remplacées par des moyennes mobiles d'ordre 5. C'est-à-dire que la valeur calculée à une date donnée correspond en fait à la moyenne de la valeur mesurée à cette date et de celles mesurées aux deux dates précédentes et aux deux dates suivantes. Un biais est évidemment introduit dans ce calcul puisque le laps de temps qui s'écoule entre deux dates de prélèvement n'est pas toujours rigoureusement identique.

Pour tous les autres paramètres, le lissage a été effectué grâce au logiciel Table Curve 2D. Il a ici permis de définir que les paramètres de croissance d'une huître correspondent à une sigmoïde, type de courbe qui s'ajuste le mieux à l'ensemble des mesures quels que soient la poche et le paramètre mesuré. Les mesures ont ici été rapportées au jour exact de prélèvement, évitant cette fois le biais présenté ci-dessus pour les moyennes mobiles. Le 21 mars 2000 est considéré comme le jour 0 pour ces calculs (il est considéré comme le jour 1 sur le graphique présenté par la suite à la figure 89). Le logiciel fournit les valeurs des différentes constantes de l'équation de la sigmoïde et le coefficient de corrélation entre les mesures et cette courbe théorique. Toutes ces valeurs ont été reportées en annexe 10). Les graphiques présentant la croissance des huîtres sont établis à partir de ces valeurs calculées. Il se peut donc que la somme des poids de coquille et de chair dépasse parfois légèrement la valeur modélisée du poids entier de l'animal.

Les coefficients r^2 sont toujours supérieurs à 0,8 pour le poids entier. C'est le paramètre pour lequel les sigmoïdes s'ajustent le plus facilement avec un faible effectif d'huîtres.

Les valeurs de l'indice Polydora et du poids d'épibiontes par huître ne sont quant à elles pas lissées. Ces signaux peuvent en effet être soumis à de brusques variations, tout comme l'effectif de polydores par huître.

Découpage des périodes

Afin d'expliquer la démarche qui a permis de découper les courbes de suivis en différentes périodes, la poche 1119 a été prise en exemple. Cette poche a été choisie car elle sera utilisée par la suite dans une autre expérimentation dans laquelle la détermination des phases où la colonisation domine est très importante. La figure 89 aide à suivre le raisonnement. Il ne s'agit pas ici de commenter les résultats obtenus avec cette poche. Cela sera fait dans un paragraphe ultérieur. La figure 89 montre l'évolution du nombre de polydores par huître (avec les intervalles de confiance à 80%) au sein de la poche 1119. Elle présente également 10 histogrammes effectifs-taille des polydores (largeur du cinquième

sétigère). Les mesures sont faites sur les polydores extraites suite au bain de phénol à 500 ppm pendant 24 ± 2 h. L'efficacité de ce vermifuge étant variable, il n'est pas toujours possible d'obtenir un nombre suffisant de polydores pour établir ces histogrammes. La limite minimale a été fixée arbitrairement à 15 polydores. Ces annélides servent à établir en premier lieu un histogramme fréquence-taille. Ce dernier est converti en effectif-taille en multipliant les fréquences de polydores par le nombre moyen de polydores par huître. En général, l'effectif de polydores dans les coquilles d'huîtres est faible au début des suivis. Il est donc rare qu'un histogramme effectif-taille puisse être établi au début du suivi de chaque poche. Par exemple il a fallu attendre près de 200 jours de suivi pour que ce soit possible pour la poche 1119. L'effectif de polydores mesurés ayant servi à l'établissement de chaque histogramme est précisé sur la figure 89. Cela ne sera pas le cas par la suite ; les histogrammes présentés étant ceux qui sont considérés comme fiables (plus de 15 polydores mesurés). Cette figure présente une autre différence notable avec les graphiques présentés par la suite : l'échelle des temps n'est pas ici linéaire. En effet, les prélèvements sont ici régulièrement espacés sur l'axe des temps alors que les intervalles de temps qui les séparent sont inégaux. Par la suite, il sera tenu compte de la durée réelle qui s'est écoulée entre les prélèvements.

Poche 1119,
point 9 (Baie des Veys)

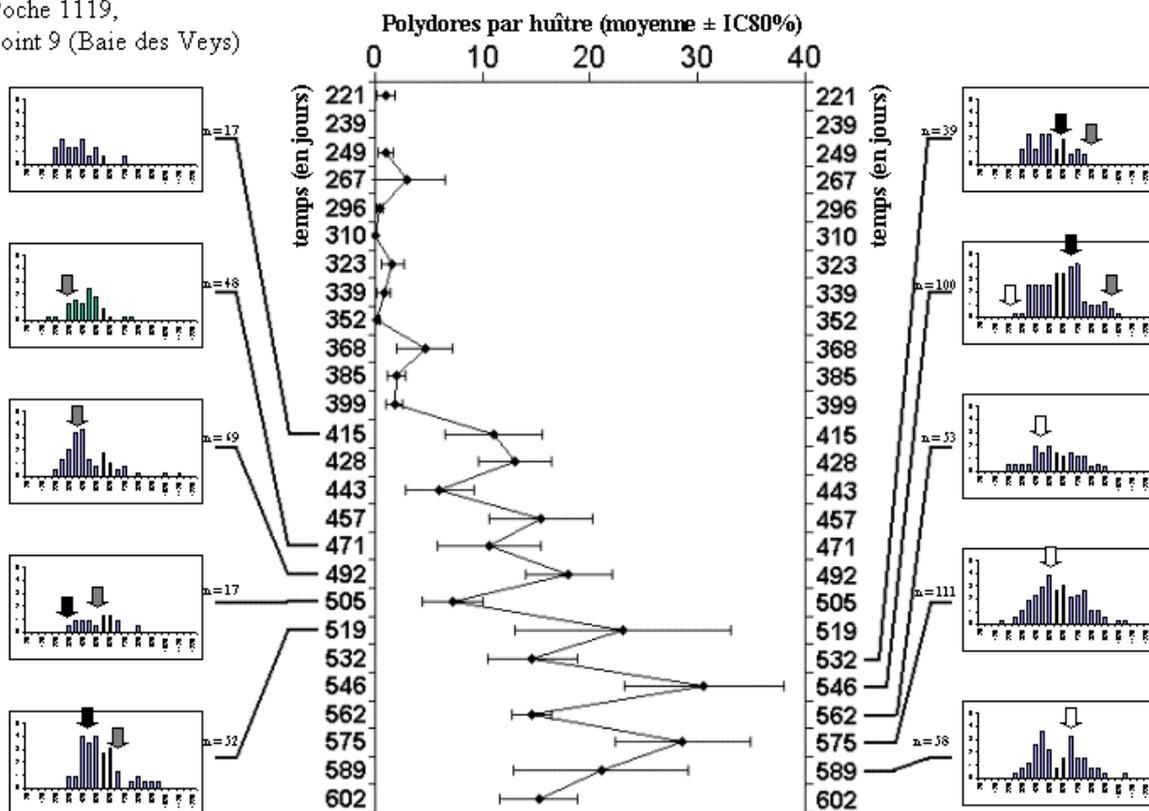


Figure 89 : Evolution du nombre moyen de polydores par huître dans la poche 1119 au point 9 en Baie des Veys. Les intervalles de confiance à 80% sont indiqués. Les histogrammes effectifs-taille sont reportés sur la figure. Le nombre de polydores ayant servi à les établir (n) est indiqué. Les flèches permettent de suivre 3 cohortes différentes (1 couleur par cohorte). Le temps est exprimé en jours (le 21 mars 2000 étant considéré comme le jour 1).

Des flèches ont été disposées pour suivre sur les histogrammes, qui n'ont pu être décomposés, le devenir de trois cohortes, ou du moins classes de taille. La première est en gris, la deuxième en noir et la troisième en blanc. Ces flèches vont servir de repères.

Par exemple, pour les valeurs obtenues aux jours 505 et 519 (deux prélèvements consécutifs), les intervalles de confiance ne se chevauchent pas. La valeur au jour 519 (23,0 polydore par huître) est plus importante qu'au jour 505 (7,2). Il y a donc eu une augmentation (d'un facteur 3) de l'effectif de polydore dans les huîtres entre ces deux dates. Au jour 505, la flèche noire pointe la plus petite des classes de taille observée. Au jour 519, cette flèche s'est décalée vers la droite. Les polydore qu'elle représente ont tout simplement grandi. Tous les vers situés à gauche de cette flèche noire sur l'histogramme du jour 519 sont donc de nouvelles recrues arrivées dans les coquilles d'huîtres entre les jours 505 et 519. Ces annélides sont nombreux. Ils expliquent en partie l'augmentation de l'effectif constaté entre ces deux dates. Un autre facteur a également favorisé cette évolution. En effet, si on reprend l'histogramme du jour 505, on constate la présence d'un certain nombre de polydore à droite de la flèche grise. Ces vers sont les plus larges donc les plus âgés de la population. Sur l'histogramme du jour 519, cette flèche s'est elle aussi décalée vers la droite. Ces vers ont continué de grandir. Mais ce qui est intéressant, c'est que leur effectif n'a pas diminué entre les deux dates. Les vers les plus âgés n'ont donc pas subi de mortalité entre les jours 505 et 519. Ces deux facteurs (forte colonisation et absence de mortalité chez les polydore âgés) ont donc amené la population de polydore à fortement augmenter dans les coquilles d'huîtres entre les jours 505 et 519.

C'est ce type de raisonnement qui a été mené pour chaque poche entre deux dates de prélèvement. L'exemple présenté ci-dessus était bien évident puisque les intervalles de confiance du nombre de polydore par huître entre les dates consécutives de prélèvement n'étaient pas chevauchants. La plupart du temps les résultats ne sont pas aussi tranchés car ces intervalles se chevauchent plus ou moins.

		action de la mortalité		
		--	-	0
action de la colonisation	++	0	+	++
	+	-	0	+
	0	--	-	0

Tableau 5 : Actions de la colonisation et de la mortalité naturelle des polydore sur l'effectif observé de polydore par huître. ++ : très positive ; + : positive ; 0 : nulle ; - : négative ; -- : très négative.

D'autres cas de figures vont être expliqués. Lorsque l'effectif de polydore par huître est suivi, trois cas seulement peuvent se présenter : soit l'effectif augmente (comme ci-dessus), soit il stagne, soit il diminue. En fait, cela peut à chaque fois correspondre à de multiples situations. Schématiquement, on peut considérer que vis à vis de l'effectif, la colonisation agit de façon soit très positive, soit positive, soit nulle et que la

mortalité agit de façon soit très négative, soit négative, soit nulle. Neuf cas peuvent donc se présenter selon les combinaisons faites entre ces deux paramètres (Tableau 5). Dans la réalité, chacun agit de façon plus ou moins positive ou négative. Les situations rencontrées sont donc plus complexes que cette schématisation. Le suivi se faisant sur plusieurs poches en même temps en un même lieu, il est possible de synthétiser les informations obtenues à partir des différentes poches pour obtenir une information fiable. Le découpage de l'année en périodes

se base sur l'ensemble de ces informations. Il faut que ces dernières concordent pour que le découpage soit validé. Les informations obtenues au début de chaque suivi sont considérées comme moins significatives que celles obtenues après plusieurs mois de suivi car les effectifs mesurés sont faibles au début des suivis. Les résultats issus de chaque poche vont par la suite être commentés (Figures 95 à 109) puis la synthèse de ces résultats sera à son tour présentée (Figure 110).

Revenons maintenant à d'autres exemples visibles sur la figure 89. Cette figure peut illustrer cinq des neuf cas théoriques évoqués. Nous avons vu le cas d'une augmentation des effectifs due à une forte colonisation et à une mortalité nulle entre les jours 505 et 519. La situation entre les jours 532 et 546 est similaire à la précédente.

Si on regarde ce qui se passe entre les jours 471 et 492, on s'aperçoit que l'effectif des polydores augmente un peu (+ 7,4 polydores par huître uniquement). Les intervalles de confiance à 80% se chevauchent un peu (Figure 89). Au jour 471, il n'y a quasiment pas de polydores à gauche de la flèche grise. Au jour 492, il y a en revanche davantage de polydores à gauche de cette même flèche. Il y a donc eu colonisation. Celle-ci n'est pas aussi massive que dans l'exemple précédent. A droite de la flèche grise, l'effectif est à peu près le même dans les deux histogrammes. On peut donc considérer que la mortalité a été nulle. On aboutit donc logiquement (Tableau 5) à une légère augmentation de l'effectif. Une telle situation (faible colonisation et mortalité nulle) est également observable entre les jours 562 et 575.

L'exemple suivant est pris entre les jours 492 et 505. Entre ces deux dates la colonisation est quasiment nulle. Seuls les individus situés au niveau de la flèche noire au jour 505 sont en effet nouveaux dans les coquilles d'huîtres, soit même pas un individu par coquille. La situation au niveau de la flèche grise et à sa droite (les individus les plus âgés) a en revanche fortement évolué. Les effectifs se sont littéralement effondrés. La mortalité a été massive. Il résulte de ces deux facteurs (pas de colonisation et forte mortalité) une forte diminution des effectifs, passant de 18,0 à 7,2 par coquille.

Autre situation encore : celle entre les jours 546 et 562. La première constatation qu'on puisse faire entre les histogrammes de ces deux dates, c'est que la mortalité a été très importante. Les individus situés à droite de la flèche grise ont disparus entre les deux dates, ce qui était prévisible vu leur taille et donc leur âge. Mais les individus situés entre cette flèche grise et la flèche noire ont également disparus. Ces individus étaient très nombreux. Face à cette mortalité massive, les effectifs de polydores dans les coquilles d'huître se sont réduits de moitié car la colonisation (à gauche de la flèche blanche) n'a pas été en mesure de compenser cette mortalité. Les effectifs sont donc passés de 30,6 à 14,6 polydores par huître. Cette situation (faible colonisation et forte mortalité) est analogue à celle observée entre les jours 519 et 532, bien que dans ce dernier cas les observations ne permettent pas d'être aussi catégoriques car les intervalles de confiance se chevauchent beaucoup.

Dernier exemple visible à partir du jeu de données de la poche 1119 : celui entre les jours 575 et 589. Là encore les intervalles de confiance des effectifs se chevauchent. On passe de 28,6 à 21,0 polydores par huître. La flèche blanche sert de repère entre les deux histogrammes. A droite de cette flèche, les effectifs ont diminué. Mais cette diminution est du même ordre que l'augmentation observée à gauche de cette même flèche. Colonisation et mortalité se sont ici compensées, aboutissant à une quasi-stagnation des effectifs.

Désormais, le raisonnement qui a conduit à déterminer les phases de colonisation et de mortalité ne sera plus explicité en détail comme ci-dessus. La croissance des huîtres est présentée avant les résultats du suivi de chaque poche.

1 Croissance des huîtres

Les mises à l'eau des poches étant étalées tout au long de l'année, les huîtres utilisées ne sont pas toutes de même calibre lorsqu'elles arrivent en Baie des Veys. Leur poids est compris entre 21 et 36 grammes selon les lots. La croissance des huîtres dans chaque poche est commentée ci-après, puis une synthèse des résultats est proposée.

La poche 1111 fut la première poche mise à l'eau dans le cadre de ce suivi qui débuta le 21 mars 2000. Les huîtres faisaient alors en moyenne 64 x 35 x 20 mm pour un poids entier de 26 g dont 20 g de coquille et 4 g de chair (poids de chair égouttée). Les huîtres étaient alors considérées comme indemnes de polydore (0,21 polydore par huître en moyenne).

Le poids entier des huîtres semblant être le paramètre le plus robuste (voir les coefficients r^2 associés aux courbes sigmoïdes ayant servi à la modélisation des paramètres de croissance en annexe 10), il sera commenté en premier. La croissance pondérale des huîtres de la poche 1111 ne démarre qu'en juin (+ 1,6 ‰ par jour uniquement entre la mise à l'eau et le 1^{er} juin). Elle se ralentit en novembre 2000 (Figure 90). Durant cette période, du 1^{er} juin au 1^{er} décembre 2000, les huîtres croissent de 9,0 ‰ par jour. Les huîtres ne prennent ensuite presque plus de poids : 0,2 ‰ par jour jusqu'au relevage final le 4 juillet 2001. Leur poids entier est alors de 81 grammes.

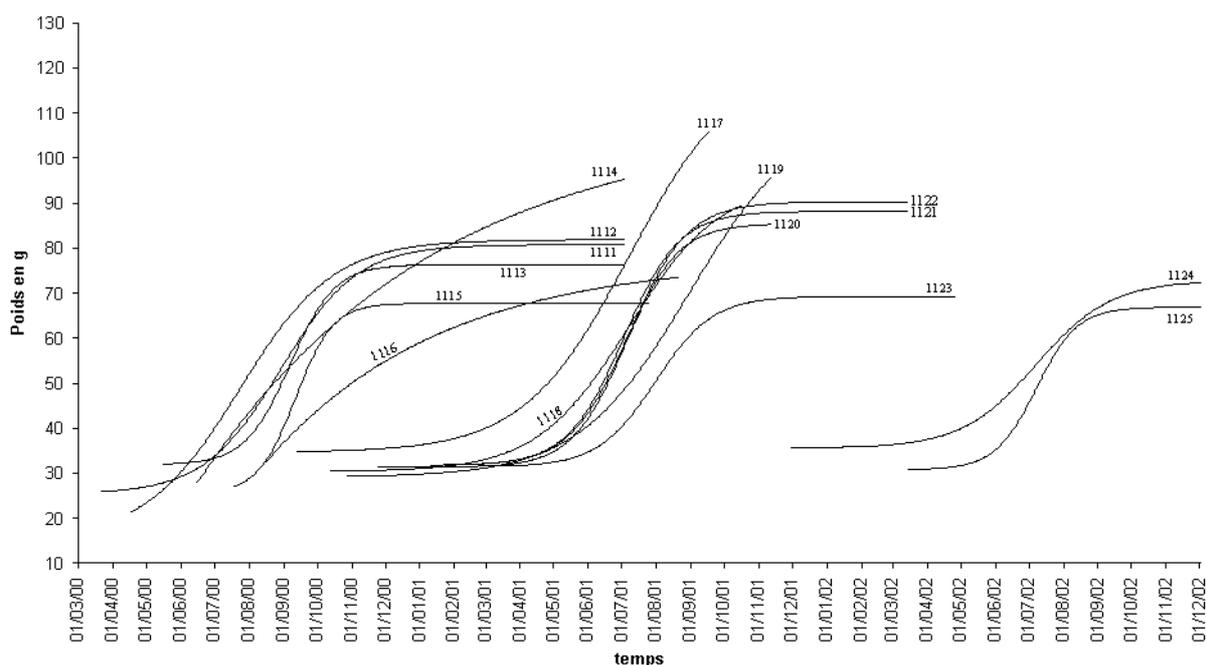


Figure 90 : Evolution du poids entier des huîtres échantillonnées dans le cadre du suivi de l'infestation par les polydore sur le point 9 en Baie des Veys. Les poids ont été modélisés par des sigmoïdes. Les numéros des poches sont indiqués.

La croissance pondérale des huîtres correspond surtout à celle de leur coquille. Elle représentait plus des trois-quarts du poids entier de l'animal lors de son arrivée en Baie des Veys. Elle en représente un peu plus de la moitié lors du relevage final (45 g de coquille par huître). La coquille croît essentiellement durant les mois d'août et de septembre 2000 (Figure 91) : 9,2 ‰ par jour (1,9 ‰ par jour avant cette période et 0,6 ‰ par jour après).

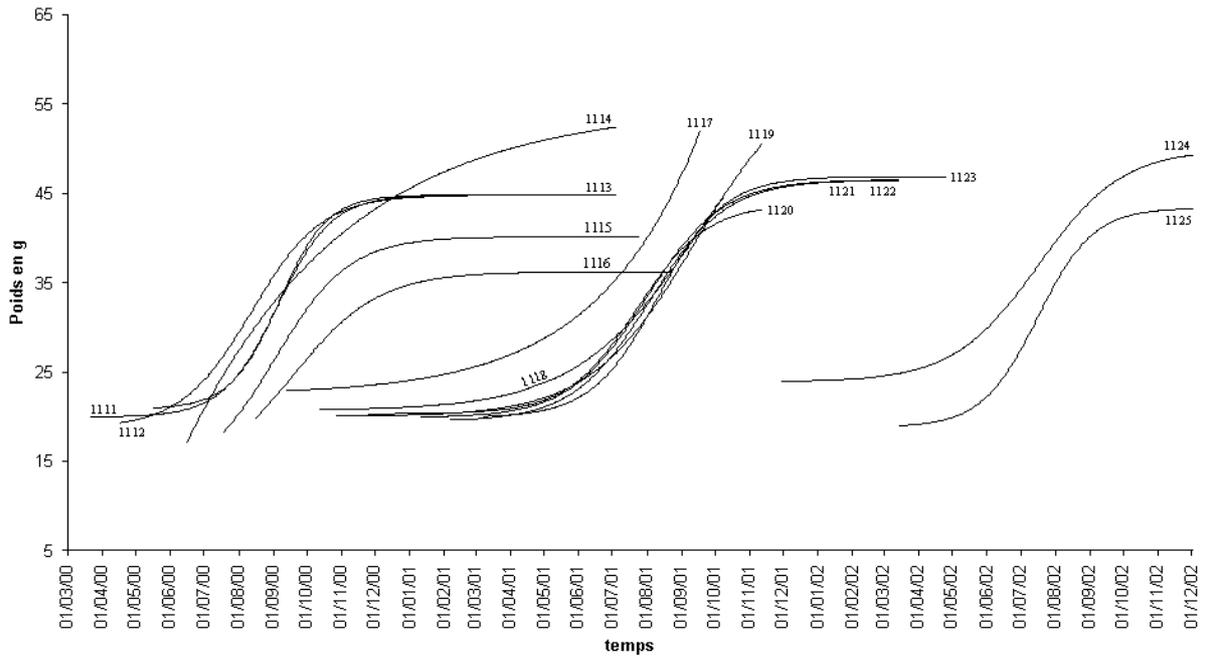


Figure 91 : Evolution du poids humide de coquille des huîtres échantillonnées dans le cadre du suivi de l'infestation par les polydores sur le point 9 en Baie des Veys. Les poids ont été modélisés par des sigmoïdes. Les numéros des poches sont indiqués.

Les huîtres croissent régulièrement en épaisseur entre avril et septembre 2000 (+ 2,1 ‰ par jour). Puis cette croissance est ralentie (0,6 ‰ par jour) jusqu'à la fin du suivi (Figure 92). La croissance en largeur démarre un peu plus tard, en mai 2000 (1,4 ‰ par jour uniquement avant le mois de mai). Elle est alors d'environ 3,1 ‰ par jour jusqu'en septembre. Cette croissance ralentit ensuite (moins de 0,1 ‰ par jour). La longueur des huîtres évolue plus lentement. Après une période de croissance à 1,6 ‰ par jour, le rythme se ralentit (0,7 ‰ par jour) entre juin et décembre 2000. Puis la longueur des huîtres n'augmente quasiment plus (moins de 0,1 ‰ par jour).

La croissance des huîtres de la poche 1111 a donc été surtout estivale en 2000. En juillet 2001, après 470 jours passés en Baie des Veys, les huîtres ont atteint la taille moyenne de 89 x 52 x 32 mm (soit 49 % de plus qu'au départ), pour un poids entier de 81 g (+ 212 %), dont 45 g de coquille (+ 125 %) et 16 g de chair (+ 300 %). Cette dernière a fortement augmenté (+ 177 %) de mai à juillet 2000, atteignant environ 11 g. Elle a ensuite connu une petite baisse (- 11 %), probablement due à une ponte partielle, entre juillet et août (Figure 93). Puis elle a de nouveau augmenté (+ 48 %), atteignant 14 g fin octobre 2000 (soit 364 % de plus que le minimum observé). Il y a probablement eu à ce moment là une deuxième ponte, plus importante, puisque le poids de chair est redescendu rapidement. Il a atteint les 8 g en février 2001. Les réserves des huîtres se sont alors reconstituées progressivement (+ 91 %). La ponte n'a pas été observée en 2001 dans cette poche avant son relevage final (4 juillet 2001).

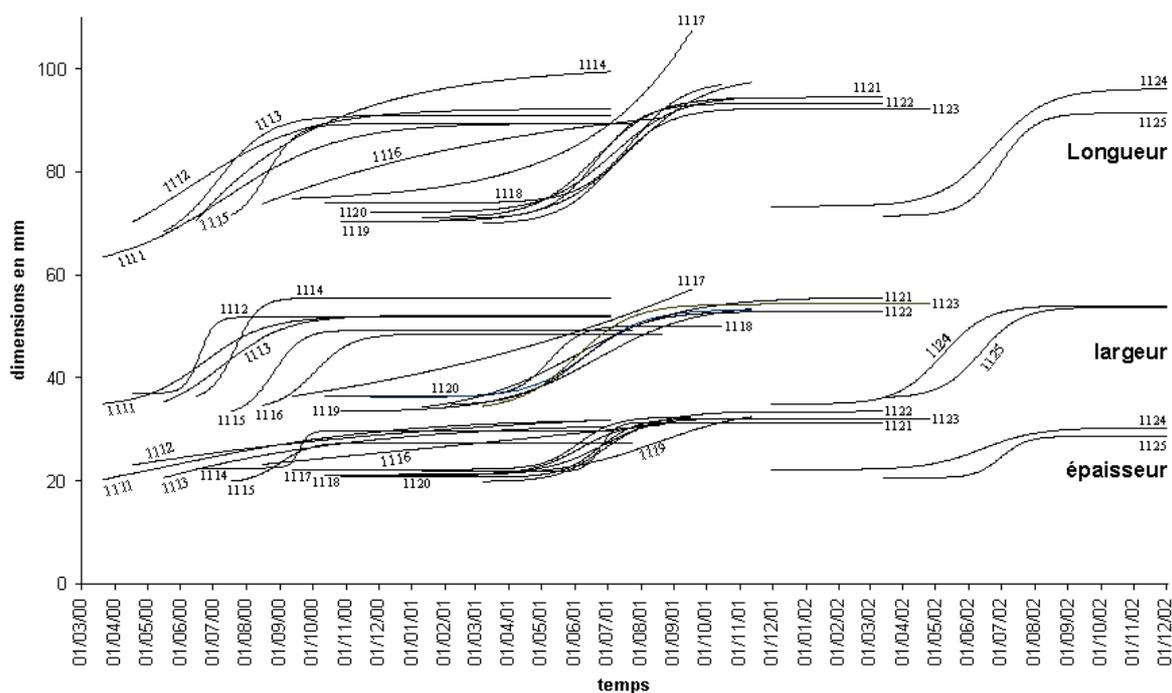


Figure 92 : Evolution des dimensions des huîtres échantillonnées dans le cadre du suivi de l'infestation par les polydores sur le point 9 en Baie des Veys. Les dimensions ont été modélisées par des sigmoïdes. Les numéros des poches sont indiqués.

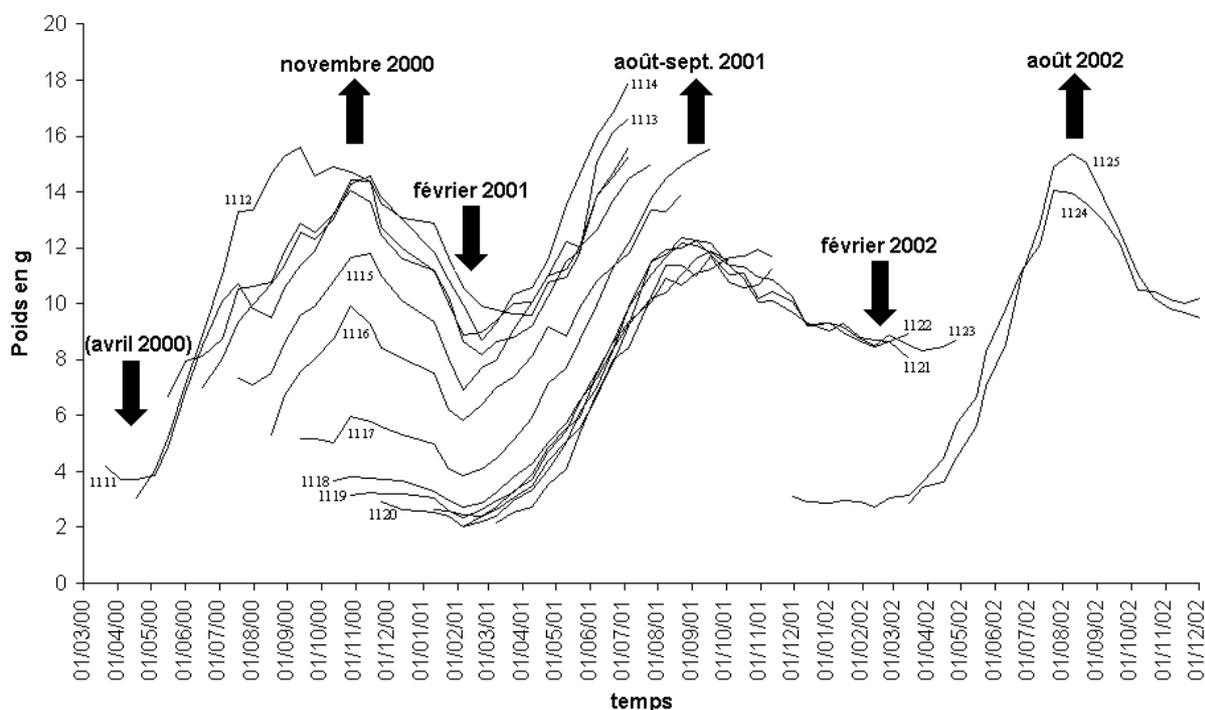


Figure 93 : Evolution du poids frais de chair des huîtres échantillonnées dans le cadre du suivi de l'infestation par les polydores sur le point 9 en Baie des Veys. Les poids ont été modélisés par une moyenne mobile d'ordre 5. Les numéros des poches sont indiqués. Les flèches précisent les dates des minima et maxima.

La poche 1112 a été mise à l'eau en Baie des Veys le 17 avril 2000, alors que les huîtres de la poche 1111 n'avaient grandi que d'un millimètre dans chacune de leurs dimensions, et d'un gramme au niveau de leur poids entier. Quant à l'infestation par les polydores elle n'avait pas changé puisque chaque huître hébergeait en moyenne 0,25 polydore (0,21 lors de la mise à l'eau un mois plus tôt). Les huîtres de la poche 1112 étaient légèrement plus grandes (70 x 37 x 23 mm) pour un poids de coquille similaire aux huîtres de la poche 1111 (19 g) mais avec un poids entier (21 g) et un poids de chair (3 g) inférieurs à ceux des huîtres de la poche 1111. Elles étaient indemnes de polydores (0,50 polydore par huître en moyenne). Les poches 1111 et 1112 sont donc assez semblables.

La croissance pondérale des huîtres démarre fortement dès leur mise à l'eau (12,1 ‰ par jour). Elle est freinée, comme pour la poche précédente, à la fin novembre de l'année 2000 (Figure 90). Les huîtres ne gagnent alors que 0,2 ‰ par jour jusqu'à leur relevage final qui a lieu en même temps que celui de la poche 1111 (le 4 juillet 2001). Ces huîtres atteignent alors le même poids (à 1 gramme près) que celles de la poche 1111 : 82 grammes.

La part que constitue la coquille dans le poids entier de l'animal ne cesse, comme précédemment, de diminuer. Les coquilles des huîtres de la poche 1112 pèsent lors du relevage final 45 grammes, soit autant que celles de la poche 1111. Leur taux de croissance est donc semblable : 137 % (125 % dans la 1111). Mais elle est plus étalée dans le temps, de juin à septembre (Figure 91), d'où un taux de croissance journalier qui n'atteint pas les valeurs rencontrées avec la poche précédente : 7,8 ‰ par jour (2,3 ‰ par jour avant et 0,8 ‰ par jour après).

Les huîtres croissent régulièrement en épaisseur entre avril et octobre 2000 (1,3 ‰ par jour), puis le rythme s'essouffle (0,5 ‰ par jour). La croissance en largeur se fait essentiellement de début juin à mi-juillet 2000 (Figure 92 ; plus de 90 % de la croissance totale) : + 8,1 ‰ par jour. La longueur des huîtres ne cesse d'augmenter jusqu'à fin octobre 2000 (1,5 ‰ par jour). Puis la croissance ralentit (moins de 0,1 ‰ par jour).

La poche 1112 a donc connue une croissance estivale plus étalée dans le temps que la poche 1111. Les huîtres de ces deux poches sont similaires lors de leur relevage final. Les huîtres de la poche 1112 ont en effet atteint la taille de 92 x 52 x 32 mm (soit 37 % de plus qu'au départ), pour un poids entier de 82 g (+ 290 %), dont 45 g de coquille (+ 137 %) et 15 g de chair (+ 400 %). Celle-ci passe de 3 g lors de la mise à l'eau à 16 g en septembre (+ 516 %). La ponte se produit alors mais semble s'étaler dans le temps (Figure 93). La chair acquière son poids minimal au début du mois de février 2001 (9 g, soit une baisse de 43 % par rapport à septembre), avant que les réserves ne se reconstituent (+ 72 %). Tout comme pour la poche 1111, le relevage est pratiqué avant que la ponte n'ait lieu. Le poids de chair est alors d'environ 15 g par huître.

La poche 1113 a été déposée sur le point 9 en Baie des Veys le 16 mai 2000. Les huîtres déjà en place (poches 1111 et 1112) n'avaient pas encore véritablement commencé à croître, ni à être infestées par des polydores. Cette poche est donc dans les mêmes conditions que les deux précédentes. Les huîtres, lors de leur mise à l'eau, faisaient 68 x 35 x 21 mm pour un poids entier de 32 g dont 21 g de coquille et 7 g de chair. Elles hébergeaient 1,20 polydore par huître, ce qui est peu. Cet effectif a diminué de moitié quinze jours plus tard, devenant donc très faible.

La croissance pondérale est forte d'août à octobre 2000 (10,3 ‰ par jour). Elle est modérée (2,4 ‰ par jour) avant cette période (Figure 90) et faible par la suite (0,1 ‰ par jour) jusqu'au relevage final. Ce dernier a eu lieu le 4 juillet 2001, comme pour les poches 1111 et 1112. Les huîtres faisaient alors 76 g, c'est à dire un peu moins que les huîtres des deux poches précédentes.

La coquille représente les deux-tiers du poids de l'animal tout au long du suivi. Les taux de croissance de la coquille sont donc du même ordre que ceux du poids entier de l'huître (Figure 91) : 2,5 ‰ par jour entre mai et août, 9,2 ‰ par jour entre août et fin octobre et 0,6 ‰ par jour par la suite.

Les huîtres croissent de taille dès leur mise à l'eau (Figure 92) : + 2,9 ‰ par jour pour la longueur, + 3,7 ‰ par jour pour la largeur, et + 1,7 ‰ par jour pour l'épaisseur. Les huîtres finissent de s'allonger et de s'élargir dès septembre 2000 (moins de 0,1 ‰ par jour pour la longueur et 0,2 ‰ par jour pour la largeur à partir de septembre) et de s'épaissir un mois plus tard (croissance de 0,7 ‰ par jour ensuite).

La poche 1113 a donc connu une croissance durant tout l'été 2000 et au début de l'automne de la même année. Lors du relevage final, les huîtres faisaient 91 x 52 x 31 mm (soit 43 % de plus que lors de leur mise à l'eau), pour un poids entier de 76 g (+ 138 %), dont 45 g de coquille (+ 114 %) et 17 g de chair (+149 %). La chair était plus lourde dans les huîtres de la poche 1113 que dans les deux autres poches lors de la mise à l'eau (de 1,5 à 1,8 g de plus). Elle l'est encore lors du relevage final (de 1,0 à 1,4 g de plus). Le poids de chair égouttée a augmenté de la mise à l'eau jusqu'à fin octobre 2000 (+ 116 %). Puis il a diminué lors de la ponte (Figure 93) et a atteint son minimum (10 g) en avril 2001 (- 34 %). Les réserves se sont alors reconstituées (+ 73 %). La ponte n'a pas été observée en 2001 avant le relevage final (début juillet 2001 comme pour les poches précédentes).

La poche 1114 a été mise à l'eau le 15 juin 2000 en Baie des Veys. Les huîtres faisaient alors 71 x 36 x 22 mm pour un poids entier de 28 g dont 17 g de coquille et 7 g de chair. Elles sont peu infestées (1,00 polydore par huître) à ce moment là. Elles sont plus légères et plus petites que les huîtres des trois poches précédemment décrites.

Le rythme de croissance des huîtres de la poche 1114 ne semble pas connaître de période de repos, mais il s'infléchit avec le temps (Figure 90). C'est la quatrième et dernière des poches relevées le 4 juillet 2001. Sa croissance pondérale est d'environ 6,2 ‰ par jour durant son élevage en Baie des Veys. Les huîtres, plus légères de 3 à 7 g lors de leur arrivée que les huîtres déjà en élevage sur le point (poches 1111 à 1113), sont plus lourdes (95 g environ) lors du relevage que les autres (de 14 à 19 g de plus par huître).

Cette évolution est essentiellement due à la coquille, qui représente un peu plus de la moitié du poids entier de l'animal (entre 55 et 61%) et qui croît d'environ 5,4 ‰ par jour (Figure 91).

La croissance en longueur est également continue (1,0 ‰ par jour). La croissance en largeur semble en revanche se terminer à la mi-août 2000 (Figure 92) : 8,2 ‰ par jour avant et 0,1 ‰ par jour après. Elle a donc été concentrée sur deux mois d'été. L'épaisseur des huîtres n'augmente pas avant le mois de septembre (0,6 ‰ par jour de croissance depuis la mise à l'eau). Elle croît fortement durant ce mois (8,7 ‰ par jour) puis la croissance devient très faible (0,1 ‰ par jour). Les huîtres de la poche 1114 étaient jusqu'à 7 mm plus petites que les autres (aussi bien en longueur qu'en largeur) au départ mais elles sont en juillet au moins 7 mm plus longue et 4 mm plus large que les autres.

La croissance des ces huîtres a donc été plus forte que dans les autres poches. Cette croissance, quasi continue pour le poids et estivale pour deux des dimensions, a permis d'obtenir des huîtres de 99 x 56 x 30 mm (soit une croissance totale de 44 %) pour un poids entier de 95 g (+239 %) dont 52 g de coquille (+ 206 %) et 18 g de chair (+ 156 %). La chair s'est développée jusqu'à début novembre 2000 (Figure 93), atteignant 16 g (+ 109 %). Puis les huîtres ont pondu. La chair a ainsi atteint (- 41 %) son poids minimum (8,67 g) à la mi-février 2001. Puis les réserves se sont reconstituées (+ 106 %). La ponte n'a pas été observée non plus sur cette poche en 2001 ; les huîtres ayant été remontées définitivement le 4 juillet de cette même année.

La poche 1115 a été mise à l'eau le 18 juillet 2000, alors que les huîtres de la poche 1111 pondaient partiellement (ne libérant pas tous leurs gamètes). Ces mollusques sont nettement plus petits (72 x 34 x 20 mm) que ceux déjà sur le point 9. Il faut dire que la croissance a été moindre sur la côte ouest du Cotentin (en attendant d'être mise en Baie des Veys, la poche 1115 était stockée à St-Germain, sur la côte ouest) depuis que les autres lots sont arrivés en Baie des Veys. Ces huîtres faisaient environ 27 g, soit 8 à 20 g de moins que les autres. La coquille représentait les deux-tiers du poids de l'animal (jusqu'à la fin du suivi) et ne pesait donc que 18 g, soit 5 à 9 g de moins que les autres coquilles. La chair pesait environ 7 g, soit 2 à 6 g de moins que celle des bivalves en place sur le point de suivi. Les huîtres n'étaient pas tout à fait indemnes de polydores (3,40 par coquille en moyenne) à leur arrivée, mais ces derniers sont morts dans les jours qui ont suivi leur arrivée en Baie des Veys, puisque fin juillet, ils n'étaient plus en moyenne que 1,00 par huître.

La croissance pondérale est similaire, bien qu'un peu plus forte, à celle de la poche 1113 (Figure 90) : 15,0 ‰ jusqu'en octobre 2000 et 0,3 ‰ par la suite. Les huîtres étant plus légères au départ (27 g contre 35 g), elles sont toujours plus légères à la fin du suivi de la poche 1113 (68 g au lieu de 76 g le 4 juillet 2001). Le 25 juillet 2001, c'est-à-dire un an après leur mise à l'eau, elles faisaient environ 68 g.

Il en est de même pour la coquille (Figure 91), qui croît de 10,1 ‰ par jour jusqu'à la fin octobre 2000 (0,4 ‰ par jour ensuite).

Les huîtres grandissent dès leur mise à l'eau (Figure 92) : + 3,1 ‰ par jour pour la longueur, + 5,9 ‰ par jour pour la largeur, et + 4,5 ‰ par jour pour l'épaisseur. Les huîtres finissent de grandir dès la fin du mois d'octobre 2000 (moins de 0,1 ‰ par jour pour la longueur et la largeur, et 0,1 ‰ par jour pour l'épaisseur à partir de novembre 2000).

La croissance des huîtres de la poche 1115 a donc été estivale et automnale. Lors du relevage final, les huîtres mesuraient 89 x 49 x 27 mm (soit 34 % de plus que lors de leur mise à l'eau), pour un poids entier de 68 g (+ 152 %), dont 40 g de coquille (+ 122 %) et 15 g de chair (+104 %). Le poids de chair égouttée a stagné suite au stress de la mise à l'eau (7 g), puis a augmenté pour atteindre 12 g à la mi-novembre 2000 (Figure 93), soit une hausse de seulement 66 %. La ponte ayant alors eu lieu, le poids de chair a diminué de 42 % pour atteindre environ 7 g en février 2001. Les réserves de l'huître se reconstituent alors (+ 118 %). La ponte n'a pas été observée en 2001 dans cette poche qui a été relevée fin juillet.

La poche 1116 a été mise à l'eau en plein été, le 16 août 2000. Elle était constituée d'huîtres de 74 x 35 x 23 mm pour un poids entier de 33 g dont 20 g de coquille et 5 g de chair. Ces huîtres étaient donc encore plus petites que celles de la poche 1115 mais de même poids (avec cependant plus de coquille et moins de chair que dans la 1115). Ces huîtres étaient quelque peu infestées (2,20 polydores par huître) lors de leur arrivée en Baie des Veys.

La croissance pondérale de ces huîtres ressemble à celle de la poche 1114, même si elle est moindre : 3,6 ‰ par jour (Figure 90). Elle ne semble pas s'arrêter, bien qu'elle commence à ralentir avant le relevage final. Lors de ce dernier, qui a eu lieu le 21 août 2001, soit un an après la mise à l'eau, les huîtres pesaient environ 74 g.

La part de la coquille dans le poids de l'animal est passée de 61 à 49 % au cours du suivi. La coquille connaît une évolution de son poids qui n'est pas continue (Figure 91). Sa croissance ralentit à partir de mars 2001 : 4,0 ‰ par jour avant et moins de 0,1 ‰ par jour après le 1^{er} mars 2001.

Ces huîtres croissent régulièrement en longueur (+ 0,6 ‰ par jour) et en épaisseur (+ 0,9 ‰ par jour) durant leur suivi (Figure 92). La croissance en largeur est en revanche stoppée à partir de décembre 2000 (3,5 ‰ par jour avant et moins de 0,1 ‰ par jour après).

Les huîtres de la poche 1116 ont donc une croissance atypique. Leur croissance semble être continue mais elle est freinée à partir de l'hiver 2000-2001 puisque la coquille cesse de croître. Les huîtres font environ 90 x 49 x 31 mm (soit une croissance de 32 % par rapport à la mise à l'eau) lors de leur relevage. Leur poids entier est alors de 74 g (+ 124 %) dont 36 g de coquille (+ 80 %) et 14 g de chair (+ 163 %). Cette dernière croît (+ 88 %) jusqu'à fin octobre – début novembre 2000 (Figure 93). Elle pèse alors environ 10 g. Puis, suite à la ponte, elle s'allège pour atteindre 6 g début février 2001 (soit une baisse de 41 %). Le poids de chair augmente ensuite (+ 137 %) lors de la reconstitution des réserves. Celles-ci n'auront pas le temps d'être utilisées puisque les huîtres sont relevées en août 2001, avant que la ponte n'ait eu lieu.

La poche 1117 a été mise à l'eau le 12 septembre 2000. Les huîtres qu'elle contenait faisaient environ 75 x 36 x 22 mm pour un poids entier de 35 g dont 23 g de coquille et 5 g de chair. Elles étaient donc un peu plus petites et légères que les huîtres de la poche 1116 mises un mois plus tôt sur le site. Elles étaient faiblement infestées (1,6 polydore par huître) et peuvent être considérées comme indemnes de polydores (deux fois moins infestées deux semaines plus tard).

La croissance pondérale s'apparente à une exponentielle (Figure 90) ; le plateau de la sigmoïde qui sert à modéliser le poids n'ayant pas été atteint. La croissance est donc lente dans un premier temps (0,8 ‰ par jour), puis elle s'accélère à partir de mars 2001 (8,3 ‰ par jour). Les huîtres atteignent ainsi un poids de 106 g lors de leur relevage le 17 septembre 2001, un an après leur mise à l'eau.

Le poids de coquille suit la même évolution avec une croissance pondérale de 0,8 ‰ par jour jusqu'en mars 2001, puis de 5 ‰ par la suite (Figure 91). La part que représente la coquille dans le poids entier de l'animal baisse donc puisque la croissance de ce dernier est plus grande. Elle passe de 66 % au début du suivi à 49 % lors du relevage final.

La croissance en longueur se calcule également sur ce modèle mais avec des taux de croissance moindres : 0,2 ‰ par jour jusqu'en mars 2001 puis 1,9 ‰ par jour par la suite (Figure 92). Les huîtres s'élargissent en revanche de façon plus continue (1,6 ‰ par jour en moyenne durant tout l'élevage). L'épaisseur de ces huîtres augmente quant à elle plus brusquement durant les mois de mai et de juin 2001. Le taux de croissance journalier est en effet de 0,2 ‰ avant cette période, de 5,7 ‰ pendant et de 0,4 ‰ après.

Les huîtres de la poche 1117 n'ont donc quasiment pas grandi en arrivant en Baie des Veys à la fin de l'été 2000. Elles ont eu une croissance essentiellement printanière et estivale en 2001. Les huîtres mesuraient environ 108 x 57 x 32 mm lors du relevage final en septembre 2001, soit une hausse de 49 % en moyenne par rapport à leur taille un an plus tôt. Elles pesaient 106 g (+ 203 %) dont 52 g de coquille (+ 126 %) et 16 g de chair (+ 200 %). Le poids de chair n'a pas augmenté dans les semaines qui ont suivi la mise à l'eau en septembre 2000 : 5 g environ jusqu'à la mi-octobre. Peut-être est-ce lié au stress de la mise à l'eau, ou à une éventuelle ponte des huîtres avant leur arrivée en Baie des Veys. Puis ce poids a augmenté de 19 % en deux semaines, atteignant ainsi les 6 g (Figure 93). Il a ensuite lentement diminué, redescendant à 5 g à la mi-janvier (-16 %). Cette lenteur laisse supposer qu'il ne s'agit pas d'une ponte mais d'une restructuration des réserves lipidiques. La baisse s'est alors accélérée (- 23 % en même pas un mois) pour atteindre un minimum de 4 g environ en février 2001 (en même temps que toutes les autres poches). Les réserves se sont alors reconstituées (+ 296 %) mais elles n'ont pas été utilisées avant le relevage. Ces huîtres n'avaient en effet toujours pas pondu à la fin de l'été 2001.

La poche 1118 a été amenée en Baie des Veys le 12 octobre 2000. Beaucoup plus légères (de 5 à 43 g de moins) et plus petites aussi que les huîtres présentes sur le point 9 (excepté par rapport à la poche 1117), les huîtres de cette poche étaient peu infestées (1,20 polydore par coquille) lors de leur mise à l'eau. Cette infestation est devenue négligeable (0,40 polydore par huître) deux semaines plus tard. Elles faisaient au départ 74 x 36 x 21 mm pour un poids entier de 30 g dont 21 g de coquille et 4 g de chair.

La croissance pondérale de ces huîtres ne démarre qu'en mars 2001 (0,7 ‰ par jour avant le 1^{er} mars). Elle est semblable à celle observée pour la poche 1117 (Figure 90) : 8,1 ‰ par jour. Mais elle se ralentit en septembre, lors du relevage de la poche 1117, passant à 2,2 ‰ par jour. Les huîtres font ainsi 90 g lors de leur relevage final le 16 octobre 2001, après avoir passé un an en Baie des Veys.

Le poids de coquille évolue de la même façon. Sa croissance pondérale journalière est de 0,3 ‰ avant le mois de mars 2001, et de 4,8 ‰ par la suite (Figure 91). L'infléchissement de la croissance ne se ressent pas beaucoup au niveau de la coquille avant le relevage final. Il faut dire qu'elle ne représente plus à ce moment là que la moitié du poids entier de l'animal (70 % lors de la mise à l'eau).

Les huîtres commencent par s'élargir en avril 2001 (le taux de croissance quotidien passe de 0,3 à 3,9 ‰), un mois après que la croissance pondérale n'ait commencé. Elles cessent de s'élargir (0,2 ‰ par jour) au moment où elles commencent à s'allonger (Figure 92), en juin (le taux de croissance quotidien passe de 0,2 à 2,4 ‰). La longueur n'augmente presque plus dès la mi-septembre (0,7 ‰ par jour). L'épaisseur des huîtres croît de 3,7 ‰ par jour de mai à juillet (0,5 et 0,3 ‰ par jour, respectivement avant et après cette période).

Les huîtres de la poche 1118, arrivées au début de l'automne 2000, n'ont commencé à croître qu'à partir du printemps 2001 et durant l'été de cette même année. Elles ont atteint la taille de 97 x 50 x 31 mm lors de leur relevage final, au début de l'automne 2001 (+ 39 % en un an). Elles pesaient alors 90 g (+ 200 %) dont 46 g de coquille (+ 119 %) et 12 g de chair (+ 216 %). Cette dernière a très légèrement augmenté lors de son arrivée en Baie des Veys (+ 4 % en deux semaines ; le poids frais est resté aux alentours de 4 g) puis a diminué lentement (- 28 % entre octobre 2000 et février 2001) pour atteindre un minimum de 3 g environ (Figure 93). D'importantes réserves se sont ensuite constituées (+ 336 %). On commence à observer une baisse du poids de chair (- 3 %) durant les deux dernières semaines qui précèdent le relevage final. Ces huîtres commençaient alors peut-être à pondre.

La poche 1119 n'a été mise à l'eau que deux semaines (et non un mois) après la poche précédente pour des contraintes de terrain. Ces huîtres étaient un peu plus légères (de 2 g) que celles de la poche 1118, et plus petites également (4 mm de moins de long et 3 mm de moins de large). Le 27 octobre 2000, elles faisaient 70 x 33 x 21 mm, pour un poids entier de 29 g dont 20 g de coquille et 3 g de chair. Elles étaient alors peu infestées (1,00 polydore par huître).

Le poids entier des huîtres n'augmente qu'à partir de mars 2001 (0,6 ‰ par jour avant), comme pour la poche 1118. Mais contrairement à cette dernière, il ne cesse d'augmenter à l'automne 2001 (Figure 90). La croissance journalière est de 8,2 ‰ entre mars et le relevage final qui a eu lieu le 12 novembre 2001. Les huîtres faisaient alors 96 g.

Il en est de même pour la coquille qui croît de 0,4 ‰ par jour avant mars 2001 et de 5,6 ‰ par jour ensuite (Figure 91).

Bien que plus petites lors de leur mise à l'eau que les huîtres de la poche 1118, les huîtres de la poche 1119 finissent par être un peu plus grandes que celles de la 1118 (Figure 92). Elles ont rattrapé leur retard en longueur entre avril et juin 2001. Avant cette période, elles ne s'allongeaient même pas de 0,1 ‰ par jour. Puis pendant, leur taux de croissance journalier est monté à 1,3 ‰, alors que la croissance était négligeable dans la poche 1118.

Elles ont alors atteint 78 mm de long, comme dans la poche 1118. S'en est suivi une période de croissance semblable à cette dernière poche (2,2 ‰ par jour). Un ralentissement est observé à partir de la mi-septembre (0,6 ‰ par jour). En ce qui concerne la largeur, elle n'augmente qu'à partir d'avril (le taux de croissance quotidien passe de 0,6 à 2,7 ‰), comme dans la poche 1118. Mais cette croissance ne cesse pas en juin. Elle se poursuit jusqu'à la mi-septembre, comme pour la longueur (elle diminue ensuite à + 0,3 ‰ par jour). L'épaisseur des huîtres n'augmente que très peu avant juin 2001 (0,4 ‰ par jour), mois à partir duquel elle croît jusqu'au relevage (2,4 ‰ par jour).

La croissance des huîtres de la poche 1119 a donc été un peu plus forte que celle de la 1118. Elle a été essentiellement printanière et estivale en 2001. Lors du relevage final, les huîtres mesuraient environ 97 x 53 x 32 mm (soit 51 % de plus qu'à la mise à l'eau) pour un poids entier de 96 g (+ 231 %) dont 51 g de coquille (+ 155 %) et 12 g de chair (+ 269 %). Le poids de chair a stagné pendant plus de trois mois, jusqu'en janvier 2001 (Figure 93). Puis il a diminué de 22 % entre la mi-janvier et début février. Il a ainsi atteint son minimum à environ 2 g. Puis d'importantes réserves se sont constituées (+ 406 %) jusqu'à début novembre, avec une légère baisse au mois d'août (- 2 % en deux semaines ; peut-être un début de ponte, à moins que cela ne soit lié à la variabilité des mesures, mais ces dernières ont été lissées). Une baisse similaire est observée durant les deux dernières semaines qui précèdent le relevage final. Il s'agit peut-être d'un début de ponte.

La poche 1120 est arrivée en Baie des Veys le 24 novembre 2000. Il s'agissait d'huîtres de 72 x 36 x 21 mm dont le poids entier était de 31 g dont 20 g de coquille et 3 g de chair. Elles étaient donc assez semblables aux huîtres de la poche 1119. Les huîtres étaient indemnes de polydores (0,80 par coquille).

La croissance pondérale de ces huîtres ne commence pas avant avril 2001 (+ 0,5 ‰ par jour avant). Les huîtres croissent alors de 9,1 ‰ par jour jusqu'à fin septembre (Figure 90). A ce moment là, la croissance est ralentie (0,3 ‰ par jour). Les huîtres atteignent ainsi le poids de 85 g lors de leur relevage, le 12 novembre 2001, quasiment un an après être arrivées en Baie des Veys.

Le poids de coquille évolue de la même façon : 0,4 ‰ par jour entre la mise à l'eau et la mi-avril, 5,9 ‰ par jour entre mi-avril et fin septembre, et 0,6 ‰ par jour ensuite (Figure 91). La part jouée par la coquille dans le poids entier de l'animal passe de 65 à 51 % au cours du suivi.

Les huîtres augmentent surtout de longueur et de largeur entre avril et août 2001 (Figure 92). Leurs taux de croissance journaliers sont respectivement de 0,2 et 0,4 ‰ avant cette période, de 1,8 et 3,0 ‰ pendant, et de 0,5 et 0,2 ‰ après. L'épaisseur croît durant un laps de temps encore plus réduit. Durant les mois de juin et de juillet, elle augmente de 5,7 ‰ par jour (0,5 et 0,3 ‰ par jour de croissance avant et après respectivement cette période).

Les huîtres de la poche 1120, après donc une période de croissance printanière et estivale, ont atteint la taille de 94 x 53 x 32 (soit 43 % de plus que lors de leur mise à l'eau) lors du relevage final. Elles avaient alors un poids de 85 g (+ 174 %) dont 43 g de coquille (+ 115 %) et 11 g de chair (+ 288 %). Le poids de chair a lentement diminué depuis la mise à l'eau, jusqu'à atteindre 2 g en février 2001 (- 30 %). Puis il a augmenté (+456 %) jusqu'en août de cette même année, atteignant alors 11 g (Figure 93). L'augmentation des réserves a ensuite été plus modérée. Le poids maximum de chair (12 g) est atteint à la mi-septembre. Une ponte semble alors avoir lieu. Elle ne doit être que partielle car la diminution de poids est faible (-10 % en un mois). Le poids de chair augmente un peu avant le relevage final mais il est toujours d'à peu près 11 g.

La poche 1121 a été déposée le 10 janvier 2001 sur le point 9, soit un mois et demi après la poche précédente. L'intervalle n'a ici pas été d'un mois en raison d'un décalage des marées de travail sur le point 9 (un peu plus tôt que prévu fin décembre et un peu plus tard début janvier). Ces huîtres, de 71 x 34 x 22 mm, pesaient 32 g dont 20 g de coquille et 3 g de chair. Leurs dimensions et leurs poids sont donc analogues à ceux des huîtres des poches 1119 et 1120. Les huîtres de la poche 1121 étaient peu infestées lors de leur mise à l'eau (1,00 polydore par animal).

Les huîtres de la poche 1121 connaissent les mêmes périodes de croissance que celles de la poche précédente. Le poids entier n'augmente donc que de 0,7 ‰ par jour avant avril 2001, puis il croît de 9,2 ‰ par jour jusqu'à fin septembre (Figure 90). La croissance journalière devient alors quasi nulle (moins de 0,1 ‰). Les huîtres pèsent 88 g lors du relevage final. Ce dernier a eu lieu le 14 mars 2002, 14 mois après que la poche ait été déposée en Baie des Veys.

La coquille se développe au même rythme mais avec un mois de décalage. Ce décalage est sûrement un artefact dû au lissage des données, car la coquille représente une part importante du poids entier de l'huître (de 63 % au début du suivi à 52 % lors du relevage final). Toujours est-il que la coquille semble ne grandir que de 0,8 ‰ par jour jusqu'à la mi-mai, puis qu'elle augmente de 6,1 ‰ par jour jusqu'à la fin octobre, et qu'ensuite elle ne croît plus que de 0,2 ‰ par jour (Figure 91).

Les dimensions des huîtres augmentent comme dans la poche 1120, si ce n'est pour la largeur qui semble croître dès l'arrivée de la poche en Baie des Veys (Figure 92). La croissance journalière passe ainsi pour la longueur de 0,3 à 2,1 ‰ à la mi-avril, puis à 0,2 ‰ après la mi-août. Pour la largeur, elle passe de 2,4 à 0,4 ‰ à la mi-août. L'épaisseur des huîtres augmente de 6,8 ‰ par jour durant les mois de juin et de juillet alors qu'elle n'augmentait que de 0,1 ‰ et moins de 0,1 ‰ par jour respectivement avant et après cette période.

Comme précédemment, la croissance de ces huîtres s'est faite durant le printemps et l'été 2001. Lors du relevage, les huîtres mesuraient 95 x 56 x 31 mm (soit 46 % de plus qu'à la mise à l'eau). Elles pesaient alors 88 g (+ 175 %) dont 46 g de coquille (+ 130 %) et 8 g de chair (+ 204 %). Le poids de chair a légèrement diminué suite à la mise à l'eau (- 10 %), atteignant ainsi un minimum de 2 g à la mi-février 2001 (Figure 93). D'importantes réserves se sont alors constituées (+420 %) jusqu'en août. La chair a alors atteint un poids d'environ 12 g. Puis la ponte a eu lieu, entraînant une baisse de 35 % du poids de chair entre août 2001 et le relevage final.

La poche 1122 a été mise à l'eau le 6 février 2001. Elle contenait des huîtres de 71 x 35 x 21 mm pour un poids entier de 32 g dont 20 g de coquille et 2 g de chair. Elles étaient morphologiquement à peu près identiques aux huîtres des poches 1119 à 1121. Aucun polydore n'a été trouvé dans les coquilles d'huîtres échantillonnées lors de la mise à l'eau.

La croissance pondérale de ces huîtres est semblable à celle des huîtres des poches 1120 et 1121. La croissance journalière passe ainsi de 0,9 à 9,4 ‰ à la mi-avril puis descend à 0,1 ‰ dès le mois de novembre (Figure 90). Lors du relevage final, le 14 mars 2002, les huîtres avaient atteint le poids de 90 g.

Comme précédemment, leur coquille s'est développée au même rythme que l'animal tout entier. La coquille contribue à hauteur de 63 à 51 % du poids entier de l'huître. Mais là encore, un décalage d'un mois est observé entre les deux courbes. La coquille augmente en moyenne chaque jour de 1,0 ‰ jusqu'à la mi-mai, de 6,1 ‰ jusqu'à la fin octobre, et de 0,2 ‰ par la suite (Figure 91).

Ces huîtres s'allongent en même temps que celles des poches 1120 et 1121 (Figure 92). Leur croissance journalière en longueur passe de 0,2 à 2,3 ‰ à la mi-avril puis à moins

de 0,1 ‰ à la mi-août. Elles s'élargissent de 3,5 ‰ par jour à partir de la mi-avril (0,8 ‰ avant), en même temps que celles de la poche 1120. Mais elles terminent d'augmenter leur largeur un peu plus tôt, dès la fin juillet (0,2 ‰ par jour). Les huîtres s'épaississent sur une période plus longue que dans les poches précédentes. Le taux de croissance journalier en épaisseur passe de 0,6 ‰ avant le mois de mai à 3,7 ‰ durant les mois de mai à août 2001. Il redescend ensuite à 0,2 ‰.

Ces huîtres ont donc eu une croissance essentiellement printanière et estivale en 2001. Lors du relevage de la poche 1122, en même temps que celui de la poche 1121, les huîtres mesuraient 93 x 53 x 33 mm (soit 47 % de plus qu'à la mise à l'eau), pour un poids entier de 90 g (+ 181 %) dont 46 g de coquille (+ 130 %) et 9 g de chair (+ 341 %). Celle-ci a pris régulièrement du poids jusqu'en août 2001 (+ 501 %). La ponte s'est déclenchée en septembre (Figure 93), provoquant donc une diminution du poids de chair (- 29 %) qui a atteint son minimum (9 g) deux semaines avant le relevage final.

La poche 1123 a été placée sur le point 9 le 7 mars 2001, soit un an après l'arrivée de la première poche (la 1111). La poche 1123 a donc été la dernière à être mise à l'eau à un mois d'intervalle des autres. Les huîtres faisaient 70 x 35 x 20 mm pour un poids entier de 32 g dont 20 g de coquille et 2 g de chair. A ce moment là, elles étaient donc similaires aux huîtres des poches 1119 à 1122. On a ainsi cinq poches qui contiennent des huîtres de même calibre et qui sont suivies parallèlement. Apparemment, seule leur date de mise à l'eau diffère. Les huîtres étaient légèrement infestées lors de leur arrivée en Baie des Veys. Elles hébergeaient alors 1,80 polydore par huître. Cet effectif n'a que peu diminué ensuite (1,40 par huître le 23 mars).

Les huîtres ont une croissance pondérale qui se déroule en même temps que celles des huîtres des poches 1120 à 1122, mais qui n'atteint que les deux-tiers de celles-ci. Elles prennent chaque jour 0,4 ‰ de leur poids jusqu'à la mi-avril, puis 6,3 ‰ de là à fin octobre, et 0,2 ‰ ensuite (Figure 90). Elles ont ainsi atteint 69 g, le 26 avril 2002, lors du relevage final de la poche.

La coquille (63 à 68 % du poids entier de l'animal) croît au même rythme (toujours avec une imprécision d'un mois dans le lissage des données). Chaque jour, elle augmente de 0,7 ‰ jusqu'à la mi-mai, de 6,7 ‰ jusqu'à la fin octobre, et de 0,3 ‰ jusqu'au relevage (Figure 91).

Les huîtres de la poche 1123 commencent d'abord par s'élargir, en même temps que celles de la poche 1122 (Figure 92). Le taux de croissance journalier en largeur passe de 1,5 à 3,8 ‰ à la mi-avril et à 0,1 ‰ fin juillet. L'épaisseur des huîtres augmente ensuite, toujours en même temps que celle des huîtres de la poche 1122 : 0,9 ‰ par jour de la mise à l'eau à mai, 4,1 ‰ par jour de mai à août, et après moins de 0,1 ‰ par jour. Les huîtres de cette poche s'allongent en même temps qu'elles s'épaississent. Durant les mois de mai à août, le taux de croissance journalier pour ce paramètre est de 2,2 ‰. Il n'est que de 0,3 ‰ avant cette période, et de moins de 0,1 ‰ après.

Les huîtres de la poche 1123 ont connu une croissance printanière et estivale en 2001. Au moment du relevage final, les huîtres faisaient 92 x 54 x 32 mm (soit 49 % de plus qu'au début du suivi), pour un poids entier de 69 g (+ 116 %) dont 47 g de coquille (+ 135 %) et 9 g de chair (+ 301 %). Cette dernière a régulièrement augmenté jusqu'en août 2001 (+ 466 %), atteignant alors 12 g (Figure 93). La ponte, qui a eu lieu en septembre, a engendré une diminution du poids de chair (- 32 %) qui a atteint son minimum (8 g) en mars 2002. Il semble que les réserves commencent alors à se reconstituer, puisque le poids de chair passe à 9 g lors du relevage final de la poche 1123.

La poche 1124 a été amenée en Baie des Veys le 29 novembre 2001, soit 8 mois et demi après la précédente mise à l'eau. Il n'a pas été attendu qu'une année complète s'écoule afin que les données obtenues se chevauchent (pendant environ 6 mois) avec au moins une poche. Ces huîtres étaient bien plus petites et plus légères que celles déjà en place. Elles faisaient 73 x 35 x 22 mm et pesaient 36 g dont 24 g de coquille et 3 g de chair. Les huîtres étaient légèrement infestées lors de leur arrivée en Baie des Veys (2,20 polydores par huître).

Elles ont commencé à prendre du poids à partir d'avril 2002, alors que les poches précédentes avaient déjà été relevées (jusqu'à la poche 1122) ou allaient l'être d'ici peu (poche 1123). Seule la poche suivante permettra donc de confirmer ou d'infirmer cette date comme étant celle du début de la croissance pondérale en 2002. Elles grossissent tout de même de 0,5 ‰ par jour avant cette date, mais le taux de croissance journalier passe à ce moment là à 4,6 ‰ jusqu'à la fin du mois d'octobre 2002 (Figure 90). Il est de nouveau de 0,5 ‰ par la suite. Le 2 décembre 2002, lors de la fin de ce suivi, un an après la mise à l'eau de la poche 124, les huîtres faisaient environ 72 g.

La coquille augmente de poids en même temps que l'animal tout entier. Elle contribue à hauteur des deux-tiers au poids entier de l'huître. Sa croissance journalière est de 0,3 ‰ avant le mois d'avril, de 4,4 ‰ jusqu'à fin octobre, puis ensuite de 0,5 ‰ (Figure 91).

La longueur des huîtres augmente surtout durant les mois d'avril à août (1,9 ‰ par jour contre 0,1 ‰ par jour avant et après cette période). La largeur augmente déjà dès le mois de mars (Figure 92). Le taux de croissance en largeur passe à ce moment là de 0,3 à 3,5 ‰ par jour. Il descend à 0,1 ‰ par jour dès la mi-juillet. L'épaisseur des huîtres augmente de 2,4 ‰ par jour sur une période un peu plus resserrée que pour la longueur, allant de mi-avril à mi-août (0,3 et 0,2 ‰ par jour avant et après cette période respectivement).

La croissance de ces huîtres en 2002, essentiellement printanière et estivale, leur a permis d'atteindre la taille de 96 x 54 x 30 mm au moment du relevage final (soit 41 % de plus qu'à leur arrivée en Baie des Veys). Elles avaient doublé de poids. Sur les 72 g qu'elles faisaient, la coquille représentait environ 25 g (+ 104 %) et la chair 10 g (+ 229 %). Le poids de chair de la poche 1124 stagne à 3 g pendant 3 mois jusqu'en mars 2002 (Figure 93), puis il passe à 14 g (+ 354 %) en juillet. La ponte ne semble commencer que fin août, réduisant le poids de chair à 10 g en octobre (- 26 %). Il stagne alors. La reconstitution des réserves n'est pas observée à la date du relevage, début décembre 2002.

La poche 1125 est la dernière des poches arrivée en Baie des Veys sur le point 9. Elle a été mise à l'eau le 14 mars 2002. Les données qu'elle permet d'obtenir se chevauchent avec la poche 1123 pendant quasiment un mois et demi. Elle permet d'améliorer la fiabilité des données acquises avec la poche 1124. Les huîtres de la poche 1125 étaient un peu plus petites (71 x 36 x 21 mm) et plus légères (31 g dont 19 g de coquille et 3 g de chair) que celles de la poche 1124 (3 mm et 6 g de moins pour la longueur et le poids entier). Les huîtres étaient indemnes de polydores à ce moment là (0,50 par huître).

L'augmentation de poids a commencé plus tardivement dans la poche 1125 que dans la poche 1124 et elle s'est terminée plus tôt également (Figure 90). La croissance pondérale journalière passe ainsi de 0,7 à 8,4 ‰ en mai, puis chute à 0,3 ‰ dès septembre 2002. La poche 1125 a été relevée en même temps que la poche 1124, le 2 décembre 2002. A ce moment là, à peine 9 mois après leur arrivée en Baie des Veys, les huîtres pesaient 67 g.

La coquille (un peu moins des deux-tiers du poids entier) croît tout de même de 1,1 ‰ par jour de la mise à l'eau au mois de mai (Figure 91). Elle augmente ensuite de 7,2 ‰ par jour jusqu'à début octobre. Sa croissance n'est ensuite plus que de 0,4 ‰ par jour.

Les dimensions des huîtres de la poche 1125 ont commencé à augmenter après celles des huîtres de la poche 1124 (Figure 92). Le taux de croissance journalier en longueur est passé de 0,5 à 2,5 ‰ à la mi-mai (un mois et demi après la 1124), puis à 0,1 ‰ dès la mi-août.

Pour la largeur, il est passé de 0,9 à 3,5 ‰ à la mi-avril et à 0,2 à partir uniquement de la mi-août (cette croissance est donc plus étalée que celle de la poche 1124). En ce qui concerne l'épaisseur des huîtres, il faut attendre la mi-juin pour que ce taux passe de 0,4 à 4,3 ‰. Il descend à 0,3 ‰ à la mi-août.

La poche 1125 confirme donc que la croissance a été essentiellement printanière et estivale en 2002. Lors du relevage final, en même temps que celui de la poche 1124, les huîtres faisaient 91 x 54 x 29 mm (+ 39 % depuis la mise à l'eau) pour un poids entier de 67 g (+ 116 %) dont 43 g de coquille (+ 126 %) et 10 g de chair (+ 231 %). Ces huîtres sont arrivées en Baie des Veys au moment où la chair des huîtres de la poche 1124 commençait à se développer (Figure 93). Elles aussi ont tout naturellement subi une augmentation de leur poids de chair. Ce dernier a atteint les 15 g en août 2002 (+436 %). La ponte de ces huîtres, en août, a provoqué une diminution du poids de chair. Il n'était plus que de 10 g lors du relevage (- 38 %).

La plupart des résultats acquis sur les différentes poches concordent pour identifier les périodes privilégiées de croissance des huîtres : de juillet à octobre en 2000, d'avril à septembre en 2001, et de mai à septembre en 2002. La croissance des lots étudiés a donc surtout été estivale et automnale en 2000, et printanière et estivale en 2001 et 2002. Les huîtres ont pratiquement triplé de poids en 2000 et 2001 et elles ont doublé de poids en 2002. En général, les coquilles représentent entre la moitié et les deux-tiers du poids entier des animaux. Ces derniers ont augmenté leur taille d'environ 40 %, quelle que soit l'année d'élevage. La plupart du temps, les réserves des huîtres se constituent à partir du mois de février (Figure 93). En 2000, les observations ne permettent pas de savoir si les réserves se sont constituées dès le mois de février ; le suivi ayant commencé après.

La ponte se déclenche à des périodes différentes selon les années : vers novembre en 2000 (précédée par une ponte partielle pour certaines), plutôt en août-septembre en 2001, et en août en 2002. Cela correspond en 2001 et 2002 aux périodes au cours desquelles la température de l'eau a atteint 19°C (Figure 94).

La présentation de la croissance dans les différentes poches fait apparaître des différences inter-poches qui sont parfois consécutives au lissage des données présenté auparavant. Ce dernier dépend en partie de la variabilité de l'échantillonnage mais permet d'aplanir celle-ci. Par exemple, l'écart de poids entre les huîtres de la poche 1123 et celles des poches 1121 et 1122 (Figure 90) est étonnant. En effet, ces huîtres ont à peu près un même poids de coquille (Figure 91) et un même poids de chair (Figure 93). Il est donc peu probable que les huîtres de la poche 1123 ne fassent que les deux-tiers du poids de celles des poches 1121 et 1122. L'impression parfois que la croissance ne s'arrête pas est elle aussi liée au lissage (poches 1114 et 1116), mais peut-être également à la baisse de la densité en huître dans les poches (fin du suivi des poches 1117 et 1119).

Il faut donc voir ces descriptions comme un moyen pour repérer les périodes auxquelles la croissance est plus forte. Une augmentation des quantités de polydores dans les huîtres au moment où leur coquille ne grandit pas et ne s'épaissit pas (poids de coquille stable) aura des conséquences plus fâcheuses sur leur qualité visuelle qu'une augmentation qui se produirait pendant leur période de croissance. Si l'huître augmente de taille mais que la coquille ne prend pas de poids, c'est que la coquille devient plus fine, et donc qu'elle devient plus vulnérable aux galeries creusées par les polydores. Ce sont là des exemples de ce qui peut être tiré comme enseignement de la comparaison des courbes de croissance des huîtres et de leur niveau d'infestation.

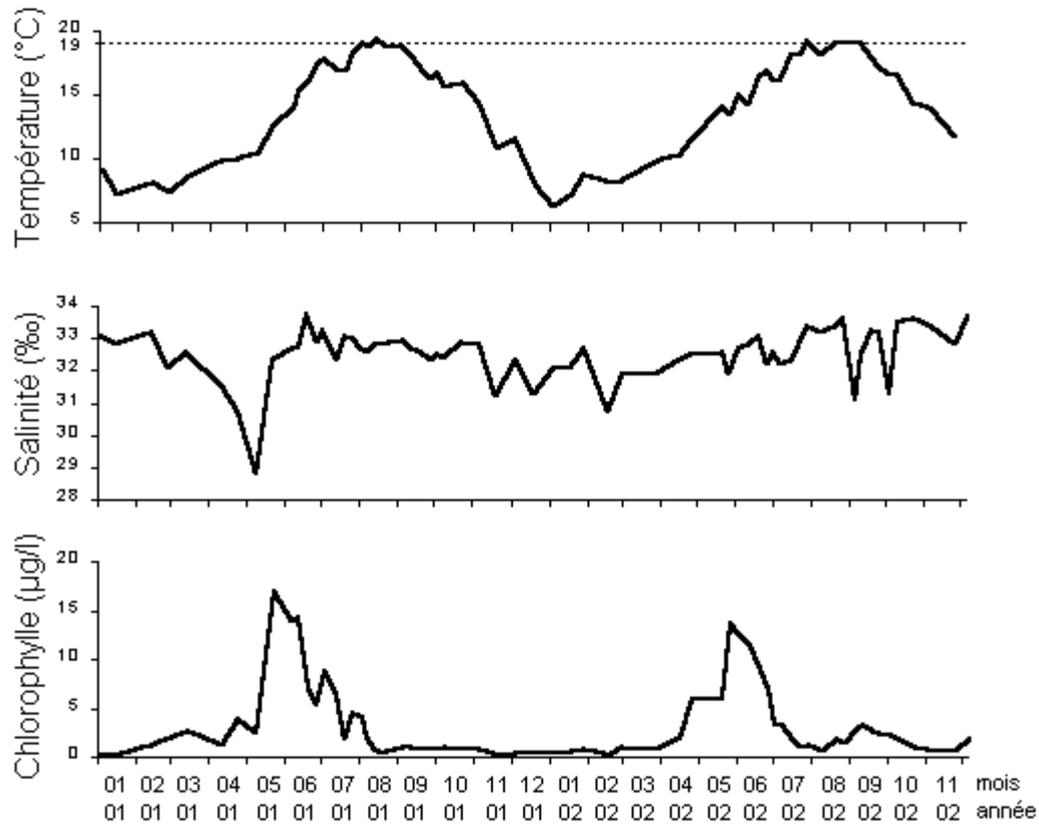


Figure 94 : Évolution de la température et de la salinité de surface, ainsi que de la teneur en chlorophylle de l'eau au large de Grandcamp (point 8) en 2001 et 2002. Les valeurs sont extraites de la base de données Quadrigé³. La ligne en pointillés correspond à la limite de 19 °C.

2 Infestation des huîtres

Comme pour la croissance, l'infestation des huîtres va d'abord être présentée poche par poche avec quelques commentaires par rapport aux poches déjà en place, puis une synthèse de ces résultats sera donnée à la fin de cette partie.

La poche 1111 a permis de bâtir uniquement 5 histogrammes effectifs-taille. Le premier correspond au prélèvement de décembre 2000, soit dix mois après le début du suivi. Il n'a pas été procédé au vermifugeage d'huîtres avant cette date car les échantillons étaient jusqu'alors congelés directement après prélèvement. Néanmoins, il est possible de délimiter certaines périodes, telles que définies précédemment, avant cette date.

Le premier prélèvement qui présente un nombre de polydores par huître significativement différent de zéro est celui de début mai 2000 (Figure 95a). C'est donc a priori la limite d'une période. Aucun renseignement sur la colonisation et la mortalité ne peut ici être fourni à propos de la période qui vient de s'écouler, faute d'histogramme.

L'effectif des parasites a augmenté pour atteindre un maximum local à la mi-juillet. La baisse observée début juillet n'est pas prise en compte car l'effectif mesuré n'est alors pas

³ Quadrigé rassemble les données issues des réseaux de surveillance gérés par l'IFREMER : voir le site <http://www.ifremer.fr/envlit> (rubrique surveillance / données).

significativement différent de zéro. Mais celle observée fin juillet doit correspondre à la limite d'une phase. Il y a donc eu une période qui s'étale sur les mois de mai à juillet 2000. Le nombre de polydores par huître est passé de 0,0 à au moins à $12,8 \pm 8,0$ (intervalle de confiance à 80 %), et il est redescendu au moins à $6,2 \pm 1,2$. Il y a donc eu là un solde légèrement positif à la fin de cette période.

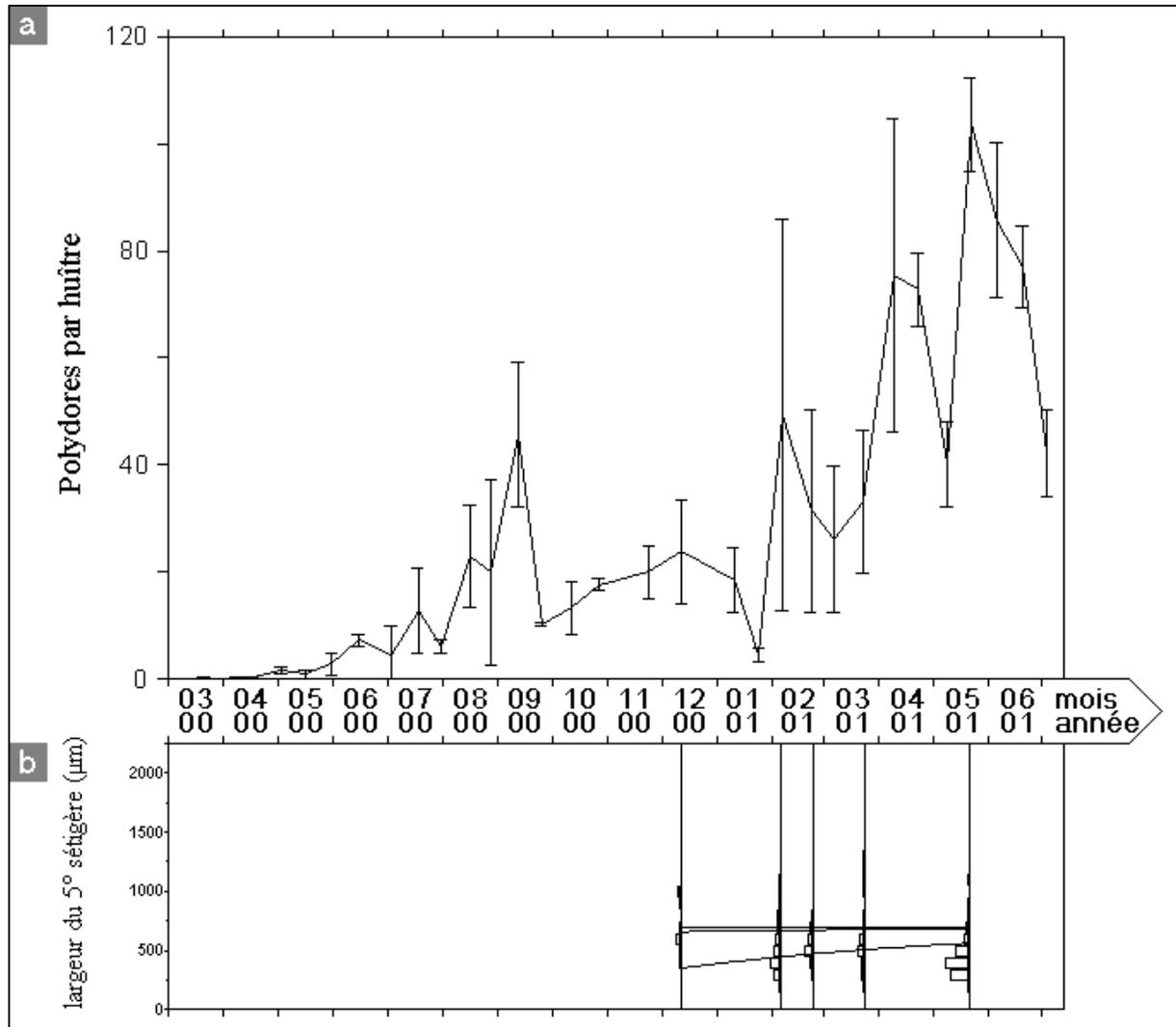


Figure 95 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1111 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de mars 2000 à juillet 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

Le nombre de polydores par huître augmenta de nouveau. La petite baisse observée fin août est trop faible et présente un intervalle de confiance trop grand pour être considérée comme une véritable diminution de leur quantité. Un maximum local est atteint en septembre ($45,6 \pm 13,5$), puis l'effectif chute fortement pour atteindre un minimum local quinze jours plus tard ($10,3 \pm 0,3$ polydores par huître fin septembre). La mortalité domine donc fortement durant cette quinzaine. La période couvrant les mois d'août et de septembre présente cependant un solde légèrement positif.

Vient ensuite une augmentation plus lente mais aussi plus longue (3 mois environ) qui permet d'atteindre un autre maximum local ($23,8 \pm 9,8$) en décembre 2000. A cette date là, il y a peu de nouvelles recrues et il y a encore des annélides âgés (Figure 95b). C'est donc une forte survie des polydores qui permet ici une augmentation de l'effectif. La chute se fait fin

janvier. La mortalité est très importante car il ne reste plus que $4,6 \pm 1,2$ polydore par coquille à ce moment là. Mais surtout, il n'y a plus du tout de nouvelle recrue puisque des polydore âgés sont présents dans l'histogramme fréquence-taille lors du prélèvement suivant. Ils constituent donc les quelques polydore observés fin janvier. A l'issue de cette période de 4 mois, allant d'octobre 2000 à janvier 2001, le nombre de polydore par huître a donc diminué.

Une forte colonisation se produit début février. Il y a alors en moyenne $49,4$ polydore par huître mais la variabilité est très grande ($\pm 36,6$), certainement parce que le prélèvement est effectué durant cette phase de forte colonisation. La mortalité domine aussitôt après cette phase (les annélides les plus âgés disparaissent des histogrammes deux semaines plus tard), et un minimum local est atteint début mars avec $26,20 \pm 13,6$ polydore par huître. La période allant de fin janvier à début mars présente donc un solde très positif.

De nouvelles recrues arrivent ensuite en mars et surtout début avril. La mortalité est très faible au début de cette période. L'infestation est à la mi-avril de $72,8 \pm 6,8$ polydore par huître. Une limite peut être placée début mai entre cette période et la suivante puisqu'un minimum local ($40,0 \pm 8,0$) est mesuré à ce moment là. Le solde est là encore positif (entre mars et début mai), mais moins qu'à la suite de la période précédente.

L'effectif de polydore par huître augmente très fortement en l'espace de deux semaines. Le 22 mai 2001, le plus grand effectif observé au cours du suivi de cette poche est atteint : $103,6 \pm 8,8$ polydore par coquille. Il y a alors une très forte colonisation et une faible mortalité. La mortalité naturelle des vers domine ensuite jusqu'au relevage final de la poche. Début juillet, $42,2 \pm 8,1$ polydore étaient présents dans chaque huître. Le solde de cette période, commencée début mai, est donc nul. Peut-être se serait-elle prolongée et le solde serait-il devenu négatif si le relevage avait été effectué plus tardivement.

La poche 1112 a amené à réaliser 6 histogrammes effectifs-taille. Le premier ne correspond qu'au prélèvement de décembre 2000 (soit 9 mois après le début du suivi de cette poche) pour les raisons évoquées précédemment. Le découpage en périodes a néanmoins été entrepris avant cette date. La présence d'histogrammes aurait facilité le travail pour les premiers mois de suivi.

Le nombre de polydore par huître devient significativement différent de zéro au mois de mai 2000 ($1,0 \pm 0,7$; Figure 96a), comme pour la poche 1111. Il s'agit donc de la limite entre deux périodes. Il n'est pas possible de donner ici les caractéristiques de la première période, qui s'est donc terminée en mai.

L'effectif de polydore augmente courant juin, puis stagne jusqu'à fin juillet. Aucune diminution n'est alors observée, contrairement aux observations faites dans la poche 1111. Seule une rupture de pente est remarquée. En effet, les polydore deviennent de plus en plus nombreux dans les coquilles d'huîtres. Un maximum local est observé en septembre ($15,0 \pm 3,3$). L'effectif diminue ensuite jusqu'en octobre où un minimum local de $9,5 \pm 2,5$ polydore par huître est mesuré. La période allant de mai à octobre présente un solde positif.

Ensuite, la population de parasites augmente jusqu'en décembre. Il y a alors $20,4 \pm 11,8$ polydore par coquille. Toutes les classes d'âge sont représentées (Figure 96b). Puis la mortalité domine (les vers les plus âgés ont disparus début février) et un minimum local est mesuré fin janvier ($3,4 \pm 1,8$ polydore par huître). La période qui vient de s'écouler, d'octobre 2000 à janvier 2001, présente un solde négatif.

Les vers colonisent rapidement les huîtres en février. On trouve $24,0 \pm 4,2$ polydore dans chaque huître à la fin du mois. La mortalité est alors faible et le recrutement important. Puis les effectifs diminuent de nouveau. Début mars semble être la limite entre deux périodes. Les huîtres hébergent alors $8,8 \pm 3,3$ polydore chacune. Le solde est donc positif pour la période allant de fin janvier à début mars 2001.

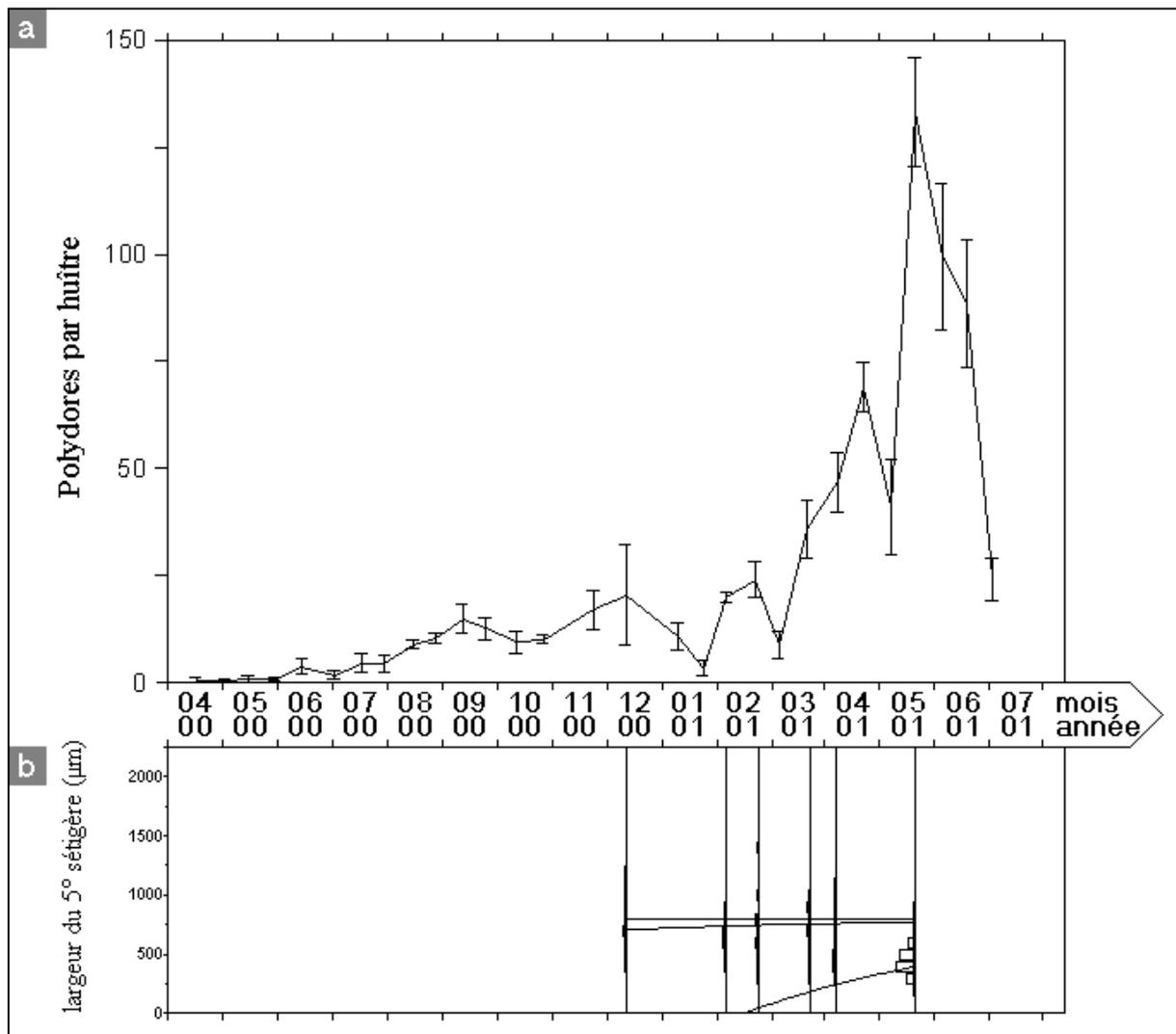


Figure 96 : Évolution du nombre de polydore par huître (a) dans la poche 1112 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys d'avril 2000 à juillet 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

Les annélides sont ensuite de plus en plus nombreux. Cette forte augmentation est le fruit d'une colonisation très importante. En avril, un maximum local à $69,0 \pm 5,9$ polydore par huître est enregistré. Puis un minimum local suit deux semaines plus tard avec $41,0 \pm 11,2$ polydore par huître. La période qui va de début mars à début mai présente donc ici un solde positif.

La dernière période qui a pu être observée, avec cette poche, commence alors. Le recrutement est considérable si on en juge par l'histogramme effectifs-taille établi à ce moment là. Elle fait beaucoup plus que compenser une mortalité qui a du être élevée puisque les vers de grande largeur ne sont pas trouvés lors des prélèvements. L'infestation maximale est donc mesurée fin mai 2001 avec $133,2 \pm 12,9$ polydore dans chaque huître. La diminution des effectifs est alors drastique puisque lors du relevage final, début juillet, seuls $24,2 \pm 5,0$ polydore étaient retrouvés par coquille. Cette période, commencée début mai, présente donc un solde négatif.

La poche 1113 a conduit à l'élaboration de 4 histogrammes effectifs-taille. Comme auparavant, le premier correspond au prélèvement de décembre 2000. Les trois autres se suivent de fin février à fin mars 2001.

Les huîtres sont dès le départ légèrement infestées ($1,2 \pm 0,3$ polydore par huître), tel que signalé dans la présentation de la poche 1113. Cette infestation augmente ensuite pour atteindre un maximum local fin juillet avec $10,4 \pm 2,2$ polydores par coquille (Figure 97a). Puis elle diminue jusqu'à un minimum local de $4,4 \pm 0,3$ à la fin août. Cette période, allant de la mise à l'eau, en mai, à fin août, se solde positivement.

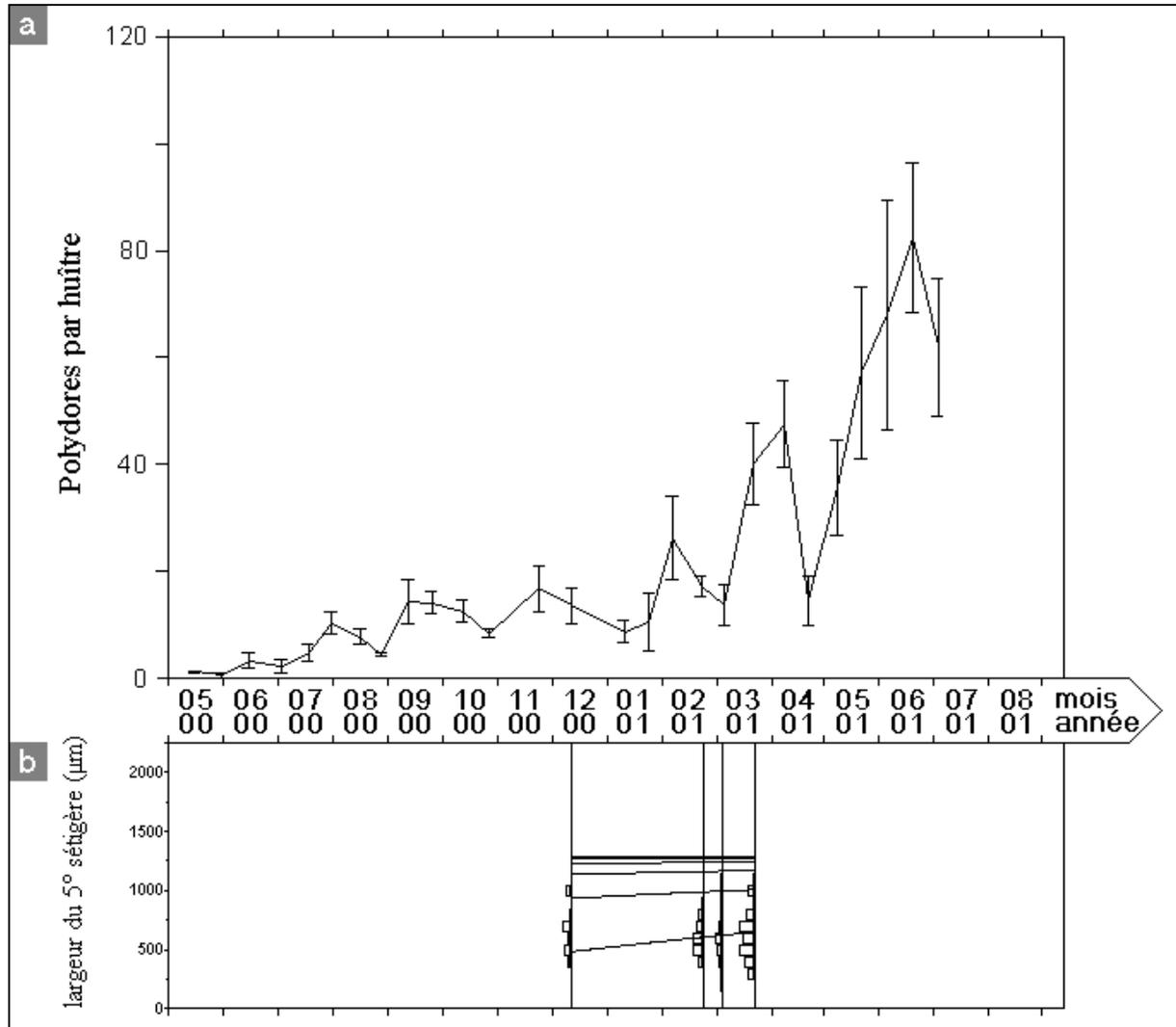


Figure 97 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1113 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de mai 2000 à juillet 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

Les effectifs augmentent en septembre, pour atteindre $14,4 \pm 4,3$ polydores par huître. Puis ils restent stables jusqu'en octobre, mois durant lequel les effectifs diminuent à nouveau légèrement. Ils sont alors de $8,4 \pm 0,8$ polydores par huître. L'existence de cette période révélée par la poche 1111, mais difficile à observer avec la poche 1112, est donc ici confirmée. Elle apparaît cependant comme décalée d'un peu plus de deux semaines par rapport à la première poche. La rupture de pente observée avec la poche 1112 au début de cette présumée période penche en faveur des limites établies avec la poche 1111. Néanmoins, une confirmation de ce choix devra être apportée avec la poche suivante (poche 1114) pour qu'il soit validé. Cette période présente un solde positif.

Les effectifs augmentent alors pour atteindre un maximum local fin novembre ($16,8 \pm 4,3$) et redescendent ensuite lentement jusqu'en janvier ($8,8 \pm 2,1$). Le décalage avec les autres poches a disparu à la fin de cette période qui semble avoir duré trois mois au lieu de quatre

comme dans les poches précédentes. Le solde est nul : au sortir de cette période, il n'y a pas plus de vers qu'à son début.

L'augmentation en février est assez importante et un maximum local est alors enregistré ($26,3 \pm 7,9$). Puis les effectifs diminuent jusqu'à début mars où il y a $13,8 \pm 3,8$ polydore par coquille. Les histogrammes effectifs-taille permettent d'étudier cette date charnière. Fin février, les extrémités de la pyramide des âges ont disparu (Figure 97b). Deux semaines plus tard, la population a en partie vieilli et de nouvelles recrues arrivent. Mais la mortalité est importante sur les classes d'âge moyennes. L'histogramme paraît par conséquent plus aplati. Deux semaines plus tard encore (à la mi-mars), les jeunes recrues ont grandi, les autres polydore ne sont pas morts et de nouvelles recrues sont de plus arrivées. Il y a donc bien un changement de période au tout début mars de l'année 2001. Cette courte période, de fin janvier à début mars 2001, se solde positivement.

La colonisation ne fait ensuite qu'augmenter, permettant d'atteindre un maximum local début avril avec $47,6 \pm 8,2$ polydore par coquille. Un minimum local est noté deux semaines après ($14,6 \pm 4,7$), signifiant donc la fin de la période. Celle-ci, présente un solde nul.

Les effectifs augmentent ensuite considérablement jusqu'en juin où le maximum enregistré pour cette poche est atteint : $82,4 \pm 13,9$ polydore par huître. Ils diminuent ensuite lors du relevage final début juillet. Le solde paraît donc positif mais le relevage n'a pas permis de constater si cette période était terminée ou non. Peut-être se serait-elle prolongée de quelques semaines et le solde serait-il devenu nul ou négatif, comme pour les deux poches précédentes.

La poche 1114 n'a permis d'établir que 2 histogrammes fréquences-taille : un début mars et un début avril 2001, durant une phase de colonisation massive associée à une faible mortalité.

Les huîtres étaient un peu infestées lors de leur arrivée en Baie des Veys ($1,0 \pm 0,4$ polydore dans chacune). Cet état est demeuré constant pendant un mois, c'est-à-dire jusqu'en juillet 2000 (Figure 98a).

Puis une rupture de pente est visible, signifiant qu'une nouvelle période commençait probablement. L'effectif a atteint un maximum local en septembre avec $11,8 \pm 4,2$ polydore par huître. La diminution qui a suivi a été lente. Un plateau est alors apparu en octobre ($7,6 \pm 1,3$), synonyme de fin de période. Cela confirme le découpage présenté avec la poche 1111. Le solde de cette période allant de fin juillet à début octobre est positif.

Après ce plateau, les effectifs ont augmenté en décembre 2000 pour atteindre $13,2 \pm 2,4$ polydore par huître. Puis une phase de mortalité très importante est apparue, amenant les huîtres à ne plus héberger que $2,6 \pm 0,9$ polydore chacune fin janvier. Cette longue période se solde donc négativement.

La période qui suit arbore, en revanche, un solde positif, comme avec toutes les autres poches présentées jusqu'alors. Le maximum atteint durant cette période est de $12,8 \pm 4,3$ polydore par huître (début février 2001). Elle se termine début mars avec $7,4 \pm 2,0$ polydore par coquille. L'histogramme effectifs-taille a alors une forme aplatie comme pour la poche 1113 à la même date (Figure 98b).

La colonisation explose ensuite. Les polydore sont ainsi $57,0 \pm 11,0$ par huître à la fin du mois d'avril. Puis un minimum local est noté début mai avec $34,6 \pm 7,1$ polydore par coquille. Cette période, allant de début mars à début mai, présente ici un solde largement positif.

La phase de colonisation qui suit est tout aussi importante que la précédente. Mais comme le bilan de la période qui vient de s'écouler était positif, le niveau d'infestation double quasiment (par rapport au maximum local précédent) et atteint le maximum enregistré avec

cette poche : $100,8 \pm 11,0$ polydores par huître. Les polydores meurent ensuite assez rapidement. Ils ne sont plus que $52,8 \pm 11,0$ par coquille lors du relevage final début juillet. Cette période, peut-être encore non achevée, présente alors un solde positif.

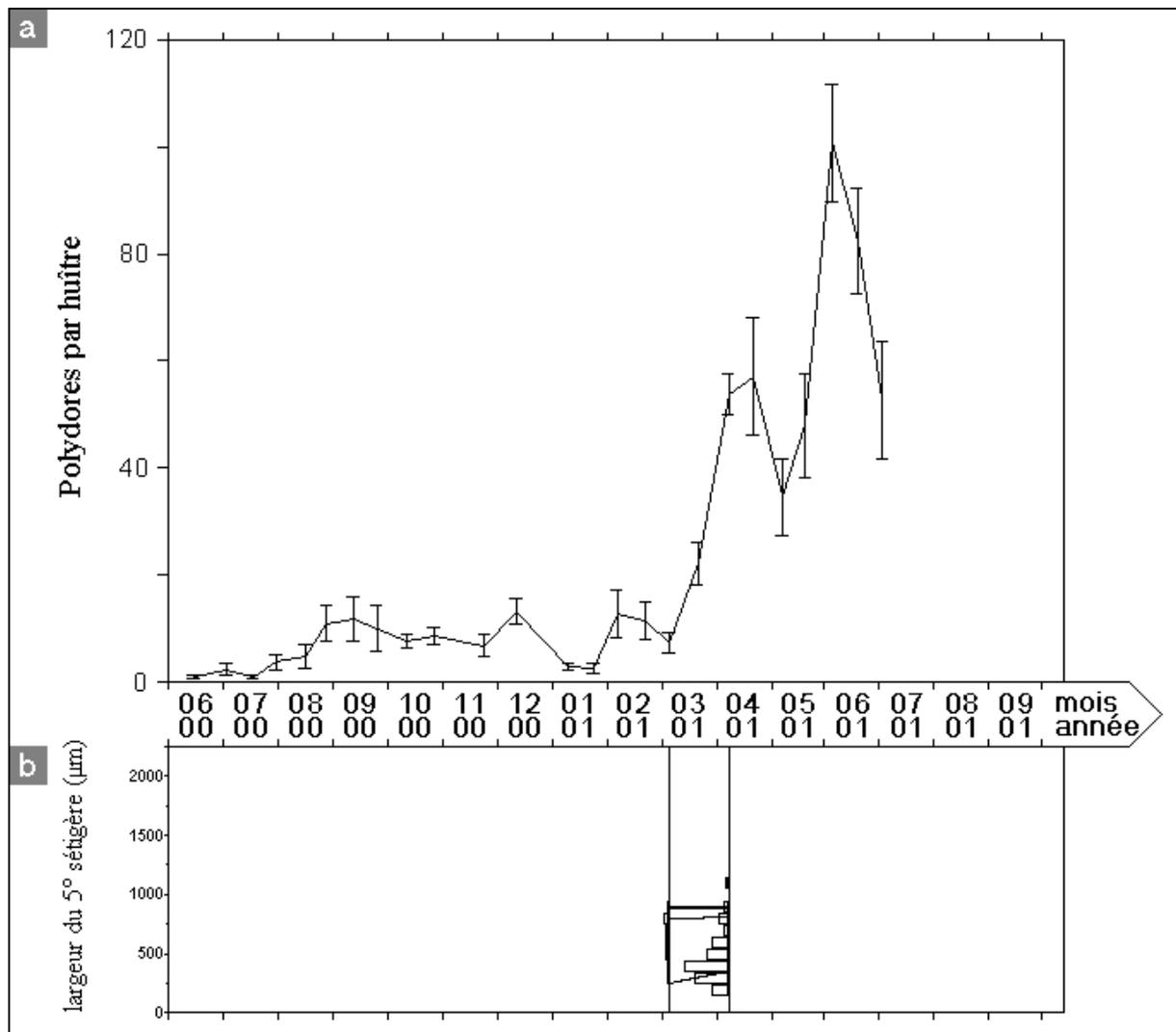


Figure 98 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1114 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de juin 2000 à juillet 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

La poche 1115 n'a permis de valider que 3 histogrammes effectifs-taille : un en février 2001, un autre un mois plus tard et un autre lors du relevage final de cette poche en juillet 2001.

Après leur arrivée en Baie des Veys, les huîtres bénéficient d'une diminution des effectifs de polydores, passant de 3,4 à 1,0 par huître ($\pm 1,7$ et $0,7$ respectivement) durant la dernière quinzaine de juillet 2000 (Figure 99a). Il s'agit donc d'une phase de mortalité.

La colonisation des huîtres par de nouvelles recrues amène le niveau d'infestation à environ $9,8 \pm 2,5$ polydores par coquille à la fin du mois d'août. Ce niveau reste constant pendant un mois puis diminue pour atteindre un minimum local début octobre ($4,6 \pm 1,0$). Cette période se termine donc par un solde positif.

Suit une période où la colonisation et la mortalité se compensent parfaitement, d'où une stabilisation des effectifs de parasites entre début octobre 2000 et fin janvier 2001.

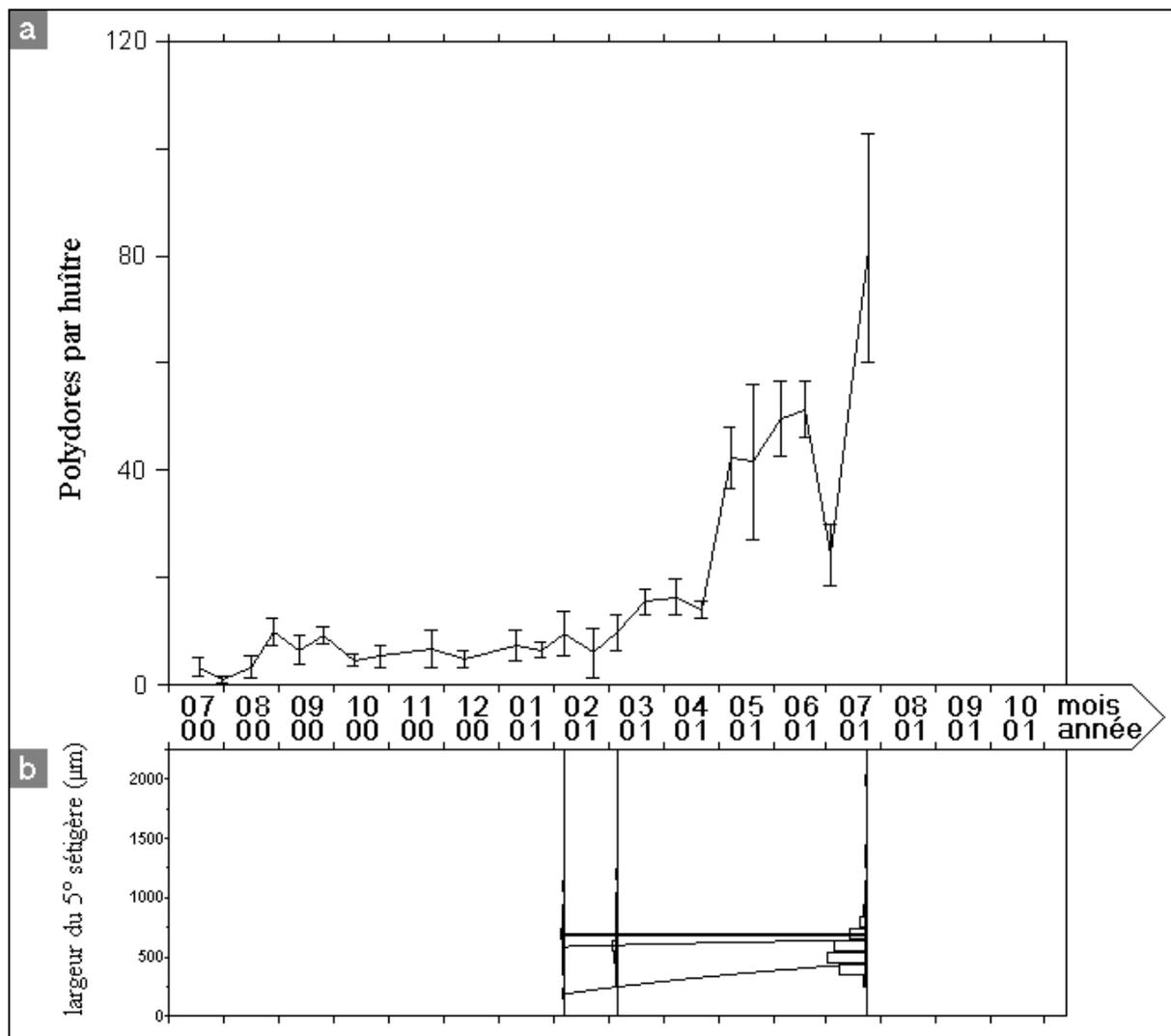


Figure 99 : Évolution du nombre de polydore par huître (a) dans la poche 1115 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de juillet 2000 à août 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

Une légère colonisation vient augmenter ces effectifs début février. Ils atteignent seulement $9,6 \pm 4,2$ polydore par huître et comprennent aussi bien de jeunes que de vieux polydore (Figure 99b). La mortalité semble affecter équitablement toutes les classes d'âge puisqu'on les retrouve toutes un mois plus tard. Une limite semble se dessiner fin février entre deux périodes. Contrairement aux poches précédentes, cette période qui va de fin janvier à fin février 2001 ne se solde pas positivement. Le bilan est nul. L'infestation n'a d'ailleurs pas été aussi importante que dans les autres poches.

L'infestation augmente ensuite de façon plus significative, stagne un peu pendant deux semaines et atteint donc $16,4 \pm 3,3$ polydore par coquille début avril. La quantité de vers diminue un peu fin avril mais le bilan de cette période est positif.

Puis la colonisation devient conséquente, amenant les effectifs de polydore à $51,4 \pm 5,3$ par coquille en juin. La baisse du recrutement ne permet plus de compenser la mortalité et les effectifs tombent à $24,3 \pm 5,7$ début juillet. Cette période se solde positivement.

Le dernier prélèvement présentait la plus forte infestation du suivi pour cette poche ($81,4 \pm 21,2$). Une phase de colonisation s'est donc produite fin juillet. L'histogramme effectifs-taille fait bien ressortir que la mortalité n'a pas été totale sur les plus vieilles classes d'âge et que l'augmentation des effectifs est due à une colonisation très positive.

La poche 1116 a mené à la construction de 5 histogrammes effectifs-taille. Le premier correspond à début mai 2001, tandis que les autres se succèdent à partir de fin juin jusqu'au relevage en août.

Ces huîtres étaient quelque peu infestées lors de leur arrivée en Baie des Veys ($2,2 \pm 1,9$ polydore par coquille). Cette infestation n'a pas diminué dans les semaines qui suivirent et elle a même légèrement augmenté pour atteindre $5,4 \pm 1,4$ polydore par huître fin septembre 2000 (Figure 100a). La baisse qui a suivi était légère. Le minimum local était à $3,2 \pm 0,9$ polydore par coquille début octobre. Cette période qui s'achève donc début octobre présente un solde positif.

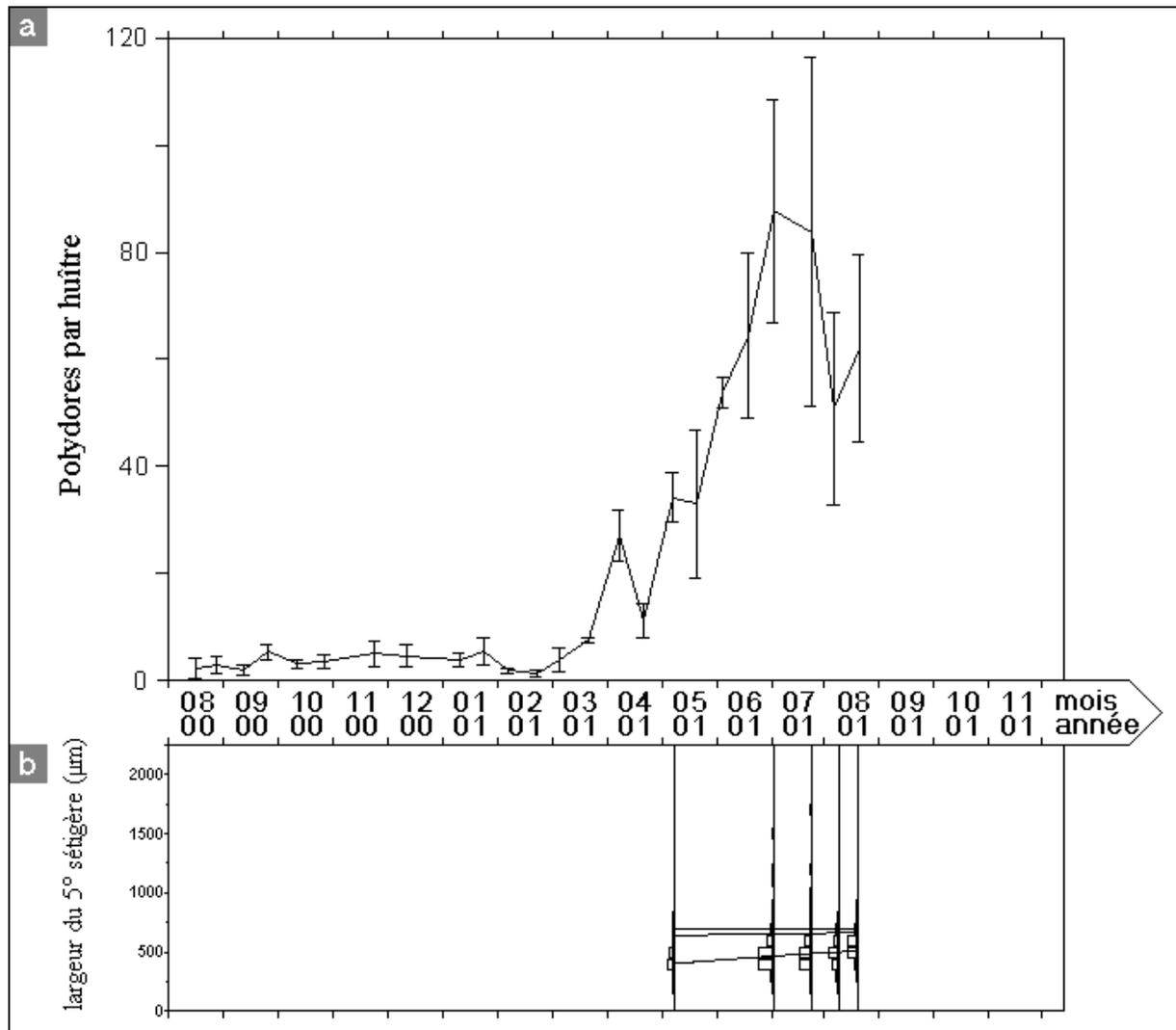


Figure 100 : Évolution du nombre de polydore par huître (a) dans la poche 1116 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys d'août 2000 à août 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

La longue phase qui suit est caractérisée par un équilibre entre mortalité et colonisation jusqu'à fin janvier où l'effectif chute pour atteindre $1,8 \pm 0,6$ polydore par coquille début février. Cette période présente donc un solde négatif.

Les effectifs stagnent ensuite en février.

Puis les effectifs augmentent début mars pour atteindre un maximum local début avril avec $27,0 \pm 4,7$ polydores par coquille. Ils retombent fin avril avec $11,3 \pm 3,2$ polydores dans chaque coquille (les plus vieilles classes d'âge disparaissent). Le solde de cette période, allant de début mars à fin avril 2001, est donc positif.

Puis la colonisation ne cesse d'augmenter, tandis que le reste de la population vieillit (Figure 100b). Le maximum absolu de cette série de donnée est atteint début juillet avec $87,8 \pm 20,8$ polydores par huître. Cet effectif stagne durant le mois de juillet puis diminue début août ($50,8 \pm 18,1$), clôturant une période dont le solde est très positif. Les plus vieilles classes d'âge ont alors disparues.

L'effectif des parasites augmente de nouveau lors du relevage final.

La poche 1117 a conduit à la réalisation de 7 histogrammes effectifs-taille. Comme précédemment, le premier correspond à début mai 2001, tandis que les autres se succèdent à partir de fin juin jusqu'au relevage qui a lieu cette fois en septembre 2001.

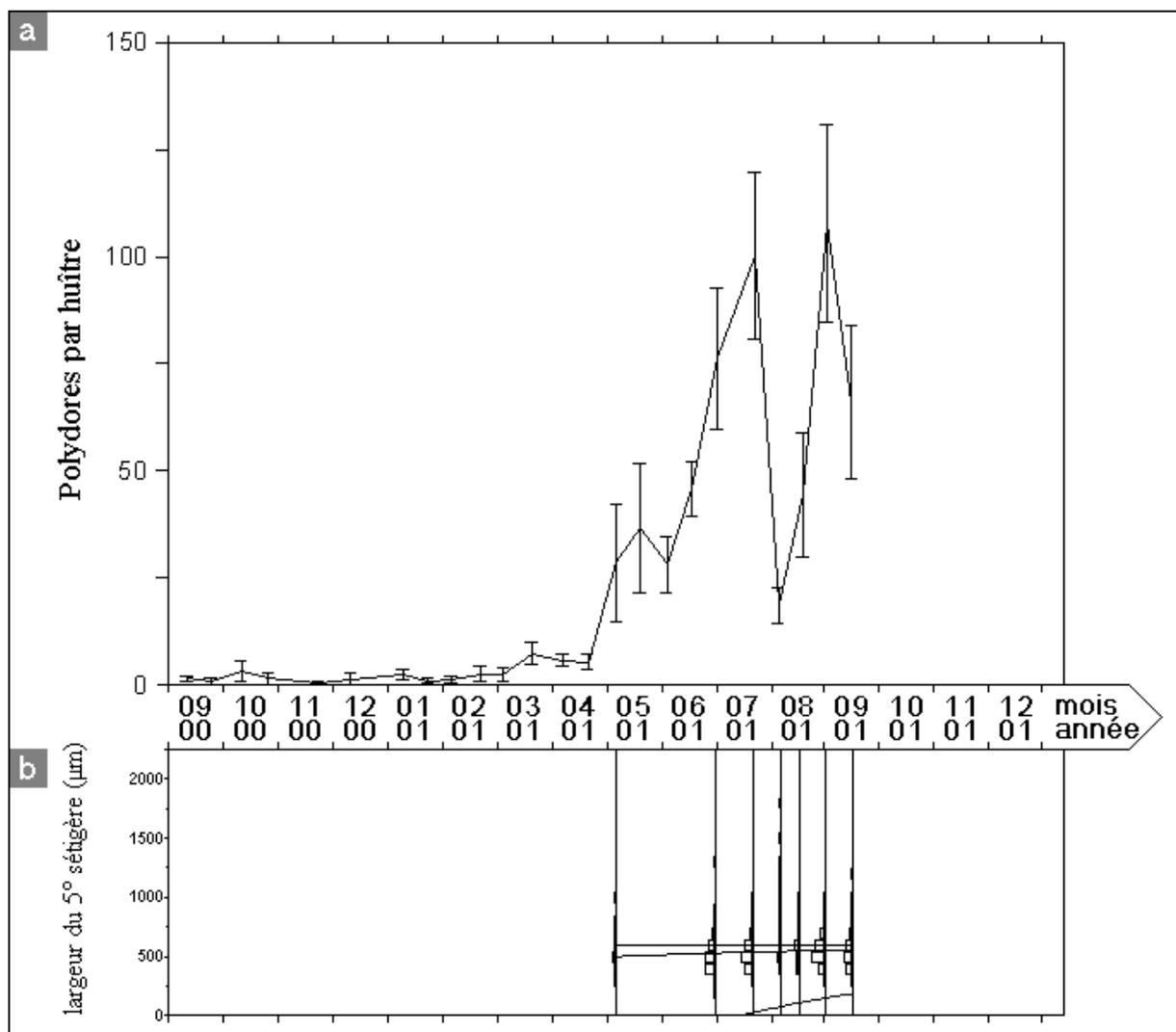


Figure 101 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1117 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de septembre 2000 à septembre 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

L'infestation des huîtres par les polydores a diminué de moitié dans les deux semaines qui suivirent la mise à l'eau en septembre 2000. Puis elle a augmenté début octobre ($3,2 \pm 2,3$ polydores par huître). On peut donc situer une limite entre deux périodes à ce moment là, d'autant que les autres poches ont permis d'en voir une ici également. Mais les choses ne sont pas très évidentes avec cette poche. Les effectifs de polydores restent en effet peu élevés jusqu'en mars 2001 (moins de 3,2 par huître ; Figure 101a). Les limites qui avaient été trouvés grâce aux autres poches peuvent s'appliquer mais sont donc ici incertaines. C'est par exemple le cas fin janvier où certes l'effectif représente un minimum local mais où la différence est très faible avec les maxima locaux précédent et suivant. Il y avait d'ailleurs un autre minimum local dans cette série fin novembre.

Début mars, une rupture de pente signale le début d'une nouvelle période qui semble se terminer fin avril avec un solde légèrement positif. Les huîtres hébergent alors chacune $5,4 \pm 1,7$ polydores.

Lors du prélèvement suivant, de nouvelles recrues se remarquent (Figure 101b) tandis que les vers plus âgés demeurent encore dans les coquilles. Un maximum local à $36,6 \pm 15,1$ est enregistré en mai, suivi d'une baisse dont il est difficile de dire s'il s'agit d'une limite de période. Les poches précédentes n'ont pas amené à détecter de changement de période à ce moment là. Il est donc peu probable que cette baisse soit significative, d'autant que les histogrammes effectifs-taille des prélèvements suivants montrent l'existence de vieux annélides. On considère donc que le maximum local de $100,4 \pm 19,5$ polydores par huître qui est noté fin juillet fait parti de cette période. Celle-ci se termine début août avec un minimum local de $18,6 \pm 4,1$ polydores par coquille. La mortalité ne touche quasiment pas les plus vieux annélides. Le recrutement est très faible durant cette période. Son solde est donc nul.

Les polydores les plus âgés meurent ainsi qu'une partie de toutes les classes de taille (les histogrammes de début et de mi-septembre sont presque identiques) mais la colonisation est telle qu'un nouveau maximum local est atteint début septembre (du même ordre que le précédent maximum local) : $107,8 \pm 23,0$. L'infestation diminue ensuite lors du relevage final à la mi-septembre. Cette période se solde donc positivement. Mais elle n'est peut-être pas achevée.

La poche 1118 a amené à bâtir 8 histogrammes effectifs-taille lors de prélèvements consécutifs de début juillet 2001 jusqu'au relevage à la mi-octobre.

L'infestation des huîtres est devenue négligeable deux semaines après la mise à l'eau en octobre 2000. Elle augmente ensuite et se stabilise entre fin novembre et début décembre à $2,6 (\pm 1,8)$ polydores par coquille (Figure 102a). Puis tous les polydores disparaissent (du moins dans les huîtres prélevées) début janvier. Les coquilles sont donc vierges de polydores lorsque cette longue période s'achève. C'est un bilan négatif.

La période qui suit présente un maximum local début février avec $3,4 \pm 1,8$ polydores par coquille. Le minimum local n'est pas très différent de zéro ($0,80 \pm 0,75$) début mars. On peut dire que cette période se conclut par un bilan nul.

L'infestation augmente en avril ($6,8 \pm 3,1$) et diminue deux semaines plus tard pour atteindre $2,2 \pm 0,9$ polydores par coquille. Le bilan de cette période, de début mars à fin avril, est très légèrement positif, pour ne pas dire quasi-nul.

L'infestation augmente ensuite jusqu'à fin juillet ($49,4 \pm 25,9$) avec une petite baisse analogue à celle observée dans la poche précédente début juin. En effet, même si les recrutements ne sont pas très élevés, la mortalité est faible, d'où une augmentation des effectifs. (Figure 102b). Le minimum local atteint par la suite est de $15,0 \pm 2,1$ polydores par huître début août. Il est la conséquence d'une colonisation de plus en plus faible associée à une mortalité stable. Le solde de cette période est donc positif.

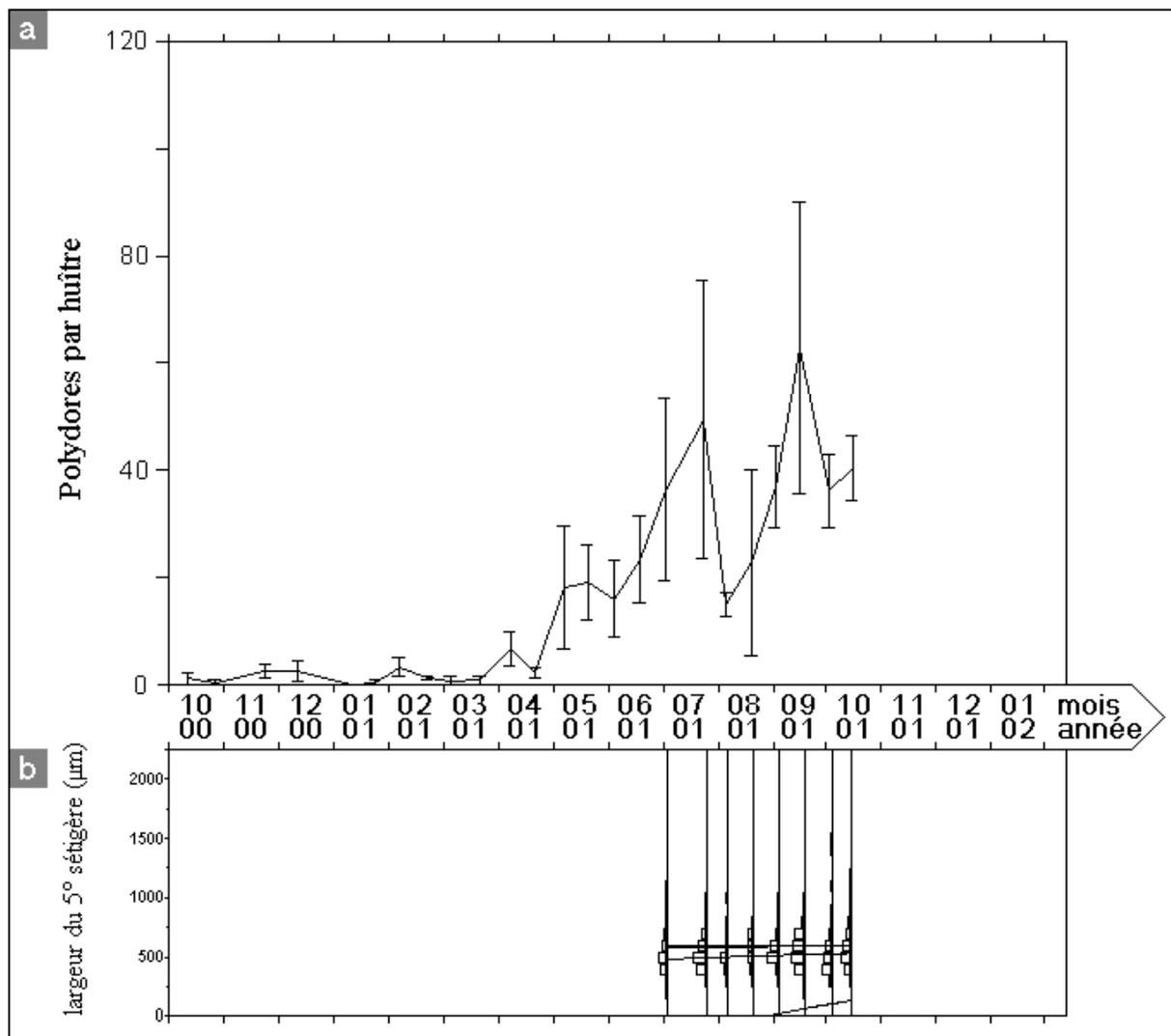


Figure 102 : Évolution du nombre de polydore par huître (a) dans la poche 1118 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys d'octobre 2000 à octobre 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

Une nouvelle période débute alors avec un maximum absolu de $62,8 \pm 27,1$ polydore par huître en septembre qui est le fruit d'une très forte colonisation. Il s'ensuit un minimum local début octobre à $36,2 \pm 6,7$ polydore par huître. Le solde de cette période allant de début août à début octobre 2001 est donc positif.

De nouvelles recrues colonisent un peu plus les huîtres lors du dernier prélèvement, et la mortalité touche toutes les classes d'âge, conduisant à la stabilité des histogrammes effectifs-taille (la population vieillit).

La poche 1119 a conduit à la validation de 10 histogrammes effectifs-taille dont le premier correspond au prélèvement de début mai et les autres aux prélèvements successifs intervenus entre début juillet et fin octobre 2001.

L'effectif de polydore par huître reste stable durant le premier mois de suivi (Figure 103a) puis augmente mais de façon pas significativement différente de zéro ($3,0 \pm 3,5$). Puis il diminue pour atteindre cette fois 0,0 fin janvier. Une période se termine donc à ce moment là. Son bilan est négatif.

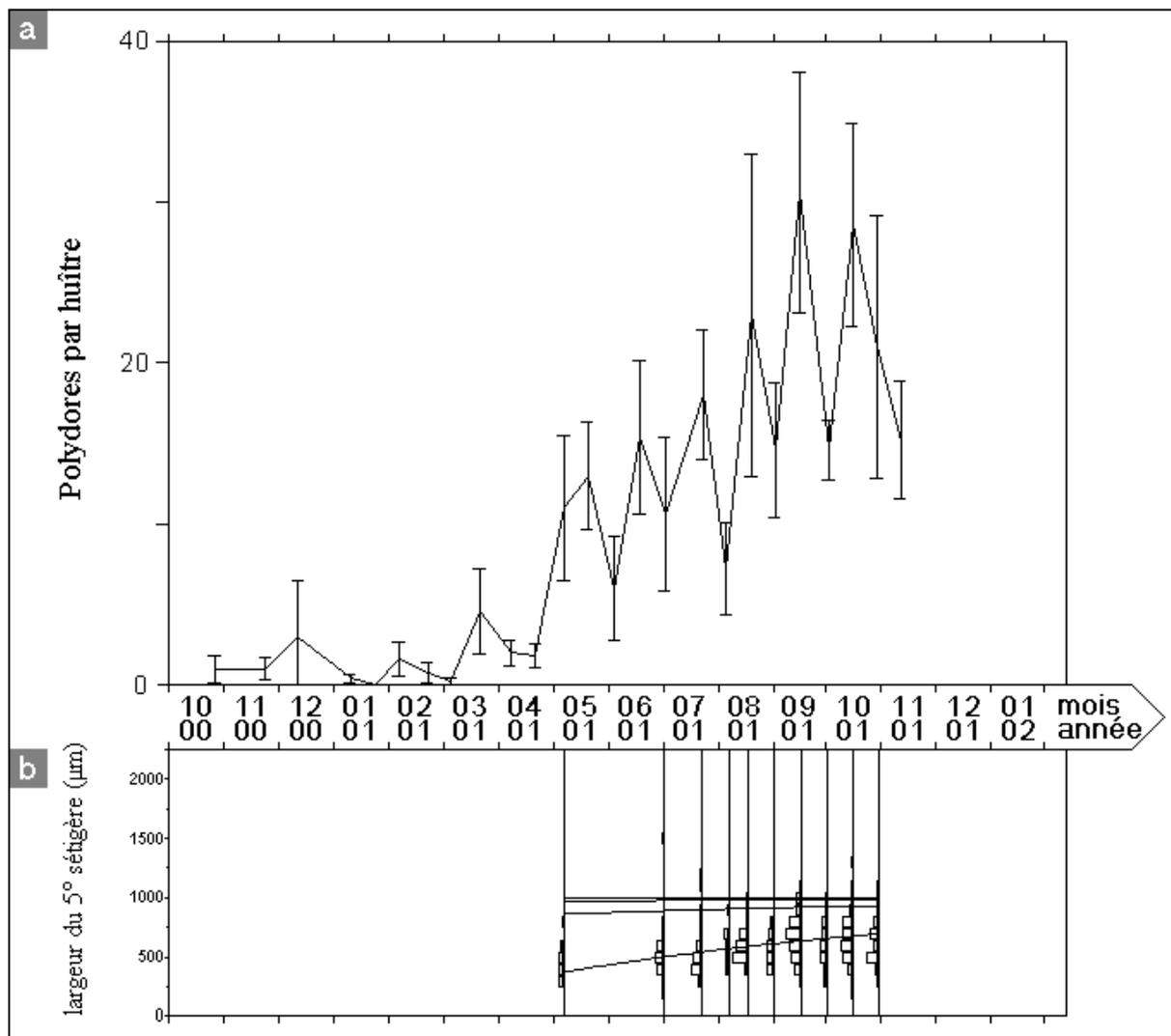


Figure 103 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1119 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys d'octobre 2000 à novembre 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

L'effectif augmente ensuite à $1,6 \pm 1,0$ début février et diminue début mars à $0,2 \pm 0,3$. Le bilan de cette période allant de début janvier à début mars est donc négatif. Mais les niveaux d'infestation rencontrés durant cette période n'ont pas été très élevés.

L'infestation augmente ensuite pour atteindre un maximum local à $4,6 \pm 2,6$ polydores par huître fin mars 2001. Elle diminue ensuite jusqu'à fin avril ($1,8 \pm 0,8$). Cette période se solde donc positivement. Mais les polydores dénombrés sont tous de jeunes recrues car l'histogramme effectifs-taille du prélèvement suivant fait ressortir la quasi-absence de polydores adultes (Figure 103b).

La période suivante démarre par conséquent sur une phase de recrutement sans mortalité apparente. Un maximum local est atteint en mai avec $13,0 \pm 3,3$ polydores par coquille, suivi d'un minimum local début juin avec $6,0 \pm 3,2$ polydores par coquille. Les minima locaux observés avec les deux poches précédentes étaient donc peut-être significatifs. Mais les points de retournement se succèdent dans cette série qui avait été défini comme une période allant de début mai à début août 2001. Les résultats obtenus coïncident avec ces limites mais il est vrai que les variations des effectifs mesurés compliquent les interprétations. Heureusement, les histogrammes effectifs-taille permettent de mieux comprendre l'évolution de l'infestation. Par exemple, le minimum local observé début juillet montre l'existence de

vieux annélides au sein des coquilles d'huîtres. En cas de forte mortalité, il est vraisemblable qu'ils auraient disparus. Les histogrammes suivants confortent le choix des coupures effectuées auparavant dans les séries de données. On considère donc là encore qu'on a une période qui va de début mai à début août. Elle présente un solde positif.

Les effectifs de polydore augmentent ensuite ($23,0 \pm 10,0$ par coquille fin août) puis diminuent aussitôt. Cette fois, la mortalité est avérée par les histogrammes. Elle n'avait pas été observée jusqu'à présent avec les autres poches présentes sur le point 9. Puis l'infestation augmente de nouveau pour atteindre le maximum absolu de cette série à la mi-septembre ($30,6 \pm 7,5$) et diminuer début octobre comme dans les autres poches ($14,6 \pm 1,8$). Le bilan de cet ensemble est positif. On peut le scinder en deux périodes. La première va de début août à début septembre et présente un solde positif. La deuxième va de début septembre à début octobre et présente un solde nul.

L'infestation augmente par la suite pour atteindre un maximum local très proche du maximum absolu ($28,6 \pm 6,3$ à la mi-octobre) et diminue alors jusqu'au relevage, permettant à cette période de se terminer sur un bilan nul. Peut-être serait-il devenu négatif si l'expérimentation s'était prolongée car, à la fin de l'année 2000, la période analogue à celle-ci s'était terminée fin janvier 2001 pour les poches qui étaient alors suivies.

La poche 1120 a mené à la réalisation de 8 histogrammes effectifs-taille échelonnés irrégulièrement entre fin juin et le relevage final intervenu à la mi-novembre 2001.

Le nombre de polydore trouvé dans chaque huître reste faible (jamais plus de $1,4 \pm 0,7$ polydore) jusqu'en mars 2001 (Figure 104a). Les découpages effectués auparavant peuvent s'appliquer sur la présente série de données mais le minimum absolu (zéro) trouvé en décembre 2000 ne correspond à aucune de ces limites. Les deux premières périodes (celle qui va de la mise à l'eau à fin janvier 2001 et celle qui va de cette fin janvier à début mars 2001) présentent des bilans nuls.

A partir de début mars, les polydore colonisent de façon importante les huîtres. Un maximum local est atteint fin avril avec $8,8 \pm 4,2$ polydore par coquille. Puis cette période prend fin début mai avec $4,8 \pm 2,6$ polydore par huître. Le solde de cette période est donc positif.

L'infestation continue d'augmenter jusqu'à un autre maximum local début juin ($16,0 \pm 3,7$) puis diminue fin juin ($8,6 \pm 2,9$). Le solde de cette courte période est positif.

Le même schéma se reproduit ensuite avec un maximum local très proche du maximum absolu de la série. On trouve en effet $35,3 \pm 21,8$ polydore par huître fin juillet, puis $9,4 \pm 4,7$ polydore par huître à la mi-août. On trouve de vieux annélides dans les coquilles, mais aussi de nouvelles recrues début juillet (Figure 104b). Lors du maximum local, les polydore les plus vieux ne meurent qu'en partie et les jeunes polydore sont nombreux, d'où cette augmentation de leur effectif. Lors du minimum qui suit, les polydore les plus âgés sont morts et il n'y a presque pas de nouvelles recrues. Le solde de cette période est nul.

L'infestation repart à partir de ce moment là pour atteindre un maximum local proche du précédent et du maximum absolu de la série : il y a $32,0 \pm 5,6$ polydore par coquille en septembre. En effet, il y a beaucoup de nouvelles recrues et pas de mortalité. On ne compte plus que $13,6 \pm 6,6$ polydore dans chaque coquille au début du mois d'octobre. Le bilan est positif en cette fin de période.

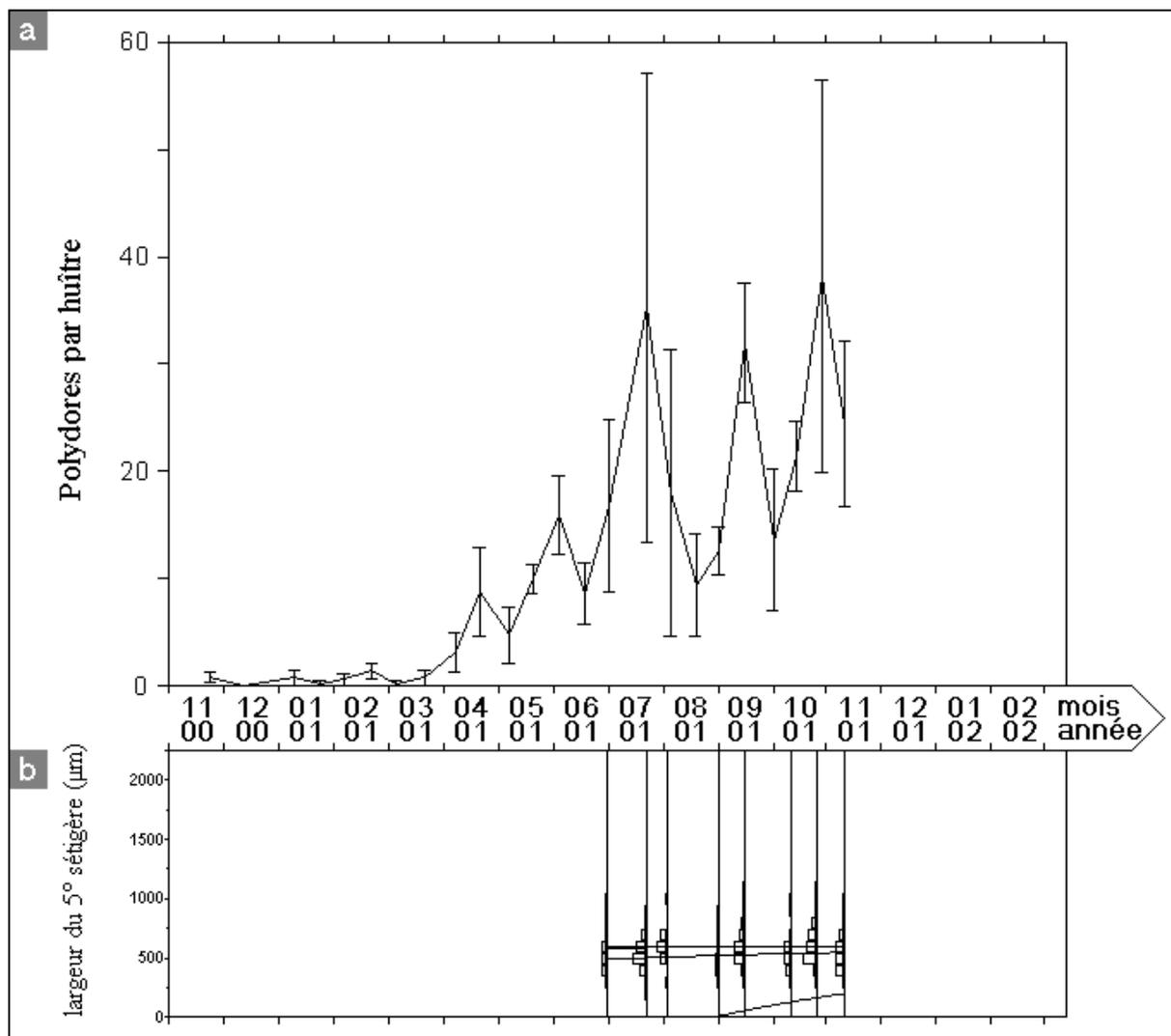


Figure 104 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1120 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de novembre 2000 à novembre 2001. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

Puis les effectifs de polydores augmentent de nouveau (recrutement élevé et pas de mortalité) pour atteindre le maximum absolu cette fois avec $38,2 \pm 18,3$ animaux par huître fin octobre. Lors du relevage final de la poche, deux semaines plus tard, ces effectifs avaient diminué, bien qu'un grand nombre de jeunes polydores soient arrivées. En effet, la mortalité est alors très importante. Mais le solde apparaît comme positif. Il est probable que cette période ne soit pas achevée car elle était plus longue l'année précédente. La poche suivante permettra de déterminer si c'est encore le cas en 2001.

La poche 1121 a amené à construire 17 histogrammes effectifs-taille de juin 2001 à mars 2002 avec des lacunes en août 2001.

L'effectif des polydores dans chaque huître diminue après la mise à l'eau pour ne pas devenir significativement différent de zéro fin janvier 2001, au moment où une limite avait été placée dans les autres séries de données. Puis il augmente très légèrement et diminue aussitôt fin février pour là encore ne pas être significativement différent de zéro (Figure 105a). On a donc là deux périodes aux bilans négatifs ou nuls mais avec de très faibles effectifs (jamais plus d'un individu par huître en moyenne).

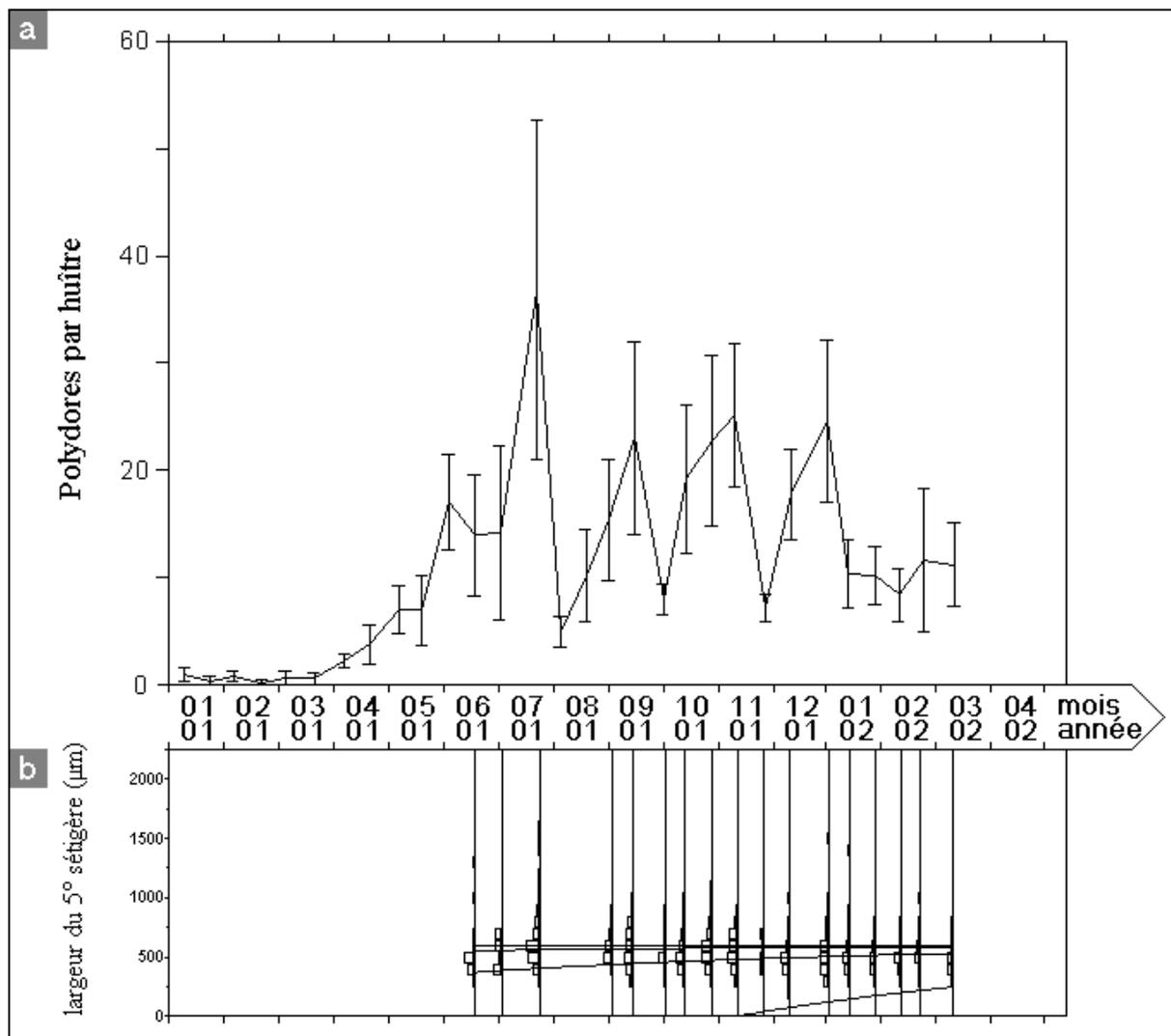


Figure 105 : Évolution du nombre de polydore par huître (a) dans la poche 1121 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de janvier 2001 à mars 2002. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

Début mars, l'effectif augmente enfin. Début mai, là où la fin d'une période avait été détectée avec les autres poches, l'effectif se met à stagner à $7,0 \pm 2,2$ polydore dans chaque coquille. Cette période se solde positivement.

Puis il augmente de nouveau entre fin mai et début juin ($17,0 \pm 4,4$) et diminue vers la mi-juin ($14,0 \pm 5,6$). Là encore, le solde est positif. Il y a du recrutement mais la mortalité commence à être plus forte (Figure 105b).

Cet effectif stagne jusqu'à début juillet (car colonisation et mortalité s'équilibrent) puis augmente pour atteindre $36,8 \pm 15,8$ polydore par coquille fin juillet. C'est le maximum absolu enregistré avec cette série. Il y a alors peu de mortalité et un fort recrutement. L'effectif chute ensuite à $5,0 \pm 1,5$ polydore. Le solde est donc négatif et équivalent au solde positif de la période précédente. La somme des deux est donc nulle.

La mortalité diminue alors et la colonisation reprend. On compte ainsi $23,0 \pm 9,0$ polydore dans chaque huître en septembre. Début octobre, l'absence de colonisation associée à une reprise de la mortalité fait que l'on ne dénombre plus que $8,0 \pm 1,4$ polydore par coquille. Le solde de cette période est positif.

La mortalité diminue de nouveau et le recrutement redémarre. On observe un maximum local début novembre ($25,2 \pm 6,7$), alors que la mortalité commence de nouveau à

se faire sentir. Celle ci augmente alors que le recrutement s'arrête, d'où un minimum local fin novembre avec $7,2 \pm 1,2$ polydores par huître. Le solde de cette période est au moins nul, si ce n'est négatif.

Les nouvelles recrues conduisent à une augmentation du nombre de polydores par huître au cours du mois de décembre, d'autant plus que la mortalité est alors nulle. Un maximum local est ainsi atteint début janvier avec $24,6 \pm 7,6$ polydores par huître. La mortalité réapparaît alors que le recrutement est faible, d'où une importante diminution des effectifs dans les deux semaines qui ont suivi le pic d'infestation. Colonisation et mortalité s'équilibrent alors plus ou moins. Un minimum local est atteint début février, rendant nul le bilan de cette période. Par la suite, mortalité et colonisation continuent de s'équilibrer plus ou moins.

La poche 1122 a permis la réalisation de 19 histogrammes effectifs-taille dont le premier lors d'un pic d'infestation début mai 2001 puis tous les autres entre fin juin 2001 et début mars 2002, avec une lacune fin novembre.

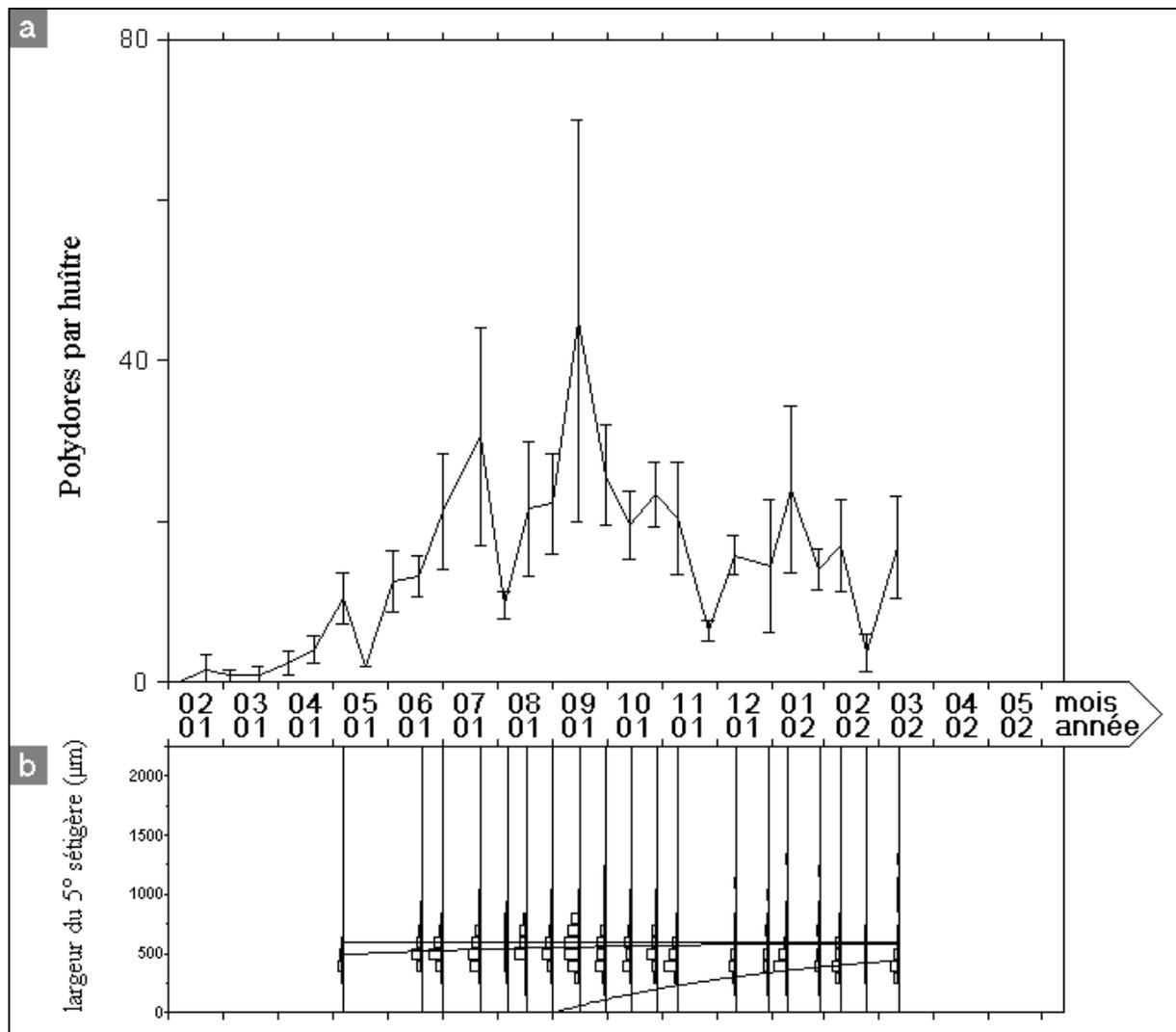


Figure 106 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1122 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de février 2001 à mars 2002. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

Les huîtres prélevées dans cette poche lors de la mise à l'eau ne contenaient aucun polydore. Celles prises deux semaines après sur le point 9 en hébergeaient quelques-uns (1,6 par huître) mais pas de façon significativement différente de zéro. Cet effectif a ensuite diminué pour atteindre un minimum local début mars, toujours pas significativement différent de zéro (Figure 106a). Le bilan de cette période paraît nul.

Vient ensuite une augmentation des effectifs jusqu'au début du mois de mai ($10,4 \pm 3,2$ polydores par huître, dont aucun ne paraît âgé selon la Figure 106b), puis une diminution au cours de ce mois, rendant le bilan que très légèrement positif ($2,0 \pm 0,0$).

Puis les effectifs augmentent pour atteindre un plateau durant la première quinzaine de juin ($13,3 \pm 2,6$). Ce plateau est peut-être le reflet d'un changement de période dont le bilan serait donc positif.

L'augmentation reprend suite à un fort recrutement. Celui-ci ne cesse pas alors que la mortalité diminue. On compte ainsi, en juillet, $30,6 \pm 13,6$ polydores dans chaque huître. Puis une mortalité touchant toutes les classes de taille intervient, ramenant ces effectifs à $9,6 \pm 1,7$ au début du mois d'août. Le bilan de cette période est négatif. Associé avec la période précédente, il devient positif.

Les polydores sont alors de plus en plus nombreux (forte colonisation et mortalité touchant uniquement les plus vieux annélides). Le maximum absolu de cette série est noté mi-septembre ($45,0 \pm 25,1$). Les effectifs diminuent ensuite à $19,6 \pm 4,3$ par coquille début octobre durant une phase où les activités de colonisation et de mortalité sont très présentes. Le bilan de cette période est positif.

La hausse qui suit est faible ($23,4 \pm 4,0$ fin octobre ; légère augmentation des recrues et légère baisse de la mortalité) et la chute suivante est forte : il ne reste plus que $6,4 \pm 1,2$ polydores dans chaque coquille à la fin du mois de novembre 2001. Le bilan de cette période est donc très négatif.

L'infestation reprend durant une phase où la mortalité est nulle début décembre. Mortalité et colonisation s'équilibrent ensuite entre deux prélèvements, puis la mortalité diminue, amenant le nombre de polydores à un maximum local ($24,0 \pm 10,4$) en janvier 2002. Les effectifs diminuent puis se stabilisent et chutent à nouveau (quasiment plus de recrutement et très forte mortalité). Fin février 2002, il ne reste plus que $3,7 \pm 2,3$ polydores par huître. Le bilan de cette période est donc négatif.

La colonisation reprend ensuite lors du relevage, alors que les polydores les plus âgés n'ont pas disparus.

La poche 1123 a permis de tracer 21 histogrammes effectifs-taille, c'est-à-dire le maximum réalisé avec une même poche durant le suivi. Le premier correspond au prélèvement de début mai 2001. Les graphiques suivants correspondent aux prélèvements consécutifs effectués entre fin juin et fin avril 2002 (avec une lacune mi-août et une autre mi-avril).

Les huîtres de cette poche étaient légèrement infestées ($1,8 \pm 1,2$ polydore par huître) lors de leur mise à l'eau et cette infestation a augmenté jusqu'à fin mai ($12,2 \pm 4,6$). Puis elle a diminué début juin 2001 ($9,4 \pm 2,9$), c'est-à-dire plus tardivement que dans les autres poches. Le bilan de cette période est positif. Aucune limite n'est visible début mai en utilisant les effectifs dénombrés (Figure 107a). Mais l'histogramme effectifs-taille (Figure 107b) suggère que la mortalité est très importante à cette époque. Dans les autres poches, une limite entre deux périodes avait été placée ici.

La mortalité est alors faible en juin 2001 dans cette poche et les recrues permettent une augmentation des effectifs : $15,8 \pm 8,1$ polydores par coquille fin juin. Les recrutements cessent quasiment en juillet et la mortalité provoque une diminution des effectifs qui atteignent un minimum local début août, en même temps que dans les autres poches ($8,2 \pm 2,1$). Le solde de cette période est nul.

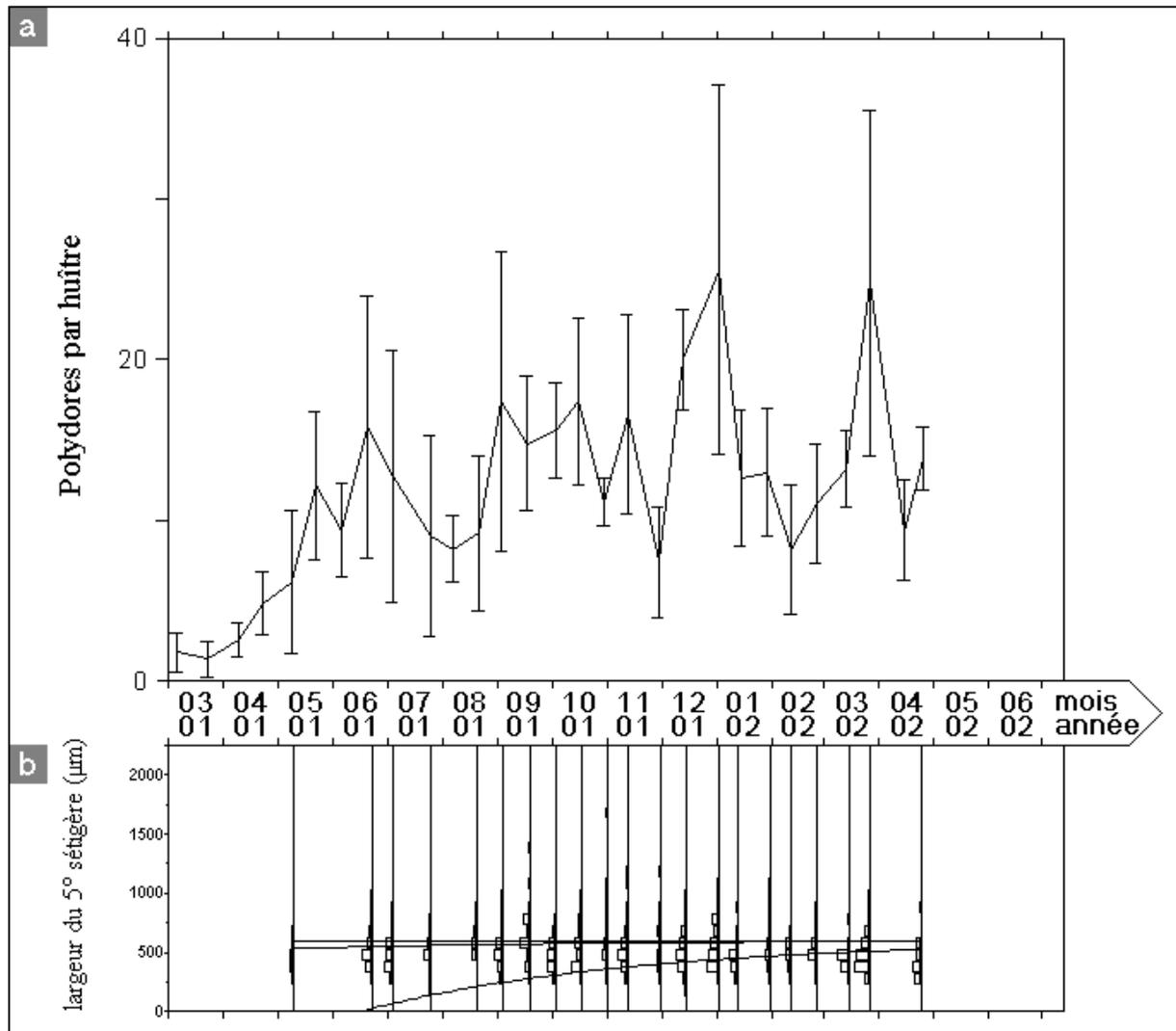


Figure 107 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1123 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de mars 2001 à avril 2002. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

La mortalité diminue tandis que la colonisation augmente. La tendance s'inverse donc et on atteint un maximum local à $17,4 \pm 9,3$ polydores par coquille début septembre. Un minimum local fait suite ($14,8 \pm 4,2$) mais les histogrammes effectifs-taille incitent à effectuer la coupure (entre deux périodes) après le prélèvement suivant. En effet, lors de ce minimum les vers âgés sont encore présents et ne disparaissent que début octobre. Lors de cet échantillonnage, les effectifs sont similaires au minimum local ($15,6 \pm 3,0$). La mortalité est au plus fort à ce moment là. Le bilan est positif à l'issue de cette période qui va de début août à début octobre.

Les effectifs augmentent alors légèrement (même niveau que le précédent minimum local) puis diminuent, augmentent de nouveau et chutent ($7,4 \pm 3,4$). Il n'est pas tenu compte

de la première baisse car lors du prélèvement suivant on dénombre une certaine quantité d'annélides qui auraient dû déjà être présents lors de cette baisse et qui n'avaient pas alors été observés à cause de la variabilité liée à l'échantillonnage. Le bilan de cette période, allant de début octobre à fin novembre 2001, est négatif.

Les polydores colonisent ensuite massivement les coquilles d'huîtres pour être environ $25,6 \pm 11,5$ début janvier 2002. C'est le maximum absolu enregistré au cours du suivi de cette poche. Puis les effectifs diminuent jusqu'à atteindre un minimum local à la mi-février 2002 ($8,2 \pm 4,0$). Plusieurs vagues de mortalité sont visibles durant cette période dont le bilan est nul.

La colonisation redémarre, surtout au mois de mars. Le maximum atteint fin mars est similaire au maximum absolu : $24,8 \pm 10,8$ polydores par coquille. Puis la mortalité augmente fortement, amenant les effectifs à $9,4 \pm 3,2$. L'histogramme correspondant au prélèvement suivant montre qu'il ne restait plus un seul annélide âgé. Tous les individus mesurés correspondaient aux nouvelles recrues arrivées lors du minimum et lors de ce dernier prélèvement. La période allant de fin février à mi-avril 2002 présente donc un solde légèrement positif.

La poche 1124 a conduit à élaborer 10 histogrammes effectifs-taille inégalement répartis entre mai et novembre 2002. Mais les effectifs de polydores déterminés permettent à eux seuls un découpage relativement facile en périodes.

L'effectif de polydores par huître reste stable pendant un mois et demi après la mise à l'eau (Figure 108a) puis augmente légèrement pour atteindre un maximum local fin janvier 2002 à $3,6 \pm 1,1$. Il diminue ensuite pour passer à zéro fin février. Le bilan de cette période est donc négatif.

Il augmente de nouveau ($2,8 \pm 1,5$ à la mi-mars) et redescend pour atteindre un plateau qui se maintient jusqu'à la mi-avril ($1,4 \pm 0,5$). Le bilan de cette période (fin février à mi-avril 2002) est positif.

Puis la mortalité diminue (Figure 108b). Les effectifs augmentent donc, d'autant que la colonisation devient plus importante fin mai. Il y a alors $14,2 \pm 8,5$ polydores par coquille. Cet effectif se maintient pendant un mois et demi, la mortalité compensant la colonisation. Puis il diminue fin juillet à $9,2 \pm 2,6$. Cette période, allant de mi-avril à fin juillet, présente un solde positif.

Le recrutement permet d'atteindre un autre maximum local fin août ($29,8 \pm 11,4$). Celui-ci se tarit tandis que la mortalité affecte les anciennes recrues. Un minimum local est observé début septembre ($19,6 \pm 4,8$), clôturant une période au bilan positif.

Le maximum absolu avec cette poche est enregistré au cours de la période suivante : $39,4 \pm 16,6$ début octobre. La chute qui suit amène à un bilan négatif. On ne trouve plus que $16,0 \pm 4,3$ polydores par huître début novembre, avec très peu de nouvelles recrues.

L'infestation reprend ensuite pour atteindre un niveau comparable au maximum absolu lors du relevage final ($39,0 \pm 9,0$ début décembre 2002).

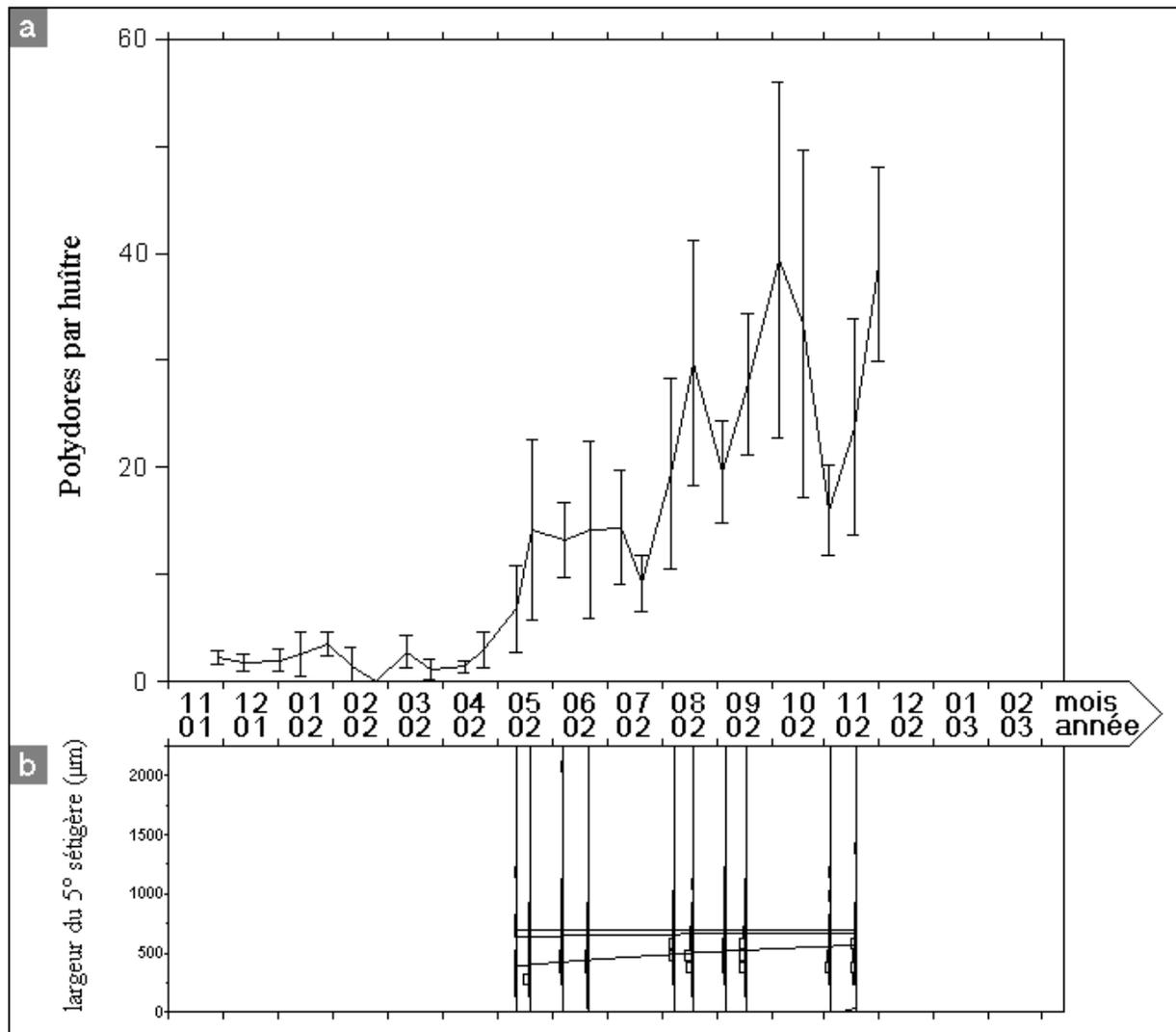


Figure 108 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1124 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de novembre 2001 à décembre 2002. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

La poche 1125 permet la présentation de 9 histogrammes effectifs-taille dont 8 consécutifs de fin août à début décembre 2002.

Le nombre de polydores diminue dans chaque huître après la mise à l'eau pour atteindre zéro à la mi-avril 2002 (Figure 109a). Cette période présente donc un solde négatif, même si elle n'a pas été observée depuis son début.

L'effectif augmente ensuite pour atteindre un maximum local à $2,8 \pm 1,9$ fin mai et il redescend à $0,6 \pm 0,8$ début juin. Ce minimum n'est pas significativement différent de zéro. Il marque une limite qui n'avait pas été vue avec la poche précédente. Puis l'effectif augmente ($4,4$) mais la variabilité est encore très importante ($\pm 4,4$). On a ensuite une légère baisse avec un minimum local qui coïncide avec la limite précédemment fixée grâce à la poche 1124. Le solde est donc positif à l'issue de cette période.

La colonisation se fait massivement au mois d'août (Figure 109b). Un maximum local est atteint début septembre : $13,6 \pm 2,3$ polydores logent alors dans chaque coquille. Puis un minimum local est noté deux semaines plus tard ($11,0 \pm 1,1$). Le solde est positif.

Le niveau d'infestation augmente de nouveau pour atteindre le maximum absolu enregistré avec les données issues de cette poche : $18,6 \pm 7,1$ polydores dans chaque coquille

à la fin du mois d'octobre. Le minimum local est observé début novembre avec $10,8 \pm 4,0$ polydores par coquille. Le bilan de cette période est nul.

Une très petite hausse est ensuite mesurée, suivi d'une baisse équivalente. On passe de 10,8 à 12,4 puis à 11,2 polydores par huître durant le dernier mois de suivi. Il s'agit là d'observations très différentes de ce qui avait été vu avec la poche 1124. Mais les histogrammes effectifs-taille confirment le fort recrutement observé avec la poche 1124 durant ce début de période. La mortalité a donc dû frapper les polydores de cette poche, contrairement à la précédente.

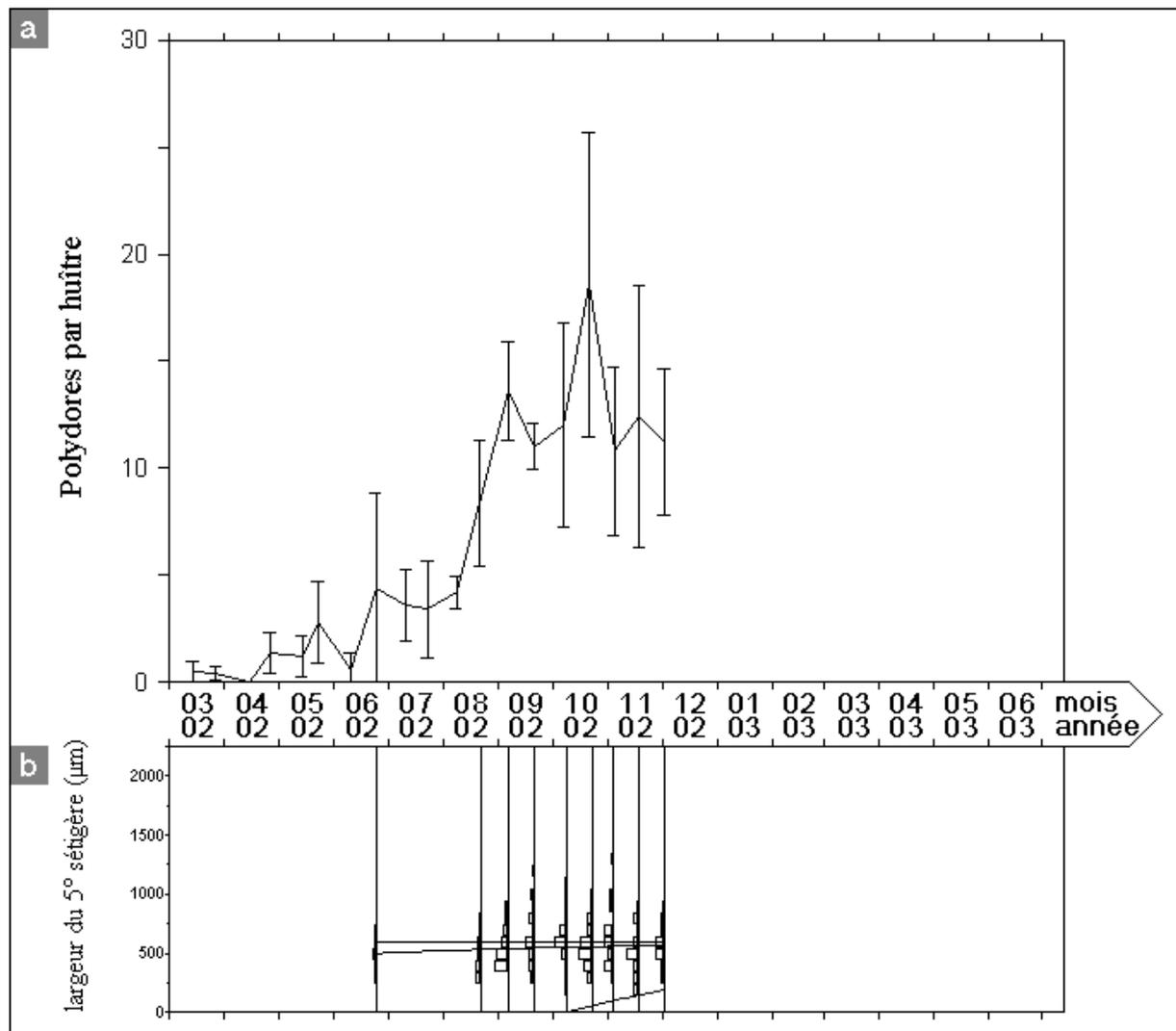


Figure 109 : Évolution du nombre de polydores par huître (a) dans la poche 1125 (moyenne \pm intervalle de confiance à 80 %) au point 9 en Baie des Veys de mars 2002 à décembre 2002. Les histogrammes effectifs taille (b) sont indiqués lorsqu'ils sont disponibles.

L'ensemble des poches suivies permet de couvrir une période de presque trois années : de mars 2000 à décembre 2002. Chaque année a été découpée en cinq périodes allant du début à la fin de l'année civile. Ces périodes, numérotées de 1 à 5, n'ont pas exactement les mêmes limites d'une année sur l'autre (Figure 110).

La période 1, hivernale, va de fin janvier à début mars en 2001, et de début décembre 2001 à fin février en 2002.

La période 2, printanière, va de début mars à début mai en 2001, et de fin février à mi-avril en 2002. En 2000, elle se termine début mai.

La période 3, printano-estivale, va de début mai à début août en 2000 et 2001. Elle est plus précoce en 2002, allant de mi-avril à fin juillet.

La période 4, estivo-automnale, va de début août à début octobre en 2000 et 2001. Elle est un peu plus courte et précoce en 2002, allant de fin juillet à mi-septembre.

La période 5, automnale, est beaucoup plus variable d'une année sur l'autre. Elle est longue en 2000, allant de début octobre à fin janvier 2001, et beaucoup plus courte les deux années suivantes, allant de début octobre à début décembre en 2001 et de mi-septembre à début novembre en 2002.

Le découpage en périodes présente donc une faible variabilité inter-annuelle. En revanche, le solde de ces périodes diffère selon les années et les poches. Seule la période 5 présente systématiquement un solde négatif ou nul.

Au cours de ce suivi, l'année 2001 est exceptionnellement riche en polydores comparée aux années 2000 et 2002. La période 3 en 2001 est en effet l'occasion d'une phase de colonisation massive des huîtres par ces polychètes.

Des différences existent également entre les poches quand ces dernières sont mises à l'eau à des intervalles de temps importants. Ainsi, le bilan de la période 1 au début de l'année 2001 est positif dans la poche 1111 et négatif dans la poche 1119. De même, la colonisation est moins importante dans la poche 1119 que dans la poche 1111 durant la période 2 en 2001 (Figure 110) : respectivement au moins 4,4 et 46,6 nouveaux polydores par huître. Mais ces huîtres sont également de taille et de poids très différents (Figures 90 à 92). Ramené par unité de poids de coquille, les résultats diffèrent encore : le gain est de $0,20 \pm 0,12$ polydores par gramme de coquille pour la poche 1119 et de $0,71 \pm 0,19$ pour la poche 1111. Deux paramètres peuvent donc expliquer la différence de l'intensité de la colonisation : le temps de résidence des huîtres en Baie des Veys et la structure des coquilles.

Les huîtres des poches 1111 et 1114 étaient en Baie des Veys depuis au moins un an sur le même site lors du pic d'infestation qui a eu lieu pendant la période 3 en 2001. On peut donc considérer que leur temps de résidence est le même. Leurs coquilles étaient toutefois différentes. Celles de la poche 1114 étaient un centimètre plus longues que celles de la poche 1111 et faisaient 3,5 g de plus. Les niveaux maximums d'infestation rencontrés dans ces poches durant cette période étaient pourtant semblables : $103,6 \pm 8,8$ polydores par huître pour la 1111 et $100,8 \pm 11,0$ pour la 1112. Chez les huîtres adultes, le temps de résidence prime donc sur la structure des coquilles. Les huîtres qui ont déjà été infestées attirent peut-être davantage de nouvelles recrues. Cette hypothèse sera vérifiée au chapitre suivant.

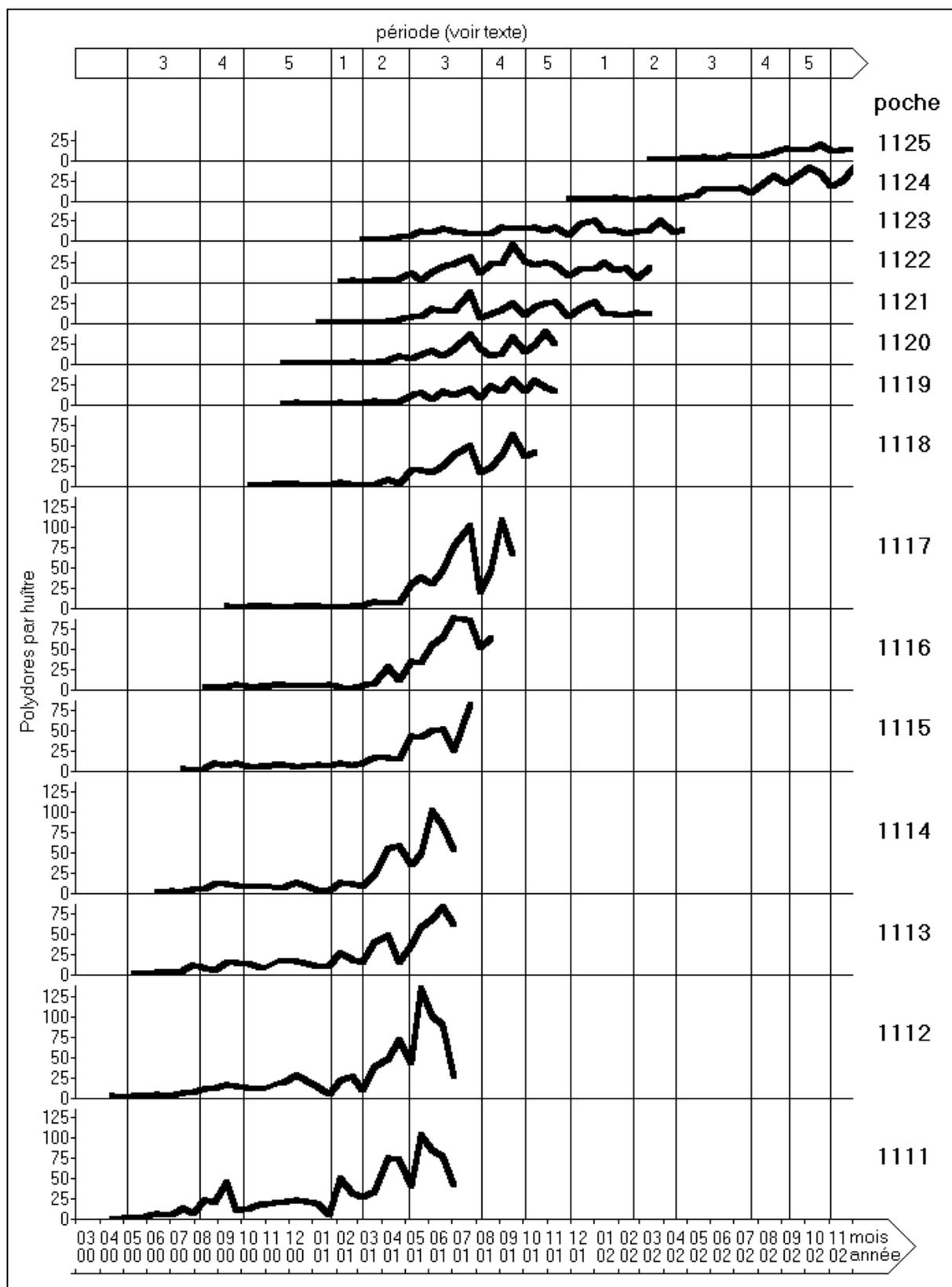


Figure 110 : Évolution du nombre de polydore par huître dans les poches 1111 à 1125 au point 9 en Baie des Veys de mars 2000 à décembre 2002. L'échelle est la même pour toutes les courbes. Le découpage en périodes (colonisation puis mortalité naturelle dominante) est expliqué dans le texte. Seuls sont reportés ici les numéros de ces périodes et leurs limites.

Durant ce suivi, les niveaux maximums d'infestation ont été observés durant la période 4 en 2000 (été), durant les périodes 3 et 4 en 2001 (printemps-été), et durant les périodes 4 et 5 en 2002 (été-automne). Seul l'hiver ne donne pas lieu à de telles observations.

L'infestation des huîtres peut se produire indifféremment durant des phases de croissance (par exemple la période 3 en 2001) ou de repos des huîtres (par exemple la période 1 en 2002). Ces dernières sont liées à la teneur en chlorophylle des eaux qui traduit en partie la richesse du milieu. En 2001 et 2002, les périodes privilégiées de croissance des huîtres correspondaient aux périodes d'abondance phytoplantonique (Figure 94). Mais ce phytoplancton profite aussi aux larves de polydores et un pic de phytoplancton se traduit ici systématiquement (en 2001 et 2002) par un pic de polydores. La profusion des annélides début mai 2001 et fin mai 2002 coïncident en effet avec la forte augmentation de la teneur en chlorophylle. Il faut donc s'attendre, puisque la reproduction des polydores a lieu toute l'année, à une colonisation des huîtres par les polydores lors des périodes de croissance des huîtres. Les polydores ne sont pas pour autant des compétiteurs trophiques des huîtres en Baie des Veys car le milieu est assez riche (Fleury *et al.*, 2003), ce qui permet de nourrir à la fois les huîtres et les autres organismes.

Le poids d'épibiontes est toujours très faible (poids humide inférieur à 1 g par huître) lors de la mise à l'eau des poches. Au cours de ce suivi, il a été constaté jusqu'à 38 g de ces épibiontes par huître (poches 1117 en septembre 2001 ; Figure 111). Il s'agit essentiellement de balanes. Il a été vu au chapitre précédent que ces organismes n'étaient vraisemblablement pas en compétition pour l'espace disponible avec les polydores. Néanmoins, ils ont été suivis afin de déterminer si leurs dynamiques de colonisation étaient liées. En effet, les polydores peuvent inhiber le recrutement de certaines espèces (Tamaki, 1985).

Le poids d'épibiontes a fortement augmenté d'août à septembre en 2000 (c'est-à-dire pendant la période 4), de mars à juillet en 2001 (c'est-à-dire pendant les périodes 2 et 3), et de juin à août en 2002 (c'est-à-dire pendant les périodes 3 et 4). Ces augmentations traduisent à la fois la croissance des épibiontes, et la colonisation des coquilles d'huîtres par de nouveaux épibiontes. Ces derniers mettent du temps avant d'acquérir un poids suffisant pour être détectées lors des pesées. Les premières balanes qui colonisent une coquille ne sont donc détectées que quelques semaines après leur arrivée. En 2001 et 2002, la colonisation des balanes a clairement précédé celle de polydores. En dehors de ces périodes, l'augmentation de l'infestation des huîtres n'est pas précédée par une augmentation des épibiontes. En 2000, l'arrivée des balanes et de polydores est concomitante. Tout comme les polydores, les balanes ne colonisent pas massivement les huîtres avant mai 2000, même dans la poche mise à l'eau en mars (poches 1111).

Lorsque les balanes meurent, leurs murailles ne se détachent pas forcément. Leur mort n'engendre donc que de faibles diminutions du poids d'épibiontes. Celui-ci est sujet à une forte variabilité individuelle. Les coefficients de variations pour cette variable dans la poche 1111 par exemple sont en moyenne de 47 %. Les diminutions sont plus prononcées lorsque le mauvais temps assure un brassage suffisant des huîtres dans les poches. Les murailles des balanes se détachent alors par frottement des coquilles les unes contre les autres. La période 5 est la seule durant laquelle, a priori, il n'y a jamais de nouveaux épibiontes. Cette période semble donc avoir une certaine constance. En effet, pour les polydores, il s'agit aussi d'une période toujours caractérisée par un solde négatif. Mais des polydores colonisent tout de même les huîtres durant cette période. Il semble donc que la dynamique de colonisation des polydores soit indépendante de celle des épibiontes.

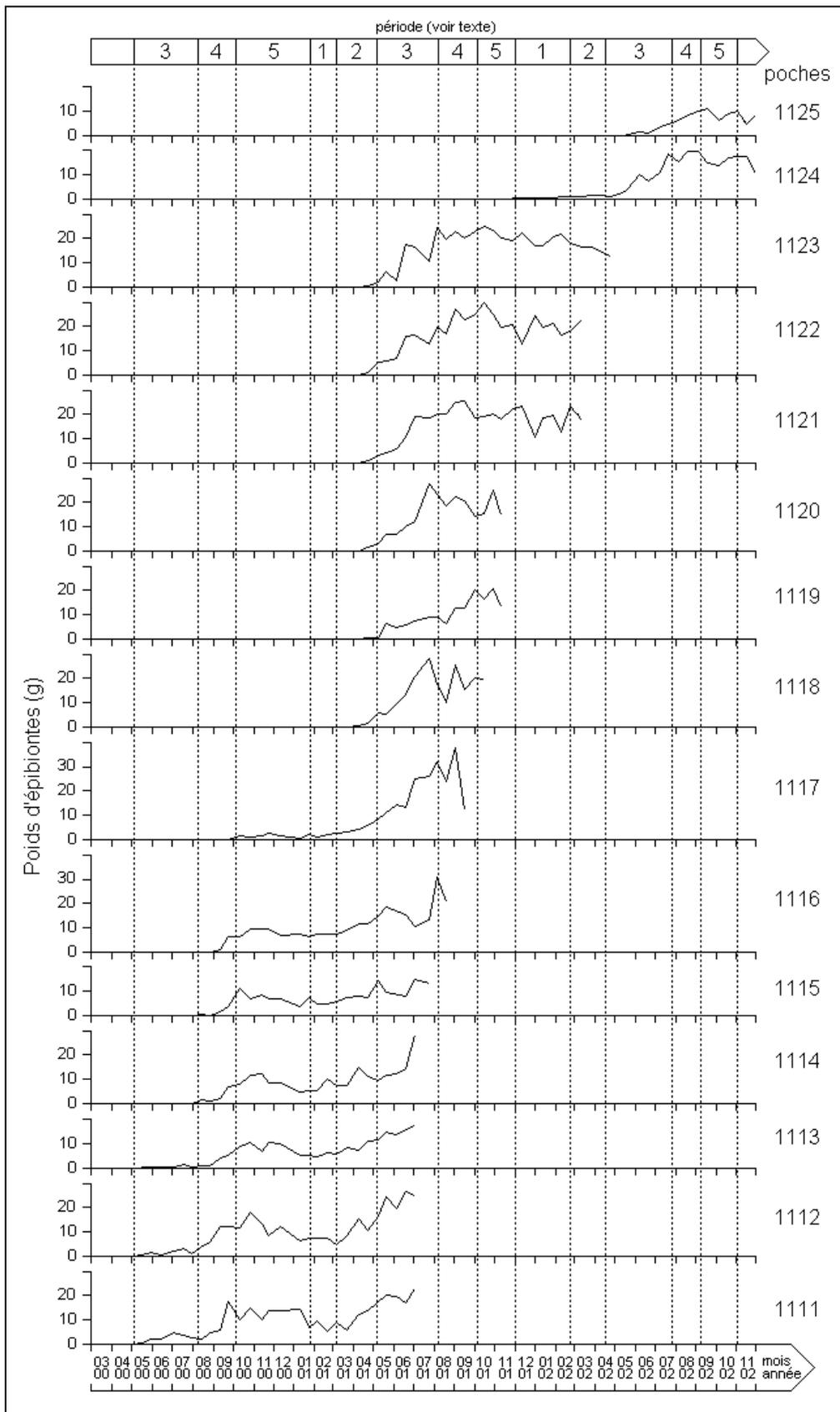


Figure 111 : Évolution du poids d'épibiontes (en grammes) des huîtres dans les poches 1111 à 1125 au point 9 en Baie des Veys de mars 2000 à décembre 2002. L'échelle est la même pour toutes les courbes. Les numéros des périodes, définies à partir du nombre de polydores par huître, et leurs limites (pointillés) sont indiqués.

3 Durée de vie des polydores

La colonisation des huîtres par les polydores a été quasi-permanente durant ce suivi. Il est donc difficile d'isoler des cohortes à partir des histogrammes effectifs-taille présentés dans les figures 95 à 109. En revanche, il est possible d'estimer les taux de croissance de ces annélides, et aussi de calculer leurs taux de mortalité au cours du temps. Pour cela, ces histogrammes ont été traités au moyen du logiciel LFDA5 (voir chapitre 2). Les classes de taille utilisées sont incrémentées par pas de 100 μm à partir de 50 μm .

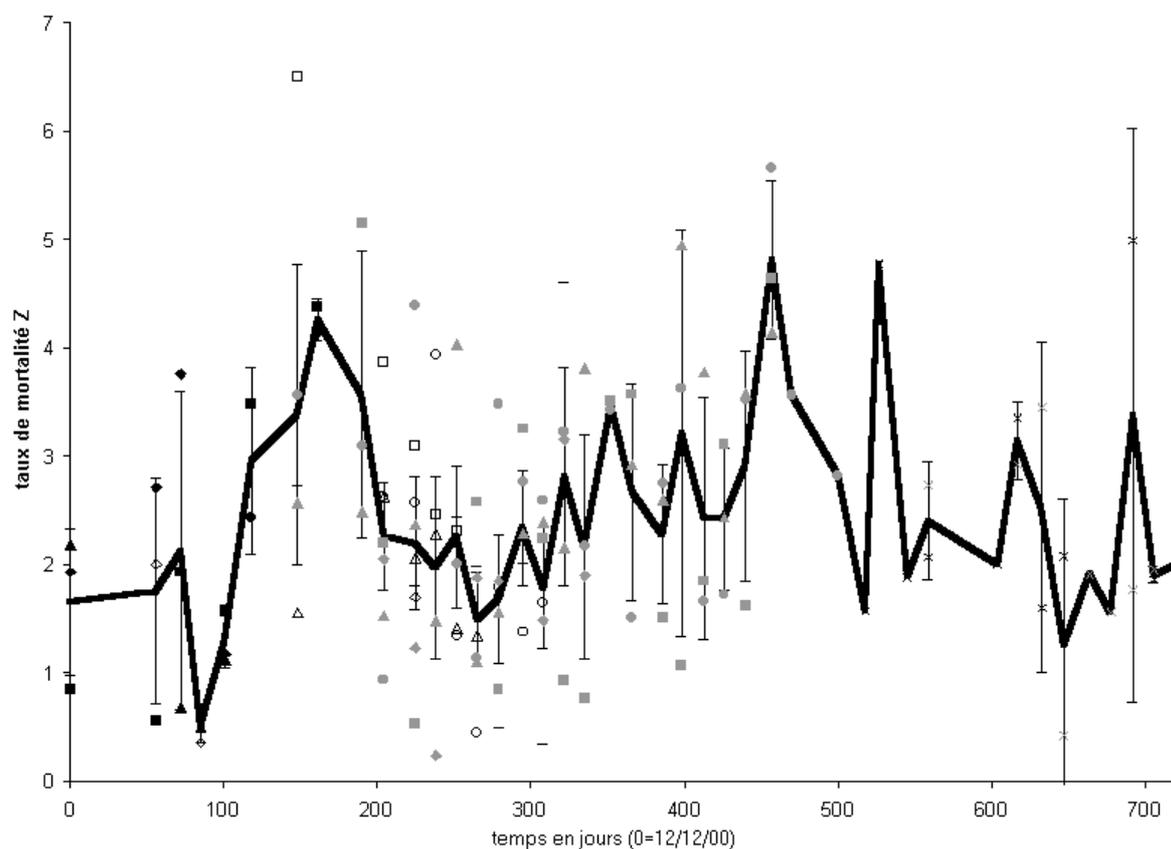
Pour optimiser la fonction score calculée par la méthode ELEFAN, on a fait varier K, le taux de croissance des annélides, de 0,1 à 5,1 an^{-1} par pas de 0,1 an^{-1} (soit 51 pas) et L_{∞} , la largeur maximale moyenne théorique du cinquième sétigère des polydores, de 500 à 3000 μm par pas de 100 μm (soit 26 pas). Ces valeurs ont été choisies car elles semblent correspondre d'une part à des individus encore jeunes (moins d'un mois), et de l'autre à une taille plus grande que la plus grande des mesures faites au cours de ce suivi. On a donc 1326 couples de valeurs (K, L_{∞}) qui ont été testés. Le tableau 6 précise les valeurs obtenues dans chaque poche pour le score maximal. Ce dernier est en moyenne de 0,780. Deux types de moyennes ont été calculés pour chaque paramètre : une moyenne accordant le même poids à chaque poche, et une moyenne pondérée par le nombre de graphiques ayant servi aux calculs de K et de L_{∞} . En effet, on peut considérer que l'information est apportée soit par chaque poche, soit par chaque graphique. Dans le premier cas, K est en moyenne de $1,91 \pm 0,25 \text{ an}^{-1}$ (intervalle de confiance à 95%) et L_{∞} de $733 \pm 101 \mu\text{m}$. Ces chiffres peuvent être considérés comme valides car ils ne sont pas en limite de la plage des valeurs testées. Le t_0 (date théorique où les annélides seraient de diamètre nul) qui en découle est en moyenne de $-0,591 \pm 0,122 \text{ an}$. Si on utilise une pondération par le nombre de graphiques, on obtient des valeurs moyennes qui ne sont pas significativement différentes des précédentes (avec un risque d'erreur de 5%), mais on réduit les intervalles de confiance. K est alors de $2,02 \pm 0,08 \text{ an}^{-1}$, L_{∞} de $681 \pm 27 \mu\text{m}$, et t_0 de $-0,659 \pm 0,034 \text{ an}$.

La méthode Catch Curve (courbes de capture) permet de calculer le taux de mortalité Z en utilisant les valeurs de K et de L_{∞} calculées précédemment. Les taux de mortalité calculés diffèrent pour une même date selon les poches. Les moyennes et les intervalles de confiance à 90 % correspondants ont néanmoins été calculés pour toutes les dates de prélèvements où des histogrammes effectifs-taille permettaient d'estimer Z. Ce taux est en général compris entre 0,5 et 5 an^{-1} (Figure 112). Il est en moyenne de 2,18 an^{-1} . A partir de cette donnée, il est possible de calculer la demi-vie moyenne des polydores. Le nombre de polydores par huître suit donc la courbe suivante : $N_t = N_0 \times \exp^{(-2,18 \times t)}$ (Figure 113). En Baie des Veys, la demi-vie de ces animaux est par conséquent de 116 jours ($-\ln(0,5)/2,18 = 0,318 \text{ an}$, soit 116 jours). Seuls 11 % des polydores arrivent en moyenne à vivre 1 an, et 1% pendant 2 ans ($100 \times \exp^{(-2,18 \times t)}$ avec $t = 1$ et 2 respectivement).

Figure 112 : Évolution du taux de mortalité Z (en an^{-1}) des polydores au point 9 en Baie des Veys de décembre 2000 à décembre 2002. Le temps est exprimé en jour (le 12 décembre 2000 étant considéré comme le jour 0). Chaque symbole (même forme et même couleur) correspond à une poche différente. La moyenne et les intervalles de confiance à 90 % qui y sont associés sont présentés sur ce graphique.

Tableau 6 : Valeurs des paramètres de croissance des polydors calculés par la méthode ELEFAN au point 9 en Baie des Veys. Les scores obtenus sont indiqués, ainsi que la période et le nombre de graphiques effectifs-taille ayant servi aux calculs. K est le taux de croissance, L_{∞} est la largeur maximale moyenne, et $t_{zéro}$ est le temps théorique auquel les polydors ont une largeur nulle.

poche	suivie		nombre de graphiques	Score max.	K (an ⁻¹)	L _∞ (μm)	t zéro (an)
	du	au					
1111	12/12/00	22/05/01	5	0,604	2,10	700	-0,330
1112	12/12/00	22/05/01	6	0,787	2,60	800	-0,820
1113	12/12/00	23/03/01	4	0,808	0,80	1300	-0,580
1114	07/03/01	09/04/01	2	0,830	1,80	900	-0,180
1115	06/02/01	25/07/01	3	0,852	1,50	700	-0,210
1116	09/05/01	21/08/01	5	0,978	1,60	700	-0,530
1117	09/05/01	17/09/01	7	0,791	2,20	600	-0,810
1118	04/07/01	16/10/01	8	0,952	1,90	600	-0,850
1119	09/05/01	30/10/01	10	0,788	1,50	1000	-0,310
1120	04/07/01	12/11/01	8	0,875	2,00	600	-0,840
1121	20/06/01	14/03/02	17	0,629	1,60	600	-0,600
1122	09/05/01	14/03/02	19	0,733	2,50	600	-0,680
1123	09/05/01	26/04/02	21	0,643	2,40	600	-0,900
1124	14/05/02	18/11/02	10	0,693	1,60	700	-0,510
1125	24/06/02	02/12/02	9	0,730	2,50	600	-0,710
moyenne				0,780	1,91	733	-0,591
±				±	±	±	±
Intervalle de Confiance à 95%				0,056	0,25	101	0,122
moyenne pondérée				0,744	2,02	681	-0,659
±				±	±	±	±
Intervalle de Confiance à 95%				0,018	0,08	27	0,034



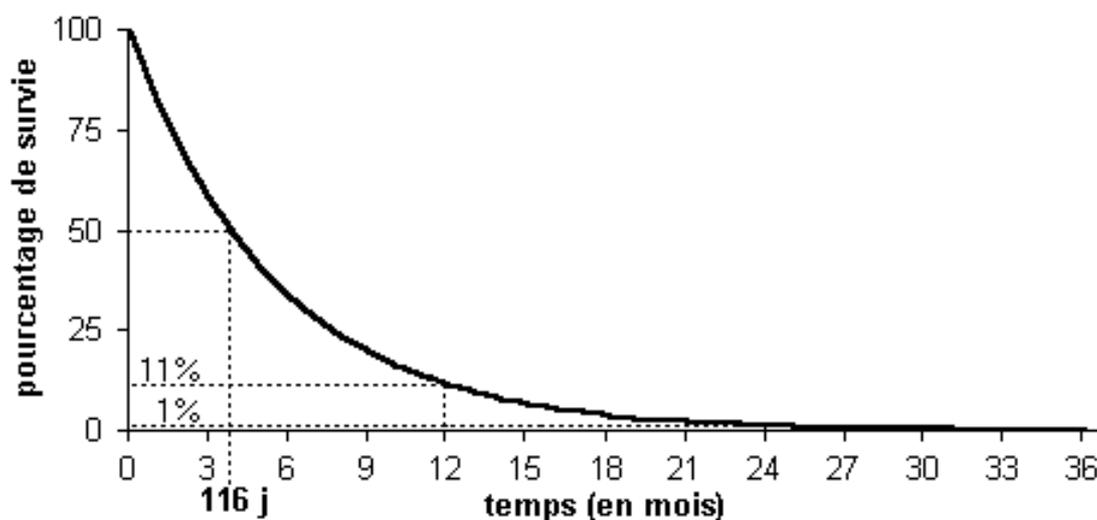


Figure 113 : Evolution du pourcentage de survie des polydore en Baie des Veys, d'après les données recueillies au point 9. La demi-vie est de 116 jours. Seul 11% de la population survit un an, et 1% deux ans.

En réalité, le taux de mortalité n'est pas constant au cours du temps et l'espérance de vie des polydore varie donc selon la période de l'année à laquelle elles sont arrivées en Baie des Veys. Le taux de mortalité moyen a donc été modélisé grâce au logiciel Table Curve 2D.

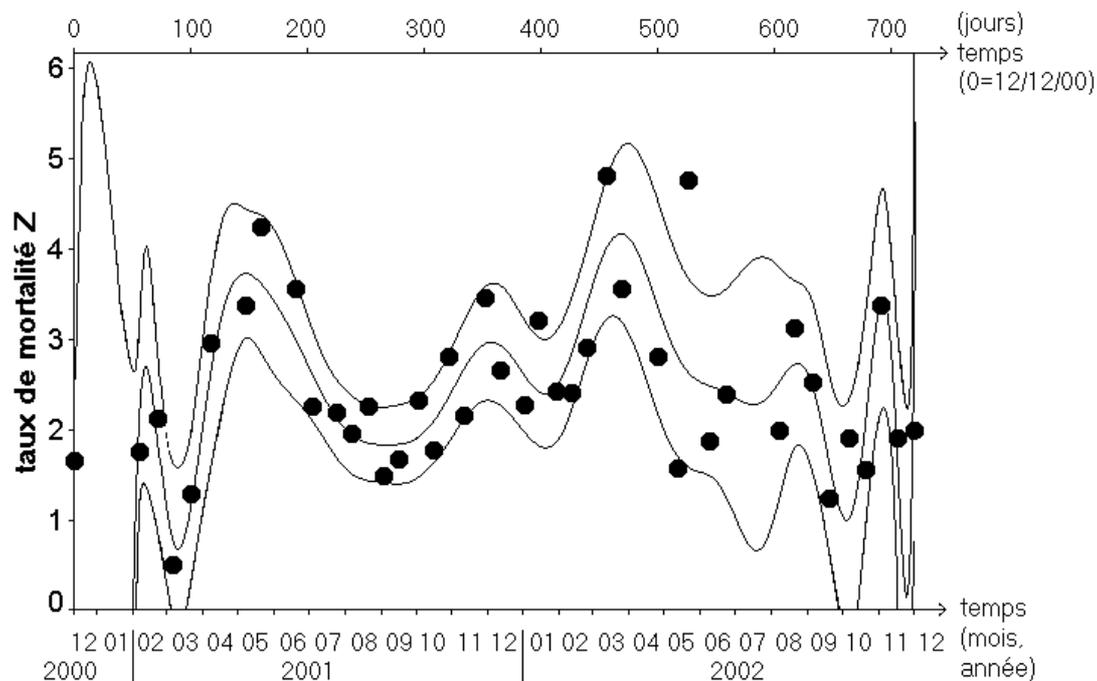


Figure 114 : Évolution du taux de mortalité Z (en an^{-1}) des polydore au point 9 en Baie des Veys de décembre 2000 à décembre 2002. Les valeurs calculées sont indiquées par des points. Le signal est assimilé à une série de Fourier (dont les paramètres sont fournis en annexe 11) qui est tracée sur le graphique, de même que les courbes enveloppes correspondant à un intervalle de confiance de 90%. Le temps est exprimé en jour sur l'axe supérieur (le 12 décembre 2000 étant considéré comme le jour 0) et en mois et année sur l'axe inférieur.

Il en ressort que le signal peut être assimilé à une série de Fourier (Annexe 11). Les valeurs obtenues deviennent aberrantes aux extrémités de la série. Les valeurs sont donc considérées comme correctes du deuxième point (6 février 2001) jusqu'à l'avant dernier (18 novembre 2002). Les intervalles de confiance à 90 % du taux de mortalité des polydores prédit par le modèle sont donnés sur la figure 114. La survie des vers est plus forte durant l'hiver 2001 que durant l'hiver 2002, ce qui pourrait expliquer le niveau d'infestation plus élevé des huîtres en 2001 par rapport à 2002. Pourtant, les conditions de température et de salinité ne sont pas différentes durant ces deux saisons (Figure 94). La température ne semble donc pas affecter la survie des polydores dans la gamme de variation observée en 2001 et 2002. La chute de salinité observée durant la première partie du printemps 2001 coïncide avec l'augmentation du taux de mortalité des polydores (maximum début mai). En revanche, de telles augmentations se produisent par la suite en l'absence de toute chute de salinité. C'est par exemple le cas pendant l'hiver 2002 (maximum au début du printemps). Le taux de mortalité augmente chaque automne (maximum fin novembre en 2001 et début novembre en 2002). Il n'est pas possible de déterminer si les polydores meurent après la ponte car les dates de cette dernière ne sont pas connues.

Les valeurs de Z prédites par le modèle ont été extraites et le taux de survie a été calculé par pas de 1 jour (soit $1/365$ an) entre le 6 février 2001 et le 18 novembre 2002. La formule suivante a été appliquée : $\text{taux de survie} = \exp(-Z \times (1/365))$.

La survie de 100 polydores a ensuite été simulée pour des arrivées le 1^{er} et le 15 de chaque mois durant la période étudiée (Figure 115). Fin 2001, moins de 25% des polydores arrivés avant juin sont toujours présents. 25 à 50 % de ceux arrivés entre juin et mi-septembre, 50 à 75 % de ceux arrivés entre mi-septembre et fin novembre, et plus de 75 % de ceux arrivés durant le dernier mois sont encore vivants.

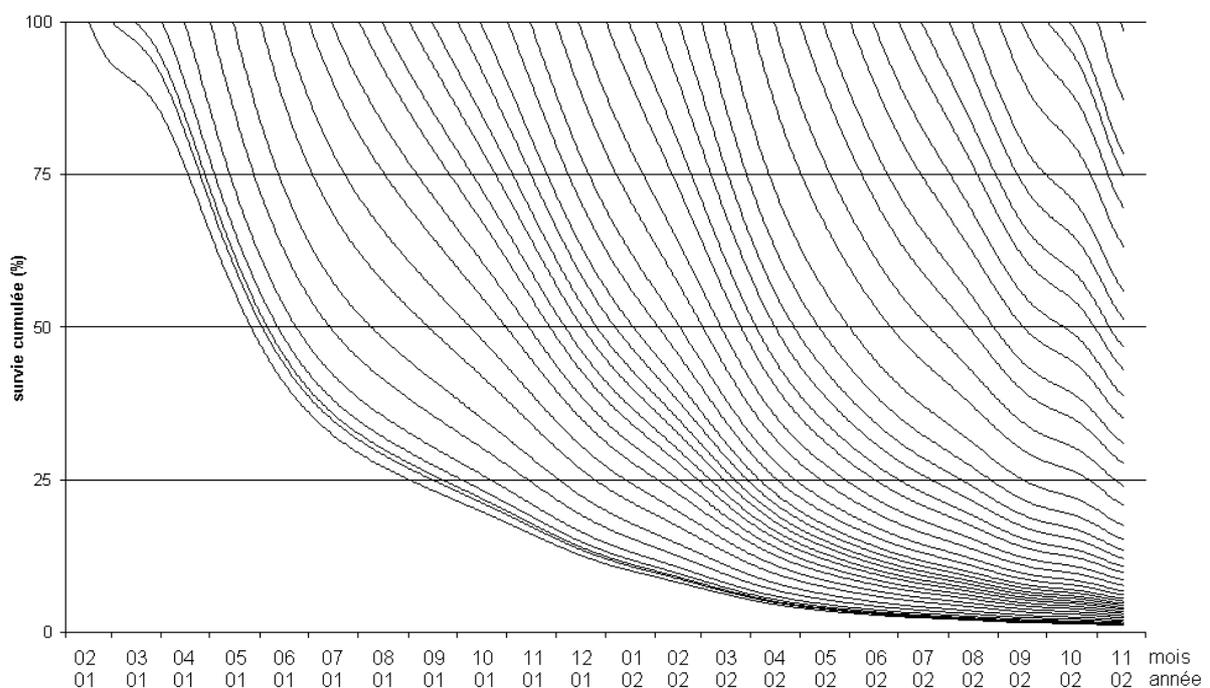


Figure 115 : Simulation du pourcentage de survie cumulée de polydores arrivés à différentes périodes de l'année en Baie des Veys. Les calculs sont précisés dans le texte. Ils utilisent les valeurs du taux de mortalité prédites par le modèle présenté à la figure 114.

On peut traduire ces résultats en terme de demi-vie, pour des dates d'arrivée comprises entre la mi-février 2001 et la mi-juillet 2002. On obtient alors des valeurs comprises entre 68 et 121 jours (Figure 116). La moyenne est inférieure à celle calculée précédemment : 95 jours au lieu de 116, que l'on prenne tous les résultats ou uniquement les valeurs sur une année, du 15 février 2001 au 1^{er} février 2002. Les demi-vies des polydores fixés en Baie des Veys au début du printemps 2001 et durant l'hiver 2002 sont plus courtes que celles des polydores fixés à d'autres périodes. Les chances de survie des polydores augmentent quand ils arrivent en été.

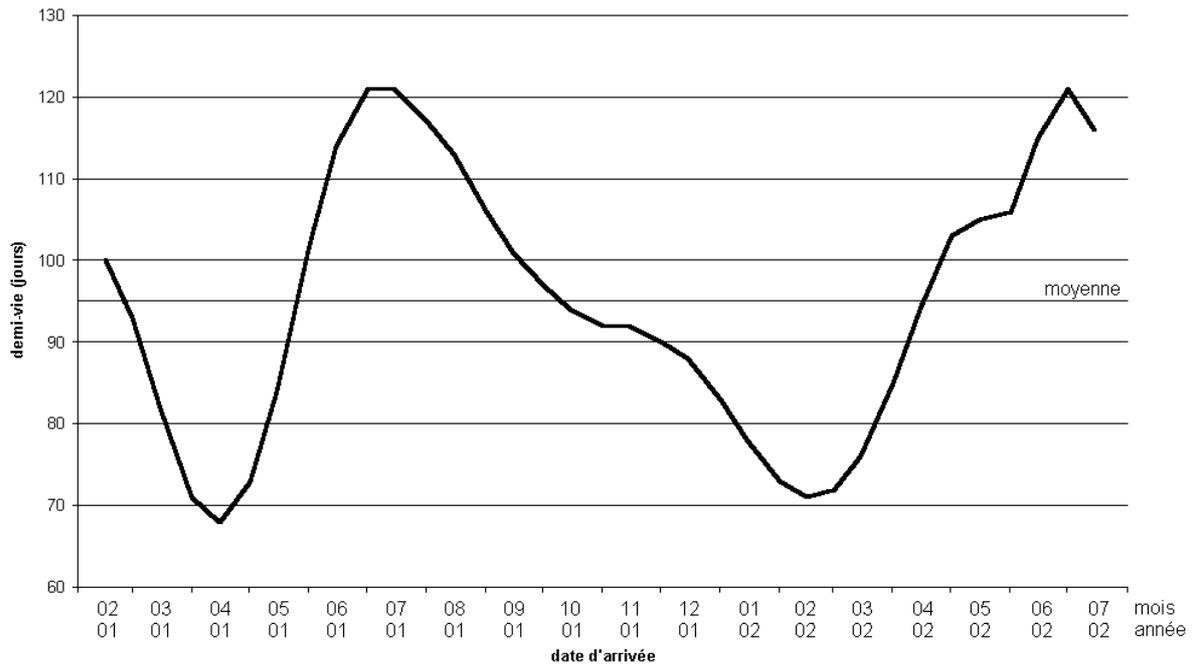


Figure 116 : Évolution de la demi-vie (exprimée en jours) des polydores en fonction de leur date d'arrivée en Baie des Veys. La moyenne est rappelée sur le graphique (95 jours).

4 Galerias des polydores

L'objet des paragraphes suivants est de comparer les nombres moyens de galeries, les nombres moyens de polydores, et les taux d'occupation des galeries par ces annélides entre deux poches et entre des coquilles d'huîtres vivantes et mortes. L'objectif est également de déterminer si les galeries vides de leurs occupants sont recolonisées.

Matériel et méthodes

Les poches 1119 et 1120, étudiées dans le cadre du suivi temporel au point 9 en Baie des Veys, ont fait l'objet d'un examen complémentaire lors de leur relevage final, le 14 novembre 2001. Ces deux poches avaient été mises à l'eau sur le point 9 (Figure 11) à 1 mois d'intervalle : d'abord la 1119 le 27 octobre 2000, puis la 1120 le 24 novembre 2000. Chacune contenait alors 210 huîtres. Le nombre de polydores par huître n'a pas évolué dans la poche 1119 entre le 27 octobre 2000 et le 24 novembre 2000. La comparaison des 2 poches permet donc d'apprécier la variabilité inter-poches de l'infestation lors de ce relevage final.

Les huîtres ont été lavées sommairement et les individus morts séparés des vivants. Après comptage, les effectifs disponibles étaient les suivants : 49 huîtres vivantes et 33

mortes, soit un total de 82 coquilles pour la poche 1119, et 36 vivantes et 52 mortes, soit un total de 88 coquilles pour la poche 1120, les prélèvements bimensuels ayant utilisés les autres huîtres. La mortalité n'est pas récente car les coquilles vides sont en moyenne 45 % plus légères que celles des huîtres vivantes.

Afin de simplifier le traitement statistique des données, un même nombre d'huîtres a été utilisé pour chaque condition. Il devait être d'au moins 30 individus pour s'affranchir des inconvénients liés aux « petits échantillons » lors de la comparaison des nombres de galeries. En revanche, il n'a pas été possible de contourner ces inconvénients pour les taux d'occupation des galeries car, en matière de comparaison de pourcentages, la limite généralement admise entre petits et grands échantillons n'est pas de 30 mais de 100 valeurs. Cet effectif est bien loin de ce qu'il était matériellement possible de faire. Les effectifs utilisés ont donc été de 30 vivantes et 30 mortes, soit un total de 60 coquilles pour la poche 1119, et autant pour la poche 1120.

L'estimation du nombre de galeries, de chambres et de varices se fait par radiographie. Ces trois types de structure sont toutes comptabilisées sous le nom de « galeries ». D'un point de vue pratique, les huîtres ont été lavées puis grattées afin que les épibiontes ne viennent pas perturber la lecture des clichés radiographiques. Les huîtres ont ensuite été ouvertes puis un numéro leur a été attribué et a été inscrit au crayon de papier sur la face intérieure de chacune des deux valves : de 1 à 30 pour les huîtres vivantes de la 1119, de 31 à 60 pour les huîtres mortes de la 1119, de 61 à 90 pour les huîtres vivantes de la 1120, et de 91 à 120 pour les huîtres mortes de la 1120. Les valves correspondant à un même individu ont été assemblées par un élastique. Les valves ainsi jointes ont été remises dans des sacs plongés dans des viviers, de sorte que les polydores ne se déshydratent pas en attendant la réalisation des clichés radiographiques. Les radiographies ont été réalisées au Centre d'Imagerie Médicale Saint-Quentin à Bayeux par l'équipe du Dr. Paul Le Roquais. Les coquilles ont été rassemblées par lots de 8, de sorte que les radiographies puissent être faites au format A3. Les réglages utilisés sont ceux habituellement utilisés pour les radiographies de la main. Sur chaque plateau, un numéro en fil de fer était disposé, de sorte que les clichés soient identifiables. Les numéros des huîtres et leur disposition ont été notés pour chaque cliché. Les clichés radiographiques ont directement été exportés au format numérique Dicom (fichiers d'extension .dcm), qui assure une excellente définition des images pour ce type de travail. Les numéros en fil de fer servent également à la calibration des unités de distance sur ces clichés. Ces images ont ensuite été analysées grâce au logiciel Sigma Scan Pro 5. Le traitement s'effectue en utilisant le spectre d'intensité des clichés. En effet, ce dernier est bimodal. Le premier mode rencontré correspond au « fond » des radiographies et peut être éliminé afin de n'analyser que la coquille, comme expliqué au chapitre 2. En faisant varier le contraste de l'image, il est possible de distinguer les galeries dans les différents plans. Les galeries sont alors surlignées, ce qui permet de déterminer leur nombre, leur surface et la proportion que cela représente par rapport à la surface totale de la coquille.

Résultats

Les coquilles d'huîtres contiennent le même nombre de galeries, qu'elles soient vivantes ou mortes. Seule une différence apparaît entre les huîtres vivantes des deux poches : $22,97 \pm 2,90$ galeries par coquille pour la poche 1119 et $35,27 \pm 4,78$ pour la 1120 (Tableau 7). Ces galeries n'occupent en fait qu'une place relativement faible dans la coquille (jamais plus de 6,3 % pour les coquilles d'huîtres vivantes examinées ici). En moyenne, les galeries représentent environ 2,5 % de la surface disponible chez les huîtres vivantes, alors qu'elles représentent 3,2 % de la surface disponible chez les coquilles d'huîtres mortes. Les coquilles d'huîtres mortes sont donc un peu plus fragilisées que les autres puisqu'elles ne grandissent

plus et qu'elles accueillent autant de galeries que les coquilles d'huîtres vivantes. Plus le temps passe, et plus cette proportion augmentera pour les coquilles d'huîtres mortes. Le maximum rencontré est de 15,2 % dans les coquilles d'huîtres mortes radiographiées. La disposition des galeries peut aussi être observée. Elles ne sont pas toutes en forme de U. Elles sont en général perforées de façon centrifuge : les ouvertures se situent plus à l'extérieur que le reste de la galerie. Les polydore profitent donc des interstices existants entre les feuillets de la coquille des huîtres pour initier leurs galeries. Les galeries ne sont pas toujours uniformément réparties mais aucune région ne ressort comme étant plus privilégiée qu'une autre. Des superpositions sont fréquemment observées. Dans le lot d'huîtres vivantes de la poche 1119, le ratio du nombre de galeries dans la valve plate sur celui dans la valve creuse varie de 0,03 à 2,17. La variabilité est donc importante. Elle plaide pour une disposition aléatoire des larves sur l'une ou l'autre valve. Mais ce ratio est inférieur à 1 (0,6 et 0,8 pour les poches 1119 et 1120 respectivement). Les valves creuses seraient donc plus souvent perforées que les valves plates. Rapporté par unité de poids de chaque valve, ce ratio est en revanche supérieur à 1 (1,1 et 1,5 pour les poches 1119 et 1120 respectivement). Les valves plates seraient donc en fait plus fragilisées par les polydore que les valves creuses, bien qu'elles puissent héberger un moins grand nombre de ces annélides. Il est donc difficile d'après ces chiffres de dire si les vers se fixent aléatoirement sur l'une ou l'autre valve, quelle que soit la surface disponible, tant la variabilité est importante. Mais en règle générale, le nombre de galeries est souvent plus important dans la valve creuse que dans la valve plate. Ce fait est probablement déterminé par la plus grande surface disponible sur la valve creuse que sur la valve plate pour accueillir les larves de polydore.

		poche	
		1119	1120
nombre de polydore par huître	vivantes	10,50 ± 1,51	12,00 ± 1,91
	mortes	9,93 ± 1,98	8,47 ± 1,59
nombre de galeries par huître	vivantes	22,97 ± 2,90	35,27 ± 4,78
	mortes	27,70 ± 5,19	28,83 ± 4,46
n max		30,60 ± 7,49	38,20 ± 18,29

Tableau 7 : Comparaison du nombre de polydore et de galeries par huître, ainsi que du nombre maximum moyen de polydore par huître (n max) au cours du suivi des huîtres vivantes et mortes dans les poches 1119 et 1120, au point 9 en Baie des Veys. Les nombres indiqués correspondent aux moyennes ± les intervalles de confiance à 80%.

La part de galeries visibles est estimée grâce à l'indice Polydora. Celui-ci est d'environ 0,50 (de 0,42 pour les mortes de la 1120 à 0,56 pour les vivantes de cette même poche). L'IP est plus élevé pour les coquilles d'huîtres vivantes (0,55) que pour les coquilles d'huîtres mortes (0,45). Le nombre de galeries n'est pourtant pas différent (29,12 par coquille pour les vivantes et 28,27 pour les mortes). Mais les galeries des polydore sont plus souvent transformées en chambres et en varice dans les coquilles d'huîtres vivantes que dans les autres, d'où un IP plus élevé. En effet, les huîtres vivantes réagissent en sécrétant davantage de coquille, ce qui amène à la formation de ces structures alors que les coquilles d'huîtres mortes finissent par être transpercées de part en part et n'ont donc pas de chambre ou de varice qui se développe après la mort du mollusque.

Le nombre de polydore présents dans chaque coquille est quant à lui mesuré après avoir dissous les coquilles dans un bain d'HCl. Pour les vivantes, il est de $10,50 \pm 1,51$ dans la poche 1119 et il est de $12,00 \pm 1,91$ dans la poche 1120. Les deux lots ne diffèrent donc pas statistiquement (avec un risque de 20%). Dans les coquilles d'huîtres mortes, les effectifs sont

un peu plus faibles mais ne diffèrent pas selon la poche d'origine (Tableau 7). Les niveaux d'infestation des coquilles d'huîtres mortes et celles des vivantes ne diffèrent pas non plus entre eux dans la poche 1119. En revanche, la différence devient significative dans la poche 1120 car il n'y a que $8,47 \pm 1,59$ polydore par coquille d'huître morte dans cette poche.

Le taux d'occupation des galeries est calculé en établissant le rapport entre le nombre de polydore trouvés dans une coquille et le nombre de galeries présentes dans cette même coquille. Ce taux est très variable d'une huître à une autre. Il peut même dépasser les 100 % car il arrive que plusieurs polydore cohabitent dans ce qui semble être une même galerie. Il s'agit peut être de plusieurs galeries qui se sont croisées et qui ont donc fusionné. Le taux d'occupation moyen maximal rencontré dans cette expérimentation est de 143 % (30 polydore répartis dans 21 galeries). Les niveaux d'occupation des galeries dans les coquilles d'huîtres vivantes sont en moyenne plus élevés dans la poche 1119 (52 %) que dans la poche 1120 (40 %) car pour un même nombre de polydore, les deux poches n'ont pas le même nombre de galeries (moins de galeries dans la poche 1119 que dans la 1120). Mais cette différence n'est pas statistiquement significative (avec un risque d'erreur de 5%). De même, les galeries présentes dans les coquilles d'huîtres mortes semblent moins fréquentées (41 et 32 % pour les poches 1119 et 1120 respectivement) que celles perforées dans les coquilles d'huîtres vivantes, mais la différence n'est pas significative.

Puisque les surfaces des coquilles d'huîtres vivantes et mortes ne sont pas les mêmes, il a été procédé à une standardisation des mesures en divisant les nombres de galeries et de polydore par le poids de coquille. Les différences observées précédemment avec les valeurs brutes demeurent, et de nouvelles sont mises en lumière. Ainsi, le nombre de galeries par unité de poids de coquille est significativement différent entre les mortes et les vivantes (avec un risque d'erreur de 5 %). On dénombre par exemple, dans la poche 1119, 492 et 1211 galeries par kg de coquille dans les huîtres vivantes et mortes, respectivement. Il faut dire que le poids de coquille est significativement différent entre chaque lot. Avec le nombre de polydore par unité de poids de coquille, les résultats ne diffèrent qu'entre vivantes et mortes de la poche 1119. Globalement, lors du relevage final, on dénombre environ 268 polydore par kg de coquilles d'huîtres vivantes et 425 pour la même quantité de coquilles d'huîtres mortes.

Pour chaque date d'échantillonnage, on dispose du nombre moyen de polydore par huître et de l'écart type qui y est associé pour chacune des poches et pour l'ensemble des deux. Connaissant le nombre d'huîtres par échantillon, le t du test de Healy est calculé. Le coefficient de sécurité qui y est associé est alors déterminé. Les données sont validées s'il est supérieur ou égal à 80 % (voir chapitre 3). On procède dans ce cas au calcul de la différence des effectifs de polydore par huître entre la date de prélèvement et le dernier échantillonnage validé. On parle de « gain » si cette différence est positive, et de « perte » si elle est négative. L'ensemble des valeurs calculées est précisé en annexe 12. En réunissant les résultats issus des deux poches, toutes les données sont validées à partir de février 2001. L'évolution du nombre de polydore par huître dans cet ensemble est représentée à la figure 117. Les périodes de gains et de pertes sont indiquées sur cette figure.

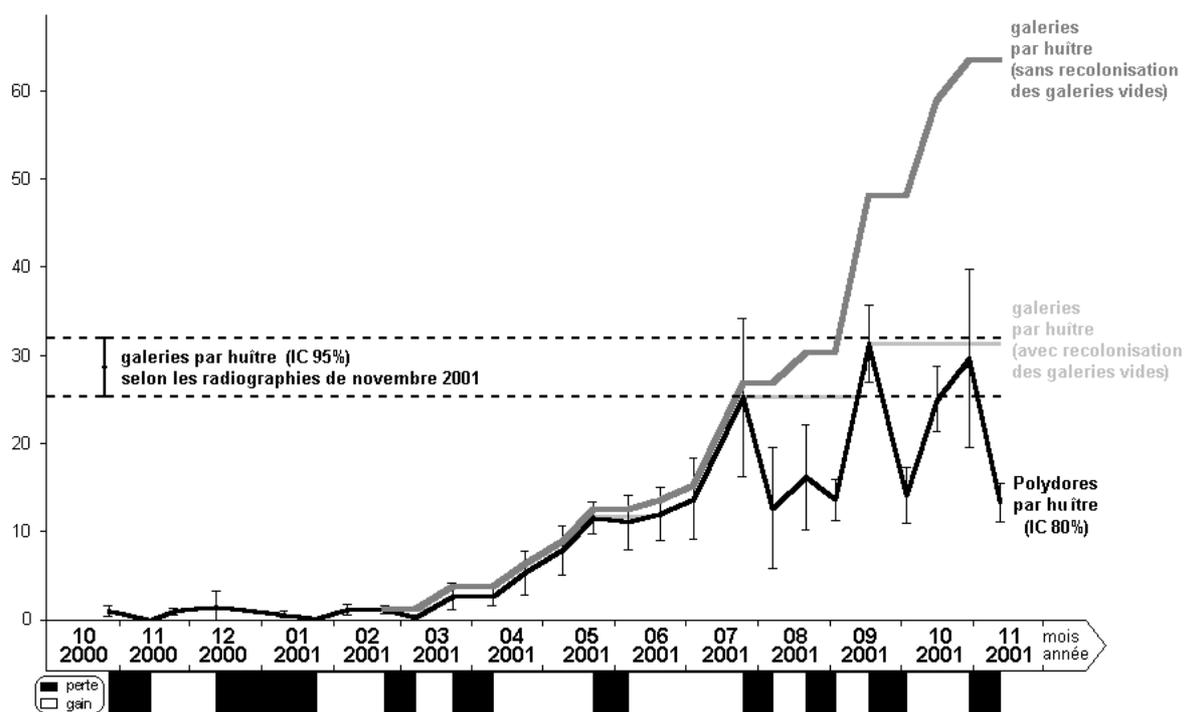


Figure 117 : Suivi de l'infestation (en noir) des huîtres au point 9 en Baie des Veys dans les poches 1119 et 1120 réunies (nombre moyen de polydores par huître \pm intervalle de confiance à 80%). Les périodes de gain et de perte en polydores sont mentionnées (calculs en annexe 12). L'évolution théorique du nombre de galeries par huître est simulée selon deux scénarii : avec (gris clair) et sans (gris foncé) recolonisation des galeries vides par les nouvelles recrues de polydores. Dans le premier cas, une galerie est ajoutée uniquement lorsque le gain est supérieur au nombre de galeries vacantes. Dans le second cas, une galerie est ajoutée durant les périodes de gain pour chaque nouvelle recrue. Le nombre de galeries est donc sous-estimé puisqu'il ne tient pas compte des nouvelles recrues qui arrivent durant les périodes de perte en polydores. Le nombre de galeries observées par radiographie lors du relevage final est indiqué (les pointillés indiquent la plage de variation : moyenne \pm intervalle de confiance à 95%). Il valide l'hypothèse d'une recolonisation des galeries vides et celle de la cohabitation de plusieurs polydores dans une même galerie ou une même chambre.

Si les galeries vides ne sont pas recolonisées par des polydores, leur nombre doit augmenter à chaque fois que le nombre de polydores augmente. Dans ce cas, le nombre de galeries augmente à chaque fois qu'il y a un gain (scénario en gris foncé sur la figure 117). La somme des gains est de 62,9 polydores par huître pour l'ensemble constitué par les poches 1119 et 1120. Il y a donc eu au moins 62,9 polydores qui en moyenne ont colonisé chacune des huîtres. Le nombre de galeries observé lors du relevage final ($28,7 \pm 3,4$) est inférieur à ce nombre (d'autant que celui-ci est sous-estimé puisque certaines valeurs n'ont pu être validées). Des galeries vides sont donc recolonisées par des polydores.

Si la recolonisation des galeries vides est systématique (scénario en gris clair sur la figure 117), leur nombre ne doit pas dépasser la valeur maximale du nombre de polydores par huître au cours de ce suivi. En l'occurrence, l'infestation maximale a été observée à la mi-septembre 2001 avec en moyenne 31,3 polydores par huître. Les maxima rencontrés dans chacune des poches ne sont pas différents. Leurs valeurs sont précisées dans le tableau 7. Compte-tenu des intervalles de confiance, on peut dire que le nombre de galeries lors du relevage final est identique au nombre maximal de polydores rencontrés lors de ce suivi. Si on prend les valeurs brutes, ce nombre a même tendance à être un peu plus faible puisqu'on observe parfois plusieurs polydores dans une même galerie.

Le dernier scénario est donc validé : les galeries vides (suite à la disparition de leur occupant) peuvent presque systématiquement être recolonisées. Par conséquent, de nouvelles galeries ne sont creusées par les polydores que si les galeries vides ne sont pas en nombre suffisant.

5 Qualité visuelle des coquilles

La qualité visuelle des coquilles des poches 1111 à 1125 a été évaluée entre autre par l'indice Polydora. Alors que les huîtres sont en général peu infestées lors de leur mise à l'eau, elles présentent tout de même alors des indices Polydora qui ne sont pas nuls, ni même faibles pour plusieurs des poches suivies. Il va alors de 0,05 (poche 1120) à 0,45 (poche 1117) et est en moyenne de 0,22.

Pour chaque date d'échantillonnage (à partir de la mi-avril 2000), les calculs ont été effectués la plupart du temps à partir de 5 huîtres uniquement. Les valeurs obtenues sont donc sujettes à une forte variabilité. Les résultats sont représentés à la figure 118. Les limites des périodes définies par le suivi des polydores sont rappelées sur cette figure. L'IP augmente au cours du suivi, plus qu'il ne diminue. Il s'élève en moyenne jusqu'à 0,76 (de 0,55 à 0,90). Schématiquement, on passe donc d'huîtres de classe 1 (0 à 2) à des huîtres de classe 3 (2 à 4) en un an environ en Baie des Veys sur le point 9.

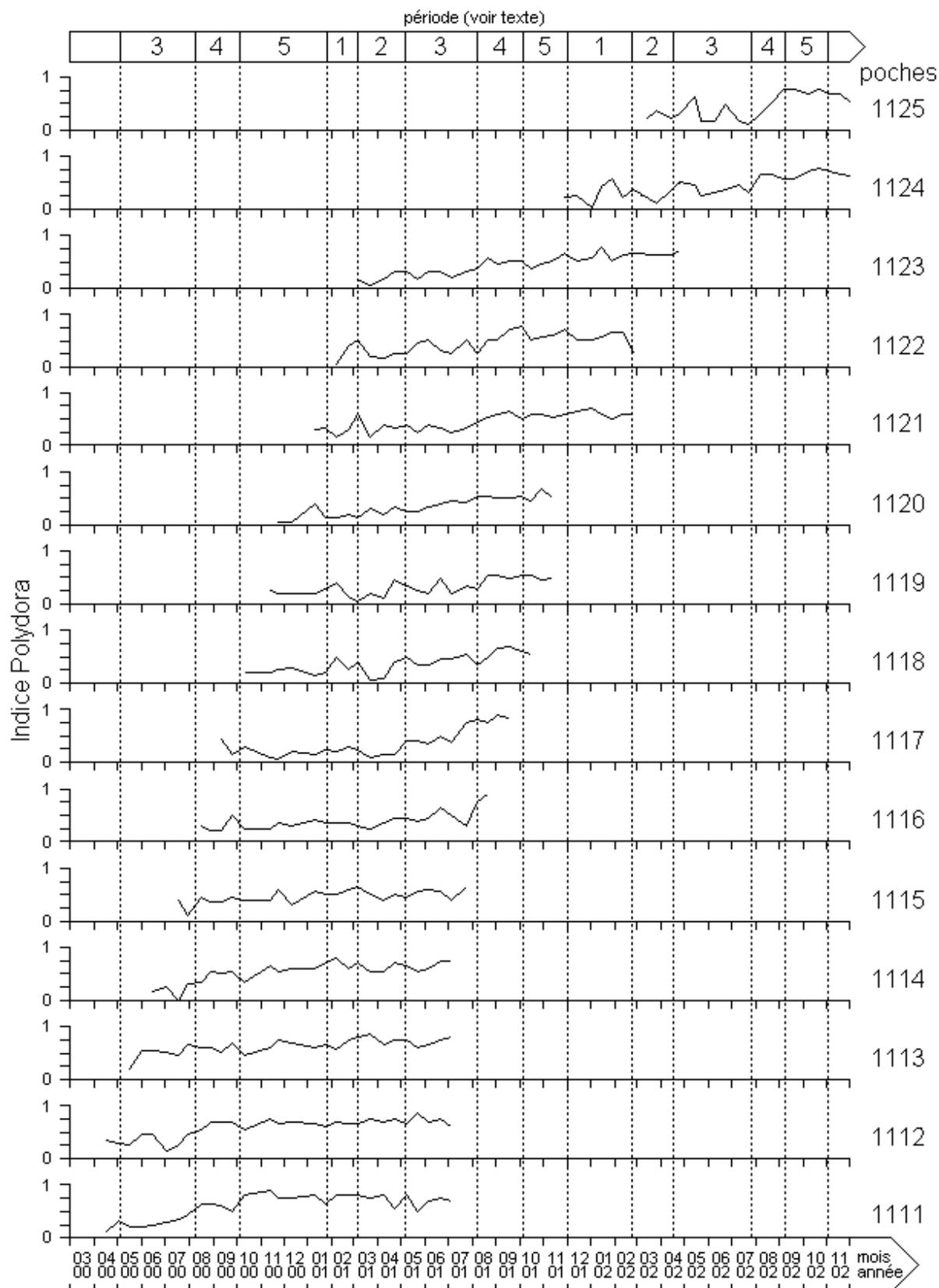


Figure 118 : Évolution de l'indice Polydora des huîtres dans les poches 1111 à 1125 au point 9 en Baie des Veys de mars 2000 à décembre 2002. L'échelle est la même pour toutes les courbes. Les numéros des périodes, définies à partir du nombre de polydores par huître, et leurs limites (pointillés) sont indiquées.

Aucune relation ne semble lier la qualité visuelle des coquilles et l'effectif de polydore présent dans ces coquilles si on en juge par l'évolution de l'IP par rapport aux périodes précédemment définies. Pourtant, il va de soit que l'IP est lié certes aux capacités de synthèse de coquille des huîtres mais aussi à la quantité de polydore qui ont été présents. Et pourtant, si on utilise, pour une poche en particulier, l'ensemble du jeu de données acquis sur le point 9, aucune relation n'est alors perceptible entre le nombre de polydore par huître et les classes Polydora qui servent à calculer l'IP. L'exemple de la poche 1125 est donné à la figure 119.

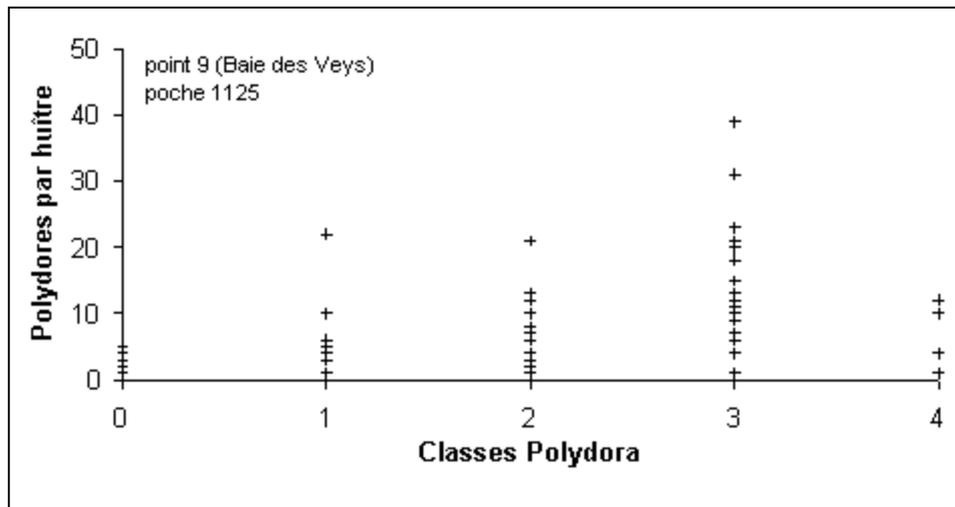


Figure 119 : Aucune relation n'est perceptible entre le nombre de polydore par huître et les classes Polydora (telles que définies pour le calcul de l'indice Polydora) si on utilise l'ensemble du jeu de données issues de la poche 1125 (toutes dates confondues) au point 9 en Baie des Veys.

On constate dans ce cas que les huîtres de classe 3 hébergent chacune entre 0 et 39 polydore, alors que celles de classe 4 en ont entre 1 et 12. Des huîtres peuvent, pour un même niveau visuel d'infestation, contenir un nombre très variable de polydore. En prenant toute l'année en compte, on ne peut pas dire que plus la classe Polydora d'une huître est élevée et plus elle est infestée. Cela n'est pas lié à la définition des classes Polydora car aucune relation n'apparaît entre la surface visiblement infestée (à l'œil nu) et le nombre de polydore par huître, même si l'on évalue la qualité visuelle à partir des deux valves des huîtres (Figure 120). L'indice utilisé par Wargo (pourcentage de surface infestée à l'intérieur de la valve plate) n'est pas plus pertinent. On a ainsi des coquilles infestées sur plus de la moitié de leur surface et qui n'hébergent même pas 5 polydore alors que d'autres, avec plus de 30 de ces annélides, ne sont même pas infestées sur 20 % de leur surface. L'utilisation de tels indices n'est donc pas appropriée pour étudier l'évolution de l'infestation par les polydore.

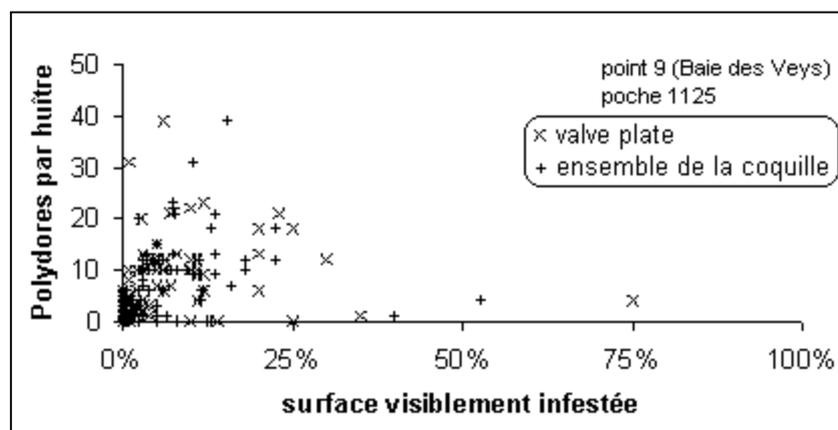


Figure 120 : Aucune relation n'est perceptible entre le nombre de polydore par huître et le pourcentage de la surface intérieure de la coquille visiblement infestée (estimation à l'œil nu sur la valve dite « plate », c'est-à-dire la valve droite, et sur l'ensemble de la coquille) si on utilise l'ensemble du jeu de données issues de la poche 1125 (toutes dates confondues) au point 9 en Baie des Veys.

Pour chaque date d'échantillonnage, on peut en revanche établir une relation entre le nombre de polydores par huître et l'IP. On peut assimiler cette relation à une droite. Mais la relation entre ces deux variables n'est pas constante. Pour un même lieu, elle n'est pas la même selon la date. Les huit relations présentées à la figure 121 ont été établies pour les dates d'échantillonnage auxquelles on dispose d'au moins 10 poches, c'est-à-dire 10 couples de valeurs IP - nombre moyen de polydores par huître. Pour un indice Polydora de 1, on trouve ainsi moins de 25 polydores par huître en janvier 2001 et plus de 100 en juin de la même année.

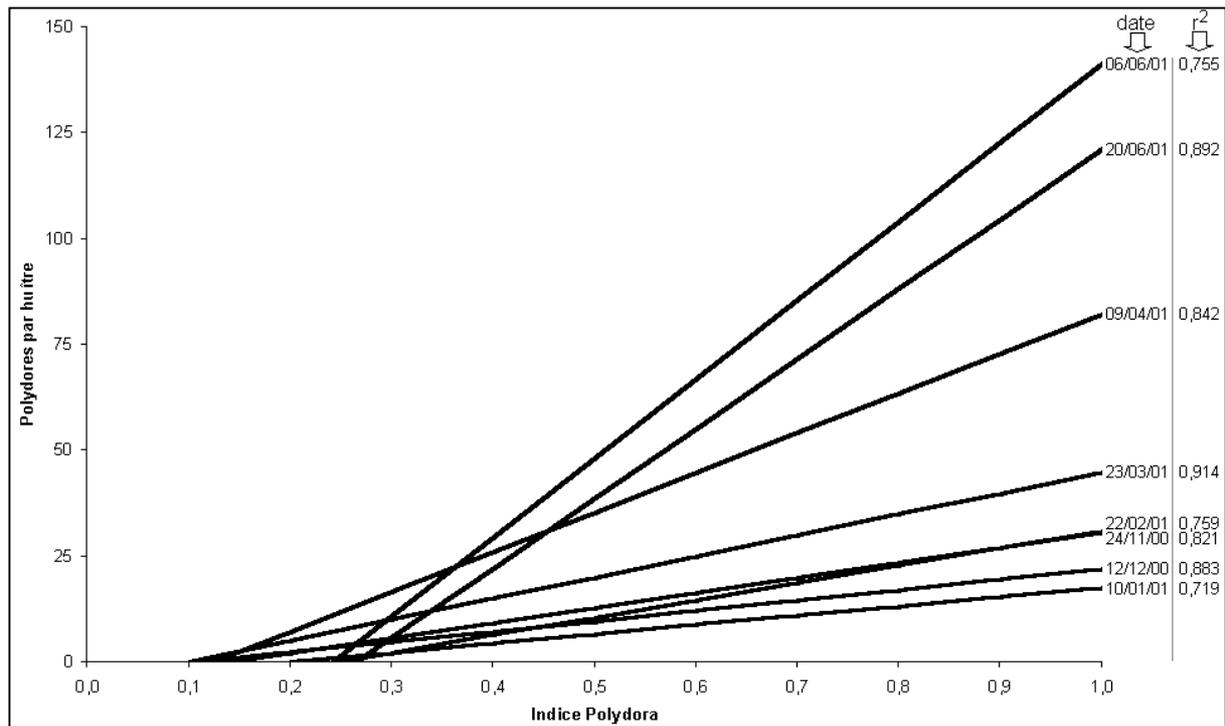


Figure 121 : Relations entre le nombre de polydores par huître et l'indice Polydora en Baie des Veys au point 9 (toutes poches confondues) à différentes dates. Les relations sont considérées comme linéaires. Seules les dates pour lesquelles les valeurs issues d'au moins 10 poches sont disponibles et pour lesquelles le coefficient r^2 associé à ces droites est supérieur à 0,7 sont représentées.

Si on admet la linéarité de cette relation en un point donné pour une date donnée, et que l'on reporte les valeurs de la pente et de l'ordonnée à l'origine de ces équations en fonction du temps, on constate que l'évolution de cette relation n'est pas aléatoire (seules les relations pour lesquelles r^2 est supérieur à 0,7 ont été prises en compte). En effet, la pente augmente au cours du temps, tandis que l'ordonnée à l'origine diminue (Figure 122). Cela signifie qu'ici, entre novembre 2000 et juin 2001, plus le temps passe et plus l'IP est élevé même en l'absence de polydores (car l'ordonnée à l'origine est de plus en plus négative). Le sens de ces variations est valable uniquement pour le lieu et la période observés. Par extension, on peut simplement considérer qu'il y a en général une évolution de la relation entre la qualité visuelle de la coquille et le niveau d'infestation par les polydores. Il n'est donc pas possible d'utiliser l'IP pour étudier la dynamique de colonisation des polydores, mais seulement la qualité des coquilles d'huîtres. Il peut en revanche servir en un point donné pour comparer l'infestation entre des poches d'huîtres issues d'un même lot mais soumises à des traitements différents par exemple. Mais il faut établir la relation entre le nombre de polydores et la surface visiblement infestée pour pouvoir quantifier l'efficacité des traitements.

L'utilisation de tels indices ne présente donc un intérêt que si la quantité d'huîtres à examiner est très importante.

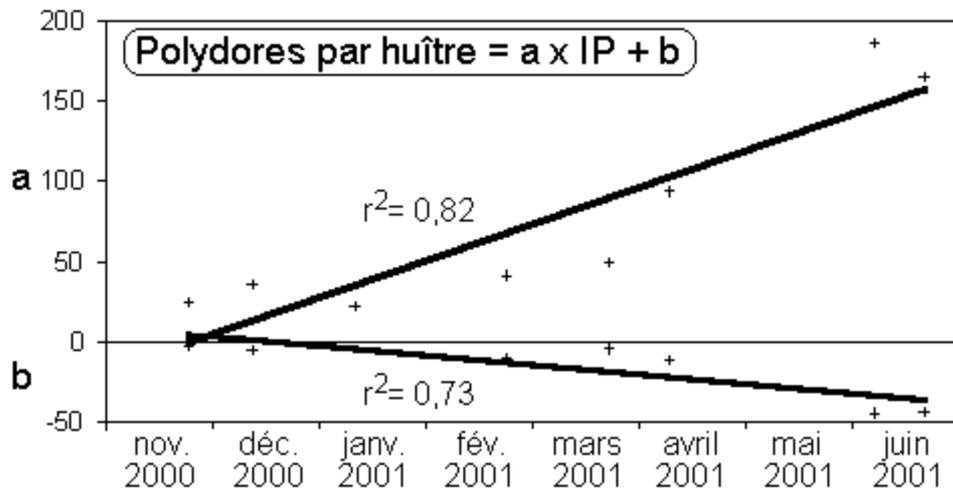


Figure 122 : Évolution de la relation entre le nombre de polydore par huître et l'indice Polydora en Baie des Veys au point 9 (toutes poches confondues) au cours du temps. La relation est considérée comme linéaire (a : pente ; b : ordonnée à l'origine). Seules les dates pour lesquelles les valeurs issues d'au moins 10 poches sont disponibles et pour lesquelles le coefficient r^2 associé à ces droites est supérieur à 0,7 sont représentées. Les coefficients r^2 associés à l'évolution linéaire de chacun de ces paramètres (a et b) sont indiqués.

En considérant qu'il faut attendre un temps t pour qu'une polydore laisse des traces visibles sur la face interne des coquilles, on peut définir l'impact de l'arrivée de polydore à une date donnée comme étant le pourcentage de ces polydore qui auront survécus au bout de ce temps t . Ce pourcentage a été déterminé en reprenant les simulations du devenir de polydore présentées à la figure 115. L'objectif est de déterminer quelles sont les périodes de colonisation qui auraient le plus fort impact visuel sur les coquilles d'huîtres si les capacités de ces dernières étaient constantes au cours du temps. Les calculs ont été menés pour des temps t de 1, 2, 3 et 4 mois. Pour chacun de ces pas de temps, le pourcentage minimum et l'amplitude de ce pourcentage ont été calculés (sur l'ensemble des dates d'arrivée). Il a ensuite été procédé à une normalisation des données en retranchant à chaque pourcentage la valeur du pourcentage minimum, puis en divisant ce résultat par l'amplitude du pourcentage. On aboutit ainsi à un indice d'impact compris entre 0 et 1. Le zéro correspond au plus faible impact rencontré, et le un au plus fort. C'est une échelle relative. Le zéro ne correspond donc pas forcément à un impact nul et le 1 ne correspond pas à un même impact selon le pas de temps. Les résultats sont présentés à la figure 123. Ils ne tiennent pas compte des capacités de l'huître à recycler. Sachant que les galeries vides peuvent être recolonisées, cette figure fait apparaître que la période la plus gênante pour l'huître se situe au début de l'année 2001 si on considère que les polydore parviennent à avoir un impact sur la qualité visuelle des coquilles au bout de 1 ou 2 mois. Cette période est plus tardive (en juillet 2001) si on considère par contre que l'impact ne se ressent qu'après 3 ou 4 mois. Quel que soit le scénario retenu, l'arrivée de larves en juillet est très gênante. Il faut toutefois faire attention à ne pas en tirer des conclusions erronées. En effet, ces simulations sont faites avec un niveau constant d'arrivées de polydore toute l'année. On considère donc ici l'impact d'un polydore quand il arrive en Baie des Veys, mais on ne présume pas de son arrivée. En juillet 2001, il y a eu peu de polydore qui se sont fixées sur les huîtres en Baie des Veys. Leur arrivée n'a donc pas été

très gênante pour la qualité des coquilles. Il faut de plus comprendre que les capacités de réaction des huîtres ne sont pas constantes au cours de leur cycle de vie. Par exemple, lorsque les polydores les colonisent durant la période 1, les réserves de leurs hôtes sont au plus bas (Figure 93). Les huîtres ont donc plus de difficultés à se défendre (synthèse de coquille pour ne pas être transpercées) que lorsque la colonisation intervient plus tardivement. La fixation des larves de polydores est plus facile quand la coquille croît mais l'impact visuel de leur présence est limité par cette même croissance. L'arrivée de larves en juillet est donc moins problématique pour l'huître que ce qu'il ne pouvait y paraître sur la figure 123.

Les polydores qui arrivent en hiver sont donc plus gênants que les autres car la croissance et les réserves des huîtres sont faibles et que leur impact est très important en dehors de tout phénomène de croissance des huîtres.

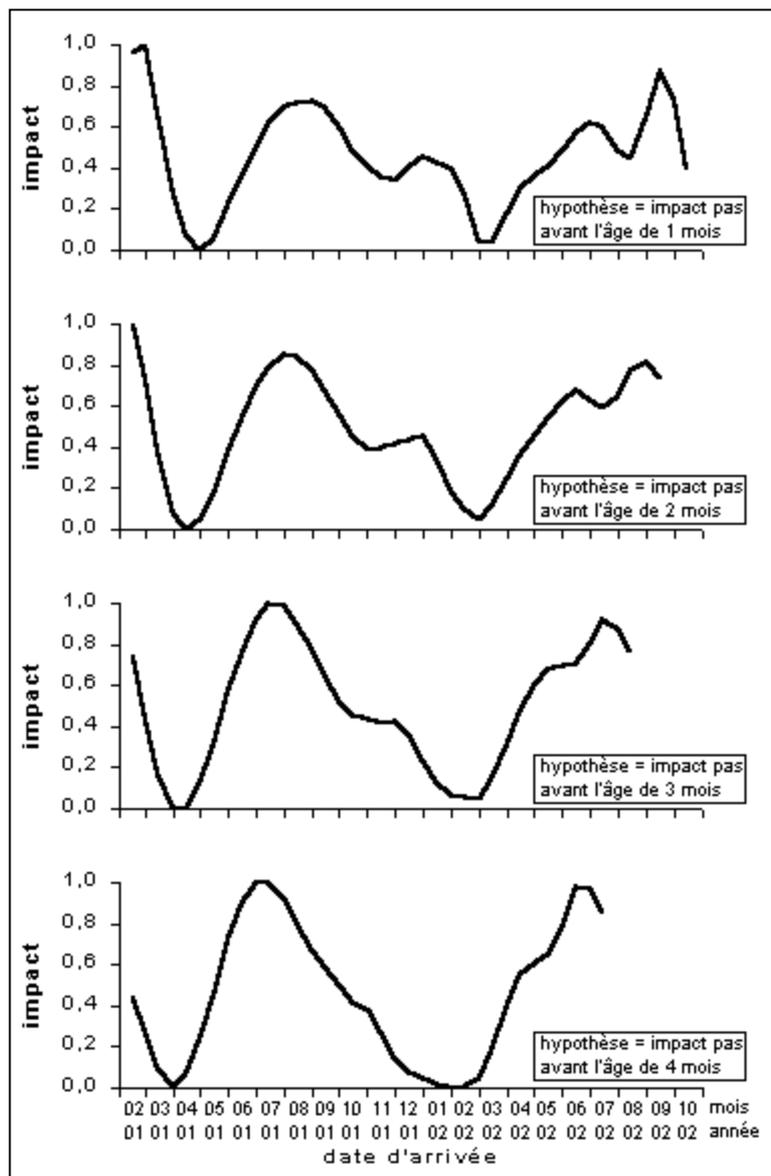


Figure 123 : Simulation de l'impact de l'arrivée d'une même quantité de polydores à différentes périodes de l'année. Quatre hypothèses sont présentées : la présence des polydores aurait un impact négatif sur la qualité visuelle de la coquille des huîtres uniquement 1, 2, 3 ou 4 mois après leur arrivée. Le calcul de l'impact est précisé dans le texte. L'échelle des temps correspond aux dates d'arrivée des polydores, et non aux dates où l'impact est visible.

6 Variabilité spatiale

Trois poches de 220 huîtres ont été mises à l'eau au point 98, dans la partie sud d'Utah Beach (Figure 12), le 7 mars 2001. Elles peuvent donc être comparées avec la poche 1123 qui a été déposée en même temps au point 9 en Baie des Veys (Figure 11). En revanche, ces trois poches, numérotées 1150 à 1152, n'ont fait l'objet que d'un suivi mensuel (sauf entre les deux premiers prélèvements qui ont été réalisés à deux mois d'intervalle). Il a été vu précédemment que les quantités de polydores peuvent varier plus rapidement que ce pas de temps. Les données sont donc plus difficiles à interpréter. Le point 98 étant plus bas que le point 9, les niveaux d'infestation qui y sont rencontrés sont plus élevés. Ces huîtres devaient initialement servir à une expérience de traitement par saumurage qui a échoué. La poche 1150 n'a subi aucun traitement mais les poches 1151 et 1152 ont été plongées en juin 2001 pendant une demi-heure dans un bain qui aurait dû être sursalé. La salinité n'était pas si élevée que prévu puisque les épibiontes ont survécu à ce bain. A posteriori, il est possible d'indiquer qu'une erreur de dilution a été commise par le professionnel. Celui-ci a mis 10 fois moins de sel que prévu. Il n'a rajouté que 30 g de sel par litre d'eau de mer. Il faut donc considérer que ces manipulations sont sans incidence sur les résultats obtenus. Les trois poches sont considérées comme des réplicats.

Un banc de sable, situé face au point 98, s'est régulièrement déplacé entre le large et la concession où étaient les poches. Ces dernières ont été ensablées début février 2002. Cet ensablement a été détecté rapidement et les poches ont été immédiatement déplacées de quelques tables. La mortalité ostréicole est donc restée faible (1 %). Toujours est-il que la bathymétrie du site a donc varié au cours du suivi.

La croissance de ces huîtres a été très importante, puisqu'elles sont passées de 17-18 g à 86-87 g pour les poches 1150 et 1152, et 96 g pour la poche 1151 en un peu plus d'un an (Figure 124). Cela représente une augmentation de 417 % (120 % seulement pendant la même période en Baie des Veys). Ces données sont issues des sigmoïdes calculées comme précédemment avec Table Curve 2D (les constantes sont précisées en Annexe 10). Le taux de croissance journalier était de 12,7 ‰ en 2001 et de 0,7 ‰ en 2002. La coquille, qui représente entre 62 et 70 % du poids entier de ces animaux, a commencé à croître davantage à partir de la mi-mai 2001 (Figure 125). Son taux de croissance journalier est ainsi passé de 3,8 à 10,4 ‰. Il a diminué (0,9 ‰) en 2002. Lors du relevage, le poids des coquilles avait ainsi augmenté de 369 % (57 g au lieu de 12 au départ) et leur taille de 69 % (passant de 59 x 33 x 18 à 97 x 57 x 31 mm). L'allongement s'est surtout produit entre la mise à l'eau et la mi-novembre (2,2 ‰ par jour et 0,4 ensuite), tandis que l'accroissement de la largeur et de l'épaisseur s'essouffle fin août (Figure 126). En effet, les taux de croissance en largeur et en épaisseur passent respectivement de 2,9 à 0,6 et de 3,4 à 0,3 ‰ par jour. Pour chaque paramètre mesuré, les huîtres de la poche 1151 présentent d'une croissance plus forte que les autres. Contrairement à la situation observée en Baie des Veys, le poids de chair des huîtres ne chute pas à Utah Beach (Figure 127) après la ponte. Il stagne car le milieu est suffisamment riche pour compenser la perte de poids due à la libération des gamètes. Ce poids passe de 4 à 10 g entre mars et fin août, puis évolue plus lentement pour atteindre 12 g lors du relevage final (+ 209 %).

Etant donné la taille des coquilles après plus d'un an sur le site, le dénombrement des polydores dans ces huîtres a pris fin le 15 avril 2002. Afin de continuer le suivi de l'infestation à Utah Beach, une autre poche a été mise à l'eau un mois avant la fin de ce suivi. Le 14 mars 2002, la poche 1148 a donc été déposée au point 98 en même temps que la mise à l'eau de la poche 1125 en Baie des Veys. Ces deux poches peuvent donc être comparées (Figure 84), en tenant compte des réserves émises auparavant. La poche n'a pu être retrouvée

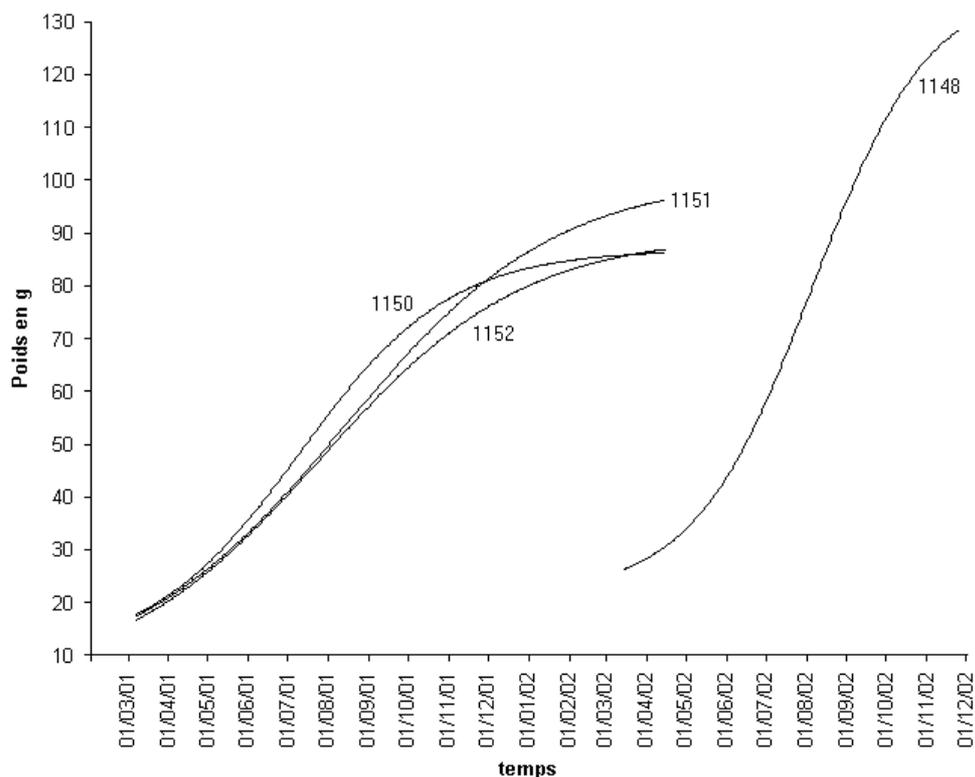


Figure 124 : Evolution du poids entier des huîtres échantillonnées dans le cadre du suivi de l'infestation par les polydores sur le point 98 à Utah Beach, sur la côte est du Cotentin. Les poids ont été modélisés par des sigmoïdes. Les numéros des poches sont indiqués.

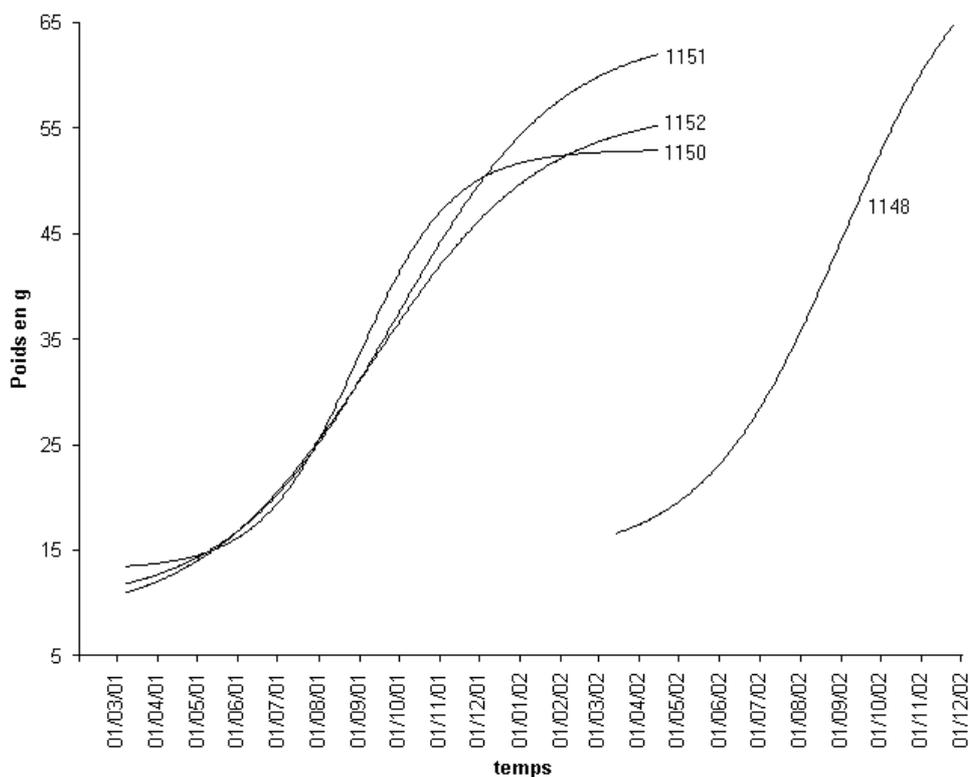


Figure 125 : Evolution du poids humide de coquille des huîtres échantillonnées dans le cadre du suivi de l'infestation par les polydores sur le point 98 à Utah Beach, sur la côte est du Cotentin. Les poids ont été modélisés par des sigmoïdes. Les numéros des poches sont indiqués.

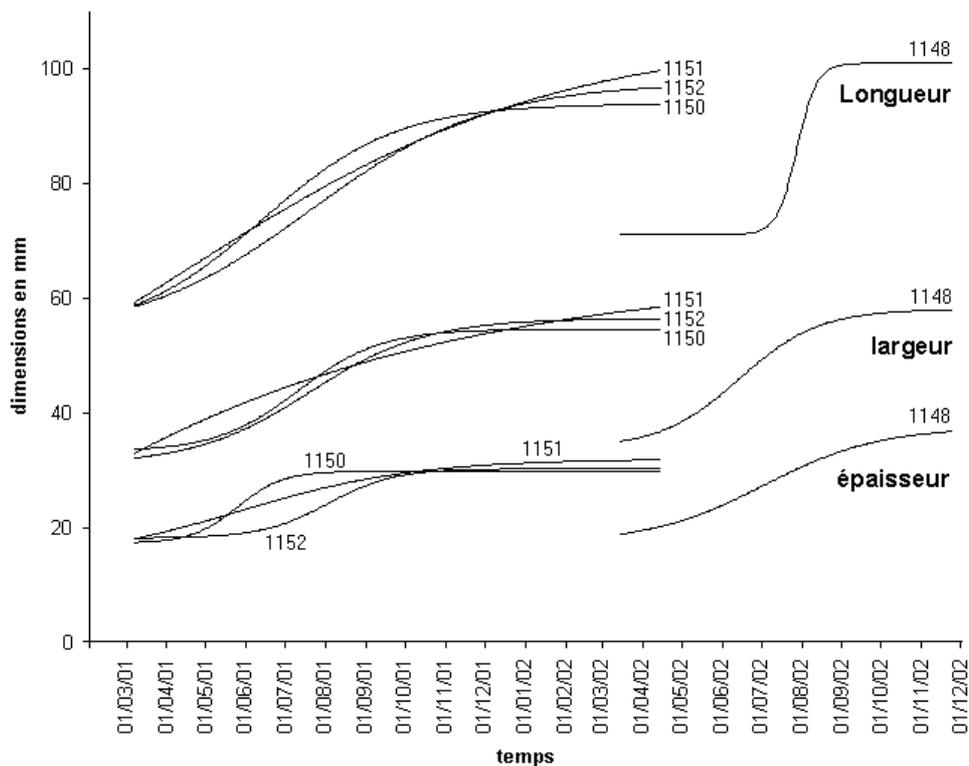


Figure 126 : Evolution des dimensions des huîtres échantillonnées dans le cadre du suivi de l'infestation par les polydores sur le point 98 à Utah Beach, sur la côte est du Cotentin. Les dimensions ont été modélisées par des sigmoïdes. Les numéros des poches sont indiqués.

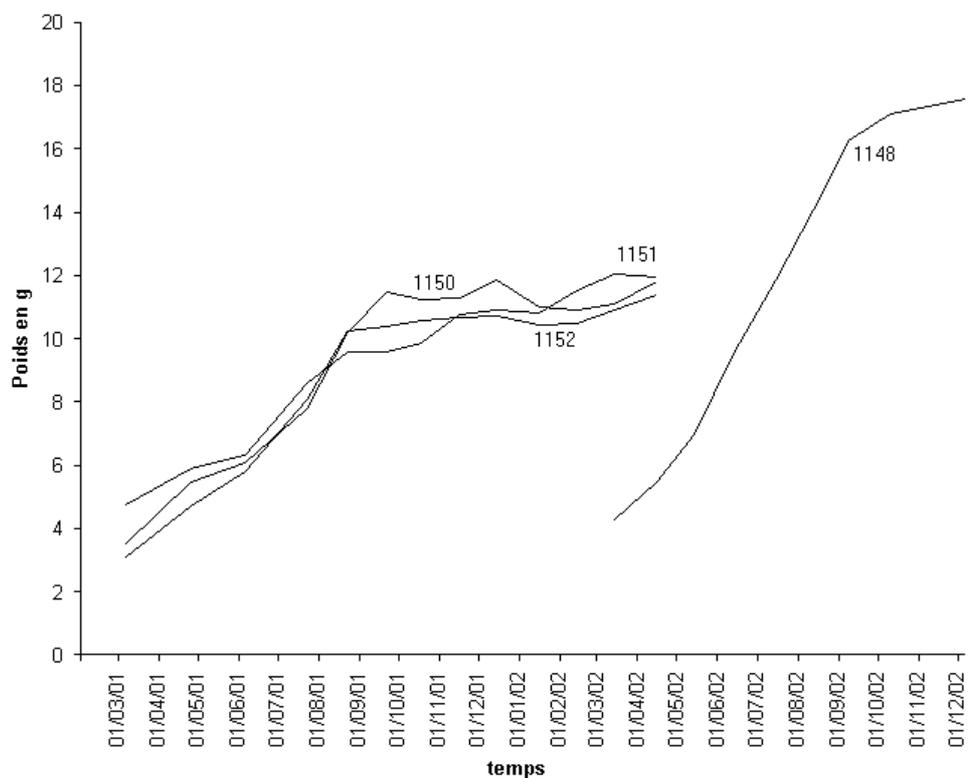


Figure 127 : Evolution du poids frais de chair des huîtres échantillonnées dans le cadre du suivi de l'infestation par les polydores sur le point 98 à Utah Beach, sur la côte est du Cotentin. Les poids ont été modélisés par une moyenne mobile d'ordre 5. Les numéros des poches sont indiqués.

sur ce point en novembre. Elle a été retrouvée sur un parc de réserve (point 102 ; Figure 12) le 6 décembre 2002. Le suivi s'est alors définitivement achevé, quelques jours après que le point 9 ait lui aussi cessé d'être suivi. Pendant leur séjour à Utah Beach, les huîtres de la poche 1148 n'ont cessé de croître fortement, contrairement à ce qui se passait en Baie des Veys avec les huîtres de la poche 1125. Elles sont ainsi passées de 26 à 128 g (+ 392 %) en 8 mois et demi, soit une croissance journalière de 15,3 ‰ (Figure 124). La coquille, qui représente ici entre un tiers et la moitié du poids du mollusque, a grandi de 11,0 ‰ par jour, soit une hausse de 282 % pour la période étudiée (Figure 125). Comme l'année précédente, cette croissance s'est accélérée à partir de la mi-mai. Ces chiffres ne sont pas liés à des erreurs de lissage des données car les valeurs brutes en début et en fin de suivi coïncident parfaitement avec les valeurs estimées. La taille des huîtres a augmenté de 68 % en moyenne, passant de 71 x 35 x 19 à 101 x 58 x 37 mm (Figure 126). La longueur a augmenté essentiellement entre début juillet et mi-août (8,3 ‰ par jour pendant cette période contre 0,1 et 0,2 ‰ respectivement avant et après). La largeur a augmenté de 3,7 ‰ par jour jusqu'à la mi-août puis de 0,5 ‰. L'épaisseur a augmenté régulièrement de 3,7 ‰ par jour. Le poids de chair des huîtres est passé de 4 à 16 g entre mars et septembre (Figure 127), puis il a évolué plus lentement entre septembre et novembre. Son développement est encore plus ralenti lors du passage sur le parc de réserve. Elle pèse 18 g en décembre. La perte en poids due à la ponte est donc là encore compensée par la richesse trophique du milieu.

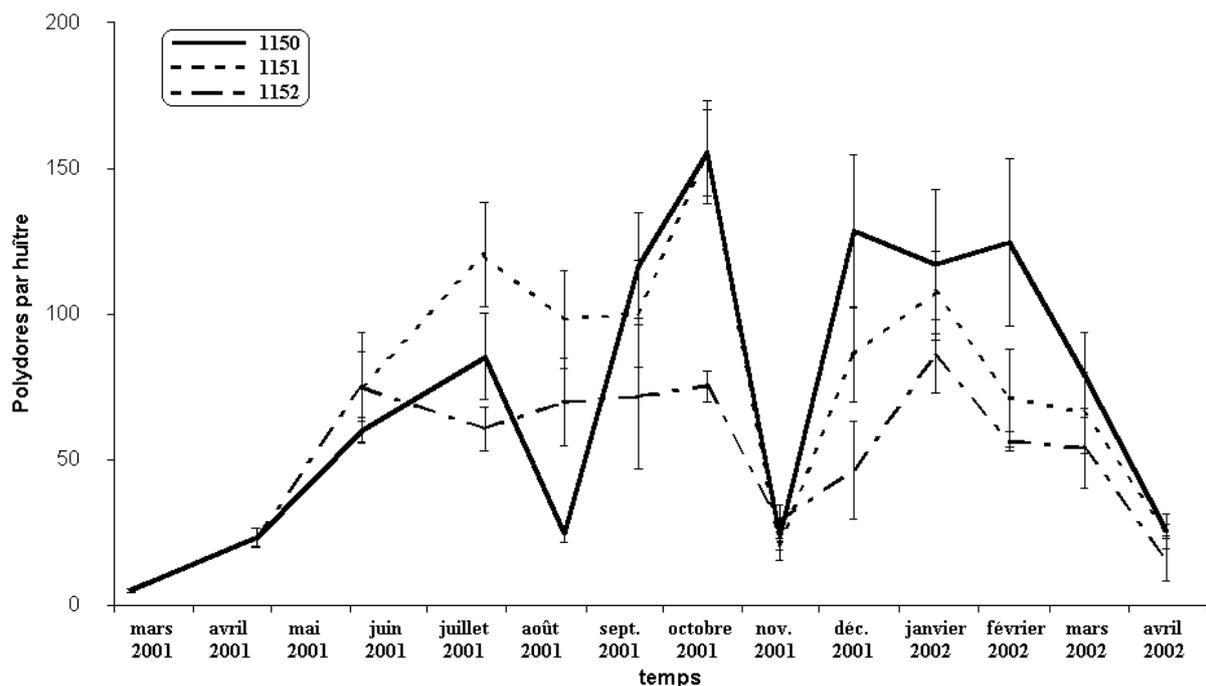


Figure 128 : Évolution du niveau d'infestation des huîtres des poches 1150, 1151 et 1152 au point 98 à Utah Beach de mars 2001 à avril 2002. Les intervalles de confiance à 80 % sont représentés.

Les huîtres des poches 1150 à 1152 étaient légèrement infestées lors de leur arrivée à Utah avec en moyenne 5 polydores chacune. L'infestation a fortement augmenté par la suite. Elle a même atteint 155 polydores par huître en moyenne dans les huîtres des poches 1150 et 1151 en octobre 2001 (Figure 128). Les niveaux d'infestation sont très variables. Les intervalles de confiance (toujours à 80 % pour les effectifs d'annélides, comme en Baie des Veys) sont donc parfois très importants (jusqu'à 29 polydores par huître). Des différences de niveaux d'infestation apparaissent entre les poches mais les minima et les maxima locaux sont aux mêmes dates quelle que soit la poche. Ces points de retournement sont faciles à identifier.

Les niveaux d'infestation par les polydores sont tellement contrastés que l'utilisation des histogrammes effectifs-taille devient superflue. Les mesures de largeur des annélides n'ont donc pas été réalisées pour ce suivi. Les trois poches sont réunies en une même entité car elles suivent la même évolution. Cette infestation moyenne a été représentée sur la figure 129. L'infestation dans la poche 1148 a été dessinée sur la même figure. L'infestation des huîtres de la poche 1148 est présentée en détails à la figure 130. La variabilité y est également très importante. Les intervalles de confiance atteignent 56 polydores par huître à la fin du suivi (pour une moyenne de 114) et jusqu'à 27 quand on prend en compte uniquement la période qui a précédé le déplacement des poches sur les parcs de réserve. Les limites trouvées au point 98 sont comparées avec celles déterminées en Baie des Veys à partir des poches 1123 et 1124 (Figure 129). Les échelles ne sont pas les mêmes (de 0 à 50 pour la Baie des Veys et de 0 à 200 pour Utah Beach) car les infestations sont loin d'être au même niveau. En revanche, on constate que certaines limites déterminées en Baie des Veys se retrouvent à Utah Beach, mais pas toutes, car le pas de temps du suivi est ici trop grand. Le suivi mensuel ne permet pas de voir par exemple le changement de période intervenu de façon flagrante au début du mois de février 2002. Il en est de même pour la mi-septembre de la même année et pour le changement intervenu début mai. Il y a bien eu un échantillonnage à ce moment là mais comme il n'y en avait pas eu depuis la mise à l'eau, le changement de période ne peut être vu.

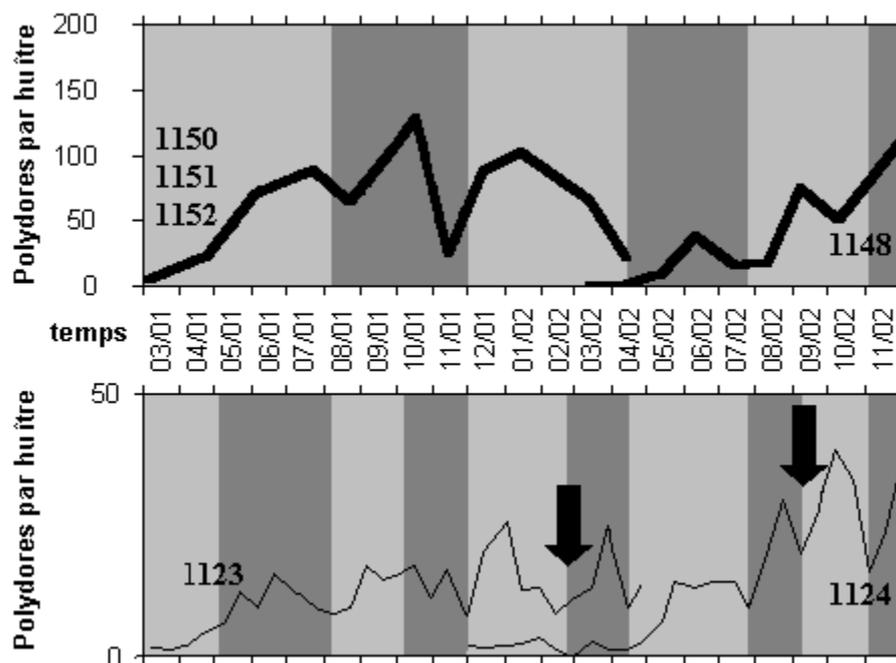


Figure 129 : Comparaison de l'évolution de l'infestation des huîtres par les polydores à Utah Beach (en haut) et en Baie des Veys (en bas) de mars 2001 à décembre 2002. L'échantillonnage est mensuel à Utah Beach et bimensuel en Baie des Veys. Les numéros des poches sont indiqués. Les résultats acquis avec les poches 1150, 1151 et 1152 ont été regroupés. Les flèches indiquent une diminution du nombre de polydores par huître qui a été perçue en Baie des Veys mais qui n'a pu être décelée à Utah Beach à cause du pas de temps d'échantillonnage. Les limites des périodes (colonisation puis mortalité naturelle dominante) identifiées en Baie des Veys sont signalées par une alternance de zones gris clair et gris foncé. Celles applicables à Utah Beach sont également reportées. L'échelle des ordonnées est différente sur les deux graphiques.

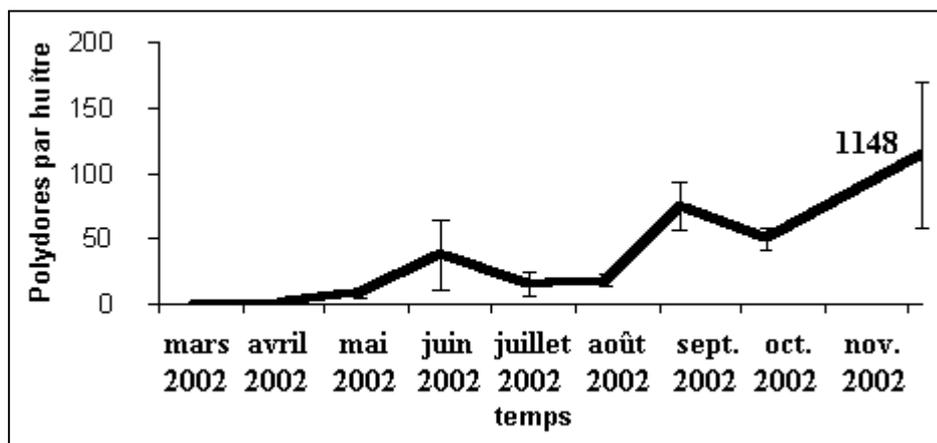


Figure 130 : Évolution du niveau d'infestation des huîtres de la poche 1148 à Utah Beach de mars à décembre 2002 au point 98 (sauf décembre : point 102). Les intervalles de confiance à 80 % sont représentés.

L'hydrodynamisme est beaucoup plus fort au point 98 qu'au point 9. Cela n'a pas empêché la fixation de grandes quantités de polydore mais a en revanche gêné le maintien de nombreux épibiontes dès l'été 2001. Leur poids a donc quasiment stagné (très légère baisse) d'août 2001 jusqu'à l'épisode d'ensablement en février 2002 (Figure 131). Suite à cela il a diminué de façon plus prononcée. Les huîtres des poches 1150 à 1152 sont moins recouvertes par les épibiontes que celles de la poche 1123. Au sein de la poche 1148, les épibiontes ont diminué suite au transfert de la poche sur un parc de réserve. Ce dernier, situé plus en hauteur par définition, est moins favorable à leur fixation et à leur survie. Malgré tout, lors du relevage, le poids de balanes est encore trois fois plus important que sur les huîtres de la poche 1125 qui avait été mise à l'eau en Baie des Veys au même moment que la 1148. Tout comme au point 9, la présence des polydore semble indépendante de la quantité d'épibiontes.

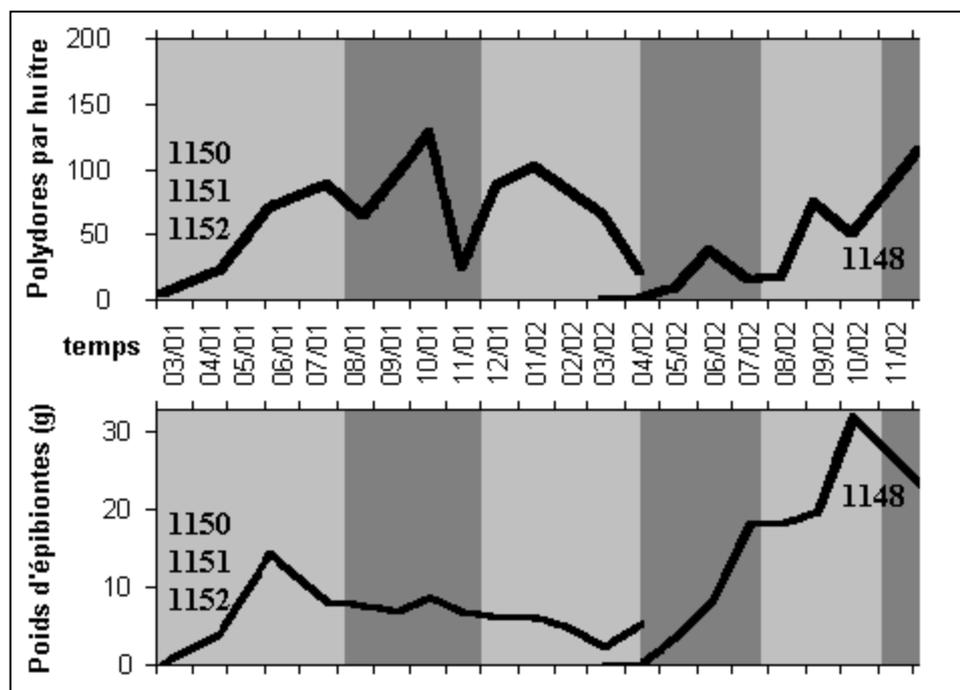


Figure 131 : Comparaison de l'évolution de l'infestation des huîtres par les polydore (en haut) et du poids d'épibiontes (en bas) à Utah Beach dans les poches 1150, 1151, 1152 et 1148. Les résultats acquis avec les poches 1150, 1151 et 1152 ont été regroupés. Les différentes périodes (colonisation puis mortalité naturelle dominante) définies à partir du nombre de polydore par huître sont signalées par une alternance de zones grisées.

Les huîtres utilisées pour constituer les poches 1150 à 1152 présentaient une mauvaise qualité visuelle de coquille (IP = 0,83) dès que ce paramètre a été évalué (à partir de juillet). Leur IP est demeuré supérieur à 0,75 tout au long du suivi (Figure 132). La baisse constatée fin 2001 est éventuellement liée à la disparition de la plupart des polydores. L'huître a peut-être réussi à renacrer une partie de sa coquille. Mais cette baisse n'a pas été prolongée et l'IP a de nouveau augmenté le mois suivant. Il est même probable que la diminution observée soit liée à la variabilité de l'échantillonnage

En revanche, les huîtres de la poche 1148 avaient un IP inférieur à 0,25 lors de leur arrive à Utah Beach. Mais la qualité de leurs coquilles s'est rapidement dégradée, passant d'un IP de 0,20 à la mi-mai à 0,65 deux plus tard. Lors du relevage final, les mollusques avaient un IP de 0,95.

Là encore, l'IP ne peut être relié au nombre de polydores présents dans chaque huître par une même équation tout au long du suivi.

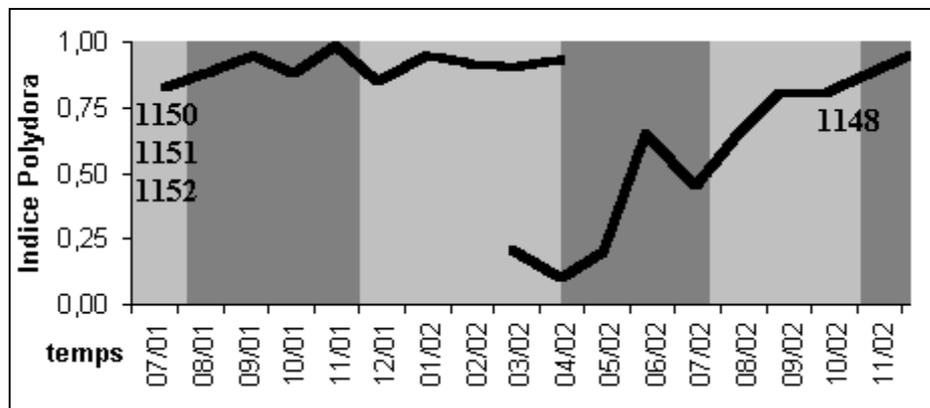


Figure 132 : Évolution de l'indice Polydora des huîtres à Utah Beach dans les poches 1150, 1151, 1152 et 1148 .Les poches 1150, 1151 et 1152 ont été regroupées en une seule entité. Les différentes périodes (colonisation puis mortalité naturelle dominante), définies à partir du nombre de polydores par huître, sont signalées par une alternance de zones grisées.

La mortalité des polydores est très importante à Utah Beach en fin d'année civile, lorsque la croissance des huîtres commence à ralentir. Le milieu est alors moins riche et la température est plus faible. Le reste du temps, les niveaux d'infestation sont très élevés par rapport à la situation observée en Baie des Veys. La localisation géographique de la zone, plus à même de recevoir les nuages larvaires émis sur les côtes du Calvados (voir la partie D/4 du chapitre 3) que la Baie des Veys, et la bathymétrie du point suivi, plus profond et qui peut donc être plus infesté que le point 9 (voir la partie D/1 du chapitre 3), peuvent expliquer les différences observées.

Ce travail fait ressortir d'une part qu'un suivi de l'infestation des polydores doit s'envisager à un rythme au moins bimensuel pour identifier clairement les périodes (une phase pendant laquelle la colonisation domine, puis une phase pendant laquelle la mortalité domine à son tour), et d'autre part que les limites trouvées en Baie des Veys sont a priori applicables à Utah Beach. On peut donc considérer que le découpage présenté pour la Baie des Veys s'applique à la côte est du Cotentin et aux côtes du Calvados.

Chapitre 4 : Etude temporelle



Un suivi bimensuel de la colonisation des huîtres par les polydores en Baie des Veys de mars 2000 à décembre 2002 a permis de découper chaque année en cinq périodes constituées chacune d'une phase de colonisation dominante puis d'une phase de mortalité dominante. Les limites de ces périodes présentent une faible variabilité inter-annuelle mais leurs soldes diffèrent d'une année à l'autre. Seule la période de fin d'année civile est systématiquement caractérisée par une phase de très forte mortalité. Les phases de croissance des huîtres sont concomitantes avec des phases de colonisation par les polydores. Celles qui arrivent durant la période de début d'année civile semblent être les plus gênantes pour la qualité visuelle des coquilles d'huîtres. La relation qui lie l'indice Polydora (qui caractérise cette qualité) au nombre de polydores par huître est spécifique à chaque lot d'huîtres et évolue au cours du temps. Les galeries vides sont colonisées par les nouvelles générations de polydores. La demi-vie de ces annélides, dont le taux de croissance est d'environ 2 an^{-1} , est ici inférieure à 4 mois. Seuls 11 % des polydores survivent 1 an en Baie des Veys.

Chapitre 5 : Applications

Il a été vu précédemment que les polydores colonisent fréquemment les huîtres élevées en Normandie et que les coquilles de ces dernières ne constituent pas l'habitat exclusif de ces annélides. C'est pourquoi il serait illusoire de croire que l'on puisse un jour éradiquer ces parasites de la région bas-normande, comme de toute autre d'ailleurs, tant les polydores sont aujourd'hui répandus. Rien n'empêche en revanche d'essayer de lutter contre les méfaits, sur les huîtres d'élevage, liés à leur présence dans le milieu naturel. On distinguera à cet égard deux grandes voies : celle dont l'objectif est d'éliminer temporairement les vers vivants dans les coquilles d'huîtres pour aider ces dernières à reconstruire leur coquille, et celle qui vise à limiter la colonisation par de nouvelles recrues. Afin de répondre à cet objectif, des traitements et des modifications des pratiques culturales ont été envisagés.

Les solutions de traitements proposées doivent être respectueuses de l'environnement et de l'huître elle-même. En effet, celle-ci jouit à juste titre d'une image de produit des plus naturels qui soit.

Les recommandations, qui pourraient être faites concernant les pratiques ostréicoles, se fondent sur les enseignements que l'on peut tirer des suivis spatio-temporels et des expériences de colonisation d'ores et déjà exposés.

A/Traitements

Comme la plupart des invertébrés marins, les polydores vivent en équilibre osmotique avec leur milieu environnant : l'eau de mer (Figure 133a). Ils sont donc incapables de vivre en eau douce ou en milieu sursalé. Il convient d'insister sur le caractère général de cette remarque qui souffre comme toute règle de quelques exceptions (voir chapitre 1). On peut donc raisonnablement espérer induire une mortalité des polydores en provoquant un choc osmotique. Mais il faut que ce choc soit important, que ce soit avec de l'eau sursalée ou de l'eau douce.

Certains ostréiculteurs ont imaginé de traiter leurs huîtres par une solution d'eau de Javel, solution communément employée dans les nurseries conchylicoles. Leurs essais ont été suivis. En revanche, aucun autre composé chimique n'a ici été testé. Divers produits chimiques ont été essayés et parfois mis en œuvre par certains auteurs, tels que le formaldéhyde, le sulfate de cuivre, le violet gentiane, le mebendazole, le permanganate de potassium, le bleu de méthylène, le metronidazole, le dimetronidazole, le praziquantel, le vert de malachite, le mebendazole, le fenbendazole, le levamisole, l'ivermectin, le trichlorofon, le febantel, le pyrantel embonate, le peroxyde d'hydrogène, le dinitroorthocresol, l'acide acétique, le 2-chloro-1-nitropropane, le Victoria Blue, le DDT, le pentabromophénol, le 2,4,5-trichlorophénol, la 8-hydroxyquinoline, le 2,4,6-trihydrophénol, le p-nitrobenzyl bromide, le 5-amino-5-ethyl-2-methyl-2-(2-carboethoxyethyl)-1,3-dioxane, la prolane cristalline, le 2,4-dichlorophénol, le n-dihydroabietyl-2-methyl-1,2-propane diamine, et le tris(stearoxymethyl) dimethyl amino méthane (Korringa, 1952 ; MacKenzie *et al.*, 1961 ; Collin *et al.*, 1989, 1990 ; Lester, 1989 ; Catherine *et al.*, 1990 ; Barthelemy, 1991 ; Lleonart, 2002 ; Lleonart *et al.*, 2003b). Ces produits sont, pour la plupart, nocifs pour l'environnement, de l'aveu même de certains de ces expérimentateurs qui insistent sur les faibles concentrations à employer et sur le fait que ces produits ne doivent pas être répandus sur les parcs conchylicoles (Collin *et al.*, 1989).

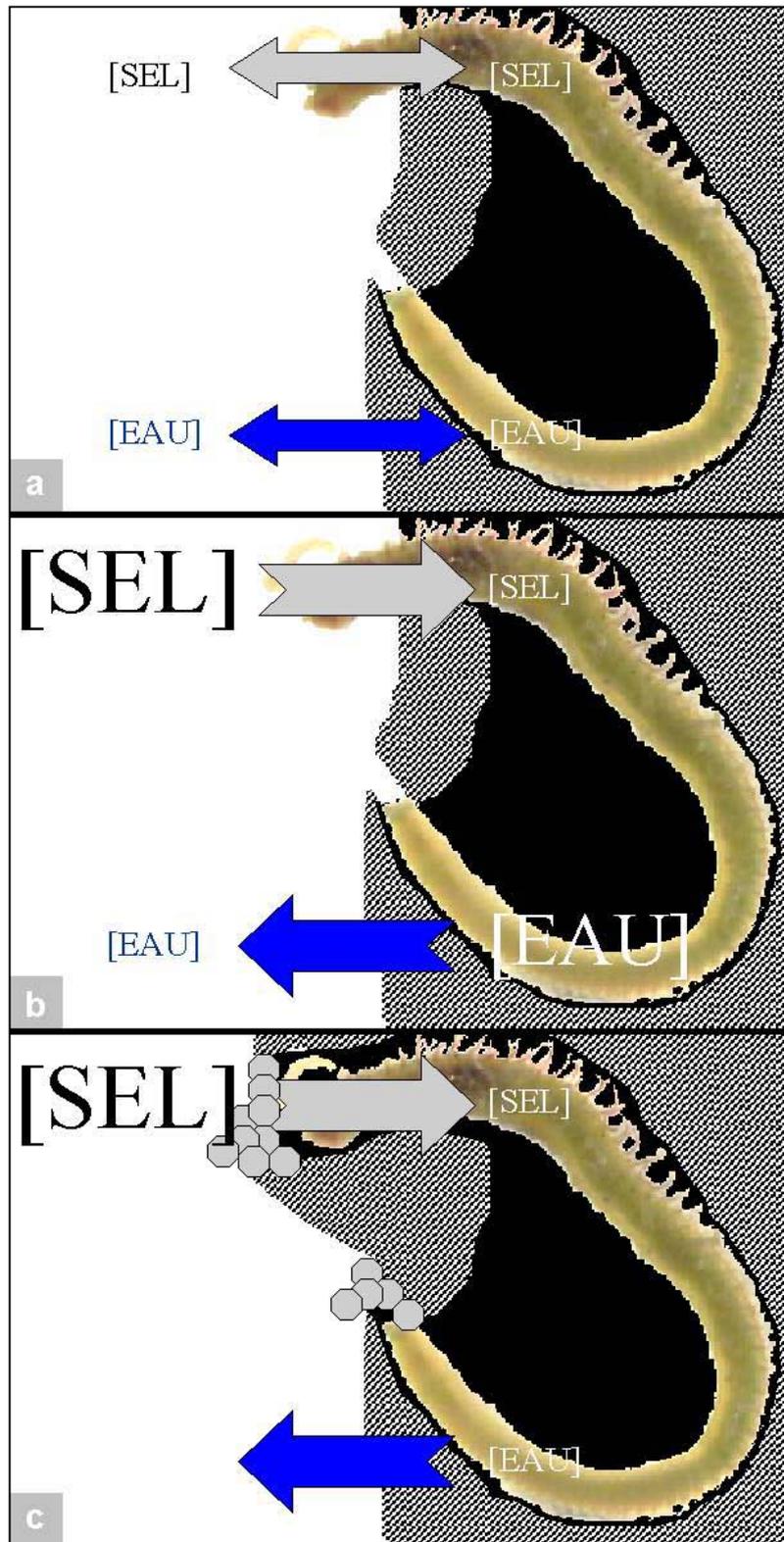


Figure 133 : Polydore dont la partie antérieure sort de sa galerie tapissée de vase (figurée en noir) et creusée dans une coquille d’huître (figurée en hachuré). a) En situation normale, elle est osmoconforme avec son milieu, l’eau de mer (figurée en blanc) ; b) Durant le saumurage, la concentration en sel à l’extérieur est telle que l’eau constitutionnelle de la polydore a tendance à en sortir. La polydore finit par se déshydrater ; c) Durant l’assec, le sel (figuré en gris) cristallise. L’eau constitutionnelle de la polydore, bien que protégée par un bouchon de vase dans sa galerie, a tendance à en sortir. La polydore finit par se déshydrater.

La température est un facteur sur lequel il aurait été possible d'intervenir expérimentalement (Nel *et al.*, 1996) et qui d'ailleurs est utilisé lors de l'échaudage dans d'autres bassins ostréicoles. Néanmoins, il n'a pas été ici retenu car il nécessite un investissement dans du matériel que n'ont pas la plupart des conchyliculteurs normands. De plus, il a été jugé peu commode ou peu efficace par le passé pour résoudre les problèmes liés à la présence des polydores (Catherine *et al.*, 1990).

1 Traitement avec de l'eau sursalée

a) Expériences préliminaires

Les expériences menées avec de l'eau sursalée ont toutes jusqu'à présent été menées en vérifiant leur efficacité par des procédés inadéquats tels qu'immerger les huîtres dans une solution de phénol à 75 ppm ou 500 ppm pendant 24 h (Petit *et al.*, 1989 ; Collin *et al.*, 1990), ou de monochlorobenzène à 200 mg.L⁻¹ pendant 48 h (Catherine *et al.*, 1990), ou bien encore d'o-dichlorobenzène à 500 ppm pendant 24 h (MacKenzie *et al.*, 1961). Les résultats sont ici vérifiés en baignant les coquilles d'huîtres dans un bain d'acide chlorhydrique, tel que défini auparavant.

Différentes concentrations en sel ont été testées par les auteurs cités précédemment, allant de 150 à 360 g.L⁻¹. La concentration en sel à l'extérieur est telle que l'eau constitutionnelle du vers a tendance à sortir (Figure 133b) et qu'il finit par se déshydrater. Même s'il ne fait aucun doute qu'une concentration de 150 g.L⁻¹ a la même efficacité pour éliminer les polydores qu'une solution à 360 g.L⁻¹, les essais réalisés chez plusieurs ostréiculteurs ont amené à conclure qu'une simplification du protocole était souhaitable. La sursaturation a donc été retenue. Elle correspond à une concentration d'environ 360 g.L⁻¹. Point besoin d'effectuer des pesées ou même des calculs pour connaître la quantité de sel à verser dans un bassin : il suffit d'ajouter du sel jusqu'à ce qu'il ne puisse en être dissous davantage. On obtient ainsi une saumure.

Le sel utilisé est celui que les services de l'équipement emploient pour déneiger les routes. Ce sel, issu des Mines de Potasse d'Alsace, ne contient pas d'additif qui pourrait être nocif pour l'huître ou le consommateur. Il présente l'avantage d'être moins cher que le sel de mer. Il faut toutefois noter que seuls les Salins du Midi sont habilités à vendre du sel en vu d'un usage agroalimentaire⁴. Il convient donc de s'entendre sur le fait que le terme d'« usage agroalimentaire » ne convient pas tout à fait à la situation présente puisque le sel n'est pas consommé directement, ni même indirectement par le consommateur. Ce traitement par saumurage est efficace, comme l'indiquent les résultats obtenus sur le point 97. En août 2000, une poche d'huître y a été échantillonnée puis a été divisée en deux poches : l'une a été traitée durant 30 mn dans une saumure à 360 g.L⁻¹ (poche 118) et l'autre non (poche 119). Ce traitement a été suivi d'un assec d'une nuit. Un mois plus tard, les deux poches ont été échantillonnées. Alors que le nombre de polydores par huître était de 275,5 pour les huîtres de la poche 119, il n'était que de 18,0 pour celles de la poche 118. Une telle différence est sans équivoque : le traitement par saumurage élimine efficacement la plupart des polydores. Cette même expérience suggérait également que les huîtres traitées avaient une meilleure croissance que les huîtres non-traitées, puisque leurs masses de chair égouttée étaient respectivement de 24,63 g et de 18,05 g au mois de septembre 2000. En revanche, la mortalité était de l'ordre de

⁴ Les ostréiculteurs normands peuvent s'adresser pour de plus amples renseignements au Comité des Salines de France qui les mettra en contact avec l'entreprise voulue.

25% chez les huîtres traitées. Ce résultat était imputé à l'état de maturité (juste avant la ponte) et donc de fragilité dans lequel se trouvaient les huîtres lors du traitement. Il aurait été fort instructif d'effectuer sur ces poches un suivi à plus long terme, mais ces dernières ont été dérobées, tout comme les poches du professionnel qui accueillait l'expérimentation.

La durée du bain varie selon les auteurs du simple trempage jusqu'à 1 h. Exposer les polydore plus longtemps à une telle agression serait inutile et pourrait même être dangereux pour les huîtres. Une expérience fort simple, consistant à plonger des coquilles d'huîtres infestées par des polydore dans une solution de rose bengal à 20 g.L^{-1} pendant 48 h, puis à briser ces coquilles à l'aide de tenailles et d'un marteau, montre que les polydore sont bien protégés dans leur galerie. En effet, les polydore ainsi obtenues sont pour bon nombre restées de même couleur que dans la nature. Elles ne se sont pas colorées en rose, ce qui témoigne qu'elles n'étaient pas en contact avec le milieu environnant dans lequel le colorant avait été dispersé. Ce sont probablement les bouchons de vase situés aux extrémités de leurs galeries qui assurent cette protection. Compte-tenu de cette remarque et des expériences préliminaires, une durée de 30 mn a été retenue pour le bain.

La nécessité d'un assec, précédant ou succédant au bain donné aux huîtres dans la saumure, a également été étudiée. Des périodes, durant laquelle les huîtres sont stockées à l'air libre, d' $\frac{1}{4}$ d'h à 2 j ont été testées selon les auteurs. Aucun assec n'a ici été entrepris avant de traiter les mollusques car cela supposerait une immobilisation des huîtres à terre trop longue pour s'insérer dans le rythme de travail des entreprises conchylicoles. En revanche, cette étape semble nécessaire après le traitement si on en juge par les résultats obtenus aux points 158 et 159. Des durées d'assec d'1 h, de 5 h et d'une nuit y ont été testées après que les huîtres aient été plongées pendant 30 mn dans une saumure à 360 g.L^{-1} . Quinze jours après, l'efficacité du traitement a été estimée respectivement à 65%, 75% et 95% d'après le comptage des polydore contenu dans les coquilles d'huîtres avant et après l'opération. L'assec favorise la cristallisation du sel dans les galeries des polydore. Ainsi, les polychètes qui auraient survécu lorsque les huîtres étaient plongées dans le bain de saumure (35% des polydore environ), du fait de la protection que leur assurent les bouchons de vase à l'entrée de leurs galeries, sont alors affectés par la formation de cristaux de sel à l'entrée des galeries (Figure 133c). Tout comme précédemment, les polydore finissent par se déshydrater. Un assec d'au moins une nuit, s'insérant facilement dans l'organisation du travail des ateliers conchylicoles, est donc préconisé.

Collin *et al.* (1989, 1990) ont souligné l'importance que revêt le nettoyage des huîtres avant traitement pour que ce dernier soit pleinement efficace. Ayant choisi d'effectuer ce type de traitement lorsque les huîtres passent en atelier, les huîtres sont lavées. Malgré cela, une expérience a été entreprise pour vérifier l'intérêt d'une telle étape. Un lot d'huîtres a été divisé en deux poches : l'une des deux (poche 116) a été lavée et l'autre non (poche 124). La quantité de vase retirée par le lavage n'a pu être calculée. Les deux poches ont ensuite été plongées pendant 30 mn dans une saumure à 360 g.L^{-1} puis ont été redescendues à la mer (point 159) où elles ont été submergées 5 h plus tard. Ces deux poches ont ensuite été échantillonnées 15 jours plus tard, et le nombre de polydore y a été déterminé (5 huîtres par échantillon). Les deux poches présentaient alors des niveaux d'infestation qui n'étaient pas significativement différents l'un de l'autre : 31,6 polydore par huîtres pour la poche 116 et 36,2 polydore par huîtres pour la poche 124 (test t bilatéral : $t_c = 0,48 < t_{8ddl} = 1,40$ avec un risque $\alpha = 0,20$; homoscedasticité vérifiée). Le lavage des huîtres avant traitement ne présente donc pas d'intérêt à moins que les huîtres ne soient particulièrement sales et surtout recouvertes d'une épaisse couche de vase, ce qui protège les polydore de la saumure. De plus, en lavant préalablement les huîtres, on prend soin de ne pas trop souiller le bain de saumure afin de le réutiliser le plus longtemps possible.

b) Suivi d'une expérience de saumurage à Lestre

Définition du saumurage

Les expériences précédentes ont permis de définir une technique de traitement avec de l'eau sursaturée. L'opération consiste à plonger les poches d'huîtres pendant ½ h dans un bassin sursaturé en sel (360 g.L⁻¹) afin d'éliminer les vers qui se logent dans les coquilles d'huîtres. C'est ce qu'on appelle le « saumurage » proprement dit. Cette étape permet de tuer les vers mal protégés dans leurs galeries. On fait suivre ce saumurage d'un assec d'une nuit afin de favoriser la pénétration et la cristallisation du sel dans les galeries. Pour plus de commodités, le terme « saumurage » désignera par la suite l'ensemble du traitement : « saumurage » proprement dit et assec.

Objectifs de l'expérimentation

Sachant que ce type de traitement permet d'éliminer efficacement les polydores, il restait à en étudier l'impact sur les huîtres et sur la colonisation par de nouvelles générations de polydores, mais aussi à définir le moment le plus opportun pour le mettre en application. L'expérience exposée ci-après a donc plusieurs objectifs :

- choisir la période la plus propice au traitement,
- estimer la mortalité ostréicole associée au saumurage,
- comparer les performances de croissance des huîtres traitées et non-traitées,
- comparer la qualité de leurs chairs,
- comparer la qualité visuelle de leurs coquilles,
- comparer la dynamique de colonisation des polydores dans leurs coquilles,
- établir un bilan économique du traitement.

Matériel utilisé

Pour répondre à ces objectifs, deux classes d'âge d'huîtres ont été utilisées : un lot dit de « gros 18 mois » (nommé lot A par la suite) et un lot dit d'« adultes » (nommé lot B par la suite) lors de la mise à l'eau. Ces dénominations correspondent non pas à l'âge réel des huîtres utilisées, mais à l'aspect des huîtres d'un point de vue commercial. Par conséquent, le lot A contient peut-être des huîtres adultes de par leur âge mais dont la taille correspond à ce qu'on attend d'une huître dite de « 18 mois ». Il n'est nullement question de le vérifier ici car cette expérience est menée dans des conditions « professionnelles ».

- Pour chaque lot (A et B), quatre conditions expérimentales ont été testées :
- pas de traitement :
Ces sous-lots, qui servent de témoins, seront appelés A_t et B_t.
 - saumurage en juin :
Ces sous-lots, qui ont été traités par saumurage le 13 juin 2002, seront appelés A_J et B_J.
 - saumurage en juin et en septembre :
Ces sous-lots, qui ont été traités par saumurage le 13 juin 2002 et le 8 septembre 2002, seront appelés A_{J&S} et B_{J&S}.
 - saumurage en septembre :
Ces sous-lots, qui ont été traités par saumurage le 8 septembre 2002, seront appelés A_S et B_S.

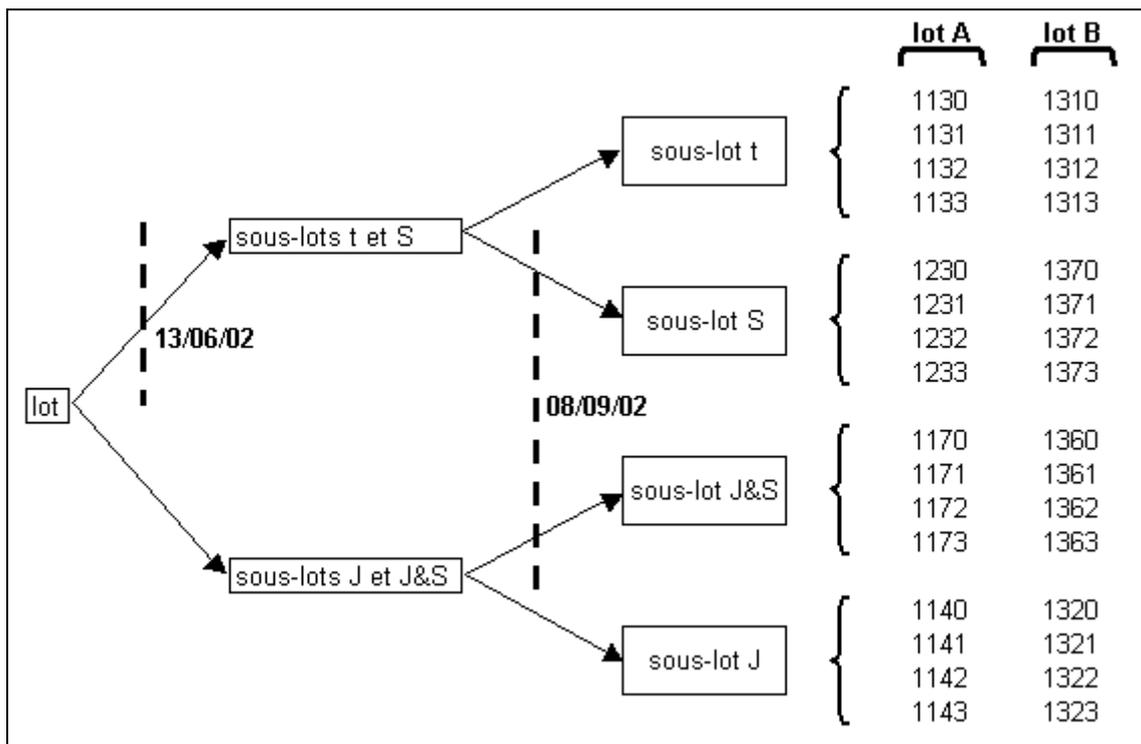


Figure 134 : Constitution des poches de réserve (chiffres se terminant par 0) et des demi-poches (chiffres se terminant par 1, 2, ou 3) des lots A et B (t= sous-lot témoin, J = sous-lot saumuré en juin, J&S = sous-lot saumuré en juin et en septembre, S = sous-lot saumuré en septembre). Les traitements sont symbolisés par des lignes en pointillés à des dates qui sont rappelées.

Chaque sous-lot est constitué de trois demi-poches (dans lesquelles seront effectués les prélèvements) de 100 huîtres chacune et d'une poche de réserve de 220 huîtres (Figure 134) pour compenser les prélèvements effectués, toujours dans le souci de se placer dans des conditions « professionnelles ». En effet, la charge des poches ostréicoles est communément de 220 huîtres par poche pour les deux classes de taille d'huîtres utilisées dans le secteur de Lestre, sur la côte est du Cotentin, où se déroulent ces essais. Les demi-poches permettent de limiter les quantités d'huîtres utilisées. Elles ne sont pas remplies avec 110 huîtres comme on pourrait de prime abord le penser, mais bien de 100 huîtres. En effet, il faut tenir compte de la réduction du volume disponible pour les huîtres dans les demi-poches suite à la couture (effectuée dans le sens de la largeur d'une poche pour créer deux demi-poches au sein d'une poche) et à la création d'une deuxième ouverture (et donc d'un rabat) dans les poches entières. Les prélèvements d'huîtres vivantes dans les demi-poches sont compensés par des

Tableau 8 : Calendrier d'intervention de l'expérimentation de traitement par saumurage. Pour chaque date, le type de suivi est indiqué, ainsi que le nombre d'huîtres vivantes utilisées dans chaque poche pour chaque sous-lot (explications : voir texte).

date	suivi des ...		nombre d'huîtres utilisées dans chaque poche																																		
	huîtres	polydores	A ₁				A ₂				A ₃				A ₄				A ₅				B ₁				B ₂				B ₃						
			1130	1131	1132	1133	1140	1141	1142	1143	1170	1171	1172	1173	1174	1175	1230	1231	1232	1233	1310	1311	1312	1313	1320	1321	1322	1323	1360	1361	1362	1363	1370	1371	1372	1373	
12/04/02	x		29																	29+8																	
29/04/02		x	5																	5	5	5	5														
14/05/02		x		5	5	5																															
27/05/02		x	5																		5	9	10	10													
13/06/02		x		10	9	10															5	10	10	10													
26/06/02		x	5																																		
12/07/02		x		10	10	10																															
24/07/02		x															5																				
12/08/02		x		10	10	10																															
26/08/02		x	5																		5																
08/09/02		x		10	10	10																															
23/09/02		x	5																		5																
10/10/02		x		10	10	10																															
07/11/02		x		10	10	10																															
21/11/02		x	5																		5																
04/12/02		x		10	10	10																															

huîtres vivantes provenant des poches de réserve des mêmes sous-lots, mais, après le 13 juin 2002, les huîtres mortes sont laissées dans les poches jusqu'au relevage final. Tout se passe donc comme si le professionnel n'était pas intervenu sur ses poches entre la date de traitement et le relevage final qui a eu lieu le 4 décembre 2002. L'expérimentation a nécessité 4160 huîtres : 2 lots x 4 sous-lots par lot x (1 réserve de 220 huîtres par sous-lot + 3 demi-poches de 100 huîtres chacune par sous-lot).

Calendrier

La mise à l'eau de l'ensemble des poches s'est faite le 12 avril 2002 sur le point 160 (Figure 13). Les huîtres utilisées étaient auparavant stockées sur le même secteur ostréicole. Un suivi bimensuel de l'infestation a été réalisé selon les procédés décrits dans la partie méthodologique : bain de phénol puis d'acide. Tous les autres paramètres (croissance, qualité, mortalité) ont été suivis mensuellement (ce qui a nécessité de remonter l'ensemble des poches chaque mois à l'atelier et de les redescendre le lendemain sur le parc ostréicole). Un tri des huîtres a été réalisé en atelier le 13 juin 2002 afin d'écarter les huîtres mortes, tout comme le professionnel nous accueillant le faisait sur ses propres lots. Ce tri a été suivi du saumurage pour certains sous-lots, tel que défini précédemment. Le deuxième saumurage a été effectué le 8 septembre 2002. Le calendrier d'intervention (Tableau 8) fait apparaître une lacune entre le 10 octobre et le 7 novembre 2002. L'infestation aurait dû être suivie entre ces deux dates mais les prélèvements correspondants n'ont pu être réalisés. Le relevage final a eu lieu le 4 décembre 2002. Les huîtres ont donc été suivies jusqu'à la période de commercialisation.

Les prélèvements sont en général de 10 huîtres vivantes par demi-poche pour le suivi mensuel de la croissance et de l'infestation. Il n'est en revanche que de 5 huîtres par lot (prises dans les poches de réserve) pour les prélèvements intermédiaires servant au suivi de l'infestation des lots témoins (Tableau 8).

Les dates de traitement ont été choisies d'après les connaissances acquises lors du suivi de la colonisation en Baie des Veys les années précédentes. Il semblait en effet que des épisodes de forte mortalité des polydores avaient lieu en juin et en septembre. D'autres périodes de l'année présentaient les mêmes caractéristiques mais il faut que le traitement ait lieu suffisamment tôt pour que les huîtres aient le temps de masquer les galeries abandonnées par les vers. Le suivi bimensuel de l'infestation entrepris ici à Lestre permet de confirmer que le traitement de juin a été effectué lors d'une phase de mortalité dominante des polydores (Figure 135).

Les intervalles de confiance associés aux mesures intermédiaires sont plus grands que ceux associés aux mesures mensuelles. Ils reflètent la faible taille des échantillonnages intermédiaires (5 huîtres) comparé à celle des prélèvements mensuels (15 huîtres au moins, souvent 30 et même parfois 90 ; voir le Tableau 8).

L'infestation a augmenté d'avril (moins de 25 polydores par huître quel que soit le lot) à fin mai (429 polydores par huître pour le lot A et 168 pour le lot B), puis a diminué (119 et 225 polydores par huître le 13 juin pour les lots A et B respectivement avant traitement). Le premier saumurage a été effectué (le 13 juin) durant une phase de mortalité dominante des polydores. Le processus naturel doit ainsi être accéléré et cette mortalité quasi-totale. Cela sera vérifié dans la partie suivante.

L'infestation a ensuite réaugmenté fin juin (173 et 370 polydores par huîtres pour les lots A_i et B_i respectivement), puis diminué jusqu'à la fin août (98 et 143 polydores par huîtres pour les lots A_i et B_i respectivement).

Le deuxième saumurage est intervenu un peu tardivement selon ce suivi puisqu'il a eu lieu pendant une phase de colonisation dominante. Mais l'infestation n'a pas augmenté pour

le lot B_t entre la date de traitement et le prélèvement suivant : 201 polydores par huître le 8 septembre et 213 polydores par huître le 20 septembre. Le caractère tardif de cette intervention n'est donc pas gênant puisqu'il n'y a presque pas eu de nouvelles recrues entre temps (ou du moins pas plus que de vers morts). Le lot A_t , moins infesté, n'a pas évolué de la même façon entre ces deux dates : 92 polydores par huître le 8 septembre et 150 polydores par huître le 20 septembre. Il se pourrait donc que le deuxième traitement n'ait pas été prodigué au moment le plus opportun. Néanmoins, si la recolonisation de ces huîtres par les polydores s'avérait faible, cela signifierait que ce décalage entre la date de traitement et la date optimale de traitement (plus tôt donc) n'a pas été gênant. Cela sera vérifié par la suite. De toute façon, il n'était pas question de pratiquer un saumurage au mois d'août, quand les huîtres sont en général encore matures. Il sera d'ailleurs vu par la suite que le deuxième saumurage a été effectué à la fin de la période de ponte.

L'infestation a ensuite diminué de fin septembre à début novembre (54 et 106 polydores par huîtres pour les lots A_t et B_t respectivement). Lors du relevage final, les huîtres du lot A hébergeaient en moyenne 81 polydores par huître tandis que celles du lot B en comptaient 151.

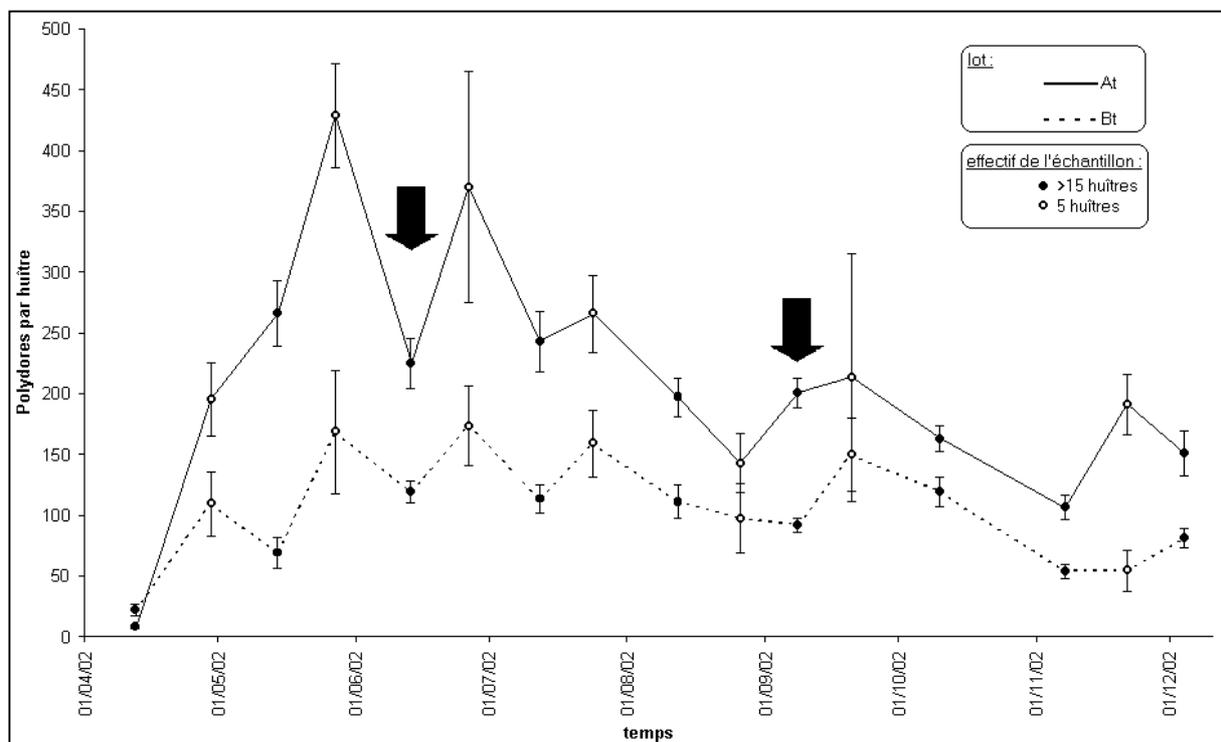


Figure 135 : Résultats du suivi bimensuel de l'infestation des huîtres témoins des lots A et B à Lestre (A_t = sous-lot A témoin, B_t = sous-lot B témoin) d'avril à décembre 2002. Les intervalles de confiance à 80% sont fournis. Les résultats issus du suivi mensuel pratiqué sur un minimum de 15 huîtres sont indiqués par des disques pleins, tandis que les résultats intermédiaires issus de comptages pratiqués sur 5 huîtres sont indiqués par des disques évidés. Les flèches rappellent les dates de traitement par saumurage.

Efficacité

Il convient tout d'abord de préciser que le saumurage, quelle que soit la date à laquelle il a été effectué, a permis d'éliminer quasiment tous les vers que les huîtres hébergeaient au moment de l'intervention.

Le 13 juin, le lot A (A_t , A_J et $A_{J\&S}$) abritait en moyenne 119 polydores par huître ($n = 89$ huîtres) avant traitement. Un mois plus tard, cet effectif était resté constant chez les huîtres témoins (113 polydores par huître dans le lot A_t ; $n = 30$ huîtres), alors que les huîtres traitées le 13 juin (A_J et $A_{J\&S}$) n'abritaient plus que 6 polydores par huître ($n = 59$ huîtres). Cela fait donc une différence d'environ 95% (Figure 136).

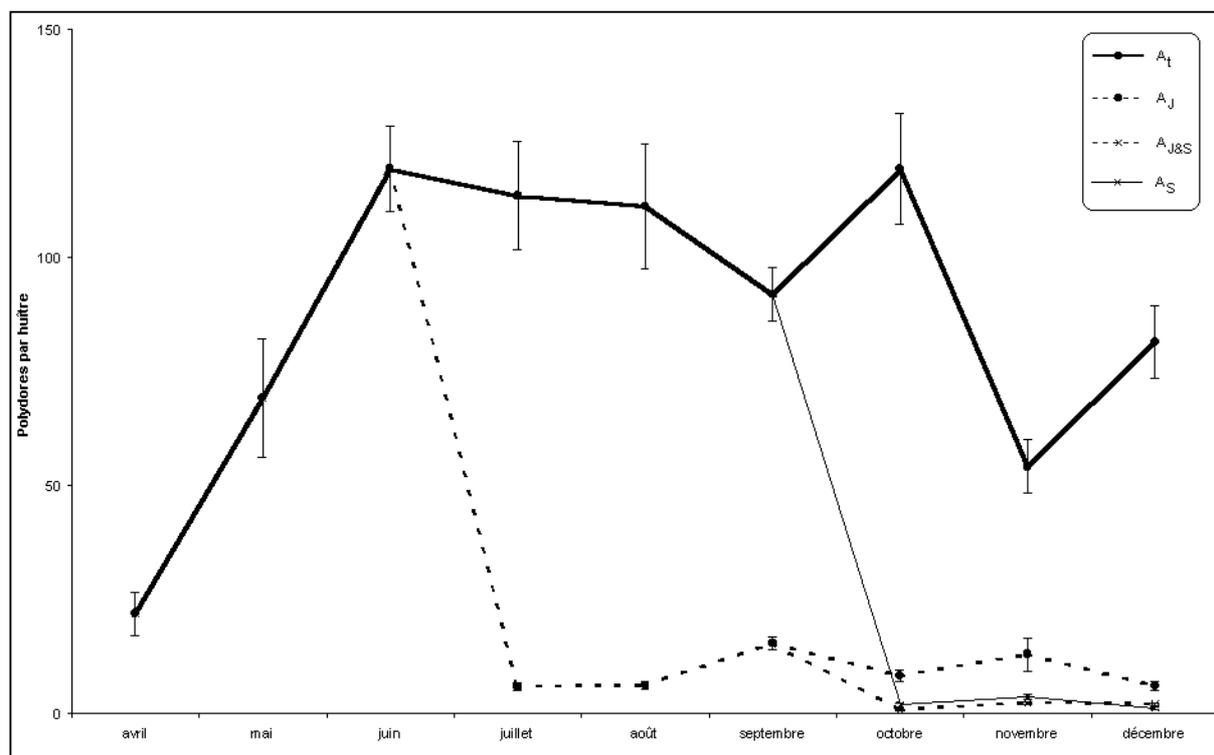


Figure 136 : Résultats du suivi mensuel de l'infestation des huîtres du lot A à Lestre (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre) d'avril à décembre 2002. Les intervalles de confiance à 80% sont fournis.

Le lot B (B_t , B_J et $B_{J\&S}$) abritait quant à lui 225 polydores par huître ($n = 85$ huîtres) le 13 juin avant traitement. Là encore, cet effectif est resté stable chez les huîtres témoins jusqu'au mois suivant puisque le lot B_t contenait 243 polydores par huître le 12 juillet ($n = 30$ huîtres). Les lots traités en juin (B_J et $B_{J\&S}$) n'avaient plus que 11 polydores par huître ($n = 60$ huîtres) à cette même date (Figure 137), soit 95% de moins que le témoin (B_t).

Le 8 septembre, les huîtres témoins issues du lot A (A_t et A_S) hébergeaient 92 polydores par huître ($n = 60$ huîtres) avant traitement. Un mois après, les huîtres témoins (A_t) en comptaient presque toujours autant (119 polydores par huître ; $n = 30$ huîtres), alors que celles qui avaient été saumurées uniquement en septembre n'avaient que 2 polydores par huître (A_S le 10 octobre ; $n = 29$ huîtres). Cela correspond à une différence de 98% (Figure 136).

Le 8 septembre, les huîtres témoins issues du lot B (B_t et B_s) hébergeaient 201 polydores par huître ($n = 60$ huîtres) avant traitement. Un mois après, les huîtres témoins (B_t) en comptaient un peu moins (163 polydores par huître ; $n = 30$ huîtres), alors que celles qui avaient été saumurées uniquement en septembre n'avaient que 9 polydores par huître (B_s le 10 octobre ; $n = 29$ huîtres). Cela correspond à une différence de 96% ou de 94% selon que l'on prenne comme référence respectivement le mois précédent ou le lot témoin du même mois (Figure 137).

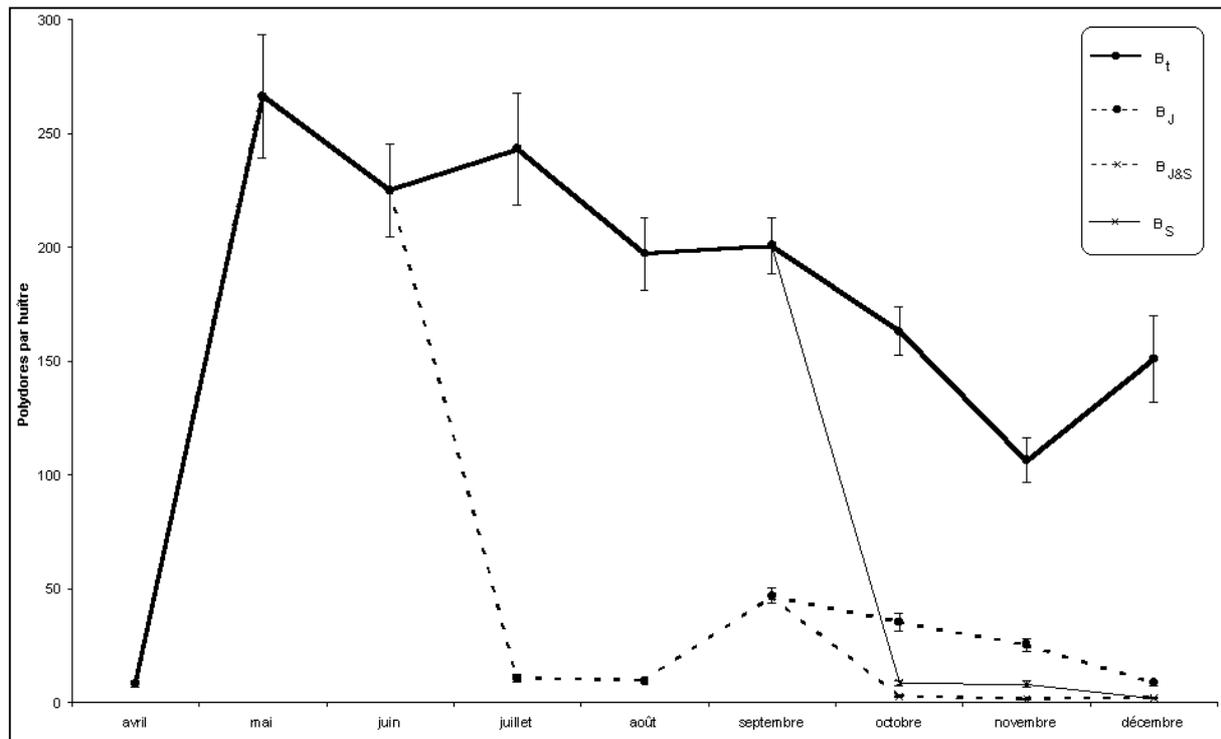


Figure 137 : Résultats du suivi mensuel de l'infestation des huîtres du lot B à Lestre (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre) d'avril à décembre 2002. Les intervalles de confiance à 80% sont fournis.

La différence, en terme de nombre de polydores par huître, entre lots témoins et traités est donc en général de 95% un mois après traitement. Nous verrons par la suite si les 5% de polydores « restants » sont des vers qui ont survécu au traitement ou s'il s'agit de nouvelles recrues.

Mortalité ostréicole

Les expériences préliminaires avaient fait ressortir des taux de mortalité particulièrement élevés pour les huîtres traitées (25% en un mois). Néanmoins, ces résultats doivent être pondérés par le fait que le saumurage avait alors été effectué à une période critique du cycle de vie de l'huître (la ponte, au mois d'août), et que les huîtres utilisées étaient très fortement infestées, s'écrasant sans effort particulier entre le pouce et l'index du manipulateur, tant leurs coquilles étaient poreuses. Ces expériences n'avaient duré que peu de temps et auguraient d'une meilleure croissance des huîtres débarrassées de leurs parasites, compensant ainsi les surmortalités observées dues à la porosité des coquilles. Le suivi

présenté ici corrige ces erreurs de premiers jugements, la mortalité de chaque demi-poche ayant été suivie mensuellement durant 8 mois jusqu'à commercialisation.

S'il est vrai que dans un premier temps le saumurage effectué en juin induit une surmortalité ostréicole (+10 points pour A_J et $A_{J\&S}$ par rapport à A_t et A_S et +7 points pour B_J et $B_{J\&S}$ par rapport à B_t et B_S), il n'en est pas de même à plus long terme (Figure 138). En effet, A_t et A_J présentent tous deux un taux de mortalité cumulée de 18% entre juin et décembre. Le sous-lot B_t exprime quant à lui un taux de mortalité cumulée de 14% pour cette même période, alors que B_J connaît une mortalité de 22% (Figure 139). Cette différence de comportement entre les lots A et B sera discutée par la suite.

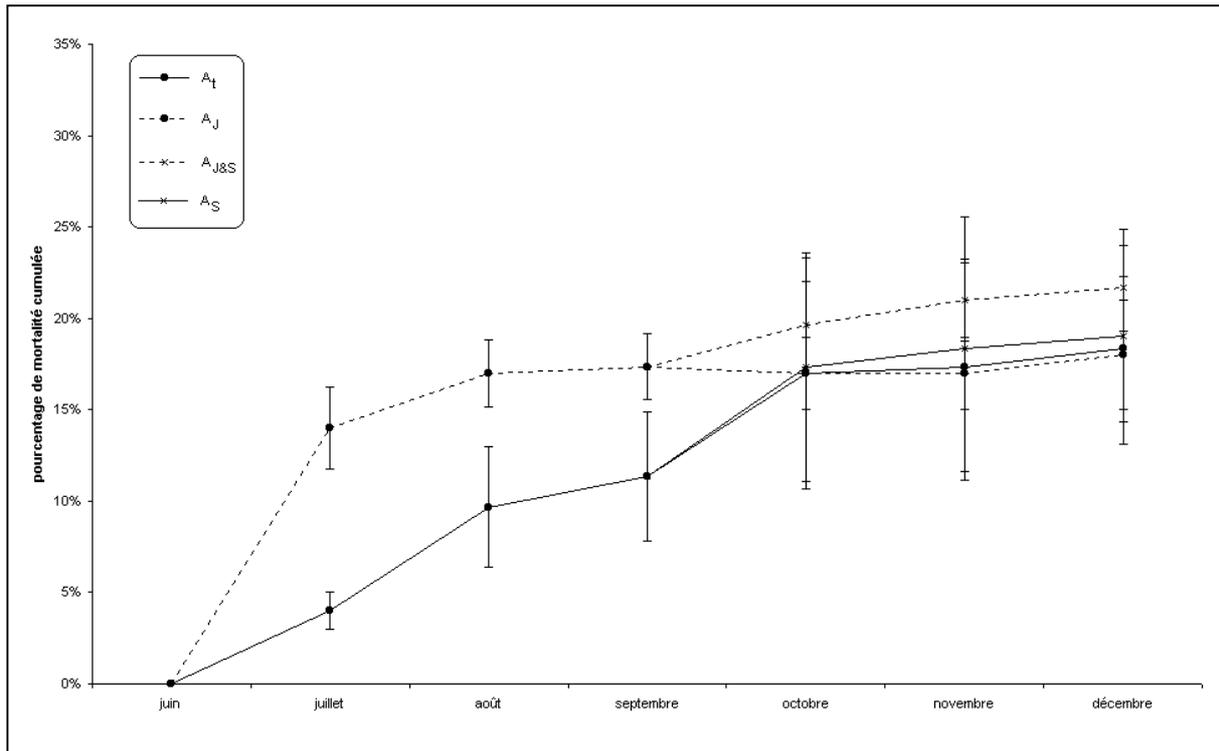


Figure 138 : Mortalité ostréicole cumulée pour les huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

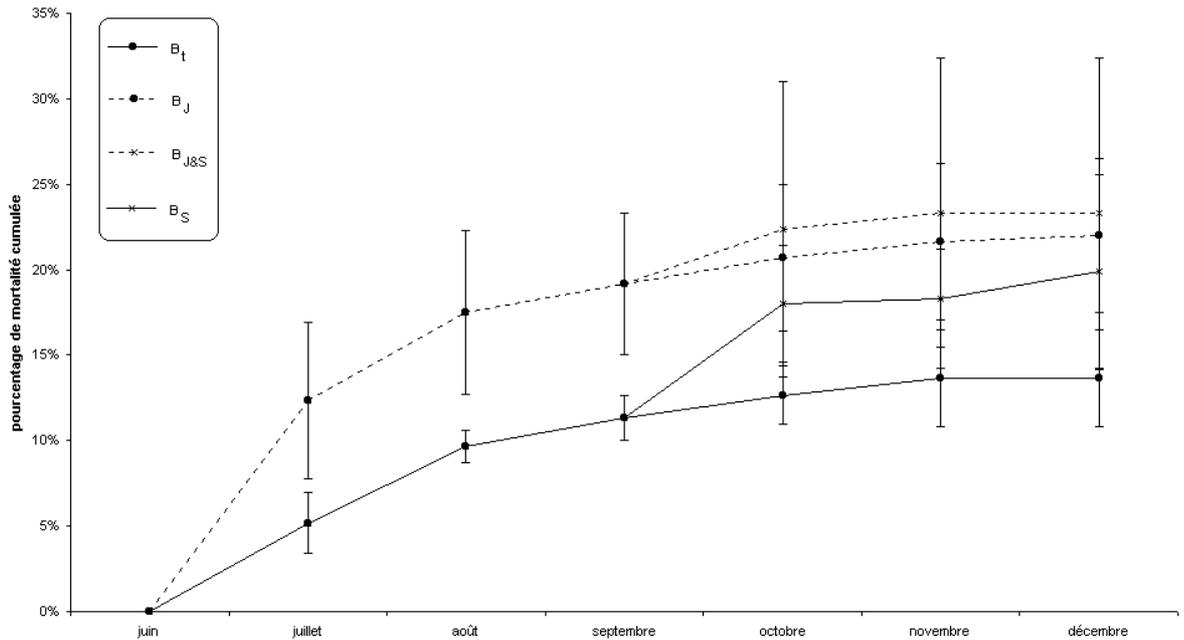


Figure 139 : Mortalité ostréicole cumulée pour les huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

En ce qui concerne le saumurage effectué en septembre, il ne semble pas avoir d'impact même à court terme sur le lot A puisque A_t et A_S ont tous deux un taux de mortalité cumulée de 17% entre juin et octobre (entre juin et décembre, ces taux sont respectivement de 18% et 19%). Là encore, le comportement du lot B diffère de celui du lot A : B_t et B_S ont des taux de mortalité cumulée respectivement de 14% et 18% entre juin et octobre. Cette différence entre les sous-lots du lot B traités ou non en septembre continue de s'accroître au cours du temps puisque le taux de mortalité cumulée entre juin et décembre est de 14% chez les huîtres témoins (B_t) et de 20% chez les huîtres saumurées en septembre uniquement (B_S).

Pour les sous-lots traités en juin et en septembre, le double traitement n'a pas plus d'impact qu'un simple traitement sur la mortalité ostréicole. Le sous-lot $B_{J\&S}$ se comporte comme le sous-lot $A_{J\&S}$.

Compte-tenu des intervalles de confiance, on peut considérer que le saumurage induit une expression précoce de la mortalité mais qu'il n'induit pas de surmortalité ostréicole quand on effectue le bilan en octobre (Figures 138 et 139), et a fortiori lors de la phase de commercialisation en décembre. Seul le saumurage de juin sur le lot B semble induire une surmortalité lors du bilan effectué en décembre. Le problème vient certainement de la constitution de la poche de réserve du sous-lot B_t . En effet, elle est constituée de deux lots. Il manquait quelques dizaines d'huîtres pour réaliser l'expérimentation prévue et l'ostréiculteur a alors fourni des huîtres supplémentaires qu'il a jugé équivalentes. Ne pas les rajouter aurait amené à introduire un biais au niveau de la densité des poches dans la suite de l'expérimentation. Celles-ci ont été mises dans la poche 1310. Cette dernière est donc constituée de deux lots qui se sont révélés après coup être différents. Il y a donc eu un biais de toute façon. En effet, lors de la mise à l'eau, les huîtres du lot B « principal » contenaient par exemple en moyenne 8 polydore par coquille alors que les huîtres supplémentaires (lot « secondaire ») en hébergeaient 200. Ces dernières n'ont pas été prises en compte dans le graphique de suivi de l'infestation car elles n'étaient au départ que dans la poche de réserve et qu'elles étaient minoritaires. Mais comme ces huîtres ont ensuite été mises petit à petit dans

les poches de suivi, elles ont dû bien souvent être responsables de la variabilité plus importante du lot B que du lot A. Un tri a été tenté à partir des données biométriques et des comptages des polydores car il s'agirait d'un lot de boudeuses plus petites (43 g au lieu de 57) et donc particulièrement infestées. Mais il est impossible de savoir quelle quantité de ces huîtres a été transférée dans les poches de suivi. On considère simplement que cette quantité est négligeable pour les comptages de polydores. En revanche, il se peut que leur présence explique les surmortalités ostréicoles observées car ce sont des huîtres avec de trop nombreuses galeries. Ces remarques font que les résultats issus du lot A seront d'ailleurs considérés par la suite comme plus fiables que ceux issus du lot B.

Les surmortalités consécutives au traitement sont principalement le fait d'huîtres aux coquilles poreuses. En effet, certaines huîtres hébergeaient dans leurs coquilles des chambres, formées par les polydores, dont les parois étaient si fines, voire inexistantes, que la saumure est entrée localement en contact avec la chair des huîtres. Il s'en est suivi des nécroses de tissu, fatales pour les huîtres (Figure 140).



Figure 140 : Les chambres présentes dans la coquille d'huître (à gauche) ont une paroi tellement mince, voire inexistante, que la saumure est rentrée localement en contact avec la chair de l'huître (à droite). D'où les nécroses locales des tissus de l'huître.

Croissance des huîtres

Taille et forme des huîtres

Les longueurs, largeurs et épaisseurs des huîtres ont été mesurées. Pour chaque date de prélèvement, les moyennes et les écart-types ont ensuite été calculés pour chaque demi-poche et pour l'ensemble des huîtres placées dans les mêmes conditions. Les intervalles de confiance à 95% sont alors calculés pour chacune de ces moyennes. Il en est de même pour tous les autres paramètres mesurés sur les huîtres.

Les huîtres traitées en juin du lot A ont tendance, dans un premier temps, à être moins grandes que les autres. Elles font ainsi en juillet 74 x 45 x 23 mm (A_j) au lieu de 76 x 46 x 24 mm (A_t). Puis la tendance s'inverse : elles sont de même taille en août puis elles deviennent plus grandes (Figure 141). En décembre, par exemple, elles mesurent 84 mm de long (A_j) au lieu de 80 (A_t). Cependant, les dimensions moyennes des huîtres traitées et non traitées ne diffèrent pas statistiquement lorsqu'on les compare date par date. En effet, les différences sont faibles, même lors du relevage final (Tableau 9). Malgré cela, cette tendance existe car les moyennes des paramètres calculés à partir des huîtres traitées en juin sont systématiquement

supérieures à celles des huîtres témoins dès le mois de septembre. Un test non paramétrique de test des signes fait ressortir cette propriété (Tableau 10). Ce test consiste à calculer le rapport entre les différences positives et les différences non nulles. On associe ensuite à ce rapport un seuil de signification. Les différences non nulles sont au nombre de 6 quand on examine l'effet du saumurage de juin (6 mois, de juillet à décembre), et au nombre de 3 quand on s'intéresse à celui de septembre (3 mois, d'octobre à décembre). Pour les dimensions des huîtres des lots A_J et A_t , cela correspond à 4 différences positives ($A_J > A_t$) sur 6 quand on prend en compte les résultats à partir de juillet, c'est-à-dire à partir du premier prélèvement après traitement.

Si on s'intéresse à l'effet du saumurage de septembre, les huîtres traitées à ce moment là (A_S) sont systématiquement plus longues et plus larges que les huîtres témoins durant les trois mois de comparaison possibles, mais elles sont moins épaisses. On a donc 3 différences de même signe, ce qui peut être associé à un seuil de signification de 88%. La différence au moment de la vente en décembre est de 2 mm pour la longueur et la largeur, et de 1 mm pour l'épaisseur.

Tout comme le saumurage de juin, le double traitement (en juin et en septembre) a tendance à avoir un effet d'abord négatif sur la croissance, que ce soit en juillet ou en octobre. Cette tendance semble être significative à un seuil de 89 % pour la largeur et l'épaisseur (66% pour la longueur) si on compare ces huîtres traitées deux fois avec les huîtres témoins. Elle est moins nette lors de la comparaison avec les huîtres traitées une seule fois. Des trois dimensions mesurées en décembre, seule les épaisseurs des huîtres des lots A_S et $A_{J\&S}$ diffèrent significativement (avec un risque d'erreur inférieur à 1%).

En ce qui concerne le lot B, les résultats sont un petit peu plus difficiles à interpréter car le lot est petit à petit devenu hétérogène, compte tenu de la constitution de la poche de réserve du sous-lot témoin (poche 1310). Les huîtres traitées en juin ont quand même tendance à être plus grandes que les témoins (Tableau 11) et celles traitées en septembre à être plus petites. Celles traitées en juin et en septembre sont de taille similaire aux huîtres témoins. Les analyses de variance réalisées lors du relevage final (Tableau 12) montrent que les huîtres traitées en juin sont plus épaisses (de 2 mm) que les témoins (avec un risque d'erreur de 4%) et que celles traitées en septembre sont plus larges (de 3 mm) que celles traitées en juin et en septembre (avec un risque d'erreur de 3%). Les autres dimensions ne semblent pas différentes (Figure 142).

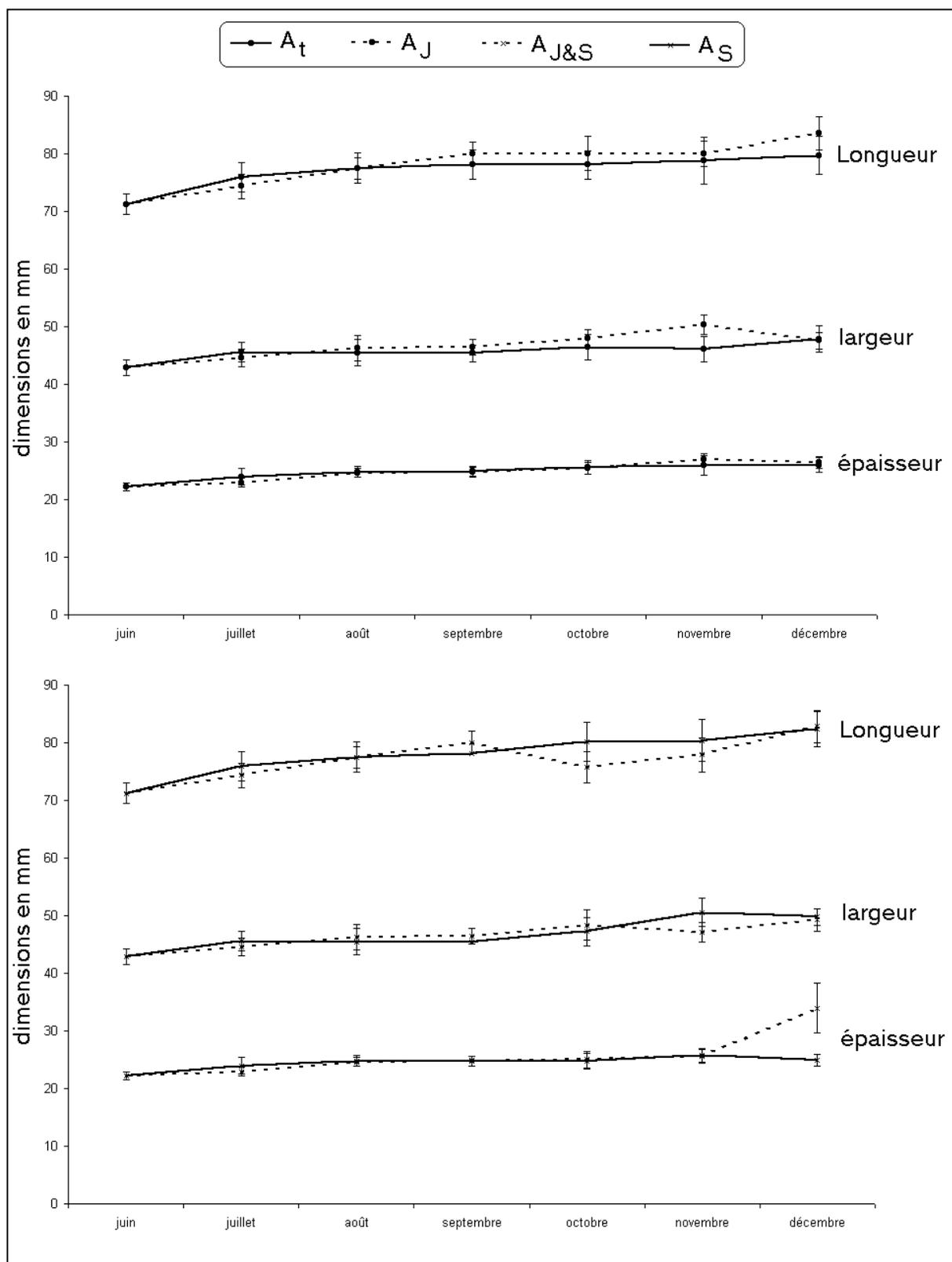


Figure 141 : Dimensions (longueur, largeur et épaisseur) des huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

Tableau 9 : Résultats de l'analyse de variance réalisée sur les paramètres de croissance du lot A lors du relevage final. Les valeurs moyennes ± les intervalles de confiance à 95% sont donnés pour chaque paramètre et chaque sous-lot (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les F calculés entre deux sous-lots et les risques qui y sont associées sont mentionnés. Le symbole * signale que la valeur F calculée est supérieure à la valeur du F critique pour un risque de 5% ($F_c=4,007$), ce qui signifie que l'on peut considérer que les moyennes diffèrent (avec un risque d'erreur de 5%). Les valeurs correspondantes à la comparaison des sous-lots A_t et $A_{J\&S}$ sont indiquées dans les cases en bas à droite (lecture en diagonale) de chaque sous-tableau.

Longueur (mm)				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		79,69 ± 3,29	83,57 ± 2,89				0,088
	A_S	$A_{J\&S}$				0,023	
oui						0,881	
						1,318	0,193
F						1,771	
Probabilité						0,256	0,662
							0,188
largeur (mm)				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		47,81 ± 2,27	47,57 ± 1,44				0,033
	A_S	$A_{J\&S}$				0,192	
oui						0,663	
						1,969	1,640
F						0,788	
Probabilité						0,166	0,205
							0,378
épaisseur (mm)				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		25,98 ± 1,28	26,43 ± 1,08				0,277
	A_S	$A_{J\&S}$				15,946*	
oui						0,000	
						1,543	11,104
F						12,170	
Probabilité						0,219	0,002
							0,001
coefficient de longueur				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		217,54 ± 9,62	226,50 ± 8,39				1,894
	A_S	$A_{J\&S}$				6,048*	
oui						0,017	
						0,307	10,222*
F						3,535*	
Probabilité						0,582	0,002
							0,065
coefficient de largeur				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		90,58 ± 3,32	87,02 ± 3,47				2,117
	A_S	$A_{J\&S}$				9,260*	
oui						0,004	
						1,317	0,416
F						3,914*	
Probabilité						0,256	0,521
							0,053
coefficient d'épaisseur				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		41,08 ± 2,21	40,44 ± 1,72				0,203
	A_S	$A_{J\&S}$				17,559*	
oui						0,000	
						5,518*	11,449*
F						9,735*	
Probabilité						0,022	0,001
							0,003
poids entier avec épibiotes (g)				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		60,03 ± 5,07	60,51 ± 4,28				0,020
	A_S	$A_{J\&S}$				0,319	
oui						0,575	
						0,060	0,041
F						0,100	
Probabilité						0,807	0,841
							0,753
poids entier sans épibiotes (g)				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		57,18 ± 4,95	58,19 ± 3,98				0,097
	A_S	$A_{J\&S}$				0,199	
oui						0,657	
						0,029	0,001
F						0,068	
Probabilité						0,865	0,976
							0,795
poids de coquille (g)				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		38,57 ± 3,21	40,47 ± 2,90				0,742
	A_S	$A_{J\&S}$				0,751	
oui						0,390	
						0,002	0,011
F						0,806	
Probabilité						0,962	0,915
							0,373
poids frais de chair (g)				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		7,52 ± 0,79	7,90 ± 0,62				0,533
	A_S	$A_{J\&S}$				2,829	
oui						0,098	
						1,544	0,107
F						0,137	
Probabilité						0,219	0,744
							0,713
poids sec de chair (g)				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		1,62 ± 0,18	1,84 ± 0,15				3,070
	A_S	$A_{J\&S}$				2,902	
oui						0,094	
						0,015	0,047
F						2,931*	
Probabilité						0,902	0,829
							0,092
teneur en matière sèche (%)				traitement en juin		F	
traitement en septembre	non	A_t	A_J				Probabilité
		21,49 ± 0,55	23,23 ± 0,84				16,342
	A_S	$A_{J\&S}$				0,066	
oui						0,798	
						6,832*	2,163
F						34,111*	
Probabilité						0,011	0,147
							0,000

Tableau 10 : Résultats des tests de signe effectués sur les paramètres de croissance du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Le nombre de différences positives par rapport au nombre de différences non nulles ($d_+ / d_{\neq 0}$) est indiqué, ainsi que le seuil de signification qui y est associé. Le sens des différences entre les sous-lots est indiqué. Les valeurs correspondantes à la comparaison des sous-lots A_t et $A_{J\&S}$ sont indiquées dans les cases en bas à droite (lecture en diagonale) de chaque sous-tableau.

Longueur (mm)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S > A_{J\&S}$	4/6
	oui	$A_t > A_J$		66%
				4/6
				66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	3/3	4/6
seuil		88%	88%	66%
largeur (mm)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S > A_{J\&S}$	4/6
	oui	$A_t > A_J$		66%
				3/6
				34%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	2/3	5/6
seuil		88%	50%	89%
épaisseur (mm)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S > A_{J\&S}$	4/6
	oui	$A_t > A_J$		66%
				4/6
				66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	2/3	5/6
seuil		88%	50%	89%
coefficient de Longueur		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S = A_{J\&S}$	5/6
	oui	$A_t > A_J$		89%
				3/6
				34%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	3/3	3/6
seuil		50%	88%	34%
coefficient de largeur		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S < A_{J\&S}$	5/6
	oui	$A_t > A_J$		89%
				4/6
				66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	2/3	5/6
seuil		88%	50%	89%
coefficient d'épaisseur		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t > A_J$	$A_S = A_{J\&S}$	6/6
	oui	$A_t < A_J$		98%
				3/6
				1/3
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	3/3	4/6
seuil		88%	88%	66%
poids entier avec épibiontes (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t = A_J$	$A_S = A_{J\&S}$	3/6
	oui	$A_t < A_J$		34%
				3/6
				34%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	2/3	3/6
seuil		88%	50%	34%
poids entier sans épibionte (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S < A_{J\&S}$	4/6
	oui	$A_t > A_J$		66%
				4/6
				66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	2/3	4/6
seuil		50%	50%	66%
poids d'épibiontes (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t > A_J$	$A_S > A_{J\&S}$	6/6
	oui	$A_t < A_J$		98%
				5/6
				89%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	2/3	5/6
seuil		50%	50%	89%
poids de coquille (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S > A_{J\&S}$	4/6
	oui	$A_t > A_J$		66%
				4/6
				66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	2/3	4/6
seuil		88%	50%	66%
poids frais de chair (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S < A_{J\&S}$	4/6
	oui	$A_t > A_J$		66%
				4/6
				66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	2/3	4/6
seuil		50%	50%	66%
poids sec de chair (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S < A_{J\&S}$	4/6
	oui	$A_t > A_J$		66%
				4/6
				66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	2/3	4/6
seuil		88%	50%	66%
teneur en matière sèche (%)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$A_t < A_J$	$A_S = A_{J\&S}$	5/6
	oui	$A_t > A_J$		89%
				3/6
				34%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	3/3	5/6
seuil		50%	88%	89%

Tableau 11 : Résultats des tests de signe effectués sur les paramètres de croissance du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_j = sous-lot saumuré en juin, $B_{j\&s}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_s = sous-lot saumuré en septembre). Le nombre de différences positives par rapport au nombre de différences non nulles ($d_+ / d_{\neq 0}$) est indiqué, ainsi que le seuil de signification qui y est associé. Le sens des différences entre les sous-lots est indiqué. Les valeurs correspondantes à la comparaison des sous-lots B_t et $B_{j\&s}$ sont indiquées dans les cases en bas à droite (lecture en diagonale) de chaque sous-tableau.

Longueur (mm)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t < B_j$	$B_s < B_{j\&s}$	seuil
		$B_t < B_j$		5/6
	oui	$B_s < B_{j\&s}$	4/6	89%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	3/3	4/6
seuil		50%	88%	66%
largeur (mm)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t < B_j$	$B_s > B_{j\&s}$	seuil
		$B_t < B_j$		4/6
	oui	$B_s > B_{j\&s}$	3/6	66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	2/3	4/6
seuil		50%	50%	66%
épaisseur (mm)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t > B_j$	$B_s > B_{j\&s}$	seuil
		$B_t > B_j$		4/6
	oui	$B_s > B_{j\&s}$	3/6	66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	2/3	4/6
seuil		88%	50%	66%
coefficient de Longueur		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t < B_j$	$B_s < B_{j\&s}$	seuil
		$B_t < B_j$		4/6
	oui	$B_s < B_{j\&s}$	5/6	89%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	3/3	5/6
seuil		50%	88%	89%
coefficient de largeur		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t < B_j$	$B_s > B_{j\&s}$	seuil
		$B_t < B_j$		3/6
	oui	$B_s > B_{j\&s}$	4/6	66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	2/3	5/6
seuil		50%	50%	89%
coefficient d'épaisseur		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t > B_j$	$B_s > B_{j\&s}$	seuil
		$B_t > B_j$		5/6
	oui	$B_s > B_{j\&s}$	4/6	89%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	2/3	5/6
seuil		50%	50%	89%
poids entier avec épibiotes (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t = B_j$	$B_s > B_{j\&s}$	seuil
		$B_t = B_j$		3/6
	oui	$B_s > B_{j\&s}$	4/6	66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	3/3	5/6
seuil		88%	88%	89%
poids entier sans épibiote (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t = B_j$	$B_s > B_{j\&s}$	seuil
		$B_t = B_j$		3/6
	oui	$B_s > B_{j\&s}$	4/6	66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	3/3	5/6
seuil		88%	88%	89%
poids de coquille (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t = B_j$	$B_s > B_{j\&s}$	seuil
		$B_t = B_j$		3/6
	oui	$B_s > B_{j\&s}$	4/6	66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	3/3	5/6
seuil		88%	88%	89%
poids frais de chair (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t > B_j$	$B_s > B_{j\&s}$	seuil
		$B_t > B_j$		5/6
	oui	$B_s > B_{j\&s}$	4/6	66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	3/3	5/6
seuil		88%	88%	89%
poids sec de chair (g)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t = B_j$	$B_s = B_{j\&s}$	seuil
		$B_t = B_j$		3/6
	oui	$B_s = B_{j\&s}$	5/6	89%
$d_+ / d_{\neq 0}$		3/3	3/3	3/6
seuil		88%	88%	34%
teneur en matière sèche (%)		traitement en juin		$d_+ / d_{\neq 0}$
traitement en septembre	non	$B_t = B_j$	$B_s < B_{j\&s}$	seuil
		$B_t = B_j$		3/6
	oui	$B_s < B_{j\&s}$	4/6	66%
$d_+ / d_{\neq 0}$		2/3	2/3	4/6
seuil		50%	50%	66%

Tableau 12 : Résultats de l'analyse de variance réalisée sur les paramètres de croissance du lot B lors du relevage final. Les valeurs moyennes ± les intervalles de confiance à 95% sont donnés pour chaque paramètre et chaque sous-lot (B_t = sous-lot témoin, B_j = sous-lot saumuré en juin, B_{J&S} = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_s = sous-lot saumuré en septembre). Les F calculés entre deux sous-lots et les risques qui y sont associées sont mentionnés. Le symbole * signale que la valeur F calculée est supérieure à la valeur du F critique pour un risque de 5% (F_c=4,007), ce qui signifie que l'on peut considérer que les moyennes diffèrent (avec un risque d'erreur de 5%). Les valeurs correspondantes à la comparaison des sous-lots B_t et B_{J&S} sont indiquées dans les cases en bas à droite (lecture en diagonale) de chaque sous-tableau.

Longueur (mm)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 81,82 ± 2,94	B _j 83,53 ± 3,04	0,631
	oui	B _s 81,58 ± 3,57	B _{J&S} 83,42 ± 3,74	0,489
F		0,010	0,002	0,436
Probabilité		0,919	0,964	0,512

largeur (mm)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 48,57 ± 2,53	B _j 48,44 ± 1,88	0,006
	oui	B _s 51,75 ± 2,00	B _{J&S} 48,54 ± 1,94	5,091*
F		3,747	0,005	0,000
Probabilité		0,058	0,942	0,989

épaisseur (mm)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 27,34 ± 1,17	B _j 29,17 ± 1,27	4,306*
	oui	B _s 26,34 ± 1,26	B _{J&S} 27,80 ± 1,11	2,862
F		1,277	2,510	0,316
Probabilité		0,263	0,119	0,576

coefficient de longueur		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 217,33 ± 9,17	B _j 216,30 ± 8,48	0,026
	oui	B _s 209,86 ± 10,00	B _{J&S} 218,54 ± 7,17	1,910
F		1,164	0,156	0,041
Probabilité		0,285	0,695	0,840

coefficient de largeur		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 89,34 ± 4,80	B _j 86,35 ± 3,63	0,948
	oui	B _s 96,78 ± 4,67	B _{J&S} 87,63 ± 3,07	10,267*
F		4,731*	0,279	0,345
Probabilité		0,034	0,599	0,559

coefficient d'épaisseur		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 42,13 ± 1,88	B _j 44,40 ± 2,09	2,515
	oui	B _s 39,72 ± 2,03	B _{J&S} 42,51 ± 2,03	3,599
F		2,907	1,627	0,071
Probabilité		0,094	0,207	0,791

poids entier sans épibiontes (g)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 68,35 ± 5,97	B _j 68,89 ± 6,25	0,015
	oui	B _s 61,62 ± 5,45	B _{J&S} 62,99 ± 5,95	0,110
F		2,661	1,801	1,555
Probabilité		0,108	0,185	0,217

poids entier sans épibiontes (g)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 66,21 ± 5,60	B _j 66,68 ± 5,94	0,013
	oui	B _s 69,33 ± 5,25	B _{J&S} 60,80 ± 5,51	0,143
F		3,083	2,019	1,819
Probabilité		0,084	0,161	0,183

poids d'épibiontes (g)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 2,14 ± 0,93	B _j 2,22 ± 0,93	0,014
	oui	B _s 2,28 ± 0,89	B _{J&S} 2,19 ± 0,69	0,031
F		0,050	0,003	0,006
Probabilité		0,823	0,956	0,937

poids de coquille (g)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 45,84 ± 4,05	B _j 49,18 ± 4,64	1,133
	oui	B _s 42,80 ± 4,47	B _{J&S} 44,53 ± 4,53	0,283
F		0,972	1,976	0,177
Probabilité		0,328	0,165	0,675

poids frais de chair (g)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 8,97 ± 1,00	B _j 8,08 ± 0,79	1,902
	oui	B _s 7,90 ± 0,74	B _{J&S} 7,89 ± 0,82	0,028
F		2,435	0,110	2,718
Probabilité		0,124	0,741	0,105

poids sec de chair (g)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 2,04 ± 0,25	B _j 1,94 ± 0,21	0,377
	oui	B _s 1,92 ± 0,21	B _{J&S} 1,89 ± 0,21	0,048
F		0,552	0,121	0,871
Probabilité		0,461	0,730	0,355

teneur en matière sèche (%)		traitement en juin		F Probabilité
		non	oui	
traitement en septembre	non	B _t 22,62 ± 0,74	B _j 23,81 ± 0,56	6,280*
	oui	B _s 23,99 ± 1,31	B _{J&S} 23,81 ± 0,55	0,066
F		3,169	0,000	6,279*
Probabilité		0,080	0,995	0,015

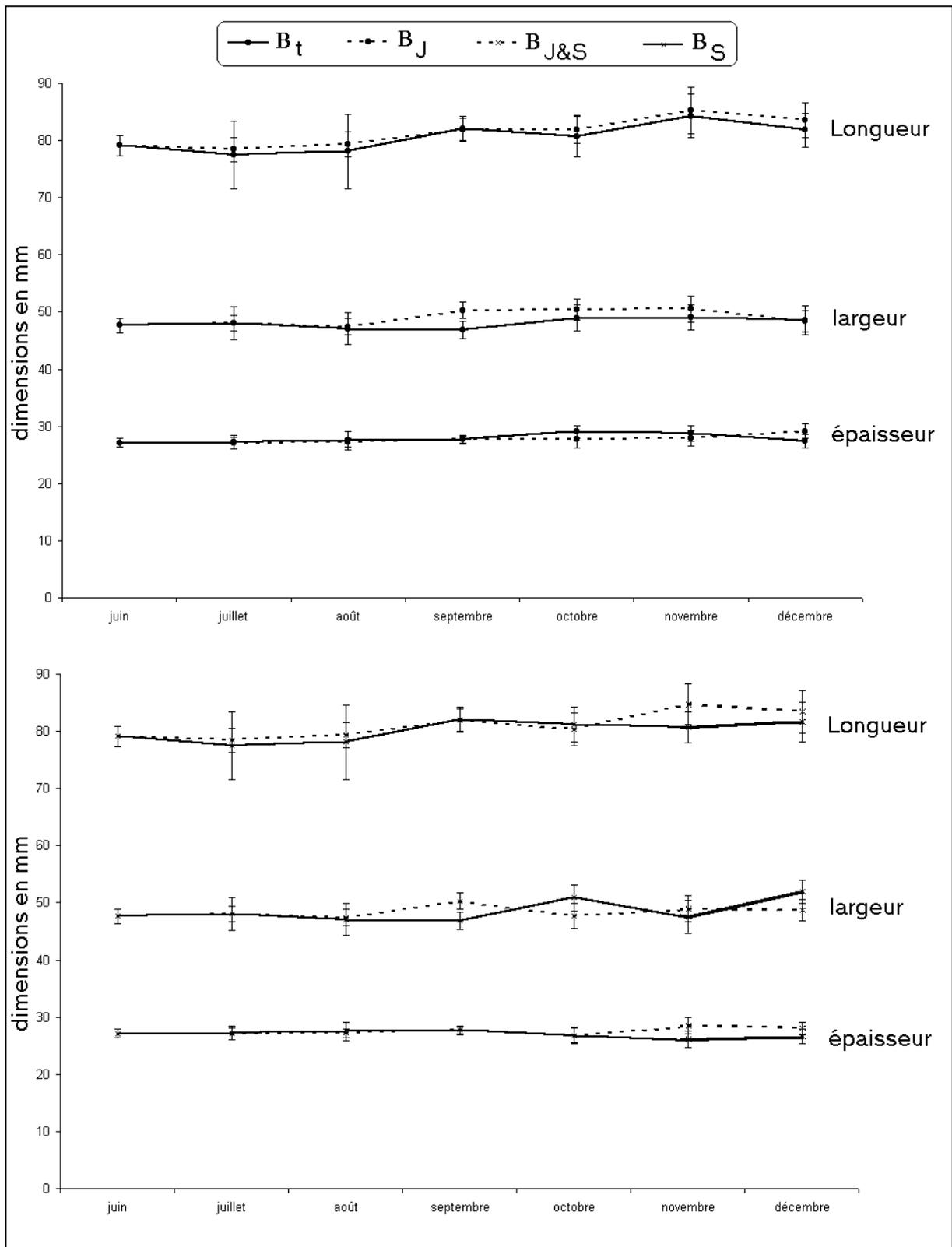


Figure 142 : Dimensions (longueur, largeur et épaisseur) des huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

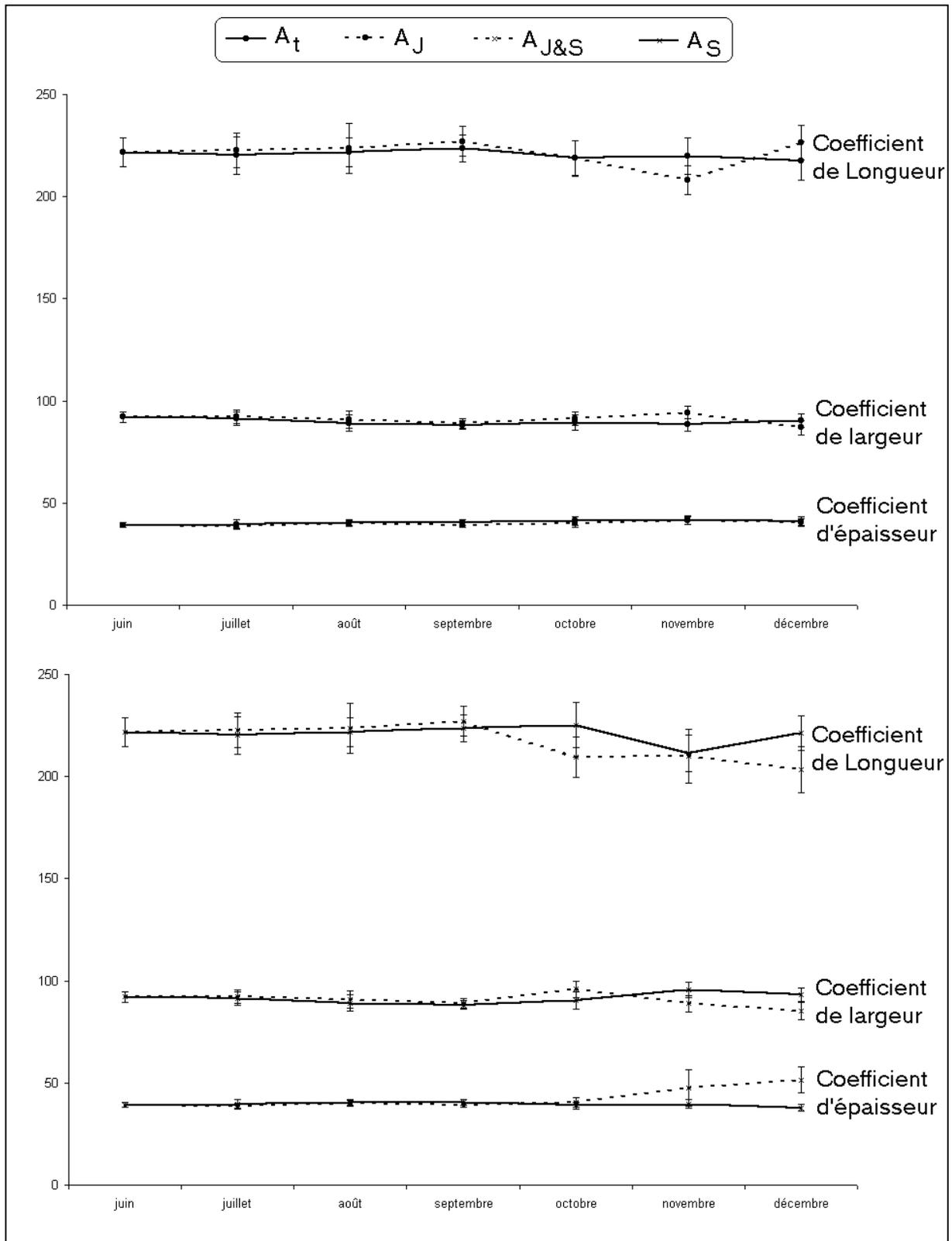


Figure 143 : Coefficients de taille des huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

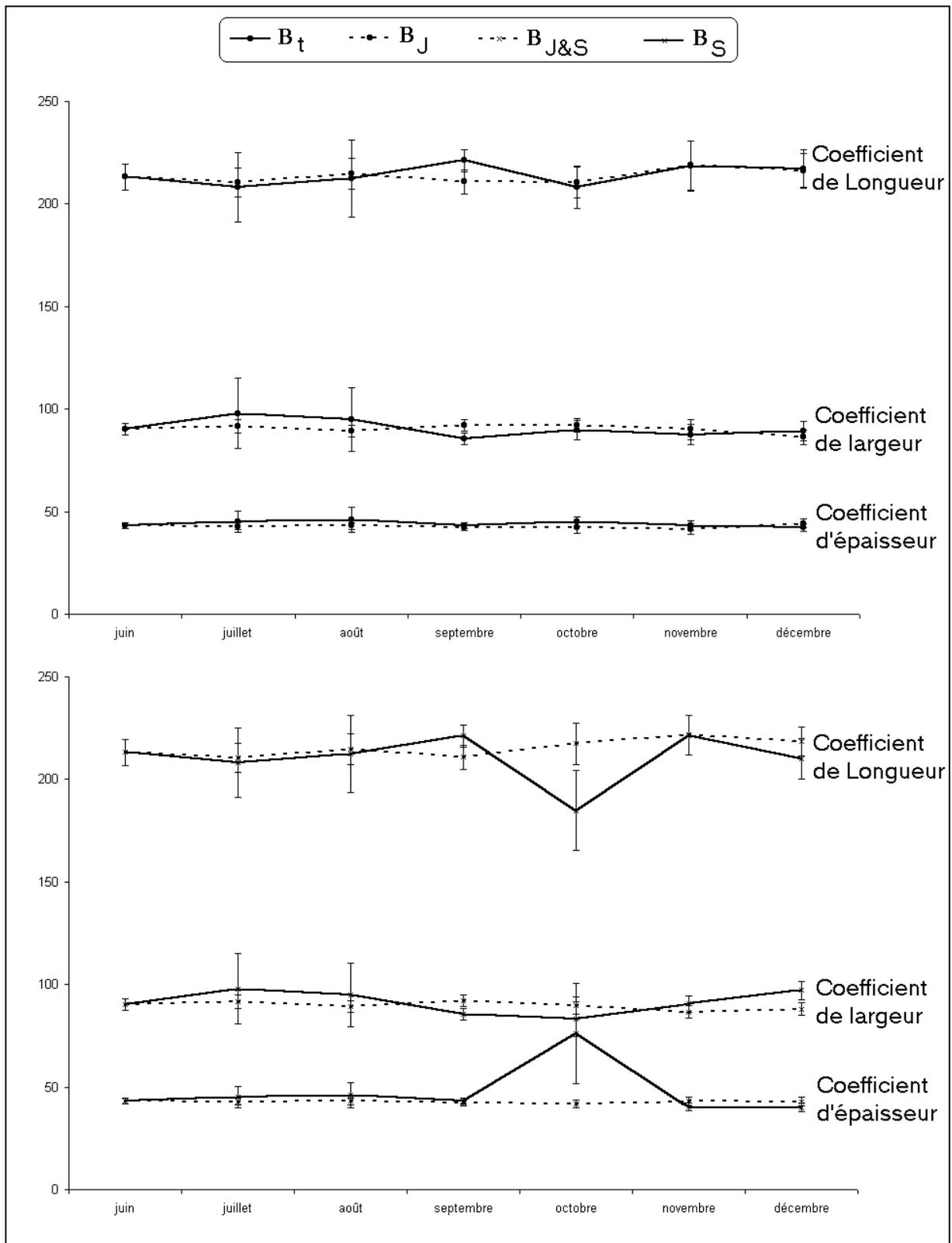


Figure 144 : Coefficients de taille des huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_j = sous-lot saumuré en juin, $B_{j\&s}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_s = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

Les coefficients de longueur, de largeur et d'épaisseur ne diffèrent pas pour la plupart entre les différents sous-lots pour chacune des dates d'échantillonnage, que ce soit pour le lot A (Figure 143) ou pour le lot B (Figure 144). Ces coefficients demeurent assez constants durant l'expérimentation (huîtres 2,2 fois plus longues que larges et épaisses). Si les huîtres traitées en juin ont tendance à être plus grandes que les huîtres témoins, elles conservent donc néanmoins des proportions semblables entre leurs trois dimensions. Les seules différences lors du relevage final sont notées entre les sous-lots traités en septembre et ceux traités en juin et en septembre. Ainsi, les huîtres du sous-lot A_S se sont plus allongées et élargies que celles du sous-lot A_{J&S} qui se sont plus épaissies (Tableau 9), et celles du sous-lot B_S sont plus élargies que celles du sous-lot B_{J&S} (Tableau 12). Les tests des signes révèlent néanmoins certaines tendances. Ainsi, pour le lot A, les huîtres traitées en juin ont tendance à perdre en épaisseur à la faveur de la longueur et de la largeur (au seuil de signification de 98% ; voir Tableau 10). C'est le contraire pour les huîtres traitées en septembre. Il en est de même avec le lot B (voir Tableau 11). Mais en général ces tendances se contredisent, et vu la faible amplitude des variations mesurées, il faut conclure que les proportions des huîtres ne sont pas modifiées par le saumurage.

Compte-tenu du calendrier des ventes, on peut dire que le traitement n'a pas de conséquences visibles sur la taille et la forme des huîtres commercialisées. Il faudrait que toutes les tendances observées s'expriment plus longtemps pour qu'on puisse dire que le saumurage a un impact sur la taille des huîtres.

Poids des huîtres

Les huîtres utilisées dans cette expérimentation ne cessent de croître au cours du suivi.

Le poids brut entier des huîtres du lot A passe de 34 g en juin à 59 à 61 g selon les sous-lots en décembre 2002 (Figure 145). Le poids net entier suit la même évolution. Il passe durant la même période de 32 g à 57 à 59 g pour ce même lot. La croissance pondérale de ces huîtres est donc de l'ordre de 74 à 79 % sur cette période (soit 12 à 13 % par mois) pour le poids brut et de 78 à 84 % pour le poids net (soit 13 à 14% par mois). Les moyennes ne diffèrent jamais entre les sous-lots (avec un risque d'erreur de 5%), qu'ils aient été traités ou non, même lors du relevage final (Tableau 9). Un test des signes montre que les huîtres traitées en juin ont tendance à être plus lourdes que les huîtres témoins (Tableau 10). La même tendance que pour la taille des huîtres s'observe avec leur poids : elles ont tendance à être moins performantes que les huîtres témoins dans un premier temps puis elles deviennent plus performantes.

Le poids brut entier des huîtres du lot B passe de 57 g en juin à 59 à 69 g selon les sous-lots en décembre 2002 (Figure 146). Le poids net entier suit la même évolution. Il passe durant la même période de 55 g à 57 à 67 g pour ce même lot. La croissance pondérale de ces huîtres est donc de l'ordre de 4 à 21 % sur cette période (soit 1 à 4 % par mois) pour le poids brut et de 4 à 22 % pour le poids net (soit 1 à 4% par mois). Jamais les moyennes ne diffèrent entre les sous-lots (avec un risque d'erreur de 5%), qu'ils aient été traités ou non, même lors du relevage final (Tableau 12). Les intervalles de confiance sont très grands. La croissance du lot B est beaucoup moins importante que celle du lot A. Il en résulte que les poids des individus des lots A et B sont similaires lors du relevage final. Un test des signes montre que les huîtres traitées en septembre ont tendance à être plus légères que les huîtres témoins mais que le traitement en juin n'a pas d'impact à ce niveau (Tableau 11). Les huîtres du sous-lot B_S sont celles qui ont apparemment la plus faible croissance. En fait, il ne faut pas oublier qu'un

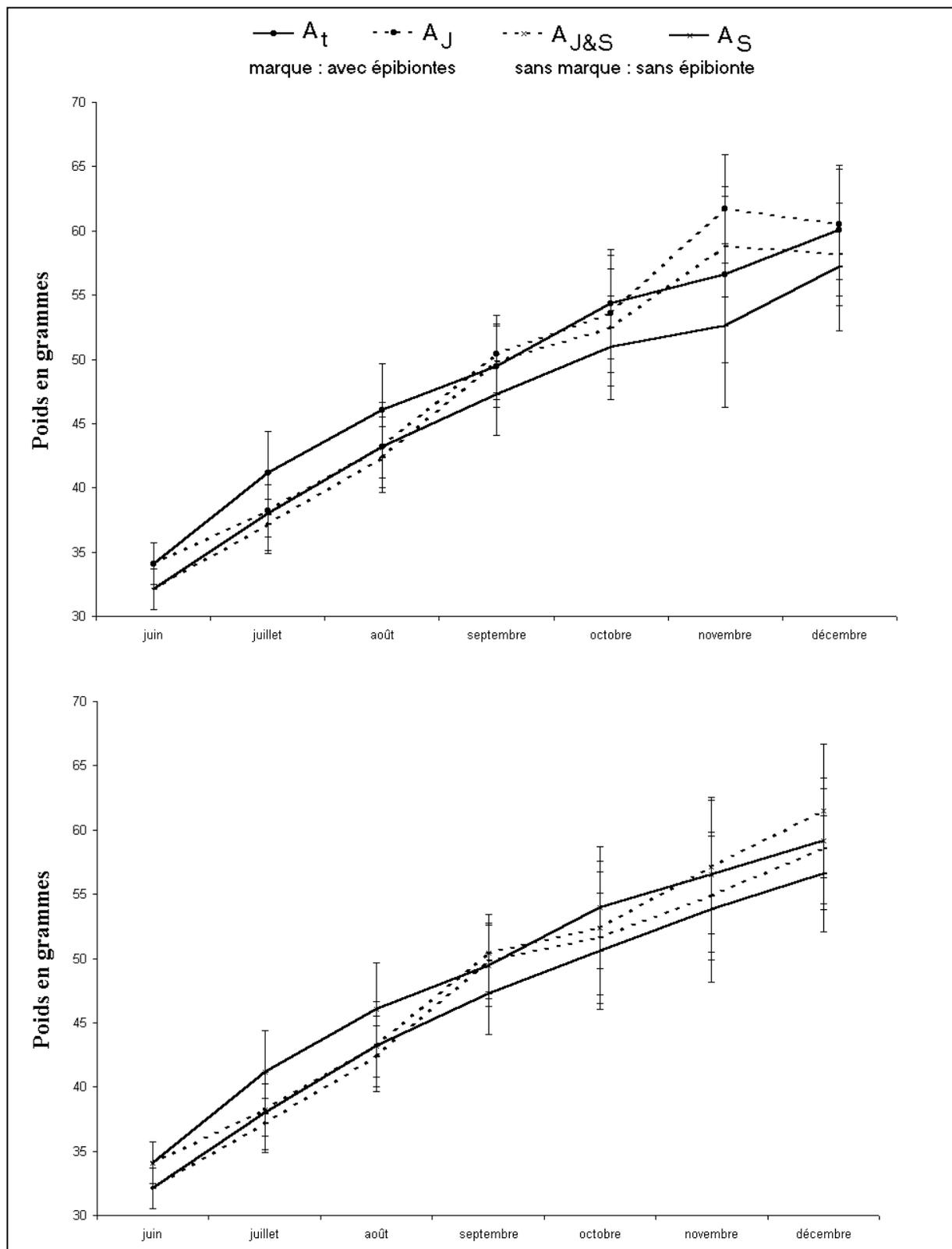


Figure 145 : Poids entiers des huîtres avec et sans épibiontes du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

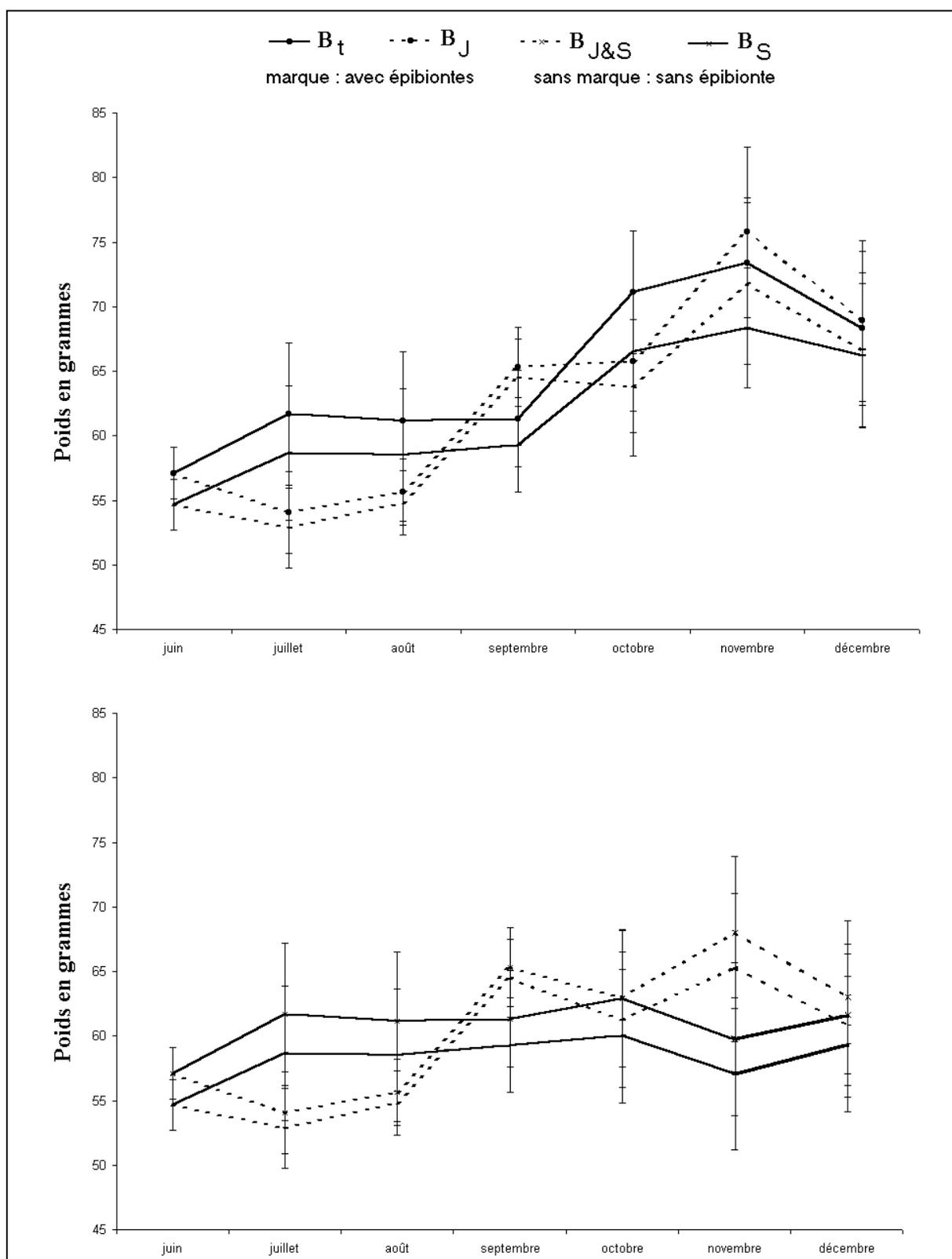


Figure 146 : Poids entiers des huîtres avec et sans épibiontes du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

lot « secondaire » d'huîtres plus petites que les autres a été utilisé pour constituer la réserve du sous-lot B_t. Le contenu des poches de réserve des sous-lots témoins et traités en septembre (poches 1310 et 1370) ont été homogénéisés et redistribués dans ces deux poches avant le traitement du mois de septembre. Il est vraisemblable que ce soient des huîtres du lot « secondaire » qui aient été par la suite prélevées et qui aient été considérées à tort comme représentatives du sous-lot B_S, d'où un poids qui n'augmente quasiment pas en apparence.

Le poids frais d'épibiontes augmente de juin à juillet. Il passe de 1,97 à 3,13 g par coquille pour le lot A_t, et de 2,46 à 3,07 g par coquille pour le lot B_t. Puis il diminue jusqu'en septembre. Il est alors de 2,14 g par coquille pour A_t (Figure 147) et de 2,05 g pour B_t (Figure 148). Il augmente de nouveau jusqu'en novembre (3,94 et 5,07 g par coquille pour A_t et B_t respectivement) avant de rediminuer lors du relevage final (2,85 et 2,14 g par coquille pour A_t et B_t respectivement). Le comportement des sous-lots témoins A et B est identique. L'augmentation de ce poids est liée à la colonisation des huîtres par les épibiontes et à la croissance de ces derniers. La diminution est généralement due à un arrachement des murailles des balanes mortes suite à du mauvais temps.

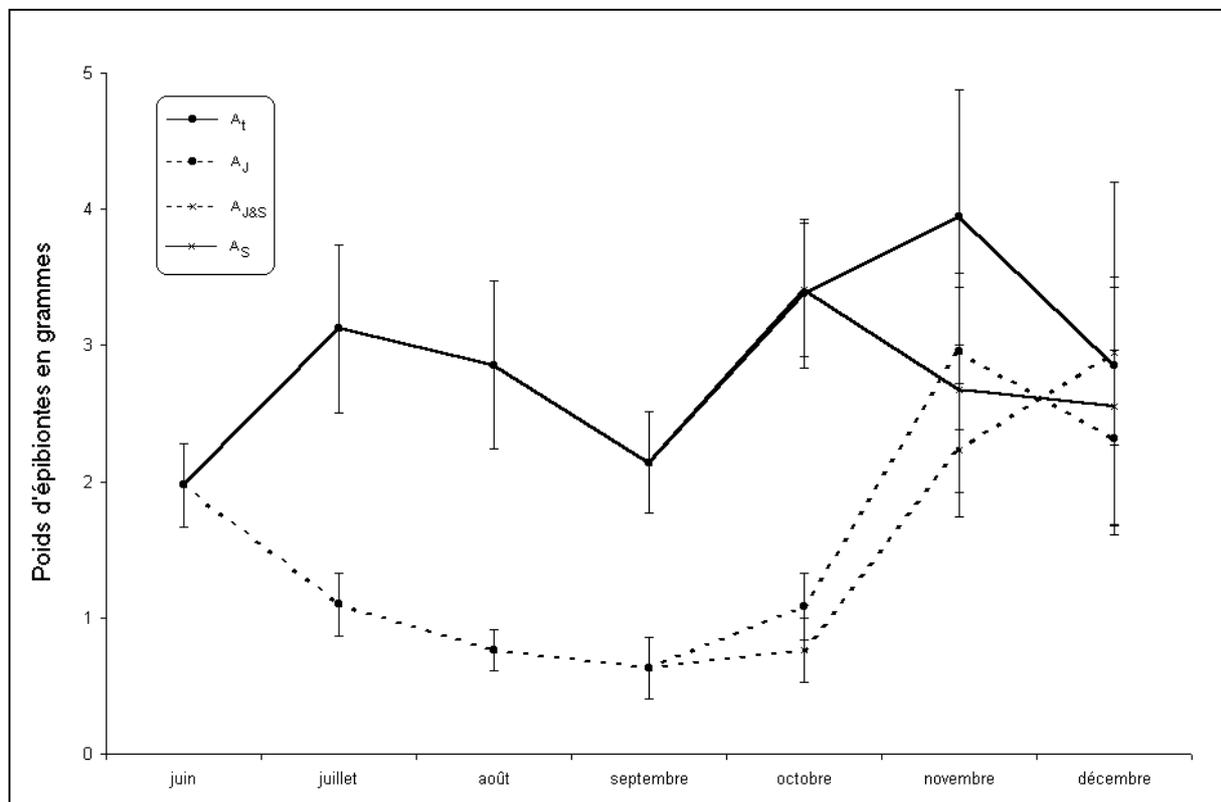


Figure 147 : Poids d'épibiontes des huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, A_{J&S} = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

Le traitement élimine non seulement les polydores mais tue aussi les épibiontes. Les poids d'épibiontes restant un mois après un traitement sont en fait dus à des murailles de balanes qui ne se sont pas décrochées et à quelques tubes de Serpulidés, mais aussi aux épibiontes nouvellement fixés depuis le saumurage (1,10 g par coquille pour A_J et 1,22 g pour B_J en juillet par exemple). Par conséquent, les sous-lots traités ont tendance à avoir moins d'épibiontes que les autres et ceux saumurés en juin et en septembre à en avoir moins que les

lots traités une seule fois (Tableaux 10 et 11). Lors du relevage final, les poids d'épibiontes ne diffèrent plus entre les sous-lots traités ou non, que ce soit pour le lot A (de 2,32 à 2,95 g par coquille ; Tableau 9) ou pour le lot B (de 2,19 à 2,28 g par coquille ; Tableau 12). Ce poids d'épibiontes est négligeable par rapport au poids net entier des huîtres. Par conséquent, les différences de poids d'épibiontes consécutifs aux traitements n'ont pas d'effet sur les poids bruts entiers.

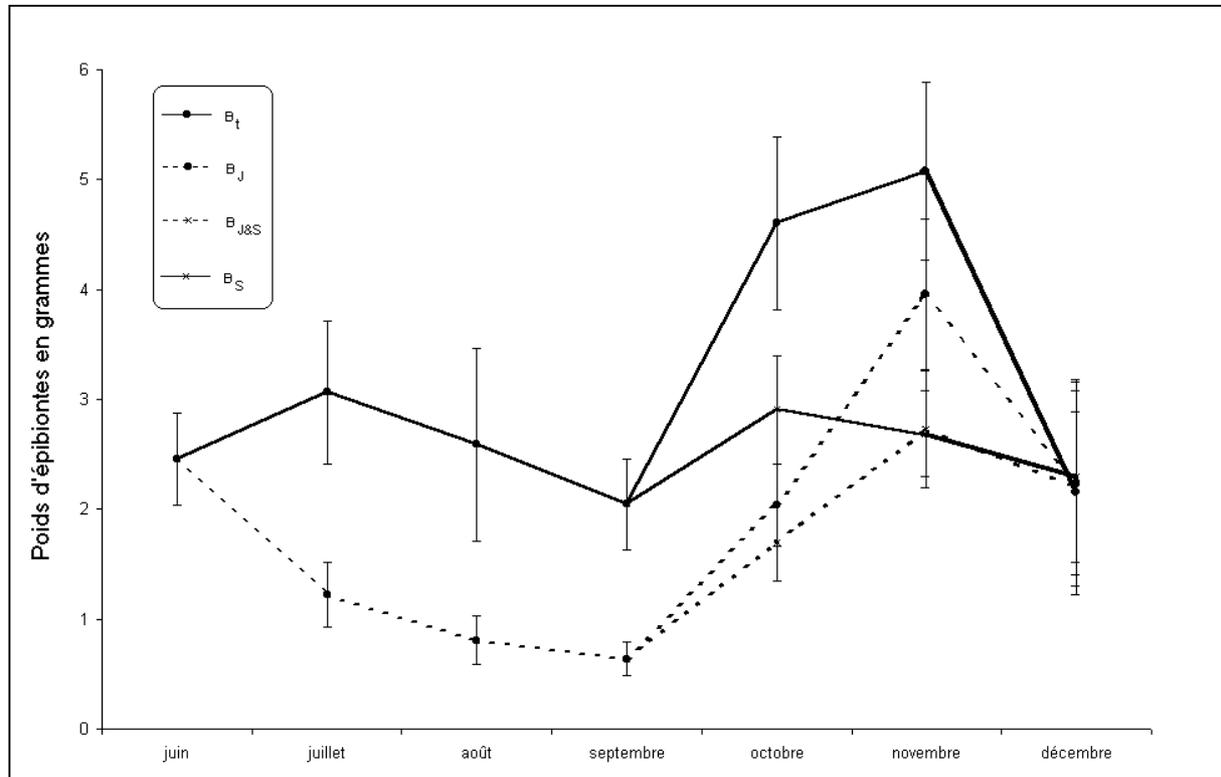


Figure 148 : Poids d'épibiontes des huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, B_{J&S} = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

La croissance pondérale des huîtres est essentiellement le fait de celle de la coquille. Celle-ci représente en juin les deux-tiers du poids net entier de l'animal. Cette proportion n'évolue pas au cours du temps quelles que soient les conditions (traitement ou pas) pour le lot A. La coquille des huîtres traitées en juin a par conséquent tendance à être plus lourde que celles qui n'ont pas subi ce traitement (Figure 149), et celles qui ont été traitées en septembre à être plus lourdes que les témoins (Tableau 10). Lors du relevage final, aucune différence (avec un risque d'erreur de 5%) n'apparaît cependant entre les différents sous-lots (Tableau 9) du lot A (coquille de 39 à 41 grammes). Aucune différence ne ressort non plus statistiquement entre les différents sous-lots du lot B. Le poids humide de leur coquille varie entre 43 et 49 g en décembre 2002 (Tableau 12). Il était de 37 g en juin, avant le premier saumurage. L'évolution du poids de coquille est plus chaotique pour les huîtres du lot B (Figure 150) que du lot A. Il représente lors du relevage final entre deux-tiers et trois-quarts du poids de l'huître suivant les sous-lots. Cette variabilité, combinée à celle du poids de coquille lui-même est toujours à mettre en relation semble t'il avec l'hétérogénéité du lot B au départ. Les huîtres qui ont été traitées en septembre ont tendance à avoir une coquille plus lourde que les autres (seuil de signification de 88% ; Tableau 11).

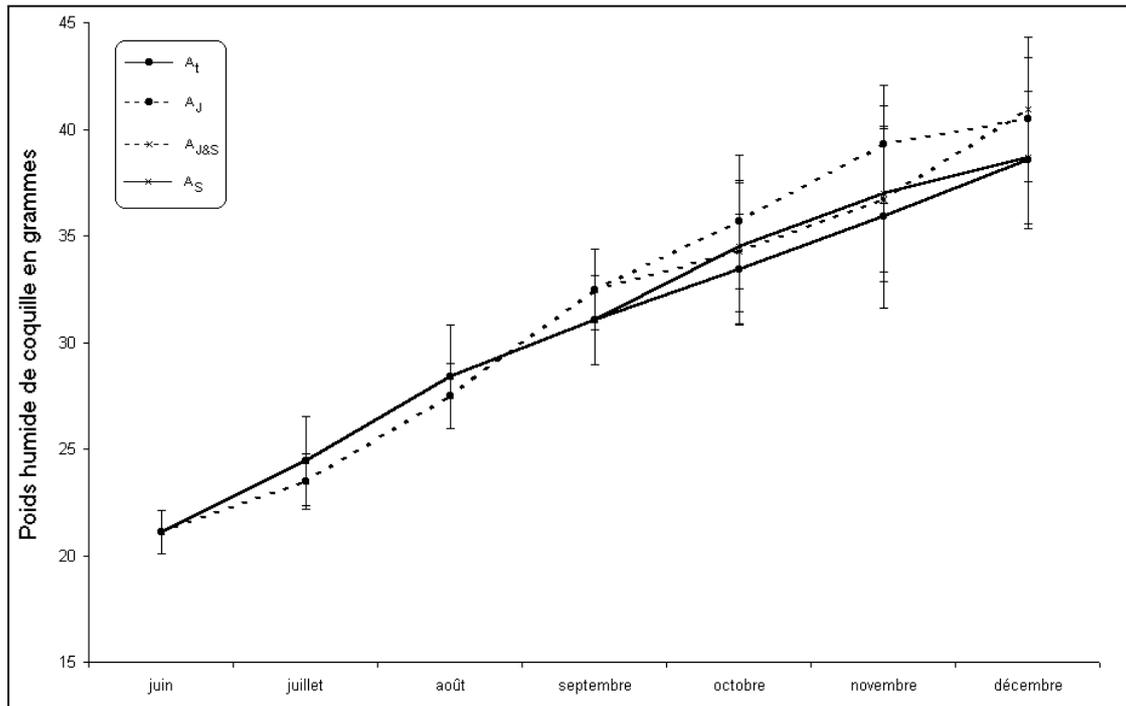


Figure 149 : Poids humide de coquille des huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

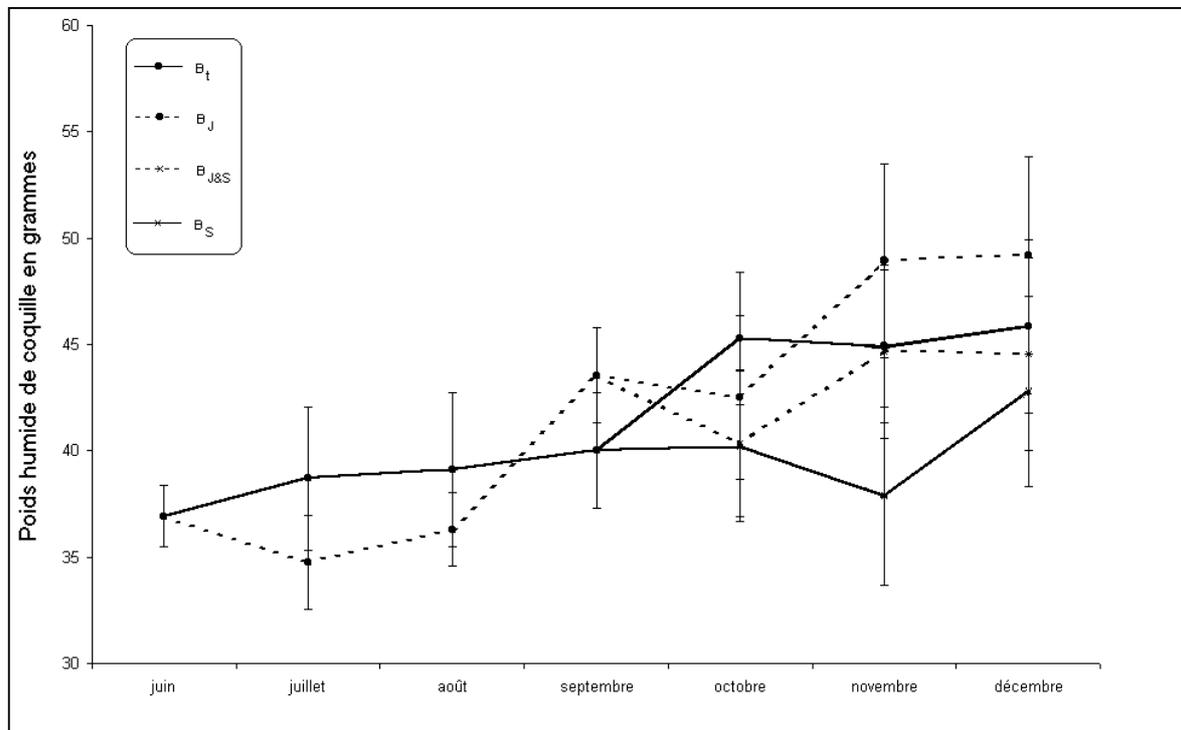


Figure 150 : Poids humide de coquille des huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

Le saumurage en juin a tendance à produire en décembre des huîtres plus lourdes que les huîtres non traitées. Le nombre de jours séparant le traitement du relevage est insuffisant pour que la différence soit significative. Le traitement en septembre n'a même pas eu le temps d'induire une telle tendance. Peut-être se ressentirait-elle si les huîtres étaient commercialisées plus tardivement, ou bien si le traitement était appliqué plus tôt. Le saumurage ne semble pas modifier la proportion que représente la coquille dans le poids de l'huître. La dynamique de colonisation des épibiontes est telle que les huîtres traitées en sont autant recouvertes que les huîtres témoins, bien que le traitement ait éliminé ponctuellement quasiment tous les épibiontes.

Chair des huîtres

Le poids de chair frais égoutté des huîtres augmente jusqu'en juillet. Il passe ainsi pour le lot A de 5,96 g en juin à 8,47 g pour les huîtres traitées en juin et à 8,93 g pour les autres (Figure 151). Pour le lot B, il passe de 9,72 g en juin à 12,29 g pour les huîtres traitées en juin et à 12,39 g pour les autres (Figure 152). Cela représente donc une hausse de 46% pour le lot A et de 27 % pour le lot B en un mois de temps.

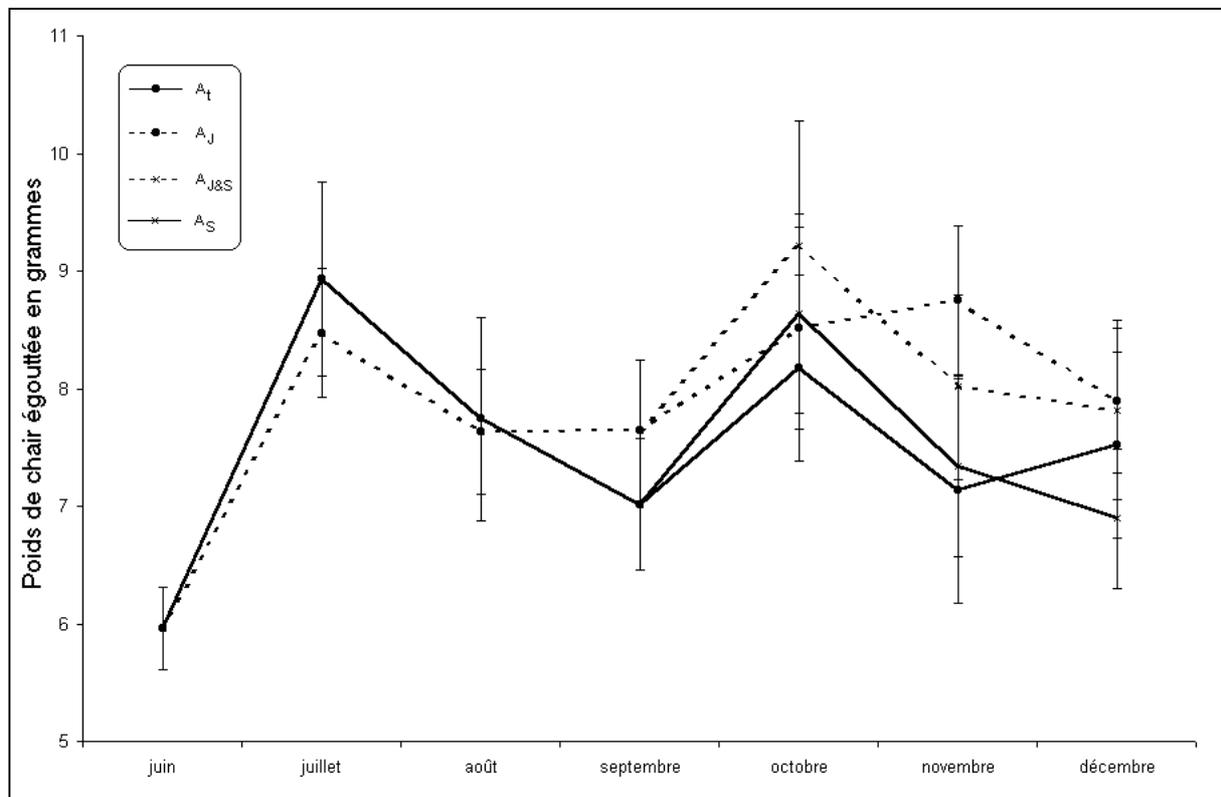


Figure 151 : Poids de chair égouttée des huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, A_{J&S} = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

Le poids frais de chair diminue ensuite jusqu'en septembre suite à la ponte. Mais cette diminution est moins prononcée entre août et septembre chez les sous-lots qui ont été saumurés en juin. Ils arrivent ainsi à avoir plus de chair en septembre que les lots témoins : 7,65 g au lieu de 7,02 g pour le lot A et 9,02 au lieu de 7,89 g pour le lot B.

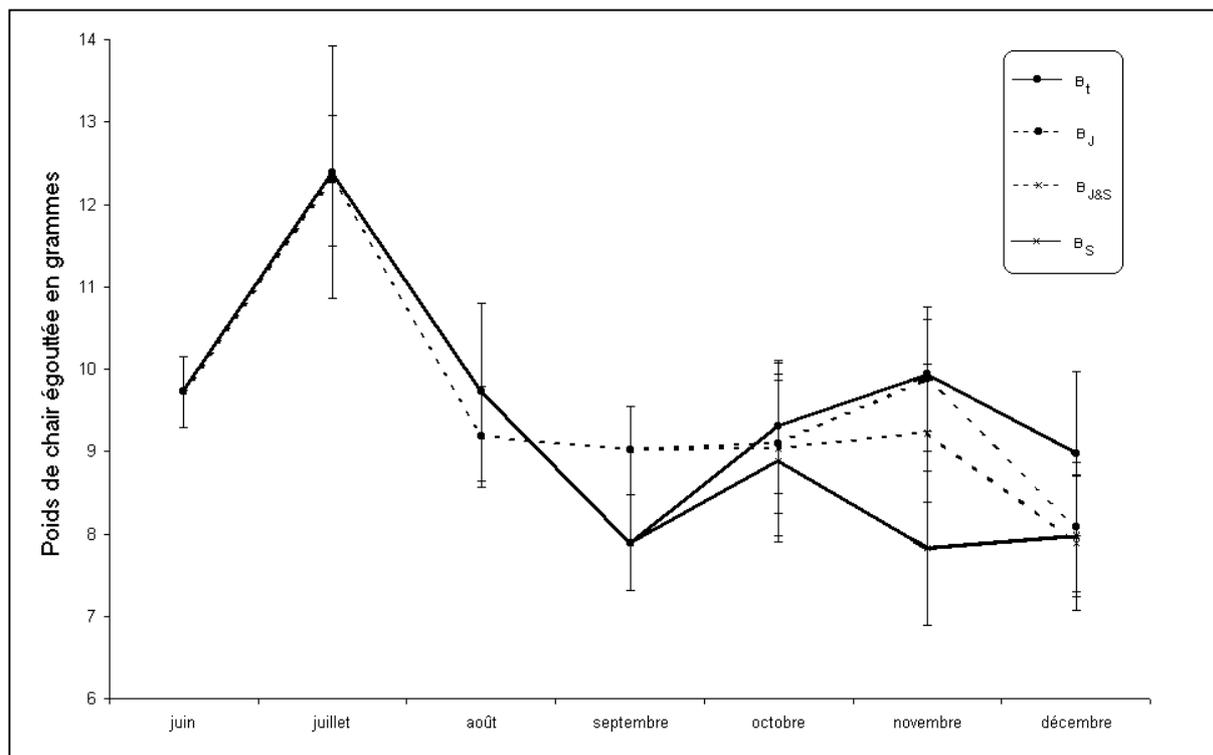


Figure 152 : Poids de chair égouttée des huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, B_{J&S} = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

Les huîtres reconstituent ensuite leurs réserves. Le poids frais de chair augmente donc jusqu'en octobre pour le lot A et jusqu'en novembre pour le lot B. Lors du relevage final, on distingue dans le lot A deux groupes : les huîtres qui ont été traitées en juin d'une part et qui ont un poids de chair supérieur (7,86 g) aux huîtres qui d'autre part n'ont pas subi ce traitement (7,21 g). La différence ne semble pas significative (Tableau 9). Néanmoins cette tendance est révélée par un test des signes (Tableau 10). Le traitement de septembre n'a pas encore eu le temps en décembre d'avoir un impact sur la quantité de chair des huîtres. Toujours à la même date, le lot B peut être divisé lui aussi en deux groupes. Mais les regroupements ne sont pas les mêmes que dans le lot A. Ici, le lot témoin se distingue des trois autres en ayant une quantité de chair supérieure. Cette tendance est avérée par un test des signes (Tableau 11). La différence est là encore attribuable à la composition de la poche 1310 lors de la mise à l'eau. Le lot d'huîtres plus petites qu'elle contenait s'est sans doute comporté de façon différente du lot principal. Toujours est-il que la différence observée (1,08 g en moyenne) est là encore non significative au seuil de 5% (Tableau 12) en décembre.

Lors de la vente, l'écart de poids qui existait entre les lots A et B en juin (3,76 g de plus pour B) s'est réduit (1,45 g de plus pour B). En effet, le poids de chair égouttée des huîtres a augmenté de 26% pour le sous-lot A_t durant cette période alors qu'il semble avoir diminué de 8% pour le lot B_t. Cette diminution est encore plus importante pour les autres sous-lots de B (de 17 à 21 %). L'effort de reproduction, plus important pour les huîtres les plus âgées (le lot B), est à l'origine de cette baisse. En effet, le poids de chair des huîtres du lot B était déjà inférieur en septembre à celui du mois de juin. Ce n'était pas le cas pour le lot A.

Le poids de chair égouttée des huîtres peut être soumis à une forte variabilité due à la teneur en eau de la chair qui peut varier suivant le temps qui s'est écoulé entre le moment où les échantillons ont été sortis de l'eau et le moment où les pesées sont effectuées. Il est donc intéressant de suivre une variable plus fiable : le poids sec de chair. Le poids sec (noté PS) de chair des huîtres du lot A_t ne progresse d'ailleurs que de 3% entre juin et décembre (Figure 153), passant de 1,58 à 1,62 g, alors que le poids de chair égouttée a progressé durant la même période de 26%. Celui du lot B_t a baissé de 21 % durant la même période (Figure 154), passant de 2,58 à 2,04 g. Cependant, l'évolution du PS est qualitativement semblable à celle du poids de chair égoutté. Le PS est maximal en juillet, juste avant la ponte : 2,26 g pour le lot A et 3,13 g pour le lot B.

Il faut attendre environ 4 mois après le traitement pour que des différences apparaissent entre les sous-lots traités et non traités pour le lot A (Figure 153). On distingue ainsi toujours deux groupes lors du relevage final : les huîtres traitées en juin d'une part (1,86 g), et celles qui n'ont pas été traitées d'autre part (1,63 g). D'ailleurs, le PS du sous-lot A_t est significativement inférieur à celui du sous-lot A_{J&S} (Tableau 9) en décembre (16% de différence). Aucune différence significative n'avait été notée avec le poids de chair égouttée. Le PS de chair des huîtres traitées en juin et en septembre a tendance à être plus grand que celui des huîtres traitées une seule fois qui lui-même est plus grand que le PS des huîtres non traitées (Tableau 10). Le saumurage en juin a induit une augmentation de 14% du poids sec de chair des huîtres.

Pour le lot B, les différences apparaissent deux mois après traitement (Figure 154). La chair des huîtres traitées est d'abord moins lourde que celle des témoins puis elle croit davantage. Le PS au final peut être classé ainsi : le sous-lot témoin qui a le plus grand PS (2,04 g), le sous-lot traité uniquement en juin (1,94 g), le sous-lot traité uniquement en septembre (1,92 g), et le sous-lot traité en juin et en septembre (1,89 g). Les différences mesurées ne sont pas significatives au seuil de 5% en décembre (Tableau 12), mais elles l'étaient en novembre. Le test des signes réalisé sur le PS montre que le traitement de septembre a tendance à induire une moins bonne évolution du PS des huîtres (Tableau 11). Si le suivi avait été prolongé au-delà de la période des ventes, peut-être aurait-on vu cette tendance disparaître. En effet, c'est ce qui s'est passé avec le traitement de juin. Le traitement de juin ne semble pas avoir d'influence sur le PS des huîtres du lot B lors du relevage final. Mais il a eu d'abord une influence négative. Ce relevage final n'a eu lieu que 3 mois après le saumurage de septembre. L'influence négative du traitement de septembre se ressent encore.

La teneur en matière sèche est calculée en faisant le rapport entre le poids de chair égouttée et le PS des individus. Elle permet d'expliquer les différences quantitatives observées entre ces deux variables. Elle diminue de juin (26,5 % pour les deux lots) à septembre pour atteindre dans les sous-lots témoins 21,9 % pour A (Figure 155) et 21,4 % pour B (Figure 156). Cette diminution est plus prononcée dans les lots traités : deux points de moins pour A et un point de moins pour B. Puis le pourcentage de matière sèche augmente légèrement. Il est finalement moindre qu'en juin. Cette teneur a tendance à être plus grande dans les lots qui ont subi un traitement, que ce soit pour le lot A (Tableau 10) ou pour le lot B (Tableau 11). D'ailleurs, des différences significatives au seuil de 5% apparaissent au moment du relevage final. Les sous-lots de A qui ont subi un traitement en septembre (A_S et A_{J&S}) ont une teneur en matière sèche (respectivement 24,1 et 23,9 %) plus grande que les témoins (21,5 % ; Tableau 9). Les sous-lots de B qui ont subi un traitement en juin (B_J et B_{J&S}) ont une teneur en matière sèche (23,8 %) plus grande que les témoins (22,6 % ; Tableau 12).

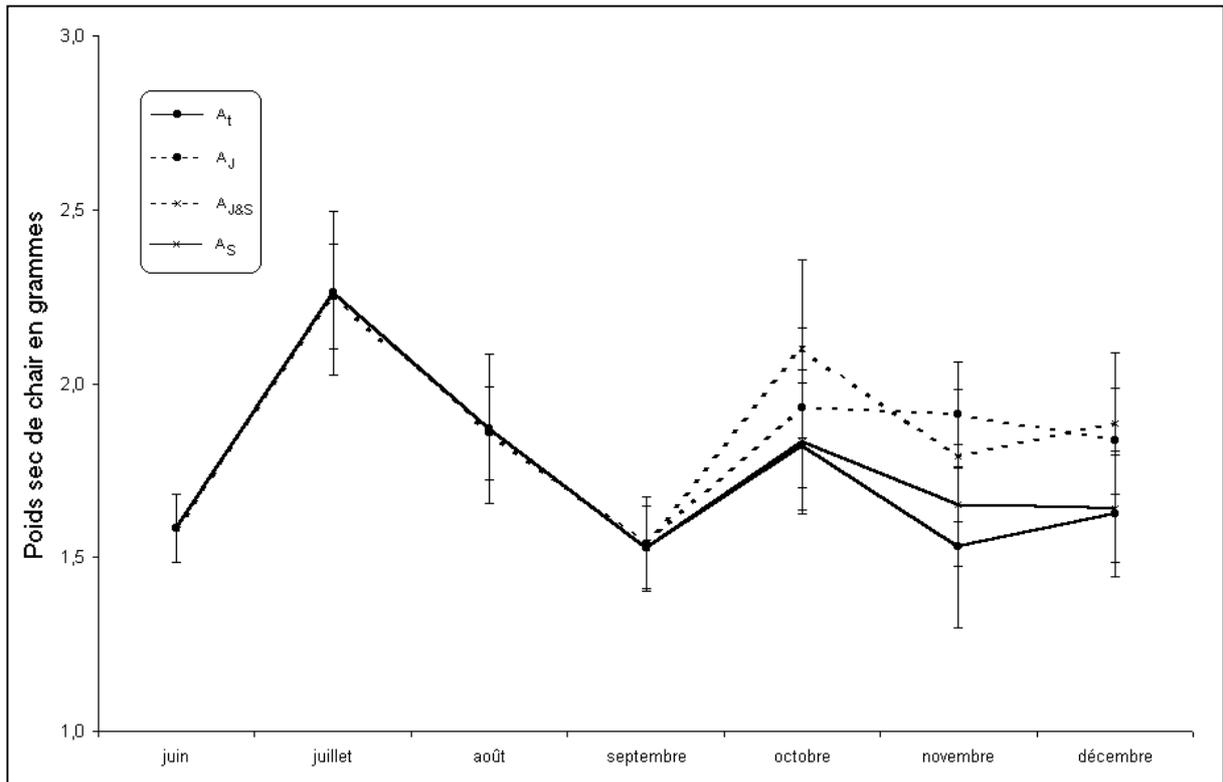


Figure 153 : Poids sec de chair des huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

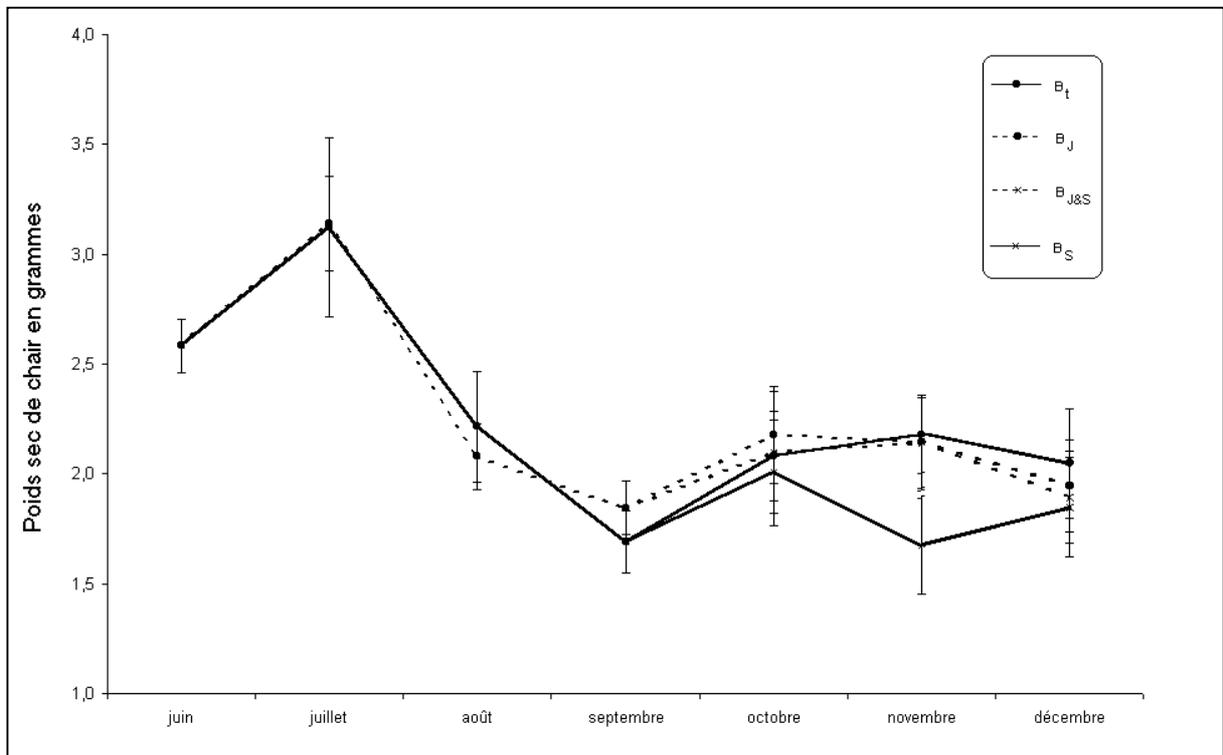


Figure 154 : Poids sec de chair des huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

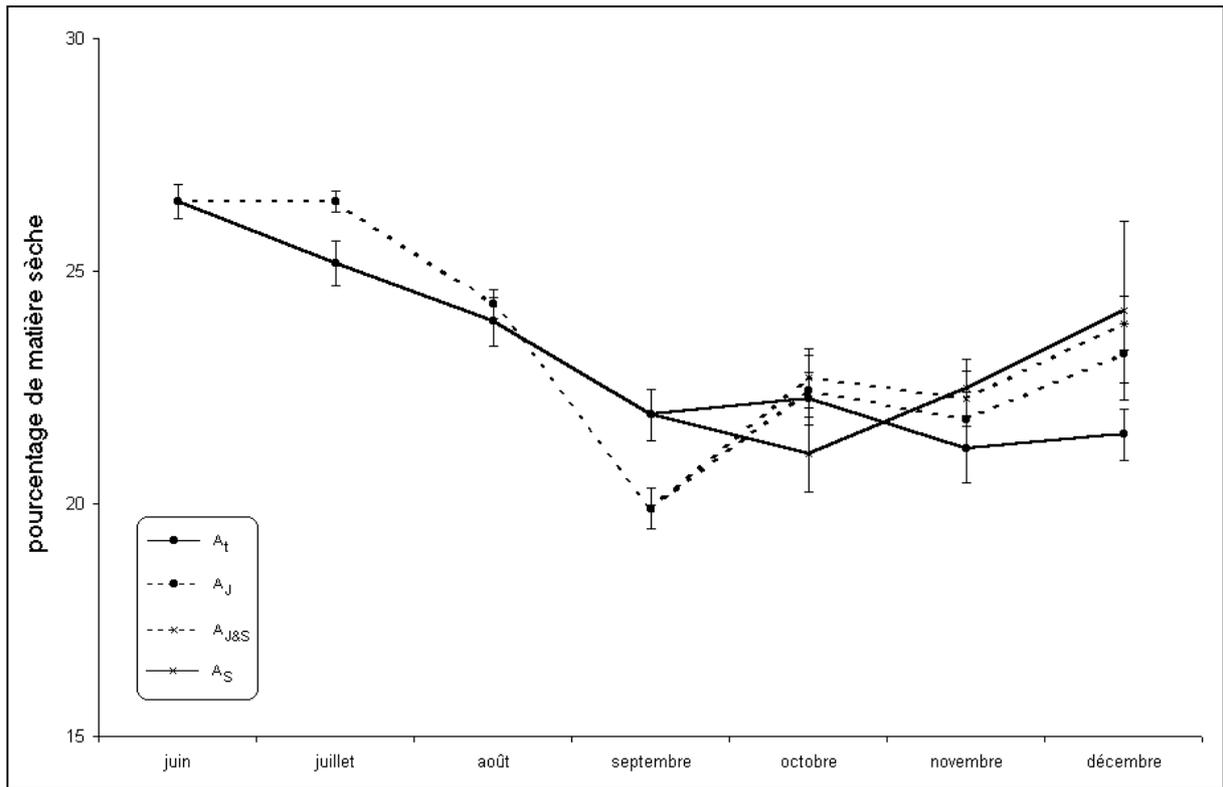


Figure 155 : Teneur en matière sèche des chairs d'huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

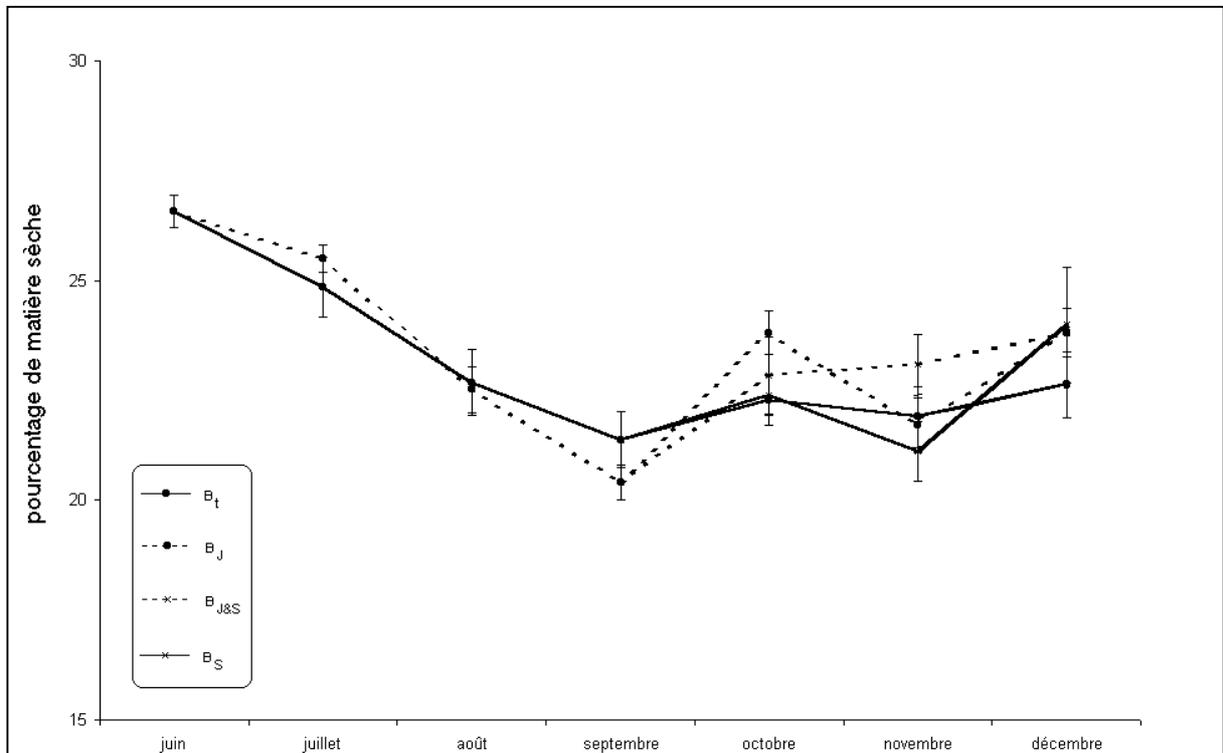


Figure 156 : Teneur en matière sèche des chairs d'huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

Le rapport entre le poids frais de chair des huîtres et leur poids entier (sans épibiontes) permet de définir ce qu'on nomme des fines (rapport supérieur à 6,5) et des spéciales (rapport supérieur à 9). C'est ce qui était auparavant appelé indice AFNOR. Les huîtres utilisées dans cette expérimentation étaient toutes des fines lors de leur mise à l'eau, prêtes à devenir en peu de temps des spéciales. Ce rapport était en effet en avril de 8,71 pour le lot A et de 8,33 pour le lot B (principal), ce qui est proche de la limite entre fines et spéciales (9). Un mois après la mise à l'eau, toutes les huîtres étaient déjà devenues des spéciales (Figure 157). L'ancien indice AFNOR a augmenté jusqu'en juillet (23,51 pour A_t et 20,67 pour B_t). Puis il a diminué après la ponte jusqu'en septembre (14,77 pour A_t et 13,28 pour B_t) et il a ensuite stagné lors de la reconstitution des réserves. Lors du relevage final, les lots A et B présentent des indices (13,03 pour A_t et 13,35 pour B_t) qui ne sont pas significativement différents l'un de l'autre. Ce sont donc des huîtres dites spéciales qui ont donc été vendues en fin d'expérimentation. Outre cette qualité, les huîtres utilisées présentent des caractéristiques gustatives particulières au secteur de Lestre. Ces caractéristiques justifient un prix de vente plus élevé que celui généralement constaté pour les spéciales provenant d'autres bassins conchylicoles.

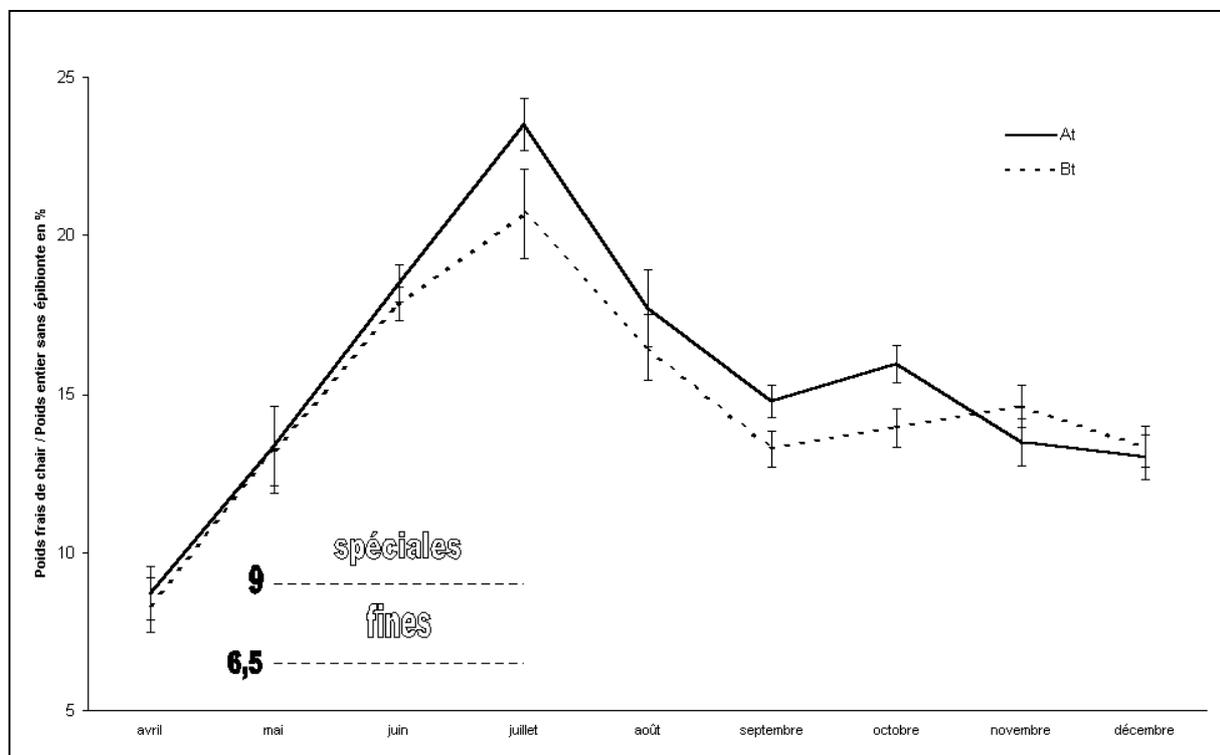


Figure 157 : Evolution du rapport entre le poids frais de chair et le poids entier sans épibionte des huîtres des sous-lots témoins des lots A(A_t, en plein) et B(B_t, en tiretés). Les IC à 95% sont représentés, ainsi que les limites définissant les huîtres dites fines et spéciales selon l'ancien indice AFNOR.

Composition biochimique de la chair des huîtres

Les chairs d'huîtres sèches ont été conservées dans un dessiccateur jusqu'à la fin de l'expérimentation. Les sachets ont alors été rassemblés par date et demi-poche (en général 10 chairs d'huîtres) afin de réaliser des pools qui sont alors broyés (moins d'une minute) à l'aide d'un moulin à café en une fine poudre. La constitution de ces pools est précisée en annexe 13. Des dosages biochimiques ont ensuite été réalisés sur ces pools. L'organisation des microplaques est précisée en annexe 14 pour le dosage des lipides, en annexe 15 pour celui de

sucres totaux, en annexe 16 pour celui du glycogène, et en annexe 17 pour celui des protéines. Il est ainsi possible de savoir quels sont les dosages qui ont été réalisés avec les mêmes solutions. Les microplaques destinées au dosage du glycogène ne comportent pas de puits remplis avec une gamme étalon. En effet, la même courbe étalon est utilisée pour les sucres totaux et le glycogène. Les deux lots (A et B) ont fait l'objet de ces dosages. Les courbes étalons qui ont été utilisées sont données en annexes 18 à 21 pour les lipides, 22 à 25 pour les sucres, et 26 à 29 pour les protéines. Les coefficients r^2 associés à ces courbes sont de l'ordre de 0,99, excepté pour les microplaques P3 et P7 (0,98) qui ont servi essentiellement pour le dosage des protéines dans les prélèvements d'octobre à décembre 2002.

Les résultats obtenus doivent permettre, par comparaison des pourcentages des différents constituants entre les différents sous-lots, de s'assurer en partie (aucun test organoleptique n'a été effectué) que les qualités gustatives des huîtres n'ont pas été modifiées par le traitement par saumurage. Ils doivent également permettre de suivre le cycle sexuel de l'huître durant l'expérimentation, et donc de vérifier si les traitements ont été appliqués en dehors des périodes pendant lesquelles les huîtres sont particulièrement fragiles.

Le lot B est le plus mature. Sa gamétogenèse s'est déroulée entre juin et juillet 2002 (Figure 158). Pendant cette phase du cycle sexuel de l'huître, la proportion de lipides augmente (passant de 11,01 à 14,78 % soit 3,77 points de plus pour le sous-lot témoin) au détriment de celle des sucres (passant de 24,52 à 28,22 %, soit 3,70 points de moins pour le même sous-lot) afin de synthétiser les globules lipidiques des gamètes. Néanmoins, si on étudie les constituants en valeurs absolues plutôt qu'en pourcentages, on s'aperçoit que la quantité de sucres ne diminue pas (Figure 159) : elle passe de 0,73 à 0,77 g par huître. Cela témoigne de la richesse du milieu environnant. La ponte, quant à elle, s'est étalée de juillet à septembre 2002. En effet, la quantité de lipides chute durant cette période, passant de 0,46 à 0,16 g par huître pour B_t. Durant le premier mois de la ponte, la teneur en sucre, et en particulier en glycogène, diminue. Les teneurs en sucre et en glycogène étaient respectivement de 0,77 et 0,62 g par huître en juillet. La teneur en glycogène diminue de 0,21 g entre juillet et août. Cela représente 84 % de la diminution observée pour la teneur en sucre (baisse de 0,25 g par huître).

De nouvelles réserves sont synthétisées à partir du mois de septembre 2002. Dans un premier temps, des sucres autres que le glycogène se forment (Figure 159). Il s'agit vraisemblablement du glucose. Le glycogène passe effectivement de 0,43 à 0,34 g par huître entre septembre et octobre, tandis que les sucres passent de 0,46 à 0,54 g par huître. Le glycogène, qui représentait en septembre 93 % des sucres, ne constitue plus que 63 % de ces derniers en octobre. Puis les réserves en glycogène augmentent (d'octobre à novembre 2002) via la glycogénèse. Cette hausse de 0,04 g par huître est la seule observée parmi les sucres.

La quantité de protéine suit le même type d'évolution que celle des lipides. Elle passe de 0,39 g par huître lors de la mise à l'eau à 1,24 g en juillet, puis diminue jusqu'en septembre (0,66 g par huître) pour rester quasiment stable jusqu'au relevage final (0,67 g par huître). Ainsi, la masse de chair d'huître atteint son maximum (3,12 g de poids sec pour B_t) lors des prélèvements du mois de juillet 2002, juste avant la ponte.

Le premier saumurage a donc bien été effectué avant la ponte, au tout début de la gamétogenèse. Le deuxième saumurage a été effectué après la ponte, juste avant que les réserves ne soient reconstituées.

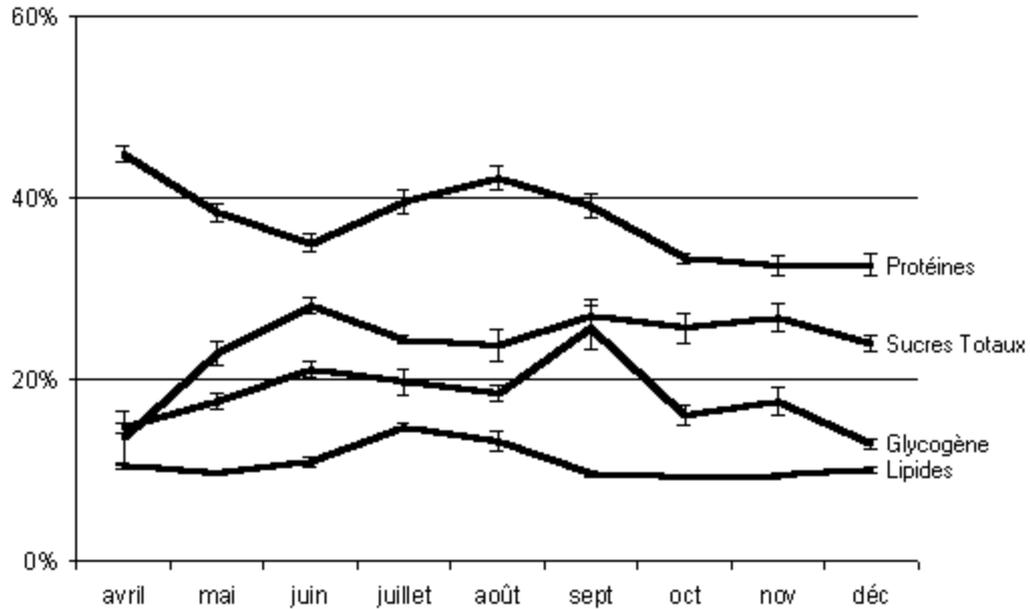


Figure 158 : Evolution de la composition chimique des huîtres du lot B_t (témoin), d'avril à décembre 2002. Les barres d'erreur correspondent aux intervalles de confiance à 95%.

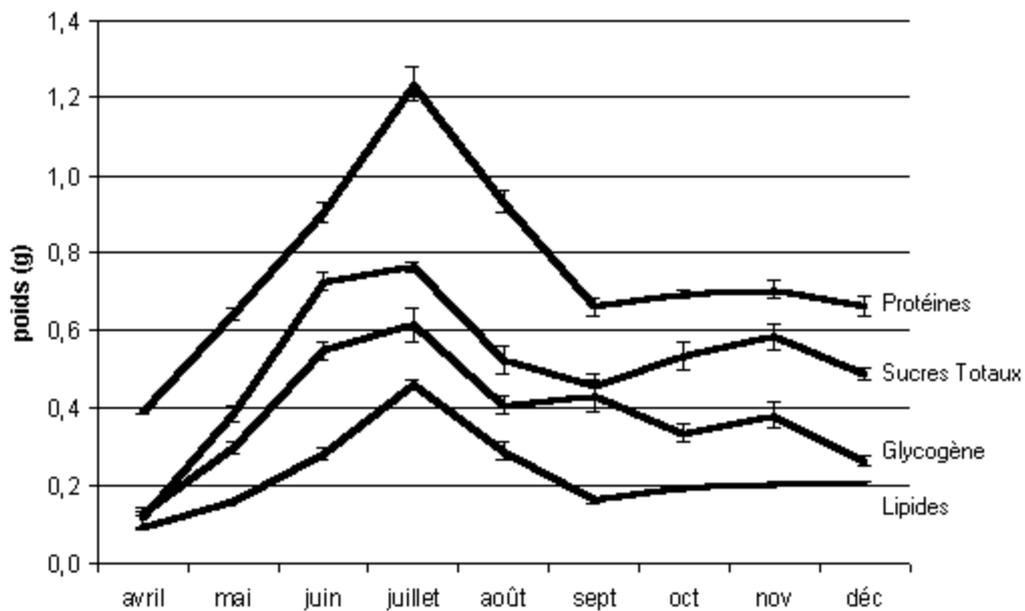


Figure 159 : Evolution des quantités des différents constituants biochimiques des huîtres du lot B_t (témoin), d'avril à décembre 2002. Les barres d'erreur correspondent aux intervalles de confiance à 95%.

La comparaison de la composition biochimique des huîtres des lots A et B (Figure 160) doit se faire en gardant à l'esprit que l'extraction des constituants n'a pas été totale (toujours inférieure à 80%) mais surtout pas identique dans les deux cas (1 ; les numéros indiqués entre parenthèses dans le texte renvoient aux encadrés sur la figure 160). En effet, l'extraction des protéines semble avoir été plus difficile en août pour le lot A (1 ; 5 points d'écart), alors qu'au contraire cette extraction a été plus difficile pour le lot B aux mois de novembre et de décembre (1 ; 8 points d'écart). Cette variabilité peut être attribuée à la variabilité du temps de repos qui vise à dissoudre les protéines dans la soude : le protocole précise « une nuit à température ambiante » (Annexe 8), ce qui peut amener à des variations de durée de quelques heures et de température de quelques degrés.

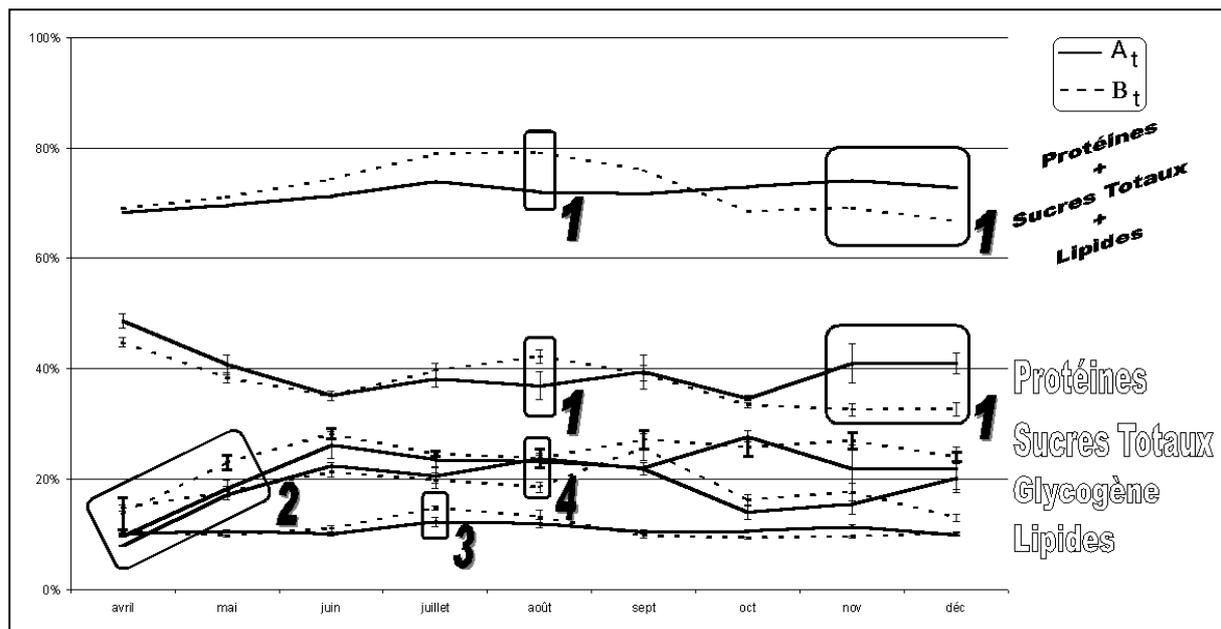


Figure 160 : Comparaison de l'évolution de la composition biochimique des huîtres témoin des lots A et B (A_t et B_t). Les barres d'erreur correspondent aux intervalles de confiance à 95%. Les numéros renvoient aux commentaires dans le texte.

Lors de la mise à l'eau, les huîtres les plus âgées (lot B) sont plus riches en sucres (4 à 5 points de plus) que les jeunes huîtres (lot A) car elles doivent constituer davantage de réserves (2) en vue de leur future gamétogenèse. Les huîtres du lot B sont plus matures que celles du lot A.

Les teneurs en lipides diffèrent entre les deux classes d'âge (3) pour les mêmes raisons. Les huîtres les plus vieilles constituent plus de réserves lipidiques que les autres (3 points de plus) et en relarguent d'autant plus au moment de la ponte (pourcentages semblables en septembre dans les deux lots : 10% environ).

L'augmentation du taux de lipides ayant été plus prononcé chez les huîtres les plus âgées que chez les jeunes huîtres, ces dernières sont plus riches en glycogène (4) que les autres (5 points de plus) durant la ponte.

Lors de la vente, les huîtres contiennent environ 10 % de lipides, de 20 à 25 % de sucres (dont plus de la moitié de glycogène) et plus de 35 % de protéines. Le total n'est pas de 100 % car seuls les trois-quarts des constituants ont pu être extraits.

La proportion de lipides ne varie pas entre les lots, qu'ils aient été traités ou non, tant pour le lot A (Figure 161) que pour le lot B (Figure 162). Seul le sous-lot B_S présente une petite différence avec les autres au mois de novembre (Figure 162). Lors du relevage final, cette proportion est de 10 à 11%. Quantitativement, des différences apparaissent entre les sous-lots du lot A car leurs PS de chair ne sont pas les mêmes. Ainsi, les 4 sous-lots sont distincts les uns des autres en décembre (Figure 163). La quantité de lipides varie alors entre 0,16 et 0,21 g par huître. Ces différences sont présentes dès le mois d'octobre et surtout de novembre. On a d'un côté les huîtres qui ont subi un traitement en juin (avec plus de lipides car leur PS est plus élevé), et de l'autre les huîtres qui n'ont pas subi ce traitement (30 mg de moins environ par huître). Aucune différence significative n'est notée pour le lot B (Figure 164), si ce n'est toujours en novembre avec le sous-lot B_S.

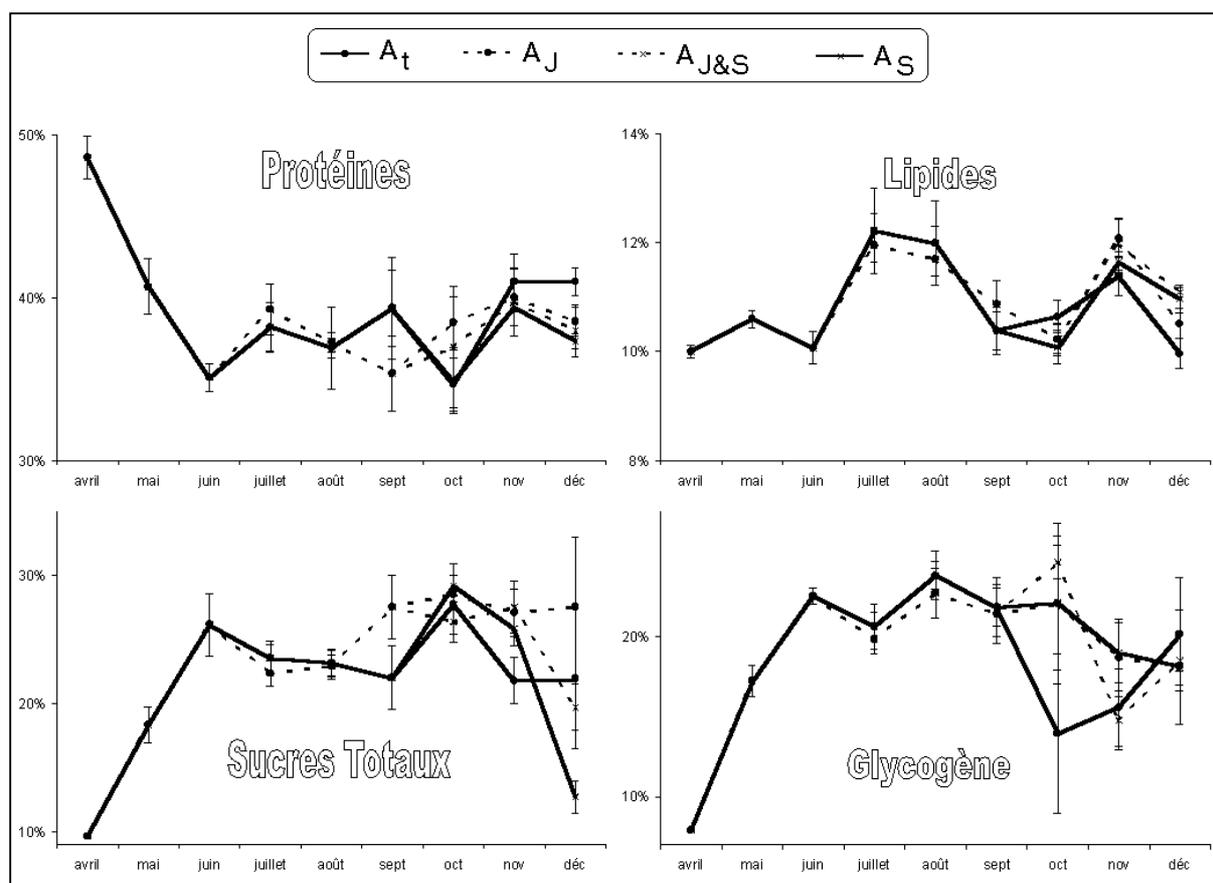


Figure 161 : Evolution de la composition chimique des huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

La proportion et la quantité de sucre évoluent de façons semblables dans les différents sous-lots de A. Des différences sont ponctuellement présentes : huîtres traitées plus sucrées que les autres en septembre et en novembre (figures 161 et 163). Ces différences ne sont pas significatives lors de la vente. Le taux de sucre est compris entre 20 et 28 %, ce qui représente entre 0,35 et 0,51 g de sucre par huître. Seul le sous-lot A_S ressort avec un taux faible (13%, soit 0,21 g par huître) mais qui est probablement erroné. En effet, il est plus petit que le taux de glycogène mesuré (18%, soit 0,30 g par huître) ; ce qui est bien évidemment impossible. Le taux de glycogène, tout comme sa quantité, n'est jamais différent entre les sous-lots. Il varie de 18 à 20% lors du relevage final, ce qui équivaut à 0,30-0,35 g par huître.

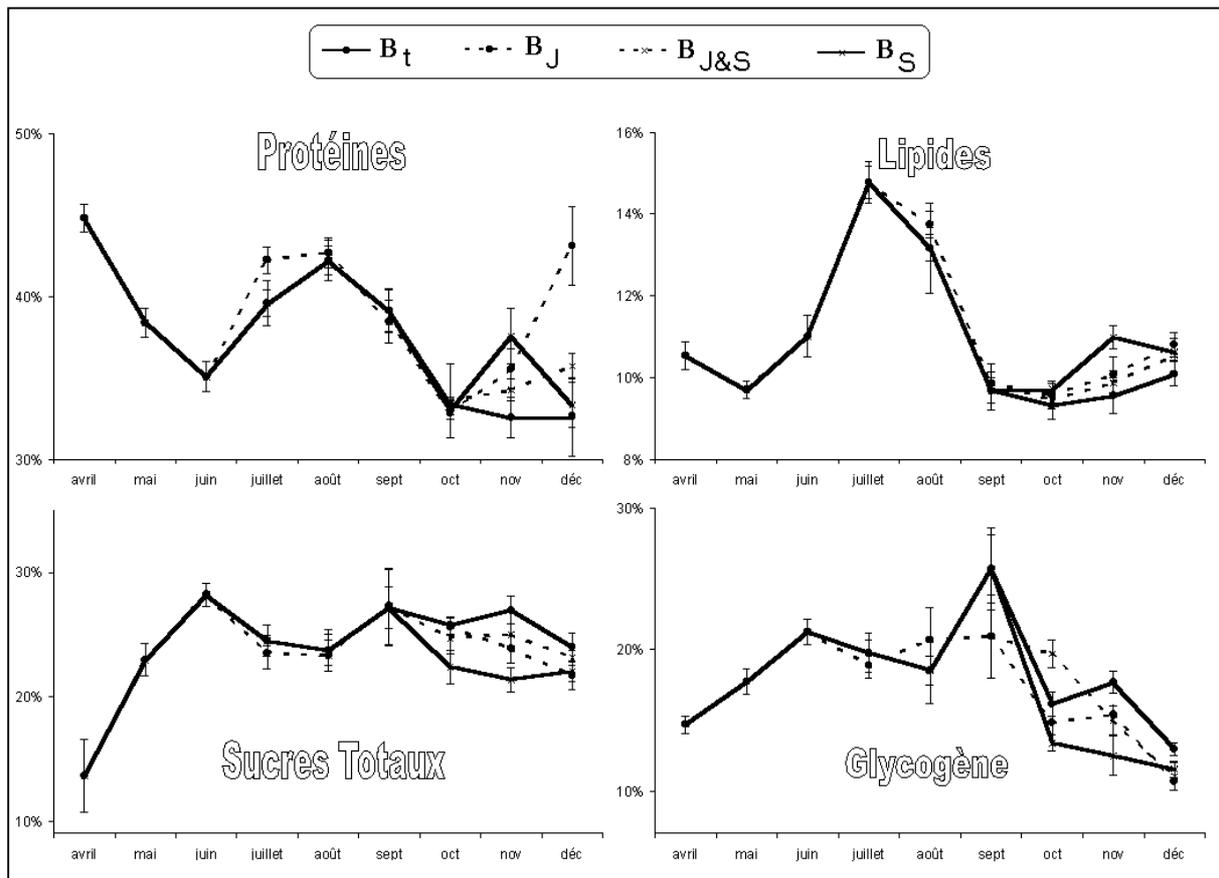


Figure 162 : Evolution de la composition chimique des huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

La proportion de sucres dans les huîtres du lot B ne diffère pas entre les sous-lots (intervalles de confiance à 95% chevauchants sauf pour B_S en novembre). Elle varie de 22 à 24 % lors de la vente. Le taux de glycogène, qui représente une bonne part de ces sucres, semble néanmoins différent en décembre (Figure 162) selon que les huîtres aient été traitées (11 %) ou non (13 %). Cette différence était déjà visible le mois précédent. Elle l'est également d'un point de vue quantitatif (Figure 164) : 0,21 g par huître au lieu de 0,26 g. Compte-tenu des écarts de PS entre les sous-lots, cette différence se ressent sur la quantité totale de sucres. Les huîtres traitées contiennent un peu moins de sucre : 0,42 g par huître au lieu de 0,49 g (Figure 164). Mais la proportion, et donc la qualité de chair, n'est pas significativement différente (Figure 162).

Pour les protéines, les différences semblent un peu plus importantes. Les huîtres traitées du lot A contiennent en décembre 38 % de protéines contre 41 % pour les témoins (Figure 161). Au contraire, les huîtres du lot B traitées en juin contiennent alors plus de protéines (43 %) que les autres (33 à 36 % ; Figure 162). Ces résultats sont contradictoires : d'un côté (lot B) les huîtres traitées seraient plus riches en protéines (et donc plus fibreuses) que les autres, et de l'autre elles le seraient moins (lot A). Il est probable que les différences mesurées (0,10 g par huître pour A selon la figure 163, et 0,16 à 0,23 g par huître pour B selon la figure 164) soient liées à l'hétérogénéité du lot B au départ mais aussi et surtout à la variabilité de l'efficacité de l'extraction des protéines.

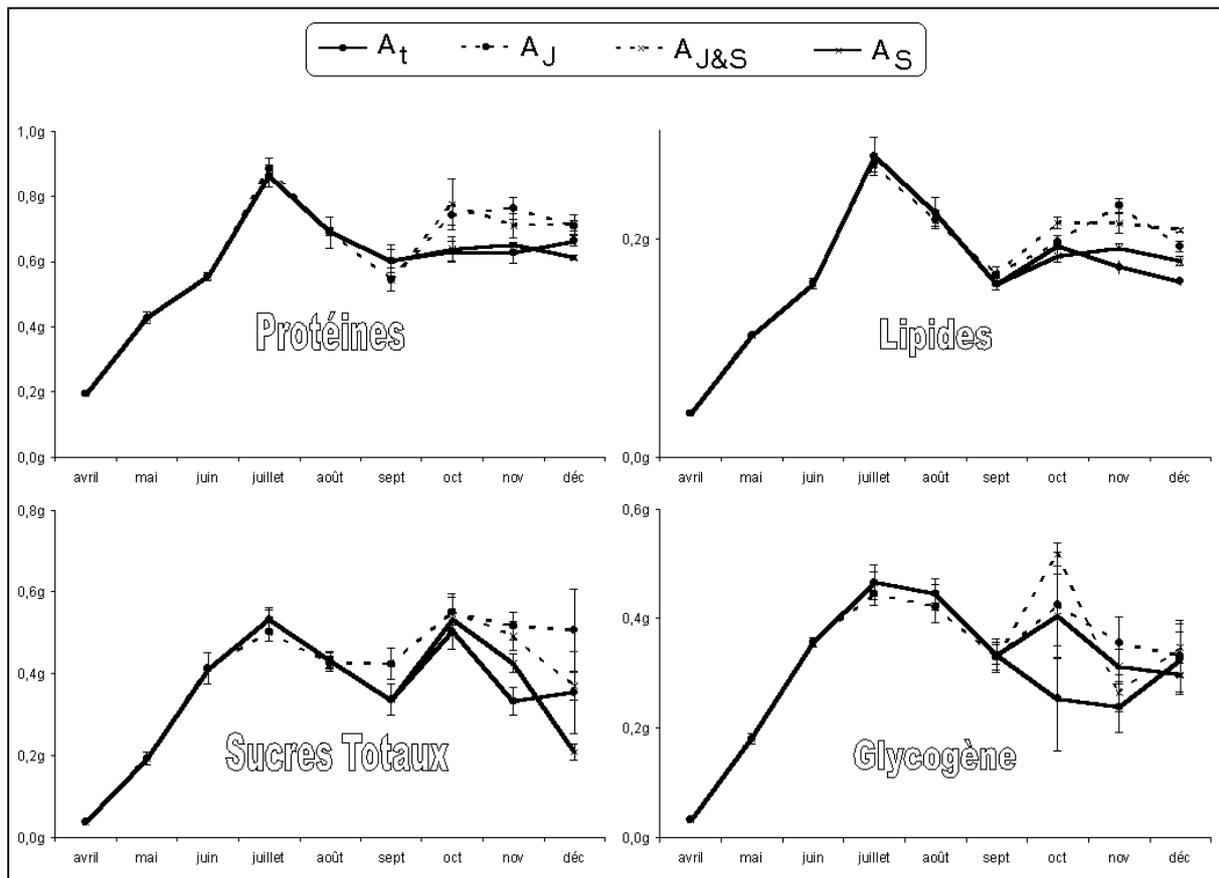


Figure 163 : Evolution des quantités des différents constituants biochimiques des huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

Qu'il y ait traitement par saumurage ou pas, la composition biochimique des huîtres est donc la même si on regarde les pourcentages des différents constituants. Mais comme il y a une différence de poids secs de chair entre les lots traités en juin et ceux qui n'ont pas subi ce traitement, les lots peuvent être divisés en deux selon qu'ils ont été traités en juin ou non quand on regarde la composition biochimique d'un point de vue massique. Les lots traités en juin ont donc des poids supérieurs à ceux qui n'ont pas subi ce traitement. Le seul impact du traitement sur la chair des huîtres semble donc être au niveau de son poids.

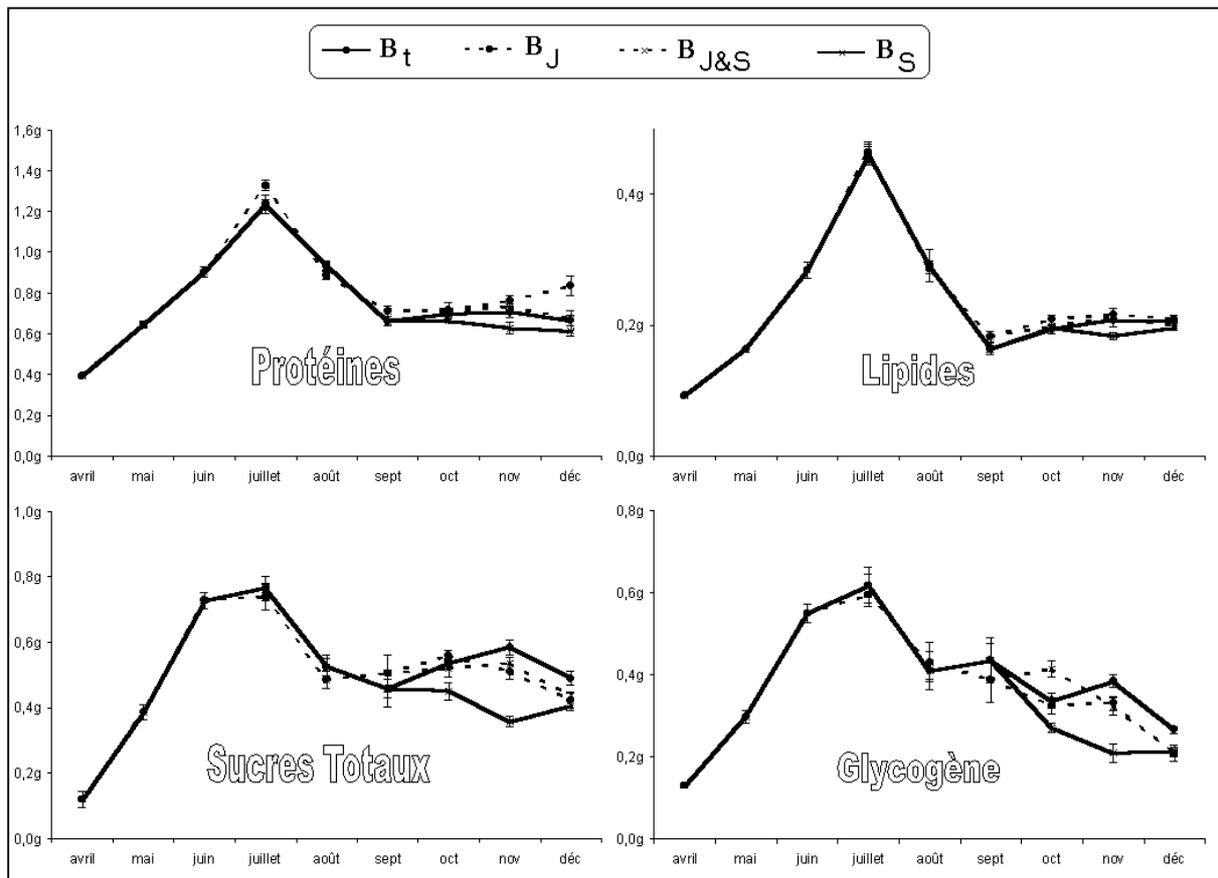


Figure 164 : Evolution des quantités des différents constituants biochimiques des huîtres du lot B (B_t = sous-lot témoin, B_J = sous-lot saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot saumuré en septembre). Les intervalles de confiance à 95% sont fournis.

Qualité visuelle des coquilles

Éliminer les polydores est certes satisfaisant, mais encore faut-il que l'huître refasse de la coquille par-dessus les galeries pour que la qualité visuelle du produit s'améliore. Concernant ce point précis, deux critères ont été retenus : le pourcentage de surface infestée, et l'indice Polydora. Ce dernier tient compte de la surface infestée, par pallier, mais accorde plus d'importance aux chambres qu'aux simples galeries.

Les huîtres du lot A présentaient une infestation sur environ la moitié de leur surface en juin (Figure 165), tandis que celles du lot B avaient plus des trois-quarts de leur surface qui était visiblement infestée (Figure 166) à la même date. Quel que soit le lot, cette surface a diminué au cours du temps, pour ne représenter en décembre chez les sous-lots témoins qu'un tiers de la surface totale de la coquille dans le lot A_t et un peu plus de la moitié dans le lot B_t . Cette diminution s'est faite régulièrement pour le lot A_t tout au long du suivi, tandis qu'elle est apparue plus brutalement, entre les relevages d'octobre et de novembre, pour le lot B_t . Toujours est-il que cette diminution est plus importante dans les sous-lots qui ont été traités en juin que chez ces témoins. Ainsi, les sous-lots traités en juin (A_J et $A_{J\&S}$, ainsi que B_J et $B_{J\&S}$) sont deux fois moins infestés à l'œil nu que les sous-lots témoins (A_t et B_t). En revanche, le traitement en septembre ne semble pas avoir amélioré la qualité visuelle de la coquille puisque les sous-lots A_S et B_S ont un pourcentage de surface infestée à peine inférieur à celui des sous-lots A_t et B_t . Le laps de temps écoulé entre ce traitement et le relevage n'a pas été suffisant pour que son impact soit visible.

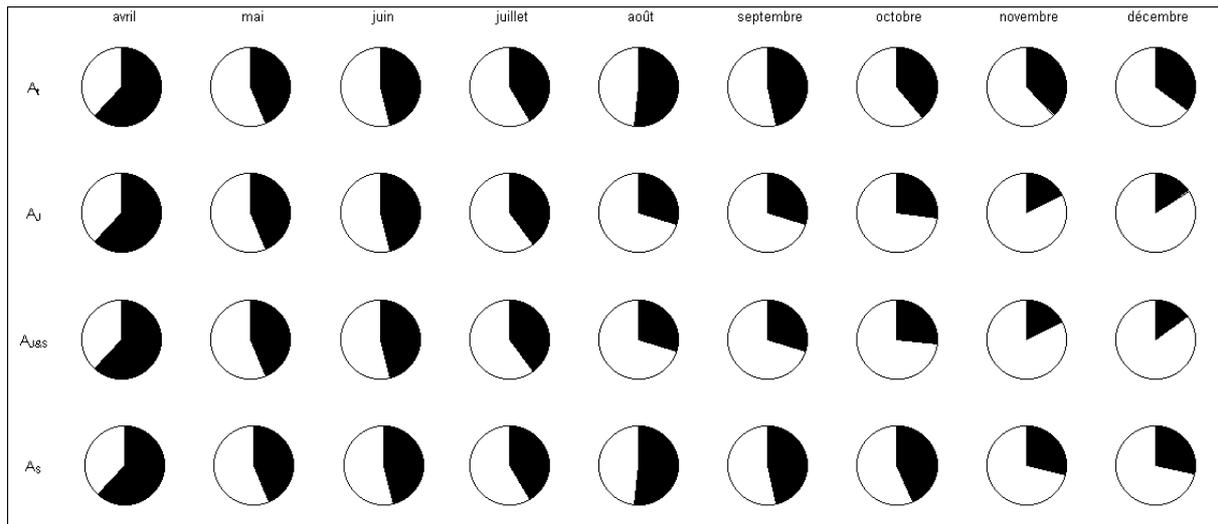


Figure 165 : Évolution du pourcentage de la surface infestée (figurée en noir) des coquilles d'huîtres du lot A au cours du temps entre avril et décembre 2003. A_t = sous-lot A témoin, A_J = sous-lot A saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot A saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot A saumuré en septembre. L'estimation est faite à l'œil nu sur la face interne des deux valves de la coquille.

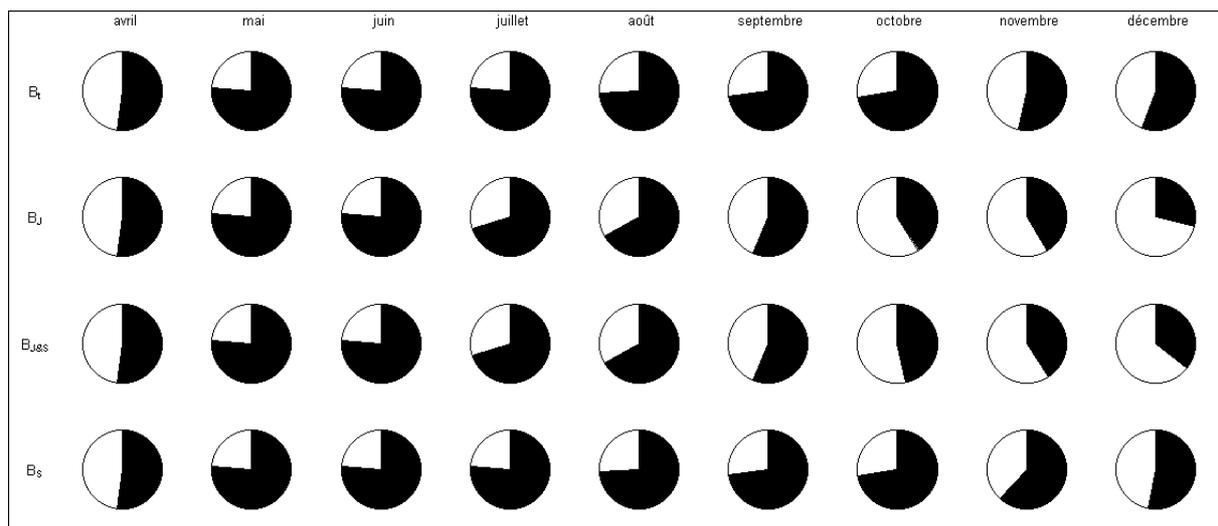


Figure 166 : Evolution du pourcentage de la surface infestée (figurée en noir) des coquilles d'huîtres du lot B entre avril et décembre 2003. B_t = sous-lot B témoin, B_J = sous-lot B saumuré en juin, $B_{J\&S}$ = sous-lot B saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot B saumuré en septembre. L'estimation est faite à l'œil nu sur la face interne des deux valves de la coquille.

Les lots traités uniquement en septembre se comportent comme les lots témoins, et ceux traités en juin et en septembre se comportent comme ceux traités uniquement en juin. Les lots traités en juin commencent à se différencier vraiment des sous-lots témoins entre juillet et août pour le lot A (le lot témoin est alors infesté à un peu plus de la moitié de sa surface tandis que les lots traités ne le sont qu'à un peu moins du tiers) et entre août et septembre pour le lot B (le lot témoin est alors infesté à un peu moins des trois-quarts tandis que les lots traités ne le sont qu'à un peu plus de la moitié). Cette différence se maintient alors jusqu'au terme du suivi.

Finalement, on peut considérer que seul le traitement en juin a un impact sur le pourcentage de surface visiblement infesté aux yeux du consommateur, et que cet effet ne se ressent qu'un à deux mois après ce traitement par saumuration.

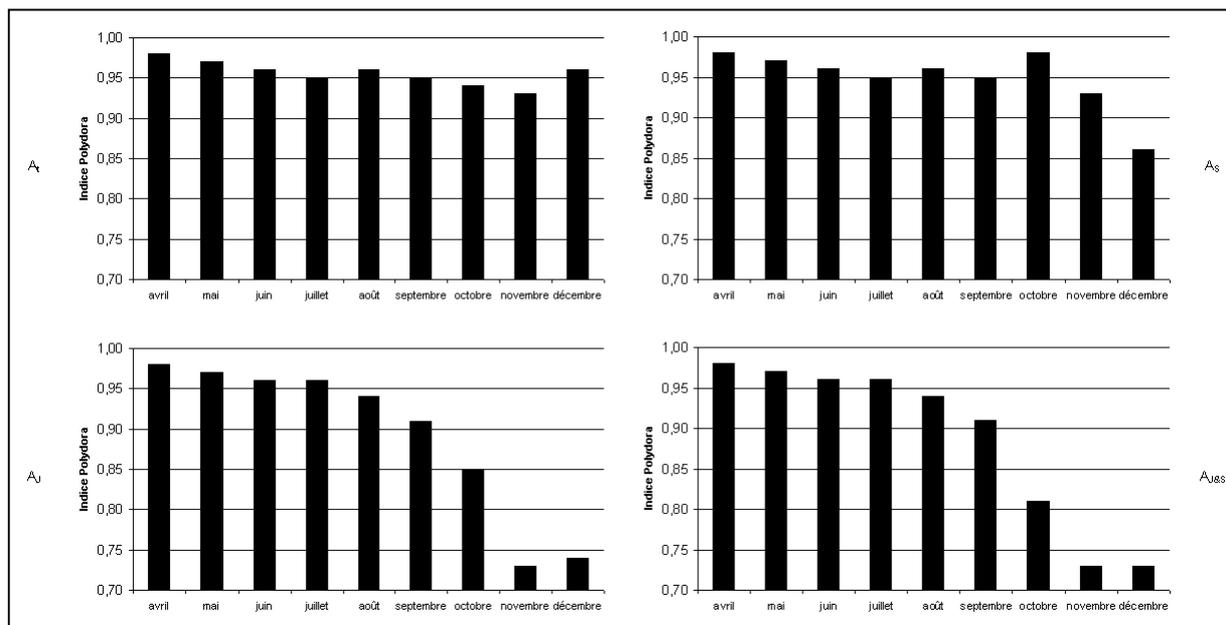


Figure 167 : Evolution de l'indice Polydora des coquilles d'huîtres du lot A entre avril et décembre 2003. L'indice Polydora peut varier entre 0 (très bonne qualité de coquille) et 1 (très mauvaise qualité de coquille). A_t = sous-lot A témoin, A_J = sous-lot A saumuré en juin, A_{J&S} = sous-lot A saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot A saumuré en septembre.

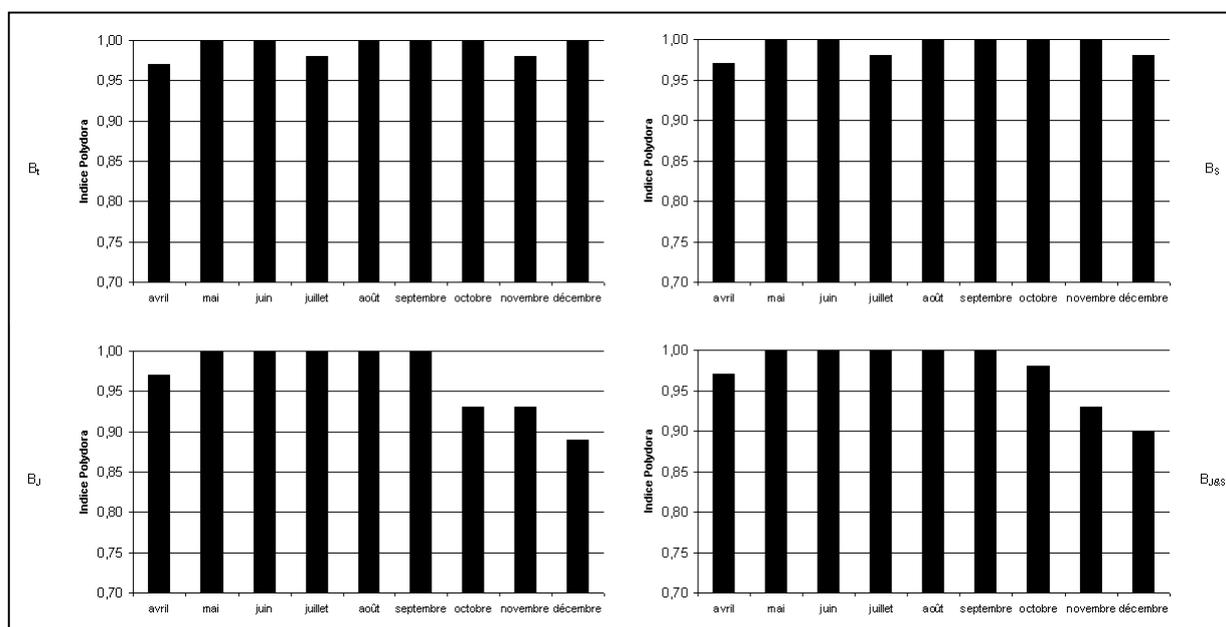


Figure 168 : Evolution de l'indice Polydora des coquilles d'huîtres du lot B entre avril et décembre 2003. L'indice Polydora peut varier entre 0 (très bonne qualité de coquille) et 1 (très mauvaise qualité de coquille). B_t = sous-lot B témoin, B_J = sous-lot B saumuré en juin, B_{J&S} = sous-lot B saumuré en juin et en septembre, B_S = sous-lot B saumuré en septembre.

Si on se réfère maintenant à l'indice Polydora, il convient d'abord de faire remarquer que celui-ci est très élevé puisqu'il est aux environs de 0,95 lors de la mise à l'eau, ainsi qu'en juin lorsque le traitement a débuté. Cet indice se maintient à ce niveau tout au long du suivi dans les sous-lots témoins, et les fluctuations observées pour ces sous-lots aux Figure 167 et Figure 168 sont imputables aux variations liées à l'échantillonnage. Une telle infestation rend les huîtres très difficiles à la commercialisation.

Les sous-lots traités en juin connaissent une amélioration de cet indice qui diminue tout au long du suivi en ce qui concerne le lot A (avec une accélération tout de même au mois d'octobre) et de façon plus brutale pour le lot B. Cette transition s'effectue entre septembre et octobre, soit un mois après que la surface visiblement infestée est elle aussi diminuée de façon importante et brutale. Mais le niveau d'infestation chez ces huîtres traitées reste malgré tout très élevé puisque l'indice Polydora est aux environs de 0,90 lors du relevage de décembre pour le lot B (B_J et $B_{J\&S}$). Le lot B traité uniquement en septembre (B_S) ne se distingue pas de celui qui n'a subi aucun traitement (B_t), et le lot traité en juin et en septembre ($B_{J\&S}$) ne semble pas différent de celui traité uniquement en juin (B_J). Pour le lot A, les améliorations sont davantage notables puisque l'indice Polydora des lots traités en juin (A_J et $A_{J\&S}$) passe sous la barre des 0,75. Cette limite équivaut à un ensemble d'huîtres qui seraient toutes de classe 3. Les classes 4 auraient donc théoriquement « disparu ». En fait, il reste quelques huîtres de classe 4, mais il apparaît enfin des huîtres de classe 2 qui compensent cette présence. Cette diminution s'est faite tout au long du suivi mais une accélération notable est intervenue au mois d'octobre. En effet, lors du relevage de septembre, l'indice Polydora des lots traités en juin était d'un peu plus de 0,90 (A_J et $A_{J\&S}$) contre 0,95 pour les lots qui n'avaient pas subi ce traitement (A_t et A_S), alors qu'il est descendu à 0,73 au mois de novembre (A_J et $A_{J\&S}$). Le sous-lot A_S (traité uniquement en septembre) connaît une amélioration de son indice Polydora, mais celui-ci ne descend pas en dessous de la limite des 0,75 puisqu'il est de plus de 0,85 lors du relevage final.

Seul le traitement en juin influence l'indice Polydora. Cet impact ne se ressent que bien tardivement, au mois de novembre, soit 5 mois après le saumurage. L'indice Polydora n'a pas diminué aussi rapidement que la surface visiblement infestée. Le saumurage a certes permis de masquer bon nombre de galeries, mais il reste encore des chambres visibles pour le consommateur sur la face interne de la coquille, ce qui a bien sûr un effet commercial négatif.

L'objectif d'un traitement étant d'améliorer la qualité visuelle de la coquille, on peut d'ores et déjà dire qu'un traitement par saumurage au mois de septembre est inutile pour une vente trois mois plus tard, en décembre, dans le cas d'huîtres très fortement infestées. En revanche, un traitement en juin semble approprié même si l'amélioration de la qualité visuelle de la coquille n'a pas été telle qu'on puisse retrouver une coquille parfaitement indemne de toute trace de polydore. On retiendra simplement que la surface visiblement infestée de la coquille a ainsi été diminuée de moitié, et que ce sont surtout les galeries qui ont pu être masquées. Sans doute aurait-il fallu traiter l'année précédente, avant d'obtenir des huîtres à ce point infestées, pour ne pas laisser se développer de si grandes chambres à vase à la surface des coquilles.

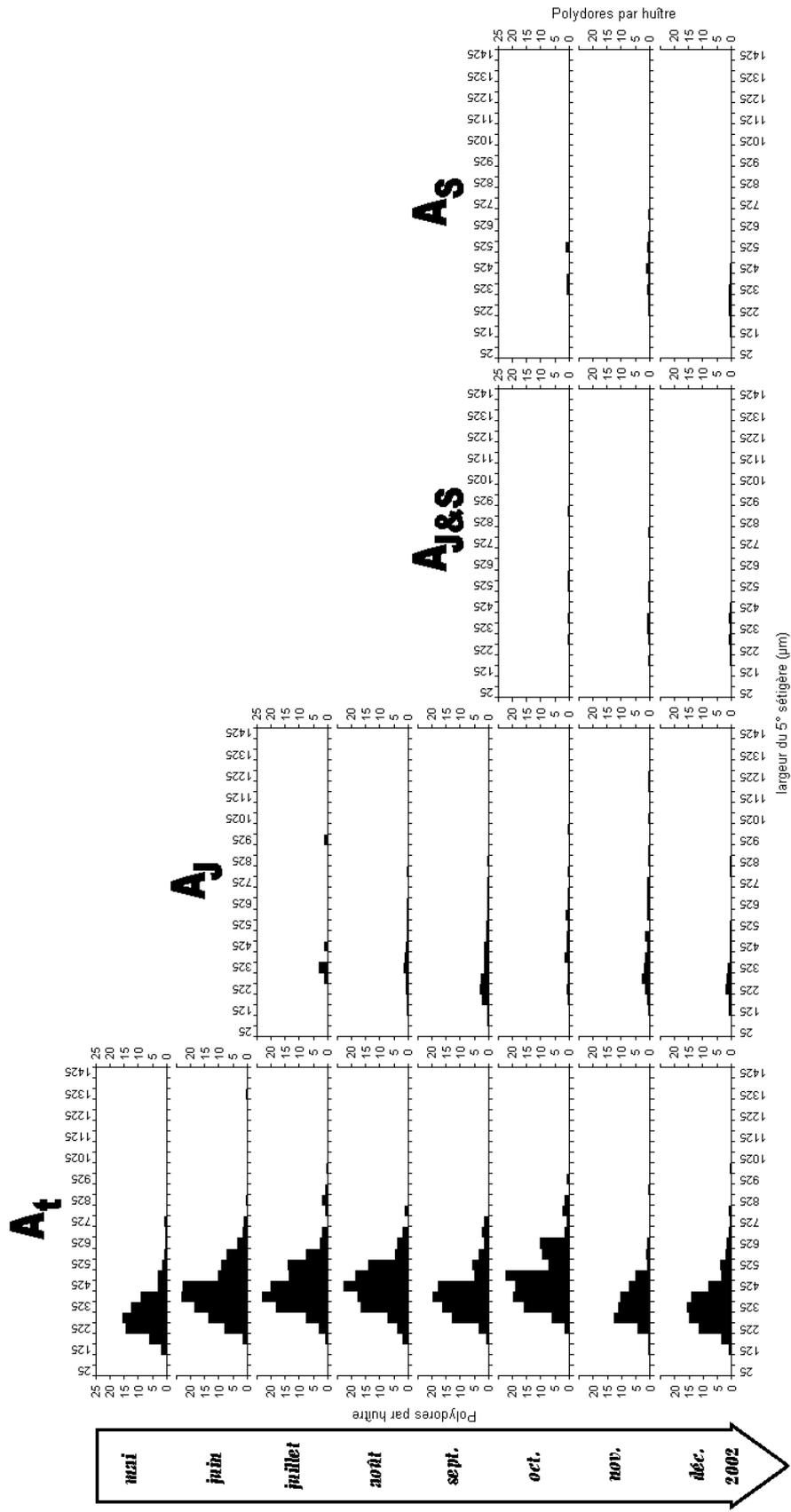


Figure 169 : Histogrammes effectifs-taille des polydore issus des huîtres du lot A (A_t = sous-lot témoin, A_J = sous-lot saumuré en juin, $A_{J\&S}$ = sous-lot saumuré en juin et en septembre, A_S = sous-lot saumuré en septembre) de mai à décembre 2002 à Lestre. Les lots traités présentent des recrutements de moindre intensité que le lot témoin.

Dynamique de colonisation des polydores

Outre les dénombrements des polydores dans les coquilles des différents lots, il a été procédé à une mesure de la largeur du cinquième sétigère de polydores au cours de cette expérimentation. Ces mesures ont permis d'établir des histogrammes de classe de taille pour chaque sous-lot du lot A pour chaque relevage mensuel. Ce travail n'a pas été effectué avec le lot B car il présente un biais lors de sa mise à l'eau (constitution de la poche 1310) et car il n'apporterait certainement pas d'information complémentaire. Les mesures permettent de calculer des fréquences pour chaque classe de taille (à partir de 0 et par tranche de 50 μm). Ces fréquences sont ensuite multipliées par le nombre moyen de polydores par huître pour chaque sous-lot. On obtient ainsi des histogrammes effectifs-taille. Ces tailles vont de 98 μm (lot A_{J&S} de septembre) à 1350 μm (lot A_t de juin).

Le recrutement a été observé tout au long de ce suivi. Les histogrammes effectifs-taille de mai à décembre (Figure 169) ont été traités au moyen du logiciel LFDA5, tout comme il avait été procédé pour ceux obtenus lors du suivi de la colonisation en Baie des Veys. Un regroupement par classe de 100 μm , à partir de 50 μm , a d'abord été réalisé. Pour commencer le processus, les valeurs de la fonction score ont été calculées au moyen de la méthode ELEFAN imaginée par Pauly (1987). K a été fixé initialement entre 0,1 et 5,1 an^{-1} par pas de 0,1 an^{-1} (soit 51 pas) et L_{∞} a été fixée entre 500 et 3000 μm par pas de 100 μm (soit 26 pas). On rappelle ici que K est une mesure du taux de croissance des polydores et que L_{∞} correspond à la largeur maximale moyenne théorique du cinquième sétigère de ces annélides. 1326 couples de valeurs (K , L_{∞}) ont donc été testés comme précédemment. Le score maximal est ici de 0,702, ce qui est proche des scores maximaux obtenus lors du suivi en Baie des Veys (en moyenne 0,780). Ce score est obtenu pour un K de 2,30 an^{-1} et une L_{∞} de 500 μm . Le K est comparable à celui de la Baie des Veys (1,91 en moyenne) mais L_{∞} est faible et est en limite de la plage de valeurs testées (de 500 à 3000 μm). L_{∞} était en Baie des Veys de 733 μm . La valeur de t_0 qui en découle est de -0,540 an, valeur également comparable à celle de la Baie des Veys (-0,481 an en moyenne). t_0 est la date théorique où les annélides seraient de diamètre nul. Seule la valeur trouvée pour L_{∞} doit être revue. Si on reprend la même procédure en appliquant cette fois une plage de valeur allant de 100 à 3000 μm pour L_{∞} , par pas de 100 μm toujours (soit 30 pas cette fois), on retrouve les mêmes résultats. L_{∞} est donc bien de 500 μm selon ce jeu de données de 8 graphiques. Si on applique les valeurs trouvées pour calculer le taux de mortalité Z selon la méthode Catch Curve (courbes de capture), les valeurs trouvées sont aberrantes pour la moitié d'entre elles (c'est-à-dire négatives), et on aboutit alors à une moyenne de 1,93 an^{-1} si on ne tient compte que des quatre autres valeurs (Figure 170). La demi-vie de la population de polydores peut donc être estimée à 131 jours ($-\ln(0,5)/1,93 = 0,359$ an). Le pourcentage de survie au bout d'un an est de 15 % (Figure 171) et celui au bout de deux ans est de 2 % ($100 \times \exp(-1,93 \times t)$ avec $t = 1$ an et $t = 2$ ans respectivement).

Si en revanche on utilise les valeurs moyennes calculées lors du suivi en Baie des Veys pour connaître le taux de mortalité Z de la population de polydores à Lestre, tous les taux obtenus sont positifs. Ils varient de 3,4 à 6,3 an^{-1} (Figure 170). La survie des polydores est ici plus importante en été qu'au printemps ou à l'automne. Z est en moyenne sur la période observée (de mai à décembre) de 4,53 an^{-1} , ce qui est plus du double de la valeur observée en Baie des Veys (calculée sur l'ensemble de l'année). Avec un tel taux de mortalité, la demi-vie de la population est réduite à 56 jours ($-\ln(0,5)/4,53 = 0,153$ an) et les taux de survie au bout d'un et deux ans ne sont plus que de 1% et de 0,01%, respectivement (Figure 171).

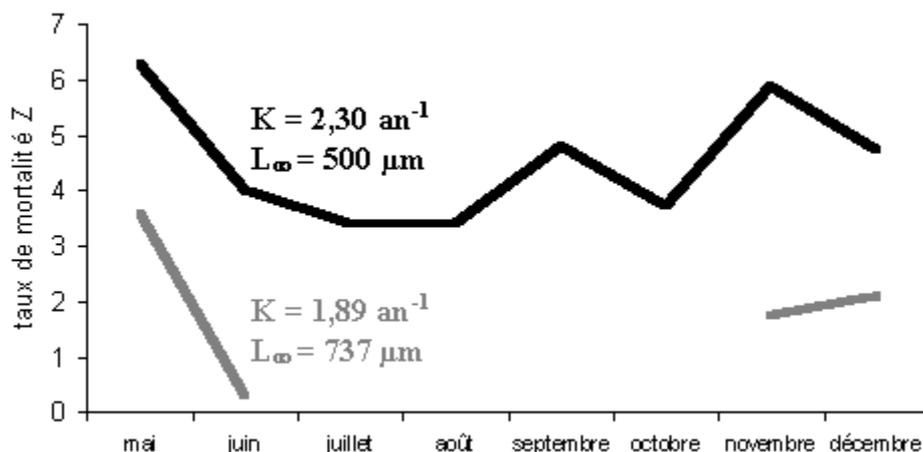


Figure 170 : Évolution du taux de mortalité Z (en an^{-1}) des polydores présents dans les huîtres du sous-lot A témoin à Lestre de mai à décembre 2002. En noir, la courbe obtenue si on utilise les paramètres K et L_{∞} calculés à partir du jeu de données obtenu au point en Baie des Veys. En gris, la courbe obtenue si on utilise les paramètres K et L_{∞} calculés à partir du jeu de données obtenu à Lestre. Les valeurs de ces paramètres sont indiquées sur la figure.

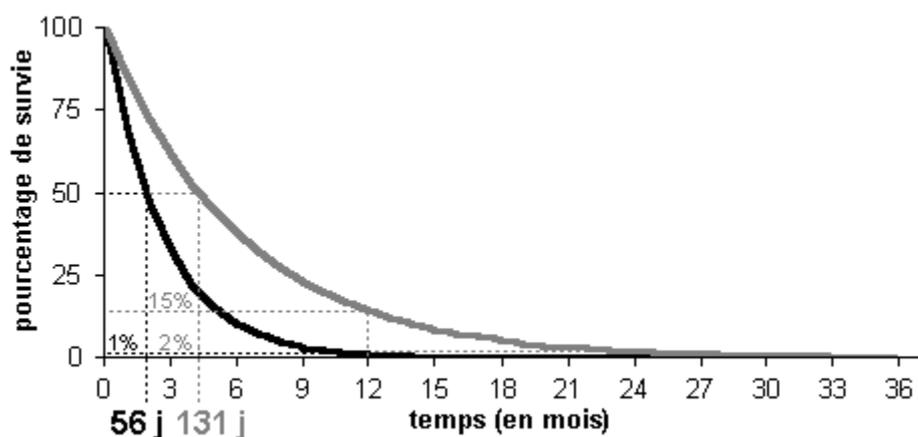


Figure 171 : Évolution du pourcentage de survie des polydores à Lestre, d'après les données recueillies sur le sous-lot A témoin. En noir, la courbe obtenue si on utilise les paramètres K et L_{∞} calculés à partir du jeu de données obtenu au point en Baie des Veys. Dans ce cas, la demi-vie est de 56 jours et seul 1% de la population survit un an. En gris, la courbe obtenue si on utilise les paramètres K et L_{∞} calculés à partir du jeu de données obtenu à Lestre. Dans ce cas, la demi-vie est de 131 jours, et seul 15% de la population survit un an, et 2% deux ans.

On doit, d'après ces chiffres, observer une nouvelle génération de polydores au moins tous les deux à quatre mois pour pouvoir observer une même quantité de polydores en permanence dans les coquilles d'huîtres. Ces résultats sont cohérents avec l'âge de première reproduction (1 mois) signalé au chapitre 1. Les polydores observées en fin d'expérimentation ne sont vraisemblablement pas les mêmes que celles observées au début de l'expérimentation. Le taux de survie est de 10 % au bout de six mois, durée qui s'est écoulée entre le premier saumurage et le relevage final, soit une diminution de l'effectif de 90 %. Or, durant cette même période, le nombre de polydores par huître est passé de 119 à 81, soit une chute de 32 % uniquement. De nouvelles recrues sont donc arrivées durant cette période.

Il va de soit que compte tenu de l'efficacité du traitement les sous-lots traités présentent de très faibles effectifs. Néanmoins, une information se dégage de ces graphiques. En effet, on observe que les huîtres traitées sont colonisées par de jeunes recrues après le

traitement, tout comme les huîtres témoins, mais que cette colonisation est beaucoup moindre que dans les lots témoins. Le sous-lot A_J, traité uniquement en juin, est celui qui permet le mieux d'appréhender ce phénomène puisqu'il a pu être suivi pendant six mois après le traitement. On observe par exemple en novembre des individus de 275 µm de large (Figure 169), ce qui correspond à de jeunes recrues. Mais des individus d'une telle taille sont moins de trois par huître dans le lot traité en juin alors qu'ils sont plus de douze par huître dans le lot témoin. De telles différences s'observent tout au long du suivi.

Il est à noter que le saumurage détruit les polydores, notamment les adultes, en grande partie mais qu'il n'altère pas les structures créées par ces derniers comme les galeries et l'envasement à micro-échelle. Dès qu'il y a une colonisation des huîtres, celle-ci est plus intense dans les lots témoins que dans les lots qui ont subi un traitement par saumurage. Cela peut correspondre à plusieurs hypothèses : soit les jeunes recrues sont attirées par la présence des adultes (hypothèse 1), soit le recrutement observé correspond à la progéniture des adultes présents dans les coquilles (hypothèse 2). Les suivis de colonisation en Baie des Veys ont montré que le recrutement provenait de l'extérieur de la poche puisque des huîtres indemnes de polydores lors de leur mise à l'eau se retrouvaient infestées par ces derniers dans les mois qui suivaient. On peut aisément supposer que ce qui a été observé en Baie des Veys et à Utah Beach est également vrai ici à Lestre. La deuxième hypothèse est donc peu vraisemblable. On peut donc penser que les polydores adultes attirent les jeunes recrues. Ceci avait déjà été supposé mais n'avait pu être montré. En effet, Lagadeuc (1991) avait constaté que, chez *Polydora ciliata*, la colonisation de substrats vierges était beaucoup moins importante que celles de substrats déjà colonisés. Mais il n'avait pu déterminer si cette préférence manifestée par les jeunes recrues était due à la présence de polydores adultes ou bien à celle de vase à *Polydora* créée par ces adultes. L'expérimentation présentée ici est donc en mesure de trancher la question. Les polydores colonisent préférentiellement les substrats où des adultes sont présents. Le traitement par saumurage limite donc la colonisation. C'est pourquoi il paraît souhaitable que ce type de traitement soit appliqué chaque année, de sorte que le niveau d'infestation des huîtres ne se développe de façon trop importante, si l'on veut tenter d'obtenir des produits d'une qualité de coquille irréprochable.

Bilan économique

Le bilan économique présenté est volontairement simplifié. Il se base sur des données concrètes obtenues à partir des lots utilisés avec le professionnel qui a hébergé cette expérimentation à Lestre.

Le prix de vente en avril, vu la taille et l'état de la marchandise était d'1,60 € / Kg. En décembre, les lots témoins arrivent à se vendre à 1,78 € / Kg et ceux qui ont été traités en juin à 2,06 € / Kg.

Le raisonnement ci-après se base sur un cas concret relativement simple : que doit-on faire d'une poche de 15 Kg d'huîtres en avril lorsqu'elle présente un niveau d'infestation comme celui rencontré au cours de cette expérimentation ? Le cas du lot A est utilisé en exemple (Tableau 13) plutôt que celui du lot B étant donné les réserves formulées sur l'hétérogénéité du lot B lors de la constitution des poches en avril.

Compte-tenu des données de croissance (huîtres de 23,5 g en avril et de 60,0 g en décembre pour le lot A) et de mortalité (24 % de mortalité cumulé entre avril et décembre 2002) qui ont été recueillies, on obtient 29 Kg d'huîtres en décembre, que ce soit avec ou sans saumurage.

Si le taux de mortalité n'avait été que de 10 %, on aurait obtenu 34 Kg d'huîtres. Un tel taux de mortalité aurait pu être observé si les huîtres n'avaient pas été aussi spongieuses,

aussi infestées qu'elles ne l'étaient en avril. Si les huîtres avaient été traitées bien avant, durant l'année précédente, l'indice Polydora n'aurait sûrement pas été de 0,95. 10% correspond déjà à un taux de mortalité important par rapport à ce qui est observé en général dans les concessions ostréicoles.

Tableau 13 : Devenir d'une poche de 15 Kg d'huîtres (en avril de l'année N), très infestées par les polydores, selon 4 scenarii. Les flèches indiquent des liens de causalité.

Scenario	vente	traitement	poids d'une huître	surface infestée	prix de vente	mortalité cumulée d'avril à décembre année N	quantité vendue	valeur
1	avril année N	-	24 g	62%	1,60 €/Kg	-	15 Kg	24,00 €
2	décembre année N	-	60 g	35%	1,78 €/Kg	24%	29 Kg	51,62 €
3	décembre année N	juin année N	61 g	16%	2,06 €/Kg	24%	29 Kg	59,79 €
4	décembre année N	juin année N-1	61 g	16%	2,06 €/Kg	10%	34 Kg	70,04 €

Quatre scenarii sont envisagés :

Le premier consiste à vendre la poche en avril car on constate que les huîtres sont de piètre qualité et l'on craint que cet état n'empire, entraînant d'importantes mortalités ostréicoles. Dans un tel cas, on obtient 15 Kg x 1,60 €/Kg = 24,00 €. Ceci représente pour l'ostréiculteur une opération blanche voire une légère perte. En effet, les huîtres ont du être achetées et travaillées, et elles ont immobilisé un emplacement qui aurait pu être rentabilisé. Une entreprise ostréicole ne peut vivre ainsi lorsque tous ses lots sont concernés.

Le deuxième scénario correspond au cas d'un ostréiculteur qui préfère attendre décembre pour vendre, comme il le fait d'ordinaire, sans intervenir plus qu'il ne le fait d'habitude. On obtient ainsi 29 Kg d'huîtres présentant un indice Polydora de 0,95. Ces huîtres sont difficiles à commercialiser, mais vu leur taille elles se vendront tout de même à 1,78 €/Kg, soit un total de 51,62 €. C'est beaucoup mieux que dans le premier scénario. L'élevage est ici rentable mais conduit à des produits susceptibles de dévaluer l'image de marque de l'ensemble de la conchyliculture normande.

Il faut maintenant envisager un traitement par saumurage. Celui-ci peut être effectué au mois de juin précédent la vente de décembre. On obtient alors la même quantité d'huîtres que précédemment mais leur qualité est telle qu'elles se vendent un peu plus cher (environ 2,06 €/Kg). La poche rapporte donc, si elle est vendue en décembre et traitée en juin de la même année, 59,79 €, soit une différence de plus de 50 FF par poche. Rapporté à l'échelle d'une concession, cette différence est grande.

Un traitement plus précoce (l'année précédant la commercialisation) permettrait sans doute d'avoir des huîtres présentant un aspect moins spongieux et survivant mieux lors de l'élevage. Dans le cas d'une mortalité cumulée de 10 % entre avril et décembre, on pourrait vendre 34 Kg d'huîtres à 2,06 €/ Kg, soit un total de 70,04 €. Ce dernier scénario est de loin le plus avantageux.

Il va de soi que les deux derniers cas entraînent des coûts dont il faut tenir compte. On distinguera à ce titre les dépenses fixes, telles que le bassin, l'achat du sel et sa livraison, des dépenses proportionnelles à la quantité d'huîtres traitées, c'est-à-dire la main d'œuvre.

Dans le cas présent, c'est un bassin de 4 m³ utiles uniquement qui a été utilisé. Celui permet tout de même de traiter 900 Kg à chaque rotation. Afin de créer la saumure, il a été

ajouté 1,2 tonnes de sel à l'eau de mer. Celui-ci est vendu 37 € la tonne, soit un total de 45 €. Il faut compter presque autant pour la livraison en Basse-Normandie qui est facturée 36 € par tonne, soit un total de 43 €. Le montant total des dépenses fixes hors bassin est donc ici de 88 €. Le sel comme le bassin sont des éléments qui se réutilisent. C'est une dépense initiale qui n'a pas à être renouvelée. Il suffit simplement de bâcher le bassin de saumurage pour que celui-ci ne déborde pas lors des fortes pluviométries et de rajouter éventuellement un peu d'eau de mer pour compenser l'évaporation.

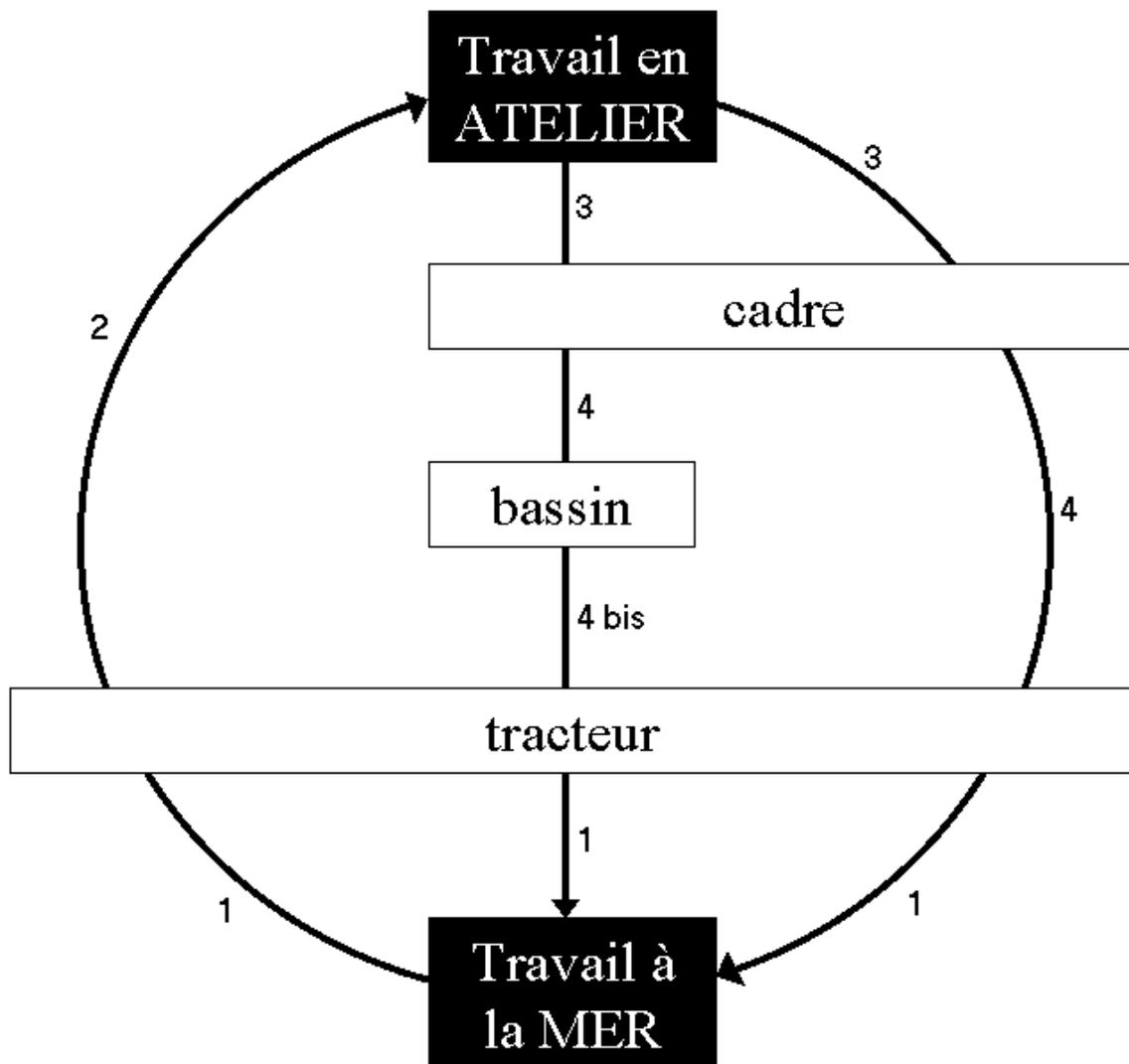


Figure 172 : Schéma conceptuel des différentes étapes du travail lors du relevage des poches en juin. 1 : les poches sont transférées des tables sur la remorque du tracteur ou inversement. 2 : les huîtres sont ramenées à l'atelier où elles sont travaillées. 3 : les poches sont ensuite disposées sur des cadres. 4 : les cadres sont ensuite transportés jusque sur la remorque du tracteur ou bien dans un bassin de saumurage. 4 bis : les cadres sont transportés jusque sur la remorque du tracteur. L'étape 4 bis est la seule étape supplémentaire qui soit induite par la pratique du saumurage.

Le traitement est délibérément effectué en juin lorsque la mortalité naturelle des vers est importante et que le professionnel ramène ses huîtres au tri à l'atelier. A ce moment là, au lieu de reposer les cadres, sur lesquels les poches d'huîtres sont entreposées d'habitude, directement sur sa remorque de tracteur, pour redescendre à la mer le lendemain, l'ostréiculteur va faire passer ces cadres une demi heure dans le bassin de saumure. Cela lui

en coûte tout au plus 10 mn de travail supplémentaire (Figure 172) pour un ouvrier dont le travail est rémunéré à 10% de plus que le SMIC selon la SRC. Si on ajoute les charges patronales, et surtout les diverses cotisations (soit 43,56 % ; Annexe 30), et que l'on déduit les abattements sur les bas salaires, cela revient à 10 € de l'heure tout au plus. En arrondissant à l'euro par excès, cela représente 2 € par rotation (900 Kg). Ramener à notre échelle, cela ne coûte même pas 3 centimes d'euros pour notre lot d'environ 15 Kg au départ.

Le traitement par saumurage a donc un coût très faible, surtout quand il est comparé aux différences de prix observées lors de la vente des poches entre celles traitées et celles non-traitées.

Le saumurage est par conséquent une opération qui améliore la qualité visuelle et donc marchande des huîtres, sans pour autant induire de surmortalité ostréicole. Il favorise une faible colonisation ultérieure des coquilles par les polydores et ne modifie pas de manière importante les performances de croissance des huîtres (seul le poids sec de chair augmente). Cette opération, financièrement rentable, permet de vendre des huîtres qui auraient difficilement été commercialisables.

2 Traitement avec de l'eau douce

Si un choc osmotique perturbe les polydores, encore faut-il que ce choc soit suffisamment fort pour provoquer la destruction des annélides. Au cas où il fonctionnerait, un traitement par l'eau douce pourrait s'avérer être une alternative pour les ostréiculteurs ne disposant pas d'une alimentation en eau de mer utile au traitement par saumurage. Il est à noter que le passage des poches dans un bassin d'eau douce provoque une hausse de la salinité de ce bain. Il faut donc envisager de changer régulièrement son eau, ce qui entraîne un coût financier supplémentaire. Avant de mettre en œuvre une telle solution à une échelle professionnelle comme il a été pratiqué auparavant avec le saumurage, des essais ont été menés au laboratoire.

La première des interrogations est évidemment de savoir si l'eau douce présente une différence de pression osmotique suffisante avec le milieu intérieur des polydores pour tuer ces derniers. Si la réponse est oui, la deuxième question est alors de savoir quelle doit être la durée minimale d'un bain d'eau douce pour éliminer les polydores.

Afin de répondre à ces premières interrogations, une expérience a été entreprise avec des polydores en dehors de tout abri.

Les 28 et 29 juillet 2001, 55 et 100 *Boccardia polybranchia* respectivement ont été récoltés à l'aide de pinces fines et d'un marteau dans le platier rocheux calcaire du Calvados à l'ouest du port de Port-en-Bessin (point 7 ; Figure 9) au-dessus du niveau de mi-marée. Conservés dans des bouteilles d'un litre et demi d'eau de mer, les animaux ont été ramenés lundi 30 juillet 2001 au laboratoire. Parmi les annélides ayant survécu, 70 ont pu être isolés chacun dans 3 mL d'eau de mer. 35 ont ensuite été transférés un par un dans de l'eau douce (toujours 3 mL par animal) et les 35 restants dans un autre contenant de 3 mL également mais d'eau de mer cette fois.

Les vers placés dans l'eau douce se sont immédiatement agités. Au bout de 10 mn, on dénombrait 4 vivants (11%) et 31 morts (89%) dans l'eau douce alors qu'il y avait 32 vivants (91%) et 3 morts (9%) dans l'eau de mer. La mortalité constatée chez les polydores placés dans l'eau de mer s'explique par la manipulation des animaux. Après 15 mn, tous les spécimens placés dans l'eau douce étaient morts (Figure 173). Vingt quatre h après le début de l'expérience, il y avait encore 10 survivants (29%) parmi les individus restés dans l'eau de mer.

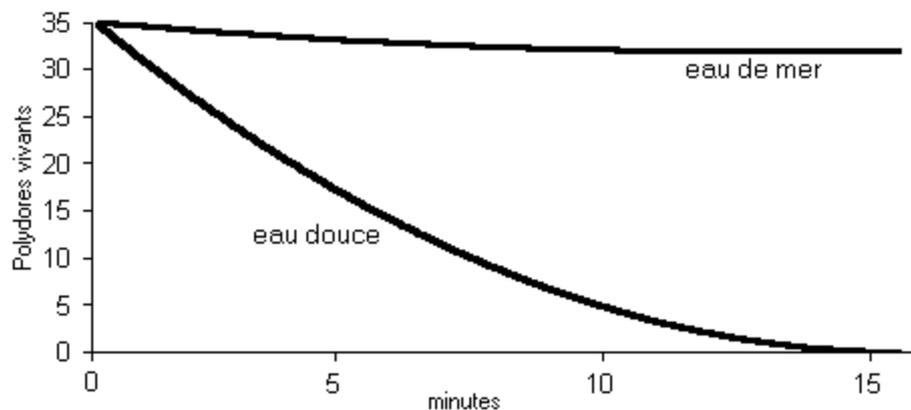


Figure 173 : Survie de *Boccardia polybranchia* placées dans des récipients de 3 mL d'eau de mer (témoin) et d'eau douce.

Cette expérience montre donc que pour tuer la totalité des polydore il faut que ces derniers baignent au moins $\frac{1}{4}$ d'h dans de l'eau douce. Le problème rencontré avec les polydore qui vivent dans les coquilles d'huîtres est plus complexe. En effet, les polydore sont protégés à l'entrée de leurs galeries par des bouchons de vase qui ralentissent l'action de la saumure ou de l'eau douce.

Une autre expérience a donc été entreprise en tenant compte des résultats de la première. Le 17 septembre 2001, un lot de 90 huîtres vivantes lavées a été séparé en 10 lots. Ils ont été placés dans un bac d'eau douce pendant une durée variant de 0 mn (témoin) à 4 h (10 huîtres par durée de bain). Après ce bain, les huîtres sont grattées et ouvertes. La chair est enlevée et les coquilles sont alors plongées dans une solution de phénol à 500 ppm pendant 24 h. Puis les coquilles sont observées et la présence ou l'absence de polydore hors de la coquille est notée. Il a été mentionné au chapitre 2 que le phénol présentait une efficacité variable ne permettant pas une approche quantitative mais uniquement qualitative. Néanmoins, il est permis de penser que s'il y a des polydore hors de leurs galeries suite à un bain de phénol, alors le traitement n'a pas été efficace à 100%. En revanche, s'il n'y a pas de polydore hors de leurs galeries suite à ce même bain, il est impossible de conclure à l'efficacité ou à l'inefficacité du traitement. Dans la présente situation, après le bain de phénol, un grand nombre de polydore ont pu être observés s'agitant à l'entrée de leurs galeries après que les huîtres qui les abritent aient passées $\frac{1}{2}$ h et même 1 h dans de l'eau douce. Le traitement à l'eau douce est donc nettement moins efficace que le traitement par saumure pour lequel $\frac{1}{2}$ h est la durée de bain requise. Un bain de 4 h dans de l'eau douce ne suffit pas non plus à éliminer les polydore car ces derniers ont pu être observés encore vivants à l'entrée de leurs abris après 24 h dans un bain de phénol à 500 ppm.

Une expérience similaire a été entreprise quelques jours plus tard avec des huîtres issues des poches 1115, 1116 et 1117 (point 9 en Baie des Veys). Pour chacune des poches, 10 huîtres ont été mises ensemble dans un bain de phénol et le nombre de polydore ainsi extrait a été dénombré. De ces lots qui servent de témoin, 21, 213 et 230 polydore ont été extraits des lots 1115, 1116 et 1117. 10 huîtres de la poche 1115 ont été plongées pendant 5 h dans de l'eau douce puis ont subi le même traitement que les huîtres témoins. 10 polydore ont ainsi été extraits. 10 huîtres de la poche 1116 ont été plongées pendant 6 h dans de l'eau douce puis ont subi le même traitement que les huîtres témoins, permettant cette fois d'obtenir 23 polydore. 4 lots de 10 huîtres chacun de la poche 1117 ont été plongées pendant 7h, 7h30, 8h et 8h30 dans de l'eau douce puis ont subi le même traitement que les huîtres témoins. 34,

20, 14 et 28 polydore ont ainsi été obtenus. Ces chiffres sont encore trop importants pour que l'on considère le traitement par bain d'eau douce comme efficace.

Les expérimentations n'ont pas été menées au-delà de cette durée qui paraît être la limite compatible avec le rythme de travail des conchyliculteurs qui doivent assurer une rotation des poches à traiter dans le bassin dévoué à cet usage et qui de plus doivent après traitement ramener leurs huîtres à la mer (deux marées par jour parfois) pour qu'elles se refassent une coquille plus épaisse, masquant les traces des galeries creusées par les vers.

A titre anecdotique, des huîtres du même lot que précédemment ont été baignées durant 18 h dans de l'eau douce, puis placées dans du phénol à 500 ppm. Aucun polydore n'a alors pu être observé. Il aurait fallu pour tirer une conclusion de ce constat, après les avoir traitées à l'eau douce, remettre les huîtres dans un bassin d'eau de mer, puis quelques jours plus tard les plonger dans un bain d'acide pour dénombrer les vers restants (en supposant que les vers morts se soient déjà suffisamment décomposés pour ne pas être comptés). Ce travail n'a pas été entrepris car il ne présente aucun intérêt économique pour la présente étude.

3. Traitement avec une solution d'eau de Javel

Le conchyliculteur accueillant les essais de traitement par saumurage à Lestre, a essayé de traiter certaines de ses huîtres par une solution à 10% d'eau de Javel à 9,6° de chlore. Il a pratiqué des bains de 1, 2 et 5 mn sur des lots d'huîtres (poches 118 à 123 : huîtres de 54 ± 3 g) préalablement lavées et non lavées. Il a ensuite laissé ces huîtres dans un bassin (point 158) pendant deux semaines. Il a également conservé un lot « presque » témoin (poche 115 : huîtres de 68 ± 14 g), c'est-à-dire élevé dans les mêmes conditions jusqu'au moment du traitement des autres lots mais légèrement plus infesté que ces derniers et remis en mer au point 159 pendant que les autres lots étaient en bassin. Compte-tenu des résultats présentés ci-après, cette notion de « presque » témoin n'est pas gênante. Après ce repos de deux semaines dans les bassins du conchyliculteur, le 31 octobre 2001, 5 huîtres ont été prélevées pour chaque condition afin de déterminer le nombre de polydore qu'elles abritaient. Le témoin comptait alors en moyenne 143 polydore par huître. Aucun des lots traités n'abritait moins de polydore (si on tient compte de l'intervalle de confiance à 80%) que le lot témoin (Figure 174). Le lavage avant traitement n'a pas eu d'effet. Les huîtres restées 5 mn dans la solution de javel abritaient encore 132 et 147 polydore par huître en moyenne selon qu'elles aient été lavées ou non préalablement.

Le traitement des huîtres par une solution d'eau de javel n'est pas efficace pour lutter contre les polydore à cette concentration et pour ces durées de bain. Les résultats obtenus avec l'eau douce laissaient présager qu'un bain de 5 mn ne suffirait pas mais il importait ici de suivre la démarche d'un professionnel qui expérimentait de nouveaux moyens de lutte.

D'autres professionnels ont essayé de pulvériser de la Javel pure sur leurs poches sur les parcs de réserve. Ces démarches ne sont pas concluantes. Elles risquent, de plus, de présenter un impact pour l'environnement. Toutes les galeries ne sont pas atteintes et l'assec est trop court pour que la méthode soit efficace.

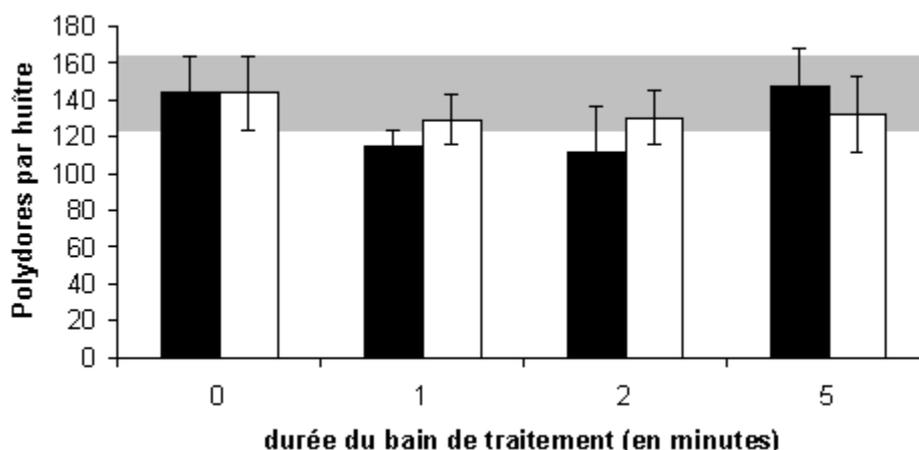


Figure 174 : Niveau d'infestation d'huîtres ayant séjournées deux semaines auparavant de 0 (témoin) à 5 mn dans une solution à 10% d'eau de Javel à 9,6° de chlore. Les huîtres qui n'ont pas été lavées avant traitement sont représentées en noir, et celles qui l'ont été sont représentées en blanc. Les intervalles de confiance à 80% sont fournis. La zone grisée rappelle les valeurs limites du lot témoin (moyenne \pm IC 80%).

B/ Pratiques culturelles

Les recommandations qui suivent se fondent sur les résultats des suivis spatio-temporels et des expériences de colonisation exposés aux chapitres 3 et 4. Elles visent à diminuer l'infestabilité ou l'infestation des lots, donc à améliorer la qualité visuelle des coquilles lors de la vente sans pour autant diminuer les quantités d'huîtres à vendre.

1 Décalage de la date de mise à l'eau

Il a été vu précédemment que si le recrutement des polydores avait lieu tout au long de l'année, certaines périodes étaient privilégiées. Parmi celles-ci, le recrutement qui a lieu en début d'année civile semble fort préjudiciable à la qualité des coquilles d'huîtres puisque la différence (en nombre de polydores par huître) entre la fin et le début de cette période est plus important qu'aux autres époques de l'année. Il se trouve que les ostréiculteurs ont pris l'habitude de mettre à l'eau leur nouveau demi-élevage entre février et avril de chaque année. Ceux qui attendent fin mars – début avril se trouvent en général épargnés par une vague massive de jeunes recrues de polydores, alors que ceux qui mettent leurs poches sur le terrain en février sont en général très touchés. Tout cela est très schématique car il va de soi que les facteurs comme la bathymétrie et l'hydrodynamisme sont prépondérants dans le niveau d'infestation. Il a été proposé à certains ostréiculteurs de décaler la mise à l'eau de leur cheptel de février à fin mars – début avril. Une expérience relativement simple, permettant de valider cette technique, a consisté à mettre à l'eau des huîtres indemnes de polydores à différentes périodes de l'année, allant de février à avril (poches 126 à 130), et à regarder le

niveau d'infestation en juin de la même année. Les résultats de cette expérimentation, menée au point 99 à Utah Beach, sont partiellement présentés à la figure 175. Alors que les huîtres mises à l'eau début mars contiennent environ 70 polydore chacune en juin, celles mises à l'eau fin mars en hébergent moins d'une trentaine et celles mises à l'eau à la mi-avril en hébergent moins d'une dizaine chacune. Un tel décalage semble donc efficace du point de vue de la lutte contre les méfaits liés à la présence des polydore dans les coquilles d'huîtres. La contrepartie d'une telle opération pourrait être une croissance moins bonne lors du relevage final si les polydore n'avaient pas d'influence sur la croissance de leurs hôtes. Il a été vu dans la partie consacrée au traitement par saumurage que les huîtres infestées par les polydore avaient un poids sec de chair moindre que les huîtres traitées. Les huîtres peu infestées par ces annélides n'ont pas besoin de dépenser trop d'énergie à la reconstruction de leur coquille (en général 2,5 % du métabolisme total est consacré à la coquille) et elles présentent une qualité marchande bien meilleure. L'ostréiculteur qui pratique un tel changement dans son calendrier de charge de travail devrait donc obtenir des huîtres avec une meilleure qualité de coquille sans pour autant réduire les quantités produites. Il doit donc faire un choix qui pourrait l'amener certaines années (lorsque l'infestation est faible) à perdre une partie de la croissance printanière.

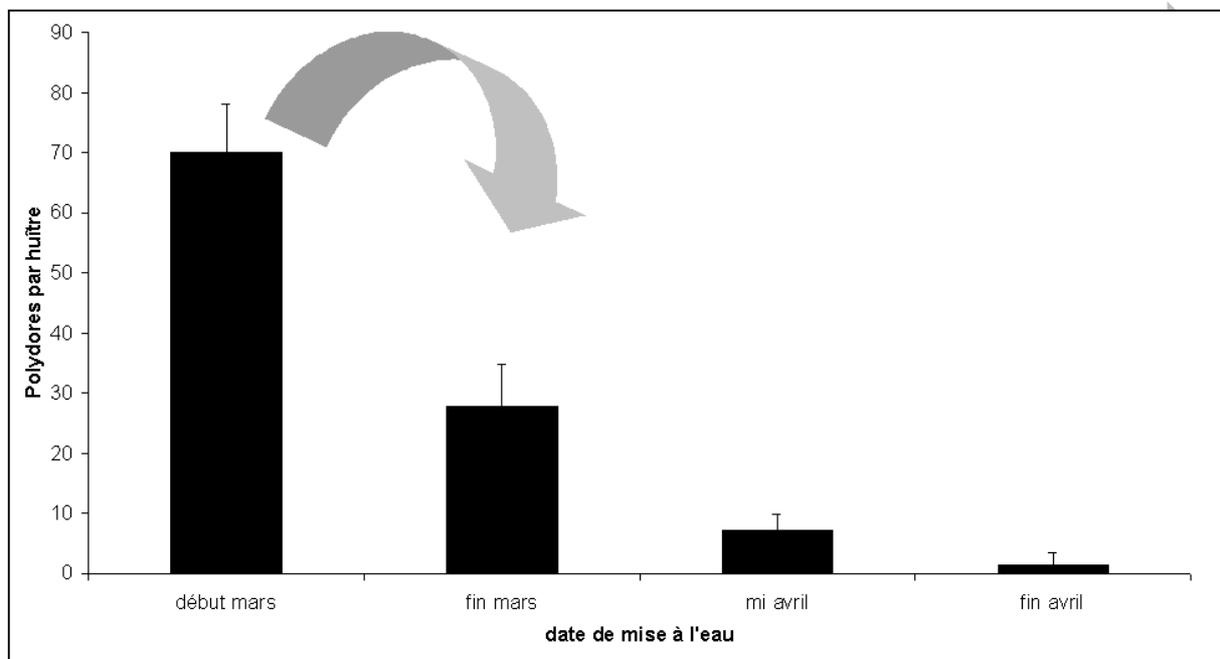


Figure 175 : Niveau d'infestation en juin 2001 d'huîtres mises à l'eau sur le point 99 à Utah Beach entre début mars et fin avril 2001. Les intervalles de confiance à 80% sont donnés. La flèche indique qu'un décalage de la date de mise à l'eau permet de réduire le niveau d'infestation.

2 Transfert préventif des huîtres

Il arrive qu'on ne puisse retarder une mise à l'eau de poches ou que des huîtres doivent séjourner plus d'une année en Basse-Normandie. Il a été signalé au chapitre 3 que les huîtres qui restent en élevage deux années de suite en Baie des Veys sont visiblement plus infestées que celles qui n'y restent qu'une seule année. Il a même été précisé qu'une troisième année

d'élevage sur ce site amènerait probablement à des problèmes de commercialisation (IP > 0,75).

Une des préconisations qui peut être faite est de transférer ces poches dans des secteurs où la probabilité d'infestation est faible. Les cartographies présentées dans le troisième chapitre de cette thèse (notamment la figure 80) ont montré le rôle structurant joué par la bathymétrie dans la répartition spatiale de l'infestation. On se doit donc d'inviter les ostréiculteurs qui le pourraient à transférer leurs poches situées dans les parcs les plus profonds vers des parcs plus en hauteur (tels que les parcs de stockage) durant la période de début d'année civile. On doit ainsi réussir à se retrouver dans les mêmes conditions qu'un décalage de la mise à l'eau.

3 Transfert curatif des huîtres

Les pratiques précédentes permettent d'éviter le pic d'infestation le plus gênant. Mais elles n'empêchent pas les colonisations suivantes, bien qu'elles les atténuent. En effet, nous avons vu que les adultes présents dans une coquille attirent les nouvelles jeunes recrues. Dans le cadre des traitements, l'intervention s'est déroulée après l'infestation mais suffisamment tôt avant la période des ventes, pour que les huîtres aient le temps de renacrer leur coquille. On peut aussi pratiquer, à la même époque, un transfert des huîtres vers une zone épargnée par les recrutements. Cette zone peut être un parc de stockage ou bien un parc situé dans une région peu touchée par les polydores.

Il a ainsi été procédé à un transfert de quatre poches d'huîtres le 24 juin 2002 de la Baie des Veys (poches 1134, 1174, 1234 et 1235 au point 69) vers le Pertuis Charentais. Ces huîtres ont subi les examens biométriques classiques et le niveau d'infestation a été contrôlé avant ce transfert (dans 19 huîtres) et trois mois plus tard le 21 septembre 2002 (dans 40 huîtres). Alors que les huîtres témoins, restées en Baie des Veys (point 9), ont connu une augmentation de leur infestation de près de 96% durant cette période, celles qui ont été transférées en Charente ont au contraire connu une baisse de 99% de cette infestation. En effet, ces huîtres n'hébergeaient plus que 0,25 polydores par huître au mois de septembre (entre 0,08 et 0,42 si l'on prend l'intervalle de confiance à 95%). Cette baisse n'a pas eu le temps de se répercuter sur l'indice Polydora qui est resté stable (à 0,60) dans les lots transférés alors qu'il a augmenté dans ceux restés en Baie des Veys. Cela se traduit par l'existence de très nombreuses galeries vides.

La croissance des huîtres n'a pas non plus été la même. L'environnement particulièrement riche de la Baie des Veys a permis aux huîtres qui s'y trouvaient de croître de 51 % entre les deux dates étudiées. Cette croissance est essentiellement une croissance de la coquille (+ 51%). Le poids de chair égouttée a diminué de 1 % à cause de la ponte. En Charente-Maritime, les huîtres sont passées de 89 à 94 grammes (sans épibiontes), soit une hausse de seulement 6%. Là aussi, c'est essentiellement la coquille qui a profité de cette croissance (+ 9%). Le poids de chair a lui aussi diminué en Charentes suite à la ponte. Mais cette diminution est beaucoup plus spectaculaire (-43 %) car le milieu environnant était moins riche.

Les transferts de cheptels peuvent constituer une alternative intéressante aux traitements s'ils sont pratiqués suffisamment tôt. Mais les conséquences peuvent se faire ressentir sur la croissance, si le milieu dans lequel les huîtres sont transférées est nettement plus pauvre.

4 Nettoyage des huîtres

Il a été présenté au chapitre 3 un suivi de la colonisation dans des lots d'huîtres qui avaient été lavés et d'autres non. Les résultats présentés permettaient de conclure que la vase accumulée à la surface des huîtres ne modifie pas le niveau d'infestabilité des coquilles par les polydores. Ces résultats doivent cependant être pondérés par le fait que la gamme de variation mesurée (de 0 à 3 g de poids frais par coquille) était faible. Dans le cas d'un envasement plus fort, il est probable que la vase puisse jouer un rôle favorable à la survie des jeunes recrues. Cela avait été signalé dans le cadre de l'expérimentation menée sur la charge des poches ostréicoles. Il est donc souhaitable de laver à grande eau les poches qui subissent un fort envasement, comme celui qui a été constaté en mai 2003 à Utah Beach. Le problème est insoluble. Qui est arrivé en premier : la vase ou les polydores ? Les polydores ont en effet la fâcheuse propriété de pouvoir agglutiner d'importantes quantités de vase. Sans leur présence, les dépôts vaseux auraient été probablement moindres à la surface des coquilles. Mais sans une arrivée massive de vase, on peut penser que ces annélides n'auraient peut-être pas survécu.

Le lavage des poches ne doit pas être considéré comme un traitement mais comme un acte préventif qui ne suffit pas à lui seul pour endiguer l'infestation.

5 Modification de la charge en huîtres dans les poches

Le chapitre 3 a été l'occasion de présenter une expérience où des poches étaient plus ou moins chargées en huîtres (de -10 à +20 % par rapport à la normale). Les poches surchargées ou de charge normale étaient d'abord colonisées, puis la poche sous-chargée était à son tour colonisée. Au final, aucune différence n'était notable entre les poches. Modifier la charge en huîtres dans les poches ne permet ni de réduire l'infestabilité ni d'améliorer la qualité de coquille des huîtres. Ces résultats ont encore une fois leurs limites : celles des charges testées (l'équivalent de 198 à 264 huîtres par poche). Elles correspondent à ce qui peut être communément observé sur les parcs bas-normands. Il est bien évident qu'une forte surcharge faciliterait la retenue de la vase entre les huîtres. Si cette quantité devenait conséquente, elle favoriserait la survie des jeunes polydores, leur donnant ainsi plus d'opportunités de pouvoir perforer les coquilles. Ces vers, grandissant et devenant adultes, seraient en mesure d'attirer d'autres jeunes recrues, ce qui augmenterait encore le niveau d'infestation. Les fortes surcharges (au-delà de +20 %) sont donc déconseillées bien qu'aucun chiffre ne puisse étayer ces propos dans les zones potentiellement infestables.

Chapitre 5 : Applications



Le décalage de la mise à l'eau des huîtres permet de réduire significativement le niveau d'infestation lors des ventes en décembre. Le transfert vers des bassins moins infestables pendant cette même période a les mêmes effets. Un transfert des huîtres de juin à septembre dans de tels secteurs permet également d'améliorer la qualité visuelle des coquilles. Le saumurage (solution sursaturée en sel pendant une ½ h puis assec pendant une nuit) est également une technique économiquement viable si elle est menée suffisamment tôt (en juin) sur des lots que l'on n'a pas laissé se faire infester de façon importante (traitement complémentaire l'année précédant la commercialisation dans ce cas). Une telle technique induit une augmentation ponctuelle du taux de mortalité ostréicole mais conduit à un taux cumulé de mortalité semblable à celui subi par les lots d'huîtres non-traitées. Elle ne provoque pas de changement de la composition biochimique de la chair des huîtres. Elle est peu onéreuse (moins de 3 centimes d'euros par poche, main d'œuvre comprise mais hors coût du bassin) et permet d'envisager des bénéfices supplémentaires de plus de 25 euros par poche. L'utilisation d'une solution d'eau de Javel s'est révélée inefficace pour traiter les huîtres. Ces essais de traitement ont permis de mettre en évidence le comportement grégaire des polydors dont les larves sont attirées par la présence des adultes et non par les galeries créées par ces derniers.

Conclusions et Perspectives

Le présent travail propose le premier recensement des espèces de polydores décrites à ce jour. Après avoir également recensé les mises en synonymies et les invalidations, il apparaît que les polydores constituent un complexe de 157 espèces de Spionidae. Elles sont réparties en neuf genres tous caractérisés par la présence d'un cinquième segment sétigère modifié.

Plus de la moitié d'entre elles perfore divers substrats, essentiellement des coquilles de mollusques, des algues calcaires et des coraux. L'analyse bibliographique des travaux antérieurs a permis de mettre en évidence la coexistence de formes perforantes et non-perforantes pour le quart des espèces de polydores. Il est pourtant peu probable qu'une même espèce ait des mœurs si différentes. Des confusions sont donc certainement commises dans l'identification des espèces rencontrées. Par conséquent, **une révision taxonomique de ce groupe semble nécessaire**. Ce besoin est appuyé par les résultats des premières études génétiques et enzymologiques qu'il est nécessaire de poursuivre. A l'heure actuelle, ce qui est dénommé « espèce » chez les polydores, correspond en fait à une forme morphologique qui n'est peut être pas génétiquement différente d'une autre forme (le polymorphisme a tendance à être nié par les critères de description actuels) ou qui, au contraire, regroupe des individus incapables de se reproduire les uns avec les autres (ce que les anglosaxons nomment « sibling species »). L'étude de la variabilité morphologique des critères de détermination actuels est à poursuivre. Actuellement, **quatre espèces sont clairement identifiées** d'après ces critères **dans les huîtres bas-normandes : *Polydora ciliata*, *Polydora hoplura*, *Boccardia polybranchia* et *Boccardia semibranchiata***. Une cinquième espèce non identifiée (*Boccardia sp.*) est également présente. Les travaux antérieurs ne mentionnaient que *P. ciliata* et *P. hoplura* et parfois une troisième espèce non identifiée mais également du genre *Polydora*. Compte-tenu des remarques précédentes sur la notion d'espèce chez les polydores, l'ensemble des espèces rencontrées durant cette thèse ont été rassemblées sous la dénomination de « polydores », d'autant plus que l'objectif est de lutter contre ce complexe d'espèces et non contre une en particulier. Il faut toutefois signaler que *Boccardia semibranchiata* et l'espèce non identifiée de *Boccardia* sont beaucoup plus rares que les trois autres espèces mentionnées. La mise au point d'une méthode de détermination ne nécessitant pas l'emploi d'un microscope électronique serait fort appréciable.

Boccardia polybranchia et *Polydora ciliata* colonisent davantage le platier rocheux calcaire du Calvados que les coquilles d'huîtres. La densité de leurs galeries dans le platier est d'environ 300 000 m⁻², soit trois fois plus que dans le Boulonnais (jusqu'à 11 *Polydora ciliata* par cm² selon Lagadeuc *et al.*, 1987). **Leur densité dans les huîtres après un an d'élevage excède rarement 20 individus par huître en Baie des Veys et 200 sur la côte est du Cotentin**. Mais, suite à un long séjour sur des parcs très infestables (c'est-à-dire des parcs qui pourraient être plus fortement infestés que les autres s'ils étaient garnis d'un même lot d'huîtres que les parcs voisins et en même temps), elle a déjà avoisiné les 600 polydores par huître, ce qui équivaut à peu près aux densités observées dans le platier. Il s'agit là a priori du maximum biologiquement acceptable avant que l'huître ne soit totalement brisée. C'est en tout cas le maximum observé sur une période de 4 ans. Les polydores ne colonisent pas que les coquilles d'huîtres. Il faudra donc à l'avenir **être vigilant lors de la mise en place de nouveaux élevages** dans la région comme ceux d'ormeaux, gravement affectés en Nouvelle-Zélande par les polydores. Il conviendrait également de **surveiller l'évolution faunistique** des différents substrats colonisés par les polydores, et en particulier **du platier rocheux**. En effet, que la présence de *B. polybranchia* dans les huîtres soit passée inaperçue avant que je ne débute en 2000 cette étude peut se comprendre car les densités fluctuent et l'extraction n'est pas aisée. Mais l'absence d'information concernant sa présence dans le platier rocheux est beaucoup plus difficile à admettre compte tenu des densités rencontrées.

Pour les étudier dans ces substrats durs, **il est préférable de travailler en deux temps**. Il faut d'abord extraire une partie des polychètes avec un **vermifuge**, par exemple grâce à un bain de 24 h dans une solution de phénol à 500 ppm dans de l'eau de mer. Cela permet d'obtenir des individus qui ont conservé des caractéristiques biométriques liées à leur âge, en particulier la largeur de leur cinquième segment sétigère. En revanche, l'efficacité vermifuge d'une telle solution étant très variable, il n'est pas possible d'en tirer d'informations quantitatives. Il est également possible d'obtenir le même type d'information en laissant plusieurs jours les huîtres dans de l'eau de mer au soleil. Les polydores sortent alors de leurs galeries au fur et à mesure que la température augmente et que l'oxygène vient à manquer. Ce procédé est plus long et encore plus aléatoire. Il faut ensuite pratiquer une **dissolution de l'habitat** en utilisant une solution acide. Il peut s'agir d'une solution d'acide chlorhydrique qui doit être mis en quantité suffisante pour dissoudre quasiment toutes les parties calcaires. La concentration de cette solution doit être d'environ 1 M. Au-delà de cette concentration, les polychètes ont tendance à être trop abîmés, et en deçà le bain dure trop longtemps, ce qui les détériore également. Il est ainsi possible de récupérer toutes les polychètes présentes dans le substrat. L'inconvénient inhérent à cette méthode est qu'il n'est plus possible d'effectuer de détermination fiable au niveau de l'espèce. **Le dénombrement des polydores se base sur la reconnaissance de la forme du cinquième segment sétigère** de ces annélides dont les soies aciculaires se conservent même après un long séjour dans l'acide. **L'utilisation de la largeur du cinquième sétigère comme indice biométrique** est plus adaptée à l'étude des polydores que le dénombrement des segments de chaque individu. La plupart des polydores font ici entre 100 et 1400 μm de large, ce qui est comparable aux mesures effectuées par Duchêne (1984) sur *B. polybranchia*. La mesure de cette largeur permet de travailler sur davantage d'individus et d'éviter des biais liés aux capacités de régénération des polydores. En effet, les polydores sont d'une part soumis à une prédation de leur partie prépygidiale par des prédateurs dont d'autres polychètes et sont capables d'une régénération des segments manquants mais en nombre variable, et d'autre part leur manipulation conduit fréquemment à les abîmer.

A l'échelle de l'océan mondial, les polydores ne semblent pas avoir de préférences biogéographiques puisque le ratio entre le nombre d'espèces connues en zone tempérée et tropicale est égal au ratio entre les superficies de ces mêmes zones. Il y a cependant plus d'espèces aux latitudes tempérées. L'effort d'exploration est toutefois à améliorer dans les zones polaires et dans l'hémisphère sud, à l'exception de l'Océanie où ce travail a déjà été mené à son terme. Les polydores sont présentes dans toutes les régions et chaque espèce est elle-même de plus en plus répandue. Les transferts de cheptels et les eaux de ballast véhiculent efficacement les polydores. Désormais, la faune de la Manche (au niveau des polydores) présente d'importantes similitudes avec celle de la Mer Rouge et de l'Ouest de l'Australie. Les polydores s'adaptent facilement lorsqu'elles arrivent dans un nouveau milieu. Elles sont eurythermes et euryhalines. Par conséquent, **il convient d'être vigilant quant à l'introduction d'espèces exotiques**, en particulier de celles pouvant mener une reproduction asexuée garantissant leur prolifération. Il paraît donc nécessaire d'examiner les cheptels avant leur importation, en particulier dans les zones où ces espèces sont connues, et éventuellement de les traiter avant leur arrivée en France. Cela n'empêchera pas le transport de larves via les eaux de ballast mais limitera les risques pour les élevages conchylicoles.

Toutefois, la plupart des polydores ont une reproduction sexuée avec des sexes séparés. Chaque ponte comprend entre 60 et 150 œufs pour *B. semibranchiata*, environ 400 pour *P. ciliata*, entre 800 et 1800 pour *B. polybranchia* et environ 3000 pour *P. hoplura*. Les œufs sont regroupés dans des sacs attachés aux parois des galeries des femelles. Les larves se développent par lécitotrophie, adelphophagie, et planctotrophie, ce qui permet une adaptation à la richesse trophique du milieu. Une partie des larves mène un développement direct, ce qui

assure la pérennisation de la population sur le site. L'autre partie suit un développement indirect (larves nageuses puis rampantes), plus ou moins long selon le stade de développement atteint lors de l'éclosion, la température de l'eau et la disponibilité en nourriture. Cela permet une dispersion de la population vers de nouveaux sites. **Les géniteurs des polydores qui arrivent en Baie des Veys et sur la côte est du Cotentin proviennent essentiellement du platier rocheux calcaire du Calvados.** Une étude génétique permettrait peut-être de confirmer cette origine. L'absence d'un tel platier sur la côte Ouest du Cotentin explique en partie (avec l'hydrodynamisme) le faible niveau d'infestation généralement constaté sur cette côte. Pour la côte Ouest du Cotentin, il reste à déterminer si une partie des recrues provient d'une autre zone (la Bretagne ?). Si tel n'était pas le cas, il serait possible d'éradiquer les polydores dans les quelques foyers d'infestation constatés.

La colonisation en Basse-Normandie est étalée sur l'ensemble de l'année, mais **on peut distinguer cinq périodes : hivernale, printanière, printano-estivale, estivo-automnale, et automnale.** Chacune comprend une phase où la colonisation domine, puis une phase où la mortalité naturelle domine à son tour. Cet important turn-over est lié à la richesse du milieu et à la diversité spécifique. Mais chacune des périodes n'est pas attribuable à une espèce en particulier. L'adaptation des espèces présentes aux basses températures (une population de *B. polybranchia* existe aux Kerguelen) explique en partie avec la richesse trophique du milieu que le recrutement puisse être permanent, notamment en période hivernale. En revanche, la ponte d'une femelle n'est pas étalée dans le temps. Une femelle peut commencer à pondre un mois après sa fixation. La ponte des femelles des populations de polydores n'est donc pas parfaitement synchronisée. Lorsque la systématique de ce groupe zoologique aura été revue par les systématiciens et que des outils rapides de détermination seront à la disposition de tous les biologistes, il sera alors sans doute intéressant pour les écologues d'entreprendre le travail effectué ici en distinguant les différentes espèces. Cela permettra d'affiner les estimations des taux de croissance et de mortalité de ces annélides. Il sera alors possible d'étudier la compétition pour l'espace entre les différentes espèces de polydores. De plus, il sera alors possible de déterminer si chacune des espèces présentes est en mesure d'avoir cinq périodes de reproduction par an. Une étude de la phase planctonique permettrait sans doute d'apporter une réponse à cette question si les problèmes matériels rencontrés ici pouvaient être contournés. Une étude expérimentale du développement larvaire des différentes espèces de polydores rencontrées dans les eaux françaises permettrait de prédire avec précision les périodes de colonisation en fonction des paramètres environnementaux (température, courantologie et abondance phytoplanctonique) et d'un suivi de la maturité des géniteurs dans des substrats plus faciles d'accès que les coquilles d'huîtres (par exemple le platier rocheux en ce qui concerne le Calvados car il se fractionne très facilement).

Les informations concernant les périodes de recrutement benthique pour les espèces présentes en Basse-Normandie ont été résumées dans le tableau 14. En ce qui concerne *B. polybranchia*, aucune information sur sa reproduction dans l'hémisphère nord n'est actuellement disponible. Seuls les travaux de Duchêne (1984, 1989, 2000) aux îles Kerguelen sont à même de fournir des informations sur la reproduction de cette espèce. Il serait intéressant d'en étudier les modalités de reproduction en Manche. Il n'y a pas non plus d'information disponible à ce jour sur la reproduction de *B. semibranchiata*. En revanche, son développement larvaire en laboratoire a été fort bien décrit par Guérin (1991). Pour *P. ciliata* et *P. hophura*, de nombreux travaux ont déjà décrit la reproduction de ces espèces et leurs périodes de reproduction sous différentes latitudes. Les périodes de reproduction semblent très variables d'une région à une autre pour une même espèce. Outre les paramètres climatiques différents entre les régions, il se peut que la mauvaise identification des individus au niveau spécifique soit à l'origine des différences observées. Il y aurait ainsi en Manche de

deux à quatre périodes de reproduction par an pour *P. ciliata* selon les travaux antérieurs. Là encore, des avancées ne seront possibles que lorsque des outils de détermination fiables seront disponibles. Sur chacun des sites étudiés, les périodes de reproduction semblent similaires d'une année sur l'autre. Il est donc envisageable d'établir une stratégie de lutte contre ces polydètes sans être obligé de suivre chaque année leur dynamique de colonisation.

Tableau 14 : Périodes de recrutement benthique observées (en gris) en différents sites pour les espèces présentes dans les coquilles d'huîtres en Basse-Normandie.

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Références
<i>Boccardia polybranchia</i>	Kerguelen													Duchêne (1989)
<i>Polydora ciliata</i>	Mer du Nord, Suède													Hannerz (1956)
	Mer du Nord, Belgique													Daro <i>et al.</i> (1973)
	Mer du Nord, Ecosse													McIntosh (1915)
	Mer du Nord, Angleterre													Gudmundsson (1985)
	Manche, France (Boulonnais)													Lagadeuc <i>et al.</i> (1987)
	Manche, Angleterre													Dorsett (1961)
	Manche, Angleterre													Wilson (1928)
	Manche, France (Est Cotentin)													Collin <i>et al.</i> (1990)
	Manche, Angleterre													Wilson (1928)
<i>Polydora hoplura</i>	Pacifique, Nouvelle-Zélande													Handley <i>et al.</i> (1997)
	Mer de Timor, Australie													Russell <i>et al.</i> (2000)

Les polydores se fixent sur les coquilles d'huîtres au stade de post-larves. **Elles sont attirées par la présence de leurs congénères** et non des structures créées par ces derniers. Elles disposent alors de quelques heures pour trouver leur emplacement. Soit elles perforent chimiquement et mécaniquement la coquille et créent une galerie, soit **elles colonisent une galerie déjà existante**. Cette possibilité leur assure de meilleures chances de survie. La galerie est tapissée de mucus. **Plusieurs polydores peuvent vivre dans une même galerie**. **Elles ne sont pas en compétition avec les épibiontes**, tels que les balanes. De même, **l'activité de filtration des huîtres ne nuit pas à la fixation des post-larves de polydores**, bien qu'il y ait compétition trophique. Il se peut même qu'elle les attire. **La teneur en vase du sédiment sous les tables n'influence pas leur densité**. Les polydores adultes sont incapables de passer d'une huître à une autre.

Une même espèce de polydore peut être à la fois dépositivore et suspensivore. Les particules sont collectées par leurs palpes et transportées jusqu'à leur bouche grâce à la gouttière ciliée. Elles adaptent leur comportement alimentaire à la richesse trophique du milieu et à la densité des populations de polydores. Une estimation de leur consommation et une meilleure estimation de leur production fécale restent à réaliser pour mieux appréhender la place des polydores dans l'écosystème. Ces estimations devraient permettre de définir le

niveau de perturbation engendré par les polydores dans le biotope. Elles devraient également permettre l'évaluation de leur impact sur l'alimentation des huîtres dans des écosystèmes moins riches que ceux étudiés ici. Elles sont la proie essentiellement de polychètes prédatrices comme les *Nereis* et de crustacés comme les crabes. **En Baie des Veys, leur demi-vie est d'environ 116 jours et seuls 11% des populations survivent jusqu'à l'âge de un an** et 1 % jusqu'à l'âge de deux ans. Daro *et al.* (1973) considèrent aussi que très peu de *P. ciliata* survivent plus d'un an sur les côtes belges mais ils ne précisent pas en quelle proportion. La survie des individus qui arrivent en été, peu nombreux, est élevée. Ces derniers sont vraisemblablement polytéliques. La mortalité des polydores est très forte à la fin de l'automne. D'autres polychètes utilisent alors les galeries laissées vacantes. Parmi les polydores, les *B. polybranchia* dominent durant cette phase.

Les polydores prolongent parfois leurs galeries par des tubes muco-vaseux à l'extérieur de la coquille d'huître. Au fur et à mesure de la croissance des polydores, de la vase s'accumule entre les branches de leurs galeries qui s'écartent l'une de l'autre. Des chambres sont alors formées. Une étude toxicologique des polydores et du contenu de leurs chambres permettrait peut-être de rassurer certains consommateurs. **Le coefficient de croissance de l'équation de Von Bertalanffy pour les populations de polydores observées en Baie des Veys est compris entre 1,9 et 2,0 an⁻¹**. Cette valeur est légèrement supérieure à celle obtenue par Duchêne (2000) pour une population de *B. polybranchia* (entre 1,4 et 1,7) aux îles Kerguelen. Il s'agit là de la seule valeur avec laquelle une comparaison puisse être faite car c'est la seule publication qui calcule la croissance en employant la même méthodologie que celle présentée ici.

Les huîtres chambrées sont plus difficiles à commercialiser. L'indice Polydora (IP), utilisé dans le cadre du réseau REMORA à l'IFREMER pour quantifier la qualité visuelle des coquilles, est lié à l'effectif de polydores présents. Mais **la relation entre l'IP et le nombre de polydores par huître évolue au cours du temps** et varie d'un lot à un autre. Il ne peut donc servir à l'étude de la dynamique des populations de polydores.

Pour quantifier le niveau d'infestation, **il est possible de recourir à un échantillonnage aléatoire dans la poche ostréicole** car les huîtres sont souvent brassées à l'intérieur de celle-ci. Les huîtres situées dans le dessus de la poche ne sont donc pas plus infestées que celles situées dans le dessous. Cinq huîtres suffisent amplement à caractériser ce niveau d'infestation dans la plupart des cas rencontrés au cours du présent travail.

Les huîtres adultes sont plus infestées que le naissain car elles ont une coquille plus épaisse qui possède des microcavités favorables à l'implantation des polydores. **La surface de coquille disponible n'influence pas le niveau d'infestation**. Le comportement grégaire des polydores explique également que les polydores colonisent davantage les huîtres adultes que le naissain qui, par définition, est indemne lors de ses premiers stades de développement. Il convient donc de se procurer du naissain qui n'ait pas été exceptionnellement infesté. Les huîtres dites « boudeuses » ont pour les mêmes raisons des niveaux d'infestation plus élevés.

L'infestabilité des huîtres par les polydores est liée à la bathymétrie. Plus un parc est profond et plus il a la possibilité d'être infesté. Néanmoins, **peu d'espèces ont été signalées en zone bathyale ou abyssale**. Elles seraient donc limitées dans leur distribution à partir d'une certaine profondeur. **Seule l'exondation semble être en mesure de limiter fortement la survie des polydores et donc leur répartition**. L'étude des espèces cryptiques dans les zones bathyales et abyssales reste à effectuer, malgré les difficultés techniques. Elle pourrait expliquer certaines des discontinuités observées dans la répartition géographique des espèces. La sédimentologie du substrat sous les tables ne semble pas influencer la distribution des polydores.

Les pratiques ostréicoles, en particulier les transferts de cheptel entre les parcs de pousse, d'engraissement et de réserve, **expliquent les différences constatées entre les**

niveaux d'infestation observés sur le terrain et ceux observés dans le cadre de cartographies expérimentales. Ces dernières (même lot d'huîtres saines réparti sur tous les points en même temps) sont les seules à même de déterminer les zones les plus infestables. Il serait intéressant de définir ce potentiel d'infestation sur l'ensemble des zones d'élevage afin de définir les secteurs les plus sains. Il faudrait également mener ce type de travail avant toute implantation dans un nouveau secteur, en particulier pour les exploitations en eaux profondes. Il a été démontré dans cette thèse que **les périodes de forte croissance de l'huître sont associées à des périodes de forte colonisation par les polydores.** La mise en parallèle avec les pics de phytoplancton a permis de comprendre que dès qu'il y a un pic de phytoplancton, il y a alors une meilleure survie des larves de polydores (phase planctotrophique), et donc une plus forte colonisation. Ces pics de phytoplancton sont synonymes de pics de croissance pour les huîtres. D'où la corrélation entre une forte croissance des huîtres et une forte colonisation de celles-ci par les polydores. Les larves de polydores arrivent également à se développer en dehors de ces périodes de bloom phytoplanctonique et colonisent donc les huîtres même durant les périodes de faible croissance. Ce sont d'ailleurs ces jeunes recrues qui sont les plus problématiques pour les élevages car l'huître a alors des difficultés à lutter contre les polydores. De la même façon, les parcs les plus poussants étant les plus riches en phytoplancton, ce sont ceux qui sont les plus infestés.

Afin de réduire les nuisances liées à la présence des polydores en Basse-Normandie, **plusieurs possibilités s'offrent aux ostréiculteurs.**

Il convient d'abord si possible de **décaler la date de mise à l'eau** des cheptels vers fin mars – début avril afin d'éviter le recrutement qui a lieu en début d'année civile. Cette phase de colonisation est la plus préjudiciable aux élevages. Il est également possible de **placer les huîtres sur des parcs moins infestables jusqu'à cette même époque.** Il peut s'agir par exemple d'un parc de réserve ou d'un parc situé sur certaines zones de la côte Ouest du Cotentin, ou dans une autre région peu touchée par le phénomène. Bien que la période de pousse des huîtres soit réduite par ce type d'opération, leur croissance n'est pas au final diminuée par rapport aux huîtres qui ont été mises plus tôt sur le site fortement infesté. En effet, ces dernières sont obligées d'allouer une partie de leur énergie à la lutte contre les ectoparasites que sont les polydores, ce qui est préjudiciable à leur croissance. Ces moyens de lutte n'empêchent pas la fixation d'autres post-larves de polydores dans les mois qui suivent. Mais elles arrivent en moins grand nombre de part l'absence d'adultes pour les attirer et leur présence est alors moins gênante compte tenu des capacités des huîtres à synthétiser une nouvelle couche de nacre en dehors de la période hivernale.

Il est également faisable d'intervenir après l'infestation, soit en transférant les huîtres dans des parcs peu infestables soit en les traitant. Cette opération doit avoir lieu suffisamment tôt avant la période de commercialisation. Un traitement trois mois avant la vente est donc inutile. **Un saumurage effectué mi-juin semble approprié pour une vente en décembre.** Un transfert durant cette même période peut amener à de bons résultats mais est tout de même moins efficace. Durant ces six mois, l'huître va sécréter suffisamment de coquille pour diminuer de moitié la surface visiblement noircie sur la face interne des coquilles par les traces des galeries et des chambres des polydores, même sur des lots très infestés. Les varices, chambres convexes particulièrement remarquées par le consommateur, sont toutefois très difficiles à masquer. Le transfert de cheptel évite l'arrivée de nouvelles recrues. Les traitements éliminent les polydores présents et favorisent une moindre colonisation par la suite. C'est pourquoi ils doivent avoir lieu si possible avant que les traces d'infestation ne deviennent impossibles à masquer. **Un traitement dès la première année est donc conseillé. Le saumurage (½ h dans un bain sursaturé en sel) doit être suivi d'une mise à sec d'une nuit** pour permettre la cristallisation du sel dans les galeries. Les bouchons de vase qui protègent les polydores à l'entrée de leurs galeries ne peuvent être traversés que par une

différence de pression osmotique forte. L'épandage de produits sur les poches dans les parcs ne sert donc à rien car ils ne pénètrent pas dans les galeries et sont dilués dès la première marée.

Il n'existe à l'heure actuelle aucune espèce d'huître qui puisse être considérée comme résistante aux polydores. **Toutes les espèces d'huîtres cultivées sont touchées.** Il est donc inutile de chercher à se reporter sur une autre espèce pour éviter les problèmes de chambrage.

Annexes

Annexe 1 : Distribution géographique des espèces de polydores.

Amhipolydora abranchiata (Hartman, 1953)

Étymologie : Du grec *branchia* qui signifie *branchie*, accompagné de la préposition privative *a* ; en raison de l'absence de branchie chez cette espèce.

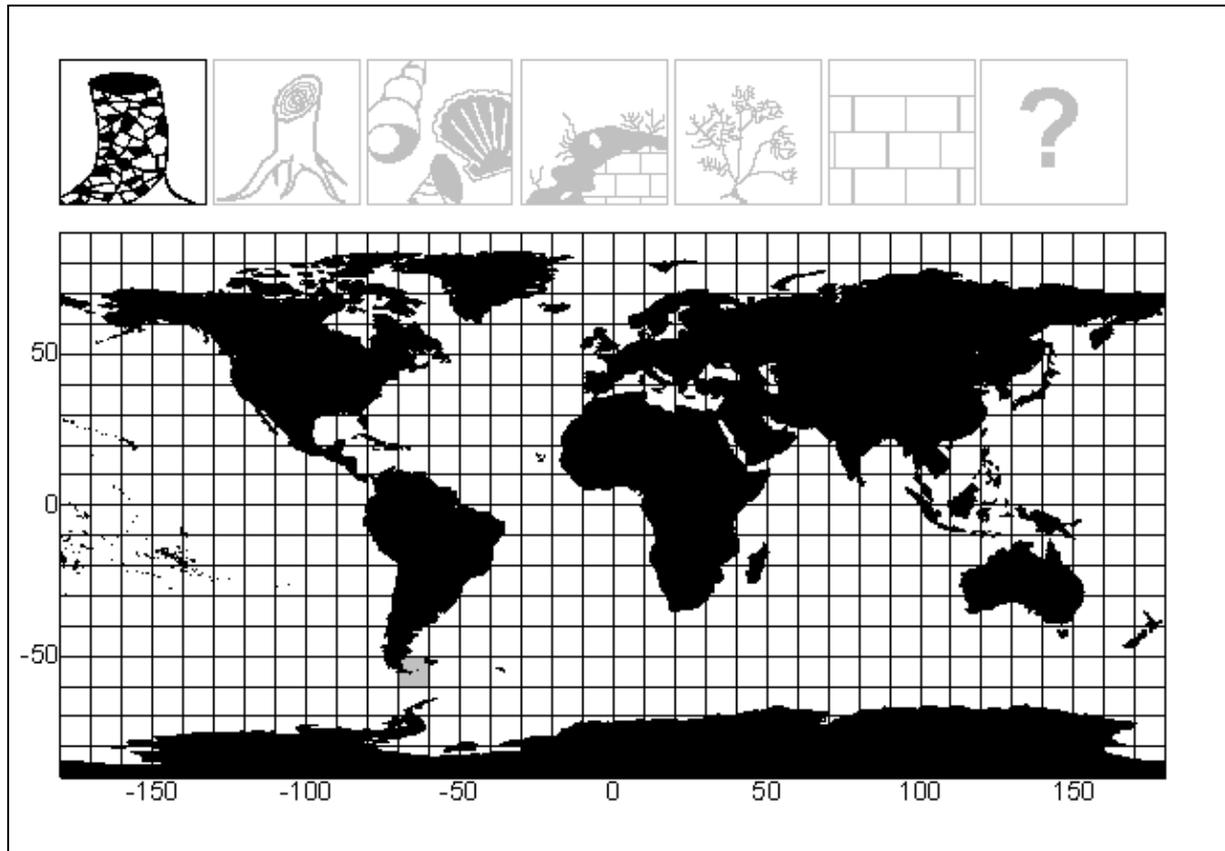


Figure 176 : Répartition biogéographique d'*Amhipolydora abranchiata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Atlantique sud-ouest : Argentine (Hartman, 1953 ; Blake, 1983).

Amphipolydora vestalis (Paterson & Gibson, 2003)

Etymologie : Du latin *vestalis* qui désigne les prêtresses, vouées à la chasteté, qui gardaient le temple de la déesse *Vesta* ; en raison de l'existence d'une reproduction asexuée chez cette espèce.

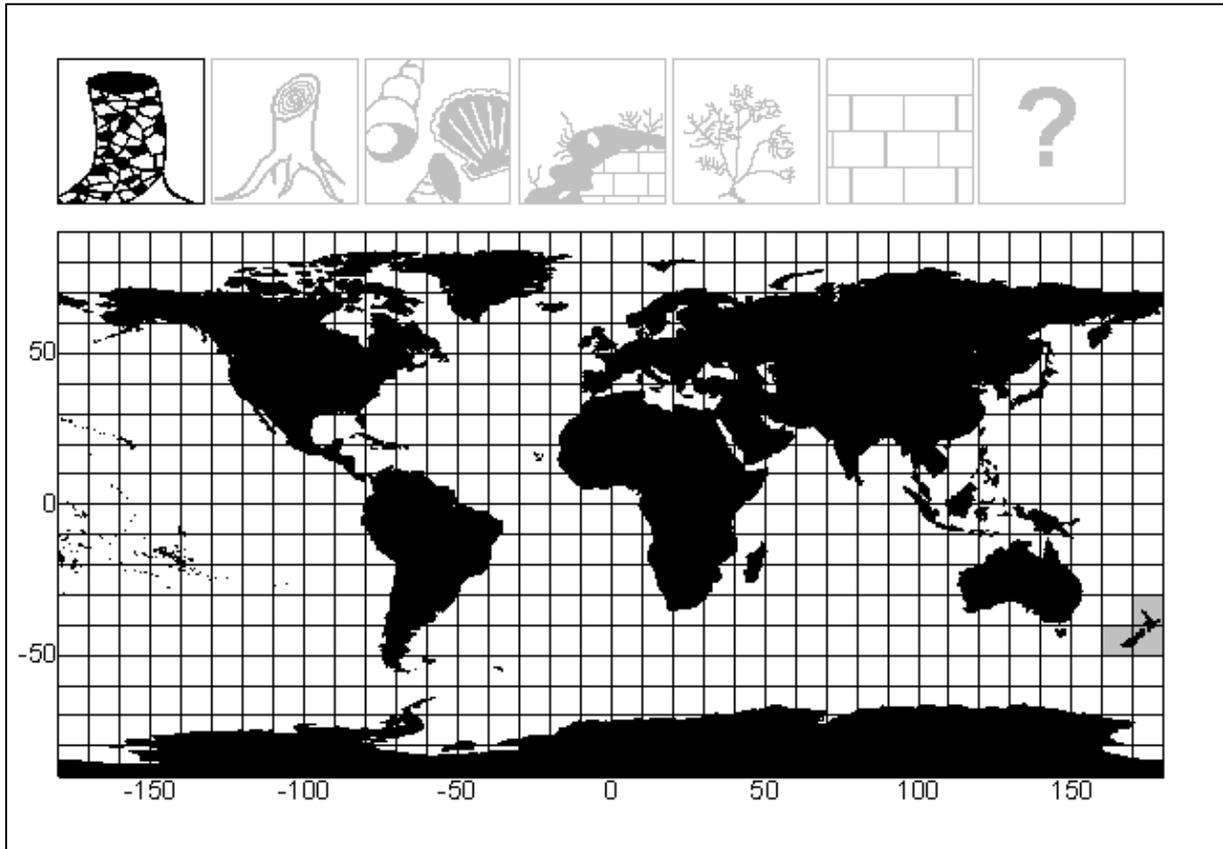


Figure 177 : Répartition biogéographique d'*Amphipolydora vestalis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : Nouvelle-Zélande (Gibson *et al.*, 2003 ; Paterson *et al.*, 2003).

Boccardia acus (Rainer, 1973)

Étymologie : Du latin *acus* qui signifie *aiguille* ; en raison de la présence de soies aciculaires développées sur plusieurs des segments de cette espèce.

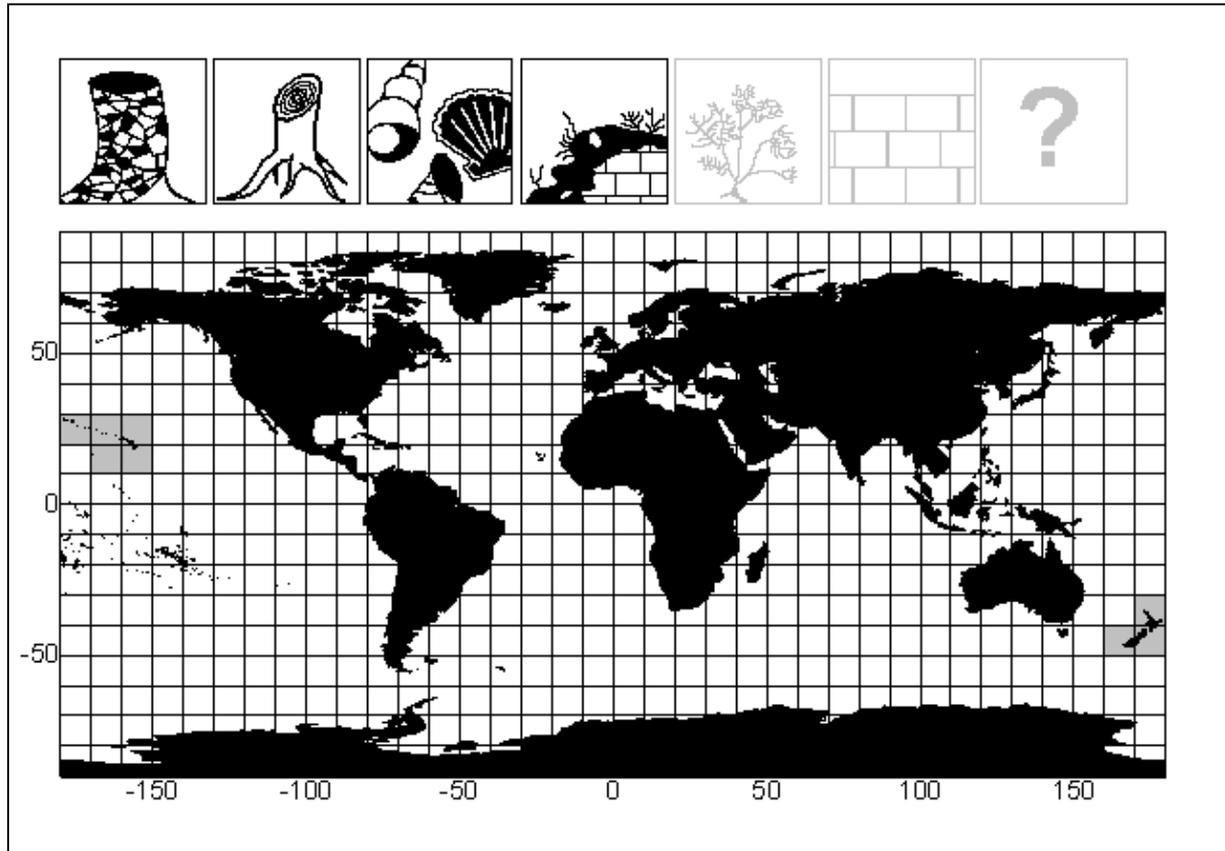


Figure 178 : Répartition biogéographique de *Boccardia acus*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande (Rainer, 1973 ; Read, 1975, 2001 ; Handley, 1995 ; Handley *et al.*, 1997 ; Mouritsen, 2002) – **Pacifique équatorial ouest** : Hawaii (Blake, 1999).

Boccardia androgyna (Read, 1975)

Étymologie : Du latin *androgynus* qui signifie *qui réunit les deux sexes* ; en raison de la reproduction hermaphrodite de cette espèce qui possède des segments antérieurs mâles et des segments postérieurs femelles.

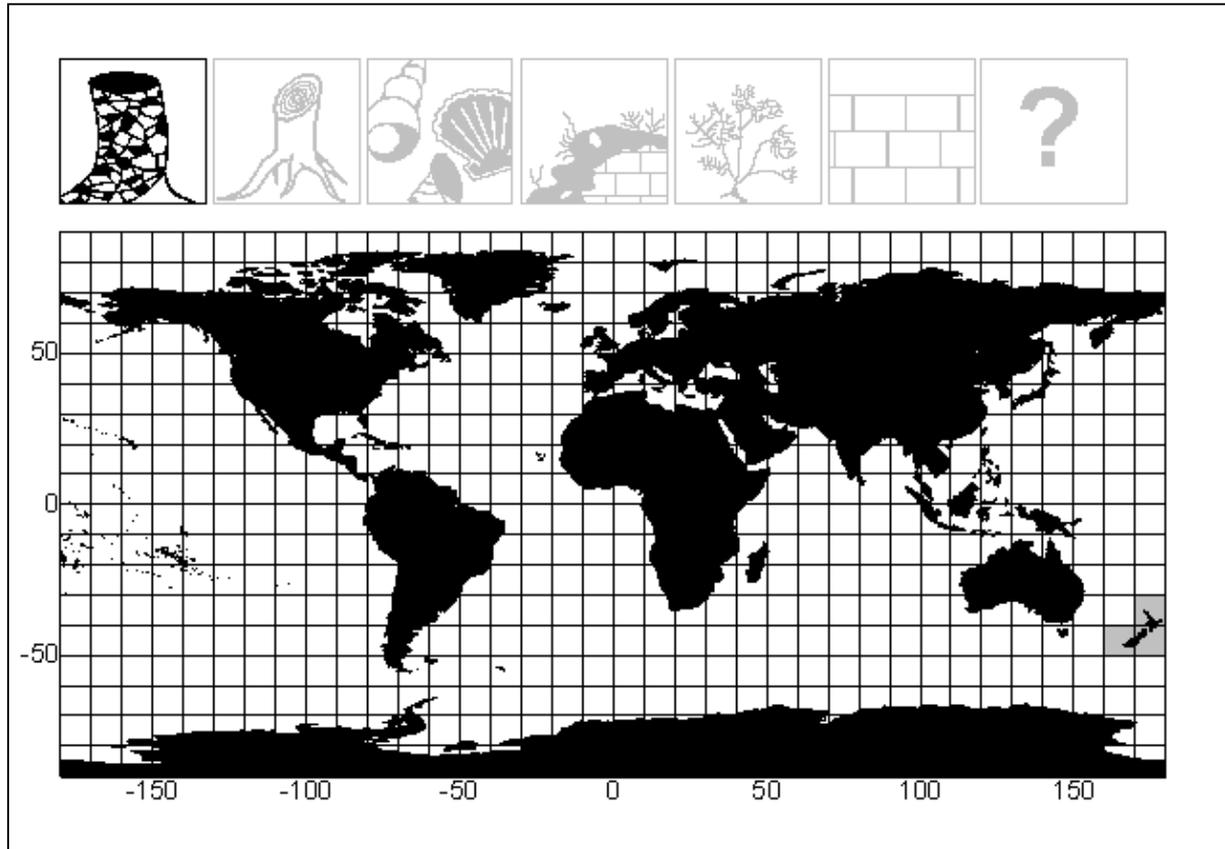


Figure 179 : Répartition biogéographique de *Boccardia androgyna*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande (Read, 1975 ; Paterson *et al.*, 2003).

Boccardia anophthalma (Rioja, 1962)

Etymologie : Du grec *ophthalmos* qui signifie *œil*, accompagné de la préposition privative *an* ; en raison de l'absence d'yeux chez cette espèce.

Remarque : Cette espèce a été redécrite par Blake en 1980.

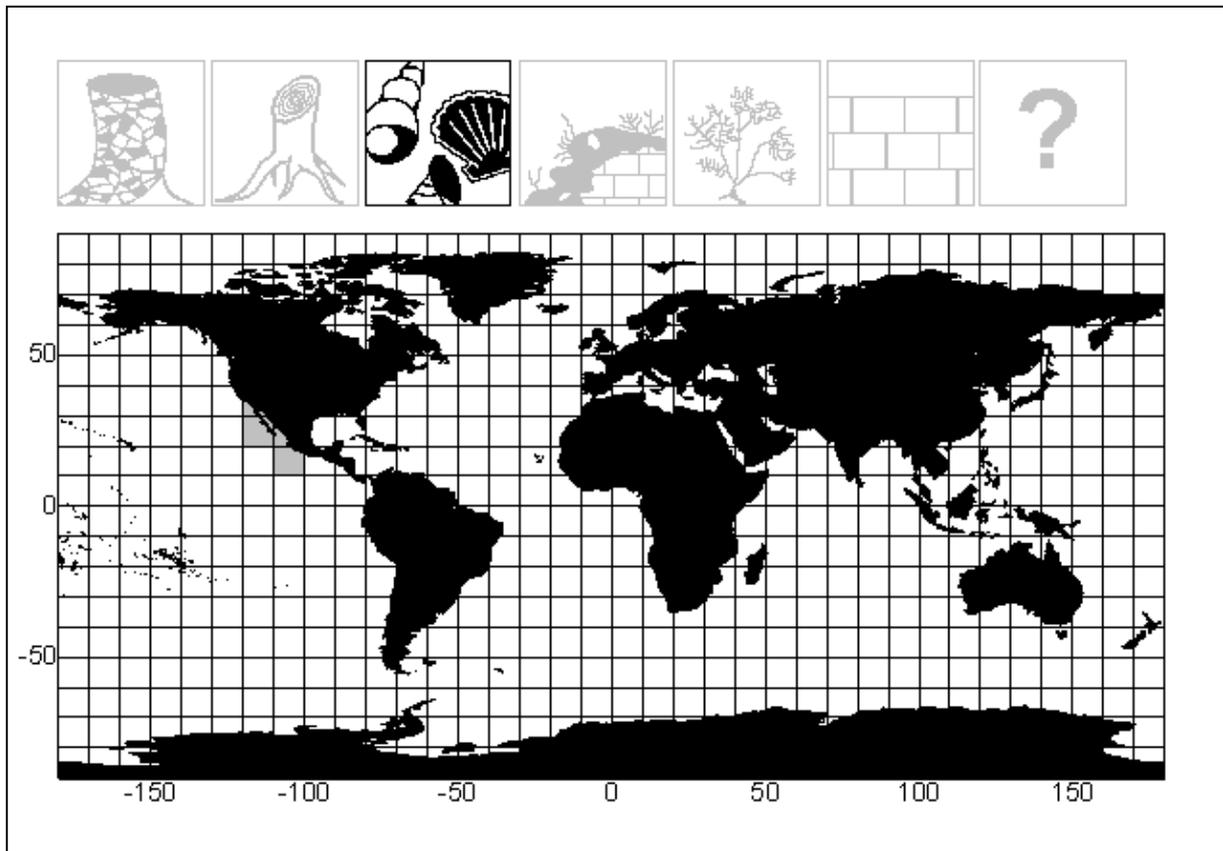


Figure 180 : Répartition biogéographique de *Boccardia anophthalma*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : Mexique (Rioja, 1962 ; Blake, 1980).

Boccardia basilaria (Hartman, 1961)

Etymologie : Du latin *basilaria* qui signifie *qui sert de base*.

Remarque : Cette espèce a été redécrite par Blake en 1986.

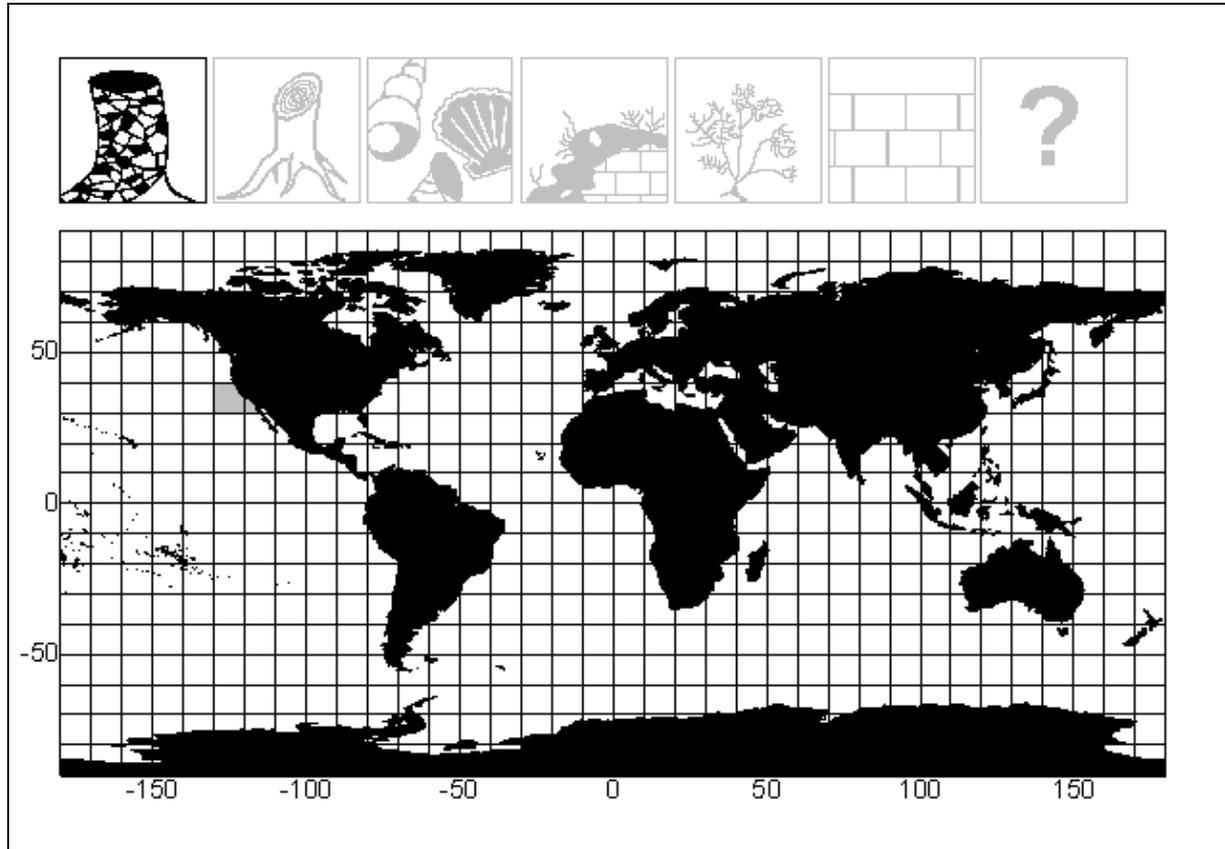


Figure 181 : Répartition biogéographique de *Boccardia basilaria*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Californie (Hartman, 1961 ; Blake, 1986 ; Smith *et al.*, 2001).

Boccardia berkeleyorum (Blake & Woodwick, 1971)

Etymologie : Ainsi nommée en hommage au travail d'Edith et Cyril Berkeley sur les polydores.

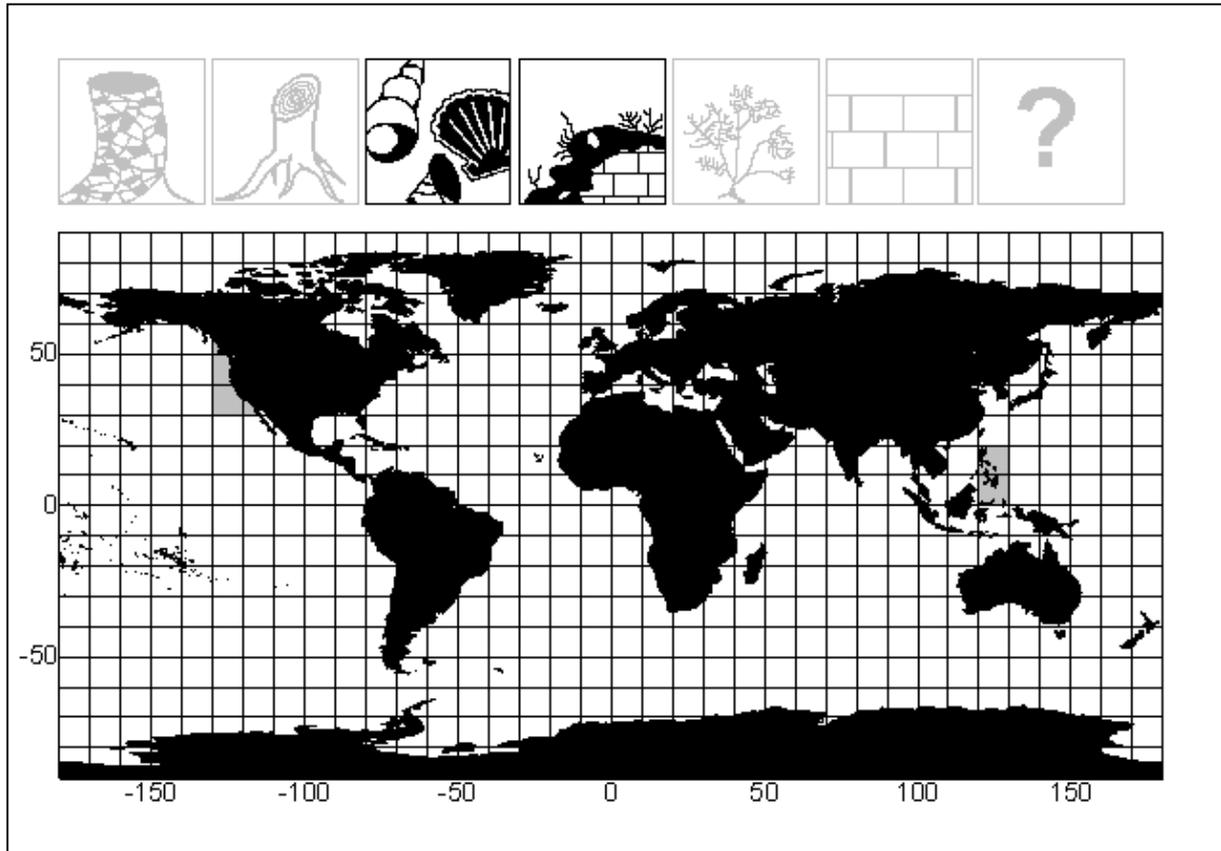


Figure 182 : Répartition biogéographique de *Boccardia berkeleyorum*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Californie (Blake *et al.*, 1971, 1981a), Colombie Britannique (Blake *et al.*, 1971 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997) - **Pacifique nord-ouest** : Philippines (Williams, 2000c).

Boccardia chilensis (Blake & Woodwick, 1971)

Etymologie : De l'espagnol *Chile* qui désigne *le Chili*, et du latin *ensis* qui signifie *habite* ; car cette espèce a été découverte au Chili.

Synonymie : L'espèce décrite sous le nom de *Boccardia jubata* (Rainer, 1973) a été mise en synonymie avec *Boccardia polybranchia* par Blake & Kudenov (1978).

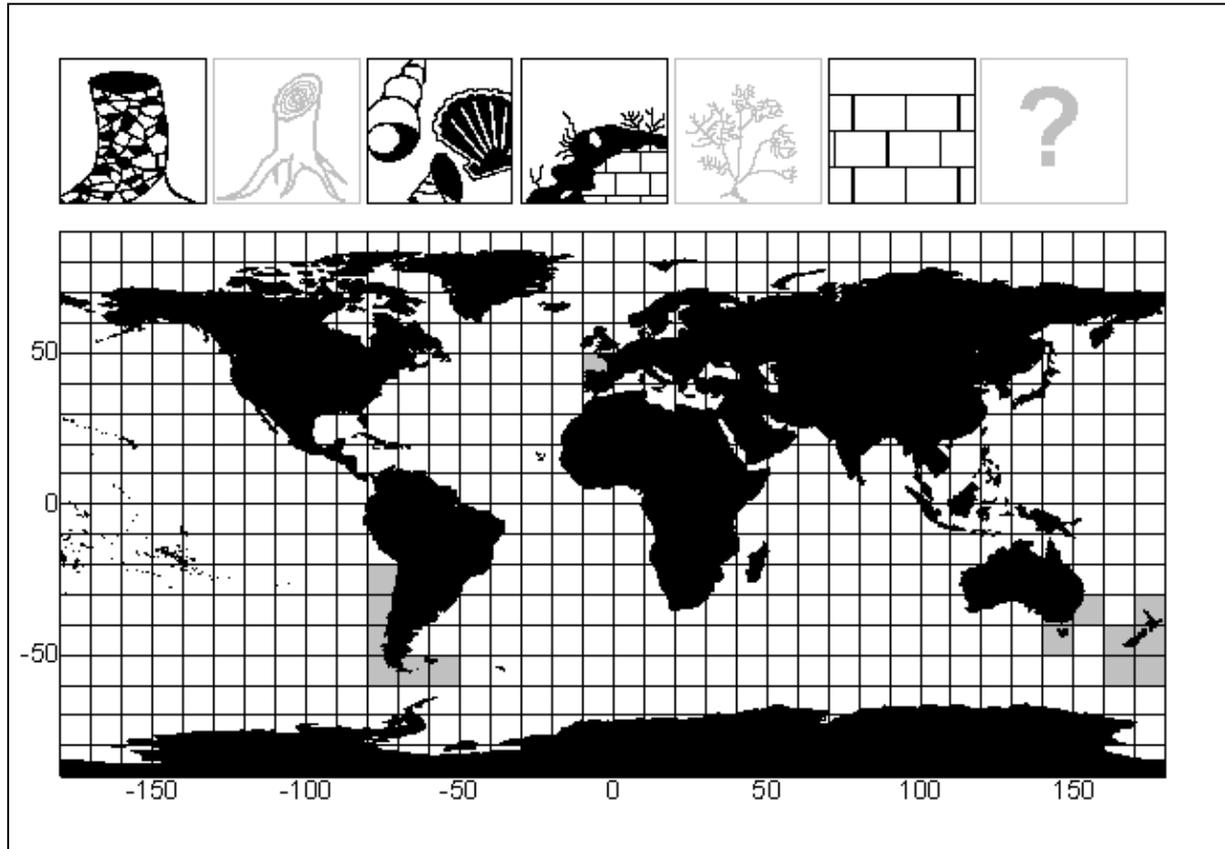


Figure 183 : Répartition biogéographique de *Boccardia chilensis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-est** : Chili (Blake *et al.*, 1971, 1999 ; Carrasco, 1976 ; Blake, 1983 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001) - **Pacifique sud-ouest** : îles des Antipodes (Glasby *et al.*, 1999), Nouvelle-Zélande (Rainer, 1973 ; Read, 1975 ; Handley, 1995 ; Handley *et al.*, 1997 ; Naylor *et al.*, 1997), Tasmanie (Blake *et al.*, 1978 ; Skeel, 1979 ; Leonart, 2001), sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978, 1981a ; Skeel, 1979 ; Hutchings *et al.*, 1984) – **Antarctique** : île Macquarie (Blake *et al.*, 1978) - **Atlantique sud-ouest** : îles Fackland (Fauvel, 1916) - **Atlantique nord** : Espagne (Borja *et al.*, 2000).

Boccardia columbiana (Berkeley, 1927)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte en Colombie Britannique, au Canada.

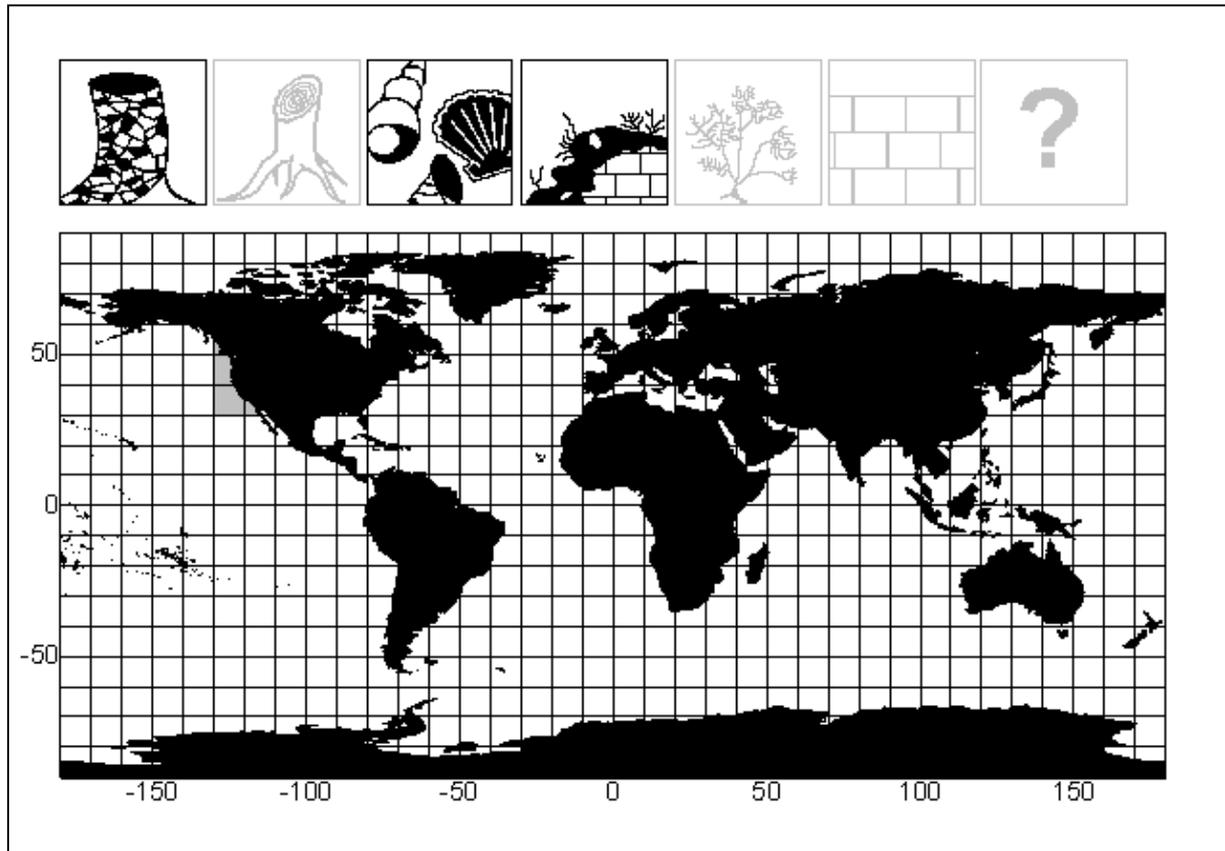


Figure 184 : Répartition biogéographique de *Boccardia columbiana*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Berkeley, 1927 ; Berkeley *et al.*, 1936 ; Hobson *et al.*, 1981), Washington (Hobson *et al.*, 1981), Californie (Woodwick, 1963a, b ; Blake *et al.*, 1999).

Boccardia fleckera (Hutchings & Turvey, 1984)

Etymologie : Du l'anglais *fleck* qui signifie *moucheture* ; en référence au schéma de pigmentation du corps de cette espèce.

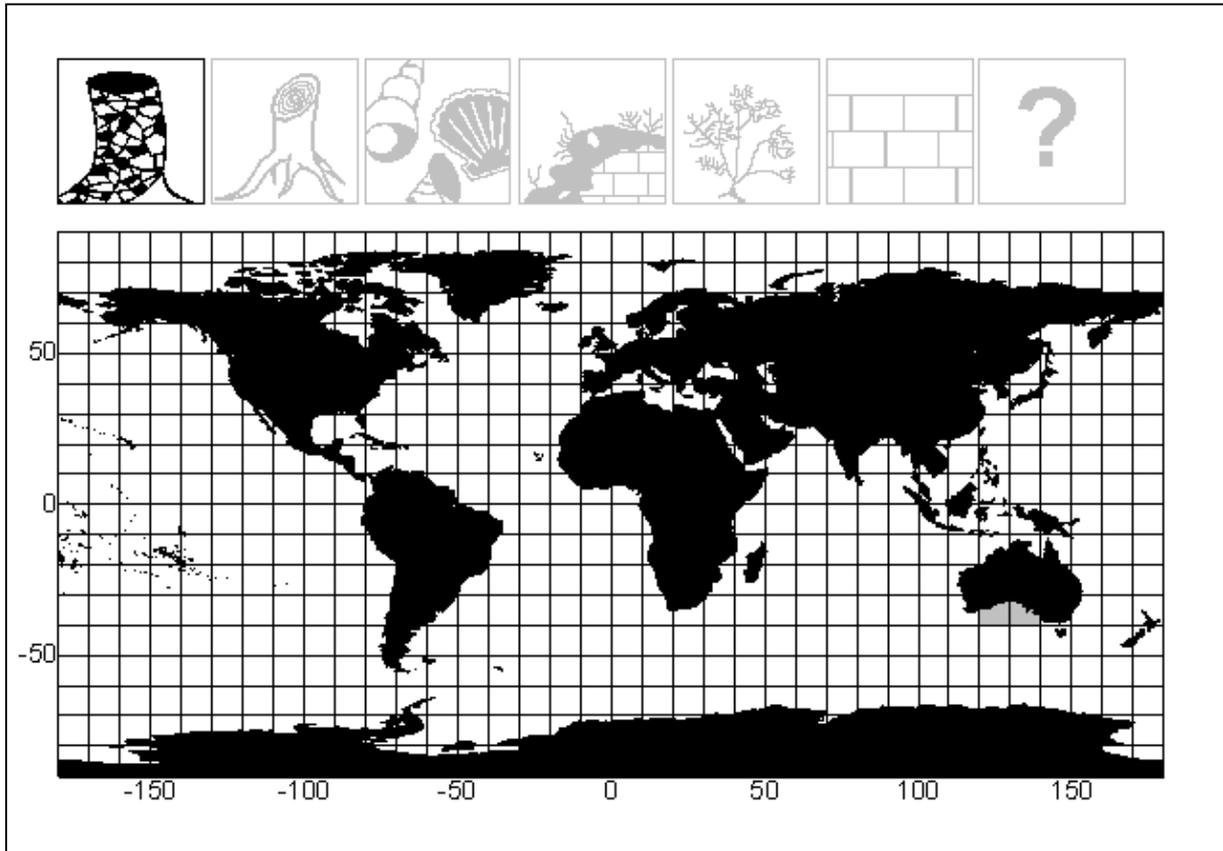


Figure 185 : Répartition biogéographique de *Boccardia fleckera*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Océan Indien sud-est : sud de l'Australie (Hutchings *et al.*, 1984).

Boccardia galapagense (Blake, 1986)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte aux îles Galapagos.

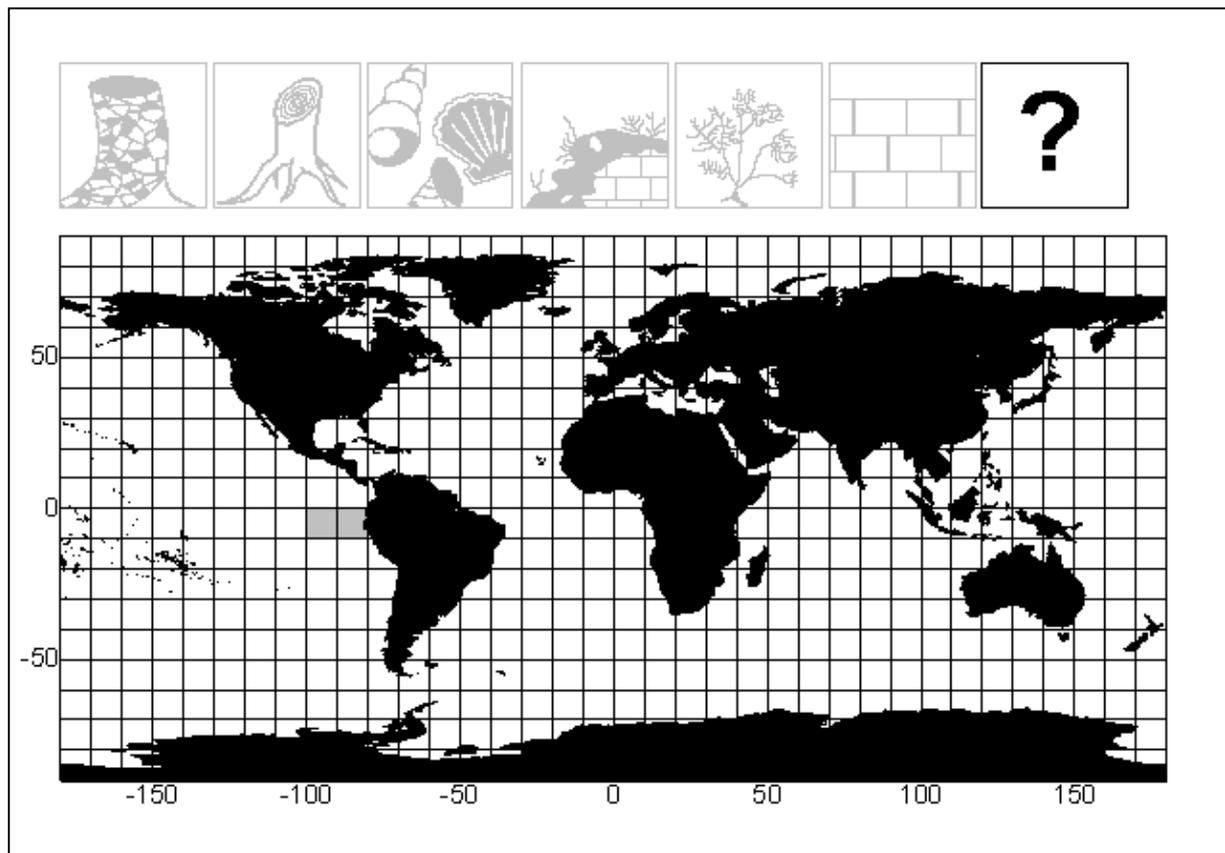


Figure 186 : Répartition biogéographique de *Boccardia galapagense*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-est : îles Galapagos (Blake, 1986).

Boccardia knoxi (Rainer, 1973)

Étymologie : En hommage à G.A. Knox, spécialiste des polychètes en Nouvelle-Zélande (pays dans lequel cette espèce a été découverte), qui a aidé Sebastian Rainer dans ses recherches.

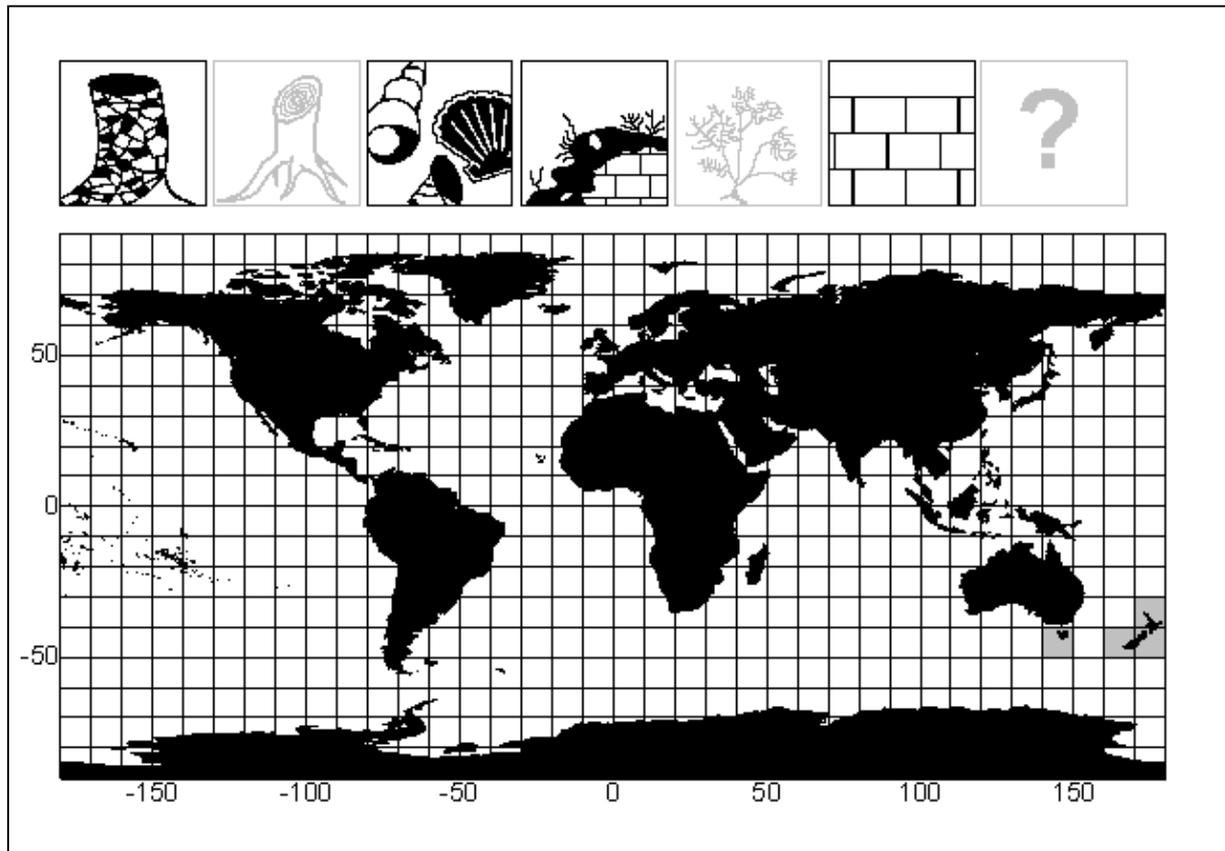


Figure 187 : Répartition biogéographique de *Boccardia knoxi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande (Rainer, 1973 ; Read, 1975, 2001 ; Handley, 1995, 1997, 1998, 2000), Tasmanie (Westaway *et al.*, 1997 ; Lleonart, 2001 ; Lleonart *et al.*, 2003b).

Boccardia lamellata (Rainer, 1973)

Etymologie : Du latin *lamella* qui signifie *petite lame* ; en raison des lamelles notopodiales particulièrement voyantes chez cette espèce.

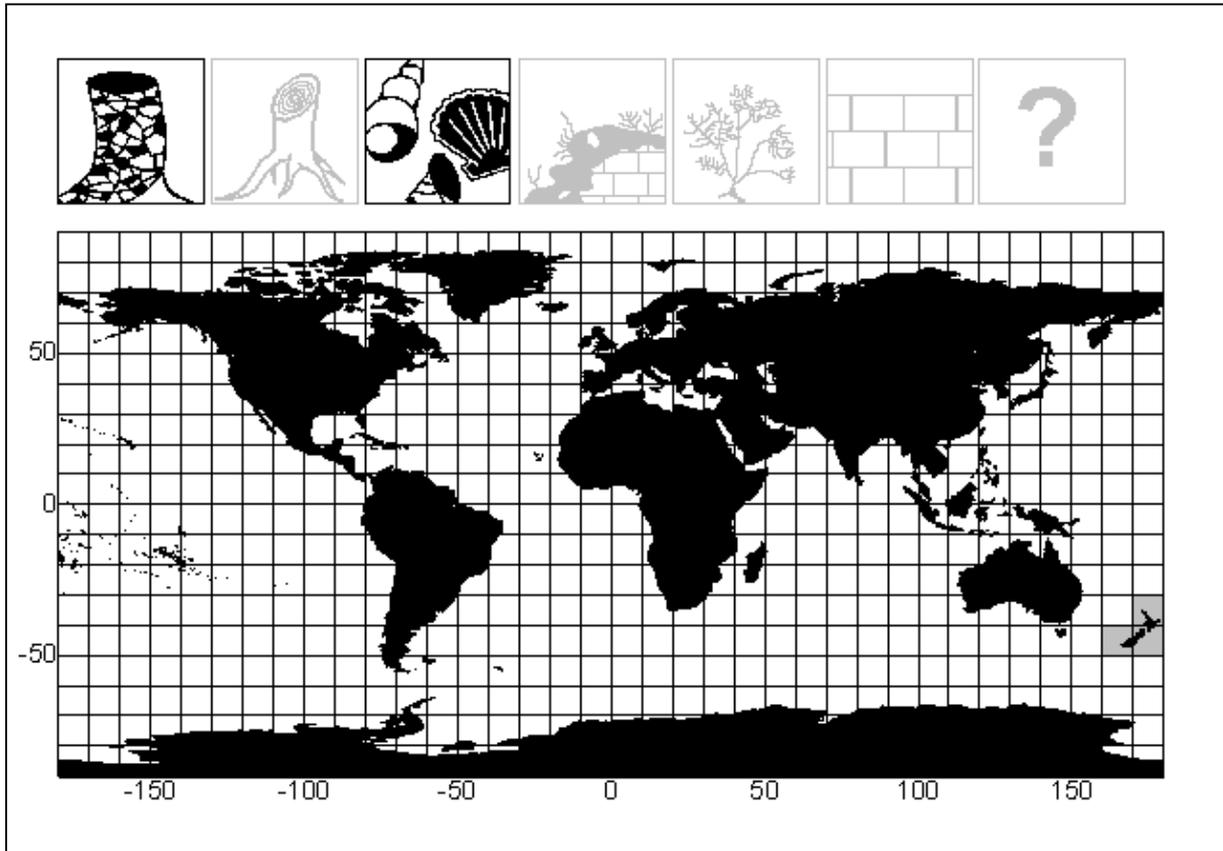


Figure 188 : Répartition biogéographique de *Boccardia lamellata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : Nouvelle-Zélande (Rainer, 1973 ; Read, 1975).

Boccardia natrix (Söderström, 1920)

Étymologie : Du latin *natrix* qui signifie *serpent de mer* ; en raison de l'allure évoquée par cette espèce à son découvreur.

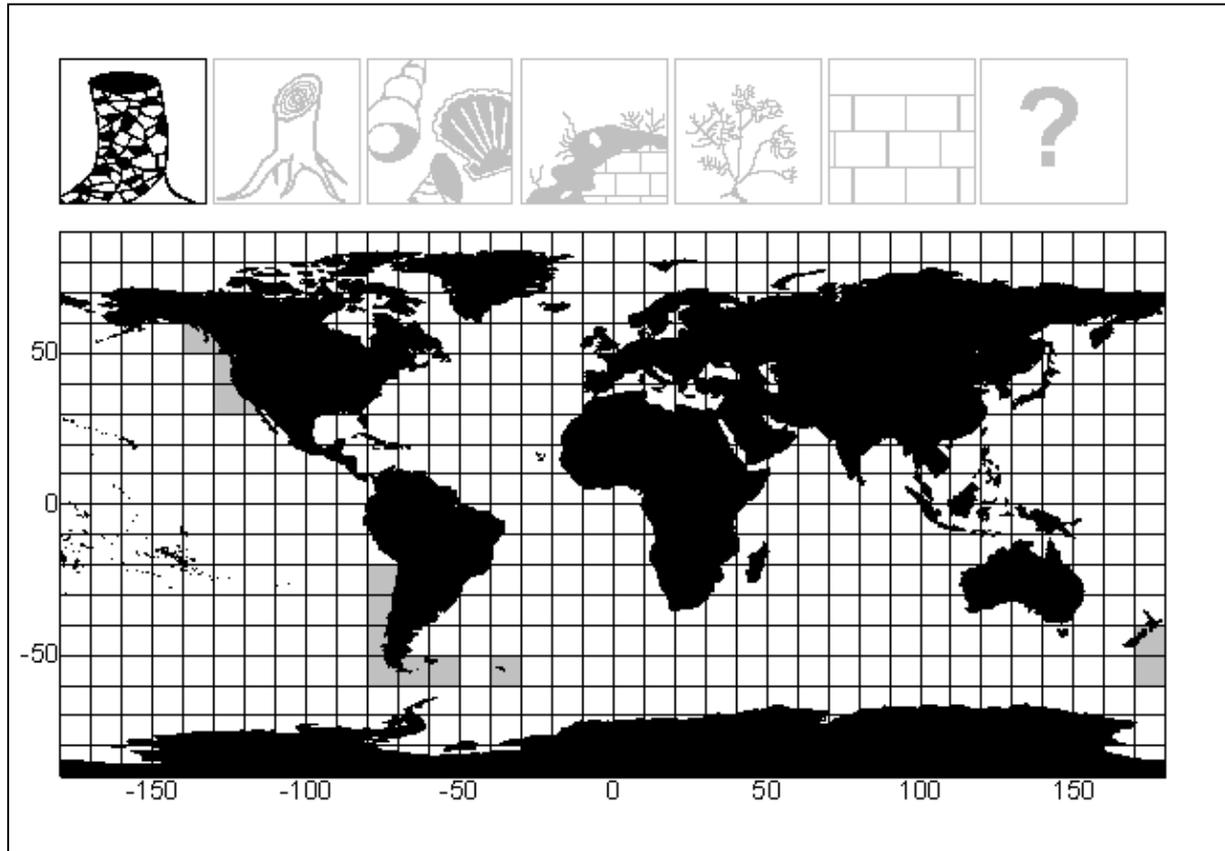


Figure 189 : Répartition biogéographique de *Boccardia natrix*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique sud-ouest** : îles Falkland (Söderström, 1920), Georgie du Sud (Hartman, 1948a) - **Pacifique sud-est** : Chili (Ehlers, 1913 ; Söderström, 1920 ; Blake, 1983) - **Pacifique sud-ouest** : îles des Antipodes (Glasby *et al.*, 1999) – **Pacifique nord-est** : Californie (Hartman, 1936a), Canada (Berkeley *et al.*, 1936 ; Blake, 1979b).

Boccardia otakouica (Rainer, 1973)

Etymologie : Du maori *Otakou* qui signifie *le lieu de la terre rouge*, et qui désigne la péninsule d'*Otago* en Nouvelle-Zélande, où cette espèce a été découverte.

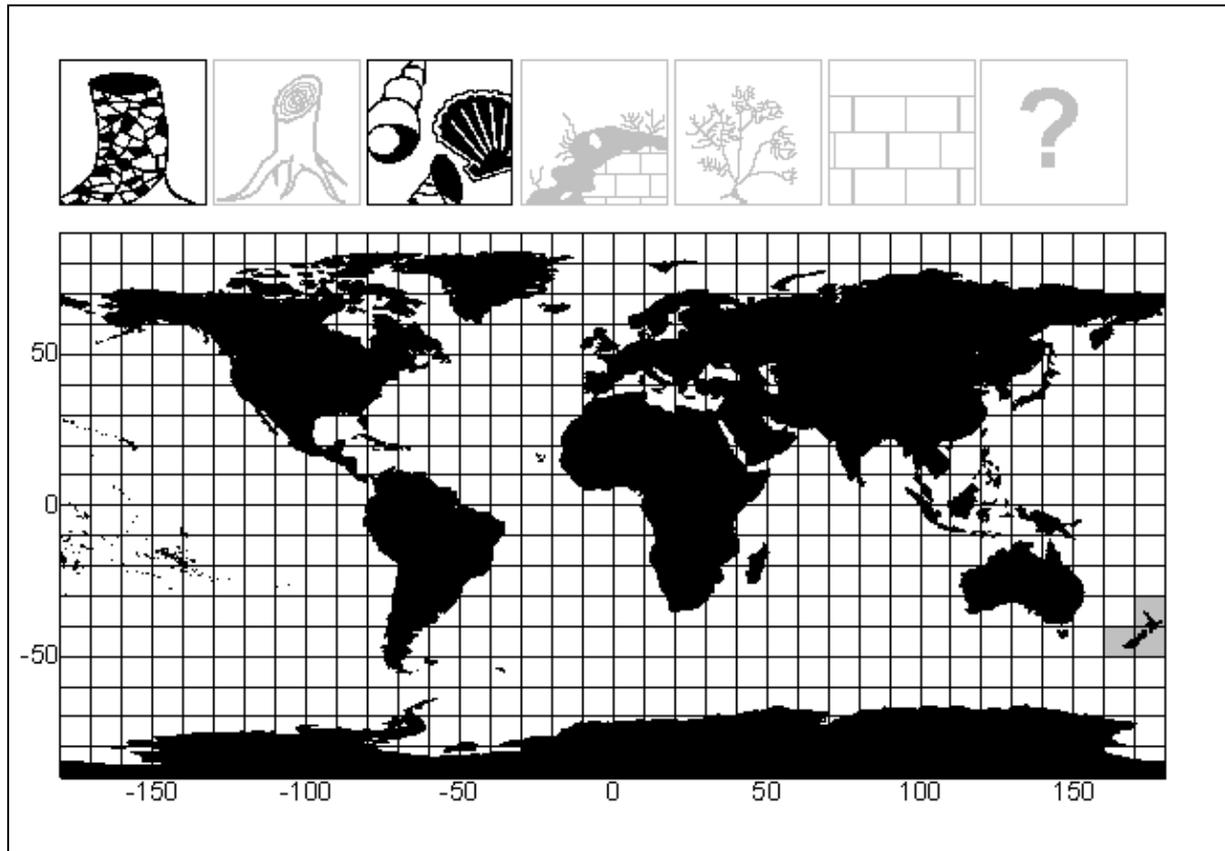


Figure 190 Répartition biogéographique de *Boccardia otakouica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : Nouvelle-Zélande (Rainer, 1973 ; Read, 1975).

Boccardia perata (Chlebovitsch, 1959)

Etymologie : Du tulu (langue indienne) *perata* qui signifie *chargement, cargaison* ; en raison des bourrelets caractéristiques de cette espèce, présents sur la face ventrale de ses sétigères antérieurs.

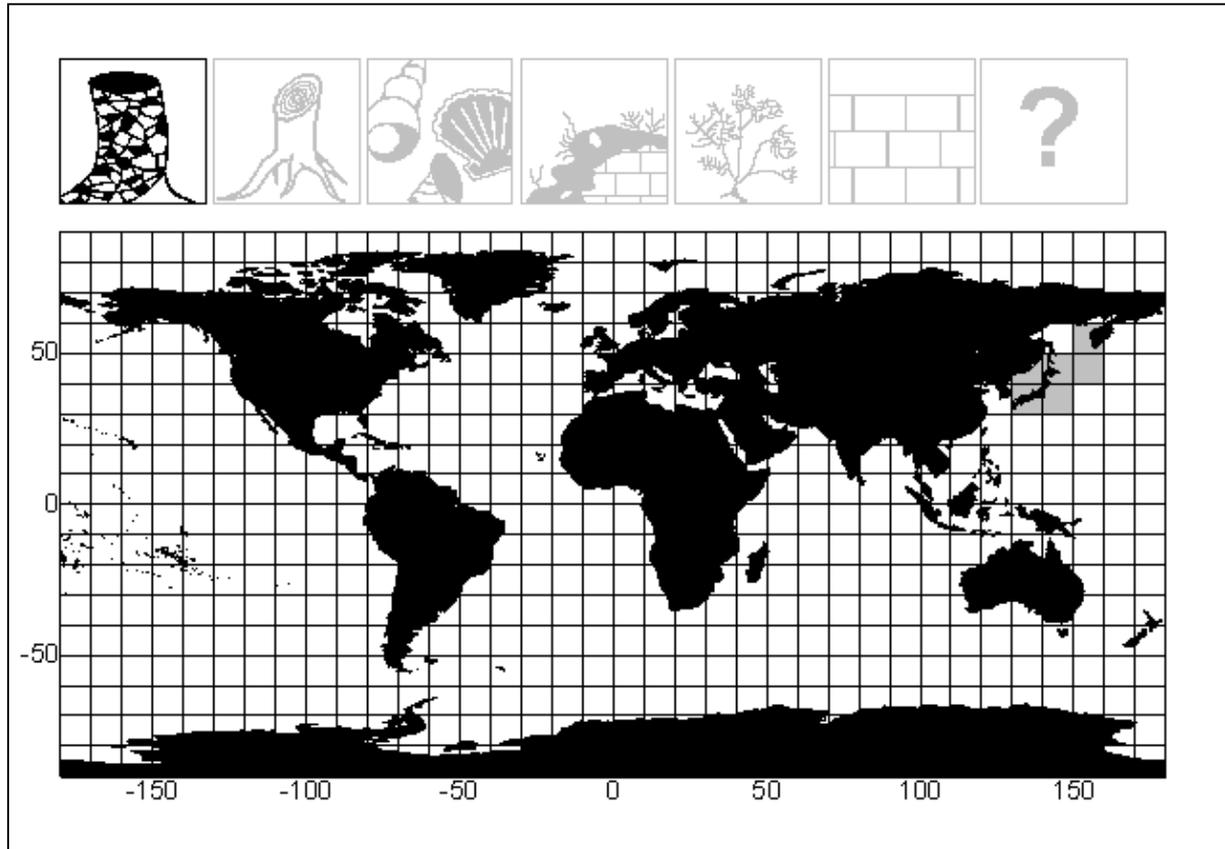


Figure 191 : Répartition biogéographique de *Boccardia perata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-ouest** : Russie (Buzhinskaja, 1985 ; Radashevsky, 1993), îles Kouriles (Chlebovitsch, 1959), Japon (Sato-Okoshi, 2000).

Boccardia proboscidea (Hartman, 1940)

Etymologie : Du latin *proboscis* qui signifie *trompe* ; en raison de la forme du lobe céphalique qui évoque une trompe chez cette espèce.

Synonymie : L'espèce décrite d'abord sous le nom de *Polydora californica* (Treadwell, 1914), en raison de sa découverte dans les collections de l'Université de Californie (l'échantillon provient du Pacifique, sans aucune précision supplémentaire), a été mise en synonymie avec *Boccardia proboscidea* par Blake & Maciolek (1987).

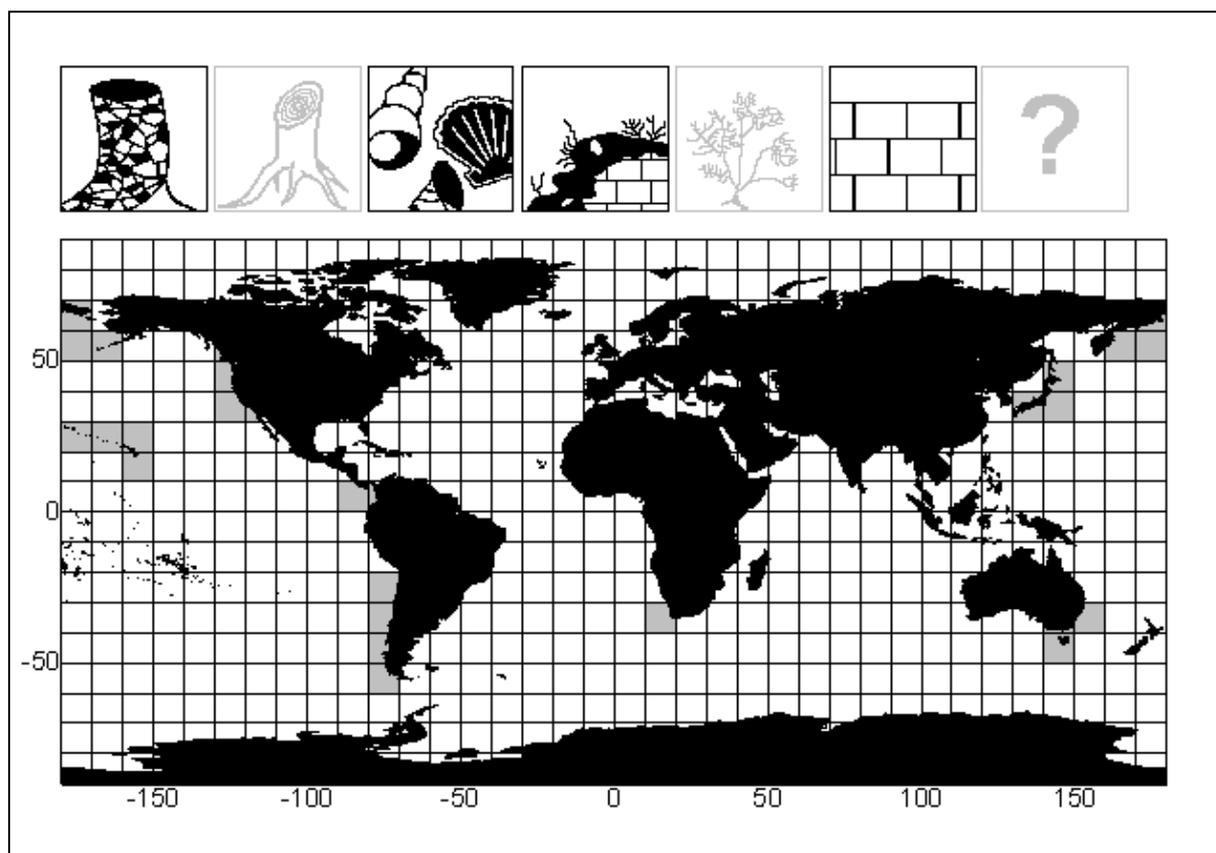


Figure 192 : Répartition biogéographique de *Boccardia proboscidea*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer de Béring** (Petch, 1995) - **Pacifique nord-est** : (Treadwell, 1914), Colombie Britannique (Berkeley *et al.*, 1950, 1952 ; Hobson *et al.*, 1981 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Gibson *et al.*, 1999), Washington (Hobson *et al.*, 1981 ; Hentschel, 1996 ; Ferner *et al.*, 1999 ; Gingras *et al.*, 2001), Oregon (Woodwick, 1977), Californie (Hartman, 1936b, 1940, 1941, 1944b, 1969 ; Woodwick, 1963b ; Woodwick, 1963a, 1977 ; Crippen *et al.*, 1969 ; Light, 1969 ; Johnson, 1970 ; Reish, 1971 ; Blake *et al.*, 1975 ; King, 1976 ; McEuen, 1979 ; Gibson, 1997 ; Gibson *et al.*, 1999), Panama (Fauchald, 1977) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Imajima *et al.*, 1964 ; Imajima, 1968b ; Sato-Okoshi, 2000) **Pacifique équatorial ouest** : Hawaii (Bailey-Brock, 2000) - **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978, 1981a ; Bowen *et al.*, 1996 ; Gibson *et al.*, 1999 ; Oemcke, 1999 ; Grady *et al.*, 2000 ; Russell *et al.*, 2000 ; Cohen *et al.*, 2001 ; Hanton, 2001), Tasmanie (Leonart, 2001) - **Pacifique sud-est** : Chili (Carrasco, 1976) - **Atlantique sud-est** : Afrique du Sud (Hutchings *et al.*, 1984).

Boccardia pseudonatrix (Day, 1961)

Etymologie : Du grec *pseudês* qui signifie menteur, et du latin *natrix* qui signifie *serpent de mer* et qui fait référence à *Boccardia natrix* ; en raison de la vague ressemblance de cette espèce avec *Boccardia natrix*.

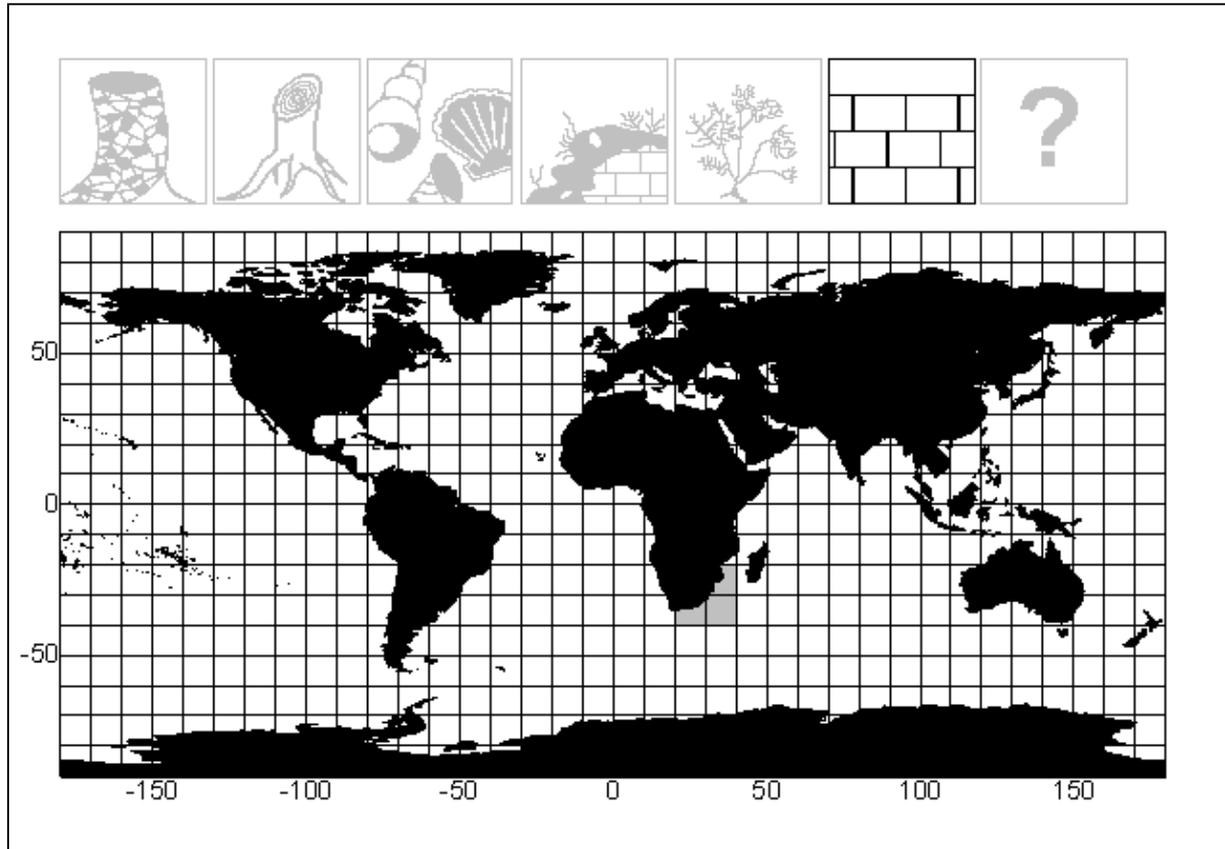


Figure 193 : Répartition biogéographique de *Boccardia pseudonatrix*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Océan Indien** : Afrique du Sud (Day, 1961, 1967).

Boccardia pugettensis (Blake, 1979b)

Étymologie : De *Puget*, qui fait référence au *détroit de Puget*, et du latin *ensis* qui signifie *habite* ; car cette espèce a été découverte dans le détroit de Puget.

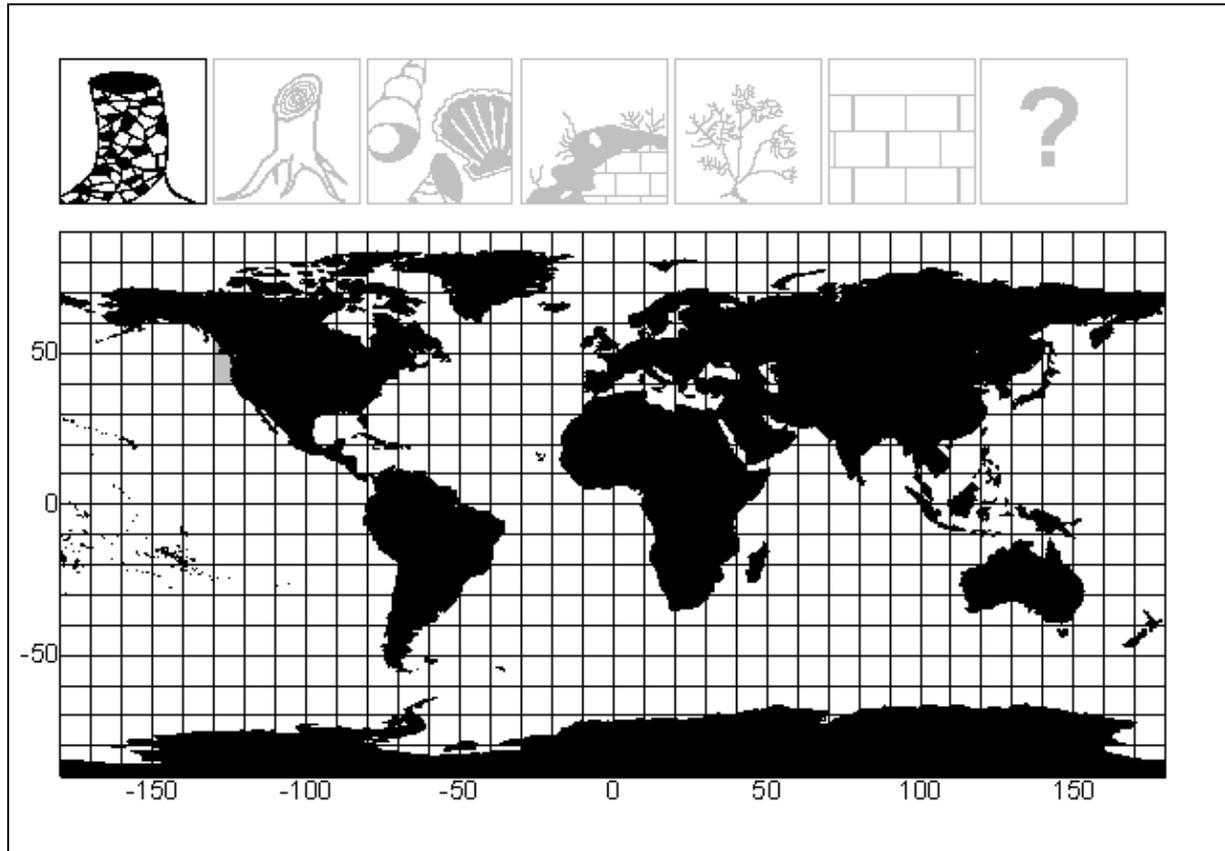


Figure 194 : Répartition biogéographique de *Boccardia pugettensis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Blake, 1979b ; Hobson *et al.*, 1981), Washington (Blake, 1979b ; Hobson *et al.*, 1981).

Boccardia syrtis (Rainer, 1973)

Etymologie : Du latin *syrtis* qui désigne *un banc de sable* (par analogie avec les côtes de Syrte, en actuelle Lybie) ; car cette espèce a été découverte dans un banc de sable.

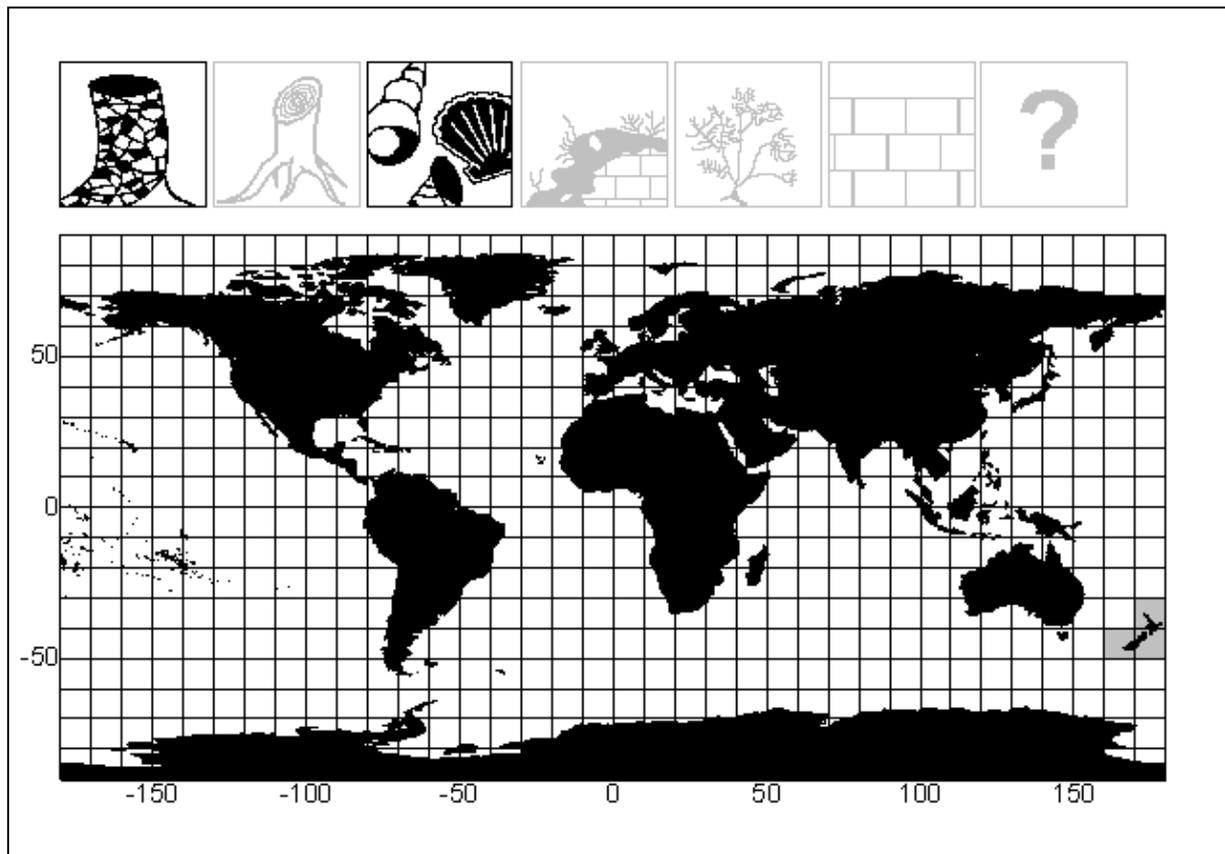


Figure 195 : Répartition biogéographique de *Boccardia syrtis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande (Estcourt, 1967 ; Rainer, 1973 ; Read, 1975 ; Cummings *et al.*, 1996 ; Taylor, 1998 ; Whitlatch *et al.*, 1998).

Boccardia tricuspa (Hartman, 1939)

Étymologie : Du grec *tri* qui signifie *trois*, et du latin *cuspis* qui signifie *pointe* ; en raison de la présence d'épines cuspidées munies de trois dents au cinquième sétigère chez cette espèce.

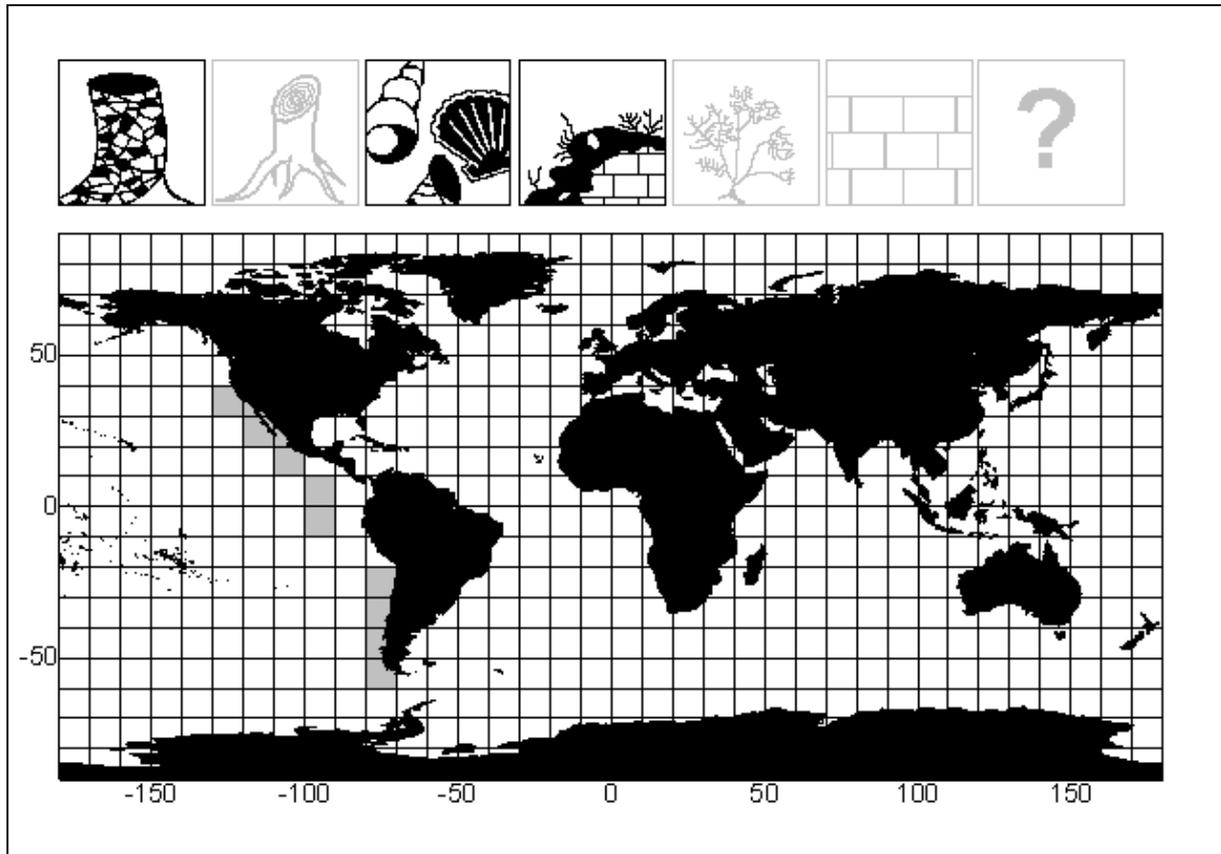


Figure 196 : Répartition biogéographique de *Boccardia tricuspa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Californie (Hartman, 1941 ; Woodwick, 1963a, b ; Blake *et al.*, 1981a, 1999), Mexique (Rioja, 1939 ; Blake, 1980 ; Gomez *et al.*, 1997) - **Pacifique équatorial est** : îles Galapagos (Hartman, 1939) - **Pacifique sud-est** : Chili (Carrasco, 1974 ; Blake, 1983 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001).

Boccardia wellingtonensis (Read, 1975)

Etymologie : De Wellington qui désigne la ville du même nom, et du latin *ensis* qui signifie *habite* ; car cette espèce a été découverte à Wellington, en Nouvelle-Zélande.

Synonymie : La mise en synonymie de cette espèce avec *Boccardia polybranchia* (Blake, 1983) a pas été levée par Sato-Okoshi *et al.* (2001).

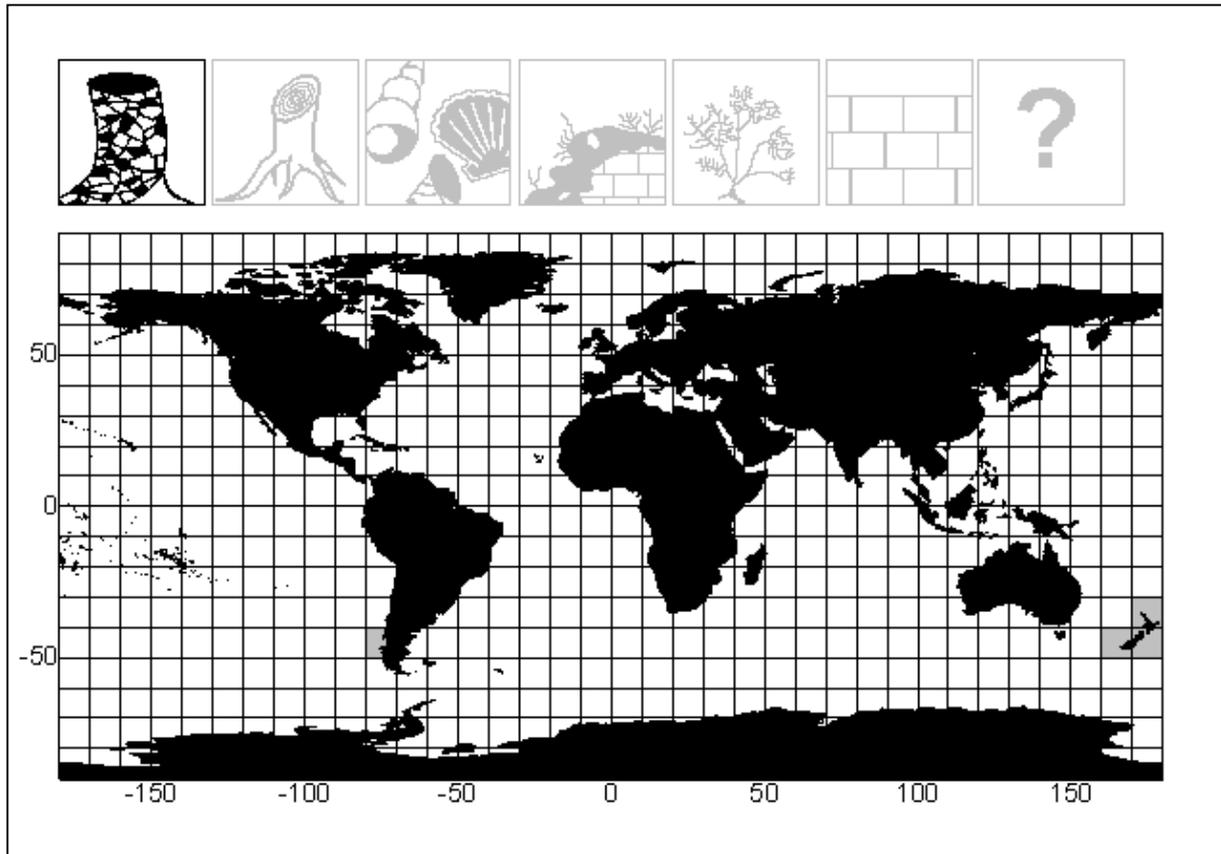


Figure 197 : Répartition biogéographique de *Boccardia wellingtonensis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande (Read, 1975) – **Pacifique sud-ouest** : Chili (Sato-Okoshi *et al.*, 2001).

Boccardiella bihamata (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *bi* qui signifie *deux fois*, et du latin *hamata* qui signifie *crochue* et qui fait référence à *Boccardiella hamata* ; en raison de la ressemblance de cette espèce avec *Boccardiella hamata* et du fait qu'elle possède un type d'épine supplémentaire sur ses notopodes postérieurs.

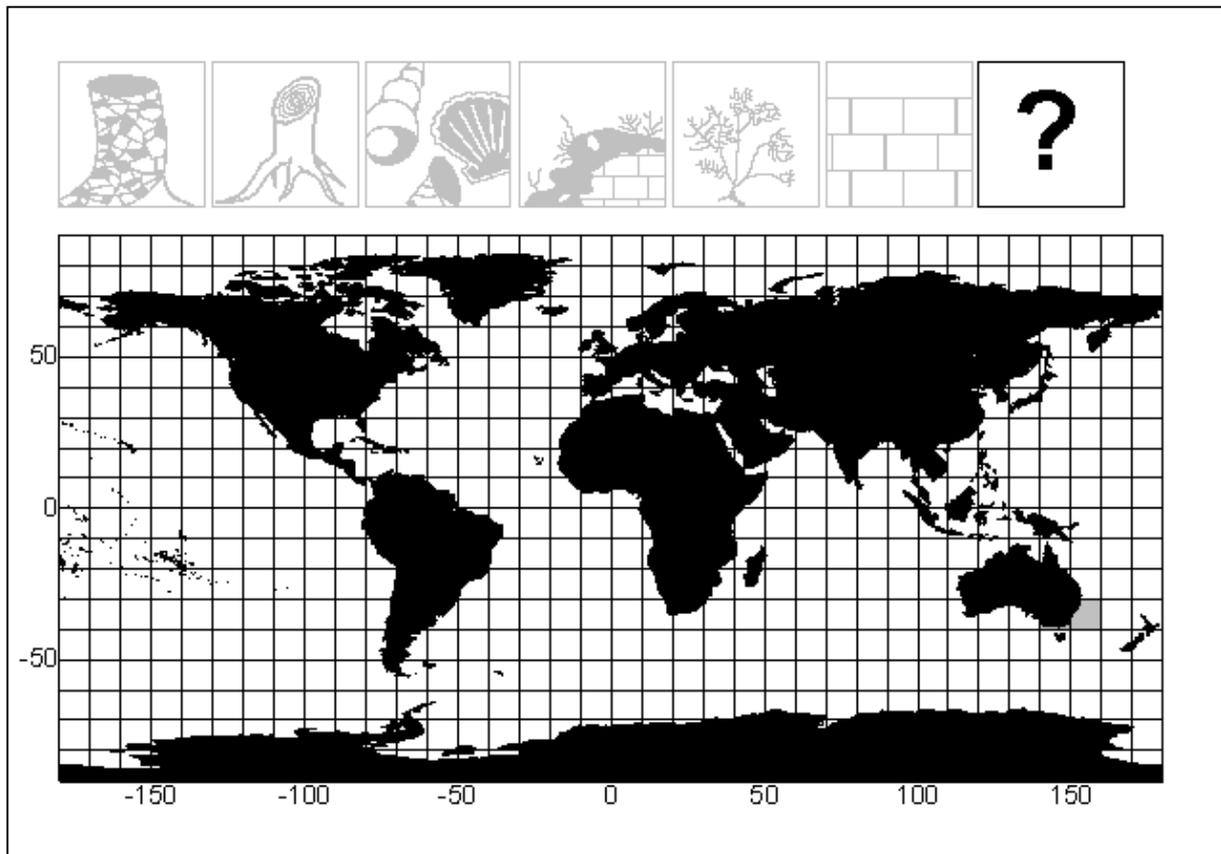


Figure 198 : Répartition biogéographique de *Boccardiella bihamata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Boccardiella hamata (Webster, 1879a)

Etymologie : Du latin *hamata* qui signifie *crochue* ; en raison de la présence de crochets spéciaux postérieurs recourbés présents sur les notopodes postérieurs de cette espèce.

Synonymie : L'espèce décrite par Berkeley (1927) sous le nom de *Boccardia uncata* (du latin *uncata* qui signifie *recourbée*) a été mise en synonymie par Blake (1966) avec *Boccardia hamata*, devenue depuis *Boccardiella hamata* (Blake *et al.*, 1978).

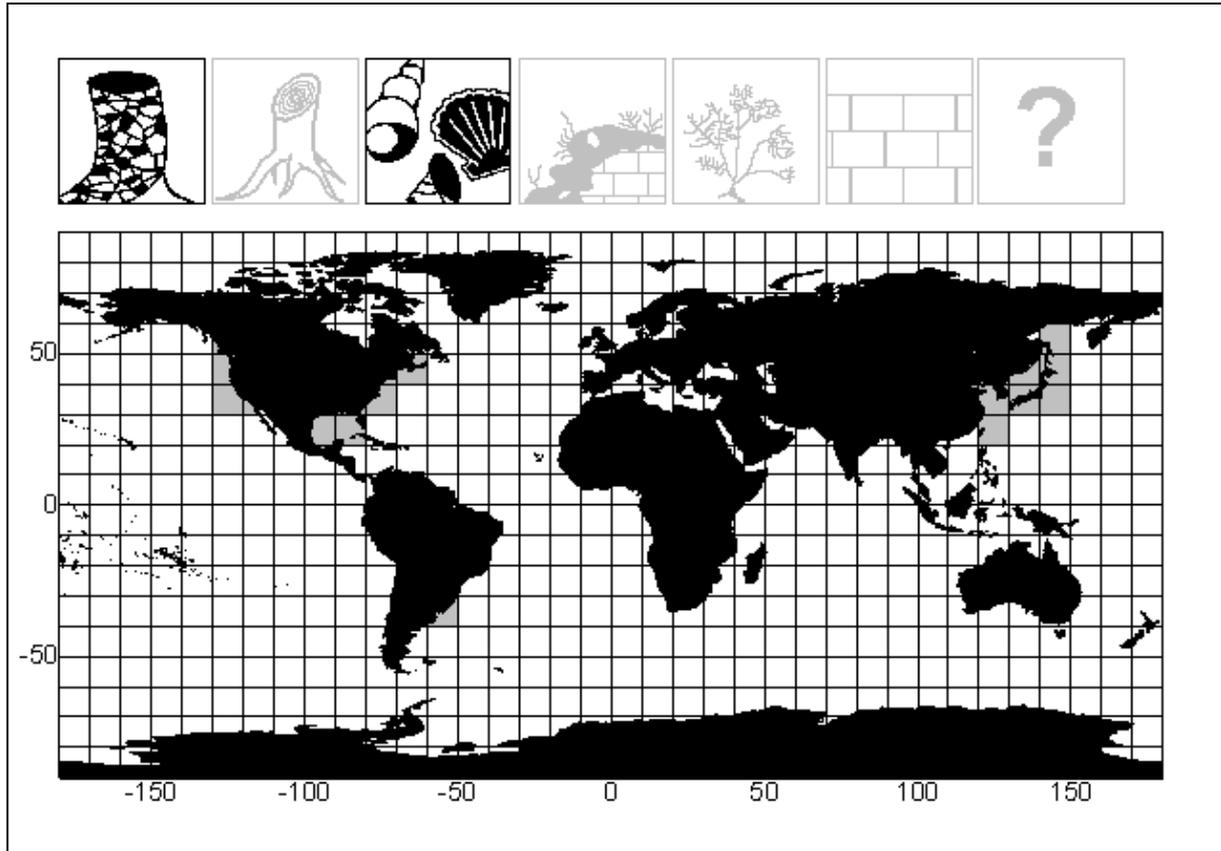


Figure 199 : Répartition biogéographique de *Boccardiella hamata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-ouest** : Nouvelle-Angleterre (Blake, 1969b), Connecticut (Dean *et al.*, 1966), New Jersey (Webster, 1879a ; Dean *et al.*, 1964), Virginie (Webster, 1879b ; Larsen, 1977, 1978 ; ICPRB, 1998) - **Golfe du Mexique** : Louisiane (Hartman, 1951 ; Hopkins, 1958), Mexique (Rioja, 1960) - **Atlantique sud-ouest** : Uruguay (Monro, 1938) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Berkeley, 1927 ; Hobson *et al.*, 1981 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997), Washington (Hobson *et al.*, 1981), Californie (Hartman, 1941, 1961, 1969 ; Blake, 1966 ; Dean *et al.*, 1966 ; Light, 1969 ; Blake *et al.*, 1975 ; Smith *et al.*, 2001) - **Pacifique nord-ouest** : Russie (Radashevsky, 1993), Japon (Imajima, 1968b ; Sato, 1988 ; Sato-Okoshi, 2000), Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2000b) - **Mer de Chine Orientale** : Japon (Okuda, 1937 ; Imajima *et al.*, 1964 ; Sato-Okoshi, 2000).

Boccardiella limnicola (Blake & Woodwick, 1976)

Etymologie : Du grec *limné* qui signifie *lac* et du latin *colere* qui signifie *habiter* ; car cette espèce vit en eau douce ou saumâtre.

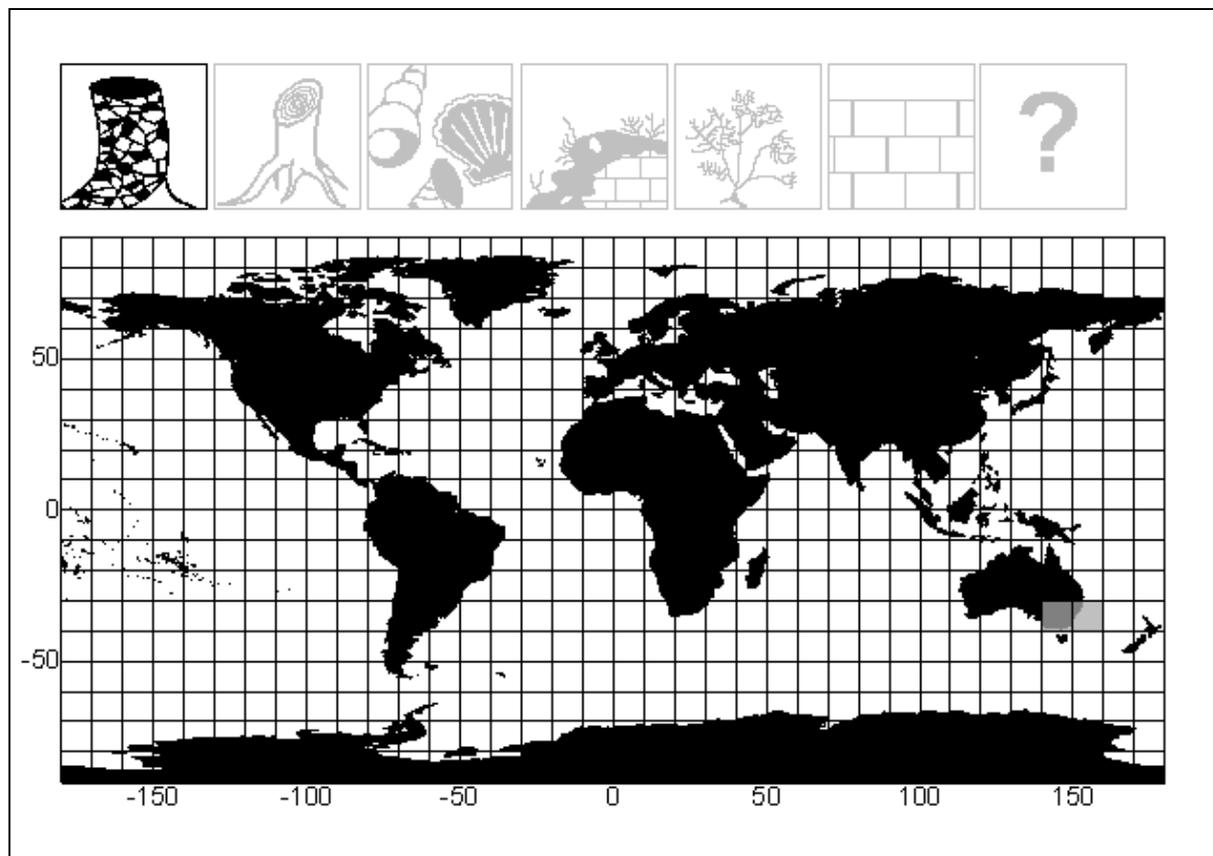


Figure 200 : Répartition biogéographique de *Boccardiella limnicola*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1976, 1978 ; MacFarlane *et al.*, 2001).

Boccardiella magniovata (Read, 1975)

Etymologie : Du latin *magnus* qui signifie *grand*, et du latin *ovum* qui signifie *œuf*; en raison de l'exceptionnelle grande taille des œufs de cette espèce.

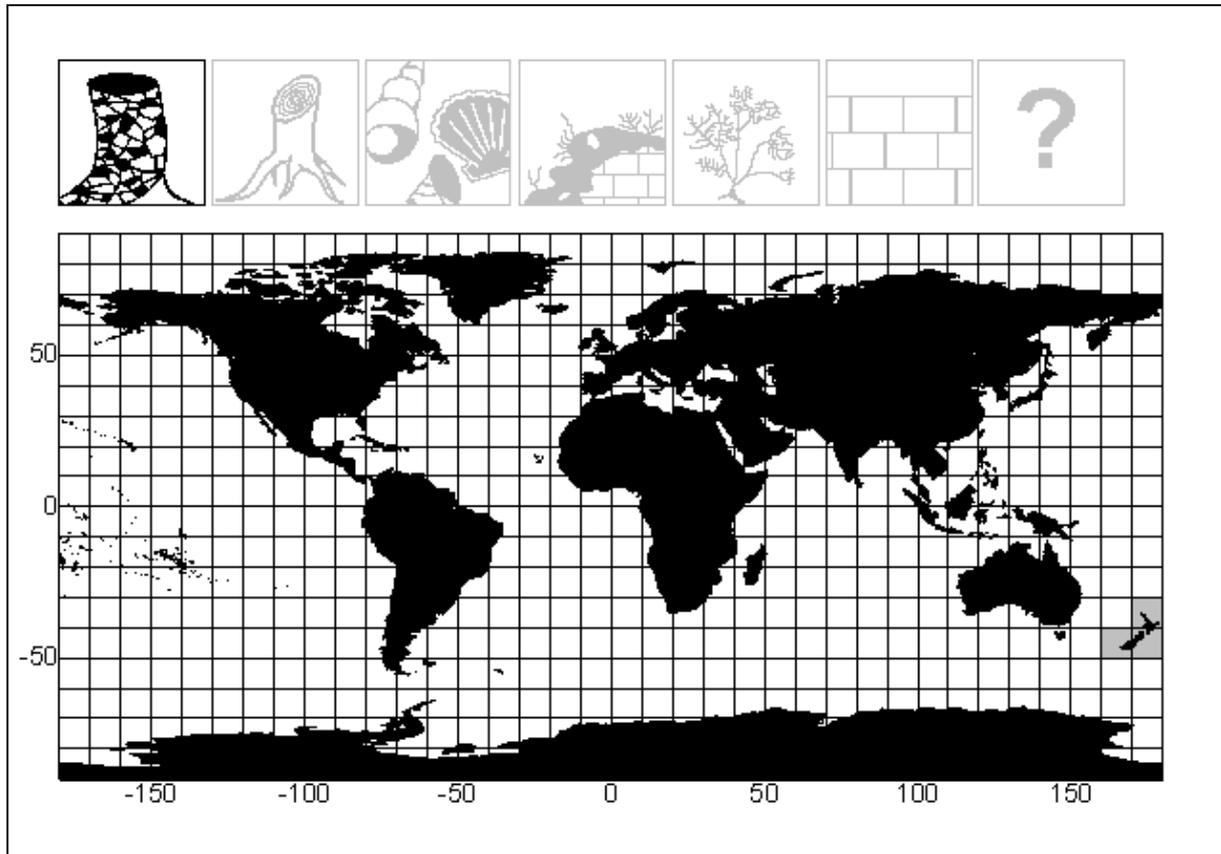


Figure 201 : Répartition biogéographique de *Boccardiella magniovata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : Nouvelle-Zélande (Read, 1975).

Boccardiella occipitalis (Blake, 1983)

Etymologie : Du latin *occipitalis* qui signifie *occiput* (partie postérieure médiane de la tête) ; en raison de la forme caractéristique de cette partie de l'animal chez cette espèce.

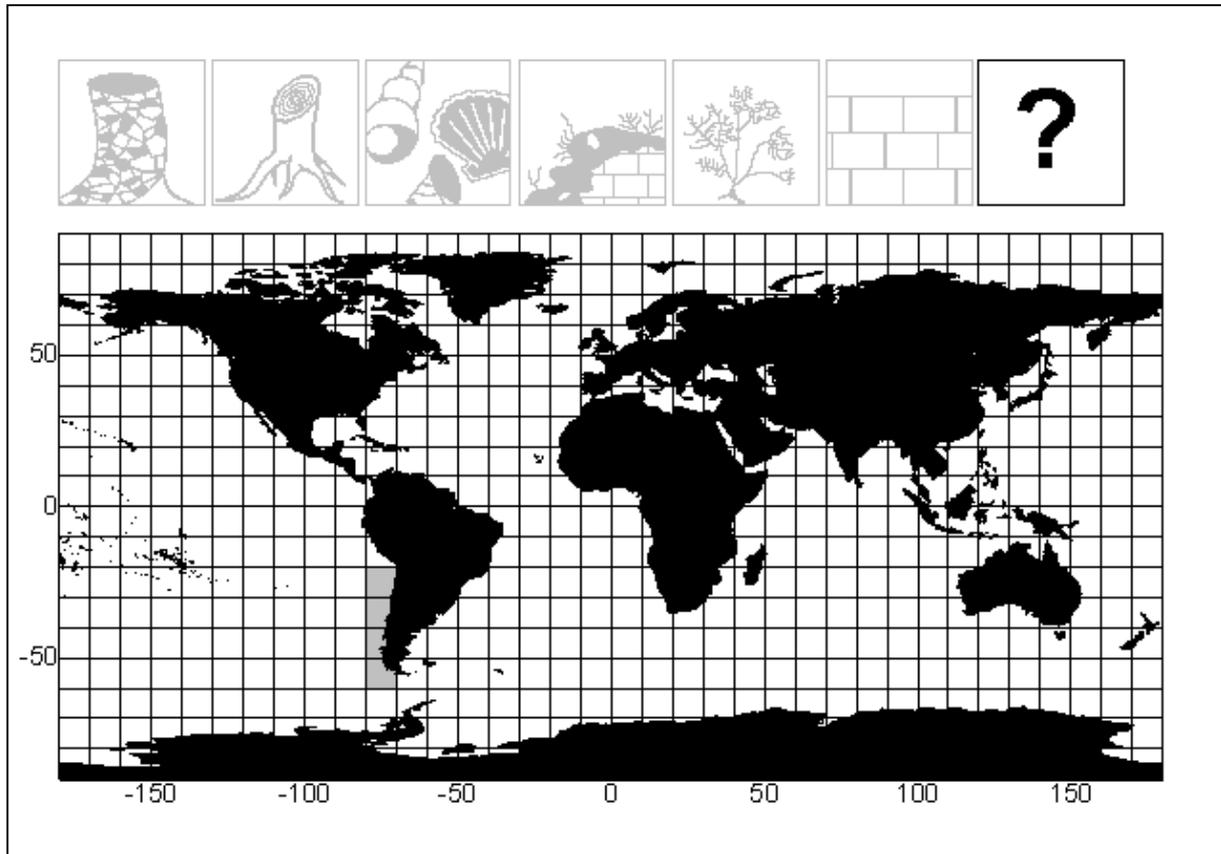


Figure 202 : Répartition biogéographique de *Boccardiella occipitalis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-est : Argentine (Blake, 1983).

Boccardiella truncata (Hartman, 1936a)

Etymologie : Du latin *truncata* qui signifie *tronquée* ; en raison de l'apparence de la tête chez cette espèce.

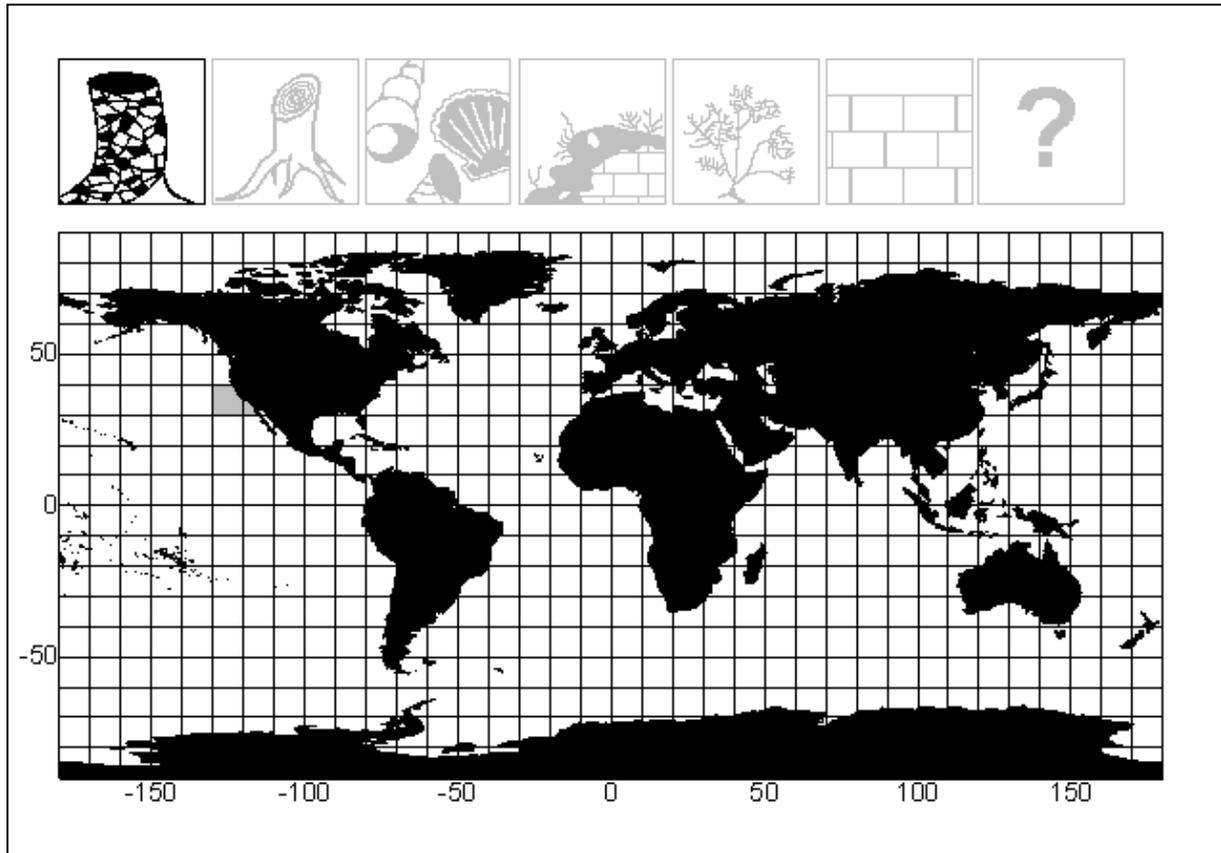


Figure 203 : Répartition biogéographique de *Boccardiella truncata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : Californie (Hartman, 1936a, 1941 ; Light, 1969).

Carazziella calafia (Blake, 1979a)

Etymologie : Ainsi nommée en référence à *Calafia*, légendaire reine amazone noire décrite au XVI^{ème} siècle par l'écrivain espagnol Montalvo dans « Las sergas de Esplandian », et qui régnait sur une île utopique qui n'est autre que la Californie ; car cette espèce a été découverte dans cette région.

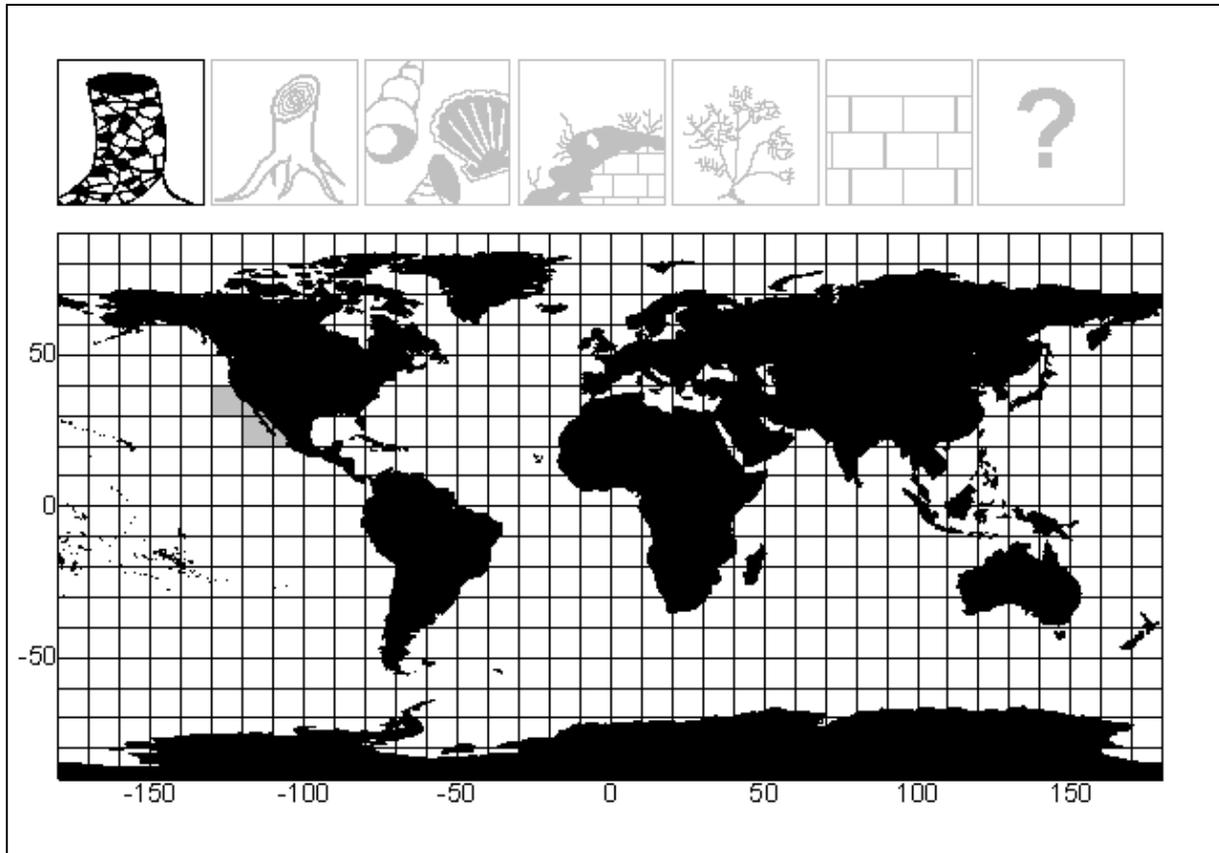


Figure 204 : Répartition biogéographique de *Carazziella calafia*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : Californie (Blake, 1979a ; Blake *et al.*, 1999), Mexique (Blake, 1979a).

Carazziella carrascoi (Blake, 1979a)

Etymologie : Ainsi nommée en hommage à Franklin D. Carrasco, systématicien à l'Instituto de Biologia, qui fournit les spécimens ayant servi à la description de cette espèce.

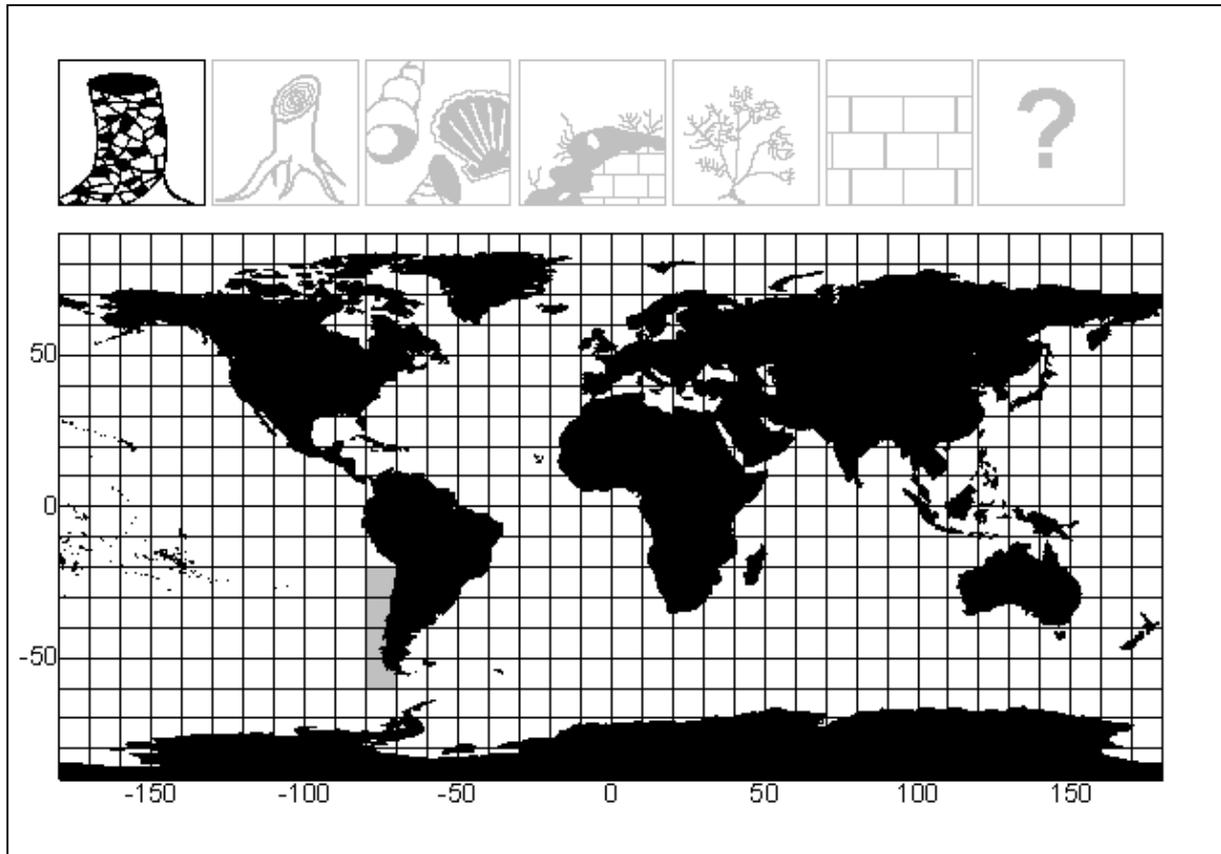


Figure 205 : Répartition biogéographique de *Carazziella carrascoi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-est : Chili (Carrasco, 1976 ; Blake, 1979a, 1983).

Carazziella citrona (Hartman, 1941)

Etymologie : Du latin *citrus* qui signifie *jaune d'ocre* ; en raison de la couleur jaune de cette espèce qui contraste fortement avec son milieu environnant.

Remarque : Cette espèce a été redécrite par Blake (1979a).

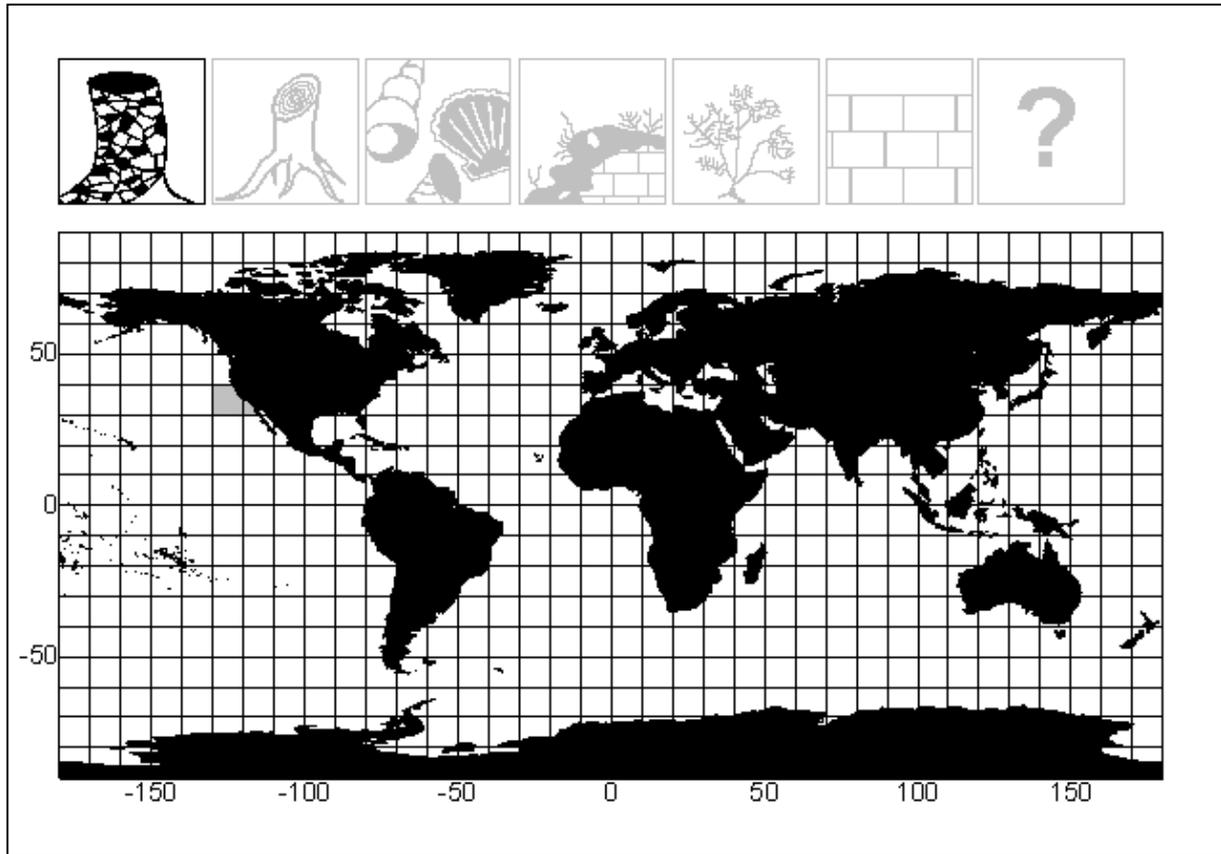


Figure 206 : Répartition biogéographique de *Carazziella citrona*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : Californie (Hartman, 1941 ; Blake, 1979a).

Carazziella hirsutiseta (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *hirsutus* qui signifie *touffu, hérissé* ; en raison de l'aspect des épines tricuspides, hérissées au sommet, particulièrement prononcées à leur apex au niveau du cinquième sétigère chez cette espèce.

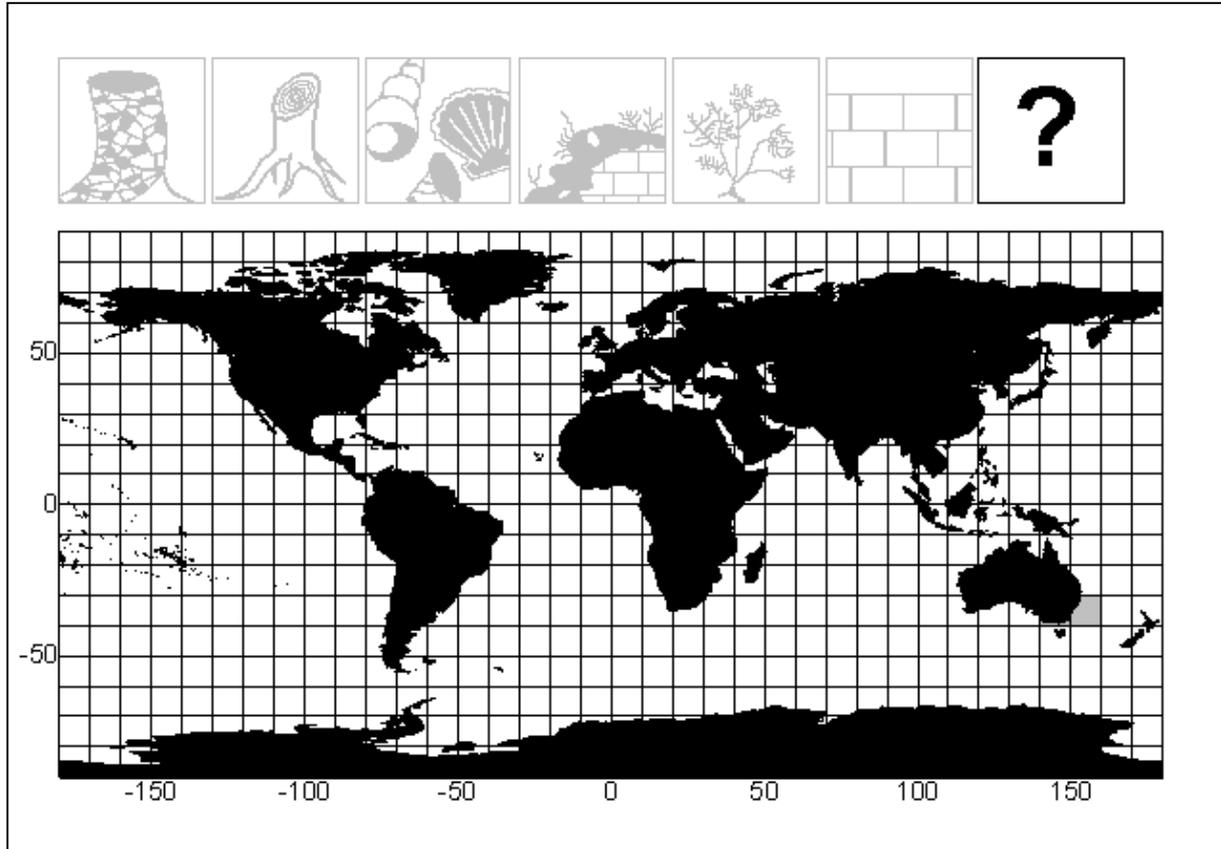


Figure 207 : Répartition biogéographique de *Carazziella hirsutiseta*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Carazziella hobsonae (Blake, 1979a)

Etymologie : Ainsi nommée à la mémoire de Katherine D. Hobson, qui travailla sur les polychètes.

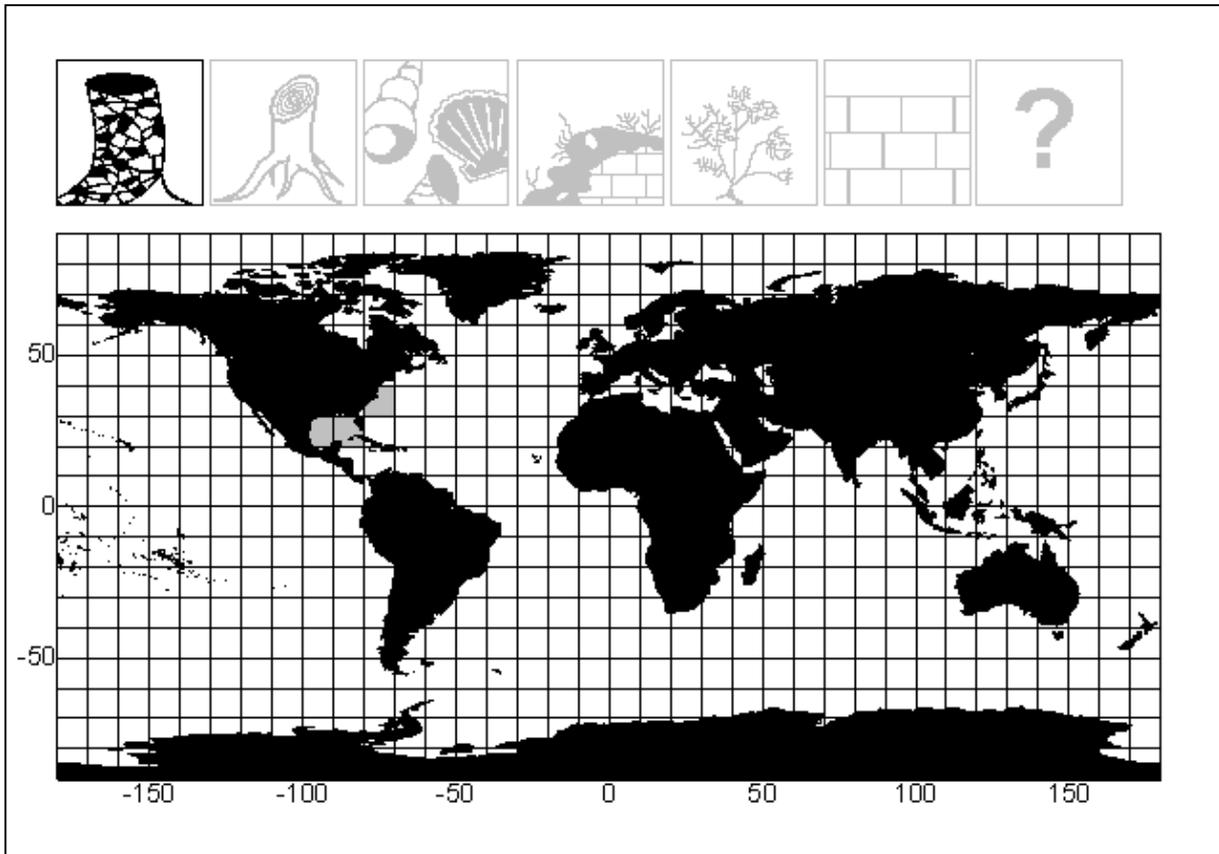


Figure 208 : Répartition biogéographique de *Carazziella hobsonae*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Golfe du Mexique : Floride, Texas (Blake, 1979a) - Atlantique nord-ouest : Caroline du Nord (Maciolek, 1984).

Carazziella hymenobranchiata (Blake *et al.*, 1978)

Etymologie : Du grec humên qui signifie membrane et du grec *brankhia* qui signifie *branchies* ; en raison de l'aspect donné par la fusion des branchies et des lobes notopodiaux chez cette espèce.

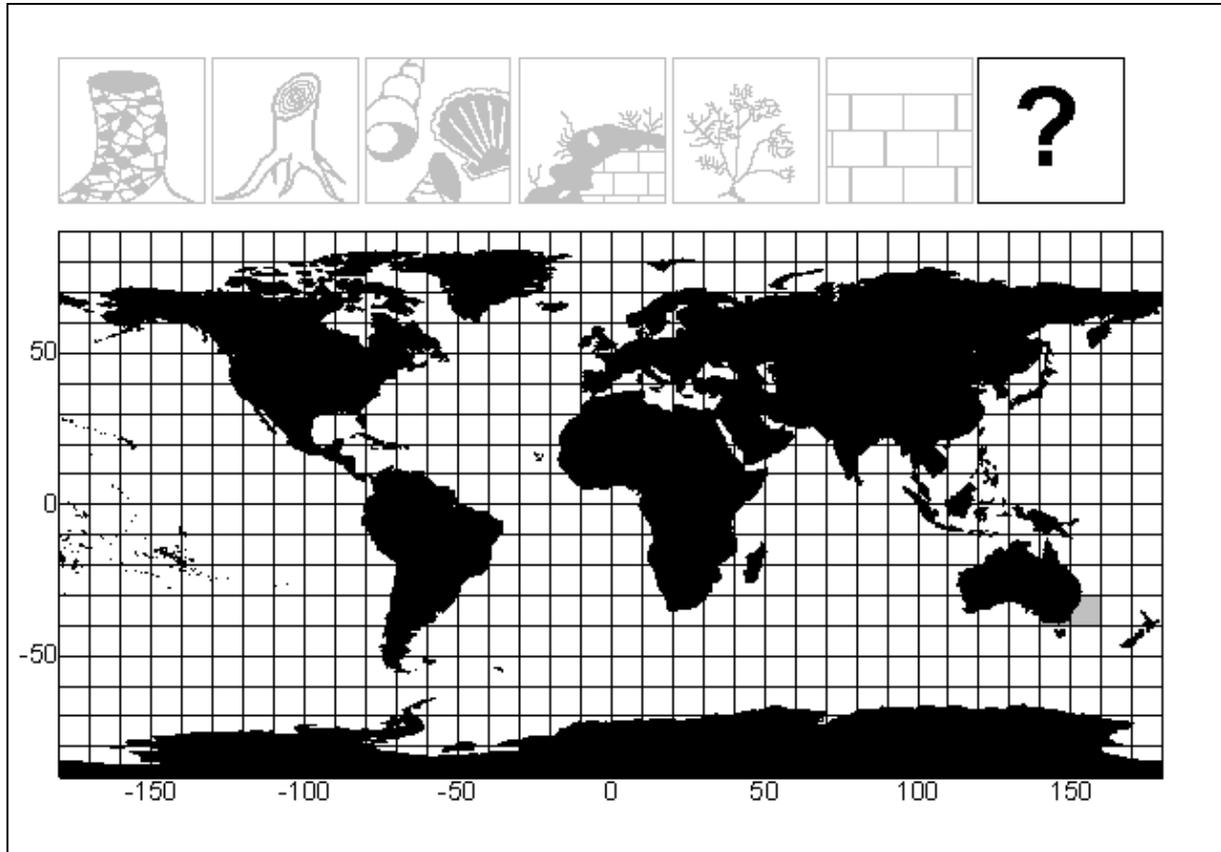


Figure 209 : Répartition biogéographique de *Carazziella hymenobranchiata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Carazziella patagonica (Blake, 1979a)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte en Patagonie, dans le sud de l'Argentine.

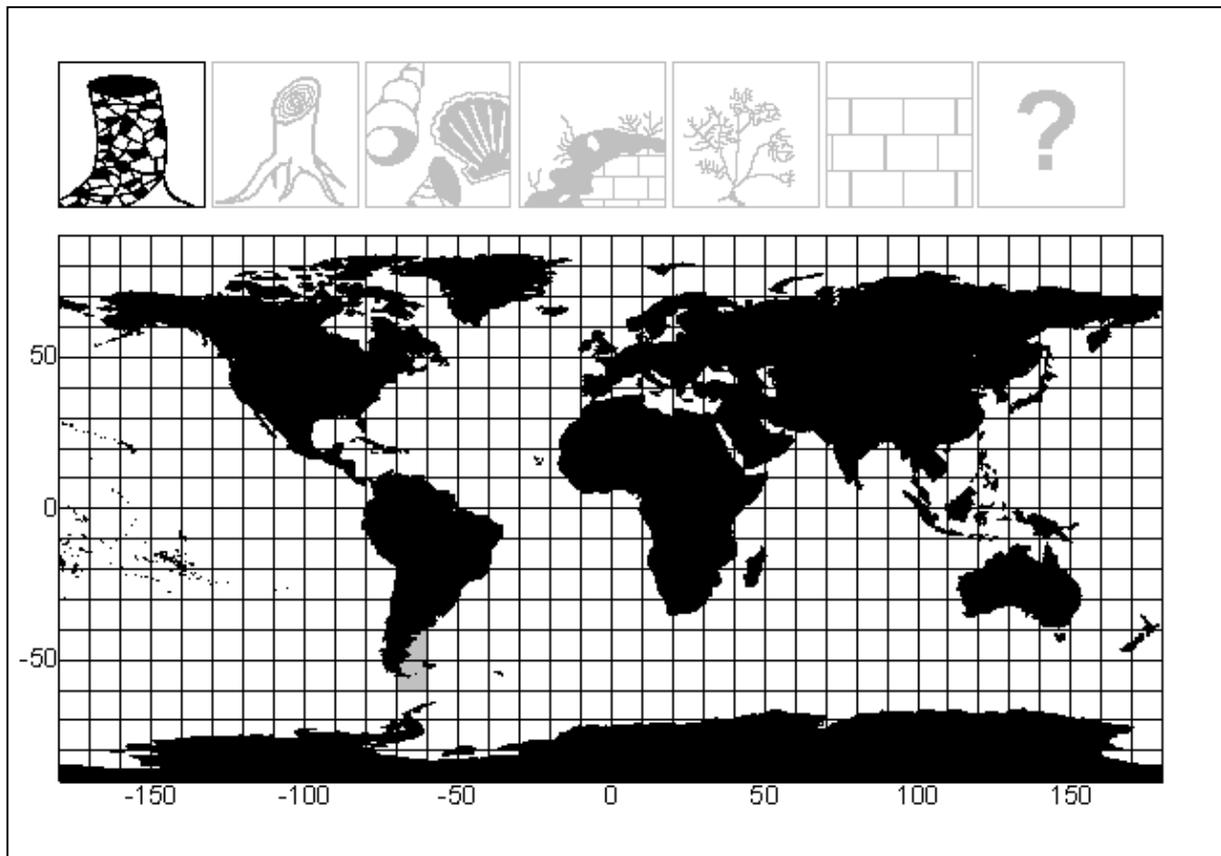


Figure 210 : Répartition biogéographique de *Carazziella patagonica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Atlantique sud-ouest : Argentine (Blake, 1979a, 1983).

Carazziella phillipensis (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : De *Phillip* qui désigne *Port Phillip*, et du latin *ensis* qui signifie *habite* ; car cette espèce a été découverte dans la baie de Port Phillip, dans le sud-est de l'Australie.

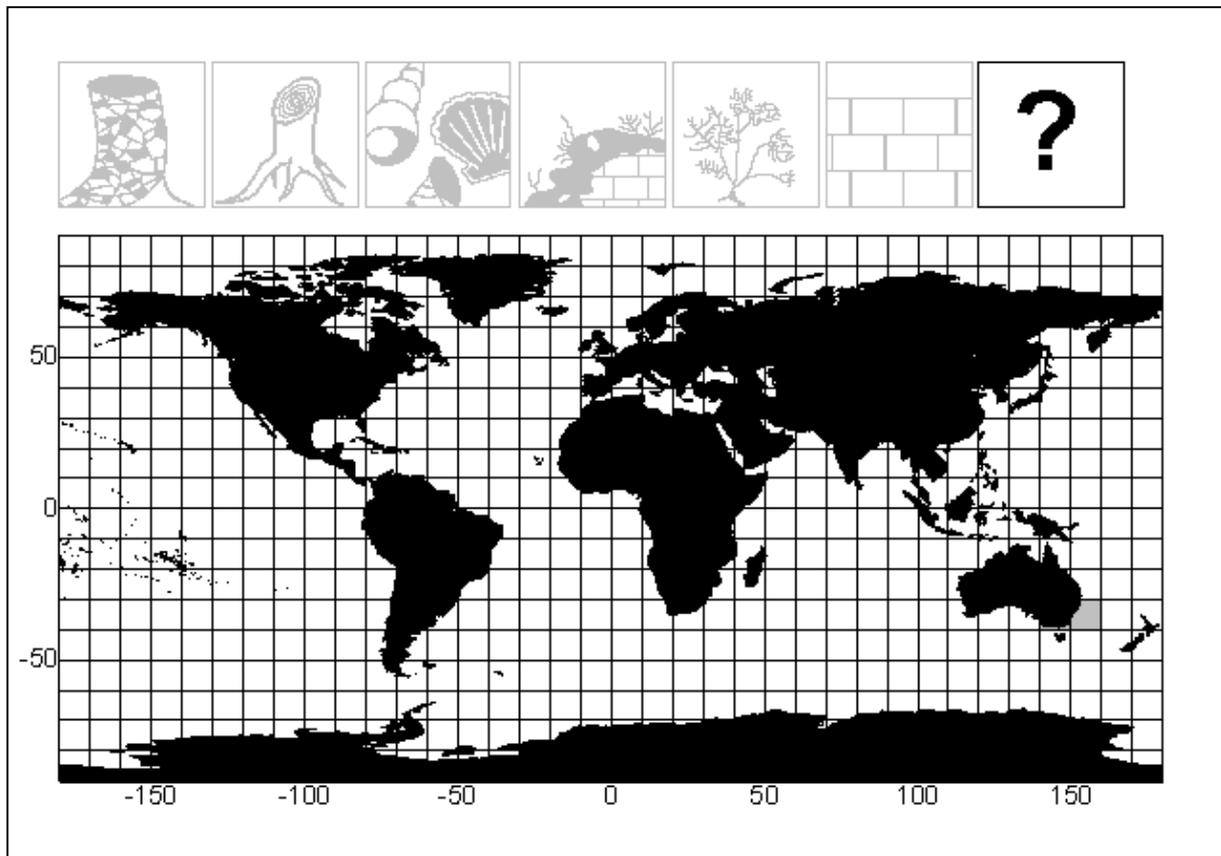


Figure 211 : Répartition biogéographique de *Carazziella phillipensis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Carazziella proberti (Blake, 1984)

Etymologie : En hommage à P.Keith Probert, spécialiste des Polychètes en Nouvelle-Zélande (pays dans lequel cette espèce a été découverte).

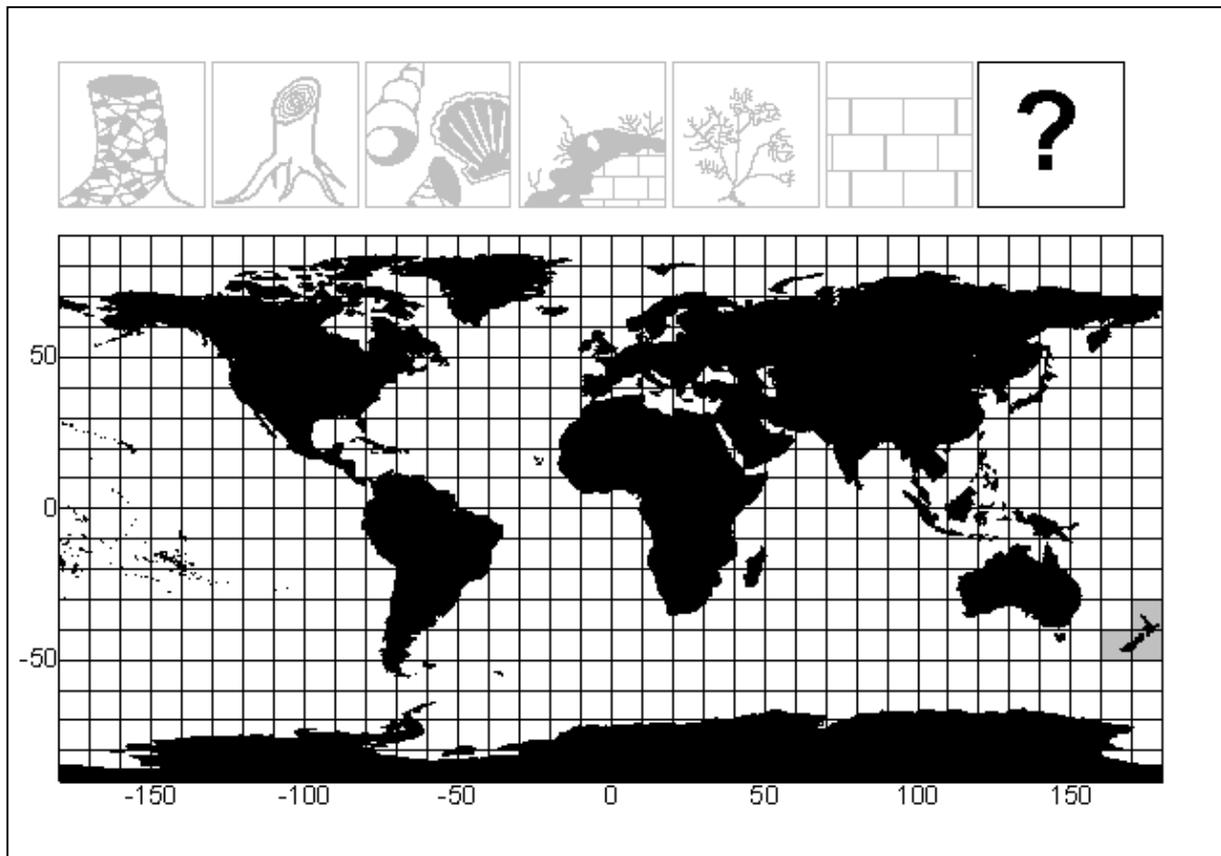


Figure 212 : Répartition biogéographique de *Carazziella proberti*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : Nouvelle-Zélande (Blake, 1984).

Carazziella quadricirrata (Rainer, 1973)

Etymologie : Du latin *quadri* qui signifie à quatre, et du latin *cirrus* qui signifie *qui a les cheveux bouclés* et qui fait références à des cirres ; en raison des quatre courts cirres coniques qui constituent le pygidium chez cette espèce.

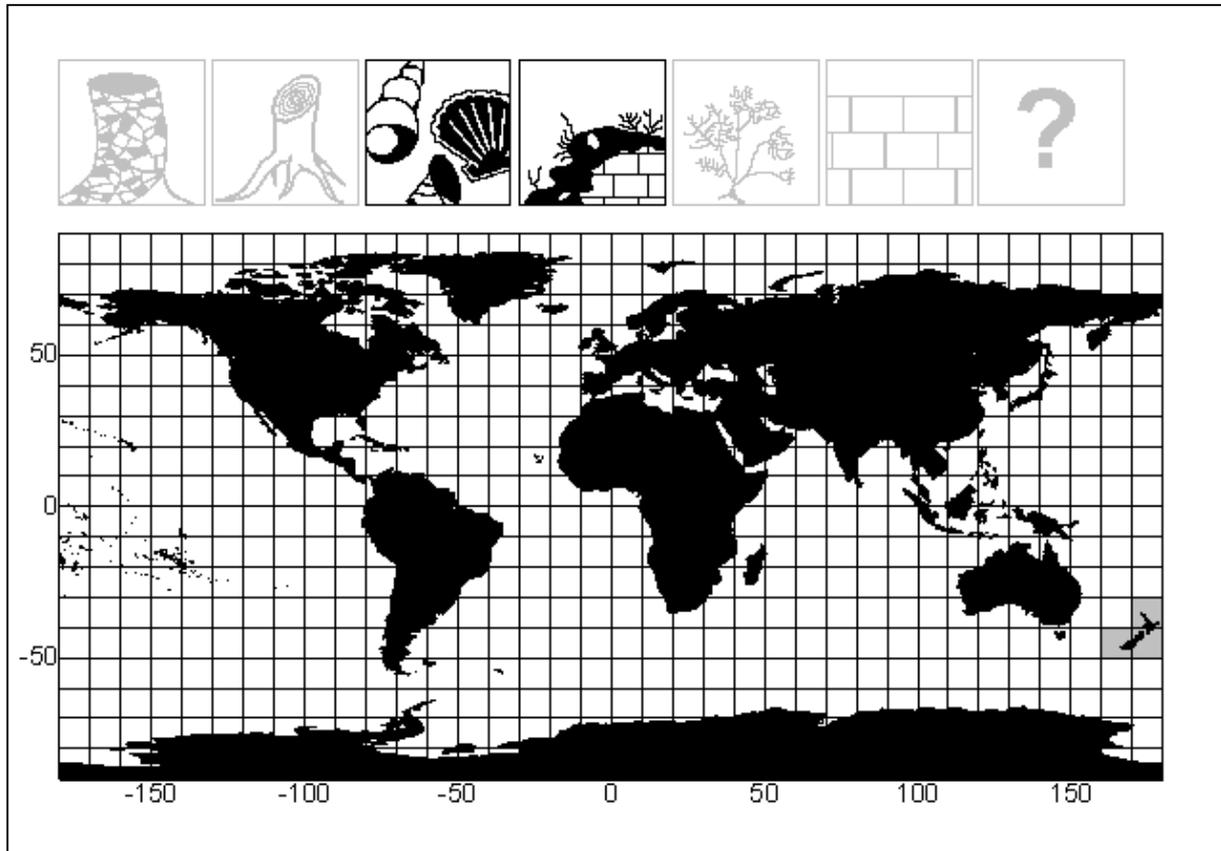


Figure 213 : Répartition biogéographique de *Carazziella quadricirrata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande (Rainer, 1973 ; Read, 1975).

Carazziella reishi (Woodwick, 1964)

Étymologie : Ainsi nommée en hommage à Donald J. Reish qui a collecté le spécimen ayant servi à la description de l'espèce.

Remarque : Cette espèce a été redécrite par Blake en 1979.

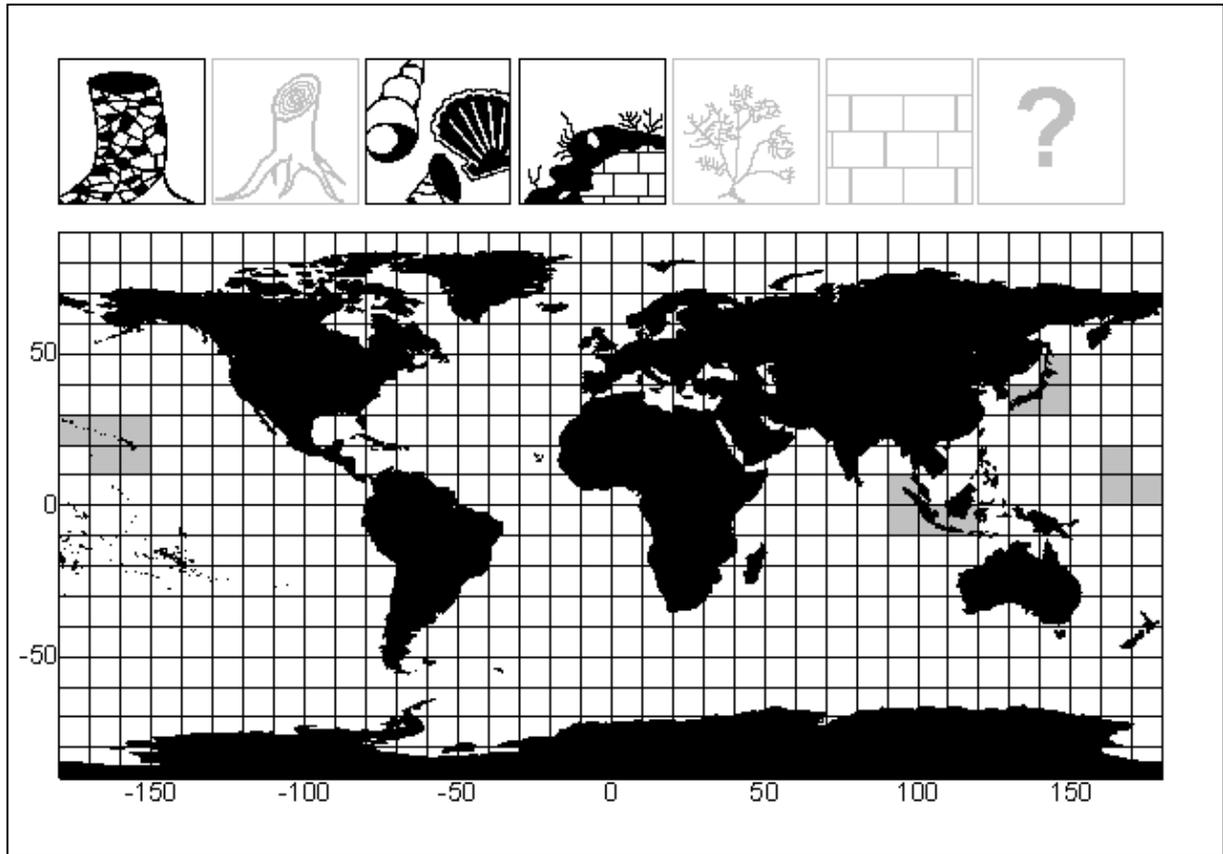


Figure 214 : Répartition biogéographique de *Carazziella reishi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique équatorial ouest** : îles Marshall (Woodwick, 1964 ; Blake, 1979a), Atoll Johnston (Blake, 1979a), Hawaii (Ward, 1981) – **Pacifique nord-ouest** : Japon (Sato-Okoshi, 1999) - **Océan Indien nord-est** : Indonésie (Kohn *et al.*, 1973a).

Carazziella spongilla (Sato-Okoshi, 1998)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte dans une éponge du genre *Spongilla*.

Remarque : Cette espèce vit en eau douce ou saumâtre.

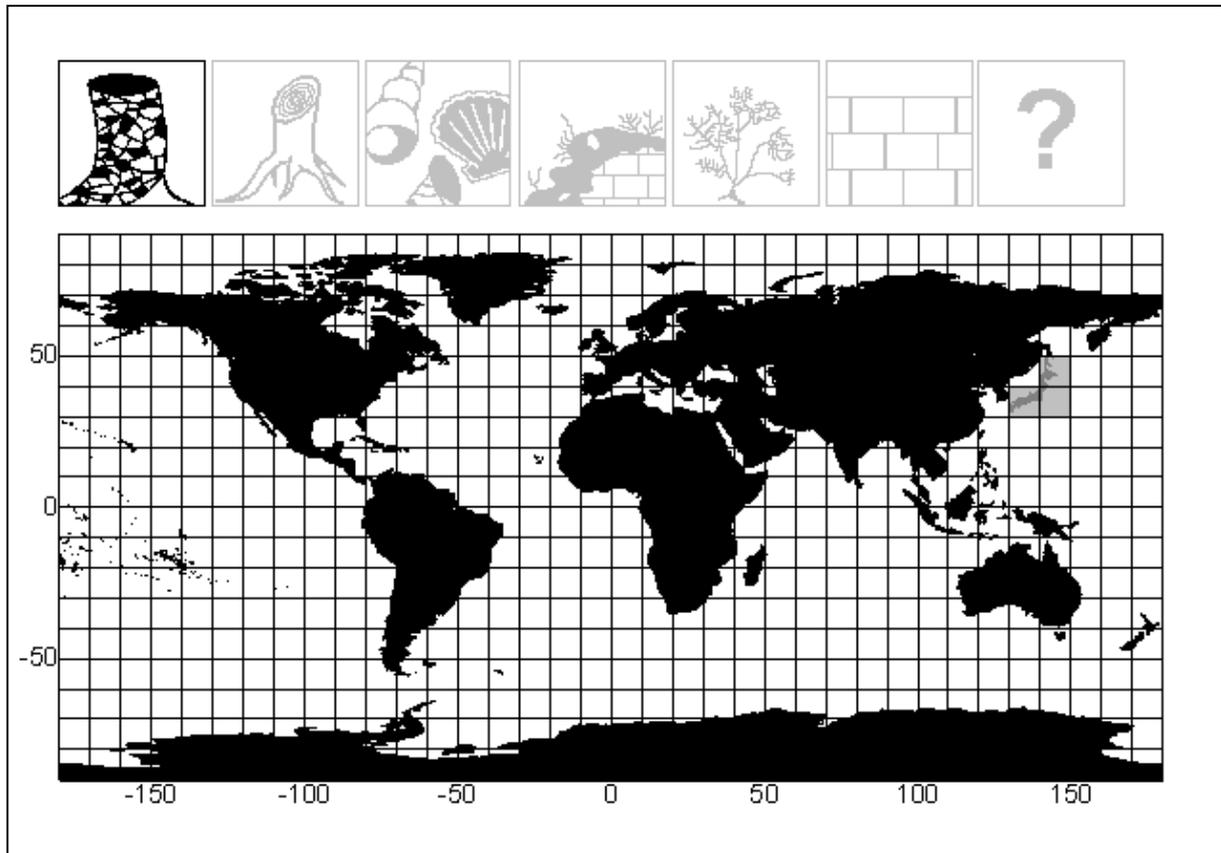


Figure 215 : Répartition biogéographique de *Carazziella spongilla*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Japon (Sato-Okoshi, 1998, 2000).

Carazziella victoriensis (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : De *Victoria* qui désigne la région du même nom, et du latin *ensis* qui signifie *habite* ; car cette espèce a été découverte dans la région de Victoria.

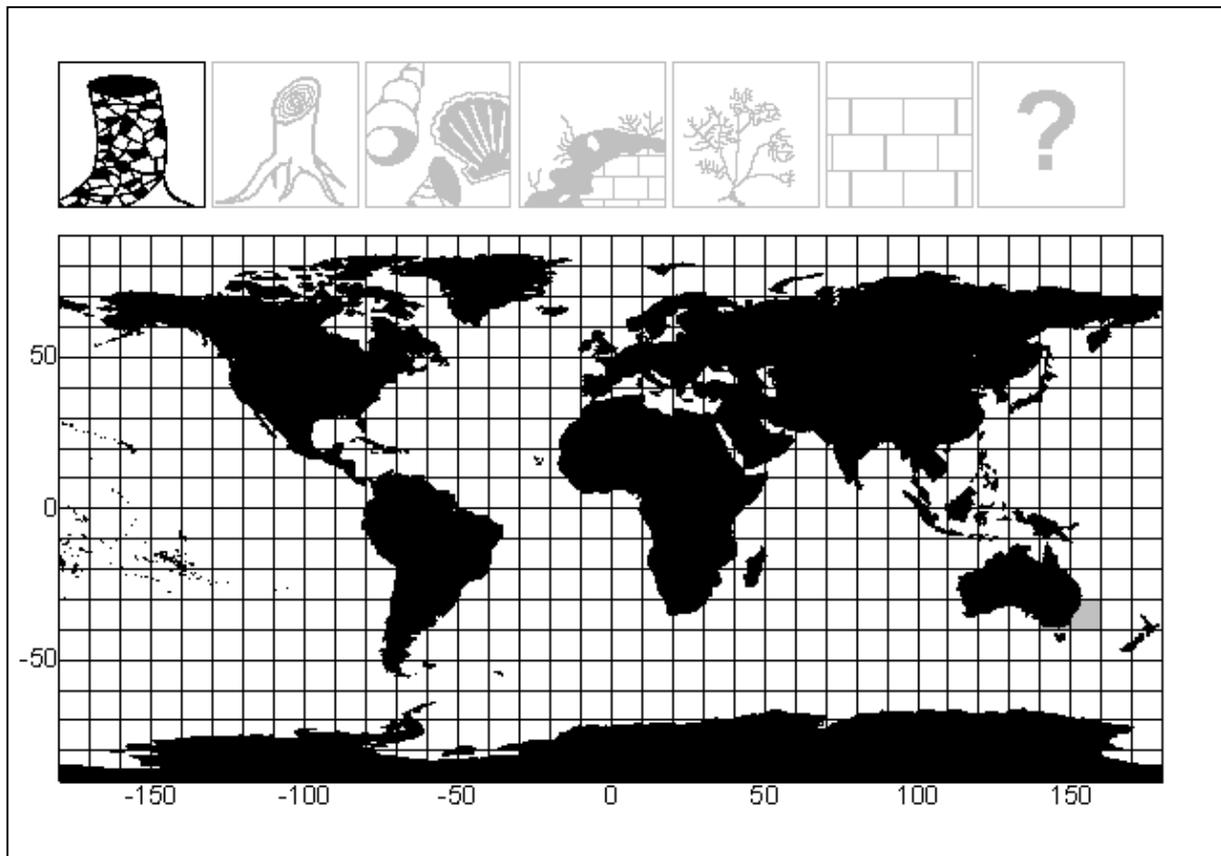


Figure 216 : Répartition biogéographique de *Carazziella victoriensis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978 ; MacFarlane *et al.*, 2001).

Dipolydora aciculata (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *acicula* qui signifie *petite aiguille* ; en raison de la présence d'épines aciculaires postérieures notopodiales et neuropodiales chez cette espèce.

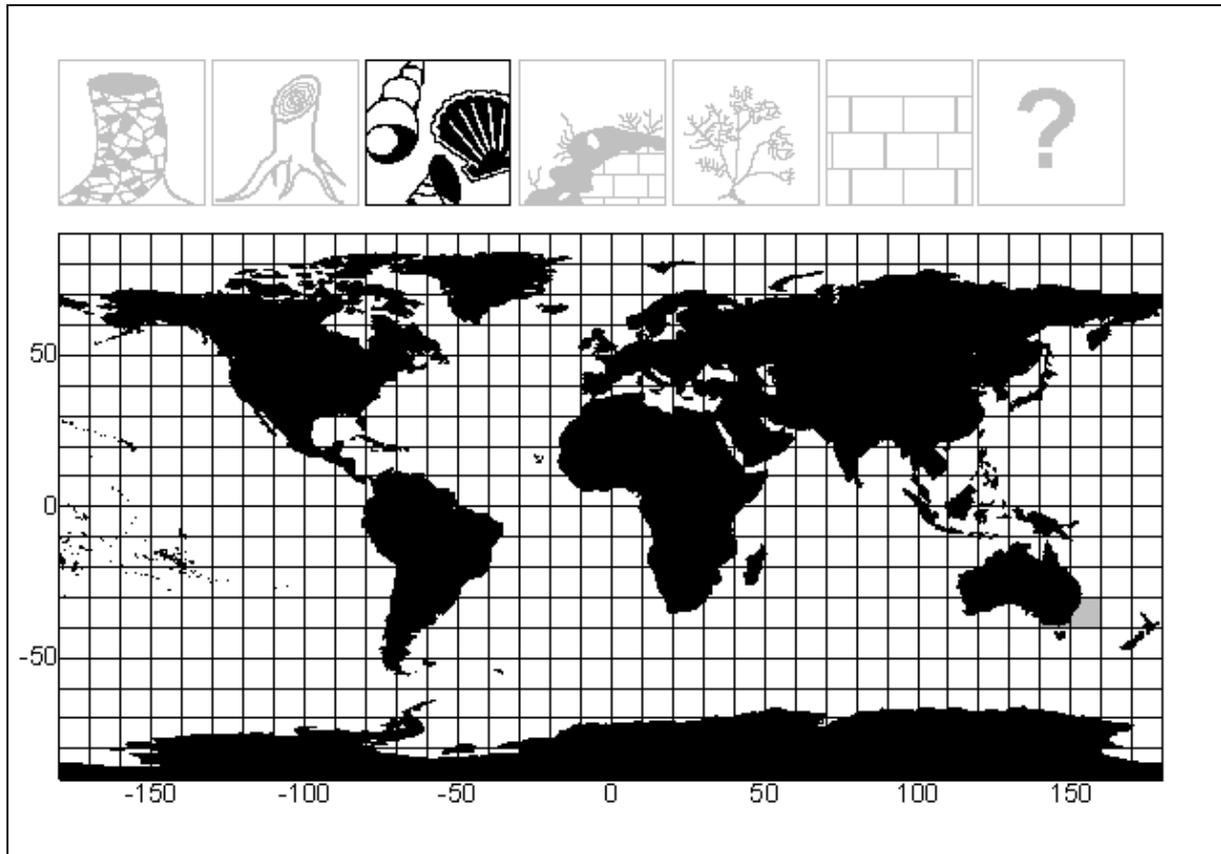


Figure 217 : Répartition biogéographique de *Dipolydora aciculata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Dipolydora akaina (Blake, 1996)

Etymologie : Du grec *akaina* qui signifie *épine* ; en raison des épines qui caractérisent cette espèce.

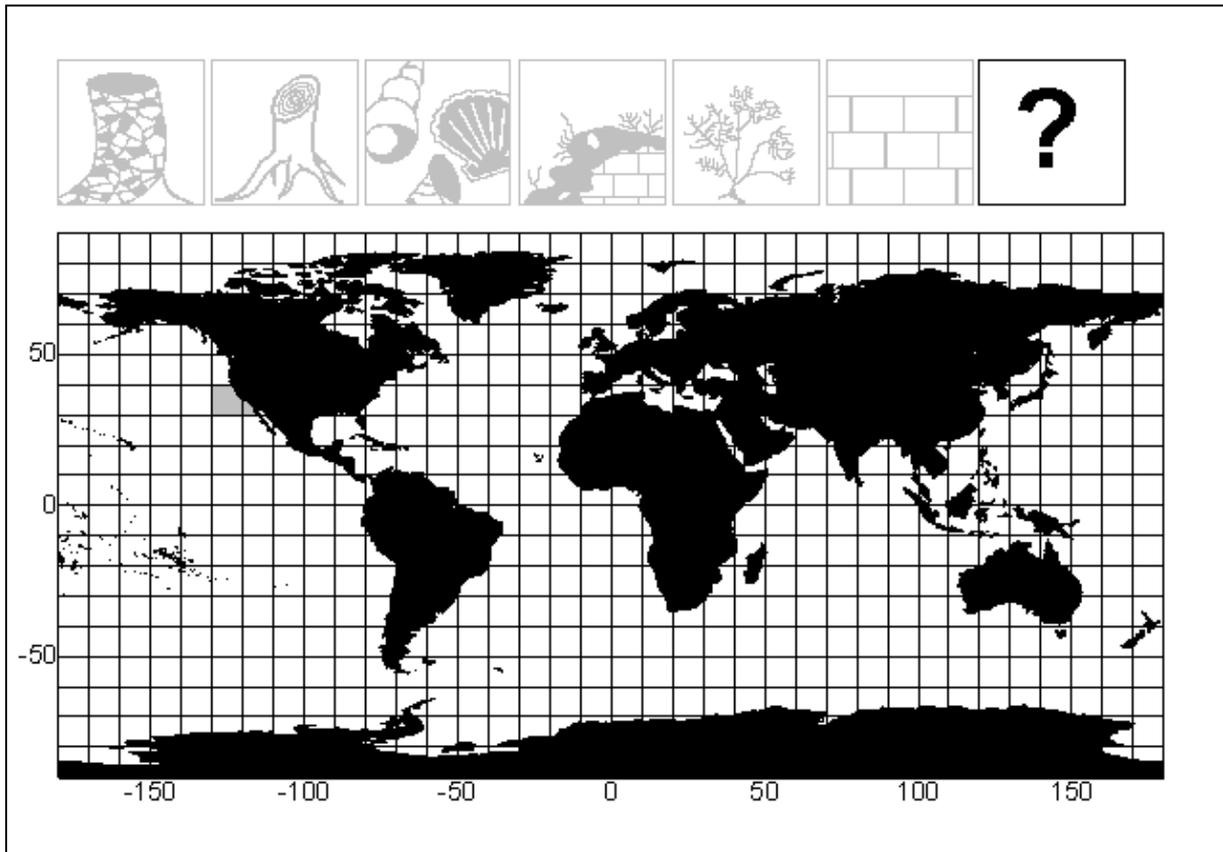


Figure 218 : Répartition biogéographique de *Dipolydora akaina*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : Californie (Blake, 1996).

Dipolydora alborectalis (Radashevsky, 1993)

Etymologie : Du latin *albo* qui signifie *blanc* et du latin *recta* qui signifie *en ligne droite* ; en raison du schéma de pigmentation chez cette espèce.

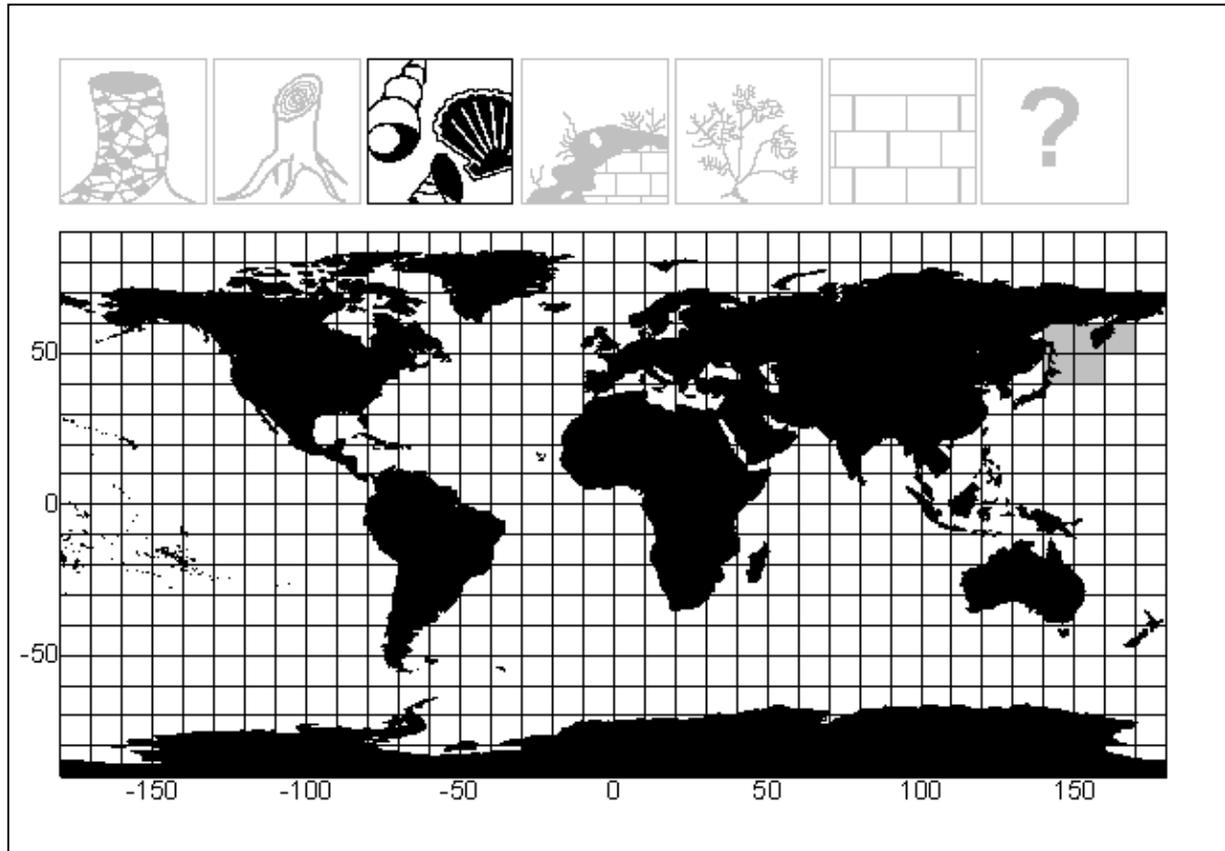


Figure 219 : Répartition biogéographique de *Dipolydora alborectalis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-ouest** : Russie (Radashevsky, 1993 ; collections du Kamchatka Institute of the Ecology and Environment), îles Kouriles (Radashevsky, 1994a, b), Japon (Sato-Okoshi, 1999) – **Mer d'Okhotsk** : Japon (Mori *et al.*, 1985 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990a).

Dipolydora antonbruunae (Blake, 1983)

Etymologie : Du nom du navire de recherche Anton Bruun (en hommage à la mémoire du biologiste marin danois du même nom, spécialiste des grands fonds) grâce auquel cette espèce fut découverte.

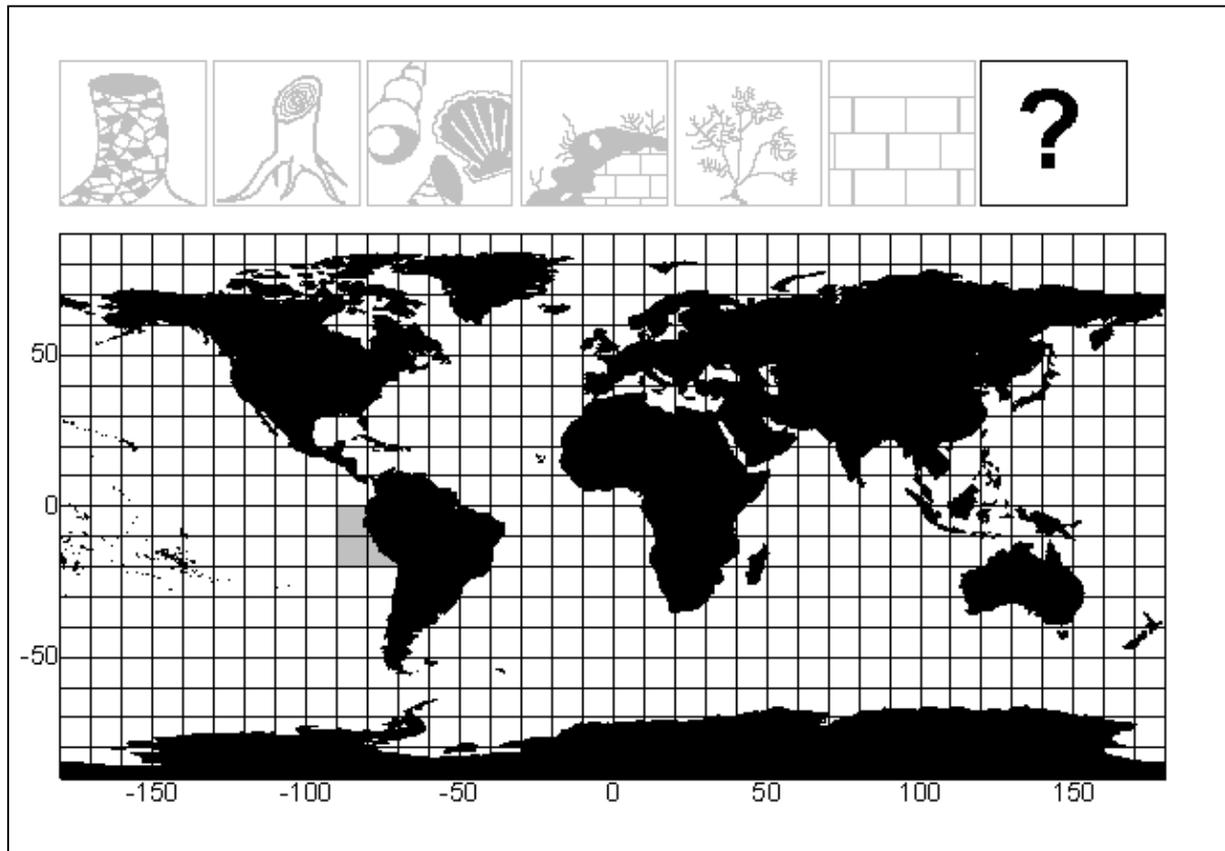


Figure 220 : Répartition biogéographique de *Dipolydora antonbruunae*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-est : Pérou (Blake, 1983).

Dipolydora barbilla (Blake, 1980)

Etymologie : De l'espagnol *barbilla* qui signifie *barbillon* ; en raison de la présence de barbillons sur les épines aciculaires notopodiales des sétigères postérieurs chez cette espèce.

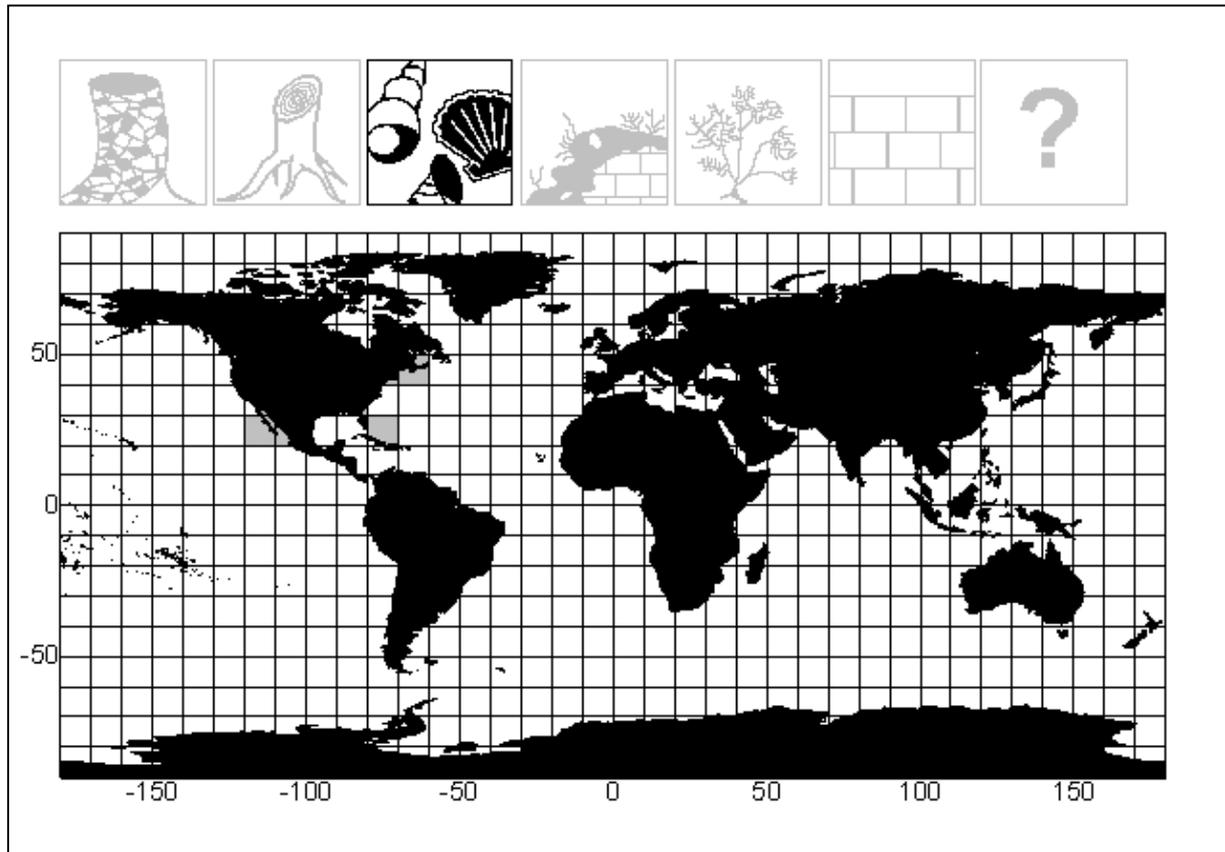


Figure 221 : Répartition biogéographique de *Dipolydora barbilla*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Mexique (Blake, 1980) – **Atlantique nord-ouest** : Massachusetts, Delaware, Virginie, Floride (Maciolek, 1984).

Dipolydora bidentata (Zachs, 1933)

Etymologie : Du latin *bi* qui signifie *deux fois*, et du latin *dentata* qui signifie *dentée* ; en raison de la présence de soies bidentées chez cette espèce (la plupart des polydore possèdent des soies bidentées).

Synonymie : L'espèce décrite par Buzhinskaja (1971) sous le nom de *Polydora ciliata possjetica* (ainsi nommée en raison de sa découverte dans la baie de Possjet en Mer du Japon) a été mise en synonymie avec *Dipolydora bidentata* par Radashevsky (1993). L'espèce décrite par Blake et Woodwick (1972) sous le nom de *Polydora convexa* (du latin *convexa* qui signifie *courbée*) a été mise en synonymie avec *Dipolydora bidentata* par Sato-Okoshi (1999).

Remarque : Cette espèce a d'abord été décrite sous le nom de *Polydora flava bidentata*, puis elle a été élevée au rang d'espèce par Radashevsky (1993).

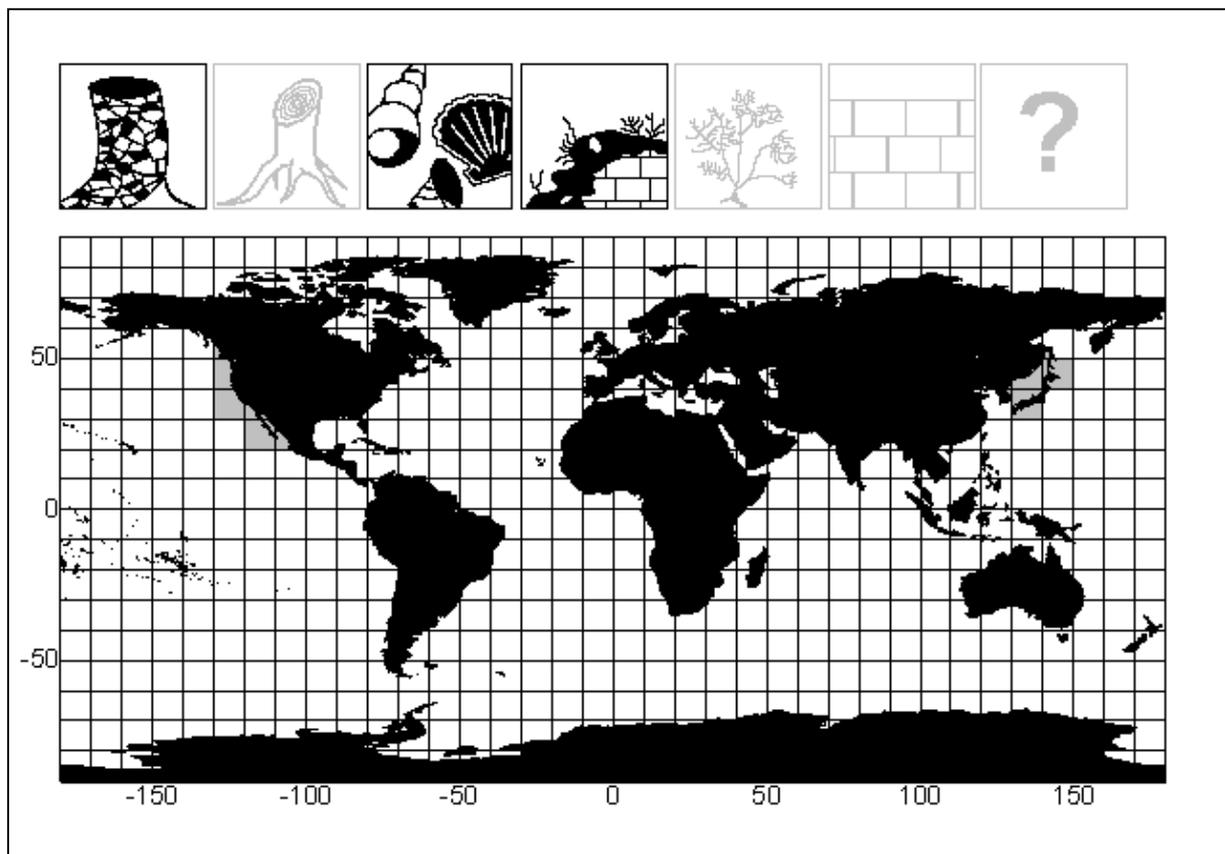


Figure 222 : Répartition biogéographique de *Dipolydora bidentata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer du Japon** : Japon (Zachs, 1933 ; Radashevsky, 1993 ; Sato-Okoshi, 1999), Russie (Anonyme, 1971 ; Buzhinskaja, 1971) – **Mer d’Okhotsk** : Japon (Sato-Okoshi, 1994) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Sato-Okoshi *et al.*, 1990a ; Sato-Okoshi, 1999) – **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Sato-Okoshi *et al.*, 2000), Californie (Blake *et al.*, 1972), Mexique (Blake, 1980).

Dipolydora bifurcata (Blake, 1981)

Etymologie : Du latin *bi* qui signifie *deux fois*, et du latin *furca* qui signifie *fourche* ; en raison de l'apparence que donnent les quatre grosses épines courbées aux notopodes postérieurs de cette espèce.

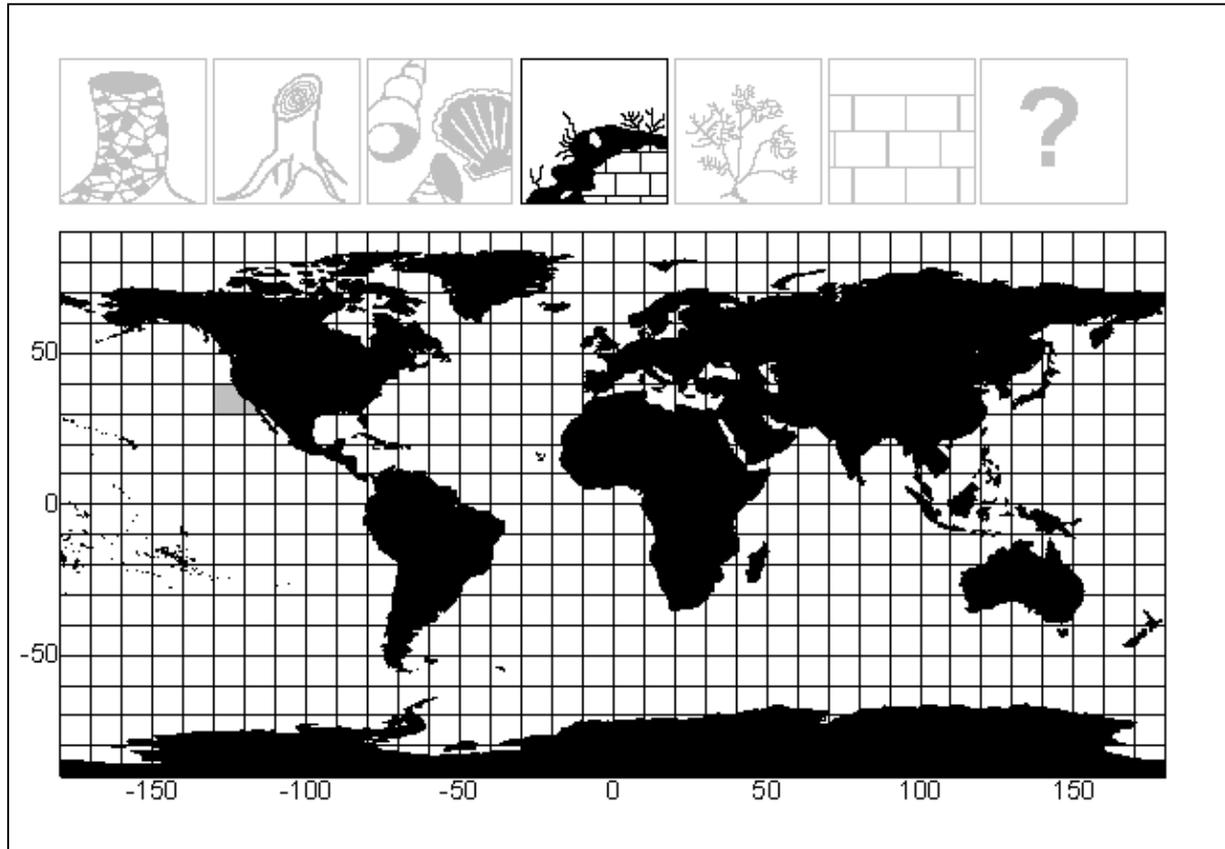


Figure 223 : Répartition biogéographique de *Dipolydora bifurcata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : Californie (Blake, 1981).

Dipolydora blakei (Maciolek, 1984)

Etymologie : Ainsi nommée en hommage à James A. Blake, qui a décrit de nombreuses espèces de polydores et qui est le mari de Nancy J. Maciolek, qui a découvert cette espèce.

Synonymie : Cette espèce ne différerait de *Dipolydora armata* que par son mode de vie. Par conséquent elle en est peut être un synonyme (Bick, 2001).

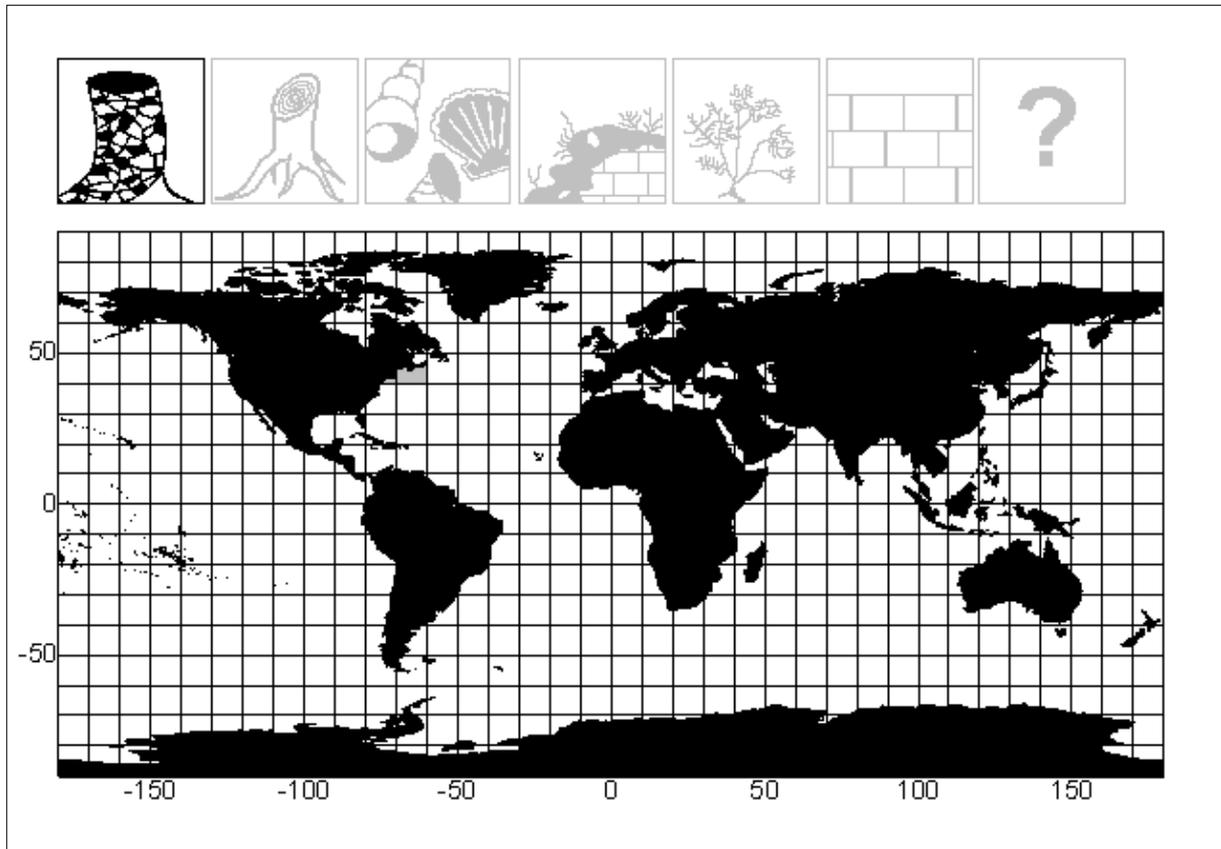


Figure 224 : Répartition biogéographique de *Dipolydora blakei*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-ouest** : Nouvelle-Angleterre (Hartman, 1965 ; Hartman *et al.*, 1971 ; Maciolek, 1984).

Dipolydora capensis (Day, 1955)

Etymologie : De l'anglais *Cape*, qui désigne *Le Cap*, en Afrique du Sud, et du latin *ensis* qui signifie *habite* ; car cette espèce a été découverte dans la région de Le Cap.

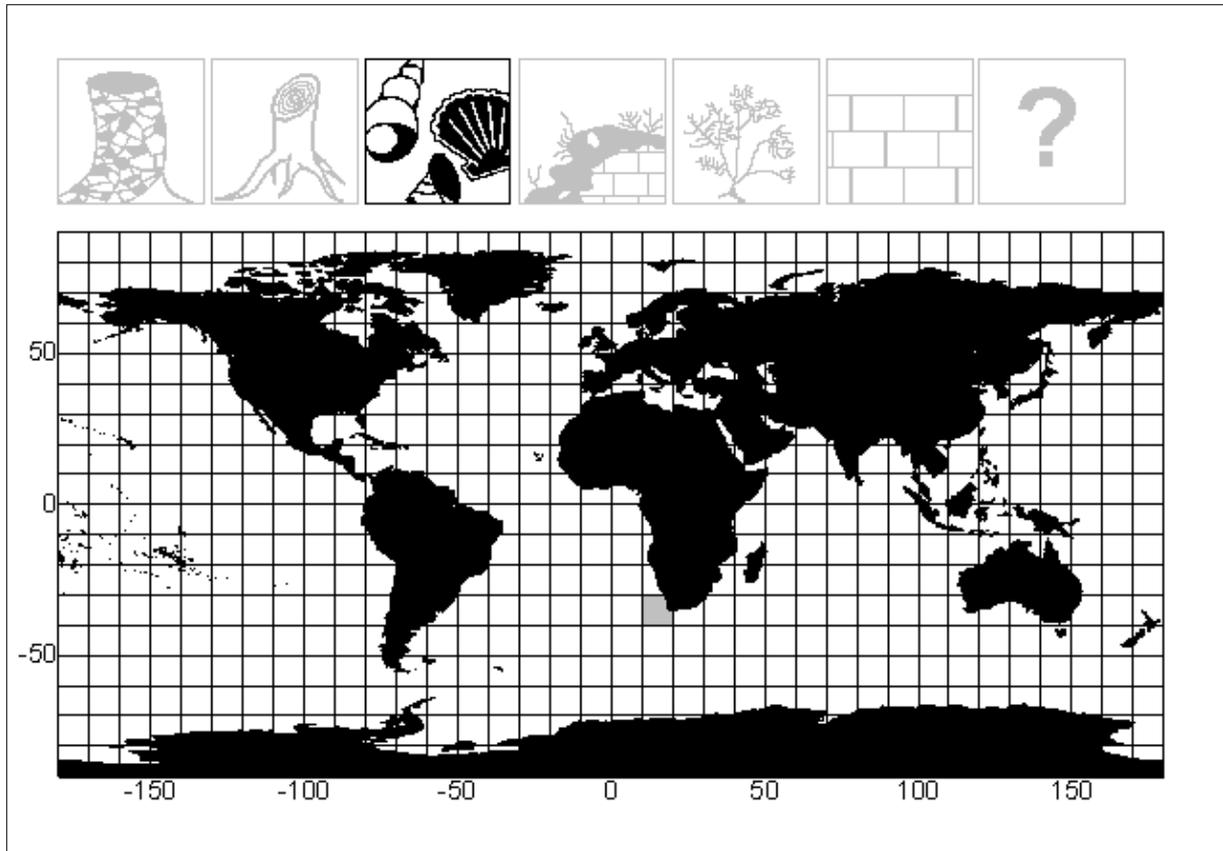


Figure 225 : Répartition biogéographique de *Dipolydora capensis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Atlantique sud-est : Afrique du Sud (Day, 1955, 1961, 1963a).

Dipolydora cardalia (Berkeley, 1927)

Etymologie : Du grec *kardia* qui signifie *cœur* ; en raison de la forme du pygidium de cette espèce qui évoque un cœur.

Synonymies : L'espèce décrite par les Berkeley (1936) sous le nom de *Polydora socialis plena* (du latin *plena* qui signifie *pleine*) puis élevée au rang d'espèce (voir Foster, 1971) a été mise en synonymie avec *Dipolydora cardalia* par Radashevsky (1993). L'espèce décrite par Annenkova (1938) sous le nom de *Polydora flava söderströemi* (en hommage au zoologiste Adolf Söderström), puis qu'il a élevé au rang d'espèce sous le nom de *Polydora soederstroemi*, a été mise en synonymie avec *Dipolydora cardalia* par Radashevsky (1993).

Remarque : Cette espèce a été redécrite par Blake (1979b).

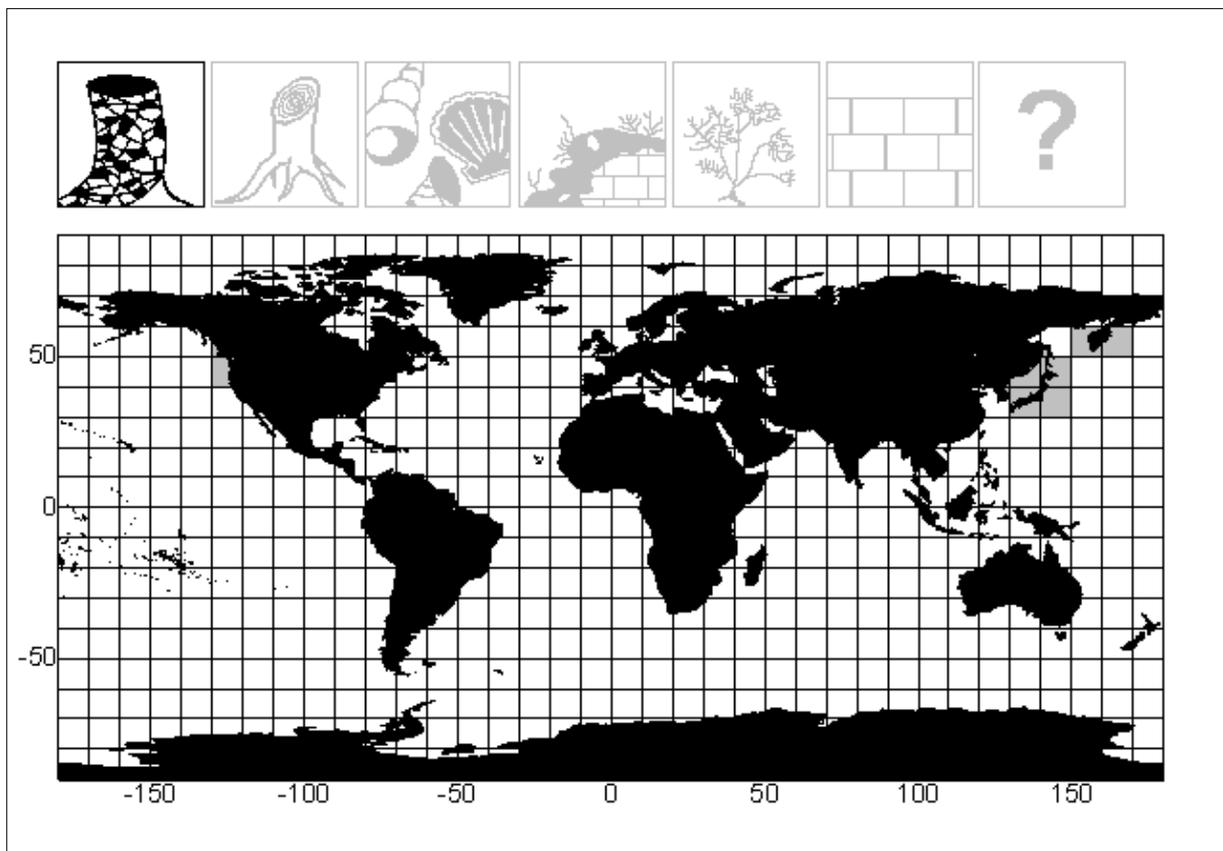


Figure 226 : Répartition biogéographique de *Dipolydora cardalia*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Berkeley, 1927 ; Berkeley *et al.*, 1936 ; Hobson *et al.*, 1981), Washington (Hobson *et al.*, 1981) – **Pacifique nord-ouest** : Japon (Sato-Okoshi, 2000), Russie (collections du Kamchatka Institute of the Ecology and Environment) – **Mer du Japon** : Russie (Annenkova, 1938 ; Belan, 1999).

Dipolydora carunculata (Radashevsky, 1993)

Etymologie : Du latin *caruncula* qui signifie *caroncule* ; en raison de l'existence d'une caroncule qui caractérise cette espèce.

Synonymie : La proposition de mise en synonymie de cette espèce avec *Dipolydora socialis* par Blake (1996) n'a pas été retenue.

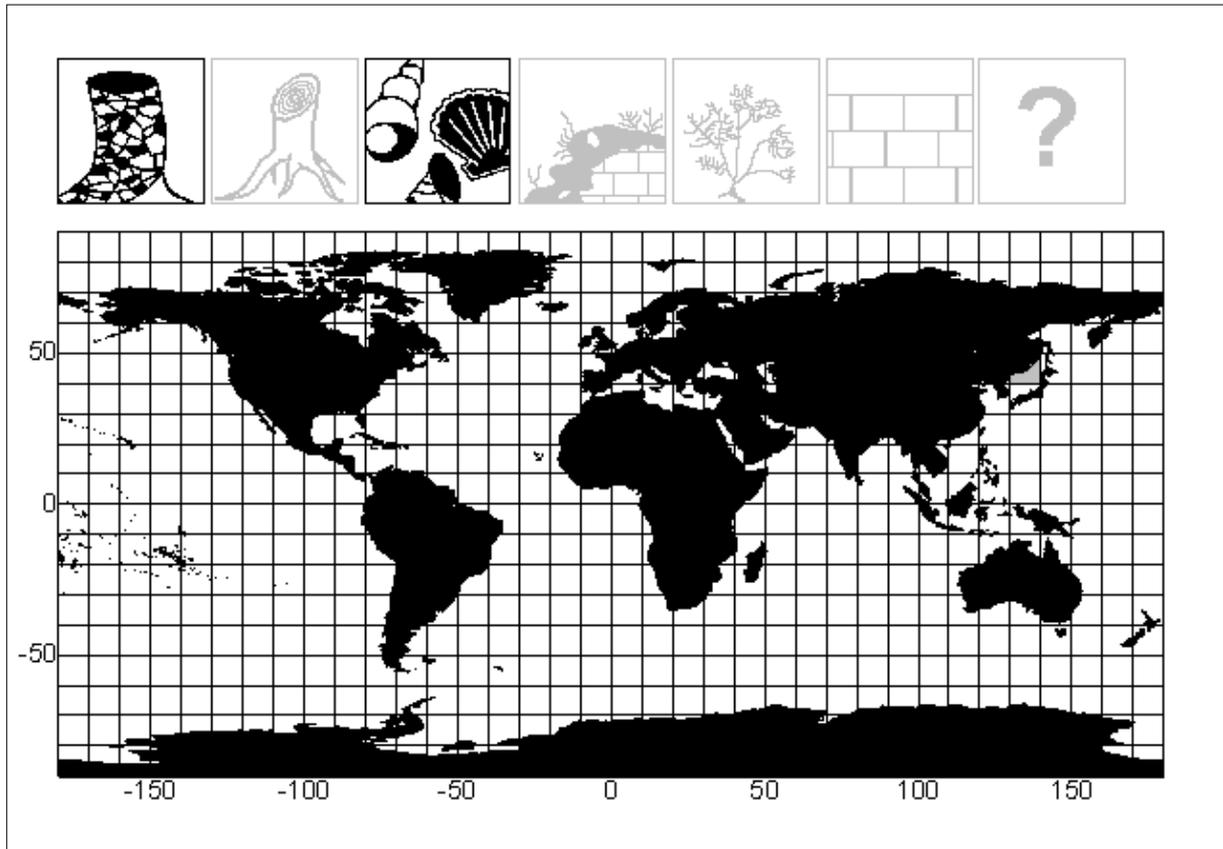


Figure 227 : Répartition biogéographique de *Dipolydora carunculata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Mer du Japon : Russie (Radashevsky, 1993 ; Manchenko *et al.*, 2002).

Dipolydora commensalis (Andrews, 1891b)

Etymologie : Du latin *cum* qui signifie *avec*, et du latin *mensa* qui signifie *table* ; car cette espèce vit en commensale avec des bernard-l'ermite

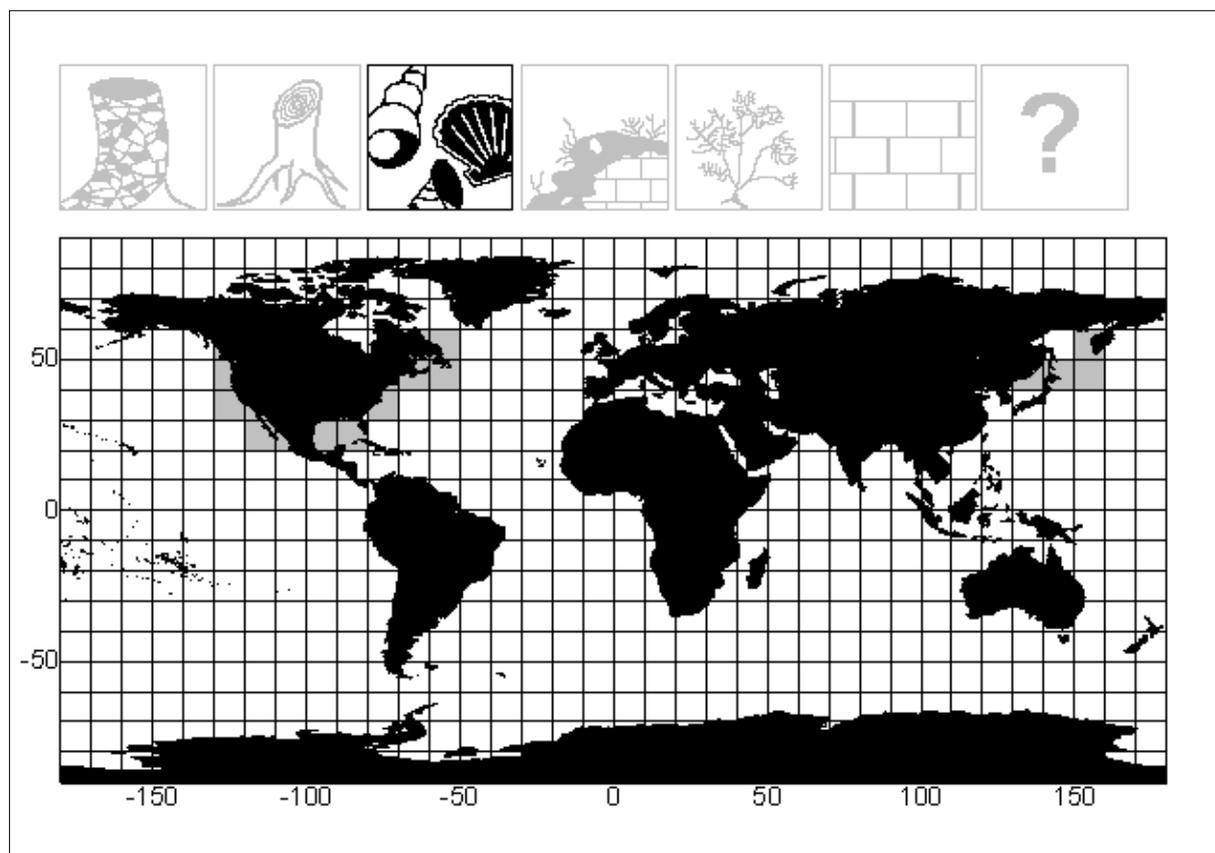


Figure 228 : Répartition biogéographique de *Dipolydora commensalis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-ouest** : Canada (Berkeley *et al.*, 1956a, b), Maine (Blake, 1969a, b, 1971), Massachusetts (Blake, 1971), Baie de Chesapeake (Cowles, 1931 ; ICPRB, 1998), Connecticut (Hatfield, 1965 ; Blake, 1971), New Jersey (Williams *et al.*, 1997 ; McDermott, 2001), Caroline du Nord (Andrews, 1891b, a ; Hartman, 1945 ; Wells *et al.*, 1964a ; Blake, 1969a, 1971) – **Golfe du Mexique** (Foster, 1971) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Berkeley, 1927, 1968 ; Berkeley *et al.*, 1936 ; Hobson *et al.*, 1981), Washington (Hobson *et al.*, 1981), Californie (Hartman, 1941, 1969 ; Woodwick, 1963a, b ; Blake, 1969b), Mexique (Hartman, 1941 ; Rioja, 1943) - **Pacifique nord-ouest** : îles Kouriles (Radashevsky, 1994a) – **Mer du Japon** : Russie (Annenkova, 1938 ; Uschakov, 1955 ; Radashevsky, 1989 ; Durkina *et al.*, 2000).

Dipolydora concharum (Verrill, 1880)

Etymologie : Du latin *concha* qui signifie *coquillage* ; car cette espèce a été découverte dans une coquille de mollusque.

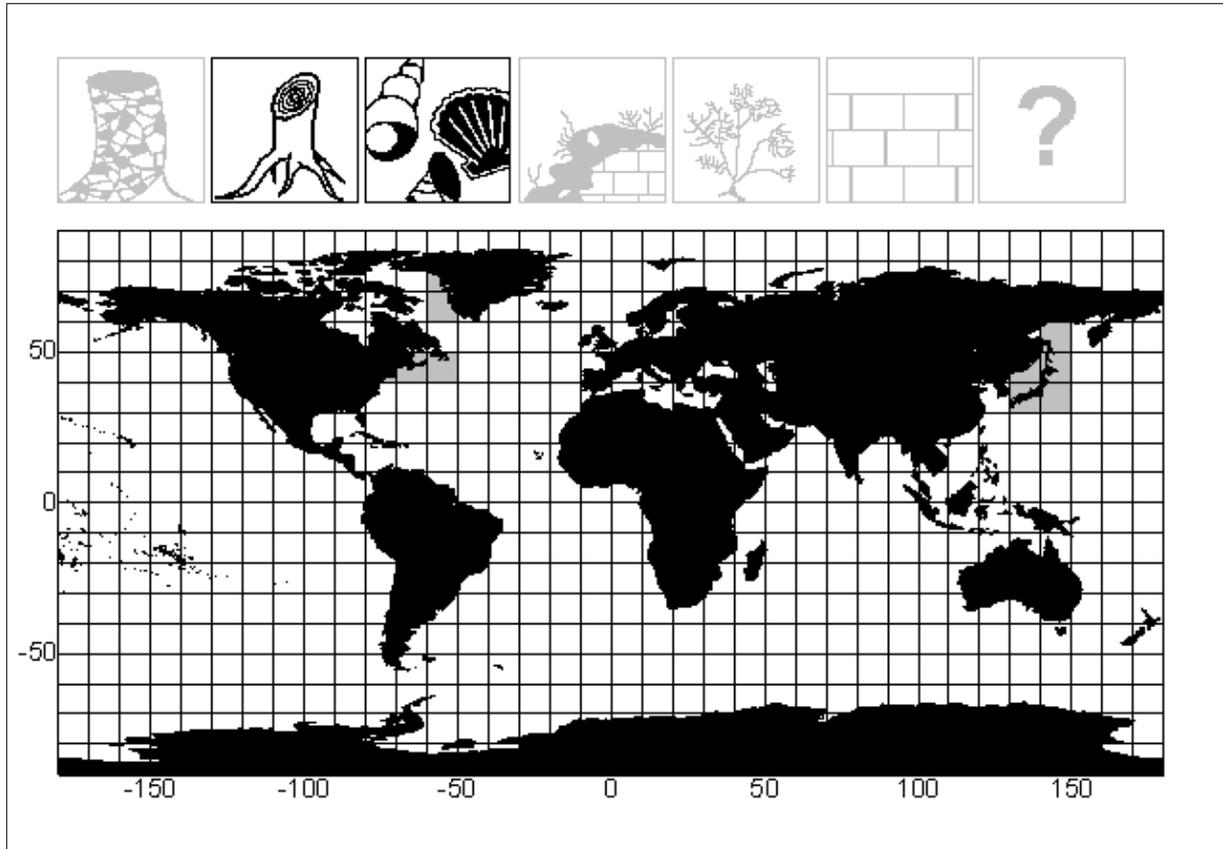


Figure 229 : Répartition biogéographique de *Dipolydora concharum*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-ouest** : Terre-Neuve (Evans, 1969 ; Blake, 1971), Nouvelle-Ecosse (Verrill, 1880), Nouvelle-Angleterre (Verrill, 1880, 1881 ; Hartman, 1944a ; Blake, 1969a), Maine (Webster *et al.*, 1887 ; Procter, 1933 ; Blake, 1969a, b, 1971), Massachusetts (Webster *et al.*, 1884 ; Sumner *et al.*, 1913 ; Blake, 1971) – **Mer du Labrador** : Groenland (Blake, 1971) - **Mer d’Okhotsk** : Japon (Mori *et al.*, 1985 ; Sato-Okoshi, 1994, 1999) – **Pacifique nord-ouest** : Japon (Sato-Okoshi *et al.*, 1990a, 1993), Russie (Radashevsky, 1993).

Dipolydora elegantissima (Blake & Woodwick, 1972)

Etymologie : Du latin *elegantis* qui signifie *élégante*, et du suffixe latin *issima* qui apporte une valeur superlative ; car cette espèce a semblé très élégante à ses découvreurs.

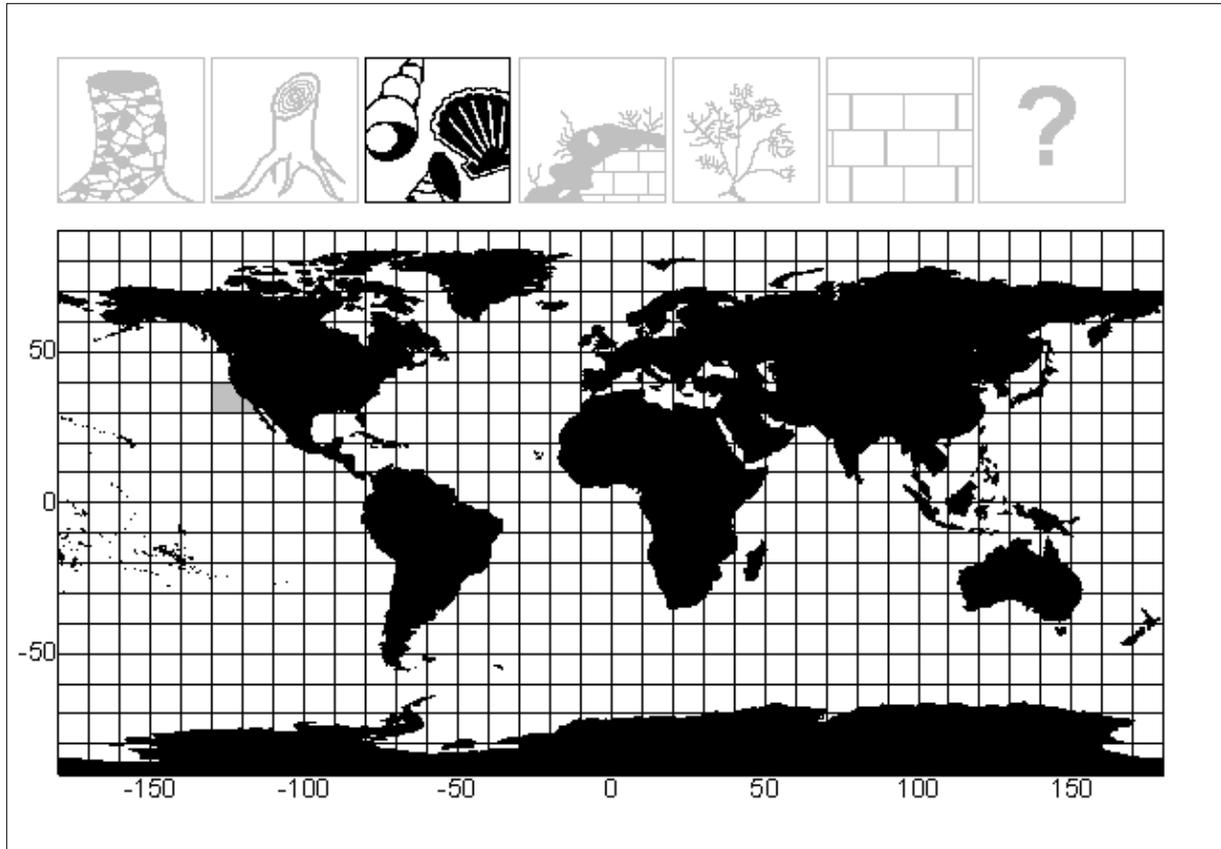


Figure 230 : Répartition biogéographique de *Dipolydora elegantissima*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : Californie (Blake *et al.*, 1972).

Dipolydora goreensis (Augener, 1918)

Etymologie : De *Gore* qui désigne l'île du même nom au Sénégal, et du latin *ensis* qui signifie *habite* ; car cette espèce a été découverte sur l'île de Gore.

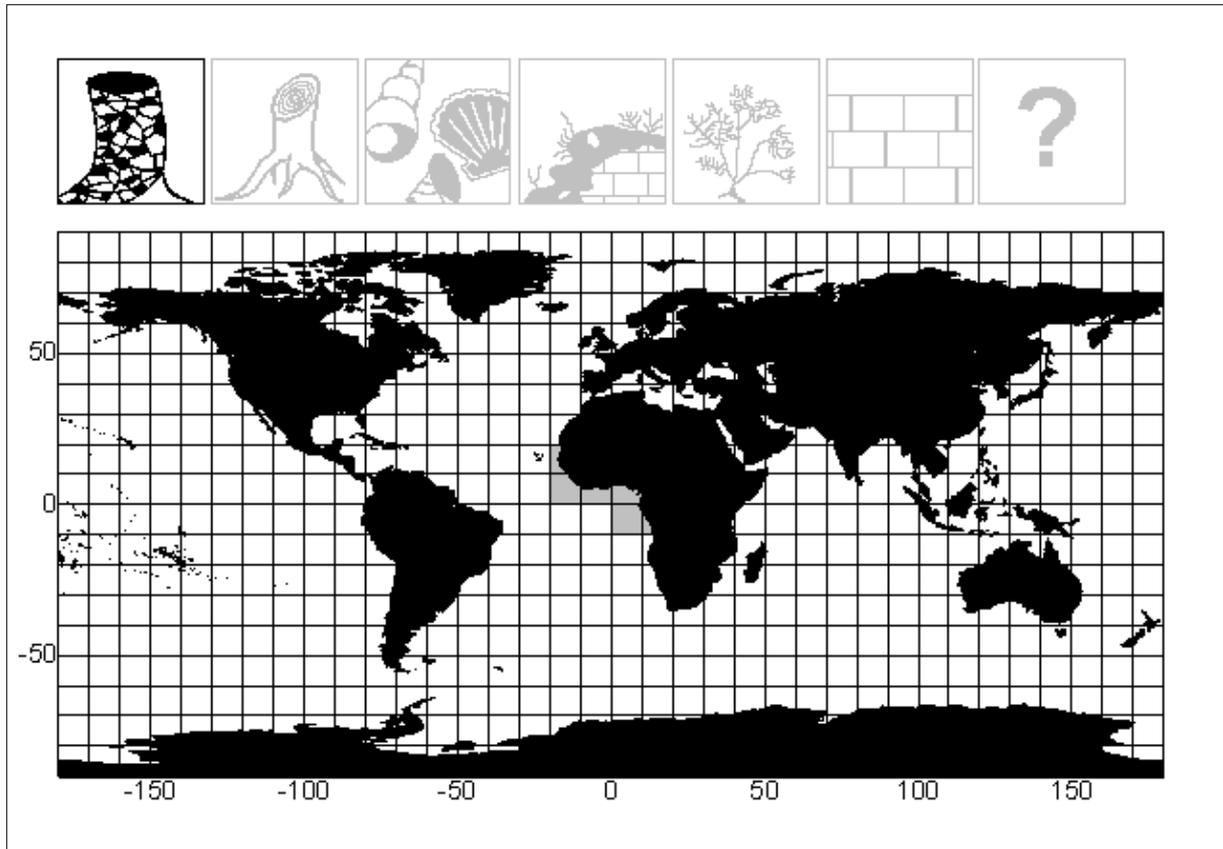


Figure 231 : Répartition biogéographique de *Dipolydora goreensis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Atlantique équatorial est : (Kirkegaard, 1959), Sénégal (Augener, 1918), Côte d'Ivoire (Intes *et al.*, 1984).

Dipolydora hartmanae (Blake, 1971)

Etymologie : Ainsi nommée en hommage à Olga Hartman, qui fut l'une des plus célèbres américaines taxonomistes de polychètes dans les années 1940-1960.

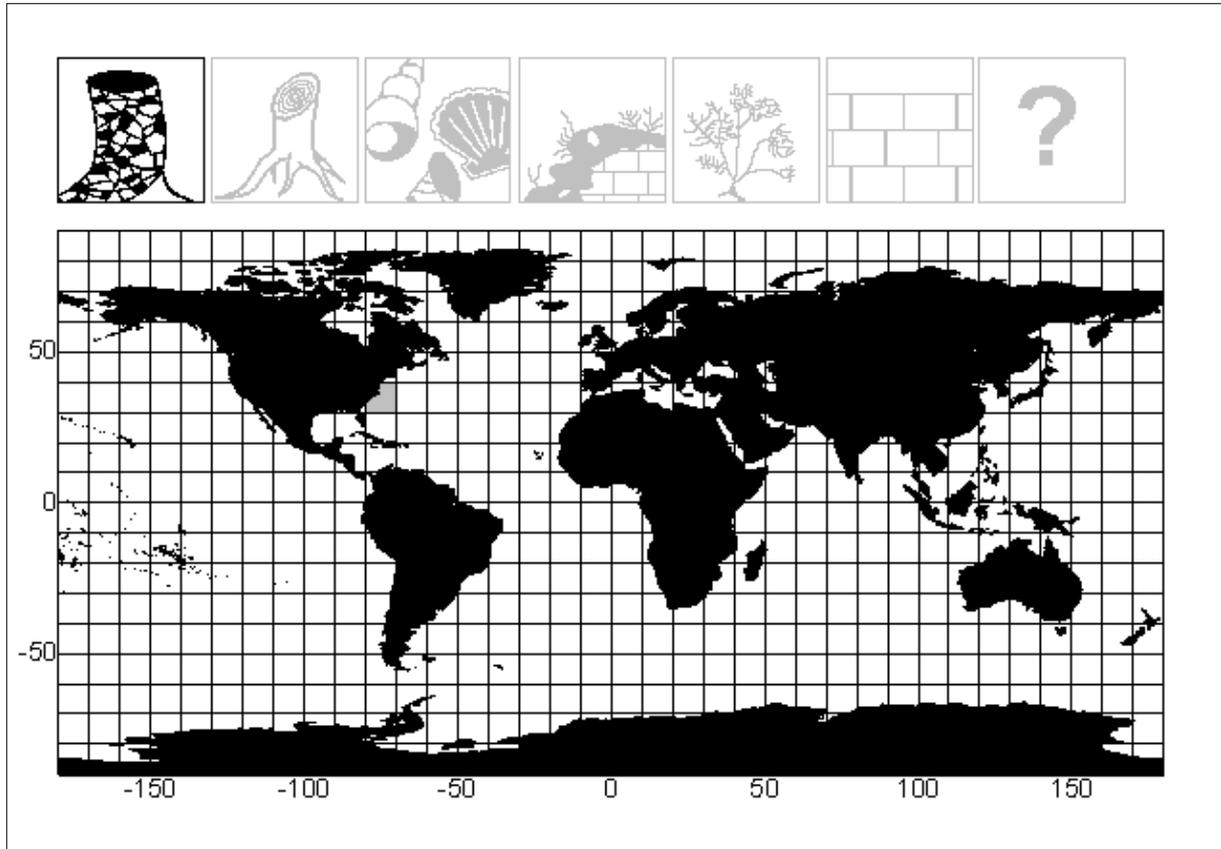


Figure 232 : Répartition biogéographique de *Dipolydora hartmanae*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Atlantique nord-ouest : Caroline du Nord (Hartman, 1945 ; Blake, 1971).

Dipolydora huelma (Sato-Okoshi & Takatsuka, 2001)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte dans la région de Huelmo, au Chili.

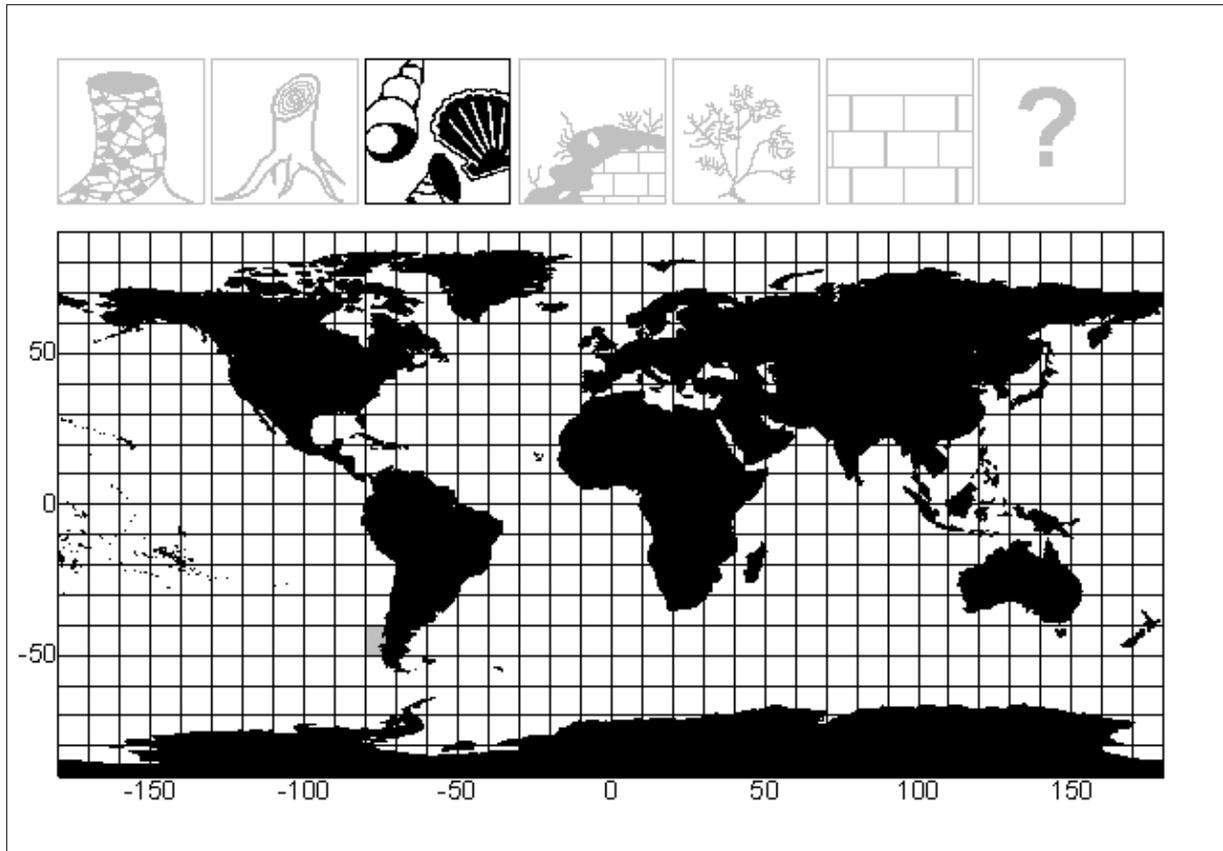


Figure 233 : Répartition biogéographique de *Dipolydora huelma*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-est : Chili (Sato-Okoshi *et al.*, 2001).

Dipolydora langerhansi (Mesnil, 1896)

Etymologie : Ainsi nommée en hommage à Paul Langerhans, qui décrivit partiellement cette espèce (1881) sous le nom de *Polydora ciliata* var. *minuta*.

Synonymie : *Polydora ciliata* var. *minuta* (Grube, 1855 ; du latin *minuta* qui signifie *réduite* ; en raison de la petite taille de cette sous-espèce de *Polydora ciliata*) a été mise en synonymie avec *Dipolydora langerhansi* selon Hartman (1959). On trouve parfois dans la littérature des variantes orthographiques telles que « *langerhansii* » et « *langerhansis* ».

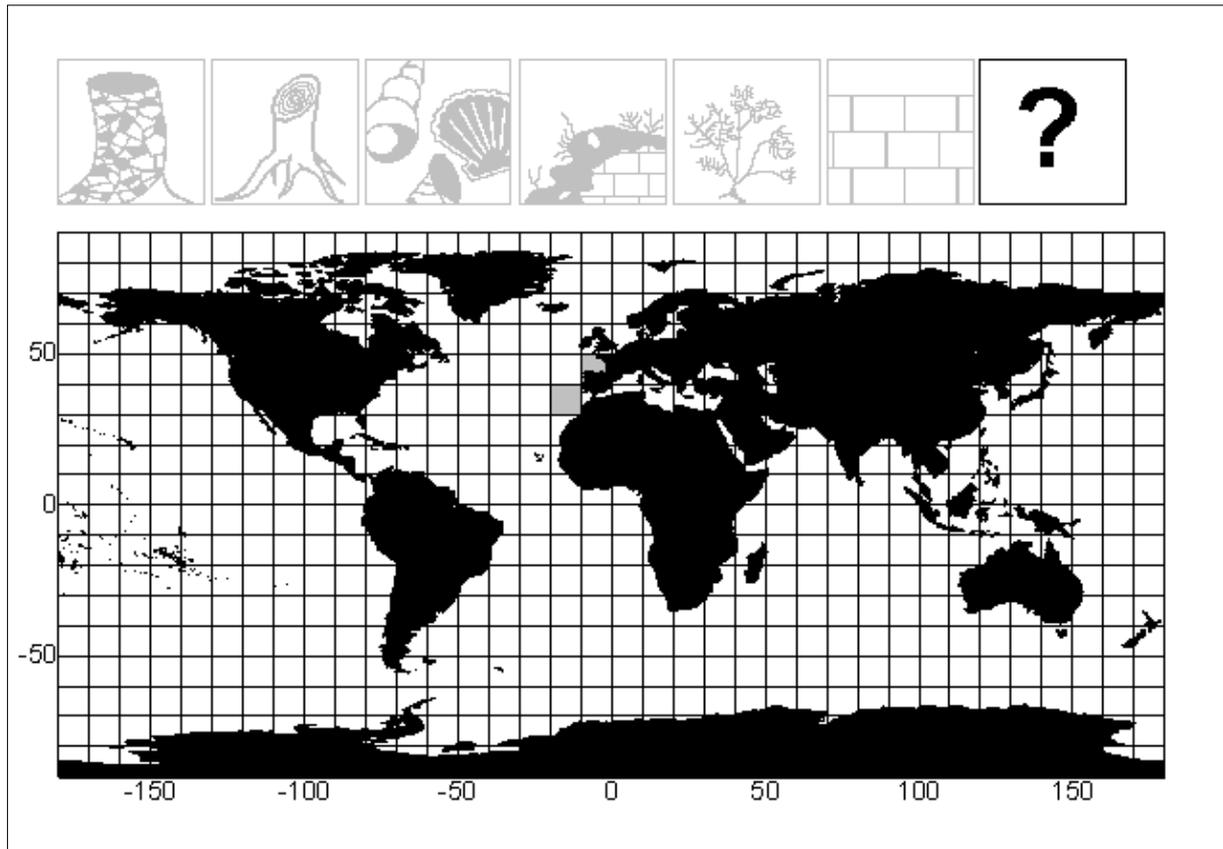


Figure 234 : Répartition biogéographique de *Dipolydora langerhansi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Atlantique nord-est : Madère (Langerhans, 1881 ; Mesnil, 1896), Espagne (Rioja, 1925, 1931).

Dipolydora magellanica (Blake, 1983)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte dans le détroit de Magellan, au Chili.

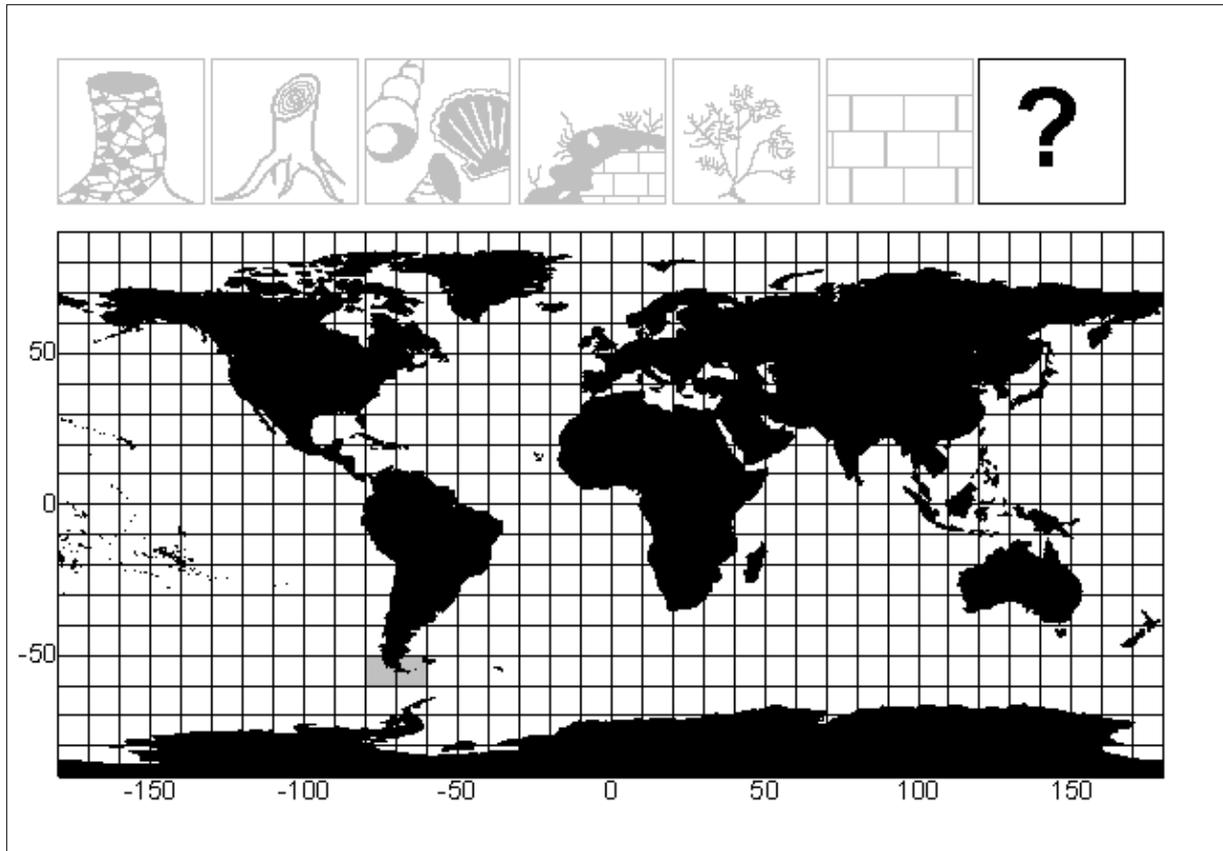


Figure 235 : Répartition biogéographique de *Dipolydora magellanica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Atlantique sud-ouest et Pacifique sud-est : Chili (Blake, 1983).

Dipolydora melanopalpa (Manchenko & Radashevsky, 2002)

Etymologie : Du grec *melanos* qui signifie *noir*, et du latin *palpare* qui signifie *toucher* et qui fait référence aux palpes des polydores ; en raison de la couleur noire des palpes chez cette espèce.

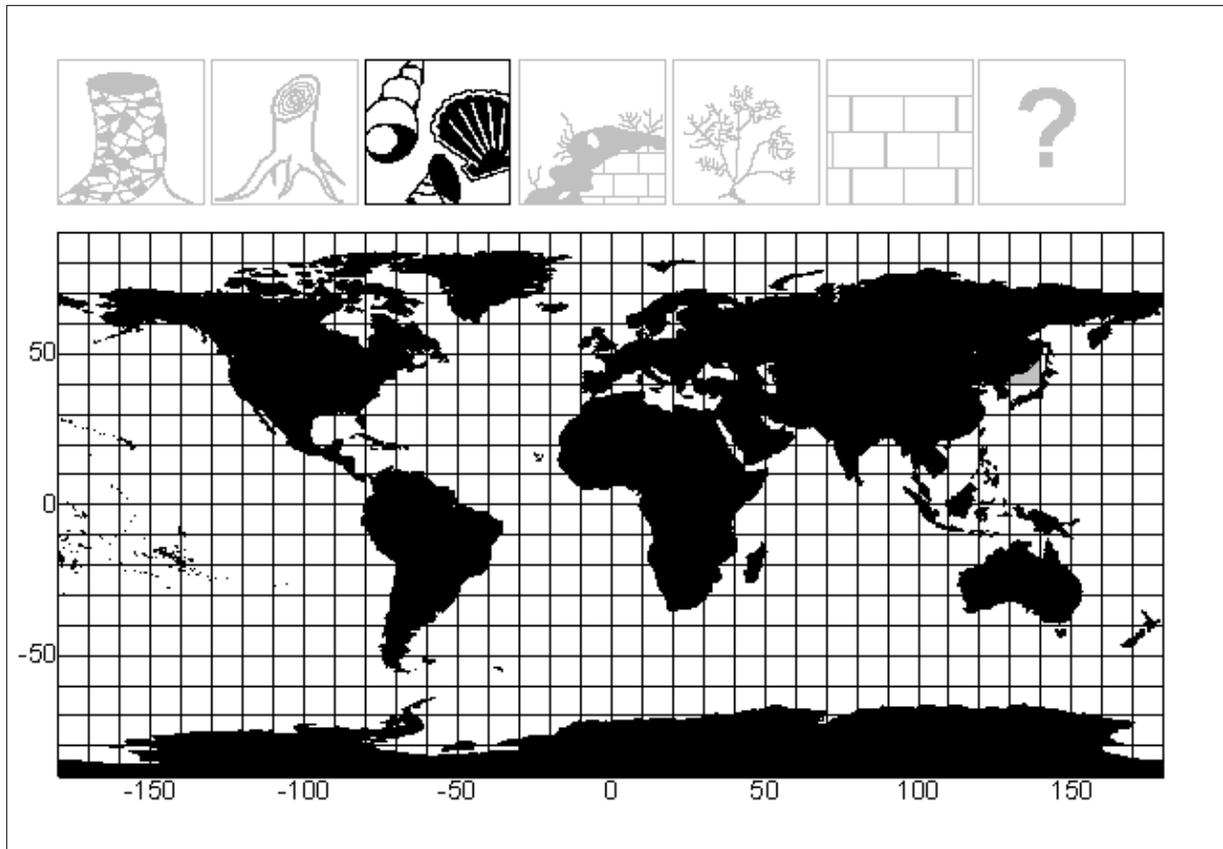


Figure 236 : Répartition biogéographique de *Dipolydora melanopalpa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Mer du Japon : Russie (Manchenko *et al.*, 2002).

Dipolydora normalis (Day, 1957)

Etymologie : Du latin *normalis* qui signifie *normal, droit*.

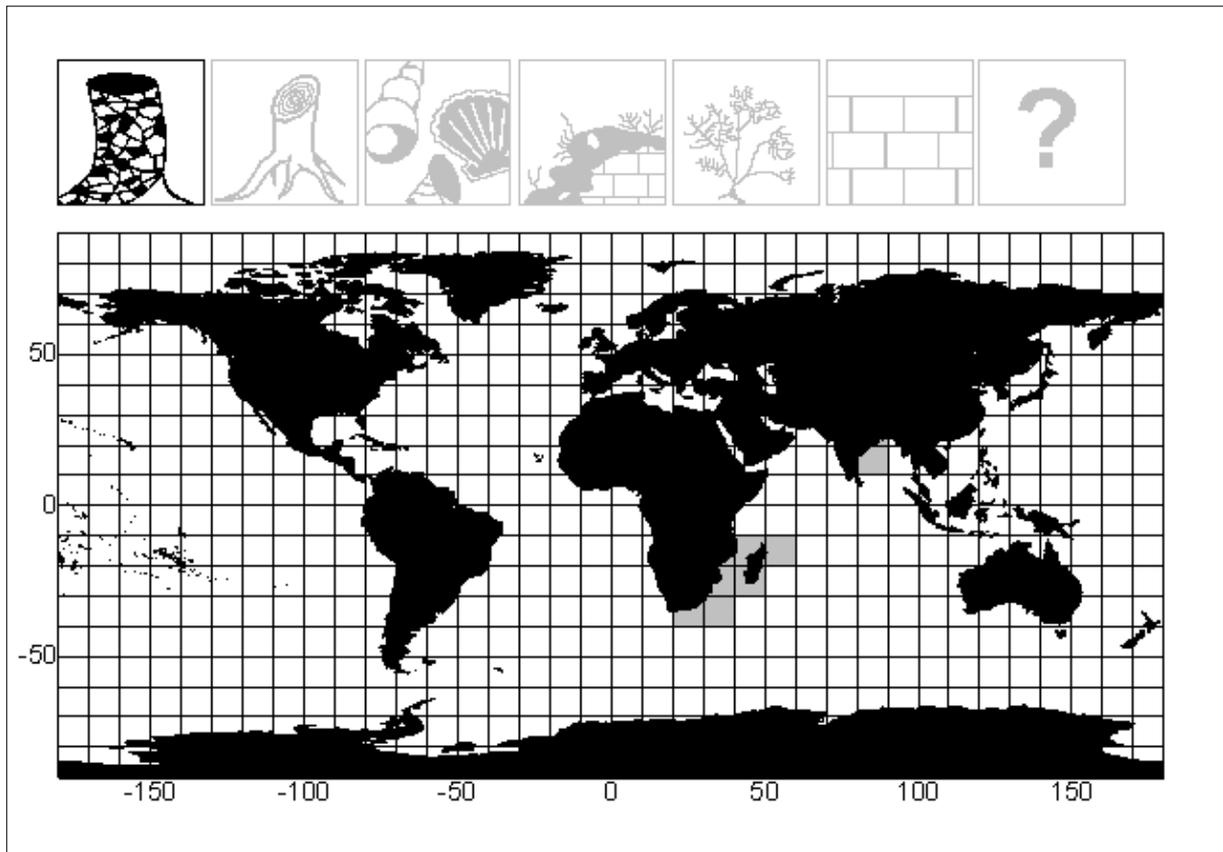


Figure 237 : Répartition biogéographique de *Dipolydora normalis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Océan Indien** : Afrique du Sud (Day, 1957), Madagascar (Amoureux, 1974), Mozambique (MacNae *et al.*, 1958 ; Day, 1967) – **Golfe du Bengale** : Inde (Misra, 1999).

Dipolydora notialis (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *notia* qui signifie *austral* ; car cette espèce a été découverte dans la partie méridionale de l’Australie.

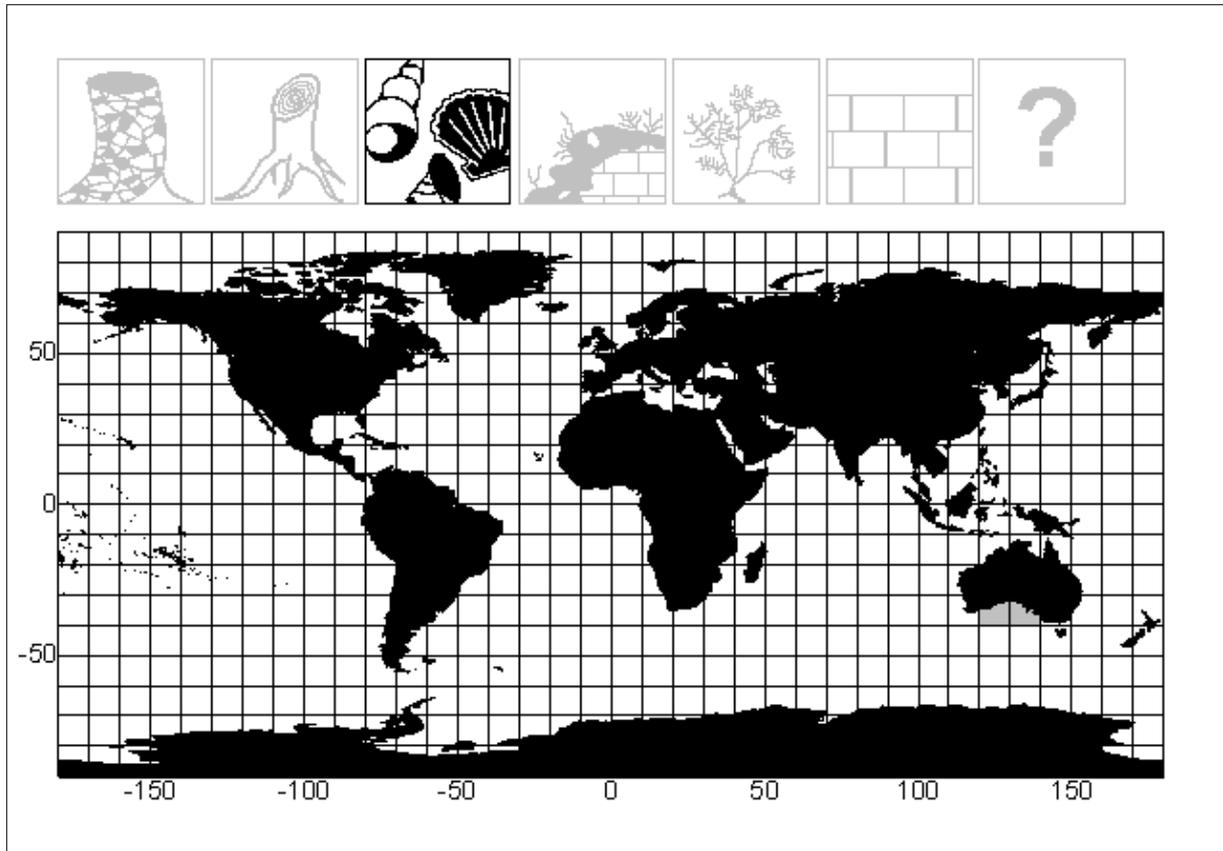


Figure 238 : Répartition biogéographique de *Dipolydora notialis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Océan Indien sud-est : sud de l’Australie (Blake *et al.*, 1978).

Dipolydora peristomialis (Hartman, 1975)

Etymologie : Du grec *péri* qui signifie *autour de*, et du grec *stoma* qui signifie *bouche* ; en raison du péristomium remarquable chez cette espèce, prolongé latéralement par des formations cirriformes à l'extrémité antérieure externe.

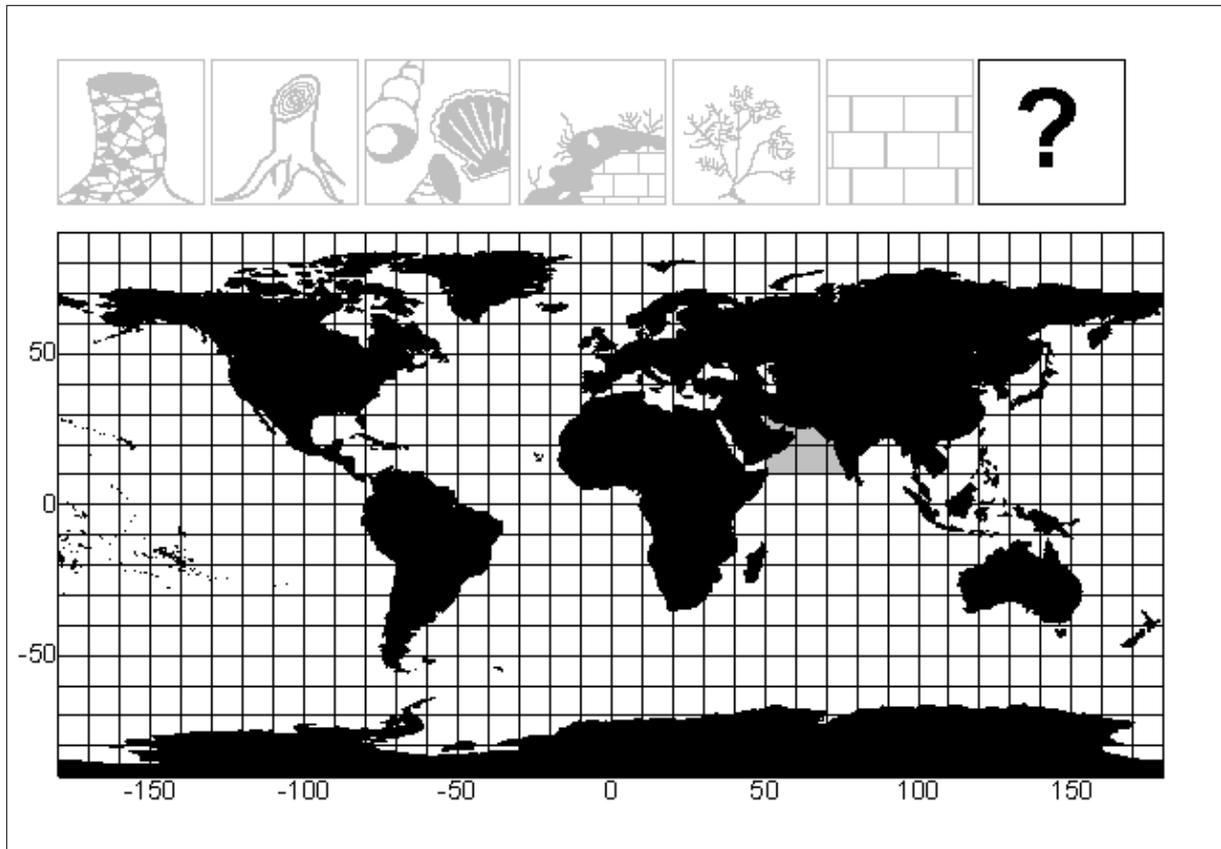


Figure 239 : Répartition biogéographique de *Dipolydora peristomialis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Océan Indien : Mer d'Oman (Hartman, 1975).

Dipolydora pilikia (Ward, 1981)

Etymologie : De l'hawaïien *pilikia* signifiant *difficultés* ; en raison des difficultés rencontrées pour identifier cette espèce.

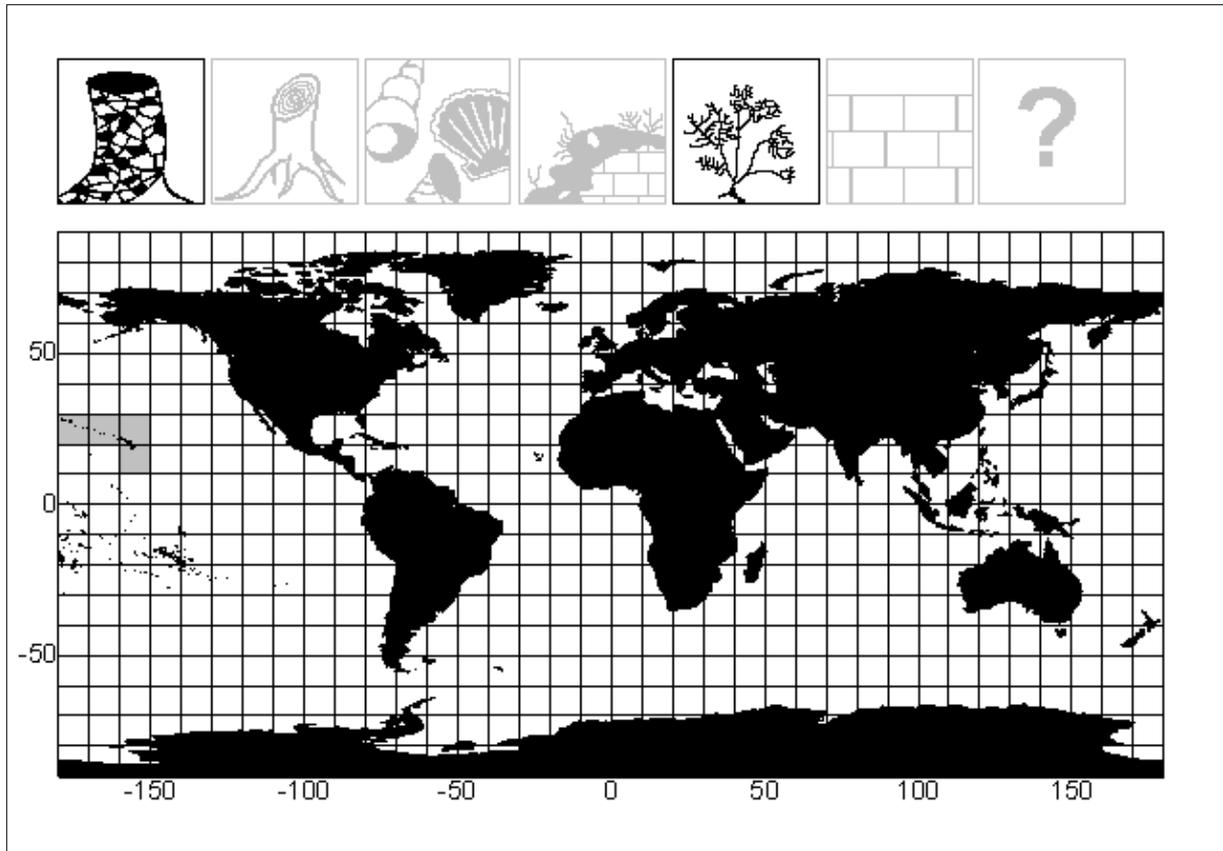


Figure 240 : Répartition biogéographique de *Dipolydora pilikia*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique équatorial ouest : Hawaii (Ward, 1981).

Dipolydora pilocollaris (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *pilus* qui signifie *poil*, et du latin *collaris* qui signifie *de cou* ; en raison de la présence d'une touffe de soies proéminentes formant un collier sur la face convexe des épines du cinquième sétigère chez cette espèce.

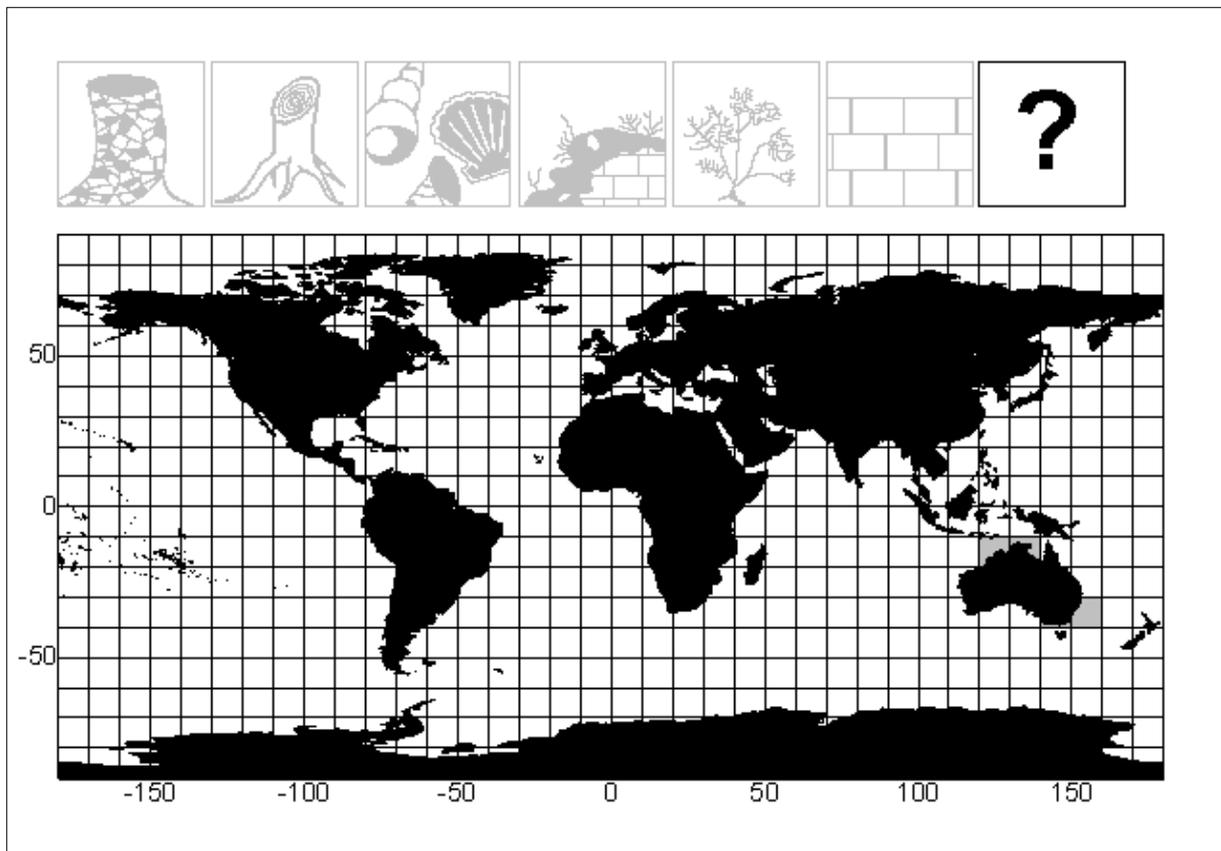


Figure 241 : Répartition biogéographique de *Dipolydora pilocollaris*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978) – Mer de Timor : Australie (Russell *et al.*, 2000).

Dipolydora protuberata (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *pro* qui signifie *en avant*, et du latin *tuber* qui signifie *excroissance* ; en raison de la présence d'une évidente protubérance sur les épines du cinquième sétigère chez cette espèce.

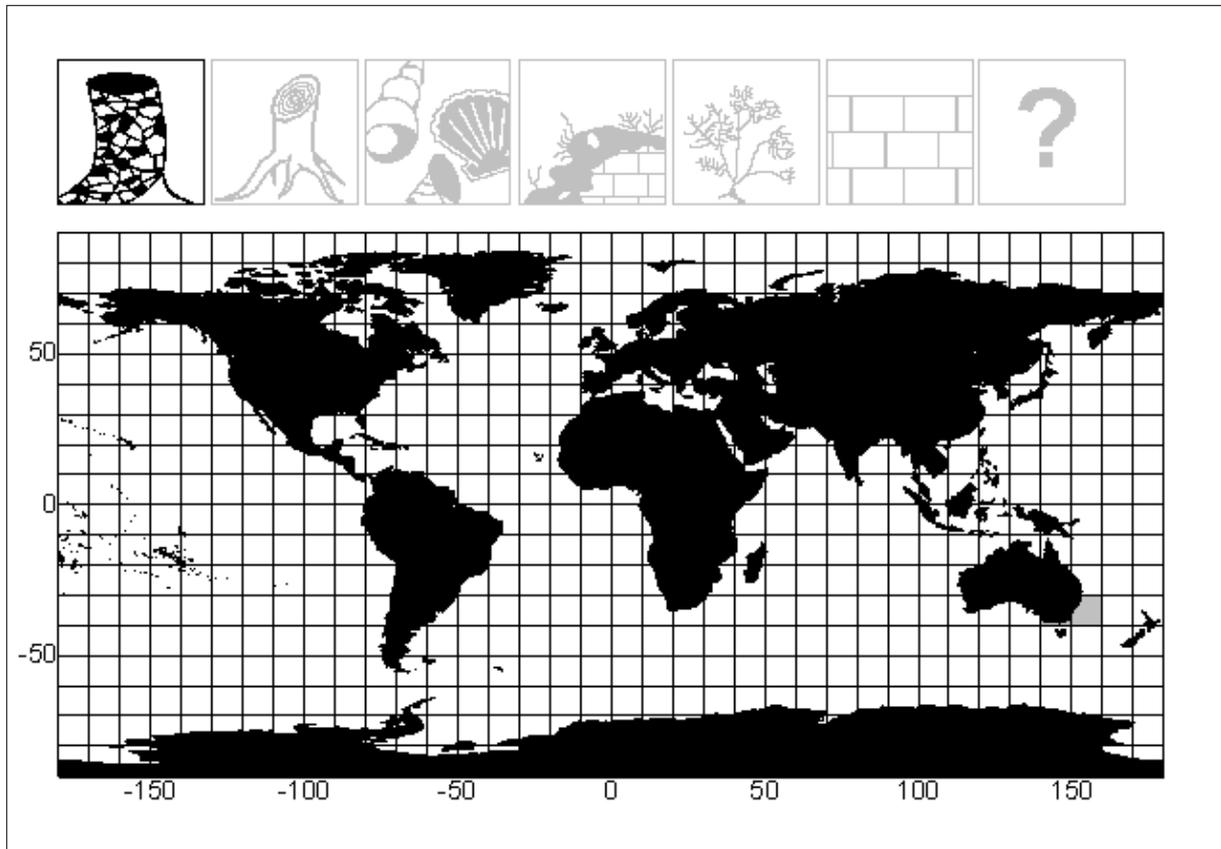


Figure 242 : Répartition biogéographique de *Dipolydora protuberata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Dipolydora quadrilobata (Jacobi, 1883)

Etymologie : Du latin *quadri* qui signifie à quatre, et du grec *lobos* qui signifie lobes ; en raison de la présence de quatre lobes anaux chez cette espèce.

Synonymie : L'espèce décrite par Verrill (1885) sous le nom de *Polydora tubifex* (du latin *tubus* qui désigne un tube, et du suffixe latin *-fex* qui signifie qui fait ; car cette espèce construit des tubes) a été mise en synonymie avec *Dipolydora quadrilobata* par Blake (1971).

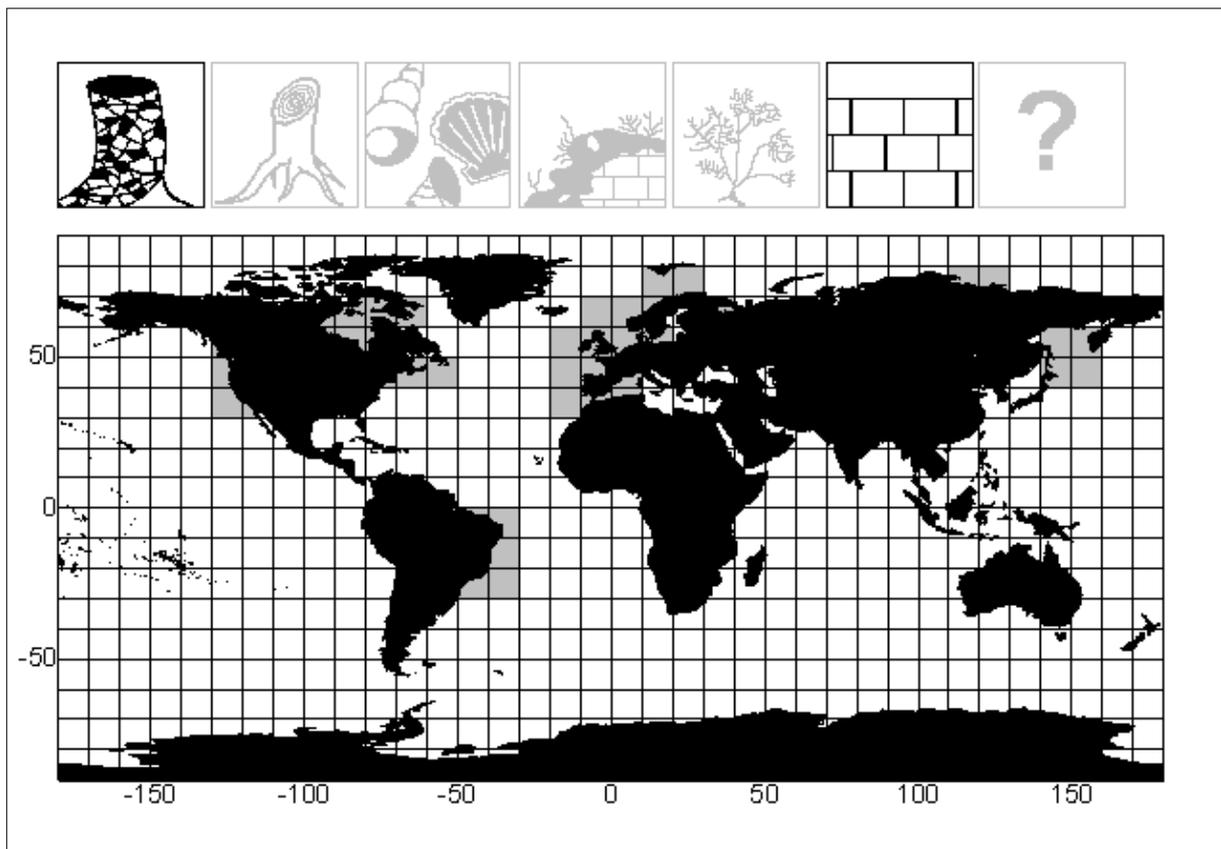


Figure 243 : Répartition biogéographique de *Dipolydora quadrilobata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer Baltique** : Allemagne (Jacobi, 1883 ; Friedrich, 1938 ; Hempel, 1957a, b) – **Mer du Nord** : Grande-Bretagne (McIntosh, 1909, 1915), Pays-Bas (Lambeck *et al.*, 1987), Danemark (Rasmussen, 1956 ; Blake, 1971), Suède (Hannerz, 1956 ; Blake, 1971), - **Mer de Norvège** : Norvège (Hansson, 1998) – **Mer de Barents** : Norvège (Oug, 2001) – **Mer d'Irlande** : Irlande (Breen *et al.*, 1998) - **Atlantique nord-est** : îles Shetlands et Irlande (McIntosh, 1915), Portugal (Bellan, 1960) – **Atlantique sud-ouest** : Brésil (Souza *et al.*, 2000) – **Atlantique nord-ouest** : Connecticut (Blake, 1969a, 1971), Massachusetts (Sumner *et al.*, 1913 ; Blake, 1969a ; Hilbig *et al.*, 2000), Maine (Verrill, 1885 ; Procter, 1933 ; Hartman, 1944a ; Blake, 1969a, 1971 ; Ray, 2000 ; Riordan *et al.*, 2002), Nouvelle Ecosse (Stewart *et al.*, 2002) - **Baie d'Hudson** : Canada (Berkeley *et al.*, 1943, 1954) – **Mer du Labrador** : Terre Baffin (Aitken *et al.*, 1981 ; Dale, 1982 ; Samuelson, 1997) – **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique et Washington (Hobson *et al.*, 1981), Californie (Hartman, 1961, 1969 ; Jones, 1961) - **Mer d'Okhotsk** : Russie (Uschakov, 1950), Japon (Sato-Okoshi, 2000) – **Pacifique nord-ouest** : îles Kouriles (Uschakov, 1955 ; Khlebovitch, 1961 ; Radashevsky, 1994b) – **Mer de Laptev** : Iakoutie (Annenkova, 1931, 1932) – **Mer Blanche** : Carélie, Russie (Khaitov *et al.*, 1999) - **Méditerranée** (Amoureux, 1973).

Dipolydora saintjosephi (Eliason, 1920)

Etymologie : Ainsi nommée en hommage au baron Alfred de Saint-Joseph, qui décrivit de nombreuses polychètes sur les côtes françaises.

Remarque : Différentes variantes orthographiques sont trouvées dans la littérature, telles que « saint josephi » ou « saint-josephi ».

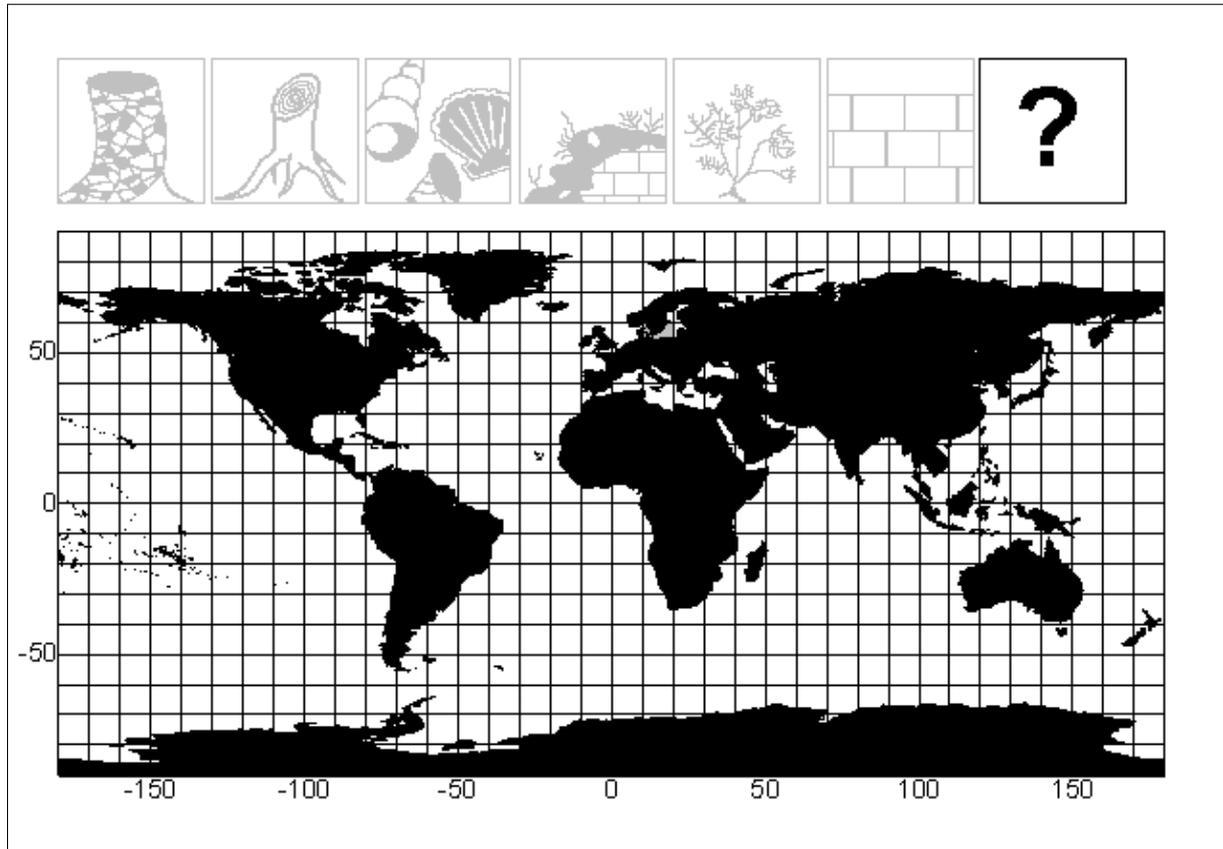


Figure 244 : Répartition biogéographique de *Dipolydora saintjosephi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Mer Baltique : Danemark (Eliason, 1920).

Dipolydora socialis (Schmarda, 1861)

Étymologie : Du latin *socialis* qui signifie *sociable* ; car cette espèce vit en colonie.

Synonymies : L'espèce décrite par Verrill (1880) sous le nom de *Polydora gracilis* (du latin *gracilis* qui signifie *mince* ; en raison de la forme de cette espèce) a été mise en synonymie avec *Dipolydora socialis* par Blake (1971). L'espèce décrite par Hartman (1961) sous le nom de *Polydora neocardalia* (du grec *neos* qui signifie *nouveau*, et de *cardalia* qui fait référence à l'espèce *Dipolydora cardalia* à laquelle elle ressemble) a été mise en synonymie avec *Dipolydora socialis* par Blake (1996). L'espèce décrite par Berkeley (1927) sous le nom de *Polydora caeca magna* (également orthographiée *Polydora coeca magna*), puis élevée au rang d'espèce par les Berkeley (1936), a été mise en synonymie avec *Dipolydora socialis* par Blake (1979b).

Remarque : On trouve parfois dans la littérature la variante orthographique « *sociabilis* » (Stoner, 1980).

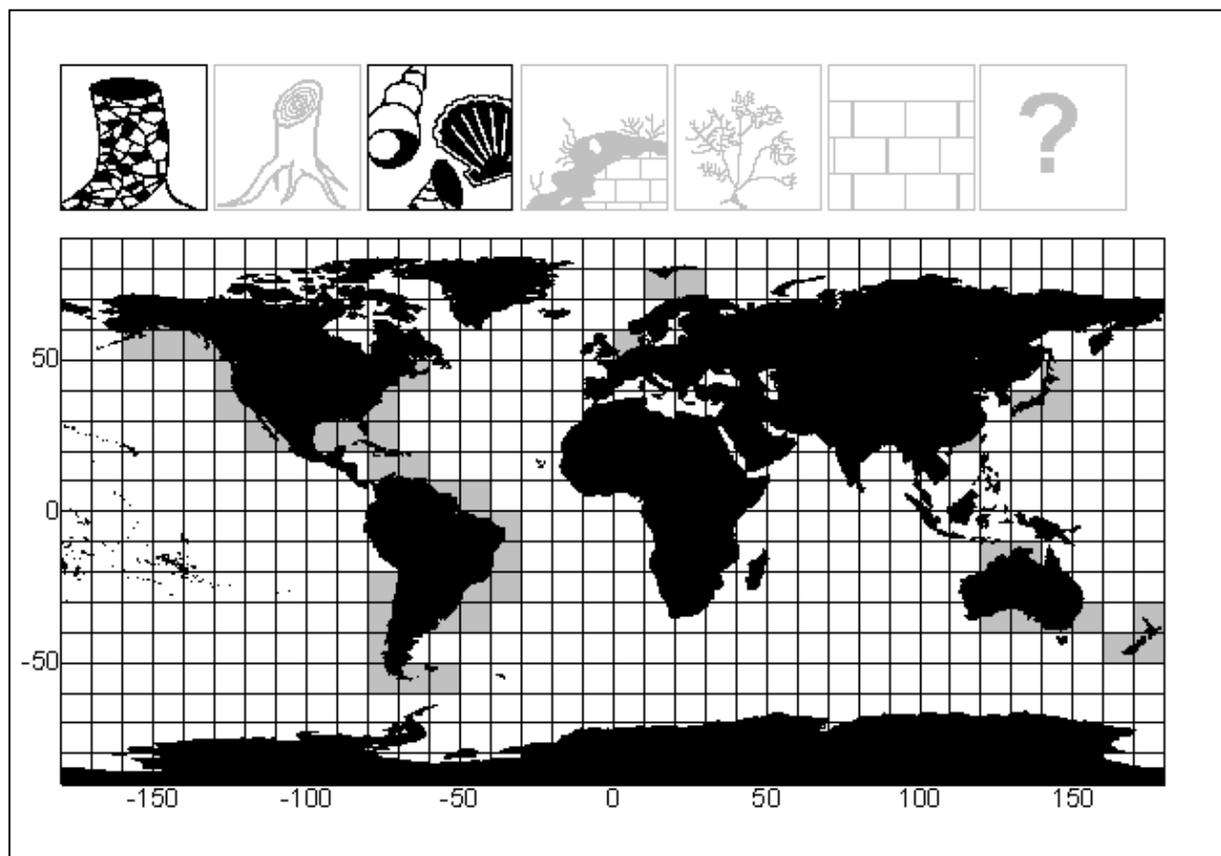


Figure 245 : Répartition biogéographique de *Dipolydora socialis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Alaska (Hartman, 1948b ; Foster, 2000 ; Kline *et al.*, 2001), Colombie Britannique (Berkeley *et al.*, 1936 ; Blake, 1971, 1979b ; Hobson *et al.*, 1981 ; CODIS, 1994 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997), Washington (Long, 1968 ; Hobson *et al.*, 1981), Oregon (Hartman *et al.*, 1950 ; Long, 1968), Californie (Hartman, 1941, 1961, 1969 ; Blake, 1971, 1996 ; Light, 1977, 1978 ; Williams *et al.*, 1998), Mexique (Rioja, 1943, 1947 ; Blake, 1980) - **Pacifique sud-est** : Chili (Ehlers, 1901 ; Hartmann-Schröder, 1962, 1965 ; Blake, 1971, 1983 ; Carrasco, 1976 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001) - **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande, sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Sato-Okoshi, 2000) – **Mer de Chine** :

Hong-Kong (Thompson *et al.*, 1983) - **Mer de Timor** : Australie (Russell *et al.*, 2000) - **Océan Indien** : sud de l'Australie (Hutchings *et al.*, 1984) - **Atlantique nord-ouest** : Maine (Verrill, 1880 ; Blake, 1969a, b, 1971), Massachusetts (Blake, 1971 ; Hilbig *et al.*, 2000), Connecticut (Blake, 1971), Virginie (ICPRB, 1998), Caroline du Nord (Wells *et al.*, 1964a ; Blake, 1971 ; Eaton, 2001), Caroline du Sud (Blake, 1971), Floride (Mahadevan *et al.*, 1979 ; Stoner *et al.*, 1983) - **Golfe du Mexique** (Hartman, 1951), Floride (Rice, 1981 ; Posey *et al.*, 1998), Alabama (Tagatz *et al.*, 1982), Texas (Sheridan *et al.*, 2003) - **Mer des Antilles** : Venezuela (Bone *et al.*, 2002) - **Atlantique sud-ouest** : Brésil (Bolivar *et al.*, 1987 ; Dos Santos, 2000), îles Falkland (Hartman, 1953, 1966a), détroit de Magellan (Schmarda, 1861 ; Straughan, 1981) - **Mer de Barents** : Norvège (Hansson, 1998 ; Oug, 2001) - **Mer du Nord** : Norvège (Ramberg *et al.*, 1982).

Dipolydora tentaculata (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *tentaculata* qui signifie *avec des tentacules* ; en raison de la présence d'un tentacule occipital au niveau du premier sétigère chez cette espèce.

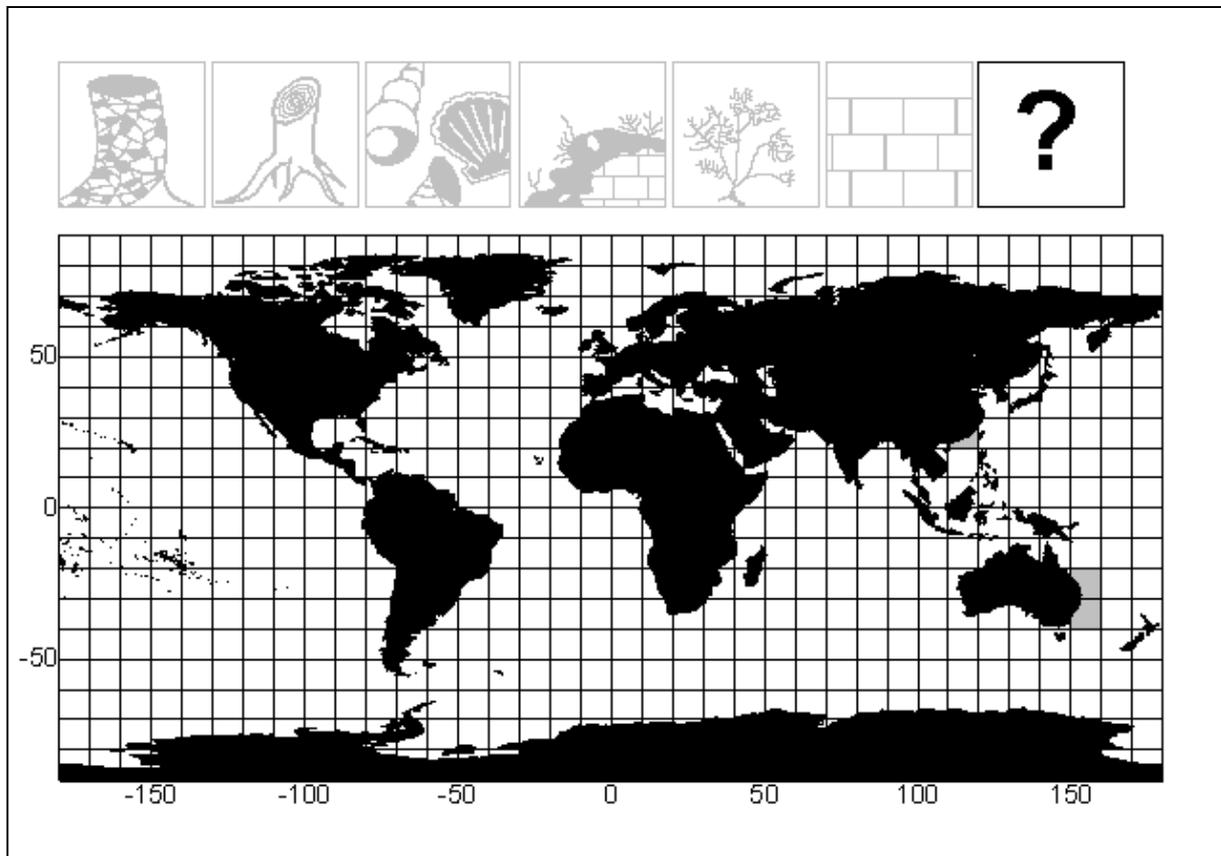


Figure 246 : Répartition biogéographique de *Dipolydora tentaculata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978) – **Mer de Chine** : Hong-Kong (Thompson *et al.*, 1983).

Dipolydora tetrabanchia (Hartman, 1945)

Etymologie : Du grec *tetra*, contraction du neutre de *tessares* qui signifie *quatre*, et du grec *brankhia* qui signifie *branchies* ; en raison de la présence de quatre paires de branchies chez cette espèce.

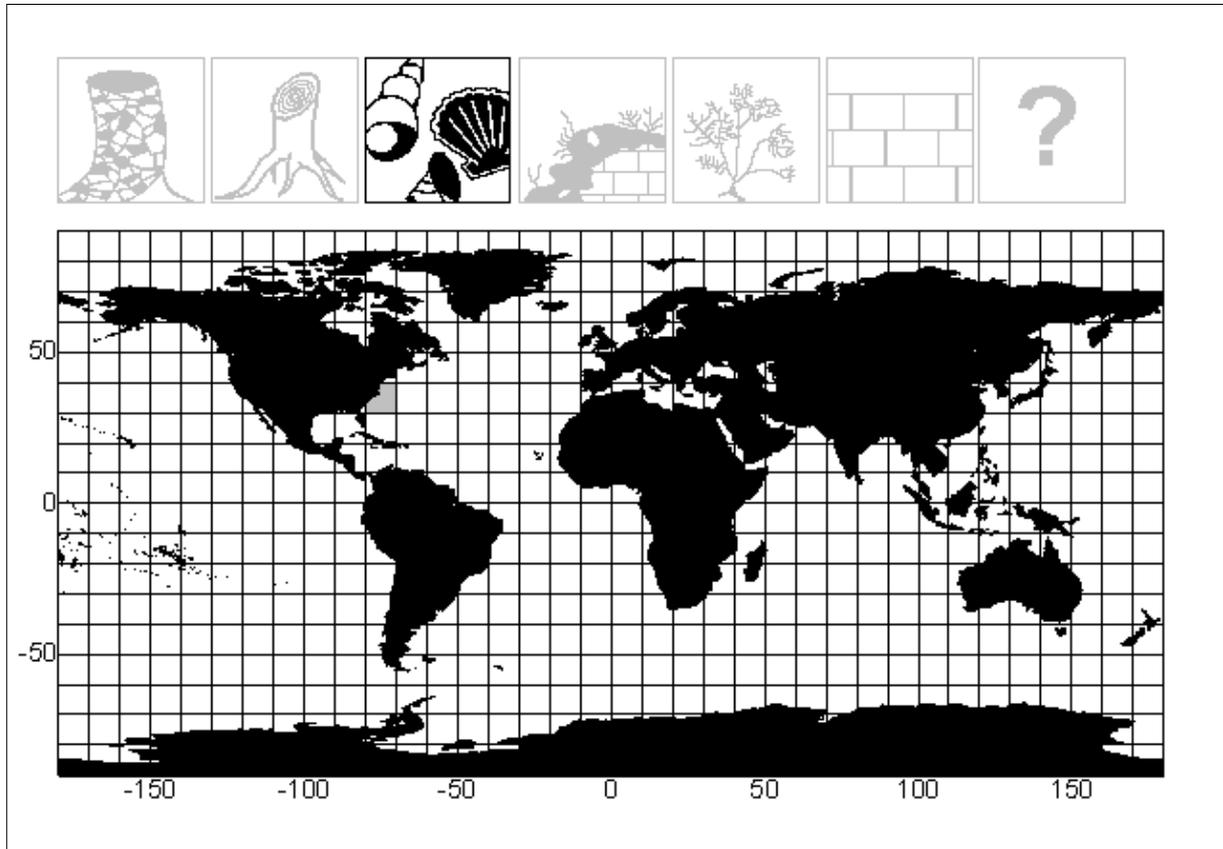


Figure 247 : Répartition biogéographique de *Dipolydora tetrabanchia*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Atlantique nord-ouest : Caroline du Nord (Hartman, 1945 ; Campbell, 1955).

Dipolydora tridenticulata (Woodwick, 1964)

Etymologie : Du grec *tri* qui signifie *trois*, et du latin *dens* qui signifie *dent* ; en raison de la ressemblance des soies du cinquième sétigère de cette espèce avec des tridents.

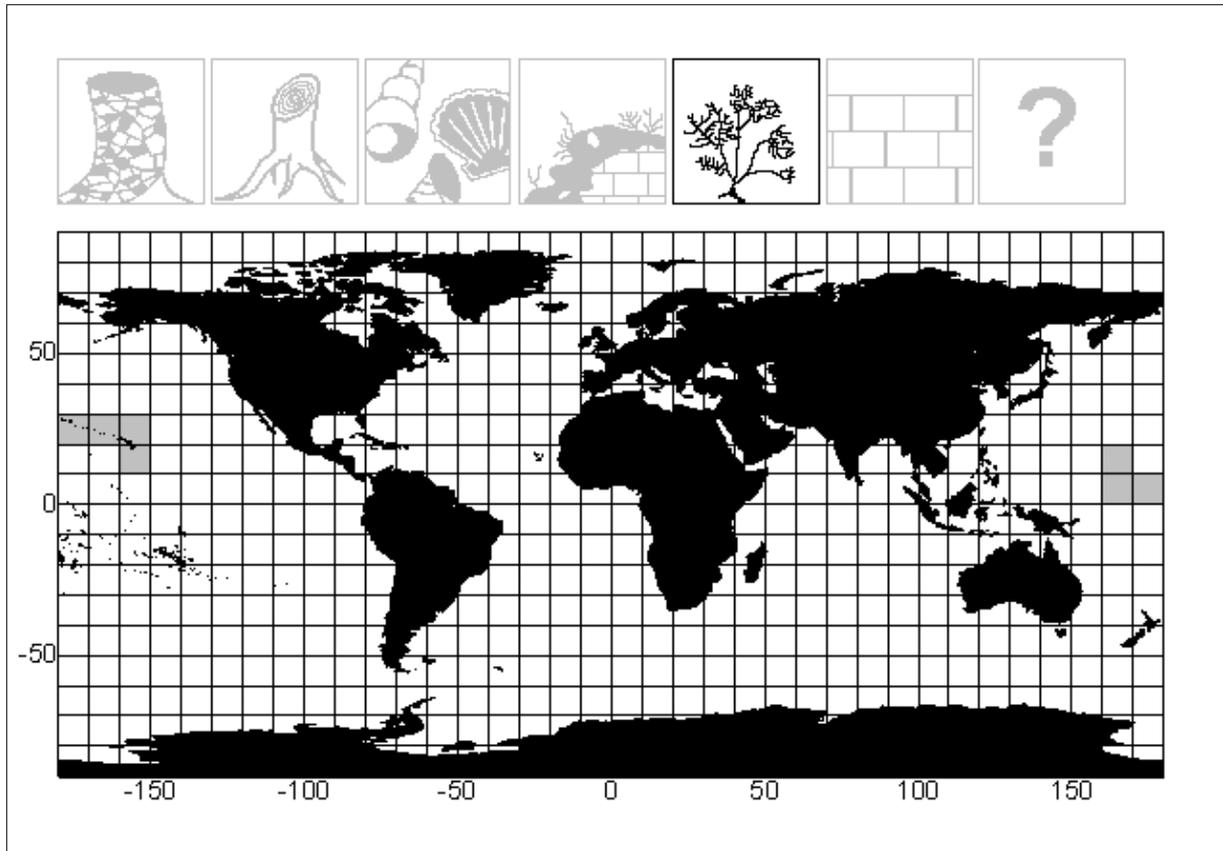


Figure 248 : Répartition biogéographique de *Dipolydora tridenticulata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique équatorial ouest** : îles Marshall (Woodwick, 1964), Hawaii (Ward, 1981).

Dipolydora trilobata (Radashevsky, 1993)

Etymologie : Du grec *tri* qui signifie *trois*, et du grec *lobos* qui signifie *lobes* ; en raison de la forme du pygidium formé de trois lobes chez cette espèce.

Synonymie : La synonymie de cette espèce avec *Dipolydora giardi* est actuellement discutée, mais elle en diffère par la forme à la fois des capillaires notopodiaux postérieurs et du pygidium, qui n'est pas toujours formé de trois lobes chez *D. giardi* (Sato-Okoshi, 1999).

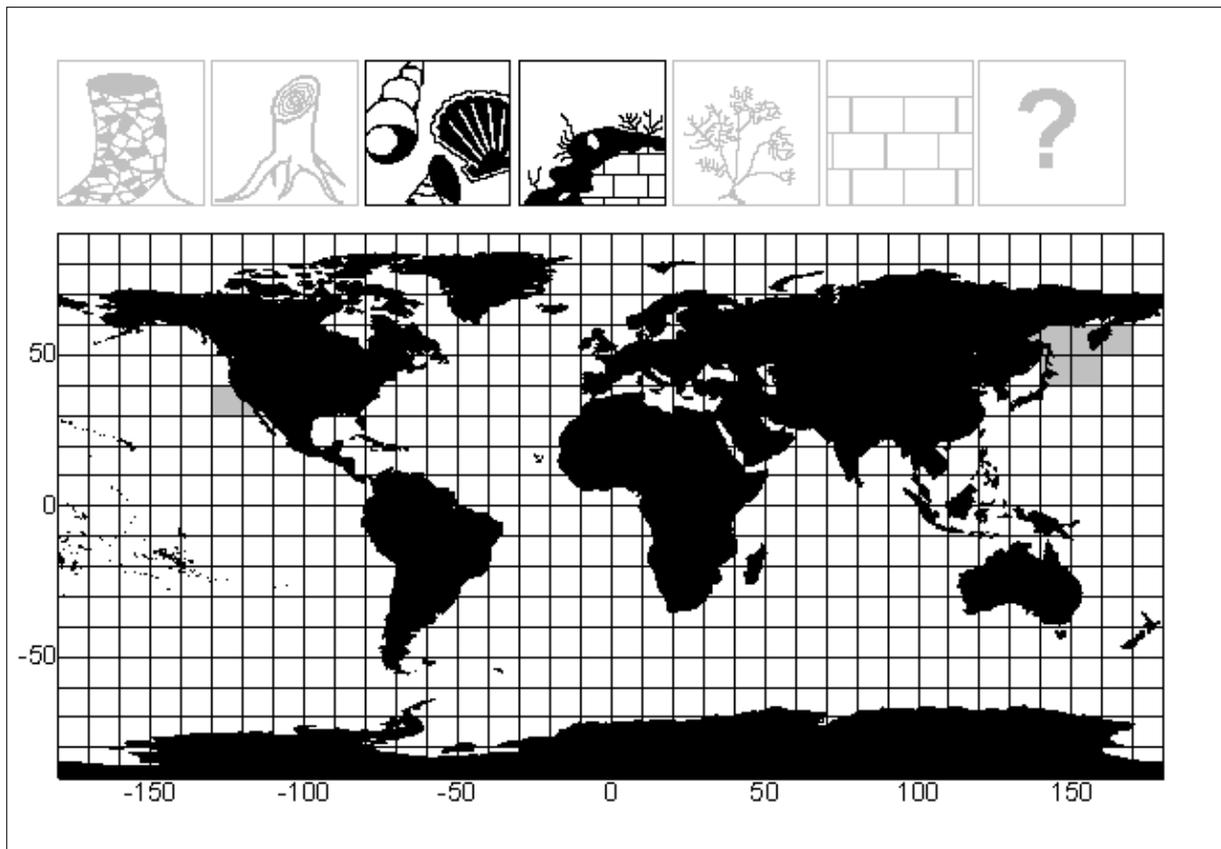


Figure 249 : Répartition biogéographique de *Dipolydora trilobata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-ouest** : Russie (Radashevsky, 1993 ; collections du Kamchatka Institute of the Ecology and Environment), îles du Commandeur (collections du Kamchatka Institute of the Ecology and Environment), îles Kouriles (Radashevsky, 1994a, b) – **Pacifique nord-est** : Californie (Blake *et al.*, 1972).

Dipolydora vulcanica (Radashevsky, 1994b)

Etymologie : Du latin *Vulcanus* qui désigne *Vulcain, le dieu du feu* ; en raison de la découverte de cette espèce au niveau des volcans des îles Kouriles.

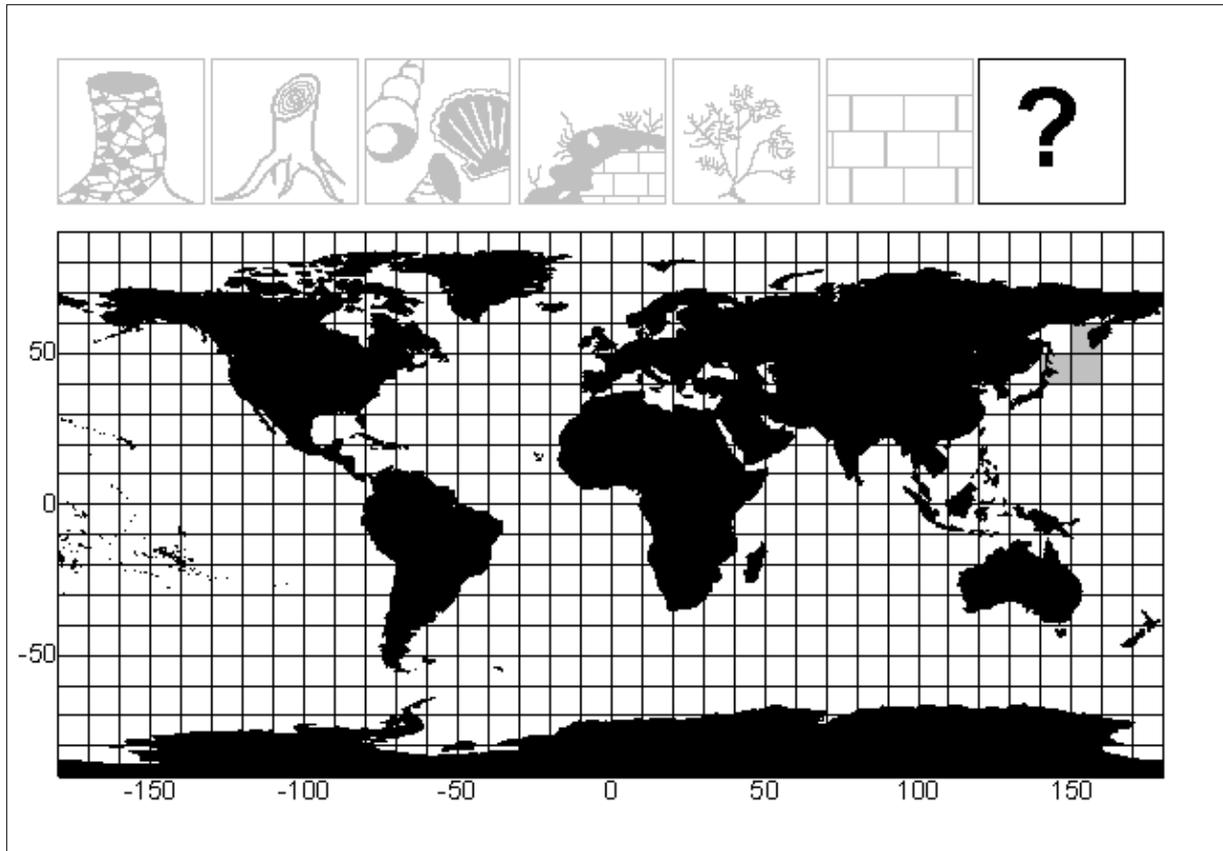


Figure 250 : Répartition biogéographique de *Dipolydora vulcanica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-ouest** : îles Kouriles (Radashevsky, 1994b).

Polydora agassizii (de Claparède, 1870b)

Etymologie : Ainsi nommée en hommage à l'américain Alexander Agassiz, qui étudia de nombreuses polychètes.

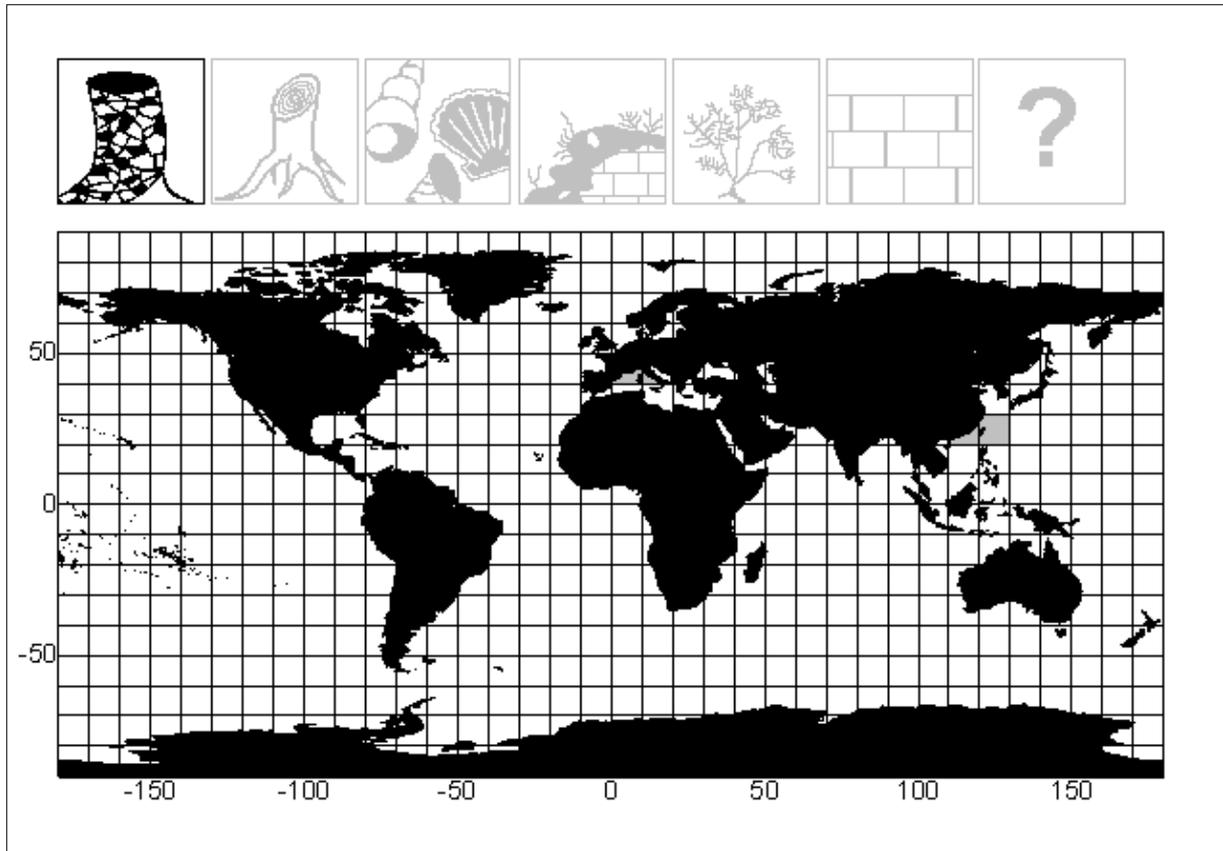


Figure 251 : Répartition biogéographique de *Polydora agassizii*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer Tyrrhénienne** : Italie (de Claparède, 1870a, b ; Carus, 1885 ; Carazzi, 1893) – **Méditerranée** : France (Pruvot, 1897) – **Pacifique nord-ouest** : Chine (Radashevsky *et al.*, 2000b).

Polydora aggregata (Blake, 1969a)

Etymologie : Du latin *aggregatum* qui signifie *réunies, agrégées* ; en raison des colonies formées par les individus de cette espèce.

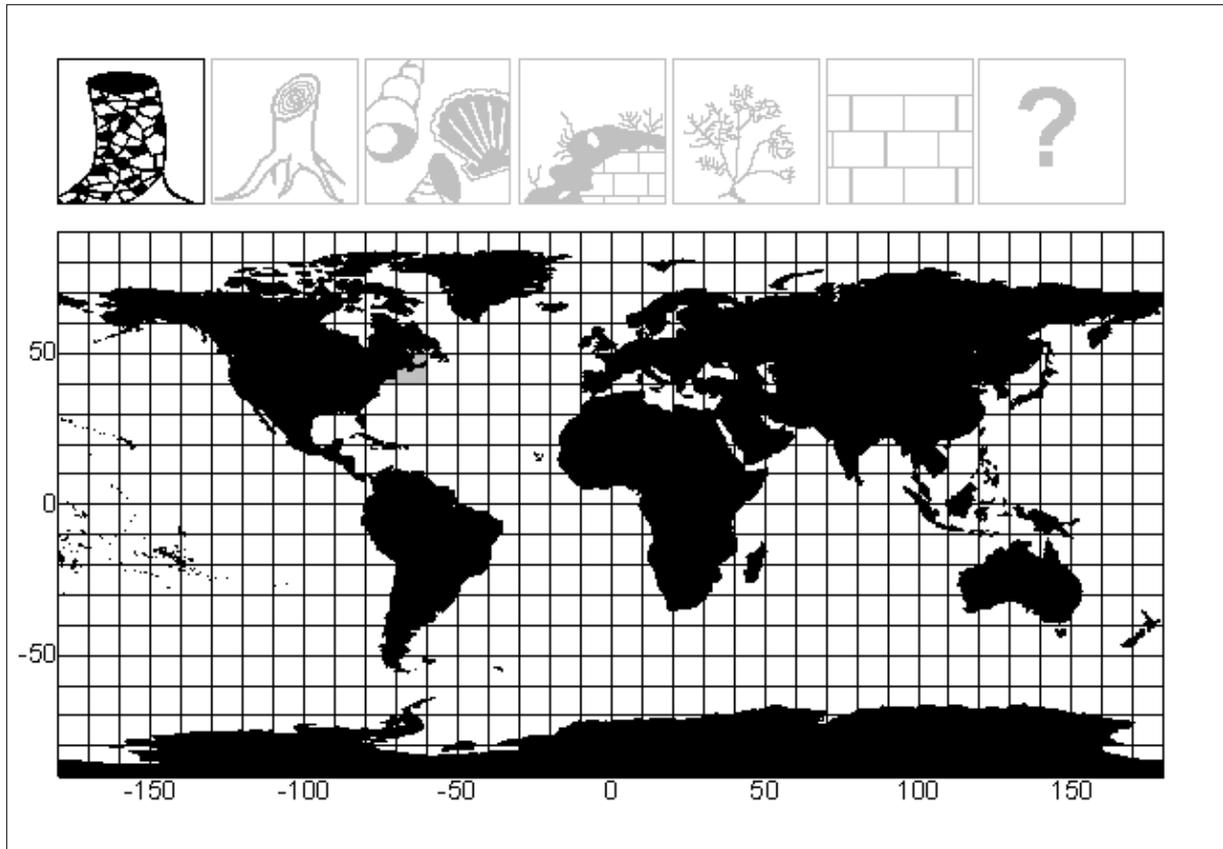


Figure 252 : Répartition biogéographique de *Polydora aggregata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Atlantique nord-ouest : Maine (Blake, 1969a, 1971), Massachusetts (Maciolek, 1984).

Polydora allopors (Light, 1970b)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte dans un hydrozoaire du genre *Allopora*.

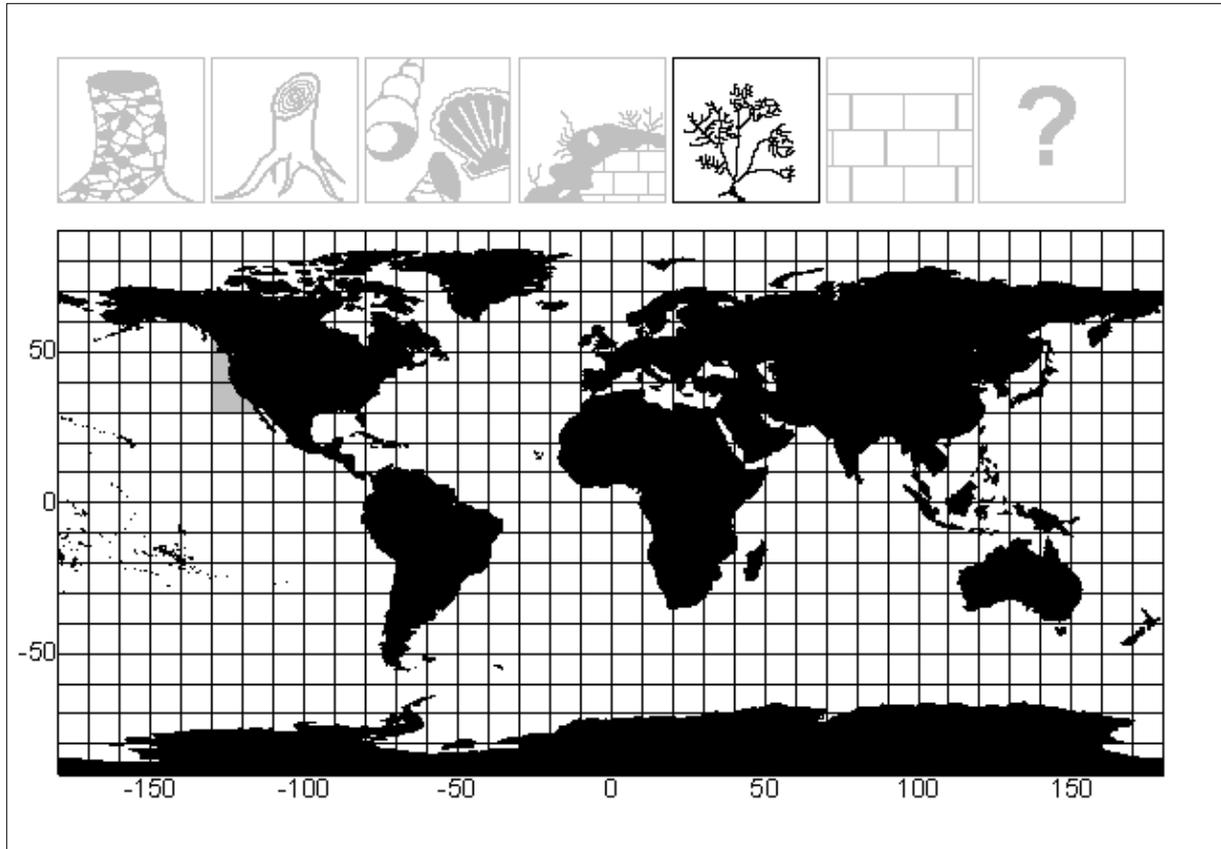


Figure 253 : Répartition biogéographique de *Polydora allopors*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Californie (Light, 1970b, a), Washington et Colombie Britannique (Hobson *et al.*, 1981).

Polydora aura (Sato-Okoshi, 1998)

Etymologie : Du latin *aura* qui signifie *brillant* ; en raison de la couleur et de la brillance des individus vivants de cette espèce, au niveau de leur corps, de leurs palpes, et de leurs soies notopodiales postérieures spéciales.

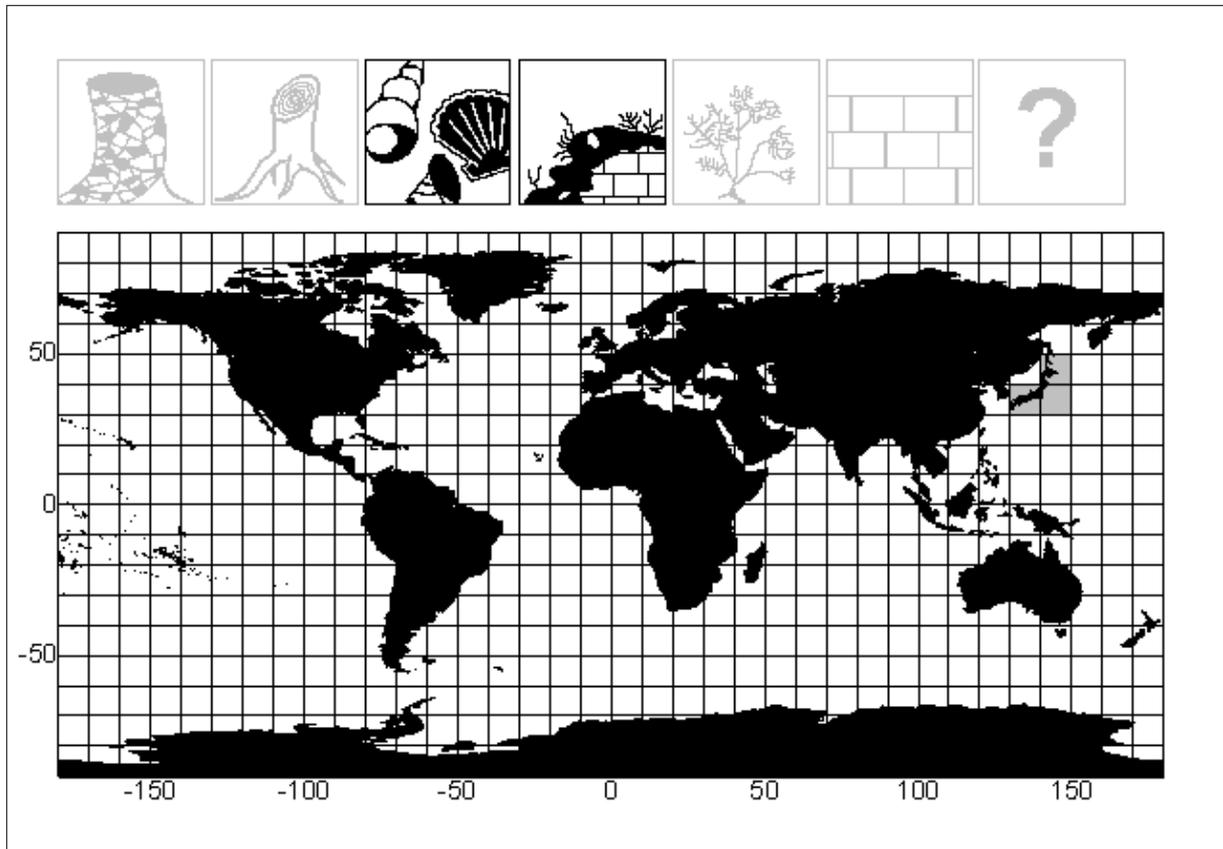


Figure 254 : Répartition biogéographique de *Polydora aura*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Japon (Sato-Okoshi, 1998, 1999).

Polydora biocipitalis (Blake & Woodwick, 1972)

Etymologie : Du latin *bi* qui signifie *deux fois*, et du latin *occipitalis* qui signifie *occiput* (partie postérieure médiane de la tête) ; en raison de la présence de deux antennes occipitales chez cette espèce.

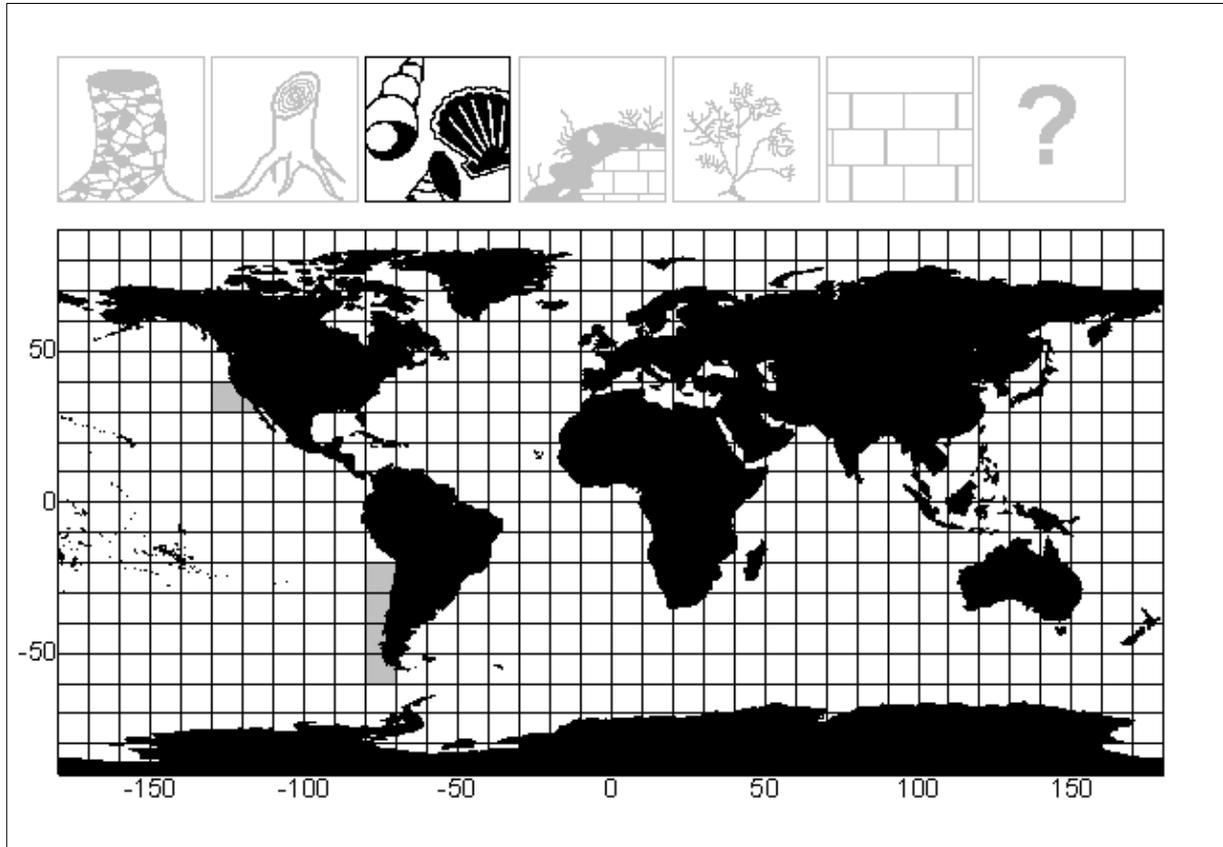


Figure 255 : Répartition biogéographique de *Polydora biocipitalis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Californie (Blake *et al.*, 1972) – **Pacifique sud-est** : Chili (Blake, 1983).

Polydora brevipalpa (Zachs, 1933)

Etymologie : Du latin *brevis* qui signifie *court*, et du latin *palpare* qui signifie *toucher* et qui fait référence aux palpes des polydores ; en raison de la petite taille des palpes chez cette espèce décrite sous le nom de *Polydora ciliata brevipalpa*. Elle a été élevée au rang d'espèce par Radashevsky (1993).

Synonymie : L'espèce décrite par Imajima & Sato (1984) sous le nom de *Polydora variegata* (du latin *variegata* qui signifie *variée*) a été mise en synonymie avec *Polydora brevipalpa* par Sato-Okoshi (1999).

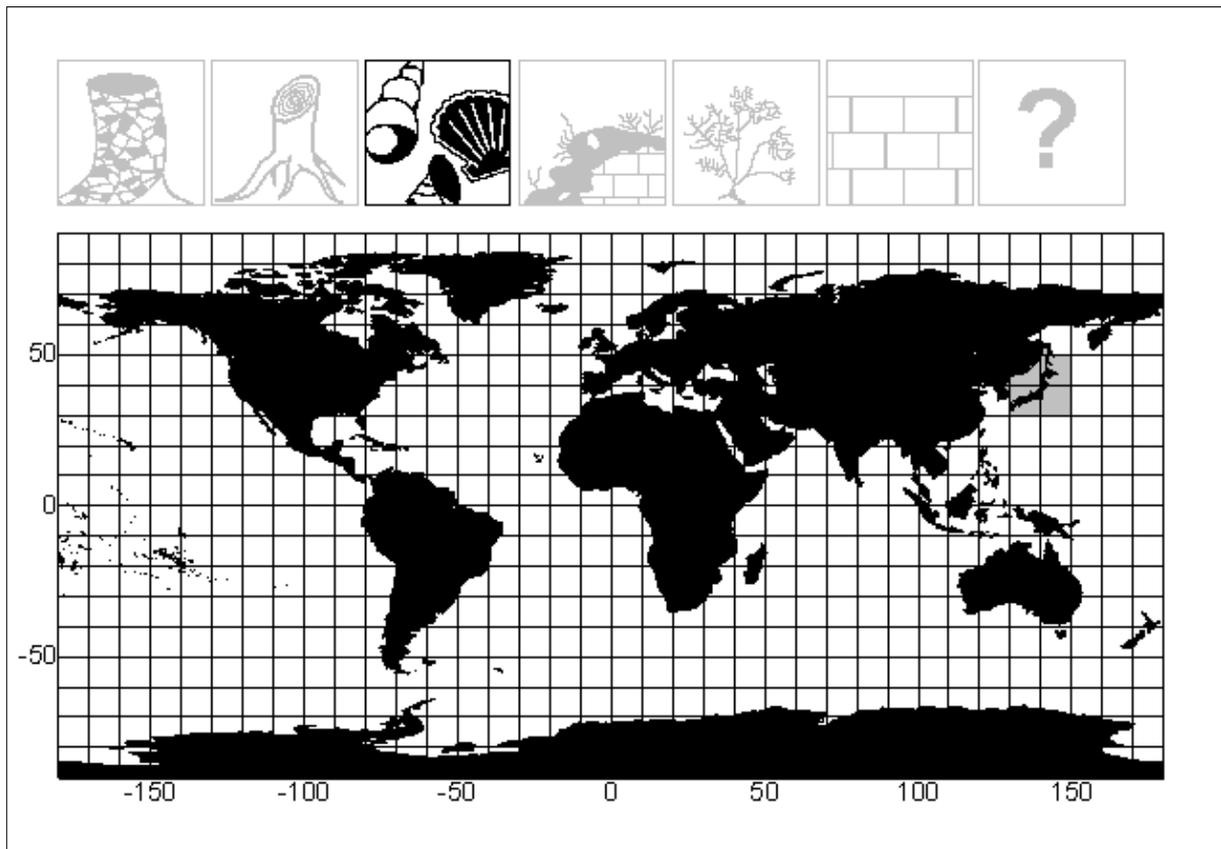


Figure 256 : Répartition biogéographique de *Polydora brevipalpa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer du Japon** : Russie (Zachs, 1933 ; Radashevsky, 1993) - **Mer d'Okhotsk** : Japon (Okuda, 1937 ; Imajima *et al.*, 1964, 1984 ; Mori *et al.*, 1985 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990a, b, 1993 ; Sato-Okoshi, 1994) – **Pacifique nord-ouest** : Japon (Sato-Okoshi *et al.*, 1990a, 1996 ; Sato-Okoshi, 1999).

Polydora cavitensis (Pillai, 1965)

Etymologie : Du latin *cavitas* qui signifie *creux*, et du latin *ensis* qui signifie *habite*, car cette espèce a été découverte dans une cavité.

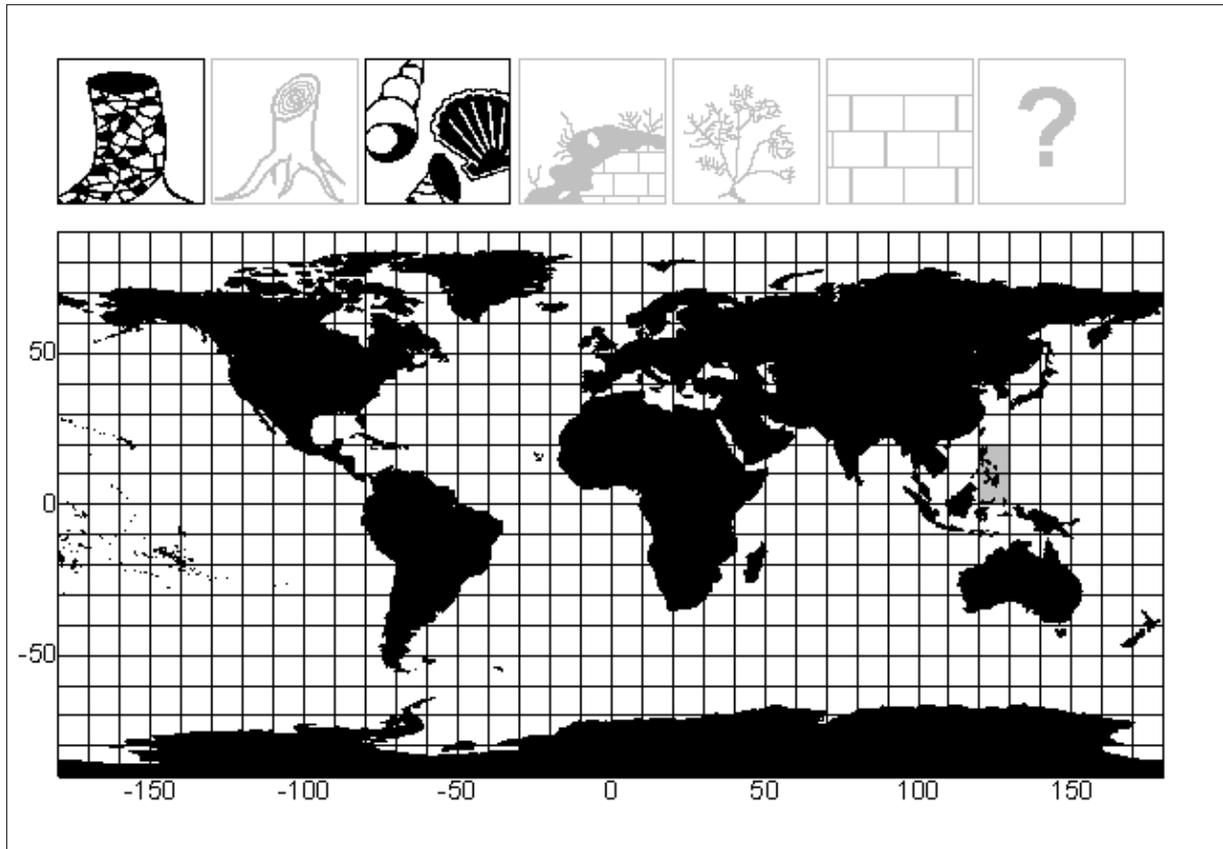


Figure 257 : Répartition biogéographique de *Polydora cavitensis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique équatorial ouest : Philippines (Pillai, 1965).

Polydora cirrosa (Rioja, 1943)

Etymologie : Du latin *cirrus* qui signifie *filament*.

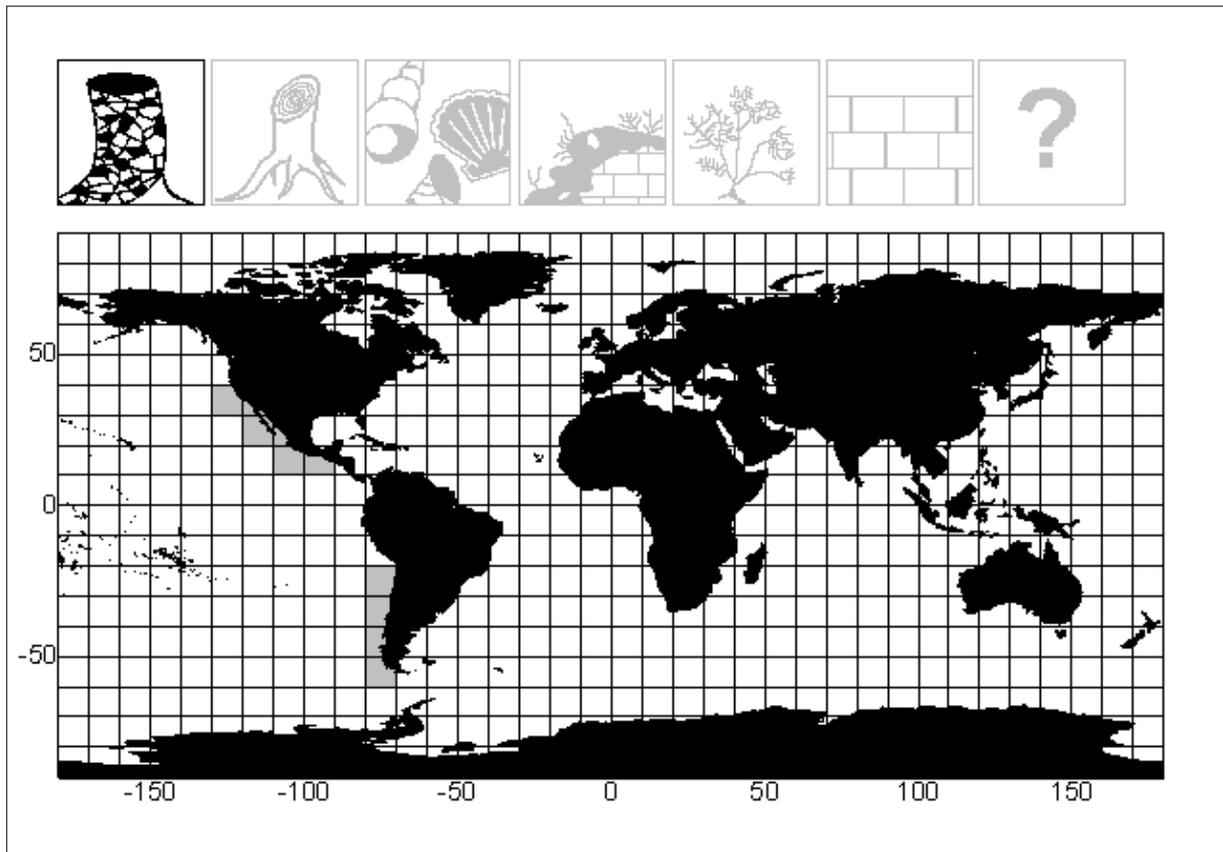


Figure 258 : Répartition biogéographique de *Polydora cirrosa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Mexique (Rioja, 1943 ; Tinoco-Orta *et al.*, 2003), Californie (Williams *et al.*, 1998) – **Pacifique sud-est** (Blake, 1983).

Polydora colonia (Moore, 1907)

Etymologie : Du latin *colonia* qui signifie *colonie* ; en raison du mode de vie de cette espèce qui forme des colonies.

Synonymies : L'espèce décrite par Day en 1957 sous le nom de *Polydora hoplura inhaca* (de *Inhaca*, le nom d'une île du Mozambique où a été trouvée cette sous-espèce de *Polydora hoplura*) a été mise en synonymie avec *Polydora colonia* par Blake (1971). L'espèce décrite par Jones (1962) sous le nom de *Polydora ancistrata* (du latin *ancistrum* qui désigne *un scalpel recourbé, un crochet*, en référence à la forme légèrement recourbée des soies falciformes notopodiales trouvées dans la région postérieure chez cette espèce) a été mise en synonymie avec *Polydora colonia* par Blake (1971).

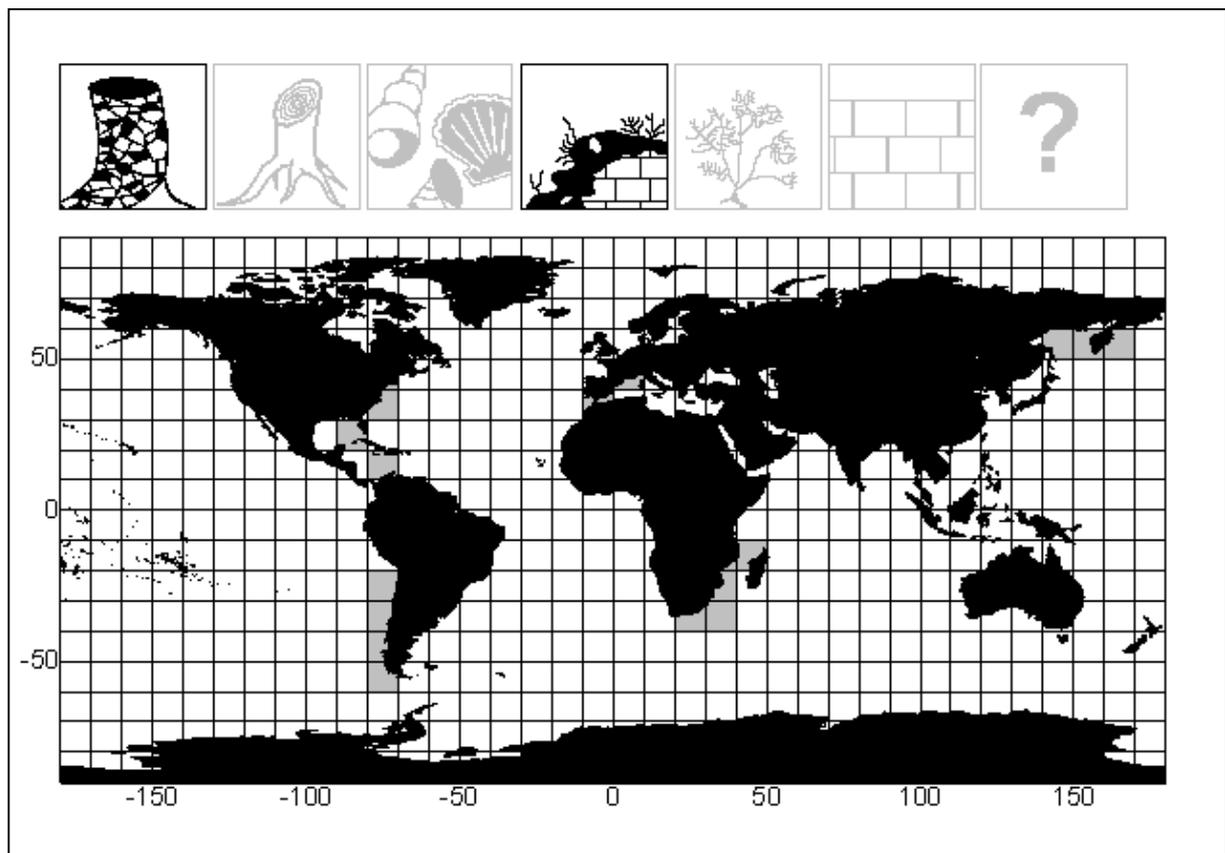


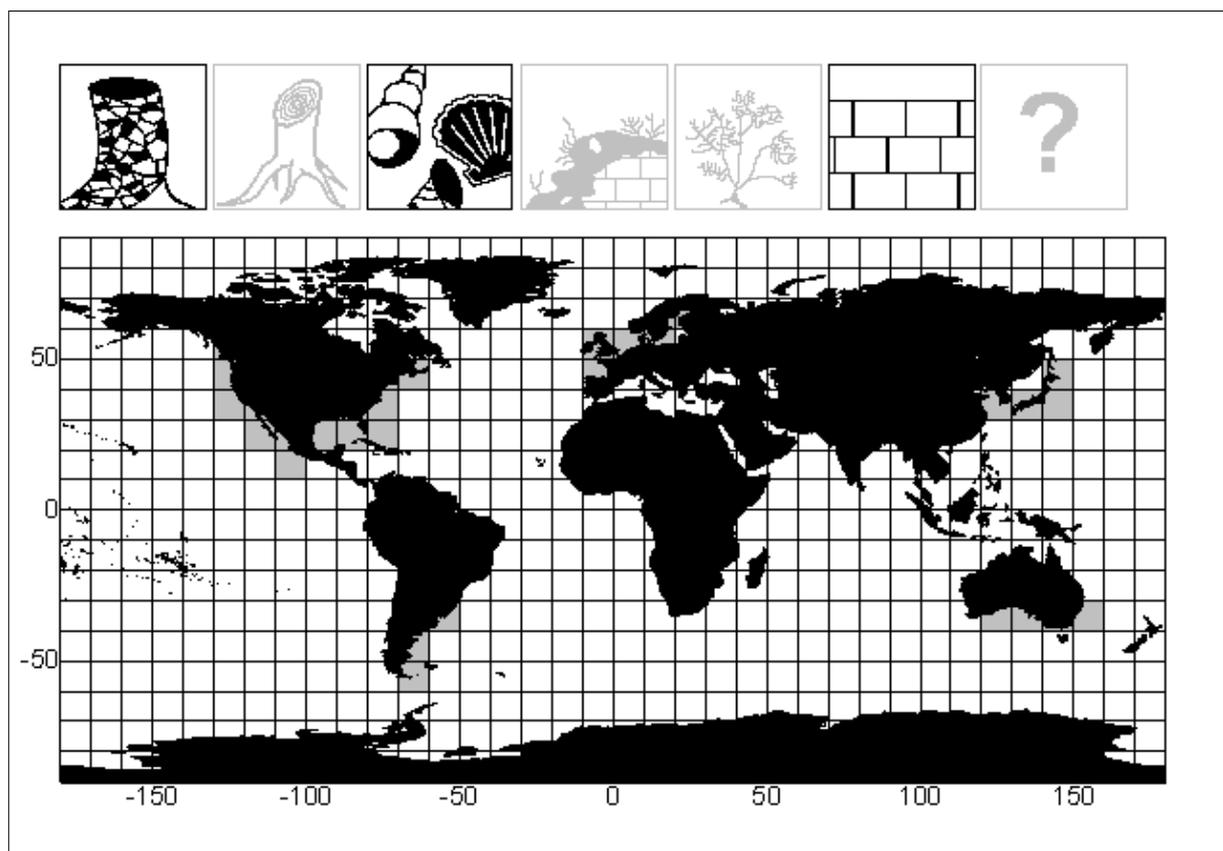
Figure 259 : Répartition biogéographique de *Polydora colonia*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-ouest** : Massachusetts (Moore, 1907 ; Sumner *et al.*, 1913 ; Blake, 1971), Caroline du Nord (Hartman, 1945 ; Blake, 1971) – **Golfe du Mexique** : Floride (Dauer, 1974) – **Mer des Antilles** : Jamaïque (Jones, 1962 ; Blake, 1971) – **Pacifique sud-est** (Blake, 1983) – **Pacifique nord-ouest** : Russie (Uschakov, 1955) – **Océan Indien** : Mozambique (Day, 1957 ; Kalk, 1958 ; MacNae *et al.*, 1958 ; Day, 1967), Afrique du Sud (Kalk, 1958) – **Mer d'Alboran** : Maroc (Tena *et al.*, 2000) – **Méditerranée** : Espagne (Aguirre *et al.*, 1988).

Polydora cornuta (Bosc, 1802)

Etymologie : Du latin *cornuta* qui signifie *cornue* ; en raison de de l'apparence cornue que donnent les palpes à cette espèce.

Synonymies : L'espèce décrite par Hartman (1936a) sous le nom de *Polydora amaricola* (du latin *mare* qui désigne *la mer*, précédé de la préposition privative *a-*, et du latin *incola* qui signifie *habitant* ; car cette espèce a été découverte dans des eaux saumâtres) a été mise en synonymie avec *Polydora cornuta* par Blake *et al.* (1987) qui ont redécrit l'espèce. L'espèce décrite par Verrill (1881) sous le nom de *Polydora littorea* (du latin *littorea* qui signifie *qui est près du rivage*, en raison de la découverte de cette espèce à proximité du rivage) a été mise en synonymie avec *Polydora cornuta* par Blake (1971). L'espèce décrite par Webster (1879a) sous le nom de *Polydora ligni* (du latin *lignum* qui désigne *du bois* en raison de la découverte de cette espèce dans des morceaux de bois) a été mise en synonymie avec *Polydora cornuta* par Blake *et al.* (1987). L'espèce désignée sous le nom de *Polydora ciliatum* par Agassiz (1867) et par Verrill (1873), qui croyaient avoir identifié des *Polydora ciliata* et dont les descriptions ont servi de références à d'autres auteurs, est à rapporter à *Polydora cornuta* selon Blake *et al.* (1987).



Distribution : **Atlantique nord-ouest** : Nouvelle-Ecosse (Snelgrove *et al.*, 1999), Nouvelle-Angleterre (Verrill, 1881 ; Hartman, 1944a), Maine (Blake, 1969a, 1971 ; Ambrose, 1984 ; Ray, 2000), Massachusetts (Verrill, 1873 ; Webster *et al.*, 1884 ; Blake, 1971 ; Grassle *et al.*, 1974 ; Trueblood *et al.*, 1994 ; Irvine *et al.*,

1999 ; Phillippi *et al.*, 2001), Rhode Island (Meng *et al.*, 2001), Connecticut (Blake, 1971 ; Zajac *et al.*, 1982 ; Zajac, 1985a, b, 1986, 1991a, b, 1995), New Jersey (Webster, 1879a ; Nelson *et al.*, 1940 ; Stauber *et al.*, 1940 ; Blake, 1971 ; Kudenov, 1982), Delaware (Galtsoff, 1964 ; Kinner *et al.*, 1978 ; Haines *et al.*, 1980), Maryland (Cory, 1967), Virginie (Cowles, 1931 ; Wass, 1965 ; Calder, 1966 ; Haigler, 1969 ; Marsh, 1970, 1973 ; Orth, 1971 ; Boesch, 1973 ; Virnstein, 1979 ; Dauer *et al.*, 1981 ; Kudenov, 1982 ; Otsuka *et al.*, 1982 ; Dauer, 1987 ; ICPRB, 1998 ; Sagasti *et al.*, 2000, 2001), Caroline du Nord (Hartman, 1945 ; Wells *et al.*, 1964a ; Blake, 1971 ; Kudenov, 1982 ; West *et al.*, 2000), Caroline du Sud (Bosc, 1802 ; Blake *et al.*, 1987 ; Hopkins *et al.*, 1997), Floride (Rice, 1981) - **Golfe du Mexique** (Foster, 1971), Floride (Rice, 1975, 1978, 1980 ; Rice *et al.*, 1976 ; Young *et al.*, 1976 ; Rice *et al.*, 1980 ; Bell *et al.*, 1982, 1983 ; Dauer, 1984), Alabama (Tagatz *et al.*, 1982), Texas (Kudenov, 1982 ; Rozas *et al.*, 2000 ; Sheridan *et al.*, 2003) - **Atlantique sud-ouest** : Argentine (Orensanz *et al.*, 1971 ; Blake, 1983 ; Gutiérrez *et al.*, 2000 ; Schwindt *et al.*, 2000) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Berkeley *et al.*, 1936, 1952 ; Hobson *et al.*, 1981 ; Kudenov, 1982 ; Qian *et al.*, 1990, 1991, 1993 ; CODIS, 1994 ; Elner *et al.*, 1994 ; Horne, 1996 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Moore, 1998), Washington (Hobson *et al.*, 1981 ; Hentschel, 1995, 1996, 1998a ; Moore, 1998 ; Ferner *et al.*, 1999 ; Dumbauld *et al.*, 2001), Oregon (Hartman *et al.*, 1950 ; Breese *et al.*, 1972), Californie (Hartman, 1936a, 1941, 1954, 1961, 1969 ; Graham *et al.*, 1945 ; Filice, 1959 ; Jones, 1961 ; Reish, 1963a, b, 1964a, b ; Light, 1969, 1978 ; Carlton, 1979 ; Kudenov, 1982 ; Carlton *et al.*, 1996 ; Cohen, 1998 ; Williams *et al.*, 1998), Mexique (Rioja, 1943, 1947 ; Diaz-Castaneda, 2000) - **Mer du Japon** : Japon (Sato-Okoshi, 2000) - **Mer Jaune** : Corée du Sud (Lee *et al.*, 1997) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Sato-Okoshi, 2000), Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2000b) - **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978 ; Poore *et al.*, 1978 ; Hutchings *et al.*, 1984), sud-est de l'Australie ? (Whitlegge, 1889) - **Océan Indien** : sud de l'Australie (Hutchings *et al.*, 1984) - **Atlantique nord-est** : Espagne (Borja *et al.*, 2000), France (Laima *et al.*, 2001), Pays de Galles (Mustaquim, 1986, 1988) - **Mer du Nord** : Belgique (Ysebaert *et al.*, 2000), Pays-Bas (Wolff, 1973 ; Lambeck *et al.*, 1987), Allemagne (Hartmann-Schröder, 1971 ; Hauser *et al.*, 1975 ; Michaelis, 1976 ; Harms *et al.*, 1983 ; Anger *et al.*, 1986 ; Plate *et al.*, 1994), Danemark (Smidt, 1951 ; Muus, 1967 ; Rasmussen, 1973), Norvège (Ramberg *et al.*, 1982), Suède (Söderström, 1920 ; Hannerz, 1956) - **Mer Baltique** : Danemark (Eliason, 1962), Allemagne (Friedrich, 1937, 1938 ; Hempel, 1957a ; Anger, 1977 ; Meibner, 2001 ; Wahl *et al.*, 2002), Suède (Göransson, 2000).

Polydora curiosa (Radashevsky, 1994a)

Etymologie : Du latin *curiosa* qui signifie *soigneuse* ; en raison des soins qu'apportent les femelles de cette espèce à leur progéniture.

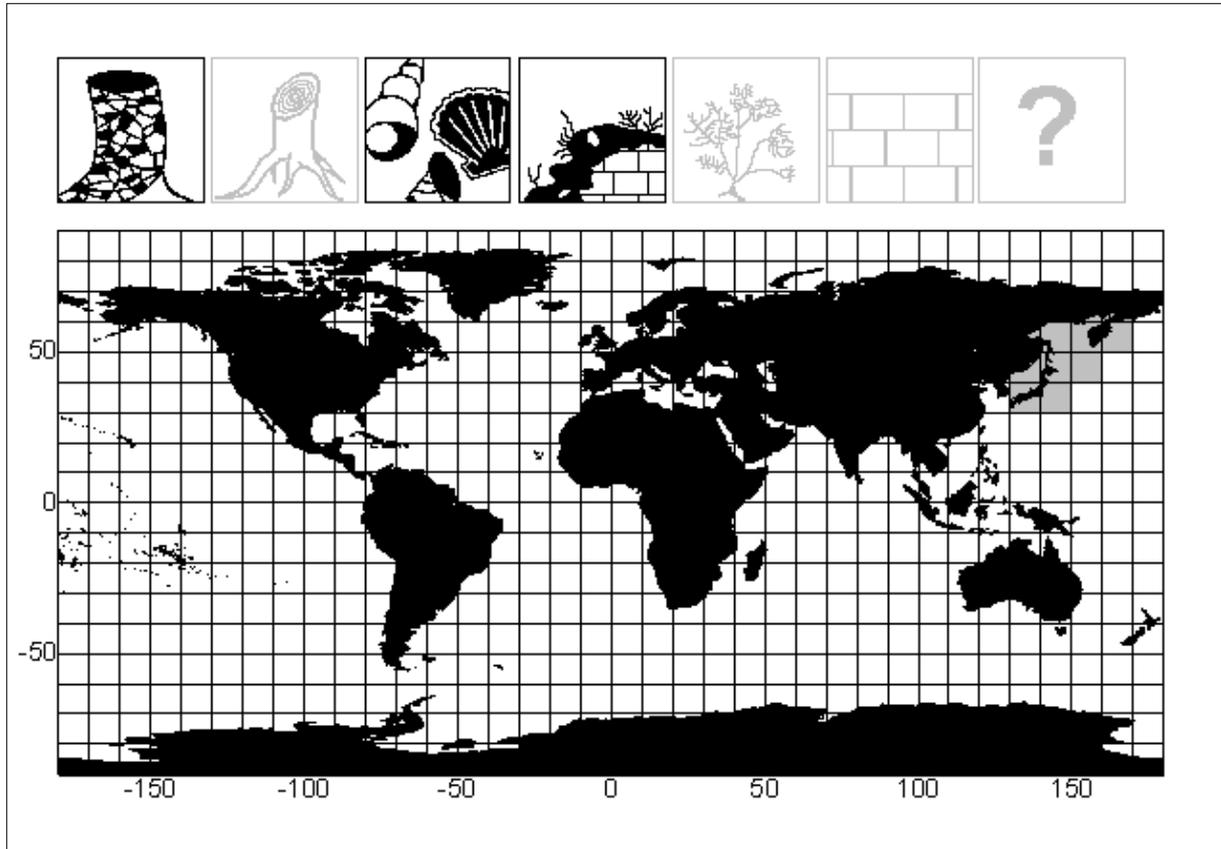


Figure 261 : Répartition biogéographique de *Polydora curiosa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-ouest** : Russie (Radashevsky, 1994a), îles Kouriles (Radashevsky, 1994a, b), Japon (Sato-Okoshi, 1999) – **Mer d'Okhotsk** : Russie et îles Kouriles (Radashevsky, 1994a).

Polydora dimai

Remarque : Il ne m'a pas été possible de retrouver l'article dans lequel cette espèce a été décrite. Elle est mentionnée dans l'inventaire faunistique de la Baie de Possjet édité par l'Académie des Sciences d'URSS (Anonyme, 1971). A ma connaissance, elle n'a pas été mise en synonymie avec une autre espèce depuis cette publication, ni même été citée de nouveau.

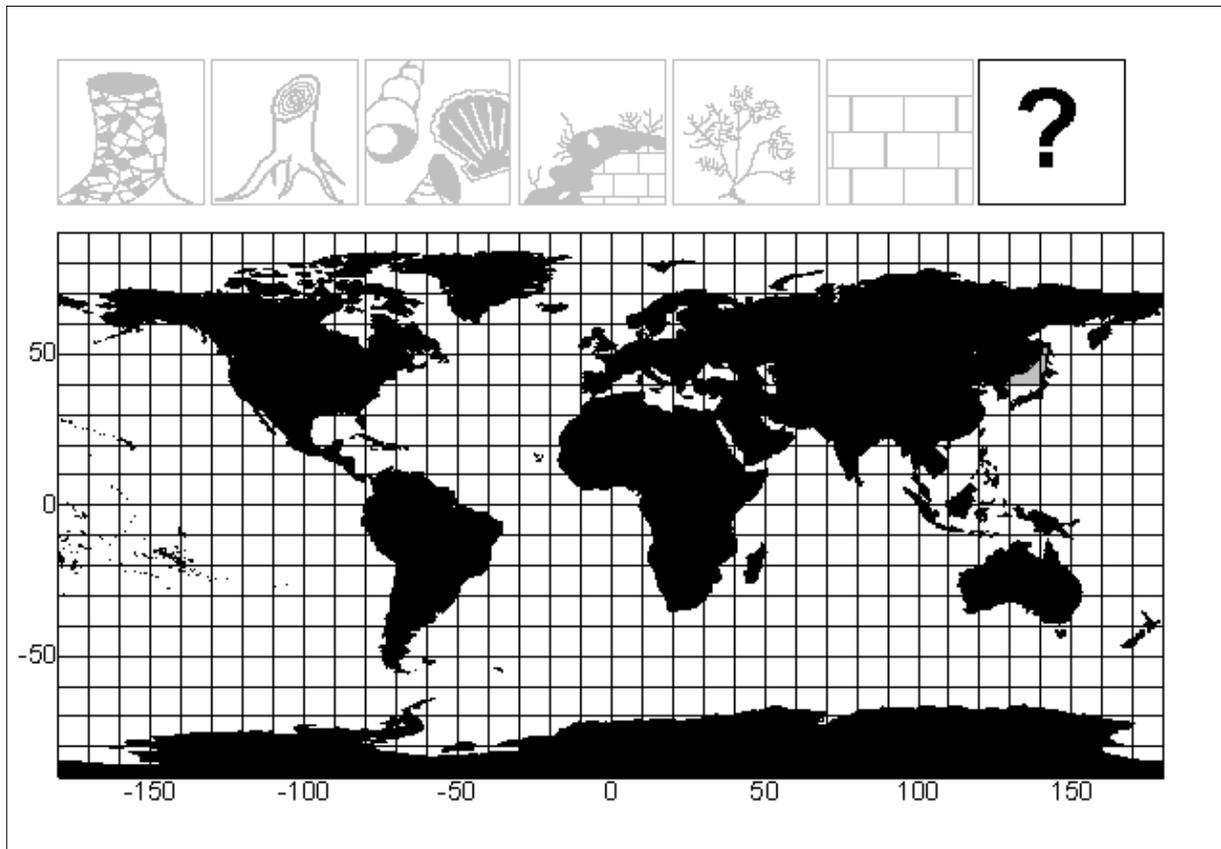


Figure 262 : Répartition biogéographique de *Polydora dimai*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Mer du Japon : Russie (Anonyme, 1971).

Polydora ecuadoriana (Blake, 1983)

Etymologie : De l'espagnol *Equador*, qui désigne l'Equateur ; car cette espèce a été découverte en Equateur.

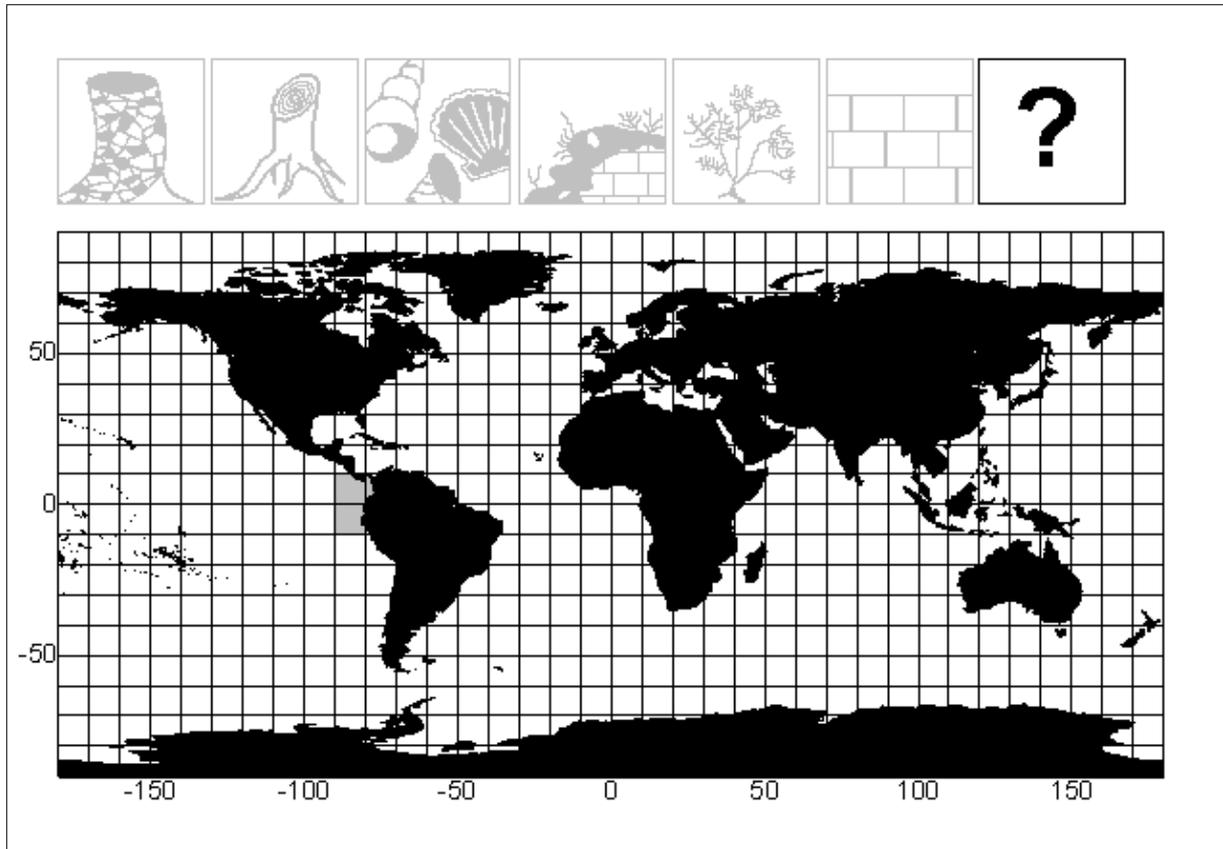


Figure 263 : Répartition biogéographique de *Polydora ecuadoriana*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-est : Equateur (Blake, 1983).

Polydora fulva (Grube, 1878)

Etymologie : Du latin *fulva* qui signifie *jaunâtre* ; en raison de la couleur des individus ayant servi à la description de cette espèce.

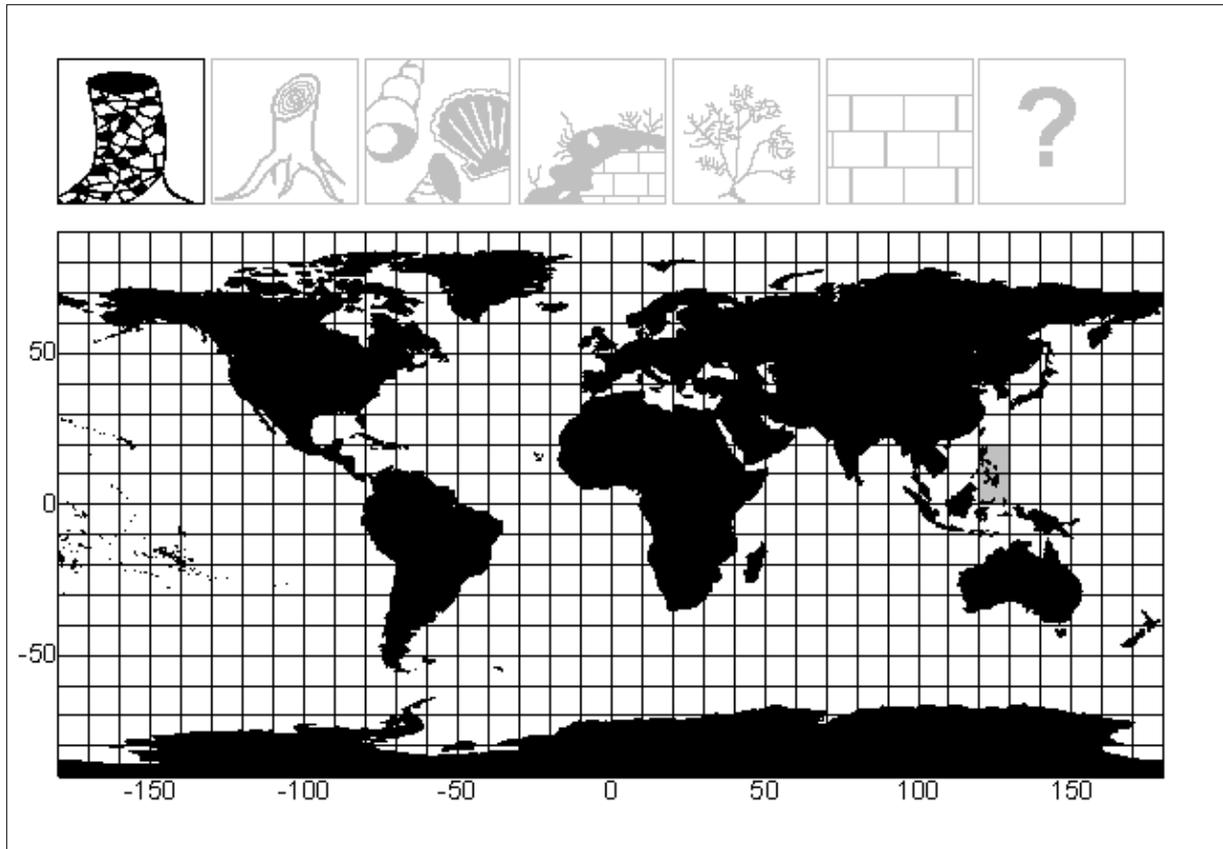


Figure 264 : Répartition biogéographique de *Polydora fulva*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Philippines (Grube, 1878).

Polydora fusca (Radashevsky & Hsieh, 2000b)

Etymologie : Du latin *fuscus* qui signifie *brun foncé* ; en raison de la pigmentation noire caractéristique (brun foncé dans l'alcool) dispersée sur la tête et le corps des individus de cette espèce.

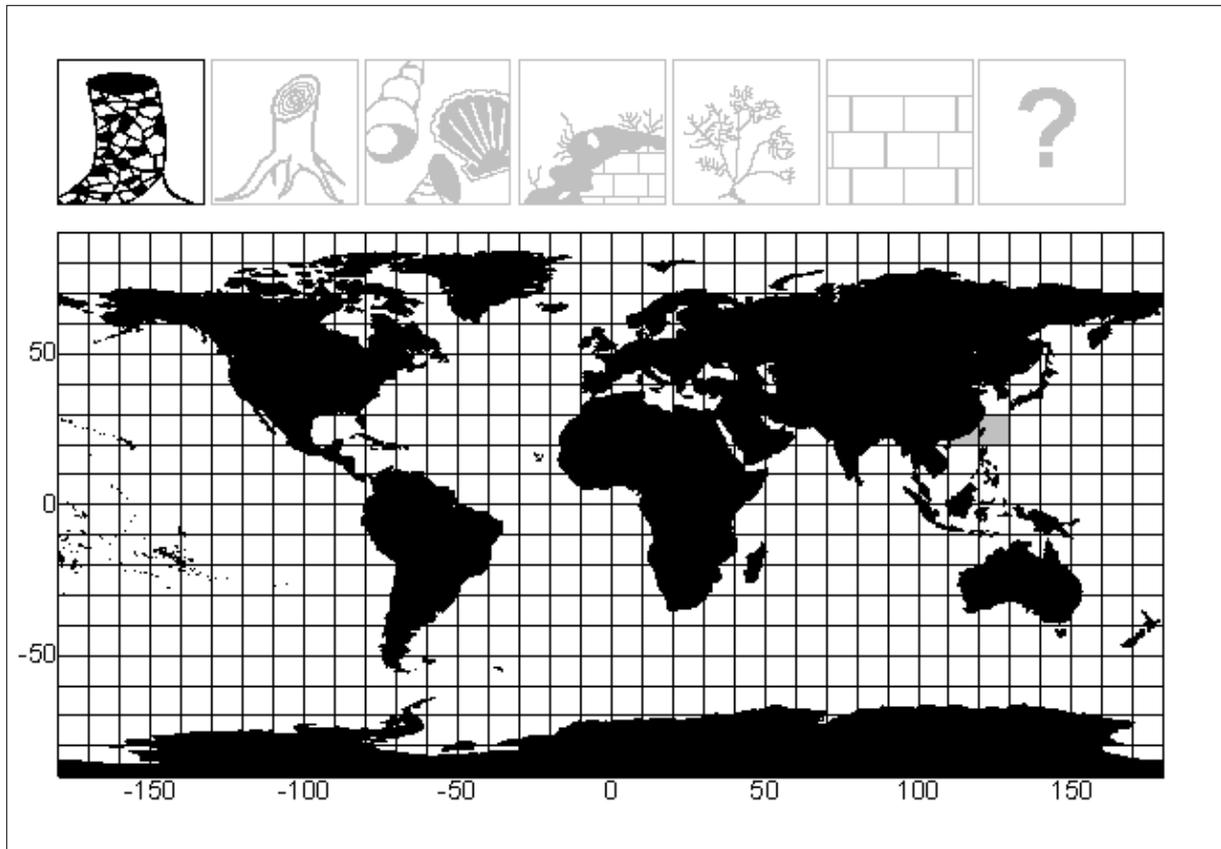


Figure 265 : Répartition biogéographique de *Polydora fusca*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Taiwan, Chine (Radashevsky *et al.*, 2000b).

Polydora gaikwadi (Day, 1973b)

Etymologie : En hommage à U.D. Gaikwad, qui a collecté les individus ayant servi à la description de cette espèce.

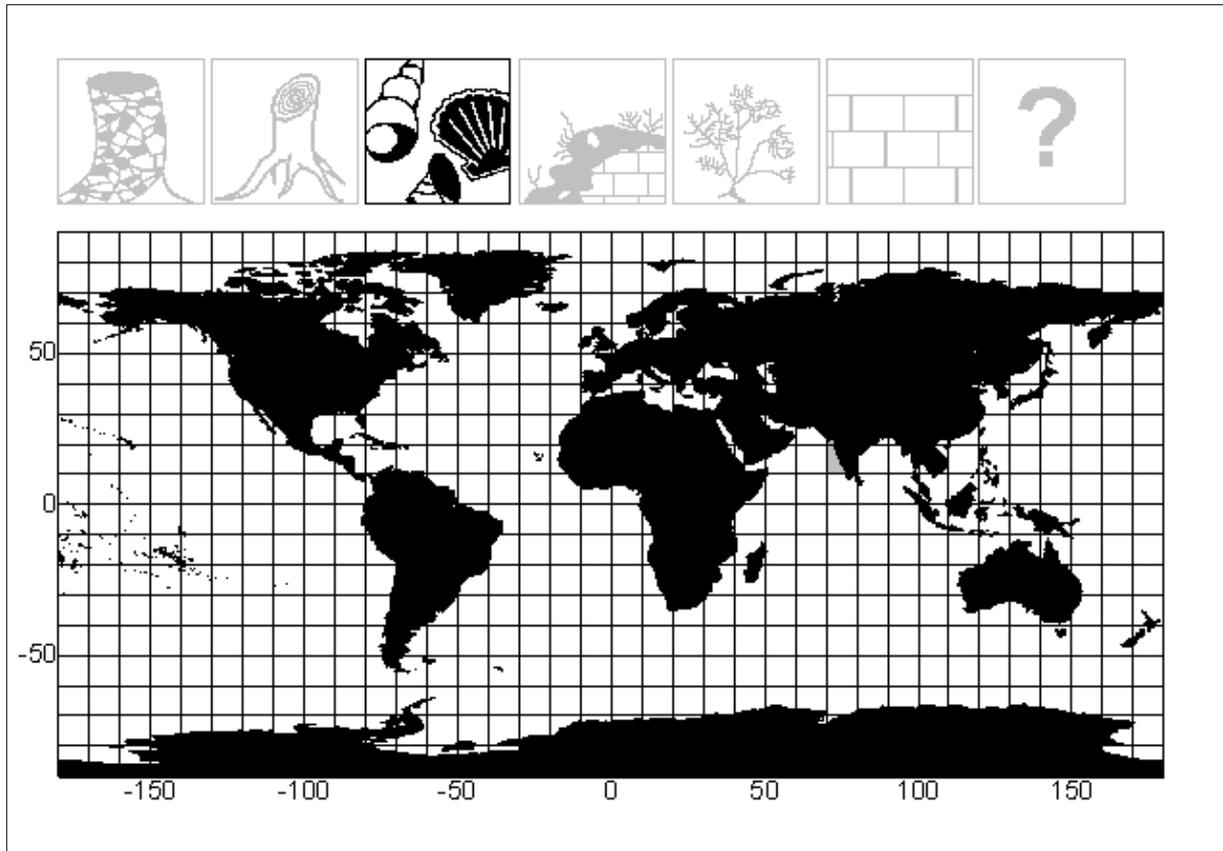


Figure 266 : Répartition biogéographique de *Polydora gaikwadi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Mer d'Oman : Inde (Day, 1973b).

Polydora glycymerica (Radashevsky, 1993)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte dans un bivalve du genre *Glycymeris*.

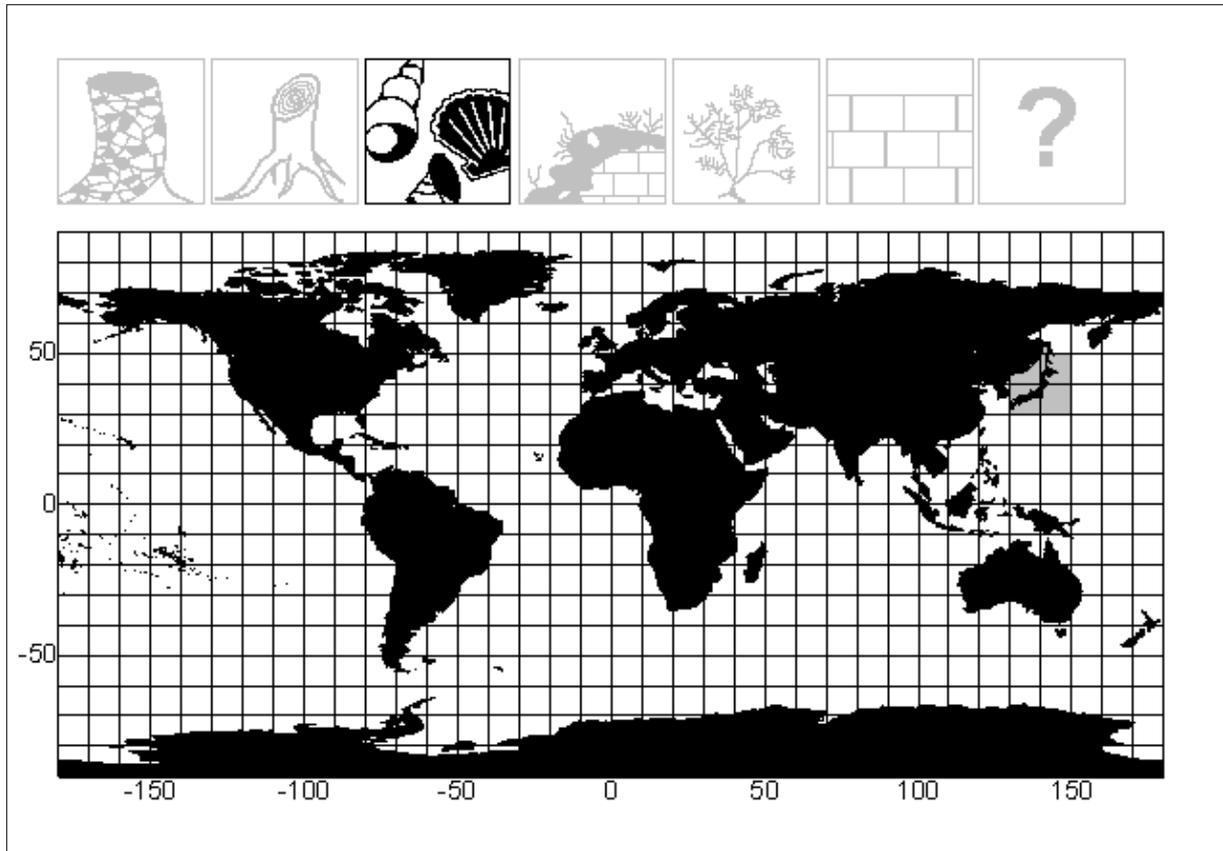


Figure 267 : Répartition biogéographique de *Polydora glycymerica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer du Japon** : Russie (Radashevsky, 1989, 1993 ; Manchenko *et al.*, 1994) – **Pacifique nord-ouest** : Japon (Sato-Okoshi, 1999).

Polydora guillei (Laubier & Ramos, 1974)

Etymologie : En hommage à Alain Guille qui participa à la récolte des individus ayant servi à la description de cette espèce lors de la campagne Ampurdan en Méditerranée.

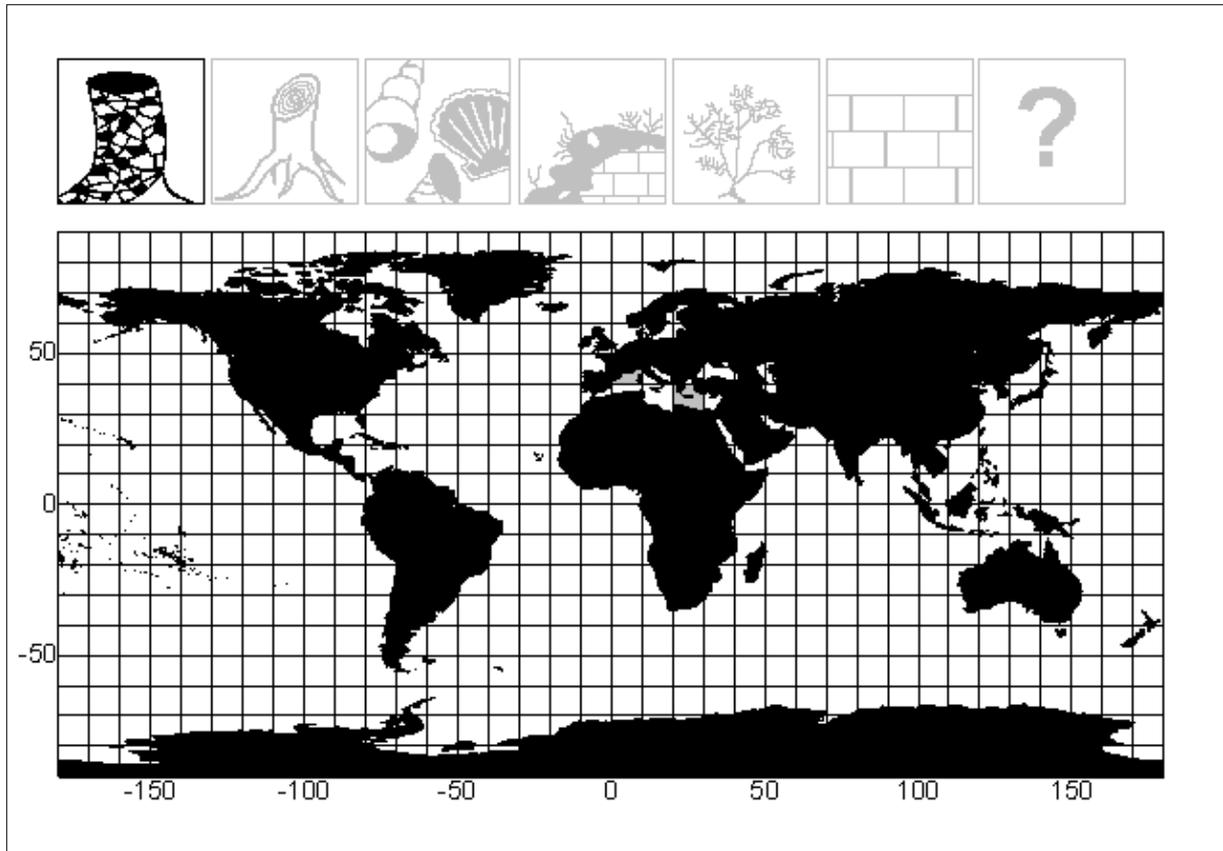


Figure 268 : Répartition biogéographique de *Polydora guillei*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Méditerranée : Espagne (Laubier *et al.*, 1974) - Mer Ionienne : Grèce (Zenetos *et al.*, 1997).

Polydora haswelli (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : En hommage à Williams A. Haswell, taxonomiste qui publia le premier article sur les polydores en Australie (pays d'où proviennent les individus ayant servi à la description de cette espèce).

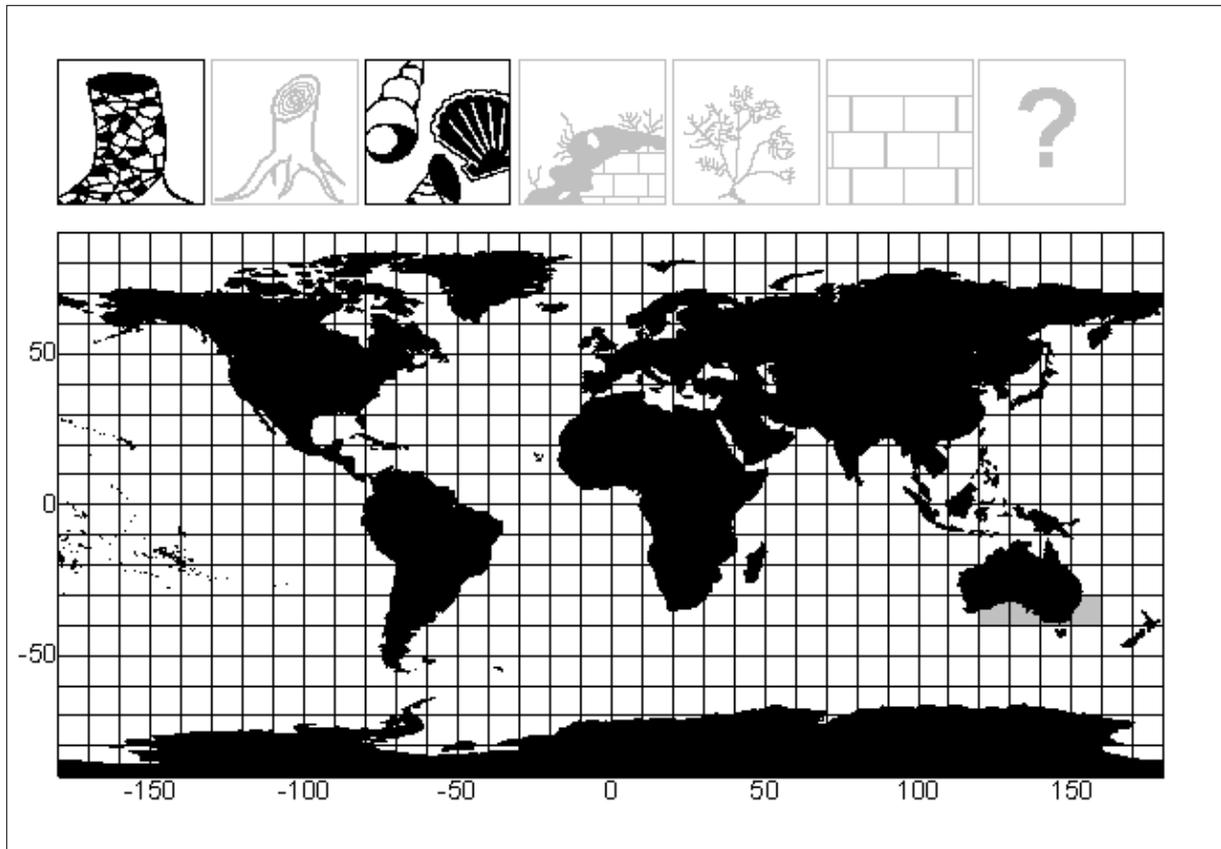


Figure 269 : Répartition biogéographique de *Polydora haswelli*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978 ; Skeel, 1979) – **Océan Indien** : sud de l'Australie (Gromadzki, 1994).

Polydora hermaphroditica (Hannerz, 1956)

Etymologie : Du latin *hermaphroditus* qui signifie *hermaphrodite* ; en raison du mode de reproduction de cette espèce qui possède des segments antérieurs mâles et des segments postérieurs femelles.

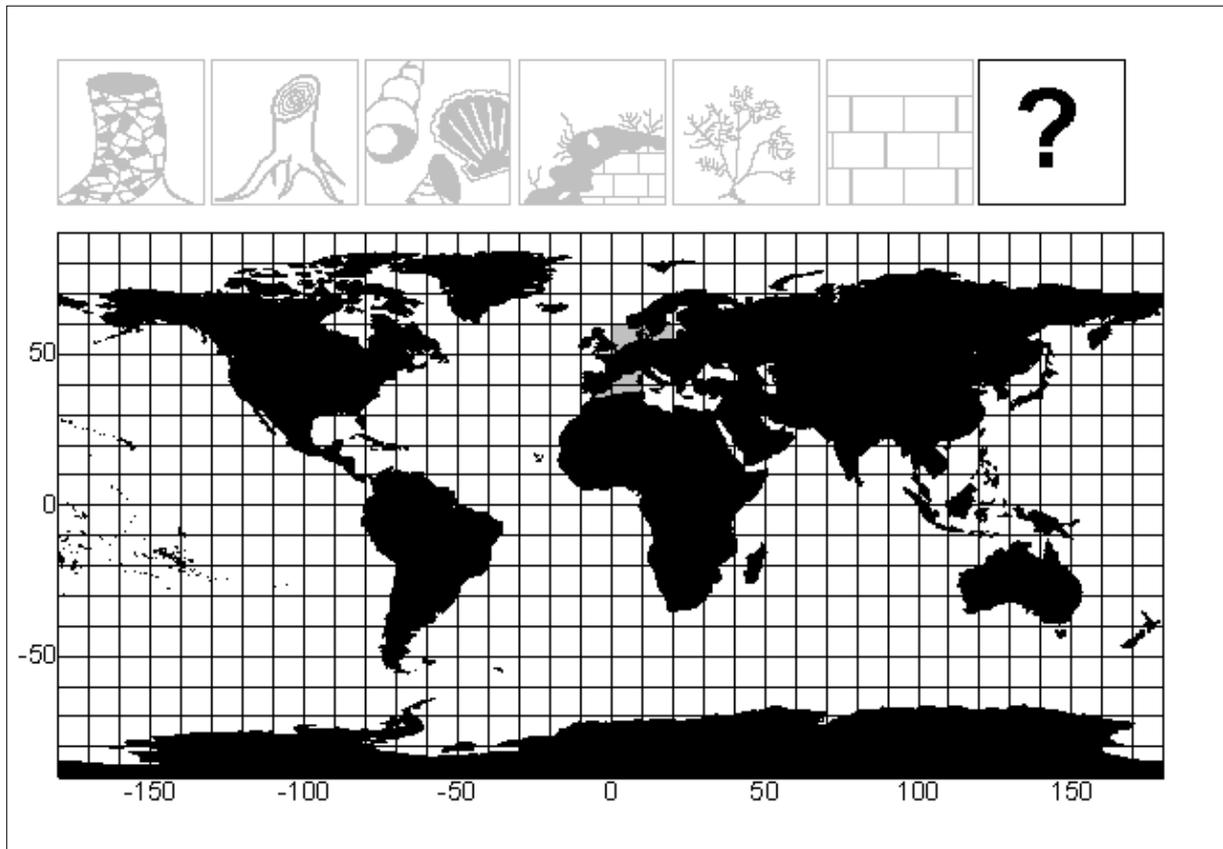


Figure 270 : Répartition biogéographique de *Polydora hermaphroditica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Mer du Nord : Suède (Hannerz, 1956 ; Hansson, 1998) , Allemagne (Plate *et al.*, 1994) – Méditerranée (Amoureux, 1973).

Polydora heterochaeta (Rioja, 1939)

Étymologie : Du grec *heteros* qui signifie *autre*, et du grec *khaitê* qui signifie *soie* ; en raison de la présence de différents types de soies au cinquième sétigère chez cette espèce.

Remarque : Cette espèce a été redécrite par Blake en 1980.

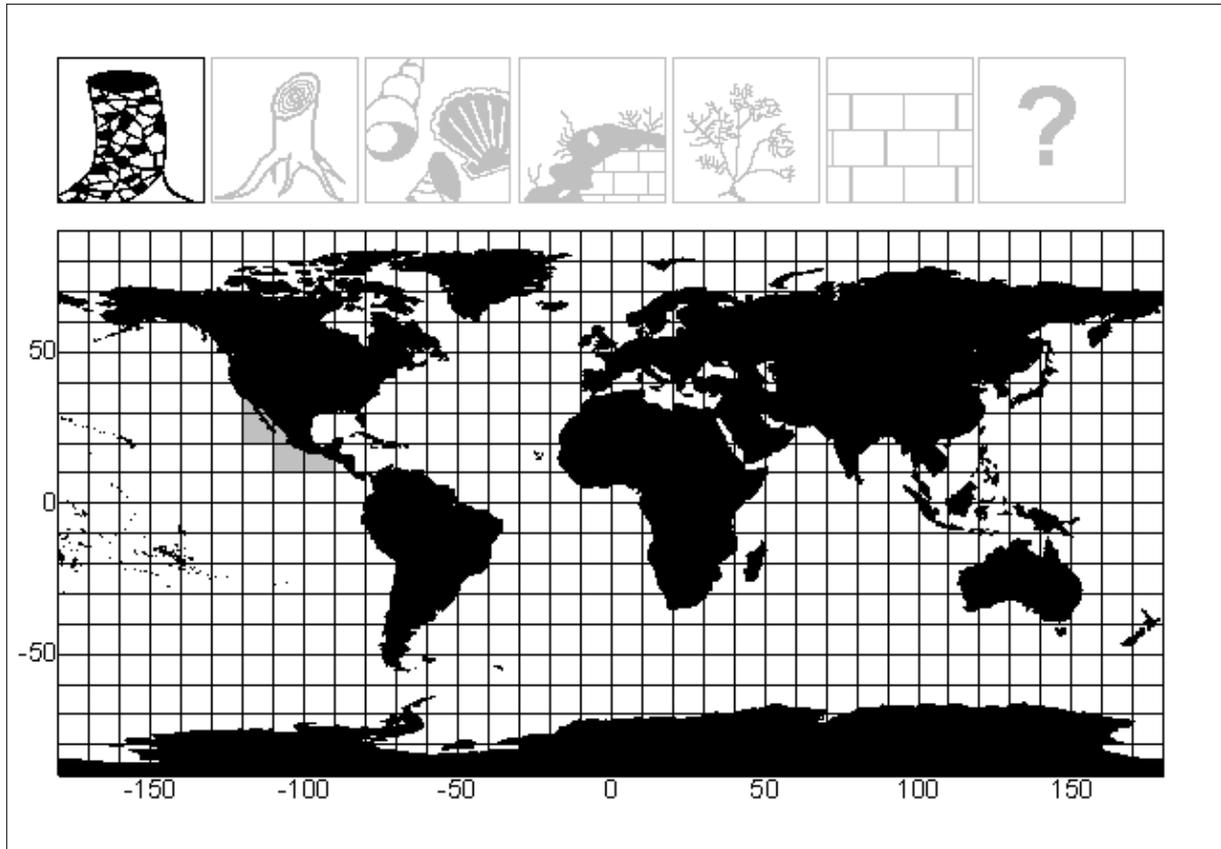


Figure 271 : Répartition biogéographique de *Polydora heterochaeta*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Mexique (Rioja, 1939 ; Reish, 1968a ; Blake, 1980).

Polydora hornelli (Willey, 1905)

Etymologie : En hommage à James Hornell, qui étudia certaines espèces de polydores.

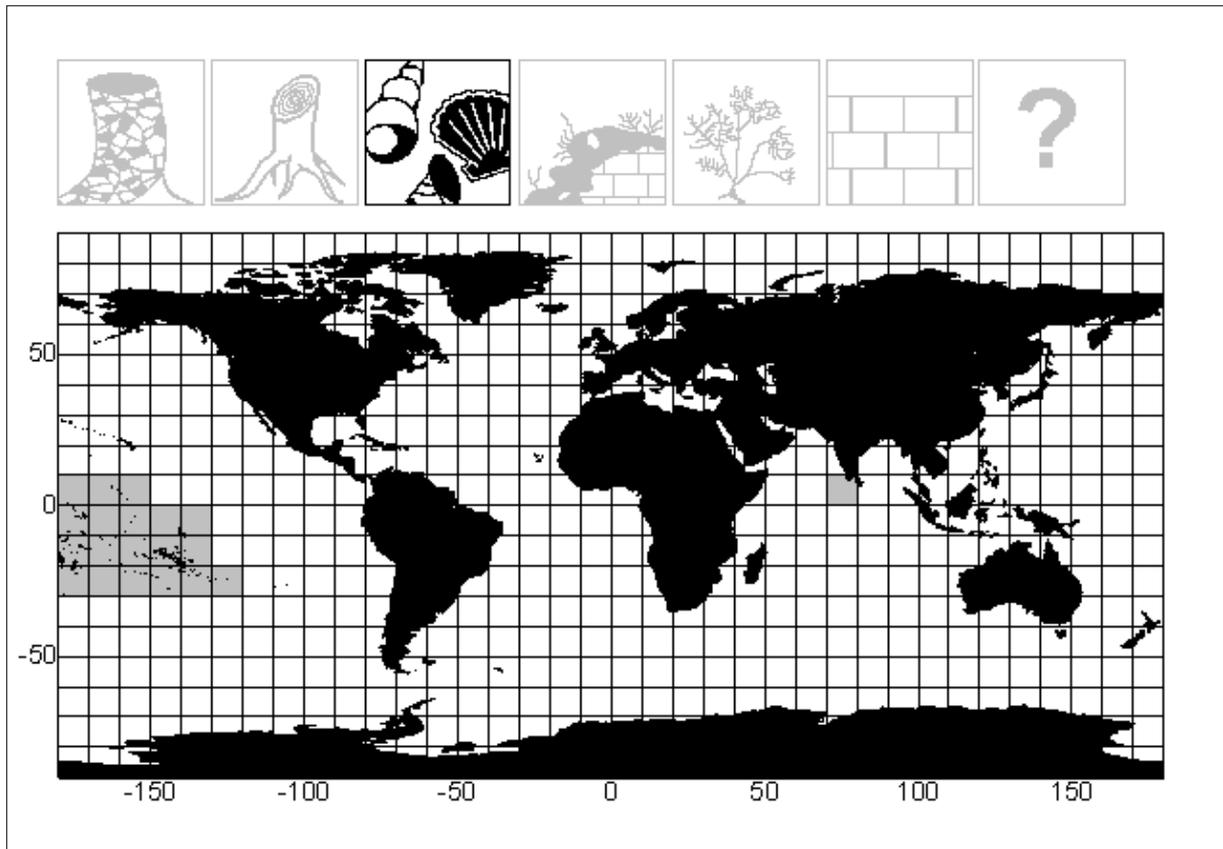


Figure 272 : Répartition biogéographique de *Polydora hornelli*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Golfe de Mannar : Inde (Willey, 1905) – Pacifique équatorial ouest : Polynésie française (Herdman, 1906).

Polydora kaneohe (Ward, 1981)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte dans la baie de Kaneohe, à Hawaii.

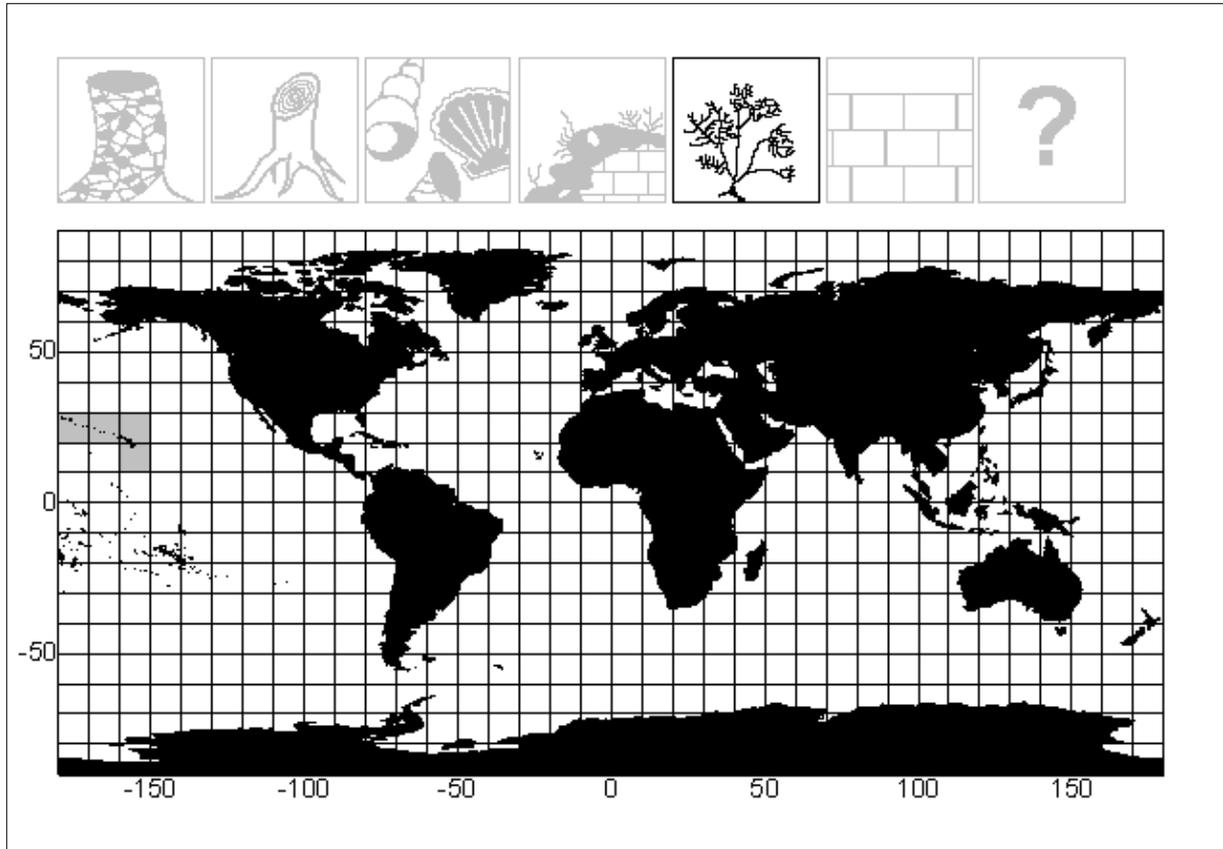


Figure 273 : Répartition biogéographique de *Polydora kaneohe*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique équatorial ouest : Hawaii (Ward, 1981).

Polydora latispinosa (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *latus* qui signifie *large*, et du latin *spinosa* qui signifie *épineuse* ; en raison de la présence de larges soies en forme d'épines chez cette espèce.

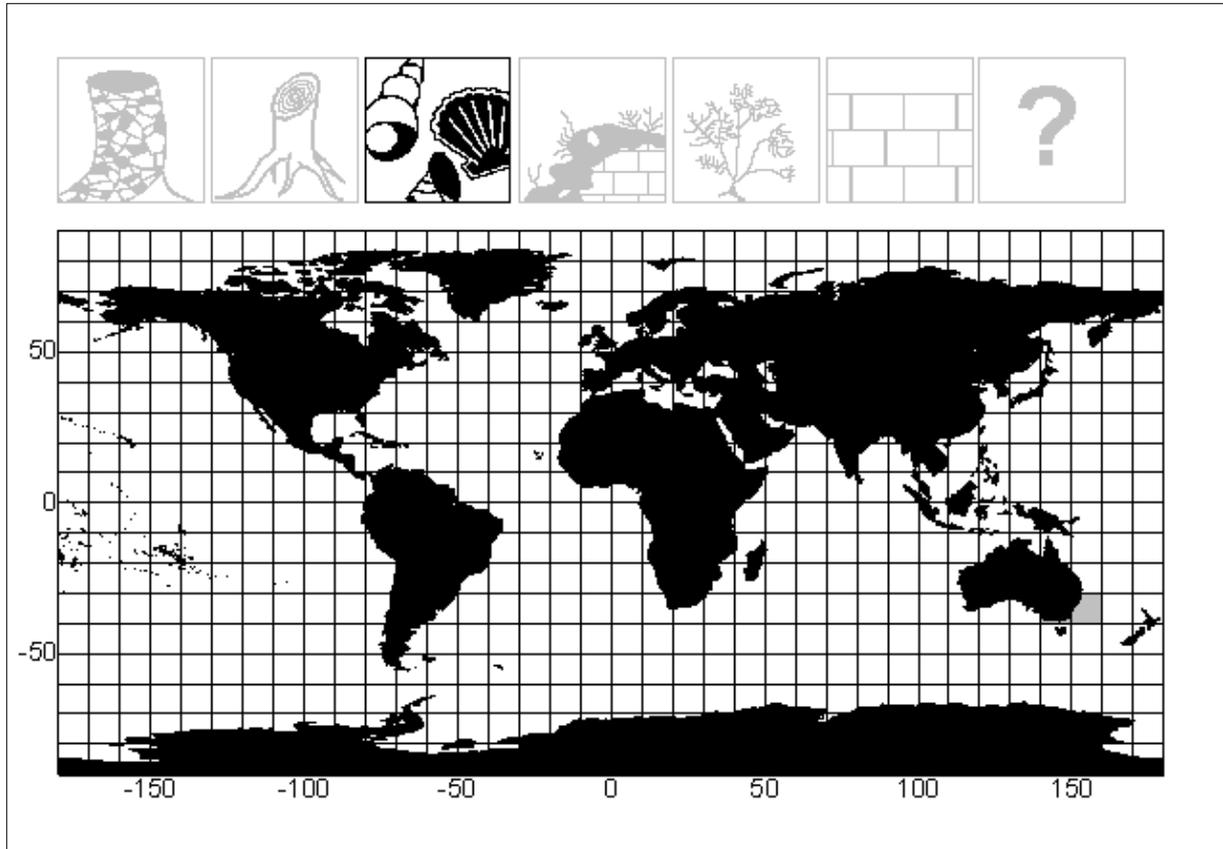


Figure 274 : Répartition biogéographique de *Polydora latispinosa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Polydora limicola (Annenkova, 1934)

Etymologie : Du latin *limnus* qui signifie *boue*, et du latin *colere* qui signifie *habiter* ; car cette espèce a été découverte dans de la vase.

Remarque : *Polydora ciliata limicola* a été élevée au rang d'espèce par Hartman (1961).

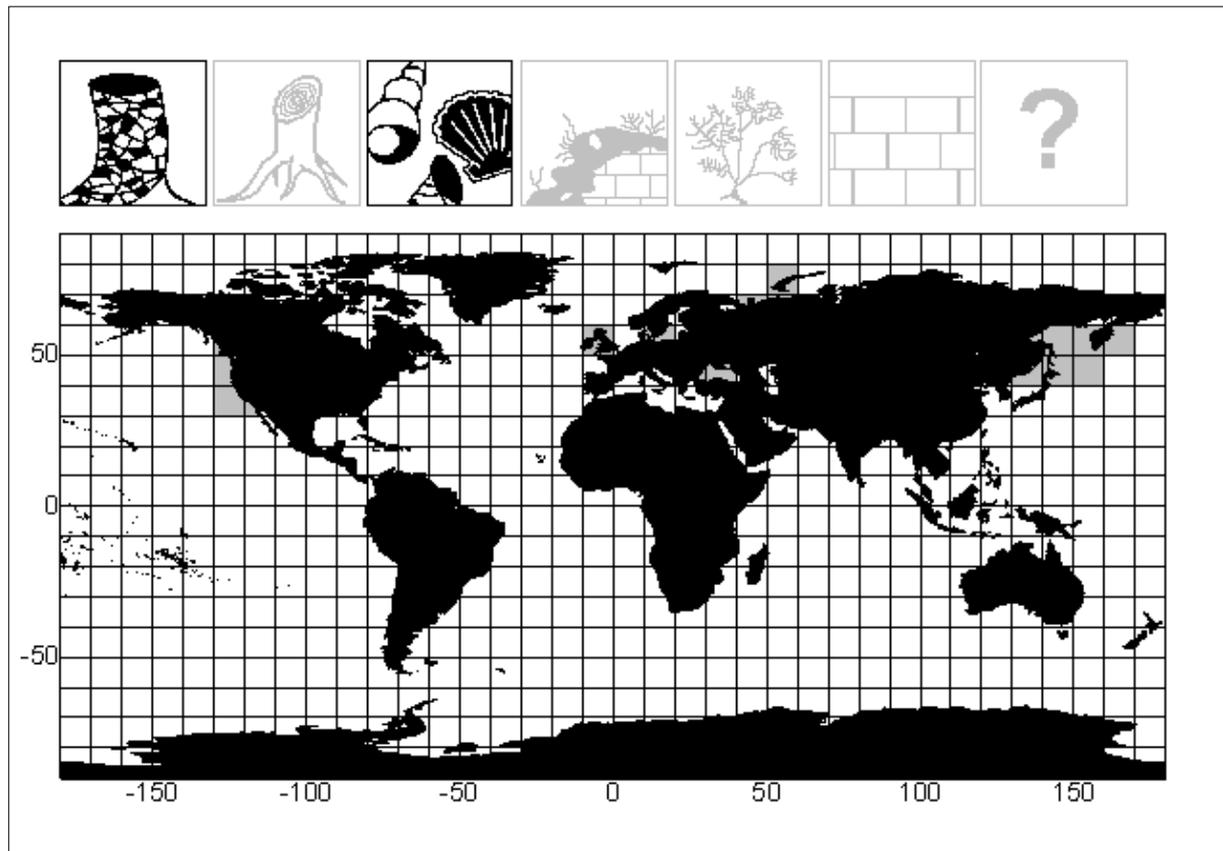


Figure 275 : Répartition biogéographique de *Polydora limicola*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer de Béring** : îles du Commandeur (Annenkova, 1934 ; Buyanovsky *et al.*, 1992 ; collections du Kamchatka Institute of the Ecology and Environment) – **Pacifique nord-ouest** : Russie (Annenkova, 1934 ; Bagaveeva, 1981 ; Rzhavsky *et al.*, 1989 ; Kulikova *et al.*, 1993 ; collections du Kamchatka Institute of the Ecology and Environment), îles Kouriles (Khlebovitch, 1961 ; Bagaveeva, 1981) – **Mer du Japon** : Russie (Bagaveeva, 1981, 1983 ; Manchenko *et al.*, 1993, 1998 ; Bagaveeva *et al.*, 2000) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Hobson *et al.*, 1981 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997), Washington (Hobson *et al.*, 1981), Californie (Hartman, 1961 ; Woodwick, 1963b ; Hartman, 1969 ; Reish, 1971) – **Mer de Barents** : Russie (Bagaveeva, 1981) - **Mer du Nord** : (Hansson, 1998), Ecosse (Kendall, 1980 ; Mustaquim, 1986, 1988) – **Mer Baltique** : Allemagne (Hansson, 1998) – **Mer Noire** : Roumanie (Petranu, 1997), Ukraine (Losovskaya *et al.*, 1964, 2003 ; Losovskaya, 1976, 1977 ; Braiko, 1982 ; Moroz, 1993) – **Mer d'Azov** : Ukraine (Kiseleva, 1987).

Polydora mabinii (Williams, 2001a)

Etymologie : En hommage aux habitants du port de Mabini, aux Philippines, où a été découvert cette espèce.

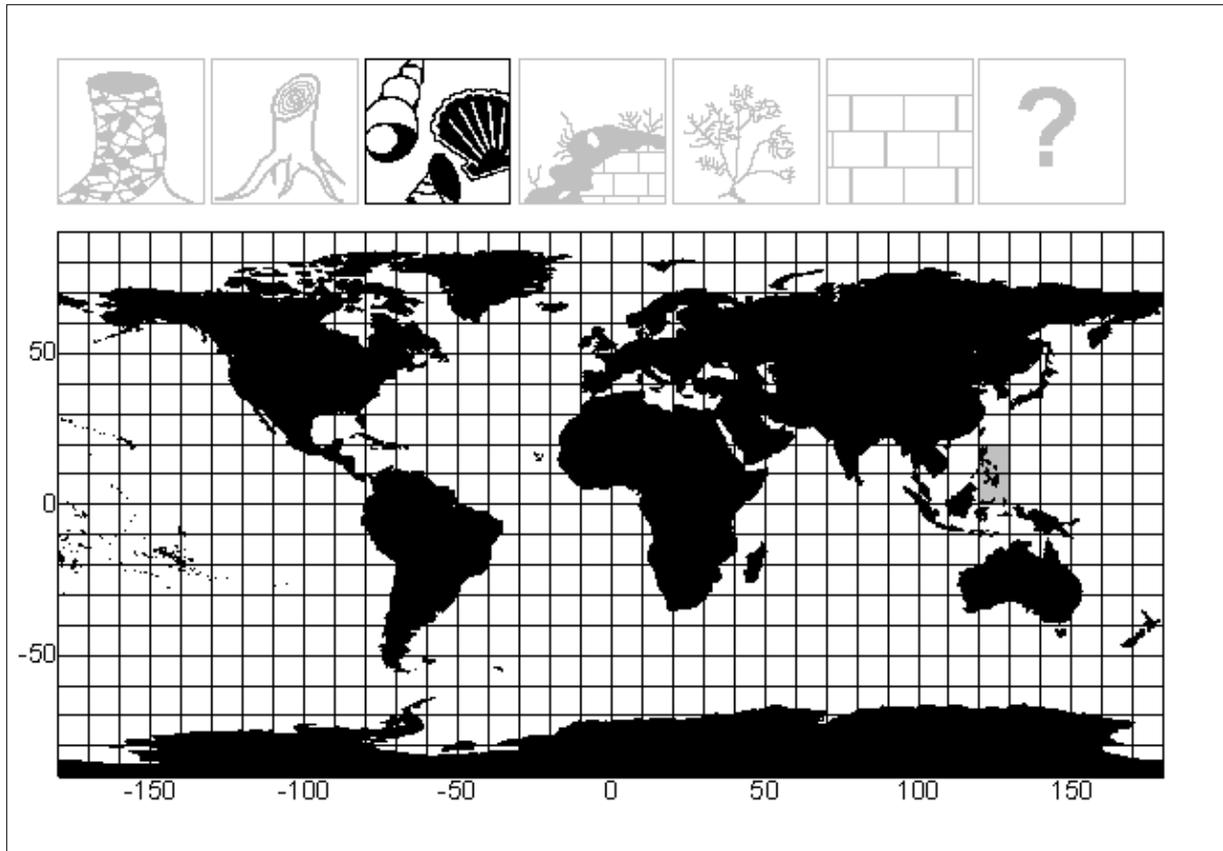


Figure 276 : Répartition biogéographique de *Polydora mabinii*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Philippines (Williams, 2001a).

Polydora maculata (Day, 1963b)

Étymologie : Du latin *macula* qui signifie *tache* ; en raison du schéma de pigmentation chez cette espèce.

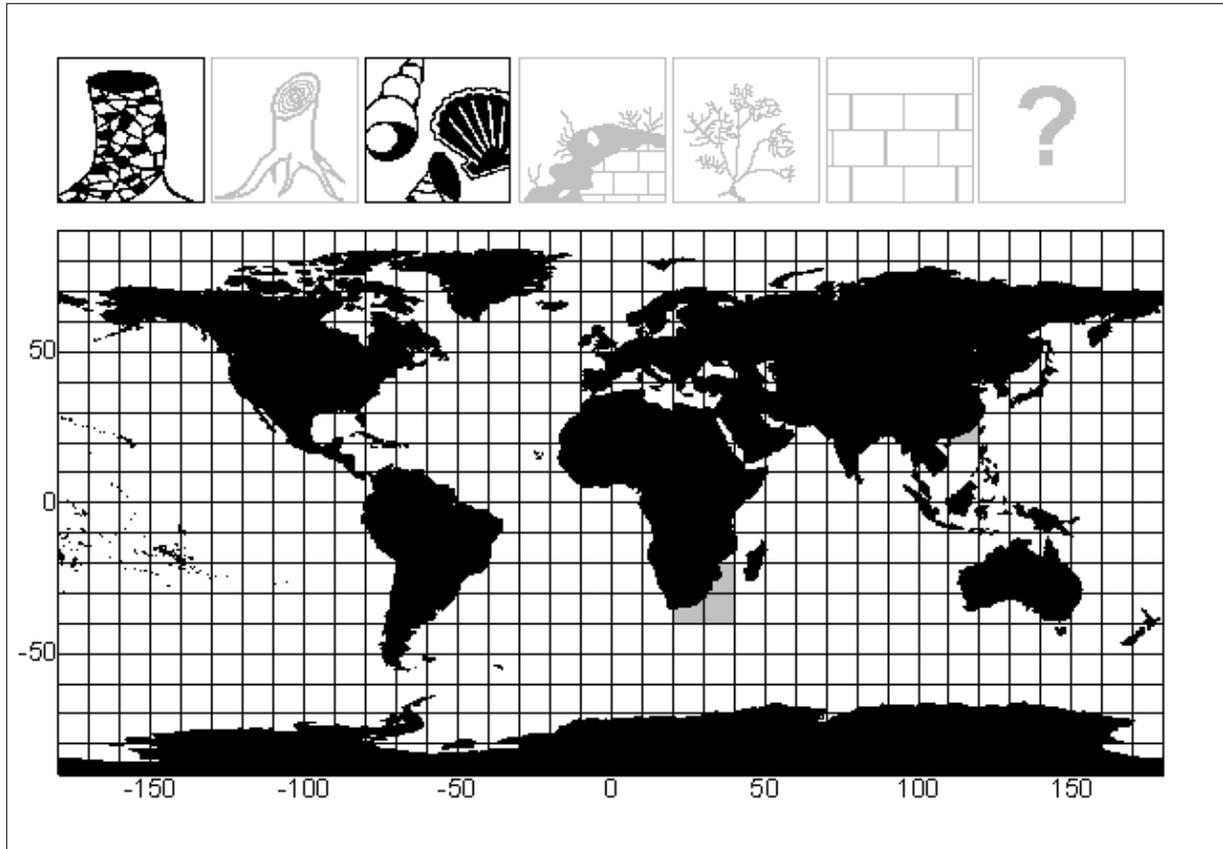


Figure 277 : Répartition biogéographique de *Polydora maculata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Océan Indien : Afrique du Sud (Day, 1963b) – Mer de Chine : Hong-Kong (Lee *et al.*, 2001).

Polydora narica (Light, 1969)

Etymologie : Du latin *narica* qui signifie *petit naseau* ; en raison de la forme de la tête chez cette espèce.

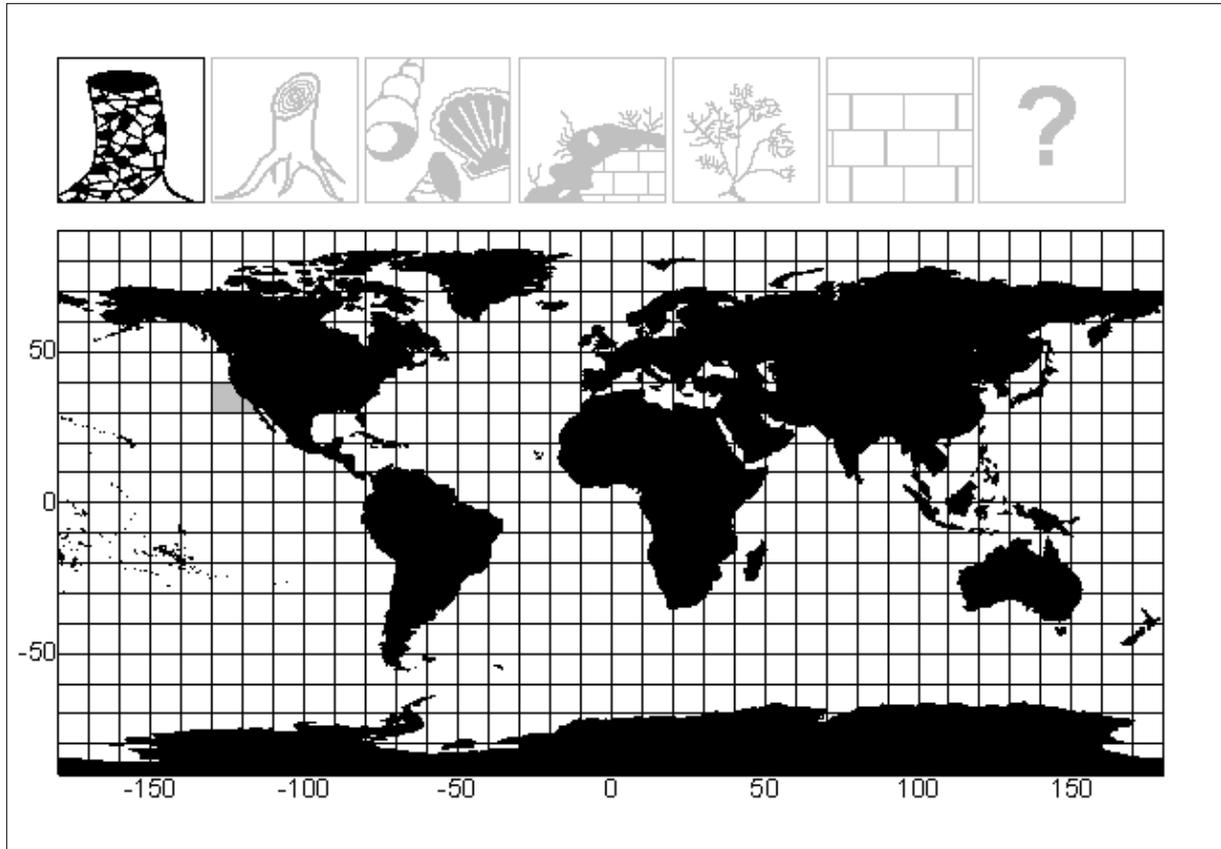


Figure 278 : Répartition biogéographique de *Polydora narica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : Californie (Light, 1969).

Polydora neocaeca (Williams & Radashevsky, 1999)

Etymologie : Du grec *neos* qui signifie *nouveau*, et du latin *caeca* qui signifie *aveugle* et qui fait référence à la description de *Polydora caeca* donnée par Webster (et non à celle donnée par Oersted).

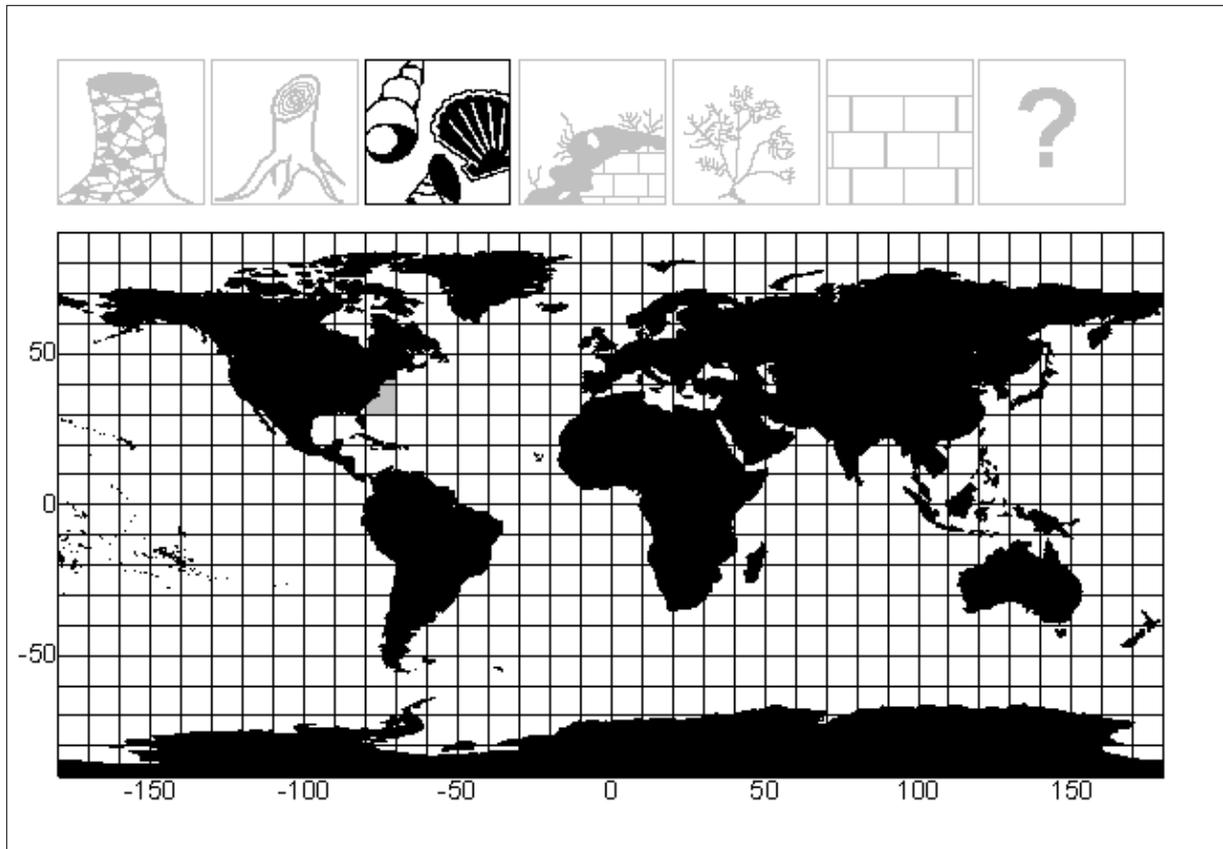


Figure 279 : Répartition biogéographique de *Polydora neocaeca*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-ouest** : Rhode-Island (Williams *et al.*, 1999 ; Williams, 2000b), Virginie (Webster, 1879b), Caroline du Nord (Andrews, 1891b).

Polydora nuchalis (Woodwick, 1953)

Etymologie : Du latin *nucha* qui signifie *nuque* ; en raison de la présence d'un organe nuchal caractéristique chez cette espèce.

Remarque : Cette espèce a été redécrite par Blake en 1980.

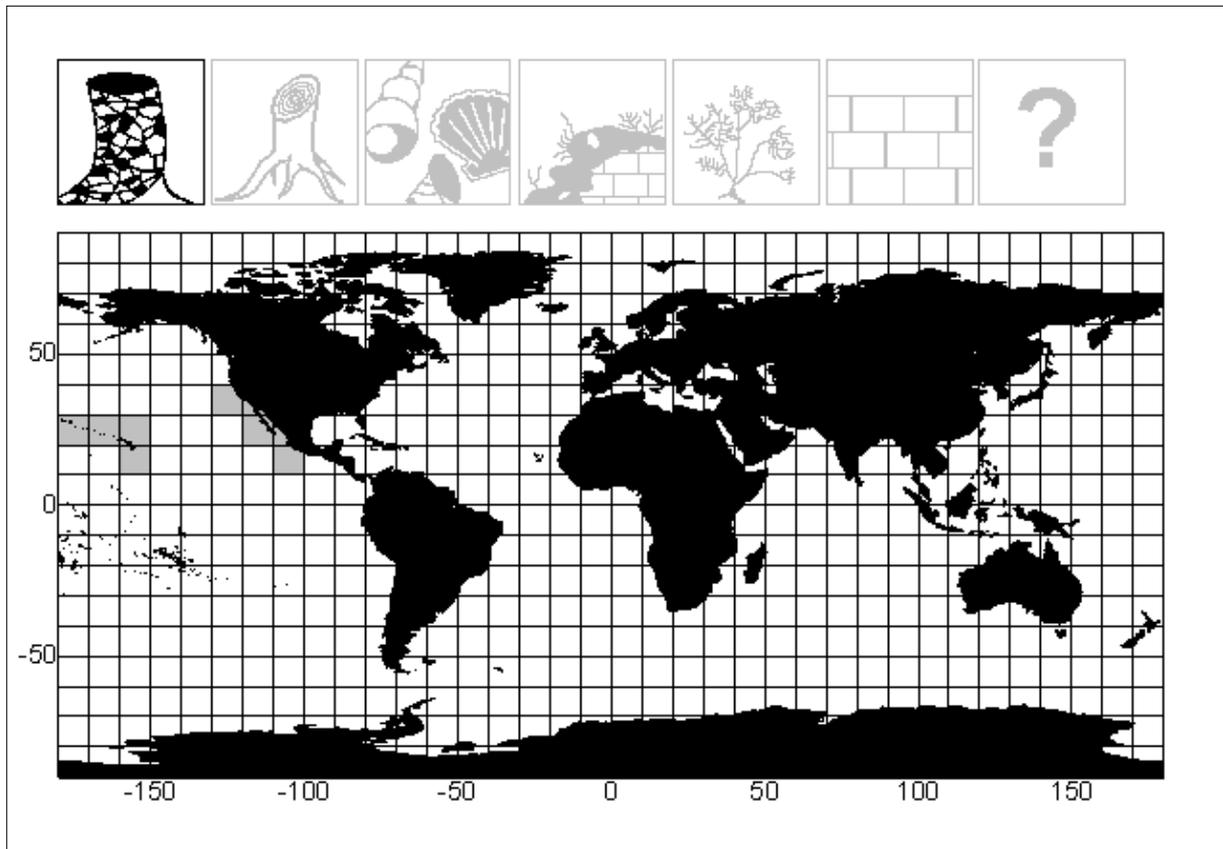


Figure 280 : Répartition biogéographique de *Polydora nuchalis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Californie (Woodwick, 1953, 1960 ; Hartman, 1961, 1969 ; Blake *et al.*, 1975 ; Blake, 1980 ; Williams *et al.*, 1995, 1998), Mexique (Kudenov, 1975 ; Blake, 1980) – **Pacifique équatorial ouest** : Hawaii (Bailey-Brock, 1990, 2000).

Polydora pacifica (Takahashi, 1937)

Etymologie : Ainsi nommée car cette espèce a été découverte dans le Pacifique.

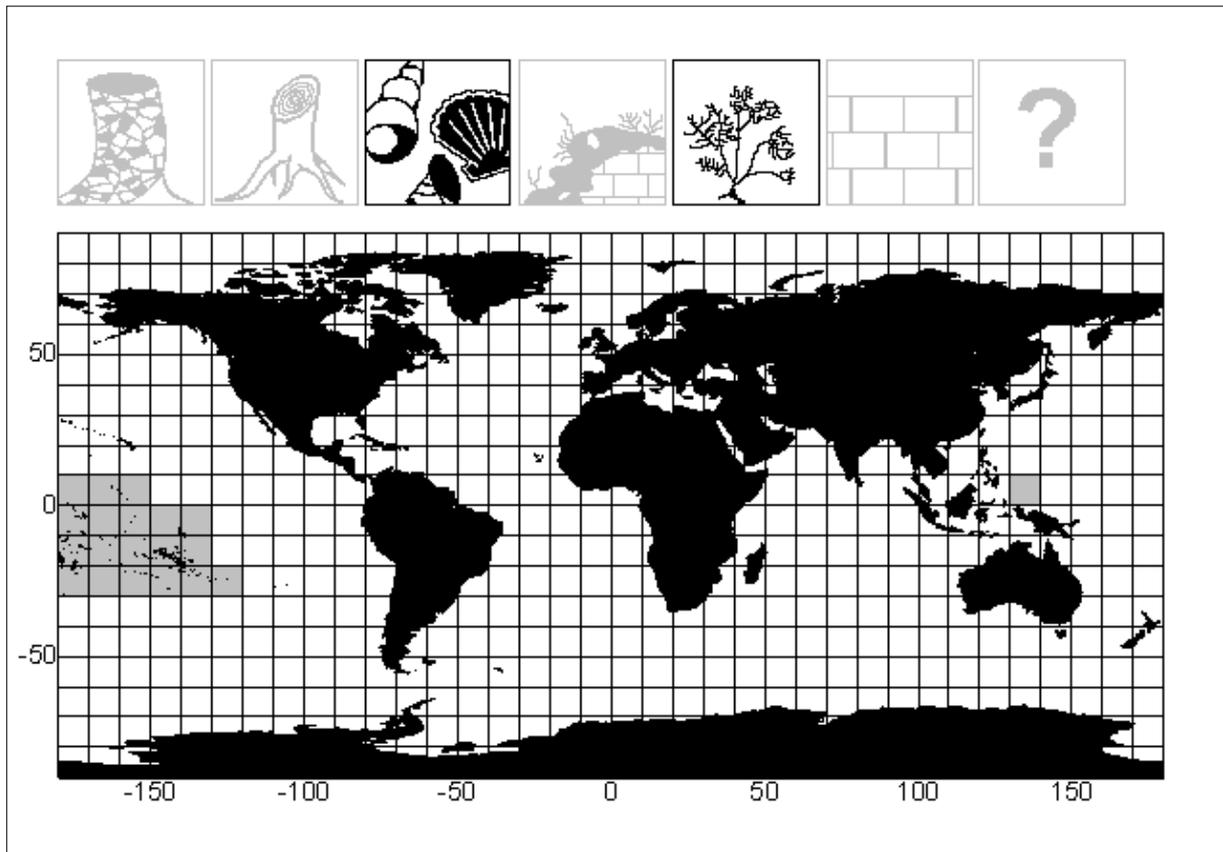


Figure 281 : Répartition biogéographique de *Polydora pacifica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer des Philippines** : îles Belau (Takahashi, 1937) – **Pacifique sud central** : Polynésie française (Comps *et al.*, 2001).

Polydora penicillata (Hutchings & Rainer, 1979)

Etymologie : Du latin *penicillum* qui veut dire *pinceau* ; en raison de la forme et de la disposition des soies chez cette espèce.

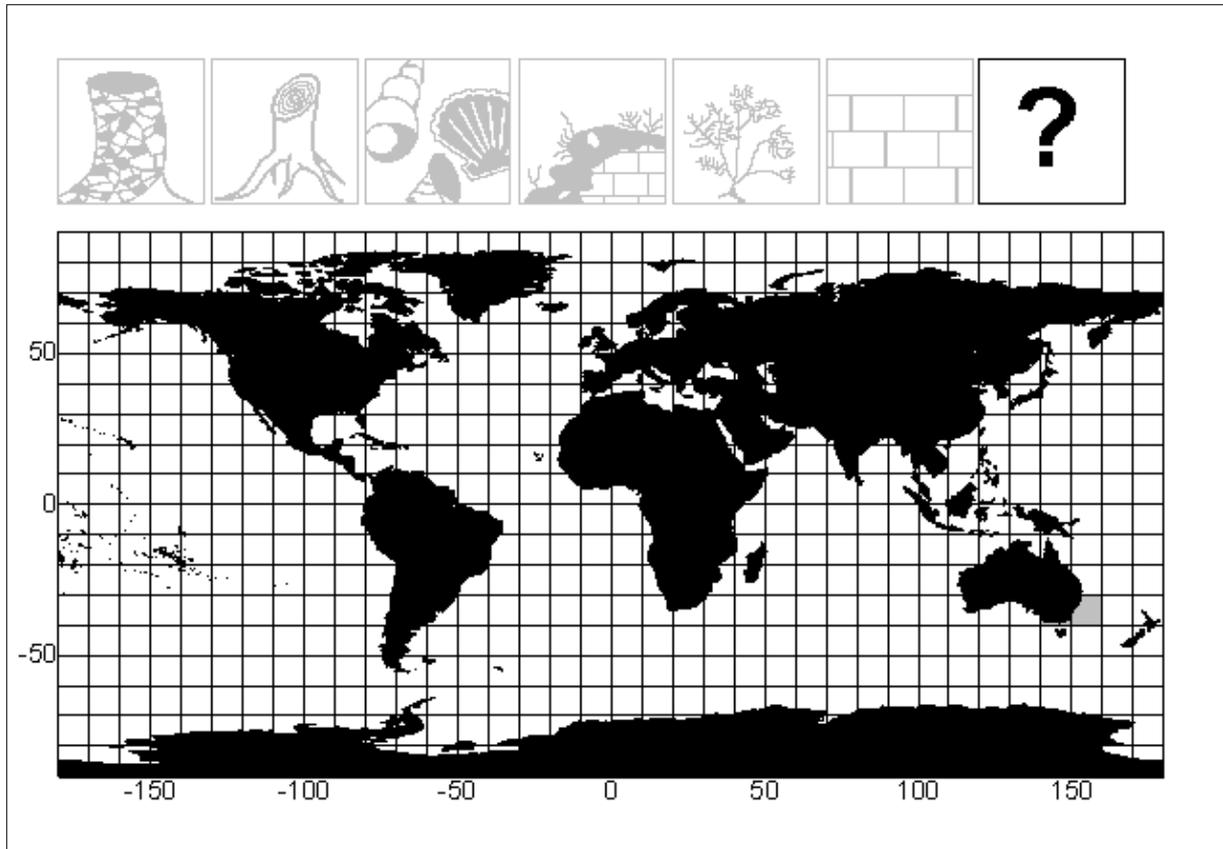


Figure 282 : Répartition biogéographique de *Polydora penicillata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Hutchings *et al.*, 1979).

Polydora posthamata (Langerhans, 1880)

Etymologie : Du latin *post* qui signifie *après* et du latin *hamata* qui signifie *crochue* et qui fait référence à *Boccardiella hamata* ; car cette espèce a été décrite par Langerhans en 1880 sous le nom de *Polydora hamata*, qui était alors un homonyme de l'espèce décrite par Webster. Le nom de *Polydora posthamata* a été proposé par Jones (1962).

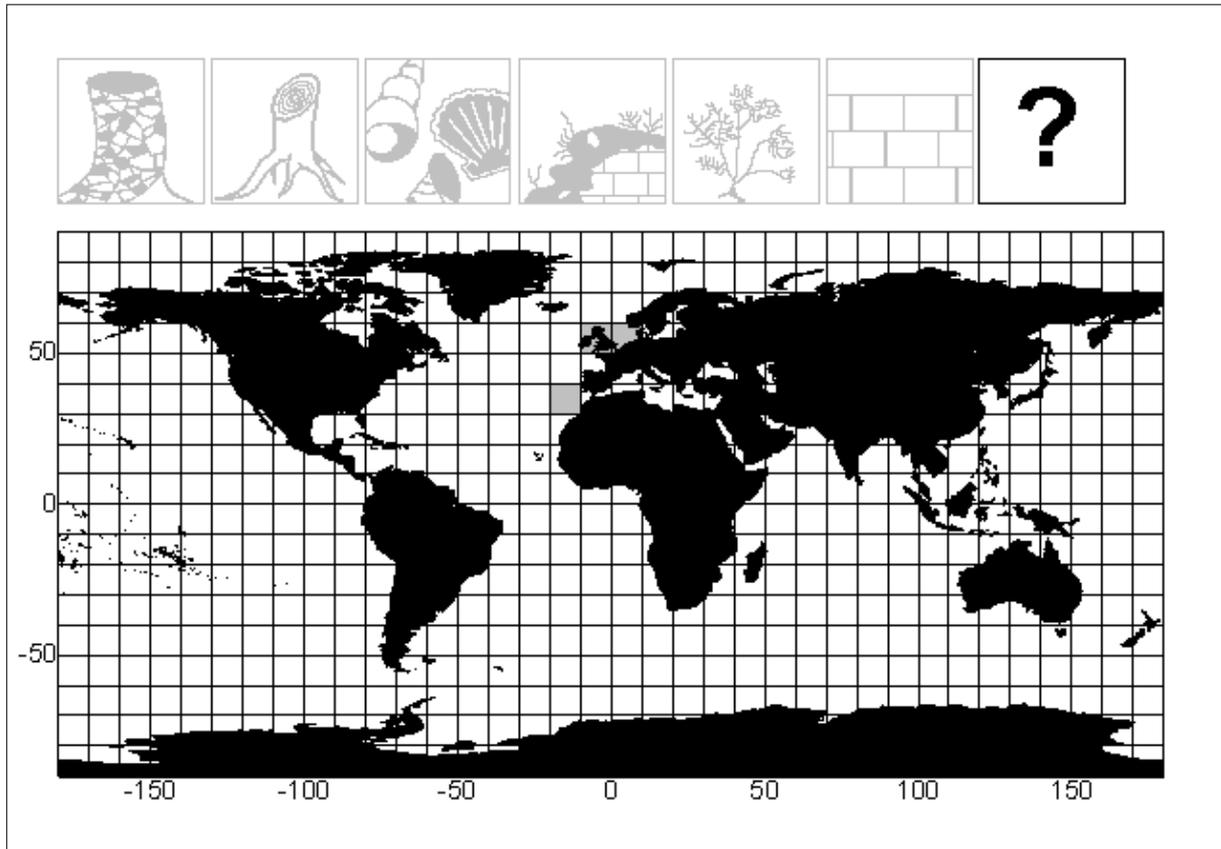


Figure 283 : Répartition biogéographique de *Polydora posthamata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-est** : Madère (Langerhans, 1880) – **Mer du Nord** : Grande-Bretagne (Hansson, 1998).

Polydora punctata (Hartmann-Schröder, 1959)

Etymologie : Du latin *punctatus* qui signifie *tacheté* ; en raison de la coloration de cette espèce.

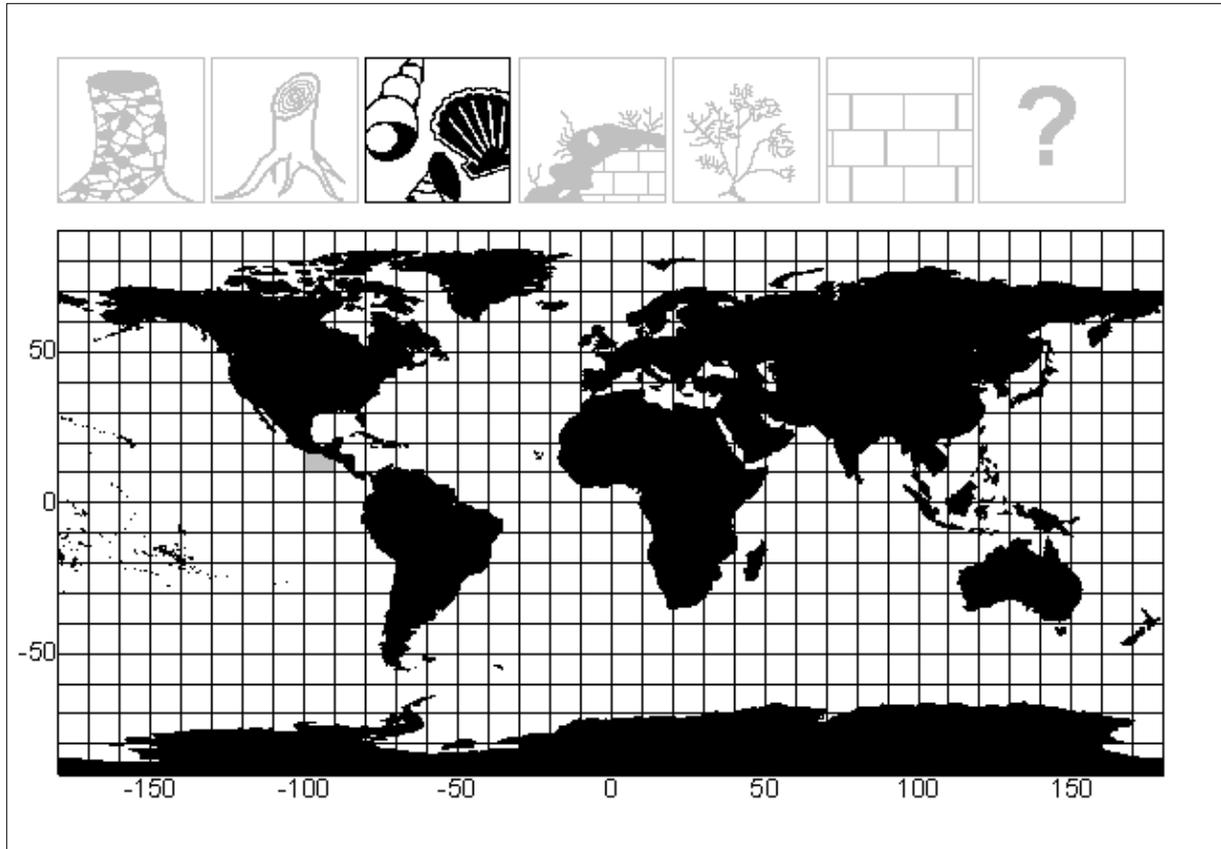


Figure 284 : Répartition biogéographique de *Polydora punctata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : El Salvador (Hartmann-Schröder, 1959).

Polydora pygidialis (Blake & Woodwick, 1972)

Etymologie : Du grec *pygê* qui signifie *fesse* et qui fait référence au pygidium ; en raison du remarquable pygidium qui caractérise cette espèce.

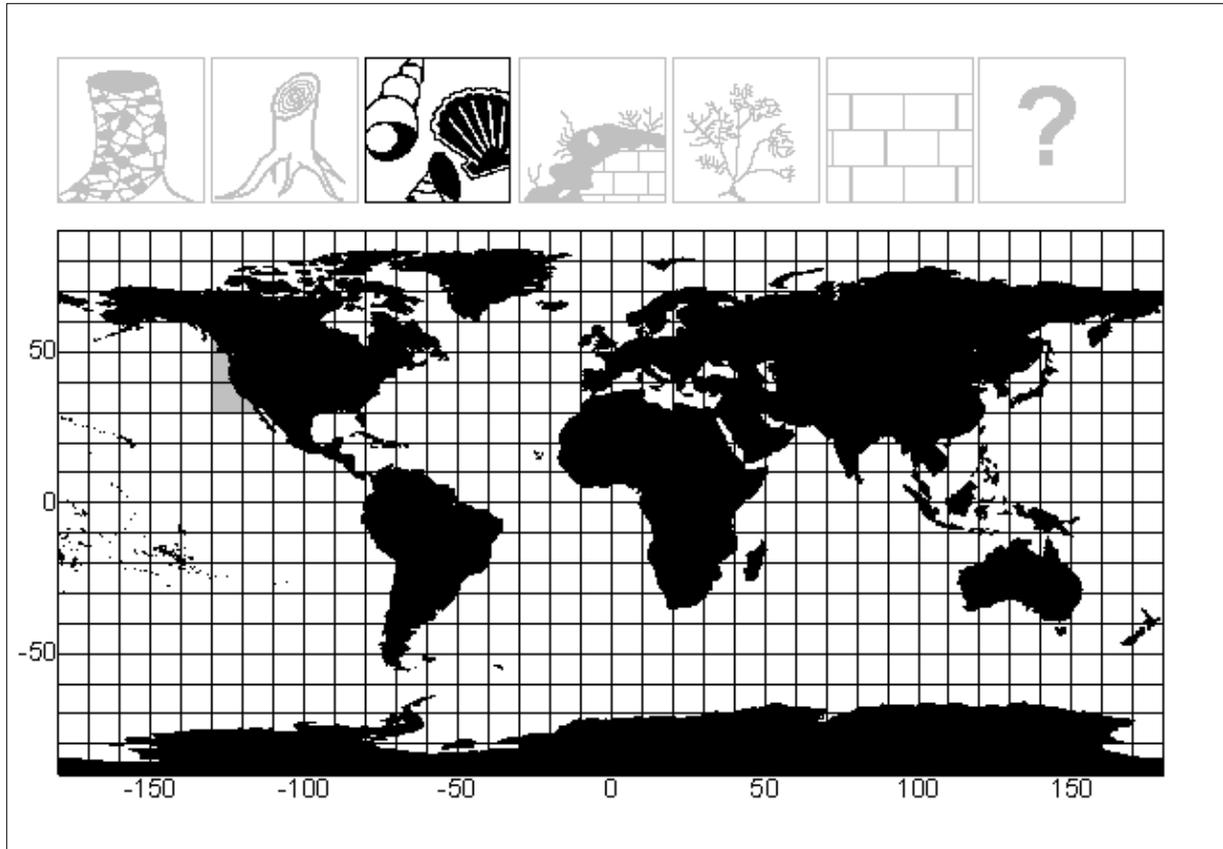


Figure 285 : Répartition biogéographique de *Polydora pygidialis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Californie (Woodwick, 1963a, b ; Blake, 1966 ; Blake *et al.*, 1972), Washington (Hobson *et al.*, 1981), Colombie Britannique (Berkeley *et al.*, 1956b ; Hobson *et al.*, 1981 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000).

Polydora rickettsi (Woodwick, 1961)

Etymologie : En hommage au biologiste marin Edwin Ricketts, qui étudia la faune du Pacifique.

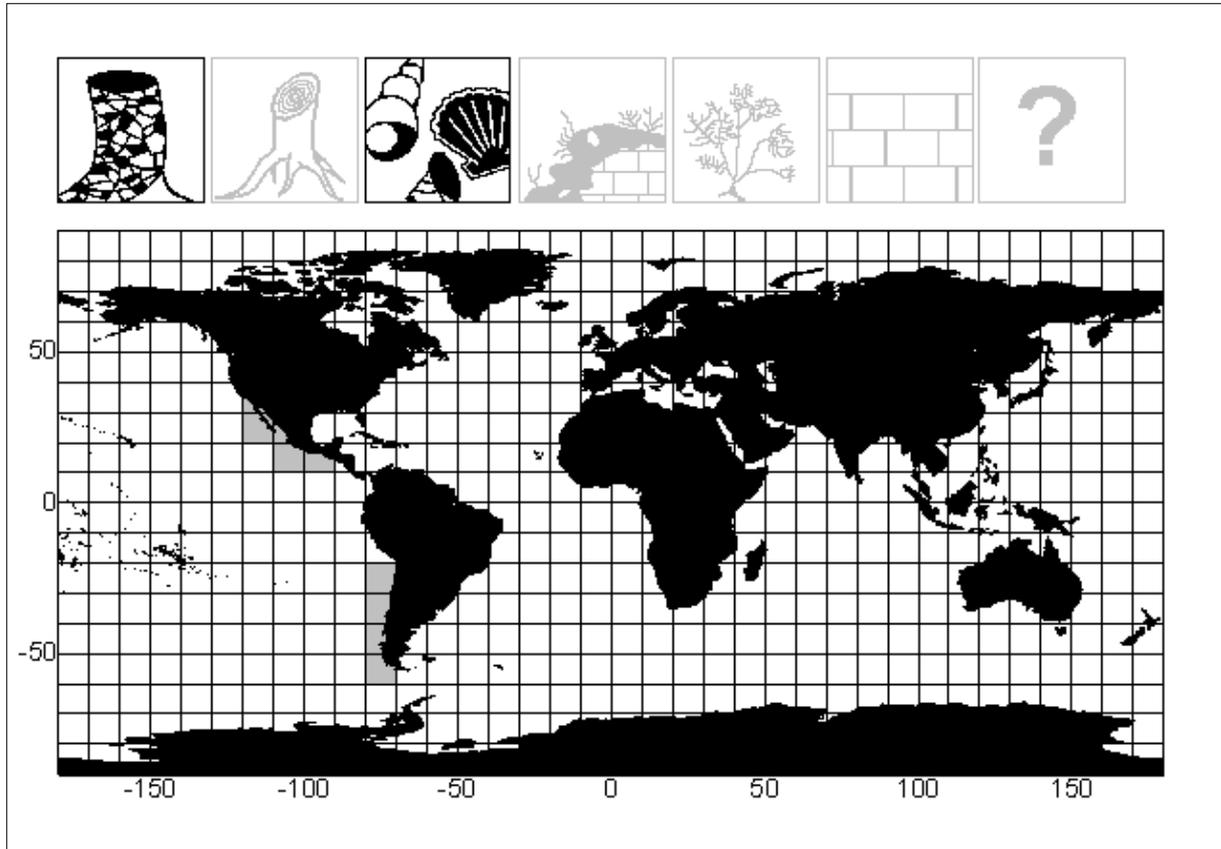


Figure 286 : Répartition biogéographique de *Polydora rickettsi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Mexique (Woodwick, 1961) – **Pacifique sud-est** : Chili (Blake, 1983 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001).

Polydora robi (Williams, 2000a)

Etymologie : A la mémoire de Robert L. Williams, frère de Jason D. Williams, qui a décrit cette espèce.

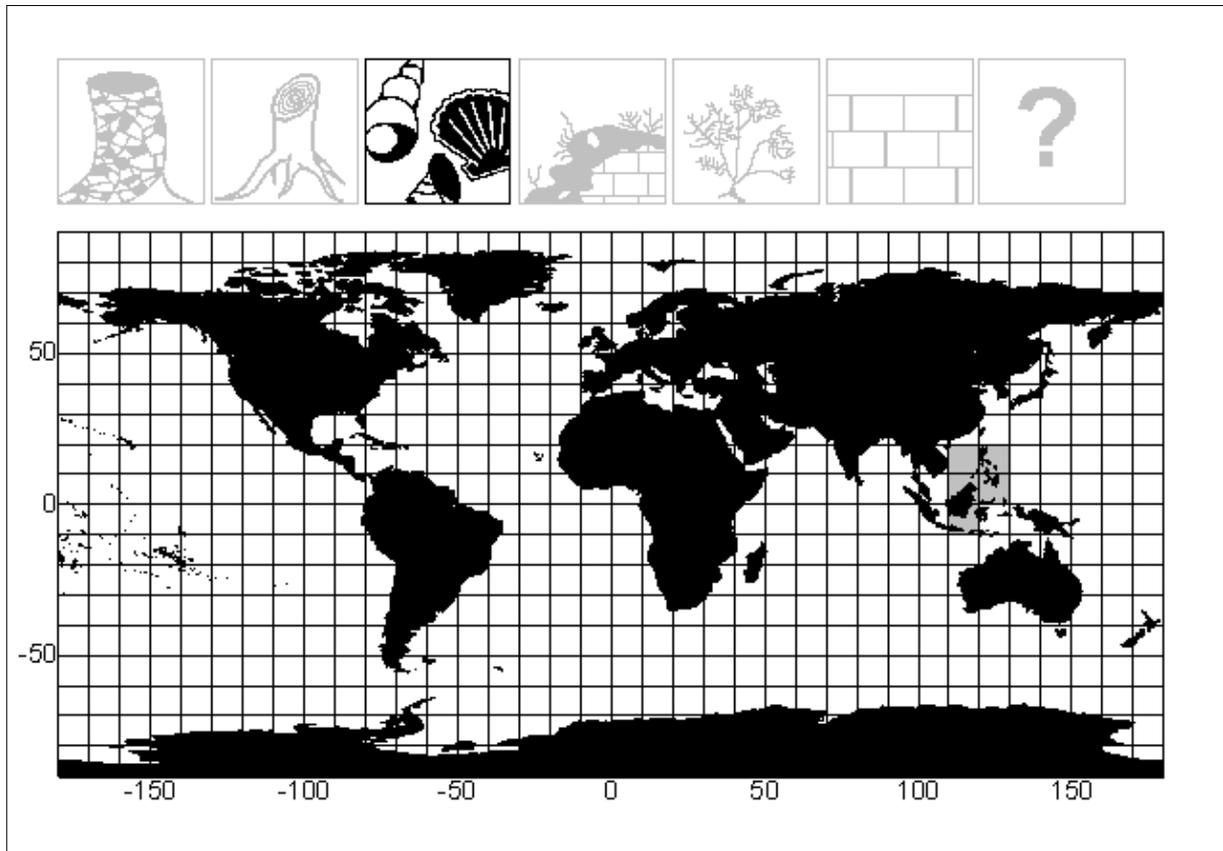


Figure 287 : Répartition biogéographique de *Polydora robi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer des Philippines** : Philippines (Williams, 2000a, c, 2001b, 2002) – **Mer de Chine Méridionale** : Philippines (Williams, 2000a, c) - **Mer de Java** : Bali (Williams, 2000a, c).

Polydora spondylana (Mohammad, 1973)

Etymologie : De *Spondylus*, qui désigne un genre de bivalve de la famille des Spondylidae ; en raison de la découverte de cette espèce dans une coquille de *Spondylus nicobaricus*.

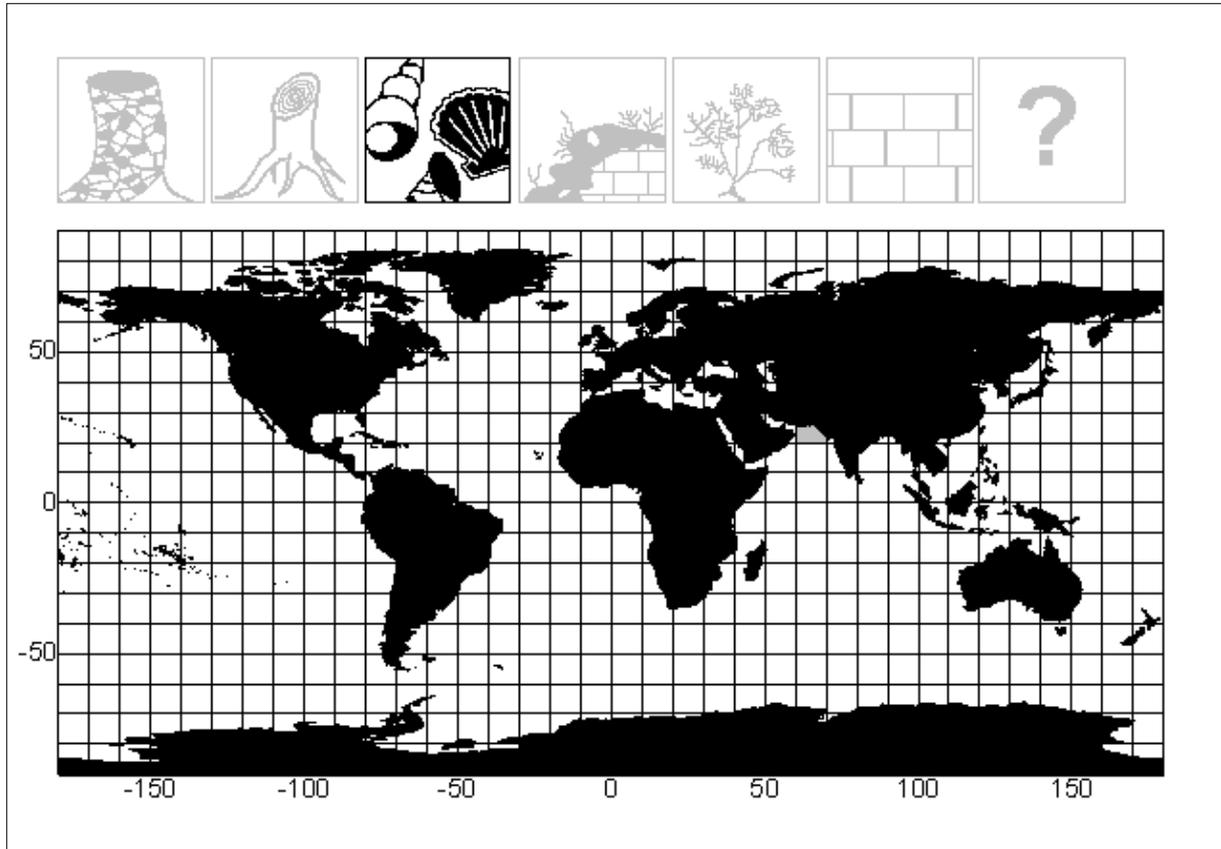


Figure 288 : Répartition biogéographique de *Polydora spondylana*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Golfe Persique : Koweït (Mohammad, 1973) - Mer d'Oman : Pakistan (Mustaquim, 1997).

Polydora spongicola (Berkeley & Berkeley, 1950)

Etymologie : Du latin *spongia* qui signifie *éponge* et du latin *colere* qui signifie *habiter* ; car cette espèce a été découverte dans une éponge.

Synonymie : L'espèce décrite sous le nom de *Polydora uschakovi* (Buzhinskaja, 1971), en hommage au biologiste russe Uschakov, a été mise en synonymie avec *Polydora spongicola* par Radashevsky, 1993.

Remarque : Cette espèce a d'abord été décrite sous le nom de *Polydora ciliata spongicola*, puis elle a été élevée au rang d'espèce selon Woodwick (1963b).

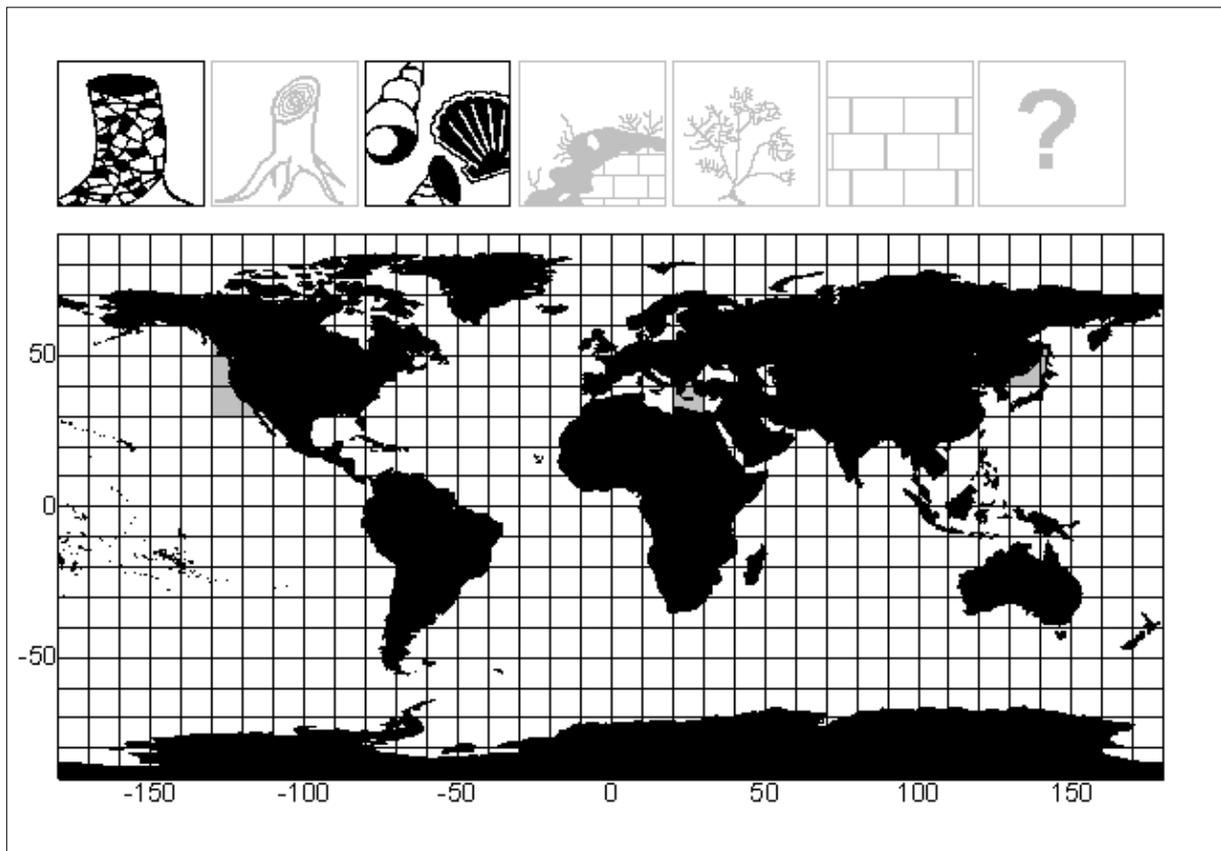


Figure 289 : Répartition biogéographique de *Polydora spongicola*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Berkeley *et al.*, 1950 ; Woodwick, 1963b ; Hobson *et al.*, 1981), Washington (Hobson *et al.*, 1981), Californie (Woodwick, 1963b) – **Mer Egée** : Grèce (Arvanitidis, 2000) - **Mer du Japon** : Russie (Anonyme, 1971 ; Buzhinskaja, 1971 ; Radashevsky, 1988).

Polydora triglanda (Radashevsky & Hsieh, 2000b)

Etymologie : Du grec *tri* qui signifie *trois*, et du latin *glandis* qui signifie *gland* ; en raison de la présence de trois grosses paires de bourses glandulaires réparties dans les segments 7 à 9 chez cette espèce.

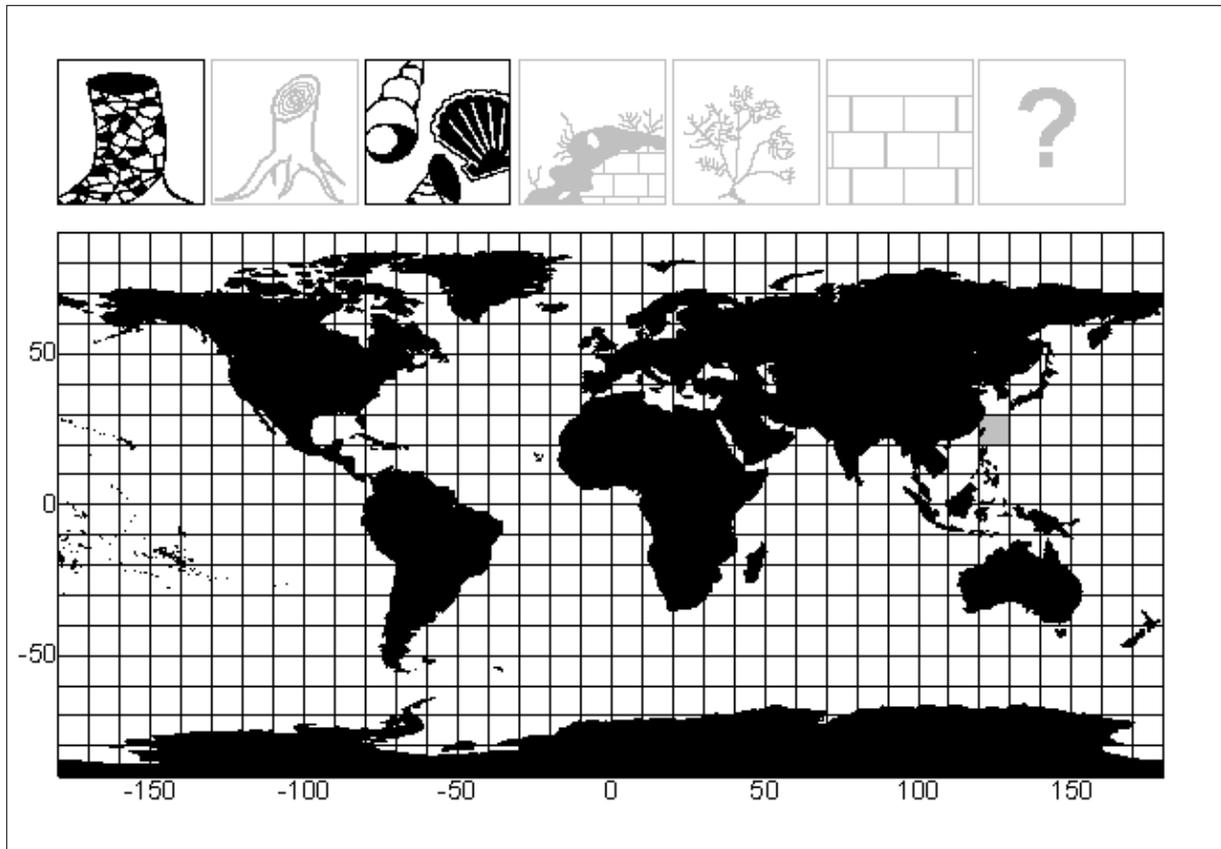


Figure 290 : Répartition biogéographique de *Polydora triglanda*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique équatorial ouest : Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2000b).

Polydora umangivora (Williams, 2001a)

Etymologie : De l'Ilokano (dialecte des Philippines) *umang* qui signifie *bernard-l'ermite*, et du grec *vorare* qui signifie *manger* ; en raison du comportement de cette espèce, découverte aux Philippines, qui ingère les embryons de ses hôtes bernard-l'ermite.

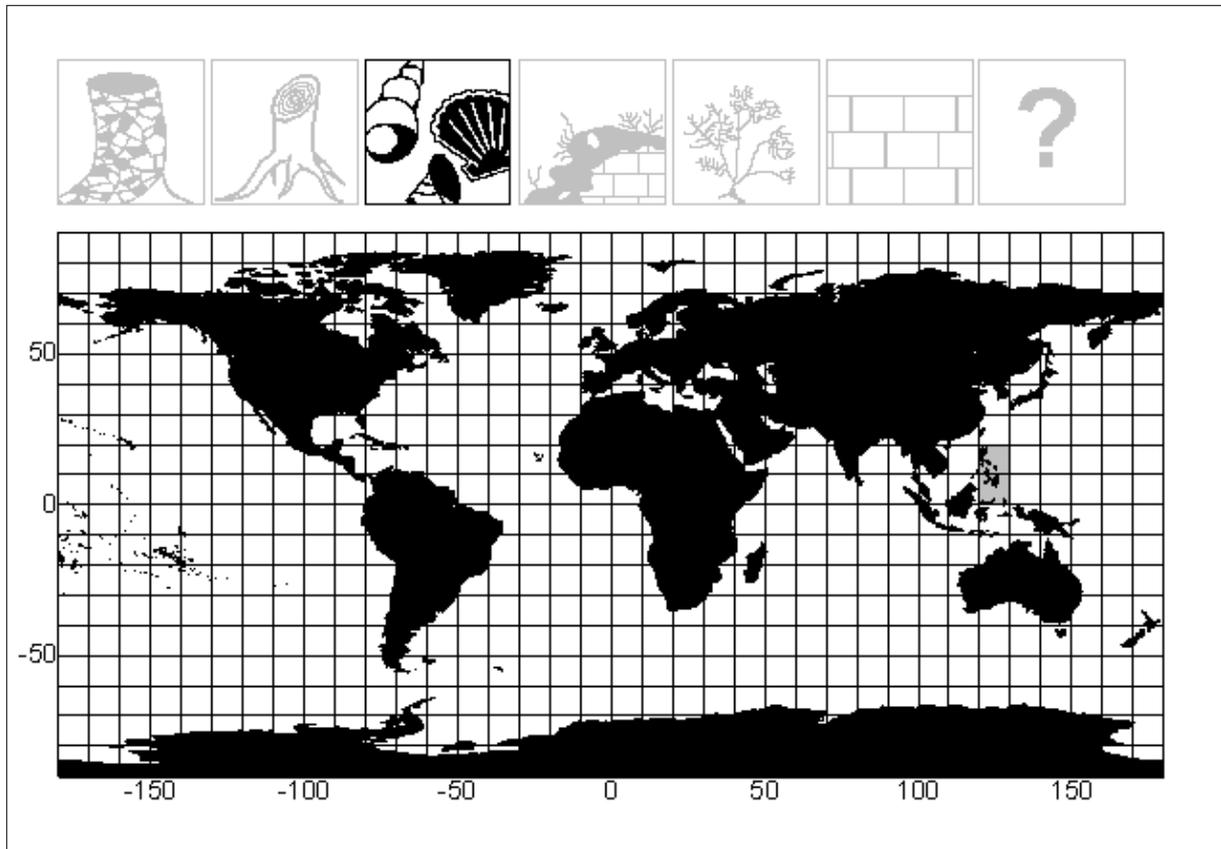


Figure 291 : Répartition biogéographique de *Polydora umangivora*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Philippines (Williams, 2000c, 2001a, 2002).

Polydora uncinata (Sato-Okoshi, 1998)

Etymologie : Du latin *uncinatus* qui signifie *en forme de crochet* ; en raison de la forme des crochets neuropodiaux postérieurs spéciaux et de la morphologie des galeries chez cette espèce.

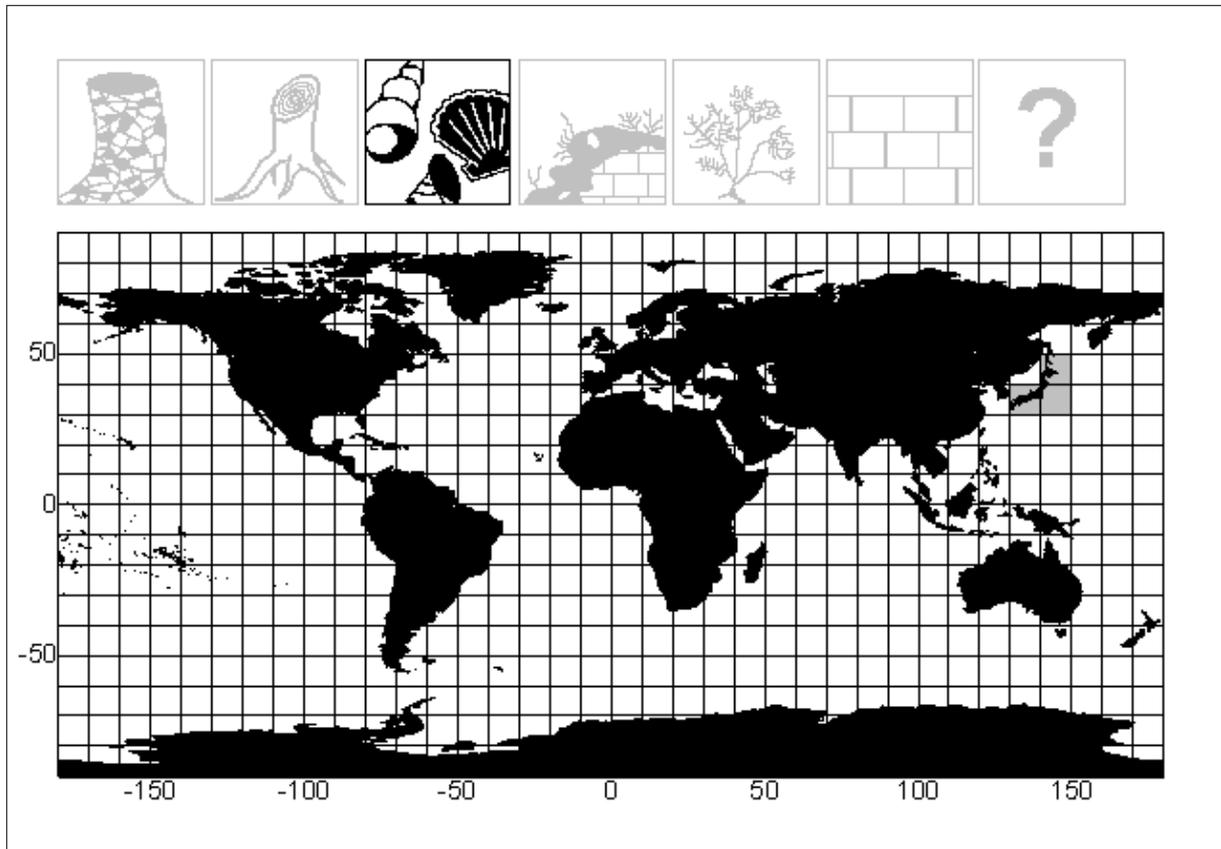


Figure 292 : Répartition biogéographique de *Polydora uncinata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Japon (Sato-Okoshi, 1998, 1999).

Polydora villosa (Radashevsky & Hsieh, 2000b)

Etymologie : Du latin *villosus* qui signifie *ayant une importante pillosité* ; en raison de la présence de nombreuses aiguilles sur les notopodes postérieurs chez cette espèce.

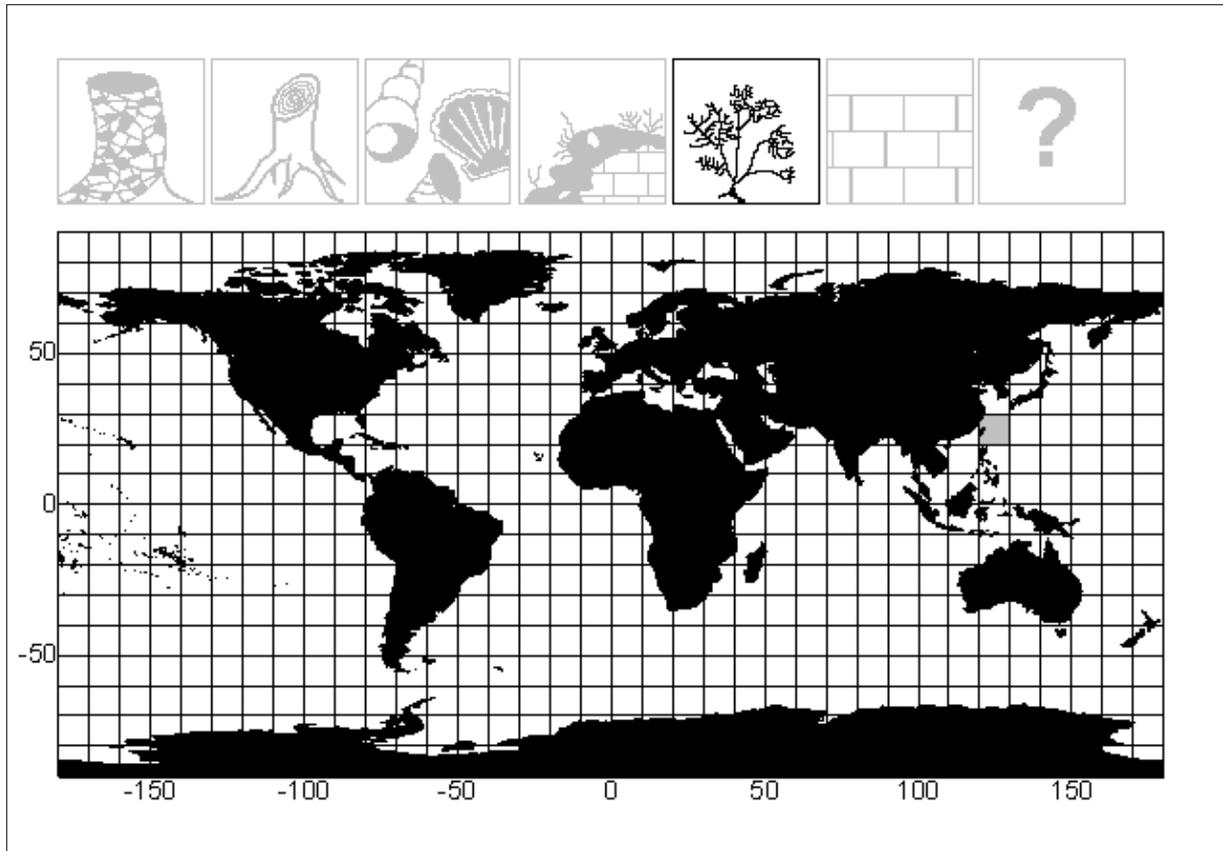


Figure 293 : Répartition biogéographique de *Polydora villosa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Taiwan (Liu *et al.*, 2000 ; Radashevsky *et al.*, 2000b).

Polydora vulgaris (Mohammad, 1972)

Etymologie : Du latin *vulgaris*, qui signifie *commune* ; car cette espèce est commune dans les coquilles d'huîtres perlières au Koweït (pays dans lequel elle a été découverte).

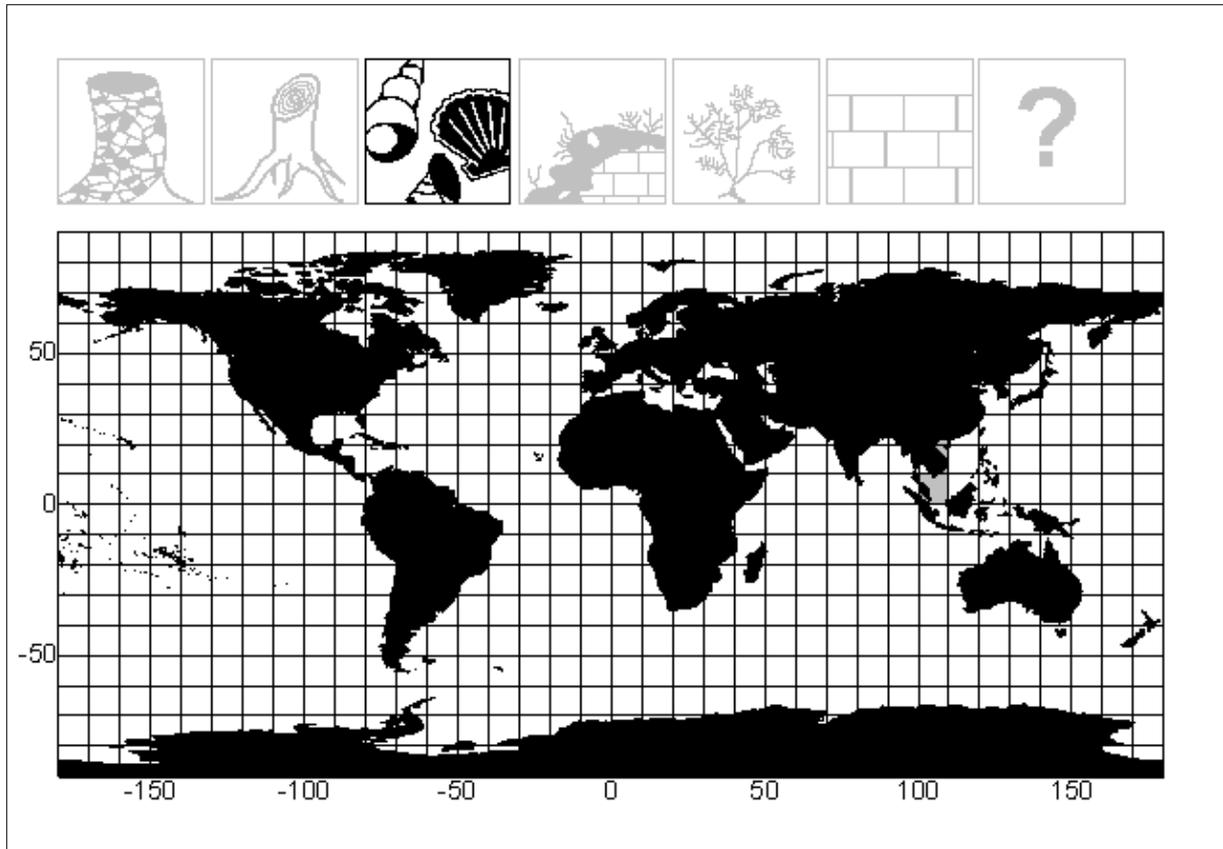


Figure 294 : Répartition biogéographique de *Polydora vulgaris*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Golfe Persique** : Koweït (Mohammad, 1972) – **Mer de Chine Méridionale** : Vietnam (Manchenko *et al.*, 1994).

Polydora websteri (Hartman, 1943)

Étymologie : En hommage au biologiste Henry Edwin Webster, qui confondit cette espèce avec *Polydora caeca*, décrite par Oersted, tout en signalant des différences importantes avec cette dernière.

Synonymie : La description donnée par Webster (1879) de *Polydora caeca*, qui a servi de référence à de nombreux travaux, après avoir été considérée comme un synonyme de *Polydora websteri*, est aujourd'hui nommée *Polydora neocaeca*, suite au travail de Williams *et al.* (1999). Un lectotype de *Polydora websteri* a donc été décrit par Radashevsky (1999) en remplacement de la description donnée par Hartman et publiée par Loosanoff *et al.* (1943).

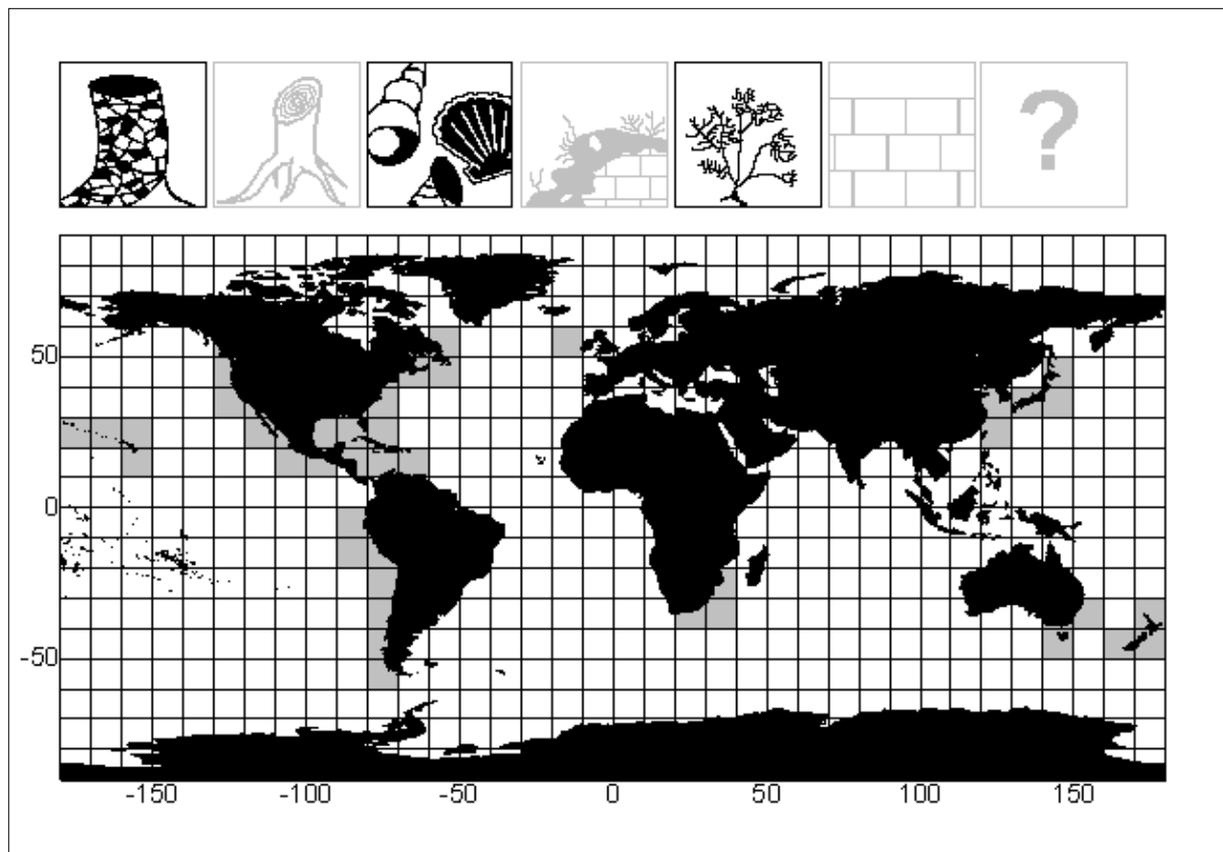


Figure 295 : Répartition biogéographique de *Polydora websteri*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Atlantique nord-est** : Rockall (Hansson, 1998) - **Atlantique nord-ouest** : Terre-Neuve (Evans, 1969 ; Blake, 1971 ; Blake *et al.*, 1973), Québec (Davis, 1967 ; Blake, 1971), Nouveau-Brunswick (Bergman *et al.*, 1982), Nouvelle-Ecosse (Needler, 1941 ; Medcof, 1946a ; Maciolek, 1984), Nouvelle-Angleterre (Hartman, 1943 ; Loosanoff *et al.*, 1943 ; Turner *et al.*, 1959 ; MacKenzie *et al.*, 1961 ; Galtsoff, 1964), Maine (Procter, 1933 ; Blake, 1969a, b, 1971 ; Zottoli *et al.*, 1974a), Massachusetts (Plaine, 1952), Connecticut (Hartman, 1943 ; Landers, 1967 ; Blake, 1971), New Jersey (Hartman, 1943), Delaware (Hartman, 1943 ; Kinner *et al.*, 1978), Maryland (Hartman, 1943 ; Frey, 1946), Virginie (Webster, 1879b ; Hartman, 1943 ; Haigler, 1969 ; Blake, 1971 ; Larsen, 1974 ; Dauer, 1987 ; ICPRB, 1998 ; Mann *et al.*, 2000), Caroline du Nord (Hartman, 1943, 1945 ; Wells *et al.*, 1962, 1964a, b ; Blake, 1971 ; Day, 1973a), Caroline du Sud (Lunz, 1940, 1941 ; Hartman, 1943 ; Grice, 1951 ; Blake, 1971), Géorgie (Maciolek, 1984), Floride (Forbes, 1966) - **Golfe du Mexique** : (Hartman, 1951 ; Foster, 1971), Floride (Hartman, 1943 ; Menzel, 1955 ; Forbes, 1966 ; Santos *et al.*, 1974 ; Mahadevan *et al.*, 1979), Louisiane (Kavanagh, 1940 ; Mackin *et al.*, 1952 ; Owen, 1957 ; Hopkins, 1958), Mexique (Rioja,

1960) - **Mer des Antilles ?** : (Foster, 1971) - **Atlantique sud-ouest** : Brésil (Bolivar *et al.*, 1987) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Blake *et al.*, 1973 ; Hobson *et al.*, 1981 ; Bower, 1990 ; Bower *et al.*, 1992), Washington (Hobson *et al.*, 1981), Oregon (Hartman, 1961), Californie (Hartman, 1954, 1961, 1969 ; Blake, 1971, 1996), Mexique (Rioja, 1943 ; Blake, 1980 ; Kudenov, 1982 ; Tinoco-Orta *et al.*, 2003) - **Pacifique sud-est** (Blake, 1983) – **Mer d’Okhotsk** : Japon (Mori *et al.*, 1985 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1993 ; Sato-Okoshi, 1994, 1999) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Kojima *et al.*, 1982 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990a, 1993 ; Sato-Okoshi, 1999) – **Mer de Chine orientale** : Japon (Sato-Okoshi, 1999) - **Pacifique équatorial ouest** : Hawaii (Abbott, 1946 ; Hartman, 1966b ; Ward, 1981 ; Bailey-Brock, 2000) - **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande (Handley, 1995, 1997 ; Handley *et al.*, 1997 ; Read, 2001), sud-est de l’Australie (Nell, ; Skeel, 1977 ; Blake *et al.*, 1978 ; Skeel, 1979 ; Westaway *et al.*, 1997), Tasmanie (Skeel, 1979) – **Océan Indien** : Afrique du Sud (Schleyer, 1991).

Polydora wobberi (Light, 1970a)

Etymologie : En hommage au biologiste marin Don Wobber, qui a notamment étudié les organismes marins du Golfe de Californie (région dans laquelle a été découverte cette espèce).

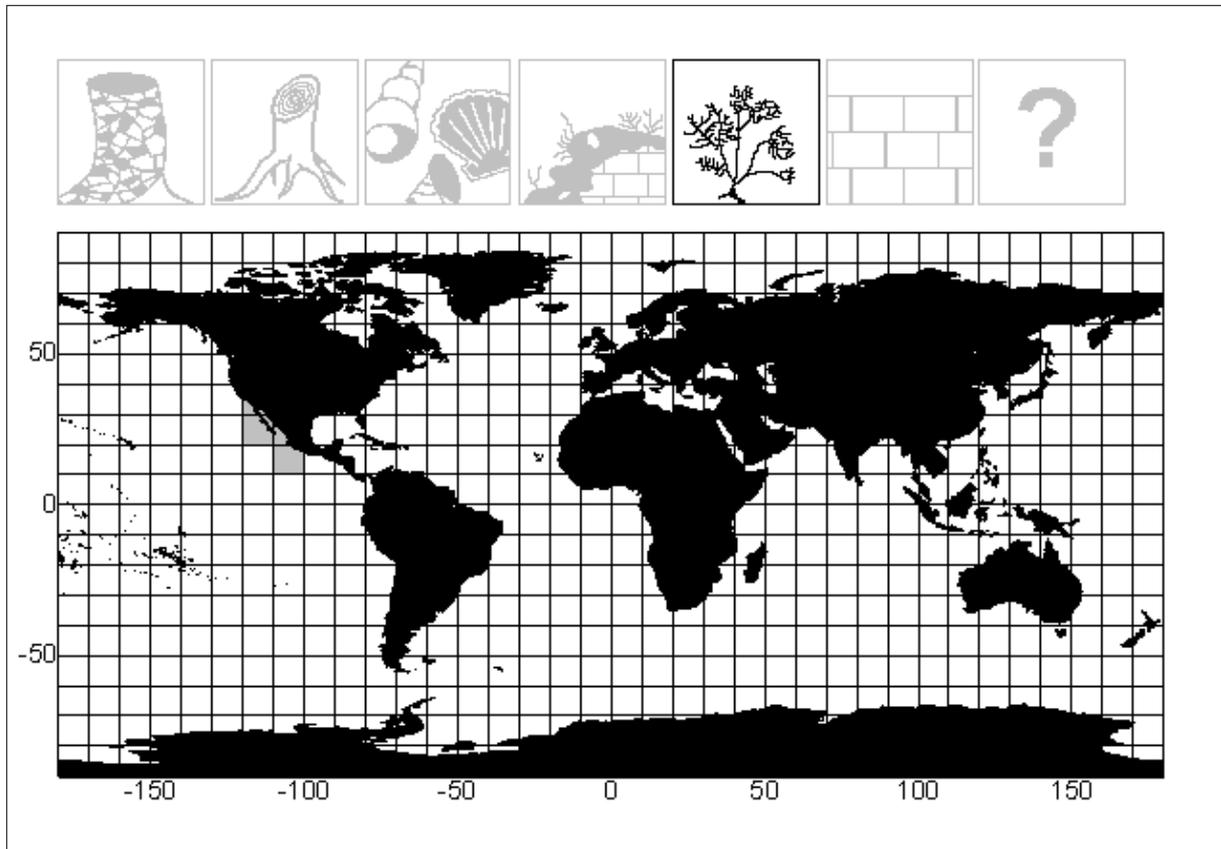


Figure 296 : Répartition biogéographique de *Polydora wobberi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-est : Mexique (Light, 1970a).

Polydora wolokowensis (Zachs, 1925)

Etymologie : De *Volokovaya* qui désigne une baie située sur la presqu'île de Kola en Russie, et du latin *ensis* qui signifie *habite* ; en raison de la découverte de cette espèce dans cette baie.

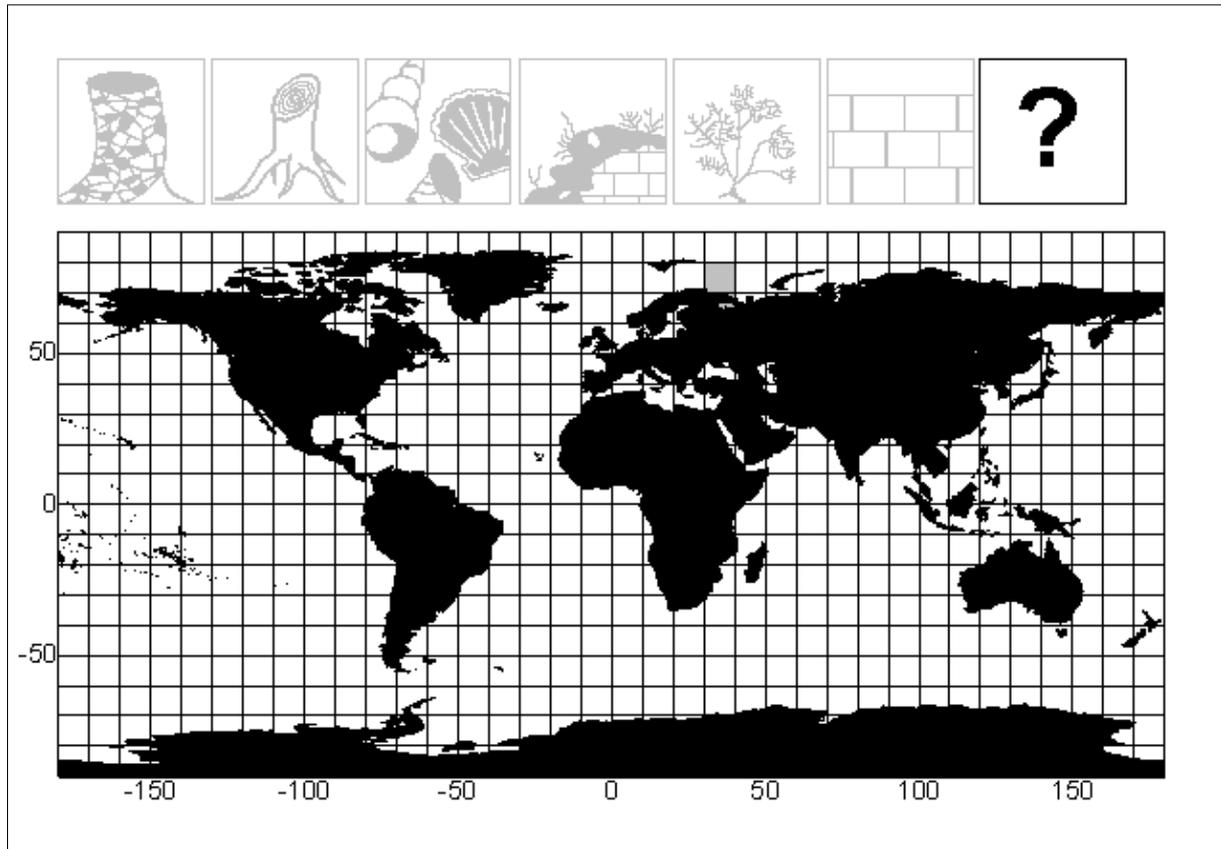


Figure 297 : Répartition biogéographique de *Polydora wolokowensis*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Océan Arctique : Russie (Zachs, 1925).

Polydora woodwicki (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : En hommage à Keith H. Woodwick, qui étudia de nombreuses polydores.

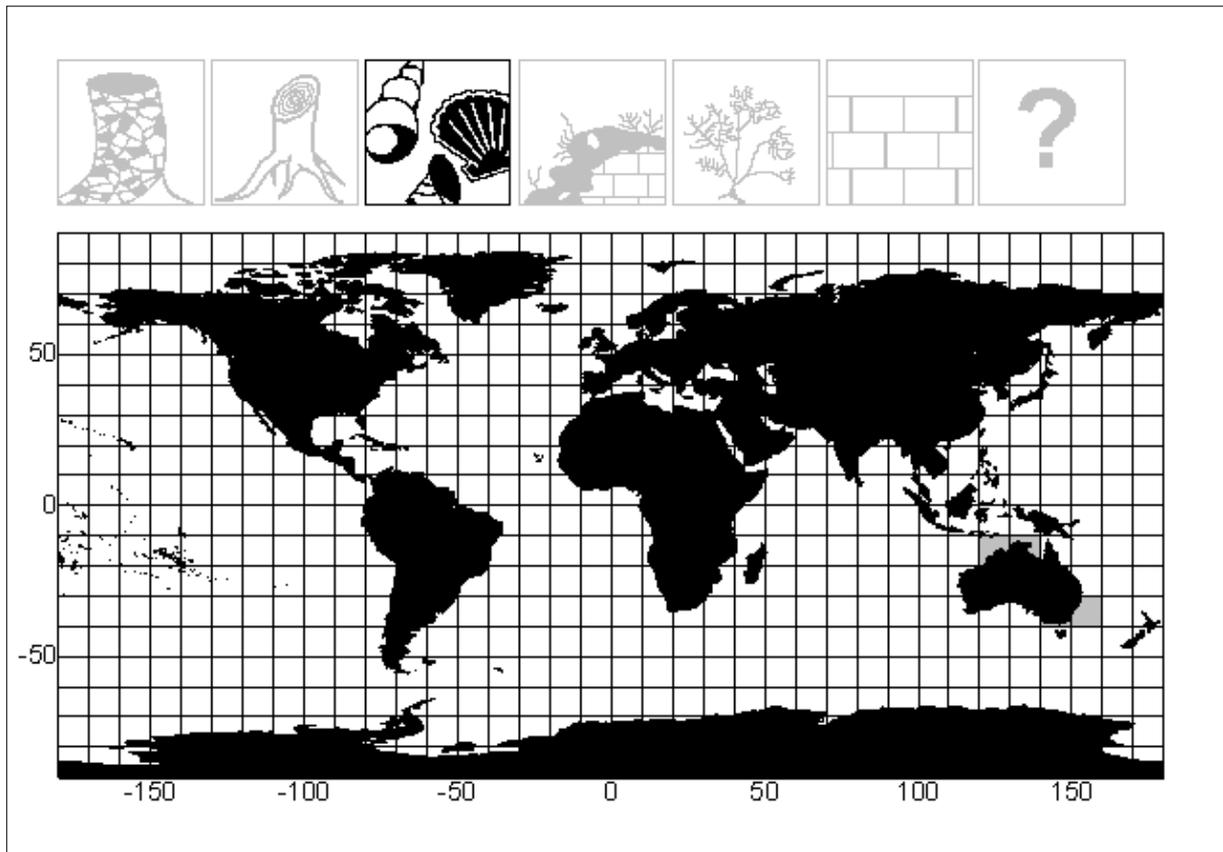


Figure 298 : Répartition biogéographique de *Polydora woodwicki*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978) – **Mer de Timor** : Australie (Russell *et al.*, 2000).

Polydora sp. nov. (Tinoco-Orta & Caceres-Martinez, 2003)

Remarque : Cette espèce n'a pas encore reçu de nom, mais les auteurs la décrivent précisément.

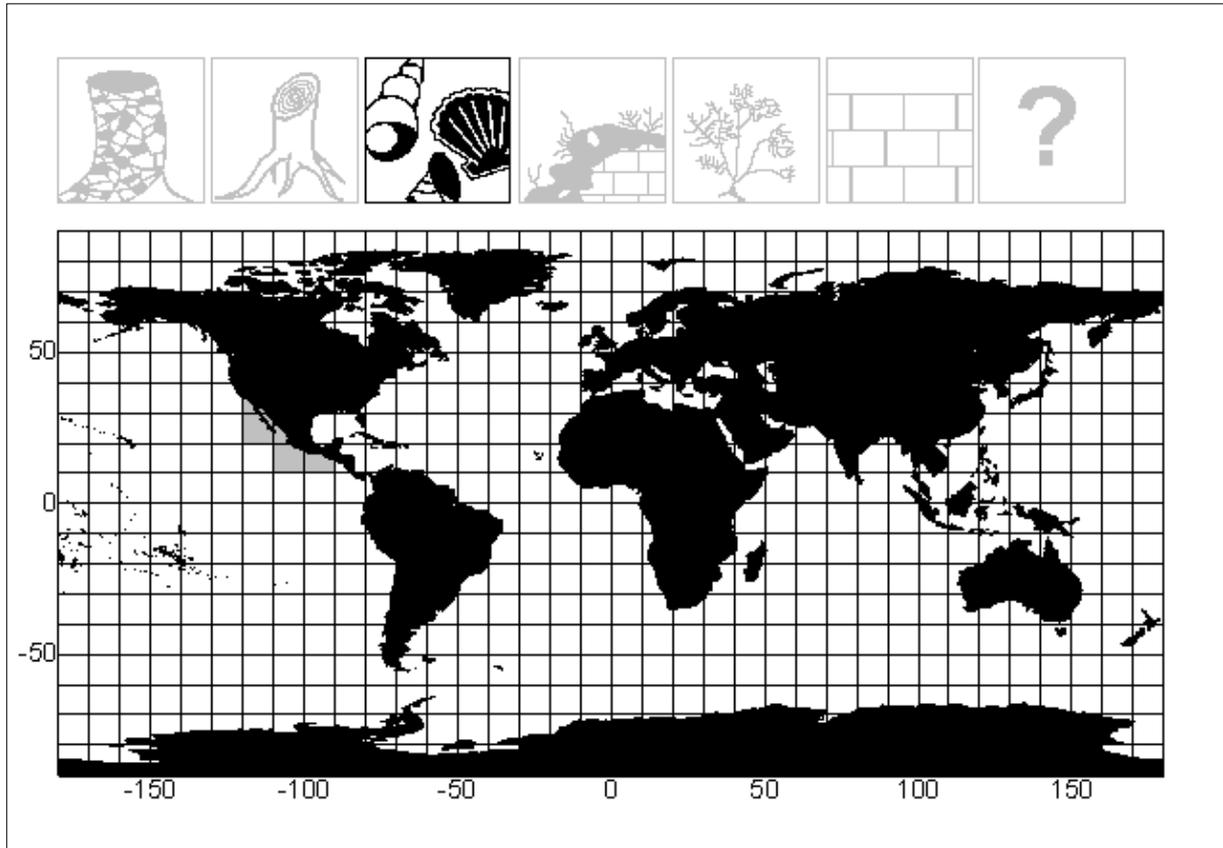


Figure 299 : Répartition biogéographique de *Polydora sp. nov.* décrite par Tinoco-Orta *et al.* en 2003. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Mexique (Tinoco-Orta *et al.*, 2003).

Polydorella dawydoffi (Radashevsky, 1996)

Etymologie : En hommage au biologiste franco-russe Konstantin N. Dawydoff, qui dévoua une grande partie de sa vie à l'étude des invertébrés marins d'Indochine.

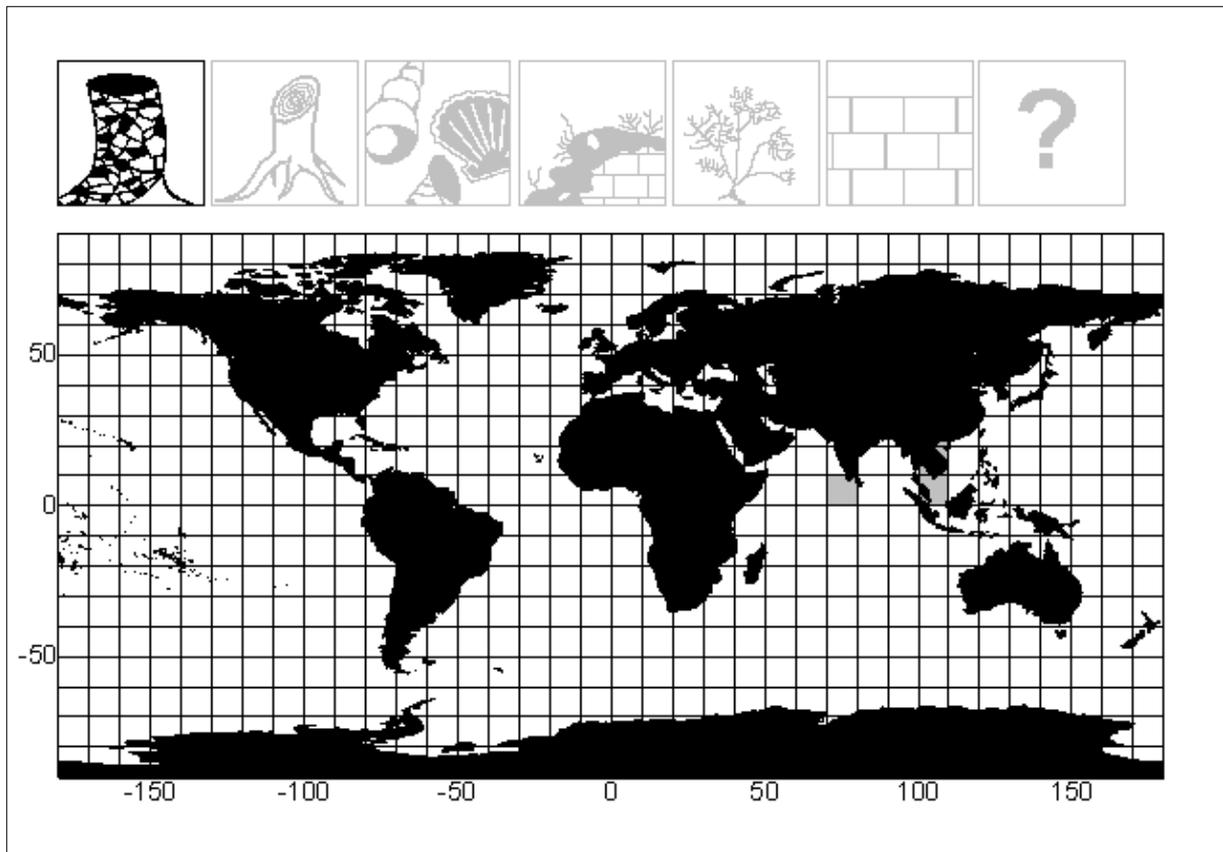


Figure 300 : Répartition biogéographique de *Polydorella dawydoffi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Mer de Chine Méridionale : Vietnam (Radashevsky, 1996) – Golfe de Thaïlande : Vietnam (Radashevsky, 1996) - Golfe de Mannar : île de Krusadai (Gravely, 1927 ; Fauvel, 1930, 1953).

Polydorella prolifera (Augener, 1914)

Etymologie : Du latin *proles* qui signifie *descendance* et du latin *ferre* qui signifie *porter* ; en raison de la multiplication asexuée pratiquée par cette espèce.

Remarque : Cette espèce a été redécrite par Blake *et al.* (1978).

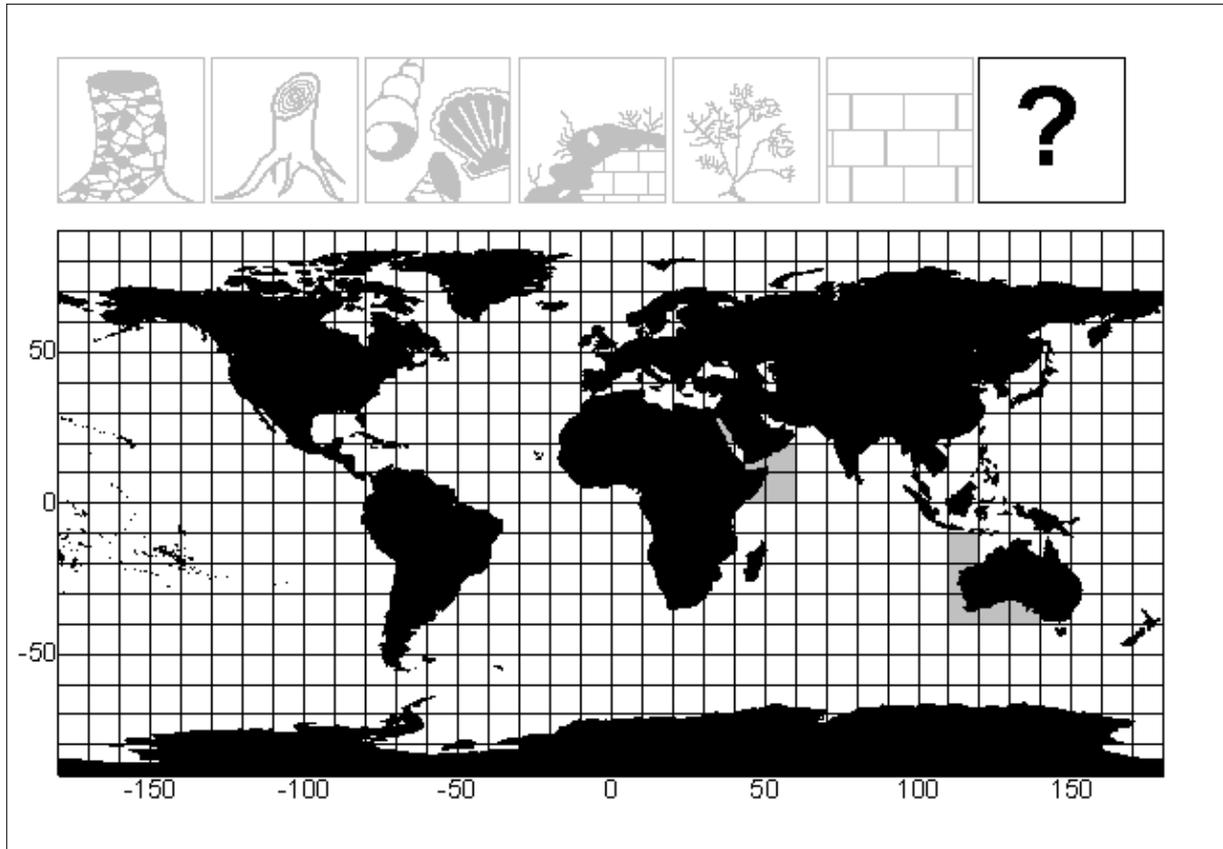


Figure 301 : Répartition biogéographique de *Polydorella prolifera*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Océan Indien** : Australie (Augener, 1914 ; Blake *et al.*, 1978), Somalie (Cantone, 1987) – **Mer Rouge** : Egypte (Amoureux *et al.*, 1978).

Polydorella smurovi (Tzetlin & Britayev, 1985)

Étymologie : En hommage à A.V. Smurov, qui étudia des polychètes avec les deux auteurs de la description de cette espèce.

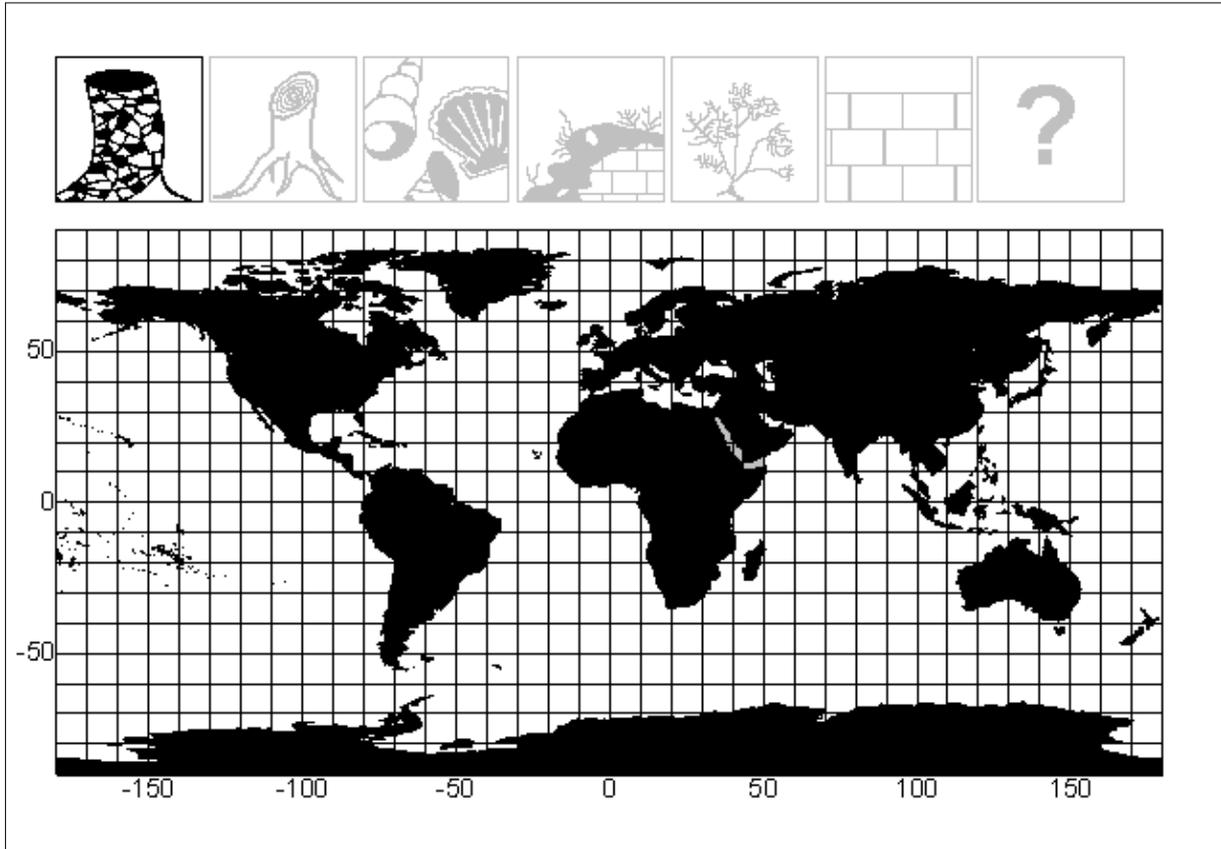


Figure 302 : Répartition biogéographique de *Polydorella smurovi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Mer Rouge (Tzetlin *et al.*, 1985).

Polydorella stolonifera (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *ferre* qui signifie *porter*, et du latin *stolonis* qui veut dire *rejeton* ; en raison de la reproduction asexuée que pratique cette espèce par paratomie et qui la fait se multiplier tels les stolons d'une plante.

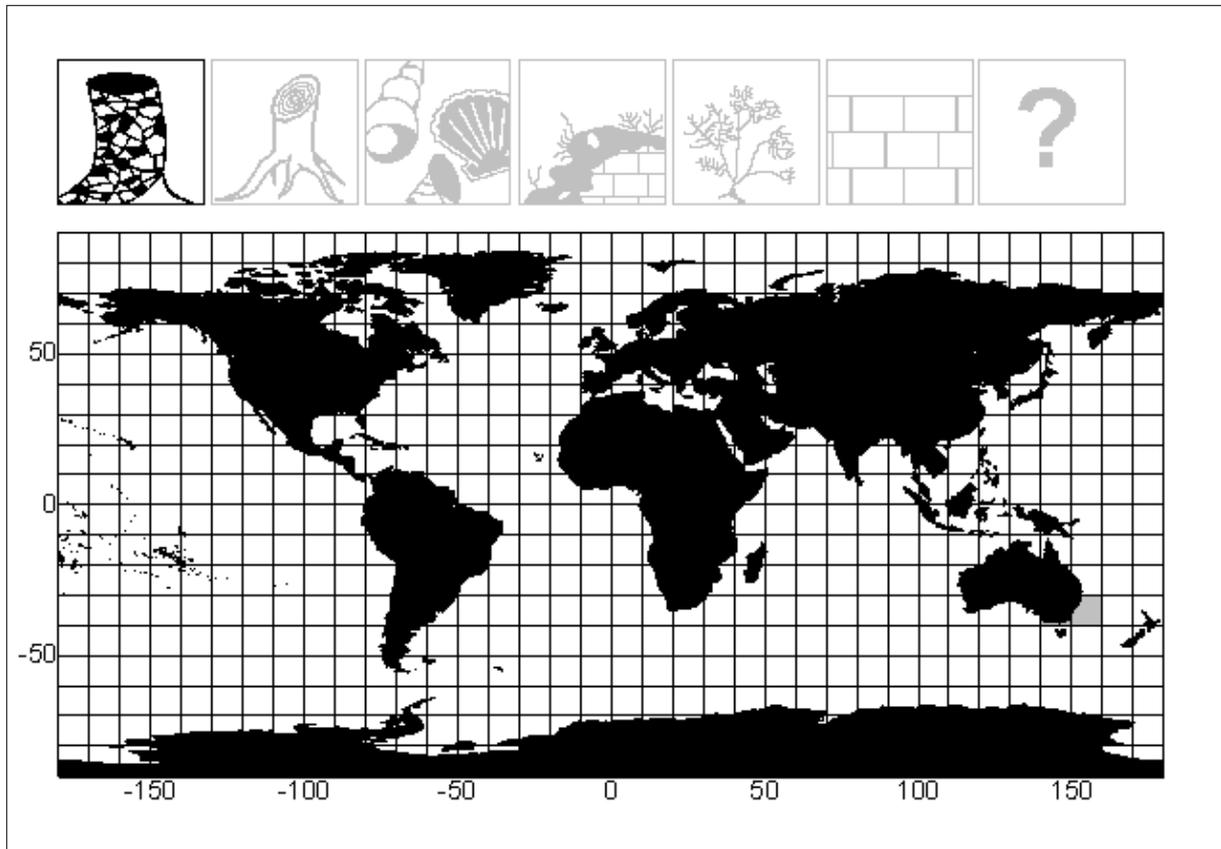


Figure 303 : Répartition biogéographique de *Polydorella stolonifera*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Pseudopolydora achaeta (Radashevsky & Hsieh, 2000c)

Etymologie : Du grec *khaitê* qui veut dire *soie*, accompagné de la préposition privative *a* ; en raison de l'apparence achète du premier segment chez cette espèce.

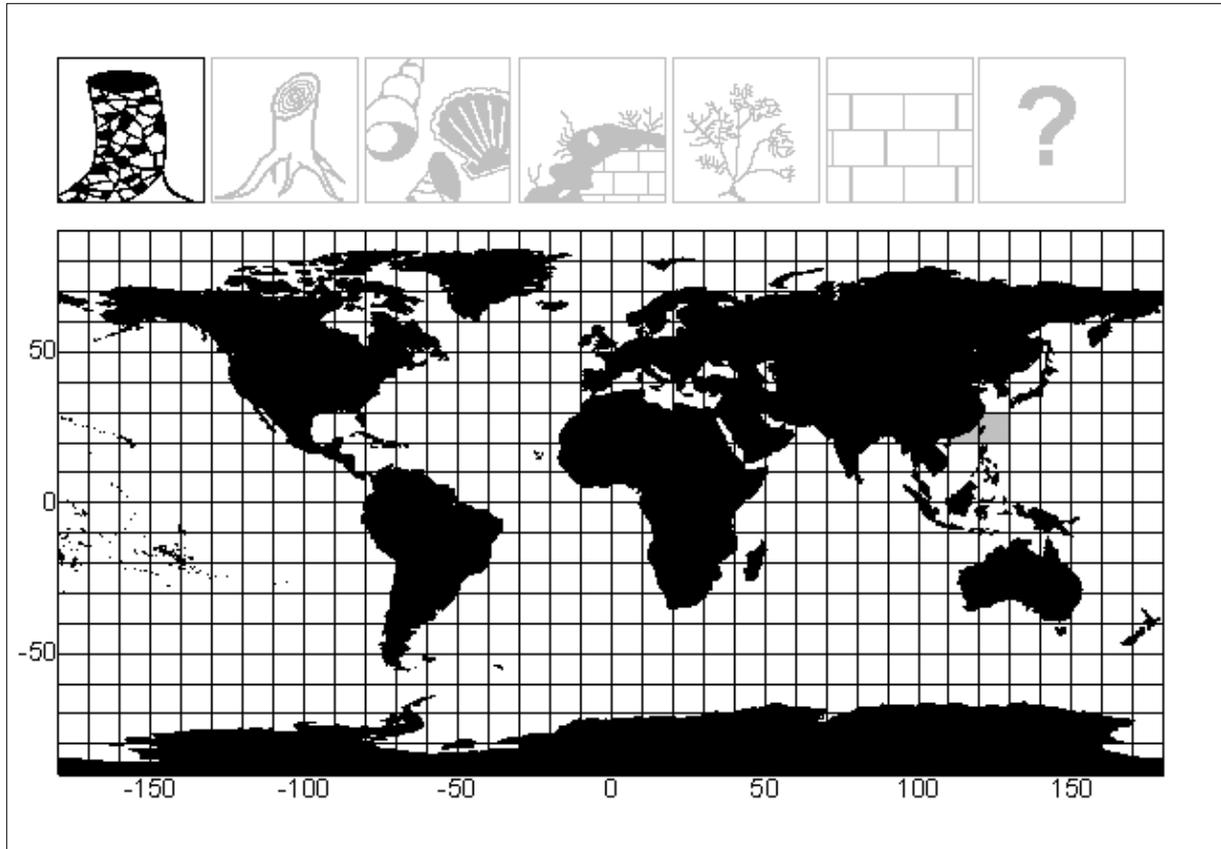


Figure 304 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora achaeta*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Chine, Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2000c).

Pseudopolydora corallicola (Woodwick, 1964)

Etymologie : Du latin *coralli* qui signifie *corail*, et du latin *colere* qui signifie *habiter* ; en raison de la découverte de cette espèce dans des blocs de coraux.

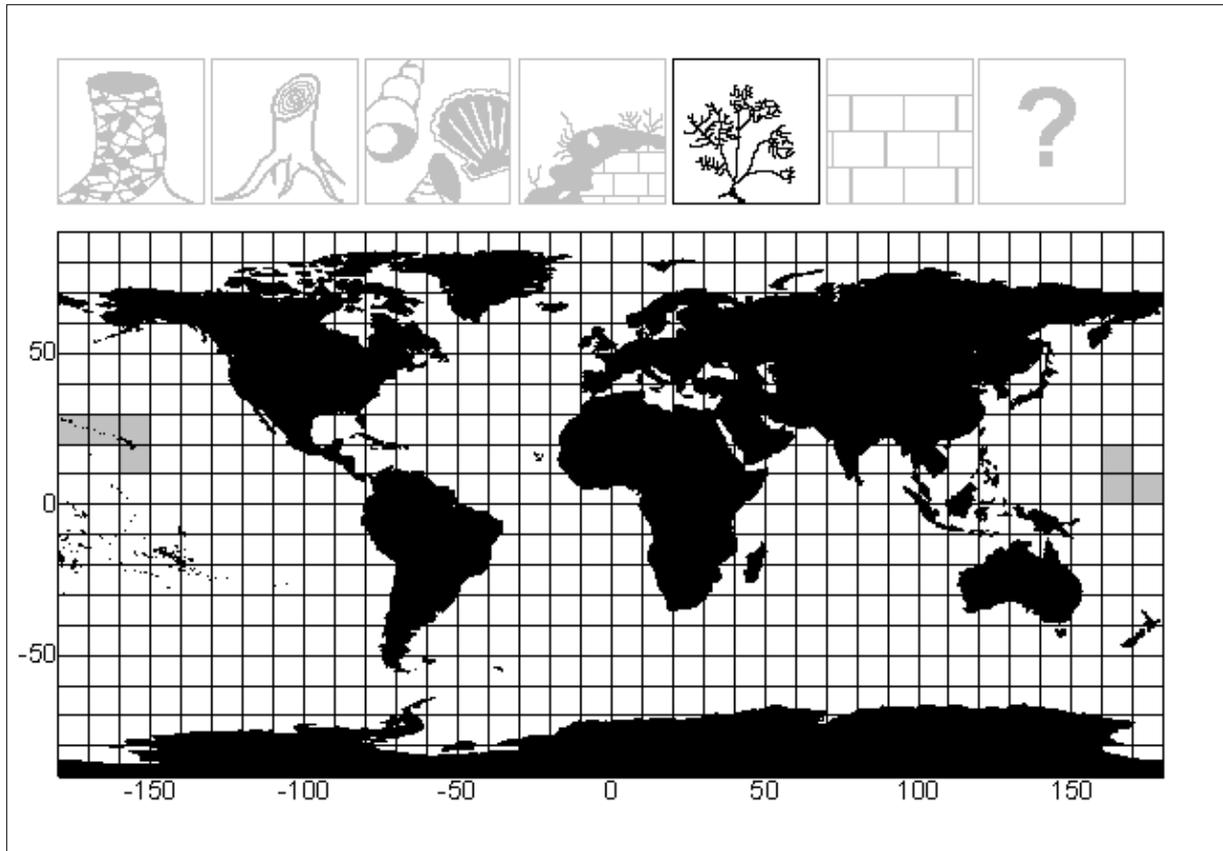


Figure 305 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora corallicola*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique équatorial ouest : îles Marshall (Woodwick, 1964), Hawaii (Ward, 1981).

Pseudopolydora corniculata (Radashevsky & Hsieh, 2000c)

Étymologie : Du latin *corniculatus* qui signifie à cornes ; en raison de la présence d'excroissances antéro-latérales qui ressemblent à des cornes à l'extrémité du prostomium, d'une longue antenne cirriforme sur la caroncule, et de longues lamelles cirriformes notopodiales chez cette espèce.

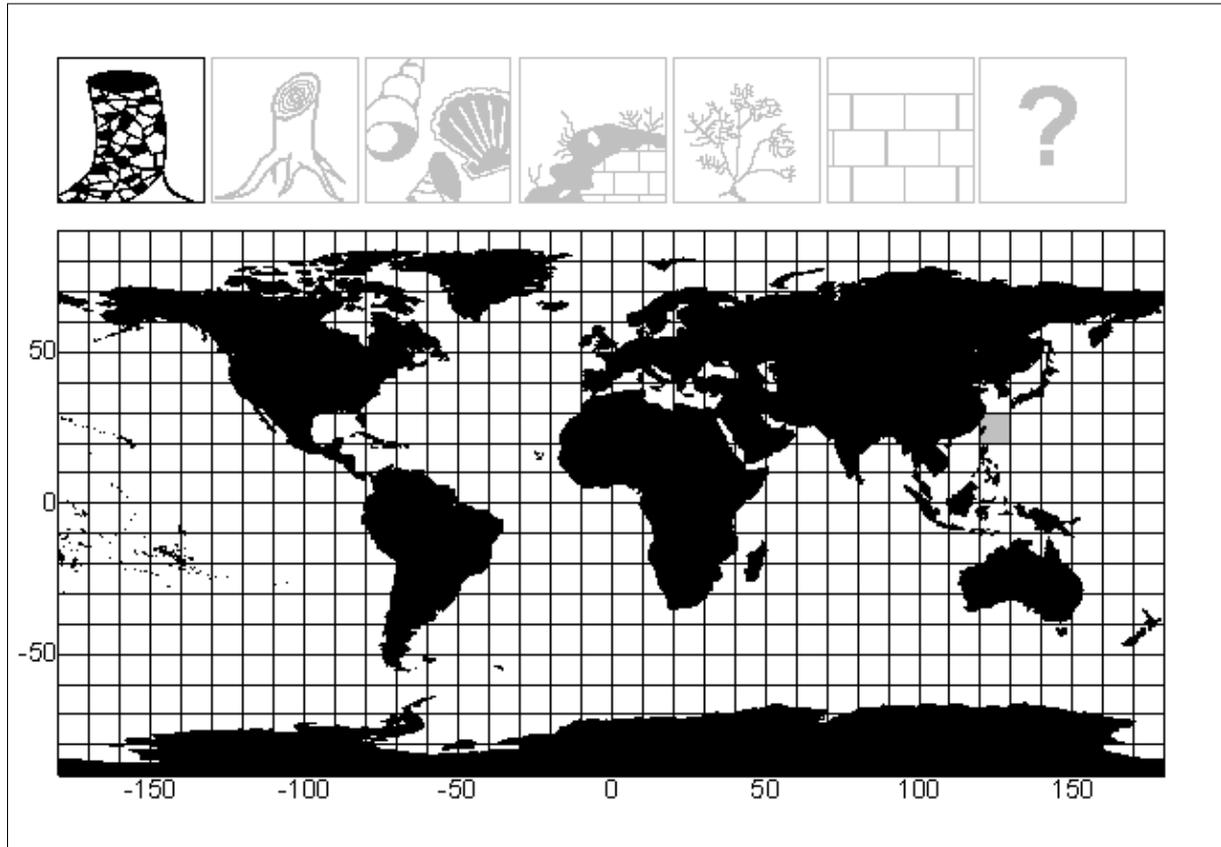


Figure 306 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora corniculata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2000c).

Pseudopolydora derjugini (Zachs, 1933)

Étymologie : En hommage au zoologiste et océanographe russe Konstantin Mikhailovich Derjugin.

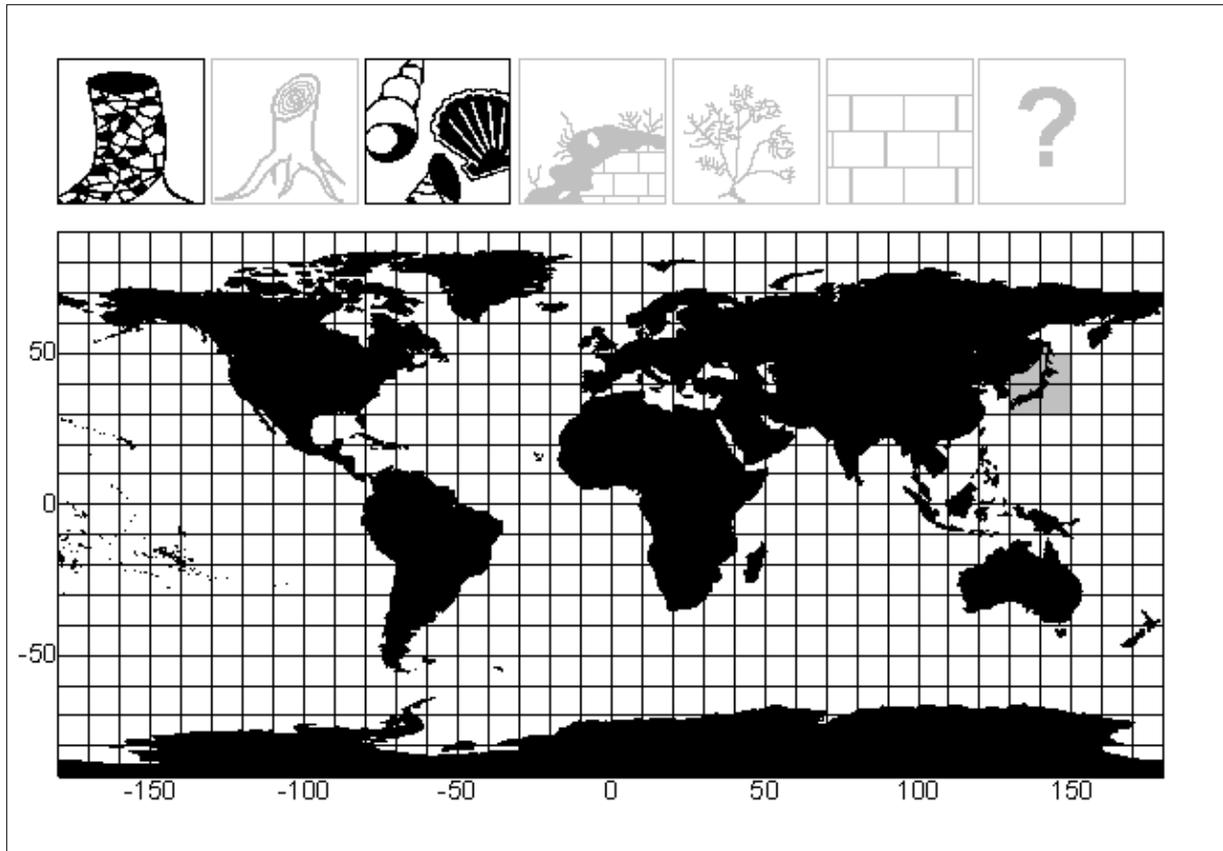


Figure 307 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora derjugini*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Mer du Japon : Russie (Zachs, 1933 ; Britaev *et al.*, 1985) – Pacifique nord-ouest ? : Japon (Söderström, 1920 ; Okuda, 1937 ; Imajima, 1968b ; Kojima *et al.*, 1982).

Pseudopolydora diopatra (Hsieh, 1992)

Etymologie : En raison de la découverte de cette espèce parmi les tubes d'une annélide du genre *Diopatra*.

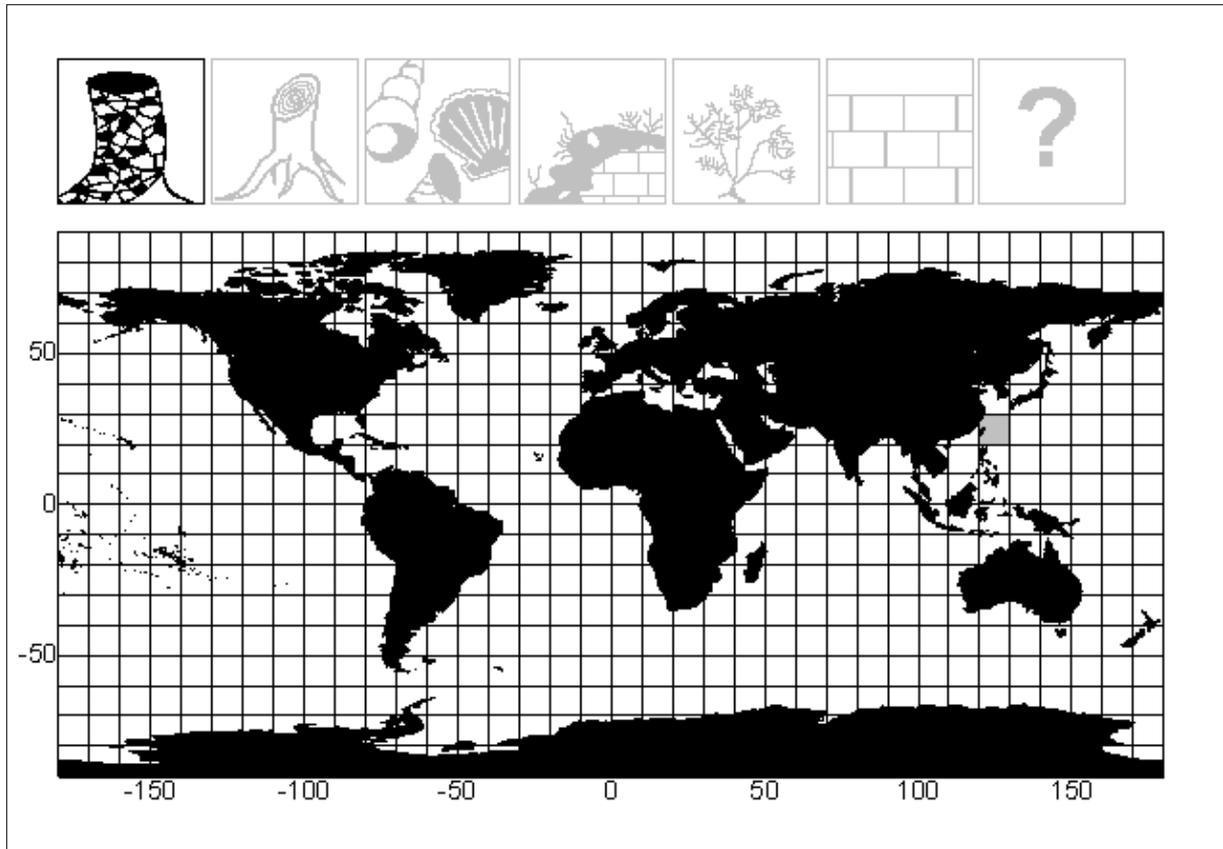


Figure 308 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora diopatra*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Taiwan (Hsieh, 1992, 1994 ; Radashevsky *et al.*, 2000c).

Pseudopolydora gibbsi (Light, 1974)

Etymologie : En hommage à l'anglais P.E. Gibbs, qui étudia les polydores aux îles Salomon (lieu de la découverte de cette espèce).

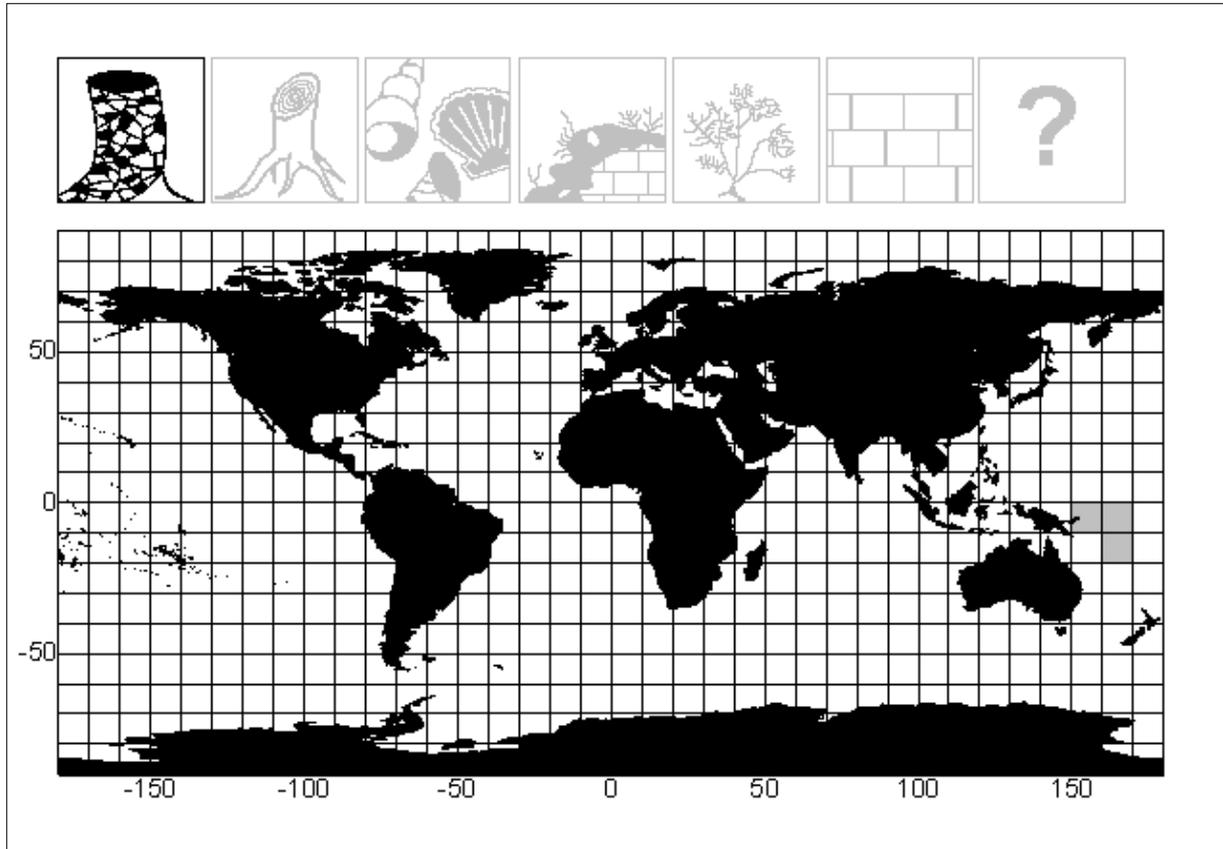


Figure 309 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora gibbsi*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Distribution géographique : **Pacifique sud-ouest** : îles Salomon (Light, 1974).

Pseudopolydora gigeriosa (Radashevsky & Hsieh, 2000c)

Etymologie : Du latin *gigerium* qui signifie *gésier* ; en raison de la présence d'une structure ressemblant à un gésier dans l'appareil digestif chez cette espèce.

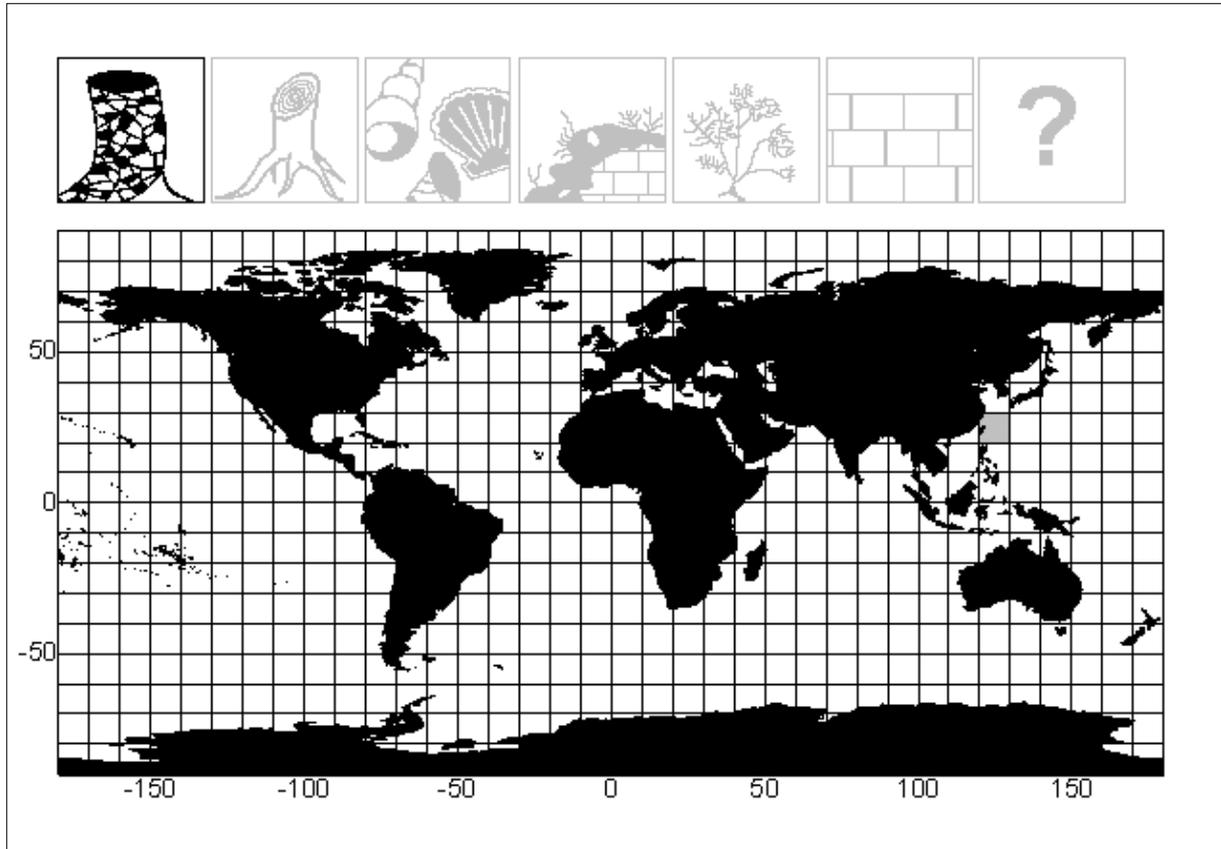


Figure 310 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora gigeriosa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Distribution géographique : **Pacifique nord-ouest** : Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2000c).

Pseudopolydora glandulosa (Blake & Kudenov, 1978)

Etymologie : Du latin *glandulosus* qui signifie *glanduleux* ; en raison de la présence chez cette espèce de glandes sur et entre les branchies.

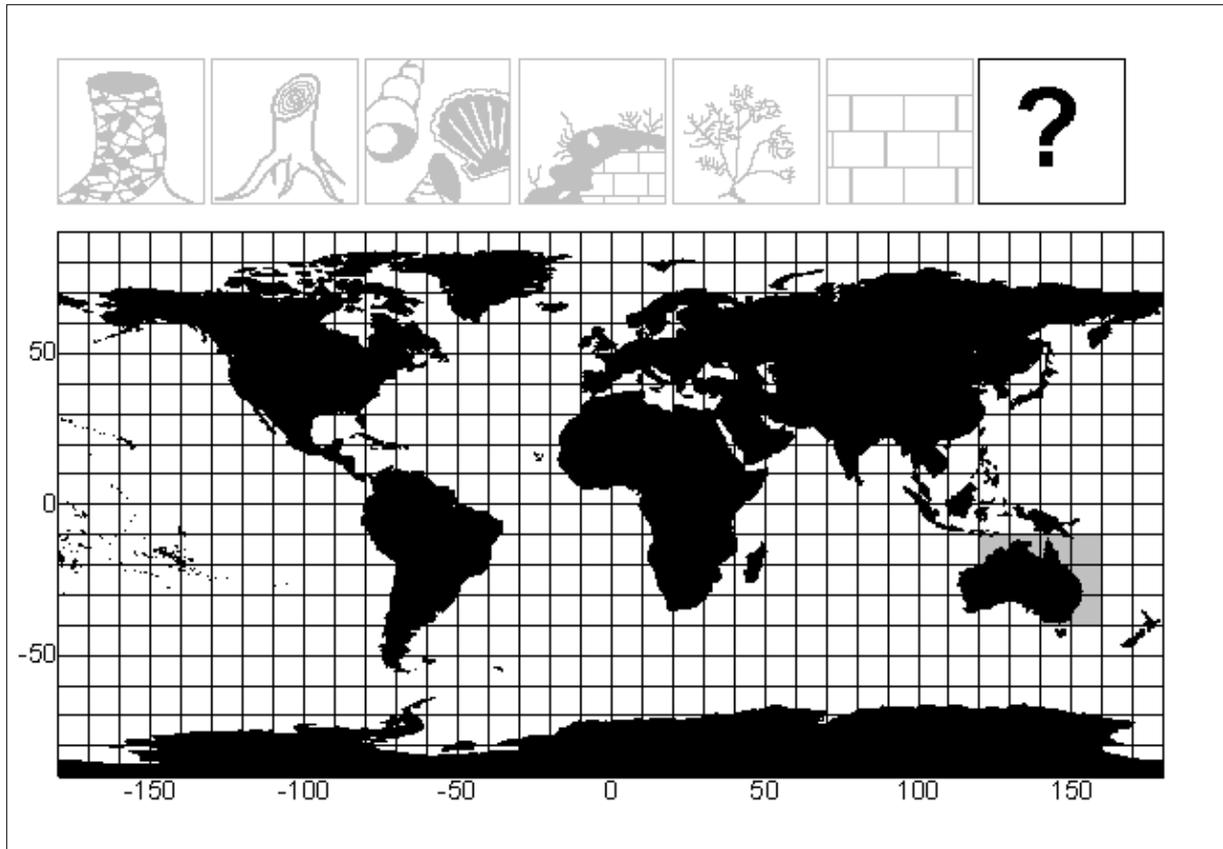


Figure 311 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora glandulosa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Distribution géographique : **Mer de Timor** : Australie (Russell *et al.*, 2000) – **Mer de Corail** : Australie (Blake *et al.*, 1978) – **Pacifique sud-ouest** : sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Pseudopolydora kemp (Southern, 1921)

Etymologie : Ainsi nommée par Southern en hommage à son compatriote, le biologiste irlandais Stanley Wells Kemp, qui devint directeur du laboratoire de Plymouth.

Synonymie : L'espèce connue sous le nom de *Pseudopolydora bassarginensis* (Zachs, 1933) (de *Bassargin* qui désigne une région de la Mer du Japon, et du latin *ensis* qui signifie *habite* ; en raison de la découverte de cette espèce dans la région de Bassargin) a été mise en synonymie avec *Pseudopolydora kemp* par Britaev *et al.* (1985). La sous-espèce *Pseudopolydora kemp californica* (ainsi nommée en raison de sa découverte en Californie) créée par Light (1969) n'est plus considérée comme valide (voir Radashevsky *et al.*, 2000c) et la dénomination *Pseudopolydora kemp kemp* n'est plus usitée.

Remarque : L'identification de *Pseudopolydora kemp* n'est pas toujours certaine car l'existence de la sous espèce *Pseudopolydora kemp japonica* est encore sujette à controverses (Radashevsky, contrairement à Blake, la considère comme valide).

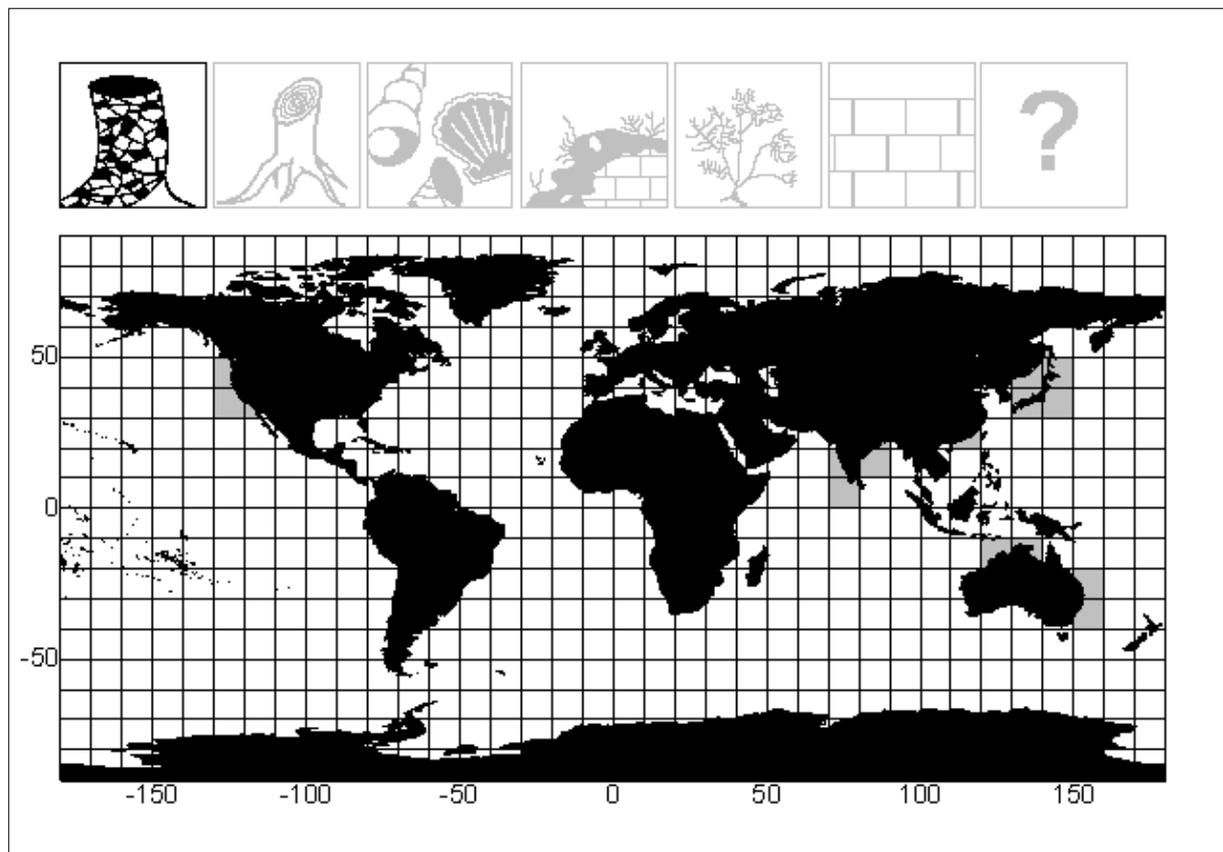


Figure 312 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora kemp*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Océan Indien** : Inde (Southern, 1921), Mozambique (Day, 1967), Madagascar (Amoureux, 1974) - **Golfe du Bengale** : Inde (Srikrishnadhass *et al.*, 1977) - **Mer de Timor** : Australie (Russell *et al.*, 2000) - **Mer de Chine** : Hong-Kong (Lu *et al.*, 1998) - **Mer du Japon** : Russie (Zachs, 1933 ; Britaev *et al.*, 1985 ; Kulikova *et al.*, 2001 ; Omel'yanenko *et al.*, 2002) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Sato-Okoshi, 2000) - **Pacifique nord-est** : Washington (Lindsay *et al.*, 1996 ; Dumbauld *et al.*, 2001), Oregon (Jones, 1984 ; Furota *et al.*, 1993 ; Castillo *et al.*, 2000 ; Weitkamp, 2001), Californie (Blake, 1966, 1996 ; Reish *et al.*, 1967 ; Hartman,

1969 ; Light, 1969 ; Blake *et al.*, 1975 ; Light, 1977, 1978 ; McEuen, 1979 ; Cohen, 1998 ; Williams *et al.*, 1998), Mexique (Calderon-Aguilera, 1992) - **Pacifique sud-ouest** : est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978).

Pseudopolydora kempi japonica (Imajima & Hartman, 1964)

Étymologie : Ainsi nommée car cette sous-espèce de *Pseudopolydora kempi* fut découverte au Japon.

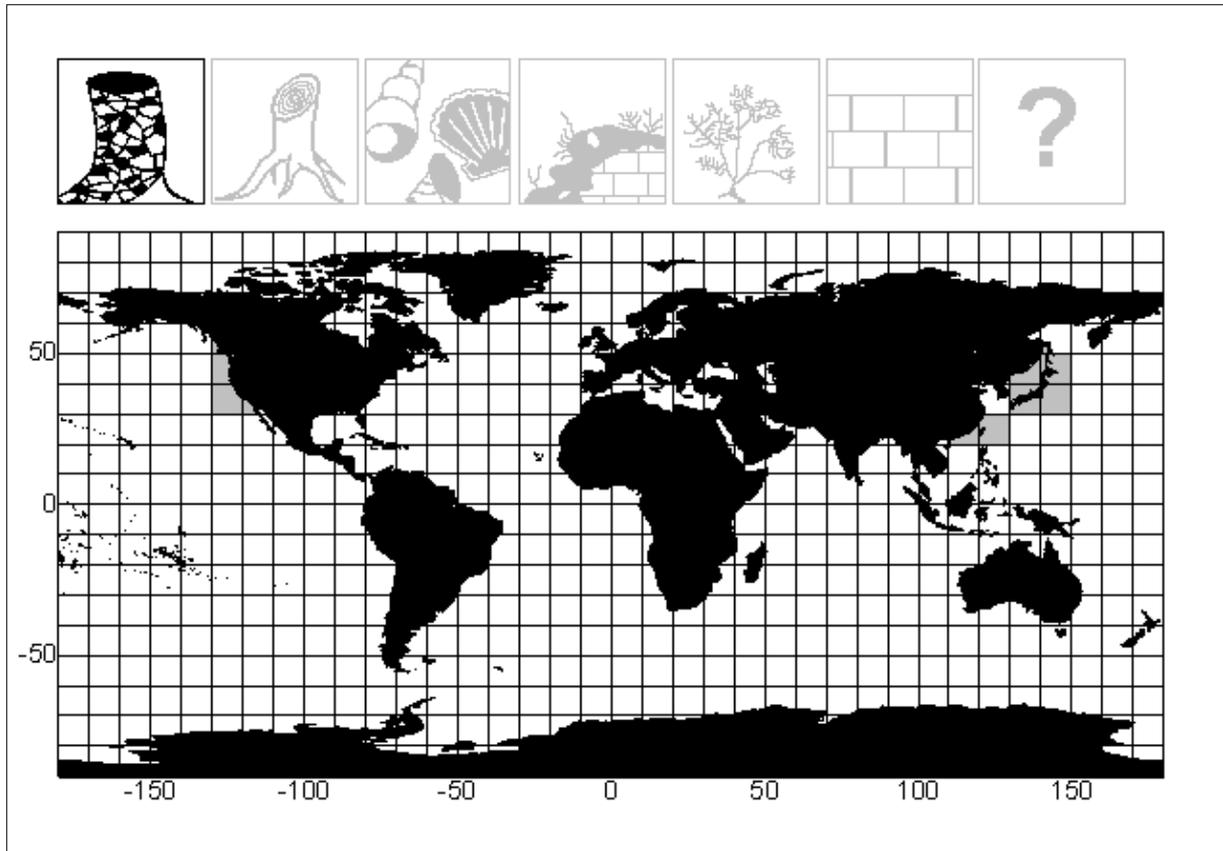


Figure 313 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora kempi japonica*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Mer du Japon** : Japon (Okuda, 1937 ; Imajima *et al.*, 1964 ; Myohara, 1979), Russie (Radashevsky, 1985) - **Pacifique nord-ouest** : Japon (Imajima, 1968b), Taiwan, Chine (Radashevsky *et al.*, 2000c) - **Pacifique nord-est** : Colombie Britannique (Berkeley *et al.*, 1954 ; Banse, 1972 ; Chapman *et al.*, 1981 ; Hobson *et al.*, 1981 ; CODIS, 1994), Washington (Eckman, 1979 ; Brenchley, 1981 ; Hobson *et al.*, 1981 ; Lindsay *et al.*, 1992 ; Hentschel, 1995, 1996, 1998b, a ; Ferner *et al.*, 1999 ; Self *et al.*, 2000), Californie (Blake *et al.*, 1975 ; Shimeta *et al.*, 1997).

Pseudopolydora novaegeorgiae (Gibbs, 1971)

Etymologie : En raison de la découverte de cette espèce en Nouvelle-Géorgie, aux îles Salomon, en Mélanésie.

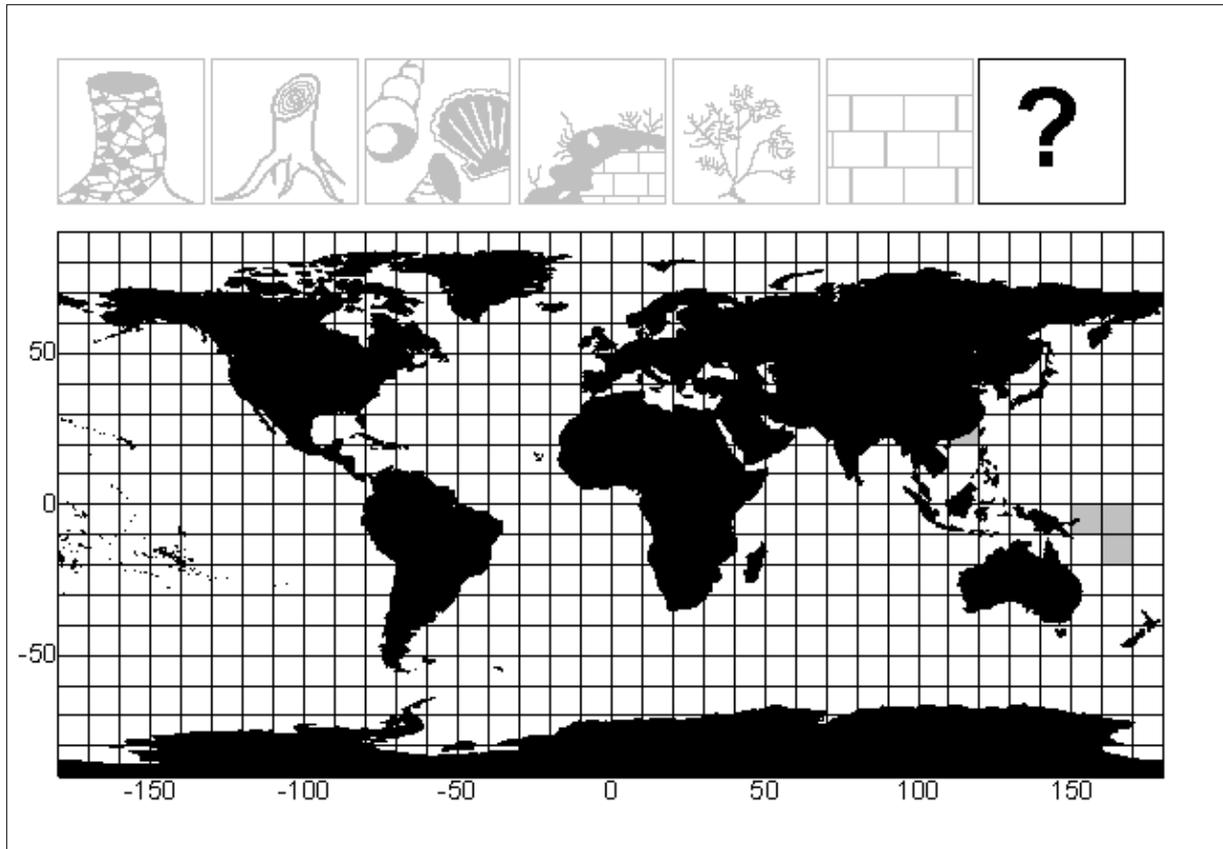


Figure 314 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora novaegeorgiae*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-ouest : îles Salomon (Gibbs, 1971) – Mer de Chine Méridionale : Hong Kong (Shin, 1980 ; Thompson *et al.*, 1983).

***Pseudopolydora paucibranchiata* (Okuda, 1937)**

Etymologie : Du latin *pauci* qui signifie *peu nombreux*, et du grec *branchia* qui signifie *branchies*, suivi du diminutif *-ta* ; en raison du faible nombre de branchies chez cette espèce, et de façon à ne pas créer d'homonymie avec *Polydora paucibranchis* (Ehlers, 1913), qui depuis a été mise en synonymie avec *Boccardia polybranchia* (Haswell, 1885).

Synonymie : L'espèce décrite sous le nom de *Polydora flava orientalis* (Annenkova, 1937), devenue ensuite *Pseudopolydora orientalis* (du latin *orientalis* qui signifie *oriental* en raison de la découverte de cette espèce en Orient), a été mise en synonymie avec *Pseudopolydora paucibranchiata* par Britaev *et al.* (1985) qui ont redécrit l'espèce.

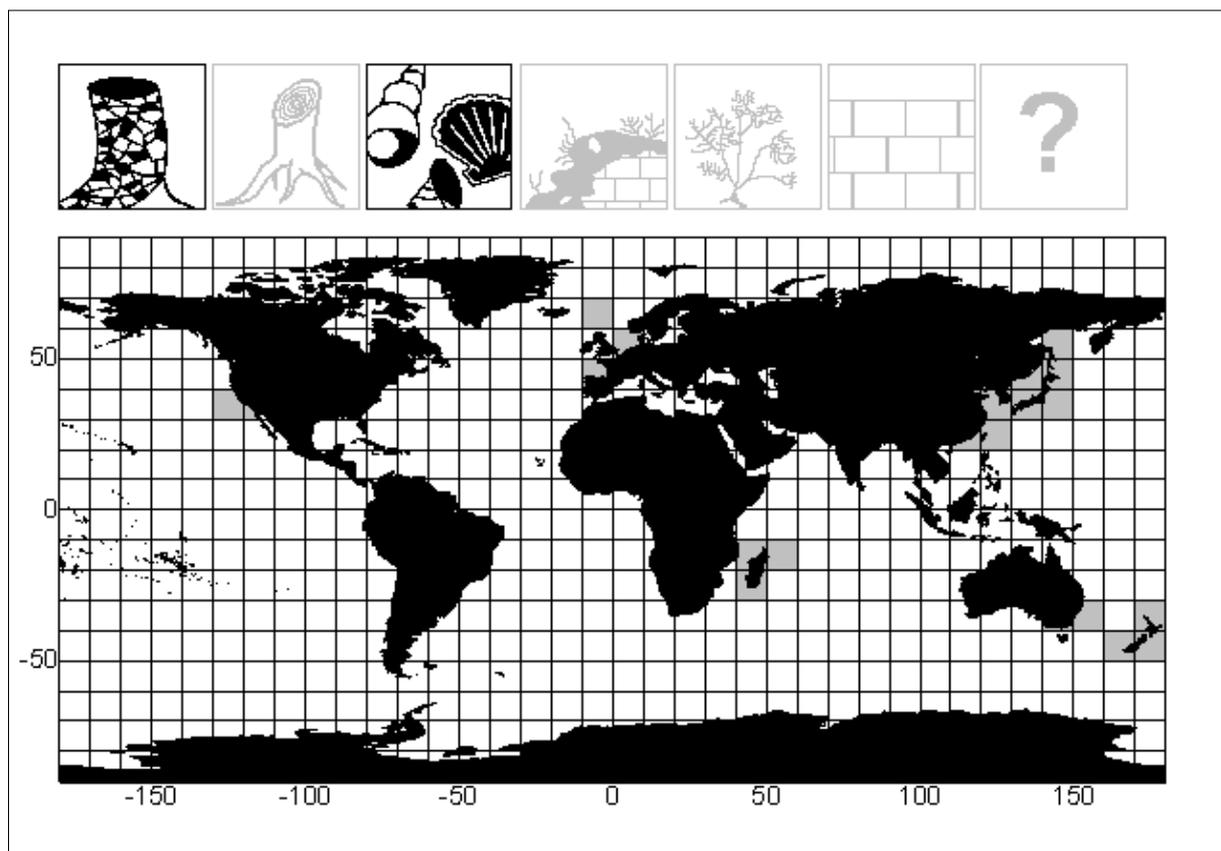


Figure 315 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora paucibranchiata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique nord-ouest** : Japon (Okuda, 1937 ; Imajima, 1968a ; Imajima *et al.*, 1964 ; Myohara, 1980 ; Yokoyama, 1997, 2002, 1998 ; Sato-Okoshi, 2000 ; Omel'yanenko *et al.*, 2002), (Söderström, 1920 ; Okuda, 1937 ; Imajima, 1968b ; Kojima *et al.*, 1982) ?, Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2000c) - **Mer du Japon** : Russie (Annenkova, 1937 ; Radashevsky, 1983 ; Britaev *et al.*, 1985) - **Mer Jaune** : Chine (Wu *et al.*, 1980) - **Mer de Chine** : Hong-Kong (Lu *et al.*, 1998) - **Pacifique nord-est** : Californie (Reish, 1954, 1959 ; Blake *et al.*, 1975 ; Carlton, 1979 ; Levin, 1983 ; Carlton *et al.*, 1996 ; Shimeta *et al.*, 1997 ; Cohen, 1998 ; Williams *et al.*, 1998 ; Crooks *et al.*, 1999 ; Ruiz *et al.*, 2000) - **Pacifique sud-ouest** : Nouvelle-Zélande (Read, 1975), sud-est de l'Australie (Blake *et al.*, 1978 ; Hutchings *et al.*, 1984 ; Bowen *et al.*, 1996 ; Furlani, 1996 ; Grady *et al.*, 2000 ; Ruiz *et al.*, 2000 ; Russell *et al.*, 2000 ; MacFarlane *et al.*, 2001) - **Océan Indien** : Madagascar (Amoureux, 1974) - **Atlantique nord-est** : îles Féroé (Sakarison, 2000), Espagne (Borja *et al.*, 2000) - **Mer du Nord** : Norvège (Ramberg *et al.*, 1982 ; Hansson, 1998 ; Widdicombe *et al.*, 1998, 2001 ; Olsgard, 1999).

Pseudopolydora pigmentata (Woodwick, 1964)

Etymologie : Du latin *pigmentata* qui signifie *teint* ; en raison de la pigmentation dorsale bien développée chez cette espèce.

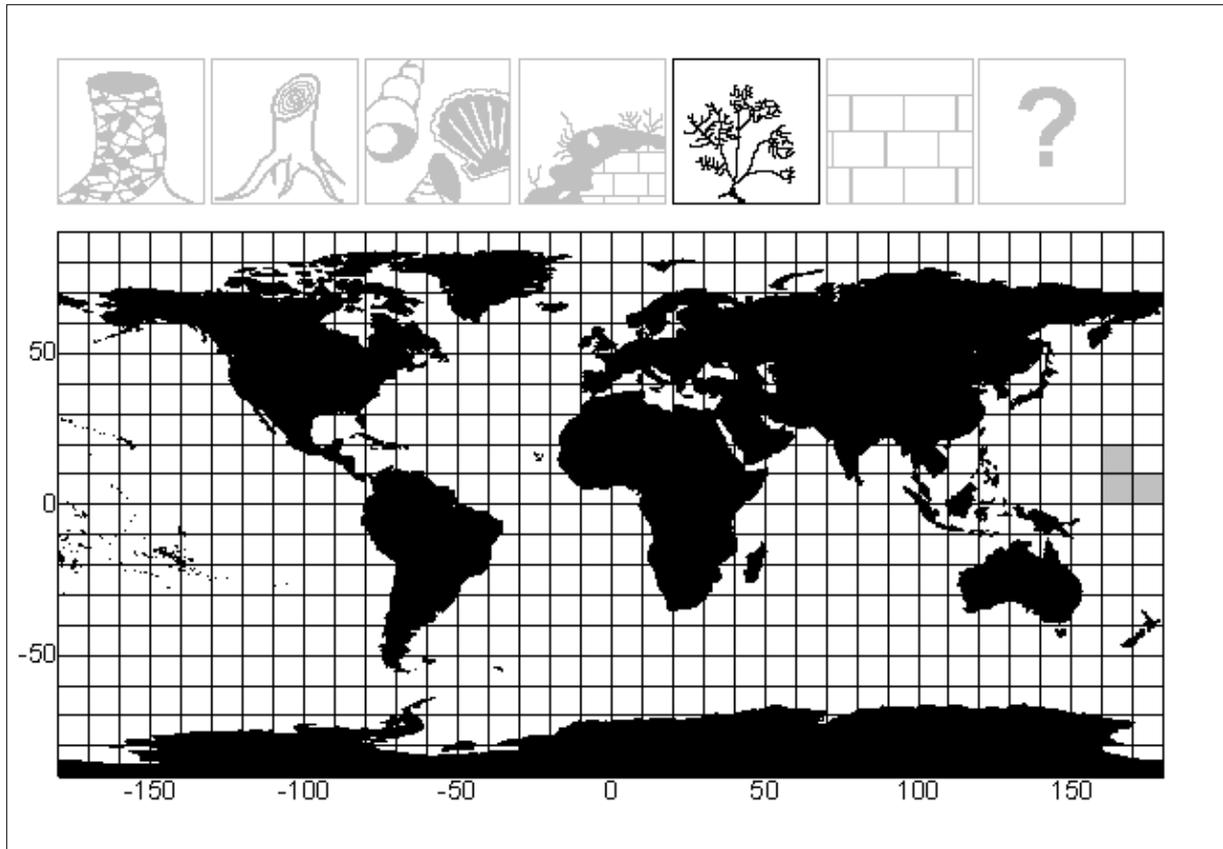


Figure 316 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora pigmentata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique équatorial ouest : îles Marshall (Woodwick, 1964).

Pseudopolydora primigenia (Blake, 1983)

Etymologie : Du latin *primigenia* qui signifie *primitif* ; en raison de l'aspect de cette espèce.

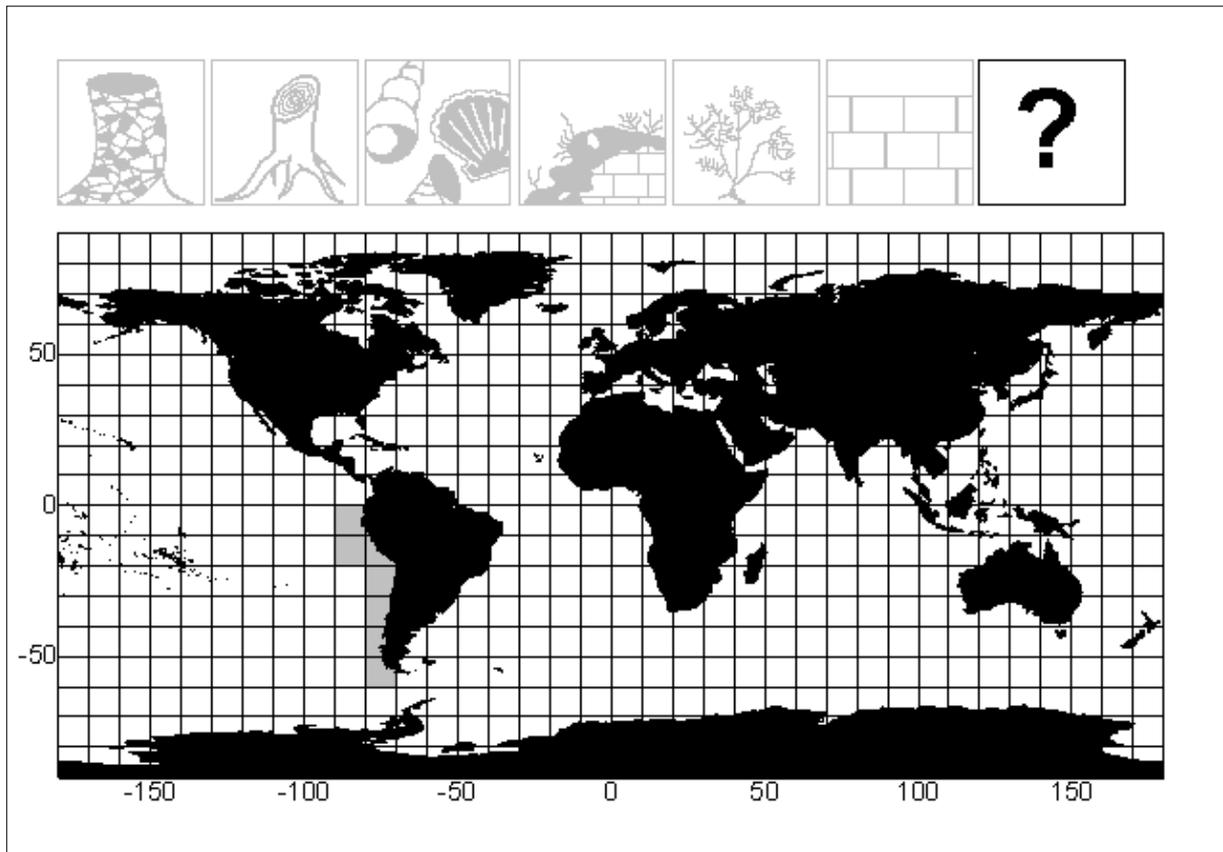


Figure 317 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora primigenia*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique sud-est (Blake, 1983).

Pseudopolydora reticulata (Radashevsky & Hsieh, 2000c)

Etymologie : Du latin *reticulata* qui signifie *réticulée* ; en référence au schéma de pigmentation noire présent sur la face dorsale des segments antérieurs chez cette espèce.

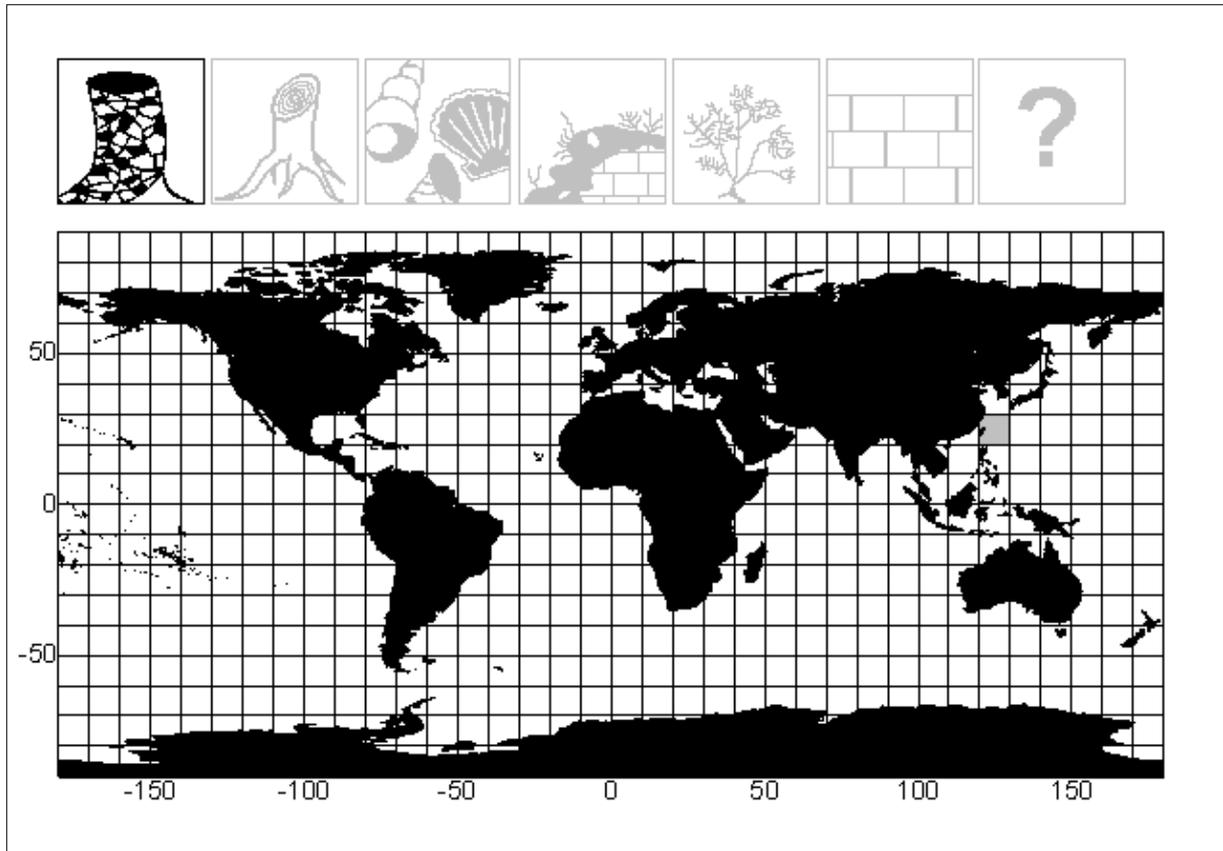


Figure 318 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora reticulata*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2000c).

Pseudopolydora vexillosa (Radashevsky & Hsieh, 2000c)

Etymologie : Du latin *vexillosa* qui signifie *en forme de flamme* ; en référence à la forme caractéristique des soies notopodiales des segments du milieu chez cette espèce.

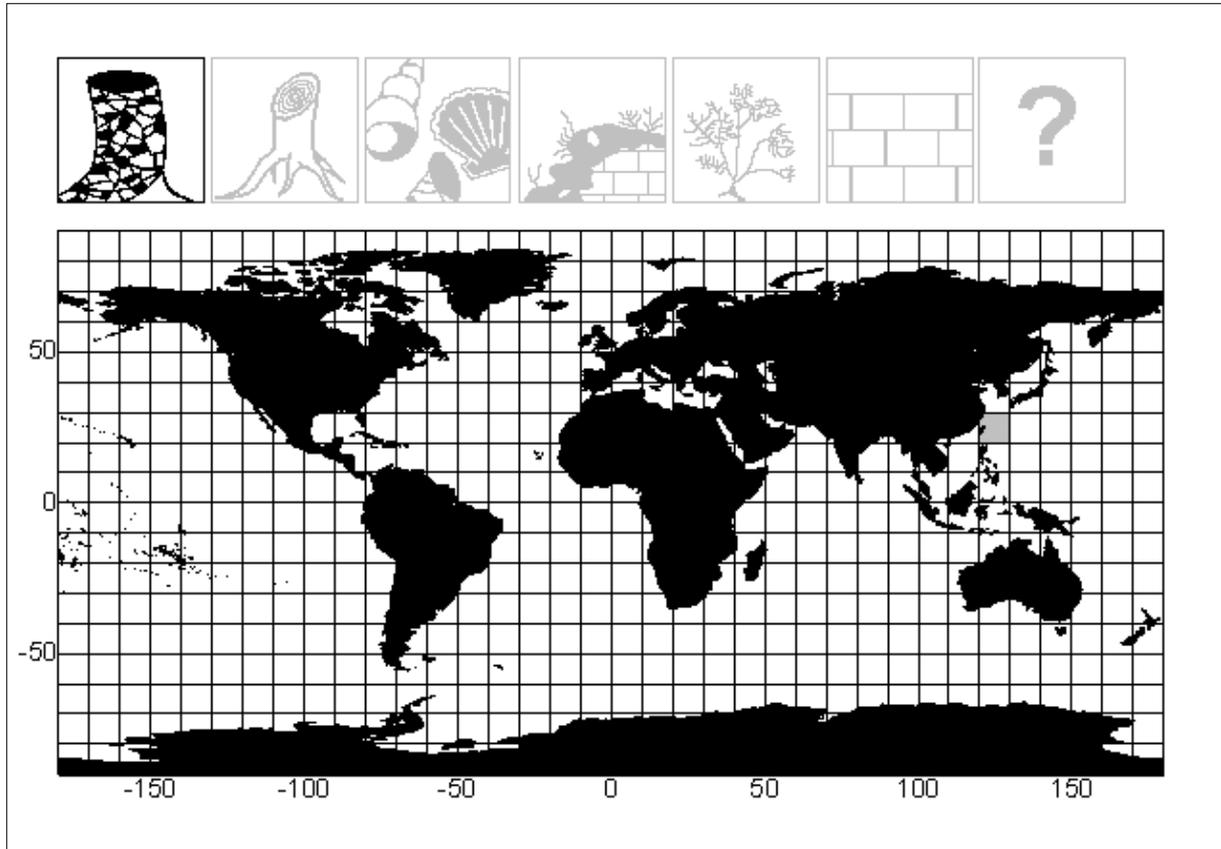


Figure 319 : Répartition biogéographique de *Pseudopolydora vexillosa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : Pacifique nord-ouest : Taiwan (Radashevsky *et al.*, 2000c).

Tripolydora spinosa (Woodwick, 1964)

Etymologie : Du latin *spinosa* qui signifie *épineux* ; en raison de la forme des épines du cinquième sétigère, qui caractérise cette espèce.

Remarque : Cette espèce a été redécrite par Blake *et al.* (1981b).

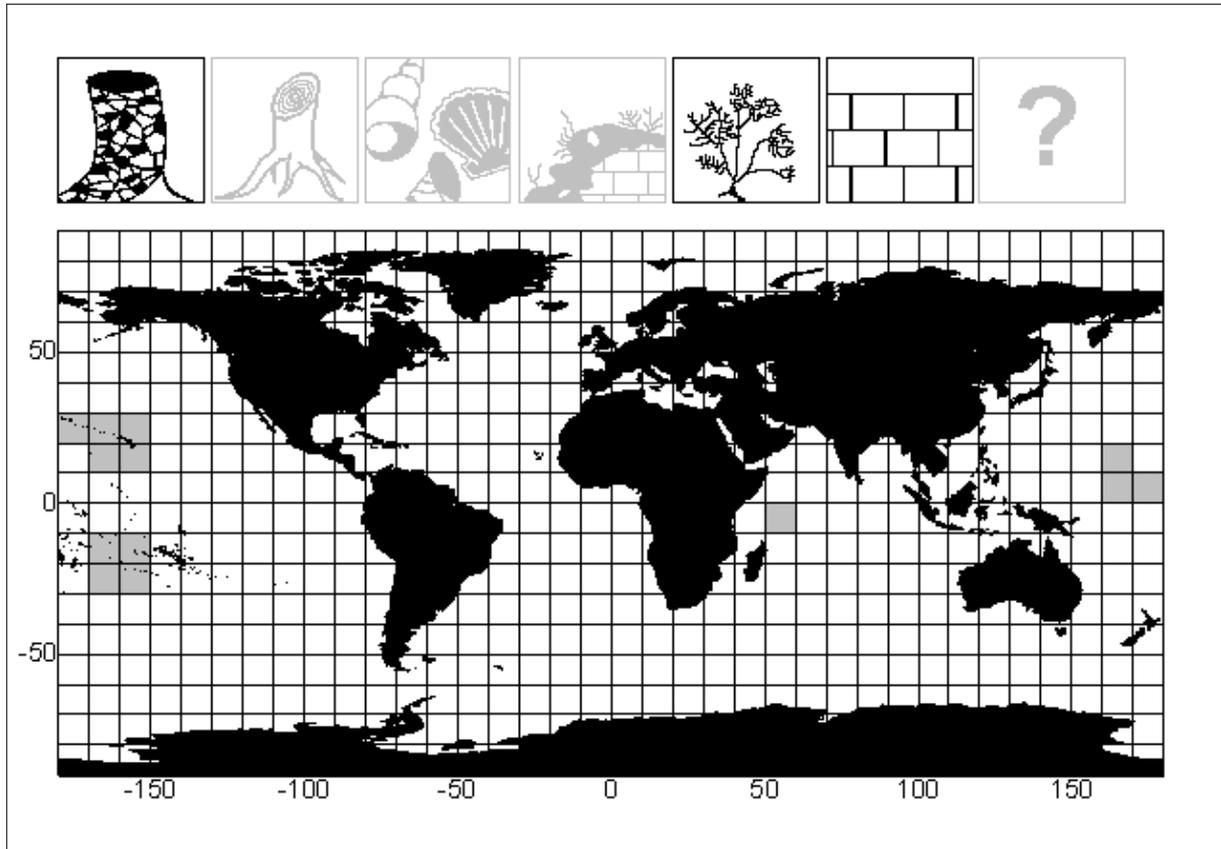


Figure 320 : Répartition biogéographique de *Tripolydora spinosa*. La présence de cette espèce est attestée dans les zones grisées. Son habitat est précisé par les pictogrammes noirs, dont la signification est donnée à la figure 19.

Distribution : **Pacifique équatorial ouest** : îles Marshall (Woodwick, 1964 ; Reish, 1968b ; Blake *et al.*, 1981b), île Johnston (Blake *et al.*, 1981b), Hawaii (Ward, 1981) – **Pacifique sud-ouest** : îles Cook (Blake *et al.*, 1981b) – **Pacifique sud-est** : îles de Pâques (Kohn *et al.*, 1973a ; Blake *et al.*, 1981b) – **Océan Indien** : Seychelles (Blake *et al.*, 1981b).

Annexe 2 : Habitats des polydores.

a) Formes non perforantes

Plus de la moitié des espèces de polydores peut vivre sans perforer de substrat.

Elles vivent abritées dans un tube qu'elles construisent par exemple à la surface du sédiment, qui peut être :

De la vase : *Boccardia acus* (Read, 1975), *Boccardia basilaria* (Hartman, 1961), *Boccardia chilensis* (Blake *et al.*, 1978, 1981a ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Boccardia columbiana* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Boccardia tricuspis* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Boccardia wellingtonensis* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Boccardia perata* (Sato-Okoshi, 2000), *Boccardia proboscidea* (Light, 1969 ; Blake *et al.*, 1981a ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Sato-Okoshi, 2000 ; Cohen *et al.*, 2001 ; Gingras *et al.*, 2001), *Boccardiella hamata* (Okuda, 1937 ; Hartman, 1961 ; Imajima *et al.*, 1964 ; Blake, 1966 ; Light, 1969 ; Blake *et al.*, 1975 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Sato-Okoshi, 2000), *Boccardiella ligerica* (Fauvel, 1927 ; Rullier, 1960 ; Eliason *et al.*, 1969 ; Siegfried *et al.*, 1980), *Boccardiella magniovata* (Read, 1975), *Boccardiella truncata* (Light, 1969), *Dipolydora cardalia* (Sato-Okoshi, 2000), *Dipolydora coeca* (Molander, 1930), *Dipolydora pilikia* (Ward, 1981), *Dipolydora quadrilobata* (Fauvel, 1927 ; Blake, 1969a, 1971 ; Ramberg *et al.*, 1982 ; Khaitov *et al.*, 1999 ; Ray, 2000 ; Sato-Okoshi, 2000), *Dipolydora socialis* (Blake, 1969a, b, 1971 ; Hutchings *et al.*, 1984 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Sato-Okoshi, 2000), *Polydora agassizii* (de Claparède, 1870 ; Carazzi, 1893), *Polydora ciliata* (Hannerz, 1956 ; Kendall, 1980 ; Ramberg *et al.*, 1982 ; Mustaquim, 1986 ; Fonseca-Genevois *et al.*, 1987 ; Mustaquim, 1988 ; Evans *et al.*, 1998), *Polydora cornuta* (Berkeley *et al.*, 1936 ; Mortensen *et al.*, 1944 ; Galtsoff, 1964 ; Light, 1969 ; Wolff, 1973 ; Rice, 1981 ; Kudenov, 1982 ; Hutchings *et al.*, 1984 ; Mustaquim, 1986, 1988 ; Qian *et al.*, 1993 ; Radashevsky *et al.*, 2000b ; Ray, 2000 ; Sato-Okoshi, 2000 ; Laima *et al.*, 2001), *Polydora fusca* (Radashevsky *et al.*, 2000b), *Polydora limicola* (Kendall, 1980 ; Mustaquim, 1986, 1988 ; Kulikova *et al.*, 1993 ; Manchenko *et al.*, 1993), *Polydora nuchalis* (Blake *et al.*, 1975), *Polydora triglanda* (Radashevsky *et al.*, 2000b), *Pseudopolydora achaeta* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora antennata* (Okuda, 1937 ; Woodwick, 1964 ; Sato-Okoshi, 2000 ; Laima *et al.*, 2001), *Pseudopolydora corniculata* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora diopatra* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora gigeriosa* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora kempfi* (Light, 1969 ; Blake *et al.*, 1975 ; Jones, 1984 ; Furota *et al.*, 1993 ; Sato-Okoshi, 2000), *Pseudopolydora kempfi japonica* (Eckman, 1979 ; Brenchley, 1981 ; Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora paucibranchiata* (Imajima *et al.*, 1964 ; Myohara, 1980 ; Ramberg *et al.*, 1982 ; Levin, 1983 ; Hutchings *et al.*, 1984 ; Sakarison, 2000 ; Sato-Okoshi, 2000), *Pseudopolydora pulchra* (Hannerz, 1956 ; Eleftheriou, 1970 ; Sakarison, 2000), *Pseudopolydora reticulata* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora vexillosa* (Radashevsky *et al.*, 2000c).

De la vase argileuse : *Polydora ciliata* (Mistri *et al.*, 2001), *Polydora cornuta* (Dauer *et al.*, 1981), *Pseudopolydora pulchra* (Gomez Gesteira *et al.*, 2000).

De l'argile : *Boccardiella ligerica* (Eliason *et al.*, 1969), *Pseudopolydora pulchra* (Eleftheriou, 1970).

De la vase à Polydora : *Polydora ciliata* (Lagadeuc, 1991).

Une gangue de vase autour de bouchots de *Mytilus edulis*: *Polydora ciliata* (Lauckner, 1983 ; Ropert *et al.*, 2002), *Polydora hoplura* (Ropert *et al.*, 2002).

De la vase avec des débris de coquilles : *Boccardia semibranchiata* (Guérin, 1990).

Du sable vaseux : *Boccardia chilensis* (Blake *et al.*, 1978 ; Borja *et al.*, 2000), *Boccardia polybranchia* (Borja *et al.*, 2000), *Boccardia proboscidea* (Blake *et al.*, 1975), *Boccardia syrtis* (Read, 1975), *Boccardiella ligerica* (Borja *et al.*, 2000 ; Kraufvelin *et al.*, 2001 ; Lopez Gappa *et al.*, 2001), *Boccardiella magniovata* (Read, 1975), *Carazziella calafia* (Blake, 1979a), *Carazziella citrona* (Blake, 1979a), *Carazziella patagonica* (Blake, 1979a), *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003), *Dipolydora caulleryi* (Olsgard, 1999), *Dipolydora coeca* (Borja *et al.*, 2000), *Dipolydora flava* (Borja *et al.*, 2000), *Dipolydora quadrilobata* (Hannerz, 1956 ; Blake, 1971 ; Lambeck *et al.*, 1987 ; Khaitov *et al.*, 1999 ; Oug, 2001), *Dipolydora socialis* (Hartman, 1941 ; Stoner *et al.*, 1983 ; Oug, 2001), *Polydora ciliata* (Lardicci *et al.*, 1998 ; Mucha *et al.*, 1999 ; Olsgard, 1999 ; Borja *et al.*, 2000), *Polydora cornuta* (Lambeck *et al.*, 1987 ; Borja *et al.*, 2000 ; West *et al.*, 2000 ; Ysebaert *et al.*, 2000 ; Dumbauld *et al.*, 2001), *Polydora heterochaeta* (Blake, 1980), *Polydora limicola* (Losovskaya *et al.*, 2003), *Pseudopolydora antennata* (Amoureux, 1985 ; Mucha *et al.*, 1999 ; Borja *et al.*, 2000), *Pseudopolydora kempfi* (Shimeta *et al.*, 1997 ; Castillo *et al.*, 2000 ; Dumbauld *et al.*, 2001), *Pseudopolydora paucibranchiata* (Blake *et al.*, 1975 ; Yokoyama, 1997 ; Widdicombe *et al.*, 1998 ; Olsgard, 1999 ; Borja *et al.*, 2000 ; Widdicombe *et al.*, 2001 ; Yokoyama, 2002), *Pseudopolydora pulchra* (Hannerz, 1956 ; Rullier, 1963 ; Dollfus *et al.*, 1965 ; Borja *et al.*, 2000 ; Gomez Gesteira *et al.*, 2000 ; Oug, 2001).

Du sable : *Amphipolydora abranchiata* (Blake *et al.*, 1973), *Boccardia acus* (Read, 1975), *Boccardia basilaria* (Hartman, 1961), *Boccardia chilensis* (Read, 1975 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Boccardia columbiana* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Boccardia polybranchia* (Rainer, 1973 ; Straughan, 1981 ; Bertran, 1989 ; Duchêne, 1989, 2000), *Boccardia proboscidea* (Imajima *et al.*, 1964 ; Johnson, 1970 ; Blake *et al.*, 1975 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Gibson *et al.*, 1999 ; Hanton, 2001), *Boccardia syrtis* (Rainer, 1973 ; Read, 1975 ; Taylor, 1998 ; Whitlatch *et al.*, 1998), *Boccardia tricuspa* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Boccardia wellingtonensis* (Read, 1975 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Boccardiella hamata* (Berkeley, 1927 ; Blake *et al.*, 1975 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Sato-Okoshi, 2000), *Boccardiella ligerica* (Siegfried *et al.*, 1980 ; Halsinaho, 1984 ; Ysebaert *et al.*, 2000), *Boccardiella limnicola* (Blake *et al.*, 1976 ; Blake *et al.*, 1978), *Carazziella reishi* (Blake, 1979a), *Carazziella victoriensis* (Blake *et al.*, 1978), *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003), *Dipolydora cardalia* (Berkeley *et al.*, 1936 ; Sato-Okoshi, 2000), *Dipolydora caulleryi* (Fauvel, 1927 ; Hannerz, 1956), *Dipolydora coeca* (Oersted, 1843 ; Berkeley *et al.*, 1936 ; Hannerz, 1956), *Dipolydora flava* (de Claparède, 1870b ; Mesnil, 1896 ; Fauvel, 1927), *Dipolydora pilikia* (Ward, 1981), *Dipolydora quadrilobata* (Fauvel, 1927 ; Blake, 1969a ; Tamaki, 1985 ; Hilbig *et al.*, 2000 ; Souza *et al.*, 2000), *Dipolydora socialis* (Berkeley *et al.*, 1936 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Posey *et al.*, 1998 ; Dos Santos, 2000 ; Hilbig *et al.*, 2000 ; Sato-Okoshi, 2000), *Polydora ciliata* (Ambrogi *et al.*, 1983 ; Guelorget *et al.*, 1989 ; Mendez *et al.*, 1998 ; Garcia-Arberas *et al.*, 2002), *Polydora cornuta* (Berkeley *et al.*, 1936 ; Grassle *et al.*, 1974 ; Virnstein, 1979 ; Dauer, 1984 ; Zajac, 1985a, 1991b, a ; Elner *et al.*, 1994 ; Zajac, 1995 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Irvine *et al.*, 1999 ; Radashevsky *et al.*, 2000b ; MeiBner, 2001), *Polydora haswelli* (Blake *et al.*, 1978), *Polydora maculata* (Lee *et al.*, 2001), *Polydora nuchalis* (Blake *et al.*, 1975 ; Blake, 1980), *Pseudopolydora achaeta* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora antennata* (Hannerz, 1956 ; Woodwick, 1964 ; Mendez *et al.*, 1997 ; Mendez *et al.*, 1998 ; Gomez Gesteira *et al.*, 2000 ; Sato-Okoshi, 2000 ; Garcia-Arberas *et al.*, 2002), *Pseudopolydora corniculata* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora diopatra* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora gigeriosa* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora kempfi* (Blake *et al.*, 1975 ; Blake *et al.*, 1978), *Pseudopolydora kempfi japonica* (Hentschel, 1998a ; Radashevsky *et al.*, 2000c ; Self *et al.*, 2000), *Pseudopolydora paucibranchiata* (Blake *et al.*, 1975 ; Read, 1975 ; Shimeta *et al.*, 1997 ; Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora pulchra* (Eleftheriou, 1970 ; Armonies, 2000 ; Gomez Gesteira *et al.*,

2000), *Pseudopolydora reticulata* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Pseudopolydora vexillosa* (Radashevsky *et al.*, 2000c), *Tripolydora spinosa* (Kohn *et al.*, 1973a ; Blake *et al.*, 1981b), polydore (Harmelin, 1964).

Du sable grossier : *Boccardia natrix* (Berkeley *et al.*, 1936), *Boccardia polybranchia* (Duchêne, 1984), *Boccardiella hamata* (Dean *et al.*, 1966), *Boccardiella limnicola* (Blake *et al.*, 1976), *Polydora ciliata* (Hannerz, 1956).

Du sable argileux en association avec *Paramya suborata* et *Thallessena hartmanni* : *Carazziella hobsonae* (Blake, 1979a).

Un sédiment hétérogène envasé : *Polydora ciliata* (Osterling *et al.*, 2001), *Polydora guillei* (Laubier *et al.*, 1974).

Une tourbière : *Dipolydora flava* (Beauchamp, 1914).

Un sédiment indéterminé : *Boccardia polybranchia* (Bertran, 1989), *Boccardia proboscidea* (Ferner *et al.*, 1999), *Boccardia pugettensis* (Blake, 1979b), *Boccardiella hamata* (Blake, 1966), *Boccardiella ligerica* (Hartman, 1941), *Boccardiella limnicola* (MacFarlane *et al.*, 2001), *Carazziella carrascoi* (Blake, 1979a), *Carazziella victoriensis* (MacFarlane *et al.*, 2001), *Dipolydora blakei* (Hartman, 1965 ; Hartman *et al.*, 1971 ; Maciolek, 1984), *Dipolydora cardalia* (Belan, 1999), *Dipolydora protuberata* (Blake *et al.*, 1978), *Dipolydora quadrilobata* (Riordan *et al.*, 2002 ; Stewart *et al.*, 2002), *Dipolydora socialis* (Williams *et al.*, 1998 ; Kline *et al.*, 2001), *Polydora ciliata* (Amaral *et al.*, 1999), *Polydora cirrosa* (Blake *et al.*, 1973 ; Williams *et al.*, 1998), *Polydora cornuta* (Williams *et al.*, 1998 ; Ferner *et al.*, 1999 ; Lohrer *et al.*, 2002), *Polydora nuchalis* (Woodwick, 1953 ; Williams *et al.*, 1995 ; Williams *et al.*, 1998), *Pseudopolydora antennata* (Rosenberg *et al.*, 2001), *Pseudopolydora kempfi* (Calderon-Aguilera, 1992 ; Lindsay *et al.*, 1996 ; Lu *et al.*, 1998 ; Williams *et al.*, 1998), *Pseudopolydora kempfi japonica* (Lindsay *et al.*, 1992, 1995 ; Ferner *et al.*, 1999), *Pseudopolydora paucibranchiata* (Lu *et al.*, 1998 ; Williams *et al.*, 1998 ; MHC, 2000 ; MacFarlane *et al.*, 2001).

Un substrat non calcaire indéterminé : *Boccardia perata* (Blake *et al.*, 1973), *Dipolydora goreensis* (Blake *et al.*, 1973), *Dipolydora normalis* (Blake *et al.*, 1973), *Polydora fulva* (Blake *et al.*, 1973), *Polydora rickettsi* (Blake *et al.*, 1973).

Des gravats : *Dipolydora pilikia* (Ward, 1981).

Du gravier : *Boccardia chilensis* (Blake *et al.*, 1978), *Boccardiella ligerica* (Eliason *et al.*, 1969), *Dipolydora coeca* (Pruvot, 1897), *Dipolydora flava* (Pruvot, 1897), *Pseudopolydora pulchra* (Eleftheriou, 1970).

Du gravier coquillier : *Dipolydora giardi* (Blake, 1971).

Les sables fins bien calibrés en profondeur sont peu propices pour loger des polydore (Ambrogi *et al.*, 1983).

Elles peuvent aussi construire un tube à la surface des roches ou dans les enfractuosités de ces roches : *Boccardia chilensis* (Read, 1975 ; Blake *et al.*, 1978, 1981a), *Boccardia tricuspa* (Woodwick, 1963b ; Gomez *et al.*, 1997), *Boccardia wellingtonensis* (Read, 1975), *Boccardia lamellata* (Read, 1975), *Boccardia polybranchia* (Mesnil, 1896 ; Fauvel, 1927 ; Blake *et al.*, 1978 ; Urkiaga-Alberdi *et al.*, 1999), *Boccardia proboscidea* (Blake *et al.*, 1981a ; Cohen *et al.*, 2001), *Boccardiella hamata* (Okuda, 1937 ; Dean *et al.*, 1964 ; Imajima *et al.*, 1964), *Boccardiella ligerica* (Fauvel, 1927), *Carazziella calafia* (Blake, 1979a), *Dipolydora coeca* (Saldanha, 1974 ; Berkeley *et al.*, 1936 ; Lagadeuc, 1985), *Dipolydora flava* (Thouveny, ; Mesnil, 1896 ; Fauvel, 1927 ; Russell, 1957), *Polydora aggregata* (Blake, 1971), *Polydora ciliata* (de Quatrefages, 1866 ; Fauvel, 1927 ; Daro, 1970 ; Ramberg *et al.*, 1982), *Polydora colonia* (Blake, 1971), *Polydora cornuta* (Bosc, 1802 ; Webster, 1879a ; Blake, 1971 ; Ramberg *et al.*, 1982 ; Blake *et al.*, 1987), *Polydora limicola* (Losovskaya *et al.*, 2003), *Polydora nuchalis* (Blake, 1980), *Polydorella stolonifera* (Blake *et*

al., 1978), *Pseudopolydora antennata* (Fauvel, 1927 ; Okuda, 1937 ; Hutchings *et al.*, 1984), *Pseudopolydora derjugini* ou *Pseudopolydora paucibranchiata* (Okuda, 1937).

On les trouve aussi sur des substrats artificiels tels que :

Des matières plastiques : *Polydora ciliata* (Harms *et al.*, 1983 ; Wahl *et al.*, 2002), *Polydora cornuta* (Otsuka *et al.*, 1982 ; Harms *et al.*, 1983 ; Sagasti *et al.*, 2000 ; Phillippi *et al.*, 2001 ; Sagasti *et al.*, 2001 ; Wahl *et al.*, 2002).

Des structures hydrotechniques: *Boccardiella ligerica* (Halsinaho, 1984), *Polydora ciliata* (Persoone, 1965), *Polydora hoplura* (Hutchings *et al.*, 1984), *Polydora limicola* (Kulikova *et al.*, 1993).

Des cordages : *Dipolydora flava* (Thouveny).

De la terre cuite : *Polydora ciliata* (Green, 1983), *Polydora cornuta* (Diaz-Castaneda, 2000).

Du charbon : *Boccardiella ligerica* (Eliason *et al.*, 1969).

Des déchets d'une mine d'or : *Dipolydora socialis* (Kline *et al.*, 2001).

Des débris : *Polydora ciliata* (Ponti *et al.*, 1998).

On peut également trouver des polydores dans les enfractuosités de pièces de bois : *Boccardia proboscidea* (Reish, 1954, 1971), *Boccardiella ligerica* (Eliason *et al.*, 1969 ; Halsinaho, 1984), *Polydora cornuta* (Bosc, 1802 ; Webster, 1879a ; Hartman, 1945 ; Blake, 1971 ; Kudenov, 1982), *Polydora limicola* (Reish, 1971), *Pseudopolydora paucibranchiata* (Reish, 1954). Ce bois peut être habité par des tarets : *Polydora cornuta* (Kudenov, 1982 ; Blake *et al.*, 1987), *Pseudopolydora antennata* (de Claparède, 1870a).

Des polydores sont présentes sur des tuniciers tels que : *Amaroecium pellucidum* : *Dipolydora giardi* (Moore, 1907) ; Tuniciers indéterminés : *Polydora colonia* (Moore, 1907).

Elles sont aussi sur des bryozoaires tels que : *Bowerbankia sp.* : *Polydora ciliata* (Dollfus *et al.*, 1965 ; Cabioch *et al.*, 1968) ; *Holoporella sardonica* : *Dipolydora armata* (Laubier, 1958) ; *Porella concinna* : *Dipolydora armata* (Laubier, 1958) ; *Schizoporella armata* : *Dipolydora armata* (Laubier, 1959) ; *Schizoporella auriculata* : *Polydora hoplura* (Laubier, 1959).

Certaines polydores se trouvent sur des spongiaires tels que : *Adocia cinerea* : *Polydora spongicola* (Buzhinskaja, 1971 ; Radashevsky, 1988 ; Radashevsky, 1993) ; *Amphimedon sp.* : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; *Ancorina alata* : *Boccardia androgyna* (Read, 1975) ; *Ancorina sp.* : *Boccardia androgyna* (Read, 1975) ; *Aplysina aerophoba* : *Polydora spongicola* (Arvanitidis, 2000) ; *Aulospongia tubulatus* : *Dipolydora armata* (Okuda, 1937) ; *Axinella canabina* : *Polydora spongicola* (Arvanitidis, 2000) ; *Callyspongia ramosa* : *Amphipolydora vestalis* (Gibson *et al.*, 2003 ; Paterson *et al.*, 2003), *Boccardia androgyna* (Paterson *et al.*, 2003) ; *Callyspongia sp.* : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; *Cliona viridis* : *Dipolydora armata* (Martin, 1996) ; *Dysidea fragilis* : *Dipolydora carunculata* (Radashevsky, 1993) ; *Fasciospongia cavernosa* : *Pseudopolydora antennata* (Amoureux *et al.*, 1980) ; *Halichondria panicea* : *Dipolydora carunculata* (Radashevsky, 1993), *Polydora ciliata* (Hannerz, 1956), *Polydora cornuta* (Hannerz, 1956), *Polydora spongicola* (Radashevsky, 1988 ; Radashevsky, 1993) ; *Haliclona sp.* : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; *Lyssodendoryx firma* : *Polydora spongicola* (Berkeley *et al.*, 1950) ; *Microciona plumosa* : *Dipolydora coeca* (Hornell, 1892) ; *Mycale sp.* : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; *Myxilla incrustans* : *Polydora spongicola* (Radashevsky, 1988 ; Radashevsky, 1993) ; *Nyphates sp.* : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; *Ophlithaspongia pennata* : *Polydora spongicola* (Radashevsky, 1988 ; Radashevsky, 1993) ;

Petrozia sp. : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; Polymastia sp. : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; Pronax plumosa : *Polydora hoplura* (Cabioch *et al.*, 1968) ; Rhaphidophylus erectus : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; Spongilla alba : *Carazziella spongilla* (Sato-Okoshi, 1998, 2000) ; Suberites sp. : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; Tedania ignis : *Polydora colonia* (Dauer, 1974) ; Xestospongia testudinaria : *Polydorella dawydoffi* (Radashevsky, 1996) ; spongiaires indéterminés : *Boccardia androgyna* (Read, 1975), *Boccardia tricuspa* (Woodwick, 1963b), *Dipolydora armata* (Watson, 1905), *Dipolydora bidentata* (Blake *et al.*, 1972), *Dipolydora coeca* (Fauvel, 1927 ; Dollfus *et al.*, 1965 ; Cabioch *et al.*, 1968), *Dipolydora giardi* (Moore, 1907 ; Blake, 1971), *Dipolydora socialis* (Long, 1968), *Polydora colonia* (Moore, 1907 ; Jones, 1962 ; Blake, 1971), *Polydora hoplura* (Dollfus *et al.*, 1965), *Polydora spongicola* (Woodwick, 1963b ; Radashevsky, 1993), *Polydorella dawydoffi* (Gravely, 1927), *Polydorella smurovi* (Tzetlin *et al.*, 1985), *Polydorella stolonifera* (Blake *et al.*, 1978), *Pseudopolydora gibbsi* (Light, 1974), *Pseudopolydora prolifera* (Augener, 1914 ; Blake *et al.*, 1978), *Tripolydora spinosa* (Blake *et al.*, 1981b).

Quelques polydores vivent dans les enfractuosités de cnidaires tels que : Lophogornia sp. : *Polydora wobberi* (Light, 1970a), coraux indéterminés : *Carazziella reishi* (Woodwick, 1964 ; Blake, 1979a), *Dipolydora pilikia* (Ward, 1981), *Polydora ciliata* (Fauvel, 1919b), *Pseudopolydora antennata* (Okuda, 1937), *Pseudopolydora corallicola* (Woodwick, 1964), *Pseudopolydora pigmentata* (Woodwick, 1964).

Des polydores sont présentes dans les tubes d'annélides telles que : Ampharetidae indéterminés : *Polydora narica* (Light, 1969), Chaetopteridae Chaetopterus cautus : *Dipolydora melanopalpa* (Manchenko *et al.*, 2002) ; Onuphidae Diopatra sugokai : *Pseudopolydora diopatra* (Radashevsky *et al.*, 2000c) ; Onuphidae Diopatra cuprea : *Polydora cornuta* (Bell *et al.*, 1982) ; Onuphidae Diopatra sugokai : *Polydora cornuta* (Radashevsky *et al.*, 2000b) ; Serpulidae Ficopomatus enigmaticus : *Polydora cornuta* (Schwindt *et al.*, 2000) ; Serpulidae Galeolaria sp. : *Boccardia chilensis* (Blake *et al.*, 1978), *Boccardia polybranchia* (Blake *et al.*, 1978), *Boccardia proboscidea* (Hutchings *et al.*, 1984), *Dipolydora giardi* (Blake *et al.*, 1978), *Dipolydora socialis* (Blake *et al.*, 1978), *Polydora haswelli* (Blake *et al.*, 1978) ; Serpulidae Hydroides dianthus : *Polydora cornuta* (Haines *et al.*, 1980) ; Serpulidae Mercierella enigmatica : *Boccardiella hamata* (Monro, 1938), *Polydora cornuta* (Hartman, 1936a) ; Serpulidae Pomatoceros sp. : *Dipolydora caulleryi* (Fauvel, 1927) ; Serpulidae indéterminés : *Boccardia tricuspa* (Woodwick, 1963b), *Dipolydora flava* (Kaiser *et al.*, 1999), *Polydora cornuta* (Dauer *et al.*, 1981 ; Kudenov, 1982), *Polydora hoplura* (Pruvot, 1897 ; Fauvel, 1927) ; Sabellariidae Phragmatopoma californica : *Boccardia tricuspa* (Woodwick, 1963b) ; Spionidae Dipolydora commensalis : *Boccardia columbiana* (Berkeley *et al.*, 1936).

Des *Polydora sp.* ont également été trouvés dans des masses d'œufs d'*Aplysia brasiliana* (Rey *et al.*, 1984).

Certaines polydores peuvent vivre sur des arthropodes tels que : Austronegabalanus psittacus : *Polydora sp.* (Hernandez *et al.*, 2001) ; Balanus cariosus : *Boccardia proboscidea* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997) ; Balanus improvisus : *Boccardiella hamata* (Dean *et al.*, 1964) ; Balanus sp. : *Boccardiella ligerica* (Halsinaho, 1984) ; Balanidae indéterminés : *Boccardia proboscidea* (Gibson *et al.*, 1999) ; Diogenidae Dardanus arrosor : *Polydora ciliata* (Cuadras *et al.*, 1977) ; Tachypleus tridentatus : *Polydora agassizii* (Radashevsky *et al.*, 2000b) ; Upogebia sp. : *Carazziella citrona* (Hartman, 1941).

Des polydores sont communément trouvées sur ou dans les enfractuosités de coquilles de mollusques tels que :

Arcticidae *Arctica* sp. infestées par *Cliona* sp. : *Dipolydora caulleryi* (Hannerz, 1956) ; Buccinidae *Buccinum* sp. : *Polydora ciliata* (Willey et al., 1921) (douteux car en Nouvelle-Ecosse) ; Haliotidae *Haliotis iris* : *Boccardia acus* (Read, 1975), *Boccardia knoxi* (Read, 1975), *Dipolydora armata* (Read, 1975), *Polydora hoplura* (Read, 1975) ; Mesodesmatidae *Paphies subtriangulata* : *Boccardia acus* (Read, 1975) ; Mytilidae *Aulacomya* sp. : *Boccardia polybranchia* (Bellan, 1975) ; Mytilidae *Crenomytilus grayanus* : *Polydora curiosa* (Radashevsky, 1994a) ; Mytilidae *Modiolus kurilensis* : *Polydora curiosa* (Radashevsky, 1994a) ; Mytilidae *Musculista senhousia* : *Pseudopolydora paucibranchiata* (Crooks et al., 1999) ; Mytilidae *Mytilopsis sallei* : *Pseudopolydora diopatra* (Radashevsky et al., 2000c) ; Mytilidae *Mytilus californianus* : *Boccardia columbiana* (Sato-Okoshi et al., 1997) ; Mytilidae *Mytilus edulis* : *Polydora cornuta* (Reish, 1964b), *Polydora limicola* (Losovskaya et al., 2003), polydores (Laudien et al., 1999) ; Mytilidae *Mytilus* sp. : *Boccardia polybranchia* (Bellan, 1975), *Polydora ciliata* (Amoureux et al., 1976) ; Mytilidae indéterminés : *Boccardia polybranchia* (Vallarino et al., 2002), *Dipolydora socialis* (Hutchings et al., 1984), *Polydora cornuta* (Dauer et al., 1981) ; Muricidae *Thais haemastoma* : *Dipolydora armata* (Bick, 2001) ; Ostreidae *Crassostrea belcheri* : Polydores (Siddiqui et al., 2001) ; Ostreidae *Crassostrea gigas* : *Boccardia columbiana* (Sato-Okoshi et al., 1997), *Boccardia proboscidea* (Sato-Okoshi, 2000), *Boccardiella hamata* (Sato, 1988 ; Sato-Okoshi, 2000), *Dipolydora socialis* (Sato-Okoshi et al., 1997 ; Sato-Okoshi, 2000), *Pseudopolydora diopatra* (Radashevsky et al., 2000c) ; Ostreidae *Crassostrea gryphoides* : Polydores (Siddiqui et al., 2001) ; Ostreidae *Crassostrea virginica* : *Boccardiella hamata* (Larsen, 1978), *Polydora cornuta* (Galtsoff, 1964) ; Ostreidae *Dendostrea sandvichensis* : Polydores (Siddiqui et al., 2001) ; Ostreidae *Ostrea chilensis* : *Dipolydora socialis* (Sato-Okoshi et al., 2001) ; Ostreidae *Ostrea edulis* : *Polydora nuchalis* (Bailey-Brock, 2000) ; Ostreidae *Ostrea lutaria* : *Polydora hoplura* (Read, 1975) ; Ostreidae indéterminés : *Boccardia chilensis* (Blake et al., 1978), *Polydora cavitensis* (Pillai, 1965), *Polydora cornuta* (Stauber et al., 1940 ; Dauer et al., 1981 ; Blake et al., 1987 ; Dauer, 1987), *Polydora cornuta* ? (Whitlegge, 1889), *Polydora hoplura* (Fauvel, 1927), *Pseudopolydora paucibranchiata* (Carlton, 1979) ; Pectinidae *Pecten novaezelandiae* : *Polydora hoplura* (Read, 1975) ; Pinnidae *Atrina pectinata zelandica* : *Boccardia acus* (Read, 1975), *Boccardia chilensis* (Read, 1975), *Boccardia knoxi* (Read, 1975), *Boccardia lamellata* (Read, 1975), *Dipolydora armata* (Read, 1975), *Polydora hoplura* (Read, 1975) ; Pinnidae *Atrina* sp. : *Boccardia otakouica* (Read, 1975) ; Pteriidae *Pinctada fucata* : polydores (Alagarwami et al., 1978) ; Solecurtidae *Tagelus plebeius* : *Polydora cornuta* (Gutiérrez et al., 2000) ; Veneridae *Chione fluctifraga* : *Polydora cirrosa* (Tinoco-Orta et al., 2003) ; Veneridae *Chione stutchburyi* : *Boccardia acus* (Read, 1975) ; mollusques indéterminés : *Dipolydora caulleryi* (Fauvel, 1927), *Dipolydora coeca* (Berkeley et al., 1936), *Dipolydora flava* (Fauvel, 1927), *Dipolydora giardi* (Maciolek, 1984), *Dipolydora hartmanae* (Hartman, 1945), *Polydora aggregata* (Blake, 1971), *Polydora ciliata* (Fauvel, 1927 ; Ramberg et al., 1982), *Polydora cornuta* (Bosc, 1802 ; Blake, 1971 ; Ramberg et al., 1982), *Pseudopolydora derjugini* ou *Pseudopolydora paucibranchiata* (Söderström, 1920), *Pseudopolydora pulchra* (Eleftheriou, 1970).

Des polydores peuvent être rencontrées sur des angiospermes (herbiers) telles que : *Halodule wrightii* : *Dipolydora socialis* (Stoner et al., 1983) ; *Phragmites* sp. : *Boccardiella ligerica* (Halsinaho, 1984) ; *Posidona oceanica* : *Dipolydora coeca* (Pruvot, 1897), *Polydora ciliata* (Harmelin, 1964), polydores (Harmelin, 1964) ; *Posidonia* sp. : *Dipolydora socialis*

(Hutchings *et al.*, 1984) ; *Spartina sp.* : *Polydora cornuta* (Rozas *et al.*, 2000) ; *Thalassia testudinum* : *Dipolydora socialis* (Bone *et al.*, 2002) ; *Thalassia sp.* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Zostera marina* : *Polydora ciliata* (Michaelis, 1978 ; Wahl, 2001), *Polydora cornuta* (Marsh, 1973 ; Michaelis, 1978) ; *Zostera sp.* : *Boccardia proboscidea* (Imajima *et al.*, 1964), *Polydora ciliata* (Hannerz, 1956), *Polydora cornuta* (Marsh, 1970 ; Dauer *et al.*, 1981) ; *Angiospermes indéterminées* : *Dipolydora flava* (Beauchamp *et al.*, 1914), *Dipolydora socialis* (Mahadevan *et al.*, 1979), *Polydora cornuta* (Young *et al.*, 1976), *Polydora websteri* (Mahadevan *et al.*, 1979), *Pseudopolydora kempfi* (Amoureux, 1974), *Pseudopolydora paucibranchiata* (Hutchings *et al.*, 1984).

Les matras d'algues, leurs crampons (pour les laminaires), ou leurs sinuosités (pour les corallinacées) peuvent abriter des polydores. Ces algues peuvent être :

Des Phéophycées (algues brunes) : *Cystoseira sp.* : *Polydora ciliata* (Amoureux *et al.*, 1976), *Polydora hoplura* (Cabioch *et al.*, 1968 ; Amoureux *et al.*, 1976) ; *Dictyota sp.* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; Laminariacées indéterminées : *Boccardia fleckera* (Hutchings *et al.*, 1984), *Boccardia proboscidea* (Imajima *et al.*, 1964), *Dipolydora bidentata* (Blake *et al.*, 1972), *Dipolydora giardi* (Fauvel, 1927), *Pseudopolydora antennata* (Okuda, 1937 ; Sato-Okoshi, 2000) ; *Padina pavonica* : *Dipolydora armata* (Tena *et al.*, 2000), *Polydora colonia* (Tena *et al.*, 2000), *Postelsia palmaeformis* : *Boccardia tricuspa* (Woodwick, 1963b).

Des Rhodophycées (algues rouges) : algues corallinacées : *Lithophyllum sp.* : *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963b), *Dipolydora coeca* (Bénard, 1960), *Dipolydora flava* (Bénard, 1960), *Dipolydora giardi* (Bénard, 1960) ; *Lithothamnion sp.* : *Boccardia chilensis* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Boccardia polybranchia* (Mesnil, 1896 ; Fauvel, 1927), *Dipolydora coeca* (Giard, 1896), *Dipolydora flava* (Giard, 1896 ; Mesnil, 1896 ; Fauvel, 1927 ; Hannerz, 1956 ; Cabioch *et al.*, 1968), *Dipolydora giardi* (Fauvel, 1927) ; *Mesophyllum printzianum* : *Boccardia chilensis* (Naylor *et al.*, 1997) ; algues corallinacées indéterminées : *Boccardia chilensis* (Blake *et al.*, 1978), *Boccardia polybranchia* (Blake *et al.*, 1978), *Boccardia proboscidea* (Hutchings *et al.*, 1984), *Dipolydora flava* (Pruvot, 1897), *Polydora agassizii* (Pruvot, 1897) ; algues corallinacées indéterminées perforées par *Cliona viridis* : *Dipolydora armata* (Martin, 1996) ; Rhodophycées indéterminées : *Polydora ciliata* (Cabioch *et al.*, 1968), *Pseudopolydora prolifera* (Cantone, 1987).

Des Algues indéterminées : *Boccardia chilensis* (Hutchings *et al.*, 1984), *Dipolydora armata* (Hartman, 1975), *Dipolydora coeca* (Bellan-Santini, 1963), *Polydora aggregata* (Blake, 1971), *Polydora ciliata* (Ramberg *et al.*, 1982), *Polydora cornuta* (Ramberg *et al.*, 1982), *Pseudopolydora antennata* (Day, 1961 ; Hutchings *et al.*, 1984), *Tripolydora spinosa* (Kohn *et al.*, 1973a ; Blake *et al.*, 1981b).

b) Formes perforantes

i. Sédiments

Certaines espèces de polydores peuvent perforer l'argile : *Boccardia proboscidea* (Hartman, 1941), *Dipolydora giardi* (Hartman, 1941), *Polydora ciliata* (McIntosh, 1915 ; Hempel, 1957a ; Dorsett, 1961b ; Kendall, 1980 ; Mistri *et al.*, 2001), *Polydora cornuta* (Hempel, 1957a), *Dipolydora quadrilobata* (Hempel, 1957a) ; ainsi que des roches : *Boccardia chilensis* (Blake *et al.*, 1978), *Boccardia proboscidea* (Hartman, 1941), *Boccardia knoxi* (Handley, 2000), *Boccardia polybranchia* (présente étude), *Boccardia pseudonatrix* (Day, 1961), *Dipolydora armata* (Hartman, 1941 ; Woodwick, 1964 ; Bellan, 1969 ; Radashevsky *et al.*, 2003), *Polydora ciliata* (Lankester, 1868 ; McIntosh, 1868 ; Vaillant, 1891b, a ; Joyeux-

Laffuie, 1893 ; Fauvel, 1927 ; Lamy *et al.*, 1937 ; Russell, 1957 ; Dorsett, 1961a ; Daro *et al.*, 1973 ; Gudmundsson, 1985 ; Lagadeuc, 1985 ; Kaandorp, 1986 ; Mustaquim, 1986 ; Lagadeuc *et al.*, 1987 ; Mustaquim, 1988 ; Collin *et al.*, 1989 ; Lagadeuc, 1991 ; Lagadeuc *et al.*, 1992 ; Oug, 2001 ; présente étude), *Polydora hoplura* (Russell, 1957), *Tripolydora spinosa* (Woodwick, 1964 ; Kohn *et al.*, 1973a ; Blake *et al.*, 1981b).

ii. Bois

La capacité des polydores à perforer du bois n'a été que rarement rapportée. Il s'agit probablement de confusions avec des formes non perforantes occupant des galeries creusées par d'autres organismes. Les mentions faites dans la littérature concernent *Boccardia acus* (Read, 1975), *Dipolydora concharum* (Verrill, 1880 ; Blake, 1971), et *Polydora ciliata* (Dorsett, 1961a ; Ramberg *et al.*, 1982).

iii. Balanes

Les polydores perforent parfois les murailles des balanes telles que : *Balanus improvisus* : *Boccardiella hamata* (Larsen, 1978) ; *Balanus nubilus* : *Dipolydora bidentata* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997) ; *Balanus rostratus* : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993) ; *Balanus sp.* : *Polydora ciliata* (Grube, 1872 ; Pruvot, 1897 ; Beauchamp, 1914 ; MBA, 1931), *Polydora hoplura* (de Claparède, 1870a) ; *Semibalanus cariosus* : *Dipolydora bidentata* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993), *Polydora limicola* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997) ; *Tetraclita squamosa* : *Dipolydora armata* (Sato-Okoshi, 1999).

iv. Gastéropodes

Les coquilles de gastéropodes sont également perforées par les polydores. La bibliographie rapporte les cas suivants :

Acmaeidae :

Acmaea mitra : *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000) ; *Acmaea pallida* : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora carunculata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993), *Polydora curiosa* (Radashevsky, 1994a ; Sato-Okoshi, 1999), *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999).

Batillariidae :

Velacumantus australis : *Boccardia chilensis* (Blake *et al.*, 1978).

Buccinidae (buccins et neptunes) :

Buccinum middendorffi : *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993) ; *Buccinum undatum* : *Dipolydora commensalis* (Hatfield, 1965), *Polydora ciliata* (Hempel, 1957a) ; *Buccinum verkruzeni* : *Dipolydora concharum* (Radashevsky, 1993) ; *Buccinum sp.* : *Polydora ciliata* (McIntosh, 1868) ; *Cantharus undosus* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Fusus sp.* : *Polydora ciliata* (McIntosh, 1868) ; *Neptunea antiqua* : *Polydora ciliata* (Eliason, 1920) ; *Neptunea bulbacea* : *Dipolydora concharum* (Radashevsky, 1993) ; *Neptunea constricta* : *Dipolydora concharum* (Radashevsky, 1993) ; *Neptunea lyrata* : *Dipolydora concharum* (Radashevsky, 1993) ; *Neptunea polycostata* : *Dipolydora concharum* (Radashevsky, 1993) ; *Pisania fasciculata* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c).

Bursidae (ranelles) :

Bursa sp. : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c).

Calyptraeidae (crépidules) :

Crepidula derjugini : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora concharum* (Radashevsky, 1993) ; *Crepidula fornicata* : *Polydora ciliata* (Hempel, 1957a), *Polydora neocaeca* (Williams *et al.*, 1999), *Polydora websteri* (Blake, 1971) ; *Crepidula sp.* : *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Dipolydora huelma* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Polydora rickettsi* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001).

Cerithiidae (cérithes) :

Cerithium echinatum : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c) ; *Cerithium tellenum* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Clypeomorus bifasciatus* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002) ; *Clypeomorus moniliferus* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c) ; *Rhinoclavis fasciata* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002).

Conidae :

Conus sp. : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002).

Costellariidae :

Vexillum sp. : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002).

Cypraeidae :

Cypraea sp. : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002).

Fasciolariidae :

Fasciolaria trapezium : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002) ; *Latirolagena smaragdula* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Latirus belcheri* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002) ; *Latirus infundibulum* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Latirus polygonus* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Latirus turritus* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Peristernia incarnata* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002) ; *Peristernia nassatula* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002).

Fissurellidae :

Diodora aspera : *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963a), *Dipolydora bidentata* (Blake *et al.*, 1972), *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000) ; *Fissurella nigra* : *Polydora rickettsi* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001).

Haliotidae (ormeaux) :

Haliotis cracherodii : polydore (Hansen, 1970) ; *Haliotis discus* : *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999), polydore (Leonart *et al.*, 2003b) ; *Haliotis discus hannai* : *Dipolydora bidentata* (Sato-Okoshi, 1999), *Dipolydora concharum* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora sp.* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Haliotis diversicolor* : *Polydora sp.* (Bower, 1997) ; *Haliotis diversicolor aquatilis* : *Dipolydora armata* (Kojima *et al.*, 1982), *Dipolydora giardi* (Kojima *et al.*, 1982), *Polydora ciliata* (Kojima *et al.*, 1982), *Polydora websteri* (Kojima *et al.*, 1982 ; Sato-Okoshi, 1999), *Pseudopolydora derjugini* ou *Pseudopolydora paucibranchiata* (Kojima *et al.*, 1982) ; *Haliotis iris* : *Boccardia chilensis* (Rainer, 1973 ; Read, 1975), *Boccardia knoxi* (Handley, 2000), *Dipolydora armata* (Sinclair, 1963 ; Rainer, 1973 ; Radashevsky *et al.*, 2003), polydore (Leonart *et al.*, 2003b) ; *Haliotis kamtschatkana* : *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Polydora cornuta* (Horne, 1996), *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Polydora sp.* (Bower, 1997) ; *Haliotis laevigata* : *Boccardia knoxi* (Leonart, 2001 ; Leonart *et al.*, 2003b), *Polydora hoplura* (Leonart *et al.*, 2003b), polydore (Leonart *et al.*, 2003b) ; *Haliotis midae* : polydore (Day, 1967 ; Ruck *et al.*, 1999) ; *Haliotis roei* : *Dipolydora armata* (Blake *et al.*, 1978 ; Leonart, 2001), *Dipolydora notialis* (Blake *et al.*, 1978), polydore (Shepherd, 1973) ; *Haliotis rubra* : *Boccardia chilensis* (Leonart, 2001), *Boccardia knoxi* (Leonart, 2001 ; Leonart *et al.*, 2003b), *Boccardia proboscidea* (Leonart, 2001), *Dipolydora aciculata* (Blake

et al., 1978), *Dipolydora giardi* (Blake *et al.*, 1978), *Polydora hoplura* (Leonart, 2001 ; Leonart *et al.*, 2003b), *Polydora woodwicksi* (Blake *et al.*, 1978), *Dipolydora armata* (Blake *et al.*, 1978 ; Leonart, 2001), polydoraes (Nell, ; Shepherd, 1973) ; *Haliotis rufescens* : *Dipolydora giardi* (Day *et al.*, 1979), polydoraes (Hansen, 1970) ; *Haliotis scalaris* : polydoraes (Shepherd, 1973) ; *Haliotis tuberculata* : *Dipolydora coeca* (Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992), *Polydora ciliata* (Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992), *Polydora hoplura* (Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992), *Dipolydora flava* (Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992), *Dipolydora armata* (Clavier *et al.*, 1985 ; Clavier, 1989, 1992) ; *Haliotis sp.* : *Boccardia knoxi* (Read, 1975 ; Westaway *et al.*, 1997 ; Read, 2001), *Boccardia tricuspa* (Blake, 1980), *Dipolydora giardi* (Hartman, 1969), *Polydora ciliata* (McIntosh, 1868 ; Cabioch *et al.*, 1968), *Polydora hoplura* (Westaway *et al.*, 1997), *Polydora sp.* (Shields *et al.*, 1998).

Littorinidae :

Littorina littorea : *Dipolydora commensalis* (Hatfield, 1965 ; Blake, 1969a, b, 1971), *Polydora ciliata* (Eliason, 1920 ; Söderström, 1920, 1923 ; Dollfus, 1932 ; Ankel, 1936 ; Leloup, 1937 ; Thorson, 1946 ; Hannerz, 1956 ; Hempel, 1957a ; Cabioch *et al.*, 1968 ; Orrhage, 1969 ; Ramberg *et al.*, 1982 ; Warner, 2001), *Polydora neocaeca* (Williams *et al.*, 1999), *Polydora websteri* (Blake, 1969a, b, 1971) ; *Littorina obtusata* : *Polydora ciliata* (Ankel, 1936) ; *Littorina squalida* : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Polydora curiosa* (Radashevsky, 1994a).

Melongenidae :

Busycon canaliculatum : *Dipolydora commensalis* (Hatfield, 1965) ; *Busycotypus canaliculatus* : *Polydora neocaeca* (Williams *et al.*, 1999).

Muricidae (murex, perceurs et pourpres) :

Acanthina spirata : *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963a), *Boccardia proboscidea* (Woodwick, 1963a), *Polydora pygidialis* (Blake *et al.*, 1972 ; Woodwick, 1963a) ; *Concholepas concholepas* : *Boccardia tricuspa* (Carrasco, 1974) ; *Coralliophila neritoidea* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Drupa grossularia* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002) ; *Drupa rubusidaeus* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Drupa sp.* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Drupella cornus* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Drupella rugosa* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Favartia gemma* : *Polydora biocipitalis* (Blake *et al.*, 1972) ; *Hexaplex trunculus* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Morula granulata* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002) ; *Muricanthus nigritus* : *Boccardia anophthalma* (Blake, 1980), *Boccardia tricuspa* (Blake, 1980), *Dipolydora socialis* (Blake, 1980), *Dipolydora barbilla* (Blake, 1980), *Dipolydora bidentata* (Blake, 1980), *Polydora websteri* (Blake, 1980) ; *Nucella emarginata* : *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963b ; Woodwick, 1963a), *Boccardia tricuspa* (Woodwick, 1963b ; Woodwick, 1963a), *Dipolydora commensalis* (Woodwick, 1963b), *Polydora limicola* (Woodwick, 1963b), *Polydora pygidialis* (Woodwick, 1963b) ; *Nucella heyseana* : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora carunculata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993) ; *Nucella lapillus* : *Dipolydora commensalis* (Hatfield, 1965 ; Blake, 1969a, 1971), *Polydora ciliata* (Giard, 1890 ; Ankel, 1936), *Polydora hoplura* (Fischer, 1930), *Polydora websteri* (Blake, 1971) ; *Nucella sp.* : *Polydora curiosa* (Radashevsky, 1994a) ; *Ocenebra poulsoni* : *Polydora biocipitalis* (Blake *et al.*, 1972) ; *Pteropurpura festivus* : *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963a), *Boccardia proboscidea* (Woodwick, 1963a) ; *Purpura foliata* : *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963a) ; *Rapana venosa* : *Polydora ciliata* (Gutu *et al.*, 1979), *Polydora websteri* (Mann *et*

al., 2000) ; *Stramonita haemastoma* : *Dipolydora armata* (Bick, 2001 ; Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Stramonita mancinella* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Thais armigera* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002) ; *Thais bronni* : *Dipolydora armata* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Thais clavigera* : *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Thais deltoidea* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Thais lamellosa* : *Dipolydora commensalis* (Berkeley *et al.*, 1936), *Polydora ciliata* (Berkeley *et al.*, 1936), *Polydora pygidialis* (Berkeley *et al.*, 1956b) ; *Thais mancinella* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002) ; *Thais sp.* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002) ; *Urosalpinx cinerea* : *Polydora neocaeca* (Williams *et al.*, 1999).

Nassariidae (nasses) :

Bullia laevis : *Polydora maculata* (Day, 1963b) ; *Ilyanassa obsoleta* : *Polydora neocaeca* (Williams *et al.*, 1999) ; *Ilyanassa sp.* : *Dipolydora commensalis* (Hartman, 1941) ; *Nassarius obsoletus* : *Dipolydora commensalis* (Andrews, 1891b, a ; Berkeley *et al.*, 1956a, b ; Williams *et al.*, 1997 ; McDermott, 2001).

Naticidae (natices) :

Cryptonatica adamsiana : *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Cryptonatica janthostoma* : *Polydora ciliata* (Manchenko *et al.*, 1998), *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Lunatia heros* : *Boccardiella hamata* (Dean *et al.*, 1966), *Dipolydora commensalis* (Hatfield, 1965), *Polydora neocaeca* (Williams *et al.*, 1999), *Polydora websteri* (Blake, 1971) ; *Natica sp.* : *Dipolydora commensalis* (Annenkova, 1938), *Polydora curiosa* (Radashevsky, 1994a) ; *Polinices duplicata* : *Dipolydora commensalis* (Hatfield, 1965) ; *Polinices lewisii* : *Dipolydora bidentata* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997) ; *Polinices reclusianus* : *Polydora biocipitalis* (Blake *et al.*, 1972).

Olividae (olives) :

Oliva sp. : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c) ; *Olivella biplicata* : *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963a), *Boccardia proboscidea* (Woodwick, 1963a), *Boccardia tricuspis* (Woodwick, 1963b), *Boccardia tricuspis* (Woodwick, 1963a), *Dipolydora bidentata* (Blake *et al.*, 1972), *Dipolydora commensalis* (Woodwick, 1963b ; Woodwick, 1963a ; Blake, 1969b), *Dipolydora elegantissima* (Blake *et al.*, 1972), *Polydora biocipitalis* (Blake *et al.*, 1972), *Polydora pygidialis* (Woodwick, 1963b ; Woodwick, 1963a).

Patellidae (patelles) :

Patella vulgata : *Polydora ciliata* (Hannerz, 1956), *Polydora ciliata* ? (Baxter, 1984) ; *Patella sp.* : *Polydora ciliata* (McIntosh, 1868 ; Mustaquim, 1986).

Ranellidae :

Cymatium rubeculum : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002) ; *Fusitriton oregonensis* : *Dipolydora alborectalis* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora curiosa* (Radashevsky, 1994a) ; *Gyrineum gyrinum* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c) ; *Gyrineum sp.* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002), *Polydora umangivora* (Williams, 2000c, 2002).

Strombidae :

Lambis truncata : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Strombus labiatus labiatus* : *Polydora robi* (Williams, 2000c, 2002) ; *Strombus minimus* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c).

Terebridae :

Terebra sp. : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c).

Trochidae :

Chlorostoma argyrostoma lischkei : *Dipolydora armata* (Sato-Okoshi, 1999), *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora curiosa* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora sp.* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Gibbula adansoni* : *Polydora ciliata* (Dollfus *et al.*, 1965) ; *Gibbula cineraria* : *Polydora ciliata* (Ankel, 1936) ; *Margarites sp.* :

Dipolydora bidentata (Radashevsky, 1993), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993) ; *Omphalius rusticus* : *Dipolydora armata* (Sato-Okoshi, 1999), *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora curiosa* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora uncinata* (Sato-Okoshi, 1998), *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Tectus conus* : *Dipolydora armata* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora aura* (Sato-Okoshi, 1998), *Polydora robi* (Williams, 2000a, c), *Polydora sp.* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Tegula atra* : *Polydora rickettsi* (Sato-Okoshi et al., 2001) ; *Tegula brunnea* : *Boccardia berkeleyorum* (Blake et al., 1971), *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963b), *Boccardia proboscidea* (Woodwick, 1963a), *Boccardia tricuspa* (Woodwick, 1963b), *Boccardia tricuspa* (Woodwick, 1963a), *Boccardiella hamata* (Blake, 1966), *Dipolydora bidentata* (Blake et al., 1972), *Polydora pygidialis* (Woodwick, 1963b ; Blake, 1966) ; *Tegula funebris* : *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963a), *Boccardia proboscidea* (Woodwick, 1963a), *Polydora pygidialis* (Blake et al., 1972) ; *Tegula rustica* : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993) ; *Trochus sp.* : *Dipolydora armata* (Radashevsky et al., 2003).

Turbinidae (turbos) :

Astraliium haematragum : *Carazziella reishi* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Astraliium rhodostoma* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c, 2002) ; *Batillus cornutus* : *Carazziella reishi* (Sato-Okoshi, 1999), *Dipolydora armata* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora aura* (Sato-Okoshi, 1998), *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora sp.* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Bolma sulcata* : *Boccardia knoxi* (Handley, 2000) ; *Lunella coronata coreensis* : *Polydora sp.* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Turbo petholatus* : *Polydora robi* (Williams, 2000a, c) ; *Turbo sp.* : *Dipolydora armata* (Radashevsky et al., 2003).

Turritellidae (turritelles) :

Turritella fortilirata : *Dipolydora concharum* (Radashevsky, 1993) ; *Turritella sp.* : *Polydora ciliata* (Cabioch et al., 1968).

Xenophoridae :

Tugurium longleyi : *Dipolydora armata* (Hartman, 1951).

Gastéropodes indéterminés :

Dipolydora armata (Williams, 2000a ; Radashevsky et al., 2003), *Dipolydora capensis* (Day, 1955, 1963a), *Dipolydora commensalis* (Durkina et al., 2000), *Polydora gaikwadi* (Day, 1973b), *Dipolydora giardi* (Blake, 1980), *Polydora mabinii* (Williams, 2001a), *Polydora punctata* (Hartmann-Schröder, 1959). Voir également la rubrique “mollusques indéterminés” (à la fin de la partie consacrée aux bivalves).

v. **Bivalves**

Les infestations de coquilles de bivalves reportées dans la littérature scientifique sont les suivantes :

Anomiidae (anomies) :

Anomia chinensis : *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora aura* (Sato-Okoshi, 1998) ; *Polydora sp.* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Anomia sp.* : *Polydora ciliata* (Cabioch et al., 1968) ; *Monia macroschisma* : *Boccardia berkeleyorum* (Blake et al., 1971), *Dipolydora bidentata* (Blake et al., 1972) ; *Pododesmus cepio* : *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi et al., 1997, 2000), *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi et al., 1997) ; *Pododesmus macroschisma* : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora trilobata* (Blake et al., 1972).

Arcidae (arches) :

Anadara broughtoni : *Polydora glycymerica* (Radashevsky, 1989) ; *Anadara inflata* : *Polydora sp.* (Takahashi, 1937).

Arcticidae :

Arctica islandica : *Dipolydora concharum* (Verrill, 1880, 1881).

Cardiidae (coques) :

Cerastoderma edule : *Polydora ciliata* (Hempel, 1957b ; Hertweck, 1971), *Polydora sp.* (Boerschoten 1966) ; *Clinocardium nuttallii* : *Boccardia tricuspis* (Woodwick, 1963b ; Woodwick, 1963a), *Dipolydora commensalis* (Woodwick, 1963b), *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000).

Chamidae (chames) :

Chama sp. : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003).

Dreissenidae :

Mytilopsis sallei : *Polydora triglanda* (Radashevsky *et al.*, 2000b).

Glycymerididae :

Glycymeris yessoensis (Radashevsky, 1993 ; Manchenko *et al.*, 1994).

Gryphaeidae :

Hyotissa hyotis : *Polydora vulgaris* (Manchenko *et al.*, 1994) ; *Hyotissa hyotis imbricata* : *Polydora aura* (Sato-Okoshi, 1998).

Hiatellidae :

Panopea generosa : *Boccardia berkeleyorum* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Dipolydora bidentata* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Polydora limicola* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997).

Mactridae :

Spisula solidissima : *Dipolydora commensalis* (Hatfield, 1965).

Mesodesmatidae :

Mesodesma deauratum : *Polydora websteri* (Davis, 1967) ; *Mesodesma donacium* : *Polydora biocipitalis* (Blake *et al.*, 1972 ; Blake, 1983).

Myidae :

Mya arenaria : *Polydora ciliata* (Ramberg *et al.*, 1982), *Polydora neocaeca* (Williams *et al.*, 1999).

Mytilidae (moules) :

Crenomytilus grayanus : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993), *Polydora ciliata* (Rybakov, 1984), *Dipolydora flava* (Rybakov, 1984), *Dipolydora carunculata* (Radashevsky, 1993) ; *Modiolus kurilensis* : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993) ; *Modiolus modiolus* : *Polydora hoplura* (Read, 2001), *Polydora websteri* (Blake *et al.*, 1973) ; *Mytilus californianus* : *Dipolydora bidentata* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Polydora limicola* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997) ; *Mytilus edulis* : *Polydora ciliata* (Lebour, 1907 ; Crowley, 1972 ; Michaelis, 1978 ; Kent, 1979, 1981 ; Meixner, 1981 ; Ramberg *et al.*, 1982 ; Mustaquim, 1986 ; Tkachuk, 1988 ; Ambariyanto *et al.*, 1991), *Polydora ciliata* ? (Field, 1922), *Polydora haswelli* (Skeel, 1979), *Polydora hoplura* (MBA, 1931 ; Pregoner, 1983), *Polydora websteri* (Blake *et al.*, 1973 ; Zottoli *et al.*, 1974a ; Skeel, 1979 ; Sato-Okoshi, 1999), *Polydora sp.* (Sato-Okoshi, 1999), polydore (présente étude) ; *Mytilus galloprovincialis* : *Polydora ciliata* (Murina *et al.*, 1991 ; Machkevsky, 2001), *Polydora sp.* (Nell ; Stenton-Dozey *et al.*, 1999) ; *Mytilus sp.* : *Polydora sp.* (Bower *et al.*, 1994a) ; *Perna canaliculus* : *Dipolydora armata* (Rainer, 1973), *Boccardia acus* (Rainer, 1973 ; Read, 1975), *Boccardia knoxi* (Rainer, 1973 ; Read, 2001) ; Mytilidae indéterminés : *Boccardia acus* (Blake, 1999).

Ostreidae (huîtres) :

Crassostrea angulata : *Polydora ciliata* (Dollfus, 1937), *Polydora hoplura* (Dollfus, 1937) ; Crassostrea ariakensis : *Polydora* sp. (Calvo *et al.*, 2000a, b) ; Crassostrea gasar : *Polydora* sp. (Zabi *et al.*, 1992) ; Crassostrea gigas : *Boccardia acus* (Handley, 1995 ; Handley *et al.*, 1997), *Boccardia chilensis* (Skeel, 1979 ; Handley, 1995 ; Handley *et al.*, 1997), *Boccardia knoxi* (Handley, 1995 ; Handley, 1997 ; Handley, 1998), *Boccardia otakouica* (Handley, 1995), *Boccardia polybranchia* (présente étude), *Boccardia semibranchiata* (Gagnon, 1999 ; Duault *et al.*, soumis ; présente étude), *Boccardiella hamata* (Radashevsky, 1993 ; Radashevsky *et al.*, 2000b), *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993 ; Sato-Okoshi, 1999), *Dipolydora carunculata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora concharum* (Sato-Okoshi, 1999), *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi, 1999 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993), *Polydora ciliata* (Collin *et al.*, 1989 ; Petit *et al.*, 1989 ; Collin *et al.*, 1990 ; Gagnon, 1999 ; Machkevsky, 2001 ; Duault *et al.*, soumis ; présente étude), *Polydora curiosa* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora hoplura* (Blake *et al.*, 1978 ; Skeel, 1979 ; Collin *et al.*, 1989 ; Petit *et al.*, 1989 ; Collin *et al.*, 1990 ; Handley, 1995 ; Nel *et al.*, 1996 ; Handley *et al.*, 1997 ; Gagnon, 1999 ; Handley, 2002 ; Duault *et al.*, soumis ; présente étude), *Polydora rickettsi* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Polydora triglanda* (Radashevsky *et al.*, 2000b), *Polydora uncinata* (Sato-Okoshi, 1998, 1999), *Polydora websteri* (Nell ; Kavanagh, 1940 ; Skeel, 1979 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1993 ; Handley, 1995 ; Handley, 1997 ; Handley *et al.*, 1997 ; Sato-Okoshi, 1999 ; Read, 2001), *Polydora* sp. (Nell ; Calvo *et al.*, 1999 ; Sato-Okoshi, 1999 ; Mortensen *et al.*, 2000) ; Crassostrea madrasensis : *Polydora ciliata* (Stephen, 1978) ; Crassostrea nippona : *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999) ; Crassostrea virginica : *Boccardiella hamata* (Hartman, 1951 ; Larsen, 1978), *Polydora ciliata* (Medcof, 1946a), *Polydora websteri* (Kavanagh, 1940 ; Lunz, 1940 ; Lunz, 1941 ; Needler, 1941 ; Loosanoff *et al.*, 1943 ; Hartman, 1945 ; Frey, 1946 ; Medcof, 1946a ; Mackin *et al.*, 1952 ; Menzel, 1955 ; Owen, 1957 ; Hopkins, 1958 ; MacKenzie *et al.*, 1961 ; Galtsoff, 1964 ; Hartman, 1966b ; Haigler, 1969 ; Larsen, 1974 ; Zottoli *et al.*, 1974a), *Polydora* sp. (Calvo *et al.*, 2000a, b) ; Cryptostrea permollis : *Polydora websteri* (Forbes, 1966) ; Ostrea angasi : *Polydora* sp. (Nell) ; Ostrea chilensis : *Boccardia chilensis* (Rainer, 1973), *Boccardia lamellata* (Rainer, 1973), *Boccardia otakouica* (Rainer, 1973), *Boccardia knoxi* (Rainer, 1973), *Carazziella quadricirrata* (Rainer, 1973), *Dipolydora flava* (Rainer, 1973), *Dipolydora giardi* (Rainer, 1973 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Polydora rickettsi* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001) ; Ostrea circumpicta : *Dipolydora armata* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora aura* (Sato-Okoshi, 1998), *Polydora* sp. (Sato-Okoshi, 1999) ; Ostrea edulis : *Boccardia proboscidea* (Bailey-Brock, 2000), *Polydora ciliata* (Giard, 1881 ; Giard, 1890 ; Carazzi, 1893 ; Dollfus, 1921 ; MBA, 1931 ; Schodduyn, 1931 ; Ankel, 1936 ; Dollfus, 1937 ; Leloup, 1937 ; Korringa, 1951 ; Hempel, 1957a ; Ramberg *et al.*, 1982 ; Machkevsky, 2001), *Polydora hoplura* (Dollfus, 1921 ; MBA, 1931 ; Schodduyn, 1931 ; Dollfus, 1937 ; Korringa, 1951), *Polydora websteri* (Bailey-Brock, 2000), *Polydora* sp. (Mortensen *et al.*, 2000) ; Ostrea equestris : *Polydora websteri* ? (Menzel, 1955) ; Ostrea lurida : *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Polydora websteri* (Hartman, 1961) ; Ostrea sp. : *Boccardia acus* (Read, 1975) ; Pretostrea imbricata : *Polydora aura* (Sato-Okoshi, 1998) ; Saccostrea glomerata : *Boccardia chilensis* (Skeel, 1979), *Polydora ciliata* (Roughley, 1922), *Polydora ciliata* ? (Whitlegge, 1889), *Polydora haswelli* (Blake *et al.*, 1978 ; Skeel, 1979), *Polydora websteri* (Nell ; Skeel, 1977 ; Blake *et al.*, 1978 ; Skeel, 1979) ; Saccostrea kegaki : *Polydora* sp. (Sato-Okoshi, 1999) ; Striostrea margaritacea : *Polydora websteri* (Schleyer, 1991) ; Ostreidae indéterminés : *Boccardia acus* (Read, 2001), *Boccardia chilensis* (Blake *et al.*, 1978), *Boccardia polybranchia* (Haswell, 1885), *Boccardiella hamata* (Hartman, 1941 ; Hopkins, 1958 ; Rioja, 1960), *Dipolydora coeca* (Fauvel, 1927), *Dipolydora socialis* (Rice, 1981), *Polydora cavitensis* (Pillai, 1965), *Polydora*

ciliata (McIntosh, 1868 ; Haswell, 1885 ; Wilson, 1928) (McIntosh, 1908 ; Roughley, 1925 ; Newell, 1954 ; Hannerz, 1956 ; Losovskaya *et al.*, 2003), *Polydora cornuta* (Nelson *et al.*, 1940 ; Hannerz, 1956 ; Kudenov, 1982), *Polydora hoplura* (Giard, 1881 ; Carazzi, 1893 ; Fauvel, 1927 ; Wilson, 1928 ; Blake *et al.*, 1978), *Polydora latispinosa* (Blake *et al.*, 1978), *Polydora pygidialis* (Woodwick, 1963b), *Polydora websteri* (Rice, 1981 ; Dauer, 1987 ; Westaway *et al.*, 1997), *Polydora sp.* (Hammed).

Pandoridae :

Pandora wardiana : *Dipolydora concharum* (Radashevsky, 1993).

Pectinidae (coquilles Saint-Jacques et peignes) :

Aequipecten gibbus : *Polydora websteri* (Wells *et al.*, 1962 ; Wells *et al.*, 1964b) ; *Argopecten purpuratus* : *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Polydora rickettsi* (Sato-Okoshi *et al.*, 2001), polydore (Basilio *et al.*, 1995) ; *Chlamys hastata* : *Dipolydora bidentata* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997) ; *Chlamys hindsii* : *Polydora spongicola* (Berkeley *et al.*, 1950) ; *Chlamys nobilis* : *Polydora aura* (Sato-Okoshi, 1998), *Polydora sp.* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Chlamys rubida* : *Polydora sp.* (Lauzier *et al.*, 1999) ; *Crassidoma giganteum* : *Boccardia berkeleyorum* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Dipolydora bidentata* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Dipolydora giardi* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Polydora limicola* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997), *Polydora pygidialis* (Sato-Okoshi *et al.*, 1997, 2000), *Polydora websteri* (Blake *et al.*, 1973) ; *Mizuchopecten yessoensis* : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993), *Boccardiella hamata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora carunculata* (Radashevsky, 1993 ; Manchenko *et al.*, 2002), *Dipolydora melanopalpa* (Manchenko *et al.*, 2002), *Polydora ciliata* (Manchenko *et al.*, 1993 ; Manchenko *et al.*, 1998) ; *Patinopecten caurinus* : *Polydora websteri* (Hartman, 1961) ; *Patinopecten yessoensis* : *Dipolydora alborectalis* (Mori *et al.*, 1985 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990a ; Sato-Okoshi *et al.*, 1993 ; Sato-Okoshi, 1999), *Dipolydora bidentata* (Sato-Okoshi *et al.*, 1990a ; Sato-Okoshi *et al.*, 1993 ; Sato-Okoshi, 1994, 1999), *Dipolydora concharum* (Mori *et al.*, 1985 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990a ; Radashevsky, 1993 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1993 ; Sato-Okoshi, 1994, 1999), *Polydora curiosa* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora brevipalpa* (Okuda, 1937 ; Imajima *et al.*, 1964 ; Imajima *et al.*, 1984 ; Mori *et al.*, 1985 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990a ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990b ; Radashevsky, 1993 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1993 ; Sato-Okoshi, 1994 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1996 ; Sato-Okoshi, 1999), *Polydora websteri* (Mori *et al.*, 1985 ; Bower, 1990 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1990a ; Bower *et al.*, 1992 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1993 ; Sato-Okoshi, 1994, 1999) ; *Pecten alba* : *Polydora latispinosa* (Blake *et al.*, 1978) ; *Pecten fumatus* : *Polydora websteri* (Skeel, 1979), *Polydora sp.* (Nell) ; *Pecten irradians* : *Polydora websteri* (Turner *et al.*, 1959) ; *Pecten maximus* : *Polydora ciliata* (Giard, 1890), *Polydora sp.* (Mortensen *et al.*, 2000) ; *Pecten sp.* : *Polydora websteri* (Hartman, 1961) ; *Placopecten magellanicus* : *Dipolydora concharum* (Blake, 1969a, b ; Evans, 1969 ; Blake, 1971), *Dipolydora socialis* (Verrill, 1880 ; Blake, 1969a, b, 1971), *Polydora websteri* (Merrill, 1960 ; Blake, 1969a, b ; Evans, 1969 ; Blake, 1971 ; Bergman *et al.*, 1982) ; *Swiftopecten swifti* : *Dipolydora alborectalis* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993).

Pinnidae (pinnes) :

Atrina pectinata zelandica : *Boccardia otakouica* (Read, 1975), *Boccardia lamellata* (Read, 1975), *Carazziella quadricirrata* (Read, 1975), *Dipolydora giardi* (Read, 1975), *Polydora hoplura* (Read, 1975).

Pteriidae (huîtres perlières) :

Pinctada margaritifera : *Polydora hornelli* (Herdman, 1906), *Polydora pacifica* (Takahashi, 1937 ; Comps *et al.*, 2001), *Polydora vulgaris* (Mohammad, 1972 ; Manchenko *et al.*, 1994) ; *Pinctada albina sugillata* : polydore (O'Connor, 2001) ; *Pinctada fucata* : *Carazziella reishi* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora ciliata* (Mizumoto, 1968), *Polydora websteri* (Sato-Okoshi, 1999), *Polydora sp.* (Wada, 1991 ; Sato-Okoshi, 1999) ; *Pinctada fucata martensii* : *Polydora*

ciliata (Je *et al.*, 1988), *Polydora websteri* (Takikawa *et al.*, 1998) ; *Pinctada martensii* : *Polydora ciliata* (Mizumoto, 1964, 1966) ; *Pinctada sp.* : *Polydora sp.* (Takemura *et al.*, 1956).

Spondylidae (spondyles) :

Spondylus nicobaricus : *Polydora spondylana* (Mohammad, 1973).

Veneridae (vénus, praires et palourdes) :

Austrovenus stutchburyi : *Boccardia acus* (Rainer, 1973 ; Read, 1975 ; Read, 2001 ; Mouritsen, 2002), *Boccardia chilensis* (Read, 1975), *Boccardia syrtis* (Read, 1975) ; *Chione fluctifraga* : *Polydora websteri* (Tinoco-Orta *et al.*, 2003), *Polydora sp. nov.* (Tinoco-Orta *et al.*, 2003), *Polydora sp.* (Caceres-Martinez *et al.*, 1999) ; *Gomphina veneriformis melanaegis* (Sato-Okoshi, 1999) ; *Mercenaria mercenaria* : *Dipolydora commensalis* (Hatfield, 1965), *Dipolydora concharum* (Blake, 1969a) *Dipolydora socialis* (Blake, 1969a, b, 1971), *Polydora ciliata*? (Davis, 1969), *Polydora websteri* (Landers, 1967) ; *Mercenaria stimpsoni* : *Dipolydora concharum* (Radashevsky, 1993) ; *Tivela stultorum* : *Dipolydora elegantissima* (Blake *et al.*, 1972) ; *Venerupis philippinarum* : *Polydora ciliata*? (Boscolo *et al.*, 2002) ; *Venus sp.* : *Dipolydora armata* (Carazzi, 1893 ; Lo Bianco, 1893).

Bivalves indéterminés :

Dipolydora armata (Fauvel, 1927). Voir également la rubrique “mollusques indéterminés” (ci-dessous).

Mollusques indéterminés : *Boccardiella hamata* (Webster, 1879a, b ; Blake, 1966 ; Dean *et al.*, 1966), *Dipolydora armata* (Hartman, 1941), *Dipolydora concharum* (Blake, 1971), *Dipolydora giardi* (Cabioch *et al.*, 1968), *Dipolydora socialis* (Blake, 1969a), *Dipolydora tetrabranchia* (Blake, 1971), *Polydora ciliata* (Hartman, 1941 ; Ramberg *et al.*, 1982 ; Mustaquim, 1988), *Polydora hoplura* (Pruvot, 1897), *Polydora neocaeca* (Webster, 1879b ; Andrews, 1891b), *Polydora websteri* (Hartman, 1951).

vi. Polyplacophores

Un cas d'infestation d'un polyplacophore (*Scapharca broughtoni*) par *Polydora glycymerica* a déjà été observé (Radashevsky, 1993).

vii. Algues corallinacées

Les algues corallinacées, fréquentes en Normandie, peuvent être perforées par des polydores. Les cas suivants ont été signalés : *Amaroucium pellucidum* : *Dipolydora giardi* (Maciolek, 1984) ; *Corallina elongata* : *Polydora colonia* (Tena *et al.*, 2000) ; *Lithophyllum sp.* : *Boccardia columbiana* (Woodwick, 1963b ; Woodwick, 1963a), *Boccardia proboscidea* (Woodwick, 1963b ; Woodwick, 1963a), *Boccardia tricuspis* (Woodwick, 1963b ; Woodwick, 1963a), *Polydora ciliata* (Woodwick, 1963b ; Cabioch *et al.*, 1968), *Polydora hoplura* (Bénard, 1960), *Dipolydora armata* (Bénard, 1960) ; *Lithothamnion pacificum* : *Dipolydora giardi* (Day *et al.*, 1979) ; *Lithothamnion sp.* : *Boccardia berkeleyorum* (Blake *et al.*, 1971), *Dipolydora armata* (Langerhans, 1880 ; Mesnil, 1896 ; Fauvel, 1927 ; Okuda, 1937 ; Radashevsky *et al.*, 2003), *Dipolydora coeca* (Mesnil, 1896 ; Southern, 1914 ; Fauvel, 1927), *Dipolydora giardi* (Giard, 1895 ; Giard, 1896 ; Mesnil, 1896 ; Sato-Okoshi *et al.*, 1997 ; Sato-Okoshi *et al.*, 2001), *Polydora ciliata* (Giard, 1896 ; Mesnil, 1896 ; Fauvel, 1927 ; Hannerz, 1956) ; *Mesophyllum lichenoides* : *Polydora sp.* (Sartoretto, 1998) ; *Prolithion oncodes* : *Dipolydora armata* (Woodwick, 1964) ; **algues corallinacées indéterminées**: *Boccardia acus* (Read, 1975), *Boccardia chilensis* (Read, 1975), *Boccardia knoxi* (Read, 1975), *Boccardiella hamata* (Blake, 1966), *Carazziella quadricirrata* (Read, 1975), *Carazziella reishi* (Sato-Okoshi, 1999), *Dipolydora armata* (Augener, 1922 ; Hartman, 1941 ; Laubier, 1958, 1959 ; Read, 1975 ; Sato-Okoshi, 1999 ; Radashevsky *et al.*, 2003), *Dipolydora bidentata* (Radashevsky, 1993), *Dipolydora bifurcata* (Blake, 1981), *Dipolydora giardi* (Hartman, 1969

; Read, 1975 ; Blake *et al.*, 1978 ; Radashevsky, 1993 ; Sato-Okoshi, 1999), *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993), *Polydora aura* (Sato-Okoshi, 1998), *Polydora ciliata* (Oug, 2001), *Polydora curiosa* (Radashevsky, 1994a ; Sato-Okoshi, 1999), *Polydora hoplura* (Laubier, 1959), *Polydora sp.* (Sato-Okoshi, 1999).

viii. Coraux

Les polydores colonisent également les coraux suivants : *Acropora formosa* : *Polydora sp.* (Zubia *et al.*, 2001) ; *Allopora boreopacifica* : polydores (Light, 1970b) ; *Allopora californica* : *Polydora alloporis* (Light, 1970b) ; *Allopora porphyra* : polydores (Light, 1970b) ; *Allopora venusta* : *Polydora websteri* (Kudenov, 1982) ; *Cyphastrea chalcidicum* : *Polydora villosa* (Radashevsky *et al.*, 2000b) ; *Favites abdita* : *Polydora villosa* (Liu *et al.*, 2000) ; *Galaxea sp.* : *Dipolydora armata* (Hartmann-Schröder, 1960a) ; *Heliopora coerulea* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Hydnophora exesa* : *Polydora villosa* (Radashevsky *et al.*, 2000b) ; *Lepastrea purpurea* : *Dipolydora armata* (Okuda, 1937 ; Imajima *et al.*, 1964) ; *Millepora complanata* : *Dipolydora armata* (Lewis, 1998b ; Lewis, 1998a) ; *Millepora sp.* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Montipora angulata* : *Polydora villosa* (Liu *et al.*, 2000) ; *Montipora hispita* : *Polydora villosa* (Liu *et al.*, 2000) ; *Montipora informis* : *Polydora villosa* (Liu *et al.*, 2000) ; *Montipora sp.* : *Polydora villosa* (Radashevsky *et al.*, 2000b), *Polydora pacifica* (Takahashi, 1937) ; *Mussismilia hispida* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Pocillopora sp.* : *Dipolydora armata* (Rioja, 1943), *Polydora sp.* (Sato-Okoshi *et al.*, 1994) ; *Porites lichen* : *Polydora villosa* (Liu *et al.*, 2000 ; Radashevsky *et al.*, 2000b) ; *Porites lobata* : *Polydora villosa* (Liu *et al.*, 2000 ; Radashevsky *et al.*, 2000b) ; *Porites lutea* : *Polydora villosa* (Liu *et al.*, 2000) ; *Porites sp.* : *Dipolydora armata* (Radashevsky *et al.*, 2003) ; *Seriatopora sp.* : *Dipolydora armata* (Hartmann-Schröder, 1960a) ; *Tubipora sp.* : *Dipolydora armata* (Hartmann-Schröder, 1960a) ; Coraux indéterminés : *Dipolydora armata* (Woodwick, 1964 ; Bailey-Brock *et al.*, 1991), *Dipolydora armata* (Bailey-Brock, 1979), *Dipolydora pilikia* (Ward, 1981), *Dipolydora tridenticulata* (Woodwick, 1964), *Polydora ciliata* (Pruvot, 1897), *Polydora kaneohe* (Ward, 1981), *Polydora sp.* (Day, 1975), *Tripolydora spinosa* (Blake *et al.*, 1981b).

ix. Bryozoaires

Des polydores ont parfois été trouvées, perforant des bryozoaires tels que : *Schizoporella auriculata* : *Dipolydora giardi* (Laubier *et al.*, 1962) ; Bryozoaires indéterminés : *Carazziella quadricirrata* (Read, 1975), *Dipolydora bidentata* (Blake *et al.*, 1972), *Dipolydora giardi* (Blake *et al.*, 1978), *Polydora websteri* (Blake, 1980).

x. Polychètes

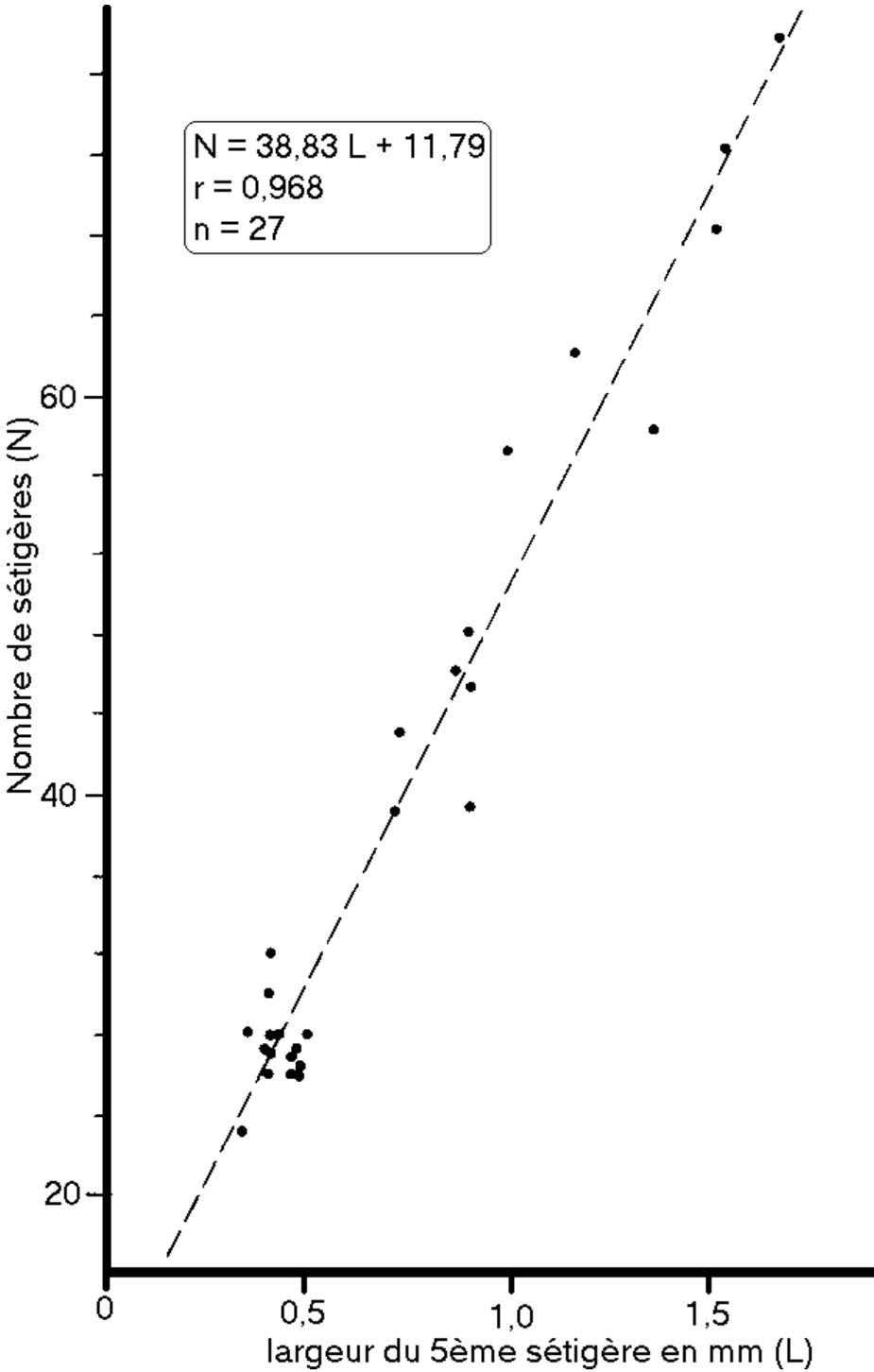
Certaines polydores perforent les tubes d'autres polychètes telles que : Chaetopteridae indéterminés : *Dipolydora armata* (Bailey-Brock, 1979) ; *Cruzigera zygophora* : *Dipolydora trilobata* (Radashevsky, 1993) ; *Dodecaceria sp.* : *Dipolydora bidentata* (Blake *et al.*, 1972) ; *Galeolaria hystrix* : *Boccardia lamellata* (Rainer, 1973) ; *Sabellaria alveolata* : *Polydora ciliata* (Gruet, 1970) ; Serpulidae indéterminés : *Boccardia knoxi* (Read, 1975).

Annexe 3 : Résultats de l'analyse de similarité. Les 109 sous-ensembles géographiques sont désignés par les numéros inscrits sur la figure 42.

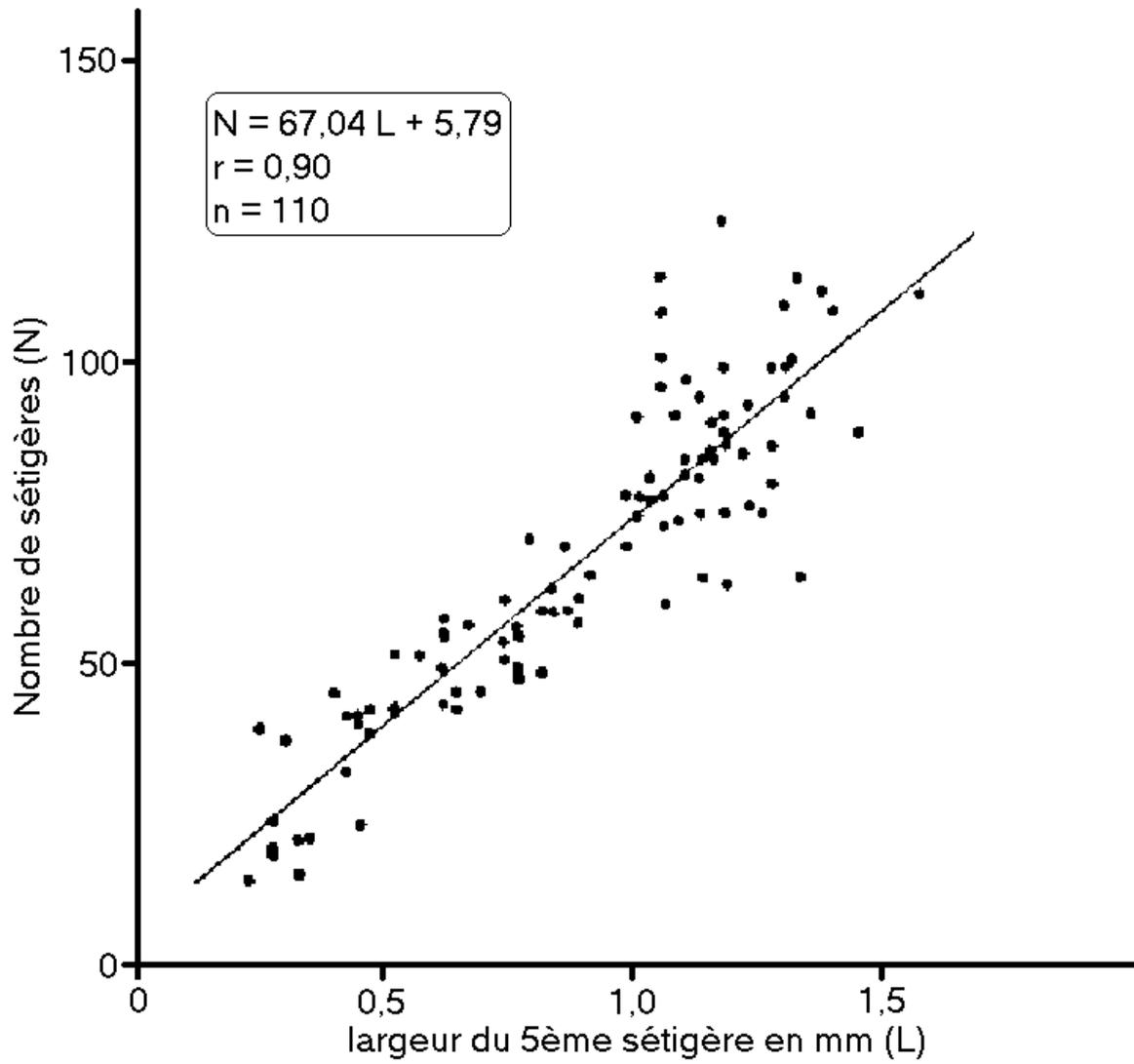
noeud	ensemble 1	ensemble 2	indice de similarité de Sorensen
1	1	2	1,000
2	8	10	1,000
3	45	105	1,000
4	64	83	1,000
5	73	81	1,000
6	33	44	0,833
7	12	31	0,800
8	19	71	0,800
9	53	90	0,800
10	77	85	0,800
11	37	47	0,778
12	43	52	0,769
13	24	32	0,765
14	88	89	0,750
15	49	59	0,741
16	14	15	0,727
17	42	50	0,727
18	26	38	0,714
19	34	35	0,700
20	noeud 18	39	0,690
21	3	11	0,667
22	5	noeud 16	0,667
23	7	36	0,667
24	9	70	0,667
25	18	21	0,667
26	27	28	0,667
27	41	51	0,667
28	noeud 3	98	0,667
29	61	96	0,667
30	62	63	0,667
31	noeud 4	74	0,667
32	65	78	0,667
33	72	noeud 5	0,667
34	82	99	0,667
35	97	104	0,667
36	noeud 13	25	0,651
37	48	67	0,632
38	20	40	0,627
39	noeud 12	noeud 9	0,616
40	29	noeud 17	0,613
41	noeud 36	noeud 6	0,592
42	noeud 22	23	0,587
43	noeud 32	86	0,583
44	noeud 8	noeud 30	0,577
45	22	30	0,571
46	noeud 19	100	0,563
47	noeud 35	107	0,552
48	13	noeud 14	0,550
49	noeud 28	noeud 34	0,550
50	91	95	0,545
51	noeud 15	60	0,530
52	noeud 7	noeud 39	0,525
53	noeud 25	noeud 33	0,511
54	16	noeud 47	0,511

noeud	ensemble 1	ensemble 2	indice de similarité de Sorensen
55	noeud 41	noeud 46	0,509
56	noeud 40	noeud 27	0,501
57	noeud 1	4	0,500
58	68	79	0,500
59	108	109	0,500
60	57	58	0,480
61	noeud 53	noeud 44	0,472
62	noeud 20	noeud 11	0,465
63	56	noeud 29	0,450
64	54	76	0,444
65	93	103	0,439
66	noeud 48	94	0,429
67	noeud 55	noeud 64	0,407
68	noeud 65	106	0,399
69	noeud 52	noeud 67	0,385
70	noeud 38	noeud 62	0,350
71	noeud 45	noeud 56	0,340
72	noeud 21	noeud 2	0,333
73	noeud 68	102	0,332
74	noeud 50	92	0,325
75	noeud 42	noeud 69	0,317
76	noeud 43	66	0,306
77	noeud 61	101	0,302
78	noeud 66	46	0,292
79	noeud 70	noeud 26	0,265
80	noeud 37	noeud 10	0,258
81	noeud 49	80	0,254
82	noeud 77	noeud 71	0,252
83	noeud 58	84	0,250
84	noeud 54	noeud 81	0,223
85	noeud 80	noeud 63	0,207
86	noeud 75	noeud 78	0,204
87	55	noeud 74	0,185
88	noeud 84	noeud 59	0,174
89	noeud 86	noeud 79	0,172
90	noeud 51	noeud 73	0,169
91	noeud 85	noeud 76	0,168
92	noeud 89	noeud 82	0,151
93	noeud 92	noeud 90	0,128
94	noeud 93	noeud 60	0,118
95	noeud 94	noeud 88	0,099
96	noeud 95	noeud 23	0,080
97	noeud 57	noeud 72	0,075
98	noeud 96	noeud 91	0,071
99	noeud 98	noeud 87	0,049
100	noeud 97	noeud 99	0,043
101	noeud 100	noeud 24	0,013
102	noeud 101	75	0,011
103	noeud 102	noeud 31	0,010
104	noeud 103	69	0,006
105	noeud 104	17	0,006
106	noeud 105	noeud 83	0,003
107	noeud 106	6	0,000
108	noeud 107	87	0,000

Annexe 4 : La largeur du cinquième sétigère est proportionnelle au nombre de sétigères chez *Boccardia polybranchia* (d'après Duchêne, 1984).



Annexe 5 : La largeur du cinquième sétigère est proportionnelle au nombre de sétigères chez *Polydora brevipalpa* (d'après Mori *et al.*, 1985).



Annexe 6 : Protocole expérimental utilisé pour le dosage des lipides.

Délipider tout le matériel (tubes, fiole...) avec du chloroforme.

Numéroter un tube en verre étroit (100 x 12 mm) et un tube en verre large par échantillon (100 x 15 mm) et 11 autres tubes pour la gamme étalon.

Mettre 5 à 10 mg de chair lyophilisée dans chaque tube étroit (noter la masse de chair utilisée).

Extraction et Purification (méthode de Bligh & Dyer, 1959) :

Ajouter 1 mL de chloroforme et 2 mL de méthanol.

Homogénéiser avec l'agitateur mécanique. Centrifuger à 2000 tours.mn⁻¹ pendant 10 mn.

Transvaser le surnageant dans les tubes plus larges.

Reprendre les tubes fins contenant la chair lyophilisée et répéter les étapes précédentes.

Ajouter 4 mL d'eau distillée dans chaque tube large.

Homogénéiser.

Centrifuger à 2000 tours.mn⁻¹ pendant 10 m.

Éliminer la phase supérieure avec la pompe à vide en s'arrêtant avant l'anneau blanc qui contient des phospholipides.

Placer les tubes dans l'étuve ventilée à 42°C pendant 2 j afin que le chloroforme s'évapore.

Préparation de la gamme étalon :

Préparer une solution mère d'acide tripalmitique (stockée au congélateur) à 1500 mg.L⁻¹ dans du chloroforme en mettant 15 mg d'acide tripalmitique dans une fiole de 10 mL remplie de chloroforme (noter la masse d'acide tripalmitique utilisée).

Verser ensuite dans des tubes 0, 0,1, 0,2, 0,3, 0,4, 0,5, 0,6, 0,7, 0,8, 0,9, et 1,0 mL de cette solution mère afin d'obtenir des concentrations théoriques de 0, 150, 300, 450, 600, 750, 900, 1050, 1200, 1350, et 1500 µg.mL⁻¹.

Placer les tubes dans l'étuve ventilée à 42°C pendant 2 j afin que le chloroforme s'évapore.

Dosage (méthode de Marsh & Weinstein, 1966) :

Sortir les tubes de l'étuve.

Ajouter 10 mL de H₂SO₄ concentré dans chaque tube et les disposer dans un bain-marie à sable à 200°C.

Attendre 20 mn, refroidir, puis homogénéiser.

Introduire une microplaque dans le lecteur de microplaques.

Sélectionner le protocole « Blanc de Plaque Lipides » (360 nm).

Lire le blanc de plaque et l'enregistrer.

Reprendre cette microplaque et introduire 200 µL de la solution obtenue dans 3 cupules pour chaque échantillon.

Réintroduire la microplaque dans le lecteur de microplaques.

Sélectionner le protocole « Etalon + échantillons Lipides » ou « Echantillons Lipides » selon le cas (360 nm).

Lire la plaque et l'enregistrer.

Annexe 7 : Protocole expérimental utilisé pour le dosage des sucres.

Numéroter un tube en verre et deux tubes en polypropylène blanc par échantillon et 20 autres tubes pour la gamme étalon.

Sortir la solution mère de glucose à 1g.L^{-1} du réfrigérateur et la laisser reposer pour atteindre la température ambiante du laboratoire.

Disposer une solution de phénol à 5% et un cône de 5 mL dans l'étuve ventilée à 40°C .

Mettre 5 à 10 mg de chair lyophilisée dans chaque tube en verre (noter la masse de chair utilisée).

Extraction :

Ajouter 3 mL de TCA à 15 %.

Homogénéiser avec une spatule (rincer la spatule entre chaque tube avec du TCA pour éliminer les protéines).

Laisser reposer 1 heure à 4°C .

Homogénéiser.

Centrifuger à 2000tours.mn^{-1} pendant 10mn.

Mettre 0,5 mL de chaque solution dans deux séries de tubes en polypropylène blanc.

Préparation de la gamme étalon :

Verser dans des tubes en verre 0, 0,2, 0,4, 0,6, 0,8, 1,0, 1,2, 1,4, 1,6, et 1,8 mL de la solution mère de glucose. Compléter jusqu'à 2 mL avec du TCA afin d'obtenir des concentrations théoriques en glucose de 0, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800, et $900\ \mu\text{g.mL}^{-1}$.

Mettre 0,5 mL de chaque solution dans une autre série de tubes.

Dosage (méthode de Dubois et al., 1956) :

Uniquement pour le dosage du glycogène :

Ajouter 4 mL d'éthanol absolu pour précipiter le glycogène.

Homogénéiser avec l'agitateur mécanique.

Centrifuger à $2000\ \text{tours.mn}^{-1}$ pendant 10 mn.

Éliminer le surnageant en le transvasant dans un récipient (le précipité reste collé au fond du tube).

Ajouter 0,5 mL d'eau bouillante.

Homogénéiser avec l'agitateur mécanique.

Pour tous les tubes :

Ajouter 1 mL de phénol à 5 %.

Attendre 40 mn à température ambiante.

Ajouter 5 mL d' H_2SO_4 concentré.

Attendre 10 mn pour que la coloration se développe.

Homogénéiser avec l'agitateur mécanique.

Introduire une microplaque dans le lecteur de microplaques.

Sélectionner le protocole « Blanc de Plaque Sucres Totaux » (490 nm).

Lire le blanc de plaque et l'enregistrer.

Reprendre cette microplaque et introduire 200 μL de la solution obtenue pour les sucres totaux dans 3 cupules pour chaque échantillon.

Réintroduire la microplaque dans le lecteur de microplaques.

Sélectionner le protocole « Etalon + échantillons Sucres Totaux » ou « Echantillons Sucres Totaux » selon le cas (490 nm).

Lire la plaque et l'enregistrer.

Introduire une microplaque dans le lecteur de microplaques.

Sélectionner le protocole « Blanc de Plaque Glycogène » (490 nm).

Lire le blanc de plaque et l'enregistrer.

Reprendre cette microplaque et introduire 200 μL de la solution obtenue pour le glycogène dans 3 cupules pour chaque échantillon.

Réintroduire la microplaque dans le lecteur de microplaques.

Sélectionner le protocole « Echantillons Glycogène » (490 nm).

Lire la plaque et l'enregistrer.

Annexe 8 : Protocole expérimental utilisé pour le dosage des protéines.

Numéroter un tube en plastique par échantillon et 10 autres tubes pour la gamme étalon.

Mettre 7 à 9 mg de chair lyophilisée dans chaque tube (noter la masse de chair utilisée).

Extraction :

Ajouter 10 mL de NaOH 1 N (40g dans 1L).

Homogénéiser avec l'agitateur mécanique. Boucher les tubes et mettre une nuit à température ambiante (ou 30 mn à 60°C).

Préparation de la gamme étalon :

Préparer une solution mère de SAB à 1 g.l⁻¹ en mettant 10 mg de SAB dans une fiole de 10 mL remplie d'eau distillée (noter la masse de SAB utilisée).

Laisser reposer pendant une nuit (car le SAB se dissout difficilement).

Verser ensuite dans des tubes 0, 0,1, 0,2, 0,4, 0,6, 0,8, 1,0, 1,2, 1,4, et 1,6 mL de cette solution mère de SAB et compléter avec une solution de NaOH 1 N jusqu'à 2 mL afin d'obtenir des concentrations théoriques de 0, 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, et 800 µg.mL⁻¹.

Dosage (méthode de Lowry et al., 1951) :

Numéroter une autre série de tubes (un tube en par échantillon et 10 autres pour la gamme étalon).

Y verser 0,5 mL des solutions échantillons et étalons.

Ajouter 0,5 mL d'H₂SO₄ 1 N pour ramener à pH neutre.

Ajouter 5 mL d'une solution préparée en mélangeant au dernier moment (car cette solution ne se conserve que quelques heures) 100 mL d'une solution de Na₂CO₃ à 2% dans du NaOH à 0,1 N, 2 mL d'une solution de CuSO₄ à 0,5% dans de l'eau distillée, et 2 mL d'une solution de tartrate de sodium à 1% dans de l'eau distillée.

Laisser reposer 10 mn.

Ajouter 0,5 mL de réactif de Folin-Ciocalteu (préalablement dilué au demi dans de l'eau distillée).

Homogénéiser.

Attendre 1h30 pour que la coloration se développe.

Si un précipité blanc est apparu, ajouter 1 mL de tartrate de sodium pour le faire disparaître.

Introduire une microplaque dans le lecteur de microplaques.

Sélectionner le protocole « Blanc de Plaque Protéines » (750 nm).

Lire le blanc de plaque et l'enregistrer.

Reprendre cette microplaque et introduire 200 µL de la solution obtenue dans 3 cupules pour chaque échantillon.

Réintroduire la microplaque dans le lecteur de microplaques.

Sélectionner le protocole « Etalon + échantillons Protéines » ou « Echantillons Protéines » selon le cas (750 nm).

Lire la plaque et l'enregistrer.

Annexe 9 : Caractéristiques des différents variogrammes présentés dans le texte. Pour chaque cartographie, la gamme de variation de la variable suivie est précisée (*min.* à *max.*), de même que sa valeur moyenne (*moy.*). Le nombre de points utilisés et le nombre d'huîtres généralement utilisé en chaque point sont indiqués. Les caractéristiques des variogrammes sont présentées. Les distances maximales et moyennes entre deux stations voisines les plus proches sont indiquées (*d). Les distances examinées entre deux points pour la construction des variogrammes sont également mentionnées.**

lieu	année	population	variable				nombre de points	nombre d'huîtres par point	variogramme				d*		distance examinée (m)
			nature	min.	max.	moy.			équation	effet pépité	amplitude	portée (m)	max.	moy.	
Baie des Veys	2000	terrain	Polydora par huître	5,0	69,0	24,4	59	3	Sigmoïde : $\gamma(h) = 260 + \frac{101}{1 + e^{-\left(\frac{h-315}{35}\right)}}$	260	101	460	300	100	600 m
Baie des Veys	2001	B	Polydora par huître	0,0	25,0	6,6	27	5	Gaussienne : $\gamma(h) = 12,8 + 30,16 \left[1 - e^{-\left(\frac{h}{390}\right)^2} \right]$	12β	30	1180 (2x590)	310	220	1100 m
Baie des Veys	2001	A	Polydora par huître	0,0	9,0	3,3	22	5	Linéaire & exponentielle : $\gamma(h) = 0,002h + 3,802 \left[1 - e^{-\frac{h}{138}} \right]$	0	4 (sans la composante linéaire)	970	310	215	1000 m
Baie des Veys	2002	A	Polydora par huître	3,0	25,0	12,β	19	5	Exponentielle : $\gamma(h) = 30 + 30 \left[1 - e^{-\frac{h}{30}} \right]$	30	30	300	650	270	900 m
Baie des Veys	2001	B	Indice Polydora	0,00	0,90	0,40	27	5	Puissance : $\gamma(h) = 0,02 + 5,44 \cdot 10^{-7} h^{1,6}$	0,02	0,040	1100	310	220	1100 m
Baie des Veys	2001	A	Indice Polydora	0,00	0,55	0,30	21	5	Sans forme caractéristique	-	-	-	310	215	900 m
Baie des Veys	2002	A	Indice Polydora	0,15	0,95	0,66	19	5	Puissance : $\gamma(h) = 0,01 + 1,04 \cdot 10^{-7} h^{1,8}$	0,01	0,045	1350	650	270	1100 m
côte est du Cotentin	2000	terrain	Galerias par huître	1	101	19	53	3	Gaussienne : $\gamma(h) = 360 + 340 \left[1 - e^{-\left(\frac{h}{230}\right)^2} \right]$	360	340	460 (2x230)	345	200	600 m
Meuvaines	2001	B	Polydora par huître	1,0 4,2	1,8 14,6	5,4	4	5	Pas assez de points	-	-	-	130	120	-
Meuvaines	2001	A	Polydora par huître	0,0	5,8	2,0	6	5	Pas assez de points	-	-	-	130	120	-
Meuvaines	2002	A	Polydora par huître	1,0	18,6	8,0	5	5	Pas assez de points	-	-	-	1080	520	-
Meuvaines	2001	B	Indice Polydora	0,05	0,55	0,26	4	5	Pas assez de points	-	-	-	130	120	-
Meuvaines	2001	A	Indice Polydora	0,00	0,50	0,23	6	5	Pas assez de points	-	-	-	130	120	-
Meuvaines	2002	A	Indice Polydora	0,35	1,00	0,70	5	5	Pas assez de points	-	-	-	1080	520	-

d* = distance entre points voisins les plus proches

Annexe 11 : Équation de l'évolution du taux de mortalité (Z , en an^{-1}) en fonction du temps (t , en jours) en Baie des Veys. Les valeurs des différentes constantes de cette série de Fourier sont indiquées. Les calculs ont été effectués grâce au logiciel Table Curve 2D.

$$Z = a + \sum_{\alpha=1}^{\alpha=10} (b_{\alpha} \cos(\alpha t) + c_{\alpha} \sin(\alpha t))$$

Z : taux de mortalité
 t : temps en jours (0=12/12/00)

$a = 3,291\text{E}+06$

α	b_{α}	c_{α}
1	3,060E+05	-6,141E+06
2	-4,978E+06	-4,972E+05
3	-5,247E+05	3,489E+06
4	2,095E+06	4,222E+05
5	2,692E+05	-1,063E+06
6	-4,457E+05	-1,362E+05
7	-5,339E+04	1,492E+05
8	3,770E+04	1,541E+04
9	2,941E+03	-6,445E+03
10	-5,662E+02	-2,804E+02

Annexe 12 : Elaboration de l'historique de l'infestation des huîtres issues des poches 1119 et 1120 au point 9 en Baie des Veys, et de l'ensemble formé par la réunion de ces deux poches. Les valeurs brutes (en nombre de polydore par huître) sont indiquées. Les moyennes, les écart-types associés (ect), les valeurs du t du test de Healy, et les coefficients de sécurité qui y sont associés sont précisés. Les données sont considérées comme valides si le coefficient de sécurité est au moins de 80%. Les pertes et les gains sont ensuite calculés pour les données valides par différence entre le nombre de polydore présents à la date donnée et celui présent à la date précédente. La moyenne la plus élevée pour chaque poche est grisée.

poche	nombre de polydore par huître												date													
	données brutes		moyenne		ect		t		coefficient de sécurité		données validées			gains et pertes												
	1119	1120	1119	1120	1119	1120	1119	1120	1119	1120	1119	1120		1119	1120											
0	0	3	2	0	-	-	-	-	1,0	1,4	1,4	1,4	1,581	-	80%	-	80%	-	-	-	-	27/10/2000				
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14/11/2000				
0	1	3	1	0	0	1	0	2	1,0	0,8	0,9	1,2	0,8	1,0	1,826	2,138	2,862	80%	90%	95%	oui	0,0	0,0	0,0	24/11/2000	
1	0	14	0	0	0	0	0	0	3,0	0,0	1,5	6,2	0,0	4,4	1,088	-	1,077	60%	-	60%	non	-	-	-	12/12/2000	
0	0	1	1	0	1	0	0	3	0,4	0,8	0,6	0,5	1,3	1,0	1,633	1,372	1,964	80%	70%	90%	oui	-0,6	-	-0,3	10/01/2001	
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,0	0,2	0,1	0,0	0,4	0,3	-	1,000	1,000	-	60%	60%	non	-	-	-	24/01/2001	
1	0	3	4	0	0	1	0	2	1,6	0,6	1,1	1,8	0,9	1,4	1,969	1,500	2,400	80%	70%	95%	oui	1,2	-	0,5	06/02/2001	
2	0	2	0	0	1	2	0	1	0,8	1,4	1,1	1,1	1,1	1,1	1,633	2,746	3,161	80%	90%	98%	oui	-0,8	0,6	0,0	22/02/2001	
0	0	1	0	0	0	0	0	1	0,2	0,2	0,2	0,4	0,4	0,4	1,000	1,000	1,500	60%	60%	80%	non	-	-	-0,9	07/03/2001	
4	2	12	5	0	1	0	3	0	4,6	0,8	2,7	4,6	1,3	3,7	2,255	1,372	2,281	90%	70%	95%	non	3,8	-	2,5	23/03/2001	
3	1	0	3	3	8	1	1	5	2,0	3,2	2,6	1,4	3,2	2,4	3,162	2,240	3,407	95%	90%	99%	non	-2,6	1,8	-0,1	09/04/2001	
1	2	4	1	1	8	20	2	3	1,8	8,8	5,3	1,3	7,3	6,1	3,087	2,711	2,726	95%	90%	95%	non	-0,2	5,6	2,7	23/04/2001	
18	1	20	7	9	1	6	1	4	11,0	4,8	7,9	7,9	4,5	6,9	3,111	2,359	3,619	95%	90%	99%	non	9,2	-4,0	2,6	09/05/2001	
18	19	14	8	6	8	12	7	12	13,0	10,0	11,5	5,8	2,3	4,5	4,985	9,535	8,120	99%	99,9%	99%	oui	2,0	5,2	3,6	22/05/2001	
3	7	5	15	0	21	17	8	11	6,0	16,0	11,0	5,7	6,4	7,8	2,372	5,587	4,482	90%	99%	99%	oui	-7,0	6,0	-0,5	06/06/2001	
13	29	9	9	17	16	11	4	4	15,4	8,6	12,0	8,3	5,1	7,4	4,152	3,786	5,122	98%	98%	99%	oui	9,4	-7,4	1,0	20/06/2001	
12	22	1	14	4	16	5	23	37	10,6	16,8	13,7	8,4	13,9	11,3	2,837	2,696	3,829	95%	90%	99%	oui	-4,8	8,2	1,7	04/07/2001	
19	22	6	19	24	13	86	21	22	18,0	32,4	25,2	7,0	30,2	22,0	5,721	2,401	3,622	99%	99%	99%	oui	7,4	15,6	11,5	25/07/2001	
1	8	4	9	14	3	59	4	10	7,2	18,0	12,6	5,0	23,4	16,9	3,239	1,723	2,357	95%	80%	95%	oui	-10,8	-14,4	-12,6	07/08/2001	
53	17	12	10	23	7	2	16	2	23,0	9,4	16,2	17,5	8,2	14,8	2,938	2,553	3,472	95%	90%	99%	oui	15,8	-8,6	3,6	21/08/2001	
21	19	19	4	10	6	14	16	15	14,6	12,6	13,6	7,3	4,0	5,6	4,472	7,088	7,624	98%	99%	99%	oui	-8,4	3,2	-2,6	03/09/2001	
34	28	27	14	50	34	31	21	47	30,6	32,0	31,3	13,1	9,7	10,9	5,236	7,380	9,103	99%	99%	99%	oui	16,0	19,4	17,7	17/09/2001	
13	15	12	13	20	34	6	8	10	14,6	13,6	14,1	3,2	11,5	8,0	10,172	2,639	5,579	99%	95%	99%	oui	-16,0	-18,4	-17,2	03/10/2001	
13	21	36	38	35	24	19	21	14	28,6	21,4	25,0	11,0	5,6	9,1	5,807	8,553	8,719	99%	99%	99%	oui	14,0	7,8	10,9	16/10/2001	
46	10	17	16	16	23	68	77	15	8	21,0	36,2	29,6	14,2	31,9	25,0	3,296	2,676	3,744	95%	90%	99%	oui	-7,6	16,8	4,6	30/10/2001
11	14	24	8	19	13	16	7	9	15,2	11,4	13,3	6,4	3,5	5,3	5,328	7,268	8,010	95%	95%	99%	oui	-5,8	-26,8	-16,3	12/11/2001	
												gains		pertes		total		Somme								
												78,8		90,2		62,9										
												-64,6		-79,6		-50,5										
												14,2		10,6		12,4										

Annexe 13 :
Constitution des pools de
chairs d'huîtres utilisés pour
les dosages biochimiques. NB
: Chacun des deux lots ayant
été échantillonnés indépen-
damment (pools n° 80 et 81).

date de prélèvement	sous-lot	poche	nombre d'huîtres dans le pool	pool n°	date de prélèvement	sous-lot	poche	nombre d'huîtres dans le pool	pool n°
12/04/2002	A _t	1130	29	1	12/04/2002	B _t	1310	29	80
							1310	8	81
14/05/2002	A _t	1131	5	2	14/05/2002	B _t	1311	5	82
		1132	5	3			1312	5	83
		1133	5	4			1313	5	84
13/06/2002	A _t	1131	10	5	13/06/2002	B _t	1311	9	85
		1132	9	6			1312	10	86
		1133	10	7			1313	10	87
		1141	10	8			1321	10	88
		1142	10	9			1322	10	89
		1143	10	10			1323	10	90
		1171	10	11			1361	10	91
		1172	10	12			1362	10	92
		1173	10	13			1363	6	93
12/07/2002	A _t	1131	10	14	12/07/2002	B _t	1311	10	94
		1132	10	15			1312	9	95
		1133	10	16			1313	10	96
	A _J	1141	10	17		B _J	1321	10	97
		1142	10	18			1322	10	98
		1143	9	19			1323	10	99
		1171	10	20			1361	10	100
		1172	10	21			1362	10	101
		1173	10	22			1363	10	102
12/08/2002	A _t	1131	10	23	12/08/2002	B _t	1311	10	103
		1132	10	24			1312	10	104
		1133	10	25			1313	10	105
	A _J	1141	10	26		B _J	1321	10	106
		1142	10	27			1322	10	107
		1143	10	28			1323	10	108
		1171	10	29			1361	10	109
		1172	10	30			1362	10	110
		1173	10	31			1363	10	111
08/09/2002	A _t	1131	10	32	08/09/2002	B _t	1311	10	112
		1132	10	33			1312	10	113
		1133	10	34			1313	10	114
		1231	10	35			1371	10	115
		1232	10	36			1372	10	116
		1233	10	37			1373	10	117
	A _J	1141	10	38		B _J	1321	10	118
		1142	10	39			1322	10	119
		1143	10	40			1323	10	120
		1171	10	41			1361	10	121
		1172	10	42			1362	10	122
		1173	10	43			1363	10	123
10/10/2002	A _t	1131	10	44	10/10/2002	B _t	1311	10	124
		1132	10	45			1312	10	125
		1133	10	46			1313	10	126
	A _s	1231	10	47		B _s	1371	10	127
		1232	9	48			1372	10	128
		1233	10	49			1373	10	129
	A _J	1141	10	50		B _J	1321	10	130
		1142	10	51			1322	10	131
		1143	10	52			1323	10	132
	A _{Jes}	1171	10	53			1361	10	133
		1172	10	54			1362	10	134
		1173	10	55			1363	10	135
07/11/2002	A _t	1131	10	56	07/11/2002	B _t	1311	10	136
		1132	10	57			1312	10	137
		1133	10	58			1313	8	138
	A _s	1231	10	59		B _s	1371	10	139
		1232	10	60			1372	10	140
		1233	10	61			1373	10	141
	A _J	1141	10	62		B _J	1321	10	142
		1142	10	63			1322	10	143
		1143	10	64			1323	10	144
	A _{Jes}	1171	10	65			1361	10	145
		1172	10	66			1362	9	146
		1173	10	67			1363	10	147
04/12/2002	A _t	1131	10	68	04/12/2002	B _t	1311	10	148
		1132	10	69			1312	10	149
		1133	10	70			1313	10	150
	A _s	1231	10	71		B _s	1371	10	151
		1232	10	72			1372	10	152
		1233	10	73			1373	10	153
	A _J	1141	10	74		B _J	1321	10	154
		1142	10	75			1322	10	155
		1143	10	76			1323	10	156
	A _{Jes}	1171	10	77			1361	10	157
		1172	10	78			1362	10	158
		1173	10	79			1363	10	159

Annexe 14 : Contenu des microplaques pour le dosage des lipides. Les microplaques (L1 à L8) comportent chacune 96 puits. Les numéros renvoient aux pools (voir annexe 13), mis à part ceux précédés de la lettre c qui correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexe 6). Les semaines de travail sont indiqués de façon à savoir quelle gamme étalon a été utilisée pour chaque microplaque.

semaine 1	L1	c1	c3	c6	c9	c11	1	3	6	9	11	14	17
		c1	c4	c6	c9		1	4	6	9	12	14	17
		c1	c4	c7	c9		1	4	7	9	12	15	17
		c2	c4	c7	c10		2	4	7	10	12	15	18
		c2	c5	c7	c10		2	5	7	10	13	15	18
		c2	c5	c8	c10		2	5	8	10	13	16	18
	c3	c5	c8	c11		3	5	8	11	13	16	19	
	c3	c6	c8	c11		3	6	8	11	14	16	19	
	L2	19	22	25	27	30	33	35	38				
		20	22	25	28	30	33	36	38				
20		23	25	28	31	33	36	39					
20		23	26	28	31	34	36	39					
21		23	26	29	31	34	37	39					
21		24	26	29	32	34	37	40					
21		24	27	29	32	35	37	40					
22		24	27	30	32	35	38	40					
semaine 2	L3	c1	c3	c6	c9	c11	41	43	46	49	51	54	57
		c1	c4	c6	c9		41	44	46	49	52	54	57
		c1	c4	c7	c9		41	44	47	49	52	55	57
		c2	c4	c7	c10		42	44	47	50	52	55	58
		c2	c5	c7	c10		42	45	47	50	53	55	58
		c2	c5	c8	c10		42	45	48	50	53	56	58
	c3	c5	c8	c11		43	45	48	51	53	56	59	
	c3	c6	c8	c11		43	46	48	51	54	56	59	
	L4	59	62	65	67	70	73	75	78				
		60	62	65	68	70	73	76	78				
60		63	65	68	71	73	76	79					
60		63	66	68	71	74	76	79					
61		63	66	69	71	74	77	79					
61		64	66	69	72	74	77	80					
61		64	67	69	72	75	77	80					
62		64	67	70	72	75	78	80					
semaine 3	L5	c1	c3	c6	c9	c11	81	83	86	89	91	94	97
		c1	c4	c6	c9		81	84	86	89	92	94	97
		c1	c4	c7	c9		81	84	87	89	92	95	97
		c2	c4	c7	c10		82	84	87	90	92	95	98
		c2	c5	c7	c10		82	85	87	90	93	95	98
		c2	c5	c8	c10		82	85	88	90	93	96	98
	c3	c5	c8	c11		83	85	88	91	93	96	99	
	c3	c6	c8	c11		83	86	88	91	94	96	99	
	L6	99	102	105	107	110	113	115	118				
		100	102	105	108	110	113	116	118				
100		103	105	108	111	113	116	119					
100		103	106	108	111	114	116	119					
101		103	106	109	111	114	117	119					
101		104	106	109	112	114	117	120					
101		104	107	109	112	115	117	120					
102		104	107	110	112	115	118	120					
semaine 4	L7	c1	c3	c6	c9	c11	121	123	126	129	131	134	137
		c1	c4	c6	c9		121	124	126	129	132	134	137
		c1	c4	c7	c9		121	124	127	129	132	135	137
		c2	c4	c7	c10		122	124	127	130	132	135	138
		c2	c5	c7	c10		122	125	127	130	133	135	138
		c2	c5	c8	c10		122	125	128	130	133	136	138
	c3	c5	c8	c11		123	125	128	131	133	136	139	
	c3	c6	c8	c11		123	126	128	131	134	136	139	
	L8	139	142	145	147	150	153	155	158				
		140	142	145	148	150	153	156	158				
140		143	145	148	151	153	156	159					
140		143	146	148	151	154	156	159					
141		143	146	149	151	154	157	159					
141		144	146	149	152	154	157						
141		144	147	149	152	155	157						
142		144	147	150	152	155	158						

Annexe 15 : Contenu des microplaques pour le dosage des sucres totaux. Les microplaques (S1 à S8) comportent chacune 96 puits. Les numéros renvoient aux pools (voir annexe 13), mis à part ceux précédés de la lettre *c* qui correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexe 7). Les semaines de travail sont indiqués de façon à savoir quelle gamme étalon a été utilisée pour chaque microplaque.

S1	c1	c3	c6	c9		1	3	6	9	11	14	17	semaine 1																																																																																																																								
														c1	c4	c6	c9		1	4	6	9	12	14	17																																																																																																												
																										c1	c4	c7	c9		1	4	7	9	12	15	17																																																																																																
																																						c2	c4	c7	c10		2	4	7	10	12	15	18																																																																																				
																																																		c2	c5	c7	c10		2	5	7	10	13	15	18																																																																								
																																																														c2	c5	c8	c10		2	5	8	10	13	16	18																																																												
																																																																										c3	c5	c8			3	5	8	11	13	16	19																																																
																																																																																						c3	c6	c8			3	6	8	11	14	16	19																																				
																																																																																																		19	22	25	27	30	33	35	38																												
																																																																																																														20	22	25	28	30	33	36	38																
																																																																																																																										20	23	25	28	31	33	36	39				
21	23	26	29	31	34	37	39																																																																																																																														
												21	24	26	29	32	34	37	40																																																																																																																		
																								21	24	27	29	32	35	37	40																																																																																																						
																																				22	24	27	30	32	35	38	40																																																																																										
																																																c1	c3	c6	c9		41	43	46	49	51	54	57	semaine 2																																																																									
																																																													c1	c4	c6	c9		41	44	46	49	52	54	57																																																													
																																																																									c1	c4	c7	c9		41	44	47	49	52	55	57																																																	
																																																																																					c2	c4	c7	c10		42	44	47	50	52	55	58																																					
																																																																																																	c2	c5	c7	c10		42	45	47	50	53	55	58																									
																																																																																																													c2	c5	c8	c10		42	45	48	50	53	56	58													
																																																																																																																									c3	c5	c8			43	45	48	51	53	56	59	
																																																																																																																																					c3
59	62	65	67	70	73	75	78																																																																																																																														
												60	62	65	68	70	73	76	78																																																																																																																		
																								60	63	65	68	71	73	76	79																																																																																																						
																																				60	63	66	68	71	74	76	79																																																																																										
																																																61	63	66	69	71	74	77	79																																																																														
																																																												61	64	66	69	72	74	77	80																																																																		
																																																																								61	64	67	69	72	75	77	80																																																						
																																																																																				62	64	67	70	72	75	78	80																																										
																																																																																																c1	c3	c6	c9		81	83	86	89	91	94	97	semaine 3																									
																																																																																																													c1	c4	c6	c9		81	84	86	89	92	94	97													
																																																																																																																									c1	c4	c7	c9		81	84	87	89	92	95	97	
																																																																																																																																					c2
c2	c5	c7	c10		82	85	87	90	93	95	98																																																																																																																										
												c2	c5	c8	c10		82	85	88	90	93	96	98																																																																																																														
																								c3	c5	c8			83	85	88	91	93	96	99																																																																																																		
																																				c3	c6	c8			83	86	88	91	94	96	99																																																																																						
																																																99	102	105	107	110	113	115	118																																																																														
																																																												100	102	105	108	110	113	116	118																																																																		
																																																																								100	103	105	108	111	113	116	119																																																						
																																																																																				100	103	106	108	111	114	116	119																																										
																																																																																																101	103	106	109	111	114	117	119																														
																																																																																																												101	104	106	109	112	114	117	120																		
																																																																																																																								101	104	107	109	112	115	117	120						
																																																																																																																																				102	104
c1	c3	c6	c9		121	123	126	129	131	134	137																																																																																																																										
												c1	c4	c6	c9		121	124	126	129	132	134	137																																																																																																														
																								c1	c4	c7	c9		121	124	127	129	132	135	137																																																																																																		
																																				c2	c4	c7	c10		122	124	127	130	132	135	138																																																																																						
																																																c2	c5	c7	c10		122	125	127	130	133	135	138																																																																										
																																																												c2	c5	c8	c10		122	125	128	130	133	136	138																																																														
																																																																								c3	c5	c8			123	125	128	131	133	136	139																																																		
																																																																																				c3	c6	c8			123	126	128	131	134	136	139																																						
																																																																																																139	142	145	147	150	153	155	158																														
																																																																																																												140	142	145	148	150	153	156	158																		
																																																																																																																								140	143	145	148	151	153	156	159						
																																																																																																																																				140	143
141	143	146	149	151	154	157	159																																																																																																																														
												141	144	146	149	152	154	157																																																																																																																			
																								141	144	147	149	152	155	157																																																																																																							
																																				142	144	147	150	152	155	158																																																																																											

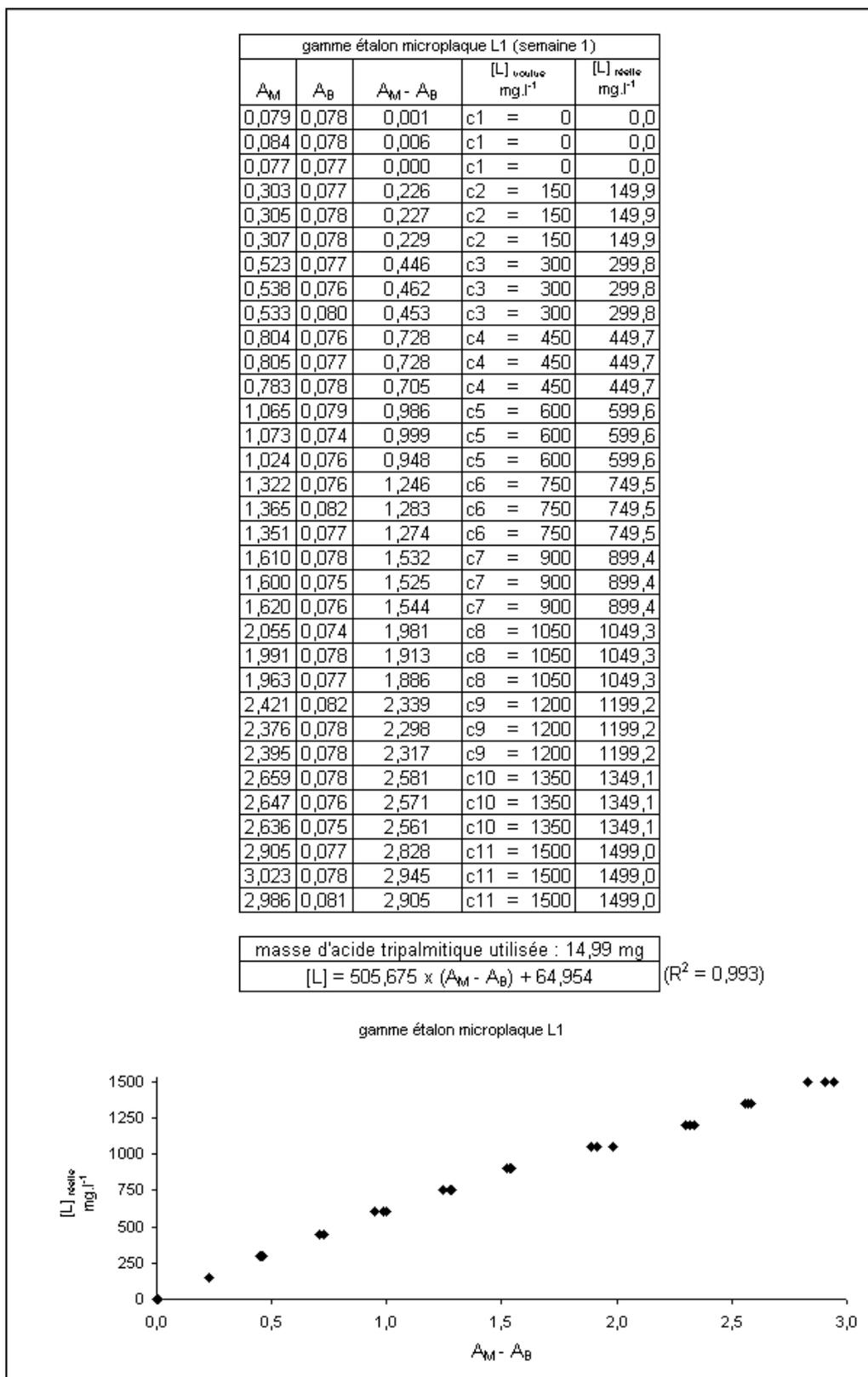
Annexe 16 : Contenu des microplaques pour le dosage du glycogène. Les microplaques (G1 à G8) comportent chacune 96 puits. Les numéros renvoient aux pools (voir annexe 13). Les gammes étalons utilisées sont celles réalisées pour les sucres totaux (voir annexe 7). Les semaines de travail sont indiqués de façon à savoir quelle gamme étalon a été utilisée pour chaque microplaque.

semaine 1	G1							1	3	6	9	11	14	17
								1	4	6	9	12	14	17
								1	4	7	9	12	15	17
								2	4	7	10	12	15	18
								2	5	7	10	13	15	18
								2	5	8	10	13	16	18
							3	5	8	11	13	16	19	
							3	6	8	11	14	16	19	
		G2	19	22	25	27	30	33	35	38				
			20	22	25	28	30	33	36	38				
	20		23	25	28	31	33	36	39					
	20		23	26	28	31	34	36	39					
	21		23	26	29	31	34	37	39					
	21		24	26	29	32	34	37	40					
		21	24	27	29	32	35	37	40					
		22	24	27	30	32	35	38	40					
semaine 2	G3							41	43	46	49	51	54	57
								41	44	46	49	52	54	57
								41	44	47	49	52	55	57
								42	44	47	50	52	55	58
								42	45	47	50	53	55	58
								42	45	48	50	53	56	58
							43	45	48	51	53	56	59	
							43	46	48	51	54	56	59	
		G4	59	62	65	67	70	73	75	78				
			60	62	65	68	70	73	76	78				
	60		63	65	68	71	73	76	79					
	60		63	66	68	71	74	76	79					
	61		63	66	69	71	74	77	79					
	61		64	66	69	72	74	77	80					
		61	64	67	69	72	75	77	80					
		62	64	67	70	72	75	78	80					
semaine 3	G5							81	83	86	89	91	94	97
								81	84	86	89	92	94	97
								81	84	87	89	92	95	97
								82	84	87	90	92	95	98
								82	85	87	90	93	95	98
								82	85	88	90	93	96	98
							83	85	88	91	93	96	99	
							83	86	88	91	94	96	99	
		G6	99	102	105	107	110	113	115	118				
			100	102	105	108	110	113	116	118				
	100		103	105	108	111	113	116	119					
	100		103	106	108	111	114	116	119					
	101		103	106	109	111	114	117	119					
	101		104	106	109	112	114	117	120					
		101	104	107	109	112	115	117	120					
		102	104	107	110	112	115	118	120					
semaine 4	G7							121	123	126	129	131	134	137
								121	124	126	129	132	134	137
								121	124	127	129	132	135	137
								122	124	127	130	132	135	138
								122	125	127	130	133	135	138
								122	125	128	130	133	136	138
							123	125	128	131	133	136	139	
							123	126	128	131	134	136	139	
		G8	139	142	145	147	150	153	155	158				
			140	142	145	148	150	153	156	158				
	140		143	145	148	151	153	156	159					
	140		143	146	148	151	154	156	159					
	141		143	146	149	151	154	157	159					
	141		144	146	149	152	154	157						
		141	144	147	149	152	155	157						
		142	144	147	150	152	155	158						

Annexe 17: Contenu des microplaques pour le dosage des protéines. Les microplaques (P1 à P8) comportent chacune 96 puits. Les numéros renvoient aux pools (voir annexe 13), mis à part ceux précédés de la lettre *c* qui correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexe 8). Les semaines de travail sont indiqués de façon à savoir quelle gamme étalon a été utilisée pour chaque microplaque.

semaine 1	P1	c1	c3	c6	c9		1	3	6	9	11	14	17	
		c1	c4	c6	c9		1	4	6	9	12	14	17	
		c1	c4	c7	c9		1	4	7	9	12	15	17	
		c2	c4	c7	c10		2	4	7	10	12	15	18	
		c2	c5	c7	c10		2	5	7	10	13	15	18	
		c2	c5	c8	c10		2	5	8	10	13	16	18	
		c3	c5	c8			3	5	8	11	13	16	19	
		c3	c6	c8			3	6	8	11	14	16	19	
semaine 2	P2	19	22	25	27	30	33	35	38					
		20	22	25	28	30	33	36	38					
		20	23	25	28	31	33	36	39					
		20	23	26	28	31	34	36	39					
		21	23	26	29	31	34	37	39					
		21	24	26	29	32	34	37	40					
		21	24	27	29	32	35	37	40					
		22	24	27	30	32	35	38	40					
semaine 3	P3	c1	c3	c6	c9		41	43	46	49	51	54	57	
		c1	c4	c6	c9		41	44	46	49	52	54	57	
		c1	c4	c7	c9		41	44	47	49	52	55	57	
		c2	c4	c7	c10		42	44	47	50	52	55	58	
		c2	c5	c7	c10		42	45	47	50	53	55	58	
		c2	c5	c8	c10		42	45	48	50	53	56	58	
		c3	c5	c8			43	45	48	51	53	56	59	
		c3	c6	c8			43	46	48	51	54	56	59	
semaine 3	P4	59	62	65	67	70	73	75	78					
		60	62	65	68	70	73	76	78					
		60	63	65	68	71	73	76	79					
		60	63	66	68	71	74	76	79					
		61	63	66	69	71	74	77	79					
		61	64	66	69	72	74	77	80					
		61	64	67	69	72	75	77	80					
		62	64	67	70	72	75	78	80					
semaine 3	P5	c1	c3	c6	c9		81	83	86	89	91	94	97	
		c1	c4	c6	c9		81	84	86	89	92	94	97	
		c1	c4	c7	c9		81	84	87	89	92	95	97	
		c2	c4	c7	c10		82	84	87	90	92	95	98	
		c2	c5	c7	c10		82	85	87	90	93	95	98	
		c2	c5	c8	c10		82	85	88	90	93	96	98	
		c3	c5	c8			83	85	88	91	93	96	99	
		c3	c6	c8			83	86	88	91	94	96	99	
semaine 4	P6	99	102	105	107	110	113	115	118					
		100	102	105	108	110	113	116	118					
		100	103	105	108	111	113	116	119					
		100	103	106	108	111	114	116	119					
		101	103	106	109	111	114	117	119					
		101	104	106	109	112	114	117	120					
		101	104	107	109	112	115	117	120					
		102	104	107	110	112	115	118	120					
semaine 4	P7	c1	c3	c6	c9		121	123	126	129	131	134	137	
		c1	c4	c6	c9		121	124	126	129	132	134	137	
		c1	c4	c7	c9		121	124	127	129	132	135	137	
		c2	c4	c7	c10		122	124	127	130	132	135	138	
		c2	c5	c7	c10		122	125	127	130	133	135	138	
		c2	c5	c8	c10		122	125	128	130	133	136	138	
		c3	c5	c8			123	125	128	131	133	136	139	
		c3	c6	c8			123	126	128	131	134	136	139	
semaine 4	P8	139	142	145	147	150	153	155	158					
		140	142	145	148	150	153	156	158					
		140	143	145	148	151	153	156	159					
		140	143	146	148	151	154	156	159					
		141	143	146	149	151	154	157	159					
		141	144	146	149	152	154	157						
		141	144	147	149	152	155	157						
		142	144	147	150	152	155	158						

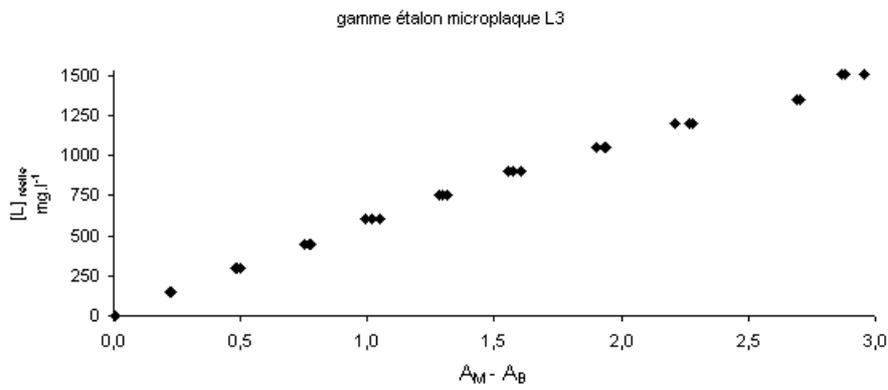
Annexe 18 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques L1 et L2 (voir annexe 14). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[L]$ la concentration en lipides dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c11$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 6 et 14).



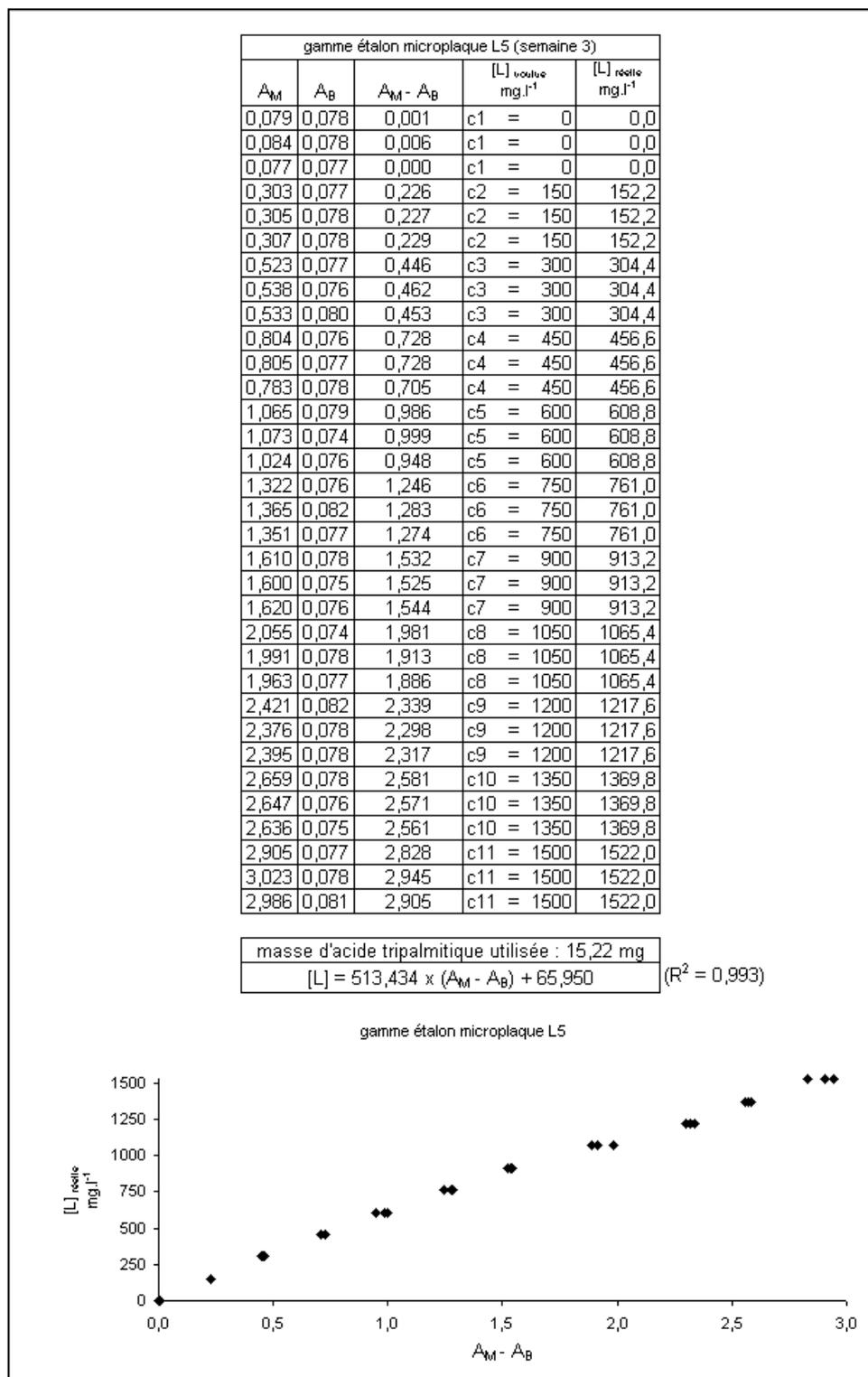
Annexe 19 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques L3 et L4 (voir annexe 14). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[L]$ la concentration en lipides dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c11$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 6 et 14).

gamme étalon microplaque L3 (semaine 2)				
A_M	A_B	$A_M - A_B$	$[L]_{\text{voutue}}$ mg.l^{-1}	$[L]_{\text{réelle}}$ mg.l^{-1}
0,077	0,071	0,006	c1 = 0	0,0
0,080	0,071	0,009	c1 = 0	0,0
0,077	0,070	0,007	c1 = 0	0,0
0,293	0,069	0,224	c2 = 150	150,1
0,299	0,070	0,229	c2 = 150	150,1
0,296	0,070	0,226	c2 = 150	150,1
0,548	0,071	0,477	c3 = 300	300,2
0,568	0,071	0,497	c3 = 300	300,2
0,559	0,070	0,489	c3 = 300	300,2
0,820	0,070	0,750	c4 = 450	450,3
0,850	0,071	0,779	c4 = 450	450,3
0,839	0,069	0,770	c4 = 450	450,3
1,059	0,070	0,989	c5 = 600	600,4
1,119	0,071	1,048	c5 = 600	600,4
1,087	0,071	1,016	c5 = 600	600,4
1,351	0,070	1,281	c6 = 750	750,5
1,384	0,071	1,313	c6 = 750	750,5
1,364	0,071	1,293	c6 = 750	750,5
1,624	0,071	1,553	c7 = 900	900,6
1,673	0,071	1,602	c7 = 900	900,6
1,645	0,071	1,574	c7 = 900	900,6
1,971	0,070	1,901	c8 = 1050	1050,7
2,012	0,071	1,941	c8 = 1050	1050,7
2,006	0,071	1,935	c8 = 1050	1050,7
2,339	0,071	2,268	c9 = 1200	1200,8
2,352	0,071	2,281	c9 = 1200	1200,8
2,282	0,072	2,210	c9 = 1200	1200,8
2,762	0,071	2,691	c10 = 1350	1350,9
2,774	0,071	2,703	c10 = 1350	1350,9
2,759	0,071	2,688	c10 = 1350	1350,9
2,948	0,071	2,877	c11 = 1500	1501,0
3,026	0,071	2,955	c11 = 1500	1501,0
2,942	0,072	2,870	c11 = 1500	1501,0

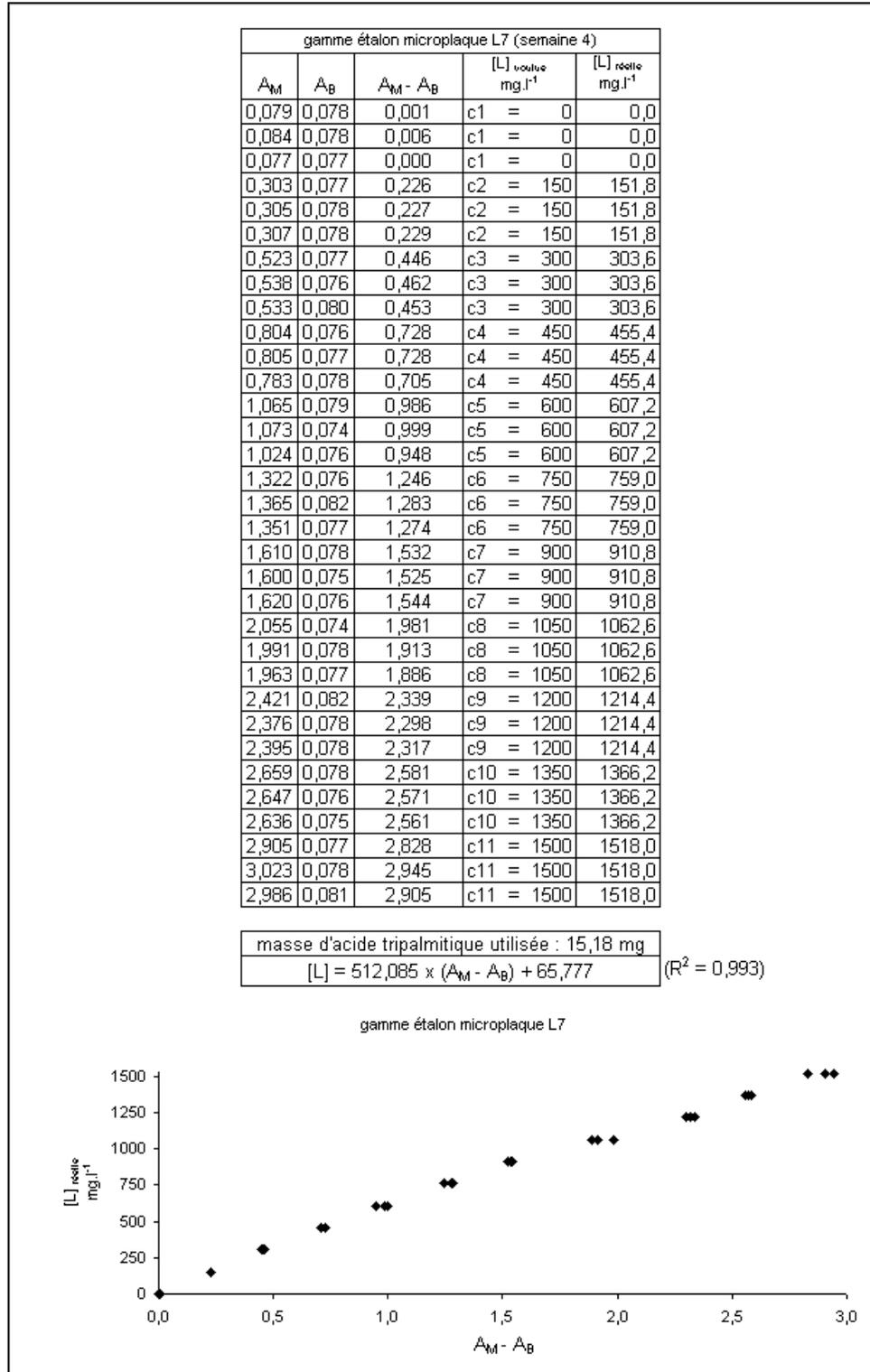
masse d'acide tripalmitique utilisée : 15,01 mg
$[L] = 504,745 \times (A_M - A_B) + 55,297$ ($R^2 = 0,994$)



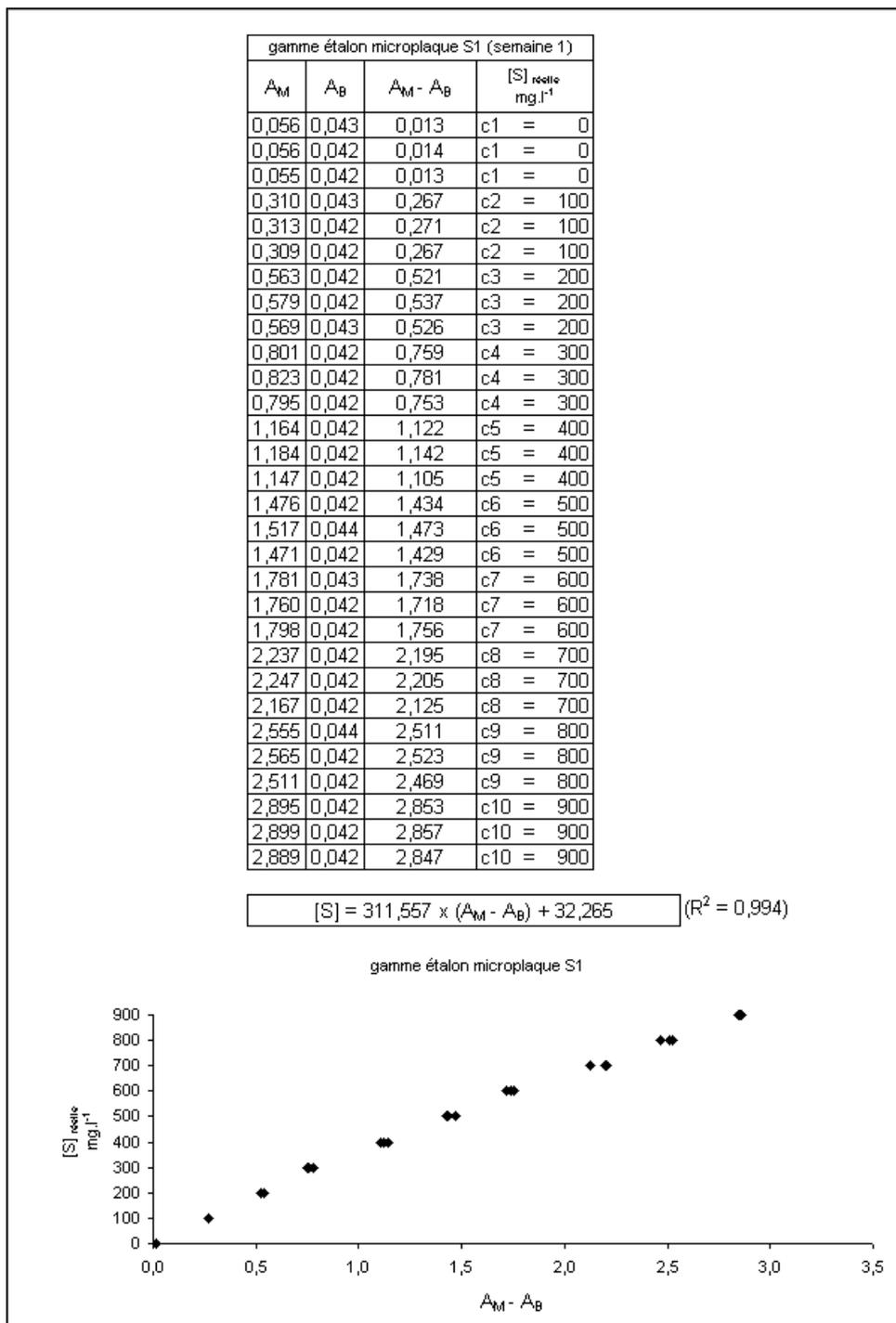
Annexe 20 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques L5 et L6 (voir annexe 14). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[L]$ la concentration en lipides dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c11$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 6 et 14).



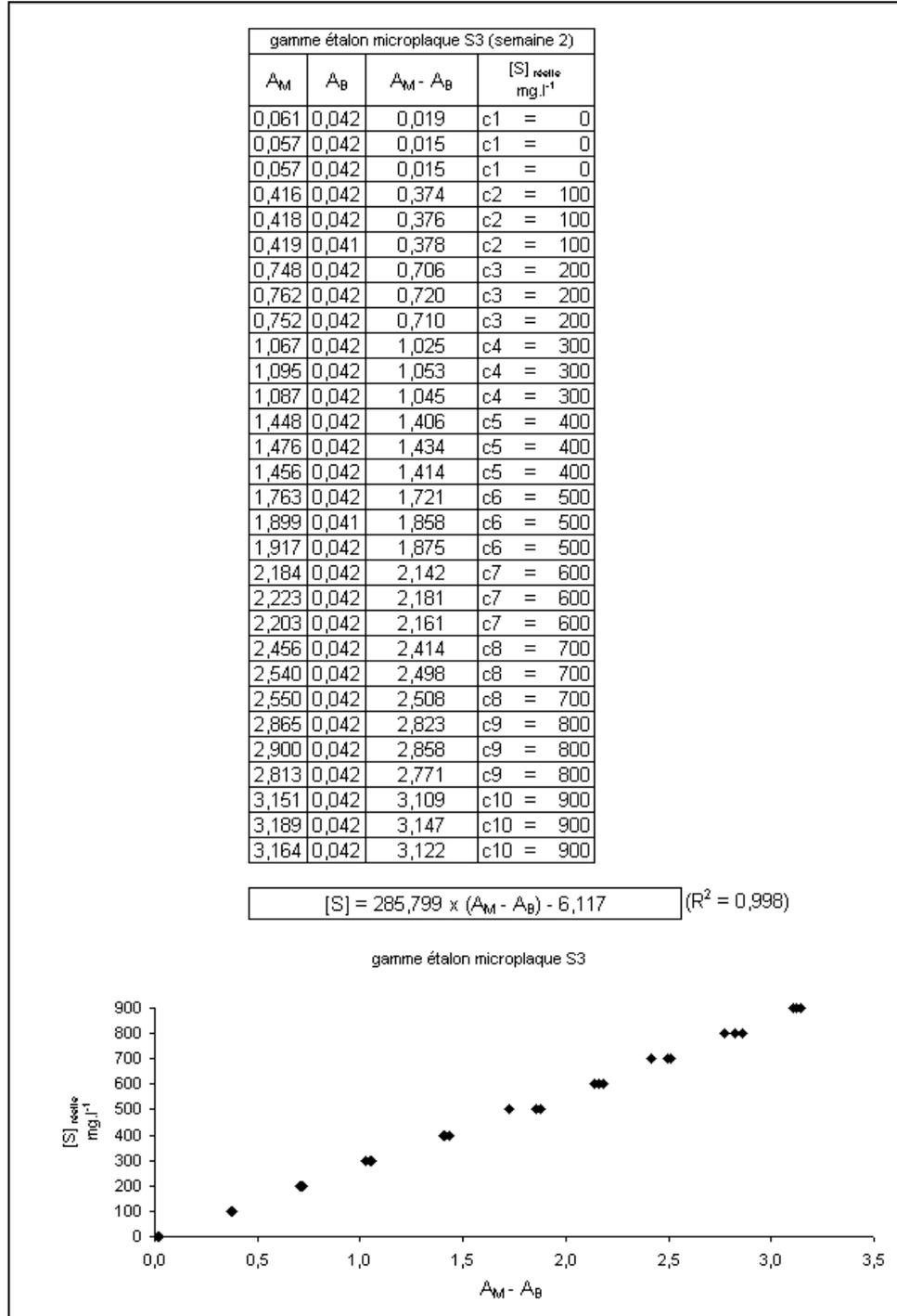
Annexe 21 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques L7 et L8 (voir annexe 14). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[L]$ la concentration en lipides dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c11$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 6 et 14).



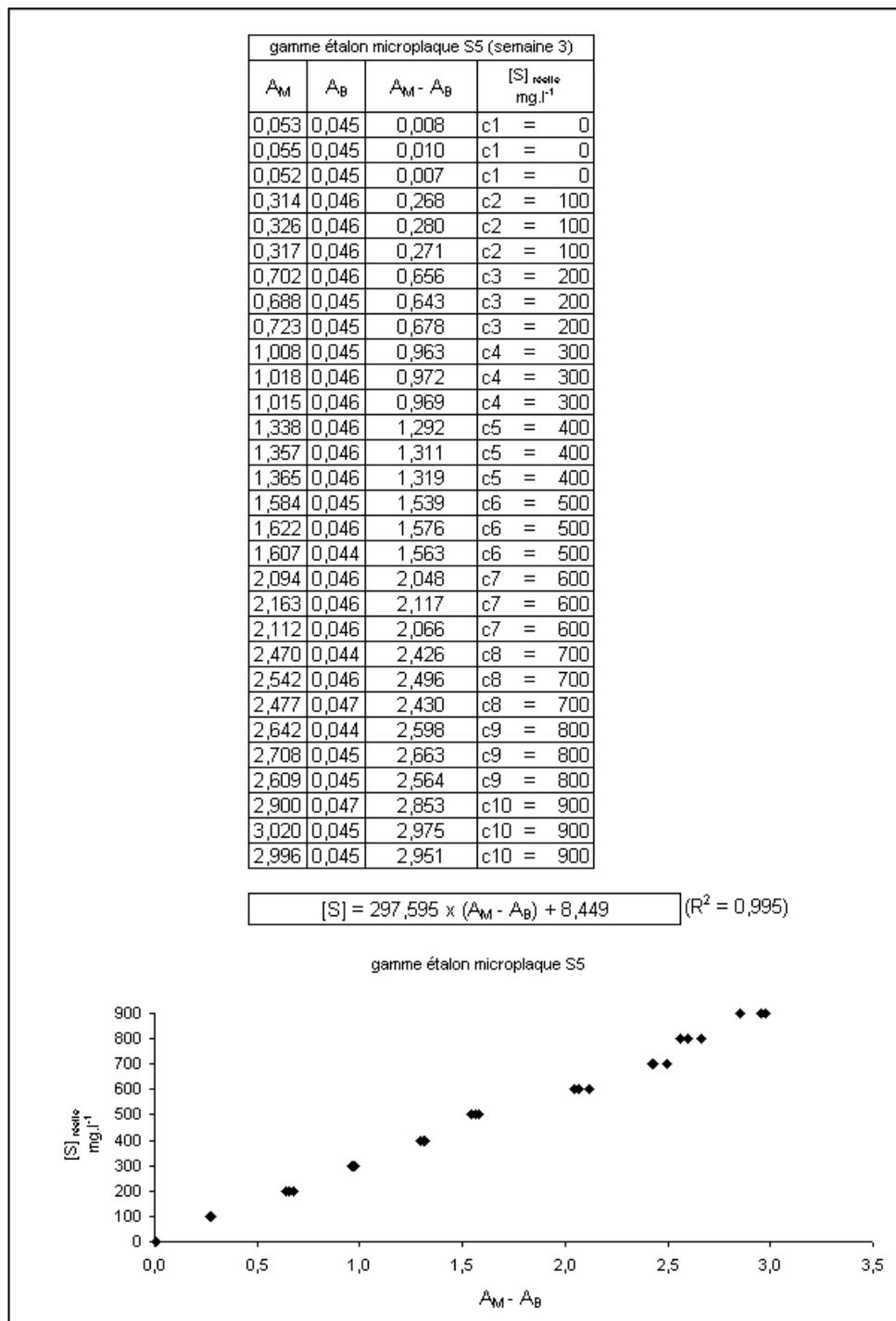
Annexe 22 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques S1, S2, G1 et G2 (voir annexes 15 et 16). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[S]$ la concentration en sucres dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c10$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 7 et 15).



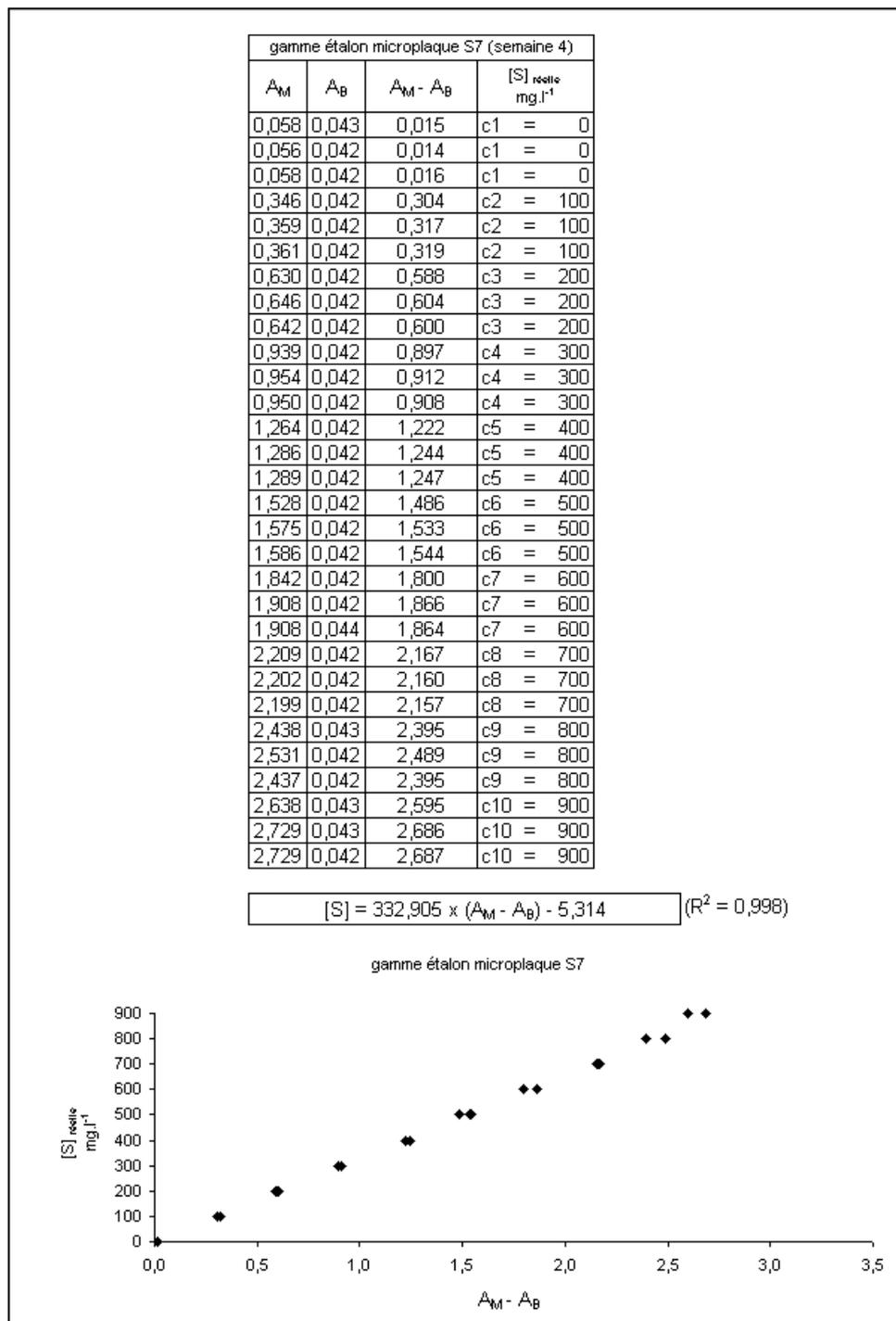
Annexe 23 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques S3, S4, G3 et G4 (voir annexes 15 et 16). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[S]$ la concentration en sucres dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c10$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 7 et 15).



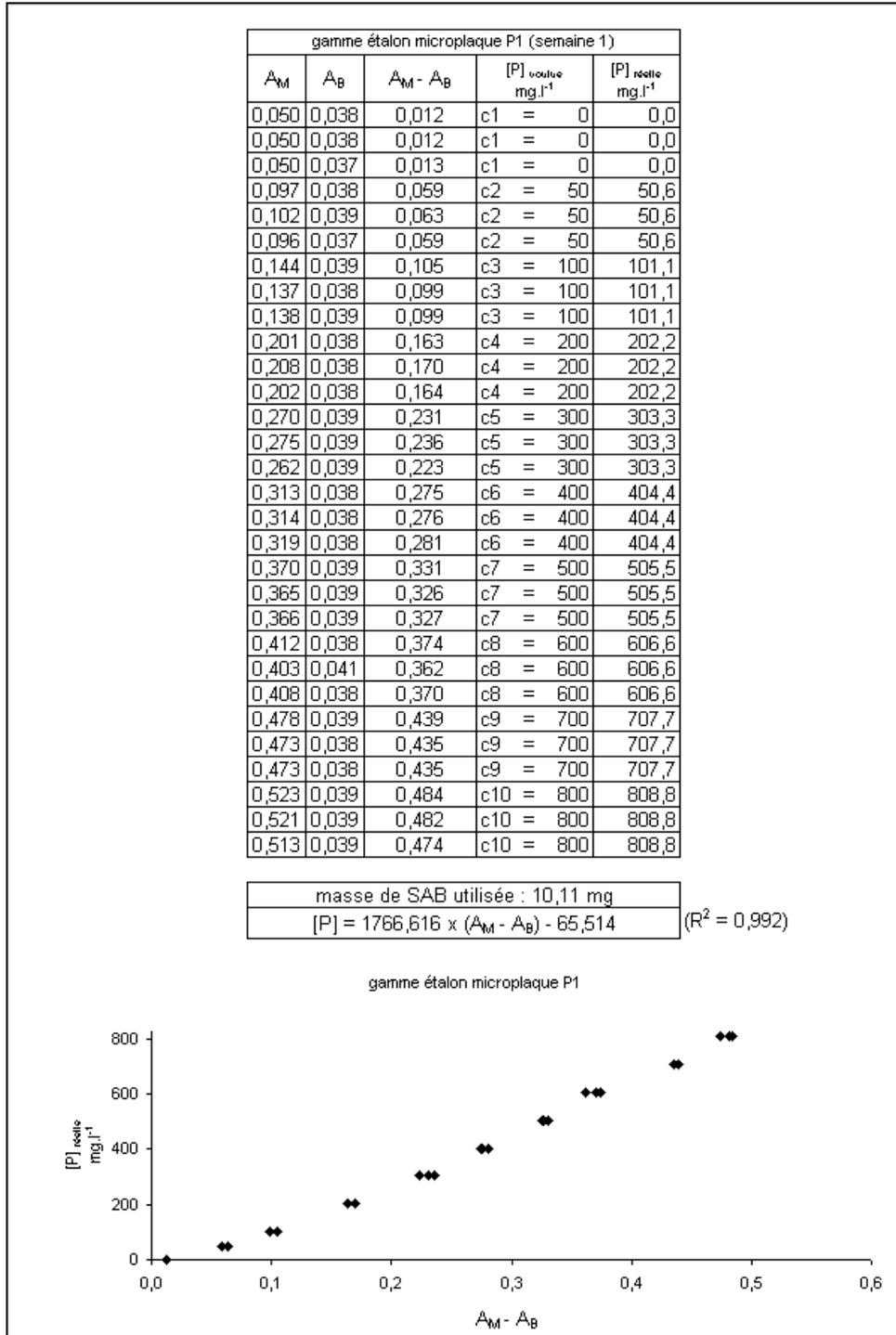
Annexe 24 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques S5, S6, G5 et G6 (voir annexes 15 et 16). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[S]$ la concentration en sucres dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c10$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 7 et 15).



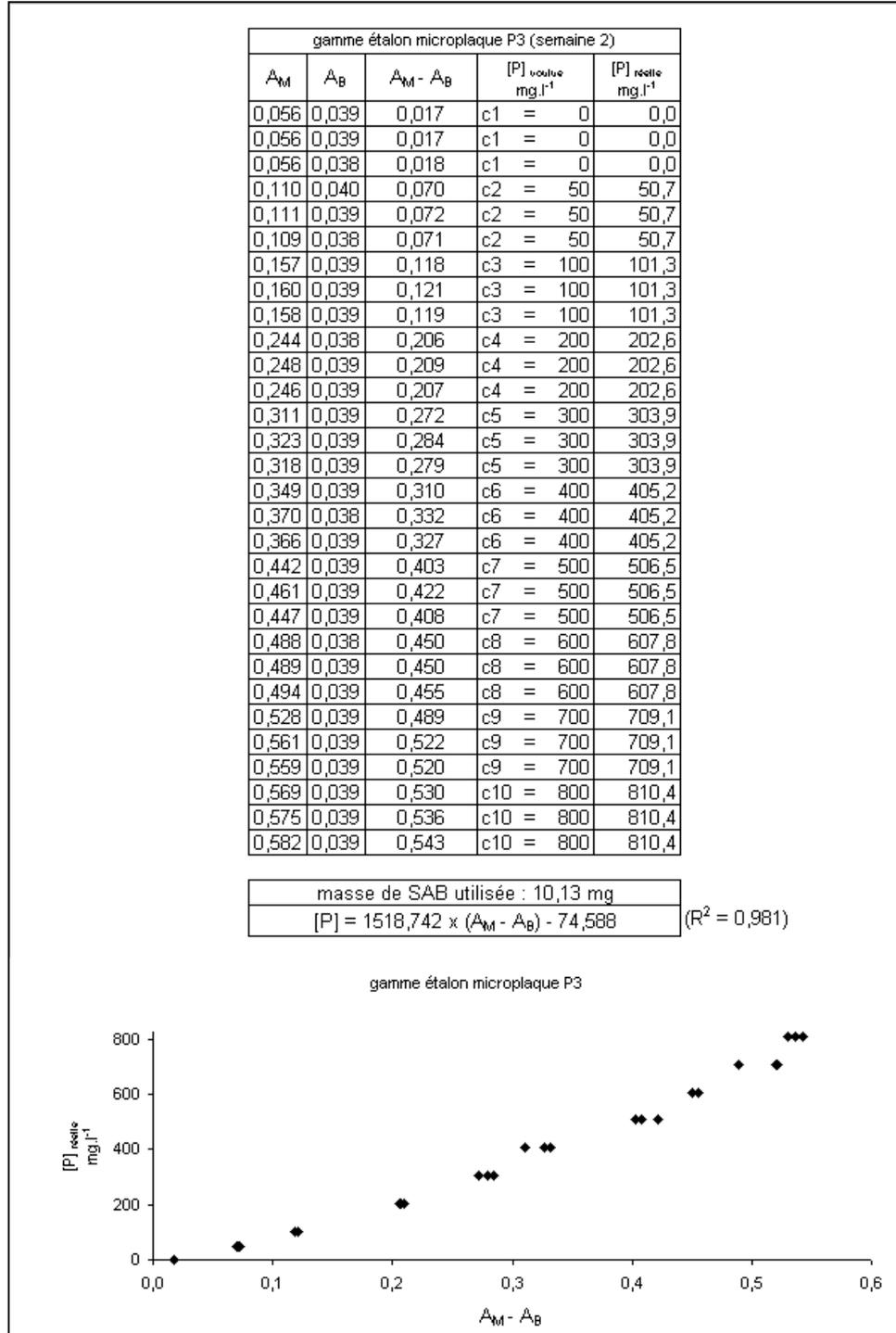
Annexe 25 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques S7, S8, G7 et G8 (voir annexes 15 et 16). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[S]$ la concentration en sucres dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c10$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 7 et 15).



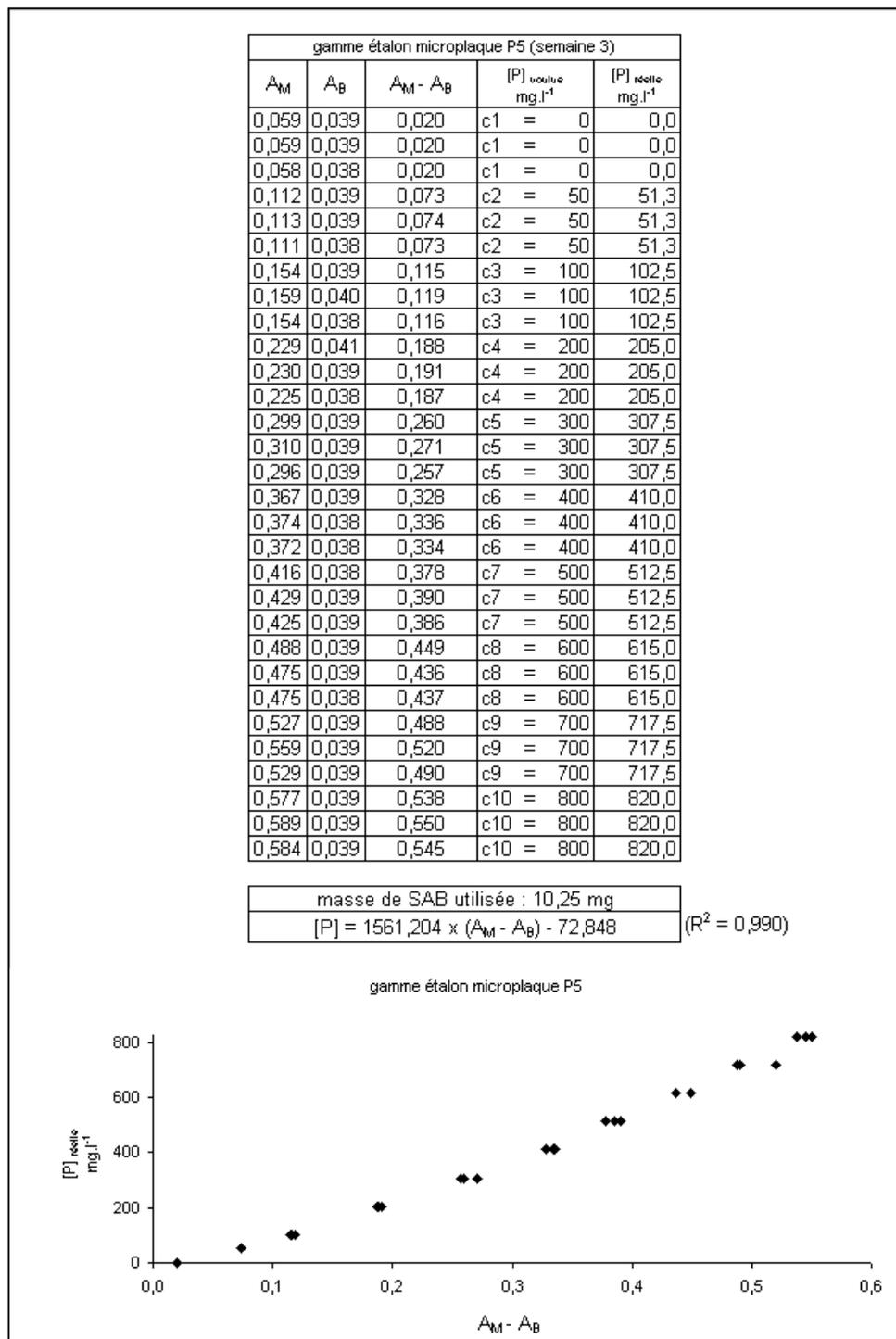
Annexe 26 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques P1 et P2 (voir annexe 17). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[P]$ la concentration en protéines dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c10$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 8 et 17).



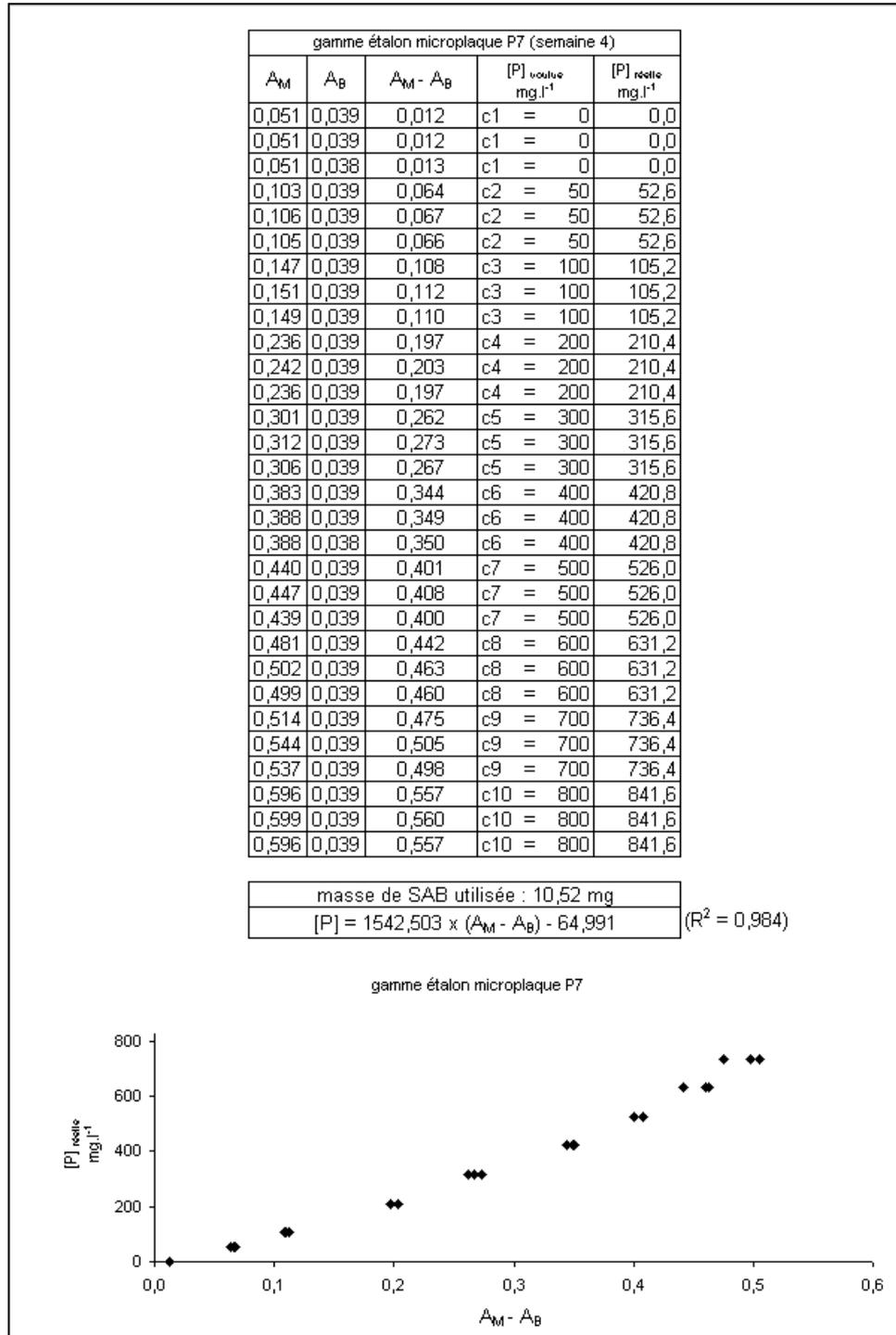
Annexe 27 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques P3 et P4 (voir annexe 17). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[P]$ la concentration en protéines dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c10$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 8 et 17).



Annexe 28 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques P5 et P6 (voir annexe 17). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[P]$ la concentration en protéines dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c10$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 8 et 17).



Annexe 29 : Gamme étalon utilisée pour les échantillons disposés dans les microplaques P7 et P8 (voir annexe 17). Soit A_M l'absorbance mesurée, A_B l'absorbance du blanc de plaque et $[P]$ la concentration en protéines dans le puit (exprimée en mg.L^{-1}). La gamme étalon est représentée, et son équation est fournie. $c1$ à $c10$ correspondent à des concentrations croissantes de la gamme étalon (voir annexes 8 et 17).



Annexe 30 : Simulation des charges salariales pour un ouvrier ostréicole rémunéré 10% au-dessus du SMIC dans une entreprise de moins de 9 salariés. Les contributions qui ne sont pas dues dans ce cas sont barrées. Les organismes de recouvrement sont précisés.

Les charges salariales au 1er janvier 2003 (MAJ 04/02/2003)
Cas d'un bas salaire dans une entreprise de moins de 9 salariés

(source : Infoereg - service d'information réglementaire)

NATURE DES CONTRIBUTIONS	TAUX		BASE DE CALCUL MENSUELLE AU 01/01/02	RECOUVREMENT
	PART EMPLOYEUR	PART SALARIE		
CSG		7,50% ⁽¹⁾	95% du salaire total	URSSAF
CRDS ⁽²⁾		0,50%	95% du salaire total	URSSAF
Sécurité sociale ⁽³⁾				
assurance maladie	12,80%	0,75%	salaire total	URSSAF
assurance vieillesse	8,20% +1,60%	6,55% -	de 0 à 2432€ salaire total	URSSAF
assurance veuvage	-	0,10%	salaire total	URSSAF
allocations familiales ⁽⁴⁾	5,40%	-	salaire total	URSSAF
accidents du travail	1,47%	-	salaire total	URSSAF
aide au logement (plus de 9 salariés)	0,40%	-	de 0 à 2432€	URSSAF
Assurance chômage				
ASSEDIC ⁽⁶⁾	4,00%	2,40%	de 0 à 9728 €	ASSEDIC
AGFF ⁽¹⁶⁾ Cadres / non cadres	1,20%	0,80%	de 0 à 2432€	AGIRC / ARRCO
Non cadres	1,30%	0,90%	de 0 à 7296 €	ARRCO
Cadres	1,30%	0,90%	de 2432 € à 9728 €	AGIRC / ARRCO
Fonds de garantie des salaires	0,35%	-	de 0 à 9728 €	ASSEDIC
APEC (cadres seulement)	0,04%	0,024%	de 2432 € à 9728 €	AGIRC
	+10,16€ ⁽⁷⁾	+6,77€ ⁽⁷⁾	forfait	
Retraite complémentaire ⁽⁸⁾				
Non-cadres ⁽¹⁴⁾	4,50% +9%	3,00% +6%	de 0 à 2432€ de 2432 € à 7296 €	ARRCO
Cadres				
tranche A	4,50%	3,00%	de 0 à 2432€	ARRCO
tranche B	12,50%	7,50%	de 2432 € à 9728 €	AGIRC
tranche C	(20%) répartition libre		de 9728 € à 19456€	AGIRC
CET	0,22%	0,13%	de 0 à 19456€	AGIRC
assurance décès	1,50%	-	de 0 à 2432€	AGIRC
Formation professionnelle				
Entreprise de moins de 10 salariés non assujettie à la taxe d'apprentissage ⁽¹⁵⁾	0,15%	-	salaire total	
Entreprise de moins de 10 salariés assujettie à la taxe d'apprentissage ⁽¹⁵⁾	0,25% +0,10%	-	salaire total	
Entreprise de 10 salariés et plus ⁽¹⁵⁾	1,50%	-	salaire total	
Taxe d'apprentissage ⁽¹⁵⁾	0,50%	-	salaire total	
Participation à l'effort de construction ⁽⁹⁾⁽¹⁵⁾	0,45%	-	salaire total	
Cotisation supplémentaire d'aide au logement ⁽¹⁰⁾	0,40%	-	salaire total	URSSAF
Versement transport ⁽¹¹⁾	2,5% ⁽¹²⁾⁽¹³⁾	-	salaire total	URSSAF
TOTAL	43,56%			

(1) 5,1 % de CSG déductible et 2,4 de CSG non déductible

(2) Depuis le 1er janvier 1996, est instituée également une taxe sur les contributions des employeurs et des organismes de représentation collective au financement des prestations complémentaires de prévoyance au bénéfice des salariés. Son taux est de 8

(3) Depuis le 1er janvier 1998, la réduction dégressive des cotisations de Sécurité sociale s'applique pour les salaires inférieurs à 1,30 fois le SMIC (taux horaire du SMIC depuis le 1er juillet 2002 : 6,83 euros).

(4) L'exonération de la cotisation d'allocations familiales est supprimée depuis le 1er octobre 1996 sauf pour les entreprises situées en zone de revitalisation rurale et entreprises nouvelles exonérées d'impôts (art. 44 sexies CGI) qui appliquent les seuils

(5) Le taux de la cotisation d'accidents du travail est variable, en fonction des risques entraînés par l'exercice des différentes activités professionnelles. Le taux applicable à votre entreprise est déterminé par la caisse régionale d'assurance maladie.

(6) Les cotisations à l'assurance chômage ne sont pas dues par les plus de 65 ans.

(7) Versement forfaitaire annuel dû pour les cadres présents au 31 mars.

(8) Les taux indiqués pour les régimes de retraite complémentaire sont les taux minima. Chaque entreprise peut choisir, par accord avec sa caisse, de cotiser à un taux plus élevé.

(9) Entreprises de 10 salariés et plus.

(10) Entreprises de plus de 9 salariés.

(11) Entreprises de plus de 9 salariés

(12) Taux applicable pour les départements de Paris et des Hauts de Seine.

(13) Les employeurs de la région parisienne doivent prendre en compte le remboursement de l'indemnité de transport

(14) Pour les entreprises créées à compter du 1er janvier 1997 un taux spécifique minimal de cotisation de 20 % (12 % part employeur ; 8 % part salarié) est appliqué sur la partie de la rémunération comprise entre 2 432 euros et 7 296 euros.

(15) À défaut de dépenses libératoires, le paiement s'effectue à la recette des impôts.

(16) Association pour la Gestion du Fonds de Financement de l'AGIRC et de l'ARRCO.

Bibliographie

- Abbott, D. J., Jr. (1946).** Some polychaetous annelids from a Hawaiian fish pond. *University of Hawaii Research Publication* 23 : 1-24.
- Agassiz, A. (1867).** On the young stages of a few annelids. *Annals of the Lyceum for Natural History New York* 8 : 303-343.
- Aguirre, O., G. San Martin & L. Baratech (1988).** Presencia de la especie *Polydora colonia* Moore, 1907 (Polychaeta, Spionidae) en las costas españolas. *Miscellanea Zoologica* 10 : 375-377.
- Aitken, A. & R. Gilbert (1981).** Biophysical processes on intertidal flats at Pangnirtung Fiord, Baffin Island, N.W.T. *Rapport, Queen's University & Petro-Canada*. Kingston : 92 p.
- Alagarwami, K. & A. Chellam (1978).** On fouling and boring organisms and mortality of pearl oysters in the farm at Veppalodai, Gulf of Mannar. *Indian Journal of Fisheries* 23: 10-22.
- Alexandrov, B. G. (2001).** Capacité calorique des invertébrés de la Mer Noire. I. Zooplancton et méiobenthos. *Ecologiya Morya* 55 : 5-10.
- Almeida, M. J., J. Machado & J. Coimbra (1996a).** The effect of *Polydora* sp. infestation on the shell calcification of the oyster *Crassostrea gigas*. *Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco* n°spécial 14: 195-202.
- Almeida, M. J., G. Moura, J. Machado, J. Coimbra, L. Vilarinho, C. Ribeiro & P. Soares-da-Silva (1996b).** Amino acid and metal content of *Crassostrea gigas* shell infested by *Polydora* sp. in the prismatic layer insoluble matrix and blister membrane. *Aquatic Living Resources* 9 : 176-186.
- Almeida, M. J., J. Machado, G. Moura, M. Azevedo & J. Coimbra (1998).** Temporal and local variations in biochemical composition of *Crassostrea gigas* shells. *Journal of Sea Research* 40 : 233-249.
- Amaral, A. C. Z. & E. F. Nonato (1975).** Algunos Anelidos Poliquetos encontrados en paneles de substrato artificial en el Golfo de Cariaco, Cumana, Venezuela. *Boletin Del Instituto Oceanografico Universidad De Oriente Cumana* 14 : 233-242.
- Amaral, M. J. & M. H. Costa (1999).** Macrobenthic communities of salt pans from the Sado estuary (Portugal). *Acta Oecologica* 20 : 327-332.
- Ambariyanto & R. Seed (1991).** The infestation of *Mytilus edulis* Linnaeus by *Polydora ciliata* (Johnston) in the Conwy estuary, North Wales. *Journal of Molluscan Studies* 57 : 413-424.
- Ambrogi, R., L. Amoureux & D. Bedulli (1983).** Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux face au delta du Po. *Rapport de la Commission de l'Exploration de la mer Méditerranée, Monaco* 28 : 189-190.

- Ambrose, W. G., Jr. (1984).** Influences of predatory polychaetes and epibenthic predators on the structure of a soft-bottom community in a Maine estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 81 : 115-145.
- Amor, A., M. F. Lopez Armengol, A. M. Iniguez Rodriguez & L. P. Traversa (1991).** Intertidal endolithic fauna and its relationship to the mineralogical, physical and chemical characteristics of the substrate. *Marine Biology* 111 : 271-280.
- Amoureux, L. (1973).** Liste de nouvelles espèces d'Annélides Polychètes. *Rapport de la Commission de l'Exploration de la mer Méditerranée, Monaco* 21 : 665-667.
- Amoureux, L. (1974).** Annélides Polychètes de Madagascar recueillies par G. Cherbonnier en 1960. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris - 3e série Zoologie* 145 : 425-462.
- Amoureux, L. (1976).** Annélides Polychètes récoltés par J. Stirn en 1969, sur les côtes marocaines du détroit de Gibraltar. *Cuadernos de Ciencias Biológicas, Universidad de Granada* 5 : 5-33.
- Amoureux, L. & H. Gantès (1976).** Annélides Polychètes du lagon de Temara près de Rabat (Maroc). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 101 : 191-198.
- Amoureux, L., F. Rullier & L. Fishelson (1978).** Systématique et écologie d'Annélides Polychètes de la presqu'île du Sinai. *Israel Journal of Zoology* 27 : 57-163.
- Amoureux, L., G. Josef & B. O'Connor (1980).** Annélides Polychètes de l'éponge *Fasciospongia cavernosa* Schmidt. *Cahiers de Biologie Marine* 21 : 387-392.
- Amoureux, L. (1982).** Annélides Polychètes recueillies sur la pente continentale de la Bretagne à l'Irlande, campagne 1973 de la *Thalassa* (suite et fin) avec la description de quatre espèces nouvelles pour la science. II. Inventaire taxonomique annoté de toutes les Polychètes sédentaires. *Cahiers de Biologie Marine* 23 : 179-214.
- Amoureux, L. (1985).** Annélides benthiques récoltées à l'entrée de la lagune de la Manche-à-Eau, Guadeloupe (Antilles). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris - 4e série 7A* : 93-107.
- Andrews, E. A. (1891a).** Report upon the Annelida Polychaeta of Beaufort, North Carolina. *Proceedings of the United States National Museum* 14 (852) : 277-302.
- Andrews, E. A. (1891b).** A commensal annelid. *American Naturalist* 25 : 25-35.
- Anger, K. (1977).** Benthic invertebrates as indicators of organic pollution in the western Baltic Sea. *International Revue der gesamten Hydrobiologie* 62 : 245-254.
- Anger, K. & K. K. C. Nair (1979).** Laboratory experiments on the larval development of *Hyas araneus* (Decapoda, Majidae). *Helgolaender wissenschaftliche meeresuntersuchungen* 32 : 36-54.

- Anger, K., V. Anger & E. Hagmeier (1986).** Laboratory studies on larval growth of *Polydora ligni*, *Polydora ciliata*, and *Pygospio elegans* (Polychaeta, Spionidae). *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 40 : 377-395.
- Angulo, R., A. Campoy & M. Ibáñez (1978).** Ecologia de la costa guipuzcoana I. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches Scientifiques Biarritz* 12 : 157-184.
- Ankel, W. F. (1936).** *Die tierwelt der Nord- und Ostsee* 9 : 219-220.
- Annenkova, N. P. (1931).** Die Polychaeten in den sammlungen der Jakutischen Expedition der Akademie der Wissenschaften der USSR. *Zoologischer Anzeiger* 95 : 203-205.
- Annenkova, N. P. (1932).** The Polychaete fauna of the Laptev Sea. *Issledovaniya Morei SSSR* 15 : 133-139.
- Annenkova, N. P. (1934).** Kurze übersicht der Polychaeten der litoralzone der Bering-Insel (Kommador-Inseln) nebst beschreibung neuer arten. *Zoologischer Anzeiger* 106 : 322-331.
- Annenkova, N. P. (1937).** Polychaete fauna of the northern part of the Japan Sea. *Issledovaniya fauny morei, Zoologicheskii Institut Akademii Nauk USSR* 23 : 139-216.
- Annenkova, N. P. (1938).** Polychaeta of the North Japan Sea and their horizontal and vertical distribution. Hydrobiol. Exped. U.S.S.R. in 1934 to the Japan Sea. *Trudy D.-V. Filial Akad Nauk SSSR* 1938 : 81-230.
- Anonyme (1971).** A list of the flora and fauna of the Possjet Bay of the Sea of Japan. *Issledovaniâ fauny morej* 8 : 302-319.
- Armonies, W. (2000).** On the spatial scale needed for benthos community monitoring in the coastal North Sea. *Journal of Sea Research* 43 : 121-133.
- Arvanitidis, C. (2000).** Polychaete fauna of the Aegean Sea : inventory and new information. *Bulletin of Marine Science* 66 : 73-96.
- Audemard, C., A. Barnaud, C. M. Collins, F. Le Roux, P.-G. Sauriau, C. Coustau, P. Blachier & F. C. J. Berthe (2001).** Claire ponds as an experimental model for *Marteilia refringens* life-cycle studies: new perspectives. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 257 : 87-108.
- Augener, H. (1914).** Polychaeta. II : Sedentaria. in Die fauna Südwest-Australiens. Ergebnisse der Hamburger südwest-australischen Forschungsreise 1905. W. Michaelsen & R. Hartmeyer (Ed.). *Gustav Fischer, Jena* : 1-72.
- Augener, H. (1918).** Polychaeta. *Beitrage zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas* 2 : 67-625.
- Augener, H. (1922).** Litorale Polychaeten von Juan Fernandez. in The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island. C. Skottsberg (Ed.). *Uppsala* : 161-218.

- Augener, H. (1923).** Polychaeten von den Auckland- und Campbell-Inseln. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København* 75 : 1-115.
- Augener, H. (1926a).** Ceylon-Polychäten (Fauna et Anatomia ceylanica, IV, Nr. 2). *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft* 62 : 435-472.
- Augener, H. (1926b).** Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. XXXIV. Polychaeta III. Polychaeten von Neuseeland. II. Sedentaria. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København* 81 : 157-294.
- Augener, H. (1939).** Beitrag zur Polychaetenfauna der Ostsee. *Kieler Meeresforsch* 3 : 133-147.
- Bagaveeva, E. V. (1981).** Polychaetes *Hydroides elegans* and *Polydora limicola* in the fouling communities of the Sea of Japan. in Fouling and biocorrosion in water environment. Nauka (Ed.). *Moscow* : 13-17.
- Bagaveeva, E. V. (1983).** Fauna i raspredelenie mnogoshchetinkovykn chervei obrastaniya v severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya. *Candidate of Science Dissertation (Biology), Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences.* Vladivostok.
- Bagaveeva, E. V. & A. Y. Zvyagintsev (2000).** The introduction of Polychaetes *Hydroides elegans* (Haswell), *Polydora limicola* Annenkova, and *Pseudopotamilla ocellata* Moore to the Northwestern Part of the East Sea. *Ocean Research* 22 : 25-36.
- Bailey-Brock, J. H. (1979).** Sediment trapping by Chaetopterid Polychaetes on a Hawaiian fringing reef. *Journal of Marine Research* 37 : 643-656.
- Bailey-Brock, J. H. (1990).** *Polydora nuchalis* (Polychaeta: Spionidae), a new Hawaiian record from aquaculture ponds. *Pacific Science* 44 : 81-87.
- Bailey-Brock, J. H., B. A. Trez & L. A. Ward (1991).** Polydorid species from sewerage outfalls and aquaculture ponds on Oahu, Hawaii. *Bulletin of Marine Science* 48 : 584.
- Bailey-Brock, J. H. (2000).** A new record of the polychaete *Boccardia proboscidea* (family spionidae), imported to Hawai'i with oysters. *Pacific Science* 54 : 27-30.
- Banse, K. (1972).** On some species of Phyllodocidae, Syllidae, Nephtyidae, Goniadidae, Apistobranchidae, and Spionidae (Polychaeta) from the Northeast Pacific Ocean. *Pacific Science* 26 : 191-222.
- Banse, K. (1986).** Vertical distribution and horizontal transport of planktonic larvae of echinoderms and benthic Polychaetes in an open coastal sea. *Bulletin of Marine Science* 39 : 162-175.
- Barthelemy, G. (1991).** Les principaux prédateurs et compétiteurs de la conchyliculture. *Rapport pour le CIC Section Régionale de Bretagne Sud, IFREMER.* La Trinité-sur-mer : 22 p.

- Basilio, C. D., J. I. Canete & N. Rozbaczylo (1995).** *Polydora* sp. (Spionidae), un Poliqueto perforador de las valvas del ostion *Argopecten purpuratus* (Bivalvia: Pectinidae) en Bahía Tongoy, Chile. *Revista de Biología Marina* 30 : 71-77.
- Basson, M., A. A. Rosenberg & J. R. Beddington (1988).** The accuracy and reliability of two new methods for estimating growth parameters from length-frequency data. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 44 : 277-285.
- Baxter, J. M. (1984).** The incidence of *Polydora ciliata* and *Cliona celata* boring the shell of *Patella vulgata* in Orkney. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 64 : 728-729.
- Beauchamp, P. d. (1914).** Les grèves de Roscoff. *Paris* : 270 p.
- Beauchamp, P. d. & J. Sachs (1914).** Esquisse d'une monographie bionomique de la plage de Terenez. *Mémoires de la Société zoologique de France* 26 : 197-237.
- Belan, T. A. (1999).** A preliminary study of the benthic macrofauna ecology in the area between Tumangang (Tumen) River mouth and Furugelm Island in 1996. *Ocean Research* 21 : 1-11.
- Bell, S. S. & L. D. Coen (1982).** Investigations on epibenthic meiofauna - I. abundances on and repopulation of the tube-caps of *Diopatra cuprea* (Polychaeta : Onuphidae) in a subtropical system. *Marine Biology* 67 : 303-309.
- Bell, S. S. & D. J. Devlin (1983).** Short-term macrofaunal recolonization of sediment and epibenthic habitats in Tampa Bay, Florida. *Bulletin of Marine Science* 33 : 102-108.
- Bellan, G. (1960).** 2. Annélides Polychètes. in Résultats scientifiques de la Campagne N.R.P. Faial dans les eaux cotières du Portugal (1957). M. Ruivo (Ed.). *Gabinete de Estudos das Pescas, Lisboa* : 1-31.
- Bellan, G. (1961).** Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la région de Luc-sur-mer. *Bulletin de la Société Linéenne de Normandie* 10 : 87-100.
- Bellan, G. (1969).** Polychètes des horizons supérieurs de l'étage infralittoral rocheux dans la région provençale. *Téthys* 1 : 349-366.
- Bellan, G. (1975).** Polychètes (Serpulidae exclues) des Terres Australes et Antarctiques Françaises. 2. Récoltes J. C. Hureau et P. M. Arnaud aux Iles Kerguelen. *Téthys* 6 : 779-798.
- Bellan-Santini, D. (1963).** Comparaison sommaire de quelques peuplements rocheux de l'infralittoral supérieur en Manche et en Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume. Bulletin* 30 : 43-75.
- Bénard, F. (1960).** La faune associée au *Lithophyllum incrustans* Phyl. des cuvettes de la région de Roscoff. *Cahiers de Biologie Marine* 1 : 89-102.

- Benham, W. B. (1909).** Report on the Polychaeta. *The subantarctic Islands of New Zealand* 1 : 236-250.
- Berge, J. A. (1990).** Macrofauna recolonization of subtidal sediments. Experimental studies on defaunated sediment contaminated with crude oil in two Norwegian fjords with unequal eutrophication status. 1. Community responses. *Marine Ecology Progress Series* 66 : 103-115.
- Bergman, K. M., R. W. Elner & M. J. Risk (1982).** The influence of *Polydora websteri* borings on the strength of the shell of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Canadian Journal of Zoology* 60 : 2251-2256.
- Berkeley, C. (1968).** A checklist of Polychaeta recorded from British Columbia since 1923, with references to name changes, descriptions, and synonyms. II. Sedentaria. *Canadian Journal of Zoology* 46 : 557-567.
- Berkeley, E. (1927).** Polychaetous annelids from the Nanaimo district. Part 3. Leodicidae to Spionidae. *Contributions to Canadian Biology and Fisheries* 3 : 407-422.
- Berkeley, E. & C. Berkeley (1936).** Notes on Polychaeta from the coast of western Canada. 1. Spionidae. *Annals and Magazine of Natural History* 18 : 468-477.
- Berkeley, E. & C. Berkeley (1943).** Biological and oceanographical conditions in Hudson Bay. II. Polychaeta from Hudson Bay. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 6 : 129-132.
- Berkeley, E. & C. Berkeley (1950).** Notes on Polychaeta from the coast of western Canada. IV. Polychaeta Sedentaria. *Annals and Magazine of Natural History* 3 : 50-69.
- Berkeley, E. & C. Berkeley (1952).** Annelida. Polychaeta Sedentaria. *Canadian Pacific Fauna, Fisheries Research Board of Canada* 9b : 1-139.
- Berkeley, E. & C. Berkeley (1954).** Additions to the Polychaete fauna of Canada, with comments on some older records. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 11 : 454-471.
- Berkeley, E. & C. Berkeley (1956a).** A new species and two new records of Polychaeta from Eastern Canada. *Canadian Journal of Zoology* 34 : 267-271.
- Berkeley, E. & C. Berkeley (1956b).** On a collection of polychaetous annelids from Northern Banks Island from South Beaufort Sea, and from Northwest Alaska together with some new records from the east coast of Canada. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 13 : 233-246.
- Bertran, C. E. (1989).** Zonacion y dinamica temporal de la macroinfauna intermareal en el estuario del Rio Lingue (Valdivia, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 62 : 19-32.
- Bhaud, M. R. (2000a).** Some examples of the contribution of planktonic larval stages to the biology and ecology of Polychaetes. *Bulletin of Marine Science* 67 : 345-358.

- Bhaud, M. R. (2000b).** The sibling species problem: a morphological, ecological and genetic approach using polychaete worms: present knowledge on the *Spiochaetopterus* species-complex. *Rapport de synthèse, INTAS*. Laboratoire Arago : 26 p.
- Bick, A. (2001).** The morphology and ecology of *Dipolydora armata* (Polychaeta, Spionidae) from the western Mediterranean Sea. *Acta Zoologica (Stockholm)* 82 : 177-187.
- Bilyard, G. R. & A. G. Carey, Jr. (1980).** Zoogeography of western Beaufort Sea Polychaeta (Annelida). *Sarsia* 65 : 19-26.
- Binder, H. (2002).** Bohrspuren an Molluskenschalen aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens (Untermiozan ; Niederosterreich). *Beitraege zur Palaeontologie* 27 : 419-425.
- Blake, J. A. (1966).** On *Boccardia hamata* (Webster), new combination (Polychaeta, Spionidae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 65 : 176-184.
- Blake, J. A. (1969a).** Reproduction and larval development of *Polydora* from northern New England (Polychaeta: Spionidae). *Ophelia* 7 : 1-63.
- Blake, J. A. (1969b).** Systematics and ecology of shell-boring Polychaetes from New England. *American Zoologist* 9 : 813-820.
- Blake, J. A. (1971).** Revision of the genus *Polydora* from the east coast of North America (Polychaeta: Spionidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 75 : 1-32.
- Blake, J. A. & K. H. Woodwick (1971).** A review of the genus *Boccardia* Carazzi (Polychaeta Spionidae) with description of two new species. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 70 : 31-42.
- Blake, J. A. & K. H. Woodwick (1972).** New species of *Polydora* (Polychaeta : Spionidae) from the coast of California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 70 : 72-79.
- Blake, J. A. & J. W. Evans (1973).** *Polydora* and related genera as borers in mollusk shells and other calcareous substrates (Polychaeta : Spionidae). *The Veliger* 15 : 235-249.
- Blake, J. A. & K. H. Woodwick (1975).** Reproduction and larval development of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Okuda) and *Pseudopolydora kempfi* (Southern) (Polychaeta: Spionidae). *Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory, Woods Hole* 149 : 109-127.
- Blake, J. A. & K. H. Woodwick (1976).** A new species of *Boccardia* (Polychaeta: Spionidae) from two freshwater lakes in southeastern Australia. *Records of the Australian Museum* 30 : 123-128.
- Blake, J. A. & J. D. Kudenov (1978).** The Spionidae (Polychaeta) from southeastern Australia and adjacent areas with a revision of the genera. *Memoirs of the National Museum of Victoria* 39 : 171-280.

- Blake, J. A. (1979a).** Four new species of *Carazziella* (Polychaeta: Spionidae) from North and South America, with a redescription of two previously described forms. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 92 : 466-481.
- Blake, J. A. (1979b).** Revision of some polydorids (Polychaeta: Spionidae) described and recorded from British Columbia by Edith and Cyril Berkeley. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 92 : 606-617.
- Blake, J. A. (1980).** *Polydora* and *Boccardia* species (Polychaete: Spionidae) from Western Mexico, chiefly from calcareous habitats. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 93 : 947-962.
- Blake, J. A. (1981).** A new coralline boring species of *Polydora* (Polychaeta : Spionidae) from northern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 80 : 32-35.
- Blake, J. A. & J. D. Kudenov (1981a).** Larval development, larval nutrition and growth for two *Boccardia* species (Polychaeta: Spionidae) from Victoria, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 6 : 175-182.
- Blake, J. A. & K. H. Woodwick (1981b).** The morphology of *Tripolydora spinosa* Woodwick (Polychaeta: Spionidae): an application of the scanning electron microscope to Polychaete systematics. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94 : 352-362.
- Blake, J. A. (1983).** Polychaetes of the family Spionidae from South America, Antarctica and adjacent seas and islands. *Biology of the Antarctic Seas XIV Antarctic Research Series* 39 : 205-288.
- Blake, J. A. (1984).** Four new species of Spionidae (Polychaeta) from New Zealand, with comments on a syntype of *Spio aequalis* Ehlers from Chatham Island. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 97 : 148-159.
- Blake, J. A. (1986).** A new species of *Boccardia* (Polychaeta : Spionidae) from the Galapagos Islands and a redescription of *Boccardia basilaria* Hartman from Southern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 85 : 16-21.
- Blake, J. A. & N. J. Maciolek (1987).** A redescription of *Polydora cornuta* Bosc (Polychaeta: Spionidae) and designation of a neotype. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 7 : 11-15.
- Blake, J. A. (1996).** Family Spionidae Grube, 1850. Including a review of the genera and species from California and a revision of the genus *Polydora* Bosc, 1802. in Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and the western Santa Barbara Channel. Volume 6 - The Annelida. Part 3 - Polychaeta : Orbiniidae to Cossuridae. J. A. Blake, B. Hilbig & P. H. Scott (Ed.). *Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara* : 81-223.

- Blake, J. A. & P. L. Arnofsky (1998).** Systematics and phylogeny of the spioniform Polychaeta. Sixth International Polychaete Conference, Curitiba, Brésil (2-7 août 1998).
- Blake, J. A. (1999).** Shellfish culture as a vector for biological invasions. Poster, *MITSG (Massachusetts Institute of Technology Sea Grant College) Program 20-2*.
- Blake, J. A. & P. L. Arnofsky (1999).** Reproduction and larval development of the spioniform Polychaeta with application to systematics and phylogeny. *Hydrobiologia* 402 : 57-106.
- Blanc, A. (1970).** Rapport sur la situation de l'ostréiculture au seuil du III^e plan, et sur l'huître des palétuviers. *Rapport du Ministère du Développement rural, République du Sénégal*. Dakar : 31 p.
- Bland, B. H., G. Evans, R. Goldring, A. E. Maurant, J. T. Renouf & A. D. Squire (1987).** Supposed Precambrian trace fossils from Jersey, Channel Islands. *Geological Magazine* 124 : 173.
- Bligh, E. G. & W. F. Dyer (1959).** A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology* 37 : 911-917.
- Bodo, F. (1963).** Variations saisonnières du zooplancton de la région de Roscoff (1962-1963) (étude des Crustacés exceptée). *Thèse, non publiée*.
- Boekschoten, G. J. (1967).** Paleoecology of some Mollusca from the Tielrode Sands (Pliocene, Belgium). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 3 : 311-362.
- Boesch, D. F. (1973).** Classification and community structure of macrobenthos in the Hampton Roads area, Virginia. *Marine Biology* 21 : 226-244.
- Bolivar, G. A. & P. da Cunha Lana (1987).** Spionidae (Annelida: Polychaeta) do litoral do estado do Parana. *Neritica* 2 : 107-148.
- Bone, D. & J. M. Vieitez (2002).** Spionidae (Annelida : Polychaeta) from the Parque Nacional Morrocoy, Falcon, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 50 : 69-75.
- Borja, A., J. Franco & V. Pérez (2000).** A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within european estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin* 40 : 1100-1114.
- Bosc, L. A. G. (1802).** Histoire naturelle des Vers, contenant leur description et leurs moeurs ; avec figures dessinées d'après nature. *Paris* : 324 p.
- Boscolo, R. & O. Giovanardi (2002).** *Polydora ciliata* shell infestation in *Tapes philippinarum* Manila clam held out of the substrate in the Adriatic sea, Italy. *Journal of Invertebrate Pathology* 79 : 197-198.
- Bowen, B., T. Ward, A. Butler, P. Cosser, N. Holmes, D. Staples, L. Zann & A. Haines (1996).** Estuaries and the Sea (Chapter 8). in *Australia : State of the Environment*

1996. The State of the Environment Advisory Council (Ed.). *Commonwealth Minister for the Environment, Canberra* : 54.
- Bower, S. M. (1990).** Shellfish diseases on the west coast of Canada. *Bulletin of the Aquaculture Association of Canada* 90 : 1922.
- Bower, S. M., J. Blackburn, G. R. Meyer & D. J. H. Nishimura (1992).** Diseases of cultured Japanese scallops (*Patinopecten yessoensis*) in British Columbia, Canada. *Aquaculture* 107 : 201-210.
- Bower, S. M., S. E. McGladdery & I. M. Price (1994a).** Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish : shell-boring Polychaetes of mussels. <http://www-sci.pac.dfo-mpo.gc.ca/sealane/aquac/pages/sbpolyumu.htm>
- Bower, S. M., S. E. McGladdery & I. M. Price (1994b).** Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish : shell-boring Polychaetes of scallops. <http://www-sci.pac.dfo-mpo.gc.ca/sealane/aquac/pages/sbpsc.htm>
- Bower, S. M. (1995).** Parasitic diseases of shellfish. in Fish diseases and disorders. Volume 1: Protozoan and metazoan infections. P. T. K. Woo (Ed.). *CAB International, Oxon* : 673-728.
- Bower, S. M. (1997).** Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish : shell-boring Polychaetes of Abalone. <http://www-sci.pac.dfo-mpo.gc.ca/sealane/aquac/pages/sbpab.htm>
- Bower, S. M. (2001).** Synopsis of infectious diseases and parasites of commercially exploited shellfish : shell-boring Polychaetes of oysters. http://www-sci.pac.dfo-mpo.gc.ca/shelldis/pages/sbpoy_e.htm
- Braiko, V. D. (1982).** Interactions within *Balanus improvisus* populations in cenoses of fouling. *Zhurnal Obshchei Biologii* 43 : 419-425.
- Breen, J. P., E. L. Donaklson, M. Service & C. Vincent (1998).** Northern Ireland - Regional report of the national monitoring programme. *Rapport du Marine Pollution Monitoring Management Group, IRTU (Industrial Research & Technology Unit) - DANI (Department of Agriculture for Northern Ireland) - EHS (Environment and Heritage Service)*. Belfast : 56 p.
- Breese, W. P. & F. D. Phibbs (1972).** Ingestion of bivalve molluscan larvae by the Polychaete Annelid *Polydora ligni*. *The Veliger* 14 : 274.
- Brenchley, G. A. (1981).** Disturbance and community structure: and experimental study of bioturbation in marine soft-bottom environments. *Journal of Marine Research* 39 : 767-790.
- Britaev, T. A. & A. V. Rzhavskij (1985).** On the fauna of polydorids (Polychaeta, Spionidae) from the Sea of Japan. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody Otdel Biologicheskii* 90 : 45-50.

- Bromley, R. G. (1996).** Trace fossils. Biology, taphonomy and applications. Second edition. *Chapman and Hall, London* : 361 p.
- Brosse, L., M. Lepage & P. Dumont (2000a).** First results on the diet of the young Atlantic sturgeon *Acipenser sturio* L., 1758 in the Gironde estuary. *Boletin del Instituto Espanol de Oceanografia* 16 : 75-80.
- Brosse, L., E. Rochard, P. Dumont & M. Lepage (2000b).** Premiers résultats sur l'alimentation de l'esturgeon européen, *Acipenser sturio*, dans l'estuaire de la Gironde. Comparaison avec la faune benthique. *Cybium* 24 : 49-61.
- Buyanovsky, A. I. & E. V. Solohina (1992).** Molluscan larvae as prey of the nectochaetan larvae of *Polydora limicola* (Annenkova). *Journal of Molluscan Studies* 58 : 79-80.
- Buzhinskaja, G. N. (1971).** New and interesting species of polychaete worms of the Possjet Bay of the Sea of Japan. *Issledovanie fauna morei, Institut Hydrographique* 8 : 123-145.
- Buzhinskaja, G. N. (1985).** Polychaeta of the shelf off south Sakhalin and their ecology. *Issledovaniya Fauny Morei* 30 : 72-224.
- Cabioch, L., J.-P. L'Hardy & F. Rullier (1968).** Annélides. Inventaire de la faune marine de Roscoff (9). *Editions de la Station Biologique de Roscoff, Roscoff* : 98 p.
- Caceres-Martinez, J., P. Macias-Montes de Oca & R. Vasquez-Yeomans (1998).** *Polydora* sp. infestation and health of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* cultured in Baja California, NW Mexico. *Journal of Shellfish Research* 17 : 259-264.
- Caceres-Martinez, J., G. Dalila Tinoco, M. Linne Unzueta Bustamante & I. Mendez Gomez-Humaran (1999).** Relationship between the burrowing worm *Polydora* sp. and the black clam *Chione fluctifraga* Showerby. *Journal of Shellfish Research* 18 : 85-89.
- Calder, D. R. (1966).** Ecology of marine invertebrate fouling organisms in Hampton Roads, Virginia. *Thèse, College of William and Mary* : 66 p.
- Calderon-Aguilera, L. E. (1992).** Analisis de la infauna bentica de Bahia de San Quintin, Baja California, con enfasis en su utilidad en la evaluacion de impacto ambiental. *Ciencias Marinas* 18 : 27-46.
- Calvo, G. W., M. W. Luckenbach, S. K. Allen & E. M. Burreson (1999).** Comparative field study of *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) in relation to salinity in Virginia. *Journal of Shellfish Research* 18 : 465-473.
- Calvo, G. W., M. W. Luckenbach, S. K. Allen & E. M. Burreson (2000a).** A comparative field study of *Crassostrea ariakensis* and *Crassostrea virginica* in relation to salinity in Virginia. *Special report in applied marine science and Ocean Engineering* 360 : 25.

- Calvo, G. W., M. W. Luckenbach, S. K. Allen & E. M. Burreson (2000b).** A comparative field study of *Crassostrea ariakensis* (Fujita 1913) and *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) in relation to salinity in Virginia. *Journal of Shellfish Research* 20 : 221-229.
- Cameron, B. (1969).** Paleozoic shell-boring annelids and their trace fossils. *American Zoologist* 9 : 689-703.
- Campbell, M. A. (1955).** Asexual reproduction and larval development in *Polydora tetrabranchia* Hartman. *Thèse, Duke University* : 67 p.
- Campoy, A. & R. Jordana (1978).** Contribución a la fauna de Anélidos Poliquetos de las costas españolas : nota sobre una relación de especies capturadas en Blanes (Gerona) y Aguilas (Murcia). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 76 : 49-56.
- Cantone, G. (1987).** Recherche sul litorale della Somalia. Popolamento polichetologico delle coste Somale. *Italian Journal of Zoology* 7 : 73-85.
- Carazzi, D. (1893).** Revisione del genere *Polydora* Bosc e cenni su due specie che vivono sulle ostriche. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel* 11 : 4-45.
- Carlton, J., C. Haugen, J. Pearse, M. Silberstein & P. Slattery (1996).** Exotic species of the Monterey Bay national marine sanctuary.
<http://bonita.mbnms.nos.noaa.gov/sitechar/spex.html>
- Carlton, J. T. (1979).** History, biogeography, and ecology of the introduced marine and estuarine invertebrates of the Pacific coast of North America. *Thèse, University of California* : 904 p.
- Carrasco, F. D. (1974).** Spionidae (Polychaeta) provenientes de la Bahía de Concepción y lugares adyacentes. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 48 : 185-201.
- Carrasco, F. D. (1976).** Larvas de la familia Spionidae (Polychaeta) en el plancton de la Bahía de Concepción, Chile. *Gayana Zoología* 38 : 1-63.
- Carrer, S. & S. Opitz (1999).** Trophic network model of a shallow water area in the northern part of the Lagoon of Venice. *Ecological Modelling* 124 : 193-219.
- Carriker, M. R. (1969).** Excavation of boreholes by the gastropod, *Urosalpinx* : an analysis by light and scanning electron microscopy. *American Zoologist* 9 : 917-933.
- Carus, J. V. (1885).** Prodromus faunae mediterraneae sive descriptio animalium Maris Mediterranei incolarum quam comparata silva rerum quatenus innotiuit adiectis et nominibus vulgaribus eorumque auctoribus in commodum zoologorum. *Stuttgart* : 525 p.
- Casanova, L. (1952).** Sur le développement de *Polydora antennata* (Claparède). *Archives de zoologie expérimentale et générale* 89 : 95-101.

- Castillo, G. C., H. W. Li & P. A. Rossignol (2000).** Absence of overall feedback in a benthic estuarine community : a system potentially buffered from impacts of biological invasions. *Estuaries* 23 : 275-291.
- Catherine, M., D. Blateau, J. Mazurie & C. Le Bec (1990).** Anomalies des coquilles d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* observées sur le littoral français en mai-juin 1989 dues au ver *Polydora* et aux peintures antisalissures. *Equinoxe* 31 : 24-32.
- Catherine, M., F. Dumont, C. Menanteau & A. Pezeron (1996).** Anomalies des coquilles d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* dues à *Polydora sp.*, observées sur les traicts de Pen Bé et de Mesquer (Loire-Atlantique) de 1988 à 1989. *Rapport interne de la DEL, IFREMER*. Nantes : 47 p.
- Chapman, P. M. & R. O. Brinkhurst (1981).** Seasonal changes in interstitial salinities and seasonal movements of subtidal benthic invertebrates in the Fraser River Estuary, B.C. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 12 : 49-66.
- Chlebovitch, V. V. (1959).** Species of Polychaeta worms from the Kurile Islands, which are new or recorded for the first time in the USSR fauna. *Zoologicheskii zhurnal* 38 : 167-181.
- Claparède, É. de (1862).** Études anatomiques sur les annélides, turbellariés, opalines, et grégarines, observés dans les Hébrides. *Mémoires de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève* 16 : 71-164.
- Claparède, É. de (1863).** Beobachtungen über anatomie und entwicklungsgeschichte wirbelloser thiere an der küste von Normandie angestellt. *W. Engelmann, Leipzig* : 120 p.
- Claparède, É. de (1868).** Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. *Mémoires de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève* 19 : 313-584.
- Claparède, É. de (1870a).** Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Seconde partie. Annélides sédentaires. *Mémoires de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève* 20 : 1-225.
- Claparède, É. de (1870b).** Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Supplément. *Mémoires de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève* 20 : 365-542.
- Clark, R. B. (1956).** *Capitella capitata* as a commensal, with a bibliography of parasitism and commensalism in the Polychaetes. *Annals and Magazine of Natural History* 12 : 433-448.
- Clavier, J. & O. Richard (1985).** Etudes sur les ormeaux dans la région de Saint-Malo. *Rapport de synthèse & bibliographie indexée, Association pour la mise en valeur du littoral de la côte d'Emeraude*. Laboratoire Maritime de Dinard : 285 p.
- Clavier, J. (1989).** Infestation of *Haliotis tuberculata* shells by *Cliona celata* and *Polydora* species. Abalone of the world, biology, fisheries and culture - supplementary papers.

Proceedings of the 1st international symposium on abalone, La Pez, Mexico (21-25 Novembre 1989).

- Clavier, J. (1992).** Infestation of *Haliotis tuberculata* shells by *Cliona celata* and *Polydora* species. *South Australia Department of Fisheries Fisheries Research Paper* 24 : 16-20.
- Cobb, W. R. (1969).** Penetration of calcium carbonate substrates by the boring sponge, *Cliona*. *American Zoologist* 9 : 783-790.
- CODIS - Continental Oceanographic Data Information System (1994).** Fraser River basin benthic invertebrates catalogue. *Rapport préparé pour le Plan Vert du Canada, Environment Canada*. Vancouver : 109 p.
- Cognetti, G. & F. Maltagliati (2000).** Biodiversity and adaptive mechanisms in Brackish Water fauna. *Marine Pollution Bulletin* 40 : 7-14.
- Cohen, A. N. (1998).** Ships' ballast water and the introduction of exotic organisms into the San Francisco Estuary: Current status of the problem and options for management. *Rapport, San Francisco Estuary Institute*. Richmond : 97 p.
- Cohen, B. F., M. A. McArthur & G. D. Parry (2001).** Exotic marine pests in the Port of Melbourne, Victoria. *Rapport, Marine and Freshwater Resources Institute*. Queenscliff : 69 p.
- Collin, F., J.-P. Gimazane & P. Lubet (1989).** Recherches sur les parasites commensaux et compétiteurs alimentaires des élevages conchylicoles. *Rapport préparé pour le CIC, Section Régionale Normandie - Mer du Nord, Laboratoire de zoologie, IBBA, Université de Caen*. Caen : 28 p.
- Collin, F., J.-P. Gimazane & P. Lubet (1990).** Recherches sur la conchyliculture : problème du *Polydora*, verdissement des huîtres, élevage des palourdes (rapport 1990). *Rapport préparé pour le CIC, Section Régionale Normandie - Mer du Nord, Laboratoire de zoologie, IBBA, Université de Caen*. Caen : 28 p.
- Comps, M., C. Herbaut, A. Fougerouse & F. Laporte (2001).** Progress in pathological characterization of Syndrome 85 in the black-lip pearl oyster *Pinctada margaritifera*. *Aquatic Living Resources* 14 : 195-202.
- Cornette, F., J. Kopp, M. Ropert & E. Legagneur (2000).** Ifremer's first observations of *Polydora* sp. infestations on oysters (*Crassostrea gigas*) reared on the Baie des Veys (Normandy, France). in Abstracts of contributions presented at the International Conference Aqua 2000, Nice, France, May 2-6, 2000. European Aquaculture Society (Ed.). *Special publication, Nice* : 143.
- Cory, R. L. (1967).** Epifauna of the Patuxent River Estuary, Maryland, for 1963 and 1964. *Chesapeake Science* 8 : 71-89.
- Cowles, R. P. (1931).** A biological study of the offshore waters of the Chesapeake Bay. *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries* 46 : 277-381.

- Craig, A. K., S. Dobkin, R. B. Grimm & J. B. Davidson (1969).** The gastropod, *Siphonaria pectinata* : a factor in destruction of beach rock. *American Zoologist* 9 : 895-901.
- Crippen, R. W. & D. J. Reish (1969).** An ecological study of the polychaetous annelids associated with fouling material in Los Angeles Harbor with particular reference to pollution. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 68 : 170-187.
- Crooks, J. A. & H. S. Khim (1999).** Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 240 : 53-75.
- Crothers, J. H. (1981).** Invertebrates : marine fauna. in Steep Holm, a survey. J. H. Crothers (Ed.). *Somerset Archaeological and Natural History Society, Taunton* : 79-81.
- Crowley, M. (1972).** The parasitology of Irish mussels (*Mytilus edulis*). *International Council for the Exploration of the Sea (C.M. Papers and Reports)* K8 : 12.
- Cuadras, J. & F. Pereira (1977).** Invertebrates associated with *Dardanus arrosor* (Anomura, Diogenidae). *Vie et Milieu* 27 : 301-310.
- Cummings, V. J., R. D. Pridmore, S. F. Thrush & J. E. Hewitt (1996).** Effect of the spionid polychaete *Boccardia syrtis* on the distribution and survival of juvenile *Macomona liliana* (Bivalvia: Tellinacea). *Marine Biology* 126 : 91-98.
- Cunningham, J. T. & G. A. Ramage (1888).** The Polychaeta sedentaria of the Firth of Forth. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 33 : 635-684.
- Curtis, M. A. (1979).** A list of benthic polychaetes from Godhavn, west Greenland, with remarks on new records for Greenland. *Astarte* 12 : 1-3.
- Czerniavsky, V. (1881).** Materialia ad zoographiam Ponticam comparatam. Fasc. III Vermes. *Bulletin de la Société Impériale des naturalistes de Moscou* 55 : 211-363.
- Dale, J. (1982).** Physical and biological zonation of subarctic tidal flats at Frobisher Bay, South-east Baffin Island. *Thèse, McMaster University* (non publiée).
- Daro, M. H. & P. Polk (1973).** The autoecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast. *Netherlands Journal of Sea Research* 6 : 130-140.
- Daro, M.-H. (1970).** L'association des Amphipodes et des *Polydora ciliata* à la côte belge. *Netherlands Journal of Sea Research* 5 : 96-100.
- Dauer, D. M. (1974).** Polychaete fauna associated with Gulf of Mexico sponges. *Florida Scientist* 36 : 192-196.
- Dauer, D. M., C. A. Maybury & R. M. Ewing (1981).** Feeding behavior and general ecology of several Spionid Polychaetes from the Chesapeake Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 54 : 21-38.

- Dauer, D. M. (1984).** High resilience to disturbance of an estuarine Polychaete community. *Bulletin of Marine Science* 34 : 170-174.
- Dauer, D. M. (1987).** Systematic significance of the morphology of Spionid Polychaete palps. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 7 : 41-45.
- Dauer, D. M. (1991).** Functional morphology and feeding behavior of *Polydora commensalis* (Polychaeta : Spionidae). *Ophelia* supplement 5 (Systematics, Biology and Morphology of World Polychaeta) : 607-614.
- Dauer, D. M. (2000).** Functional morphology and feeding behavior of *Spio setosa* (Polychaeta : Spionidae). *Bulletin of Marine Science* 67 : 269-275.
- Dauvin, J. C., G. Boucher & Y. Craignou (1983).** Sur une prolifération de *Polydora antennata* var. *pulchra* au cours de l'été 1982. *Travaux de la Station Biologique de Roscoff* 29 : 9-11.
- Dauvin, J.-C. (1989).** La méiofaune temporaire d'un peuplement subtidal de sédiment fin de la Manche Occidentale. Echantillonnage, composition qualitative et quantitative. *Annales de l'Institut Océanographique* 65 : 37-55.
- Dauvin, J.-C., J.-M. Dewarumez & F. Gentil (2003).** Liste actualisée des espèces d'Annélides Polychètes présentes en Manche. *Cahiers de Biologie Marine* 44 : 67-95.
- Davis, J. D. (1967).** *Polydora* infestation of arctic wedge clams : a pattern of selective attack. *Proceedings of the National Shellfish Association* 57 : 67-72.
- Davis, J. D. (1969).** *Polydora* infestation of *Mercenaria mercenaria*. *Nautilus* 83 : 74.
- Day, J. H. (1954).** The Polychaeta of Tristan da Cunha. *Results of the Norwegian Scientific Expedition to Tristan da Cunha, 1937-1938* 29 : 1-35.
- Day, J. H. (1955).** The Polychaeta of South Africa. Sedentary species from Cape shores and estuaries. *Journal of the Linnean Society of London* 42 (287) : 407-452.
- Day, J. H. & J. F. C. Morgan (1956).** The ecology of South African estuaries. Part 7. The biology of Durban Bay. *Annals of the Natal Museum* 13 : 259-312.
- Day, J. H. (1957).** The Polychaete fauna of South Africa. Part 4. New species and records from Natal and Mozambique. *Annals of the Natal Museum* 14 : 59-129.
- Day, J. H. (1961).** The Polychaete fauna of South Africa. Part 6. Sedentary species dredged off Cape coasts with a few new records from the shore. *Journal of the Linnean Society of London* 44 (299) : 463-560.
- Day, J. H. (1963a).** The Polychaete fauna of South Africa. Part 8 : New species and records from grab samples and dredgings. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 10 : 384-445.

- Day, J. H. (1963b).** The Polychaete fauna of South Africa. Part 7 : Species from depths between 1,000 and 3,330 meters west of Cape Town. *Annals of the South African Museum* 46 : 353-371.
- Day, J. H. (1967).** A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2 : Sedentaria. *The British Museum (Natural History)* 656 : 459-878.
- Day, J. H. (1973a).** Polychaeta collected by U.D. Gaikwad at Ratnagiri, south of Bombay. *Zoological Journal of the Linnean Society, London* 52 : 337-361.
- Day, J. H. (1973b).** New polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina. *NOAA Technical Report NMFS, CIRC* 375 : 1-140.
- Day, J. H. (1975).** Zooplancton de la région de Nosy-Bé. X. The biology of planktonic Polychaeta near Nosy-Bé, Madagascar. *Cahiers ORSTOM. Série Océanographie* 13 : 197-216.
- Day, R. L. & J. A. Blake (1979).** Reproduction and larval development of *Polydora giardi* Mesnil (Polychaeta: Spionidae). *Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory, Woods Hole* 156 : 20-30.
- De Vlas, J. (1979).** Secondary production by tail regeneration in a tidal flat population of lugworms (*Arenicola marina*) cropped by flat fish. *Netherlands Journal of Sea Research* 13 : 362-393.
- Dean, D. & H. H. Haskin (1964).** Benthic repopulation of the Raritan River Estuary following pollution abatement. *Limnology and Oceanography* 9 : 551-563.
- Dean, D. & J. A. Blake (1966).** Life-history of *Boccardia hamata* (Webster) on the east and west coasts of North America. *The Biological Bulletin* 130 : 316-330.
- Debrosse, G. A. & S. K. Allen, Jr. (1996).** The suitability of land-based evaluations of *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) as an indicator of performance in the field. *Journal of Shellfish Research* 15 : 291-295.
- DeCoursey, P. & W. Vernberg (1975).** The effect of dredging in a polluted estuary on the physiology of larval zooplankton. *Water Research* 9 : 149-154.
- Delcour, A. & J.-C. Meurice (1982).** Etude au microscope électronique à balayage du développement larvaire de *Polydora ciliata* (Johnston). *Cahiers de Biologie Marine* 23 : 9-20.
- Desbruyeres, D., A. Guille & JeaneteRamos (1972).** Bionomie benthique du plateau continental de la cote Catalane Espagnole. *Vie et Milieu* 23 : 335-366.
- Desprez, M. (1981).** Etude du macrozoobenthos intertidal de l'estuaire de La Seine. *Thèse, Université de Rouen* : 196 p.

- Diaz-Castaneda, V. (2000).** The early establishment and development of a Polychaete community settled on artificial substrata at Todos Santos Bay, Baja California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 67 : 321-335.
- Dinamani, P. (1986).** Potential disease causing organisms associated with mantle cavity of Pacific oyster *Crassostrea gigas* in northern New Zealand. *Diseases of Aquatic Organisms* 2 : 55-63.
- Dollfus, R. (1937).** Rapports écologiques et pseudo-commensalisme entre les huîtres des genres *Ostrea* et *Gryphaea* et les Annélides Polychètes. *Rapport du Laboratoire des pêches coloniales, Muséum National d'Histoire Naturelle*. Paris : 19 p.
- Dollfus, R. & F. Rullier (1965).** Nouveau microbiotope pour une polychète du genre *Polydora* : la cavité columellaire d'un gastropode du genre *Gibbula*. *Vie et Milieu* 16 : 231-232.
- Dollfus, R. P. (1921).** Résumé de nos principales connaissances pratiques sur les maladies et les ennemis des huîtres. *Office Scientifique des Pêches, Notes et Mémoires* 7.
- Dollfus, R. P. (1932).** Sur l'attaque de la coquille des bigorneaux *Littorina littorea* (L.) de Hollande par *Polydora*. *Revue des Travaux de l'Office des Pêches maritimes* 5 : 273-277.
- Dorsett, D. A. (1961a).** The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.). Tube-building and burrowing. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 41 : 577-590.
- Dorsett, D. A. (1961b).** The reproduction and maintenance of *Polydora ciliata* (Johnst.) at Whistable. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 41 : 383-396.
- Dos Santos, X. (2000).** Spatial distribution of Polychaeta in a soft-bottom community at Saco do Céu, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brazil. *Bulletin of Marine Science* 67 : 103-112.
- Duault, C., P. Gillet & P. G. Fleury (soumis).** Variations spatio-temporelles de l'infestation des huîtres creuses, *Crassostrea gigas*, par les vers du genre *Polydora* (annélides polychètes), dans le cadre du réseau IFREMER/REMORA. *Journal de Recherche Océanographique* (soumis) : 6 p.
- Dubois, M., K. A. Gilles, J. K. Hamilton, P. A. Rebers & F. Smith (1956).** Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry* 28 : 350-356.
- Duchêne, J.-C. (1984).** Reproductive biology of *Boccardia polybranchia* (Carazzi) in Kerguelen (Subantarctic Province). *Polar Biology* 2 : 251-257.
- Duchêne, J.-C. (1989).** Adelphophagie et biologie larvaire chez *Boccardia polybranchia* (Carazzi) (Annélide Polychète Spionidae) en province subantarctique. *Vie et Milieu* 39 : 143-152.

- Duchêne, J.-C. (2000).** Effects of poecilogony and delayed larval emission on recruitment of subantarctic population of *Boccardia polybranchia* (Polychaeta : Spionidae). *Bulletin of Marine Science* 67 : 311-319.
- Dumbauld, B. R., K. M. Brooks & M. H. Posey (2001).** Response of an estuarine benthic community to application of the pesticide carbaryl and cultivation of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in Willana Bay Washington. *Marine Pollution Bulletin* 42 : 826-844.
- Durkina, V. B. & A. A. Garkuska (2000).** Oogenesis in the Polychaete *Dipolydora commensalis*. *Russian Journal of Marine Biology* 26 : 439-444.
- Eaton, L. (2001).** Development and validation of biocriteria using benthic macroinvertebrates for North Carolina estuarine waters. *Marine Pollution Bulletin* 42 : 23-30.
- Eckman, J. E. (1979).** Small-scale patterns and processes in a soft- substratum, intertidal community. *Journal of Marine Research* 37 : 437-457.
- Edgar, G., N. S. Barrett, D. J. Graddon & P. R. Last (2000).** The conservation significance of estuaries : a classification of Tasmanian estuaries using ecological, physical and demographic attributes as a case study. *Biological Conservation* 92 : 383-397.
- Ehlers, E. (1901).** Die Polychaeten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. *Festschrift zur Feier des Hundertfuenfzigjaehrigen Bestehens des Koeniglichen Gesellschaft der Wissen- schaten zu Goettingen. Math.-Phy. Abhandlungen* 1901 : 1-232.
- Ehlers, E. (1905).** Neuseeländische Anneliden. *Abhandlung der Koeniglichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, Mathematische-Physikalische Klasse, neue Folge* 3 : 1-80.
- Ehlers, E. (1913).** Die Polychaeten - Sammlungen der deutschen Suedpolar - Expedition 1901-1903. *Deutsche Suedpolarexpedition* 13 : 397-598.
- Eiby-Jacobsen, D. & A. G. Soares (2000).** New records of *Scolelepis* (Polychaeta : Spionidae) from the sandy beaches of Madagascar, with the description of a new species. *Bulletin of Marine Science* 67 : 571-586.
- Eleftheriou, A. (1970).** Notes on the polychaete *Pseudopolydora pulchra* (Carazzi) from British waters. *Cahiers de Biologie Marine* 11 : 459-474.
- Eliason, A. (1920).** Polychaeta. Biologisch-faunistische untersuchungen aus dem Oeresund. *Acta Universitatis Lundensis new series, section 2* 16 : 1-103.
- Eliason, A. (1962).** Undersökningar över Öresund. XXXXI. Weitere untersuchungen über die Polychaetenfauna des Öresunds. *Acta Universitatis Lundensis* 58 : 1-98.
- Eliason, A. & I. Haahtela (1969).** *Polydora* (*Boccardia*) *redeki* Horst (Polychaeta, Spionidae) from Finland. *Annales Zoologici Fennici* 6 : 215-218.

- Elkaim, B. (1972).** Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain. L'estuaire de Bou-Regreg. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc* 52 : 131-339.
- Ellien, C., E. Thiébaud, A.-S. Barnay, J.-C. Dauvin, F. Gentil & J.-C. Salomon (2000).** The influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation in the eastern Channel. *Oceanologica Acta* 23 : 423-442.
- Ellis, D. (1955).** Some observations on the shore fauna of Baffin Island. *Arctic* 8 : 224-236.
- Ellis, D. (1960).** Marine infaunal benthos in Arctic North America. *Arctic Institute of North America Technical Paper* 5 : 53.
- Elner, R. W. & M. A. Sewell (1994).** Spatial and temporal patterns of intertidal invertebrates. *Base de données, National Biological Information Infrastructure, The Fraser River Action Plan.* BDD disponible auprès d'Environment Canada. Vancouver.
- Ergen, Z., C. Dora & M. E. Cinar (2002).** Seasonal analysis of polychaetes from the Gediz River Delta (Izmir Bay, Aegean Sea). *Acta Adriatica* 43 : 29-42.
- Ernst, W., P. Jackman, K. Doe, F. Page, G. Julien, K. MacKay & T. Sutherland (2001).** Dispersion and toxicity to non-target aquatic organisms of pesticides used to treat Sea Lice on Salmon in Net Pen enclosures. *Marine Pollution Bulletin* 42 : 433-444.
- Estcourt, I. N. (1967).** Burrowing polychaete worms from a New Zealand estuary. *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 9 : 65-78.
- Evans, J. W. (1969).** Borers in the shell of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *American Zoologist* 9 : 775-782.
- Evans, P. R., R. M. Ward, M. Bone & M. Leakey (1998).** Creation of temperate-climate intertidal mudflats : factors affecting colonization and use by benthic invertebrates and their bird predators. *Marine Pollution Bulletin* 37 : 535-545.
- Fabricius, O. (1780).** Fauna Groenlandica. *Hafniae*. 452 p.
- FARC - Food and Agricultural Research Council (2002).** Report of the technical committee on fisheries research. *Rapport technique, Food and Agricultural Research Council - Mauritius*. Port-Louis : 14 p.
- Fauchald, K. (1977).** Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. *Smithsonian Contributions to Zoology* 221 : 1-81.
- Fauchald, K. & G. Rouse (1997).** Polychaete systematics : past and present. *Zoologica Scripta* 26 : 71-138.
- Fauvel, P. (1885).** Catalogue des Annélides Polychètes de Saint-Vaast-La-Hougue. *Bulletin de la Société Linéenne de Normandie - 4^{ème} série* 9 : 121-146.

- Fauvel, P. (1914).** Annélides polychètes non-pélagiques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice (1885-1910). *Résultats des Campagnes Scientifiques accomplies par le Prince Albert I^{er} de Monaco* 46 : 1-432.
- Fauvel, P. (1916).** Annélides Polychètes des îles Falkland recueillies par M. Rupert Vallentin Esqre (1902-1910). *Archives de zoologie expérimentale et générale* 55 : 417-482.
- Fauvel, P. (1919a).** Annélides Polychètes de Madagascar, de Djibouti, et du Golfe Persique. *Archives de zoologie expérimentale et générale* 58 : 315-473.
- Fauvel, P. (1919b).** Annélides Polychètes de la Guyane Française. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris* 25 : 472-479.
- Fauvel, P. (1927).** Faune de France. Volume 16 : Polychètes sédentaires. *Paul LECHEVALIER, Paris* : 494 p.
- Fauvel, P. (1930).** Annelida Polychaeta of the Madras government museum. *Bulletin of the Madras Government Museum, new series, Natural History* 1 : 1-72.
- Fauvel, P. (1932).** Annelida Polychaeta of the Indian Museum, Calcutta. *Memoirs of the Indian Museum* 12 : 1-262.
- Fauvel, P. (1936).** Contribution à la faune des Annélides Polychètes du Maroc. *Mémoires de la Société des Sciences Naturelles du Maroc* 43 : 1-143.
- Fauvel, P. (1946).** Annélides Polychètes des Croisières du Pourquoi-Pas?. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris* 18 : 397-403.
- Fauvel, P. (1953).** Annelida Polychaeta. in The fauna of India including Pakistan, Ceylon, Burma and Malaya. Seymour & R. B. Sewell (Ed.). *Allahabad* : 1-507.
- Ferner, M. C. & P. A. Jumars (1999).** Responses of deposit-feeding Spionid Polychaetes to dissolved chemical cues. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 236 : 89-106.
- Ferrière, G. (1898).** Contribution à l'étude de la faune de la Loire-inférieure (Polygordiens, Spionidiens, Nemertiens). *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* 8 : 101-115.
- Field, I. A. (1922).** Biology and economic value of the sea mussel, *Mytilus edulis*. *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries* 38 : 128-259.
- Filice, F. P. (1958).** Invertebrates from the estuarine portion of San Francisco Bay and some factor influencing their distributions. *Wasmann Journal of Biology* 16 : 159-211.
- Filice, F. P. (1959).** The effect of wastes on the distribution of bottom invertebrates in the San Francisco Bay estuary. *Wasmann Journal of Biology* 17 : 1-17.
- Fischer, P.-H. (1930).** Association occasionnelle du *Purpura lapillus* L. avec un Annélide Polychète (*Polydora hoplura* Claparède). *Journal de Conchyliologie* 74.

- Fleury, P. G., C. Simonne, S. Claude, H. Palvadeau, P. Guilpain, F. D'Amico, P. Le Gall, C. P. Vercelli & S. Pien (2003).** Réseau mollusque des rendements aquacoles (REMORA). Résultats des stations nationales : année 2002. *Rapport scientifique et technique, IFREMER*. La Trinité-sur-mer : 49 p.
- Fleury, P.-G., P. Gillet, S. Gagnon & C. Duault (2000).** Infestation des valves d'huîtres par le ver *Polydora*. *Note d'information, IFREMER*. La Trinité-sur-mer : 2 p.
- Fleury, P.-G. (2001).** Performances de croissance de l'huître creuse dans le réseau IFREMER /REMORA, année 2000. <http://www.ifremer.fr/envlit/surveillance/pdf/00p3-nat.pdf>
- Fleury, P.-G., E. Goyard, J. Mazurié, S. Claude, J. F. Bouget, A. Langlade & Y. Le Cognic (2001).** The assessing of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) rearing performances by the IFREMER/REMORA network : method and first results (1993-98) in Brittany (France). *Hydrobiologia* 465 : 195-208.
- Flimlin, G. & B. F. Beal (1993).** Major predators of cultured shellfish. *NRAC Bulletin* 180 : 1-6.
- Folin, O. & V. Ciocalteu (1927).** On tyrosine and tryptophane determinations in proteins. *Journal of Biological Chemistry* 73 : 627-650.
- Fonseca-Genevois, V. d. & C. Cazaux (1987).** *Streblospio benedicti* Webster, 1879 (Annelide Polychaete) dans l'estuaire de la Loire : biologie et ecologie. *Cahiers de Biologie Marine* 28 : 231-261.
- Forbes, M. (1966).** Life cycle of *Ostrea permollis* and its relationship to the host sponge, *Stelletta grubii*. *Bulletin of Marine Science* 16 : 273-301.
- Foster, N. (2000).** Re-Examination of Museum, Reference, and Voucher Specimens - Chapter 9E. in Biological invasions of cold-water coastal ecosystems : ballast-mediated introductions in Port Valdez / Prince William Sound, Alaska. Rapport du Smithsonian Environmental Research Center. 15 mars 2000. A. H. Hines & G. M. Ruiz (Ed.). *Alaska* : 8 p.
- Foster, N. M. (1971).** Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands* 36 (129) : 1-183.
- Frey, D. G. (1946).** Oyster bars of the Potomac River. *Special Scientific Report, Fish and Wildlife Service* 32 : 1-93.
- Frey, H. & R. Leuckart (1847).** Beiträge zur kenntnis wirbelloser thiere mit besonderer berücksichtigung der fauna des Norddeutschen Meeres. *Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig* : 170
- Friedrich, H. (1937).** Polychaetenstudien. I-III. *Kieler Meeresforschungen* 1 : 343-351.
- Friedrich, H. (1938).** Polychaeta. *Die tierwelt der Nord- und Ostsee* 32 : 1-201.

- Furlani, D. M. (1996).** A guide to the introduced marine pests in Australian waters. *Centre for Research on Introduced Marine Pests, Technical Report 5*. CSIRO. mise à jour : <http://crimp.marine.csiro.au/nimpsis>
- Furota, T. & R. L. Emmett (1993).** Seasonal changes in the intertidal and subtidal macrobenthic invertebrate community structure in Baker Bay, lower Columbia River estuary. *US Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum NMFS-NWFSC-5* Seattle : 68 p.
- Gagnon, S. (1999).** Etude qualitative et quantitative de l'infestation des huîtres creuses, *Crassostrea gigas*, par le ver *Polydora* (Annélide Polychète). *Mémoire de stage du DESS Gestion des ressources renouvelables et amélioration de la qualité de vie, Institut d'Ecologie Appliquée (Université Catholique de l'Ouest) & Laboratoire Conchylicole de Bretagne (IFREMER)*. Angers : 45 p.
- Galtsoff, P. S. (1964).** The american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service* 64 : 1-480.
- Gamenick, I. & Giere, O. (1997).** Ecophysiological studies on the *Capitella capitata* complex: respiration and sulfide exposure. *Bulletin of Marine Science* 60 : 613.
- Garcia-Arberas, L. & A. Rallo (2002).** Autoecología de los anelidos poliquetos del sustrato blando intermareal de tres estuarios del Cantabrico oriental (Golfo de Vizcaya), Espana. *Boletin de la Real Sociedad Espanola de Historia Natural Seccion Biologica* 97 : 41-60.
- Gentil, F. (1976).** Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine. *Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI* : 70 p.
- Giard, A. (1881).** Fragments biologiques. II. Deux ennemis de l'ostréiculture. *Bulletin scientifique du département du Nord* 13 : 70-73.
- Giard, A. (1890).** Le laboratoire de Wimereux en 1889 (recherches fauniques). *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* 22 : 60-87.
- Giard, A. (1895).** Sur l'éthologie du genre *Thamaleus* Kröyer (famille des Monstrillidae). *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences* 120 : 937-940.
- Giard, A. (1896).** Sur le parasitisme des Monstrillidae. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences* 123 : 836-839.
- Gibbs, P. E. (1971).** The Polychaete fauna of the Solomon Islands. *Bulletin of the British Museum (Natural History)* 21 : 101-211.
- Gibson, D. (1997).** Variable development in the spionid *Boccardia proboscidea* (Polychaeta) is linked to nurse egg production and larval trophic mode. *Invertebrate Biology* 116 : 213-226.

- Gibson, G., I. G. Paterson, H. Taylor & B. Woolridge (1999).** Molecular and morphological evidence of a single species, *Boccardia proboscidea* (Polychaeta: Spionidae), with a multiple development modes. *Marine Biology* 134 : 743-751.
- Gibson, G. D. & I. G. Paterson (2003).** Morphogenesis during sexual and asexual reproduction in *Amphipolydora vestalis* (Polychaeta: Spionidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 37 : 741-752.
- Gilles, S. (1991).** Observations sur le captage et la croissance de l'huître creuse ouest-africaine, *Crassostrea gasar*, en Casamance, Sénégal. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 24 : 197-207.
- Gingras, M. K., S. G. Pemberton & T. Saunders (2001).** Bathymetry, sediment texture, and substrate cohesiveness ; their impact on modern *Glossifungites* trace assemblages at Willapa Bay, Washington. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 169 : 1-21.
- Glaçon, R. (1977).** Faune et flore du littoral du Pas-de-Calais et de la Manche orientale. *Document multigraphié, Station Marine de Wimereux*. Wimereux : 51 p.
- Glasby, C. J. & B. Alvarez (1999).** Distribution patterns and biogeographic analysis of Austral Polychaeta (Annelida). *Journal of Biogeography* 26 : 507-533.
- Golubic, S. (1969).** Distribution, taxonomy, and boring patterns of marine endolithic algae. *American Zoologist* 9 : 747-751.
- Gomez Gesteira, J. L. & J.-C. Dauvin (2000).** Amphipods are good bioindicators of the impact of oil spills on soft-bottom macrobenthic communities. *Marine Pollution Bulletin* 40 : 1017-1027.
- Gomez, P., J. A. Mercado, L. M. Mitchell & S. Salazar-Vallejo (1997).** Poliquetos de fondos duros (Polychaeta) de bahias de Huatulco y Puerto Angel, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* 45 : 1067-1074.
- Göransson, P. (2000).** Abra -Samhället på stationerna b och c inom landskrona kommuns kustvatten 1999 och 2000. *Rapport, Miljönämnden i Landskrona*. Kustgatan : 40 p.
- Grady, M. & J. Brook (2000).** Senate inquiry into Gulf St Vincent. *Senate Environment, Communications, Information Technology and the Arts Committee (Parliament of the Commonwealth of Australia)*, Adelaide : 88 p.
- Graham, H. W. & H. Gay (1945).** Season of attachment and growth of sedentary marine organisms at Oakland, California. *Ecology* 26 : 375-386.
- Grassle, J. F. & J. P. Grassle (1974).** Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic Polychaetes. *Journal of Marine Research* 32 : 253-284.
- Grassle, J. F. & J. P. Grassle (1976).** Sibling species in the marine pollution indicator (*Capitella*) (Polychaeta). *Science* 192 : 567-569.

- Gravelly, F. H. (1927).** The littoral fauna of Krusadai Island in the Gulf of Manaar. Chaetopoda. *Bulletin of the Madras Government Museum, new series, Natural History* 1 : 55-86.
- Green, N. W. (1983).** Key colonization strategies in a pollution-perturbed environment. *Oceanologica Acta* sp : 93-97.
- Grice, G. D., Jr. (1951).** Observations on *Polydora* (mudworm) in South Carolina oysters. *Contributions from Bears Bluff Laboratory* 11 : 1-10.
- Gripp, K. (1967).** *Polydora biforans* n. sp., ein in Belemniten-Rostren bohrender wurm der Kreide-Zeit. *Meyniana* 17 : 9-10.
- Gromadzki, A. (1994).** Light as an ecological factor in the dispersal of spionid polychaetes infecting Pacific oysters. *Thèse, Department Marine Biology, Flinders University South Australia* : 52 p.
- Grube, A. E. (1855).** Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden. *Archiv für Naturgeschichte, Berlin* 21 : 81-136.
- Grube, A. E. (1872).** Mittheilungen über Saint-Malo und Roscoff die dortige Meeresbesonders die Annelidenfauna. *Schrift der Schlesische Gesellschaft für die Gesamten Naturwissenschaften* 1870 : 75-146.
- Grube, A. E. (1878).** Annulata semperiana. Beiträge zur kenntniss der Annelidenfauna der Philippinen. *Memoires de l'Academie Imperiale des Sciences de Saint Petersburg* 25 : 1-300.
- Gruet, Y. (1970).** Faune associée des récifs édifiés par l'Annélide *Sabellaria alveolata* (Linné) en baie du Mont Saint- Michel : banc des Hermelles. *Mémoires de la Société Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg* 54 : 73-93.
- Gudmundsson, H. (1985).** Life history patterns of Polychaete species of the family Spionidae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 65 : 93-111.
- Guelorget, O., G.-F. Frisoni, M.-C. Ximeres & J.-P. Perthuisot (1989).** Expressions biogéologiques du confinement dans une lagune méditerranéenne : le lac Melah (Algérie). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 22 : 87-99.
- Guerin, J.-P. & F. Cubizolles (1987).** Elevage de Spionidés (Annélides, Polychètes) en cycle complet: 2. Mise en évidence de relations complexes entre les larves de la Polychète *Pseudopolydora antennata* et le copepode harpacticoïde *Tisbe holothuriae*. *Annales de l'Institut Océanographique* 63 : 131-142.
- Guérin, J.-P. (1990).** Description d'une nouvelle espèce de Spionidé (Annélides, Polychètes) *Boccardia semibranchiata*. *Annales de l'Institut Océanographique* 66 : 37-45.

- Guérin, J.-P. (1991).** Elevage de Spionidés (Annélides, Polychètes) en cycle complet : 3. Description du développement larvaire de *Boccardia semibranchiata*. *Annales de l'Institut Océanographique* 67 : 145-154.
- Gutiérrez, J., G. Palomo & O. Iribarne (2000).** Patterns of abundance and seasonality of polychaetes sheltering in southwestern Atlantic estuarine epibenthic shell beds. *Bulletin of Marine Science* 67 : 165-174.
- Gutu, M. & A. Marinescu (1979).** *Polydora ciliata* (Polychaeta) perfore le gasteropode *Rapana thomasiana* de la mer Noire. *Travaux du Museum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"* 20 : 35-41.
- Haigler, S. A. (1969).** Boring mechanism of *Polydora websteri* inhabiting *Crassostrea virginica*. *American Zoologist* 9 : 821-828.
- Haines, J. L. & D. Maurer (1980).** Quantitative faunal associates of the Serpulid Polychaete *Hydroides dianthus*. *Marine Biology* 56 : 43-47.
- Halsinaho, E. (1984).** The distribution of *Polydora redeki* (Polychaeta, Annelida) on the Baltic coast of Finland. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 60 : 55-59.
- Hammed, J. B. (1981).** Oyster diseases. in Oyster culture in Maryland 1980. Proceedings Second Annual Maryland Oyster Conference. D. Webster & J. Greer (Ed.). *Annapolis* : 65-67.
- Handley, S. J. (1995).** Spionid Polychaetes in Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg) from Admiralty Bay, Marlborough Sounds, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 29 : 305-309.
- Handley, S. J. (1997).** Spionid polychaete worm infestations of the Pacific oysters *Crassostrea gigas* in New Zealand. *Thèse, University of Auckland, New Zealand* : 151 p.
- Handley, S. J. & P. R. Bergquist (1997).** Spionid Polychaete infestations of intertidal Pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg), Mahurangi Harbour, northern New Zealand. *Aquaculture* 153 : 191-205.
- Handley, S. J. (1998).** Power to the oyster : do spionid-induced shell blisters affect condition in subtidal oysters? *Journal of Shellfish Research* 17 : 1093-1099.
- Handley, S. J. (2000).** Larval development of *Boccardia knoxi*, a shell-infesting spionid Polychaete. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 34 : 689-694.
- Handley, S. J. (2002).** Optimizing intertidal Pacific oyster (Thunberg) culture, Houhora Harbour, northern New Zealand. *Aquaculture Research* 33 : 1019-1030.
- Hannerz, L. (1956).** Larval development of the Polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil, and Poecilochaetidae n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zoologiska bidrag från Uppsala* 31 : 1-204.

- Hansen, B. W. (1999).** Cohort growth of planktotrophic polychaete larvae - Are they food limited? *Marine Ecology Progress Series* 178 : 109-119.
- Hansen, J. C. (1970).** Commensal activity as a function of age in two species of California abalones (Mollusca : Gastropoda). *The Veliger* 13 : 90-91.
- Hansson, H. G. (1998).** NEAT (North East Atlantic Taxa) : South Scandinavian marine Annelida check-list. <http://www.tmbi.gu.se>
- Hanton, M. (2001).** Effluent management for eastern treatment plant works approval background Information and improvement options. *Draft for comment, Melbourne Water*. Melbourne : 64 p.
- Harmelin, J. G. (1964).** Etude de l'endofaune des 'mattes' d'herbiers de *Posidonia oceanica* Delile. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume. Bulletin* 35 (51) : 43-105.
- Harms, J. & K. Anger (1983).** Seasonal, annual, and spatial variation in the development of hard bottom communities. *Helgoländer Meeresunters* 36 : 137-150.
- Hartman, O. (1936a).** New species of Spionidae (Annelida Polychaeta) from the coast of California. *University of California Publications in Zoology* 41 : 45-52.
- Hartman, O. (1936b).** Nomenclatural changes involving California Polychaete worms. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 26 : 31-32.
- Hartman, O. (1939).** The polychaetous annelids collected on the *Presidential Cruise* of 1938. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 98 : 1-22.
- Hartman, O. (1940).** *Boccardia proboscidea*, a new species of Spionid worm from California. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 30 : 382-387.
- Hartman, O. (1941).** Some contributions to the biology and life history of Spionidae from California. With keys to species and genera and descriptions of two new forms. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 7 : 289-323.
- Hartman, O. (1943).** Description of *Polydora websteri*. in Loosanoff, Victor L. & Engle, James B. "Polydora in oysters suspended in the water". *The Biological Bulletin* 85 : 69-78.
- Hartman, O. (1944a).** Polychaetous annelids from California, including the description of two new genera and nine new species. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 10 : 239-310.
- Hartman, O. (1944b).** New England Annelida. Part 2. Including the unpublished plates by Verrill with reconstructed captions. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 82 : 331-343.
- Hartman, O. (1945).** The marine Annelids of North Carolina. *Duke University Marine Station Bulletin* 2 : 1-54.

- Hartman, O. (1948a).** The polychaetous annelids of Alaska. *Pacific Science* 2 : 3-58.
- Hartman, O. (1948b).** The marine annelids erected by Kinberg. With some notes on some other types in the Swedish State Museum. *Arkiv för Zoologi* 42A : 1-137.
- Hartman, O. & D. J. Reish (1950).** The marine Annelids of Oregon. *Oregon State Monographs Studies in Zoology* 6 : 1-64.
- Hartman, O. (1951).** The littoral marine Annelids of the Gulf of Mexico. *Publications of the Institute of Marine Science, Port Aransas, Texas* 2 : 7-124.
- Hartman, O. (1953).** Non-pelagic Polychaeta of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903. *Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903* 4 : 1-83.
- Hartman, O. (1954).** The marine annelids of San Francisco Bay and its environs, California. *Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation* 15 : 1-20.
- Hartman, O. (1959).** Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. *Allan Hancock Foundation Publications Occasional Paper* 23 : 1-628.
- Hartman, O. (1961).** Polychaetous annelids from California. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 25 : 1-226.
- Hartman, O. (1965).** Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation* 28 : 1-378.
- Hartman, O. (1966a).** Polychaeta Myzostomidae and Sedentaria of Antarctica. *Antarctic Research Series* 7 : 1-158.
- Hartman, O. (1966b).** Polychaetous annelids of the Hawaiian Islands. *Occasional Papers of the Bernice P. Bishop Museum* 23 : 163-252.
- Hartman, O. (1969).** Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California. *Allan Hancock Foundation University of Southern California, Los Angeles* : 828 p.
- Hartman, O. & K. Fauchald (1971).** Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic Areas. Part II. *Allan Hancock Monographs in Marine Biology* 6 : 1-327.
- Hartman, O. (1975).** Polychaetous Annelids of the Indian Ocean including an account of species collected by members of the International Indian Ocean Expeditions, 1963-1964 and a catalogue and bibliography of the species from India. *Journal of Marine Biological Association of India* 16 : 191-252.
- Hartmann-Schröder, G. (1959).** Zur ökologie der Polychaeten des mangrove-estero-gebietes von El Salvador. *Beiträge zur Neotropischen Fauna* 1 : 69-183.

- Hartmann-Schröder, G. (1960a).** Zur Polychaetenfauna von Peru. Teil I. *Beiträge zur Neotropischen Fauna* 2 : 1-44.
- Hartmann-Schröder, G. (1960b).** Polychaeten aus dem Roten Meer. *Kieler Meeresforschungen* 16 : 69-125.
- Hartmann-Schröder, G. (1962).** Die Polychaeten des eulitorals. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen zoologischen Museum und Institut* 60 (supplement) : 57-270.
- Hartmann-Schröder, G. (1965).** Die Polychaeten des subeulitorals. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen zoologischen Museum und Institut* 60 : 59-305.
- Hartmann-Schröder, G. (1971).** Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. in Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Maerhalten und nach ihrer Lebensweise. M. Dahl & F. Peus (Ed.). *Gustav Fischer Verlag, Jena* : 1-594.
- Hartmann-Schröder, G. (1979).** Die Polychaeten der tropischen Nordwestküste Australiens (zwischen Derby im Norden und Port Hedland im Süden). Teil 2. in Hartmann-Schröder, Gesa & Gerd Hartmann. Zur Kenntnis des Eulitorals der australischen Küsten unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen zoologischen Museum und Institut* 76 (Ergänzungsband) : 77-218.
- Hartmann-Schröder, G. (1981).** Die Polychaeten der tropischen-subtropischen Westküste Australiens (zwischen Exmouth im Norden und Cervantes im Süden). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen zoologischen Museum und Institut* 78 : 19-96.
- Hartmann-Schröder, G. (1987).** Die Polychaeten der antiborealen Küste von Victoria (Australien) (zwischen Warnambool im Westen und Port Welshpool im Osten). Teil 13. in Hartmann-Schröder, Gesa & Gerd Hartmann. Zur Kenntnis des Eulitorals der australischen Küsten unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen zoologischen Museum und Institut* 84 : 27-66.
- Haswell, W. A. (1885).** Jottings from the biological laboratory of Sydney University. 1. On a destructive parasite of the rock oyster. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 10 : 273-275.
- Hatfield, P. A. (1965).** *Polydora commensalis* Andrews - larval development and observations on adults. *Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory, Woods Hole* 128 : 356-368.
- Hauser, B. & H. Michaelis (1975).** Die makrofauna der Watten, Strände, Riffe und Wracks um den Hohen Knechtsand in der Wesermündung. *Jahresberichte der Forschungsstelle Norderney* 26 : 85-119.
- Healy, M. (1962).** Some basic statistical techniques in soil zoology. in Progress in soil zoology. Murphy (Ed.). *London Butterworth, London* : 3-9.

- Hempel, C. (1957a).** Über den Röhrenbau und die Nahrungsaufnahme einiger Spioniden der deutschen Küsten. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 6 : 100-136.
- Hempel, C. (1957b).** Zur Oekologie einiger Spioniden (Polychaeta sedentaria) der deutschen Küsten. *Kieler Meeresforschungen* 13 : 275-288.
- Hentschel, B. T. (1995).** The nutrition of juvenile deposit-feeding Polychaetes : ontogenetic diet changes and food-related recruitment bottlenecks. *Thèse, University of Washington* : 155 p.
- Hentschel, B. T. (1996).** Ontogenetic changes in particule-size selection by deposit-feeding spionid polychaetes : the influence of palp size on particule contact. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 206 : 1-24.
- Hentschel, B. T. (1998a).** Spectrofluorometric quantification of neutral and polar lipids suggests a food-related recruitment bottleneck for juveniles of a deposit-feeding Polychaete population. *Limnology and Oceanography* 43 : 543-549.
- Hentschel, B. T. (1998b).** Intraspecific variations in $\delta^{13}C$ indicate ontogenetic diet changes in deposit-feeding polychaetes. *Ecology* 79 : 1357-1370.
- Herdman, W. A. (1906).** General summary and recomandations. *in* Report to the Government of Ceylon on the pearl oyster fisheries of the Gulf of Manaar, part V. W. A. Herdman (Ed.). *Royal Society, London* : 109-136.
- Hernandez, C. E., G. Munoz & N. Rozbaczylo (2001).** Poliquetos asociados con *Austromegabalanus psittacus* (Molina, 1782) (Crustacea : Cirripedia) en Peninsula Gualpen, Chile central : Biodiversidad y efecto del tamaño del sustrato biológico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 36 : 99-108.
- Hertweck, G. (1971).** *Polydora ciliata* auf lebenden Herzmuscheln. *Natur und Museum* 101 : 458-466.
- Hilbig, B. & J. A. Blake (2000).** Long-term analysis of polychaete-dominated benthic infaunal communities in Massachusetts Bay, U.S.A. *Bulletin of Marine Science* 67 : 147-164.
- Hillmer, G. & M. G. Schulz (1973).** Ableitung der biologie und ökologie eines Polychaeten der Oberkreide durch analyse des bohrganges *Ramosulcichnus biforans* (Gripp) nov. ichnogen. *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Universität Hamburg* 42 : 5-24.
- Hily, C. (1984).** Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la Rade de Brest. *Thèse, Université de Bretagne Occidentale*, 2 vol. : 359 p. & 337 p.
- Hippe, K. R., P. F. Witucki & J. Shimeta (2003).** Suspension-feeding rate and behavior of the spionid polychaete, *Polydora cornuta*, under different feeding histories and temperatures. 2003 Annual Meeting of the American Society for Limnology and Oceanography, Salt Lake City, UT (Etats-Unis) (8-14 février 2003).

- Hobson, K. D. & K. Banse (1981).** Sedentariate and Archiannelid Polychaetes of British Columbia and Washington. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences* 209 : 1-144.
- Hopkins, J. S., P. A. Sandifer & C. L. Browdy (1997).** Resolution of sustainability issues in South Carolina shrimp aquaculture : progress to date and future direction. *UJNR Technical Report* No. 24 : 131-138.
- Hopkins, S. H. (1958).** The planktonic larvae of *Polydora websteri* Hartman (Annelida, Polychaeta) and their settling on oysters. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 8 : 268-277.
- Horne, G. (1996).** KTFC abalone project report. *Rapport soumis à Warren Nagata, KTFC (Kwakiutl Territorial Fisheries Commission)*. Alert Bay : 33 p.
- Hornell, J. (1892).** A strange commensalism, sponge and annelid. *Nature* 47 : 78.
- Horst, R. (1896).** Naamlijst der tot de nederlandsche fauna behoorende Annelida Polychaeta. *Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging, Leiden* 5 : 15-28.
- Horst, R. (1920).** Polychaete anneliden verzameld door het rijks- instituut voor biologisch visscherijonderzoek. *Zoologische Mededeelingen (Leiden)* 5 : 231-235.
- Horst, R. (1922).** Polychaete Anneliden. in *Flora en Fauna der Zuiderzee*. Monographie van een Brakwatergebied. H. C. Redeke (Ed.). *C. De Boer, Helder* : 262-275.
- Houlbert, C. & C. Galaine (1916a).** Sur les causes du chambrage et sur l'entretien raisonné des bancs d'huîtres naturels. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* 162 : 301-304.
- Houlbert, C. & C. Galaine (1916b).** Sur le chambrage des huîtres et sur l'infection possible des chambres par le fait d'une Annélide tubicole parasite de la coquille. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* 162 : 54-56.
- Hsieh, H.-L. (1992).** *Pseudopolydora diopatra*, a new species (Polychaeta : Spionidae) from taiwan. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 105 : 630-635.
- Hsieh, H.-L. (1994).** Larval development and substrate preference at settlement in *Pseudopolydora diopatra* (Polychaeta: Spionidae). *Invertebrate Reproduction and Development* 25 : 205-214.
- Hutchings, P. A. & S. Rainer (1979).** The Polychaete fauna of Careel Bay, Pittwater, New South Wales, Australia. *Journal of Natural History* 13 : 745-796.
- Hutchings, P. A. & S. P. Turvey (1984).** The Spionidae of South Australia (Annelida: Polychaeta). *Transactions of the Royal Society of South Australia* 108 : 1-20.
- Ibáñez, M. (1973).** Contribucion al estudio ecologico de los Anelidos Poliquetos de la Peninsula Iberica. *Publicaciones de la Facultad de Ciencias, Madrid, serie A* 197 : 125.

- ICPRB - Interstate Commission on the Potomac River Basin (1998).** A comprehensive list of Chesapeake Bay basin species 1998. *Rapport préparé pour l'United States Environmental Protection Agency, Interstate Commission on the Potomac River Basin*. Rockville : 107 p.
- Imajima, M. & O. Hartman (1964).** The Polychaetous Annelids of Japan. *Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation* 26 : 1-452.
- Imajima, M. (1968a).** Benthonic polychaetes of Miyako Bay. *Memoirs of the National Science Museum, Tokyo* 1 : 139-144.
- Imajima, M. (1968b).** Polychaetous annelids from Hayama, Miura Peninsula. *Science Report of The Yokosuka City Museum* 14 : 20-41.
- Imajima, M. & W. Sato (1984).** A new species of *Polydora* (Polychaeta, Spionidae) collected from Abashiri Bay, Hokkaido. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo* 10 : 57-62.
- Intes, A. & P. Le Loeuff (1977).** Les Annélides Polychètes de Côte d'Ivoire. II.- Polychètes sédentaires - Compte rendu systématique. *Cahiers ORSTOM. Série Océanographie* 15 : 215-249.
- Intes, A. & P. Le Loeuff (1984).** Les Annélides Polychètes de Côte d'Ivoire. III.- Relation faune-conditions climatiques. Unités régionales faunistico-climatiques dans le Golfe de Guinée. *Océanographie tropicale* 19 : 3-24.
- Irvine, S. Q. & M. Q. Martindale (1999).** Laboratory culture of the larvae of Spionidan Polychaetes. <http://www.mbl.edu/html/BB/MMER/IRV/IrvTit.html>
- Irvine, S. Q. & M. Q. Martindale (2001).** Comparative analysis of Hox gene expression in the Polychaete *Chaetopterus* : implications for the evolution of body plan regionalization. *American Zoologist* 41 : 640-651.
- Jackson, J. L. & S. M. Lindsay (2002).** Comparison of anterior regeneration between *Dipolydora quadrilobata* and *Pygospio elegans*. The Society for Integrative and Comparative Biology 2002 Annual Meeting, Anaheim, Californie, Etats-Unis (2-6 janvier 2002).
- Jacobi, R. (1883).** Anatomisch-histologische untersuchung der Polydoren der Kieler Bucht. *Thèse, Kiel* : 37 p.
- Jayaprada, C. (2002).** Composition and distribution of epigrowth fauna in Visakhapatnam harbor, east coast of India. *Indian Journal of Marine Sciences* 31 : 310-314.
- Je, J.-G., J.-S. Hong & S.-K. Yi (1988).** A study on the fouling organisms in the pearl oyster culture grounds in the southern coast of Korea. *Ocean Research* 10 : 85-105.

- Jewett, S. C., H. M. Feder & A. Blanchard (1999).** Assessment of the benthic environment following offshore placer gold mining in the northeastern Bering Sea. *Marine Environmental Research* 48 : 91-122.
- Johnson, R. G. (1970).** Variations in diversity within benthic marine communities. *American Naturalist* 104 : 285-300.
- Johnston, G. (1838-1865).** A catalogue of the British non-parasitical worms in the collection of the British Museum. *British Museum, London* : 365 p.
- Jones, K. K. (1984).** Annual secondary production and community dynamics of benthic infauna in a Columbia River estuary mudflat. *Thèse, University Corvallis, Oregon* : 63 p.
- Jones, M. L. (1961).** A quantitative evaluation of the benthic fauna off Point Richmond, California. *University of California Publications in Zoology* 67 : 219-320.
- Jones, M. L. (1962).** On some Polychaetous Annelids from Jamaica, the West Indies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 124 : 169-212.
- Joyeux-Laffaie, J. (1893).** Sur la présence et l'action destructrice de la *Polydora ciliata* sur les côtes du Calvados. *Bulletin de la Société Linéenne de Normandie - 4^{ème} série* 5 : 173-180.
- Kaandorp, J. A. (1986).** Rocky substrate communities of the infralittoral fringe of the boullonnais coast, NW France : a quantitative survey. *Marine Biology* 92 : 255-265.
- Kaiser, M. J., K. Cheney, F. E. Spence, D. B. Edwards & K. Radford (1999).** Fishing effects in northeast Atlantic shelf seas : patterns in fishing effort, diversity and community structure. VII. The effects of trawling disturbance on the fauna associated with the tubeheads of serpulid worms. *Fisheries Research* 40 : 195-205.
- Kalk, M. (1958).** Ecological studies on the shores of Mozambique. The fauna of intertidal rocks of Inhaca Island, Delagua Bay. *Annals of the Natal Museum* 14 : 189-242.
- Katzmann, W. (1972).** Die Polychaeten Rovinjs (Istrien/Jugoslawien). *Zoologischer Anzeiger* 188 : 116-144.
- Kavanagh, L. D. (1940).** Mud blisters in Japanese oysters imported to Louisiana. *Louisiana Conservation Review for Autumn* 1940 : 31-34.
- Kendall, M. A. (1980).** Variations in some morphological characteristics of *Polydora ciliata* (Johnston). *Journal of Natural History* 14 : 405-411.
- Kent, R. M. L. (1979).** The influence of heavy infestations of *Polydora ciliata* on the flesh content of *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 59 : 289-297.
- Kent, R. M. L. (1981).** The effect of *Polydora ciliata* on the shell strength of *Mytilus edulis*. *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer* 39 : 252-255.

- Khaitov, V. M., M. V. Fokin & A. M. Nicolaeva (1999).** Structure of communities associated with dense assemblages of the tube-dwelling Polychaete *Polydora quadrilobata* Jacobi (Spionidae) in the White Sea. *Hydrobiologia* 393 : 221-226.
- Khlebovitch, V. V. (1961).** Intertidal Polychaete worms (Polychaeta) of the Kuril Islands. *Issledovaniya Dal'nevostochnykh Morei SSSR* 7 : 151-260.
- King, K. M. (1976).** The life history of *Boccardia proboscidea* Hartman (Polychaeta : Spionidae). *Thèse, California State University* : 118 p.
- Kinner, P. & D. Maurer (1978).** Polychaetous annelids of the Delaware Bay Region. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service. United States Department of Interior* 76 : 209-224.
- Kirkegaard, J. B. (1959).** The Polychaeta of West Africa. Part 1 : Sedentary species. *Atlantide report* 5 : 7-118.
- Kiseleva, M. I. (1987).** Changes in the composition and distribution of Polychaete worms in the Azov Sea. *Gidrobiologicheskii zhurnal* 23 : 40-45.
- Kline, E. R. & M. S. Stekoll (2001).** Colonization of mine tailings by marine invertebrates. *Marine Environmental Research* 51 : 301-325.
- Knox, G. A., K. Hicks & L. Bolton (1985).** An annotated checklist of the Polychaetes of the Kaikoura Peninsula region. *Mauri Ora* 12 : 105-131.
- Kobayashi, I. (1969).** Internal microstructure of the shell of bivalve molluscs. *American Zoologist* 9 : 663-672.
- Kohler, J., P. D. Hansen & W. M. (1999).** Colonization patterns at the substratum-water interface : How does surface microtopography influence recruitment patterns of sessile organisms? *Biofouling* 14 : 237-248.
- Kohn, A. J. & M. C. Lloyd (1973a).** Marine Polychaete annelids of Eastern Island. *International Revue der gesamten Hydrobiologie* 58 : 691-712.
- Kohn, A. J. & M. C. Lloyd (1973b).** Polychaetes of truncated reef limestone substrates on eastern Indian Ocean coral reefs : diversity, abundance and taxonomy. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 58 : 369-399.
- Kojima, H. & M. Imajima (1982).** Burrowing Polychaetes in the shells of the abalone *Haliotis diversicolor aquatilis* chiefly on the species of *Polydora*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 48 : 31-35.
- Konsulov, A. (1998).** Black Sea Biological Diversity in Bulgaria. Black Sea Environmental Series, Volume 5. *United Nations Publications, New York* : 153 p.

- Kopp, J., J.-P. Joly, E. Le Gagneur & F. Jacqueline (1991).** La conchyliculture en Baie des Veys. *Rapport réalisé dans le cadre du Contrat de Plan Etat-Région, IFREMER*. Port-en-Bessin : 91 p.
- Kopp, J., G. Messian, E. Le Gagneur, F. Cornette & M. Ropert (2001).** Etats des stocks conchylicoles normands en 2000. *Rapport Interne DRV/RA/LCN/2001.08, IFREMER*. Port-en-Bessin : 50 p.
- Korablev, V. P., G. P. Manchenko & V. I. Radashevsky (1996).** Karyotypes of polydorids (Polychaeta, Spionidae). in *Kariosystematics of the invertebrate animals*. 3. Volume of scientific papers. V. E. Gokhman & V. G. Kuznetsova (Ed.). *Botanicheskii sad Moskovskogo universiteta, Moscou* : 42-44.
- Korablev, V. P., V. I. Radashevsky & G. P. Manchenko (1999).** The XX-XY (male-heterogametic) sex chromosome system in *Polydora curiosa* (Polychaeta : Spionidae). *Ophelia* 51 : 193-201.
- Korringa, P. (1951).** The shell of *Ostrea edulis* as a habitat. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 10 : 32-152.
- Korringa, P. (1952).** Recent advances in oyster biology. *Quarterly Review of Biology* 27 : 339-365.
- Kraufvelin, P., B. Sinisalo, E. Leppäkoski & J. Mattila (2001).** Changes in zoobenthic community structure after pollution abatement from fish farms in the Archipelago Sea (N. Baltic Sea). *Marine Environmental Research* 51 : 229-245.
- Kudenov, J. D. (1975).** Sedentary polychaetes from the Gulf of California, Mexico. *Journal of Natural History* 9 : 205-231.
- Kudenov, J. D. (1982).** Redescription of the major spines of *Polydora ligni* Webster (Polychaeta : Spionidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 95 : 571-574.
- Kulikova, V. A. & A. D. Samatov (1993).** The larvae of *Polydora limicola* (Spionidae) in Avachinskaya Bay. *Russian Journal of Marine Biology* 19 : 303-309.
- Kulikova, V. A., V. A. Omelyanenko & L. N. Propp (2001).** Coastal meroplankton of Peter The Great bay (Sea of Japan) under conditions of pollution. in *CREAMS'2000 Proceedings symposium Oceanography of the Japan Sea, FERHRI (Far Eastern Regional Hydrometeorological Research Institute)*. M.A. Danchenkov (Ed). : 269-276
- Lagadeuc, Y. (1985).** Contribution à l'étude du déterminisme du recrutement de *Polydora ciliata* (Johnston, 1838), Annélide Polychète, sur le littoral boulonnais. *Mémoire de DEA, Station Marine de Wimereux*. Lille : 29 p.
- Lagadeuc, Y. & J. M. Brylinski (1987).** Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide, Polychète) sur le littoral boulonnais. *Cahiers de Biologie Marine* 28 : 537-550.

- Lagadeuc, Y. (1991).** La vase à *Polydora ciliata* (Johnston, 1828), Annélide Polychète : origine et influence sur la fixation des larves. *Cahiers de Biologie Marine* 32 : 439-450.
- Lagadeuc, Y. & J.-P. Colbeaux (1992).** Influence de la composition minéralogique d'une roche sur la colonisation par *Polydora ciliata* (Johnston, 1828) Annélide Polychète. *Cahiers de Biologie Marine* 33 : 137-146.
- Laima, M., D. Brossard, P.-G. Sauriau, M. Girard, P. Richard, D. Gouleau & L. Joassard (2001).** The influence of long emersion on biota, ammonium fluxes and nitrification in intertidal sediments of Marennes-Oléron Bay, France. *Marine Environmental Research* 53 : 381-402.
- Laisney, V. (2001).** Variabilité spatiale de l'infestation par les polydore de deux classes d'âge d'huitres *Crassostrea gigas* dans les bassins conchylicoles de la Baie des Veys et de Meuvaines (Calvados). *Mémoire de Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes, LCN (Laboratoire Conchylicole de Normandie, IFREMER) & Université de Caen*. Caen : 19 p.
- Lambeek, R. H. D. & P. Valentijn (1987).** Distribution, dynamics and productivity of a colonizing (*Polydora quadrilobata*) and an established (*P. ligni*) polydorid Polychaete in Lake Grevelingen : an enclosed estuary in the SW Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* 21 : 143-158.
- Lamy, E. & M. André (1937).** Annélides perforants les coquilles de mollusques. *International congress of zoology* 12 : 946-968.
- Landers, W. S. (1967).** Infestation of the hard clam, *Mercenaria mercenaria* by the boring Polychaete worm, *Polydora ciliata*. *Proceedings of the National Shellfish Association* 57 : 63-66.
- Langerhans, P. (1880).** Die wurmfaua Madeiras. II. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 33 : 271-316.
- Langerhans, P. (1881).** Die Wurmfauna von Madeira. III. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 34 : 87-143.
- Lankester, E. R. (1868).** On lithodomous Annelids. *Annals and Magazine of Natural History* 4 : 233-238.
- Lardicci, C. (1989).** Censimento dei policheiti dei mari italiani Spionidae Grube, 1850. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Memorie. Serie B* 96 : 121-152.
- Lardicci, C. & F. Rossi (1998).** Detection of stress on macrozoobenthos : evaluation of some methods in a coastal mediterranean lagoon. *Marine Environmental Research* 45 : 367-386.
- Larsen, P. F. (1974).** Quantitative studies of the macrofauna associated with the mesohaline oyster reefs of the James River, Virginia. *Thèse, College of William and Mary* : 182 p.

- Larsen, P. F. (1977).** Patterns of distribution of estuarine organisms and their response to a catastrophic decrease in salinity. *Chesapeake Research Consortium Publications* 54 : 555-565.
- Larsen, P. F. (1978).** *Boccardia hamata* (Polychaeta : Spionidae): a potential pest of the american oyster in the James River, Virginia. *Estuaries* 1 : 183-185.
- Laubier, L. (1958).** Contribution à la faunistique du coralligène. I. Quelques particularités biologiques de *Polydora armata* Langerhans. II. Sur une espèce d'*Harmothoe* Kinberg rencontrée à Banyuls et nouvelle pour la Méditerranée. *Vie et Milieu* 9 : 412-416.
- Laubier, L. (1959).** Contribution à la faunistique du coralligène. III. Deux Spionidiens inquilins sur les bryozoaires cheilostomatides. IV. Une variété nouvelle de polychète, *Eumenia crassa* Oersted *fauveli*, nov. ssp. *Vie et Milieu* 10 : 347-352.
- Laubier, L. & J. Paris (1962).** Faune marine des Pyrénées-Orientales, fascicule 4, Annélides Polychètes. *Vie et Milieu* 13 : 1-81.
- Laubier, L. & J. Ramos (1974).** *Polydora guillei* sp. nov. nouvelle espèce de Polychète Spionidien en Méditerranée Occidentale. *Vie et Milieu. Série A, Biologie marine* 24 : 479-486.
- Lauckner, G. (1983).** Diseases of mollusca : Bivalvia. in Diseases of marine animals. O. Kinne (Ed.). *Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg* : 477-961.
- Laudien, J. & M. Wahl (1999).** Indirect effects of epibiosis on host mortality : seastar predation on differently fouled mussels. *Marine Ecology* 20 : 35-47.
- Lauzier, R. B. & G. Parker (1999).** A review of the biology and fisheries of the pink Scallop and spiny Scallop. *Rapport 1480-4883, Secrétariat Canadien pour l'évaluation des stocks*. Ottawa : 46 p.
- Lebour, M. V. (1907).** The mussel-beds of Northumberland. *Report on the Scientific Investigations for the year 1906, Northumberland Sea Fisheries Committee*. New Castle-on-Tyne : 28-46.
- Lee, J.-H. & J.-H. Cha (1997).** A study of ecological succession of macrobenthic community in an artificial lake of Shihwa on the west coast of Korea : an assessment of ecological impact by embankment. *Ocean Research* 19 : 1-12.
- Lee, S. Y., C. W. Fong & R. S. S. Wu (2001).** The effects of seagrass (*Zostera japonica*) canopy structure on associated fauna : a study using artificial seagrass units and sampling of natural beds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 259 : 23-50.
- Leloup, E. (1937).** Contribution à l'étude de la faune belge. VIII. Les dégâts causés par le ver *Polydora ciliata* (Johnston) dans les coquilles des bigorneaux et des huîtres. *Bulletin du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique* 13 : 1-4.

- Leppäkoski, E. & S. Olenin (2000).** Non-native species and rates of spread : lessons from brackish Baltic Sea. *Biological Invasions* 2 : 151-163.
- Lester, R. J. G. (1989).** Diseases of cultured molluscs in Australia. *in* Advances in tropical aquaculture - Aquacop. J. Barret (ed.). *IFREMER, Actes de colloque* 9 : 203-216.
- Leuckart, R. (1849).** Zur Kenntniss der Fauna von Island. *Archiv für Naturgeschichte, Berlin* 15 : 149-208.
- Levin, L. A. (1983).** Drift tube studies of bay-ocean water exchange and implications for larval dispersal. *Estuaries* 6 : 364-371.
- Levin, L. A. & D. V. Hugget (1990).** Implications of alternative reproductive modes for seasonality and demography in an estuarine Polychaete. *Ecology* 71 : 2191-2208.
- Levinsen, G. M. R. (1883).** Systematisk-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København* 1882 : 160-251.
- Lewis, J. B. (1998a).** Reproduction, larval development and functional relationships of the burrowing, spionid Polychaete *Dipolydora armata* with the calcareous hydrozoan *Millepora complanata*. *Marine Biology* 130 : 651-662.
- Lewis, J. B. (1998b).** Occurrence and distribution of the tanaid crustacean *Leptochelia savignyi* on the calcareous hydrozoan *Millepora complanata*. *Bulletin of Marine Science* 63 : 629-632.
- Light, W. J. (1969).** *Polydora narica*, new species, and *Pseudopolydora kempii californica*, new subspecies, two new spionids (Annelida: Polychaeta) from central California. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 36 : 531-550.
- Light, W. J. (1970a).** *Polydora allopuris*, new species, a commensal Spionid (Annelida, Polychaeta) from a hydrocoral off central California. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 37 : 459-472.
- Light, W. J. (1970b).** A new Spionid (Annelida, Polychaeta) from the Gulf of California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 69 : 74-79.
- Light, W. J. (1974).** A new species of *Pseudopolydora* (Polychaeta, Spionidae) from the Solomon Islands. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 87 : 389-394.
- Light, W. J. (1977).** Spionidae (Annelida : Polychaeta) from San Francisco Bay, California : A revised list with nomenclatural changes, new records, and comments on related species from the northeastern Pacific Ocean. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 90 : 66-88.
- Light, W. J. (1978).** Invertebrates of the San Francisco Bay Estuary System. Spionidae Polychaeta Annelida. *The Boxwood Press, Pacific Grove* : 211 p.

- Lindsay, S. M. & S. A. Woodin (1992).** The effect of palp loss on feeding behavior of two spionid Polychaetes : changes in exposure. *Biological Bulletin* 183 : 440-447.
- Lindsay, S. M. & S. A. Woodin (1995).** Tissue loss induces switching of feeding mode in spionid Polychaetes. *Marine Ecology Progress Series* 125 : 159-169.
- Lindsay, S. M. & S. A. Woodin (1996).** Quantifying sediment disturbance by browsed spionid polychaetes : implications for competitive and adult-larval interactions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 196 : 97-112.
- Linke, P. & G. F. Lutze (1993).** Microhabitat preferences of benthic foraminifera - a static concept or a dynamic adaptation to optimise food acquisition? *Marine Micropaleontology* 20 : 215-234.
- Lissón, C. I. (1907).** Contribución a la Geología de Lima y sus Alrededores. *Liberia e imprenta gil, Lima* : 111 p.
- Liu, P.-J. & H.-L. Hsieh (2000).** Burrow architecture of the spionid polychaete *Polydora villosa* in the corals *Montipora* and *Porites*. *Zoological Studies* 39 : 47-54.
- Lleonart, M. (2001).** Australian abalone mudworms : avoidance & identification. A farm manual. *Rapport, FRDC (Fisheries Research & Development Corporation)*. Deakin : 33 p.
- Lleonart, M. (2002).** Management of Spionid mud worm infestations of Tasmanian cultured abalone. *Thèse, University of Tasmania* : 240 p.
- Lleonart, M., J. Handlinger & M. Powell (2003a).** Treatment of Spionid mud worm (*Boccardia knoxi* Rainer) infestation of cultured abalone. *Aquaculture* 217 : 1-10.
- Lleonart, M., J. Handlinger & M. Powell (2003b).** Spionid mudworm infestation of farmed abalone (*Haliotis spp.*). *Aquaculture* 221 : 85-96.
- Lo Bianco, S. (1893).** Gli anellidi tubicoli trovati nel Golfo di Napoli. *Atti della Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche di Napoli* 5 : 1-97.
- Lo Bianco, S. (1899).** Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del Golfo di Napoli. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel* 13 : 448-573.
- Lohrer, A. M. & R. B. Whitlatch (2002).** Life-stage-based recovery dynamics of marine invertebrates in soft-sediment bottoms. *in* Dynamic modeling for marine conservation. M. Ruth & J. Lindholm (Ed.). *Springer Verlag, New York* : 191-213.
- Long, E. R. (1968).** The associates of four species of marine sponges of Oregon and Washington. *Pacific Science* 22 : 347-351.
- Loosanoff, V. L. & J. B. Engle (1943).** *Polydora* in oysters suspended in the water. *The Biological Bulletin* 85 : 69-78.

- Lopez Gappa, J., A. Tablado, M. C. Fonalleras & M. L. Adami (2001).** Temporal and spatial patterns of annelid populations in intertidal sediments of the Quequén Grande estuary (Argentina). *Hydrobiologia* 455 : 61-69.
- Losovskaya, G. V. & D. A. Nesterova (1964).** On mass development of a new for the Black Sea species of Polychaetes, *Polydora ciliata* ssp. *limicola* Annenkova in Sukhoi Liman Lagoon (Northwestern Black Sea). *Zoologicheskii zhurnal* 43 : 1559-1560.
- Losovskaya, G. V. (1976).** On the expansion of geographical range of *Polydora limicola* Annenkova, a Polychaete species new for the Black Sea. *Gidrobiologicheskii zhurnal* 12 : 102-103.
- Losovskaya, G. V. (1977).** Some peculiarities of the recent condition of zoobenthos in the Northwestern Black Sea. *Biologiya Morya* 43 : 25-33.
- Losovskaya, G. V. & V. N. Zolotarev (2003).** The Polychaete *Polydora limicola* in benthic communities of the Black Sea. *Russian Journal of Marine Biology* 29 : 248-250.
- Lowry, O. H., N. J. Rosebrough, A. L. Farr & R. J. Randall (1951).** Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry* 193 : 265-275.
- Lu, L. & R. S. S. Wu (1998).** Recolonization and succession of marine macrobenthos in organic-enriched sediment deposited from fish farms. *Environmental Pollution* 101 : 241-251.
- Lunz, G. R. (1940).** The annelid worm, *Polydora*, as an oyster pest. *Science* 92 : 310.
- Lunz, G. R. (1941).** *Polydora*, a pest in South Carolina oysters. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 57 : 273-283.
- MacFarlane, G. R. & D. J. Booth (2001).** Estuarine macrobenthic community structure in the Hawkesbury River, Australia : relationships with sediment physicochemical and anthropogenic parameters. *Environmental Monitoring and Assessment* 72 : 51-78.
- Machkevsky, V. K. (2001).** Epizootical situation at the Sevastopol coastal zone with connection of aim of mussel and oyster cultivation. *Ecologiya Morya* 56 : 51-55.
- Maciolek, N. J. (1984).** A new species of *Polydora* (Polychaeta: Spionidae) from deep waters in the North-West Atlantic Ocean, and new records of other polydorid species. *Sarsia* 69 : 123-131.
- Mackay, J. & G. Gibson (1999).** The influence of nurse eggs on variable larval development in *Polydora cornuta* (Polychaeta: Spionidae). *Invertebrate Reproduction and Development* 35 : 167-176.
- MacKenzie, C. L., J. Shearer & L. W. Shearer (1961).** Chemical control of *Polydora websteri* and other Annelids inhabiting oyster shells. *Proceedings of the National Shellfish Association* 50 : 105-111.

- Mackin, J. G. & F. Cauthron (1952).** Effect of heavy infestations of *Polydora websteri* Hartman on *Crassostrea virginica* (Gmelin) in Louisiana. *Proceedings of the National Shellfish Association* 1952 : 14-24.
- MacNae, W. & M. Kalk (1958).** A natural history of Inhaca Island, Mozambique. *Witwatersrand University Press, Johannesburg* : 163 p.
- Mahadevan, S. & G. W. Patton (1979).** A study of sieve (screen mesh-opening) size effects on benthic fauna collected from Anclote anchorage. *Mote Marine Laboratory Technical Report, Contract 68-01-5016, Environmental Protection Agency*. Athens : 28 p.
- Malaquin, A. (1890).** Les Annélides Polychètes des côtes du Boulonnais. *Revue Biologique du Nord de la France* 2 : 175-439.
- Malmgren, A. J. (1867).** Annulata Polychaeta Spetsbergiae, Groenlandiae, Islandiae et Scandinaviae hactenus cognita. *Öfversigt af Königlich Vetenskapsakademiens förhandlingar, Stockholm* 24 : 127-235.
- Manchenko, G. P. & V. I. Radashevsky (1993).** Genetic differences between two sibling species of the *Polydora ciliata* complex (Polychaeta : Spionidae). *Biochemical Systematics and Ecology* 21 : 543-548.
- Manchenko, G. P. & V. I. Radashevsky (1994).** Genetic differences between two allopatric sibling species of the genus *Polydora* (Polychaeta : Spionidae) from the west Pacific. *Biochemical Systematics and Ecology* 22 : 767-773.
- Manchenko, G. P. & V. I. Radashevsky (1998).** Genetic evidence for two sibling species within *Polydora* cf. *ciliata* (Polychaeta: Spionidae) from the Sea of Japan. *Marine Biology* 131 : 489-495.
- Manchenko, G. P. (2001).** Unusual isozyme patterns of Glucose-6-Phosphate Isomerase in *Polydora brevipalpa* (Polychaeta : Spionidae). *Biochemical Genetics* 39 : 285-288.
- Manchenko, G. P. & V. I. Radashevsky (2002).** Genetic differences between two sibling sympatric *Dipolydora* species (Polychaeta: Spionidae) from the Sea of Japan, and a new species description. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82 : 193-199.
- Mann, R. & J. M. Harding (2000).** Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory asian mollusc. *Biological Invasions* 2 : 7-22.
- Marsh, G. A. (1970).** A seasonal study of *Zostera epibiota* in the York River, Virginia. *Thèse, College of William and Mary* : 156 p.
- Marsh, G. A. (1973).** The *zostera* epifaunal community in the York River, Virginia. *Chesapeake Science* 14 : 87-97.
- Marsh, J. B. & D. Weinstein, B. (1966).** Simple charring method for determination of lipids. *Journal of Lipid Research* 7 : 574-576.

- Marteil (1976a).** Les compétiteurs. Animaux. *Polydora* sp. *La conchyliculture française*, juin 1976 : 270-271.
- Marteil (1976b).** Le chambrage. *La conchyliculture française* : 281-283.
- Martin, D. (1996).** A new species of *Polydora* (Polychaeta, Spionidae) associated with the excavating sponge *Cliona viridis* (Porifera, Hadromerida) in the northwestern Mediterranean Sea. *Ophelia* 45 : 159-174.
- Martin, D. & T. A. Britayev (1998).** Symbiotic Polychaetes : review of known species. *Oceanography and Marine Biology: an annual review* 36 : 217-340.
- Matheron, G. (1970).** The theory of regionalized variables and its applications. *Centre de Géostatistiques de Fontainebleau, Fontainebleau* : 211 p.
- Mazières, J. & J. Kopp (1978).** Possibilités de conchyliculture en Basse-Normandie. Etudes du site de Crasville (eaux profondes), du Bassin de Saint-Vaast-la-Hougue (estran). *ISTPM*. : 31 p.
- MBA - Marine Biological Association (1931).** The Plymouth marine fauna. *Plymouth Laboratory, Plymouth* : 372 p.
- McDermott, J. J. (2001).** Symbionts of the hermit crab *Pagurus longicarpus* Say, 1817 (Decapoda: Anomura) : new observations from New Jersey waters and a review of all known relationships. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 114 : 624-639.
- McEuen, F. S. (1979).** Observations on the reproductive morphology of some California spionid Polychaetes. *Thèse, University of the Pacific* : 42 p.
- McIntosh, W. C. (1868).** On the boring of certain annelids. *Annals and Magazine of Natural History* 2 : 276-295.
- McIntosh, W. C. (1879).** On the Annelida obtained during the cruise of H.M.S. 'Valorous' to Davis Strait in 1875. *Transactions of the Linnean Society of London* 1 : 499-511.
- McIntosh, W. C. (1908).** On the perforations of marine animals. *Zoologist, London, serie 4* 12 : 41-60.
- McIntosh, W. C. (1909).** Notes from the Gatty Marine Laboratory, St. Andrews. No. 31. 1. On a young stage of *Gadus luscus* with bold transverse bars of pigment. 2. On the british Spionidae. 3. On the Spionidae dredged by H.M.S. 'Porcupine' in 1869 and 1870. *Annals and Magazine of Natural History* 3 : 153-180.
- McIntosh, W. C. (1915).** The British Annelids. Polychaeta. *Ray Society, London* : 368 p.
- McIntosh, W. C. (1925).** A second contribution to the marine polychaetes of South Africa. *Union South African Fisheries Marine Biological Survey* 5 : 1-93.

- Medcof, J. C. (1946a).** The mud-blister worm, *Polydora*, in Canadian oysters. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 6 : 498-505.
- Medcof, J. C. (1946b).** Structure, deposition and quality of oyster shell (*Ostrea virginica* Gmelin). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 6 : 209-216.
- MeiBner, K. (2001).** Infestation patterns of microphallid trematodes in *Corophium volutator* (Amphipoda). *Journal of Sea Research* 45 : 141-151.
- Meixner, R. (1981).** The infestation rate of *Mytilus edulis* on a wild mussel bed in the Flensburg Fjord (W. Baltic) with *Polydora ciliata*. *ICES - Shellfish Committee K6* : 1-6.
- Mendez, N., J. Romero & J. Flos (1997).** Population dynamics and production of the Polychaete *Capitella capitata* in the littoral zone of Barcelona (Spain, NW Mediterranean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 218 : 263-284.
- Mendez, N., J. Flos & J. Romero (1998).** Littoral soft-bottom polychaete communities in a pollution gradient in front of Barcelona (western Mediterranean, Spain). *Bulletin of Marine Science* 63 : 167-178.
- Meng, L., J. C. Powell & B. Taplin (2001).** Using winter flounder growth rates to assess habitat quality across an anthropogenic gradient in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuaries* 24 : 576-584.
- Ménoret, J.-M. (1989a).** Baie de Pen-Bé. Le *Polydora* infeste les huîtres. La laiterie voisine incriminée. *Ouest-France*, 24 février 1989 : 28.
- Ménoret, J.-M. (1989b).** Pen-Bé : la laiterie d'Herbignac mise en accusation. *L'Ostréiculteur Français* 25 : 12.
- Ménoret, J.-M. (1989c).** Après l'invasion du *Polydora*, on s'organise. *L'Ostréiculteur Français* 29 : 16-17.
- Menzel, R. W. (1955).** Some phrases of the biology of *Ostrea equestris* Say and a comparison with *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Publications of the Institute of Marine Science* 4 : 69-153.
- Merrill, A. S. (1960).** Living inclusions in the shell of the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Ecology* 41 : 385-386.
- Mesnil, F. (1893).** Sur le genre *Polydora* Bosc (*Leucodore* Johnston). *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences* 117 : 643-645.
- Mesnil, F. (1896).** Études de morphologie externe chez les Annélides. I. Les Spionidiens des cotes de la Manche. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* 29 : 110-287.
- Mesnil, F. (1897).** Études de morphologie externe chez les Annélides. II. Remarques complémentaires sur les Spionidiens. La famille nouvelle des Disomidiens. La place

- des *Aonides* (*sensu* Tauber, Levinsen). *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* 30 : 83-100.
- MHC - Marine Habitat Committee (2000)**. Report of the working group on biological effects on contaminants. *Rapport ICES CM 2000/E:04 Ref. ACME, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. Nantes : 69 p.
- Michaelis, H. (1976)**. Die makrofauna des nördlichen Eversandes (Wesermündung). *Jahresberichte der Forschungsstelle Norderney* 27 : 167-179.
- Michaelis, H. (1978)**. Zur morphologie und Ökologie von *Polydora ciliata* und *P. ligni* (Polychaeta, Spionidae). *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 31 : 102-116.
- Misra, A. (1999)**. Polychaete. in Fauna of West Bengal. Part 10. Zoological Survey of India (Ed.). *Calcutta* : 125-225.
- Mistri, M., E. A. Fano, F. Ghion & R. Rossi (2001)**. Disturbance and community pattern of Polychaetes inhabiting Valle Magnavacca (Valli di Comacchio, Northern Adriatic Sea, Italy). *Marine Ecology* 23 : 31-49.
- Mizumoto, S. (1964)**. Studies on disease of the shells of the pearl oyster (*Pinctada martensii*). I. On the species of parasitic polychaetes in the shells, the condition of the damages and the extirpation technique. *Bulletin of the National Pearl Research Laboratory* 9 : 1143-1155.
- Mizumoto, S. (1966)**. Studies on the disease of the shells of pearl oyster (*Pinctada martensii*). II. On the seasonal variation in occurrence *Polydora ciliata* in shells of pearl oyster. *Bulletin of the National Pearl Research Laboratory* 11 : 1368-1377.
- Mizumoto, S. (1968)**. Studies on the disease of the shells of pearl oyster (*Pinctada fucata*). II. On the seasonal process of the disease caused by *Polydora ciliata*. *Bulletin of the National Pearl Research Laboratory* 13 : 1624-1634.
- Möbius, K. (1873)**. Die wirbellosen Thiere der Ostsee. Bericht über die Expedition zur physikalische, chemischen und biologische Untersuchungen der Ostsee im Sommer 1871, auf S.M. Aviso Dampfer 'Pommerania'. *Annals and Magazine of Natural History* 12 : 80-89.
- Möbius, K. (1874)**. Mollusca, Vermes, and Coelenterata of the second German North-Polar Voyage. *Annals and Magazine of Natural History* 13 : 196-203.
- Mohammad, M.-B. M. (1972)**. Infestation of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* (Linne) by a new species of *Polydora* in Kuwait, Arabian Gulf. *Hydrobiologia* 39 : 463-477.
- Mohammad, M.-B. M. (1973)**. New species and records of polychaete annelids from Kuwait, Arabian Gulf. *Zoological Journal of the Linnean Society, London* 52 : 23-44.
- Molander, A. R. (1930)**. Animal communities on soft bottom areas in the Gullmar Fjord. *Kristinebergs Zoologiska Station Skriftserie* 2 : 1-380.

- Monro, C. C. A. (1938).** On a small collection of Polychaeta from Uruguay. *Annals and Magazine of Natural History* 2 : 311-314.
- Moore, J. M. (1998).** Bio-invasions : breaching natural barriers. *A Washington Sea Grant Program Publication, University of Washington*. Seattle : 19 p.
- Moore, J. P. (1907).** Descriptions of new species of Spioniform Annelids. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia* 59 : 195-207.
- Moore, R., W. H. Has, W. Hantzschel & D. W. Fischer (1962).** Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W : Miscellanea. conodonts conoidal shells of uncertain affinities worms, trace fossils and problematica. *Geological Society of America & University of Kansas Press, Colorado & Kansas* : 259 p.
- Mori, K., W. Sato, T. Nomura & M. Imajima (1985).** Infestation of the Japanese scallop *Patinopecten yessoensis* by the boring Polychaetes, *Polydora*, on the Okhotsk Sea Coast of Hokkaido, especially in Abashiri waters. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 51 : 371-380.
- Moroz, T. G. (1993).** Makrozoobenthos limanov i nizov'ev rek severo-zapadnogo Prichernomor'ya. *Naukova Dumka, Kiev*
- Mortensen, E. & P. S. Galtsoff (1944).** Behaviour and tube-building habits of *Polydora ligni*. *Biological Bulletin* 87 : 164-165.
- Mortensen, S., T. Van Der Meeren, A. Fosshagen, I. Hernar, L. Harkestad, L. Torkildsen & O. Bergh (2000).** Mortality of scallop spat in cultivation, infested with tube dwelling bristle worms, *Polydora* sp. *Aquaculture International* 8 : 267-271.
- Mouritsen, K. N. (2002).** The parasite-induced surfacing behaviour in the cockle *Austrovenus stutchburyi* : a test of an alternative hypothesis and identification of potential mechanisms. *Parasitology* 124 : 521-528.
- Mucha, A. P. & M. H. Costa (1999).** Macrozoobenthic community structure in two Portuguese estuaries : relationship with organic enrichment and nutrient gradients. *Acta Oecologica* 20 : 363-376.
- Müller, W. G. (1999).** Least-squares fitting from the variogram cloud. *Statistics & Probability Letters* 43 : 93-98.
- Murina, G.-V. & A. I. Solonchenko (1991).** Commensals of *Mytilus galloprovincialis* in the Black Sea : *Urastoma cyprinae* (Turbellaria) and *Polydora ciliata* (Polychaeta). *Hydrobiologia* 227 : 385-387.
- Mustaquim, J. (1986).** Morphological variation in *Polydora ciliata* complex (Polychaeta : Annelida). *Zoological Journal of the Linnean Society* 86 : 75-88.
- Mustaquim, J. (1988).** Electrophoretic variation of isozymes in *Polydora ciliata* complex (Polychaeta : Spionidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 91B : 197-205.

- Mustaquim, J. (1997).** Systematics and ecology of Polychaete worms of the Pakistan coastal waters. *Final Research Report, Pakistan Science Foundation, Grant No. S-KU/BIO-260, Centre of Excellence in Marine Biology, University of Karachi.* Karachi : 205 p.
- Muus, B. J. (1967).** The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersfgelser* 5 : 1-316.
- Myohara, M. (1979).** Reproduction and development of *Pseudopolydora kempji japonica* (Polychaeta: Spionidae), with special reference to the polar lobe formation. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University* 21 : 355-364.
- Myohara, M. (1980).** Reproduction and development of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Polychata: Spionidae) under laboratory conditions, with special regard to the polar lobe formation. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series VI, Zoology* 22 : 145-155.
- Naciri-Graven, Y., J. Haure, A. Gérard & J.-P. Baud (1999).** Comparative growth of *Bonamia ostreae* resistant and wild flat oyster *Ostrea edulis* in a intensive system. II. Second year of the experiment. *Aquaculture* 171 : 195-208.
- Nassanov, N. (1924).** Sur l'éponge perforante *Clione stationis* Nason. et le procédé du creusement des galeries dans les valves des huîtres. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences d'URSS, Série A* 1924 : 113-115.
- Naylor, J. R. & P. E. McShane (1997).** Predation by Polychaete worms on larval and post-settlement abalone *Haliotis iris* (Mollusca : Gasteropoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 214 : 283-290.
- Needler, A. W. H. (1941).** Oyster farming in eastern Canada. *Bulletin of the Fisheries research board of Canada* 60 : 1-83.
- Nehring, S. & H. Leuchs (1999a).** Introduced macrozoobenthic species at the German North Sea Coast - A review. *Wadden Sea Newsletter* 1 : 10-13.
- Nehring, S. & H. Leuchs (1999b).** The BfG-monitoring in the German North Sea estuaries : Macrozoobenthos. *Senckenbergiana Maritima* 29 (Supplement) : 107-111.
- Nel, R., P. S. Coetzee & G. Van Niekerk (1996).** The evaluation of two treatments to reduce mud worm (*Polydora hoplura* Claparède) infestation in commercially reared oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture* 141 : 31-39.
- Nell, J.** Diseases of Sydney Rock Oysters.
http://www.fisheries.nsw.gov.au/aqu/oysters/diseases_sro.htm
- Nelson, T. C. & L. A. Stauber (1940).** Observation of some common Polychaetes on New Jersey oyster beds with special reference to *Polydora*. *Anatomical Record* 78 : 102-103.

- Newell, G. E. (1954).** The marine fauna at Whitstable. *Annals and Magazine of Natural History* 12 : 321-350.
- Newell, P. & J. Clavier (1997).** Quantitative structure of soft substrate macrobenthos of Fiji's Great Astrolabe Lagoon. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* 1 : 455-458.
- O'Connor, W. A. (2001).** Latitudinal variation in reproductive behavior in the pearl oyster, *Pinctada albina sugillata*. *Aquaculture* 209 : 333-345.
- Oemcke, D. (1999).** The Treatment of ships' ballast water. *Ecoports Monograph Series No. 18, Ports Corporation of Queensland*. Brisbane : 102 p.
- Oersted, A. S. (1843).** Annulatorum danicorum conspectus. Fasc. 1. *Librariae Wahlianae, Hafniae* : 52 p.
- Oersted, A. S. (1844).** Zur Classification der Annulaten mit Beschreibung einiger euner oderunzulaenglich bekannter Gattungen und Arten. *Archiv für Naturgeschichte, Berlin* 10 : 99-112.
- Okuda, S. (1937).** Spioniform Polychaetes from Japan. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University* 5 : 217-254.
- Old, M. (1942).** The boring sponges and their effect on shellfish culture. *Convention Papers, National Shellfish Association*. Philadelphia.
- Olsgard, F. (1999).** Effects of copper contamination on recolonisation of subtidal marine soft sediments - an experimental field study. *Marine Pollution Bulletin* 38 : 448-462.
- Omel'yanenko, V. A. & V. A. Kulikova (2002).** Composition, seasonal dynamics, and long-term fluctuations in the density of pelagic Polychaetes in Amurskii Bay, Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology* 28 : 308-316.
- Orensanz, J. M. & M. C. Estivariz (1971).** Los anelidos poliquetos de aguas salobres de la provincia de Buenos Aires. *Revista del Museum de La Plata Sección Zoología* 11 : 95-114.
- Orrhage, L. (1969).** On the shell growth of *Littorina littorea* (Linné) (Prosobranchiata, Gasteropoda) and the occurrence of *Polydora ciliata* (Johnston) (Polychaeta Sedentaria). *Zoologiska bidrag från Uppsala* 38 : 137-153.
- Orth, R. J. (1971).** Observations on the planktonic larvae of *Polydora ligni* Webster (Polychaeta : Spionidae) in the York River, Virginia. *Chesapeake Science* 12 : 121-124.
- Osterling, M. & L. Pihl (2001).** Effects of filamentous green algal mats on benthic macrofaunal functional feeding groups. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 263 : 159-183.

- Otsuka, C. M. & D. M. Dauer (1982).** Fouling community dynamics in Lynnhaven Bay, Virginia. *Estuaries* 5 : 10-22.
- Oug, E. (2001).** Polychaetes in intertidal rocky and sedimentary habitats in the region of Tromso northern Norway. *Sarsia* 86 : 75-83.
- Owen, H. M. (1957).** Etiological studies on oyster mortality. II. *Polydora websteri* Hartmann - (polychaeta : spionidae). *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 7 : 35-46.
- Palmer, T. A., P. A. Montagna & R. D. Kalke (2002).** Downstream effects of restored freshwater inflow to Rincon Bayou, Nueces Delta, Texas, USA. *Estuaries* 25 : 1448-1456.
- Paterson, I. G. & G. D. Gibson (2003).** A new species of *Amphipolydora* (Polychaeta: Spionidae) from New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 37 : 733-740.
- Pauly, D. (1987).** A review of the ELEFAN system for analysis of length-frequency data in fish and aquatic vertebrates. in Length-based methods in fisheries research. D. Pauly & G. R. Morgan (Ed.). *ICLARM, Manila, Philippines & KISR, Safat, Kuwait* : 7-34.
- Persoone, G. (1965).** The importance of fouling in the harbour of Ostend in 1964. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 12 : 444-447.
- Petch, D. A. (1995).** Morphological variation in the spionid Polychaete *Boccardia proboscidea*. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 107 : 25-30.
- Petit, V. & M. Lyons (1989).** Report for BIM (Irish Sea Fisheries Board) on the *Polydora* investigation in Carlingford Lough. July-August 1989. *Rapport M. Sc. Aquaculture, University College Cork*. Cork : 17 p.
- Petranu, A. (1997).** Black Sea Biological Diversity in Romania. Black Sea Environmental Series, Volume 4. *United Nations Publications, New York* : 314 p.
- Pettibone, M. H. (1954).** Marine polychaete worms from Point Barrow, Alaska, with additional records from the North Atlantic and North Pacific. *Proceedings of the United States National Museum* 103 (3324) : 203-356.
- Phillippi, A. L., N. J. O'Connor, A. F. Lewis & Y. K. Kim (2001).** Surface flocking as a possible anti-biofoulant. *Aquaculture* 195 : 225-238.
- Pigeot, J., P. Miramand, P. Garcia-Meunier, T. Guyot & M. Séguignes (2000).** Présence d'un nouveau prédateur de l'huître creuse, *Ocenebrellus inornatus* (Récluz, 1851), dans le bassin conchylicole de Marennes-Oléron. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la Vie* 323 : 697-703.
- Pillai, T. G. (1965).** Annelida Polychaeta from the Philippines and Indonesia. *Ceylon Journal of Science (Biological Sciences)* 5 : 112-177.

- Plaine, H. L. (1952).** A variation in the distribution of a spionid Polychaete in the Woods Hole Region. *Ecology* 33 : 121-123.
- Plate, S. & E. Husemann (1994).** Identification guide to the planktonic polychaete larvae around the island of Helgoland (German Bight). *Helgoländer Meeresunters* 48 : 1-58.
- Pleijel, F. (1983).** On feeding of *Pholoe minuta* (Fabricius, 1780) (Polychaeta : Sigalionidae). *Sarsia* 68 : 21-23.
- Poisson, R. & P. Remy (1925).** Contribution à l'étude de la faune des eaux saumâtres. I. Le canal de Caen à la mer. *Bulletin de la Société Linéenne de Normandie - 7^{ème} série* 8 : 144-155.
- Ponti, M., A. Capra, G. Gabbianelli & V. U. Ceccherelli (1998).** Environmental characterisation and macrobenthic communities of the Northern Adriatic "Paguro" Wreck. Poster, *CIESM*.
- Poore, G. C. B. & K. J.D. (1978).** Benthos of the Port of Melbourne : The Yarra River and Hobsons Bay, Victoria. *Australian Journal of Marine and Freshwater Resources* 29 : 141-155.
- Posey, M. H., T. D. Alphin & S. Banner (1998).** Temporal variability, diversity and guild structure of abenthic community in th northeastern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 63 : 143-155.
- Powilleit, M. & J. Kube (1999).** Effects of severe oxygen depletion on macrobenthos in the Pomeranian Bay (southern Baltic Sea) : a case study in a shallow, sublittoral habitat characterised by low species richness. *Journal of Sea Research* 42 : 221-234.
- Pregenzer, C. (1983).** Survey of metazoan symbionts of *Mytilus edulis* (Mollusca : Pelecypoda) in Southern Tasmania. *Australian Journal of Freshwater Research* 34 : 387-396.
- Procter, W. (1933).** Biological survey of the Mount Desert Region marine fauna, Part 5. *Wistar Institute for Anatomy and Biology*. Philadelphia : 132-155.
- Pruvot, G. (1897).** Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale comparée à ceux du Golfe du Lion. *Archives de zoologie expérimentale et générale* 3 : 511-660.
- Qian, P.-Y., L. R. McEdward & F.-S. Chia (1990).** Effects of delayed settlement on survival, growth, and reproduction in the spionid Polychaete, *Polydora ligni*. *Invertebrate Reproduction and Development* 18 : 147-152.
- Qian, P.-Y. & F.-S. Chia (1991).** Larval growth, development, and mortality of *Capitella capitata* and *Polydora ligni* are affected by food. *Bulletin of Marine Science* 48 : 477-484.
- Qian, P.-Y. & F.-S. Chia (1993).** Larval development as influenced by food limitation in two Polychaetes : *Capitella* sp. and *Polydora ligni* Webster. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 166 : 93-105.

- Qian, P.-Y. & F.-S. Chia (1995).** Structure of feeding palp and feeding behavior of the spionid polychaete *Polydora polybranchia*. Poster présenté à la *Fifth International Polychaete Conference*, Qingdao, Chine (2-7 juillet 1995).
- Quatrefages, A. de (1865).** Note sur la Classification des Annélides et réponse aux observations de M. Claparède. *Annales des sciences naturelles, Paris - 5ème série* 3 : 253-296.
- Quatrefages, A. de (1866).** Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Annélides et Géphyriens. *Librarie Encyclopédique de Roret, Paris* : 588 p.
- Radashevsky, V. I. (1983).** Reproduction and larval development of the polychaete *Pseudopolydora paucibranchiata* in Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Biologiya Morya* 2 : 38-46.
- Radashevsky, V. I. (1985).** The larval development of the Polychaete *Pseudopolydora kempji japonica* in Peter The Great Bay, Sea of Japan. *Biologiya Morya* 2 : 39-46.
- Radashevsky, V. I. (1987).** Reproduction and larval development of the polychaete *Polydora ciliata* in Peter the Great Bay, Sea of Japan. *The Soviet Journal of Marine Biology* 12 : 357-363.
- Radashevsky, V. I. (1988).** Morphology, ecology, reproduction, and larval development of *Polydora uschakovi* (Polychaeta, Spionidae) in the Peter the Great Bay of the Sea of Japan. *Zoologicheskii zhurnal* 67 : 870-878.
- Radashevsky, V. I. (1989).** Ecology sex determination reproduction and larval development of the commensal polychaetes *Polydora commensalis* and *Polydora glycymerica* in the Sea of Japan. in *Simbioz U Morskikh Zhivotnykh*. V. A. Sveshnikov (Ed.). *Akademiya Nauk Sssr, Institutevolyutsionnoi Morfologii I Ekologii Zhivotnykh Imeni A. N. Severtsova, Moscow* : 137-164.
- Radashevsky, V. I. (1993).** Revision of the genus *Polydora* and related genera from the north west Pacific (Polychaeta : Spionidae). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 36 : 1-60.
- Radashevsky, V. I. (1994a).** Life history of a new *Polydora* species from the Kurile Islands and evolution of lecithotrophy in polydorid genera (Polychaeta : Spionidae). *Ophelia* 39 : 121-136.
- Radashevsky, V. I. (1994b).** Species of the genus *Polydora* (Polychaeta, Spionidae) from the Middle Kurile Islands. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo* 20 : 67-76.
- Radashevsky, V. I. (1995).** Fifth setiger spines homology in *Polydora* and related genera (Polychaeta: Spionidae). Poster présenté à la *Fifth International Polychaete Conference*, Qingdao, Chine (2-7 juillet 1995).

- Radashevsky, V. I. (1996).** Morphology, ecology and asexual reproduction of a new *Polydorella* species (Polychaeta : Spionidae) from the South China Sea. *Bulletin of Marine Science* 58 : 684-693.
- Radashevsky, V. I. (1999).** Description of the proposed lectotype for *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff and Engle, 1943 (Polychaeta : Spionidae). *Ophelia* 51 : 107-113.
- Radashevsky, V. I. & K. Fauchald (2000a).** Chaetal arrangement and homology in spionids (Polychaeta : Spionidae). *Bulletin of Marine Science* 67 : 13-23.
- Radashevsky, V. I. & H.-L. Hsieh (2000b).** *Polydora* (Polychaeta : Spionidae) species from Taiwan. *Zoological Studies* 39 : 203-217.
- Radashevsky, V. I. & H.-L. Hsieh (2000c).** *Pseudopolydora* (Polychaeta : Spionidae) species from Taiwan. *Zoological Studies* 39 : 218-235.
- Radashevsky, V. I. & J. M. d. Nogueira (2003).** Life history, morphology and distribution of *Dipolydora armata* (Polychaeta : Spionidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83 : 375-384.
- Rainer, S. (1973).** *Polydora* and related genera (Polychaeta : Spionidae) from Otago waters. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 3 : 545-564.
- Ramberg, J. P. & T. A. Schram (1982).** A systematic review of the Oslofjord species of *Polydora* Bosc and *Pseudopolydora* Czerniavsky. with some new biological and ecological data (Polychaeta : Spionidae). *Sarsia* 58 : 233-247.
- Ranade, M. R. (1956).** Occurrence of *Polydora pulchra* Carazzi in British waters. *Nature* 19 : 929.
- Ranade, M. R. (1957).** Reversal of phototaxis in the larvae of *Polydora pulchra*, Carazzi (Polychaeta, Spionidae). *Nature* 179 : 151-152.
- Rasmussen, E. (1956).** Faunistic and biological notes on marine invertebrates, 3. *Biologiske Meddelelser udgivet af Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 23 : 1-84.
- Rasmussen, E. (1973).** Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia* 11 : 1-495.
- Ray, L. G. (2000).** Infaunal assemblages on constructed intertidal mudflats at Jonesport, Maine (USA). *Marine Pollution Bulletin* 40 : 1186-1200.
- Read, G. (1975).** Systematics and biology of polydorid species (Polychaeta : Spionidae) from Wellington Harbour. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 5 : 395-419.
- Read, G. (2001).** Shell-damaging worms : what and where are they ? *Aquaculture Update* 29 : 6-7.

- Reish, D. J. (1954).** Polychaetous Annelids as associates and predators of the crustacean wood borer, *Limnoria*. *Wasmann Journal of Biology* 12 : 223-226.
- Reish, D. J. (1955).** The relation of polychaetous annelids to harbor pollution. *Public Health Reports* 70 : 1168-1174.
- Reish, D. J. (1959).** An ecological study of pollution in Los Angeles-Long Beach harbors, California. *Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation* 22 : 1-119.
- Reish, D. J. (1963a).** Further studies on the benthic fauna in a recently constructed boat harbor in southern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 62 : 23-32.
- Reish, D. J. (1963b).** Mass mortality of marine organisms attributed to the red tide in Southern California. *California Fish and Game* 49 : 265-270.
- Reish, D. J. (1964a).** A quantitative study of the benthic polychaetous annelids of Catalina Harbor, Santa Catalina Island, California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 63 : 86-92.
- Reish, D. J. (1964b).** Studies on the *Mytilus edulis* community in Alamitos Bay, California : Population variations and discussion of the associated organisms. *The Veliger* 6 : 202-207.
- Reish, D. J. & J. L. Barnard (1967).** The benthic polychaeta and amphipoda of Morro Bay, California. *Proceedings of the United States National Museum* 120 (3565) : 1-26.
- Reish, D. J. (1968a).** The polychaetous annelids of the Marshall Islands. *Pacific Science* 22 : 208-231.
- Reish, D. J. (1968b).** A biological survey of Bahia de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. II. Benthic Polychaetous Annelids. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 15 : 67-106.
- Reish, D. J. (1971).** Seasonal settlement of Polychaetous Annelids on test panels in Los Angeles - Long Beach Harbors 1950-1951. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 28 : 1459-1467.
- Retière, C. (1979).** Contribution à l'étude des peuplements benthiques du golfe normano-breton. *Thèse de Doctorat d'Etat, ès sciences, Université de Rennes* : 370 p.
- Rey, J. R. & A. W. Stoner (1984).** Macroinvertebrate associations on the egg masses of the sea hare, *Aplysia brasiliiana* Rang (Gastropoda : Opisthobranchia). *Estuaries* 7 : 158-164.
- Rice, S. & D. J. Reish (1976).** Egg capsule formation in the polychaete *Polydora ligni* : confirmation of a hypothesis. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 75 : 285-286.

- Rice, S. A. (1975).** The life history of *Polydora ligni* (Polychaeta : Spionidae) including a summary of reproduction in the family Spionidae. *Thèse, California State University* : 129 p.
- Rice, S. A. (1978).** Intraspecific variation in the opportunistic Polychaete *Polydora ligni* (Spionidae). *Thèse, University of South Florida* : 203 p.
- Rice, S. A. (1980).** Ultrastructure of the male nephridium and its role in spermatophore formation in spionid Polychaetes (Annelida). *Zoomorphologie* 95 : 181-194.
- Rice, S. A. & J. L. Simon (1980).** Intraspecific variation in the pollution indicator Polychaeta *Polydora ligni* (Spionidae). *Ophelia* 19 : 79-115.
- Rice, S. A. (1981).** Spermatogenesis and sperm ultrastructure in three species of *Polydora* and *Streblospio benedicti* (Polychaeta : Spionidae). *Zoomorphology* 97 : 1-16.
- Rioja, E. (1917a).** Notas sobre una excursion por las costas de Gijon. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 17 : 488-494.
- Rioja, E. (1917b).** Datos para le conocimiento de la fauna de Anélidos Poliquetos del Cantábrico. *Trabajos del Museo nacional de ciencias naturales, Serie Zoológica, Madrid* 29 : 1-111.
- Rioja, E. (1917c).** Nota sobre algunos anélidos recogidos en Málaga. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* 17 : 176-185.
- Rioja, E. (1918).** Adiciones a la fauna de anelidos del Cantabrico, Madrid. *Revista de la Academia de Ciencias de Madrid* 17 : 54-79.
- Rioja, E. (1923).** Algunas especies de anelidos poliquetos de las costas de Galicia. *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural Madrid* 23 : 333-345.
- Rioja, E. (1925).** Anelidos poliquetos de San Vicente de la Barquera (Cantabrica). *Trabajos del Museo nacional de ciencias naturales* 53 : 1-62.
- Rioja, E. (1931).** Estudios de los poliquetos de la Peninsula Iberica. *Memorias de la Academia de Ciencias exactas, fisicas y naturales de Madrid. Série ciencias nat.* 2 : 1-471.
- Rioja, E. (1939).** Estudios anelidologicos. I. Observaciones acerca de varias formas larvarias y postlarvarias pelagicas de Spionidae, procedentes de Acapulco, con description de una especie nueva del genero *Polydora*. *Anales del Instituto de Biologia, Mexico* 10 : 297-311.
- Rioja, E. (1943).** Estudios anelidologicos.VIII. Datos acerca de las especies del genero *Polydora* Bosc de las costas Mexicanas del Pacifico. *Anales del Instituto de Biologia, Mexico* 14 : 229-241.

- Rioja, E. (1947).** Estudios anelidologicos. XVII. Contribucion al conocimiento de los anelidos poliuetos de Baja California y Mar de Cortes. *Anales del Instituto de Biologia, Mexico* 18 : 197-224.
- Rioja, E. (1960).** Estudios anelidologicos. XXIV. Adiciones a la fauna de Anelidos Poliuetos de las costas orientales de Mexico. *Anales del Instituto de Biologia, Mexico* 31 : 289-316.
- Rioja, E. (1962).** Estudios anelidologicos. XXVI. Algunos Anelidos Poliuetos de las costas del Pacifico de Mexico. *Anales del Instituto de Biologia, Mexico* 33 : 131-229.
- Riordan, T. J. & S. M. Lindsay (2002).** Feeding responses to particle-bound cues by a deposit-feeding spionid polychaete, *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi 1883). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 277 : 79-95.
- Ropert, M. (1999).** Caractérisation et déterminisme du développement d'une population de l'Annélide tubicole *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) (Polychète Terébellidé) associé à la conchyliculture en Baie des Veys (Baie de Seine occidentale). *Thèse du Muséum National d'Histoire Naturelle* : 181 p.
- Ropert, M. & R. Olivési (2002).** Etat de l'activité mytilicole sur le secteur de Quend-Plage (Picardie). Première approche des problèmes de mortalités printanières de moules associées au développement saisonnier de "vase" sur les bouchots. *Rapport DRV/RA/RST/2002-01, DEL/BL/2002-03, IFREMER*. Port-en-Bessin : 20 p.
- Rosenberg, R., H. C. Nilsson & R. J. Diaz (2001).** Response of benthic fauna and changing sediment Redox profiles over a hypoxic gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 53 : 343-350.
- Roughley, T. C. (1922).** Oyster culture on the George's River, New South Wales. *Technical Education Series, Australian Museum, Sydney* 25 : 1-69.
- Roughley, T. C. (1925).** The perils of an oyster. *The Australian Museum Magazine* 2 (8) : 1-32.
- Rouse, G. & K. Fauchald (1997).** Cladistics and Polychaetes. *Zoologica Scripta* 26 : 139-204.
- Rozas, L. P., T. J. MINELLO & C. B. HENRY (2000).** An assessment of potential oil spill damage to salt marsh habitats and fishery resources in Galveston Bay, Texas. *Marine Pollution Bulletin* 40 : 1148-1160.
- Ruck, K. & P. Cook (1999).** Polychaete worms : a threat to abalone farming ? The Annual International Conference and Exposition of the World Aquaculture Society, Sydney, Australia (26 avril - 2 mai 1999). *Book of abstracts* : 658.
- Ruiz, G. M., P. W. Fofonoff, J. T. Carlton, M. J. Wonham & A. H. Hines (2000).** Invasion of coastal marine communities in North America : apparent patterns, processes, and biases. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31 : 481-531.

- Rullier, F. (1960).** Morphologie et développement du Spionidae (Annélide Polychète) *Polydora (Boccardia) redeki* Horst. *Cahiers de Biologie Marine* 1 : 231-244.
- Rullier, F. (1963).** Développement de *Polydora (Carazzia) antennata* Claparède var. *pulchra* Carazzi. *Cahiers de Biologie Marine* 4 : 233-250.
- Rullier, F. (1966).** Quelques Annélides Polychètes des Iles Kerguelen. *Comité National Français des Recherches Antarctiques* 15 : 17-28.
- Russell, B. C. & C. L. Hewitt (2000).** Baseline survey of the Port of Darwin for introduced marine species. *A report to the Northern Territory Department of Transport and Works, Northern Territory Government, MAGNT (Museums and Art Galleries of the Northern Territory) & CSIRO Marine Research.* Darwin : 104 p.
- Russell, F. S. (1957).** Plymouth marine fauna. *Plymouth Laboratory, Plymouth* : 34 p.
- Rybakov, A. V. (1984).** Parasites and commensal bivalve mollusks of Peter the Great Bay. *The Soviet Journal of Marine Biology* 9 : 206-208.
- Rzhavsky, A. V. & E. V. Solokhina (1989).** Polychaetes of Avachinskaya Bay : benthos, fouling, and plankton. *in* Hydrobiological investigations in Avachinskaya Bay. Dvo An SSSR (Ed.). *Vladivostok* : 39-49.
- Sagasti, A., L. C. Schaffner & J. E. Duffy (2000).** Epifaunal communities thrive in an estuary with hypoxic episodes. *Estuaries* 23 : 474-487.
- Sagasti, A., L. C. Schaffner & J. E. Duffy (2001).** Effects of periodic hypoxia on mortality, feeding and predation in an estuarine epifaunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 258 : 257-283.
- Saint-Joseph, A. d. (1894).** Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard. Troisième Partie. *Annales des sciences naturelles, Paris* 17 : 1-395.
- Saiz-Salinas, J. I. & J. Urkiaga-Alberdi (1999).** Faunal responses to turbidity in a man-modified bay (Bilbao, Spain). *Marine Environmental Research* 47 : 331-347.
- Sakarison, S. J. (2000).** Búnddyr í faerøske taerskelfjorde. *BS-opgave i biologi sommeren 2000, Føroya Náttúrugripasavn.* Tórshavn : 58 p.
- Saldanha, L. (1974).** Estudo do povoamento dos horizontes superiores da rocha litoral da costa da Arrábida. *Arquivos do Museu Bocage. Série 2A* 5 : 1-382.
- Salomon, J.-C. & M. Breton (1991).** Courants résiduels de marée dans la Manche. *in* Proceedings of the International Colloquium on the environment of epicontinental seas, Lille, 20-22 March, 1990, *Oceanologica Acta.* Vol. sp. 11 : 47-53.
- Samuelson, G. M. (1997).** Benthic organisms as indicators of environmental change on subarctic tidal flats, Iqaluit, Baffin Island, N.W.T. *Thèse, University of Regina* : 197 p.

- Samuelson, G. M. (2001).** Polychaetes as indicators of environmental disturbance on subarctic tidal flats, Iqaluit, Baffin Island, Nunavut Territory. *Marine Pollution Bulletin* 42 : 733-741.
- Santos, S. L. & J. L. Simon (1974).** Distribution and abundance of the polychaetous annelids in a south Florida estuary. *Bulletin of Marine Science* 24 : 669-689.
- Sarda, R. (1986).** Fauna de anelidos poliuetos de la region del Estrecho de Gibraltar, III. Eunicida, Orbiniida, Spionida, Magelonida, Chaetopterida, Ctenodrilida, Flabelligerida, Opheliida, Oweniida, Capitellida, Terebellida, Sabellida y Nerillida. *Miscellanea Zoologica* 10 : 71-85.
- Sars, M. (1853).** Bemaerkninger over det Adriatiske Havs Fauna sammenlignet med Nordhavets. *Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, Christiania* 7 : 367-397.
- Sartoretto, S. (1998).** Bioérosion des concrétions coralligènes de Méditerranée par les organismes perforants : essai de quantification des processus. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la Terre et des Planètes* 327 : 839-844.
- Sato, W. (1988).** Infestation and life history of the boring Polychaetes, *Polydora*, living in Japan. *Thèse, Tohoku University* : 115 p.
- Sato-Okoshi, W. & T. Nomura (1990a).** Infestation of the japanese scallop *Patinopecten yessoensis* by the boring Polychaetes *Polydora* on the coast of Hokkaido and Tohoku district. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 56 : 1593-1598.
- Sato-Okoshi, W., Y. Sugawara & T. Nomura (1990b).** Reproduction of the boring Polychaete *Polydora variegata* inhabiting scallops in Abashiri Bay, North Japan. *Marine Biology* 104 : 61-66.
- Sato-Okoshi, W. & K. Okoshi (1993).** Microstructure of scallop and oyster shells infested with boring *Polydora*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 59 : 1243-1247.
- Sato-Okoshi, W. (1994).** Life history of the Polychaete *Polydora variegata* that bores into the shells of scallops in Northern Japan. in *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle - Actes de la 4ème Conférence internationale des Polychètes*. J.-C. Dauvin, L. Laubier & D. J. Resih (Ed.). *Paris* : 549-558.
- Sato-Okoshi, W. & M. Yokouchi (1994).** A preliminary list of Polychaetes (Annelida) collected by the Biological Expedition to the Northern Mariana Islands, Micronesia. *Natural History Research Special Issue* 1 : 169-171.
- Sato-Okoshi, W. & K. Okoshi (1996).** Microstructure of scallop shells infested with young boring Polychaete, *Polydora variegata*. *Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco* n° spécial 14 : 203-207.
- Sato-Okoshi, W. & K. Okoshi (1997).** Survey of the genera *Polydora*, *Boccardiella* and *Boccardia* (polychaeta, spionidae) in Barkley Sound (Vancouver island, Canada), with special reference to boring activity. *Bulletin of Marine Science* 60 : 482-493.

- Sato-Okoshi, W. (1998).** Three new species of Polydorids (Polychaeta, Spionidae) from Japan. *Species Diversity* 3 : 277-288.
- Sato-Okoshi, W. (1999).** Polydorid species (Polychaeta : Spionidae) in Japan, with descriptions of morphology, ecology and burrow structure. 1. Boring species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79 : 831-848.
- Sato-Okoshi, W. (2000).** Polydorid species (Polychaeta : Spionidae) in Japan, with descriptions of morphology, ecology and burrow structure. 2. Non-boring species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80 : 443-456.
- Sato-Okoshi, W. & K. Okoshi (2000).** Structural characteristics of self-excavated burrows by boring polydorid species (Polychaeta, Spionidae). *Bulletin of Marine Science* 67 : 235-248.
- Sato-Okoshi, W. & M. Takatsuka (2001).** *Polydora* and related genera (Polychaeta, Spionidae) around Puerto Montt and Chiloé Island (Chile), with description of a new species of *Dipolydora*. *Bulletin of Marine Science* 68 : 485-503.
- Schleyer, M. H. (1991).** Shell-borers in the oyster, *Striostrea margaritacea* : pests or symbionts ? *Symbiosis* 10 : 135-144.
- Schlüter, M., E. Sauter, H.-P. Hansen & E. Suess (2000).** Seasonal variations of bioirrigation in coastal sediments : Modelling of field data. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64 : 821-834.
- Schmarda, L. K. (1861).** Neue wirbellose Thiere beobachtet und gesammelt auf einer Reise 1853 bis 1857. Band I. Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. part 2. *Engelmann, Leipzig* : 164 p.
- Schodduyn, R. (1931).** Observations sur la faune et la flore des coquilles des huîtres. *Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco* 568 : 1-20.
- Schwindt, E. & O. O. Iribarne (2000).** Settlement sites, survival and effects on benthos of an introduced reef-building Polychaete in a SW Atlantic coastal lagoon. *Bulletin of Marine Science* 67 : 73-82.
- Self, R. F. L. & P. A. Jumars (2000).** Direct observations of gut filling and emptying in a surface deposit feeder, *Pseudopolydora kempji japonica* Imajima & Hartman (Polychaeta : Spionidae). *En cours de rédaction* : http://www.ocean.washington.edu/people/staff/liko/papers/gut_filling/wormfarm_web_doc.pdf
- Shepherd, J. G. (1987).** A weakly parametric method for the analysis of length composition data. in Length-based methods in fisheries research. D. Pauly & G. R. Morgan (Ed.). *ICLARM, Manila, Philippines & KISR, Safat, Kuwait* : 113-120.
- Shepherd, S. A. (1973).** Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*). I. Ecology of five sympatric species. *Australian Journal of Marine and Freshwater Resources* 24 : 217-257.

- Sheridan, P., C. Henderson & G. McMahan (2003).** Fauna of natural seagrass and transplanted *Halodule wrightii* (Shoalgrass) beds in Galveston Bay, Texas. *Restoration Ecology* 11 : 139-154.
- Shields, J. D., M. A. Buchal & C. S. Friedman (1998).** Microencapsulation as a potential control technique against sabellid worms in abalone culture. *Journal of Shellfish Research* 17 : 79-83.
- Shimeta, J. & M. A. R. Koehl (1997).** Mechanisms of particle selection by tentaculate suspension feeders during encounter, retention, and handling. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 209 : 47-73.
- Shimeta, J., K. R. Hippe & P. F. Witucki (2003).** Influences of nutritional state and temperature on particle-capture mechanics in the passive suspension feeder, *Polydora cornuta*. *Communication orale (session CS05) lors du 2003 Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography*, Salt Lake City, Etats-Unis (8-14 février 2003).
- Shin, P. K. S. (1980).** Some polychaetous annelids from Hong Kong waters. *in Proceedings of the first international marine biological workshop : the marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China*, Hong Kong, 1980. B. S. Morton & C. K. Tseng (Ed.). *Hong Kong University Press, Hong Kong* : 161-172.
- Siddiqui, G. & M. Ahmed (2001).** Epibiont organisms on oyster shells from Pakistan (northern Arabian sea). *Pakistan Journal of Zoology* 33 : 237-242.
- Siegfried, C. A., M. E. Kopache & A. W. Knight (1980).** The benthos of a portion of the Sacramento River (San Francisco Bay Estuary) during a dry year. *Estuaries* 3 : 296-307.
- Silina, A. V. & Ovsyannikova, I. I. (2000).** Yesso scallop and its epibioses in cage and bottom cultures in the Alekseeva Bight (Sea of Japan). *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society* 4 : 103-105.
- Sinclair, M. (1963).** Studies on the paua *Haliotis iris* (Martyn) in the Wellington district 1945-46. *Zoological Publications from Victoria University of Wellington* 35 : 1-16.
- Skeel, M. (1977).** Further investigations on mudworms in oysters. *Australian Fisheries* 36 : 22-23.
- Skeel, M. E. (1979).** Shell-boring worms (Spionidae : Polychaeta) infecting cultivated Bivalve Molluscs in Australia. *Proceedings of the World Mariculture Society* 10 : 529-533.
- Smidt, E. L. B. (1951).** Animal production in the Danish Waddensea. *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersfgelser* 11 : 1-151.

- Smith, R. W., M. Bergen, S. B. Weisberg, D. Cadien, A. Dalkey, D. Montagne, J. K. Stull & R. G. Velarde (2001).** Benthic response index for assessing infaunal communities on the mainland shelf of southern California. *Ecological Applications* 11 : 1073-1087.
- Snelgrove, P. V. R., J. Grant & C. A. Pilditch (1999).** Habitat selection and adult-larvae interactions in settling larvae of soft-shell clam *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Series* 182 : 149-159.
- Söderström, A. (1920).** Studien über die Polychätenfamilie Spionidae. *Thèse, Uppsala University* : 286 p.
- Söderström, A. (1923).** Ueber das Bohren der *Polydora ciliata*. *Zoologiska bidrag från Uppsala* 8 : 319-326.
- Soule, J. D. & D. F. Soule (1969).** Systematics and biogeography of burrowing Bryozoans. *American Zoologist* 9 : 791-802.
- Soulier, A. (1903).** Révision des Annélides de la région de Cette, II. *Mémoires de l'Académie des Sciences et Lettres de Montpellier* 2 : 193-278.
- Southern, R. (1914).** Archiannelida and Polychaeta. Clare Island survey. *Proceedings of the Royal Irish Academy* 31 : 1-160.
- Southern, R. (1921).** Polychaeta of the Chilka Lake and also of fresh and brackish waters in other parts of India. *Memoirs of the Indian Museum* 5 : 563-659.
- Souza, J. R. B. & C. A. Borzone (2000).** Population dynamics and secondary production of *Scolelepis squamata* (Polychaeta : Spionidae) in an exposed sandy beach of southern Brazil. *Bulletin of Marine Science* 67 : 221-233.
- Srikrishnadhas, B. & K. Ramamoorthi (1977).** Development of *Pseudopolydora kempfi* (Southern, 1921) in the laboratory. *Proceedings of the Symposium on Warm Water Zooplankton* Special Publication UNESCO/NIO : 671-677.
- Stauber, L. A. & T. C. Nelson (1940).** Some observations on *Polydora ligni* Webster, a Polychaete worm on the oyster beds of Delaware Bay, New Jersey. *Lab. Dedication, The National Shellfisheries Program Convention Address*. Milford, Connecticut.
- Stenton-Dozey, J. M. E., L. F. Jackson & A. J. Busby (1999).** Impact of mussel culture on macrobenthic community structure in Saldanha Bay, South Africa. *Marine Pollution Bulletin* 39 : 357-366.
- Stephen, D. (1978).** Mud blister formation by *Polydora ciliata* in the indian backwater oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston). *Aquaculture* 13 : 347-350.
- Stewart, P. L., P. A. Kendrick, H. A. Levy, T. L. Robinson & K. Lee (2002).** Softbottom benthic communities in Sydney Harbour, Nova Scotia. 2. 2000 survey : Distribution and relation to sediments and contamination. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2425 : 1-108.

- Stock, M. W. (1964).** Anterior regeneration in Spionidae. *Thèse, University of Connecticut* : 91 p.
- Stocks, K. I. (2000).** Factors affecting macroinfaunal community structure in salt marshes. *Thèse, Rutgers, The State University of New Jersey* : 162 p.
- Stocks, K. I. (2002).** Flume experiments on post-settlement movement in polychaetes. *Journal of Marine Research* 60 : 743-762.
- Stoner, A. W. (1980).** The role of the seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bulletin of Marine Science* 30: 537-551.
- Stoner, A. W., H. S. Greening, J. D. Ryan & R. J. Livingston (1983).** Comparison of macrobenthos collected with cores and suction sampler in vegetated and unvegetated marine habitats. *Estuaries* 6 : 76-82.
- Straughan, D. (1981).** Intertidal ecological changes after the Metula oil spill. *Allan Hancock Foundation Technical Report* 4 : 1-138.
- Sumner, R. B., R. Osburn & L. J. Cole (1913).** A biological survey of the waters of Woods Hole and vicinity. Section 3. A catalogue of the Marine fauna of Woods Hole and vicinity. *Bulletin of the United States Bureau of Fisheries* 31 : 549-794.
- Swain, L. G., P. Eng., D. G. Walton, B. Phippen, H. Lewis, S. Brown, G. Bamford, D. Newsom & I. Lundman (1998).** Water quality assessment and objectives for the Fraser River from hope to sturgeon and Roberts Banks. *Technical appendix (first update), Ministry of Environment, Lands and Parks - Province of British Columbia.* Vancouver : 567 p.
- Sylvand, B., C. Marion, A. Lecouturier & M. Ropert (2003).** Nouvelle cartographie sédimentaire de la zone conchylicole de Grandcamp-Maisy en baie des Veys (Baie de Seine occidentale, Manche orientale). *Les rapports scientifiques et techniques du GEMEL - 22^{ème} année, GEMEL (Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux) & LCN (Laboratoire Conchylicole de Normandie, IFREMER).* Luc-sur-mer : 13 p.
- Tagatz, M. E., J. M. Ivey, C. E. DalBo & J. L. Oglesby (1982).** Responses of developing estuarine macrobenthic communities to drilling muds. *Estuaries* 5 : 131-137.
- Takahashi, K. (1937).** Notes on the Polychaetous Annelid, *Polydora pacifica* n. sp., which bores holes in *Pinctada margaritifera* (Linne). *Palao Tropical Biological Station Studies* 2 : 155-167.
- Takemura, Y. & T. Okutani (1956).** Boring animals and their damages inflicted on the shells of silver-lip pearl oyster collected from the Arafura Sea. *Collected Reprints from the Tokai Regional Fisheries Research Laboratory* 26 : 21-35.
- Takikawa, M., K. Uno, T. Ooi, T. Kusumi, S. Akeru, M. Muramatsu, H. Mega & C. Horita (1998).** Crenulacetal C, a marine diterpene, and its synthetic mimics inhibiting *Polydora websteri*, a harmful lugworm damaging pearl cultivation. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 46 : 462-466.

- Tamaki, A. (1985).** Inhibition of larval recruitment of *Armandia* sp. (Polychaeta : Opheliidae) by established adults of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Okuda) (Polychaeta: Spionidae) on an intertidal sand flat. *Journal of experimental marine biology and ecology* 87 : 67-82.
- Taylor, M. (1998).** The influence of environmental factors on reproduction and recruitment of *Macomona liliana* (Class: Bivalvia) in Manukau Harbour, New Zealand. *Thèse, University of Auckland, New Zealand* : 307 p.
- Templeton, R. (1836).** A catalogue of the species of annulose animals and of rayed ones found in Ireland. *Magazine of Natural History and Journal of Zoology, London* 9 : 233-243.
- Tena, J., R. Capaccioni-Azzati & F. J. Torres-Gavilla (2000).** Polychaetes associated with different facies of the photophilic algal community in the Chafarinas Archipelago (SW Mediterranean). *Bulletin of Marine Science* 67 : 57-72.
- Terranova, P. L. (1999).** Técnicas para el policultivo cultivo de ostras *Crassostrea gigas* y camarón *Penaeus vannamei* en Ecuador. *Mémoire de l'ESPOL (Escuela Superior Politécnica del Litoral), FIMCM (Facultad del Ingeniería Marítima y Ciencias del Mar)*. Guayaquil : non paginé.
- Thompson, G. B. & P. K. S. Shin (1983).** Sewage pollution and the infaunal benthos of Victoria Harbour, Hong Kong. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 67 : 279-299.
- Thorson, G. (1946).** Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser* 4 : 1-523.
- Thouveny, Y.** Sur l'origine des tissus dans la régénération des annélides *Polydora flava* Claparède et *Magalia perarmata* Marion et Bobretzky. : 45-69.
- Thouveny, Y. (1958).** Sur l'origine des tissus dans la régénération caudale de *Polydora flava* (Claparède) (Annélide Polychète). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences* 247 : 137-139.
- Tinoco-Orta, G. D. & J. Caceres-Martinez (2003).** Infestation of the clam *Chione fluctifraga* by the burrowing worm *Polydora* sp. nov. in laboratory conditions. *Journal of Invertebrate Pathology* 83 : 196-205.
- Tkachuk, L. P. (1988).** Vermins of the Black Sea mussel plantations. *Ecologiya Morya* 30 : 60-64.
- Toole, C. L. (1980).** Intertidal recruitment and feeding in relation to optimal utilization of nursery areas by juvenile English sole (*Parophrys vetulus* : Pleuronectidae). *Environmental Biology of Fishes* 5 : 383-392.

- Travis, D. F. & M. Gonsalves (1969).** Comparative ultrastructure and organization of the prismatic region of two bivalves and its possible relation to the chemical mechanism of boring. *American Zoologist* 9 : 635-661.
- Treadwell, A. L. (1914).** Polychaetous Annelids of the Pacific coast in the collections of the Zoological Museum of the University of California. *University of California Publications in Zoology* 13 : 175-234.
- Trueblood, D. D., E. D. Gallagher & D. M. Gould (1994).** Three stages of seasonal succession on the Savin Hill Cove mudflat, Boston Harbor. *Limnology and Oceanography* 39 : 1440-1454.
- Turner, H. J. & J. E. Hanks (1959).** Infestation of *Pecten irradians* by *Polydora*. *Nautilus* 72 : 109-111.
- Tzetlin, A. B. & T. A. Britayev (1985).** A new species of the Spionidae (Polychaeta) with asexual reproduction associated with sponges. *Zoologica Scripta* 14 : 177-181.
- Ueda, N., H. Tsutsumi, M. Yamada, K. Hanamoto & S. Montani (2000).** Impacts of oxygen-deficient water on the macrobenthic fauna of Dokai Bay and on adjacent intertidal flats, in Kitakyushu, Japan. *Marine Pollution Bulletin* 40 : 906-913.
- Urkiaga-Alberdi, J., S. Pagola-Cardé & J. I. Saiz-Salinas (1999).** Reducing effort in the use of benthic bioindicators. *Acta Oecologica* 20 : 489-497.
- Uschakov, P. V. (1950).** Polychaetes from the Sea of Okhotsk. *Issledovaniya dal'nevostochnykh Morei SSSR* 2 : 140-236.
- Uschakov, P. V. (1955).** Polychaeta of the far eastern seas of the U.S.S.R. *Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moscow & Leningrad* : 445 p.
- Vaillant, L. (1891a).** Sur la délimitation des zones littorales. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 112 : 1038-1040.
- Vaillant, L. (1891b).** Nouvelles études sur les zones littorales. *Annales des sciences naturelles, Paris - 7e série Zoologie et Paléontologie* 12 : 39-50.
- Vallarino, E. A., M. S. Rivero, M. C. Gravina & R. Elias (2002).** The community-level response to sewage impact in intertidal mytilid beds of the Southwestern Atlantic, and the use of the Shannon index to assess pollution. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 37 : 25-33.
- Verrill, A. E. (1873).** Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. *Report of the United States Commission for Fisheries 1871-72* : 295-778.
- Verrill, A. E. (1880).** Notice of recent additions to the marine invertebrata of the northeastern coast of America, with descriptions of new genera and species and critical remarks on others. Part I. Annelida, Gephyraea, Nemertina, Nematoda, Polyzoa, Tunicata,

- Mollusca, Anthozoa, Echinodermata, Porifera. *Proceedings of the United States National Museum* 2 : 165-205.
- Verrill, A. E. (1881).** New England Annelida. Part I. Historical sketch, with annotated lists of the species hitherto recorded. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* 4 : 285-324.
- Verrill, A. E. (1885).** Notice of recent additions to the marine invertebrata of the northeastern coast of America, with descriptions of new genera and species and critical remarks on others. Part V. Annelida, Echinodermata, Hydroida, Tunicata. *Proceedings of the United States National Museum* 8 : 424-448.
- Vieitez, J. M. (1977).** Primera cita para Espana de la especie *Phoronis psammophila* Cari. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biología)* 75 : 243-248.
- Vieitez, J. M. (1978).** Comparacion ecologica de dos playas de las rias de Pontevedra y Vigo. *Thèse, Universidad Complutense de Madrid* : 273 p.
- Virnstein, R. W. (1979).** Predation on estuarine infauna : response patterns of component species. *Estuaries* 2 : 69-86.
- Vorstman, A. G. (1935).** Biologische notizen betreffs der sessilen fauna im hafen der stad Amsterdam. *Zoologischer Anzeiger* 109 : 76-80.
- Wada, K. T. (1991).** The pearl oyster *Pinctada fucata* Gould Family Pteriidae. in Estuarine and marine bivalve mollusk culture. W. Menzel (Ed.). *CRC Press, Boca Raton* : 245–260.
- Wahl, M. (2001).** Small scale variability of benthic assemblages : biogenic neighborhood effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 258 : 101-114.
- Wahl, M. & K. Hoppe (2002).** Interactions between substratum rugosity, colonization density and periwinkle grazing efficiency. *Marine Ecology Progress Series* 225 : 239-249.
- Ward, L. A. (1981).** Spionidae (Polychaeta: Annelida) from Hawaii, with descriptions of five new species. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94 : 713-730.
- Wargo, R. N. & S. E. Ford (1993).** The effect of shell infestation by *Polydora* sp. and infection by *Haplosporidium nelsoni* (MSX) on the tissue condition oysters *Crassostrea gigas*. *Estuaries* 16 : 229-234.
- Warme, J. E. & N. F. Marshall (1969).** Marine borers in calcareous terrigenous rocks of the Pacific Coast. *American Zoologist* 9 : 765-774.
- Warner, G. F. (2001).** Trans-zonal movements in winkles, *Littorina littorea* (L.) : reasons and consequences. *Journal of Shellfish Research* 20 : 495-499.
- Wass, M. L. (1965).** Check list of the marine invertebrates of Virginia. *Virginia Institute of Marine Science, Special Scientific Report* 24 : 1-58.

- Wasson, K., C. J. Zabin, L. Bedinger, M. C. Diaz & J. S. Pearse (2001).** Biological invasions of estuaries without international shipping : the importance of intraregional transport. *Biological Conservation* 102 : 143-153.
- Watson, A. T. (1905).** Note on *Polydora armata*, Lnghs. *Ceylon Pearl Oyster Fisheries, Supplementary Reports* 30 : 325-326.
- Webster, H. E. (1879a).** The Annelida Chaetopoda of New Jersey. *Annual Reports of the New York State Museum of Natural History* 32 : 101-128.
- Webster, H. E. (1879b).** On the Annelida Chaetopoda of the Virginian coast. *Transactions Albany Institute New York* 9 : 202-272.
- Webster, H. E. & J. E. Benedict (1884).** The Annelida Chaetopoda from Provincetown and Wellfleet, Massachusetts. *Report of the United States Commissioner of Fisheries, 1881* : 699-747.
- Webster, H. E. & J. E. Benedict (1887).** The Annelida Chaetopoda from Eastport, Maine. *Report of the United States Commissioner of Fisheries, 1885* : 707-755.
- Weitkamp, D. E. (2001).** State of Columbia River Estuary ecological conditions. *Exposé présenté lors du Sustainable Ecosystems Institute Workshop 1*. Seattle. *Présentation disponible sur le site* : <http://www.sei.org/columbia/downloads/Weit1.PDF>
- Wells, H. W. & M. J. Wells (1962).** The polychaete *Ceratonereis tridentata* as a pest of the scallop *Aequipecten gibbus*. *Biological Bulletin. Marine Biological Laboratory, Woods Hole* 122 : 149-159.
- Wells, H. W. & I. E. Gray (1964a).** Polychaetous Annelids of the Cape Hatteras area. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society* 80 : 70-78.
- Wells, H. W., M. J. Wells & I. E. Gray (1964b).** The calico scallop community in North Carolina. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 14 : 561-593.
- Wells, P. G. (1999).** Biomonitoring the health of coastal marine ecosystems - The roles and challenges of microscale toxicity tests. *Marine Pollution Bulletin* 39 : 39-47.
- Werda, J. (2003).** Impact du saumurage sur la qualité de chair des huîtres. *Rapport de stage de 2^{ème} année de BTS section Biochimie, Lycée Jean Rostand - LCN (Laboratoire Conchylicole de Normandie, IFREMER)*. Caen : 25 p.
- Wesenberg-Lund, E. (1939).** *Polydora (Carazzia) antennata* Claparède, a spionid Polychaete, new to Norway. *Kongelige norske Videnskabers Selskabs Forhandlinger* 11 : 193-195.
- Wesenberg-Lund, E. (1951).** Polychaeta. *The Zoology of Iceland* 2 : 1-182.

- West, T. L., L. M. Clough & W. G. Ambrose Jr (2000).** Assessment of function in an oligohaline environment : lessons learned by comparing created and natural habitats. *Ecological Engineering* 15 : 303-321.
- Westaway, C. & J. Norriss (1997).** Abalone aquaculture in Western Australia - Discussion paper and draft policy guidelines. *Fisheries management paper* 109 : 1-18.
- Whitlatch, R. B., A. M. Lohrer, S. F. Thrush, R. D. Pridmore, J. E. Hewitt, V. J. Cummings & R. N. Zajac (1998).** Scale-dependent benthic recolonization dynamics : life stage-based dispersal and demographic consequences. *Hydrobiologia* 375/376 : 217-226.
- Whitlegge, T. (1889).** Report on the worm disease affecting the oysters on the coast of New South Wales. *Records of the Australian Museum* 1 : 41-54.
- Widdicombe, S. & M. C. Austen (1998).** Experimental evidence for the role of *Brissopsis lyrifera* (Forbes, 1841) as a critical species in the maintenance of benthic diversity and the modification of sediment chemistry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 228 : 241-255.
- Widdicombe, S. & M. C. Austen (2001).** The interaction between physical disturbance and organic enrichment : an important element in structuring benthic communities. *Limnology and Oceanography* 46 : 1720-1733.
- Willemoës-Suhm, R. v. (1873).** Ueber die anneliden an den Küsten der Faeröer. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 23 : 346-348.
- Willey, A. (1905).** Report on the Polychaeta collected by Professor Herdman, at Ceylon, in 1902. *Report to the Government of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar, with supplementary reports upon the Marine Biology of Ceylon, by Other Naturalists. Part IV. Supplementary report* 30 : 212-324.
- Willey, A. & A. G. Huntsman (1921).** Faunal notes from the Atlantic Biological Station (1920). *Canadian Field Naturalist* 35 : 1-7.
- Williams, C. S. (1968).** The influence of *Polydora ciliata* (Johnston) on the degree of parasitism of *Mytilus edulus* L. by *Mytilicola intestinalis*. *Journal of Animal Ecology* 37 : 709-712.
- Williams, G. D. & D. Gibson (1995).** The physical, chemical and biological monitoring of Los Penasquitos Lagoon. *Final Report 20 September 1994 - 20 September 1995 for Los Penasquitos Lagoon Foundation, PERL*. San Diego : 25 p.
- Williams, G. D., G. Noe & J. Desmond (1998).** The physical, chemical and biological monitoring of Los Penasquitos Lagoon. *Annual Report 20 September 1997 - 20 September 1998 for Los Penasquitos Lagoon Foundation, PERL*. San Diego : 48 p.
- Williams, J. D. & J. J. McDermott (1997).** Feeding behavior of *Dipolydora commensalis* (Polychaeta: Spionidae) : particle capture, transport, and selection. *Invertebrate Biology* 116 : 115-123.

- Williams, J. D. & V. I. Radashevsky (1999).** Morphology, ecology, and reproduction of a new *Polydora* species from the East coast of North America. *Ophelia* 51 : 115-127.
- Williams, J. D. (2000a).** A new species of *Polydora* (Polychaeta : Spionidae) from the Indo-Pacific and first record of host hermit crab egg predation by a commensal polydorid worm. *Zoological Journal of the Linnean Society* 129 : 537-548.
- Williams, J. D. (2000b).** Spermiogenesis and spermatozoon ultrastructure of *Polydora neocaeca* (Polychaeta : Spionidae) from Rhode Island. *Invertebrate Reproduction and Development* 38 : 123-129.
- Williams, J. D. (2000c).** Systematics, ecology, feeding biology, and reproduction of polydorids (Polychaeta: Spionidae) associated with hermit crabs from the Indo-West Pacific. *Thèse, University of Rhode Island* : 197 p.
- Williams, J. D. (2001a).** *Polydora* and related genera associated with hermit crabs from the Indo-West Pacific (Polychaeta : Spionidae), with description of two new species and a second polydorid egg predator of hermit crabs. *Pacific Science* 55 : 429-465.
- Williams, J. D. (2001b).** Reproduction and larval development of *Polydora robi* (Polychaeta : Spionidae), an obligate commensal of hermit crabs from the Philippines. *Invertebrate Biology* 120 : 237-247.
- Williams, J. D. (2002).** The ecology and feeding biology of two *Polydora* species (Polychaeta : Spionidae) found to ingest the embryos of host hermit crabs (Anomura : Decapoda) from the Philippines. *Journal of Zoology, London* 257 : 339-351.
- Williams, T. (1851).** Report on the British Annelida. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 1851 : 159-272.
- Wilson, D. P. (1928).** The larvae of *Polydora ciliata* Johnston and *Polydora hoplura* Claparède. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 15 : 567-603.
- Wilson, D. P. (1951).** Larval metamorphosis and the substratum. *Année Biologique* 27 : 491-501.
- Wolff, W. J. (1973).** The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Zoologische Verhandlungen, Leiden* 126 : 1-242.
- Woodin, S. A. (1982).** Browsing : important in marine sedimentary environments ? Spionid polychaete examples. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 60 : 35-45.
- Woodwick, K. H. (1953).** *Polydora nuchalis*, a new species of Polychaetous Annelid from California. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 43 : 381-383.

- Woodwick, K. H. (1960).** Early larval development of *Polydora nuchalis* Woodwick, a spionid Polychaete. *Pacific Science* 14 : 122-128.
- Woodwick, K. H. (1961).** *Polydora rickettsi*, a new species of Spionid Polychaete from lower California. *Pacific Science* 15 : 78-81.
- Woodwick, K. H. (1963a).** Taxonomic revision of two polydorid species (Annelida, Polychaeta, Spionidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 76 : 209-216.
- Woodwick, K. H. (1963b).** Comparison of *Boccardia columbiana* Berkeley and *Boccardia proboscidea* Hartman (Annelida polychaeta). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 62 : 132-139.
- Woodwick, K. H. (1964).** *Polydora* and related genera (Annelida, Polychaeta) from Eniwetok, Majuro, and Bikini Atolls, Marshall Islands. *Pacific Science* 18 : 146-159.
- Woodwick, K. H. (1977).** Lecithotrophic larval development in *Boccardia proboscidea* Hartman. in *Essays on Polychaeteous Annelids in memory of Dr. Olga Hartman*. D. J. Reish & K. Fauchald (Ed.). *University of Southern California, Los Angeles* : 347-371.
- Worsaae, K. (2001).** The systematic significance of palp morphology in the *Polydora* complex (Polychaeta : Spionidae). *Zoologischer Anzeiger* 240 : 47-59.
- Wu, B.-L. & M. Chen (1980).** Morphology, ecology, reproduction and larval development of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Okuda). *Acta Zoologica Sinica* 26 : 356-364.
- Yokoyama, H. (1997).** Effects of fish farming on macroinvertebrates : comparison of three localities suffering from hypoxia. *UJNR Technical Report* 24 : 17-24.
- Yokoyama, H. (1998).** Three polychaetes indicating different stages of organic pollution. *Journal de Recherche Oceanographique* 23 : 67-74.
- Yokoyama, H. (2002).** Impact of fish and pearl farming on the benthic environments in Gokasho Bay: evaluation from seasonal fluctuations of the macrobenthos. *Fisheries Science (Tokyo)* 68 : 258-268.
- Young, D. K., M. A. Buzas & M. W. Young (1976).** Species densities of macrobenthos associated with seagrasses : a field experimental study of predation. *Journal of Marine Research* 34 : 567-592.
- Ysebaert, T., L. De Neve & P. Meire (2000).** The subtidal macrobenthos in the mesohaline part of the Schelde Estuary (Belgium) : influenced by man ? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80 : 587-597.
- Zabi, S. F. & P. Le Loeuff (1992).** Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Première partie : biologie et écologie des espèces. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 25 : 209-251.

- Zachs, I. (1925).** Nouvelles additions à la faune des Polychaeta du Murman. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences d'URSS, Série A* 1925 : 1-3.
- Zachs, I. (1933).** Polychaeta of the North Japanese Sea. *Explorations des mers d'URSS* 14 : 125-137.
- Zaitsev, Y. P. & B. G. Alexandrov (1998).** Black Sea Biological Diversity in Ukraine. Black Sea Environmental Series, Volume 7. *United Nations Publications, New York* : 351 p.
- Zajac, R. N. & R. B. Whitlatch (1982).** Responses of estuarine infauna to disturbance. I. Spatial and temporal variation of initial recolonization. *Marine Ecology Progress Series* 10 : 1-14.
- Zajac, R. N. (1985a).** The effects of sublethal predation on reproduction the Spionid Polychaete *Polydora ligni* Webster. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 88 : 1-19.
- Zajac, R. N. (1985b).** Population dynamics and life history variation in *Polydora ligni* (Annelida, Polychaeta). *Thèse, The University of Connecticut* : 209 p.
- Zajac, R. N. (1986).** The effects of intra-specific density and food supply on growth and reproduction in an infaunal Polychaete, *Polydora ligni* Webster. *Journal of Marine Research* 44 : 339-359.
- Zajac, R. N. (1991a).** Population ecology of *Polydora ligni* (Polychaeta : Spionidae). II. Seasonal demographic variation and its potential impact on life history evolution. *Marine Ecology Progress Series* 77 : 207-220.
- Zajac, R. N. (1991b).** Population ecology of *Polydora ligni* (Polychaeta : Spionidae). I. Seasonal variation in population characteristics and reproductive activity. *Marine Ecology Progress Series* 77 : 197-206.
- Zajac, R. N. (1995).** Sublethal predation on *Polydora cornuta* (Polychaeta : Spionidae) : Patterns of tissue loss in a field population, predator functional response and potential demographic impacts. *Marine Biology* 123 : 531-541.
- Zenetos, A., S. Christianidis, M.-A. Pancucci, N. Simboura & C. Tziavos (1997).** Oceanologic study of an open coastal area in the Ionian sea with emphasis on its benthic fauna and some zoogeographical remarks. *Oceanologica Acta* 20 : 437-451.
- Zhukova, N. V. & V. I. Radashevsky (1995).** Fatty acids of symbiotic spionids (Polychaeta: Spionidae) and their hosts as indicators of food sources and trophic relations. Poster présenté à la *Fifth International Polychaete Conference*, Qingdao, Chine (2-7 juillet 1995).
- Zottoli, R. A. & M. R. Carriker (1974a).** Burrow morphology, tube formation, and microarchitecture of shell dissolution by the Spionid Polychaete *Polydora websteri*. *Marine Biology* 27 : 307-316.

- Zottoli, R. A. & M. R. Carriker (1974b).** External release of protease by stationary burrow-dwelling polychaetes. *Journal of Marine Research* 32 : 331-342.
- Zubia, M. & M. Peyrot-Clausade (2001).** Internal bioerosion of *Acropora formosa* in Réunion (Indian Ocean) : microborer and macroborer activities. *Oceanologica Acta* 24 : 251-262.

TITRE / TITLE :

Infestation des coquilles d'huîtres *Crassostrea gigas* par les polydorens en Basse-Normandie : recommandations et mise au point d'un traitement pour réduire cette nuisance.

Infestation of the oyster shells *Crassostrea gigas* by polydorid species in Normandy (France): recommendations and treatment to reduce this harmful effect.

MOTS CLEFS / KEYWORDS :

Huîtres – Animaux et plantes nuisibles – Polychètes – Parasites ** lutte contre – *Polydora* – *Boccardia*

Oysters – Pests – Polychaeta – Parasites ** control – *Polydora* – *Boccardia*

RESUME / ABSTRACT :

Les polydorens constituent un complexe de 157 espèces de Spionidae. Parmi elles, *Boccardia polybranchia*, *Boccardia semibranchita*, *Polydora ciliata* et *Polydora hoplura* colonisent régulièrement les huîtres élevées en Basse-Normandie. Seul un dixième des populations survit plus d'un an. Les recrues observées sur la côte est du Cotentin proviennent du platier rocheux calcaire du Calvados. Leur reproduction est étalée sur l'ensemble de l'année mais le recrutement hivernal est plus préjudiciable aux huîtres. Les zones les plus exondées sont les moins infestées. Les polydorens sont à l'origine du chambrage des huîtres qui entraîne la non commercialisation d'une partie de la production ostréicole. Afin de lutter contre cette nuisance, il est possible de décaler la mise à l'eau vers la fin du mois de mars, de transférer les huîtres vers d'autres parcs pendant le pic de recrutement ou bien six mois avant la commercialisation. Il est également possible de traiter les huîtres avec une solution sursaturée en sel. La qualité des coquilles ainsi traitées est nettement améliorée sans induire de perte de croissance ou de surmortalité.

Polydorid species form a complex of 157 Spionidae. Among them, *Boccardia polybranchia*, *Boccardia semibranchita*, *Polydora ciliata* and *Polydora hoplura* regularly colonize oysters cultivated in Normandy. Only one tenth of the populations survives more than one year. Recruits observed on the East coast of Cotentin come from the rocky calcareous flatness of Calvados. Their reproduction is spread out over all the year but winter recruitment is more prejudicial for oysters. Deepest area are more infested. Polydorids create mudblisters which cause a bad marketing of the oyster production. In order to reduce this harmful effect, it is possible to shift the setting of the oyster towards the end of March, to transfer oysters towards other areas during the peak of recruitment or six months before the marketing. It is also possible to treat oysters with a solution saturated out of salt. Quality of shells treated is clearly improved without inducing loss of growth or surmortality.

Discipline : Physiologie, Biologie des Organismes, populations, interactions

Ce travail a été effectué au Laboratoire Environnement Ressources de Normandie (IFREMER, 14520 Port-en-Bessin) et a bénéficié du soutien financier du Conseil Régional de Basse-Normandie et de la Section Régionale Conchylicole Normandie – Mer du Nord.

