

Cycle de développement d'une population intertidale de *Nereis virens* (Polychaeta Nereidae) de l'estuaire maritime du Saint-Laurent

Nereis virens
Polychètes
Cycle de développement
Reproduction
Comparaison géographique

Nereis virens
Polychaetes
Life history
Reproduction
Geographic comparison

Gaston DESROSIERS^a, Alain CARON^a, Marc OLIVIER^a et Gilles MIRON^b

^a Centre Océanographique de Rimouski, Département d'Océanographie,
Université du Québec à Rimouski, 310, allée des Ursulines, Rimouski, Québec,
G5L 3A1, Canada.

^b GIROQ, Département de Biologie, Pavillon Alexandre-Vachon, Université
Laval, Sainte-Foy, Québec, G1K 7P4, Canada.

Reçu le 10/6/94, révisé le 27/10/94, accepté le 8/11/94.

RÉSUMÉ

Un échantillonnage intensif (1986-1988) nous a permis de schématiser le cycle de développement d'une population intertidale de *Nereis virens* (Sars). Chez cet annélide polychète, la ponte a lieu entre la fin d'avril et le début de juin sur la rive sud de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Durant cette période, les mâles épitoques quittent leur terrier pour rejoindre l'orifice d'une galerie occupée par une femelle où ils effectuent une danse nuptiale avant de relâcher leurs spermatozoïdes. La femelle demeure dans son terrier durant le relâchement de ses ovocytes qui se collent à la surface des sédiments où ils y seront fécondés. Tous les individus adultes meurent après la période de reproduction. Les larves passent par plusieurs stades de développement durant leurs phases épibenthique, pélagique et benthique (monotrochophore, trochophore, métatrochophore, nectochète). Le recrutement larvaire s'observe dans la zone intertidale et dépend essentiellement des processus hydrodynamiques liés à la marée. Après le recrutement, deux phases de croissance ont été identifiées. Durant leurs deux premières années, la croissance métamérique permet aux juvéniles d'atteindre de 40 à 100 segments sétigères. Le nombre maximal de segments est atteint (120-150) durant les 3^e et 4^e années où l'on observe alors une croissance dite pondérale. Les individus âgés de plus de trois ans migrent du haut vers le bas de plage pour rejoindre les adultes. Cette migration diffère de celle des mâles épitoques pendant la reproduction. L'analyse des classes de taille (cohortes) montre que l'âge des individus de cette population intertidale est supérieur à sept ans. De plus, en comparant les résultats des études est-américaines et des côtes européennes, les populations de *N. virens* montrent de nombreuses divergences dans la répartition spatiale des individus, l'âge à la maturité, le diamètre ovocytaire lors de la ponte, la durée de celle-ci, l'espérance de vie, le recrutement larvaire, la croissance et l'évolution spatio-temporelle des cohortes. L'ensemble de ces différences combiné à la faible dispersion des individus de cette espèce pourraient être de bons indicateurs de la variabilité génétique entre les populations est-américaines et européennes.

ABSTRACT

Life history of the polychaete *Nereis virens* (Sars) in an intertidal flat of the Lower St. Lawrence estuary.

An intensive study was conducted from 1986 to 1988 to schematize the life history of the intertidal population of the annelid *Nereis virens*. Spawning occurred between late April and early June on the south shore of the Lower St. Lawrence estuary. Then, epitokous males leave the sediment and move towards female burrows, displaying heteronereid movements before releasing gametes. Females

remain in their burrow and release oocytes which adhere to sediment surface where they will be fertilized. All mature individuals die after spawning. Larvae go through conspicuous changes during suprabenthic, pelagic and benthic development (monotrochophore, trochophore, metatrochophore, nectochaete). Settlement occurs in the upper intertidal zone and depends essentially on hydrodynamic processes related to the tide. After recruitment, two growth periods have been observed. During the first two years, juveniles reach 40 to 100 chaetigerous segments following metameric growth. In their 3rd and 4th years, individuals increased in body mass (weighted growth). Three-year-old individuals can migrate downshore from upper intertidal levels and join adults. This migration is different from the one displayed by epitokous males in the spawning period. Further analysis suggested that individuals of the intertidal population of the Lower St. Lawrence estuary may have a life span superior to seven years. Moreover, a comparison between the results from east-American populations and these from European studies shows discrepancies for spatial distribution, age at maturity, maximal oocyte diameter before spawning, spawning time, life span, larval settlement, growth and spatio-temporal evolution of the cohorts. All these discrepancies, together with the weak dispersion of this species are good indicators of genetic variation between populations from the Eastern American and European coasts.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 6, 683-695

INTRODUCTION

L'étendue de la répartition circumboréale de *Nereis virens* témoigne de la capacité adaptative de cette espèce face à des environnements hétérogènes. Cet annélide polychète colonise préférentiellement les sables vaseux des milieux protégés (faible hydrodynamisme), les moulières et les réseaux de racines des marais salés (Pettibone, 1963). L'espèce *N. virens* est également commune à l'embouchure des rivières, des chenaux et des estuaires. En Amérique du Nord, ce Néréidien se rencontre depuis les côtes de la Virginie jusqu'aux régions arctiques, alors qu'au nord de l'Europe, il est signalé du nord-ouest de l'Angleterre jusqu'à l'ouest de la mer Baltique (Pettibone, 1963 ; Campbell et Nicholls, 1986). Cette espèce est également rencontrée dans la mer Blanche et les eaux arctiques au nord de l'Europe et de l'Asie (Sveshnikov, 1955 ; Khlebovich, 1963 ; Mileikovskiy, 1969). Sa grande répartition à l'échelle de la planète s'associe aussi à l'importance commerciale qu'a cette espèce sur les marchés coréens, chinois, américains et européens. Les individus récoltés à des fins commerciales proviennent généralement des populations naturelles ou d'élevages et servent principalement d'appâts de pêche (Creaser et Clifford, 1982; Olive, 1992).

Dans les vasières exondables de l'estuaire maritime et le golfe du Saint-Laurent, *Nereis virens* est considérée comme une espèce constante de la communauté boréo-atlantique à *Macoma balthica* (Desrosiers et Brêthes, 1984; Desrosiers *et al.*, 1984). Dans nos eaux, cette communauté comporte très peu d'espèces constantes comparativement à la même communauté rencontrée sur les côtes européennes. On y retrouve également *Mya arenaria*, *Hydrobia minuta*, *Mytilus edulis* et *Nephtys caeca*. Cependant, d'un point de vue strictement bionomique, la majorité des espèces de l'endofaune de cette communauté font partie de l'étage infralittoral malgré qu'elles habitent dans les limites de balancement des marées. En effet, ces animaux se retrouvent à l'intérieur des sédiments à l'abri des conséquences de l'émergence périodique (Pêres, 1961 ; 1982).

D'ailleurs, en raison de l'importance de *N. virens* au sein de cette communauté oligospécifique, Bellan (1977 ; 1978) a défini un nouveau groupement à l'étage infralittoral, le groupement lagunaire euryhalin et eurytherme à *N. virens*. Sur la rive sud de l'estuaire maritime, *N. virens* colonise principalement la zone intertidale (Desrosiers et Brêthes, 1984 ; Miron et Desrosiers, 1990 ; Caron *et al.*, 1993a) et elle est aussi signalée dans l'étage infralittoral inférieur (Bellan, 1977, 1978). Cette polychète est adaptée au milieu intertidal où l'hétérogénéité spatio-temporelle de plusieurs variables abiotiques est élevée (Flint et Holland, 1970), particulièrement dans les régions froides où la glace constitue un facteur de variabilité très important. La forte hétérogénéité de ce milieu entraîne d'une part, une plus grande diversité des biotopes en fonction des caractéristiques édaphiques et, d'autre part, une variabilité importante des structures démographiques des annélides polychètes (Whitlatch, 1981 ; Warren, 1984 ; Davey et George, 1986 ; Peckol et Baxter, 1986 ; Miron et Desrosiers, 1990 ; Günther, 1992 ; Caron *et al.*, 1993a).

Les nombreuses observations préliminaires ont montré l'existence d'une variabilité intrapopulation dans la structure démographique de cet annélide colonisant la zone exondable d'une baie (l'Anse à l'Original) de la rive sud de l'estuaire maritime (Desrosiers *et al.*, 1988). Cette variabilité déjà notée dans plusieurs travaux (Bass, 1970 ; Snow et Marsden, 1974 ; Ambrose, 1986), a été corrélée à diverses variables environnementales telles que la granulométrie, la teneur en matière organique dans les sédiments, la profondeur de la couche colonisable et l'hypsométrie (Miron et Desrosiers, 1990). D'après Miron et Desrosiers (1990), la partie supérieure de la zone intertidale de l'Anse à l'Original, composée principalement de sédiments hétérogènes (sables vaso-graveleux) riches en matière organique, supporte de fortes densités d'individus sexuellement indifférenciés. À l'opposé, les sables fins pauvres en matière organique du bas de plage maintiennent de faibles densités d'individus sexuellement différenciés ou non. Cette répartition spatiale est également observée dans des baies d'orientation similaire dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent,

mais les patrons de distribution spatiale divergent dans les baies d'orientation ouest et sud-ouest où les processus hydrodynamiques sont très différents (Caron *et al.*, 1993a).

A partir de ces connaissances sur la répartition spatio-temporelle des individus, et des facteurs qui en sont responsables, nous avons entrepris une étude intensive du cycle de développement de la polychète *Nereis virens*. Aucun travail n'a été fait à ce sujet dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent et les données extraites de la littérature montrent une très grande variation du cycle de développement. La nature génétique de cette variation n'a jamais été étudiée (Brafield et Chapman, 1967 ; Bass et Brafield, 1972 ; Snow et Marsden, 1974 ; Creaser et Clifford, 1982 ; Kristensen, 1984). Le but de ce travail consiste à schématiser le cycle de développement de *N. virens* colonisant la zone intertidale de l'Anse à l'Original de la rive sud de l'estuaire maritime. A cet égard, nous présentons nos résultats à l'intérieur d'une synthèse réalisée à partir des travaux de Desrosiers *et al.* (1991), sur le recrutement larvaire et la croissance des premières recrues, et de Miron et Desrosiers (1990), sur la répartition spatiale des individus dans la zone intertidale. Nos résultats, complémentaires de ceux des auteurs déjà cités, traitent plus particulièrement des variations spatio-temporelles du diamètre ovocytaire et de la structure de taille et analysent l'évolution des différentes cohortes sur une période de deux ans. Ensuite, en comparant notre schéma du cycle de développement aux données existantes, nous discutons de la possibilité pour les populations intertidales de *N. virens*, de l'estuaire maritime et de la côte est-américaine, de présenter des variations génétiques par rapport aux individus des côtes européennes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Caractéristiques du site d'étude

Le cycle de développement de *Nereis virens* a été étudié chez une population intertidale de l'Anse à l'Original située à 21 km à l'ouest de Rimouski, Canada (fig. 1). Cet estran s'ouvre vers le nord-nord-est sur l'estuaire maritime et possède une superficie d'environ 1,6 km² avec une pente moyenne de 0,40 % (Miron et Desrosiers, 1990 ; Caron *et al.*, 1993a). Les diverses caractéristiques édaphiques du milieu résultent de son hétérogénéité spatio-temporelle (Miron et Desrosiers, 1990). La sédimentologie de cette baie est caractérisée par trois secteurs (Miron, 1988). Un secteur homogène constitué de sables fins est observé dans la partie inférieure de la zone intertidale [niveau hypsométrique (N. h.) < 1,5 m]. Un second secteur très hétérogène dont les sédiments sont composés de sable vaso-graveleux, a été identifié dans la partie supérieure (N. h. > 2,5 m). Ce secteur est isolé du premier par une autre partie de plage ayant des caractéristiques intermédiaires (1,5 m < N. h. < 2,5 m) et constituant le troisième secteur. La proportion de la fraction sableuse augmente du haut vers le bas de plage alors que celle des fractions limoneuse et graveleuse diminue.

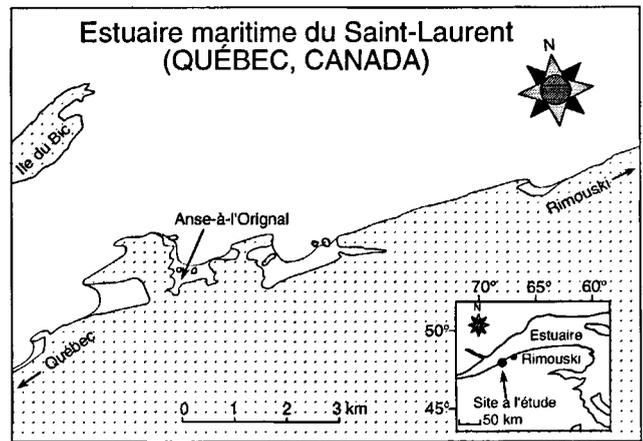


Figure 1

Localisation de l'Anse à l'Original sur la rive sud de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Les lignes fines représentent la limite de la zone exondable.

Localization of l'Anse à l'Original on the south shore of the Lower St. Lawrence Estuary. Thin lines represent the intertidal limit.

Le taux de matière organique (M. O.) près de la surface des sédiments est d'environ 3 % dans la partie supérieure de la plage et décroît vers le bas de plage pour atteindre 1 %. L'épaisseur de la couche colonisable des sédiments est inférieure à 10 cm dans certains secteurs du haut de plage où on note la présence d'argile indurée provenant des dépôts glaciaires de la mer de Goldthwait (Dionne, 1977).

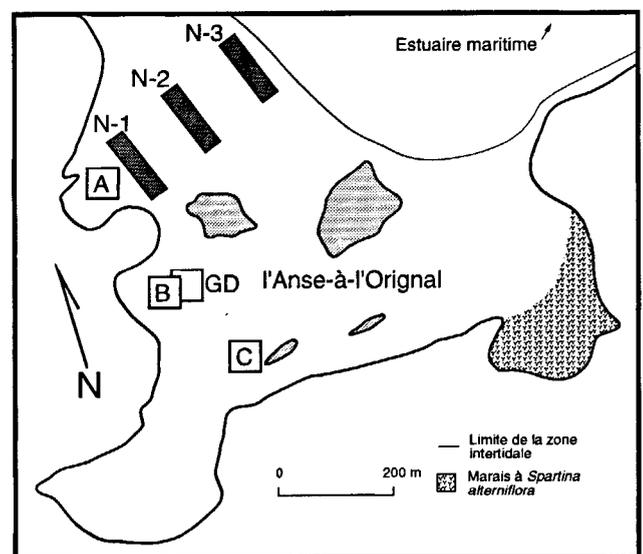


Figure 2

Localisation des stations d'échantillonnage à l'Anse à l'Original, Parc National du Bic. GD, N1, N2 et N3 représentent les stations d'échantillonnage pour les individus retenus sur une maille de 1 mm de côté. A, B et C sont les stations d'échantillonnage des larves et juvéniles (ou post-larves).

Localization of sampling stations in l'Anse à l'Original, Parc du Bic. GD, N1, N2 and N3 represent stations used for juvenile and adult sampling design. A, B and C are stations used for larvae and post-larvae sampling design.

L'épaisseur de cette couche augmente progressivement jusqu'à plus de 30 cm dans la partie inférieure de l'estran (Miron et Desrosiers, 1990). De plus, de nombreux blocs erratiques apportés par la glace occupent la partie supérieure et moyenne du secteur ouest de la baie alors qu'à l'est, un marais à spartine (*Spartina alterniflora*) caractérise le haut de la plage (fig. 2). La température de l'eau varie de 0°C (période hivernale) à 13°C (période estivale ; Miron et Desrosiers, 1990) alors que la salinité se maintient autour d'une valeur de 29. Les marées semi-diurnes (M_2) sont de type mésotidal avec un marnage atteignant 4,6 m (Caron *et al.*, 1993b).

Échantillonnage

La stratégie d'échantillonnage employée dans cette étude tient compte des différents stades connus du développement de *Nereis virens* (larves, juvéniles et adultes) ainsi que des effets de l'hypsométrie sur la répartition spatiale des individus (Miron et Desrosiers, 1990 ; Caron *et al.*, 1993a). Cette stratégie comporte deux approches permettant de récolter: 1) les recrues (larves et post-larves) puis 2) le reste de la population (juvéniles et adultes). Le prélèvement des recrues a été fait par Desrosiers *et al.* (1991) suivant un plan d'échantillonnage par degré (hiérarchique). Ainsi, trois stations de 2500 m² (50 m × 50 m) dans le haut de la zone intertidale (A, B et C sur la fig. 2) ont été choisies se distinguant par leurs caractéristiques édaphiques (A: sableux ; B: sablo-gravelo-vascux et C: sablo-graveleux). L'échantillonnage s'est déroulé sur une fréquence hebdomadaire depuis la fin d'avril 1986 jusqu'à la fin d'août puis d'une façon bimensuelle jusqu'en novembre de la même année. A chaque fois, quatre surfaces de 1 m² étaient aléatoirement choisies dans chacune des stations. Dans ces surfaces, trois aires d'échantillonnage de 25 cm × 25 cm étaient positionnées aléatoirement et le sédiment était prélevé sur une profondeur d'environ 1 cm.

Les prélèvements ont été fixés immédiatement dans une solution tamponnée de formaldéhyde à 4 %. Au laboratoire, les échantillons ont été tamisés sur une maille carrée de 150 µm de côté. Les débris organiques, les larves et les recrues étaient extraits des résidus par flottaison dans une solution concentrée de sucrose (Heip *et al.*, 1974). Avant le tri des individus, le surageant, contenant les larves et les recrues de *N. virens*, était rincé avec de l'eau de mer filtrée sur une maille de 63 µm. Le nombre de segments et la longueur totale (prostomium-pygidium) de chaque individu récolté ont été déterminés.

La seconde partie de l'échantillonnage consistait à établir les variations spatio-temporelles de la taille, de la densité et des cohortes de la même population de *Nereis virens*. Un plan d'échantillonnage stratifié selon le niveau hypsométrique (stations GD, N1, N2 et N3 sur la fig. 2) a été élaboré. Chaque station de 2500 m² (25 m × 100 m) a été mensuellement visitée pendant deux ans (1986-1987) du mois d'avril (avant la période de reproduction) jusqu'à la prise des glaces au début de novembre de chaque année. A la station située dans la partie supérieure de la zone intertidale (station GD: N. h. ≈ 1,85 m), nous avons prélevé

aléatoirement, tous les mois, huit quadrats de 0,10 m² de surface sur toute l'épaisseur de la couche colonisable (2,75 à 20 cm ; Miron, 1988). En 1987, nous avons réduit l'échantillonnage dans ce secteur à un prélèvement mensuel de quatre quadrats de même surface. Aux trois autres niveaux (stations N1, N2 et N3; 0,5 < N. h. < 1,55 m), trois quadrats de 1 m² étaient mensuellement prélevés sur une profondeur de plus de 25 cm à chacune des stations. L'ensemble des prélèvements était immédiatement tamisé sur une maille carrée de 1 mm de côté. Les résidus rapportés au laboratoire étaient triés et tous les individus possédant au moins le prostomium (premier segment sans parapode) ont été comptés, nous permettant d'évaluer la densité à chacun des niveaux hypsométriques. Ensuite, chaque ver a été placé individuellement dans une solution tamponnée de formaldéhyde à 4 %.

Nous avons également examiné la présence d'ovocytes dans le liquide coelomique de tous les individus possédant un nombre de segments convenable. Chacun d'eux était incisé entre le 30^e et le 40^e segment où nous avons retiré le liquide coelomique à l'aide d'une pipette Pasteur. Lorsque les ovocytes étaient présents, leur diamètre moyen était calculé à partir de 50 ovocytes dont le diamètre maximal était mesuré par microscopie optique (grossissement 400 ×). Les ovocytes observés sous une loupe binoculaire présentent une forme plutôt sphérique (Obs. pers.) comme l'ont illustrée Snow et Marsden (1974). Afin de décrire la structure de la taille de cette population de *Nereis*, nous avons ensuite utilisé un critère biométrique basé sur l'utilisation du poids partiel formolé essuyé. D'après cette méthode discutée par Desrosiers *et al.* (1988), les individus étaient coupés au 25^e segment et la partie antérieure était pesée après avoir été essuyée à l'aide d'un papier buvard. Cette méthode permet d'établir une structure de taille en utilisant un nombre maximal d'individus fréquemment brisés lors des prélèvements. Le poids partiel formolé essuyé est fortement corrélé au poids complet des individus (Desrosiers *et al.*, 1988).

Traitement et analyse des données

Dans un premier temps, l'homogénéité des variances et la normalité des distributions ont été vérifiées à l'aide du test log-anova et du test de Kolmogorov-Smirnov avant de choisir les analyses statistiques appropriées. La variabilité temporelle de la densité à chacun des niveaux hypsométriques a été vérifiée à l'aide d'une analyse de variance à un facteur où chaque mois d'échantillonnage constituait un niveau fixe du facteur explicatif. La variation spatiale de la taille des individus entre les stations N1, N2 et N3 était également vérifiée par une analyse de variance à un facteur fixe. Pour les diamètres ovocytaires, l'écart entre les différents ensembles d'individus femelles a été vérifié par des tests non paramétriques (Mann-Whitney ou Kruskal-Wallis) en raison notamment des faibles effectifs dans certains de ces groupes rendant pratiquement impossible la normalité des distributions. Le seuil de probabilité étant l'erreur α (0,05), nous avons symbolisé par une (*), deux (**) ou trois (***) astérisques les intervalles de probabilités

suivantes: $0,05 \geq p > 0,01$; $0,01 \geq p > 0,001$ et $0,001 \geq p$ (ns : non significatif).

Afin de suivre l'évolution de la structure d'âge de la population, nous avons identifié les différentes cohortes à partir des histogrammes de poids partiel formolé essayé puisqu'il n'existe pas de structure anatomique qui témoigne de l'âge des individus chez l'espèce *Nereis virens*. D'abord, nous avons utilisé la méthode de décomposition polymodale de MacDonald et Pitcher (1979). Cette méthode, appelée "maximum de vraisemblance", diminue l'importance de l'interprétation par l'utilisateur dans l'analyse des données. La méthode consiste à fournir la distribution observée, à spécifier les paramètres des composantes et le programme génère une distribution de composantes normales et compare cette distribution théorique à la distribution observée à l'aide du test du khi carré. Les résultats obtenus ont été comparés à une autre méthode de décomposition des distributions polymodales (Bathacharya, 1967) avec le logiciel Bathacharya de la F.A.O. (Food and Agriculture Organisation).

RÉSULTATS

Diamètre ovocytaire

La variabilité temporelle du diamètre ovocytaire moyen illustre de façon évidente deux événements importants en 1986 et 1987. D'abord, en avril 1986 (fig. 3), après le retrait des glaces, nous avons identifié deux classes d'ovocytes ($U' \geq 788,5$ ***), avec des diamètres moyens de $233,45 (\pm 15,37)$ et $89,29 (\pm 9,62) \mu\text{m}$, respectivement. En 1987, le nombre de femelles est plus important et le même phénomène fut observé ($242,26 \pm 48,54$ et $91,10 \pm 19,87 \mu\text{m}$; $U' \geq 742,0$ **) s'étalant jusqu'en

mai. Durant cette période de l'année, les femelles portant des ovocytes de diamètre supérieur seraient sur le point de libérer leurs ovocytes puisqu'on note leur disparition pendant le reste de l'année. Chez une femelle, 95% des 50 mesures du diamètre ovocytaire sont comprises dans un intervalle de confiance dont la longueur est inférieure à 15% de la valeur moyenne et, indépendante de l'année d'échantillonnage. Ainsi, le diamètre maximal moyen des ovocytes d'une femelle possède une précision de $\pm 7,5\%$. Cette précision est fort acceptable compte tenu de la très petite taille des ovocytes.

Le second événement s'est produit à la fin de l'été (1986: août et 1987: septembre) et s'est traduit également par une séparation marquée de deux groupes de diamètres ovocytaires au sein des femelles de cette espèce (fig. 3). Néanmoins, les ovocytes de taille maximale sont plus petits ($U' \geq 81,5^*$) que ceux observés durant la période de reproduction du mois d'avril (1986: $171,55 \pm 22,84$ et 1987: $188,83 \pm 48,51 \mu\text{m}$). En revanche, les valeurs minimales sont similaires, d'une part, à celles observées en avril ou en mai et, d'autre part, à celles retrouvées toute l'année (Test de Kruskal-Wallis, $H_c = 6,13^{\text{ns}}$). La disparition des femelles possédant des ovocytes de grande taille entre septembre et octobre pourrait s'expliquer par un déplacement des femelles plus profondément dans les sédiments, par une migration des femelles vers l'étage infralittoral inférieur (peu affecté par les glaces) ou bien par un trop faible échantillonnage. L'existence d'une deuxième ponte à cette période de l'année n'a jamais été décelée dans cette région et n'a d'ailleurs jamais été observée chez d'autres populations de la même espèce.

Recrutement larvaire

Le recrutement larvaire et la croissance des premières recrues ont été étudiés par Desrosiers *et al.* (1991) pendant

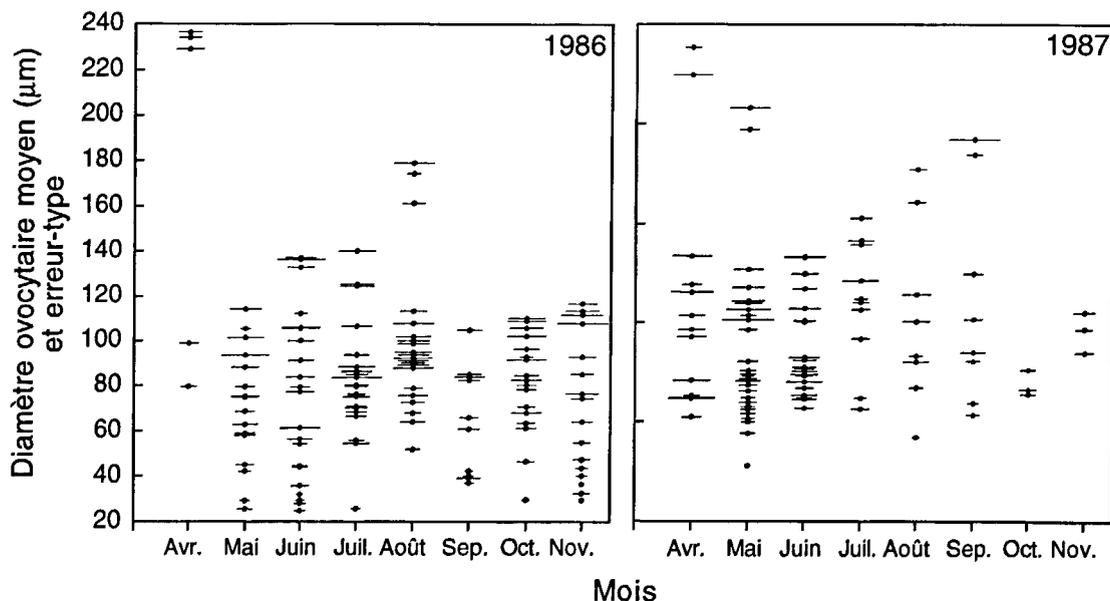


Figure 3

Variation temporelle du diamètre ovocytaire moyen (μm) de chaque femelle récoltée en 1986 et 1987. Les erreurs-types ont été illustrées.

Temporal variation of mean oocyte diameter (μm) of each female in 1986 and 1987. Standard error means are shown.

la même campagne d'échantillonnage. D'après leurs résultats et nos propres observations, les périodes de reproduction de 1986 à 1990 ont débuté entre la fin du mois d'avril et le début du mois de juin, pour une durée variant de 10 à 30 jours (durée maximale) pendant des conditions climatiques particulières (température, ensoleillement). Après une période d'incubation des œufs à la surface des sédiments, les premières larves monotrochophores (stade larvaire libre ou non, à couverture ciliaire totale et uniforme composée de cils très courts, stade nommé protochophore par Bhaud et Cazaux, 1982) éclosent et demeurent épibenthiques pendant une très courte période (Snow et Marsden, 1974). Ensuite, les larves trochophores (stade larvaire pélagique libre, sans segmentation, Bhaud et Cazaux, 1982) deviennent des larves dites métatrochophores (stade larvaire planctonique, segmentation visible, Bhaud et Cazaux, 1982) et séjournent brièvement au sein de la colonne d'eau. C'est la phase qu'on nomme pélagique dont la durée (12 à 15 heures) n'a été estimée qu'en conditions contrôlées (Bass, 1970). Pendant un cycle de marée, les larves métatrochophores retournent rapidement à la surface des sédiments et deviennent des larves dites nectochètes; stade de développement ayant des parapodes fonctionnels pour la locomotion et qui marque le passage d'un mode de vie pélagique à un mode de vie benthique (Bhaud et Cazaux, 1982).

Les premières larves nectochètes sont observées dans les prélèvements une à deux semaines après le début de la ponte (Desrosiers *et al.*, 1991). Elles sont remarquées en premier lieu dans les secteurs sud-ouest de la baie (B et C ; fig. 2) et plus tardivement dans le secteur nord (A ; fig. 2). Des densités maximales de 1632 à 3312 ind. m⁻² sont obtenues durant les périodes d'échantillonnage des 19 et 21 juin 1986 respectivement dans le secteur B, exactement un mois après le début de la période de reproduction. Les densités évaluées dans les secteurs A et C sont respectivement de 1904 à 2560 ind. m⁻² et de 1372 à 1296 ind. m⁻² durant la même période. Un second pic de fortes densités (992 et 2112 ind. m⁻²) a été atteint au début de juillet 1986 pour les secteurs B et C. Aucun individu au stade nectochète n'est observé après la mi-juillet. Le stade nectochète est donc présent, sur l'ensemble des sites de prélèvement, pour une période variant de 5 à 8 semaines. Après le recrutement larvaire, la croissance des individus ayant entre 3 et 12 sétigères s'effectue à un taux d'environ 0,03 (taux de croissance géométrique, annexes p. 360, Dales, 1950) sur l'ensemble des sites et des périodes de prélèvement (Desrosiers *et al.*, 1991). Pendant ces premiers stades de développement, il existe une forte diminution des densités de ces individus causée par une mortalité importante (71 à 97 %) liée aux facteurs environnementaux et à la présence d'espèces résidentes (Desrosiers *et al.*, 1991).

Densité et taille des individus

En 1986, la densité des individus est beaucoup plus importante dans le haut de plage (station GD ; fig. 4A) que dans le milieu (stations N1 et N2 ; fig. 4B) ou le bas de l'estran (station N3 ; fig. 4C). Les patrons de variations spatiales sont les mêmes en 1987 et nous avons donc décidé de ne

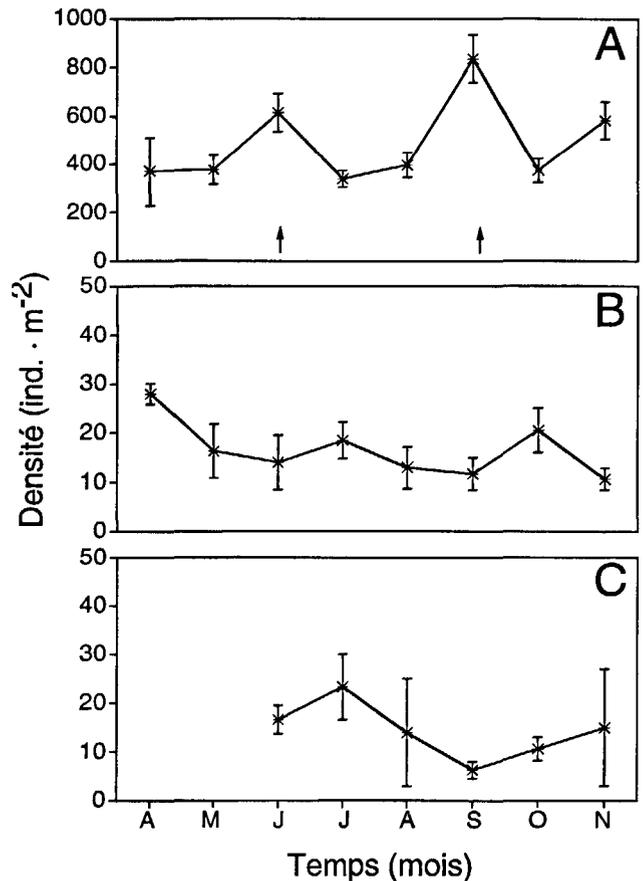


Figure 4

Variation temporelle de la densité (ind. m⁻²) des individus récoltés à la station GD (A), aux stations N1 et N2 (B) et à la station N3 (C) de la zone intertidale de l'Anse à l'Original. Les écart-types ont été représentés.

Temporal variation of density (ind. m⁻²) at stations GD (A), N1 and N2 (B) and N3 (C) of l'Anse à l'Original. Standard deviations are shown.

pas représenter cette année d'échantillonnage afin de ne pas alourdir le texte. Les valeurs de densité ne varient pas significativement selon la période d'échantillonnage (mois) dans le milieu ($F = 0,567^{ns}$) et le bas de plage ($F = 2,456^{ns}$). En revanche, les densités varient dans le haut de plage ($F = 17,453^{***}$), où on observe des pics en juin (615 ind. m⁻²) et puis en septembre (846 ind. m⁻²). En juin, les valeurs moyennes maximales de la densité correspondent à l'apparition de nouvelles cohortes (fig. 5A).

Les résultats de la décomposition polymodale des distributions de la taille des individus du haut de la zone intertidale (station GD) de l'Anse à l'Original sont similaires pour les deux méthodes d'analyse utilisées. La figure 6A illustre les résultats obtenus d'après la méthode de MacDonald et Pitcher (1979) et montre l'existence de 3 à 4 cohortes de très petits individus (poids partiel < 125 mg) dans le haut de la zone intertidale. À partir de leur évolution, on estime que le recrutement d'individus dans cette partie de plage s'effectuerait à la même période, chaque année. Le recrutement débuterait en juin pour les deux années de l'étude et correspondait assez bien aux variations de la densité dans

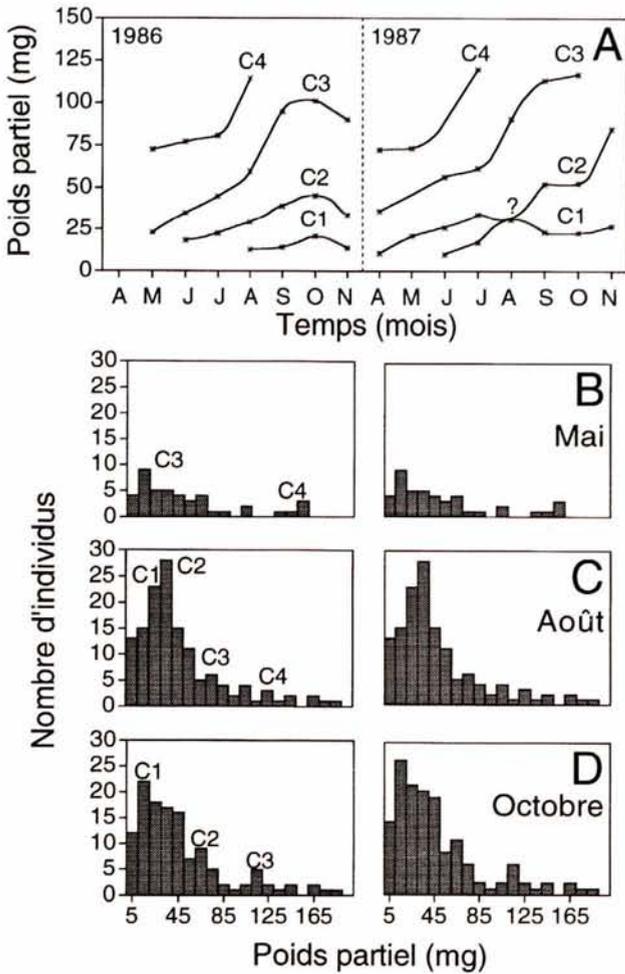


Figure 5

Variation temporelle de la taille des individus récoltés dans le haut de la zone intertidale de l'Anse à l'Original (station GD). A: Variations temporelles des cohortes (C1 à C4) isolées par la méthode de MacDonald et Pitcher (1979). B, C et D: distribution des tailles des individus au mois de mai, août et octobre 1986 (à gauche) et 1987 (à droite).

Temporal variation of individual body weight observed at the upper tidal level of l'Anse à l'Original (station GD). A: temporal variation of cohorts (C1 to C4) isolated by MacDonald and Pitcher's (1979) method. B, C and D: histogram of weight in May, August and October 1986 (left) and 1987 (right).

ce secteur. Les individus de cette première cohorte (C1) proviennent sans aucun doute du recrutement annuel. On peut difficilement évaluer l'âge des cohortes subséquentes puisqu'il n'existe aucun indice pour déterminer l'âge des individus chez les Nereidés, comme c'est le cas chez d'autres espèces d'annélides (Kirkegaard, 1970 ; Retière, 1976 ; Olive, 1977).

En plus du recrutement, la variation temporelle de la taille moyenne (fig. 5) des diverses cohortes du haut de plage (station GD) indique une croissance plus lente chez les deux premières cohortes (C1 et C2) comparativement aux deux dernières (C3 et C4) où l'on observe une brusque augmentation de la croissance entre les mois de juillet et de septembre. Les individus juvéniles des deux premières cohortes atteignent un nombre de segment compris entre

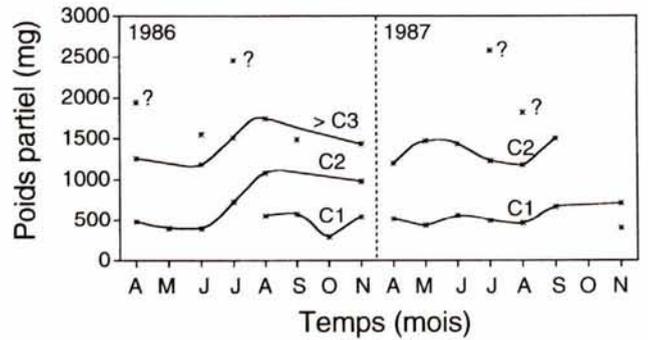


Figure 6

Variation temporelle de la taille moyenne des individus des cohortes dans le bas de la zone intertidale de l'Anse à l'Original (stations N1, N2 et N3).

Temporal variation of the mean individual body weight of each cohort observed at the lower tidal level of l'Anse à l'Original (stations N1, N2 and N3).

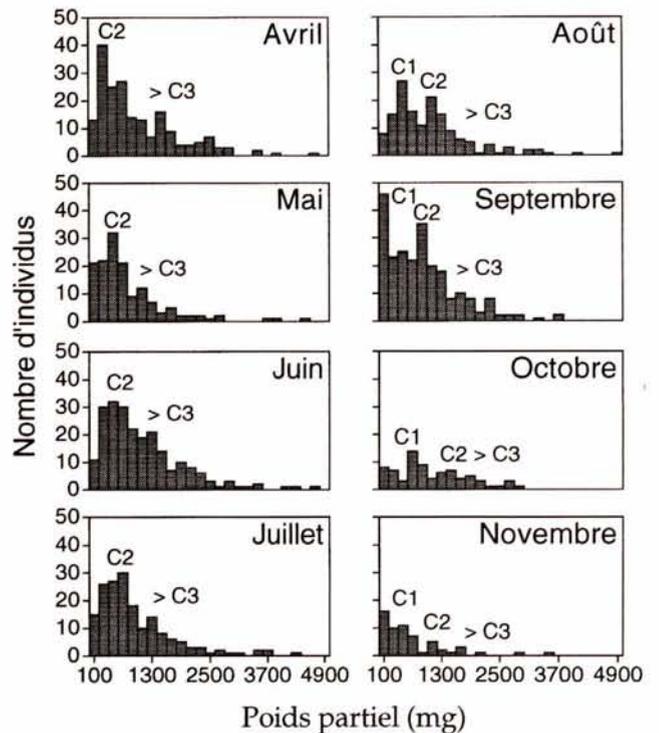


Figure 7

Histogrammes de fréquence de taille des individus récoltés dans le bas de la zone intertidale de l'Anse à l'Original en 1986 (stations N1, N2 et N3).

Histogram of individual body weight at the lower tidal level of l'Anse à l'Original (stations N1, N2 and N3).

40 et 100 alors que les juvéniles des deux autres cohortes possèdent un nombre de segment variant de 100 à 150. Ces résultats démontrent une croissance métamérique (augmentation du nombre de segments) chez les individus appartenant aux deux premières cohortes (C1 et C2) et une croissance pondérale (augmentation de leur masse alors que le nombre de segments est maximal) chez les individus des troisième et quatrième cohortes (C3 et C4).

Dans le bas de la zone intertidale, nous avons regroupé les trois niveaux hypsométriques (stations N1, N2 et N3)

Tableau 1

Résumé des principaux résultats des travaux concernant le cycle de développement de la polychète *Nereis virens* des côtes européennes (E) et des côtes américaines (A). (? : étape non étudiée ; H: haut de plage ; M: milieu de plage ; B: bas de plage ; Inter.: Intertidale, Infra.: Infralittoral).

Main findings with regard to the life history of the polychaete Nereis virens on the European (E) and American (A) coasts. (? : not studied stage ; H: upper tidal level ; M: intermediate tidal level ; B: lower tidal level ; Inter.: Intertidal ; Infra.: Infralittoral).

Auteurs	Diamètre ovocytaire à la ponte (µm)	Age à la maturité (an)	Durée de la croissance des ovocytes (mois)	Population		Durée du cycle (an)	Répartition spatiale			Migration	
				Durée de la ponte (jrs)	Période de ponte		Larves	Juvéniles	Adultes		Non reliée à la reproduction
E- Bass, 1970	170-180	>2	?	2-9	Avril-mai	2-3	Infra.	Infra.-Inter.	Inter.	Mâle	Juvéniles (Infra. --> Inter.)
E- Brafield et Chapman, 1967	≈ 170	>2	14	2-7	Mai	>3	?	Inter.	Inter.	Mâle	?
E- Kristensen, 1984	?	>3 (2-4)	?	1-2	Avril	3	?	?	Inter.	Mâle	?
E- Bass et Brafield, 1972	170-180	>2	?	2-7	Mai	3	Infra.	Infra.-Inter.	Inter.	Mâle	Juvéniles (Infra. --> Inter.)
A- Creaser et Clifford, 1982	183-194	?	18-20 (12)	28-35	Avril-mai	5-6	?	Inter.(B)	Inter.(B)	Mâle	?
A- Snow et Marsden, 1974	210-240	4-6	12-24	?	Avril-juin?	>6	?	Inter.(BM)	Inter.(B)	?	?
A- Desrosiers <i>et al.</i> , 1991	?	?	?	7-28	Mai	?	Inter.(H)	?	?	?	?
A- Miron et Desrosiers, 1990	?	?	?	≈ 15	Mai-Juin	?	?	Inter.(H)	Inter.(B)	Mâle	Juvéniles (H --> B)
A- Résultats de l'étude	200-250	3-5	12-24	7->28	Mai-Juin	> 7	?	Inter.(HM)	Inter.(B)	Mâle	Juvéniles (H --> B)

puisque'il n'y avait pas de différence significative de la taille et de la densité moyennes ($F < 0,678^{**}$). L'analyse de la décomposition polymodale des distributions de taille des individus a été plus difficile en raison notamment du plus faible effectif d'individus de grande taille. La méthode classique de Batthacharya identifie quatre à cinq cohortes pour chaque mois d'échantillonnage alors que celle de MacDonald et Pitcher (1979) indique deux ou trois cohortes (fig. 6). Ainsi, le nombre de cohorte du bas de plage serait d'au moins 2. Ce nombre pourrait facilement être plus élevé puisque l'on remarque des individus de poids partiel supérieur à 3000 mg pendant presque toute l'année (fig. 7). Nous observons également un recrutement d'individus de petite taille vers le mois de septembre coïncidant, d'une part, avec la disparition de la quatrième cohorte du haut de la zone intertidale (fig. 5A) et, d'autre part, avec la variabilité des densités observée dans le même secteur de plage (fig. 4).

DISCUSSION

Reproduction et période de la ponte

Dans cette population de *Nereis virens*, l'observation de femelles avec des ovocytes de grande taille positionne le début de la période de reproduction (ou de ponte) en avril. Ainsi, la reproduction se déroule de la fin d'avril jusqu'au début de juin, ce qui correspond assez bien aux périodes identifiées dans son aire de répartition à l'échelle de la planète (tab. 1: Brafield et Chapman, 1967 ; Bass et Brafield, 1972 ; Snow et Marsden, 1974 ; Creaser et Clifford, 1982 ; Kristensen, 1984). Le déclenchement de la reproduction est intimement lié à l'effet combiné de plusieurs facteurs abiotiques tels que la phase lunaire et l'augmentation de la température de l'eau (Goerke, 1984). Nous suggérons que l'essaimage nuptial peut être relié aux conditions hydrodynamiques puisqu'il est maximal lors de la marée montante quand la surface de l'eau est calme, ce qui permet aux individus de nager vers le haut de plage (Obs. pers.). Bien que la période de migration des mâles reproducteurs puisse être déclenchée par les mêmes facteurs abiotiques, sa durée semble plus longue dans nos eaux que dans les eaux européennes (tab. 1). Pendant certaines années (1986, 1990, 1993 ; Obs. pers.), elle peut être continue durant un mois dans cette population de l'estuaire maritime. En revanche, la durée de la ponte à l'échelle populationnelle varie de 1 à 9 jours dans les eaux européennes (Rasmussen, 1956, 1973 ; Brafield et Chapman, 1967 ; Bass, 1970 ; Bass et Brafield, 1972 ; Kristensen, 1984) et de 7 à 35 jours dans les eaux américaines (Snow, 1972 ; Snow et Marsden, 1974 ; Creaser et Clifford, 1982 ; Miron et Desrosiers, 1990 ; Desrosiers *et al.*, 1991). La grande variation de la durée de la ponte des populations nord américaines peut être reliée à un manque de synchronisme entre les individus ou une plus grande variation spatio-temporelle des facteurs environnementaux responsables du déclenchement de la ponte.

Lors de la reproduction, les mâles épitoques adoptent des comportements particuliers. En effet, ils nagent et migrent

du large vers la côte comme c'est le cas chez les populations des côtes européennes et américaines (Brafield et Chapman, 1967 ; Bass, 1970 ; Snow, 1972 ; Bass et Brafield 1974 ; Snow et Marsden, 1974 ; Creaser et Clifford, 1982 ; Kristensen, 1984). Nous avons suivi ce phénomène remarquable pendant cinq ans et, à cette migration, s'ajoute un comportement de danse nuptiale comme celui décrit par Boilly-Marer (1984) chez l'annélide polychète *Platynereis dumerilii*. A cet effet, le mâle épitoque parcourt une série de cercles concentriques autour de l'orifice du terrier d'une femelle qui demeure dans les sédiments pendant toute la durée de la reproduction. La danse nuptiale pourrait être induite par la libération d'une phéromone apparentée à celle identifiée par Bartels-Hardege et Zeeck (1990) chez *Nereis (Hediste) diversicolor*. Le mâle serait capable de détecter la femelle et, ainsi stimulé, libérerait ses spermatozoïdes. Ce comportement tend à réduire la dispersion des gamètes, phénomène particulièrement crucial puisque la reproduction se déroule en zone exondable où règne un hydrodynamisme important. Durant la danse nuptiale du mâle, la femelle se retourne dans son terrier ; la paroi de son corps se déchire et elle libère les ovocytes qui viennent se coller à la surface des sédiments où la fécondation se déroulera. Cette espèce monothélique (Brafield et Chapman, 1967 ; Bass et Brafield, 1972) meurt à la suite du relâchement des gamètes. De nombreuses mâchoires de *N. virens* ont d'ailleurs été retrouvées à la surface des sédiments quelques semaines après le début de la période de reproduction (Obs. pers.).

Recrutement benthique et croissance métamérique des juvéniles

Après un développement larvaire bien défini (fig. 8), les larves nectochètes retournent au mode de vie benthique où il n'existe pas de sélectivité en fonction du type de sédiments à l'échelle de la baie étudiée (Desrosiers *et al.*, 1991). La dissémination des larves nectochètes dans la baie dépend essentiellement des courants de marées (Caron *et al.*, 1993b). Elles se retrouvent principalement dans des zones de faible hydrodynamisme dans la partie supérieure de la plage où elles atteignent leur densité maximale (Desrosiers *et al.*, 1991 ; Caron *et al.*, 1993b). Par la suite, la houle peut facilement remettre en suspension la couche superficielle des sédiments et contribue probablement à la dispersion de ces jeunes stades larvaires et des petits individus dans l'ensemble de la section supérieure de la zone intertidale propice à leur développement (Caron *et al.*, 1993b). Les larves ou les très jeunes individus n'ont jamais été observés dans le bas de plage pendant et après la phase de recrutement (Caron *et al.*, 1993b).

Après une forte mortalité de ces jeunes individus (71 à 97 %) due notamment à la variabilité des facteurs environnementaux caractéristique du haut de plage et à la prédation de l'endofaune résidante (Miron et Desrosiers, 1990 ; Desrosiers *et al.*, 1991), nous observons une croissance de type segmentaire entre la période de colonisation larvaire et le mois de novembre de la première année. Les individus atteignent en moyenne 40 sétigères durant cette première année de croissance. Pendant leur deuxième année de

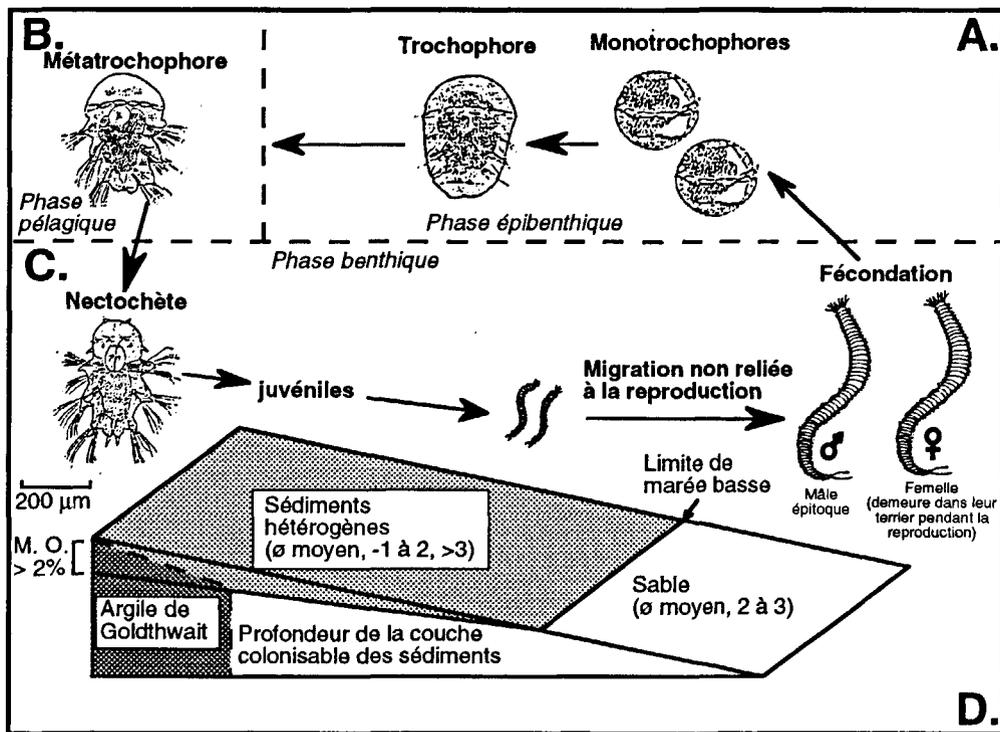


Figure 8

Cycle de développement d'une population intertidale de *Nereis virens* (Sars) de l'Anse à l'Original sur la rive sud de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. (M.O. %: contenu en matière organique des sédiments). Cette figure est un complément au schéma de Miron et Desrosiers (1990).

Life-cycle of Nereis virens intertidal population (Anse à l'Original) on the south shore of the Lower St. Lawrence estuary. (M.O.%: Organic matter content of the sediment). This illustration is a complement to the scheme from Miron and Desrosiers (1990).

croissance métamérique, les individus atteignent 80 à 100 sétigères. Durant l'hiver, les individus ne semblent pas montrer de croissance, probablement en raison d'une vie ralentie, comme c'est le cas chez plusieurs invertébrés durant les périodes défavorables (Beck, 1968 ; Mansingh, 1971). Lors des prélèvements printaniers, les nombreux individus récoltés dans le haut de plage montrent effectivement un nombre comparable de sétigères à celui du mois de novembre précédent. On observe, d'une année à l'autre, une stagnation hivernale du nombre de segments et de la croissance. L'hypothèse d'une vie ralentie hivernale devra donc être vérifiée expérimentalement.

Croissance pondérale, migration des juvéniles et cannibalisme

Ce n'est qu'au début de la troisième année que la croissance pondérale serait plus prononcée puisque nous observons une augmentation de la croissance chez les individus des cohortes C3 et C4 (fig. 5A) lesquels possèdent un nombre de segments compris entre 100 et 150. Ce brusque changement de croissance a déjà été observé (Desrosiers *et al.*, 1988). À la fin de la troisième année (octobre et novembre), les individus effectuent une nouvelle migration (fig. 8) reliée, cette fois-ci, à l'occupation de l'espace. Ces polychètes devenus adultes se déplaceraient du haut vers le bas de plage en suivant le panache des eaux d'écoulement de la baie (Caron *et al.*, 1993b). La faible profondeur de la

couche colonisable dans le haut de plage représente notamment un des facteurs de déclenchement de cette migration dépendante de la densité (Miron et Desrosiers, 1990). En effet, la faible épaisseur colonisable contraint les individus à quitter les sédiments puisque le terrier d'un individu adulte peut atteindre plus de 45 cm de profondeur (Miron *et al.*, 1991). Ainsi, les jeunes annélides maintenant âgés d'environ 3 à 4 ans ne trouvent plus l'espace nécessaire pour construire leur système élaboré de galeries (Miron *et al.*, 1991). Au même moment, leur mode d'alimentation, principalement détritivore à l'état juvénile, change pour un mode plutôt carnivore chez l'adulte (Olivier *et al.*, 1993). Pour confirmer l'ensemble de ces observations, un système de pièges nous a permis de capturer plusieurs individus migrants à l'automne (données inédites). De plus, le pic des densités observé en septembre pourrait facilement être une conséquence de ce phénomène de migration. Les individus migrants et récoltés par les pièges, parfois sexuellement mûrs, appartenaient tous à la même cohorte (troisième année). À l'exception de la période de reproduction entre le mois d'avril et le début de juin, aucune migration ne fut observée durant d'autres périodes de l'année. La majorité de ces polychètes a été capturée dans le panache de drainage de la baie. Ces émigrants atiques feraient leur migration d'une façon passive, se laissant porter par le courant de jusant comme l'a d'ailleurs observé Dean (1978) sur les côtes du Maine en période hivernale.

Étant donné que le recrutement larvaire s'effectue dans le haut de la zone exondable, que la couche colonisable des

sédiments est limitante à l'élaboration d'un terrier, qu'aucun individu n'atteint la maturité sexuelle dans le haut de plage et que tous les adultes sont observés dans le bas de la zone intertidale, nous suggérons l'existence d'un fractionnement spatial du cycle de développement de ce polychète dans les vasières de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. La migration des individus en phase de maturation sert de lien entre la partie supérieure et inférieure de la zone exondable et permet le bon déroulement du cycle de développement. Ce fractionnement semble exister chez une autre polychète de la même famille, *Perinereis cultrifera*. A cet égard, Scaps *et al.* (1992) ont souligné l'importance d'une migration similaire à *N. virens* dans le déroulement du cycle de développement de *Perinereis cultrifera*. Cette dernière espèce, épitoque, montre une longévité de trois ans et sa croissance présente deux phases comme celle de l'espèce *Nereis virens*.

Après la migration indépendante de la reproduction, les individus de cette espèce se retrouvent en bas de plage (fig. 8) où l'on observe des individus de grande taille colonisant une couche de sédiment nettement plus épaisse (Miron et Desrosiers, 1990 ; Caron *et al.*, 1993a). Les émigrants ont tendance à pénétrer dans un système de galeries déjà formé et le plus souvent occupé par un autre individu. Ce phénomène augmente les probabilités de rencontres agonistiques qui se terminent le plus souvent par l'expulsion ou par la mort de l'intrus (Miron *et al.*, 1992a). La régulation des effectifs de la population de *Nereis virens* pourrait être en partie réalisée par cannibalisme, comme le constate Fox (1975) chez plusieurs autres espèces. Les individus qui réussissent finalement à s'établir dans cette zone vont développer leur propre système de galeries. Ce système peut être permanent ou perpétuellement remanié (Miron *et al.*, 1991). Les résultats provenant des travaux menés par Miron *et al.* (1991 ; 1992a ; 1992b ; 1992c) sur l'occupation de l'espace (maintenance du terrier, territorialité, prospection de l'aire d'alimentation et compétition intraspécifique) ont pu aisément être vérifiés en milieu naturel puisque le cycle de développement de cette espèce se déroule dans les limites de la zone intertidale de l'estuaire maritime, ce qui n'est pas le cas chez certaines populations européennes (Bass, 1970 ; Bass et Brafield, 1972).

Durée du cycle de développement et comparaison inter-populations

Les analyses polymodales réalisées sur les distributions de fréquences des tailles de *Nereis virens* montrent 3 à 4 cohortes dans le haut de la zone intertidale. Nous avons également identifié deux autres cohortes dans le bas de plage. L'ensemble des résultats indiquerait la présence d'au moins 7 ou 8 cohortes pour la population intertidale de l'Anse à l'Original. Ces chiffres rejoignent les conclusions de Dean (1978) pour les populations de cette espèce sur les côtes nord-américaines. Selon Snow et Marsden (1974), ce polychète pourrait également atteindre 12 à 15 ans avant de se reproduire. En revanche, la longévité est beaucoup plus faible chez les populations européennes et a été estimée de 1 1/2 à 3 ans (Bass, 1970 ; Bass et Brafield, 1974 ; Kristensen, 1984).

L'ensemble de nos résultats nous permettent de caractériser le cycle de développement d'une population intertidale de *Nereis virens* de l'estuaire maritime du Saint-Laurent (fig. 8). La comparaison de nos résultats (en climat froid) à ceux obtenus de la littérature montre des différences entre les populations américaines et européennes (tab. 1). Ainsi, même si la période de ponte se produit à la même époque de l'année dans l'ensemble de son aire de répartition, nous notons de légères différences entre les diamètres ovocytaires moyens, l'âge à la maturité, la durée de la ponte, la durée du cycle de développement et la répartition spatiale des larves, juvéniles et adultes. Ces différences pourraient provenir soit d'une divergence génétique des populations, soit de l'expression d'un phénotype particulier aux caractéristiques de l'environnement (Barbault, 1981).

Malgré une fécondité élevée (0,5 à 1,3 millions d'ovocytes/femelle; Creaser et Clifford, 1982), la faible dispersion larvaire de l'espèce *N. virens* (12 à 15 heures, Bass, 1970) semble limiter davantage les échanges géniques entre les diverses populations isolées par l'Océan Atlantique. En considérant la vitesse maximale des courants résiduels de l'estuaire maritime (20 cm s⁻¹; Côté, 1991), les larves de *N. virens* ne peuvent être transportées sur de très grandes distances réduisant leurs déplacements aux limites de l'estuaire maritime. D'ailleurs, selon une étude récente (Palumbi, 1992), la durée de vie de la larve dans le plancton est un bon indice du degré de différenciation génétique des populations. Palumbi (1992) suggère que les espèces dont la larve séjourne plusieurs semaines dans le plancton possèdent des populations génétiquement homogènes avec une augmentation de la diversité génique chez chacune d'elles. Par contre, une espèce dont la larve séjourne brièvement dans le plancton (comme c'est le cas chez *N. virens*) montre plutôt une faible diversité génétique intrapopulation et présente des populations hautement différenciées.

Outre la dispersion des larves, la migration des juvéniles en phase de maturation peut aussi jouer un rôle fort important dans les échanges entre les populations. L'importance de cette migration a été déterminée à moyenne échelle (Günther, 1992) mais pas à grande échelle. Par ces caractéristiques de dispersion, *N. virens* pourrait constituer un point de départ dans l'étude de la variabilité génétique intra- et interpopulation et du potentiel d'adaptation des populations aux conditions environnementales. De nombreuses études récentes démontrent également des divergences génétiques chez plusieurs espèces d'invertébrés malgré une dispersion à grande échelle de la larve (Burton et Feldman, 1983 ; Powers *et al.*, 1983 ; Templeton *et al.*, 1985 ; Koehn et Hilbish, 1987 ; Abbiati et Maltagliati, 1992 ; Hately *et al.*, 1992 ; Fong et Garthwaite, 1994).

Remerciements

Ce travail a bénéficié du support financier du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG # CG0003540), des fonds pour la Formation des Chercheurs et Aide à la Recherche (FCAR) du Gouvernement du Québec et des fonds du Programme d'Action structurante du Ministère de l'Enseignement Supérieur et

de la Science du Québec. Nous tenons également à remercier le directeur du Parc National du Bic et le Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec pour nous avoir permis d'y prélever nos nombreux échantillons. Nous remercions Mme Nellie Gagné pour sa collaboration lors des premiers prélèvements et analyses ainsi que les

nombreuses personnes qui ont participé à l'échantillonnage. Nous tenons à remercier les membres du Laboratoire maritime de Dinard, en France, dirigé par M. Christian Retière, pour leurs nombreux commentaires et pour les discussions fort intéressantes sur le cycle de développement des polychètes.

RÉFÉRENCES

- Abbiati M. et F. Maltagliati** (1992). Genetic population structure of *Neanthes succinea* (Polychaeta: Nereididae). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **72**, 511-517.
- Ambrose W.G. Jr.** (1986). Estimate of removal rate of *Nereis virens* (Polychaeta: Nereidae) from an intertidal mudflat by gulls (*Larus spp.*). *Mar. Biol.*, **90**, 243-247.
- Barbault R.** (1981). *Écologie des populations et des peuplements*, Masson, Paris, 200 p.
- Bartels-Hardege H.D. et E. Zeeck** (1990). Reproductive behaviour of *Nereis diversicolor* (Annelida: Polychaeta). *Mar. Biol.*, **106**, 409-412.
- Bass N.B.** (1970). Aspects of the ecology, behavior and life history of the polychaete *Nereis virens* Sars. Ph. D. Thesis, University of London, Department of Biology, Queen Elizabeth College, London, U.K., 343 p.
- Bass N.B. et A.E. Brafield** (1972). The life-cycle of the polychaete *Nereis virens*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52**, 701-726.
- Batthacharya C.G.** (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, **23**, 115-135.
- Beck S.D.** (1968). *Insect photoperiodism*. Academic Press, New - York.
- Bellan G.** (1977). Contribution à l'étude des annélides polychètes de la province du Québec (Canada). 1 : Les facteurs du milieu et leurs influences. *Tethys*, **4**, 365-374.
- Bellan G.** (1978). Contribution à l'étude des annélides polychètes de la province du Québec (Canada). 2 : Étude synécologique. *Téthys*, **8**, 231-240.
- Bhaud M. et C. Cazaux** (1982). Les larves de polychètes des côtes de France. *Oceanis*, **8**, 57-160.
- Boilly-Marer Y.** (1984). Comportement nuptial et phéromones d'annélides marines. *Oceanis*, **10**, 168-178.
- Brafield A.E. et G. Chapman** (1967). Gametogenesis and breeding in a natural population of *Nereis virens*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47**, 619-696.
- Burton R.S. et M.W. Feldman** (1983). Physiological effects of an allozyme polymorphism: glutamate-pyruvate transaminase and response to hyperosmotic stress in the copepod *Tigriopus californicus*. *Biochem. Genet.*, **21**, 239-251.
- Campbell A.C. et J. Nicholls** (1986). *Guide de la faune et de la flore littorales des mers d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Paris, 322 p.
- Caron A., G. Desrosiers, C. Retière et E. Hudier** (1993a). Comparaison démographique des populations de deux annélides polychètes selon l'orientation des baies dans l'estuaire du Saint-Laurent. *Oceanologica Acta*, **16**, 403-412.
- Caron A., M. Olivier, G. Desrosiers, E. Hudier, S. Côté, V. Koutitonsky, G. Miron et C. Retière** (1993b). Distribution spatiale d'une espèce benthique épitoque en zone intertidale: Rôle de l'hydrodynamisme? *Vie et Milieu*, **43**, 85-93.
- Côté S.** (1991). Modélisation numérique de la circulation et identification des mécanismes de transport de l'Anse-à-l'Original. *Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski*, 160 p.
- Creaser E.P. et D.A. Clifford** (1982). Life history studies of the sandworm *Nereis virens* Sars, in the Sheepsfoot Estuary, Maine. *Fish. Bull. U.S.*, **80**, 735-743.
- Dales P.R.** (1950). The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O. F. Müller. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **29**, 321-361.
- Davey J.T. et C.L. George** (1986). Factors in the distribution of intertidal estuarine polychaetes: a field experiment with *Nereis (Hediste) diversicolor* and *Nephtys caeca* in the Tamar at Plymouth. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **22**, 603-618.
- Dean D.** (1978). Migration of the sandworm *Nereis virens* during winter nights. *Mar. Biol.*, **45**, 165-173.
- Desrosiers G. et J.-C. Brêthes** (1984). Étude bionomique de la communauté à *Macoma balthica* de la batture de Rimouski. *Sci. Tech. eau*, **17**, 25-30.
- Desrosiers G., J.-C. Brêthes et B.F. Long** (1984). L'effet d'un glissement de terrain sur une communauté benthique médiolittorale du nord du Golfe du St-Laurent. *Oceanologica Acta*, **7**, 251-258.
- Desrosiers G., M. Olivier et B. Vincent** (1991). Variations de la densité et de la croissance des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* (Sars) en zone intertidale. *Can. J. Zool.*, **69**, 560-566.
- Desrosiers G., B. Vincent, C. Retière et L. Boucher** (1988). Comparaison de critères utilisables pour l'étude de la structure des populations du polychète *Nereis virens* (Sars). *Can. J. Zool.*, **66**, 1454-1459.
- Dionne J.-C.** (1977). La mer de Goldthwait au Québec. *Geogr. phys. Quat.*, **31**, 61-80.
- Flint R.W. et Holland J.S.** (1970). Benthic infaunal variability on a transect in the Gulf of Mexico. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **10**, 1-14.
- Fong P.P. et R.L. Garthwaite** (1994). Allozyme electrophoretic analysis of the *Hediste limnicola* - *H. diversicolor* - *H. japonica* species complex (Polychaeta: Nereididae). *Mar. Biol.*, **118**, 463-470.
- Fox L.R.** (1975). Cannibalism in natural populations. *A. Rev. Ecol. Syst.*, **6**, 87-106.
- Goerke H.** (1984). Temperature-dependence of swarming in North Sea Nereidae. *Fortschr. Zool.*, **29**, 39-43.
- Günther C.-P.** (1992). Dispersal of intertidal invertebrates: a strategy to react to disturbances of different scales? *Neth. J. Sea Res.*, **30**, 45-56.
- Hateley J.G., A. Grant, S.M. Taylor et N.V. Jones** (1992). Morphological and other evidence on the degree of genetic differentiation between populations of *Nereis diversicolor*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **72**, 365-381.
- Heip C., N. Smol et W. Hautekiet** (1974). Rapid methods of extracting meiobenthic nematodes and copepods from mud and detritus. *Mar. Biol.*, **28**, 79-81.
- Khlebovic V.-V.** (1963). On the biology of *Nereis virens* Sars in the Kandalaksha Bay of the White Sea. *Trudy Kandal. gosudarst Zypov pt. 4. Trudy belom. Biol. Sta. Mosk., Gosu. Univ.*, **2**, 250-257.
- Kirkegaard J.B.** (1970). Age determination of *Nephtys* (Polychaeta: Nephtyidae). *Ophelia*, **7**, 277-281.
- Koehn R.K. et T.J. Hilbish** (1987). The adaptive importance of genetic variation. *Am. Sci.*, **75**, 134-141.
- Kristensen E.** (1984). Life cycle, growth and production in estuarine populations of the polychaetes *Nereis virens* and *Nereis diversicolor*. *Holoartic Ecol.*, **7**, 249-256.
- MacDonald P.D.M. et T.J. Pitcher** (1979). Age-groups from size-frequency data: a versatile and efficient method of analysing distribution mixtures. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **36**, 987-1001.

- Mansingh A.** (1971). Physiological classification of dormancies in insects. *Can. Entomol.*, **103**, 983-1009.
- Mileikovsky S.A.** (1969). About the relation between the breeding and the spawning of marine bottom invertebrates with pelagic development and their interspatial interrelations as adult in bottom communities and as larvae in the plankton. *Limnologica*, **7**, 181-183.
- Miron G.** (1988). Distributions et variations intra-populations de trois espèces de polychètes de la baie de l'Anse à l'Original, Parc du Bic, Rimouski. *Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Canada*, 140 p.
- Miron G.Y. et G.L. Desrosiers** (1990). Distributions and population structures of two intertidal estuarine polychaetes in the lower St. Lawrence Estuary, with special reference to environmental factors. *Mar. Biol.*, **105**, 297-306.
- Miron G., G. Desrosiers, C. Retière et R. Lambert** (1991). Évolution spatio-temporelle du réseau de galeries chez le polychète *Nereis virens* (Sars) en relation avec la densité. *Can. J. Zool.*, **69**, 39-42.
- Miron G., G. Desrosiers et C. Retière** (1992a). Organization of fighting in the polychaete *Nereis virens* (Sars) and the effects of residency and orientation. *Behaviour*, **121**, 20-34.
- Miron G., G. Desrosiers et C. Retière** (1992b). Activité de prospection de son aire d'alimentation par le polychète *Nereis virens* (Sars) en conditions constantes d'éclaircissement et d'obscurité. *C. R. Acad. Sci. Paris.*, **T314, Ser. III**, 455-460.
- Miron G., G. Desrosiers, C. Retière et S. Masson** (1992c). Variations in time budget of the polychaete *Nereis virens* (Sars) as a function of density and acclimation after introduction to a new burrow. *Mar. Biol.*, **114**, 41-48.
- Olive P.J.W.** (1977). The life history and population structure of the polychaetes *Nephtys caeca* and *Nephtys hombergii* with special reference to the growth rings in the teeth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **57**, 133-150.
- Olivier M., G. Desrosiers, C. Retière, et J.-C. Brêthes** (1993). Variations spatio-temporelles de l'alimentation chez le polychète *Nereis virens* (Sars) en zone intertidale (estuaire maritime du St-Laurent, Québec). *Vie et Milieu*, **43**, 1-12.
- Palumbi S.R.** (1992). Marine speciation on a small planet. *Trends Ecol. Evol.*, **7**, 114-118.
- Peckol P. et D. Baxter** (1986). Population dynamics of the onuphid polychaete *Diopatra cuprea* (Bosc) along a tidal exposure gradient. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **22**, 317-377.
- Pérès J.-M.** (1961). *Océanographie biologique et biologie marine, tome premier, La vie benthique*. Presses universitaires de France, Paris, 541 p.
- Pérès J.-M.** (1982). Major benthic assemblages, in: *A comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters, Volume V, Ocean management, Part I*, O. Kinne (ed.), John Wiley and Sons, New York, 373-522.
- Pettibone M.H.** (1963). Marine polychaete worms of the New England region. 1: Aphroditidae through Trochochaetidae. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, **221**, 1-346.
- Powers D.A., L. DiMichele et A.R. Place** (1983). The use of enzyme kinetics to predict differences in cellular metabolism, developmental rate and swimming performance between LDH- β genotypes of the fish *Fundulus heteroclitus*. *Isozymes Curr. Top. Biol. Med. Res.*, **10**, 147-170.
- Rasmussen E.** (1956). Faunistic and biological notes on marine invertebrates. III: The reproduction and larval development of some polychaetes from the Isefjord, with some faunistic notes. *Biol. Medd. Danske. Vid. Selsk.*, **23**, 1-84.
- Rasmussen E.** (1973). Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, **11**, 1-495.
- Retière C.** (1976). Détermination des classes d'âge des populations de *Nephtys hombergii* (Annélide Polychète) par la lecture des mâchoires au microscope électronique à balayage. Structure des populations en Rance maritime. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **D282**, 1553-1556.
- Scaps P., C. Retière, G. Desrosiers et G. Miron** (1992). Dynamique d'une population de *Perinereis cultrifera* Grube de la côte nord Bretagne. *Cah. biol. mar.*, **33**, 477-494.
- Snow D.R.** (1972). Some aspects of the life history of the nereid worm *Nereis virens* Sars on an intertidal mudflat at Brandy Cove, St. Andrews, N. B. M. *Sci. Thesis, Department of biology, McGill University*, 158 p.
- Snow D.R. et J.R. Marsden** (1974). Life cycle, weight and possible age distribution in a population of *Nereis virens* Sars from New Brunswick. *J. nat. Hist.*, **8**, 513-527.
- Sveshnikov V.A.** (1955). Reproduction and development of *Nereis virens* Sars. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR (Zoologiya)*, **103**, 165-167.
- Templeton A.R., T.J. Crease et F. Shah** (1985). The molecular through ecological genetics of abnormal abdomen in *Drosophila mercatorum*. I: Basic genetics. *Genetics*, **111**, 805-818.
- Warren L.M.** (1984). How intertidal polychaetes survive at low tide, in: *Proceeding of the First International Polychaete Conference*, P.A. Hutchings, éditeur, Linean Society of New South Wales, Sydney, 238-253.
- Whitlatch R.B.** (1981). Animal-sediment relationship in intertidal marine benthic habitats: some determinants of deposit-feeding species diversity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **53**, 31-45.