

Cinétique du recrutement et croissance des juvéniles d'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje en baie de Seine (Manche orientale)

Owenia fusiformis
Annélide-Polychète
Recrutement
Baie de Seine

Owenia fusiformis
Annelida-Polychaeta
Settling
Bay of Seine

Jean-Claude DAUVIN

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés
Marins et Malacologie, CNRS URA-699, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05,
France.

Reçu le 13/01/92, révisé le 13/02/92, accepté le 18/02/92.

RÉSUMÉ

La cinétique du recrutement et la croissance des post-larves et juvéniles d'*Owenia fusiformis* ont été suivies pendant les trois premiers mois de vie benthique dans des conditions édaphiques tranchées dans la partie orientale de la baie de Seine. La sédentarisation des post-larves se fait de façon synchrone, et avec la même intensité sur des fonds favorables ou non aux adultes ; ultérieurement, les juvéniles disparaissent en quatre mois des fonds impropres aux adultes. Les juvéniles ont un comportement grégaire très marqué. La vitesse de croissance devient importante seulement après un mois de vie benthique ; elle est accompagnée d'une forte variabilité individuelle. Il existe un gradient de croissance, depuis les fonds sablo-vaseux face à l'estuaire où la croissance est élevée jusqu'aux fonds sableux du large où la croissance est réduite. Les relations entre édaphisme, recrutement et croissance des juvéniles sont discutées en relation avec le maintien dans l'espace et dans le temps de la population d'*Owenia fusiformis* de la partie orientale de la baie de Seine.

Oceanologica Acta, 1992. 15, 2, 187-196.

ABSTRACT

Recruitment and growth of *Owenia fusiformis* juveniles from the Bay of Seine (Eastern English Channel)

The dynamics and growth of *Owenia fusiformis* juveniles were studied over a period of three months under different edaphic conditions in the eastern part of the Bay of Seine. Post-larval settlement was synchronous and showed the same high densities in different communities with or without adult populations. There was a rapid disappearance at the juvenile stage in the unfavourable bottoms. The distribution of the juveniles was gregarious. Growth was slow during the first month ; it was also highly variable. Growth differences were observed between stations: growth was higher in the station located just seaward of the Seine estuary. The relationships between edaphism, recruitment and growth of juveniles are discussed in relation to the changes in space and time of *Owenia fusiformis* population from the eastern part of the Bay of Seine.

Oceanologica Acta, 1992. 15, 2, 187-196.

INTRODUCTION

En Manche, mer mégatidale, les peuplements de sédiments fins sablo-vaseux sont confinés dans les zones de faibles courants : dans les baies et les estuaires (Cabioch *et al.*, 1982). Cette distribution en isolat est favorable à l'étude du rôle de l'hydrodynamisme dans le recrutement d'espèces macrobenthiques à cycle benthopélagique. Elle permet la connaissance précise des sources larvaires, le suivi spatio-temporel du panache larvaire, le suivi du recrutement post-larvaire dans les taches de sédiments fins et la perte des recrues dans les autres peuplements (Lagadeuc *et al.*, 1990). Dans le cadre du «Programme National sur le Déterminisme du Recrutement» (PNDR), les travaux du Groupement de Recherche Manche (GDR Manche) ont porté sur l'étude du recrutement et du maintien de deux populations d'annélides polychètes du peuplement à *Abra alba-Pectinaria koreni* de la partie orientale de la baie de Seine : *Owenia fusiformis* Delle Chiaje et *Pectinaria koreni* Malmgren (Lagadeuc *et al.*, 1990).

L'objectif de cette note est de décrire la cinétique et la croissance des post-larves et juvéniles d'*Owenia fusiformis* pendant les trois premiers mois de vie benthique, dans des conditions édaphiques tranchées. En effet, l'hétérogénéité benthique, à l'échelle de la baie de Seine, doit faciliter l'évaluation de la perte en post-larves sur des fonds défavorables. *Owenia fusiformis* a été retenue comme espèce modèle en fonction des critères suivants : 1) espèce polytélue pouvant vivre trois à quatre ans et se reproduire tous les ans à partir de la deuxième année de vie (Ménard *et al.*, 1989) ; elle est représentée par d'importantes densités d'individus en trois principaux noyaux dans la partie orientale de la baie (Dauvin et Gillet, 1991) ; 2) reproduction limitée au printemps en mai-juin, avec un synchronisme entre individus prononcé (Gentil *et al.*, 1990) ; 3) larve aisément reconnaissable et abondante, avec une vie pélagique d'environ un mois (Wilson, 1932 ; Thiébaud *et al.*, 1992). Ce travail est la partie méiobenthique des recherches entreprises sur le recrutement et le cycle biologique d'*O. fusiformis*. Les valeurs des densités de recrues estimées au cours de cette étude ont déjà servi dans un premier essai de modélisation de la population sous la forme de matrice de Leslie (Thiébaud et Dauvin, 1991 *b*). Les données acquises sur la phase méiobenthique serviront ultérieurement à la modélisation de la dynamique, intégrant l'ensemble des phases de développement de l'espèce: répartition spatiale, phase larvaire pélagique et phase benthique.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Échantillonnage

Une première campagne de prélèvements des post-larves et juvéniles en juin-juillet 1986 a permis de mettre au point les stratégies d'échantillonnage de la phase méiobenthique temporaire (Lambert, 1991). Trois éléments sont précisés :

- choix du carottier Rouvillois (carotte de 21 cm²), présentant l'avantage de ne pas perturber la partie superficielle du sédiment où sont implantées les recrues ;

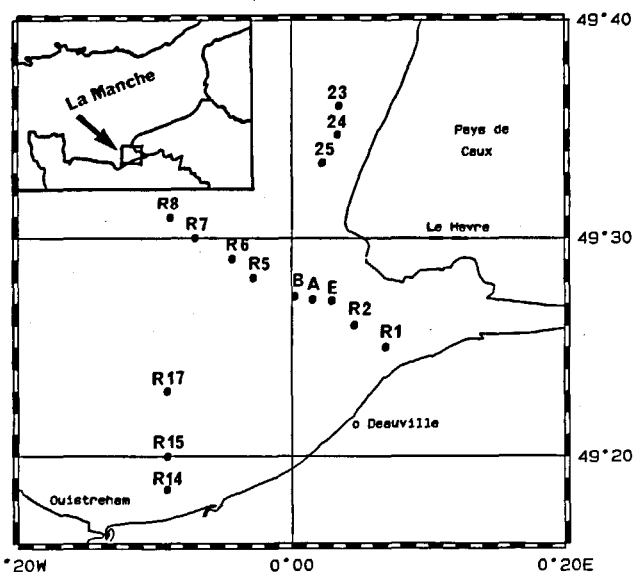


Figure 1

Localisation des stations d'échantillonnage.

Location of sampling stations.

- récolte de huit carottes par station lors de chaque campagne d'échantillonnage, permettant généralement une bonne estimation des densités moyennes ;
- fixation au formol neutre à 10 % de l'eau surnageante et des trois ou quatre premiers centimètres de la couche superficielle de sédiment.

Compte tenu des résultats acquis en 1986, année pendant laquelle un pas d'échantillonnage de dix jours avait été utilisé, ce pas fut resserré en 1987 : deux à quatre jours de la fin mai au début de juillet après un premier échantillonnage à la mi-mai, puis huit à trente jours jusqu'au 6 septembre. Ainsi, entre le 15 mai et le 6 septembre 1987, dix huit séries d'échantillonnages ont été réalisées. Les populations juvéniles ont été échantillonnées sur une radiale orientée Sud Est-Nord Ouest, prenant en compte l'ensemble des sédiments fins à *Abra alba-Pectinaria koreni*, depuis le faciès oligospécifique à *Macoma balthica* du débouché de l'estuaire jusqu'aux sables fins propres à *Ophelia borealis* du banc de Seine [fig. 1 (Cabioch et Gentil, 1975 ; Gentil, 1976)]. Quatre stations aux caractéristiques édaphiques différentes (tab. 1) ont été échantillonnées régulièrement durant toute la période du suivi : E dans le faciès à *Macoma balthica*, A et B dans le faciès à *Pectinaria koreni*, et R7 dans le peuplement à *Ophelia borealis*. Des stations supplémentaires situées au sud-ouest (les 14-15 mai) ou au nord-est de la radiale (9-11 juin ; fig. 1) ont été également échantillonnées, afin d'avoir une vue spatiale du recrutement au cours de trois missions: 14-15 mai, 1^{er} juin, 9-11 juin.

Traitement des échantillons

Le tamisage du sédiment a été effectué sur une colonne de quatre tamis à maille carrée, respectivement de : 1,0, 0,5, 0,355 et 0,28 mm de côté. La maille de 0,28 mm est bien adaptée à la collecte des post-larves (Lambert, 1991). Après coloration au rose Bengale, le tri et le comptage des

Tableau 1

Principales caractéristiques des stations d'étude et densité des cinq espèces dominantes en février 1988.

 A. a : *Abra alba*, A. b : *Acrocnida brachiata*, L. g : *Lumbrineris gracilis*, M. b : *Macoma balthica*, M. bi : *Mysella bidentata*, N. a : *Natica alderi*, N. c : *Nephtys cirrosa*, Ném : Némertes, N. h : *Nephtys hombergii*, O. f : *Owenia fusiformis*, P. g : *Phyllodoce groenlandica*, P. k : *Pectinaria koreni*, S. b : *Stenelais boa*, T. f : *Thyone fusus*.

Main characteristics of the sampling stations with indication of the density of the five dominant species in February 1988.

	Station E	Station A	Station B	Station R7
Position géographique	49°27,13 N 0°02,95 E	49°27,20 N 0°01,50 E	49°27,30 N 0°00,20 E	49°30,00 N 0°07,09 W
Profondeur en m	5	10	9	13
% de particules > 500 µm	8	2	10	6
% de particules < 250 µm	81	94	76	25
% de particules < 63 µm	16	34	2	0
Type de peuplement	<i>A. alba</i> - <i>M. balthica</i>	<i>A. alba</i> - <i>P. koreni</i>	<i>A. alba</i> - <i>P. koreni</i>	<i>O. borealis</i> <i>N. cirrosa</i>
Densité (N.m ⁻²) des cinq espèces dominantes en février 1988 (tamisage sur 2 mm)	P. k : 406 A. a : 102 O. f : 48 M. b : 12 M. bi : 4	O. f : 4 686 N. h : 36 P. k : 30 A. b : 26 Ném : 14	O. f : 48 S. b : 82 Ném : 72 P. g : 42 A. b : 40	T. f : 146 Ném : 88 N. a : 34 N. c : 22 L. g : 16

Owenia ont été réalisés pour chacun des quatre refus de tamis à la loupe binoculaire.

Les évolutions temporelles des densités moyennes des post-larves et des juvéniles estimées pour les quatre stations ont été lissées par la méthode des fonctions linéaires après interpolation jour par jour (Mineur, 1966). La micro-répartition des juvéniles au sein de chaque station a été étudiée à l'aide de l'indice d'agrégation appliqué à des petits échantillons (Elliott, 1977) : $I = s^2/x$ avec x nombre moyen de juvéniles et s^2 variance, testé comme un khi carré (khi carré = $(n - 1) \cdot I$, n = nombre d'échantillons). Le niveau de signification de l'échantillonnage destiné à vérifier si le nombre de carottes suffit pour donner une estimation satisfaisante des densités a été calculé selon Healy (1962): $t_H = x\sqrt{n}/s$, avec $n = 8$.

La longueur totale (Lt: entre l'extrémité des branchies et le pygidium) des post-larves et des juvéniles, a été mesurée au micromètre oculaire avec une précision de 0,02 mm. Dans le cas des échantillons les plus abondants, un sous-échantillon d'environ 200 individus, représentatif des proportions recueillies sur chacune des quatre mailles de tamisage, a été mesuré. Dans les histogrammes de fréquence de taille, les mesures ont été regroupées par classe de 0,1 mm pour les prélèvements du 15 mai au 8 juillet, puis par classe de 0,5 mm pour ceux du 16 juillet au 6 septembre, à l'exception de celui du 6 septembre à la station E, où un intervalle de 1 mm a été choisi. L'analyse modale des longueurs et la détermination des paramètres caractérisant la courbe normale (moyenne et écart-type) ont été réalisées en utilisant le programme Normsep adapté par Gros et Cochard (1978). Les différences existant entre les distribu-

tions de fréquence de taille dans les quatre stations ont été testées à partir du test de comparaison de Kolmogorov-Smirnov (Scherrer, 1984).

Les courbes de croissance ont été construites à partir des longueurs moyennes calculées par le programme NORMSEP.

RÉSULTATS

Répartition spatiale du recrutement

Image du 14-16 mai, 5 stations de la radiale et 3 stations au large de Ouistreham (tab. 2)

Seules trois stations de la radiale R7, B et A présentent en faible densité des juvéniles de petite taille : respectivement 0,4, 25 et 4,25 individus en moyenne par carotte. Ceci indique par conséquent qu'un recrutement modéré a déjà eu lieu au cours de la première quinzaine de mai.

Image du 1^{er} juin, 7 stations de la radiale (tab. 2)

Les densités sont faibles ou nulles (< 1 ind. par carotte) à la fois dans le faciès oligospécifique à *Macoma balthica* au débouché de l'estuaire (stations R1, R2 et E) et dans les sables fins propres à *Ophelia borealis* (stations R5 et R7). Seules les stations A et B montrent des densités notables: 11,8 et 20,9 individus en moyenne par carotte. C'est le début de la phase importante de recrutement qui commence dans la zone de présence maximale de larves mitraria (Thiébaud *et al.*, 1992).

Tableau 2

Nombre moyen de juvéniles d'*Owenia fusiformis* par carotte dans les stations échantillonnées les 14-16 mai, 1^{er} juin et 9-11 juin ; position des stations, voir figure 1.

Mean number of *Owenia fusiformis* juveniles per core in stations sampled on 14-16 May, 1 June and 9-11 June; for location of sampling stations see Figure 1.

	14-16 mai	1 ^{er} juin	9-11 juin
R1	-	0	0,25
R2	-	0,25	0
E	0	0,75	45,6
A	0,4	11,8	250,0
B	25,0	20,9	563,7
R5	0	0	34,5
R6	-	-	111,5
R7	4,25	1	424,75
R8	-	-	3,12
R14	0	-	-
R15	0	-	-
R17	0	-	-
23	-	-	3,25
24	-	-	3,25
25	-	-	7,25

Image du 9-11 juin, 9 stations de la radiale et 3 stations le long du Pays de Caux (tab. 2)

Le recrutement est important dans six stations de la radiale avec deux maximums au niveau de la station R7 : 425 juvéniles en moyenne par carotte et de la station B : 564 juvéniles en moyenne par carotte. Les densités sont faibles dans les stations peu profondes R1 et R2 du faciès oligospécifique à *Macoma balthica* au débouché de l'estuaire et dans la station R8 au large dans les sables fins propres à *Ophelia borealis* ; de même, elles sont faibles dans les trois stations le long du Pays de Caux.

Ces observations montrent : 1) la présence de quelques juvéniles dès la mi-mai, confirmant les résultats de Gentil *et al.* (1990) sur la possibilité d'un étalement de la ponte et du recrutement ; 2) un recrutement massif au début de juin (entre le 1^{er} et le 9) dans la plupart des stations et la capacité de colonisation des fonds favorables (sables fins vaseux) ou non favorables aux adultes (vases sableuses et sables fins propres) ; 3) l'importance quantitative du recrutement.

Microrépartition

Les indices d'agrégation, les variances et les khis carrés sont, hormis quelques cas, toujours très élevés (tab. 3). Les khis carrés calculés indiquent une distribution fortement contagieuse des juvéniles sauf en deux occasions à la station E, et une occasion dans les stations A et R7 ; dans ces trois cas, les densités sont très faibles (tab. 3). Les observations de juvéniles dans les carottes fixés *in toto* ont montré qu'ils avaient un comportement très grégaire : quelques dizaines de juvéniles pouvaient être fixés par leur tube sur un même grain de sable. Le tube de la jeune polychète est arénacé dès le début de la vie benthique, ce qui suggère une sédentarisation définitive (Thiébaud et Dauvin, 1992). Ce comportement grégaire avec redistribution limitée conduit à des variations de densité importantes d'une carotte à l'autre ; par exemple, les carottes récoltées le 13 juin à la station R7 contenaient de 45 à 713 individus, l'abondance variant donc de 1 à 16. Cependant, malgré ce grégarisme, dans la plupart des cas, les valeurs d'abondance calculées puis testées par la méthode de Healy (tab. 3), fournissent de bonnes estimations des densités moyennes, avec des seuils de sécurité le plus souvent inférieurs à 0,05.

Tableau 3

Nombre moyen de juvéniles (x) et variance (s²) d'*Owenia fusiformis* par carotte, khi carré et T_H de Healy pour chaque série d'échantillonnage du 15 mai au 6 septembre dans les quatre stations de la radiale. Pour 7 ddl, le khi carré critique au seuil 0,950 est de 1,69 et celui au seuil 0,05 est de 14,07.

Mean number (x) and variance (s²) of *Owenia fusiformis* juveniles per core, khi square and T_H of Healy in four stations of the transect in each sampling series from 15 May to 6 September. For 7 ddl, the khi square level at 0.950 is 1.69 and 14.07 at 0.05.

	STATION E				STATION A				STATION B				STATION R7			
	X	S ²	Khi carré	T _H	X	S ²	Khi carré	T _H	X	S ²	Khi carré	T _H	X	S ²	Khi carré	T _H
15 mai	0	-	-	-	0,40	1	16,6	1,2	25,0	1 356	379,4	1,80	4,2	12	18,9	3,30*
28 mai	0,10	0,4	28,0	0,42	0,75	1,2	11,0	1,42	1,3	5	23,2	1,71	0,5	0,6	7,9	1,70
1 juin	0,75	1,0	9,9	1,96	11,80	81	47,6	3,47*	20,9	153	51,3	4,46**	0,9	1,8	14,7	1,70
4 juin	54,00	236,0	30,8	9,28**	36,00	279	54,2	5,70**	148,4	1 584	74,7	9,86**	4,3	22	36,4	2,42*
9 juin	45,60	920,8	141,3	3,97**	215,12	15 880	516,7	4,52**	563,8	184 532	2 291,1	3,47*	424,8	9 304	1 533,2	3,68**
11 juin	86,90	3 907,6	314,9	3,67**	300,00	4 101	95,9	12,4**	526,1	110 652	1 472,1	4,18**	612,2	132 564	1 512,8	4,45**
13 juin	21,75	205,4	66,1	4,01**	123,88	4 880	275,8	4,69**	308,3	51 133	1 161,3	3,61**	402,1	67 824	1 183,9	4,09**
16 juin	9,12	79,3	62,3	7,94**	97,30	2 979	214,2	4,71**	225,5	24 488	760,2	3,81**	505,3	105 670	1 463,7	4,11**
18 juin	9,34	65,1	48,7	3,07*	213,50	12 598	413,0	5,03**	430,5	67 203	1 092,7	4,39**	239,9	28 927	840,1	3,73**
22 juin	5,80	37,7	45,5	2,50*	78,30	5 965	533,1	2,68*	237,4	15 234	449,4	5,09**	-	-	-	-
25 juin	11,12	70,7	44,5	3,50*	83,00	2 915	245,0	4,10**	390,8	79 592	1 425,9	3,66**	442,3	13 3852	2 114,7	3,20*
27 juin	3,00	2,3	5,3	5,25**	54,70	2 043	261,1	3,20*	247,0	12 560	355,9	5,83**	354,0	69 822	1 379,0	3,54**
2 juillet	13,00	55,1	29,7	4,63**	67,38	3 670	381,5	2,94*	260,0	9 116	245,8	7,20**	643,6	60 198	651,4	6,95**
8 juillet	5,00	20,0	40,0	2,96*	55,00	1 399	177,8	3,90**	319,1	30 181	662,2	4,86**	465,1	129 821	1 953,7	3,41*
16 juillet	15,25	192,2	88,2	2,91*	95,88	1 556	113,4	6,44**	371,4	28 725	541,1	5,80**	607,3	196 943	2 268,7	3,61**
3 août	-	-	-	-	-	-	-	-	181,7	2960	114,1	8,83**	141,5	2324	115,0	7,79**
7 août	6,62	20,8	22,0	3,84**	98,25	674	48,0	10,01**	-	-	-	-	-	-	-	-
6 sept.	7,34	113,1	46,2	5,22**	66,74	1 042	109,3	5,44**	200,4	454	23,5	24,9**	0,4	1,1	21,0	0,73

Évolution des densités moyennes

Les densités régressent rapidement de la mi-mai à la fin de mai dans l'ensemble des stations colonisées, indiquant une quasi-mortalité des quelques juvéniles provenant de cette première vague de recrutement. Les densités augmentent dès le 1^{er} juin aux stations A et B, plus tard le 3 ou 4 juin aux stations E et R7 (fig. 2). Elles culminent dès le 9 juin à la station B : 564 juvéniles par carotte, et le 11 juin dans les trois autres stations : station E, 63 juvéniles par carotte ; station A, 300 juvéniles par carotte ; et station R7, 613 juvéniles par carotte. L'évolution ultérieure des densités est relativement différente d'une station à l'autre (fig. 2) :

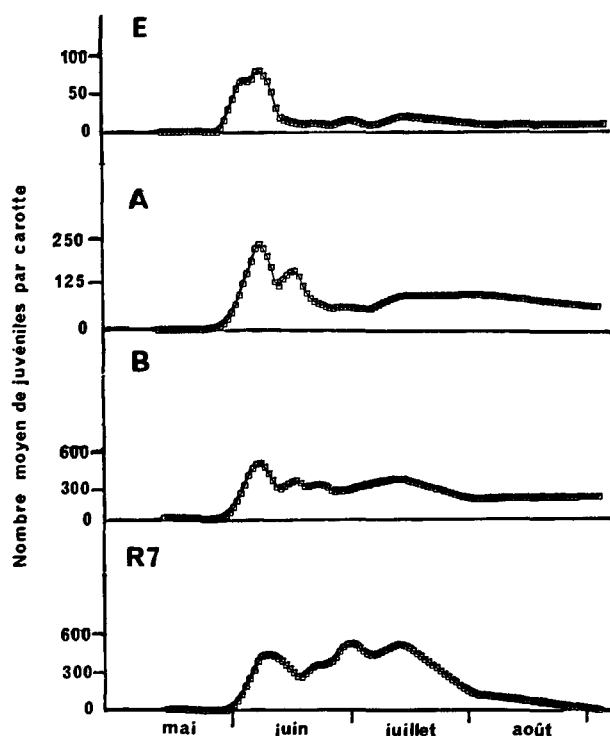


Figure 2

Évolution journalière du 15 mai au 6 septembre du nombre moyen de juvéniles d'*Owenia fusiformis* par carotte dans les quatre stations de la radiale après lissage par la méthode des fonctions linéaires.

Daily changes from 15 May to 6 September in mean juvenile number of *Owenia fusiformis* per core in the four stations of the transect after smoothing by the linear function method.

Station E

Mortalité très forte entre le 11 juin et le 16 juin (< 80 %), puis stabilité de la densité aux environs de 5 individus par carotte jusqu'en septembre.

Station A

Mortalité importante entre le 11 et le 22 juin (75 %), puis stabilité de la densité aux environs de 75 individus par carotte jusqu'en septembre.

Station B

Mortalité voisine de 50 % entre le 9 et le 16 juin, fluctuation de la densité aux environs de 300 individus par carotte

jusqu'à la mi-juillet puis stabilité de la densité aux environs de 200 individus par carotte du début août à septembre.

Station R7

• De la mi-juin à la mi-juillet : fluctuations importantes des densités qui se maintiennent à des valeurs élevées comprises entre 300 et 600 individus par carotte ; de la mi-juillet au début d'août : très forte mortalité (75 %) ; août-septembre : disparition quasi-totale de la population (0,4 individus par carotte le 6 septembre).

• Au cours des trois mois de suivi, les juvéniles disparaissent des fonds de sables moyens bien que leur densité au moment du recrutement soit très élevée. Ils se maintiennent en faible densité dans le faciès oligospécifique à *Macoma balthica*, et ne subsistent en densités notables que dans les deux stations du faciès type du peuplement.

Évolution temporelle de la structure démographique à la station A

Quelles que soient les stations, la structure démographique des juvéniles suit les mêmes phases de succession temporelle. Ainsi à la station A, trois principales périodes peuvent être distinguées (fig. 3) :

- du 4 au 11 juin : stabilité et faible augmentation des longueurs moyennes : depuis 0,79 mm le 1^{er} juin à 1,17 mm le 11 juin, et faibles écart-types : compris entre 0,16 et 0,25 mm.
- du 11 juin au 27 juin : aplatissement de la courbe normale, les longueurs moyennes passent de 1,40 mm à 3,35 mm, et les écarts-types progressent de 0,35 mm à 1,10 mm.
- du 27 juin au 6 septembre : l'aplatissement de la courbe s'accroît ; l'écart-type de la population passe de 2,32 mm le 8 juillet à 5,28 mm le 7 août, puis se stabilise ensuite à 4,38 mm le 6 septembre. Les longueurs moyennes progressent de 4,77 mm le 8 juillet à 15,67 mm le 6 septembre ; cependant des juvéniles de petite taille demeurent présents tout l'été. En septembre, les juvéniles présentent des tailles comprises entre 5,2 et 27,3 mm.

Le nombre d'individus ayant une longueur totale inférieure à 1 mm (juvéniles venant de se sédentariser) est d'abord important du 1^{er} au 16 juin, faible à très faible du 16 juin au 8 juillet, puis nul à partir du 7 août (fig. 3). Ceci indique l'existence d'une période brève de forte fixation des post-larves au début du mois de juin, et s'accorde avec la présence d'une courte période de ponte massive (Gentil *et al.*, 1990) et la présence d'une seule cohorte de larves en mai 1987 (Thiébaud *et al.*, 1992). L'étalement des histogrammes de fréquence de taille traduit une variabilité individuelle de croissance.

Comparaison des structures démographiques dans les quatre stations de la radiale

Les structures démographiques des juvéniles dans les quatre stations ont été comparées lors de cinq missions (fig. 4 ; tab. 4).

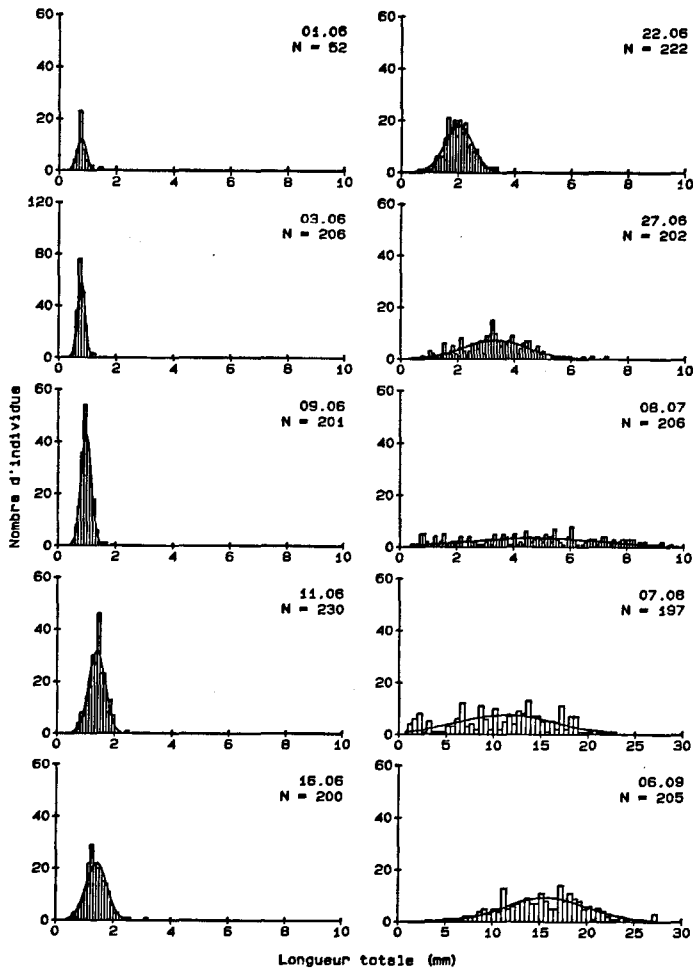


Figure 3

Histogramme de fréquence de taille des juvéniles d'*Owenia fusiformis* entre le 1^{er} juin et le 6 septembre à la station A et composante normale associée calculée par le logiciel NORMSEP. N : nombre d'individus mesurés.

Size-frequency distribution of Owenia fusiformis juveniles between 1 June and 6 September at station A with normal components calculated by NORMSEP programme. N: number of measured individuals.

- 9 juin : les structures sont comparables d'une station à l'autre, sans différences significatives ;
- 25 juin : étalement des longueurs plus prononcé à la station E, tailles significativement plus élevées en E et R7 ;
- 2 juillet : tailles en E significativement plus élevées qu'en A, B et R7 et celles de R7 significativement plus faibles que celles de A et B ;
- 16 juillet : les longueurs des individus de la station E ont augmenté très fortement : plus de 6 mm contre moins de 2,5 mm dans les autres stations. Les longueurs en E sont significativement plus importantes que celles de A, B et R7, et celles de R7 sont significativement plus faibles que celles de A ;
- 6 septembre : la longueur moyenne en E atteint presque le double de celles des stations A et B. La distribution des tailles en E est significativement plus élevée que celles de A et B.

En résumé, il existe un gradient dimensionnel très significatif dans les structures démographiques des juvéniles

depuis la station E située à proximité de l'estuaire avec des individus de grande taille jusqu'à la station R7 située dans le peuplement des sables moyens avec des individus de plus petite taille. Les distributions de taille des stations A et B situées dans le faciès type du peuplement ne sont jamais significativement différentes entre elles (tab. 4).

Croissance

Pendant tout le mois de juin, la croissance est faible et les quatre courbes sont parallèles ou superposées (fig. 5). A partir du début de juillet, il apparaît un différentiel de croissance entre la station E, avec le taux de croissance le plus élevé, et la station R7 avec le taux de croissance le plus faible. Les taux de croissance aux stations A et B sont relativement semblables entre eux et compris entre ceux des stations E et R7. En août, la croissance ralentit en A et B, alors qu'elle continue en E.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'année 1987 a été marquée par un recrutement de très forte intensité : la densité maximale a avoisiné 300 000 ind.m⁻² dans certaines stations. A la station A, la densité maximale mesurée en 1987 est six fois plus importante que celle relevée en 1986 dans les mêmes conditions d'échantillonnage et de traitements des échantillons (Conti, comm. pers.). De forts recrutements et l'alternance temporelle entre recrutement de forte intensité et recrutement de faible intensité ont déjà été soulignés en baie de Seine (Dauvin et Gillet, 1991), et également dans d'autres populations d'*Owenia fusiformis* (Fager, 1964 ; Massé, 1971 ; Mac Call, 1977). Lors d'expériences de colonisation de sédiment défauné, placé dans des enceintes, sur des fonds sablo-vaseux par 15-20 m de profondeur dans le chenal de Long Island, Mac Call (1977) a observé : en 1972, l'absence d'*Owenia fusiformis* et en 1973, des densités maximales dépassant 100 000 juvéniles par m² dans certaines enceintes.

Tableau 4

Résultats du test de Kolmogorov-Smirnov montrant les différences significatives existant entre les distributions de fréquence de taille d'*Owenia fusiformis* dans les quatre stations de la radiale en cinq périodes du 9 juin au 6 septembre (** p < 0,01; * p < 0,05; n.s : non significatif).

*Results of K-S test for differences in length-frequency distribution of Owenia fusiformis juveniles at four stations of the transect and at 5 periods from 9 June to 6 september (** p < 0,01; * p < 0,05; n.s : no significant).*

	09.06	25.06	02.07	16.07	06.09
E/A	n.s	**	*	**	**
E/B	n.s	**	**	**	**
E/R7	n.s.	n.s.	**	**	-
A/B	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
A/R7	n.s.	**	**	**	-
B/R7	n.s	**	**	n.s.	-

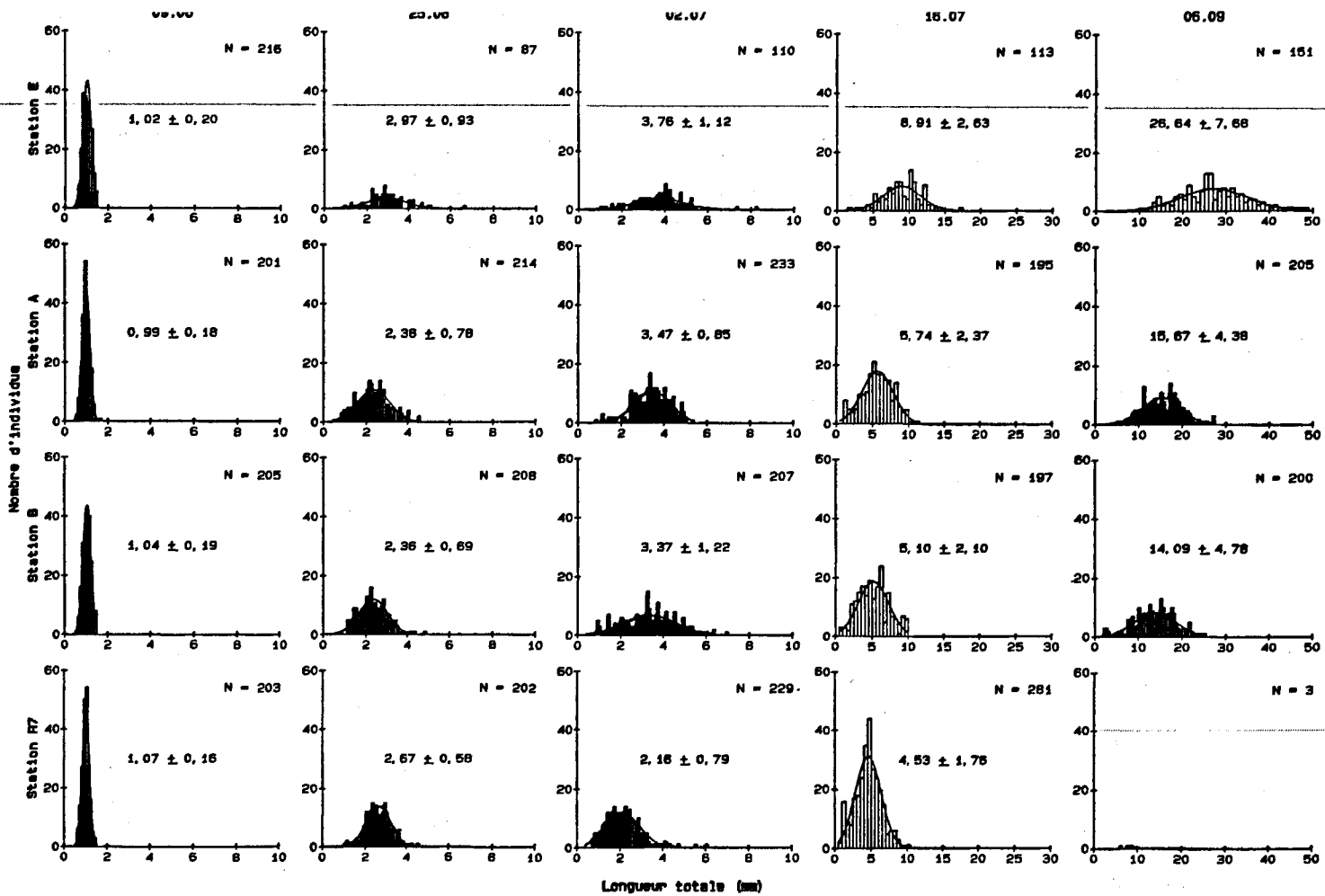


Figure 4

Histogramme de fréquence de taille des juvéniles d'*Owenia fusiformis* dans les quatre stations de la radiale en cinq périodes entre le 9 juin et le 6 septembre ; composante normale associée, longueur moyenne ± écart-type calculés par le logiciel NORMSEP. N : nombre d'individus mesurés.

Size-frequency distribution of Owenia fusiformis juveniles in four stations of the transect in five periods between 9 June and 6 September; normal component, mean length ± standard deviation calculated by NORMSEP programme. N: number of measured individuals.

Ces résultats témoignent : 1) de la forte fécondité de l'espèce et des fortes densités de juvéniles pouvant en résulter ; et 2) de la variabilité d'une année à l'autre de l'intensité du recrutement.

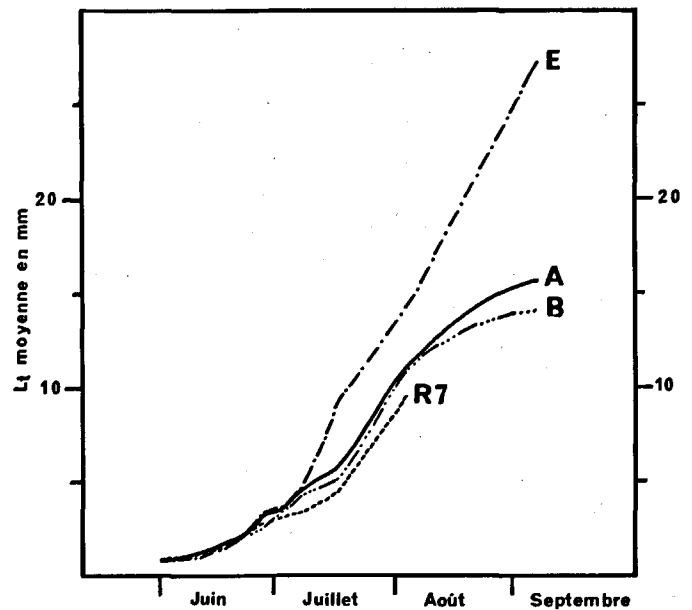
1) Thiébaud et Dauvin (1991 a) ont estimé que la fécondité effective moyenne de femelles de 2, 3 et 4 ans est respectivement de : 23 400, 39 400 et 81 100 ovocytes. La production d'ovocytes par mètre carré pour une population de 2 225 individus âgés au moins de deux ans s'élève à 32 millions. Des densités de larves supérieures à 100 000 par mètre cube ont d'ailleurs été relevées à la fin du mois de mai 1987 (Thiébaud *et al.*, 1992) ;

2) plusieurs phénomènes peuvent être invoqués pour expliquer la variabilité du recrutement (Dauvin et Gillet, 1991):

Figure 5

Courbe de croissance des juvéniles d'*Owenia fusiformis* dans les quatre stations de la radiale entre le 1^{er} juin et le 6 septembre 1987 (longueurs moyennes calculées par le logiciel NORMSEP).

Growth curve of Owenia fusiformis juveniles in four stations of the transect between 1 June and 6 September 1987 (mean lengths calculated by NORMSEP programme).



absence ou réduction de la ponte certaines années, retard dans les pontes, mortalités larvaires exceptionnelles, processus régulant la fixation des post-larves. En ce qui concerne cette dernière hypothèse, en cas de recrutement précoce de *Pectinaria koreni* comme en 1986, la compétition semble, à court terme, réguler les effectifs de jeunes recrues d'*Owenia fusiformis* (Lagadeuc *et al.*, 1990). Des expérimentations en laboratoire sur ces phénomènes de compétition entre les deux espèces pourront être réalisées ultérieurement.

Plusieurs auteurs ont mis en évidence un optimum granulométrique nécessaire à la fixation des polychètes (voir revue de Wilson, 1952). La présence d'un facteur attractif secrété par les adultes chez *Ophelia bicornis* ou *Sabellaria spinulosa* (Wilson, 1954 ; 1970), ou une double exigence au niveau de la nature du substrat : support stable et matériel meuble transportable (Bhaud, 1990), peuvent également être essentielles pour permettre la fixation de post-larves de polychètes. Les post-larves d'*Owenia fusiformis* semblent pouvoir se fixer rapidement et mener une vie définitivement benthique (Wilson, 1932 ; Thiébaud et Dauvin, 1992). La nature du substrat sablo-vaseux et la présence d'adultes ne semblent pas être déterminantes dans la fixation des post-larves ; seule la zone déssalée à *Macoma balthica* au débouché de l'estuaire semble défavorable à de fortes fixations. Cependant, il est possible que les post-larves choisissent, dans la gamme granulométrique très large à leur disposition dans les sédiments sablo-vaseux, la taille des grains leur permettant de se fixer. Des expériences en laboratoire seront nécessaires pour rechercher le déterminisme de la fixation des post-larves à très petite échelle et le tropisme expliquant leur grégarisme. L'étude des interactions entre les adultes et les juvéniles pourra également être menée expérimentalement ; en effet, des interactions négatives entre adultes et juvéniles ont été observées chez la polychète *Eupolyornia nebulosa* (Bhaud, 1991).

La mortalité des juvéniles est importante dès les deux premières semaines de vie benthique pendant lesquelles, suivant les stations, plus de 50 % des recrues disparaissent. Cette mortalité élevée des jeunes stades benthiques a également été observée chez *Pectinaria koreni* en baie de Seine (Lambert, 1991), chez la plupart des espèces de polychètes et de bivalves des vasières intertidales de l'estuaire de la Gironde (Bachelet, 1987) ou chez des espèces de bryozoaires de substrat dur (Keough et Downes, 1982). Ces mortalités élevées et rapides juste après la fixation semblent toutefois n'intervenir que dans les cas de recrutements denses. En effet, sur les sables fins peu envasés de la Pierre Noire en baie de Morlaix, on observe, pour l'ensemble des espèces, des recrutements post-larvaires modérés en densité, suivis de taux de succès et de survies importants (Dauvin, 1989 ; 1990). L'importance de la densité-dépendance dans la régulation des communautés benthiques à fort effectif a fait l'objet d'une abondante littérature. Chez les polychètes, les travaux de Levin (1982 ; 1984), Wilson (1983 ; 1984) ou Zajac (1986) ont montré, aussi bien sur le terrain qu'expérimentalement, les interactions négatives entre adultes et juvéniles ou entre deux ou plusieurs espèces en

compétition pour la nourriture. La prédation (Keough et Downes, 1982), la nourriture disponible (Tenore et Chesney, 1985) ou la température (Levin et Creed, 1986) pourraient également réguler la mortalité chez les juvéniles. La mortalité différentielle entre les stations des sables fins envasés et celle des sables fins dunaires où les juvéniles ne vivent pas plus de trois mois et demi, parallèlement à une faible croissance, pourrait être due aux mauvaises conditions nutritionnelles rencontrées sur ces fonds par *Owenia fusiformis*, espèce à la fois suspensivore et déposivore de surface. A l'échelle de l'ensemble des peuplements sablo-vaseux de la partie orientale de la baie de Seine, les taux de croissance sont plus élevés dans les stations situées face à l'estuaire ou le long des côtes du pays de Caux, où les quantités de matériel en suspension sont les plus importantes (Dauvin et Gillet, 1991). Dans les sables fins vaseux, il existe des différences de croissance entre les trois stations E, A et B qui pourraient être liées à la densité. En effet, la croissance est la plus forte en E (faibles densités) ; à l'inverse, elle est la plus faible en B (densités élevées). D'autre part, Thiébaud et Dauvin (1992) ont montré que l'acquisition des caractères morphologiques adultes : développement du panache branchial, nombre de tores et nombre de rangées à chaque tore uncinigère, se faisait progressivement en fonction de la taille des juvéniles, et que la mortalité affectait préférentiellement les individus à faible croissance. La combinaison de faibles apports nutritifs et de faibles taux de croissance pourrait ainsi expliquer la disparition des juvéniles sur les fonds de sables fins dunaires. Le facteur trophique, abondance et qualité de nourriture, a souvent été invoqué dans la régulation de la croissance de post-larves de polychètes (Tenore et Chesney, 1985 ; Levin et Creed, 1986) ou du bivalve *Pecten maximus* (Thouzeau, 1991). Pour cette dernière espèce, Thouzeau et Lehay (1988) ont également mis en évidence des différences de croissance des juvéniles en fonction de la bathymétrie et de la température : les individus présents dans les eaux les moins profondes et les plus chaudes ont une croissance plus élevée.

Au sein d'une station, les différences de croissance individuelle semblent plutôt liées à la taille qu'à l'âge : les juvéniles les plus précoces acquièrent une morphologie efficace pour leur alimentation, entraînant leur forte croissance, ce qui augmente encore les disparités de taille chez des individus de même âge (Thiébaud et Dauvin, 1992). Une telle variabilité individuelle a été observée en conditions expérimentales chez *Nereis diversicolor*, sans relation directe avec la quantité de nourriture disponible ou la densité de la population, montrant la plasticité des populations de polychètes (Esnault *et al.*, 1990).

Owenia fusiformis occupe à l'état adulte l'ensemble des sédiments fins et hétérogènes sablo-vaseux de la partie orientale de la baie de Seine, avec de fortes densités en trois principaux noyaux (Dauvin et Gillet, 1991). Son recrutement se réalise avec une densité d'ordre comparable sur un large spectre édaphique, que ce recrutement aboutisse ou non au renouvellement de populations adultes. Des mécanismes sélectifs sans doute liés au tropisme entraîneraient la mortalité totale des recrues sur les fonds les plus éloignés de l'estuaire de la Seine, occupés par des sédi-

ments avec une faible proportion de particules fines. Malgré ces pertes importantes sur les fonds du large, les densités de juvéniles restant sur les fonds sablo-vaseux après les mortalités estivale et hivernale demeurent élevées, et permettent le maintien de fortes populations adultes (Dauvin et Gillet, 1991). La population est soumise à des périodes de croissance d'effectif (recrutement exceptionnel) et de déclin (recrutement faible ou absent). La pérennité temporelle de la population est assurée par la longévité, la polytélie et la forte fécondité de l'espèce. Il n'est pas nécessaire pour son maintien d'avoir chaque année un recrutement réussi (Thiébaud et Dauvin, 1992).

RÉFÉRENCES

- Bachelet G. (1987). Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés marins dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. *Thèse de Doctorat d'État, Université Bordeaux I*, 478 pp.
- Bhaud M. (1990). Acquisition de la vie benthique par *Eupolymnia nebulosa* (Polychaeta, Terebellidae) : dispositif expérimental et premiers résultats. *Vie Milieu*, **40**, 36-43.
- Bhaud M. (1991). Larval release from the egg mass and settlement of *Eupolymnia nebulosa* (Polychaeta, Terebellidae). *Bull. mar. Sci.*, **48**, 420-431.
- Cabioch L. et F. Gentil (1975). Distribution des peuplements benthiques dans la partie orientale de la baie de Seine. *C.r. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, **280**, 571-574.
- Cabioch L., J.-C. Dauvin, C. Retière, V. Rivain et D. Archambault (1982). Évolution à long terme (1978-1981) de peuplements benthiques des fonds sédimentaires de la région de Roscoff, perturbés par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. *Neth. J. Sea. Res.*, **16**, 491-501.
- Dauvin J.-C. (1989). La méiofaune temporaire d'un peuplement subtidal de sédiment fin de la Manche occidentale. Échantillonnage, composition qualitative et quantitative. *Annls Inst. océanogr., Paris*, **65**, 37-55.
- Dauvin J.-C. (1990). Recrutement méiobenthique des principales espèces de polychètes et de mollusques bivalves d'un peuplement subtidal de sédiments fins de la Manche occidentale. *Cah. Biol. mar.*, **31**, 201-224.
- Dauvin J.-C. et P. Gillet (1991). Spatio-temporal variability in population structure of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Annelida-Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **152**, 105-121.
- Elliot J.M. (1977). Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwat. Biol. Assoc. sci. Publ.*, **25**, 1-157.
- Esnault G., C. Retière et R. Lambert (1990). Food resource partitioning in a population of *Nereis diversicolor* (Annelida, Polychaeta) under experimental conditions, in: Trophic relationship in the marine environment. *Proceedings of the 24th European Marine Biology Symposium*, M. Barnes et R.N. Gibson, éditeurs. Aberdeen University Press, 453-467.
- Fager E.W. (1964). Marine sediments: effects of a tube-dwelling polychaete. *Science*, **143**, 356-359.
- Gentil F. (1976). Les peuplements benthiques de la baie de Seine. *Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI*, 70 pp.
- Gentil F., J.-C. Dauvin et F. Ménard (1990). Reproductive biology of the polychaete *Owenia fusiformis* Delle Chiaje in the bay of Seine. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **142**, 13-23.
- Gros P. et J.-C. Cochard (1978). Biologie de *Nyctiphanes couchii* (Crustacea, Euphausiacea) dans le secteur nord du golfe de Gascogne. *Annls Inst. océanogr., Paris*, **54**, 25-46.
- Healy M.J.R. (1962). Some basic statistical techniques in soil zoology, in: *Progress in soil zoology*, Murphy Éd., London, Butterworths, 3-9.
- Keough M.J. et B.J. Downes (1982). Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Mar. Biol.*, **54**, 348-352.
- Lagadeuc Y., P. Conti, C. Retière, L. Cabioch et J.-C. Dauvin (1990). Processus hydrodynamiques et recrutement de *Pectinaria koreni*, annélide polychète à cycle benthopélagique, en baie de Seine. *Oceanis*, **16**, 245-262.
- Lambert R. (1991). Recrutement d'espèces à larves pélagiques en régime mégatidal. Cas de *Pectinaria koreni* Malmgren (Annélide, Polychète). *Thèse de Doctorat, Université de Rennes, France*, 176 pp.
- Levin L.A. (1982). Interference interactions among tube-dwelling polychaetes in a dense assemblage. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **65**, 107-119.
- Levin L.A. (1984). Life history and dispersal patterns in a dense infaunal Polychaete assemblage: community structure and response to disturbance. *Ecology*, **35**, 1185-1200.
- Levin L.A. et E.L. Creed (1986). Effect of temperature and food availability on reproductive responses of *Streblospio benedicti* (Polychaeta: Spionidae) with planktotrophic or lecithotrophic development. *Mar. Biol.*, **92**, 103-113.
- Mac Call P.L. (1977). Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound. *J. mar. Sci.*, **35**, 221-266.
- Massé H. (1971). Contribution à l'étude quantitative et dynamique de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. *Thèse de Doctorat d'État, Université d'Aix-Marseille, France*, 310 pp.
- Ménard F., F. Gentil et J.-C. Dauvin (1989). Population dynamics and secondary production of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Polychaete) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **133**, 151-167.
- Mineur H. (1966). *Techniques de calcul numérique*. Dunod, Paris, 605 pp.
- Scherrer B. (1984). *Biostatistique*. Gaëtan Morin Éd., 850 pp.
- Tenore K.R. et E.J. Chesney Jr (1985). The effects of interaction of rate of food supply and population density on the bioenergetics of the opportunistic polychaete, *Capitella capitata*. *Limnol. Oceanogr.*, **30**, 1188-1195.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre de la contribution du Groupement de Recherche «Manche» au Programme National sur le Déterminisme du Recrutement, sous la responsabilité de L. Cabioch et C. Retière. L'auteur remercie les équipages des N/O *Pluteus II* et *Côte de Normandie*, ainsi que B. Brouazin et J.-C. Lorgeré pour l'échantillonnage, L. Dauvin, M. Joncourt et C. Le Roux pour leurs aides techniques au laboratoire et les deux arbitres pour leurs remarques et commentaires très constructifs sur la première version du manuscrit.

- Thiébaud E. et J.-C. Dauvin (1991 a).** Étude de la fécondité d'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje (annélide polychète). *J. Rech. océanogr.*, **16**, 39-41.
- Thiébaud E. et J.-C. Dauvin (1991 b).** Modélisation de la dynamique d'*Owenia fusiformis* (annélide polychète) en baie de Seine orientale. *J. Rech. océanogr.*, **16**, 84-90.
- Thiébaud E. et J.-C. Dauvin (1992).** Développement morphologique et croissance des juvéniles d'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Polychaeta, Oweniidae). *Can. J. Zool.* (sous presse).
- Thiébaud E., J.-C. Dauvin et Y. Lagadeuc (1992).** Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida Polychaeta) in the Bay of Seine. I: Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical migration. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* (sous presse).
- Thouzeau G. (1991).** Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc : processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des post-larves et juvéniles. *Aquat. living Resour.*, **4**, 77-99.
- Thouzeau G. et D. Lehay (1988).** Variabilité spatio-temporelle de la distribution, de la croissance et de la survie des juvéniles de *Pecten maximus* (L.) issus des pontes 1985, en baie de Saint-Brieuc. *Oceanologica Acta*, **11**, 3, 267-283.
- Wilson D.P. (1932).** On the mitraria larvae of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. *Phil. Trans. R. Soc., Ser. B*, **221**, 231-334.
- Wilson D.P. (1952).** The influence of the nature of the substratum on the metamorphosis of the larvae of marine animals, especially the larvae of *Ophelia bicornis* Savigny. *Annl. Inst. océanogr., Paris*, **27**, 49-156.
- Wilson D.P. (1954).** The attractive factor in the settlement of *Ophelia bicornis* Savigny. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **33**, 361-380.
- Wilson D.P. (1970).** The larvae of *Sabellaria spinulosa* and their settlement behavior. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **50**, 33-52.
- Wilson W.H. Jr. (1983).** The role of density-dependence in a marine infaunal community. *Ecology*, **64**, 295-306.
- Wilson W.H. Jr. (1984).** Non-overlapping distributions of Spionid Polychaetes: the relative importance of habitat and competition. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **75**, 119-127.
- Zajac R.N. (1986).** The effects of intra-specific density and food supply on growth and reproduction in an infaunal polychaete, *Polydora ligni* Webster. *J. mar. Res.*, **44**, 339-359.