

# Répartition verticale des larves de *Pectinaria koreni* en baie de Seine orientale : influence sur le transport et le recrutement

Répartition verticale  
*Pectinaria koreni*  
Transport larvaire  
Recrutement  
Baie de Seine

Vertical distribution  
*Pectinaria koreni*  
Larval transport  
Recruitment  
Bay of Seine

Yvan LAGADEUC

Station marine de Wimereux, URA CNRS 1363, B.P. 80, 62930 Wimereux, France.

Adresse actuelle : Groupe Interuniversitaire de Recherches Océanographiques du Québec (GIROQ), Université de Laval, Faculté des Sciences et de Génie, Québec G1K 7P4, PQ, Canada.

Reçu le 13/05/91, révisé le 29/10/91, accepté le 5/11/91.

## RÉSUMÉ

Dans les zones estuariennes, les variations du recrutement chez les espèces benthiques, possédant une phase larvaire pélagique, peuvent être limitées par la répartition verticale des larves. En effet, elles peuvent être localisées dans des masses dont la circulation résiduelle permet une rétention au sein de l'estuaire. Un tel phénomène contribue à la stabilité de la population de l'annélide polychète *Pectinaria koreni* en baie de Seine orientale.

La répartition verticale des larves de *P. koreni* est fonction de l'intensité des mélanges verticaux. En premier lieu, lorsque la turbulence est faible, une forte stratification de la masse d'eau est présente, et les larves sont en majorité localisées sous l'halocline (là où la salinité est supérieure à 30,5). De plus, une forte migration ontogénique est observée : les larves jeunes occupent la partie superficielle de la masse d'eau, alors que les stades les plus âgés occupent la zone plus profonde. En second lieu, lorsque la turbulence est élevée, la stratification de la masse d'eau disparaît totalement, et les larves sont réparties sur l'ensemble de la colonne d'eau, indépendamment de leur stade de développement.

Ainsi le transport ou la rétention des larves dépend de l'intensité d'homogénéisation de la masse d'eau. Quand la turbulence est faible, les larves sont retenues à proximité de l'embouchure : les larves sont soit juste au-dessus de la profondeur où le transport est nul, et dans ce cas elles sont faiblement transportées vers l'extérieur de la baie, soit en-dessous de cette profondeur. Le transport est alors dirigé vers l'amont, ce qui favorise la rétention des larves et leur contribution au recrutement et à la stabilité de la population de la baie de Seine orientale. En revanche, lorsque la turbulence est élevée, les larves peuvent être chassées de la baie.

*Oceanologica Acta*, 1992. 15, 1, 95-104.

## ABSTRACT

Vertical distribution of *Pectinaria koreni* larvae in the bay of Seine : influence on transport and recruitment

Variations in recruitment of benthic invertebrate species with pelagic larvae, which inhabit estuaries, can be reduced by the vertical distribution of larvae. In fact, they

may be located in water masses in which net transport favours retention in the vicinity of estuaries. Such a hypothesis can explain the *Pectinaria koreni* population stability in the western bay of Seine.

The vertical distribution of *P. koreni* larvae is in relation to the turbulence level. When turbulence is low, strong water stratification is present, and larvae are then most abundant under the halocline (in water masses where salinity is more than 30.5). Moreover, a strong ontogenetic migration is observed : young larvae occupy the upper part of the water column and old larvae the bottom part. In the second situation, when turbulence is high, water stratification is destroyed, and larvae are evenly distributed throughout the entire water column. Furthermore, no ontogenetic migration is found.

It may thus be concluded that larval transport or retention depend on turbulence level. When turbulence is low, larvae can be retained near the estuary : either larvae are just above the depth where net transport is nul, in which case they are carried slightly seaward; or they are below this depth and net transport is landward, in which case they contribute to recruitment and stability of the western Bay of Seine population. On the other hand, when turbulence is high, larvae can be flushed out of the eastern bay of Seine.

*Oceanologica Acta*, 1992. 15, 1, 95-104.

## INTRODUCTION

Chez les invertébrés benthiques à phase larvaire pélagique, les effets dispersifs et advectifs de l'hydrodynamisme sur la population larvaire sont souvent invoqués pour expliquer les fluctuations du recrutement (Lagadeuc et Brylinski, 1987 ; Boicourt, 1988 ; White *et al.*, 1988). Toutefois le transport des larves, ou de tout autre organisme planctonique, n'est pas seulement fonction de l'hydrodynamisme local, il est en fait le résultat de l'interaction entre la structure verticale des courants et la répartition verticale des organismes planctoniques (Wroblewski, 1982 ; Boucher, 1988).

La répartition verticale des larves peut correspondre à un phénomène passif (de Wolf, 1974), ou actif (Cronin et Forward, 1986), en réponse à des variations de salinité, de température, ou encore de lumière (Kaartvedt *et al.*, 1987 ; Tremblay et Sinclair, 1990 *a et b*). Elle peut également être constante tout au long de la vie larvaire ou présenter un caractère ontogénique (Pennington et Emler, 1986 ; Harding *et al.*, 1987 ; Thiébaud *et al.*, sous presse). Ainsi, en fonction de la profondeur à laquelle les larves sont situées, une modification de l'intensité du transport et/ou de la direction peut exister (Sandifer, 1975 ; Rothlisberg *et al.*, 1983 ; Johnson, 1985). De tels effets ont particulièrement bien été décrits dans les estuaires stratifiés, là où la circulation résiduelle, en raison de l'extrusion des eaux dessalées, est dirigée vers l'aval en surface, et vers l'amont à proximité du fond. Des transports larvaires de directions et d'intensités différentes peuvent alors être observés pour des espèces vivant en un même lieu (Sandifer, 1975 ; Johnson, 1985). Les larves peuvent être transportées hors de l'estuaire ou y être maintenues. La rétention des larves peut être active et être due à une migration des larves ou à une localisation de celles-ci à une profondeur donnée (Sandifer, 1975 ; Johnson, 1985). Dans la première des situations, les larves sont en surface durant le flot et à proximité du fond durant le jusant. Dans la

deuxième situation, les larves sont toujours localisées à proximité du fond, là où la circulation résiduelle est dirigée vers l'amont. La rétention peut également être passive, et correspondre à un transport qui est identique à celui des particules inertes (de Wolf, 1974).

En Manche, le régime hydrodynamique est dominé par de fortes marées. La structure verticale des courants est caractérisée par une décroissance des vitesses entre la surface et le fond et une faible rotation de leurs directions (Le Hir, 1980 ; Le Hir *et al.*, 1986 ; Salomon, 1986 ; Thouvenin et Salomon, 1984). Toutefois le long des côtes françaises, dans le secteur oriental de la baie de Seine, en raison des apports de la Seine, la circulation résiduelle est influencée par un courant de densité. Elle est dirigée vers l'extérieur de l'embouchure en surface et vers l'intérieur au voisinage du fond (Le Hir *et al.*, 1986 ; Salomon, 1986).

Ce secteur de la baie de Seine est occupé par un peuplement à *Abra alba* et *Pectinaria koreni*, qui se caractérise par une localisation géographique de type insulaire, des densités élevées d'individus, et une grande stabilité interannuelle, à la fois qualitative et quantitative (Cabioch et Gentil, 1975 ; Gentil *et al.*, 1986).

La stabilité interannuelle quantitative a particulièrement bien été observée chez *P. koreni* (Gentil *et al.*, 1986 ; Lagadeuc *et al.*, 1990), alors que cette espèce possède une phase larvaire pélagique. Une des hypothèses permettant d'expliquer la stabilité de cette population est l'existence d'une interaction entre la structure verticale des courants de la baie de Seine orientale et la répartition verticale des larves de *P. koreni*, permettant un maintien des larves sur les sites d'émissions. Si tel est le cas, la répartition des larves doit correspondre à une des situations décrites précédemment : migration au cours du cycle de marée, localisation active à proximité du fond afin de bénéficier du courant résiduel dirigé vers l'embouchure, ou bien se comporter comme des particules inertes.

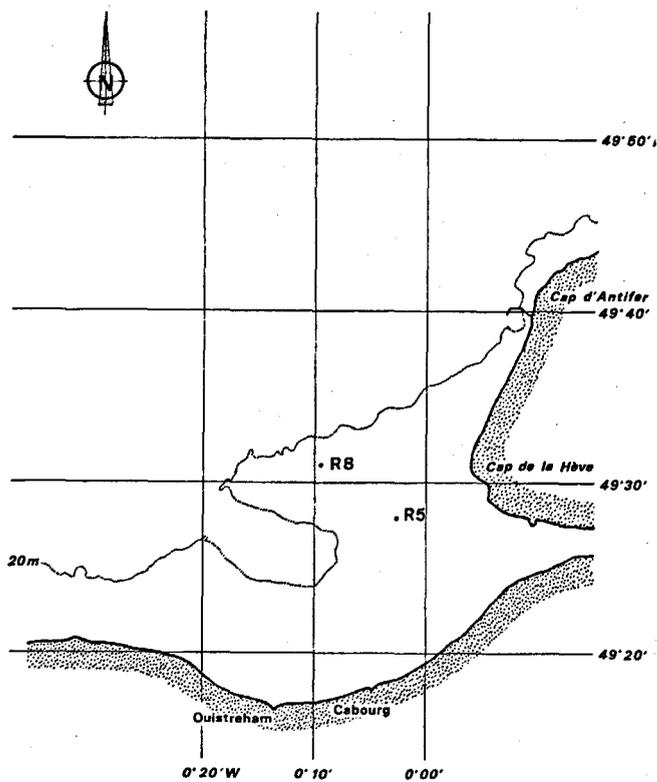


Figure 1

Localisation des stations d'échantillonnage.

Location of sampling stations.

Aussi dans le présent travail, nous avons cherché à décrire la répartition verticale des larves, et les facteurs susceptibles de la modifier. Une étude précédente (Lagadeuc *et al.*, 1990) avait montré qu'il n'existait pas de migration nyctémérale et que les larves étaient toujours à proximité de la surface pendant la pleine mer, et plus en profondeur durant la basse mer. Cependant ces observations n'avaient été effectuées qu'une fois. Nous n'avions donc pu observer ni l'influence de différentes conditions de vents ou de marées sur la structure verticale de la masse d'eau et de la population larvaire, ni l'influence d'une migration ontogénique. Par conséquent nous avons porté plus particulièrement notre attention sur ces deux points.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Collecte et dépouillement des échantillons

Les échantillons ont été obtenus en deux stations proches de l'embouchure, situées à proximité des générateurs (fig. 1). La station R8 est la moins influencée par les eaux de la Seine. L'ensemble des prélèvements a été effectué entre le 24 mai et le 3 juin (tab. 1). Ceci a permis de suivre les variations de la répartition verticale d'une cohorte de larves depuis son émission jusqu'au début de son recrutement (Lagadeuc, 1990). Au cours de chacune des campagnes, un seul profil vertical est réalisé à l'aide d'une pompe (pompe PCM Moineau) en effectuant tous les deux mètres, depuis

Tableau 1

Dates de prélèvements.

Sampling dates.

	R5	R8
24 mai 1987	*	
26 mai 1987	*	*
28 mai 1987	*	
01 juin 1987	*	
03 juin 1987	*	*

le premier mètre sous la surface jusqu'au voisinage du fond, un prélèvement de deux minutes (600 l). L'eau ainsi prélevée est filtrée à bord du navire sur un filtre de 80  $\mu\text{m}$  de vide de maille.

Avant dépouillement au laboratoire, chaque échantillon est conservé dans une solution neutralisée d'eau de mer formolée à 5 %. Les larves sont dénombrées suivant la méthode préconisée par Frontier (1969 ; 1972) : une fraction de la récolte (1/10, 1/20, 1/30, ... selon l'abondance de larves) est prélevée au moyen d'une poire après homogénéisation de l'échantillon. Le dénombrement est réalisé sous loupe binoculaire, et un deuxième répliquat est analysé lorsque le nombre de larves est inférieur à 100.

Au cours de chacun des dénombrements les larves sont différenciées en six stades (Lagadeuc, 1990) afin de définir la structure démographique de la population larvaire (deux stades trochophores : stade 1 et 2 ; trois stades métatrochophores : stade 3, 4 et 5 ; un stade aulophore : stade 6).

Pour chaque profil vertical, un degré d'agrégation de la population est calculé au moyen du coefficient de variation (CV):

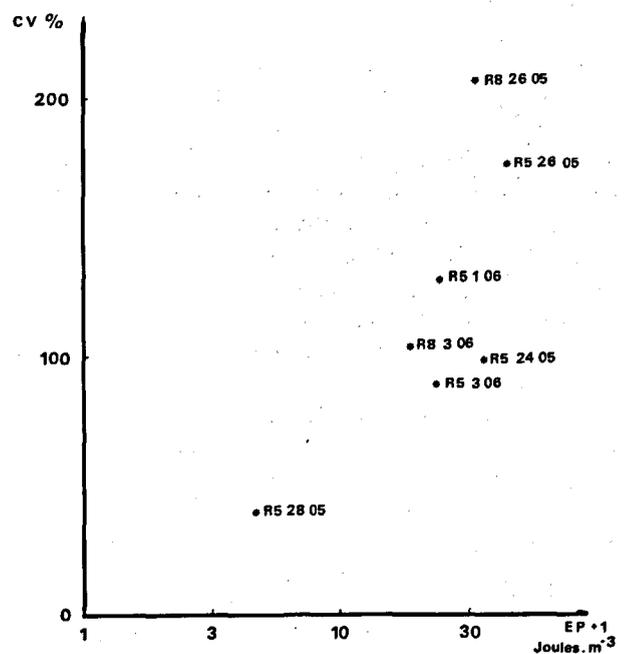


Figure 2

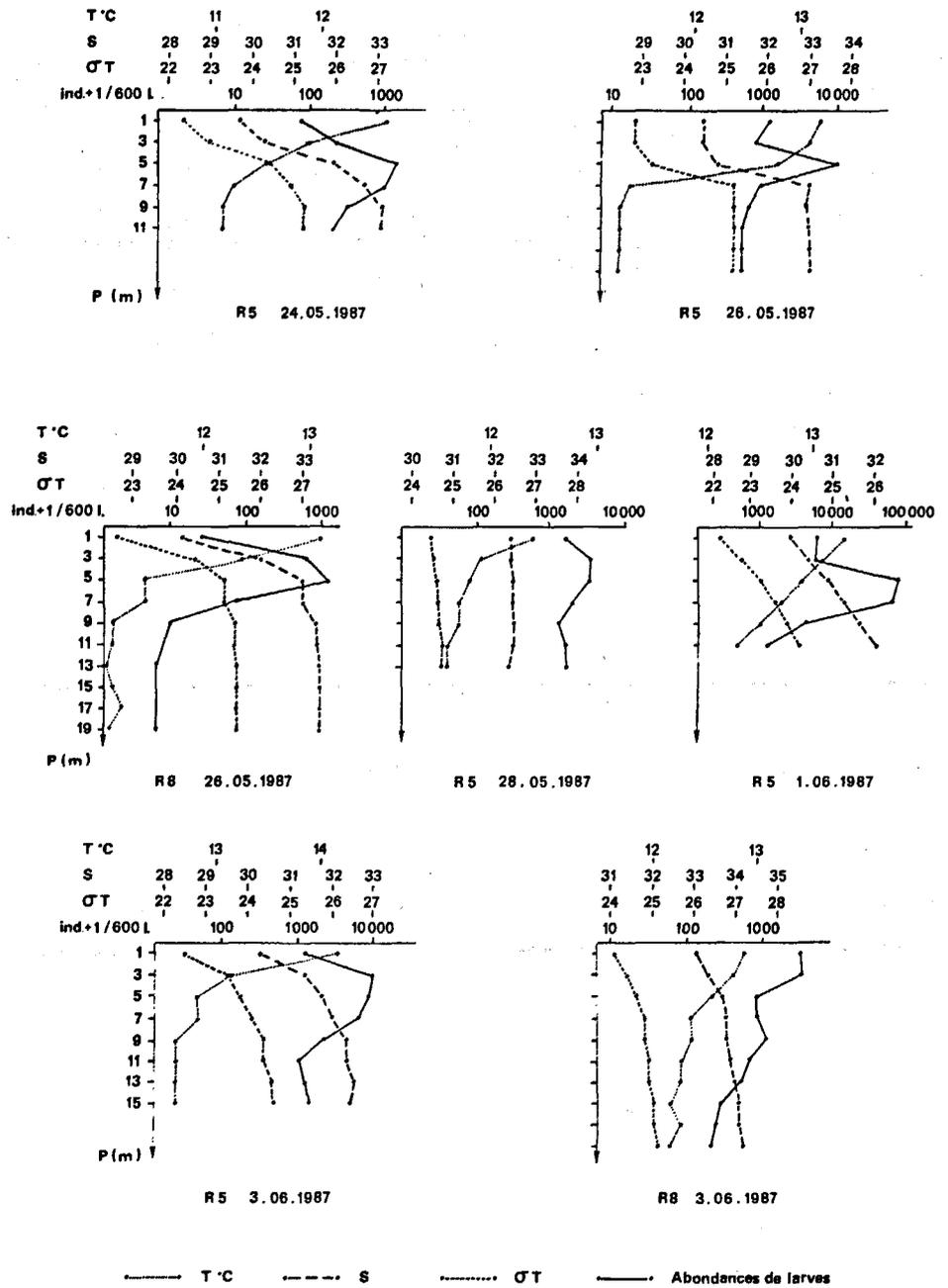
Coefficient de variation (CV) en fonction de l'énergie potentielle (EP).

Coefficient of variation (CV) vs. potential energy (EP).

Figure 3

Répartition verticale des températures ( $T^\circ$ ), des salinités, densité ( $\sigma_t$ ) et abondances de larves aux stations R5 et R8 durant la période d'étude.

Vertical distribution of temperatures ( $T^\circ$ ), salinities, densities ( $\sigma_t$ ), and larval abundances at stations R5 and R8.



$$CV = (\sigma_{(n-1)} / m) \cdot 100$$

avec  $m$  égal à la moyenne des abondances, et  $\sigma_{(n-1)}$  à l'écart type. Un CV élevé indique une forte agrégation de la population à une profondeur donnée, et inversement, un faible CV indique une répartition homogène des larves dans la colonne d'eau.

#### Analyse de la structure verticale de la masse d'eau

L'influence de la structure verticale de la masse d'eau sur la répartition des larves peut être abordée de deux façons, soit en fonction de la répartition des températures, salinités, densités, soit en fonction de la turbulence, que celle-ci soit liée aux courants de marée ou aux effets du vent.

Au début de chaque prélèvement de plancton, la salinité et la température ont été mesurées. A partir de ces mesures

nous avons calculé l'indice de stratification EP qui correspond à l'énergie potentielle, énergie nécessaire à la destruction de la stratification (Simpson *et al.*, 1979) :

$$EP = (1/h) \int_{-h}^0 (\rho - \bar{\rho})gz dz \quad (\text{joules.m}^{-3})$$

$$\text{avec : } \bar{\rho} = (1/h) \int_{-h}^0 \rho dz$$

$\rho$  est égal à la densité,  $h$  à la profondeur et  $g$  à la gravité. Cet indice a été utilisé pour identifier les variations de turbulence.

#### Analyse de la structure démographique

Afin de mettre en évidence l'existence d'une migration ontogénique, les structures démographiques de tous les

prélèvements ont été comparées. Pour ce faire deux méthodes d'analyse de données ont été associées : la classification ascendante hiérarchique (CAH), qui est une méthode de classification numérique permettant de regrouper des objets en fonction de leur ressemblance, et une méthode d'ordination, l'analyse factorielle des correspondances (AFC), qui permet d'obtenir une relation d'ordre entre les variables et les objets. L'intérêt de l'association de ces deux méthodes relève de leur complémentarité comme le montre Leprêtre (1988).

La CAH est ici basée sur la distance de Hellinger (Amanieu *et al.*, 1981 ; Frontier, 1985 ; Leprêtre, 1988) :

$$D^2(i, j) = \sum [(P_{s,i})^{1/2} - (P_{s,j})^{1/2}]^2$$

où  $P_{s,i}$  et  $P_{s,j}$  sont les fréquences du stade  $s$  dans les prélèvements  $i$  et  $j$ .  $D^2$  varie entre 0 et 2 : il prend la valeur 0 lorsque les deux structures démographiques sont identiques, et la valeur 2 lorsqu'elles sont totalement différentes. L'algorithme de groupement retenu est celui de Lance et Williams (*in* Legendre et Legendre, 1984) avec un coefficient  $\beta$  égal à 0,25.

L'AFC a été réalisée sur les effectifs dénombrés pour chacun des stades dans chaque sous-échantillon, et non sur les effectifs totaux des différents stades dans chacun des échantillons. En effet, une utilisation des effectifs totaux aboutirait à prendre en compte dans l'analyse la notion d'abondance totale qui peut être liée à un autre facteur que la migration ontogénique.

## RESULTATS

### Structure verticale de la masse d'eau

Les variations de stratification peuvent être rattachées à deux facteurs : les apports de la Seine et les effets liés à la marée et au vent.

Le débit de la Seine étant constant (environ  $350 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) pendant l'ensemble de la période d'étude, nous considérons qu'il n'a pas induit de modification de la stratification de la colonne d'eau. La structure verticale de la masse d'eau va donc essentiellement être fonction de l'action conjointe du vent et de la marée.

Dans le secteur étudié, il existe une modification de la stratification au cours du cycle de marée, le maximum de stratification étant observé durant la basse mer, et le minimum juste après la pleine mer (Lagadeuc, 1990). Cette variabilité de la stratification n'est pas seulement provoquée par une augmentation de la turbulence, mais aussi par l'advection des masses d'eau au cours du cycle de marée. La marée tend également à diminuer la stratification lorsque son intensité augmente.

A cette variabilité liée à la marée se superpose celle liée au vent. Toutefois l'action du vent est plus complexe. En effet pour des conditions de marée identiques et une intensité donnée de vent, l'action de ce dernier sur la structure verticale de la masse d'eau est différente en fonction de son orientation (Lagadeuc, 1990). Ainsi l'action conjointe de la

marée et de vents qui soufflent en moyenne à  $6,3 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  de secteur ouest le 28 mai (les vitesses et directions de vents ont été mesurées au cap de la Héve par les services de la Météorologie Nationale) provoque une homogénéisation de la masse d'eau (valeur faible de EP :  $3,7 \text{ j} \cdot \text{m}^{-3}$  à la station R5), alors que le 26 mai par des vents de secteur est de même intensité, et dans les mêmes conditions de marée, la structure verticale n'est pas détruite mais renforcée (EP à la station R5 :  $42,0 \text{ j} \cdot \text{m}^{-3}$ ). En raison de la géographie du site les vents de secteur est renforcent donc l'extrusion des eaux de la Seine.

### Répartition verticale des larves en fonction de la structure verticale de la masse d'eau

Le 28 mai la turbulence a été la plus élevée, ceci se traduit alors par des valeurs faibles du CV (fig. 2). A l'opposé

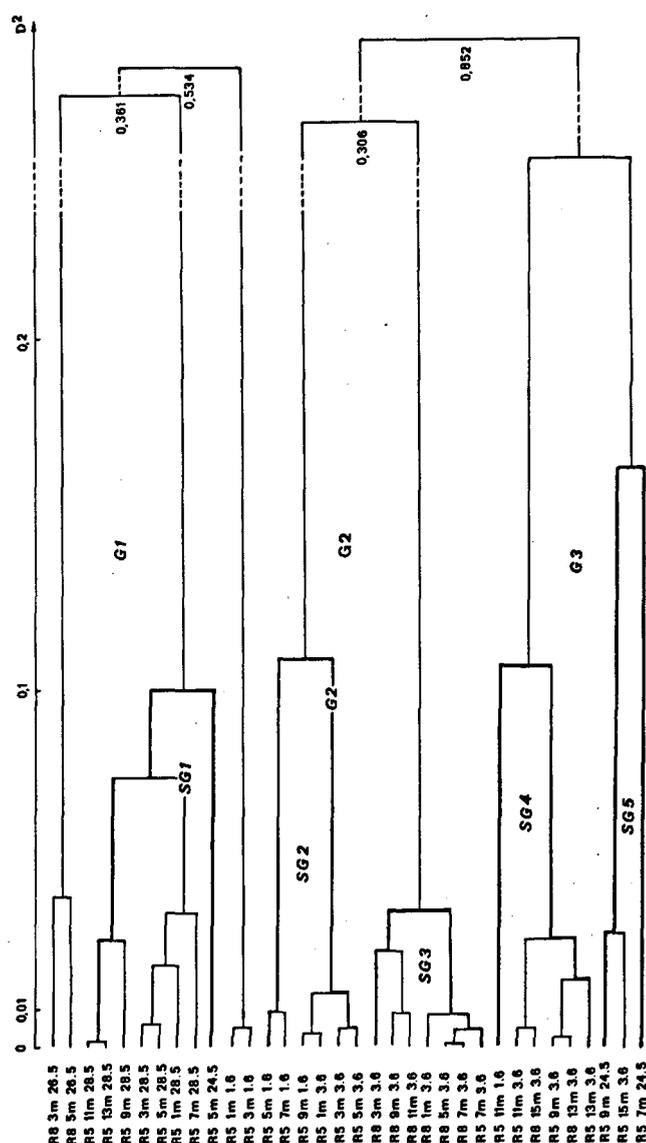


Figure 4

Analyse de la structure démographique : dendrogramme de la classification ascendante hiérarchique utilisant l'indice de Hellinger.

Demographic structure analysis: dendrogram of cluster analysis using Hellinger distance.

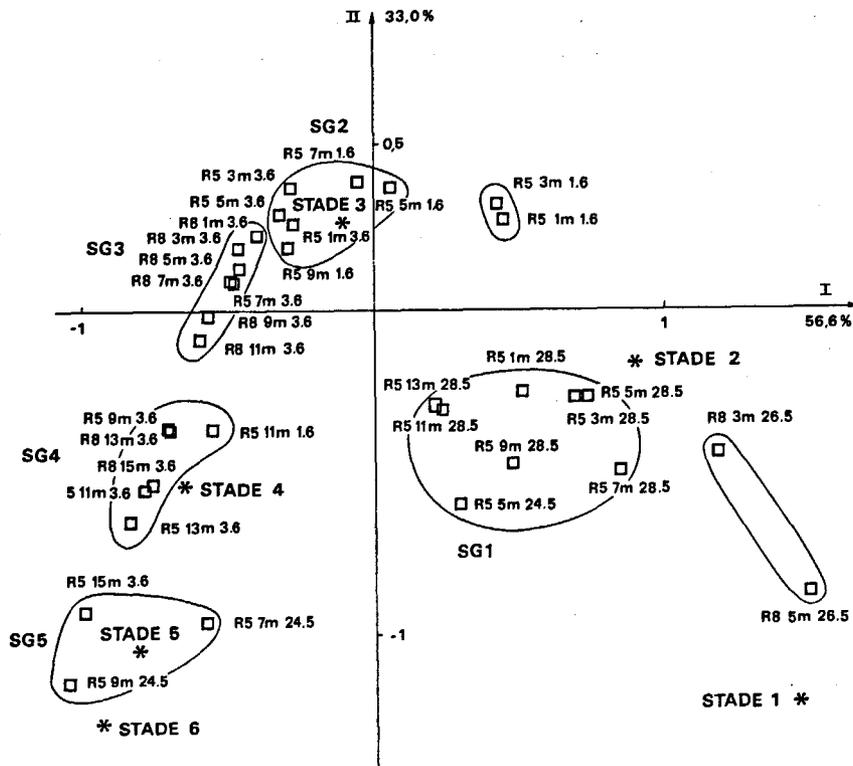


Figure 5

Analyse de la structure démographique : projection des objets et des variables dans le plan constitué par les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances.

Demographic structure analysis: projection of samples and variables on axis I-II plan of the correspondence analysis.

lorsqu'il existe une stratification de la masse d'eau, c'est-à-dire lorsque l'EP est élevée, apparaît alors une stratification marquée de la population larvaire (fig. 2). Les abondances maximales de larves sont localisées sous l'halocline (fig. 3), toujours dans une masse d'eau dont la salinité est supérieure à 30,5. A la station R8, le 3 juin, les salinités de surface sont supérieures à 30,5, les maxima d'abondances sont alors localisés en surface à 1 et 3 m.

Enfin, pour une même valeur de stratification de la masse d'eau (EP), des coefficients de variation (CV) différents peuvent correspondre. Ces différences seront explicitées au paragraphe suivant.

**Analyse de la structure démographique : mise en évidence d'une migration ontogénique**

La CAH met en évidence trois groupes (G1 à G3) constitués par des échantillons dont la structure démographique est très proche (fig. 4). Le groupe 1 réunit l'ensemble des prélèvements du 28 et du 26 mai aux prélèvements de surface du 24 mai. Les prélèvements de surface du 1er juin de la station R5 sont reliés au groupe 1 et non aux autres prélèvements effectués le même jour.

Le groupe 2 est subdivisé en deux sous-groupes. L'un de ces sous-groupes (SG2) se compose des prélèvements effectués à la station R5 : prélèvements de 5, 7 et 9 m du 1<sup>er</sup> juin et ceux de surface du 3 juin. L'autre sous-groupe se compose des prélèvements des 11 premiers mètres de la station R8 du 3 juin accompagnés du prélèvement effectué à 7 m le 3 juin à la station R5.

Enfin le dernier groupe (G3) est constitué essentiellement des prélèvements effectués au voisinage du fond aux deux stations les 24 mai, 1<sup>er</sup> et 3 juin.

Les deux premiers axes de l'AFC expliquent 89,6 % de l'inertie totale (respectivement 56,6 et 33,0 % ; fig. 5 et tab. 2). L'axe I est défini par les stades 1, 2 et 4 (contributions et corrélations au carré les plus élevées), cet axe oppose les stades 1 et 2 aux stades 3 à 6. L'axe II est expliqué par le stade 3 (coordonnée positive) et les stades 1, 4 et 5 (coordonnée négative).

Le plan constitué par les Axes I et II (fig. 5) permet de différencier d'une part, les prélèvements où la population est jeune (stade 1 et 2) de ceux dont la population peut être qualifiée d'âgée (stade 4, 5 et 6), d'autre part les prélèvements où le stade 3 est le mieux représenté. Un vieillissement progressif de la population entre le groupe 1 et le groupe 3 apparaît alors.

La projection des variables sur les axes I et II présente un effet Guttman. Un tel phénomène est le résultat d'un recouvrement partiel entre la distribution de deux variables (ou de deux groupes de variables) le long d'un gradient donné

Tableau 2

Contributions et corrélations des stades aux axes I et II de l'AFC.

Contributions and correlations of stages on axis I and II of the correspondence analysis.

	AXE I		AXE II	
	Contribution (%)	Corrélation	Contribution (%)	Corrélation
Stade 1	16,2	0,419	19,4	0,343
Stade 2	50,2	0,925	2,8	0,03
Stade 3	2,5	0,126	28,5	0,852
Stade 4	23,0	0,595	25,5	0,378
Stade 5	6,5	0,33	18,6	0,553
Stade 6	1,6	0,149	5,1	0,553

(Wartenberg *et al.*, 1987). La transition de l'une à l'autre des variables (ou des groupes de variables) est matérialisée par la zone de courbure maximale de l'effet Guttman. Dans le cas présent la transition s'effectue avec le stade 3, phénomène également visualisé par la CAH grâce à l'absence de lien entre le groupe 1 et les groupes 2 et 3. Ceci indique que, dans l'espace ou dans le temps, nous ne rencontrons pas simultanément les larves des stades 1 et 2 avec les stades 4, 5 et 6.

A la suite de ces analyses trois critères de différenciation démographique peuvent être reconnus.

Le plus trivial est la date de prélèvement, les prélèvements sont regroupés et ordonnés suivant cette date. Il faut toutefois noter une exception : les prélèvements de surface du 24 mai font partie du G1 alors que ceux de fond appartiennent au G3 en raison de la présence simultanée de deux cohortes (Lagadeuc, 1990), l'une jeune, localisée en surface, l'autre âgée localisée à proximité du fond. Ceci nous permet de définir le deuxième critère de différenciation démographique : la profondeur, qui traduit l'existence d'une migration ontogénique. A l'exception des prélèvements effectués le 28 mai, nous observons pour l'ensemble des campagnes ce vieillissement de la population larvaire en fonction de la profondeur. Par exemple, le 1er juin les prélèvements de surface font partie du G1, ceux de 5, 7 et 9 m font partie du SG2, et le prélèvement effectué à 11 m fait partie du SG4 (fig. 4), de plus ils sont ordonnés en fonction de la profondeur (fig. 5). Notons ici que la décroissance des abondances en raison de la dessalure de surface n'affecte pas la structure démographique, par exemple les prélèvements à 1, 3 et 5 m du 3 juin présentent la même structure démographique alors qu'ils sont répartis de part et d'autre de l'halocline.

Les prélèvements du 28 mai ne présentent pas de modification de la structure démographique en fonction de la profondeur; ceci est en accord avec la faible stratification verticale observée à cette date. En effet en raison de la turbulence, les différents stades sont répartis de façon identique sur l'ensemble de la colonne d'eau.

Le dernier facteur responsable d'une différenciation démographique correspond à l'éloignement des sites de géniteurs. Ceci se caractérise par un vieillissement de la population de surface entre les prélèvements effectués le 1er juin aux stations R5 et R8 (fig. 5), la station R5 étant la plus proche des lieux de ponte.

L'effet Guttman a pu être induit, soit par le vieillissement dans le temps de la population, soit par la migration ontogénique. Lagadeuc (1990) montre que les larves du stade 3 sont celles qui possèdent la durée de vie la plus longue, ainsi la présence simultanée des stades 1 et 2 avec les stades 4, 5 et 6 est limitée. D'autre part l'effet Guttman, en regard de la répartition verticale, peut également indiquer que certains stades larvaires sont présents de façon exclusive à des profondeurs données (fig. 6 b).

Enfin il apparaît à présent que les variations de CV pour des valeurs d'EP proches sont dues à la migration ontogé-

nique. En effet, une décroissance du CV en fonction de la date de prélèvement est observée (fig. 2). Le 24 mai constitue une exception mais ceci correspond à la présence simultanée de deux cohortes comme nous l'indiquions précédemment.

## DISCUSSION - CONCLUSION

La répartition verticale des larves de *P. koreni* est contrôlée par l'action simultanée de trois facteurs : la turbulence, la stratification liée à la dessalure et la migration ontogénique des larves.

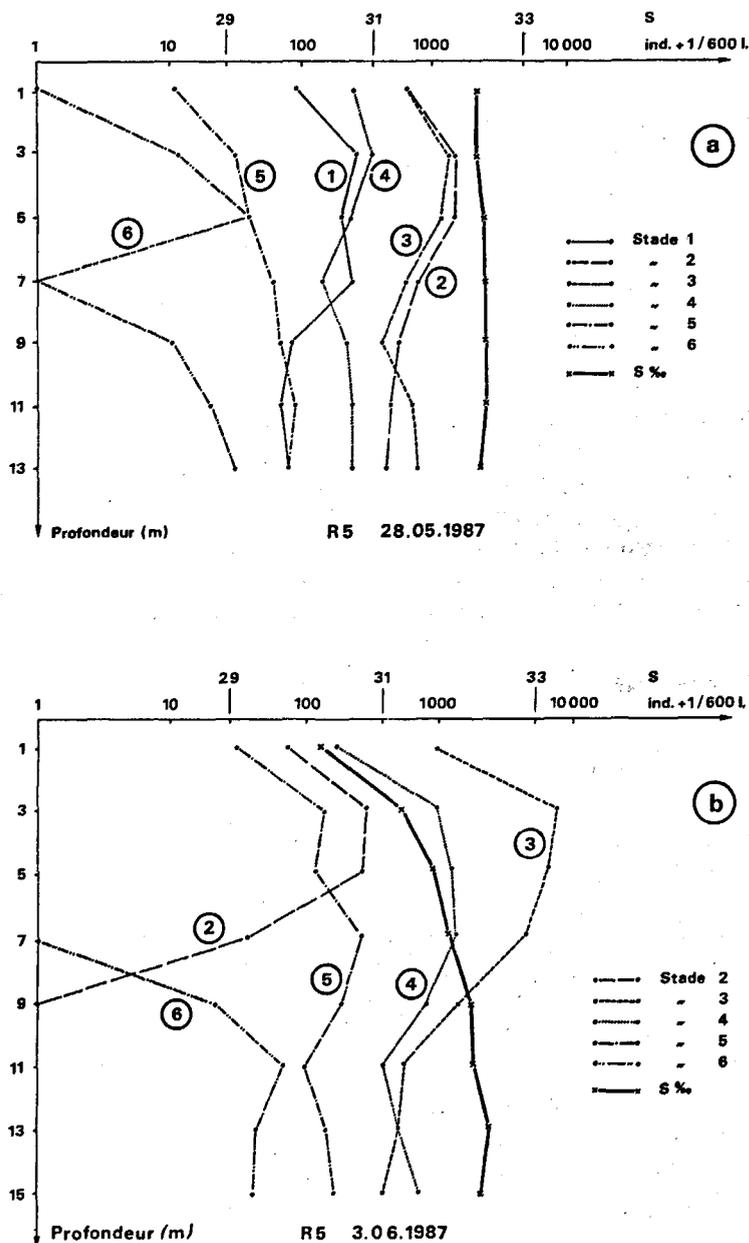


Figure 6

Répartition verticale de la salinité et des abondances de larves de chacun des stades en période a) d'homogénéité verticale (28 mai) et b) de stratification verticale (3 juin).

Vertical distribution of salinities and larval abundances for each stage during a) vertical homogeneity (May 28) and b) vertical stratification (June 3).

Deux situations distinctes se dégagent en fonction de la turbulence. Tout d'abord, lorsque la turbulence est suffisamment élevée pour détruire la stratification de la masse d'eau, elle détruit également celle de la population larvaire, et provoque une homogénéité de la structure démographique, comme le montrent les prélèvements du 28 mai.

En second lieu, lorsque la turbulence est faible, une stratification haline est observée aux stations étudiées. Celle-ci est accompagnée par une décroissance des abondances de larves dans la strate dessalée, avec un maximum d'abondance toujours situé sous l'halocline. De plus, dans une telle situation de calme, la migration ontogénique peut influencer sur la répartition verticale de la population larvaire.

Ces deux situations sont résumées à la figure 6 : en période d'homogénéité verticale, le 28 mai, chaque stade est réparti sur l'ensemble de la colonne d'eau, en revanche le 3 juin, en période de stratification, il existe une répartition exclusive des larves du stade 2 à proximité de la surface (comme l'effet Guttman le laissait présager). Avec le stade 3 nous distinguons également une certaine préférence pour la masse d'eau superficielle bien que les larves soient présentes sur l'ensemble de la colonne d'eau. Les stades 4 et 5 ne semblent présenter aucune préférence particulière, et enfin le stade 6 est présent exclusivement au voisinage du fond.

Ainsi la répartition verticale des larves peut être apparentée à la structure verticale de la masse d'eau qui est fonction d'un processus de stratification et d'un processus d'homogénéisation (Pingree et Griffiths, 1977). Le processus de stratification de la masse d'eau correspond à un apport, soit de chaleur, soit d'eau dessalée, et l'homogénéisation correspond à la turbulence, quelle que soit son origine. L'homogénéisation des larves dépend toujours de la turbulence, et le processus de stratification correspond soit à l'activité natatoire (phénomène actif) des larves en réponse à un facteur écologique donné, soit à leur différence de densité (phénomène passif) par rapport à l'eau.

Chez la Pectinaire, il apparaît difficile de définir à partir de nos données si la migration ontogénique, et la répartition sous l'halocline sont des phénomènes actifs ou passifs. Dans le cas de la migration ontogénique le phénomène peut être passif et correspondre à une modification de la densité avec le temps, comme cela est observé avec les oeufs de poissons (Sundby, 1983 ; Haug *et al.*, 1986). S'il s'agit d'un phénomène actif deux causes peuvent alors coexister : modification des capacités natatoires et/ou modification du tropisme. L'activité natatoire d'une larve dépend principalement de la ciliature (Chia *et al.*, 1984), et nous avons montré (Lagadeuc, 1990) l'existence d'une régression de la ciliature au stade 5. Mais si cette variation morphologique permet de comprendre la répartition verticale des larves du stade 5 par rapport aux larves des stades 1 et 2, il n'en est pas de même pour les larves des stades 3 et 4 pour lesquelles nous n'observons pas de régression de la ciliature. De plus Konstantinova (1969, *in* Chia *et al.*, 1984) mesure des vitesses de déplacement supérieures pour le stade métatrochophore (stades 3, 4 et 5) par rapport au stade trochophore (stades 1 et 2) : respectivement  $0,25 \text{ cm.s}^{-1}$  et  $0,17 \text{ cm.s}^{-1}$ . Ceci conduit à penser que la modification de répartition entre les larves trochophores et les larves métatrochophores

correspond probablement à une modification du tropisme. Toutefois ce dernier point reste à définir, et, en raison de l'absence de migration nyctémérale (Lagadeuc *et al.*, 1990), il ne semble pas que les larves trochophores soient localisées en surface en raison d'un phototropisme positif.

La localisation des larves sous l'halocline peut également être passive ou active. Dans le premier cas la densité des larves est plus élevée que celle de l'eau de surface, mais plus faible que celle de l'eau présente au fond. Les larves s'accumulent alors sous l'halocline. Dans le deuxième cas, les larves nagent activement pour ne pas entrer dans les eaux dessalées, comme cela a été montré chez certaines larves de bivalves (*cf.* Boicourt, 1988).

### Influence sur le transport et le recrutement

Deux situations distinctes se dégagent à nouveau. En premier lieu lorsque la turbulence est élevée, chacun des stades de développement est réparti sur l'ensemble de la colonne d'eau. Le transport est alors probablement équivalent pour l'ensemble des stades, et il dépend de la circulation induite par le vent. Le Hir et L'Yavanc (1986) et Le Hir *et al.* (1986) montrent que les effets du vent sont particulièrement forts dans les zones côtières. Pour des vents de secteur ouest il existe, à proximité de l'embouchure, un transport des masses d'eau en direction du nord (entre le cap de la Hève et le cap d'Antifer), alors qu'avec des vents d'est le transport s'effectue en direction de l'Ouest.

En second lieu lorsque la turbulence est faible, les larves sont réparties en fonction de la stratification de la masse d'eau et de leur stade de développement.

A proximité du fond la circulation résiduelle est dirigée vers l'amont, une partie des larves des stades 3, 4 et 5, et l'ensemble des larves du stade 6 vont donc être soumises à cette circulation. Cependant avec le stade 6 se pose un problème supplémentaire. En effet aucune différence morphologique n'a pu être observée entre les larves récoltées dans le plancton et les tout premiers stades benthiques (Lambert, comm. pers.), suggérant ainsi l'hypothèse d'une remise en suspension des aulophores. Si tel est le cas, le transport des larves de ce stade n'est pas directement fonction de la circulation résiduelle, deux autres mécanismes peuvent être pris en compte. Le premier est passif et s'apparente à la remise en suspension du sédiment (de Wolf, 1974); il est fonction de l'intensité des courants instantanés ou de la houle. En baie de Seine orientale ce mode de transport permettrait, à l'exception du secteur côtier du pays de Caux, un retour des larves vers les sites favorables à leur recrutement comme l'indique le transport sédimentaire (Avoine, 1987). Le deuxième mécanisme met en cause une activité de la larve lui permettant de réaliser des allers-retours entre le sédiment et la masse d'eau (Butman, 1987). Un tel mécanisme suggère l'existence de périodes privilégiées de remise en suspension liées au comportement migratoire des larves, ce qui pourrait avoir pour effet de rendre le transport des larves aulophores totalement indépendant à la fois de la circulation résiduelle et du transport sédimentaire. En ce qui concerne les larves du stade 6 des études expérimentales seraient néces-

saies pour déterminer les causes de remise en suspension et ainsi définir le transport de ce stade.

Dans la partie supérieure de la masse d'eau nous observons les larves des stades 1 à 5, avec une localisation exclusive dans cette zone des larves des stades 1 et 2. A l'exception du 1<sup>er</sup> juin les abondances maximales de larves sont toujours situées un peu au-dessus de la profondeur à laquelle la circulation résiduelle devient orientée vers l'intérieur de l'embouchure (Salomon, 1986 ; Thiébaud *et al.*, sous presse). Par conséquent leur transport est faible mais il est dirigé vers l'extérieur de la baie.

En dehors du secteur influencé par les eaux de la Seine, la situation est quelque peu modifiée. Il n'existe plus de différences importantes dans la direction des courants entre le fond et la surface, seule une décroissance des vitesses subsiste. Les larves présentes en surface vont donc avoir un transport plus intense que celles localisées plus profondément dans la colonne d'eau mais la direction de transport sera unique est dirigée vers l'extérieur. De plus, le transport des larves des premiers stades sera influencé par des vents dont l'intensité n'est pas suffisamment élevée pour homogénéiser l'ensemble de la colonne d'eau, mais suffisamment intense pour induire une augmentation des courants en surface.

Le schéma de répartition verticale des larves de *P. koreni*, en raison de l'existence de la migration ontogénique et de la localisation permanente sous l'halocline, ne correspond pas pleinement à un des schémas classiques de rétention des larves dans un système estuarien : migrations tidales (Cronin et Forward, 1986), localisation permanente près du fond (Sandifer, 1975 ; Johnson, 1985). Toutefois, 10 jours après le début de la ponte, le 3 juin, un grand nombre de larves sont encore présentes. Ainsi, le bilan entre le transport faible des premiers stades larvaires vers l'extérieur de l'embouchure et le transport vers l'intérieur de l'embouchure, à partir du stade 3, permet une rétention des larves sur les sites les plus favorables à leur recrutement et expliquerait ainsi la grande stabilité de la population benthique de *P. koreni*. Une situation analogue a été décrite par

Thiébaud *et al.* ( sous presse) pour une autre espèce de polychète, *Owenia fusiformis*, sur ce même site de la baie de Seine. Les stades les plus jeunes sont localisés dans la masse d'eau de surface, là où le transport est dirigé vers l'extérieur de l'embouchure. Mais celui-ci est trop faible pour chasser l'ensemble des larves avant qu'elles ne bénéficient, plus en profondeur, d'un transport dirigé vers l'intérieur de la baie.

Cependant, la rétention des populations larvaires sur le site grâce à une interaction entre la répartition verticale des larves et la structure verticale des courants ne nous semble pas suffisante pour expliquer le maintien de la population de *P. koreni* à long terme. En effet, en raison du vent la stratification verticale de la masse d'eau n'est pas permanente et par conséquent les conditions décrites comme favorables à un maintien des larves sur le site disparaissent. Par exemple lorsque les vents sont forts (des vents dont la vitesse est supérieure à 8 m.s<sup>-1</sup> représentent environ 20 % des vents au printemps et 15 % en été), la masse d'eau est homogénéisée et l'advection liée au vent peut transporter très rapidement les masses d'eau loin de l'embouchure (Le Hir et L'Yavanc, 1986 ; Le Hir *et al.*, 1986) et ainsi transporter l'ensemble des larves loin des sites de recrutement de la baie de Seine orientale (Lagadeuc, 1990).

#### Remerciements

Ce travail est une contribution du GDR «Manche» au programme PNDR, et a bénéficié du soutien financier de l'IFREMER, sous forme d'une bourse de doctorat, et du CNRS. L'auteur tient à remercier J.-M. Brylinski et J.J. Dodson pour leurs critiques et suggestions relatives au manuscrit ; L. Cabioch, S. Frontier, C. Retière pour leur aide et leurs conseils tout au long de ce projet. Je remercie également P. Conti, J.C Lorgeré, et les équipages des navires océanographiques du CNRS (*Pluteus II* et *Côte de Normandie*) pour leur aide sur le terrain, ainsi que D. Menu pour sa contribution iconographique.

#### RÉFÉRENCES

- Amanieu M., P.L. Gonzalez et O. Guelorget (1981). Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. *Acta Oecologica Oecol. gen.*, 2, 3, 265-286.
- Avoine J. (1987). Sediment exchanges between the Seine estuary and its adjacent shelf. *J. geol. Soc., Lond.*, 144, 135-148.
- Boicourt W.C. (1988). Recrutement dependence on planktonic transport in coastal water. in : *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*. B.J. Rothschild, éditeur, Kluwer Academic Publishers, 183-202.
- Boucher J. (1988). Space-time aspects in the dynamics of planktonic stages. in : *Toward a theory on Biological-Physical interactions in the world ocean*. B.J. Rothschild, éditeur, Kluwer Academic Publishers, 203-214.
- Butman C.A. (1987). Larval settlement of soft-sediment invertebrates : The spatial scales of pattern explained by habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.*, 25, 113-165.
- 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.
- Chia F.S., J. Buckland-Nicks et C.M. Young (1984). Locomotion of marine invertebrate larvae : a review. *Can. J. Zool.*, 62, 1205-1222.
- Cronin T.W. et R.B. Forward (1986). Vertical migration cycles of crab larvae and their role in larval dispersal. *Bull. mar. Sci.*, 39, 2, 192-201.
- De Wolf P. (1974). On the retention of marine larvae in estuaries. *Thalassia Jugosl.*, 10, 1/2, 415-424.
- Frontier S. (1969). Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, 3, 18-26.
- Frontier S. (1972). Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, 8, 121-132.
- Frontier S. (1985). Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.*, 23, 253-312.

- Gentil F., J.P. Irlinger, B. Elkaim et F. Proniewski (1986).** Premières données sur la dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés à *Abra alba* de la baie de Seine orientale. in : *La baie de Seine*, L. Cabioch, éditeur. Actes de colloques CNRS-IFREMER, 4, 409-420.
- Harding G.C., J.D. Pringle, W.P. Vass, S. Pearre Jr. et S.J. Smith (1987).** Vertical distribution and daily movements of larval lobsters *Homarus americanus* over Browns Bank, Nova Scotia. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 41, 29-41.
- Haug T., E. Kjorsvik et P. Solemdal (1986).** Influence of some physical and biological factors on the density and vertical distribution of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* eggs. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 33, 207-216.
- Johnson D.F. (1985).** The distribution of Brachyuran crustacean megalopae in the water of the York River, lower Chesapeake bay and adjacent shelf : Implications for recruitment. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, 20, 693-705.
- Kaartvedt S., D.L. Aksnes et J.K. Egge (1987).** Effect of light on the vertical distribution of *Pecten maximus* larvae. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 40, 195-197.
- Lagadeuc Y. (1990).** Processus hydrodynamiques, dispersion larvaire et recrutement en régime mégatidal. Exemple de *Pectinaria koreni* (Annélide Polychète) en baie de Seine (Manche). *Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques de Lille Flandres-Artois, France*, 279 pp.
- Lagadeuc Y. et J.-M. Brylinski (1987).** Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide, Polychète) sur le littoral boulonnais. *Cah. Biol. mar.*, 28, 537-550.
- 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 orientale. *Oceanis*, 16, 3, 245-256.
- Le Hir P. (1980).** Calcul par modélisation numérique de la structure verticale des courants et application à la baie de Seine. *Thèse de Docteur-ingénieur, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France*, 122 pp.
- Le Hir P. et J. L'Yavanc (1986).** Observations de courant en baie de Seine. in : *La baie de Seine*, L. Cabioch, éditeur. Actes de colloques CNRS-IFREMER, 4, 25-34.
- Le Hir P., J.-C. Salomon, C. Le Provost, G. Chabert-D'Hières et J.-L. Mauvais (1986).** Approche de la circulation résiduelle en baie de Seine. in : *La baie de Seine*, L. Cabioch, éditeur. Actes de colloques CNRS-IFREMER, 4, 63-72.
- Legendre L. et P. Legendre (1984).** *Écologie numérique. 2 : La structure des données écologiques. 2<sup>ème</sup> édition*, Masson, Paris et les Presses de l'Université, Laval, Québec, 335 pp.
- Leprêtre A. (1988).** Analyse multivariable des peuplements entomologiques. *Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques de Lille Flandres-Artois, France*. 2 volumes, 255 pp. et 155 pp.
- Pennington J.T. et R.B. Emlet (1986).** Ontogenetic and diel vertical migration of a planktonic echinoid larva, *Dendraster excentricus* (Escholtz) : occurrence, causes, and probable consequences. *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, 104, 69-95.
- Pingree R.D. et D.K. Griffiths (1977).** The bottom mixed layer on the continental shelf. *Estuar. coast. mar. Sci.*, 5, 309-413.
- Rothlisberg P.C., J.A. Church et A.M.G. Forbes (1983).** Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae. *J. mar. Res.*, 41, 511-538.
- Salomon J.-C. (1986).** Courantologie calculée en baie de Seine. in : *La baie de Seine*, L. Cabioch, éditeur. Actes de colloques CNRS-IFREMER, 4, 35-42.
- Sandifer P.A. (1975).** The role of pelagic larvae in recruitment to population of adult decapod crustaceans in the York river estuary and adjacent lower Chesapeake bay, Virginia. *Estuar. coast. mar. Sci.*, 3, 269-279.
- Simpson J.H., D.J. Edelsten, A. Edwards, N.C.G. Morris et P.B. Tett (1979).** The Islay front : physical structure and phytoplankton distribution. *Estuar. coast. mar. Sci.*, 9, 713-726.
- Sundby S. (1983).** A one-dimensional model for the vertical distribution of pelagic fish eggs in the mixed layer. *Deep-Sea Res.*, 30, 6A, 645-661.
- Thouvenin B. et J.-C. Salomon (1984).** Modèle tridimensionnel de circulation et de dispersion en zone côtière à marée. Premiers essais : cas schématique et baie de Seine. *Oceanologica Acta*, 7, 4, 417-429.
- Thiébaud E., J.-C. Dauvin et Y. Lagadeuc (sous presse).** 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.*
- Tremblay M.J. et M. Sinclair (1990 a).** Sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* on Georges bank : vertical distribution in relation to water column stratification and food. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 61, 1-15.
- Tremblay M.J. et M. Sinclair (1990 b).** Diel vertical migration of sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* in a shallow embayment. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 67, 19-25.
- Wartenberg D., S. Ferson et F.J. Rholff (1987).** Putting things in order : a critique of detrended correspondence analysis. *Am. Naturalist*, 129, 3, 434-448.
- White R.G., A.E. Hill et D.A. Jones (1988).** Distribution of *Nephrops norvegicus* (L.) larvae in the western Irish sea : an example of advective control on recruitment. *J. Plankt. Res.*, 10, 4, 735-747.
- Wroblewski J.S. (1982).** Interaction of currents and vertical migration in maintaining *Calanus marshallae* in the Oregon upwelling zone - a simulation. *Deep-Sea Res.*, 29, 6A, 665-686.