

Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide, Polychète) sur le littoral boulonnais

Y. Lagadeuc et J.M. Brylinski

Université de Lille Flandres Artois
Station Marine - B.P. 41 - 62930 Wimereux - France

Résumé : La population de *Polydora ciliata* du littoral boulonnais constitue un isolat. Dans cette étude, nous montrons que la circulation résiduelle en Manche permet le transport des larves de cette espèce. Nous observons qu'une population située à 70 km plus au sud influence le recrutement de la population intertidale de Boulogne-sur-mer.

Abstract : The rocky intertidal population of *Polydora ciliata* at Boulogne-sur-mer is geographically isolated. This study shows that the residual flow in the English channel allows the transport of larvae. We observed that a population situated 70 km to the south influences the recruitment of the Boulogne-sur-mer intertidal population.

INTRODUCTION

La libération de larves dans la masse d'eau par les invertébrés benthiques a pour conséquence une entrée de ce matériel dans l'écosystème pélagique. Les larves se dispersent alors par advection et diffusion (Thorson, 1950 ; Mileikovsky, 1971 ; Scheltema, 1971 a, b, c ; Wood & Hargis, 1971 ; Fry, 1973 ; de Wolf, 1974 ; Lutz *et al.*, 1980 ; Strathman, 1980 ; Bhaud, 1984 ; Johnson & Gonor, 1982). Ce transport peut s'accompagner d'un mouvement vertical actif des larves les faisant pénétrer dans des couches d'eau qui se déplacent différemment, ce qui influence la dispersion (Mileikowsky, 1973 ; Rothlisberg *et al.*, 1983 ; Lindley, 1986 ; Shanks, 1986).

En Manche, le transport de particules est lié à une dérive générale des masses d'eau engendrée par la marée, par le vent, et par la différence de niveaux moyens entre la Manche et la mer du Nord (Pingree *et al.*, 1975 ; Pingree & Maddock, 1977 ; Prandle, 1978 ; Pingree & Maddock, 1985 ; Djenidi *et al.*, 1986). Cette dérive est orientée vers la mer du Nord sur toute la colonne d'eau. Sa vitesse moyenne est d'environ 1 km par jour sur l'ensemble de la Manche. Cependant, cette vitesse peut varier localement, notamment au niveau du détroit du Pas-de-Calais où elle est estimée à 5 km par jour (Pingree *et al.*, 1975 ; Pingree & Maddock, 1977 ; Prandle, 1978). La diffusion turbulente en Manche est anisotrope, son action se faisant principalement ressentir selon la direction de la circulation résiduelle. Pingree *et al.*, (1975) estiment que la diffusion est dix fois plus importante parallèlement que perpendiculairement à la côte, ce qui a pour effet de maintenir les apports terrigènes à proximité de la côte (Brylinski *et al.*, 1984).

Polydora ciliata (Johnston, 1828), Annélide Polychète à phase larvaire planctonique, se développe sur la partie rocheuse du littoral boulonnais. Cette espèce colonise les substrats calcaires en perforant le premier centimètre superficiel (Dorsett, 1961 a et b ; Orrhage, 1969 ; Hertwerk, 1971 ; Rasmussen, 1973 ; Meixner, 1981). La densité de la population est importante : elle peut atteindre 10 individus par cm^2 .

Sur les côtes françaises de la Manche orientale on ne trouve un autre site possible pour cette espèce que sur les côtes rocheuses de Picardie et du pays de Caux (Souplet, 1977), à 70 km plus au sud, au-delà d'une côte sableuse (Fig. 1). Le littoral de la mer du Nord étant une côte sableuse, la population benthique du littoral rocheux boulonnais constitue donc un isolat. Un problème de recrutement se pose dès lors : le maintien de cette population boulonnaise isolée s'effectue-t-il par autorecrutement ou dépend-il, au moins partiellement, de l'apport de larves allochtones grâce à la dérive générale des masses d'eau dans la Manche orientale ?

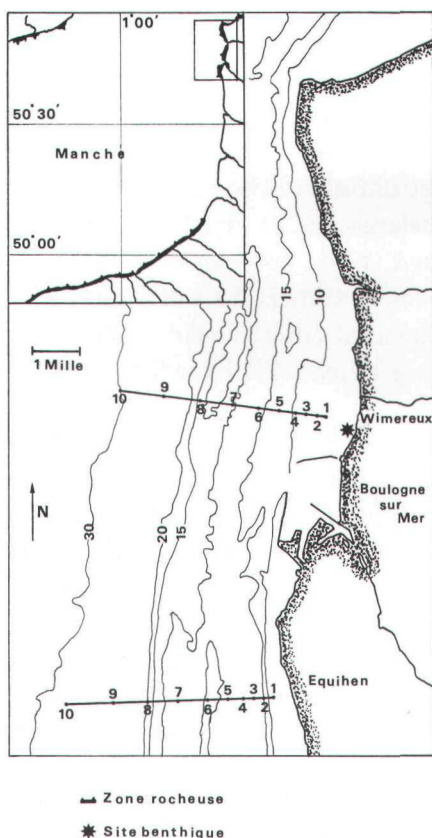


Fig. 1 - Situation géographique de l'étude.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

PHASE BENTHIQUE

L'étude de la phase benthique doit nous permettre de localiser les périodes de maturation, de ponte, et de recrutement benthique. Nous avons donc réalisé une étude démographique sur une population occupant un platier rocheux situé à proximité de Wimereux (Fig. 1). Nous avons situé notre étude au niveau des basses mers de mortes-eaux (environ 2,60 m au-dessus du niveau zéro des cartes marines) car la population de *P. ciliata* y est homogène et bien représentée.

Tous les 15 jours environ, entre début décembre 1984 et mi-juin 1985, un échantillon de substrat est détaché. Les animaux contenus dans la roche sont extraits au laboratoire par immersion dans une solution à 0,025 % de phénol pendant au moins 72 h ; Dorsett (1961 a) préconise une immersion pendant une à deux heures dans une solution à 0,5 %, mais ce procédé est apparu trop corrosif pour les individus. Le matériel ainsi extrait est conservé dans une solution de formol à 4%.

Pour chaque prélèvement nous avons observé :

- l'abondance : nombre total d'individus extraits rapporté à la surface de prélèvement. L'abondance est exprimée en nombre d'individus par cm². L'absence de replicats dans l'échantillonnage ne permet pas de tester la variabilité de la mesure.
- la distribution des tailles. Le critère de taille retenu est le nombre de segments (Dorsett, 1961 a ; Gudmundsson, 1985). Le comptage est effectué sur la totalité des individus intacts de chaque échantillon ; nous avons préféré en effet ne pas sous-échantillonner car les individus sont quelque peu classés par tailles au sein de la masse de vers isolés, et une homogénéisation de cette masse aurait brisé de nombreux individus.
- l'état moyen de maturité : caractérisée par l'abondance relative des animaux présentant des produits génitaux.

PHASE PÉLAGIQUE

L'étude de la phase larvaire est réalisée par échantillonnage de plancton le long de deux transects côte-large (Fig. 1). Cinq campagnes à la mer ont été réalisées à bord du N.O. "Sepia II", entre les mois de mars et juin 1985 (Tabl. 1), époque d'abondance des larves (Hecq, 1975).

Le premier transect, échantillonné indépendamment de l'heure de marée, est localisé au large de Wimereux en face du site des prélèvements benthiques.

Le deuxième transect est situé au large d'Equihen, au sud des premiers contre-forts rocheux du Pas-de-Calais. Les courants de marée sont alternatifs et la résiduelle de marée est orientée suivant le courant de flot, en direction du nord. Afin d'échantillonner une masse d'eau qui n'a pas encore séjourné sur notre littoral rocheux, nous avons réalisé ce transect toujours en fin de flot. Toutes les larves

prélevées à ce niveau seront ainsi considérées comme ayant une origine extra-régionale.

Compte tenu de la répartition côtière des larves (Hecq, 1975 ; Brylinski, 1986), les prélèvements sont effectués jusqu'à une distance d'environ 4 milles de la côte. Chaque transect comprend 10 stations dont la première est positionnée au niveau de l'isobathe 2 m. Jusqu'à la station 4, les stations sont distantes de 0,2 mille, puis l'écartement croît de 0,1 mille d'une station à l'autre, pour atteindre 0,8 mille entre la 9^{ème} et la 10^{ème}. A chaque station a été réalisé un trait vertical fond-surface de filet WP2 (200 µm). Le volume filtré est contrôlé par un débitmètre TSK (Tsurimi-Seiki-Kosakusho, Japon).

CALENDRIER DES SORTIES EN MER

DATE	RADIALE	
25-03-85	W	
04-04-85	W	E
14-05-85	W	E
21-05-85	W	
19-06-85	W	E

W : Wimereux
E : Equihen

Le comptage des larves est réalisé au laboratoire suivant la méthode préconisée par Frontier (1969). L'âge des larves peut être estimé par un comptage du nombre de segments. En effet, après une incubation de 3 à 4 jours dans le tube parental, les larves sont libérées à une taille de 3 segments ; elles ont 7 segments 10 jours plus tard, 13 segments après un mois de vie planctonique, et 17 à 18 segments 6 semaines après leur émission, c'est-à-dire juste avant la métamorphose (Wilson, 1928 ; Dorsett, 1961 a).

RÉSULTATS

LA PHASE BENTHIQUE

Au cours de la période étudiée, la population benthique de *Polydora ciliata* a présenté deux maximums d'abondance : le 20 mars avec 5,2 individus par cm² et le 1^{er} mai avec 11,0 individus par cm², séparés par un minimum observé mi-avril (Fig. 2).

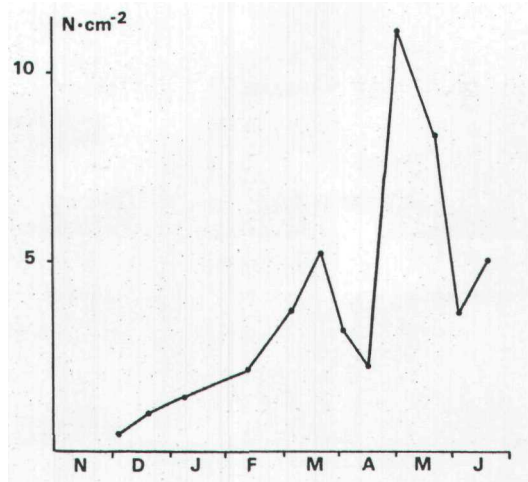


Fig. 2 - Évolution des abondances de la population benthique de *P. ciliata* à Wimereux.

Les diagrammes de la figure 3 présentent l'évolution de la taille des individus récoltés au cours de la période étudiée. Du début des prélèvements jusqu'en mars on distingue une seule cohorte (Fig. 3a à 3e) : la cohorte hivernale dont la taille modale est voisine de 40 segments. A partir du 20 mars et jusqu'au 15 avril (Fig. 3f à 3h) on échantillonne des post-larves de 17-18 segments. Elles sont à l'origine de la deuxième cohorte : la cohorte printanière. Suite à un accroissement plus rapide des individus de la cohorte printanière, les deux cohortes se regroupent à la mi-mai (Fig. 3j) pour se superposer totalement au début du mois de juin (Fig. 3k). Dans le prélèvement du 15 avril (Fig. 3h) la fraction recrutée est absente, ce qui explique le minimum de densité à cette date (Fig. 2). La diminution du mode observé le 12.02.85 (Fig. 3d) correspond à une prédation partielle subie par *P. ciliata* (Lagadeuc, 1985).

Les individus ne présentent des produits génitaux qu'à partir des tailles voisines de 40 segments (Fig. 4), parfois 35, comme l'ont observé Dorsett (1961 a) et Gudmundsson (1985).

La proportion d'individus de la cohorte hivernale qui présentent des produits génitaux croît à partir de la fin février, pour atteindre sa valeur maximale (82 %) les 15 avril et 1^{er} mai (Fig. 5). Le regroupement des deux cohortes à partir du 20 mai implique un apport d'individus immatures de grande taille, appartenant à la cohorte printanière (Fig. 3j) : ceci a pour effet de faire chuter l'abondance relative des individus présentant des produits génitaux ; de ce fait, nous ne pouvons définir précisément la période de ponte, mais elle a lieu au plus tôt fin avril-début mai.

LA PHASE PÉLAGIQUE

Les prélèvements effectués le 21 mai 1985 ne contiennent pas de larves. Nous distinguons ainsi deux périodes de présence larvaire. La première est échantillonnée au cours des sorties des 25 mars, 4 avril et 14 mai, la deuxième, le 19 juin (Fig. 6).

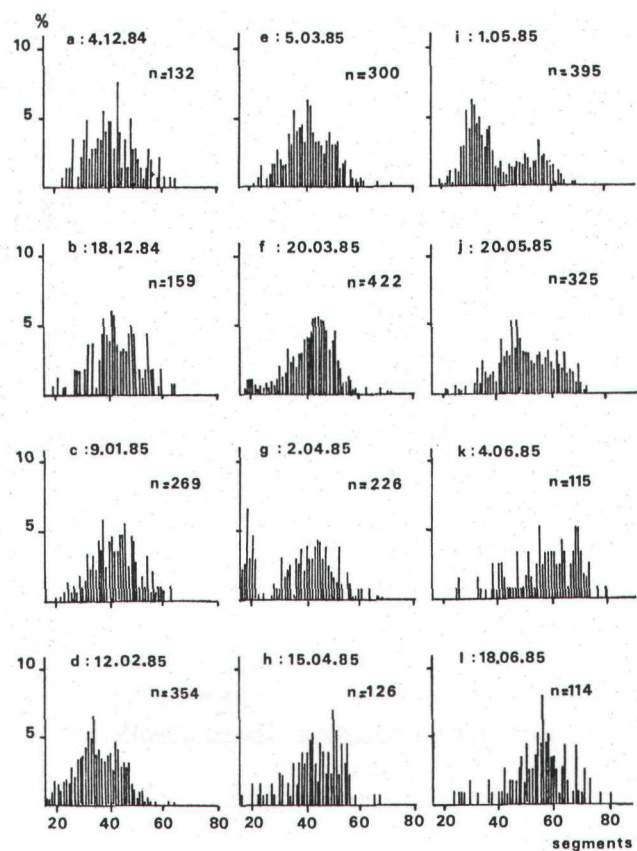


Fig. 3 - Distribution des tailles de *P. ciliata*.

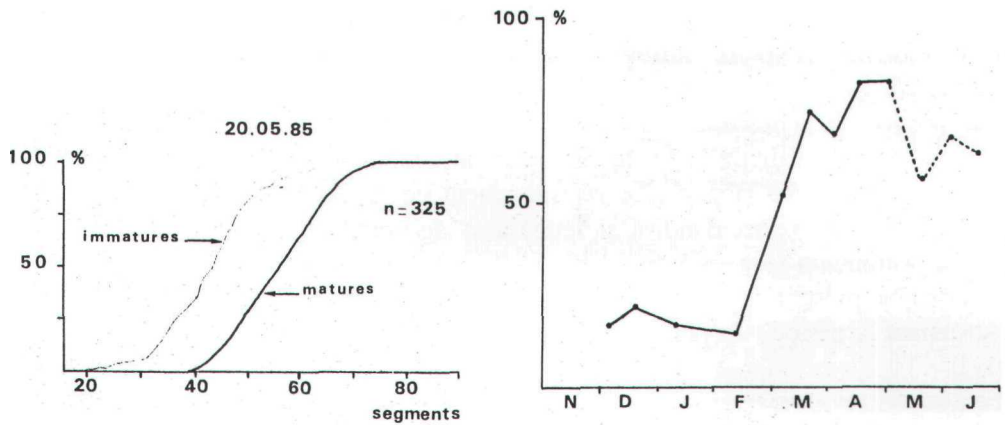


Fig. 4 - Fréquences cumulées des tailles des individus matures et immatures.

Fig. 5 - Évolution de l'abondance relative des individus présentant des produits génitaux.

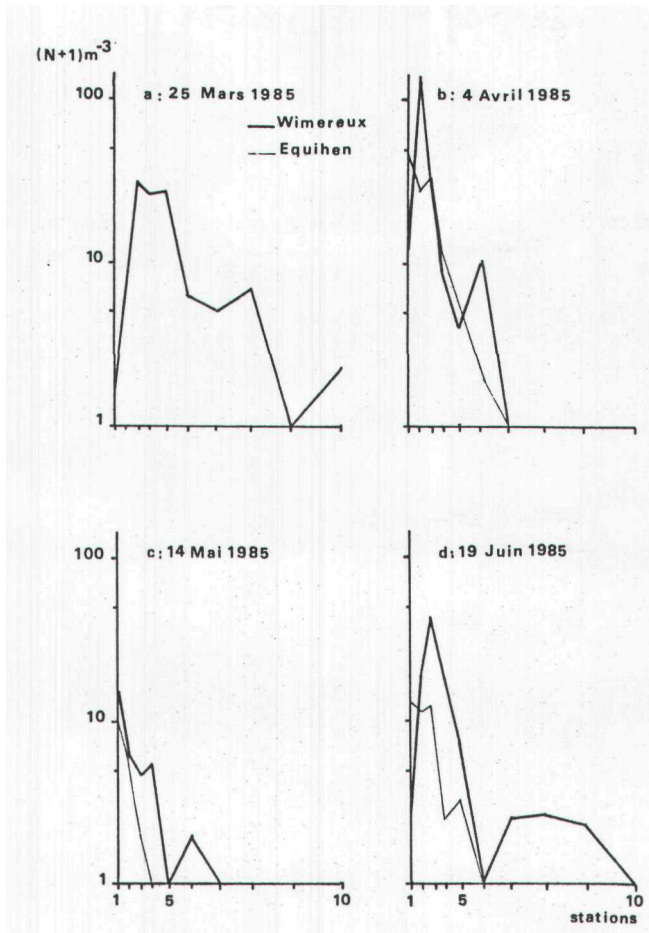


Fig. 6 - Abondances des larves de *P. ciliata* sur les radiales de Wimereux et d'Equihen au cours de 4 campagnes.

Au cours de la première phase d'abondance larvaire, les comptages n'indiquent aucune différence entre les deux radiales (Fig. 6b, c). De plus, pour toutes les campagnes, les larves ont toujours des tailles supérieures à 15 segments (Fig. 7). Les larves sont alors âgées de 5 à 6 semaines.

Au cours de la deuxième phase de présence larvaire, l'abondance est plus forte à Wimereux qu'à Equihen (Fig. 6d). De plus, la distribution des tailles (Fig. 7) sur la radiale d'Equihen est comprise entre 10-17 segments avec un mode à 15 segments, alors qu'à Wimereux les tailles se répartissent entre 5 et 15 segments avec un mode à 7 segments (et peut-être un deuxième à la station 2 à 15 segments). Nous sommes en présence de deux stocks de larves : celui échantillonné à Equihen, âgé de 3 à 6 semaines, et celui échantillonné à Wimereux, âgé de 1 à 3 semaines.

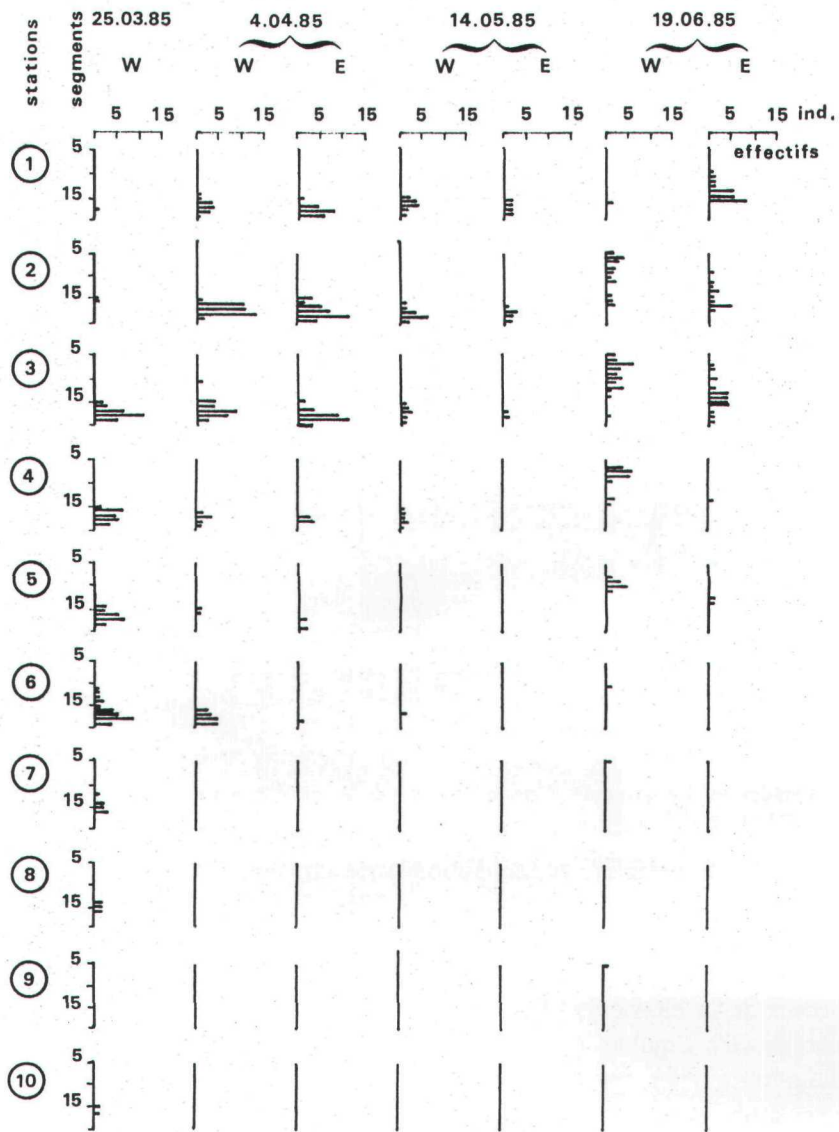


Fig. 7 - Distribution des tailles des larves de *P. ciliata* au large de Wimereux (W) et d'Equihen (E).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Le diagramme de la figure 8 résume nos observations au cours de l'hiver et du printemps 1985. Nous avons pu suivre deux recrutements pélagiques et un recrutement benthique.

Le premier recrutement pélagique est mis en évidence par l'arrivée de larves d'une taille supérieure à 15 segments et dont l'âge peut être estimé à environ 5 ou 6 semaines. Les larves récoltées le 25 mars ont donc été émises à la mi-février. A cette époque, la population benthique du boulonnais est immature, elle ne peut donc avoir donné naissance à ces individus : ces larves présentes sur le site sont donc d'origine extérieure.

Au cours du deuxième recrutement pélagique, la majorité des larves observées à Wimereux est âgée de 1 à 3 semaines. Elles sont le produit d'une émission locale qui a eu lieu fin mai ou début juin. A l'opposé, sur la radiale d'Equihen, les larves ont entre 3 et 6 semaines, durée qui semble nécessaire à un transit des larves depuis leur lieu d'émission en Picardie, et qui correspond à une vitesse de transfert comprise entre 1,6 et 3,3 km par jour. A Wimereux, cette classe âgée est mal représentée comparativement à Equihen car non encore apportée par la dérive des masses d'eaux.

Il est à noter que dès le mois de mai on n'observe plus de post-larves dans les prélèvements benthiques. Les larves présentes dans le plancton le 14 mai ne contribuent donc pas au recrutement sur le site de Wimereux, mais sont emportées vers des régions plus septentrionales, c'est-à-dire en mer du Nord. Ainsi une grande quantité de larves arrivent chaque année à Gravelines, à 30 km à l'est de la zone rocheuse du Boulonnais (Le Fèvre-Lehoërf, 1983).

La circulation résiduelle en Manche permet le transfert de larves planctoniques d'un site benthique à un autre. Le transport des masses d'eau en bandes parallèles à la côte limite la diffusion vers le large : les larves de *P. ciliata* qui sont émises depuis la zone médiolittorale restent dans les eaux côtières même après un long transit. Elles sont maintenues dans des eaux riches en phytoplancton (Brylinski *et al.*, 1984) et à proximité d'un habitat potentiel.

Les données de la littérature démontrent une grande variabilité dans le cycle de reproduction de *P. ciliata*. Dorsett (1961 a) signale à Whitstable deux périodes de reproduction : janvier-février et mars-avril, produites par deux groupes différents qu'il appelle "Early-breeding group" et "Later-breeding group". Daro et Polk (1973) observent jusqu'à quatre cycles de reproduction par an dans le bassin de chasse d'Ostende. Sur ces deux sites *P. ciliata* a une stratégie monotélique. Gudmundsson (1985) met en évidence à Cullercoat une période de reproduction comprise entre janvier et août, avec une stratégie polytélique. Sur notre littoral, nous avons noté pendant la période étudiée une seule reproduction en mai-juin. Cependant, l'arrivée de larves dans le plancton en mars-avril révèle que, plus au sud, la population picarde effectue une autre reproduction en février-mars. Ces

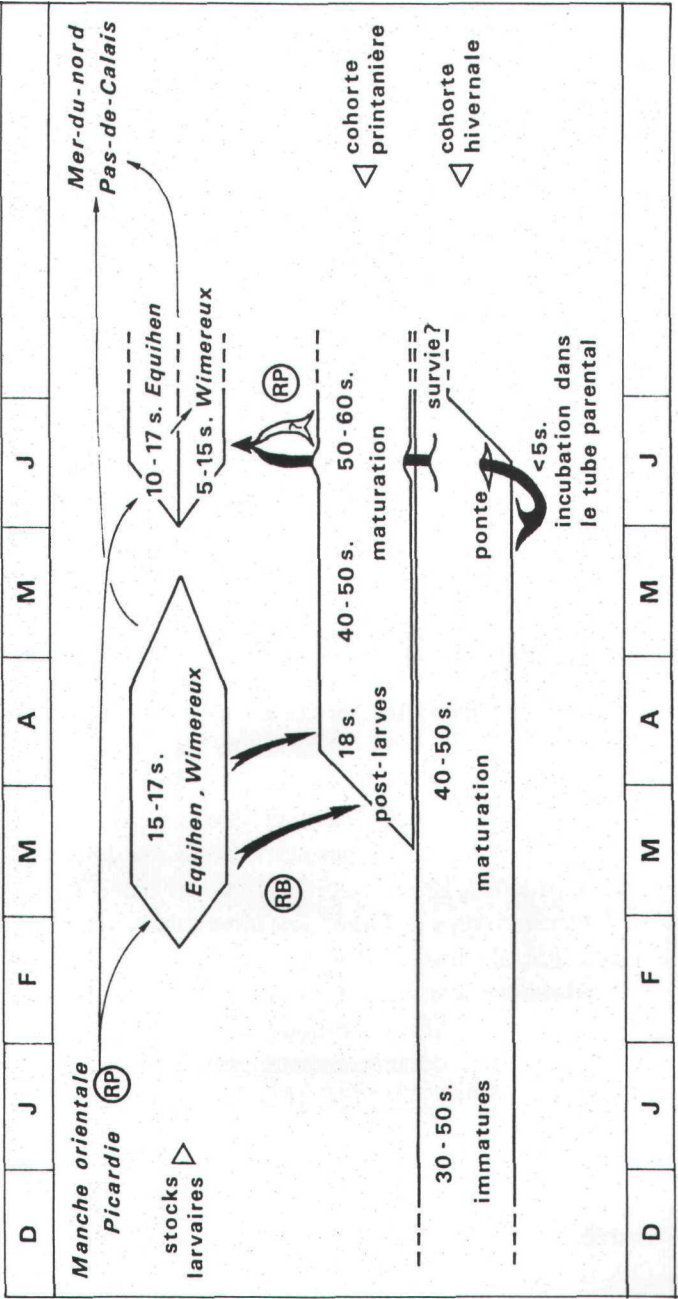


Fig. 8 - Recrutements benthique (RB) et pélagique (RP) de *P. ciliata* sur le littoral boulonnais (printemps-été).

deux périodes d'abondance larvaire avaient déjà été observées dans la région boulonnaise (Fig. 9) (Lagadeuc, 1985).

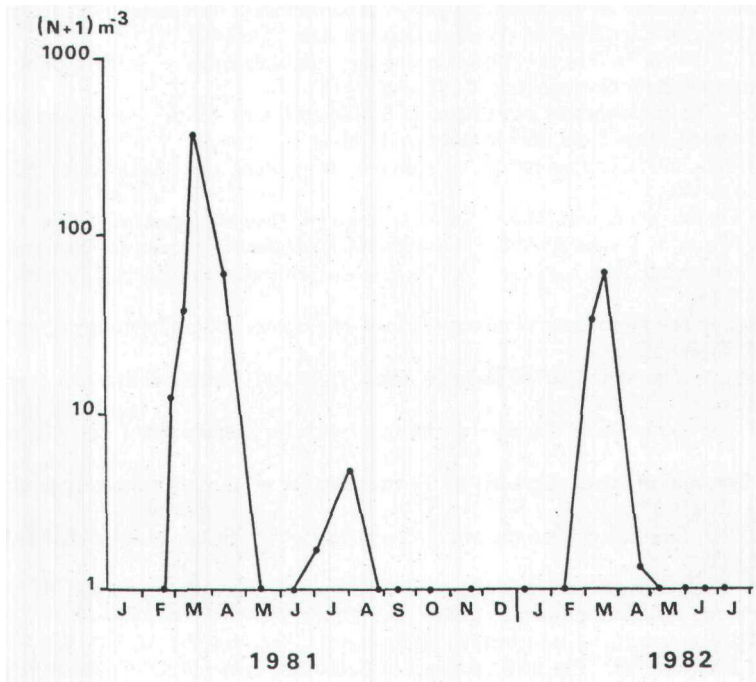


Fig. 9 - Évolution des abondances de larves de *P. ciliata* au large de Boulogne en 1981-82 (d'après Lagadeuc, 1985).

Le transport larvaire et la variabilité dans les époques de reproduction entre les populations picarde et boulonnaise permettent à *P. ciliata* d'avoir un recrutement benthique sur le littoral boulonnais alors que des adultes, ne s'étant pas encore reproduits, sont encore présents en grand nombre. Cette présence d'adultes pourrait être un avantage pour le recrutement benthique, comme cela a déjà été montré chez d'autres invertébrés benthiques (Scheltema, 1974 ; Scheltema *et al.*, 1981 ; Yule & Crisp, 1983 ; Connell, 1985 ; Pawlik, 1986). En effet, les larves ont un comportement grégaire, elles recherchent activement les sites où les adultes sont installés grâce, par exemple, à la reconnaissance d'un attracteur chimique.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le Professeur S. Frontier pour ses critiques et suggestions.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BHAUD, M., 1984. Les larves méroplanctoniques et leur implication en biogéographie et paléobiogéographie. *C.R. Acad. Sci. Ser. III*, 299: 361-364.
- BRYUNSKI, J.M., 1986. Méthode de détection des gradients faunistiques : les courbes FCT. Répartition du zooplancton au large du Cap Gris-Nez. (France). *Océanol. Acta* 9 : 457-467.
- BRYUNSKI, J.M., J. DUPONT & D. BENTLEY, 1984. Conditions hydrobiologiques au large du Cap Gris-Nez (France). Premiers résultats. *Océanol. Acta*. 7 : 315-322.
- CONNELL, J.H., 1985. The consequences of variation in initial settlement VS. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J. exp. Mar. biol. ecol.*, 93 : 11-45.
- DARO, M.H. & P. POLK, 1973. The autecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast. *Neth. J. Sea Res.*, 6 (1-2) 6: 130-140.
- DE WOLF, P., 1974. On the retention of Marine larvae in estuaries. *Thalassia jugosl.*, 10 : 415-424.
- DJENIDI, S., J.C.J. NIHOUL, F. RONDAY & A. GARNIER, 1986. Modèles mathématiques des courants résiduels sur le plateau continental Nord européen. In : la Baie de Seine (Greco-Manche). Ifremer. *Actes de colloques n° 4* : 73-84.
- DORSETT, D.A., 1961 a. The reproduction and maintenance of *Polydora ciliata* (Johnston) at whitstable. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 41: 383-396.
- DORSETT, D.A., 1961 b. The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnston) Tube building and burrowing. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 41: 577-590.
- FRONTIER, S., 1969. Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. Mar. biol. ecol.*, 3: 18-26.
- FRY, W.G., 1973. The role of larval migration in the maintenance of an encrusting sponge population. *Neth. J. Sea Res.*, 7 : 159-170.
- GUDMUNDSSON, H., 1985. Life history patterns of polychaete species of the family Spionidae. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 65 : 93-111.
- HECQ, J.H., 1975. Cycle annuel du zooplancton à Boulogne-sur-mer (Pas-de-Calais) 1970-1971. I. Le méroplancton. Ses variations saisonnières. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège* 44 (5-6) : 477-485.
- HERTWERCK, G., 1971. *Polydora ciliata* auf lebenden Herzmuscheln. *Nat. Mus. Frankf.*, 101: 458-466.
- JOHNSON, G.E. & J.J. GONOR, 1982. The tidal exchange of *Callianassa californiensis* (Crustacea, Decapoda) larvae between the ocean and the Salmon river estuary, Oregon. *Est. Coast Shelf Sci.*, 14 : 501-515.
- LAOADEUC, Y., 1985. Contribution à l'étude du déterminisme du recrutement de *Polydora ciliata* (Johnston, 1838). Annélide Polychète, sur le littoral boulonnais. *DEA USTL Flandres-Artois*, 29 pp.
- LE FFEVRE-LEHOERF, G., 1983. Zooplancton et Noctiluques. In : Surveillance écologique du site de Gravelines. CNEXO-SMW-EDF. (Chapitre V, 48 pp).
- LINDLEY, J.A., 1986. Vertical distribution of decapod crustacean larvae and pelagic post-larvae over Great Sole Bank (Celtic sea) in June 1983. *Mar. biol.*, 90 : 545-550.
- LUTZ, R.A., D. JABLONSKI, D.C. RHOADS & R.D. TURNER, 1980. Larval dispersal of a deep sea hydrothermal vent bivalve from Galapagos rift. *Mar. biol.*, 57 : 127-134.
- MEIXNER, R., 1981. The infestation rate of *Mytilus edulis* on a wild mussel bed in the Flensburg Fjord (W. Baltic) with *Polydora ciliata*. *Ices Copenhagen Denmark*, Ices CM, 6, 6 pp.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates. Their distribution and ecological significance : a reevaluation. *Mar. biol.*, 10 : 193-213.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1973. Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position. *Mar. biol.*, 23 : 11-17.
- ORRHOAE, L., 1969. On the shell growth of *Littorina littorea* (Linné) (Prosobranchia, gasteropoda) and the occurrence of *Polydora ciliata* (Johnston) (Polychaeta, sedentaria). *Zool. Bidrag. Uppsala, bd.*, 38:137-153.
- PAWLIK, J.R., 1986. Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Sabelliidae : Polychaeta). *Mar. Biol.*, 91: 59-68.
- PINOREE, R.D. & L. MADDOCK, 1977. Tidal residuals in the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 57 : 339-354.
- PINGREE, R.D. & L. MADDOCK, 1985. Stokes, Euler and lagrange aspects of residual tidal transports in the English Channel and the southern Bight of the North Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 65 : 969-982.
- PINGREE, R.D., L. PENNYCUICK & BATON GAW, 1975. A time-varying temperature model of mixing in the English Channel. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 55 : 975-992.

- PRANDLE, D., 1978. Monthly mean residual flows through the Dover Strait (1949-1972). *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 58: 965-973.
- RASMUSSEN, E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord Marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11 : 1-507.
- ROTHLISBERG, P.C., J.A. CHURCH & A.M.G. FORBES, 1983. Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae. *J. Mar. Res.*, 41: 511-538.
- SCHELTEMA, R.S., 1971 a. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of benthic marine gasteropods. *Biol. Bull.*, 140 : 284-322.
- SCHELTEMA, R.S., 1971 b. Dispersal of phytoplanktotrophic shipworm larvae (Bivalvia, Teredinidae) over long distances by ocean currents. *Mar. biol.*, 11: 5-11.
- SCHELTEMA, R.S., 1971 c. The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. *Fourth European Marine biology Symp.* D.J. Crisp ed. : 7-28.
- SCHELTEMA, R.S., 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, 10 : 263-296.
- SCHELTEMA, R.S., I.P. WILLIAM, M.A. SHAW & C. LAUDAN, 1981. Gregarious settlement by the larvae of *Hydroides dianthus* (Polychaeta, Serpulidae), *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5 : 69-74.
- SHANKS, A.L., 1986. Vertical migration and cross shelf dispersal of larvae *Cancer spp* and *Randallia ornata* (Crustacea : Brachyura) off the coast of southern California. *Mar. Biol.*, 92 : 189-199.
- SOUPLET, A., 1977. Contribution à l'étude écologique d'un estran rocheux, Paluel (Seine Maritime). Thèse 3« Cycle UBO, 104 pp.
- STRATHMAN, R.S., 1980. Why does a larva swim so long ? *Paleobiology*, 6 : 373-376.
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. rev.*, 25 : 1-45.
- WILSON, D.P., 1928. The larvae of *Polydora ciliata* (Johnston) and *Polydora hophura* Claparède. *J. Mar. biol. Ass. UK*, 15 : 567-603.
- WOOD, L. & W.J. HARGIS, 1971. Transport of bivalve larvae in a tidal estuary. *Fourth European Marine Biology Symp.* D.J. Crisp ed. : 29-44.
- YULE, A.B. & D.J. CRISP, 1983. Adhesion of cypris larvae of the barnacle *Balanus balanoides*, to clean and arthropodin treated surfaces. *J. Mar. biol. Ass. UK*, 63 : 261-271.