

ÉCOLOGIE DES POLYCHÈTES DES LITHOCLASES INTERTIDALES.

par

Christian Retière

Laboratoire de Zoologie,
Université de Rennes
35 - Rennes

et

Philippe Richoux

Laboratoire de Zoologie,
Université de Lyon, Claude-Bernard
69 - Villeurbanne

Résumé

Des prélèvements échelonnés sur une année ont abouti à la récolte de 47 espèces d'Annélides Polychètes. Des méthodes statistiques ont permis, malgré l'hétérogénéité du biotope, de définir quatre peuplements étagés depuis l'horizon supérieur du médiolittoral jusqu'à l'infralittoral exondable. Les peuplements lithoclasicoles se différencient qualitativement et quantitativement des peuplements épigés. La répartition spatiale des espèces est en étroite relation avec la place qu'elles tiennent dans la chaîne trophique et dans l'évolution des lithoclasses.

Les lithoclasses intertidales, dont on sous-estime trop souvent la superficie, présentent une grande diversité qui tient autant à la nature du substrat qu'aux actions mécaniques et chimiques auxquelles elles sont soumises. Elles sont généralement ignorées dans les études de substrat dur. Néanmoins, des auteurs s'y sont intéressés à double titre : faunistique (Bertrand, 1940 ; Saudray et Derouet, 1961 ; Saudray et Juignet-Jardin, 1964) ; biologique et écologique (Glynne-Williams et Hobart, 1952 ; Morton, 1962 ; Kensler, 1964a et 1964b ; 1965a, 1965b, 1965c ; Kensler et Crisp, 1965 ; Richoux, 1967, 1968).

L'analyse écologique des lithoclasses intertidales sur les côtes rocheuses de la Baie de Saint-Malo (Richoux, 1967) révèle l'importance de ce biotope pour les Annélides Polychètes. Elle traduit d'emblée une composition faunistique originale comparée à celle des substrats durs superficiels (Retière, 1968). Cette composition est-elle stable ? Existe-t-il des peuplements véritablement inféodés à ce milieu particulier ?

Pour répondre à ces questions, nous avons suivi sur une année, une série de stations échelonnées tout au long de la Pointe de la Roche Pelée, près de Dinard (Richoux, op. cit.) : massif de migmatite orienté Nord-Sud.

Méthodologie

Récolte et analyse des prélèvements.

76 prélèvements ont été effectués au sein des lithoclasses, de septembre 1970 à septembre 1971 (tableau 1, A, B, C, D) dans les différentes zones de végétation (Davy de Virville, 1940) : *Pelvetia canali-*

TABLEAU 1
Résultats des prélèvements aux différents niveaux algaux.

A

Dates de prélèvements		11/70	1/71			3/71			5/71			9/71			9/70				1/71				3/71		5/71		9/71	
ESPÈCES	Nomen- clature	<i>Pelvetia canaliculata</i>										<i>Fucus vesiculosus</i>																
	N°	1	2	3	4	5	6	8	7	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24			
<i>Eulalia viridis</i>															11	13	1					1		2	2			
<i>Syllidae</i> sexués et indéter. ..																3						1						
<i>Syllis amica</i>	1																					2		5	1	2		
<i>Perinereis marionii</i>	1																				1	1	1		3			
<i>Cirratulus cirratus</i>															15	4	1								1			
<i>Terebella lapidaria</i>															4	1	2											
<i>Dexiospira pagenstecheri</i>												n			n	n	n	n	.	n	n	n	n	n	n			

B

Dates de prélèvements		9/70														11/70	1/71	3/71	5/71	9/71							
ESPÈCES	Nomen- clature	<i>Fucus vesiculosus</i>																									
	N°	25	26	27	28	29	30	32	31	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48		
<i>Eulalia viridis</i>				14	11	18	1	1	2	24	3	2	12	15	1	1	9	1		4	4	5	8	1	6		
<i>Syllis amica</i>				1	1	3		4	4	4			4	4	6	1	11	1		2	1	5	1	10	2		
<i>Syllis (Typosyllis) armillaris</i> ..										3														1			
<i>Perinereis cultrifera</i>										18		1	8	2		15	6										
<i>Perinereis marionii</i>				3			1	1												3	1			1	1		
<i>Marphysa sanguinea</i>											2																
<i>Lysidice ninetta</i>					1						1																
<i>Cirratulus cirratus</i>	1	2	1	16	35	5	11					3			3	3	4	3	3	13	5	1	2	58	49		
<i>Amphitrite gracilis</i>											1																
<i>Terebella lapidaria</i>	1	4	1	2	12	11	48	18	10	36	10			12	4	8	4	2	9	1	1	3	5	11	27		
<i>Dexiospira pagenstecheri</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>		

TABLEAU 1 (suite)

C

Dates de prélèvements	9/70			11/70			1/71			3/71		5/71		9/71					
ESPÈCES	Nomen- clature		Fucus serratus																
	N°		49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
Aphroditae ind.																		2	
Harmothoe lunulata														1					
Lagisca extenuata			7																
Polynoe scolopendrina						2													
Eulalia viridis	2			1	3	7	2	1	2		1	6	4			15	2		4
Keferstenia cirrata											1								
Syllidae sexués et indéter. ...																	2		
Syllis amica				2	3	2							3	2					
Syllis gracilis								2			1	3					3	2	7
Nereis pelagica				1j	1j														
Perinereis cultrifera				1								1							
Peninereis marionii				1								1							
Eunice harassii						1												1	2
Marphysa sanguinea	1	1				3		2			2	1					1		7
Lysidice ninetta	1					16	1	1			6	2	2	5	12		2	24	30
Nematonereis unicornis					1														
Lumbrinereis latreilli											2								
Arabella iricolor		1																	1
Aonides oxycephala																			
Polydora ind.					1														
Polydora coeca						7					2							4	9
Polydora flava																	6		
Audouinia tentaculata	1				1												9		2
Cirratulus cirratus					1	6					1				1	2			
Tharyx marioni					1	1													
Arenicola grubii										1									
Amphitrite gracilis	2																		
Terebella lapidaria	5		28	40	1	13	1	9	1	2	32	51	1				2	2	3
Polymnia nebulosa					1						1								2
Sabellidae ind.																			
Potamilla reniformis						7					1						5	10	13
Dasychone bombyx		2				1					1						1	1	5
Dasychone lucullana																			1
Myxicola aesthetica						33					3								12
Potamoceros ind.																			
Potamoceros lamarcki															1				
Dexiospira pagenstecheri	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
Dexiospira corrugata ?	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
Spirorbis borealis	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n

TABLEAU 1 (suite)

D

Dates de prélèvements.....		9/70		11/70		1/71		3/71		9/71		
ESPÈCES	Nomen- clature	Laminaires										
	N°	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Aphroditae ind.			2	2	2	1						2
<i>Lepidonotus squamatus</i>				4		1						3
<i>Harmothoe lunulata</i>	3					1	1		1	2		
<i>Polynoe scolopendrina</i>							1					6
<i>Eulalia viridis</i>				1	2				1		1	
<i>Eulalia punctifera</i>												1
<i>Eulalia limbata</i>			1									
<i>Keferstenis cirrata</i>					1							1
Syllidae sexués et ind.	1											
<i>Syllis gracilis</i>			4	7		1						
<i>Syllis atlantica</i>					4							1
<i>Syllis (Typosyllis) armillaris</i> ..	1											2
Nereidae, ind.						1j					1j	2j
<i>Nereis pelagica</i>												
<i>Trypanosyllis coeliaca</i>	1											
<i>Eunice harassii</i>	3				1				1	1	1	2
<i>Marphysa sanguinea</i>				2	2	1	1		1			5
<i>Lysidice ninetta</i>	10	7	21	15		2	4		5	4	2	28
<i>Lumbrineris latreilli</i>						1						1
<i>Scololepis fuliginosa</i>						2						
<i>Aonides oxycephala</i>			1		1							
<i>Polydora</i> ind.								1				
<i>Polydora coeca</i>			1			3						1
<i>Polydora flava</i>				3								
<i>Audouinia tentaculata</i>	1	2	1		4	3		1				
<i>Cirratulus cirratus</i>	1	1			3	4						1
<i>Tharyx marioni</i>					2	1						1
<i>Branchiomaldane vicenti</i>						2						1
<i>Nicomache trispinata</i>							1					
<i>Sabellaria spinulosa</i>												2
<i>Terebella lapidaria</i>	1	7	5	5	2	4				1		
<i>Polymnia nebulosa</i>				1	1							
<i>Polycirrus</i> sp.	2											
<i>Potamilla reniformis</i>			3	2		2					1	8
<i>Potamilla torelli</i>										3		
<i>Dasychone bombyx</i>	6	1				3	2			2	1	11
<i>Dasychone lucullana</i>					1							
<i>Myxicola aesthetica</i>				7	10							
<i>Potamoceros triqueter</i>						1	3					1
<i>Potamoceros lamarcki</i>		1										

culata (Linné), *Fucus spiralis* Linné, *Fucus vesiculosus* Linné, *Asco-phyllum nodosum* (Linné), *Fucus serratus* Linné et *Laminaria digitata* Linné. Après avoir observé la position de chaque espèce, nous avons récolté l'ensemble de la faune selon des méthodes déjà utilisées (Richoux, op. cit). L'essentiel des déterminations des échantillons fixés d'Annélides Polychètes repose sur le traité de Fauvel (1927-1929). En outre, pour certaines familles, nous nous sommes référés aux ouvrages de révision systématique de Cognetti (1961) sur les Syllidae, de L'Hardy et Quiévreux (1964) et Zibrowius (1968) sur les Serpulidae. Les résultats des dépouillements des prélèvements sont consignés dans le tableau 1 (47 espèces).

Traitement des données.

L'hétérogénéité des lithoclastes quant à leur orientation, leur surface et leur volume, s'oppose à une apparente homogénéité faunis-

lique à chacun des niveaux considérés. Cette alternative nous a amenés à essayer de définir des peuplements annéliens lithoclasiques, indépendamment de leur distribution verticale. Pour cela, les coefficients de similitude entre tous les prélèvements pris deux à deux ont été mesurés selon la méthode de Sorensen (1948) et leur signification recherchée par le test du χ^2 (limites de sécurité : 99 p. 100). La méthode des groupes récurrents de Fager (1957) (*in* Southwood, 1966) nous a permis de mettre en évidence plusieurs noyaux d'affinité entre les prélèvements.

LES PEUPELEMENTS ANNÉLIDIENS

Définition des peuplements

Le traitement statistique précédemment énoncé permet de dégager quatre unités principales (1 - 2 - 3 - 4) de peuplement à partir des zones de végétaux suivants (Fig. 1) :

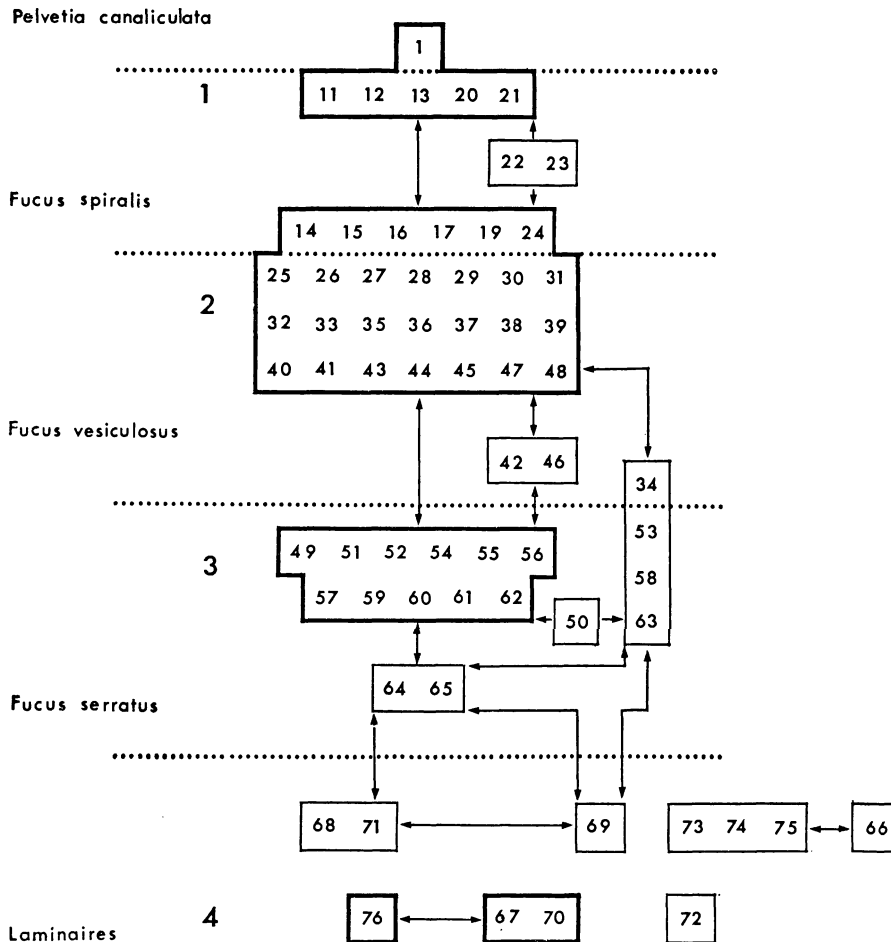


FIG. 1

Répartition verticale des populations lithoclasiques.

- 1 - *Pelvetia* - *Fucus spiralis*
- 2 - *Fucus spiralis* - *Fucus vesiculosus*
- 3 - *Fucus serratus*
- 4 - Laminaires.

entre lesquels s'intercalent des peuplements de transition dont on a précisé les affinités.

Au niveau des Laminaires, aucun peuplement véritable n'ayant pu être dégagé statistiquement du fait de la pauvreté lithoclasique et de la forte diversité spécifique, nos observations nous ont amenés à choisir les prélèvements 67 - 70 - 76 comme caractéristiques de ce niveau.

Pour l'analyse écologique, nous ne tiendrons compte que des prélèvements se rapportant aux quatre peuplements précédemment définis.

Variation du nombre d'espèces en fonction du niveau

L'émersion prolongée des horizons médiolittoraux et la faible résistance des Polychètes à la dessiccation amène une diminution rapide du nombre des espèces épigées de substrat dur, d'autant plus importante que le couvert algal est faible (Bellan-Santini, 1963 ; Cognetti,

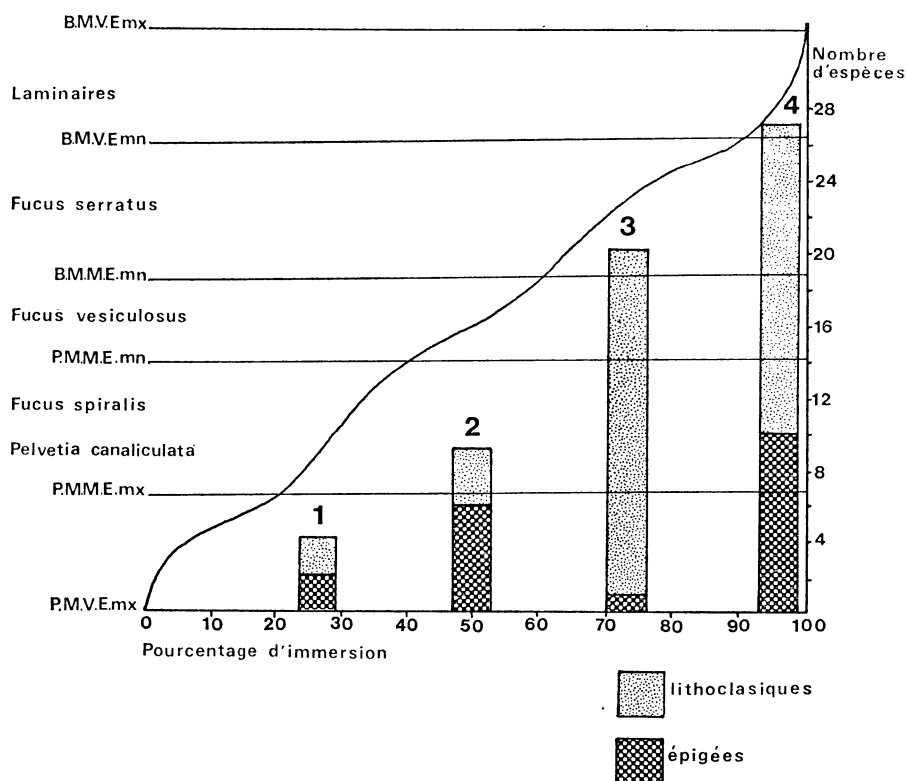


FIG. 2

Variations du nombre d'espèces lithoclasiques en fonction du niveau par rapport au nombre d'espèces épigées (Rétière, 1968).

1961 ; Retière, 1968). L'inertie thermique, la saturation quasi constante de l'air et la forte teneur en eau des sédiments au sein des lithoclastes au cours de l'exondation (Glynne-Williams et Hobart, op. cit. ; Morton, op. cit. ; Richoux, op. cit.) laissent entrevoir de possibles remontées de faune. En effet, la figure 2, donnant le nombre d'espèces des quatre peuplements en correspondance avec le pourcentage d'émersion, montre déjà la présence de quatre espèces dans le peuplement 1. Dans un peuplement analogue, Cognetti a récolté trois espèces : *Brania clavata*, *Exogone gemmifera*, *Eusillys blomstrandii* (Syllidae) dont deux ont été retrouvées dans la région de Dinard (Retière, 1968). Elles sont remplacées à ce niveau dans les lithoclastes par *Eulalia viridis*, *Syllis amica*, *Perinereis marionii* et *Dexiospira pagenstecheri*.

La richesse spécifique en polychètes des peuplements 2 - 3 - 4 - s'accroît en fonction de l'augmentation de la durée d'immersion. Cognetti (op. cit.) dont les recherches ont porté exclusivement sur la distribution des Syllidae des côtes de Bretagne, signale un nombre important d'espèces dans la zone comprenant *Fucus serratus*, *Himantalia laurea* et *Laminaria digitata*. Il est intéressant de remarquer qu'au niveau *Fucus serratus* en Manche, Bellan-Santini (op. cit.), Herberts (1964) et Retière (op. cit.) n'ont trouvé qu'une seule espèce épigée : *Spirorbis borealis* Daudin. Cette raréfaction s'oppose à la diversité spécifique rencontrée dans les lithoclastes du même niveau.

La composition faunistique du peuplement 4 n'est pas sans rappeler celle des *Lithophyllum incrustans* couvrant les parois des cuvettes naturelles (Bénard, 1960). Cette similitude s'explique, indépendamment du niveau, par l'absence d'émersion dans les cuvettes au cours de l'exondation et par la structure alvéolaire du thalle de cette Algue calcaire. De même, la faune des fentes et des microcavités de la roche infralittorale s'installe dans les récifs d'Hermelles en raison de leur structure (Gruet, 1970).

Distribution verticale des espèces

La mise en évidence de quatre peuplements homogènes nous a autorisés à évaluer l'abondance moyenne par lithoclaste d'un certain nombre d'espèces choisies en fonction du régime alimentaire (Fig. 3).

Il apparaît clairement que, parmi les prédateurs, *Syllis amica* et *Perinereis marionii* peuplent les lithoclastes des hauts niveaux alors qu'*Eulalia viridis* présente une distribution verticale plus large. Il est à noter que *Syllis gracilis* prend le relais de *Syllis amica* dans les peuplements 3 et 4 où les prédateurs de grande taille sont toujours abondants : *Eunice harassii*.

Les microphages (deposit-feeders) n'apparaissant que dans les lithoclastes immergées quotidiennement sont représentés par des Cirratulidae et des Terebellidae. Là encore, *Audouinia tentaculata* semble remplacer *Cirratulus cirratus*, ces espèces exigeant toutes deux, un sédiment réduit. Les filtreurs sont représentés par deux familles : les Sabellidae et les Serpulidae. Leur mode d'alimentation sous-entend obligatoirement une durée d'immersion minimale qui explique l'existence des Sabellidae : *Potamilla reniformis*, *Dasychone bombyx* et *Myxicola aesthetica* dans les lithoclastes de bas niveaux. La capacité de filtration des Serpulidae et, plus particulièrement, des Spirorbinae,

Abondance moyenne

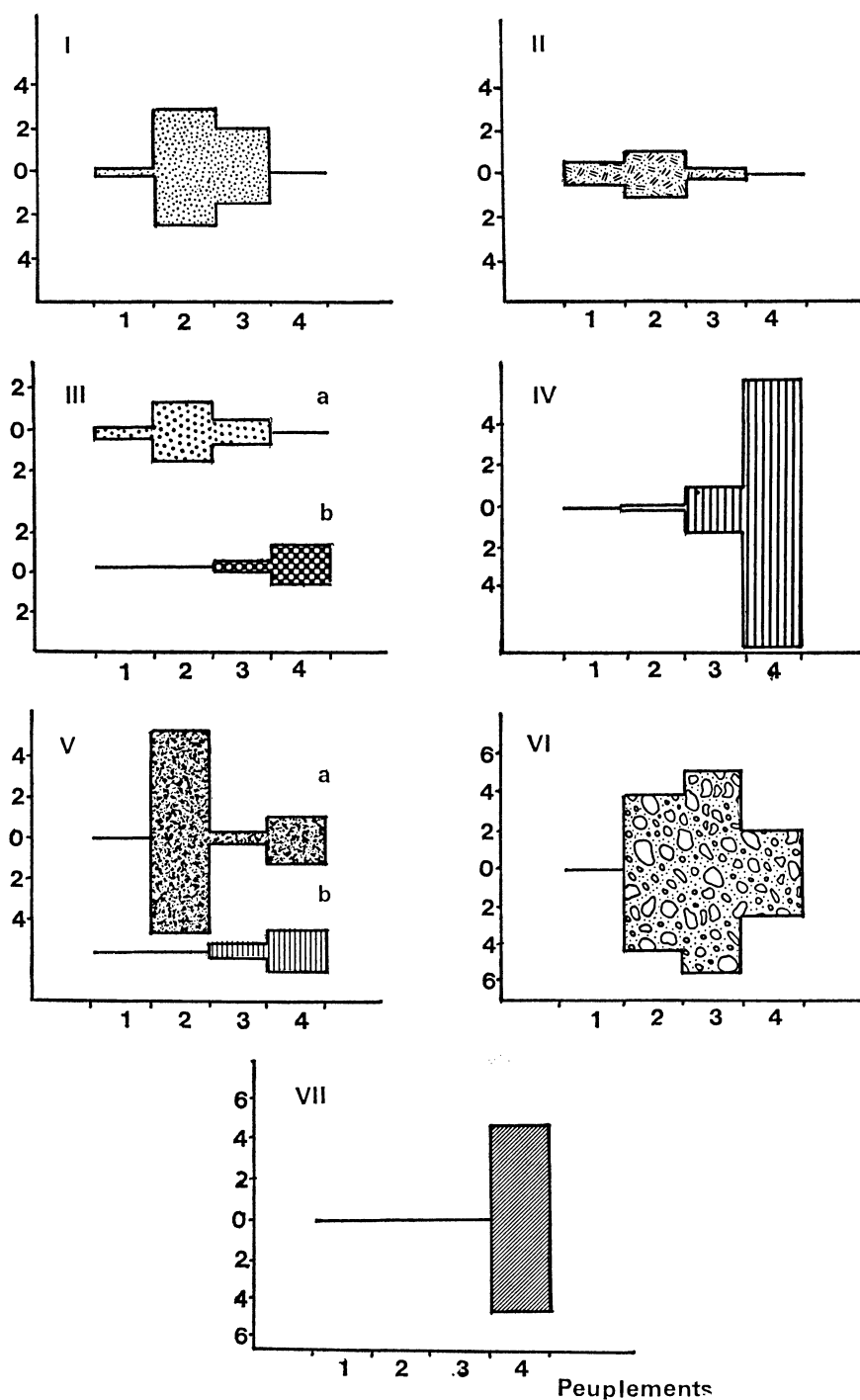


FIG. 3

Variations de l'abondance moyenne par lithoclase des principales espèces.

I : *Perinereis marionii* - II : *Eulalia viridis* - III : a. *Syllis amica*, b. *Syllis gracilis* - IV : *Eunice harassii* - V : a. *Cirratulus cirratus*, b. *Audouinia tentaculata* - VI : *Terebella lapidaria* - VII : Sabellidae.

inférieure à celle des Sabellidae (Van Gansen, 1963), permet leur remontée dans le médio-littoral. *Dexiospira pagenstecheri*, le plus petit des Spirorbinae rencontrés, couvre en une large bande le toit de la plupart des lithoclastes jusqu'au niveau de P.M.M. E. mx. (Planche I, 2). Alors que les phénomènes d'écomorphose sont rarement signalés chez les Polychètes, il nous semble intéressant de noter une modification constante dans l'ornementation du tube calcaire de *Dexiospira pagenstecheri* à partir de la limite supérieure des *Fucus serratus* : l'atténuation très nette des carènes longitudinales.

Distribution horizontale des espèces

L'impossibilité pour l'eau de mer de pénétrer au fond des lithoclastes, à l'exception de celles de la zone des Laminaires, a été nettement

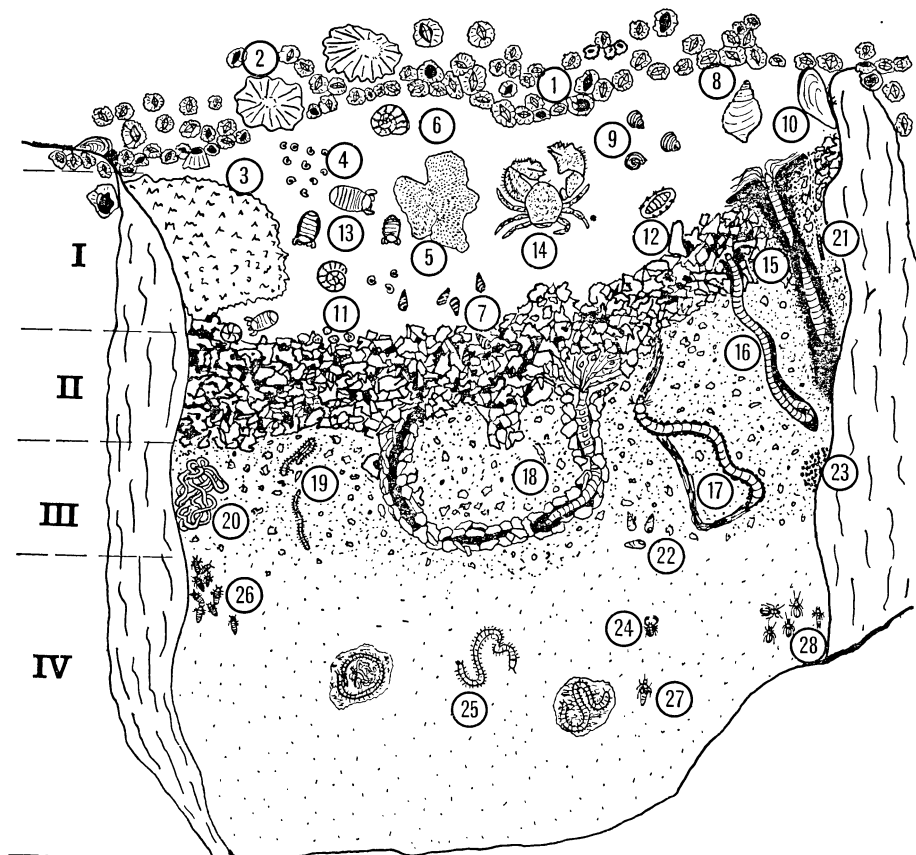


FIG. 4

Schéma d'une lithoclase ouverte (niveau *Fucus vesiculosus*).

1. *Balanus balanoides* ; 2. *Patella* sp. ; 3. *Hymeniacion sanguinea* ; 4. *Dexiospira pagenstecheri* ; 5. *Schismoptera pumicosa* ; 6. *Gibbula umbilicalis* ; 7. *Cingula trifasciata* ; 8. *Thais lapillus* ; 9. *Littorina saxatilis-rudis* ; 10. *Mytilus edulis* ; 11. *Lasea rubra* ; 12. *Acanthochiton discrepans* ; 13. *Sphaeroma serratum* ; 14. *Porcellana platycheles* ; 15. *Cirratulus cirratus* ; 16. *Eulalia viridis* ; 17. *Perinereis marionii* ; 18. *Terebella lapidaria* ; 19. *Syllis amica* ; 20. *Lineus longissimus* ; 21. *Cyathura carinata* ; 22. *Stolidomopsis bidentata* ; 23. *Acariens* ; 24. *Neobisium maritimum* ; 25. *Hydroschendyla submarina* ; 26. *Anurida maritima* ; 27. *Micralymna marinum* ; 28. *Aepopsis robinii* (imagos et larve).

démontrée par tous les auteurs qui se sont attachés à leur écologie générale (Glynne-Williams et Hobart, op. cit.) ; Morton, op. cit. ; Kensler, 1964a, 1965a, b, c : Kenler et Crisp, op. cit. ; Richoux, op. cit.). Cette pénétration partielle permet de distinguer, en premier lieu, deux microbiotopes : marin vers l'entrée, terrestre vers le fond. L'existence d'un gradient sédimentaire dans les lithoclases de la région de Dinard a permis à Richoux (op. cit.) de définir deux zones dans chacun de ces microbiotopes qui, de l'entrée vers le fond, sont : zone I : absence de sédiment ; zone II : sédiments coquilliers grossiers ; zone III : sédiments sableux ; zone IV : sédiments argileux (Planche I, 1). Au niveau des Laminaires, l'ouverture relativement large (supérieure à 1 cm), véritable microgrotte, se prolonge en une fente étroite et profonde qui représente la lithoclase proprement dite et qui sera seule prise en considération.

Les zones I et II abritent à l'émersion une faune typiquement marine (Crustacés, Mollusques). Les seules Polychètes présentes sont des formes fixées : les Spirorbinae. Leur densité est particulièrement forte sur le toit de la lithoclase, quelques individus colonisant néanmoins le plancher de la zone I (Planche I et Fig. 4).

La zone IV étant exclusivement terrestre (Mollusques Pulmonés, Arachnides Myriapodes, Insectes), l'ensemble du peuplement annélien occupe donc la zone III. Les microphages (Cirratulidae, Terebellidae) creusent, dans le sédiment sableux, des galeries dont l'ouverture à la limite de pénétration de l'eau de mer permet aux filaments tentaculaires la récolte de particules alimentaires (Planche I, 4).

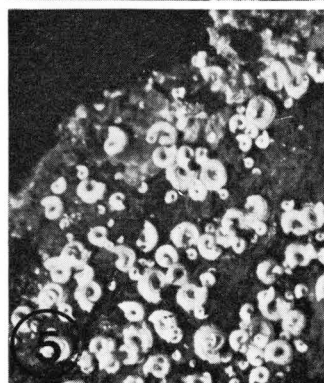
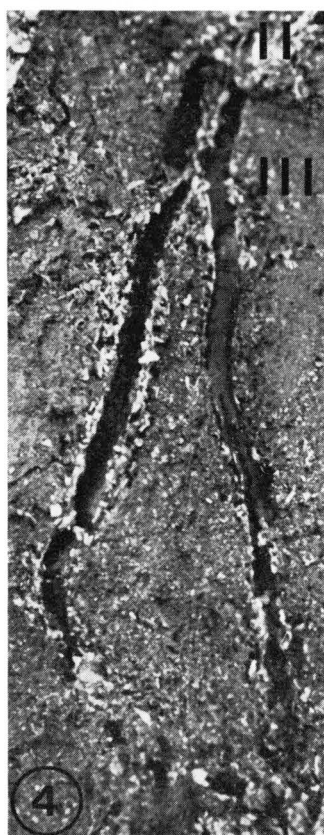
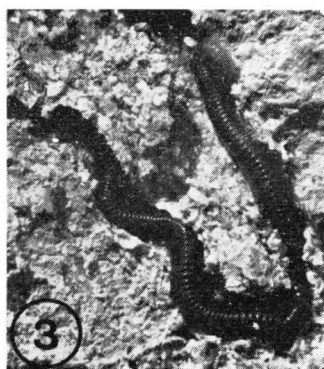
Eulalia viridis, *Perinereis marionii*, principaux prédateurs de la lithoclase, semblent occuper, de préférence, des galeries en U ou des microcavités leur permettant de présenter la région prostomiale à la limite des zones II et III (Planche I, 3). Cette observation n'est pas sans rappeler celle d'Ockelmann et Vahl (1970) sur la Polychète errante *Glycera alba*, chassant à l'affût dans des réseaux de « waiting tubes » dont les orifices débouchent à la surface du sédiment.

Ces deux espèces, avec *Syllis amica*, sont susceptibles de s'enfoncer plus profondément sans atteindre pour autant les dépôts argileux.

Les lithoclases des Laminaires s'ouvrent par des microgrottes où s'épanouissent les panaches branchiaux des Sabellidae dont les tubes s'entrechevêtrent en un réseau dense, préférentiellement sur le toit. Les filaments tentaculaires des microphages de ce niveau s'étalent à la limite de la microgrotte et de la lithoclase proprement dite, alors que leurs galeries sont creusées dans le sédiment. Le bilan d'humectation très élevé permet aux prédateurs : Aphroditidae, Syllidae, Hesionidae et Spionidae, compte tenu de leur taille, de s'insinuer plus profondément que les Eunicidae : *Lysidice ninetta*, *Eunice harassii* et *Marphysa sanguinea*.

PLANCHE I

(1) : lithoclase ouverte : niveau *Fucus vesiculosus*, mise en évidence des différentes zones. - (2) : plafond de la lithoclase : ceinture de Spirorbinae. - (3) : *Eulalia viridis* dans sa galerie. - (4) : *Terebella lapidaria* dans sa galerie dont les orifices se situent à la limite des zones II et III. - (5) : *Spirorbis pagense-techeri* sur le plafond de la lithoclase.



CHRISTIAN RETIÈRE et PHILIPPE RICHOUX

PLANCHE I

Cliché Retière - Richoux

PLACE DES POLYCHÊTES DANS L'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE DES LITHOCLASES

Importance relative des Polychètes par rapport à l'ensemble de la faune

L'hétérogénéité du biotope, la variabilité de la taille et du nombre des représentants de l'ensemble de la faune, nous ont interdit d'exprimer les résultats tant en nombre d'individus qu'en biomasse et amené à ne tenir compte que du nombre d'espèces. Nous avons regroupé ces espèces en cinq catégories basées sur l'importance et l'originalité des groupes zoologiques (tableau 2).

- Polychètes ;
- Crustacés marins ;
- Mollusques marins ;
- Autres représentants de la faune marine : Spongiaires, Coelentérés, Plathelminthes, Sipunculiens, Némertiens, Bryozoaires, Echinodermes, Tuniciers, Poissons ;
- Faune terrestre : Mollusques Pulmonés, Crustacés, Arachnides, Myriapodes, Insectes (Richoux, 1968).

TABLEAU 2
Nombre d'espèces et pourcentages relatifs des principaux groupes.

	Polychètes	Crustacés	Mollusques	Divers marins	Divers terrestres	
Nombre d'espèces .	4	5	9	2	13	<i>Fucus spiralis</i>
Pourcentages	12,1	15,2	27,3	6,1	39,4	
Nombre d'espèces .	9	9	18	8	13	<i>Fucus vesiculosus</i>
Pourcentages	15,8	15,8	31,6	14,0	22,8	
Nombre d'espèces .	20	13	15	4	6	<i>Fucus serratus</i>
Pourcentages	31,5	22,4	25,9	6,9	10,3	
Nombre d'espèces .	27	11	11	4	0	Laminaires
Pourcentages	50,9	20,8	20,8	7,5	0	

Le pourcentage du nombre d'espèces marines, à l'exclusion des Polychètes, reste pratiquement constant (environ 50 p. 100) quel que soit le niveau. La diminution progressive de l'importance de la faune terrestre entraîne corrélativement l'augmentation de celle des Annélides (Fig. 5).

Les espèces pilotes du peuplement

Etant dans l'impossibilité de définir une aire minimale, nous avons déterminé les espèces pilotes à partir du coefficient « dominance

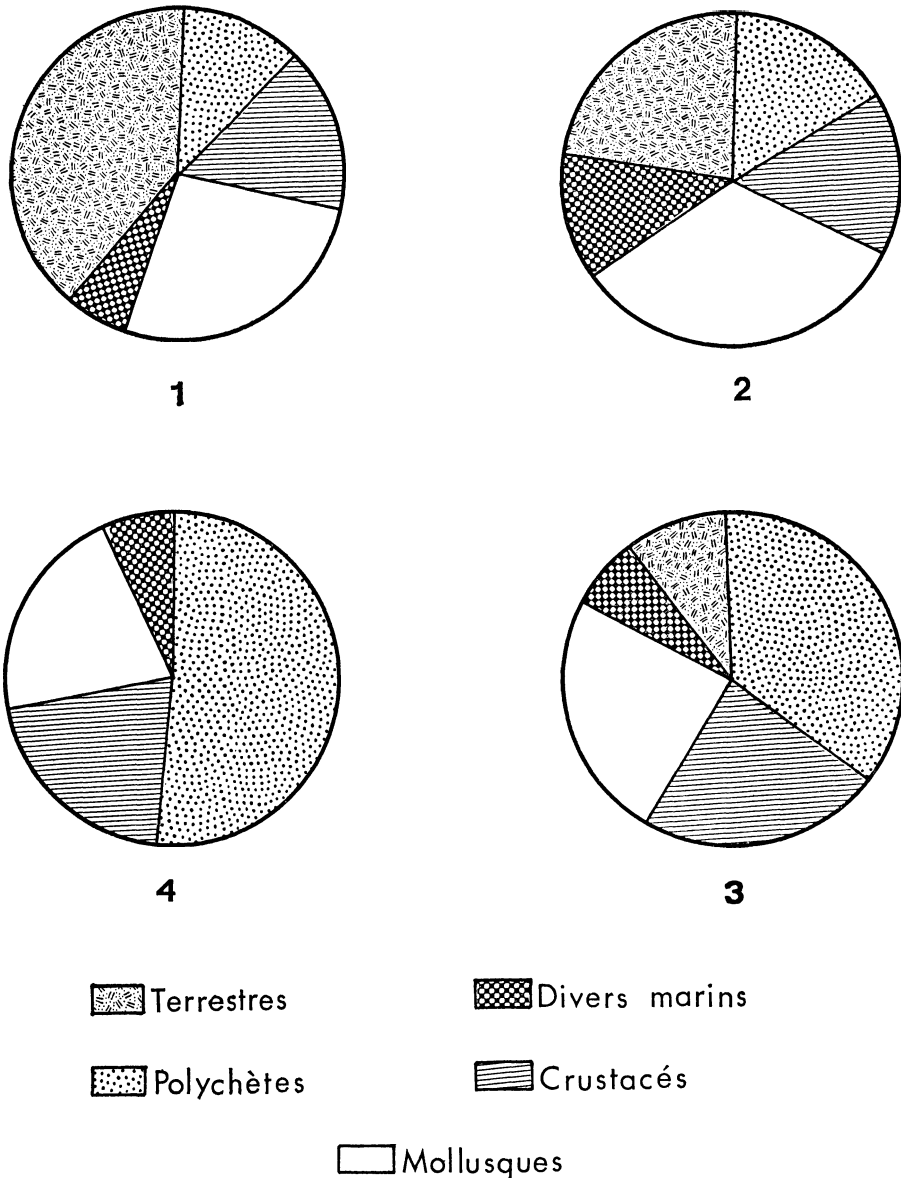


FIG. 5

Importance relative des différents groupes dans chaque peuplement.

× présence » ($D \times P$), ramené à un nombre fixe de prélèvements (présence et dominance au sens de Picard, 1965). Les espèces à la fois présentes et dominantes sont, de toute évidence, importantes dans le peuplement considéré ; ce sont elles que nous définirons comme pilotes. La caractérisation des peuplements benthiques dragables de la Baie de Saint-Brieuc s'appuie sur ce même coefficient (Alain, Do Chi, Lam Hoai, Ollivier et Retière, 1971).

Du tableau 3 regroupant les espèces pilotes, nous extrairons celles qui, lithoclasicoles, sont caractéristiques préférentielles des quatre peuplements. Ce sont : *Syllis amica* et *Perinereis marionii* (1) ; *Cirratulus cirratus* (2) ; *Dexiospira corrugata* et *Spirorbis borealis* (3) ; *Lysidice ninetta*, *Potamilla reniformis* et *Dasychone bombyx* (4).

TABLEAU 3

Répartition verticale et horizontale des espèces pilotes.
Les valeurs du coefficient D x P sont signalées entre parenthèses.

Zone des lithoclasses.....			III		II - I
Niveaux algaux (Davy de Virville, 1940)	Etagement bionomique (Pérès, 1967)		Prédateurs	Microphages	Filtreurs
<i>Pelvetia canaliculata</i> <i>Fucus spiralis</i>	Horizon supérieur	Médiolittoral	<i>Syllis amica</i> (99) <i>Perinereis marionii</i> (225) <i>Eulalia viridis</i> (75)		<i>Dexiospira pagens-techeri</i> (n)
<i>Fucus vesiculosus</i> <i>Ascophyllum nodosum</i>	Horizon inférieur		<i>Eulalia viridis</i> (57)	<i>Cirratulus irratus</i> (85) <i>Terebella lapidaria</i> (59)	<i>Dexiospira pagens-techeri</i> (n)
<i>Fucus serratus</i>	Infralittoral			<i>Terebella lapidaria</i> (101)	<i>Dexiospira pagens-techeri</i> <i>Dexiospira corrugata</i> <i>Spirorbis borealis</i> (n)
Laminaires	Infralittoral		Fond <i>Lysidice ninetta</i> (82)		Entrée <i>Potamilla reniformis</i> (39) <i>Dasychone bombyx</i> (33)

Place des Polychètes dans la chaîne trophique

Le fonctionnement de tout écosystème s'appuie sur l'utilisation de l'énergie solaire par l'intermédiaire des producteurs primaires. L'obscurité régnant dans les lithoclasses les rend totalement dépendantes, d'un point de vue trophique, du milieu extérieur. L'eau de mer pallie, en effet, la carence en producteurs primaires par l'apport d'éléments planctoniques, de débris végétaux ou animaux et de matière organique en suspension. La reconstitution générale de la chaîne trophique lithoclasique, à partir de cet apport exogène, est schématisée dans la figure 6. Les Polychètes participent, dans une large mesure, aux principaux maillons de cette chaîne. Les filtreurs, les microphages et les psammivores contribuent, en outre, dans le cadre de l'évolution générale des fissures (Morton, op. cit.), à leur colmatage, à l'enrichissement en matière organique, à l'augmentation du taux de réduction des sédiments, permettant alors l'implantation d'espèces nouvelles. On tend vers un état d'équilibre biocénotique.

Il serait intéressant, pour une meilleure compréhension des liens trophiques entre les espèces de la biocénose, de connaître le rôle exact des prédateurs annéliens. Malheureusement, aucune donnée ne

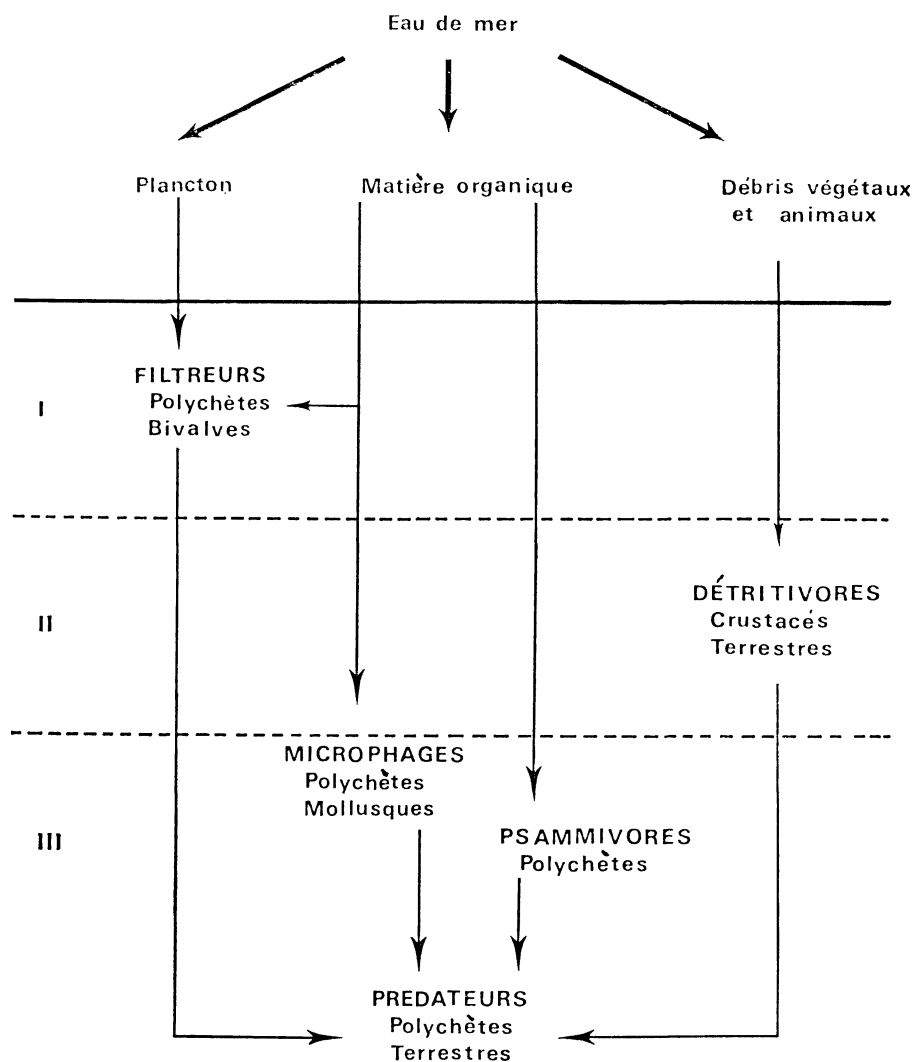


FIG. 6

Schéma de la chaîne trophique au sein d'une lithoclase.

nous est connue sur leurs régimes alimentaires en milieu naturel. Au laboratoire, les expériences de Michel (1970), qui nourrit les *Eulalia viridis* avec des *Mytilus edulis* ouvertes et des *Carcinus maenas* à plastron céphalo-thoracique découpé, suggèrent qu'elles pourraient se nourrir en lithoclase d'animaux affaiblis, blessés ou morts récemment.

Variations saisonnières et reproduction

L'analyse des récoltes bimensuelles échelonnées sur une année, reflète une stabilité aussi bien qualitative que quantitative de la composition des peuplements. La pauvreté en formes juvéniles des espèces « lithoclasicoles » est peut être imputable à notre mode de prélèvement. De toute manière, elle pose le problème de l'implantation des Polychètes dans les fissures. L'absence de données sur la biologie de la reproduction de ces espèces autorise deux hypothèses : cycle avec phase pélagique et colonisation par le jeune stade benthique ou développement complet au sein de la lithoclase, en l'absence de phase pélagique, ce qui paraît plus probable.

Olive (1970), un des rares auteurs à avoir étudié la reproduction et la dynamique au niveau d'une population de *Cirratulus cirratus* récoltée dans les fissures du Northumberland, n'a pas abordé ce point particulier.

CONCLUSION

Les lithoclases intertidales qui n'auraient pu être qu'un refuge, pendant l'émersion, à une faune annélidienne épigée, sont en fait des biotopes très particuliers dont le peuplement est tout à fait original ; certaines espèces sont étroitement lithoclasiques : par exemple *Perinereis marionii* n'est qu'exceptionnellement récolté sur les substrats durs, alors que *Perinereis cultrifera* ne pénètre que très rarement dans les lithoclases. De plus, ces lithoclases permettent l'installation de plusieurs espèces dans l'horizon supérieur du médiolittoral et, à tous les niveaux, présentent une plus grande diversité spécifique que les strates épigées correspondantes.

Malgré une apparence d'hétérogénéité du biotope, nous avons dégagé, par des tests statistiques, des peuplements annéliens distribués verticalement selon un gradient correspondant aux différentes zones de végétation, en liaison avec le degré d'émersion.

Quel que soit le niveau considéré, la place des Polychètes dans le schéma fonctionnel de la lithoclase reste fondamentalement la même. Seules, des données sur la biologie de la reproduction et l'éthologie alimentaire des principales espèces lithoclasicoles permettront de préciser le rôle de chacune d'elles, d'une part dans la chaîne trophique, d'autre part dans l'évolution de ce microbiotope.

Liste des espèces rencontrées

<i>Lepidonotus squamatus</i> (Linné)	<i>Keferstenia cirrata</i> (Keferstein)
<i>Harmothoe lunulata</i> (Delle Chiaje)	<i>Syllis amica</i> Quatrefages
<i>Lagisca extenuata</i> (Grube)	<i>Syllis gracilis</i> Grube
<i>Polynoe scolopendrina</i> Savigny	<i>Syllis atlantica</i> Cognetti 1960
<i>Eulalia viridis</i> (Müller)	<i>Syllis (Typosyllis) armillaris</i> Malmgren
<i>Eulalia punctifera</i> Grube	<i>Trypanosyllis coeliaca</i> Claparède
<i>Eulalia (Pterocirrus) limbata</i> Claparède	<i>Nereis pelagica</i> Linné

<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube)	<i>Arenicola grubii</i> Claparède
<i>Perinereis marionii</i> (Audouin et Milne-Edwards)	<i>Branchiomaldane vicenti</i> Langerhans
<i>Eunice harassii</i> Audouin et Milne-Edwards	<i>Nicomache trispinata</i> Arwidsson
<i>Marphysa sanguinea</i> (Montagu)	<i>Sabellaria spinulosa</i> (Leuckart)
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin et Milne-Edwards	<i>Amphitrite gracilis</i> (Grube)
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube)	<i>Terebella lapidaria</i> (Kahler)
<i>Lumbriconereis latreillii</i> Audouin et Milne-Edwards	<i>Polymnia nebulosa</i> (Montagu)
<i>Arabella iricolor</i> (Montagu)	<i>Polycirrus</i> sp.
<i>Scolecopsis fuliginosa</i> (Claparède)	<i>Potamilla reniformis</i> (O.F. Müller)
<i>Aonides oxycephala</i> (Sars)	<i>Potamilla torelli</i> Malmgren
<i>Polydora caeca</i> (Oersted)	<i>Dasychone bombyx</i> (Dalyell)
<i>Polydora flava</i> Claparède	<i>Dasychone lucullana</i> (Delle Chiaje)
<i>Audouinia tentaculata</i> (Montagu)	<i>Myxicola aesthetica</i> (Claparède)
<i>Cirratulus cirratus</i> (O.F. Müller)	<i>Potamoceros triqueter</i> Linné
<i>Tharyx marioni</i> (de Saint Joseph)	<i>Potamoceros lamarcki</i> (Quatrefages)
	<i>Dexiospira pagenstecheri</i> (Quatrefages)
	<i>Dexiospira corrugata</i> (Montagu)
	<i>Spirorbis (Laeospira) borealis</i> Daudin

Summary

Ecology of Polychaetous annelida of intertidal crevices.

Forty seven species of Polychaetous Annelida have been observed during a study stretched over one year. According to statistical analysis it is possible to recognize four biocenosis between to characteristic levels. Crevices's biocenosis are qualitatively and quantitatively different from biocenosis living at the surface of the substratum. The spatial distribution of the species is closely correlated with their position in the food-chain and their function in the dynamic of the crevices.

Zusammenfassung

Oekologie von polychaeten Anneliden der Stein-spalten.

Während einer jähriger Arbeit wurden vier und vierzig Species von polychaeten Anneliden gefunden. Nach statistischen Analysen ist es möglich vier Biocoenosen zwischen zwei charakteristischen wagerechten Flächen zu erkennen.

Die Biocoenosen von den Stein-spalten sind verschieden von den Biocoenosen, die genau auf dem Bodenleben. Die verteilung der Arten ist in strenger Verbindung mit ihren Stelle in der Nahrungs-kette und ihren Funktion in dem « Dynamis » von den Stein-spalten.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLAIN, J.Y., DO CHI, LAM HOAI, OLLIVIER, M. TH., et RETIÈRE, CH., 1971. — Les peuplements benthiques du secteur oriental de la Baie de Saint-Brieuc. *Trav. Fac. Sc. Rennes, sér. Biol. halieutique*, 5, pp. 71-120.
- BELLAN, G., 1961. — Contribution à l'étude des Annélides de Luc-sur-Mer. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10^e sér., 2, pp. 87-100.
- BELLAN-SANTINI, D., 1962. — Comparaison sommaire de quelques peuplements rocheux de l'infra-littoral en Manche et en Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, n° 30, 45, pp. 43-75.
- BÉNARD, F., 1960. — La faunule associée à *Lithophyllum incrustans*. Phyl. des cuvettes de la région de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 89-103.
- BERTRAND, H., 1940. — Les Crustacés Malacostracés de la région dinardaise. *Bull. Lab. Mar. Dinard*, 22, 5, p. 33.
- CABIOCH, L., L'HARDY, J.P. et RULLIER, F., 1968. — Inventaire de la Faune marine de Roscoff. Edit. S.B. Roscoff.
- COGNETTI, G., 1961. — Les Syllidiens des côtes de Bretagne. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 291-312.
- DAVY DE VIRVILLE, A., 1940. — Les zones de végétation sur le littoral atlantique, dans « Contribution à l'étude de la répartition actuelle et passée des organismes dans la région néritique ». *Mém. Soc. Biogéogr.*, 7, pp. 205-251.

- FAUVEL, P., 1923. — Faune de France des Annélides Polychètes errantes. *Lechevalier. Paris*, pp. 1-488.
- FAUVEL, P., 1927. — Faune de France des Annélides Polychètes sédentaires. *Lechevalier. Paris*, pp. 1-488.
- GLYNNE-WILLIAMS, J. et HOBARTS, J., 1952. — Studies on the crevice fauna of a selected shore in Anglesey. *Proc. Zool. Soc. London*, 122, pp. 797-824.
- GRUET, Y., 1970. — Morphologie, croissance et faune associée des « récifs d'Hermelles (*Sabellaria alveolata*, Linné) à la Bernerie-en-Retz (Loire-Atlantique). Thèse 3^e cycle. Marseille.
- KENSLER, C.B., 1964 a. — The crevice habitat on Anglesey: North Wales in "The effects of the severe winter of 1962-1963 on marine life in Britain". Ed., D.J. Crisp. *Journ. Animal Ecol.*, 33, pp. 200-202.
- KENSLER, C.B., 1964 b. — The crevice habitat in Western Norway. *Sarsia Norv.*, 17, pp. 21-32.
- KENSLER, C.B., 1965 a. — The mediterranean crevice habitat. *Vie et Milieu*, 15, pp. 947-977.
- KENSLER, C.B., 1965 b. — Zonation of the crevice fauna. *Rep. Challenger. Soc.*, 3, pp. 24-25.
- KENSLER, C.B., 1965 c. — Distribution of crevice species along the iberian Peninsula and northwest Africa. *Vie et Milieu*, 16, pp. 851-887.
- KENSLER, C.B. et CRISP, D.J., 1965. — The colonisation of artificial crevices by marine invertebrates. *J. Anim. Ecol.*, 34, pp. 507-516.
- LEWIS, J.R., 1964. — The ecology of rocky shores. English Universities Press. LTD London.
- L'HARDY, J.P. et QUIÉVREUX, C., 1964. — Observations sur *Spirorbis (Laeospira) inornatus* (Polychète : Serpulidae) et sur la systématique des Spirorbinae. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 287-295.
- MICHEL, C., 1970. — Rôle physiologique de la trompe chez quatre Annélides Polychètes appartenant aux genres : *Eulalia*, *Phyllodoce*, *Glycera* et *Notomastus*. *Cah. Biol. Mar.*, 11, pp. 209-228.
- MORTON, J.E., 1954. — The crevice fauna of the upper intertidal zone at Wembury. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 33, pp. 187-224.
- OCKELMANN, K.W. et VAHL, O., 1970. — On the biology of the Polychète *Glycera alba*, especially its burrowing and feeding. *Ophelia*, 8, pp. 275-294.
- OLIVE, P.J.W., 1970. — Reproduction of a Northumberland population of the Polychaete *Cirratulus cirratus*. *Mar. Biol.*, 5, pp. 259-273.
- PÉRES, J.M., 1967. — Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Rec. Trav. Stat. Mar., Endoume*, 42, pp. 3-115.
- PICARD, J., 1965. — Recherches qualitatives sur les biocénoses des substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. Stat. Mar., Endoume*, 53, pp. 1-160.
- PLYMOUTH MARINE FAUNA, 1957. — Mar. Biol. Ass. U.K. Third Edition.
- RETIÈRE, CH., 1968. — Contribution à l'étude faunistique et écologique des Annélides Polychètes de la région de Dinard. Faciès rocheux de la zone intercotidale. *Bull. Lab. Marit., Dinard, nouv. sér.* 1, pp. 99-108.
- RICHOUX, PH., 1971. — Ecologie Ethologie de la faune des fissures intertidales de la région malouine. Thèse de Spécialité, Lyon, pp. 1-89.
- RICHOUX, PH., 1968. — La faune terrestre des fissures dans la région malouine. *Bull. Lab. Marit. Dinard, nouv. sér.*, 1, pp. 137-138.
- RICHOUX, PH., 1971. — Ecologie Ethologie de la faune des fissures intertidales de la région malouine. *Bull. Lab. Marit. Dinard, nouv. sér.*, 1, (sous presse).
- SAUDRAY, Y. et DEROUET, A., 1961. — Etude bionomique des milieux marins et maritimes de Luc-sur-Mer : II, Le Quéhot : un rocher des bas niveaux à Luc-sur-Mer. *Bull. Soc. Linn., Normandie*, 2, pp. 276-292.
- SAUDRAY, Y. et JUIGNET-JARDIN, M., 1964. — Etude bionomique des milieux marins et maritimes de la région de Luc-sur-Mer : III. La Roche-Mignon : rocher des hauts niveaux à Luc-sur-Mer. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 5, pp. 155-176.
- SORENSEN, T., 1948. — A method of establishing group of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. *Biol. Skt.*, 5, pp. 1-34.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1966. — Ecological methods. Methuen et Co LTD London.
- VAN GANSEN, P., 1963. — Les animaux filtrants. *Bull. Natur. Bel.*, 44, pp. 473-549.
- ZIBROWIUS, E.H., 1968. — Etude morphologique, systématique et écologique des Serpulidae (Annelida Polychaeta) de la région de Marseille. *Rec. Trav. Stat. Mar., Endoume*, 39, pp. 81-253.