

La vase à *Polydora ciliata* (Johnston, 1828), annélide polychète : origine et influence sur la fixation des larves.

Yvan Lagadeuc

Station marine de Wimereux URA CNRS 1363 BP 80, 62930 Wimereux, France

Adresse actuelle : GIROQ, Université de Laval, Québec, Canada G1K7P4

Résumé : L'annélide polychète *Polydora ciliata* présente deux particularités : elle perce la roche et elle recouvre cette roche de "vase" à la fin de l'hiver et au cours du printemps. L'origine de cette vase et son rôle sur le recrutement ont été abordés par un suivi de la hauteur de vase, une étude de la structure démographique et une étude de la colonisation de substrats vierges. Nos observations montrent d'une part que la vase est élaborée par les adultes, d'autre part que les larves se fixent de préférence là où la vase est présente.

Abstract : The annelide *Polydora ciliata* presents two particularities : it is able to perforate the rock and cover it with "mud" during the end of winter and spring-time. The origin of this mud and its relation with recruitment is assessed on the basis of a study of mud level, demography and colonisation of virgin rock. The mud is produced by adults, and the larvae settle preferably on substrates covered with mud.

INTRODUCTION

L'estran boulonnais se caractérise par une alternance de plages sableuses et de platiers rocheux à dominante calcaire. Sur ces derniers se rencontre un peuplement dominé par l'annélide polychète sédentaire *Polydora ciliata* (Johnston, 1828) (Lagadeuc, 1985 ; Kaandorp, 1986). Cette annélide est singulière à deux égards.

Tout d'abord elle a la faculté de perforer les substrats calcaires : roche, coquille de bivalves ou de gastéropodes (Dorsett, 1961 a et b ; Orraghe, 1969 ; Hertwerk, 1971 ; Rasmussen, 1973 ; Meixner, 1981). Les terriers, profonds de 1 à 1,5 cm, sont en forme de U (Dorsett, 1961 b) et ils contribuent à l'érosion du littoral rocheux (Colbeaux com. pers.).

En second lieu, elle élabore de la fin de l'hiver au début de l'été un feutrage d'aspect vaseux constitué par la juxtaposition de tubes qui prolongent les terriers creusés dans la roche et accumulent entre eux des particules argileuses. Ce tapis qui est le "support" de la communauté à *P. ciliata*-*Jassa* sp. (Kaandorp, 1986) est communément appelé "vase à *Polydora*". Cette vase peut atteindre une épaisseur de 50 cm (Daro & Polk, 1973). La présence de cette vase a pour conséquence la disparition d'un grand nombre d'espèces sessiles communément inféodées au milieu rocheux (Kaandorp, 1986). En revanche elle abrite un certain nombre d'espèces des sédiments meubles, telles que les deux annélides, également tubicoles, *Pygospio elegans* (Claparède) et *Fabriciola baltica* (Friedrich) (Lagadeuc, 1985).

Daro & Polk (1973) indiquent, d'après les observations qu'ils ont réalisées sur des substrats vierges, que *P. ciliata* élabore de la vase après la fixation. D'autre part Dorsett (1961 b), bien qu'il ne signale pas d'accumulation de vase dans le secteur qu'il étudie, en raison de l'hydrodynamisme, indique, d'après des observations faites en laboratoire, que les

adultes ont la capacité de construire des tubes au-dessus du sédiment qu'ils occupent. Ces tubes permettent l'accumulation de vase ainsi que nous l'indiquons précédemment. D'autre part Dorsett (1961 a) indique que la présence de vase empêche toute fixation de post-larves. Les observations de ces auteurs montrent que la vase peut être élaborée indifféremment par les post-larves ou les adultes et que lorsque la vase est présente les larves n'ont plus la possibilité de se fixer.

Dans la région de Boulogne-sur-mer la vase envahit les platiers rocheux dès la fin-février ou le début-mars (Brylinski, com.pers.). Cette période correspond globalement à la période de présence des toutes premières larves dans le plancton (Hecq, 1975 ; Lagadeuc, 1985). Toutefois les larves de *P. ciliata* sont présentes dans le plancton jusqu'au mois de juin, dans une telle situation et selon les observations de Dorsett (1961 a), un certain nombre d'entre elles serait donc perdu pour le recrutement, car la présence de vase ne leur permettrait pas de se fixer. Les premières larves présentes sur le site, qui proviennent d'une population située plus au sud (Lagadeuc & Brylinski, 1987), seraient-elles alors les seules à contribuer au maintien de la population de Boulogne-sur-mer ?

D'autre part, l'hypothèse selon laquelle les adultes ont la possibilité de développer le tapis de vase ne doit pas être écartée. Si tel est le cas, le tapis de vase est-il élaboré après la fixation des premières larves ? Lagadeuc & Brylinski (1987) observent un recrutement sur un substrat où les adultes sont présents, ce qui, en respectant les observations de Dorsett (1961 a), semble indiquer que l'élaboration du tapis de vase aurait lieu après le recrutement des premières larves.

Afin de répondre à ces questions dans le cadre du présent article, d'une part, un suivi de la hauteur de vase, et une étude de la structure démographique ont été entrepris sur deux substrats déjà occupés par des adultes, et d'autre part une expérience de colonisation sur substrat vierge a été réalisée.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les observations ont été menées sur sept mois, de décembre 1984 à juin 1985. Nous avons retenu pour notre étude un platier rocheux, découvert à marée basse, situé à proximité de Wimereux (Fig. 1). La population est bien représentée et la vase est présente en abondance (Kaandorp, 1986). Ce platier comprend deux types de substrats : un socle de calcaire (RI), supportant des blocs de calcaire gréseux (RII). Les blocs RII, d'un accès plus facile, furent choisis pour le suivi de la colonisation d'un substrat vierge.

Hauteur de vase

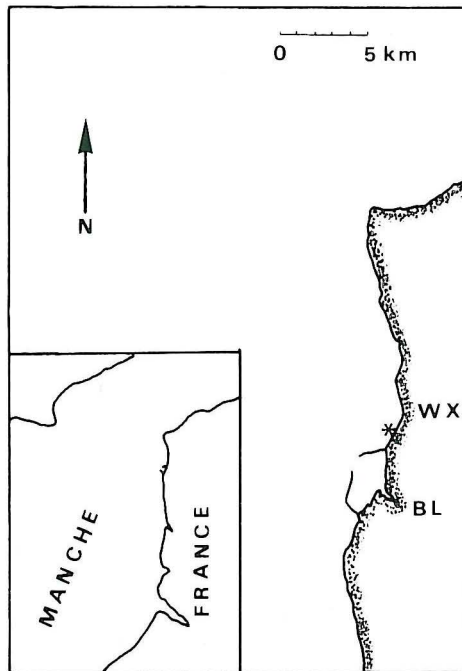
La hauteur de vase fut estimée par la moyenne des mesures obtenues à l'aide d'une règle enfoncée perpendiculairement à la roche en 10 points d'une surface d'un décimètre carré. L'observation était réalisée toutes les deux semaines en deux stations, l'une sur RI et

l'autre sur RII, à un même niveau bathymétrique (2,60 m au-dessus du zéro des cartes marines).

Étude démographique

Des prélèvements furent réalisés simultanément sur les deux roches tous les quinze jours, à proximité des stations d'observation de la vase. En raison de la localisation de *P. ciliata* dans des terriers, chaque prélèvement fut réalisé par bris d'une fraction de substrat, les individus présents étant ensuite extraits de leur terrier par immersion du fragment de roche dans une solution de phénol à 0,025 % pendant 72 heures. Dorsett (1961 a) préconise l'emploi d'une solution de phénol à 0,5 % pendant une à deux heures, mais ce procédé est apparu trop corrosif.

Comme l'ont fait Dorsett (1961 a) et Gudmundsson (1985) le critère de tailles retenu est le nombre de segments.



BL : Boulogne sur Mer

WX : Wimereux

* : Site de prélèvements

Fig. 1 : Situation géographique de l'étude.

Colonisation d'un substrat vierge

Cette expérience a été réalisée sur un substrat naturel afin de ne pas faire intervenir un changement de qualité minéralogique lors du processus de recolonisation. Un bloc de substrat RII fut débité en plaques de 10 cm de côté sur 3 à 4 cm d'épaisseur. Trois châssis pouvant contenir un total de 21 plaques furent fixés à même le platier, au voisinage du lieu choisi pour les autres observations.

Les 11 premières plaques relevées, dites "première série" (n° 1 à 11), furent mises en place le 22 février. A partir de début avril, en raison des premières fixations de balanes, l'une de ces plaques était retirée tous les 8 ou 15 jours pour dénombrement au laboratoire des *P. ciliata* et des autres espèces présentes. Le dénombrement était effectué sous loupe binoculaire, sur 20 surfaces de 1,3 cm choisies au hasard, afin de définir la variabilité ponctuelle.

Par ailleurs, chaque plaque de la première série, après son retrait, fut remplacée par une plaque vierge (n° 1' à 7'). Les plaques de cette "deuxième série" furent remises en place après chaque dénombrement effectué au laboratoire comme indiqué précédemment.

Un tel plan d'échantillonnage, récapitulé à la figure 2, a permis de suivre l'évolution de la colonisation à partir de différentes dates.

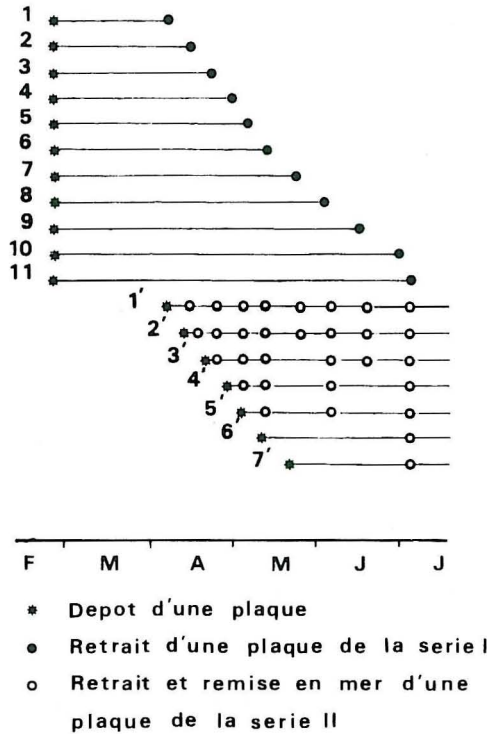


Fig. 2 : Plan d'échantillonnage du substrat vierge.

RÉSULTATS

Hauteur de vase

La vase est apparue à la fin de février pour disparaître à la fin de l'été (Fig. 3), avec une épaisseur maximale plus importante sur RII que sur RI (respectivement $1,6 \text{ cm} \pm 0,6$ et $0,7 \text{ cm} \pm 0,4$). Sur RII on note toutefois un minimum à la mi-mai, correspondant à un arrachement de la vase sur la totalité de la surface de la roche sous l'effet des vagues, alors que son épaisseur était devenue trop importante. Cet arrachement n'a pas été simultané sur l'ensemble du platier. Il a débuté en avril mais n'a affecté notre point de mesure qu'à la moitié du mois de mai.

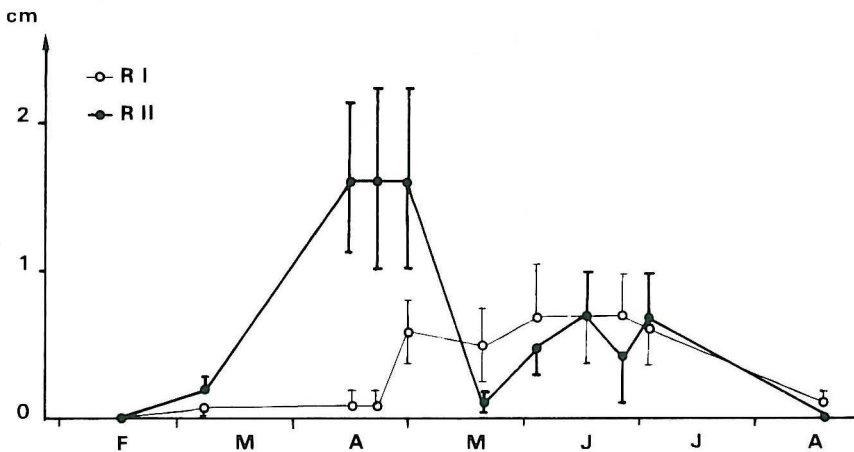


Fig. 3 : Évolution des hauteurs de vase sur RI et RII.

Étude démographique : mise en évidence du recrutement

A la figure 4 nous observons un accroissement des abondances de *P. ciliata* à partir du mois de mars. L'abondance est maximale début mai sur les deux types de substrat : 23 individus par cm sur RI et 11 sur RII. Cependant, on note que ces abondances passent par un minimum début mars sur RI et mi-avril sur RII, ceci est à rapprocher de l'arrachement de la vase mentionné plus haut.

La structure démographique a essentiellement été étudiée sur RII (Fig. 5). Le 20 mars, sur les deux types de roche apparaissent des individus dont la taille comprise entre 17 et 19 segments (Fig 5f et 6d), correspond à celle des larves au moment de la fixation (Wilson,

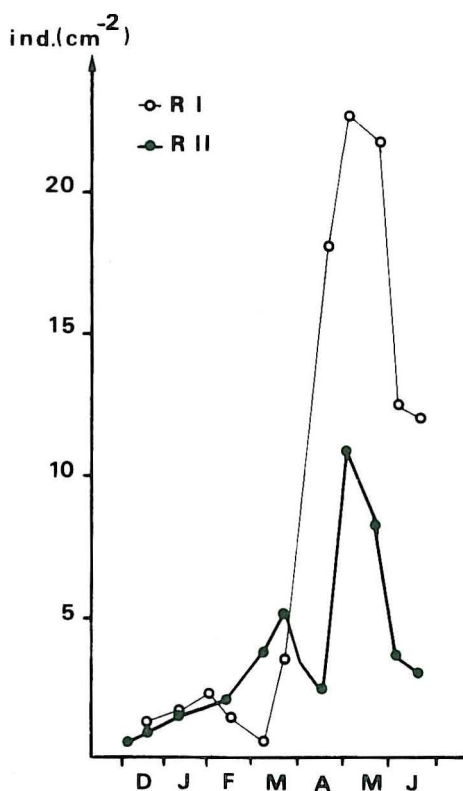


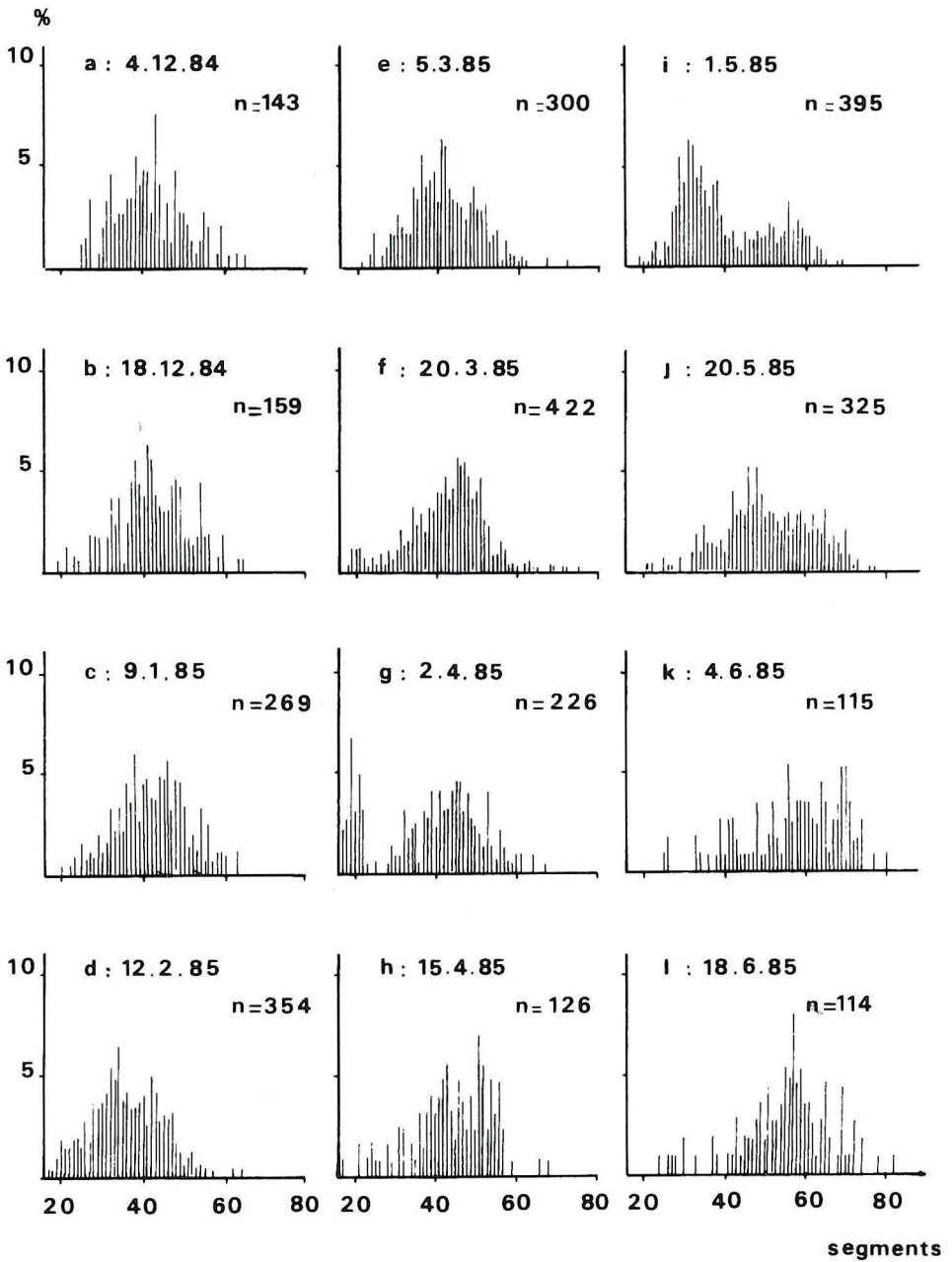
Fig. 4 : Évolution de l'abondance de *Polydora ciliata* sur les substrats RI et RII.

1928 ; Dorsett, 1961 a ; Gudmundsson, 1985). Ces individus marquent le début du recrutement qui se poursuit jusqu'en avril (Fig. 5g et 6e). Cependant sur RII le 15 avril (Fig. 5h) la fraction recrutée est pratiquement absente. L'instabilité de la vase, décrite précédemment, n'affecte semble-t-il que les individus les plus jeunes, car ils sont probablement établis dans l'épaisseur du dépôt exclusivement.

D'autre part, entre le début des prélèvements et le mois de février, se produit un déplacement du mode de la distribution des tailles vers des valeurs inférieures (Fig. 5c et 5d). Simultanément de nombreux individus présentaient une régénération pygidiale indiquant que la population est soumise à une prédation (Woodin, 1982 et 1984 ; Zajac, 1985). Une telle augmentation de la prédation peut être due soit à une augmentation du nombre de prédateurs, soit au fait que les individus ne sont plus correctement protégés dans leur tube, dans le cas présent leur terrier.

Colonisation du substrat vierge

Les plaques n'ont pas été colonisées par *P. ciliata*, seules de rares fixations purent être observées : un individu sur la plaque 4 (relevée le 26.4.85), sept sur la plaque 5 (2.5.85),

Fig. 5 : Distribution des tailles de *Polydora ciliata* sur le substrat RII.

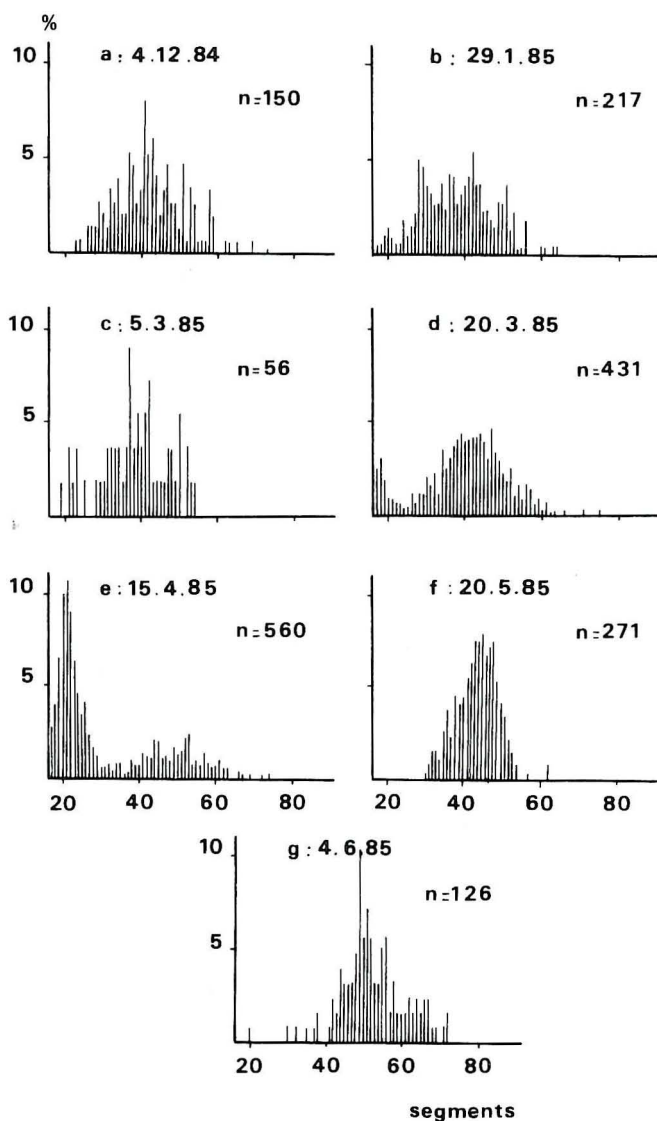


Fig. 6 : Distribution des tailles de *Polydora ciliata* sur le substrat RI.

cinq sur la plaque 7 (20.5.85), trois sur la plaque 8 (31.5.85), et deux sur les plaques 10 (26.6.85) et 11 (2.7.85).

En revanche, les plaques furent très bien colonisées par *Balanus balanoides* (Linné) entre fin mars et début mai (Fig. 7). Une densité maximale d'environ 30 individus par 1,3 cm est atteinte sur toutes les plaques déposées jusqu'à mi-avril. Au-delà, le recrutement devient plus faible, pour cesser totalement dans la première moitié du mois de mai. En effet, les plaques 5' et 6' n'ont que faiblement été colonisées, et aucune larve de balane ne s'est fixée sur la plaque 7'.

La croissance des balanes aboutit très rapidement à un recouvrement total du substrat offert à la colonisation. A partir de la fin mai, des zones de deux à trois centimètres de diamètre se détachent du fait de la pression exercée entre les individus. C'est ce processus qui est responsable de la diminution d'abondance.

Quelques autres espèces se sont fixées en faible densité sur les plaques : *Fabriciola balthica* et *Pygospio elegans* (également rencontrées au sein de la vase) et *Mytilus edulis* (Linné).

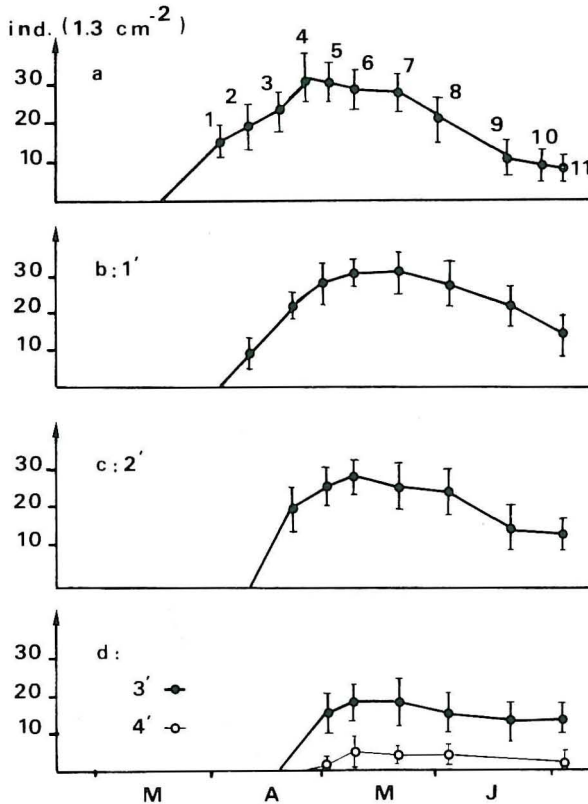


Fig. 7 : Évolution de l'abondance de *Balanus balanoides* sur (a) les plaques de la série I et (b, c et d) de la série II.

DISCUSSION

Deux points importants ressortent de ces observations ; l'une concerne la période d'apparition de la couche de vase, l'autre le rôle de cette vase sur le recrutement. Le

premier dépôt est dû aux adultes et non aux postlarves. En effet, les premières recrues sont observées fin mars alors que la vase est déjà présente.

Les causes de cette élaboration d'un tapis vaseux, provoquée par le développement de tube muqueux prolongeant les galeries creusées dans la roche (les terriers), semblent être à rapprocher de la prédation. En effet, juste avant que nous n'observions le début de l'envasement, un grand nombre d'individus présentait une prédation partielle du pygidium, ce qui se traduisait par une diminution du nombre moyen de segments. Zajac (1985) indique que les spionidae sont régulièrement soumis à une telle prédation, et l'un des moyens dont dispose l'animal pour limiter celle-ci est l'élaboration d'un tube protecteur. Dans le cas présent, le tube protecteur de *P. ciliata* est constitué par son terrier, cependant par la suite, lorsque l'individu croît ce terrier devient trop petit, les individus seraient alors soumis à une prédation plus intense, et le moyen le plus simple permettant de limiter cette prédation semble être l'élaboration d'un tube en prolongement du terrier et non un accroissement de la profondeur du terrier.

En ce qui concerne l'influence du dépôt de vase sur le recrutement, à la différence de Dorsett (1961 a), les présentes observations prouvent qu'il ne perturbe pas le recrutement puisqu'il précède l'arrivée des larves. La vase paraît même la favoriser puisque les larves ne se sont pas fixées sur les plaques vierges. Bhaud (1990) indique que les caractéristiques sédimentaires nécessaires à l'établissement des larves diffèrent parfois de celles nécessaires à la vie des adultes ainsi qu'il l'observe chez l'annélide *Eupolyornia nebulosa*. Il pourrait en être de même pour *P. ciliata* : les larves se fixeraient sur un substrat meuble (elles trouveraient dans la vase le matériau adéquat à l'élaboration d'un tube), et la perforation de la roche ne commencerait qu'ultérieurement (environ 4 semaines sont nécessaires à l'élaboration du terrier ainsi que Zottoli & Carriker (1974) l'ont observé chez *Polydora websteri*). Toutefois, si la présence de vase est nécessaire au recrutement, la question d'une première colonisation reste posée, et l'absence de colonisation des substrats vierges par les larves demeure sans explication dans le cas de *P. ciliata*, car une telle colonisation a déjà été observée par ailleurs (Daro & Polk, 1973 ; Christie & Green, 1982 ; Green, 1983).

L'un des facteurs pouvant expliquer cette absence de colonisation, serait l'absence d'établissement d'une flore bactérienne sur les substrats vierges avant le début du recrutement de *P. ciliata* sur le site (Scheltema, 1974). Toutefois il semble que ce temps d'immersion préalable soit suffisamment long dans le cas présent car les substrats étaient immergés depuis environ un mois lorsque les premières recrues ont été observées, alors que Daro & Polk (1973) observent une fixation de larves une semaine après l'immersion de leurs substrats vierges.

La différence entre ces observations et celles des auteurs précédents dépend probablement des conditions du milieu. D'une part la population étudiée ici se situe en zone intertidale, l'exondation devant alors être supportée par les juvéniles à une période sensible de leur vie. La vase pourrait leur assurer un taux d'humidité élevé pendant la basse mer.

D'autre part, la localisation des substrats vierges au milieu de la population d'adultes a également pu modifier le résultat de la colonisation. Les adultes, par leur simple présence à proximité, rendent peut-être les substrats vierges beaucoup moins attractifs pour les larves,

comme cela a déjà été observé pour d'autres espèces de polychète (Scheltema *et al.* 1981 ; Jensen & Morse, 1984).

Enfin, dans cette étude les larves de balanes et de *P. ciliata* se fixent au même moment, ce qui laisse supposer, mais cela doit être vérifié, que les larves de ces deux espèces peuvent être en compétition pour l'espace disponible.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier J.-M. Brylinski et Ch. Retière pour leurs critiques et suggestions.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BHAUD, M., 1990. Conditions d'établissement des larves de *Eupolyornia nebulosa* : Acquis expérimentaux et observations en milieu naturel ; Utilité d'une confrontation. *Océanis*, 16 (3) : 181-189.
- CHRISTIE, H. & N.W. GREEN, 1982. Changes in the sublittoral hard bottom benthos after a large reduction in pulp mill waste to Iddefjord, Norway, Sweden. *Neth. J. Sea Res.*, 16 : 474-482.
- DARO, M.H. & P. POLK, 1973. The autecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast. *Neth. J. Sea Res.*, 6 (1-2) : 130-140.
- DORSETT, D.A., 1961. The reproduction and maintenance of *Polydora ciliata* (Johnst.) at Whitstable. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 41 : 383-396.
- DORSETT, D.A., 1961. The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.). Tube-building and burrowing. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 41 : 577-590.
- GREEN, N.W., 1983. Key colonization strategies in a pollution-perturbed environment. *Oceanol. Acta.*, n° Sp : 93-97.
- GUDEMUNDSSON, H., 1985. Life history patterns of polychaete species of the family spionidae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 65 : 93-111.
- HECO, J.H., 1975. Cycle annuel du zooplancton à Boulogne-sur-mer (Pas-de-Calais) 1970-1971. I. Le méroplankton ses variations saisonnières. *Bull. Soc. roy. Sci. Liège*, 5-6 : 477-485.
- HERTWERK, G., 1971. *Polydora ciliata* auf lebenden Herzmuscheln. *Nat. Mus. Frankf.*, 101(11) : 458-466.
- JENSEN, R.A. & D.E. MORSE, 1984. Intraspecific facilitation of larval recruitment : gregarious settlement of the polychaete *Phragmatopoma californica* (Fewkes). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 83 : 107-126.
- KAANDORP, J.A., 1986. Rocky substrate communities of the infralittoral fringe of the Boulonnais coast, NW France : a quantitative survey. *Mar. Biol.*, 92 : 255-265.
- LAGADEC, 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.
- LAGADEC, Y. & J.M. BRYLINSKI, 1987. Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide, Polychète) sur le littoral boulonnais. *Cah. Biol. mar.*, 28 : 537-550.
- ORRHAGE, L., 1969. On the shell growth of *Littorina littorea* (Linné) (Prosobranchia, Gasteropoda) and the occurrence of *Polydora ciliata* (Johnston) (Polychaete, Sedentaria). *Zool. Bidrag. Uppsala. Bd.*, 38 : 137-153.
- RASMUSSEN, E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11 : 1-507.
- SCHELTEMA, R.S., 1974. Biological interaction determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, 10 : 263-296.
- SCHELTEMA, R.S., I.P. WILLIAMS, M.A. SHAW & C. LOUDON, 1981. Gregarious settlement by the larvae of *Hydroides dianthus* (Polychaeta : Serpulidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5 : 69-74.
- WILSON, D.P., 1928. The larvae of *Polydora ciliata* (Johnston) and *Polydora hoplura* Claparède. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 15 : 567-603.
- WOODIN, S.A., 1982. Browsing important in marine sedimentary environment ? Spionid Polychaeta examples. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 60 : 35-46.

- WOODIN, S.A., 1984. Effects of browsing predators : activity changes in infauna following tissue loss. *Biol. Bull.*, 166 : 558-573.
- ZAJAC, R.N., 1985. The effect of sublethal predation on reproduction in the spionid polychaete *Polydora ligni* Webster. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 88 : 1-19.
- ZOTTOLI, R.A. & M.R. CARRIKER, 1974. Burrow morphology, tube formation, and microarchitecture of shell dissolution by the Spionid Polychaete *Polydora websteri*. *Mar. Biol.*, 27 : 307-316.