

Dynamique d'une population de *Perinereis cultrifera* (Grübe) de la côte nord Bretagne.

P. Scaps^{*(1)}, Ch. Retière*, G. Desrosiers** et G. Miron**

*Laboratoire Maritime, Museum National d'Histoire Naturelle,
17, avenue George V, BP 28, 35801 Dinard, France

**Centre d'Océanographie de Rimouski, Département d'Océanographie,
Université du Québec à Rimouski, 310, allée des Ursulines,
Rimouski (Québec), Canada G5L 3A1

Résumé : Sur la côte nord Bretagne, la durée de vie de *Perinereis cultrifera* est généralement de trois ans, quelques individus pouvant encore se reproduire lors de la quatrième année. La reproduction a lieu à l'état épiteque fin mars-début avril. La croissance est d'abord segmentaire puis devient pondérale au cours de la seconde année durant laquelle la différenciation sexuelle s'amorce en décembre pour les femelles et en février-mars pour les mâles. La troisième année est surtout marquée par les phénomènes liés à la reproduction ; en mars, les individus sont parfaitement épiteques : les femelles et les mâles, respectivement vertes et blancs, peuvent contenir jusqu'à 130 000 ovocytes et 16,3 milliards de spermatozoïdes.

Au cours de leur croissance, de nombreux individus migrent du haut vers le bas de la zone à *Fucus serratus* occupant une strate sédimentaire de plus en plus épaisse ; au moment de la reproduction, ils effectuent par essaimage une migration en sens opposé.

La comparaison de ces données avec celles obtenues par d'autres auteurs en différents points de l'aire de distribution de *Perinereis cultrifera* illustre la forte plasticité de la reproduction et la très grande variabilité de la croissance en milieu naturel.

Abstract : On the north coast of Brittany, *Perinereis cultrifera* has a 3-years life cycle. Some individuals, however may reproduce in their fourth year. Reproduction (with epitoke stages) takes place in late March or early April. Growth, initially segmentary, becomes ponderal in the second year of life. Sexual differentiation, which is also noticed in that time, starts in December for females or February-March for males. The third year is highlighted by processes related to reproduction ; in March, individuals are completely epitoke : females and males are respectively emerald green and white and may contain up to 130 000 oocytes and 16,3 billions of spermatozoa.

While growing, many individuals migrate from the upper to the lower level of the *Fucus serratus* zone occupying a thickening sedimentary stratum ; in reproduction period, individuals execute a swarming migration in the opposite direction.

Comparison between our data and those obtained from other studies in different sites of *Perinereis cultrifera*'s distribution illustrate a high plasticity in regard to reproduction and a high growth variability within the natural habitat.

INTRODUCTION

Les données de la littérature concernant la distribution de *Perinereis cultrifera* (Grübe) et la nature des biotopes qu'elle occupe, révèlent que cette espèce est très commune en France sur les côtes de la Manche, de l'océan Atlantique et de la Méditerranée. En Atlantique (Boisseau, 1962 ; Cazaux, 1965) et en Manche (Allen & Todd, 1900 ; Herpin, 1925 ; Durchon, 1951 ; Cabioch *et al.*, 1968), elle vit dans les cavités et les fissures de

(1) Adresse actuelle : Centre d'océanographie de Rimouski, Université du Québec - 310, allée des Ursulines Rimouski (Québec) - Canada G5L 3A1.

roches ou sous les pierres de la zone intertidale, depuis la ceinture à *Pelvetia canaliculata* jusqu'à celle à *Laminaria* sp., avec une densité maximale au niveau de la zone à *Fucus* ; elle est également rencontrée dans la vase à *Zostera*. Toutefois, dans la région de Roscoff, Cabioch *et al.* (1968) signalent sa présence en domaine subtidal, notamment parmi les *Rhodophyceae* et les *Lithotamnium*.

Du point de vue biologique, *Perinereis cultrifera*, espèce gonochorique se reproduirait à l'état atoque ou épitoque selon la localisation géographique des populations. En Manche, les travaux de Fauvel (1916) et de Herpin (1925) à Cherbourg et de Durchon (1951) à Luc-sur-mer ne s'appuyaient que sur des observations ponctuelles et discontinues d'un petit nombre d'individus ; selon ces auteurs, l'espèce qui s'y reproduit à l'état épitoque a une durée de vie de trois ans. Sur la base d'un suivi annuel d'une population arcachonnaise, Cazaux (1965) arrive aux mêmes conclusions. Pendant longtemps, grâce aux travaux de Pérès et Rancurel (1948), Durchon (1957) et Marcel (1962) on a pensé que la reproduction de *Perinereis cultrifera* en Méditerranée était de type polytélique et s'effectuait sous la forme atoque. A Alger, Marcel (1962) précise que la reproduction peut avoir lieu toute l'année mais qu'elle est plus active de juillet à novembre, la durée de vie n'excédant pas deux ans. Sur la base de ces constatations relatives aux deux modes de reproduction, Marcel (1962) a proposé de scinder l'espèce en deux races physiologiques. Or, les travaux plus récents de Zghal et Ben Amor (1986 et 1989) ont montré qu'à Salammbô près de Tunis, *Perinereis cultrifera* se reproduit exclusivement par épitoque. Selon Durchon (1955) le polymorphisme observé pourrait avoir deux origines, soit externe (température, alimentation) soit interne (génétique ou humorale).

Devant des résultats aussi disparates on est amené à poser le problème de la validité de cette espèce, de l'existence de "races" physiologiques ou pour le moins du contrôle de sa biologie par des facteurs abiotiques, climatiques et (ou) édaphiques locaux. Avec pour finalité de tester la dernière hypothèse nous avons effectué, sur un an, le suivi d'une population dense de *Perinereis cultrifera* de la côte nord Bretagne, à proximité de l'entrée de la Manche.

A partir d'observations en milieu naturel, le présent travail a pour objectif de définir les paramètres classiquement utilisés dans toute étude moderne de la dynamique d'une population (en insistant sur l'évaluation de la fécondité des géniteurs) et de caractériser la phase benthique du cycle de vie de l'espèce. Ces données capitales dans une perspective d'élevage, seront confrontées à celles anciennes et extrêmement fragmentaires existant sur cette espèce en différents points de son aire de répartition géographique afin d'estimer le degré de plasticité de la reproduction, la variabilité de la croissance et de la longévité et aussi d'isoler le (ou les) facteur(s) abiotique(s) dont la maîtrise laisserait espérer le contrôle de la régulation des populations en conditions expérimentales.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les annélides polychètes furent récoltées à la pointe de Corn Ar Gazel (30 km au nord-ouest de Brest) dans des sédiments grossiers hétérogènes de la zone à *Fucus serratus*

(Fig. 1). Cette pointe orientée plein nord est située à proximité de l'embouchure de l'Aber-Benoît. Le substrat, de nature granitique, passe progressivement d'une falaise faillée et fracturée à un éboulis de gros puis de petits blocs remplacé vers le large par du sable moyen propre. Les blocs sont ennoyés dans des sédiments grossiers hétérogènes et reposent sur la roche mère de nature granitique. Lors des marées de vive eau, l'eau atteint le pied de la falaise (HMVEM) et se retire sur le sable moyen propre (BMVEM), cette variation correspond à un marnage d'environ 5 mètres. Les vers vivent sous les blocs couverts de *Fucacées* dans des gouttières ou des galeries dont les orifices sont particulièrement visibles au contact des sédiments et des substrats durs. D'avril 1990 à avril 1991 des relevés mensuels ont été effectués à l'exception du mois de septembre. Lors de chaque récolte, les individus recueillis ont été fixés dans du formol à 8 %.

Étant donné la difficulté à récupérer des individus entiers sur le terrain (les vers s'enfoncent rapidement dans le sédiment et nombre d'entre eux sont sectionnés), la relation entre la largeur du 3^e segment et le poids frais essuyé a été déterminée :

$$\text{Pfe} = 1,1 \times \text{Largeur} - 3,5$$

$$r = 0,93 \quad n = 21$$

Sur les individus entiers le poids frais essuyé et la longueur ont été mesurés et les sétigères dénombrés. Les vers ont été pesés individuellement au dixième de mg après séchage sur papier filtre. Sur l'ensemble des individus, le sexe a été déterminé et l'état de la

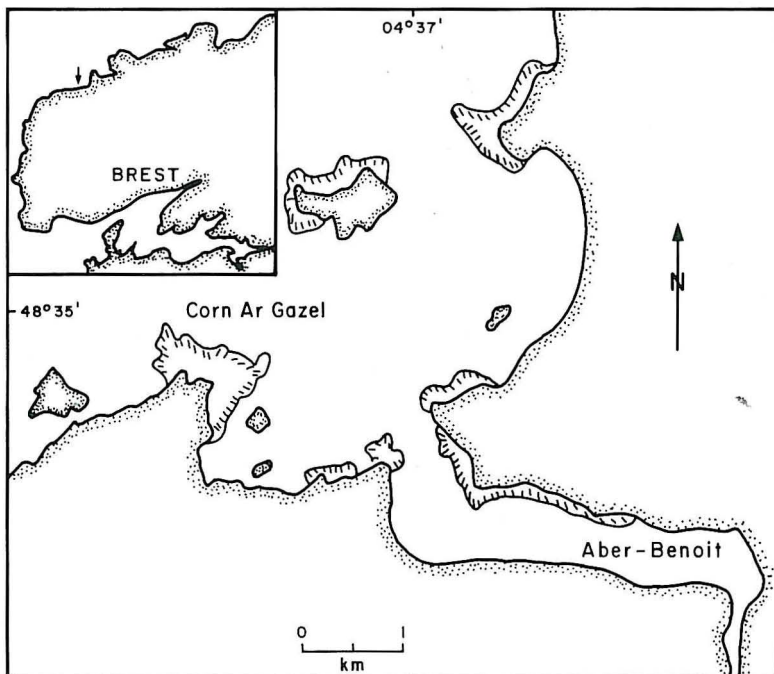


Fig. 1 : Localisation du site d'échantillonnage de *Perinereis cultrifera* sur la côte nord Bretagne.

maturité apprécié. L'examen microscopique du contenu coelomique a permis de reconnaître les mâles, les femelles et les individus sexuellement indifférenciés. Les diamètres de 30 ovocytes ont été mesurés sur toutes les femelles. L'état d'épitoquie a été estimé à partir de l'observation au microscope de parapodes prélevés dans les régions moyennes et terminales. Les quatre stades décrits par Bauchot-Boutin et Bobin (1954) : stade I (atoque), stades II et III (stades intermédiaires), stade IV (épitoquie parfaite) ont été distingués. Afin d'étudier la structure dimensionnelle de la population, nous avons retenu comme critère de taille le poids frais essuyé. La fécondité potentielle des mâles et des femelles a été évaluée par comptage de gamètes. Les produits génitaux récupérés dans une fiole de 100 ml contenant de l'eau de mer, après incision longitudinale du corps de l'animal, ont été dénombrés sur trois sous-échantillons après homogénéisation par brassage. Le volume de ces derniers était de 2 ml pour les femelles. Le comptage des spermatozoïdes a été effectué à l'aide d'une cellule de Malassez.

Un test G fut utilisé afin de comparer les différents pourcentages. La correction de Williams fut appliquée lorsque l'échantillon était petit (in Scherrer, 1984). La comparaison des poids moyens individuels fut réalisée à l'aide d'un test t. Une analyse de covariance fut appliquée dans le but de comparer les pentes des courbes exprimant les relations entre le nombre d'ovocytes et le poids frais essuyé entre le haut et le bas de la zone à *Fucus serratus*. Les seuils de signification de 0,05 et 0,01 ont été adoptés pour les tests statistiques et respectivement indiqués par les signes* et **.

RÉSULTATS

Mode et période de reproduction

Épitoquie

Les modifications morphologiques caractéristiques de l'épitoquie commencent à se manifester fin janvier-début février sur les individus mâles et femelles les plus gros (de 3 à 6 g) pour se terminer fin mars-début avril (Tabl. I). En mars, les individus sont parfaitement épitoques, les femelles sont de couleur "vert-bouteille" et les mâles "blanc laiteux". A la fin avril, un seul mâle au stade IV fut récolté, marquant la fin de la période de reproduction. Les pourcentages des différents stades d'épitoquie du haut de la zone à *Fucus serratus* ne sont pas significativement différents de ceux des individus prélevés dans le bas de cette même zone. Quelques individus issus de la récolte de fin mars-début avril ont été maintenus au laboratoire en circuit ouvert ; une ponte spontanée a été obtenue le 10 avril (œufs agglomérés sur une pierre). La période de reproduction se situe donc bien fin mars-début avril.

Évolution du diamètre ovocyttaire

La figure 2 représente l'évolution du diamètre moyen des ovocytes, depuis leur différenciation jusqu'à leur maturation. La différenciation des ovocytes débute en décembre pour les individus de deuxième année (ovocytes groupés) ; elle se poursuit jusqu'en mars de

TABLEAU I

Évolution du pourcentage des différents stades d'épitoque au cours de la reproduction.

Mois	Stades d'épitoque	I	II	III	IV
Janvier	mâles femelles	6,25 12,00	93,75 88,00		
Février	mâles femelles		5,00 24,10	95,00 75,90	
mars	mâles femelles			12,00 12,85	88,00 87,15

l'année suivante. Après une période de latence de décembre à avril au cours de laquelle le diamètre ovocytaire moyen évolue peu, on observe une phase de croissance ovocytaire importante d'avril à décembre durant laquelle les ovocytes deviennent libres et acquièrent un diamètre de 250 μm . Ensuite, de décembre à mars, la croissance ovocytaire est faible. L'évolution du diamètre ovocytaire s'étale donc sur une période de 16 mois.

Fécondité potentielle des mâles et des femelles

La fécondité potentielle des femelles a été évaluée à partir de deux lots de 11 et 7 individus parfaitement épitoques (stade IV) provenant respectivement du haut et du bas de la zone à *Fucus serratus* lors de la récolte du 3 avril 1991. Aucune différence significative

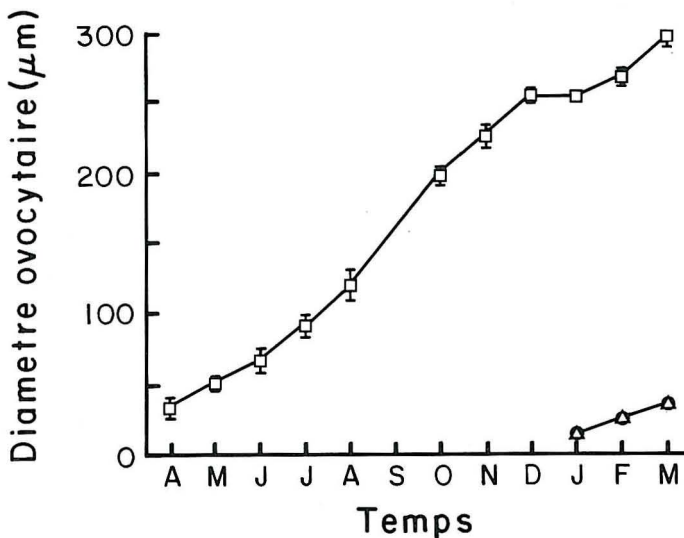


Fig. 2 : Évolution du diamètre ovocytaire moyen en fonction du temps.

n'existe entre ces deux lots (analyse de covariance) ; par conséquent, nous avons regroupé les données relatives à ces 18 individus et établi la relation entre le nombre d'ovocytes et le poids frais essuyé (Fig. 3a). Elle a pour équation :

$$\text{nombre d'ovocytes} = 28\,035 (\text{poids frais essuyé}) - 9\,181 \quad r = 0,99$$

D'après celle-ci, le nombre d'ovocytes est nul pour un poids frais essuyé de 0,333 g.

Le dénombrement des spermatozoïdes des mâles a été estimé à partir d'un lot de 9 individus mûrs du bas de la zone à *Fucus serratus*. La relation entre le nombre de spermatozoïdes et le poids frais essuyé est exprimée figure 3b et a pour équation :

$$\text{nombre de spermatozoïdes} = 6,92\,10^9 (\text{poids frais essuyé}) - 8,38\,10^9 \quad r = 0,91$$

Le nombre de spermatozoïdes est nul pour un poids frais essuyé de 1,210 g.

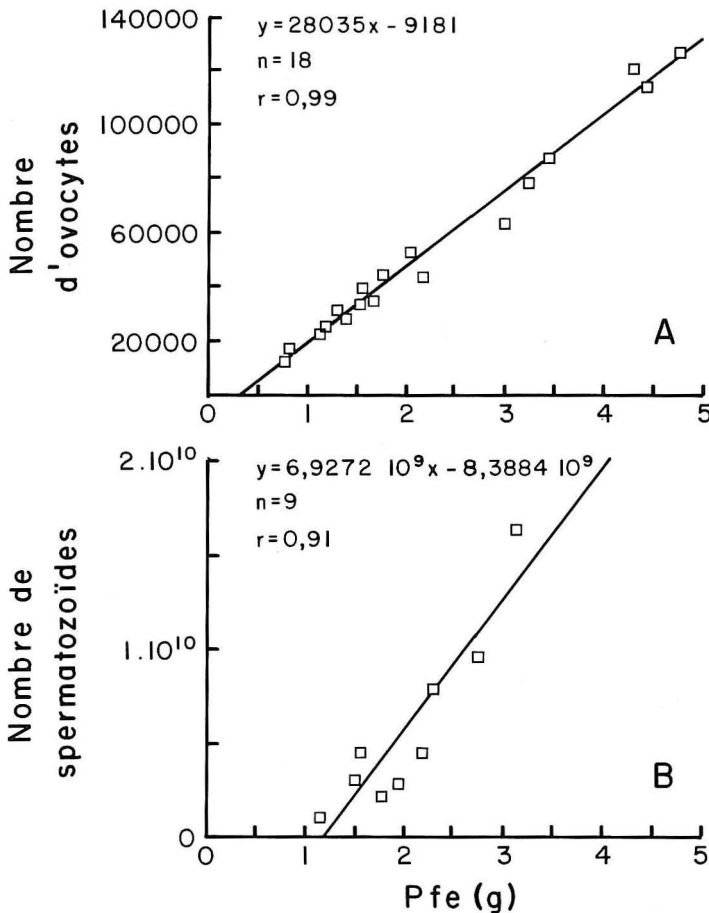


Fig. 3 : Fécondité potentielle des individus femelles (A) et mâles (B) pendant la période de reproduction.

Cinétique de la population

Évolution annuelle de l'état sexuel

Le pourcentage des mâles demeure toujours inférieur à celui des femelles (Fig. 4). Entre janvier et avril le rapport femelles/mâles est stable et proche de l'unité ; de mai à décembre, il subit des fluctuations importantes (3,6 fois plus de sexués différenciés par rapport au reste de la population en juillet) probablement liées au fait qu'il est plus aisé de différencier précocement les ovocytes que les amas spermatiques. Le pourcentage de sexués est maximal de janvier à mars (70 %). La nette diminution amorcée dès le mois d'avril (période de ponte suivie de la mort des individus de 3 ans) se poursuit jusqu'au mois d'août ; dès lors, le pourcentage de sexués se maintient à son niveau le plus bas (35 %) jusqu'en novembre, traduisant l'apparition de la nouvelle génération d'indifférenciés. Puis, il s'accroît à nouveau pour atteindre sa valeur maximale en janvier sous l'effet de la différenciation sexuelle des individus de deuxième génération. On observe le même phénomène pour les mâles avec un décalage temporel d'un mois ; en effet, la différenciation sexuelle des mâles de deuxième génération est plus tardive que celle des femelles.

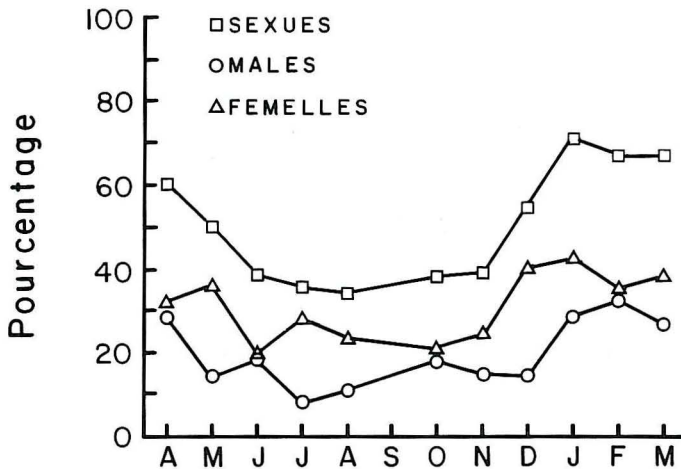


Fig. 4 : Évolution de la sexualité de la population de *Perinereis cultrifera* en fonction du temps.

La proportion de mâles épitoques exprimée par rapport à la population totale est identique à celle des femelles pendant les mois de janvier et février et se situe aux environs de 25 % (Tabl. II). A la fin mars-début avril, celle-ci reste stable pour les mâles (22,88 %) mais chute pour les femelles (9,32 %) ; en effet, la survie des mâles après éjaculation est possible comme l'a constaté Herpin dès 1925 et comme l'a démontré Cazaux au laboratoire (1965).

Les pourcentages de vers sexuellement différenciés des mois de janvier à mars sont compris entre 64,40 et 70,58 pour les individus du bas de la zone à *Fucus serratus* et sont significativement ($G = 3,92^*$ en janvier ; $G = 4,22^*$ en février et $G = 15,71^{**}$ en mars) plus éle-

vés que ceux du haut de cette même zone dont la gamme varie entre 34,60 et 48,00 (Tabl. III). Par contre, la différence entre les pourcentages de vers mûrs des deux niveaux de cette zone est significative en janvier ($G = 3,97^*$) mais non significative en février et mars ($G = 0,76$ en février ; $G = 0,62$ en mars).

TABLEAU II

Évolution de la maturation sexuelle chez *Perinereis cultrifera*.

Mois	% de mâles épitoques		% de femelles épitoques	
	population totale	population de mâles	population totale	population de femelles
Janvier	28,23	100,00	29,06	69,44
Février	23,18	72,72	23,18	66,66
Mars	22,88	87,09	9,32	24,44

TABLEAU III

Comparaison des pourcentages d'individus sexuellement différenciés et mûrs du haut et du bas de la zone à *Fucus serratus* : janvier, février, mars et octobre 1991.

Mois Pourcentages	Janvier	Février	Mars	Octobre	
Différenciés sexuels	42,80	48,00	34,60	40,00	Haut
Mûrs	28,57	38,46	26,92	/	
Différenciés sexuels	70,58	66,66	64,40	69,56	Bas
Mûrs	57,29	46,36	32,20	/	

Évolution des poids moyens individuels au cours d'un cycle annuel

On observe (Fig. 5a) une augmentation progressive des poids moyens individuels d'avril à octobre (0,98 à 2,03 g) liée à la fois à la disparition des individus les plus gros après la reproduction et à la poursuite de la croissance des individus plus jeunes. En novembre, on note une diminution du poids moyen individuel (1,58 g) ; toutefois, il s'avère que la valeur correspondant à ce mois n'est pas significativement différente de la précédente ($t = 1,28$). La faible valeur du mois de décembre (1,17 g) tient au fait que le prélèvement a été effectué dans la partie supérieure de la zone à *Fucus serratus* (en raison du coefficient de marée et de mauvaises conditions météorologiques) alors que les mois précédents les échantillonnages avaient été réalisés dans la partie inférieure de cette même zone. Le pic de janvier

1991 (2,56 g) traduit la croissance simultanée des individus non reproducteurs et des individus reproducteurs ; la forte diminution de poids moyen individuel enregistrée à partir de janvier (2,56 à 1,77 g) correspond à la perte de poids de ces derniers par histolyse. Les courbes relatives à l'évolution des poids moyens individuels des mâles et des femelles ont globalement la même allure (Fig. 5b). Ce n'est que de juillet à octobre que les poids moyens individuels des mâles et des femelles diffèrent (3,45 contre 3,16 et 3,05 g) ; durant cette phase, la différence s'accroît pour devenir significative ($t = 4,49^{**}$) en octobre (3,57 contre 2,90 g). A l'exception de la légère diminution des poids moyens individuels en novembre dont la différence est non significative avec la valeur précédente, le poids moyen individuel des animaux sexués augmente d'avril à juillet (1,64 à 3,45 g pour les femelles et

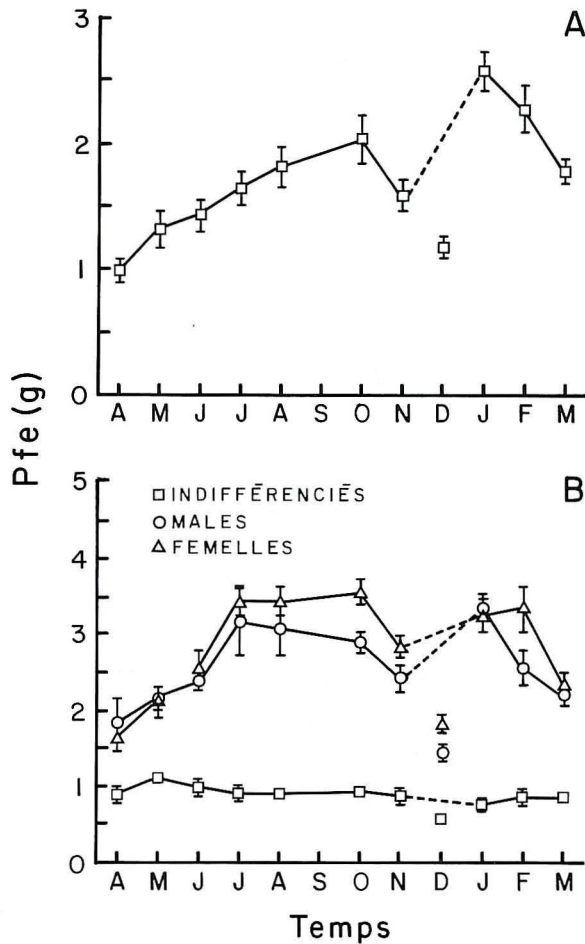


Fig. 5 : Évolution des poids moyens mensuels de la population totale (A), des sexués et des indifférenciés (B) en fonction du temps.

1,81 à 3,16 g pour les mâles) puis se stabilise jusqu'en janvier pour les mâles (3,36 g) et février (3,34 g) pour les femelles. Le décalage d'un mois dans l'abaissement du poids moyen individuel des mâles et des femelles tient au fait que l'épitoque est plus avancée chez les mâles que chez les femelles (95,0 % au stade III contre 75,9 %). Les poids moyens individuels des indifférenciés varient peu au cours d'un cycle annuel et se maintiennent aux environs de 0,90 g ; en effet, la croissance des individus de deuxième année est contrebalancée par l'arrivée des recrues.

L'observation du mois de décembre nous a conduits à échantillonner, à partir de cette date, à la fois dans les niveaux supérieur et inférieur de la zone à *Fucus serratus*. La mise en œuvre de ce protocole a montré que les poids moyens individuels correspondant à l'ensemble de la population, aux indifférenciés, aux mâles et aux femelles du haut de la zone à *Fucus serratus* sont toujours significativement différents (test t) de ceux du bas de cette même zone (Tabl. IV).

TABLEAU IV

Évolution des poids moyens mensuels d'une population de *Perinereis cultrifera* au cours d'un cycle annuel.
ZFS : Zone à *Fucus serratus*.

	Poids moyen de la population totale	Poids moyen des femelles	Poids moyen des mâles	Poids moyen des indifférenciés
Avril	0,98	1,64	1,81	0,91
Mai	1,31	2,10	2,15	1,10
Juin	1,42	2,56	2,38	0,98
Juillet	1,63	3,45	3,16	0,88
Août	1,80	3,45	3,05	0,90
Octobre	2,03	3,57	2,90	0,92
Novembre	1,58	2,84	2,42	0,88
Décembre				
Haut ZFS	1,17	1,77	1,39	0,58
Janvier				
Haut ZFS	1,05	1,75	1,25	0,63
Bas ZFS	2,56	3,25	3,36	0,75
Février				
Haut ZFS	0,97	2,34	1,99	0,56
Bas ZFS	2,26	3,34	2,56	0,84
Mars				
Haut ZFS	0,79	1,38	1,29	0,50
Bas ZFS	1,77	2,34	2,19	0,84

Évolution des classes de poids

L'analyse des histogrammes de distribution de fréquence de taille met en évidence le caractère polymodal de la structure dimensionnelle (Fig. 6). En avril, on peut distinguer, en

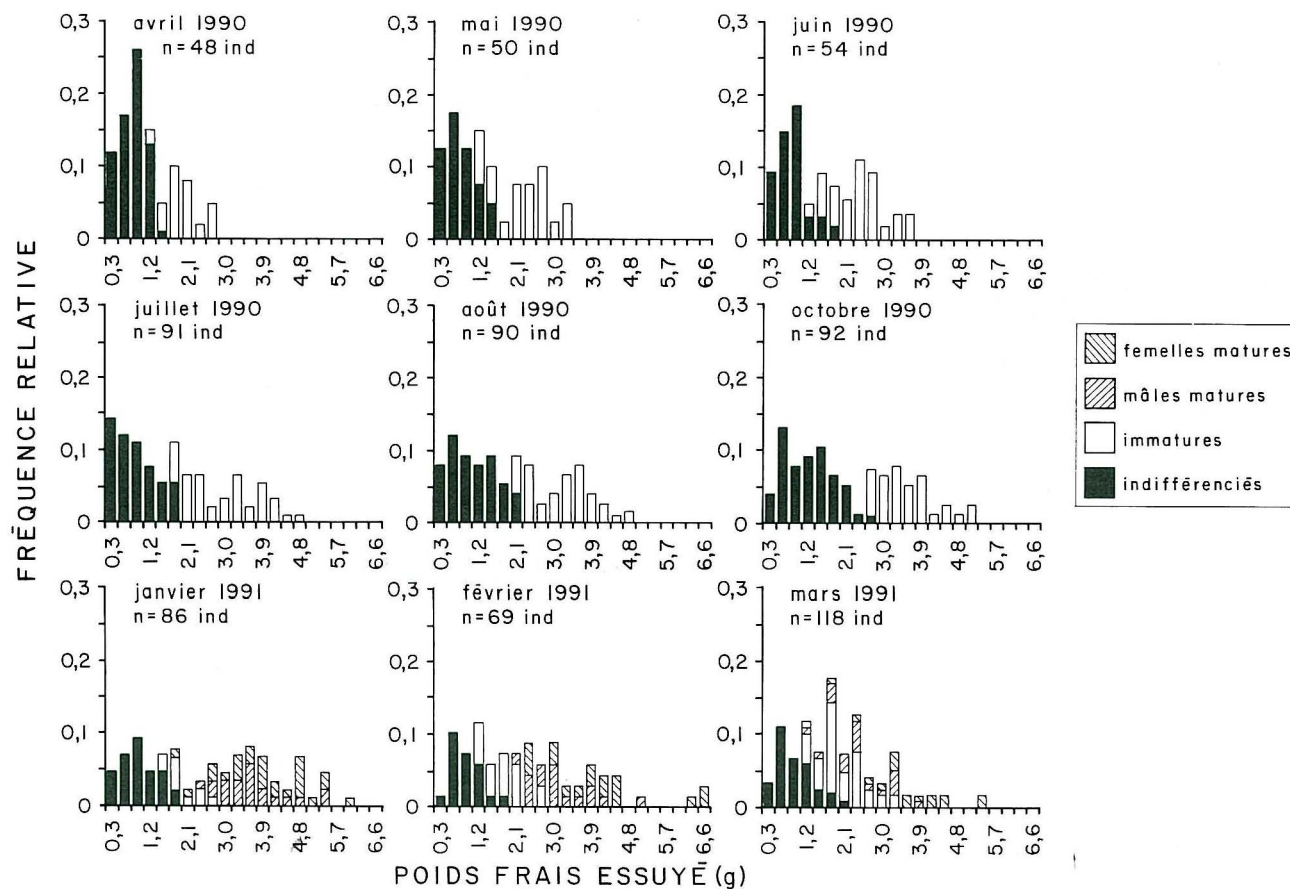


Fig. 6 : Histogrammes de distribution de fréquence pondérale décomposés selon les différents paramètres démographiques de la population : indifférenciés, immatures, mâles et femelles matures.

tenant compte des données sur les poids moyens des individus indifférenciés, mâles et femelles du tableau IV, deux modes dont l'un correspond aux indifférenciés et l'autre aux sexués et probablement (effectif très faible) un troisième mode relatif à un reliquat d'individus de grande taille qui ne se seraient pas reproduits. En mai et en juin, on retrouve les mêmes pics avec un décalage des deuxième et troisième modes vers la droite traduisant la croissance pondérale des individus sexués. En juillet, on observe l'apparition d'un nouveau mode représentant le recrutement des jeunes de l'année. Celui-ci n'est détecté qu'en juillet bien que la reproduction ait eu lieu fin mars-début avril, en raison de la méthode d'échantillonnage utilisée (récolte à vue). En août et octobre, on peut différencier quatre modes : les deux premiers correspondent aux recrues de l'année et aux indifférenciés de la génération précédente, le troisième aux différenciés sexuels et le quatrième au reliquat d'individus de très grande taille. Ensuite, de janvier à mars, la décomposition des histogrammes de distribution de fréquence de taille devient plus complexe et difficilement interprétable à cause de la perte de poids accompagnant l'épitoquie qui touche les individus les plus gros : le mode relatif aux individus sexués se décale vers la gauche et se décompose du fait que les mâles et femelles ne sont pas au même stade d'épitoquie. Le reliquat de gros individus devenus épitoques demeure. On peut donc raisonnablement penser que la durée de vie de l'espèce *Perinereis cultrifera* est de trois ans, un petit nombre d'individus ne se reproduisant qu'au cours de la quatrième année.

Relation entre l'épaisseur de la couche colonisable et la structure dimensionnelle de la population

D'après les observations antérieures effectuées pendant la période de reproduction, nous avons mis en évidence une structuration de la population différente selon le niveau bathymétrique. Afin de vérifier si cette différence se retrouve également en dehors de la période de reproduction, deux prélèvements furent effectués le 24/10/91, aux niveaux le plus haut et le plus bas de la zone à *Fucus serratus* (différence altimétrique : 3,5 mètres) qui se distinguent au plan édaphique par l'épaisseur de sédiment susceptible d'être occupé par les individus.

Le prélèvement effectué dans le haut de la zone à *Fucus serratus* contient, en octobre (Tabl. III), significativement moins ($G = 4,29^*$) d'individus sexuellement différenciés et les individus sont moins gros ($1,53 + 0,81$ g contre $2,75 + 1,08$ g ; $t = 4,38^{**}$). Densité de population et profondeur de couche colonisable sont respectivement de 130 ind/m² et $11,8 \pm 2,4$ cm pour le haut et 20 ind/m² et $23,5 \pm 1,2$ cm pour le bas de la zone à *Fucus serratus*. La profondeur de couche colonisable est significativement ($t = 20,89^{**}$) plus élevée entre les deux niveaux de cette zone. Que ce soit pendant ou hors période de reproduction les mêmes conclusions s'imposent : la population est structurée différemment selon le niveau bathymétrique ; là où l'épaisseur de sédiment est faible on trouve surtout des indifférenciés en grand nombre alors qu'au sein de la strate sédimentaire plus épaisse les individus, en majorité de grande taille et sexuellement différenciés, sont plus abondants (Fig. 7).

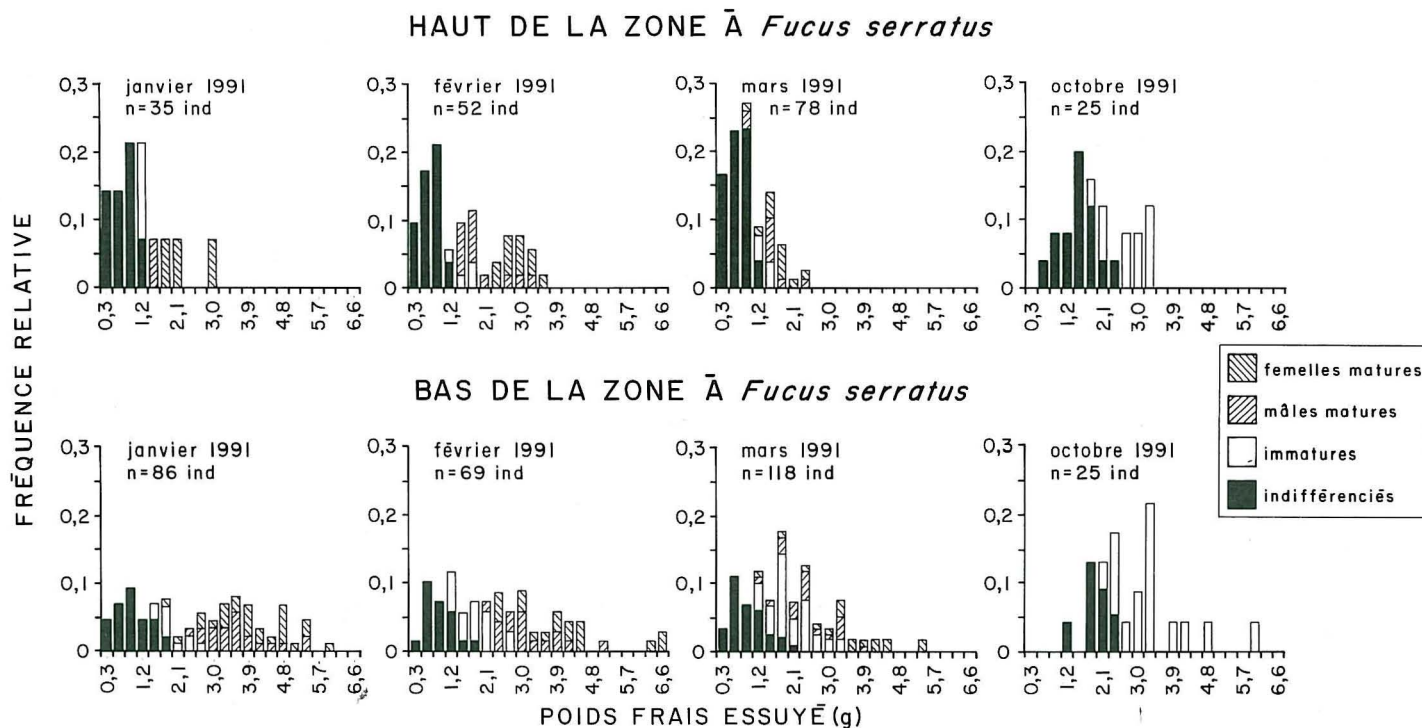


Fig. 7 : Comparaison des histogrammes de distribution de fréquence pondérale des individus issus du haut et du bas de la zone à *Fucus serratus* en janvier, février, mars et octobre 1991.

DISCUSSION

Le suivi annuel de la population a permis de caractériser la phase benthique du cycle de vie de *Perinereis cultrifera* sur le littoral du nord Finistère. La longévité est de trois ans, quelques individus pouvant se reproduire au terme de la quatrième année. La reproduction a lieu à l'état épitoque fin mars-début avril. Au cours de la première année, la croissance est surtout segmentaire ; la deuxième année est marquée par l'affirmation de la croissance pondérale et le début de la différenciation sexuelle décelable dès le mois de décembre chez les femelles et en février-mars chez les mâles. La reproduction suivie de la mort des géniteurs est monotélique.

La comparaison des caractéristiques populationnelles de *Perinereis cultrifera* selon la localisation géographique met en lumière la plasticité de la reproduction et la variabilité de la croissance. L'étude réalisée sur le site du nord Finistère souligne l'importante variabilité de la structure dimensionnelle de la population et le rôle probable que joue le phénomène de migration, dans le déroulement du cycle de vie de l'espèce.

En Méditerranée, la reproduction a lieu toute l'année mais elle est plus active de juillet à novembre (Marcel, 1962) ; dans le bassin d'Arcachon, elle se situe à la fin avril-début mai et d'après des observations "ponctuelles" de Fauvel (1916), Herpin (1925) et Durchon (1951), en Manche, elle s'étendrait de mai à juin et parfois même jusqu'en juillet. Le suivi annuel que nous avons conduit sur le littoral du nord Finistère montre que la période de ponte peut être beaucoup plus précoce et brève. La sexualisation des femelles caractérisée par l'apparition d'ovocytes groupés de petite taille (environ 10 μm) dans le coelome débute à 9 mois à Arcachon (Cazaux, 1965), 16 mois à Luc-sur-mer (Durchon, 1975), 19 mois à Cherbourg (Herpin, 1925) et 20 mois à Corn Ar Gazel. Celle des mâles s'effectue principalement la dernière année de vie quelle que soit la localisation géographique. La durée de la gamétogénèse femelle et la période de reproduction sont d'autant plus courtes et précoces que les amplitudes thermiques (été-hiver) sont faibles. A cet égard, la population du bassin d'Arcachon, lagune autant qu'estuaire (Bouchet, 1968) caractérisée par de très amples variations de température et de salinité est exemplaire puisque la gamétogénèse des femelles est particulièrement longue et la période de reproduction se situe entre celles des populations nord finistérienne et normande. D'ailleurs, les nombreuses études expérimentales ayant trait à l'influence des facteurs abiotiques sur la gamétogénèse et la maturation sexuelle des polychètes ont bien mis en évidence l'intervention prépondérante de la température et de la photopériode (Olive, 1980 & 1984). Du reste, chez *Perinereis cultrifera*, Marcel (1962) a établi une forte corrélation positive entre la température et le pourcentage d'individus sexués à Alger.

Les deux sexes sont très féconds. Le nombre d'ovocytes par femelle varie de 17 000 à 130 000 pour des vers de 0,8 à 4,8 g ou 7,5 à 15,5 cm. A taille égale *Perinereis cultrifera* contient beaucoup plus d'ovocytes que *Nereis virens* (130 000 contre 50 000 ; Creaser et Clifford, 1982) mais moins que *Nereis diversicolor* (18 300 contre 40 000 ; Lebreton inédit). Le nombre de spermatozoïdes par mâle varie de 1,1 à 16,3 milliards pour des vers

de 1,2 à 3,1 g. A ce sujet, nous ne disposons pas, dans la littérature, d'éléments de comparaison avec d'autres membres de la famille des néréidés. Durchon (1951) rapporte simplement, qu'à l'époque de la reproduction, les produits sexuels de *Perinereis cultrifera* représentent 40 % du poids frais essuyé des femelles et 18 % des mâles.

La structure dimensionnelle de la population varie avec le niveau bathymétrique : les individus de petite taille sont plus abondants dans le haut de la zone à *Fucus serratus* alors qu'au bas de cette même zone où la profondeur de couche colonisable est plus grande les gros individus sexuellement différenciés dominent mais en densité faible. Le même mode d'occupation de l'espace a été observé par Miron et Desrosiers (1990) chez un autre néréidé à reproduction épitoque *Nereis virens* dans l'estuaire maritime du St-Laurent (Canada). Selon ces auteurs, le recrutement larvaire se réaliserait dans le haut de plage où l'épaisseur de la strate sédimentaire est faible ; après une phase de croissance segmentaire, une migration s'amorcerait vers le bas de plage où les individus s'établissent (dans un terrier qui a valeur de territoire) et se reproduisent. Un schéma voisin (Fig. 8) peut être proposé pour *Perinereis cultrifera*. Des juvéniles principalement localisés dans le haut de la zone à *Fucus serratus* migreraient au cours de la phase de croissance et de différenciation sexuelle vers le bas de cette même zone où s'accompliraient les transformations morpho-anatomiques liées à l'épitoquie. Chez *Nereis virens*, seuls les mâles sont épitoques, leur migration natatoire observée par Dean (1978) conduit à un essaimage à proximité du terrier de la femelle ; le recrutement larvaire qui a lieu en haut de plage semble dicté par l'hydrodynamisme (Miron et Desrosiers, 1990 ; Desrosiers *et al.*, 1991 et inédit). Par contre, chez *Perinereis cultrifera* les individus des deux sexes sont épitoques, au moment de la reproduction, il y aurait migration des mâles et des femelles. En effet, alors que les pourcentages d'individus sexuellement différenciés sont toujours plus importants dans la partie inférieure de la ceinture à *Fucus serratus*, les pourcentages d'individus épitoques matures qui y sont aussi plus élevés en janvier diminuent significativement à l'approche de la période de reproduction (février-mars) traduisant la migration des individus reproducteurs vers le haut de cette zone. Cette migration s'effectuerait par nage. Les seules données dont nous disposons à ce sujet sont dûes à Fage et Legendre (1927) qui en quatre années de pêche nocturne au lamparo en baie de Concarneau n'ont observé qu'un unique essaimage au-dessus d'un herbier de zostères et d'un fond de laminaires et à Herpin (1925) et Durchon (1951) qui précisent qu'en zone intertidale l'essaimage des *heteronereis* a lieu sous une très faible épaisseur d'eau (15-20 cm). Les œufs se déposent sur les blocs et les galets de la partie supérieure de la zone intertidale auxquels ils adhèrent par leur gelée périoovulaire. A ce jour, le déterminisme du déclenchement de l'essaimage de *Perinereis cultrifera* n'est pas élucidé. Il est toutefois probable comme l'ont montré les travaux de Goerke (1984) sur d'autres néréidiens que ce phénomène est déclenché par une température minimale avec intervention possible d'autres stimuli, telle l'émission de phéromones par l'un des sexes (Durchon, 1971).

A large échelle géographique la variabilité de la croissance est importante. Ainsi la taille des individus adultes de *Perinereis cultrifera* exprimée pondéralement et en nombre de segments peut elle respectivement passer du simple au double du bassin d'Arcachon aux côtes

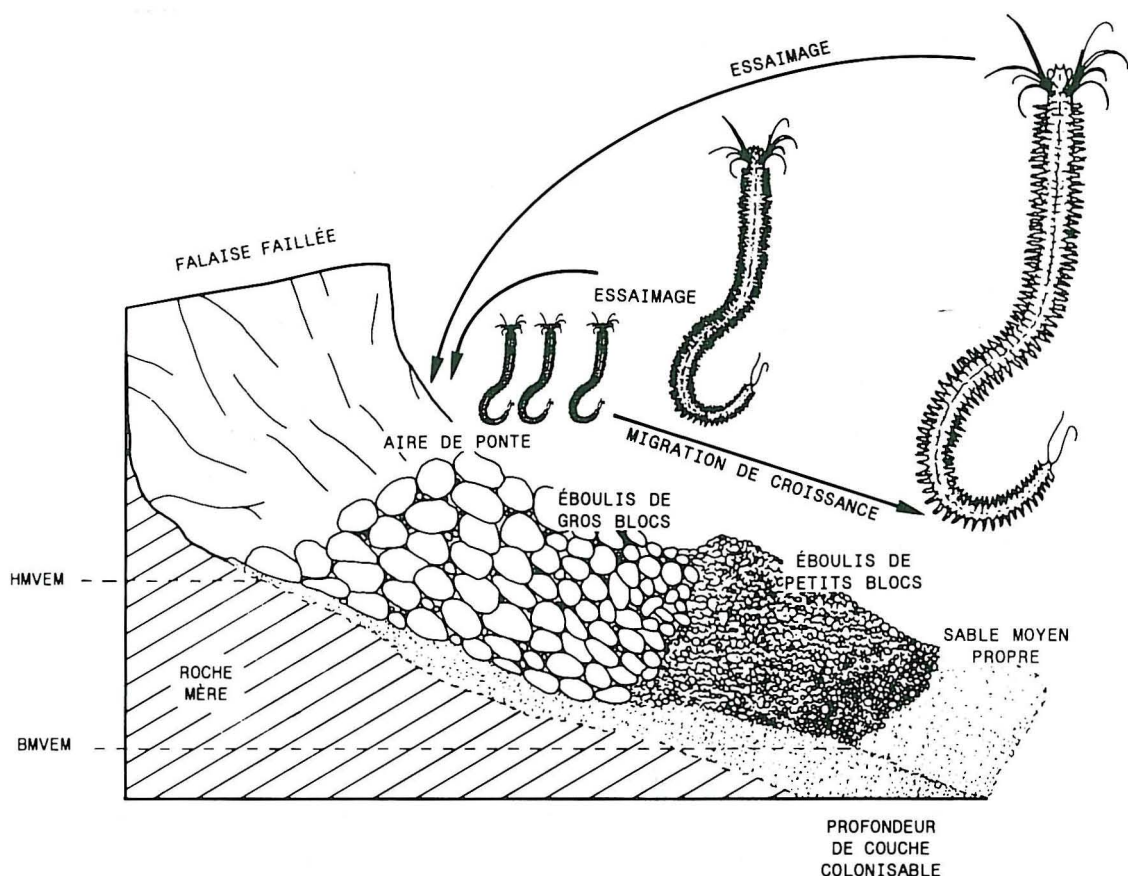


Fig. 8 : Schéma explicatif de la distribution spatio-temporelle des individus de *Perinereis cultrifera*. HMVEM : hautes mers de vives eaux moyennes. BMVEM : basses mers de vives eaux moyennes.

du Nord-Finistère (3,0 à 6,6 g) et d'un rapport 1,0 à 1,5 entre le littoral algérien et celui de l'Atlantique et de la Manche (80 à 120 segments). Une plus faible amplitude thermique et des températures hivernales moins basses pourraient être à l'origine des forts taux de croissance. Cette variabilité se retrouve aussi à petite échelle spatiale : sur le site finistérien, le poids des individus adultes établis après migration au niveau bas de la zone à *Fucus serratus* est significativement plus élevé que celui des individus, il est vrai peu nombreux, qui sont demeurés dans la frange supérieure de cette ceinture algale.

Les caractéristiques populationnelles mises en évidence à savoir plasticité de la reproduction et variabilité de la croissance laissent espérer, dans une perspective d'élevage, la maîtrise de ces deux fonctions physiologiques majeures à travers l'action conjuguée de la température et de la photopériode d'une part et la définition qualitative et quantitative d'une ration alimentaire optimale d'autre part. Néanmoins restent posés les problèmes du détermi-

nisme du mode de reproduction (atoquie-épitoquie) et de l'étendue du spectre trophique de l'espèce dans son environnement naturel.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée en partie par le Laboratoire Maritime du Muséum National d'Histoire Naturelle de Dinard, par une subvention du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie du Canada (A 3540) et une bourse de soutien aux professeurs en congé sabbatique 1990 (Coopération Québec-France) attribuée à G. Desrosiers. L'étude s'inscrit dans le cadre d'un programme de Coopération entre le Québec et la France accordé d'une part au Département d'Océanographie de l'UQAR (Québec) et d'autre part du Laboratoire Maritime du MNHN (France).

Nous tenons à remercier Madame J. Noël du Département d'Océanographie pour la réalisation des graphiques, ainsi que Monsieur et Madame Y. Jégu pour leur aide lors de la collecte des échantillons.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEN, E.J. & R.A. TODD, 1900. The fauna of the Salcombe Estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, VI (2) : 150-217.
- BAUCHOT-BOUTIN, M.L. & G. BOBIN, 1954. Modifications hétéronéréidiennes des parapodes, des soies et des bulbes sétigères chez *Perinereis cultrifera* Grube (Annélide Polychète). *Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.*, 43 (2) : 137-162.
- BOISSEAU, J., 1962. Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. I. Annélides polychètes. *P.V. Soc. Linn. Bordeaux*, 99 : 113-126.
- BOUCHET, J.M., 1968. Étude océanographique des chenaux du Bassin d'Arcachon. Thèse Fac. Sc. de Bordeaux, 212 (1-2) : 1-294.
- CABIOCH, L., J.P. L'HARDY & F. RULLIER, 1968. Inventaire de la faune marine de Roscoff. Annélides. *Éditions de la Station Biologique de Roscoff* : 1-98.
- CAZAUX, C., 1965. Évolution de *Perinereis cultrifera* (Grube) au cours d'un cycle annuel à Arcachon. *P.V. Soc. Linn. Bordeaux*, 101 : 1-18.
- CREASER, E.P. & D.A. CLIFFORD, 1982. Life history studies of the sandworm *Nereis virens* Sars in the Sheepscot estuary, Maine. *Fish. Bull.*, 80 : 735-743.
- DEAN, D., 1978. Migration of the sandworm *Nereis virens* during winter nights. *Mar. Biol.*, 45 : 165-173.
- DESROSIERS, G., M. OLIVIER & B. VINCENT, 1991. Variations de la densité et de la croissance des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* (Sars) en zone intertidale. *Can. J. Zool.*, 3 : 560-566.
- DURCHON, M., 1951. Les modalités de l'essaimage de *Perinereis cultrifera* Grube (Annélide Polychète) à Luc-sur-mer (Calvados). *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 88 : 1-6.
- DURCHON, M., 1955. Sur le polymorphisme présenté par quelques néréidiens (Annélides Polychètes) au moment de la reproduction. *Bull. Soc. Hist. Nat. de l'Afrique du Nord*, 46 : 180-193.
- DURCHON, M., 1957. Problèmes posés par le comportement des néréidiens au moment de leur reproduction. *Ann. Biol.*, 33 (1-2) : 21-42.
- DURCHON, M., 1971. La périodicité de la reproduction chez les néréidiens et ses problèmes. *Bull. Soc. Zool. France*, 96 : 283-300.
- DURCHON, M., 1975. Modalités du déterminisme hormonal de la maturation sexuelle chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). 8^e *Europ. Mar. Biol. Symp. Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 39 suppl. : 510-531.
- FAGE, L. & R. LEGENDRE, 1927. Pêches planctoniques à la lumière effectuées à Banuy-sur-Mer et à Concarneau. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 67(2) : 23-222.

- FAUVEL, P., 1916. Annélides polychètes pélagiques provenant des campagnes des yachts "Hirondelle" et "Princesse Alice". *Résultats Sci. des campagnes du Prince Albert 1^{er} de Monaco*, 48 : 1-152.
- GOERKE, H., 1984. Temperature-dependence of swarming in the North Sea Nereidae. *Fortschr. Zool.*, 29 : 39-43.
- HERPIN, R., 1925. Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques annélides polychètes. *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest Fr.*, 4 (5) : 1-250.
- MARCEL, R., 1962. Cycle annuel de *Perinereis cultrifera* Grube (Annélide Polychète) à Alger. *Mém. Soc. Sci. Nat. Math. Cherbourg*, 49 : 39-54.
- MIRON, G. & G. DESROSIERS, 1990. Distributions and population structures of two intertidal estuarine polychaetes in the lower St Lawrence Estuary with special reference to environmental factors. *Mar. Biol.*, 105 : 297-306.
- OLIVE, P.J.W., 1980. Environmental control of reproduction in polychaeta : experimental studies of littoral species in N.E. England. In : *Adv. Invert. Reprod.*, Eds. W.H. Clark jr. and T.S. Adams, Elsevier/North Holland : Amsterdam, 2 : 37-51.
- OLIVE, P.J.W., 1984. Environmental control of reproduction in polychaeta. *Fortschr. Zool.*, 29 : 17-38.
- PERÈS, J.M. & P. RANCUREL, 1948. Observations sur la ponte de *Perinereis cultrifera* Grube dans le golfe de Marseille. *Bull. Soc. Zool. France*, 73 : 97-100.
- SCHERRER, B., 1984. Biostatistique. *Gaétan Morin Ed. (Chicoutimi - Québec, Canada)*, 1 : 1-850.
- ZGHAL, F. & Z. BEN AMOR, 1986. Polymorphism in *Perinereis cultrifera* (Annelida Polychaeta). In : *Adv. Invert. Reprod.*, 4 : 1-554.
- ZGHAL, F. & Z. BEN AMOR, 1989. Sur la présence en Méditerranée de la race épitoque de *Perinereis cultrifera* (Polychète). *Arc. Inst. Pasteur Tunis*, 66 (3-4) : 293-301.