

Extrait des *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*
Tome 100, 1970. fasc. 3, pp. 159 à 190

(Communication reçue le 15 mai 1970.)

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE D'UN BRISE-LAMES DE LA CÔTE BELGE

II. BIOLOGIE ET DÉVELOPPEMENT SAISONNIER DES ESPÈCES

par Marie Hermande DARO

Vrije Universiteit Brussel

Dierkunde : Ekologie en Systematiek (*)

Dans une précédente publication, nous nous sommes attachés à la description et à l'étude de la zonation des organismes et de leurs conditions d'existence sur un brise-lames situé à Knokke.

Nous avons montré qu'un certain nombre d'espèces dominantes sont situées à des niveaux bien précis du brise-lames, niveaux que nous avons désignés sous le nom d'étages :

1. Étage des Algues
2. Étage des Balanes
3. Étage des Moules
4. Étage des Tubulaires

Chacun de ces étages est lui-même subdivisé en zones caractérisées par des associations particulières d'organismes.

Nous avons décrit ces organismes dans la première partie. Nous nous sommes intéressés dans ce deuxième exposé à définir le rôle de chacun des partenaires d'une association, en mettant l'accent sur la biologie et l'écologie et les interactions entre les différentes espèces.

BIOLOGIE ET DÉVELOPPEMENT SAISONNIER DES ESPÈCES

Suivant les saisons, le brise-lames prend des aspects différents, surtout en relation avec la période de reproduction des organis-

(*) Le présent travail a été effectué au Laboratoire de Systématique et Ecologie animales à l'Université Libre de Bruxelles.

nismes. Ainsi, l'hiver, contrairement à ce que l'on croit généralement, n'est pas l'époque où les espèces disparaissent. Certaines le font, mais d'autres sont au contraire plus abondantes et plus développées à cette saison. Et, en effet, l'hiver est moins redoutable par le froid que par les grandes tempêtes de mer ou de vent qui ont lieu généralement à cette époque de l'année. De plus, il est bien connu que la faune de la mer du Nord contient beaucoup d'organismes bien adaptés au froid et surtout aux variations de température (organismes eurythermes).

L'été, avec ses grandes chaleurs et leur corollaire, le dessèchement, est souvent plus difficile à supporter.

Nous allons examiner les relations qui existent entre les organismes dans tous les biotopes étudiés, ainsi que quelques cycles reproducteurs.

Étage des Algues

a) Zone des *Enteromorpha intestinalis*, *Fucus vesiculosus* (*), *Littorina saxatilis*.

Le problème particulier que nous avons envisagé ici est celui des *Littorina saxatilis*, forme *rudis*.

Elles sont très abondantes à l'Est, en raison d'une retenue d'eau existant au bas de la digue. On en trouve très peu sur les *Fucus*, elle semble plutôt se nourrir de *Diatomées* qui poussent au fond de la cuvette. SANDISON (1966) a montré que *L. saxatilis* a un rythme diurne de respiration et qu'elle respire plus dans l'air que dans l'eau. Cette Littorine est vivipare. LELOUP, LEFEVERE et VAN MEEL (1956) ont observé des jeunes au bord de la coquille en juillet. Nous n'avons pas fait ces observations, pour notre part.

b) Zone des *Enteromorpha intestinalis* et des *Diatomées*.

Les Entéromorphes recèlent un très grand nombre de petits Halacariens rouges et noirs. Ils trouvent parmi les Algues un abri contre le dessèchement, celles-ci retenant fortement l'eau à marée basse. De plus, ils trouvent une nourriture faite de détritrus (ANDRÉ, 1946) : nous pensons que ces détritrus pour-

(*) Déterminé comme *Fucus spiralis* dans la première partie.

raient provenir des nombreuses Diatomées épiphytes qui poussent sur les Entéromorphes et, également, des particules organiques retenues dans le sable, abondant parmi les Algues. Nous avons observé de très nombreux jeunes Halacariens rouges vers la fin du mois de mai.

Étage des Balanes

a) Zone des Balanus balanoides.

B. balanoides se nourrit de Diatomées, de Copépodes, d'Algues et de détritus (KRÜGER, 1962); lorsque les cirres ont saisi une proie, celle-ci est amenée à la première, puis à la deuxième paire de cirres et, ensuite, portée à la bouche. Les boulettes de nourriture sont, l'une après l'autre, amenées aux appendices buccaux et broyées. La lèvre inférieure et la lèvre supérieure font passer les boulettes aux mandibules et aux maxilles 1, dont la faculté de préhension est favorisée par une glande à ciment particulière (KRÜGER, 1962).

Les Balanes peuvent exécuter 140 mouvements de cirres par minute, ces mouvements étant opérés pendant la partie la plus sombre de la journée (KRÜGER, 1962).

Nous avons observé le cycle reproducteur des *B. balanoides* durant toute l'année. L'animal est hermaphrodite. Les glandes génitales sont mûres à partir du mois d'août. L'ovaire présente une teinte orangée. Pour les quatre cinquièmes des animaux, la fécondation s'est produite entre le 30 octobre et le 13 novembre 1966 : à cette date, on pouvait observer des œufs à l'état de 2, 4, 8 blastomères.

BARNES (1963) a montré qu'il y a une température critique de 10° au-dessus de laquelle la fertilisation n'a pas lieu.

Le début du mois de novembre 1966 a en effet été caractérisé par une baisse de la température au-dessous de 10°, ce qui corrobore les observations de BARNES. Le 4 décembre, les œufs étaient encore bourrés de vitellus, le 18 décembre on y observait déjà des nauplii.

A partir du 15 janvier 1967, nous avons recueilli des nauplii dans le plancton, le maximum étant situé le 29 janvier et le

12 février 1967. Les *B. balanoides* émettent donc leurs larves à la période la plus froide de l'année. Ainsi se voit confirmé le fait que nous avons affaire à des animaux typiquement septentrionaux. Durant le mois de février, les nauplii, passant par sept stades successifs, augmentent de taille. Le 12 mars, nous avons observé des métanauplii de $328\ \mu$ et, le 29.3, des cypris de $785\ \mu$.

La fixation des *B. balanoides* s'est faite jusqu'à la fin du mois de mai, avec un maximum à la fin mars — début avril. Les différentes étapes de la fixation sont les suivantes : les antennes 1 sécrètent une sorte de ciment et régressent ensuite. Le 13.4, on pouvait voir apparaître, à l'intérieur des valves du cypris, les plaques primordiales et latérales. Ensuite, la partie basale s'applatit et, enfin, lorsque toutes les plaques furent constituées, les valves du cypris furent libérées. A ce moment, la muraille n'était formée que de quatre plaques : 2 rostrales et 2 latérales ; l'animal avait 1 mm de long. Le 27.4, la plupart des animaux avaient 2 mm de long et 6 plaques formant la muraille : les 2 plaques carinolatérales étant formées à partir des rostrales et des latérales contiguës. Par la suite, les Balanes augmentèrent progressivement de taille jusqu'à atteindre 5 mm de long en juillet-août. Celles qui étaient très serrées sur les pierres prirent la forme écologique de cylindre, atteignant ainsi 0,5 cm de haut. Les ovaires, à partir du mois d'août, sont orangés chez tous les individus, jeunes et vieux.

Sur les *B. balanoides* vivent des *Elminius modestus*. Ceux-ci ont le même mode de nutrition. Nous avons pu observer des parties du cycle reproducteur : on trouve des nauplii dans les ovaires à partir du mois d'avril et la fécondation semble se produire vers la fin du mois de février. Nous n'avons pas observé de nauplii dans le plancton, ceci est vraisemblablement dû au petit nombre de nos prélèvements ainsi qu'à la quantité réduite d'*Elminius*. Cependant, ils se fixent durant tous les mois d'été : juin, juillet, août, avec un maximum en juillet.

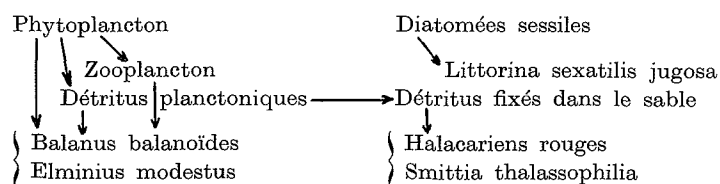
Les Balanes sont recouvertes d'une Diatomée filamenteuse courte, de couleur brune, qui se fixe en masse au début du mois de janvier. Elle forme un fin treillis très serré, qui retient fortement l'humidité à marée basse, et constitue une protection

pour les nombreux Halacariens rouges qui vivent entre les Balanes : ceux-ci se trouvent toujours dans une sorte de petit trou, par petits paquets de 5 à 8 individus. Les Balanes constituent pour ces Halacariens un abri encore meilleur que les Entéromorphes, tant du point de vue de la retenue d'humidité que de la résistance à l'arrachement par les vagues. Les Balanes en plus représentent pour eux un terrain de nutrition par les boulettes fécales qu'elles rejettent.

Les larves de *Smittia thalassophila* vivent également entre les Balanes, dans un agglomérat de sable. Elles sont très voraces : on peut les voir sous l'eau se pencher, en un mouvement incessant par-dessus l'orifice de leur abri et saisir la vase qui se trouve alentour grâce à leurs pseudopodes antérieurs; puis la tête se plie et les mandibules saisissent les boulettes retenues entre les pseudopodes. Ces larves sont présentes d'août à février. Des adultes mâles volaient en avril, en petits essaims, au-dessus des retenues d'eau, entre les pierres, jusqu'au niveau des Blocs. GOETGHEBUER (1942) rapporte que les femelles volent toujours à la surface de l'eau où a lieu l'accouplement. L'éclosion se passe entre deux marées.

On trouve souvent dans les squelettes de Balanes mortes de toutes petites *Littorina saxatilis*, de la forme *jugosa*, à grosses crêtes. Cette adaptation est très caractéristique; en effet, les *Littorina* de forme *rudis* ne pourraient pas subsister ailleurs que dans les Balanes, car elles seraient arrachées par les vagues. Or, la forme *rudis* est trop grosse pour une Balane, c'est pourquoi nous ne trouvons que la forme *jugosa*. Leur nourriture est faite de Diatomées sessiles qui poussent sur les pierres et sur les Balanes.

Dans le biotope constitué par les Balanes, nous pouvons établir les chaînes alimentaires suivantes :



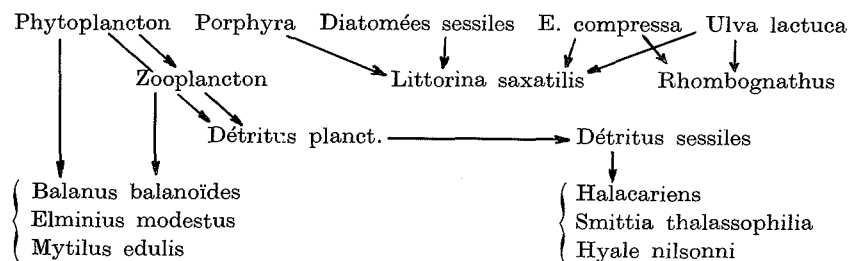
b) Zone des *Balanus balanoides* et *Entéromorpha compressa*.

*Étage des Moules*a) *Zone des Mytilus edulis, E. compressa, B. balanoïdes.*

Nous considérons ces deux zones comme formant un seul biotope, car la faune associée est identique.

En plus des animaux de la zone précédente, zone des Balanes, nous voyons apparaître l'Halacarien vert *Rhombognathus* qui se nourrit du « suc des Algues vertes » (ANDRÉ, 1946) et l'Amphipode *Hyale nilsonni* qui se nourrit de détritus. Sur les Moules circulent les *Littorina saxatilis*, forme *rudis*; elles peuvent subsister ici, grâce à la proximité des Blocs qui forment un rempart aux vagues et parce que, de toute manière, les Moules offrent de plus grands interstices propres à l'abri.

Dans le biotope des Moules et des Balanes recouvertes d'algues vertes, nous pouvons établir les chaînes alimentaires suivantes :

b) *Zone des M. edulis et B. balanoïdes.*c) *Zone des M. edulis et leurs prédateurs.*

Nous examinons ces deux zones ensemble, car la faune interstitielle aux Moules est semblable dans les deux cas.

Le problème des Moules ayant été étudié de fort près par Leloup et Lefevre en 1952, nous renvoyons à leur travail.

Nous avons remarqué, pour notre part, que la reproduction et la fixation atteignent leur point maximum aux mois de mai et de juin et que, sauf aux mois de juillet et d'août, on trouve des larves dans le plancton, tout au long de l'année. En effet, les Moules ne pondent plus au-dessus de 18° C (LUBET, 1959).

M. edulis se nourrit de toutes les particules qui se trouvent

dans l'eau. Elle rejette une grande quantité de pseudofèces. Ceci intervient certainement dans le dépôt de la vase agglomérée par les Polydores des zones inférieures.

Sur les Moules on observe des *B. balanoides* et des *E. modestus*, par petits paquets, et, souvent, le long des côtes d'accroissement. *Nucella lapillus* se nourrit de Moules et de Balanes et *Asterias rubens* de Moules. Les Pourpres se reproduisent toute l'année et les Étoiles de Mer surtout en mai et juin. Nous n'avons pas trouvé de larves planctoniques appartenant à ces dernières, mais de tout jeunes individus de quelques mm, en abondance dans les flaques et retenues d'eau en juin et juillet; on les voit progressivement grandir et, à la fin du moins d'août, les plus jeunes ont quelques cm de diamètre.

C'est dans cette zone que se situent, habitant des fissures remplies de sable, les Anémones *Actinia equina*, de la forme verruqueuse, qui agglomère les débris de coquilles. Dans le même biotope vit le prédateur d'Anémones *Pycnogonum littorale*, qui enfonce son rostre suceur dans les tissus de l'Anémone. L'accouplement du Pantopode se fait début novembre. Des mâles portant des gaines ovigères ont été observés de novembre à janvier.

Le byssus des Moules (fig. 1) retient entre ses filaments enchevêtrés beaucoup de sable et de vase dont profitent un grand nombre d'animaux. Un Oligochète de la famille des Naididés est très abondant et caractéristique de ce milieu : il se nourrit probablement de la vase du byssus, tout en profitant de la protection très efficace des filaments. Il en est de même pour le Polychète sédentaire *Spio filicornis* qui, lui, profite sans doute, pour sa nourriture planctonique, du courant de filtration provoqué par la Moule.

Les animaux détritivores sont ici encore attirés par l'abri et la vase abondante : *Hyale nilsonni*, les *Halacariens* rouges et les larves de Chironomidae *Smittia thalassophila*. Les *Jaera marina* sont omnivores, de préférence phytophages (NIERSTRASZ, 1962).

Enfin les jeunes *Carcinus maenas*, omnivores, qui ne sont pas encore assez forts pour résister à la poussée de l'eau, même sous les pierres, trouvent une protection dans le byssus. Les jeunes *Carcinus* sont très abondants en été. Nous avons recueilli des

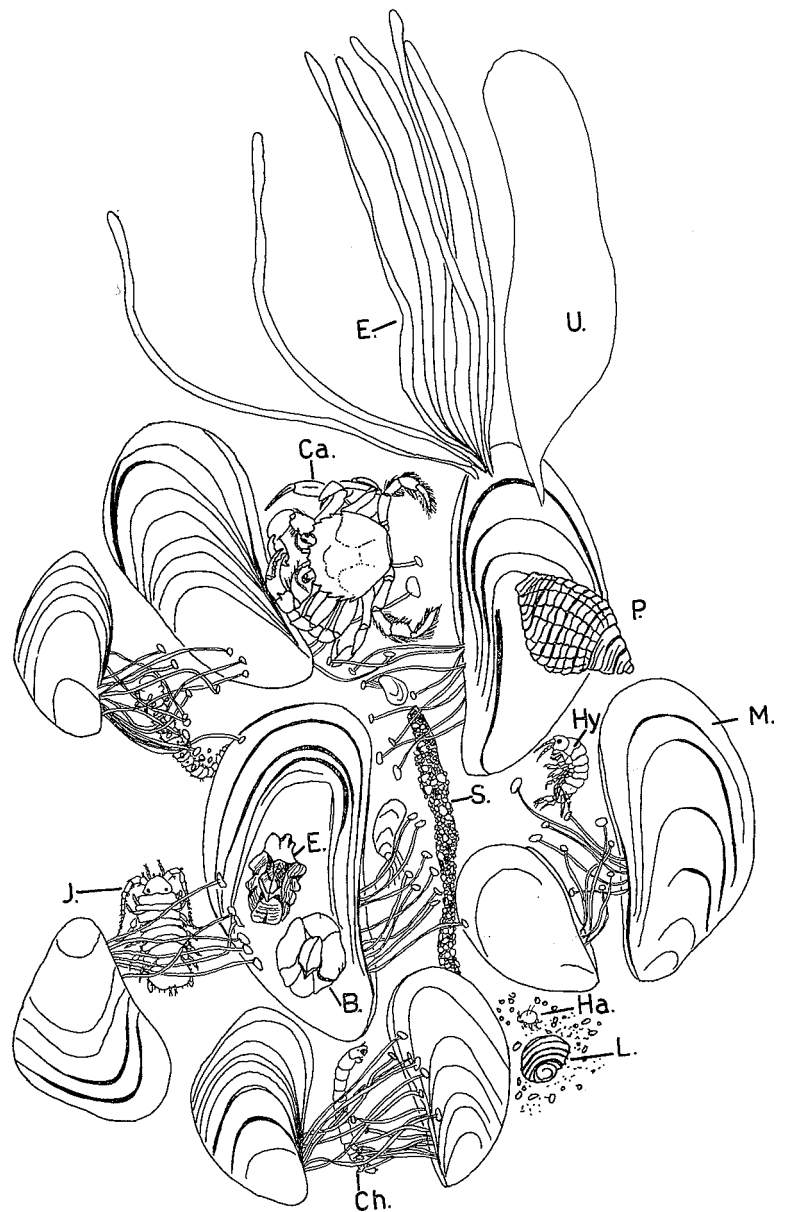
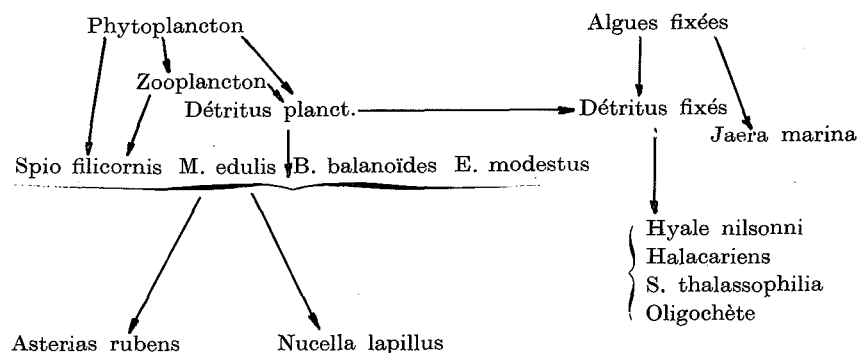


Fig. 1. — Faune du byssus de Moules; niveau supérieur; Gross. 1,5 ×.

B. : balanoïdes; Ca. : *C. maenas*; CH. : Larve de Chironomidae; E. : *E. compress*; El. : *E. modestus*; Ha. : Halacarien; Hy. : *H. nilsonni*; J. : *J. marina*; L. : *L. saxatilis*; M. : *M. edulis*; O. : Oligochète; P. : *P. lapillus*; S. : *S. filicornis*; U. : *Ulva lactuca*.

Zoés et des Métazoés dans le plancton en mai et juin. Cependant, des adultes s'accouplaient encore en juillet et au début du mois d'août.

Dans le biotope formé par les Moules, nous pouvons établir les chaînes alimentaires suivantes :



* * *

Nous aborderons ici le problème fort intéressant des deux Nudibranches *Aeolidia papillosa* et *Lamellidoris bilamellata*. Ces deux espèces remontent jusqu'à la limite des mers basses de mortes-eaux, à certaines époques. Le plus fréquemment rencontré est le *L. bilamellata*; nous l'avons récolté pondant sur les côtés abrités des rochers, le 16.10.66, mais il était surtout abondant le 15.1.67. A notre visite suivante, le 29.1.67, ils avaient tous sensiblement reculé vers la mer, pondant toujours à la limite des mers basses de moyennes-eaux. Enfin, le 12.2.67, seuls quelques petits groupes pondaient encore sur les faces de rochers couverts de *Balanus crenatus*, à la limite des mers basses de vives-eaux.

Deux hypothèses peuvent être envisagées pour l'explication de ce phénomène :

1° les animaux qui étaient parvenus jusque dans les zones supérieures sont morts plus rapidement que les autres, étant soumis à des conditions extérieures très dures (température la plus basse de l'année, grand vent, tempête) et les autres sont morts aussi.

2° les Mollusques ont effectué une retraite après la ponte, celle-ci étant achevée et, dans ce cas, ils ne viendraient dans la zone intertidale que pour pondre.

Cependant, d'autres faits viennent infirmer et confirmer chacune des deux hypothèses : nous avons ramené ces Nudibranches vivants, prélevés à tous les niveaux, et les avons élevés en aquarium simulateur de marées, à 3°, ils sont restés vivants durant deux mois encore, c'est-à-dire beaucoup plus longtemps après la disparition des autres sur le terrain. Ils avaient également pondu en aquarium.

La mort de ces animaux ne survient donc pas après la ponte.

Nous avons aussi observé, en aquarium, que les *L. bilamellata* pondent toujours à la limite air-eau ; lorsque la ponte est achevée, ils se tiennent constamment sur le fond où subsiste un peu d'eau à « marée basse » : ce comportement viendrait en quelque sorte confirmer la deuxième hypothèse.

D'autre part, aucun auteur, particulièrement SWENNEN (1961) qui a étudié l'écologie des Nudibranches des Pays-Bas, ne signale qu'un Nudibranche vive plus d'un an. D'après Swennen, tous les individus *Lamellidoris bilamellata* proviennent de la ponte d'hiver. Et, de fait, après cette période de disparition, nous avons retrouvé de jeunes individus de 1 cm au mois de juillet, mais plus aucun adulte.

Le *L. bilamellata* se nourrit de *Balanus crenatus* (SWENNEN, 1961) et non de Bryozoaires (TURPIN, 1961), Tuniciers ou Algues, comme l'affirment beaucoup d'auteurs. Swennen est le seul auteur à signaler ce mode de nutrition et nous confirmons ses observations.

* * *

Nous avons trouvé l'*Aeolidia papillosa* en décembre, janvier et février aux mêmes niveaux que le *L. bilamellata*. Il effectue, lui aussi, ce recul au cours du temps et nous pouvons envisager à son égard des deux mêmes hypothèses.

Nous possédons beaucoup moins de données que pour l'espèce précédente, car l'*Aeolis* est assez fragile en aquarium. SWENNEN

(1961) signale que c'est une espèce qui peut vivre un an, boréo-arctique comme la précédente.

A. papillosa se nourrit principalement d'Hydres et d'Anémones, telles que *Sagartia troglodytes*, *Actinia equina* et *Metridium senile* (SWENNEN, 1961). Nous pensons qu'il se nourrit de ces 3 Anémones sur le brise-lames, où il se trouve, comme elles, dans des encoches et sous de petits surplombs. Les seules Hydres qui subsistent en hiver sont les *Tubularia* qui ne peuplent pas du tout les mêmes biotopes.

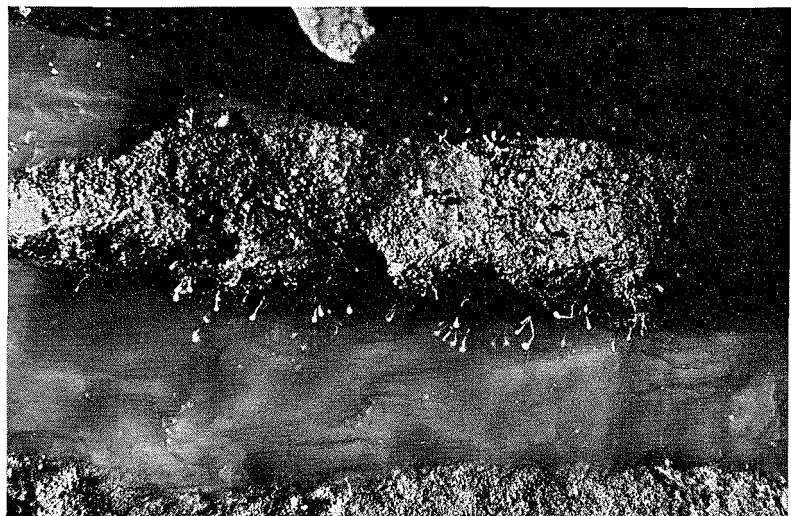


Fig. 2. — Tubulaires sous les surplombs et au bord des blocs, baignées par le ablancement de l'eau.

Étage des Tubulaires

a) Zone des *T. larynx* et *Polydora ciliata*.

La faune associée aux Tubulaires constitue un microbiotope très riche en espèces et particulier aux rochers du brise-lames (fig. 3).

Jusqu'au mois de novembre 1966, nous avons trouvé les Tubulaires sous les surplombs, dans tous les endroits abrités où elles pendent juste au-dessus du niveau de la mer basse, et jusque

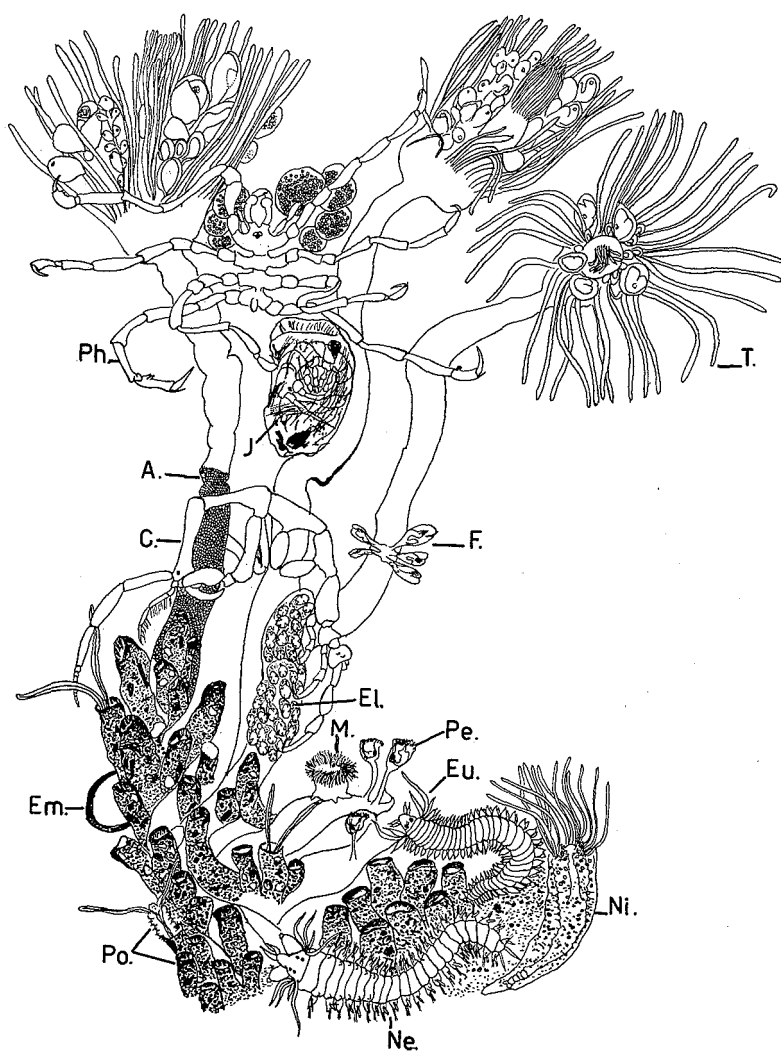


Fig. 3. — Faune associée aux Tubulaires; Gross. 2 ×.

A. : A. parasiticum; C. : C. linearis; El. : E. pilosa; EM. : Enoplus;
Eu. : E. sanguinea; F. : F. repens; J. : J. falcata; M. : M. senile; NE. :
N. pelagica; Ni. : N. venustula; Ph. : P. femoratum; Pe. : P. cernua;
Po. : P. ciliata; T. : T. larynx.

dans les fissures retenant l'eau du chemin central. Dès le mois de décembre, les Hydroïdes se trouvant aux endroits les plus exposés ont dégénéré.

C'est en hiver que s'opère la reproduction sexuée des Tubulaires : pendant cette période, on voit grossir les Polypes, ceci étant provoqué par la croissance des embryons au sein des gonophores qui forment des grappes rouge-vin de plus en plus gonflées, en même temps que les tentacules grandissent. Les gonophores sont de plus en plus gros de la base vers le sommet.

Nous avons disséqué au cours du temps les gonophores les plus apicaux et avons suivi l'évolution morphologique de l'embryon : durant le mois de janvier et le début de février, l'embryon s'allonge, les tentacules aboraux étant au nombre de neuf à dix. En mars et avril, ce nombre augmente jusqu'à quinze et vingt, tandis que se forment les tentacules oraux et le bouton adhésif glandulaire.

Nous avons observé les premières fixations dès la fin du mois d'avril. Durant le mois de mai, de nombreuses Actinules étaient libérées; l'Actinule, une fois libérée, se déplace très peu (G. VAN DE VYVER, 1966), elle est devenue un jeune Polype. Celui-ci grandit progressivement et atteint 3 à 4 cm à la fin du mois d'août.

Nous examinons la faune associée aux Tubulaires à la fig. 3. Deux espèces sont prédatrices : *Phoxichilidium femoratum* et *Caprella linearis*. Le *P. femoratum* se maintient grâce à la sécrétion d'un réseau de fils très ténus. Il est typique des Tubulaires sur ce brise-lames. Des mâles portaient des balles d'œufs de la fin du mois de mars à la fin d'avril. Les *P. femoratum* se nourrissent des gonophores du Polype (L. GIL-TAY, 1928) ainsi, la période de maturation des ovules du Pantopode, avant mars, correspond à la période de croissance des embryons de Tubulaire contenus dans les gonophores, ce qui constitue une nourriture très riche.

Au mois de mai, plus aucun mâle ne portait d'œufs. Le Polype avale le Protonymphon et la larve poursuit son développement, la partie antérieure de son corps profondément enfouie dans la cavité gastrique de l'Hydranthe (S. SANCHEZ, 1959). Nous avons

effectivement vu des embryons de *P. femoratum* dans les tissus de l'Hydrocaule le 12.7.67.

* * *

Les *Caprella linearis* se nourrissent aussi de Tubulaires. Les Caprelles ont deux périodes de reproduction : l'une, en automne, où nous avons trouvé des femelles contenant des œufs, le 16.10.66; ces femelles étaient peu abondantes et plus petites (0,5 cm) que celles trouvées au printemps, en mars (1 cm); le 29.3.67, de nombreuses femelles portaient déjà des jeunes de 1 mm : 5 à 10 par animal, tandis que d'autres portaient encore des œufs.

Les Caprelles émettent leurs jeunes durant les mois d'avril, mais et juin : c'est à cette période que les jeunes Caprelles couvrent à profusion tous les Hydraires.

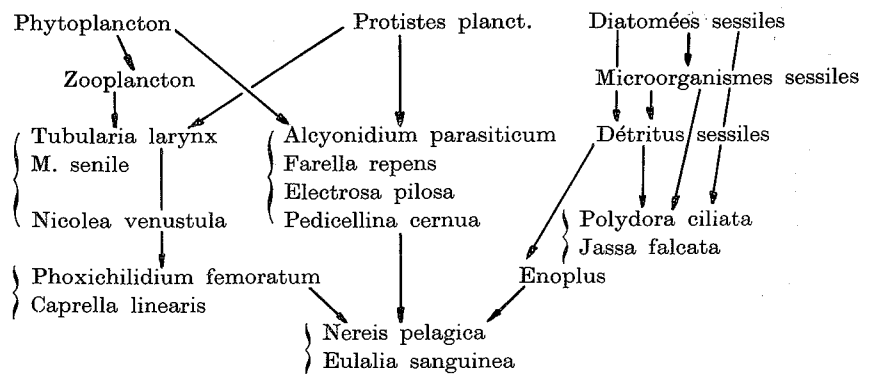
* * *

La base des Tubulaires est tapissée d'un manchon très épais de vase à *Polydora ciliata* : cette vase joue un rôle de retenue d'eau très important et certainement nécessaire à la Tubulaire, surtout lorsque celle-ci est assez longtemps émergée (1 h); en effet, la masse spongieuse de vase s'égoutte le long de l'Hydrocaule (la Tubulaire pend) procurant ainsi une humidité constante.

G. VAN DE VYVER (1966) signale la même sorte d'association chez les Tubulaires du Boulonnais, où c'est une véritable éponge *Halicondria panicea* qui joue son rôle.

Le Nématode *Enoplus* et les *Jassa falcata* profitent de la vase, source d'humidité et de nourriture. Les Polychètes *Nereis pelagica* et *Eulalia sanguinea* se nourrissent sans doute des *Enoplus*, des Bryozoaires et des Polydore. *Nicolea venustula*, microphage, trouve parmi les stolons un lieu de fixation. Enfin, comme toujours à la base des Hydraires du brise-lames, de jeunes *Metridium senile* et des *Pedicellina cernua* sont planctonophages.

Dans le biotope formé par les Tubulaires, nous établissons les chaînes alimentaires suivantes :



* * *

Le biotope formé par la vase à Polydore abrite un très grand nombre d'espèces.

Le *Polydora ciliata* recouvrent les pierres d'une boue vaseuse épaisse de 1 à 5 cm. On les trouve aussi partout où ils peuvent se fixer dans leur zone de dispersion, ainsi que nous l'avons constaté, en passant, dans tous les biotopes.

DORSETT (1961) a montré qu'à Whitstable les *Polydora* se reproduisent de janvier à avril. En moyenne, une femelle pond 12 à 18 capsules, chacune contenant 50 œufs. Les *P. ciliata* sont matures lorsqu'ils ont 40-45 segments.

POLK (1960) a signalé qu'au Bassin de Chasse d'Ostende, la larve devient libre au stade de 3 sétigères et qu'elle a une vie planctonique jusqu'à 18 sétigères.

Ayant recueilli des larves dans le Plancton à partir du 15 janvier 1967, nous avons observé les différents stades planctoniques du Polydore. Le 15.1.67, les larves ont 4 à 6 segments à 3 sétigères; elles n'ont que 2 yeux et les soies sont très longues; au stade de 5 sétigères, on peut observer les yeux qui commencent à se dédoubler.

Le 29.1.67, les plus grandes larves avaient 8 segments et mesuraient 490 μ ; les 4 yeux sont bien distincts ainsi que les petits palpes. Les soies sont beaucoup moins longues.

Le 12.2, les larves les plus grandes ont 500 μ , des palpes un peu plus longs.

Le 26.2, au stade de 16 sétigères, les larves mesurent 900 μ , les palpes sont encore plus longs et les soies sont courtes.

Le 12.3, au stade de 17 sétigères, la larve a acquis ses parapodes, le 5^e segment ses soies spécialisées, et les palpes ont leur longueur définitive.

Le 27.3 et le 13.4, la larve avait 18 sétigères et était arrivée à la morphologie définitive du Polydore adulte.

F. RULLIER (1962) rapporte dans son article sur le *Polydora antennata* que SODERSTROM (1923) a montré que les larves nageuses du *P. ciliata* se fixaient par la partie médiane de leur corps qui agit chimiquement, corrode le substratum et permet au jeune Ver de se cacher dans la cavité ainsi formée; les grosses soies du 5^e sétigère ne servent pas à cette perforation de la pierre.

Sur le brise-lames, la fixation s'opère sur toute la durée des mois d'avril et mai; après cette période, nous avons trouvé de moins en moins de larves de 18 sétigères planctoniques.

Durant le mois de mai, et surtout à la fin de ce mois, toutes les pierres du brise-lames abritées de l'assaut des vagues étaient recouvertes d'une boue de Polydores, épaisse de 15 à 20 cm. A la fin du mois de juin, la vase avait retrouvé sa hauteur habituelle de quelques cm, la mer était alors saturée des tubes vides de ces Spionidés.

Les *P. ciliata* agglomèrent une quantité énorme de vase et de détritiques organiques, grâce au mucus collant qu'ils sécrètent le long de leur corps. Dans cette vase vit un très grand nombre de microorganismes que nous n'avons pas eu le temps de déterminer ni de dénombrer; c'est là un travail qu'il serait très intéressant d'approfondir.

Een effet, contrairement à ce que disent tous les auteurs, les *P. ciliata* ne se nourrissent pas du plancton libre, mais de microorganismes sessiles. C'est POLK qui l'a observé au Bassin de Chasse d'Ostende et nous confirmons ses observations: le Ver sort la partie antérieure du corps de son tube et ratisse la vase au moyen de ses longs palpes; les cils ramènent alors les particules à la bouche.

C'est dans la vase à Polydora que l'on trouve le plus grand nombre d'espèces (fig. 4): ce biotope représente un abri, une

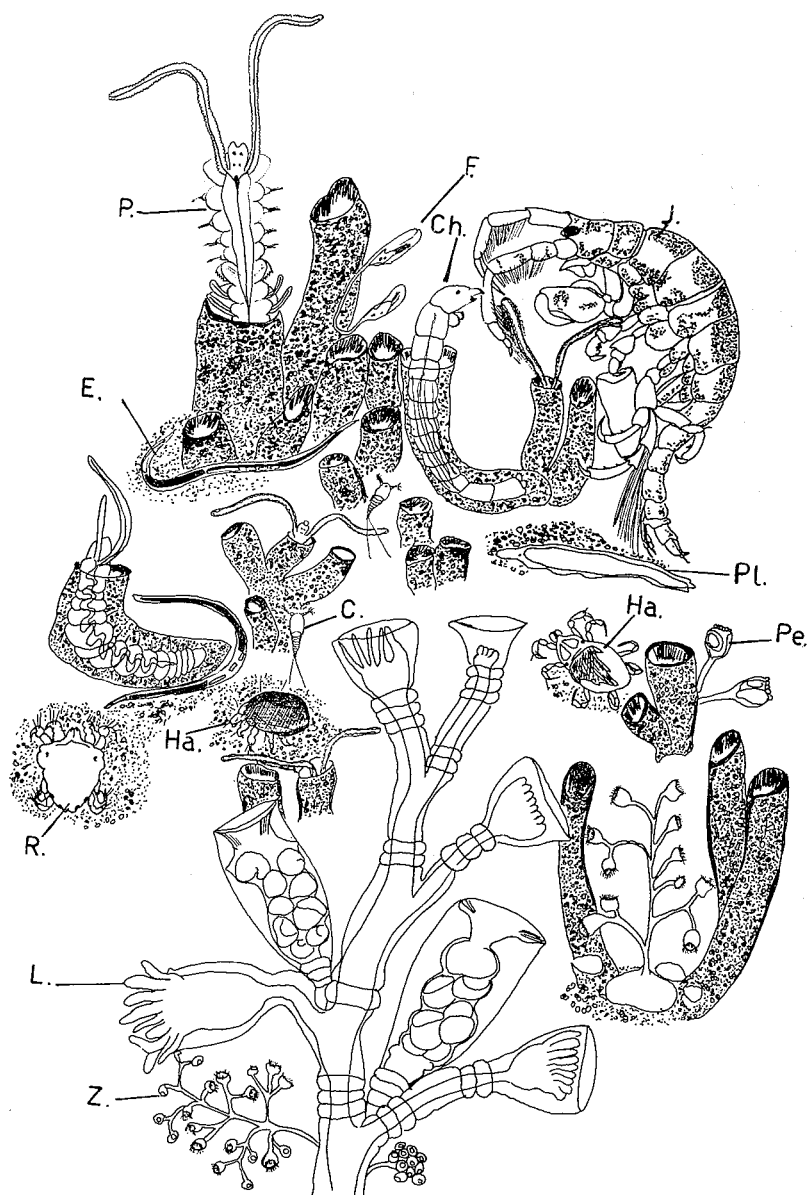


Fig. 4. — Faune associée aux Polydore; Gross. 3,5 ×.
 C. : Copépode; Ch. : Larve de Chironomidae; E. : Enoplus; F. : F. repens; Ha. : Halacarien; J. : J. falcata; L. : L. geniculata; P. : P. ciliata; Pe. : P. cernua; Pl. : Ployclade; Z. : Z. arbuscula.

retenue d'humidité et surtout une source de nourriture considérable.

L'animal typique est certainement l'Amphipode *Jassa falcata* qui grouille véritablement. Celui-ci, en effet, se nourrit de la même façon que le *Polydora*.

Jassa falcata se reproduit au printemps surtout, mais aussi en automne. Nous avons vu, le 7.10.66 et le 16.10.66, des femelles assez petites dont les oostégites contenaient quelques œufs. Mais les femelles fécondées au mois de mars étaient en nombre considérable et de plus grande taille. Ce phénomène est le même que pour les Caprelles. Au mois d'avril, les femelles portaient toutes des jeunes (10 à 12 par animal) de 1 à 2 mm. Ces jeunes sont émis en mai et juin.

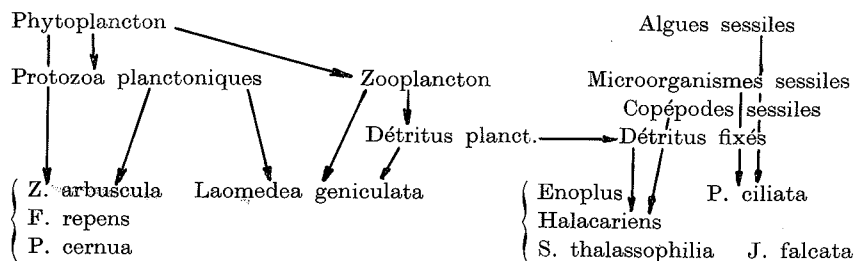
Le Nématode *Enoplus* est aussi caractéristique de cette vase, nous l'avons vu plusieurs fois.

Les petits *Halacariens* rouges et *Rhombognathus* et le Copépode *Harpacticus gracilis* profitent de la nourriture faite de détritus.

Au Bassin de Chasse d'Ostende, les *Polydora* se nourrissent surtout de Copépodes sessiles (POLK, 1960). Tel est rarement le cas ici. Un Polyclade est parfois trouvé parmi les tubes.

La Vorticelle coloniale *Zoothamnium arbuscula* est très commune : ceci est très important, car ce Protozoaire est caractéristique des eaux stagnantes ; c'est dire combien ce biotope représente un abri efficace parmi ces rochers de mode agité. En profitant, sans doute, de cette situation, *Laomedea geniculata* se fixe généralement des tubes aux niveaux supérieurs de la zone de dispersion des *Polydora*. Ces Chironomidae se caractérisent donc par une très grande dispersion.

Dans le biotope formé par les *Polydora*, nous pouvons établir es chaînes alimentaires suivantes :



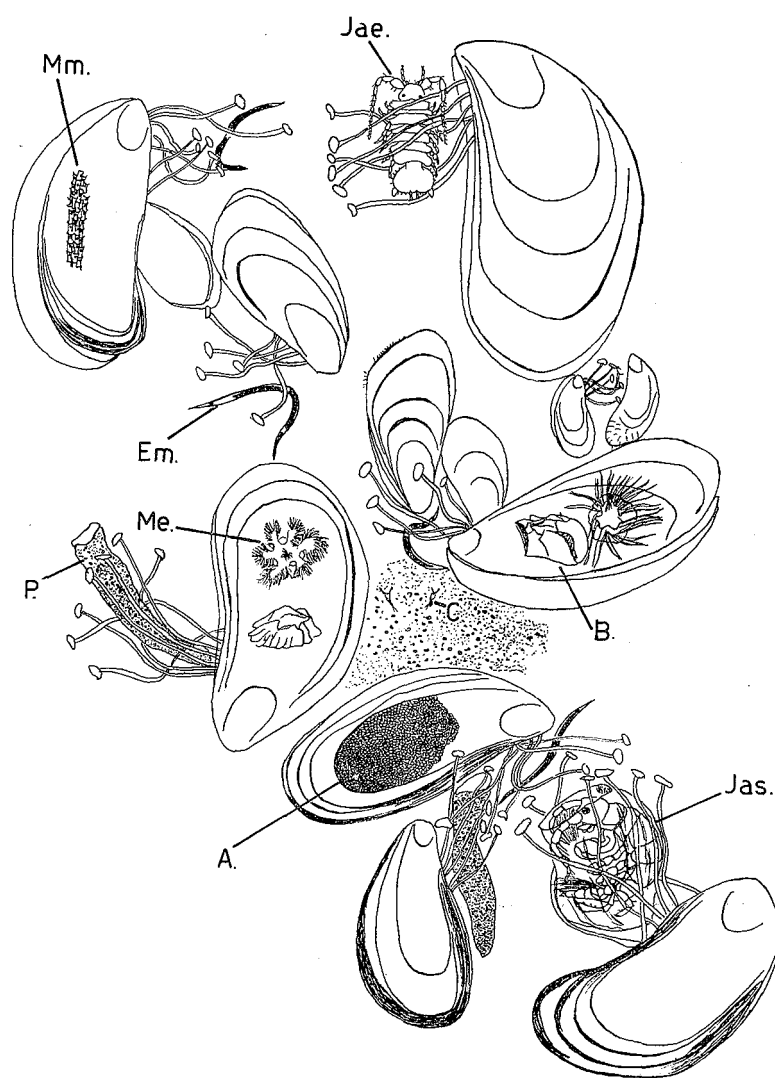


Fig. 5. — Faune du byssus de Moules; Niveau inférieur; Gross. 1,5 ×.

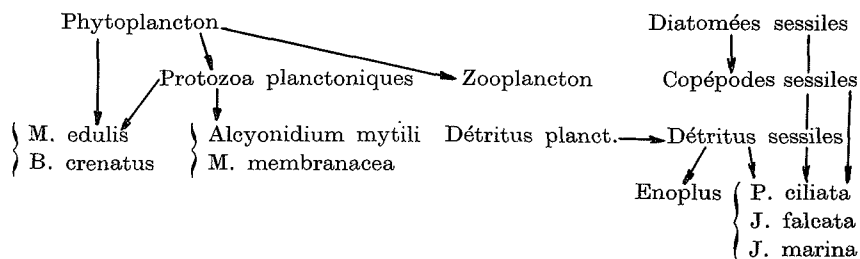
A. : *A. mytili*; B. : *B. crenatus*; C. Copépode; Em. : *Enoplus*; Jae. : *J. marina*; Jas. : *J. falcata*; Me. : *M. senile*; Mm. : *M. membranacea*; P. : *P. ciliata*.

Dans le biotope des Moules des niveaux inférieurs, nous pouvons établir les chaînes alimentaires suivantes :

Nous avons également examiné la faune associée aux Moules des niveaux inférieurs (fig. 5).

Sur les Moules, et s'en nourrissant, sont toujours présents *Asterias rubens* et, mais en bien moindre abondance, *Nucella lapillus*. *Balanus crenatus*, qui se présente en grappes sur les Moules, et *Metridium senile* sont planctonophages. Les deux Bryozoaires *Alcyonidium mytili* et *Membranipora membranacea* se nourrissent de Protistes planctoniques.

On trouve communément, dans le byssus, *Jaera marina*, omnivore, et *Enoplus*, détritiphage. *P. ciliata* et *Jassa falcata* sont souvent observés, bien que ce ne soit pas là leur biotope le plus colonisé, comme nous l'avons vu plus haut. Le Copépode sessile *Harpacticus gracilis* se nourrit de Diatomées du sable.



* * *

Les surplombs et les fonds des grottes formées par plusieurs Blocs contigus sont tapissés de *Metridium senile*, de Moules recouvertes d'*Alcyonidium mytili* et des Bryozoaires *Electra pilosa* et *Membranipora membranacea*.

Les *M. senile* se reproduisent surtout de manière asexuée en émettant un long pseudopode au bout duquel se forme une jeune Anémone, qui se détache lorsqu'elle est formée. Ce phénomène peut durer un à plusieurs jours. C'est ce que nous avons observé, en février, en aquarium à 4° C.

Sur le terrain, ces phénomènes semblent avoir lieu surtout au printemps. Les *Metridium* sont disposés, de manière générale, en larges bandes d'individus roses, blancs ou bruns; ce fait est

expliqué par la fréquence de la reproduction asexuée. Les *Electra pilosa* opèrent leur reproduction sexuée d'abord, asexuée ensuite, durant les mois d'été.

Dans ce biotope, tous les individus sont planctonophages.

* * *

Les milieux les moins explorés se situent en-dessous des pierres. Comme nous l'avons mentionné au cours de notre description du brise-lames, les Blocs les moins lourds pèsent encore 40 kg et ce sont les moins nombreux. Nous n'avons donc pu que rarement les retourner. Chaque fois que nous avons pu le faire, nous avons vu des *Lepidonotus squamatus*, macrophages; le Polychète sédentaire *Amphitrite edwardsi*, dans son long tube vaseux collé contre la pierre est microphage. *Carcinus maenas*, adulte, peut se maintenir sous les pierres, en dépit de la force de l'eau. Il en est de même pour le *Cancer pagurus*.

Nous ne pouvons établir les relations entre les espèces, car nous possédons trop peu de renseignements pour ce biotope.

Examinons à présent le biotope formé par les retenues d'eau entre les pierres du chemin central (fig. 6).

Lorsque les fissures ne sont pas trop larges, de nombreux tubes de *Lanice chonchilega* apparaissent; cet organisme est microphage. De nombreuses larves, dans leur enveloppe transparente, se nourrissaient de *Noctiluca scintillans* dans le plancton du 24.5.67.

Les deux Anémones *Sagartia troglodytes* et *Tealia felina* vivent profondément enfoncées dans le sable retenu dans les fissures : elles se nourrissent de débris, d'animaux morts et vivants apportés par les vagues.

Laomedea gelatinosa et, plus rarement, *L. bicuspidata* flottent dans ces retenues d'eau. Comme la plupart des Hydraires, ces organismes ne supportent pas la dessiccation. En fait, ils ne sont que les représentants, dans la zone des marées, des *L. gelatinosa* de 30 cm qui vivent dans les étages toujours immergés.

PÉREZ, YOUNGE, MOORE, etc. montrent bien que des formes allongées ne résistent pas dans la zone intertidale à cause de la violence des mouvements de l'eau qui les arrache ou les détruit. Les *L. gelatinosa* que nous avons trouvés n'ont jamais plus de



Fig. 6. — Une retenue d'eau.



Fig. 7. — *Ancula gibbosa*.

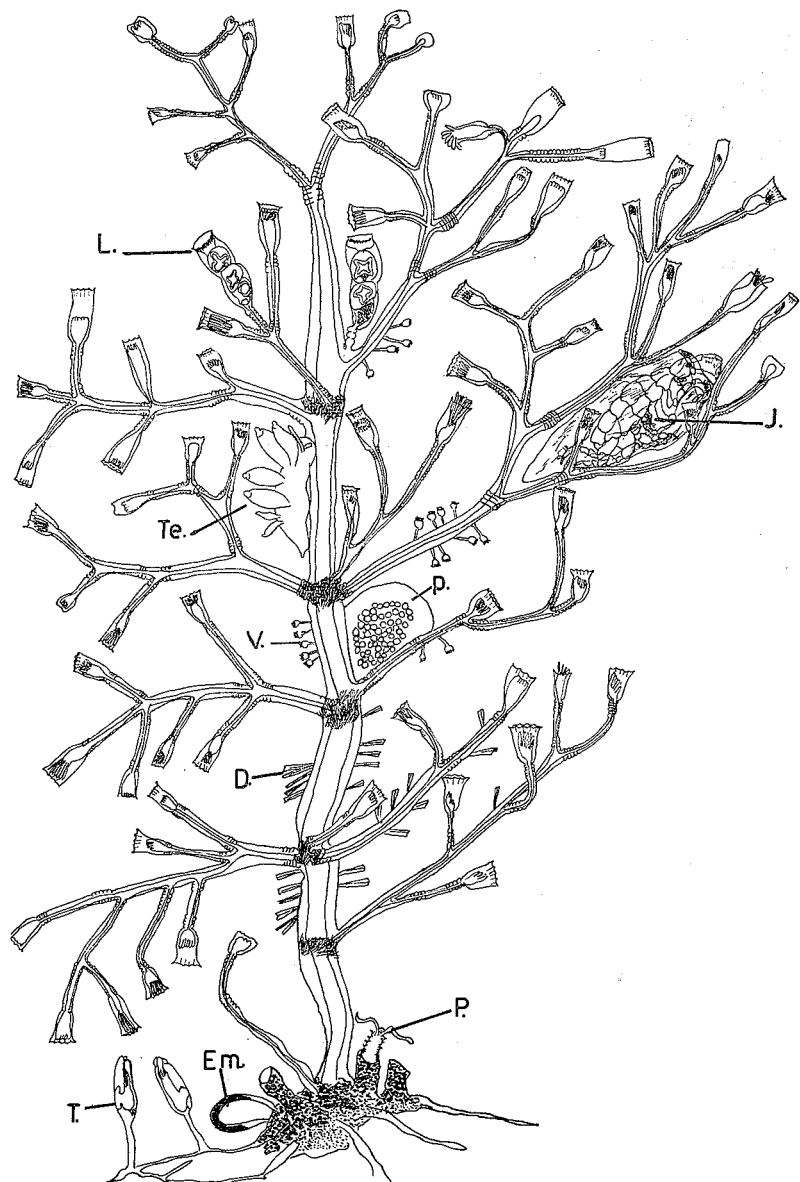


Fig. 8. — Faune et flore associées aux *Laomedea gelatinosa*; Gross. 6 ×.

D. : Diatomées; J. : *J. falcata*; EM. : *Enoplus*; L. : *L. gelatinosa*; P. : *P. ciliata*; TE. : *T. despectus*; T. : *T. pedicellata* avec p. ponté; V. : Vorticelles.

10 cm de long, de telle sorte que l'eau en mouvement ne les balance pas contre les parois.

Dès les premiers froids de novembre 1966 et 1967, toutes les colonies avaient dégénéré et il n'y eut plus trace de ces Hydraires durant tout l'hiver. Le 12.2 nous avons aperçu quelques rares hydrocaules de 1 cm de haut.

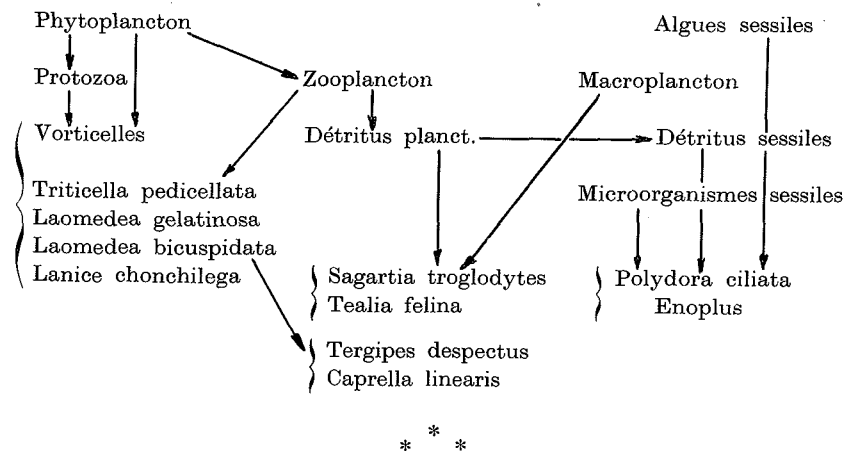
A partir du 27 mars, les colonies devinrent de plus en plus abondantes, pour atteindre 5 à 8 cm le 13.4; en été, elles ont communément 10 à 11 cm de longueur.

Les gonosomes commencent à apparaître au début du mois d'avril. A la fin de ce mois, chaque colonie porte plusieurs gonosomes. Ceux-ci libèrent leurs Méduses en mai. D'après LELOUP (1947), ces Méduses sont planctoniques en mai et juin. La reproduction sexuée a donc lieu à cette époque et la colonisation des substrats par de nouveaux Polypes durant les mois d'été.

La fig. 8 nous montre la faune associée aux *Laomedea gelatinosa*. Le Nudibranche *Tergipes despectus* s'en nourrit et trouve un abri pour lui et sa ponte. Les Caprelles s'en nourrissent, comme des autres Hydraires. A la base, dans les stolons rampants, se fixe *Polydora ciliata*, avec son compagnon habituel *Enoplus*; le *Triticella pedicellata* trouve là aussi un point de fixation, ses propres stolons s'enchevêtrant avec ceux de l'Hydraire. De nombreuses Diatomées épiphytes apparaissent au printemps et, en juillet et août, l'Hydrocaule est parsemé de Vorticelles.

Enfin, nous avons capturé des hôtes passagers des retenues d'eau : *Facelina coronata*, en avril et juin, *Ancula gibbosa*, en février, *Centronotus gunnellus*, en mars, et de jeunes *Clupea harengus*, en février.

Dans le biotope des retenues d'eau, nous pouvons établir les chaînes alimentaires suivantes (nous n'y incorporons pas les animaux de passage, ce biotope n'étant peut-être pas leur habitat courant) :



b) Zone des *T. larynx* et *Balanus crenatus*.

Les *B. crenatus* abondent dans cette zone. Nous n'avons pas pu, à leur sujet, faire d'observations aussi approfondies que pour *B. balanoides*, en raison de la difficulté d'accès. Cependant, d'après les auteurs CRISP et BARNES, les périodes et les modes de reproduction sont semblables pour ces deux Balanes.



Fig. 9. — Paroi couverte de *T. larynx* sur une hauteur de 50 cm.

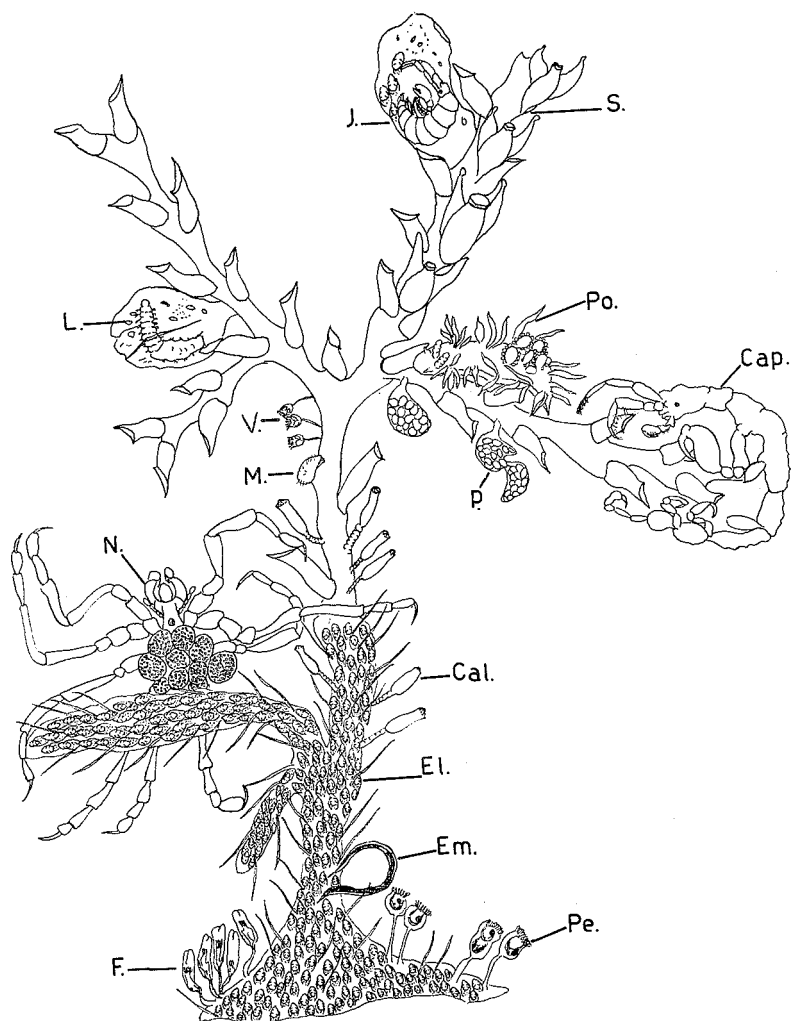


Fig. 10. — Faune associée aux Sertulaires; Gross. 4 ×.

Cal. : *C. syringa*; Cap. : *C. linearis*; El. : *E. pilosa*; EM. : *Enoplus*;
 F. : *F. repens*; J. : *J. falcata*; L. : larve de Polychète; M. : *M. edulis*;
 N. : *N. brevirostre*; Po. : Polyceridae + p. ponte; Pe. : *P. cernua*;
 S. : *S. cupressina*; V. : Vorticelles.

On trouvait des nauplii dans les glandes génitales au mois de décembre 1966; de nombreux individus, cependant, n'avaient pas encore émis leurs larves à la fin du mois d'avril, alors que chez les *B. balanoïdes*, l'opération était terminée chez presque tous les individus.

Peu d'organismes sont associés à ces Balanes, si ce ne sont les *Polydora ciliata*, avec leurs compagnons habituels *Enoplus* et *Jassa falcata* dans les endroits abrités. Le *Dendronotus arborescens*, trouvé rarement, se nourrit de Tubulaires (Dr ERWIN STRESEMAN), typiques des côtes allemandes.

Le biotope formé par les *Sertularia cupressina* (fig. 10) est celui qui a retenu notre attention dans cette zone. Contrairement aux Laomedea, ces Hydraires ne dégénèrent pas en hiver; les gonosomes commençaient à apparaître sur certaines colonies le 12.2.67; le 13.4 ils étaient partout; le 24 mai 1967, beaucoup étaient vides. Ce sont les représentants, petits, dans la zone intertidale, des *Sertularia* toujours immergées. Tel était le cas aussi pour les Laomedea.

En association avec cet Hydraire, 3 organismes vagiles s'en nourrissent *Caprella linearis*, toujours présent sur les Hydraires; *Nymphon brevirostris* est spécifique de ces colonies sur le brise-lames. Il se maintient grâce à la sécrétion de fils très ténus. Des mâles portant des balles d'œufs ont été récoltés en janvier. De jeunes larves poursuivaient leur développement dans des galles du tube digestifs de l'Hydraire au mois de mars. De tout jeunes individus étaient libres en avril.

Un Nudibranche de la famille des Polyceridae, avec sa ponte, est abondant à partir de mai et durant tout l'été.

Il faut remarquer ici que les Nudibranches vivant sur les Hydraires sont en général spécifiques d'un genre : *Tergipes*, l'est de Laomedea; le Polyceridae est caractéristique de *Sertularia*. Il en est de même pour les Pycnogonides : *P. femoratum*, sur le brise-lames est spécifique des Tubulaires et *N. brevirostre*, de *Sertularia*. Ils ont ceci en commun qu'ils dépendent de l'Hydraire pour leur nourriture et pour le développement de leurs jeunes. Il serait intéressant de se livrer à une étude qui préciserait la nature de cette dépendance.

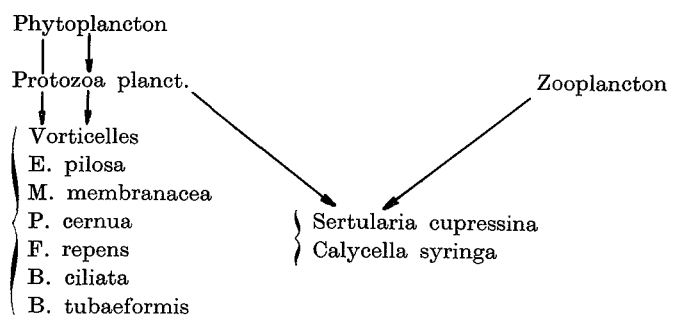
Electra pilosa entoure la base de l'Hydraire d'une véritable

gaine : il constitue peut-être, de la même façon que les Polydores sur les Tubulaires, une réserve d'humidité utile à marée basse pour la colonie.

A la base, *Pedicellina cernua* et *Farrella repens* trouvent un point de fixation dans les stolons rampants. Le long de l'Hydrocaule est fixé *Calycella syringa* et une *Vorticelle* surtout abondante en été. De jeunes Polychètes trouvent dans les colonies buissonnantes de Sertulaires une protection efficace pour continuer leur développement, enfermés dans de petits nids de détritus.

Nous incluons dans le même biotope les deux Bryozoaires *Bicellaria ciliata* et *Brettia tubaeformis* qui sont souvent mêlés aux Sertulaires; ces 2 Bryozoaires sont très abondants en novembre, décembre, janvier et février. Nous n'en avons plus jamais retrouvés après cette période.

Dans le biotope formé par les touffes de *Sertularia cupressina*, nous pouvons établir la chaîne alimentaire suivante :



* * *

Nous nous sommes limités à l'étude de ces biotopes. Nous pourrions y ajouter celui qui est constitué par les fissures des rochers de l'extrémité du brise-lames et celui de la dernière partie émergée.

Cependant, les récoltes que nous y avons faites ne sont pas assez fréquentes ni assez abondantes (il faut une marée basse de cote 2, 1 ou 0 pour atteindre ces parties) pour que nous puissions tirer des conclusions de nos observations.

CONCLUSION

Dans une précédente publication nous avons montré combien sont dures les conditions d'existence des organismes d'un brise-lames. C'est ainsi que quelques espèces seulement, particulièrement adaptées à ces conditions extrêmes, colonisent en pionniers les pierres de l'ouvrage.

Leur peuplement modifie le biotope initial, qui est alors colonisé par toute une microflore et une microfaune qui vit en association avec l'espèce pionnière. Nous avons étudié de quelle manière l'association se forme ainsi que les liens et les relations qui existent entre les différents partenaires. Nous avons mis en évidence les associations suivantes :

— Le microrelief offert par les squelettes calcaires de *Balanes* permet à toute une microflore de coloniser les interstices : celle-ci représente alors une nourriture et une retenue d'humidité pour une microfaune formée par des *Halacariens* et des larves d'*Insectes chironomidae*.

— Les *Moules* formant également un relief permettant le même genre d'association que parmi les *Balanes*, l'abri et la retenue d'humidité représentés par le byssus sont encore plus efficaces et plus d'espèces vivent en association avec les *Moules* : jeunes *Carcinus*, *Polychètes sédentaires* et errantes, petits *Crustacés Isopodes*, *Amphipodes* et *Copépodes*.

— C'est seulement lorsqu'on arrive parmi les blocs qui représentent grâce à leurs anfractuosités, leurs surplombs de meilleurs abris, à l'arrachement par les vagues que nous trouvons les éléments de la macrofaune : *Asterias*, *Pourpres* (prédateurs des *Moules* et de *Balanes*), *Carcinus* adultes, *Anémones* (celles-ci toujours environnées de leurs prédateurs *Pycnogonum*).

— Plus on se rapproche du niveau des mers basses, plus les biotopes sont longtemps immergés, nous rencontrons alors les organismes plus fragiles tels que les *Hydriaires* et les *Bryozoaires*.

Les colonies de *Tubulaires* pendent aux surplombs ; leurs épais stolons basilaires sont tapissés d'un véritable manchon de vase à *Polydora*, parmi lesquels circule toute une faune de *Polychètes* et de *Crustacés* ; l'*Hydraire* a deux prédateurs : un *Nymphon* qui lui est particulier et des *Caprella*.

— Les *Polydora ciliata* dans leur tube de vase et de détritus colonisent tous les biotopes abrités de l'assaut direct des vagues; ils agglomèrent quantités de détritus qui servent alors de nourriture à une microflore et une microfaune de *Ciliates* et de *Flagellates*. En association étroite avec le *Polydora* vit un *Amphipode Jassa falcata* qui a plus ou moins la même niche écologique que le *Polychète*. Toute une faune de *Bryozoaires* et de *Polychètes* trouvent alors abri parmi les tubes.

— Les colonies de *Sertulaires*, grâce à leur forme arborescente représentent une abri et un point de fixation pour des *Crustacés Amphipodes*, des jeunes *Moules* : un *Nudibranche* et un *Nymphon* particuliers à l'*Hydraire* dépendent du dernier pour leur nourriture et pour le développement ultérieur de leur ponte.

En étudiant la nutrition des organismes, nous avons précisé les chaînes alimentaires de tous les biotopes caractéristiques du brise-lames.

Nous avons pu remarquer ainsi que la plupart des organismes sont planctonophages ou détritiphages. Quelques espèces ont leur prédateur bien particulier.

La vie fixée implique pour beaucoup d'espèces un mode de nutrition microphage-planctonophage. La mer du Nord est, en effet, une mer très productive en Diatomées — leur maximum de développement se situe en février-mars — en Copépodes — maximum en varil — et en Protistes : beaucoup d'espèces peuvent donc être planctonophages.

L'abondance des organismes détritiphages est due au fait qu'un fin film de vase ou de boue, très riche en microorganismes et en détritus de toutes les sortes recouvre tout sur le brise-lames. L'eau, en effet, est toujours trouble et brune, chargée de ces matières, qui, à notre avis, proviennent des alluvions de l'Escaut principalement, mais aussi de la décomposition des organismes du brise-lames lui-même. Ces détritus sont, évidemment, également liés à la pollution des eaux du rivage.

En ce qui concerne la reproduction, nous avons vu que beaucoup d'Animaux ont une reproduction hivernale : Balanes, Tubulaires, Nudibranches *Eolidia papillosa* et *Lamellidoris bilamellata*, Polydores. Ils sont d'origine septentrionale.

Les autres Hydraires, les Bryozoaires, les Crustacés et les

Polychètes errantes ont une reproduction printanière; un seul organisme, *Elminius modestus* se reproduit en été; il est, en effet, d'origine méridionale.

Les Moules se reproduisent toute l'année, sauf en été; elles sont plus spécialement un élément de faune tempérée.

Certains organismes se reproduisent de manière asexuée : Anémones, Hydraires, Bryozoaires, au début du printemps : la recolonisation du milieu est ainsi immédiate.

Ceux qui se reproduisent de manière asexuée sont : ou bien hermaphrodites, comme les Balanes qui produisent un grand nombre de larves pélagiques au moment de la grande poussée du plancton et qui, grâce à leur nombre énorme, recolonisent facilement le milieu, ou bien gonochoriques, comme les Polydores et autres Vers, le grand nombre de leurs larves et la longue période de reproduction permettant aussi un repeuplement dense et efficace.

Notre étude du repeuplement du brise-lames nous a montré que les Algues et les Animaux (ici les Balanes) ont tendance à se fixer partout, même en dehors de la zone de dispersion favorable à leur physiologie adulte. Ce n'est que durant la croissance que se réalise l'élimination, d'une espèce par une autre, ou simplement pour la raison que le niveau d'habitat des jeunes ne convient pas aux adultes.

Notre étude, enfin, nous a permis de signaler quelques espèces nouvelles pour la faune marine belge.

BIBLIOGRAPHIE

- DARO, M. H. (1969). — Étude écologique d'un brise-lames de la côte belge, I. Description et zonation des organismes. *Ann. Soc. Roy. Zool. de Belg.*, 99 (3-4), pp. 111-152.
- DARO, M. H. (1970). — L'association des Amphipodes et des Polydora ciliata à la côte belge. *Neth. Jr. of Sea Res.*, 5 (1), pp. 96-100.

