



HAL
open science

**ACQUISITION DE LA VIE BENTHIQUE PAR
EUPOLYMNIA NEBULOSA (POLYCHÈTE
TEREBELLIDAE) : Dispositifs expérimentaux et
premiers résultats**

M Bhaud

► **To cite this version:**

M Bhaud. ACQUISITION DE LA VIE BENTHIQUE PAR EUPOLYMNIA NEBULOSA (POLY-CHÈTE TEREBELLIDAE) : Dispositifs expérimentaux et premiers résultats. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1990, pp.17-28. hal-03035469

HAL Id: hal-03035469

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03035469v1>

Submitted on 2 Dec 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ACQUISITION DE LA VIE BENTHIQUE PAR *EUPOLYMNIA NEBULOSA* (POLYCHÈTE TERESELLIDAE) : Dispositifs expérimentaux et premiers résultats

The acquisition of benthic life style by E. nebulosa (Polychaeta, Terebellidae) : an experimental approach with preliminary results

M. Bhaud

Université P. et M. Curie (Paris VI),
Laboratoire Arago, U.A. CNRS 117
66650 Banyuls-sur-mer, France

EUPOLYMNIA NEBULOSA
POLYCHÈTE
LARVES
FIXATION
CANAL HYDRODYNAMIQUE
SÉDIMENT

RÉSUMÉ — L'utilisation de grandes enceintes a permis d'obtenir le passage des larves de *E. nebulosa* au-dessus d'une succession de substrats divers. Les enceintes sont respectivement de type aquarium (40 l) à circulation ouverte ou canal fermé avec circulation d'eau non renouvelée (50 l). Le but est de mettre en évidence l'éventuelle saisie de la meilleure opportunité écologique par les larves de *E. nebulosa*. Une hétérogénéité de répartition des tubes juvéniles sur une surface dure recouverte d'un sédiment en abondance variable, indique que l'épaisseur du substrat meuble est de première importance pour la localisation de la fixation. Les larves se fixent en présence d'un support stable accompagné de sédiment dont les éléments sont assez fins pour être manipulés et utilisés à la construction d'un tube. Une dernière exigence est relative au besoin en nourriture; elle se manifeste plus tardivement. La comparaison entre la sélection réalisée d'une part en milieu calme et d'autre part en milieu agité indique que les courants diminuent la capacité de sélection du sédiment par les larves. Cette moindre sélectivité est vraisemblablement la conséquence d'une période de compétence très courte combinée à un retard dans l'approche du sédiment, résultat d'une prolongation, par les courants, de la vie planctonique.

EUPOLYMNIA NEBULOSA
POLYCHAETA
LARVAE
SETTLEMENT
FLUME
SEDIMENT

ABSTRACT — The use of large enclosures has permitted *E. nebulosa* larvae to have access to a series of various substrates. The enclosures are of either an aquarium type (40 l), with a waterflow-through, or a closed canal with circulating water (50 l). The aim is to demonstrate a possible preference of the larvae for the best ecological medium. A variation in the distribution of juvenile tubes on a hard surface which is covered with sediment in varying amounts indicates that the thickness of the soft substrate is the most important factor in determining the settlement location. Larvae commence settlement when confronted with a stable substrate together with sediment, whose elements are of sufficiently small size to facilitate easy manipulation and tube-building. Another requirement is related to the energetic needs of the animal which appears later. A comparison of the selection carried out in calm and circulating water indicates that the current reduces the larval ability to select a sediment. This reduced selection is probably the result of a combination of the very short competence period and the extension of life in the water column due to the inability of the larvae to approach the sediment in the presence of the current.

INTRODUCTION

Cette étude se propose d'analyser le processus de fixation des larves de *Eupolyornia nebulosa*, puis du maintien des formes juvéniles. De façon plus générale il s'agit de savoir si les assemblages d'animaux benthiques adultes correspondent à une fixation larvaire dans un site déterminé, résultent d'une mortalité différentielle postérieure à l'établissement non sélectif ou enfin reflètent une migration tardive des stades juvéniles. Les observations régulières de l'évolution du complexe larve-substrat devraient permettre de définir les périodes de sélection.

Ce n'est pas la première étude de colonisation de substrats développée dans la région de Banyuls. Girin (1971) a étudié la colonisation de substrats durs artificiels par des peuplements sessiles. De telles expériences de même que celles développées en d'autres régions de Méditerranée (Sentz-Braconnot 1966, Simon-Papyn 1965), avaient pour but l'analyse expérimentale de l'installation et du développement de peuplements de substrats durs vierges. Il est intéressant de noter que Girin (1971) signale dans ses relevés 4 Terebellidae : *Eupolyornia ? nesidensis*, *Lanice conchilega*, *Pista cristata* et *Thelepus triserialis*.

Dans le cas présent, les expériences n'ont pas pour but l'observation d'un peuplement et sont limitées aux premières étapes de la vie benthique d'une seule espèce. Le dispositif expérimental utilisé, encore primitif, autorise néanmoins l'analyse de l'établissement des larves de l'espèce sélectionnée sur différents sédiments. Les enceintes de grande capacité (40 à 50 l) permettent d'introduire l'influence des courants au cours de l'établissement et d'utiliser plusieurs milliers de larves. Par rapport aux études réalisées en faible volume, proche de celui d'une boîte de Pétri, les conditions naturelles sont mieux respectées : ainsi au moment de l'acquisition de la compétence à la vie benthique, les larves ne sont pas nécessairement en présence d'un sédiment déterminé. Les discussions sur les avantages et les inconvénients des systèmes utilisés ne sont pas développées, l'intention étant de présenter une illustration des premiers résultats obtenus sur l'établissement de l'Annélide *E. nebulosa*.

Le principe de l'expérimentation est de mettre en évidence l'éventuelle saisie par les larves d'une opportunité écologique en provoquant leur passage au-dessus d'une succession de substrats divers. On suppose que les différents substrats reçoivent un nombre approximativement voisin de larves. L'analyse de l'établissement benthique suppose de dépasser la phase caractérisée par des animaux ayant simplement atteint tel ou tel substrat sans savoir si leur devenir sera positif. Une distinction est donc faite entre l'arrivée à proximité de l'interface, que l'on nomme « sédimentation » sans préjuger de son caractère passif ou actif et l'« établissement » ou la

« fixation », qui est le début de la vie benthique active du juvénile; elle s'accompagne de la construction d'un tube chez les animaux tubicoles et suppose la réalisation de la métamorphose. La discussion sur les termes métamorphose et fixation ne sera pas reprise ici (Burke 1983, Meadows & Campbell 1972, Crisp 1976, Butman 1987, Bhaud & Cazaux 1987).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel zoologique utilisé au cours de cette expérimentation est constitué par les pontes de *E. nebulosa* ou par les larves venant de quitter la masse muqueuse. Chez cette espèce les conditions de libération larvaire et la morphologie des différents stades de développement sont bien connues (Bhaud 1988, Bhaud & Grémare 1988, Bhaud & col. 1987, Bhaud sous presse). Dans la région de Banyuls, le stade adulte de cette espèce est signalé parmi les rhizomes de Posidonies (Kerneis 1960). Laubier (1966) l'indique comme rare dans les fonds coralli-gènes des Albères. Cette espèce est aussi présente dans les Algues de l'infralittoral supérieur, la vase côtière et le rech Lacaze-Duthiers (Laubier et Paris 1962). En revanche, elle n'est pas signalée dans les communautés de la macrofaune de la baie de Banyuls (Guille 1970). Une étude spécialisée réalisée en Manche (Lang 1986) précise que cette espèce « se développe au niveau de la zone de contact entre substrat dur et substrat meuble. Toutefois le tube peut être en contact avec le bloc sur toute sa longueur ou être endogé dans sa partie postérieure. Dans ce 2^e cas, l'individu reste dépendant de l'interface par sa région prostomiale » (Lang 1986 p. 89). Il apparaît donc au stade adulte une double nécessité : contact d'un substrat dur et proximité du sédiment. Pour une espèce voisine *Thelepus setosus*, Duchêne (1983) montre que chaque tube est associé à un point d'ancrage constitué le plus souvent par un galet noyé dans une vase fluide. L'auteur précise que la colonisation s'est produite lorsque le galet était partiellement hors de la vase. Pour de telles espèces d'interface la question de l'établissement larvaire se pose avec une intensité inhabituelle si cette double exigence fonctionne dès le stade larvaire.

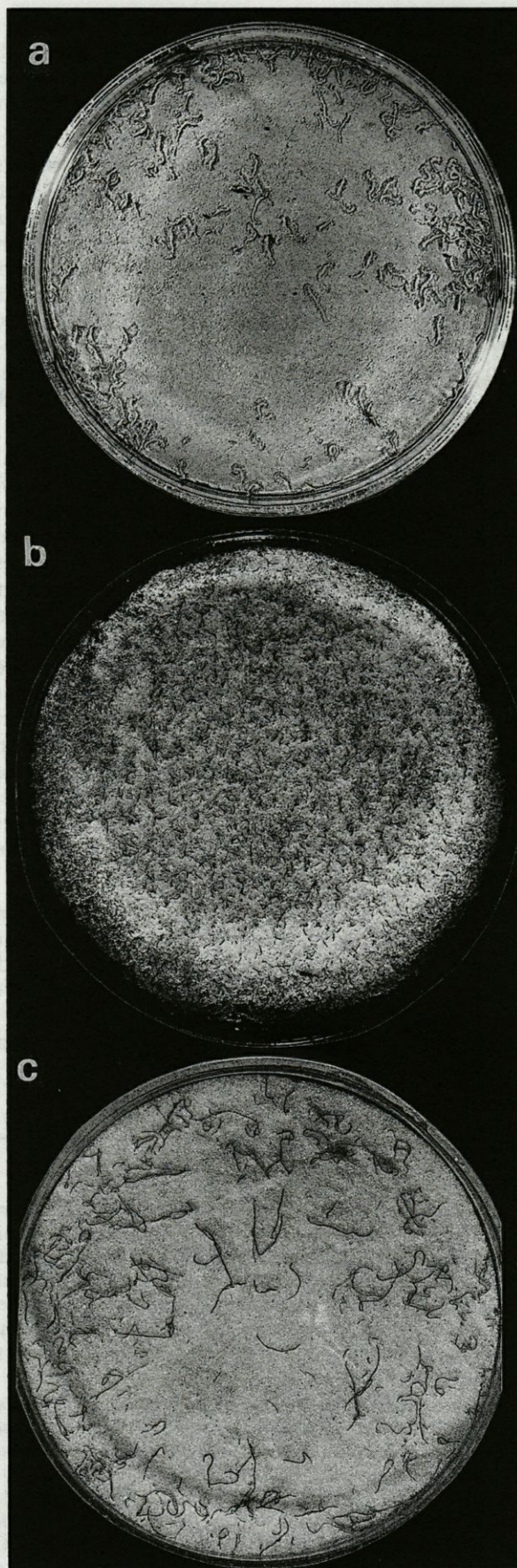
Les enceintes (réalisées en polyméthacrylate commercialisé sous le nom d'Altuglas) sont de 2 types différents selon qu'elles reçoivent les pontes ou les larves. Les pontes sont placées dans des aquariums de 40 cm (l) × 60 cm (L) × 20 cm (h) alimentés en eau de mer courante ayant subi 2 décantations successives ou une filtration au travers de cartouches filtrantes de 0,2 µm; une prise d'eau en surface permet l'évacuation sans toutefois entraîner les larves qui se libèrent des pontes. Le volume d'eau

utile est de 25 à 30 l. L'installation en circuit fermé comprend 2 parties rectilignes de 150 cm de long, distantes l'une de l'autre de 50 cm et reliées par 2 parties cintrées. La section du canal est de 20 cm en hauteur et de 9 cm en largeur. La hauteur d'eau est limitée à 10 cm d'où un volume d'eau proche de 50 l. Les larves isolées de la masse muqueuse, naturellement ou artificiellement, sont introduites dans ce canal parcouru par une eau de mer courante mais non renouvelée. La source du courant d'eau est fournie par un circuit secondaire animé par une pompe électrique, sur lequel une dérivation réglable provoque l'impulsion hydrodynamique. L'emplacement de ce circuit est situé à la sortie de l'une des 2 courbes. Il n'y a pas de point particulier pour l'introduction toujours progressive des larves dans le canal. Compte tenu des études antérieures relatives aux canaux hydrodynamiques (Muschenheim *et al* 1986, Nowell & Jumars 1987, Butman *et al* 1988) le modèle présenté paraît bien adapté à l'étude du choix d'un substrat mais n'est pas encore équipé des installations périphériques nécessaires à l'étude précise de la couche limite de fond.

Les supports des sédiments sont de 2 types. Dans les aquariums, des boîtes de Petri sont disposées sur le fond et les pontes placées en surélévation (Fig. 1a à c). Dans le canal, les supports sont constitués de plaques de mêmes dimensions (17 cm × 9 cm) de nature éventuellement différente. Leur surface est organisée selon 3 modèles : surface nue, non divisée

Fig. 1. — Comparaison du nombre de tubes fabriqués sur des substrats différents disposés en aquarium. En a le fond est constitué de vase en forte épaisseur : le nombre de larves qui s'installent est limité. En b le sable joue le rôle de substrat dur par ses plus gros éléments et la présence des particules fines même en quantité limitée permet l'établissement d'un grand nombre de juvéniles. Si en b on peut envisager que l'origine des particules de vase se situe dans la boîte voisine a, la pose en c d'une boîte isolée de sable analogue à b permet encore la mise en évidence de fines particules en circulation indiquant une insuffisance de la double décantation. Diamètre des boîtes : 97 mm. b et c n'appartiennent pas à la même expérience. Expériences I (25/3/1988) pour a et b et III (5/4/1988) pour c.

A comparison of the number of tubes constructed on different substrates in the aquarium. In a the bottom is composed of a very thick mud; the number of settling larvae is limited. In b the sand acts as a hard substrate through its larger elements and also provides fine particles which permit, in spite of their limited amount, the settlement of a large number of juveniles. In b the origin of mud particles is from the neighbouring box a. In c (an isolated box of analogous sand), the presence of fine particles is evidence that mud particles are in circulation indicating insufficiency during the double decantation. Diameter of the boxes : 97 mm. b and c are not part of the same experiment. Experiment I (25/3/1988) for a and b and expt. III (5/4/1988) for c.



(Fig. 2, Fig. 3a), surface divisée en 4 parties de 7 cm × 3 cm (Fig. 3b), surface divisée en 8 parties de 4,5 cm × 3 cm (Fig. 3c). Dans les 2 derniers cas, les surfaces élémentaires sont creusées en alvéoles sur une profondeur de 4 mm.

Les sédiments testés sont naturels ou artificiels. Dans la première catégorie ont été utilisés le sable vaseux de la communauté à *Nephtys hombergii*, entier ou par fractions, ainsi que la vase de décanation du laboratoire filtrée sur 60 µm. La seconde catégorie est constituée de différentes fractions de sable de Fontainebleau (100-160, 160-200, 200-250, 250-315 µm) et de microbilles artificielles (105 à 150 µm; 60 à 45 µm). Le sable vaseux comprend 75 % de sable fin (> 40 µm et < 200 µm), 10 % de sable moyen (> 200 µm) et 15 % d'argile (< 40 µm).

En ce qui concerne les conditions hydrodynamiques, les installations précédentes permettent d'envisager 3 situations : 1) expériences en eau agitée, sans qu'il soit possible d'affirmer l'existence d'un courant régulier dans l'aquarium d'élevage. Lorsque le test est de longue durée, supérieure à 2 jours, avec une ponte au départ de l'expérience, le renouvellement d'eau est nécessaire, ce qui suffit pour provoquer une agitation. Les larves sont capables de visiter l'ensemble de l'aquarium et les différents sédiments exposés. Elles ont ainsi la possibilité de découvrir une opportunité écologique et de se fixer préférentiellement sur un substrat particulier. 2) expériences réalisées en canal, avec un transfert latéral régulier. 3) expériences en milieu confiné, calme, sans aucune agitation; le déplacement éventuel est alors le fait des capacités de dispersion propres aux larves.

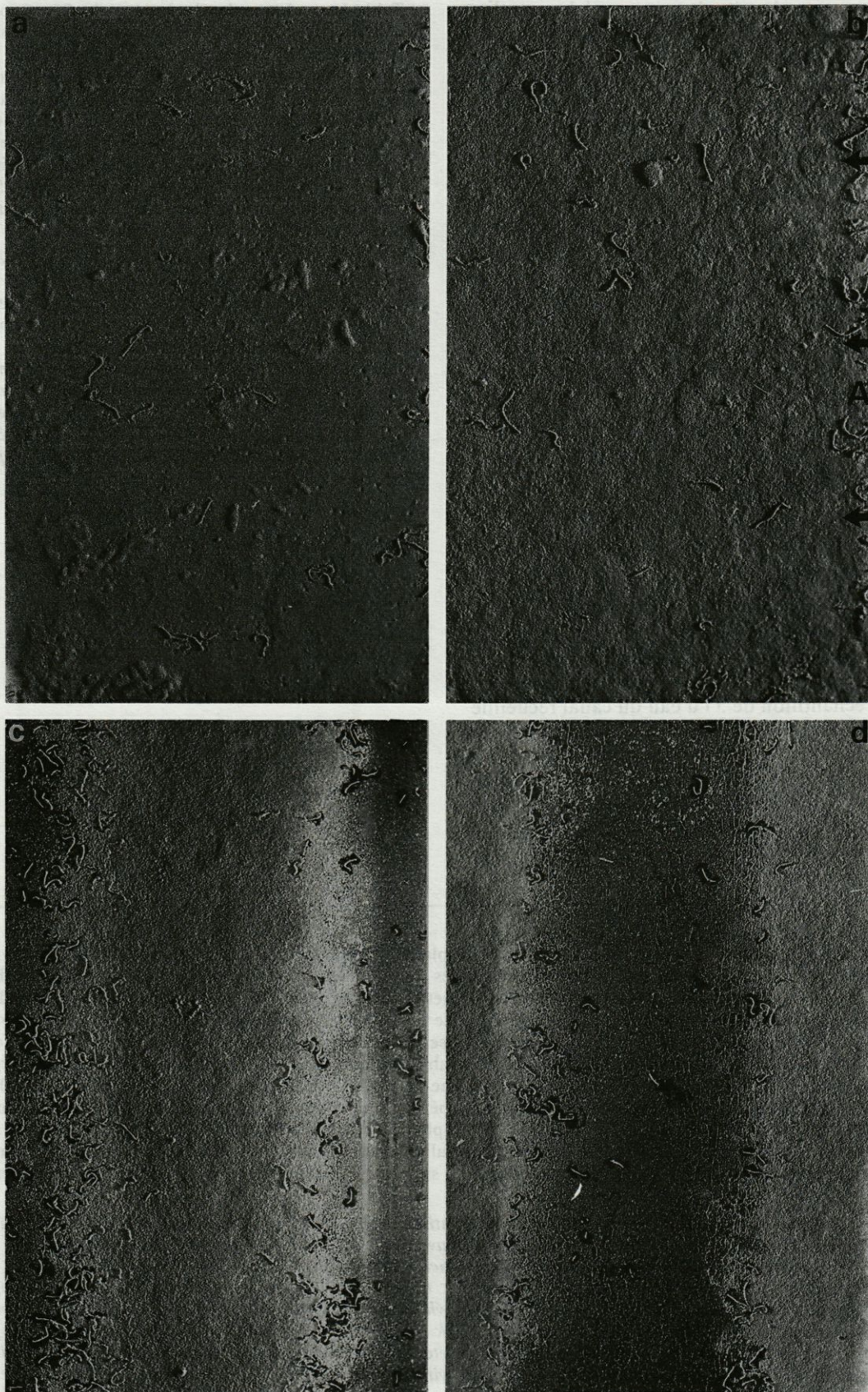
La vitesse du courant est mesurée par le temps nécessaire au trajet d'une particule se déplaçant devant une base de 50 cm de long dans le cas du circuit ou de 20 cm dans le cas des aquariums. Des particules de flottabilité neutre sont injectées à différents emplacements de la section du canal; cette

section est choisie au milieu de l'une des portions rectilignes. Pour une expérience donnée la vitesse du courant est relativement stable à une profondeur fixe, quel que soit l'emplacement de la section sur la partie rectiligne du circuit. Ainsi au cours de l'expérience n° 1, 10 mesures ont été effectuées à 2 cm du fond et dans l'axe du circuit permettant de calculer les paramètres m (moyenne arithmétique) = 2,73 cm.s⁻¹ et σ (déviatoin standard) = 0,295. En revanche dans les aquariums la vitesse fluctue fortement selon la localisation de l'observation. La buse d'alimentation placée au milieu de la face la plus longue de l'aquarium et perpendiculairement à cette face, induit un courant de 8,2 cm.s⁻¹ qui s'abaisse à 5,5 cm.s⁻¹ à 3 cm de la face opposée et à 4,7 cm.s⁻¹ le long de la face latérale la plus courte et à une distance de 3 cm de cette dernière. Dans de telles expériences, les courants n'ont qu'une seule fonction : assurer par la dissémination des larves, une probabilité égale de leur passage à proximité immédiate des différentes catégories de sédiment.

Le déroulement des expériences s'effectue de la manière suivante. La période de reproduction qui s'étend chaque année du début mars à fin mai est mise à profit pour récolter les pontes muqueuses soit à partir du milieu naturel soit à partir d'un stock d'adultes maintenus en aquariums. La disponibilité en pontes n'est pas régulière mais passe par 3 à 4 maximums annuels dont le plus marqué suit le dernier quartier de lune d'avril. Les pontes sont isolées dans une eau courante bien oxygénée. Lorsque les larves sont proches de la phase de libération du mucus, les pontes sont exposées à la lumière du jour et le phototactisme positif des larves permet une séparation rapide. Cette phase d'attraction par la lumière ne dure pas et peut même se produire avant la libération de la masse muqueuse. Dans ce cas une forte agitation suffit pour la séparation des larves du mucus. Les larves isolées sont immédiatement introduites dans les enceintes d'expérimentation.

Fig. 2. — Les conditions d'établissement des larves. **a** : mise en évidence de cratères représentant les traces de visite des larves à la surface d'un sédiment déposé sur une épaisseur de 2 mm. **b** : sur le même sédiment les larves semblent se fixer préférentiellement sur la bordure A exposée à la lumière dont la direction de propagation est indiquée par les flèches horizontales. Les plaques **c** et **d** qui supportent un gradient de sédiment croissant vers l'axe central (**c**) ou la périphérie (**d**) indiquent le rôle essentiel de l'épaisseur du sédiment. A noter cependant en **c** le nombre d'établissements plus fort sur la marge gauche en rapport ni avec la direction de la lumière ni avec la proximité de la paroi du canal. L'origine la plus probable de cette dissymétrie est la position de la plaque à la sortie d'une des courbes du canal. Largeur des plaques : 90 mm. Combinaison de plusieurs expériences : **a** : exp. n° 4 et support 12; **b** : exp. n° 4 et support 11; **c** et **d** : exp. n° 5 et supports 9 et 11.

The conditions larval settling. a The presence of « craters » represents traces of past visits by the larvae to the sediment which is up to 2 mm deep. *b* : on the same sediment the larvae appear to show preferential settlement along the border A, exposed to a light source whose direction of propagation is indicated by the horizontal arrows. The plates, *c* and *d* which have a gradient of increasing sediment depth towards the central axis (*c*) or the periphery (*d*) indicates the essential role of sediment thickness. Note however in *c*, that the increased number of settled larvae on the left margin is neither correlated with light direction or with the proximity of the wall of the canal. The most likely of this irregularity is the position of the plate at the exit to the curved portion of the canal. Size of plates = 90 mm. Combination of several experiments : *a* : expt. n° 4 with block 12; *b* : expt. n° 4 with block 11; *c* and *d* : expt. n° 5 with blocks 9 and 11.



La préparation du circuit comprend le remplissage avec une eau de mer filtrée sur $0,2 \mu\text{m}$, l'établissement d'un courant d'eau stable, la notation de l'emplacement des différents substrats repérés par un numéro. Ces substrats sont préparés avant ou après l'immersion dans le canal selon qu'ils peuvent ou non être introduits sans perturbation. Chaque partie rectiligne du circuit peut recevoir 8 supports de sédiment. Une seule est utilisée sur toute sa longueur; la seconde est réservée partiellement à la prise d'eau munie d'une soie de $60 \mu\text{m}$ de vide de maille et à la pose de 2 microbuses créant le courant. En fin de manipulation on compte sur chaque plaque, le nombre de larves ayant simplement sédimenté sans contruire de tube, le nombre éventuel de tubes vides ainsi que le nombre de tubes occupés. Les expériences de 1988 sont désignées par des chiffres romains et celles de 1989 par des chiffres arabes.

RÉSULTATS

1. Lecture des résultats

Deux j après l'introduction des larves, tous les tubes formés sont occupés. Une vérification de l'arrivée à proximité du sédiment est effectuée en filtrant un échantillon de 5 l d'eau du canal recueillie par l'intermédiaire d'un siphon. Cette opération est toujours négative. L'observation plus tardive (2 j après la première lecture) montre que certains juvéniles quittent leur tube ce qui est indiqué par des tubes vides et des individus juvéniles sans tube (Tabl. I). Cependant il n'y a pas correspondance

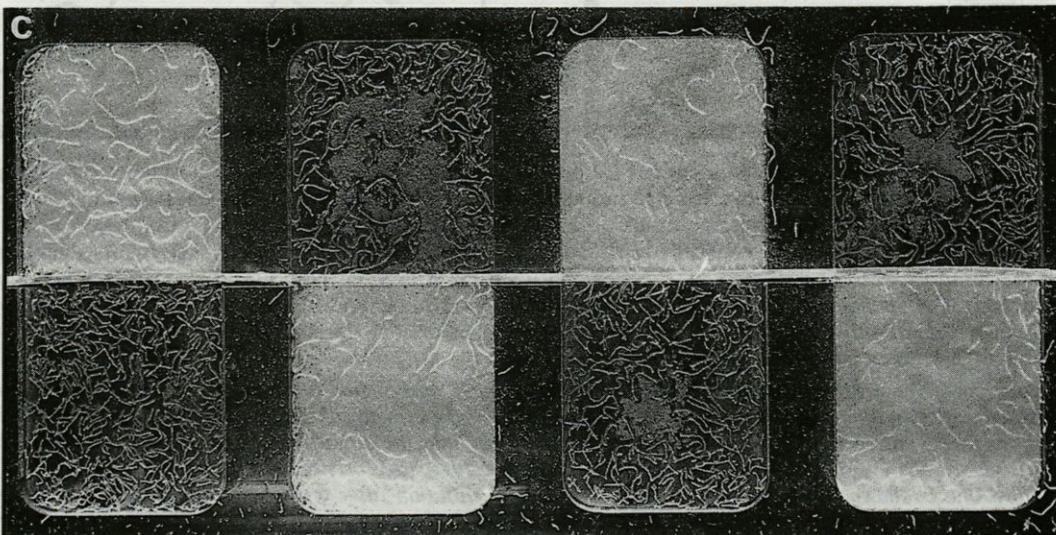
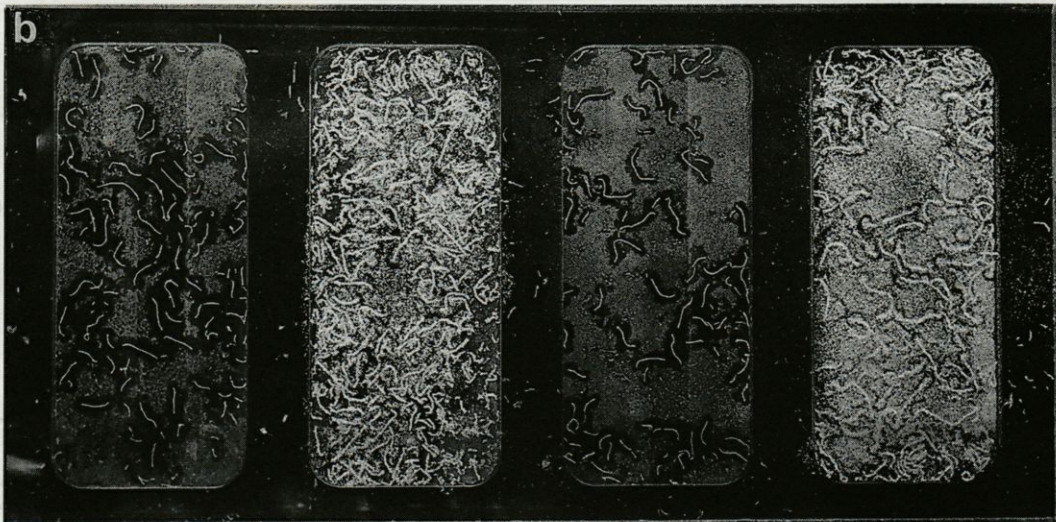
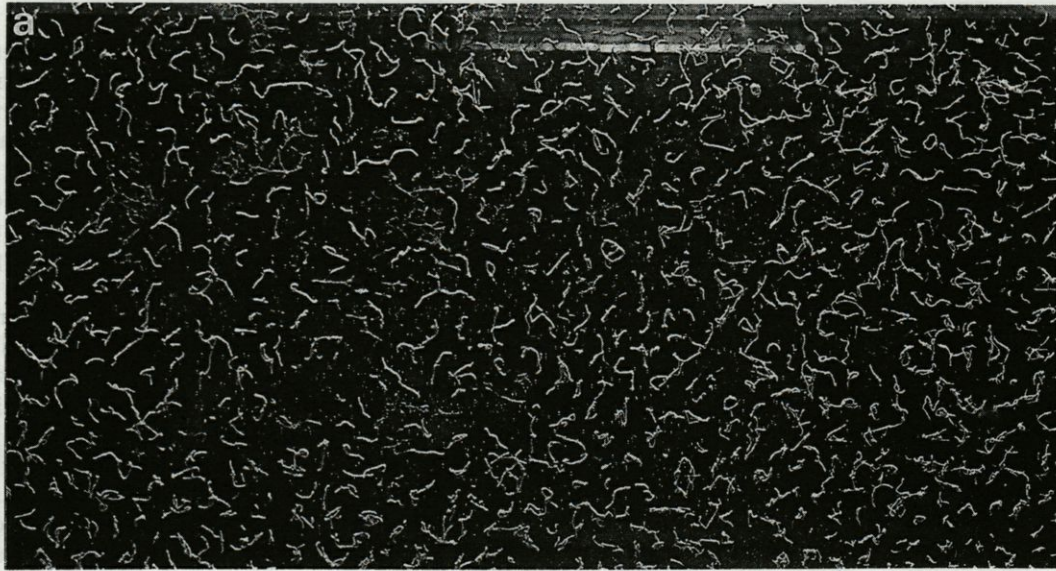
Tabl. I. — Exemple de lecture de 2 supports divisés chacun en 8 alvéoles. Pour chaque alvéole sont notés : le nombre de tubes occupés par un animal (AT), le nombre d'animaux sans tube (ST) enfin le nombre de tubes vides (TV). Les sédiments disposés en alternance sont constitués de microbilles de 40 à $60 \mu\text{m}$ (MB) et de vase de décantation V filtrée sur soie de $60 \mu\text{m}$. (expérience n° 4 du 17/4/89). Vitesse du courant à 2 cm de l'interface et dans l'axe du canal : $3,00 \text{ cm.s}^{-1}$ (moyenne sur 5 mesures). La proportion du nombre de tubes vides par rapport aux tubes occupés est de 1 pour 550.

Example of a reading from two blocks divided into 8 chambers. For each chamber the following is noted : the number of tubes occupied by an animal (AT), the number of animals without tubes (ST), and finally, the number of empty tubes (TV). The sediments which are placed in alternating positions are composed of microbeads of $40-60 \mu\text{m}$ (MB) and mud (V) obtained after decantation and filtration through a $60 \mu\text{m}$ sieve. (Expt. n° 4 - 17/4/89). Current speed at 2 cm from the interface along the axis of the canal : 3.00 cm s^{-1} (mean of 5 measurements). The proportion of empty tubes to occupied tubes is 1 : 550.

	Support 7				Support 8			
	MB	V	MB	V	MB	V	MB	V
AT	82	103	35	160	33	122	51	120
ST	0	0	2	0	0	3	4	3
TV	0	0	3	0	0	0	0	0
	V	MB	V	MB	V	MB	V	MB
AT	212	63	165	105	163	73	125	50
ST	2	2	6	2	3	3	3	5
TV	0	0	0	0	0	0	0	0

Fig. 3. — Les différents types de supports de sédiment. **a** plaque continue recouverte d'une couche mince de sédiment (vase fine inférieure à $60 \mu\text{m}$.) Noter que les parties latérales des supports ne sont pas plus chargées en juvéniles que la partie axiale. Les autres supports **b** et **c** sont divisés en logettes laissant libres les bords latéraux au contact des parois du canal. Les sédiments testés sont constitués par du sable de Fontainebleau (315 à $100 \mu\text{m}$) et de la vase fine ($< 60 \mu\text{m}$). **b** : 4 logettes sont aménagées sur la largeur de la plaque. Observer la différence de longueur des tubes des individus ayant cependant le même âge : les tubes les plus longs sont sur le sable de Fontainebleau le moins riche en particules organiques. **c** : support divisé en 8 logettes utilisé pour tester la vase fine employée précédemment et des microbilles de 60 à $45 \mu\text{m}$ de diamètre. Ces 2 sédiments sont disposés au début de l'expérience en couche épaisse (de l'ordre de 2 mm au maximum) mais avec une épaisseur irrégulière entre le centre et la périphérie de la logette. Dans les 2 cas l'établissement s'effectue préférentiellement en périphérie. En outre le nombre d'installations est nettement inférieur sur le sédiment constitué de microbilles. Largeur des plaques : 90 mm . **a** : expérience 4, support n° 6; **b** : expérience 2, support n° 10; **c** : expérience 4, support n° 7.

*The different types of sediment blocks. a the plate is covered entirely with a thin layer of sediment (fine mud, less than $60 \mu\text{m}$). Note that the lateral parts of the blocks do not have more juveniles than the axial part. The other blocks **b** and **c** contain longitudinal compartments whose lateral ends are in free contact with the walls of the canal. The test sediments are composed of sand from Fontainebleau (315 to $100 \mu\text{m}$) and fine mud ($< 60 \mu\text{m}$). **b** : 4 compartments positioned along the length of the plate. Observe the difference in the length of individual tubes which are all of the same age : the tubes are longer on the sand from Fontainebleau which is less rich in organic matter. **c** block is divided into 8 compartments and used to test the previously employed fine mud against microbeads of 60 to $45 \mu\text{m}$ diameter. At the beginning of the experiment, the two sediments are placed in a thick bed (with a maximum depth of 2 mm) but with an irregular thickness between the centre and the periphery of the compartment. In both cases, preferential settlement occurs at the periphery. Furthermore, the number of settling larvae on the sediment composed of microbeads is much lower. Size of plates : 90 mm . **a** : expt. 4, block n° 6; **b** : expt. 2, block n° 10; **c** : expt. 4, block n° 7.*



numérique entre ces 2 catégories du fait que beaucoup de tubes vides résultent de la fragmentation de longs tubes (Fig. 4).

L'étude de l'aspect des supports à différents moments de la colonisation indique une occupation rapide de la surface disponible. Cependant pour évaluer correctement le nombre d'individus fixés sur une surface donnée, il est nécessaire d'effectuer l'observation en phase précoce de l'établissement. Plus tard la longueur des tubes augmente et chacun se fragmente; apparaît alors l'obligation d'examiner chaque fragment pour contrôler la présence éventuelle d'un individu juvénile. L'opération de comptage débute une cinquantaine d'heures après l'introduction des larves, ces dernières ne sont plus visibles dans le circuit ou dans les aquariums. Les tubes encore courts mais nettement visibles sur un fond judicieusement choisi permettent un comptage sans difficulté. Une photographie assure un contrôle ultérieur. Le synchronisme de la fixation aide au bon déroulement de l'opération (Bhaud sous presse)

2. Limite d'utilisation des dispositifs expérimentaux

Un point important avant toute interprétation est de savoir si la disposition des supports n'altère pas la composition en sédiment des supports voisins. Au cours de l'expérience I (25/3/88) une contamination en aquarium a été mise en évidence (Fig. 1a et b). La boîte de Pétri b contenant du sable de Fontainebleau (fraction 250-315 μ m) constitue un récepteur supérieur à la boîte a contenant la vase disposée sur une épaisseur de 3 mm. Le succès de b n'est pas seulement dû au sable mais aussi à de fines particules de vase qui constituent la paroi des tubes. L'origine de ces particules est à rechercher vraisemblablement dans la boîte voisine a. Mais la pose d'une boîte c analogue à b et isolée dans un autre aquarium aboutit au même résultat indiquant une insuffisance de la double décantation. Les tubes constitués de fines particules sombres se détachent parfaitement sur le fond clair du sable. L'eau utilisée dans le canal est filtrée sur cartouche de porosité

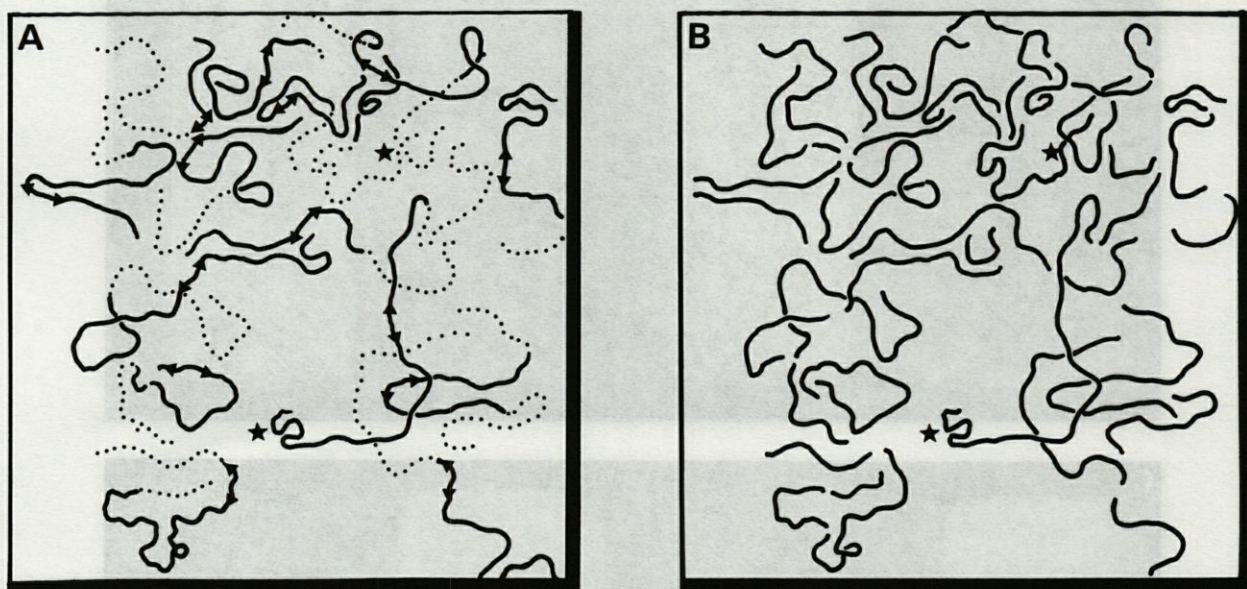


Fig. 4. — Modalités d'occupation d'un sédiment par les juvéniles de *E. nebulosa*; l'observation précoce est nécessaire pour localiser la zone de fixation et le nombre exact d'individus fixés. A : juxtaposition des zones de croissance des tubes développées durant 3 intervalles de temps successifs de 2 j chacun. L'origine correspond à l'introduction des larves dans l'aquarium. A chaque étape les parties venant d'être construites sont données entières même si elles sont déjà fragmentées. La 1^{ère} étape est comprise entre 2 triangles; la 2^e est en trait continu et la 3^e en pointillé. B : situation réelle après 6 j de construction avec fragmentation des tubes qui multiplie les tronçons non occupés. Expérience 5 (28/4/89); support n° 12; surface représentée : 6 cm \times 6 cm; sédiment constitué de microbilles dont le diamètre est compris entre 45 et 60 μ m; les 2 étoiles indiquent 2 repères permanents sur les clichés.

*Modes of occupation of sediment by the juveniles of *E. nebulosa*; early observation is necessary to locate the settlement zone and to establish the exact number of settling larvae. A : juxtaposition of the growth zones of developing tubes after three intervals of 2 days. The starting point corresponds to the introduction of larvae into the aquarium. At each stage the newly constructed parts are shown separately, even if they are already fragmented. The first stage occurs between triangles, the second is a solid line and the third one is shown by the dotted lines. B : the actual situation after 6 days of construction and fragmentation of tubes showing the increase of unoccupied tube pieces. Expt. 5 (28/4/89) : block n° 12; surface area : 6 cm \times 6 cm; sediment composed of microbeads whose diameter is between 45 and 60 μ m, the two stars indicate two permanent reference points on the plates.*

0,2 μm . Dans l'expérience n° 3 (10/4/89), 8 supports disposés les uns à la suite des autres sont utilisés. Le nombre de tubes comptés est indiqué dans le tableau II (partie supérieure). Cette expérience met en évidence une différence nette entre le nombre de larves fixées sur les 2 plaques recouvertes de vase en couche épaisse et les 2 plaques recouvertes de vase en couche fine, au bénéfice de ces dernières. A ce stade des observations les processus d'établissement semblent reproductibles entre 2 supports recouverts de sédiments différents. Il n'y a pas d'influence d'une plaque sur sa voisine. Il est vrai que la vitesse du courant dans l'expérience n° 3 est particulièrement faible ($v = 1,8 \text{ cm.s}^{-1}$). En observant maintenant des supports creusés de 8 alvéoles (expérience n° 4 du 17-4-89) qui contiennent en alternance des microbilles de 40-60 μm de diamètre et de la vase tamisée sur pores de 60 μm , le nombre de tubes dans les 2 séries apparaît bien différent (tabl. I) : sur les microbilles $m = 61,5$ et $\sigma = 24,5$; sur la vase $m = 146,2$ et $\sigma = 35,3$; La valeur de $t = 5,57$ ($t = 3,50$ pour une sécurité de 99 % et un degré de liberté de 7) indique une probabilité quasi nulle pour que les 2 moyennes soient égales. L'hypothèse d'un transfert de sédiment entre alvéoles voisines, qui aurait tendance à égaliser ces moyennes, est peu probable. Par ailleurs aucune particule de vase n'est visible sur les tubes construits avec les microbilles. Au cours de l'expérience n° 6 du 22/5/89 la vitesse du courant à 2 cm du fond est proche de 3 cm.s^{-1} (moyenne pour 5 mesures). Les supports 2 et 4 présentés nus au moment de la pause sont encadrés par les supports 1, 3 et 5 recouverts de vase fine. 2 j plus tard un transfert de particules est bien visible. Ainsi les supports 2 et 4 se révèlent, au moment de la photographie, recouverts de microparticules paraissant abondantes mais toutefois insuffisantes pour permettre la construction des tubes (Fig. 5).

Un second point important est de reconnaître une éventuelle hétérogénéité transversale provenant de l'action des parois latérales du canal. Elles entraînent nécessairement une diminution de la vitesse du courant pouvant provoquer une plus forte sédimentation des larves. Cependant, cette disposition hétérogène n'est pas toujours observée (Fig. 2 a) et lorsqu'elle se produit, des facteurs autres que la proximité des parois peuvent intervenir. Ainsi dans l'exemple reproduit Fig. 2 b, une couche épaisse de vase (3mm) reçoit un nombre plus élevé de larves à proximité de la bordure droite. On peut penser à un effet de bord diminuant la vitesse de transport et augmentant la sédimentation. Dans de telles conditions la disposition des tubes devrait être symétrique car autant de larves passent à proximité des 2 parois latérales. Compte tenu de la disposition du canal, la paroi en question est dirigée vers une source de lumière, et la disposition hétérogène des tubes peut être supposée en relation avec le comportement phototactique positif des larves. Cependant d'autres plaques ne montrent aucune disposition hétérogène

malgré la même orientation par rapport à la lumière. En outre les larves se révèlent phototactiques négatives au moment de la fixation. Une autre explication réside dans l'épaisseur du sédiment, une trop grande épaisseur empêchant la fixation. Même dans ce cas l'explication n'est pas complète, si on remarque (Fig. 2 c) que les tubes sont plus nombreux sur le bord gauche de la plaque. L'origine la plus probable de cette dissymétrie est dans la position de la plaque à la sortie de l'une des courbes du canal.

Pour tester une éventuelle hétérogénéité transversale on sélectionne les supports pour lesquels l'influence de la lumière, de l'épaisseur du sédiment, de la position à proximité d'une courbe du circuit peut être supposée négligeable. Les clichés obtenus sont partagés en 3 bandes longitudinales puis les tubes sont comptés dans chaque bande. On dispose ainsi de 12 paires numériques : chacune composée d'un élément bande latérale (BL) et d'un élément bande centrale (BC) :

BL : 53	52	174	111	68	43	52	45	185	110	58	46
BC : 59	31	155	105	84	59	59	31	155	105	84	59

La valeur χ^2 calculée sur ces paires ($\chi^2 = 49$) est nettement supérieure à la valeur limite ($\chi^2 = 24,7$) calculée dans le cas de fluctuations dues au hasard et pour une sécurité de 99 %. Il existe donc dans cet exemple une différence significative de localisation des premiers individus benthiques en fonction de l'éloignement des parois. Cependant, en supposant qu'elle ne se modifie pas d'un point à un autre des 2 sections rectilignes, cette hétérogénéité transversale n'empêche pas la comparaison des supports recouverts de différents sédiments.

3. Importance de l'épaisseur du sédiment

Ce facteur a été mis en évidence par l'expérience n° 5 (28/4/89) en exposant des sédiments d'épaisseur variable. En établissant sur des plaques continues un gradient croissant de la périphérie de la plaque vers l'axe central, la fixation s'effectue préférentiellement en périphérie (Fig. 2 c). En inversant le gradient, cette fois croissant de l'axe de la plaque vers les bordures latérales, la fixation s'effectue alors en zone centrale ou plus précisément dans la zone la moins riche en sédiment mais n'en étant pas encore totalement dépourvue (Fig. 2 d). La même observation a été faite sur la plaque creusée de 8 alvéoles (Fig. 3 c). Ici 2 types de sédiment sont disposés en alimentant chaque compartiment à partir de son centre, ce qui provoque une hétérogénéité dans l'épaisseur du sédiment déposé. Il apparaît alors nettement que sur 3 alvéoles contenant la vase fine et 3 alvéoles contenant les microbilles, les tubes sont construits préférentiellement en périphérie, c'est-à-dire au niveau où l'épaisseur du sédiment est la plus faible. La même explication est valable pour rendre compte de l'hétérogénéité de répartition

aux extrémités des plaques. Ainsi certaines plaques entières témoignent souvent d'un nombre élevé de tubes à leurs 2 extrémités donc au contact de 2 plaques voisines. Ce fait s'explique par la crainte, lors du dépôt du sédiment à l'aide d'une pipette, de contaminer la plaque voisine; le résultat est un dépôt moins épais de sédiment à chaque extrémité du support.

4. Capacité de manipulation

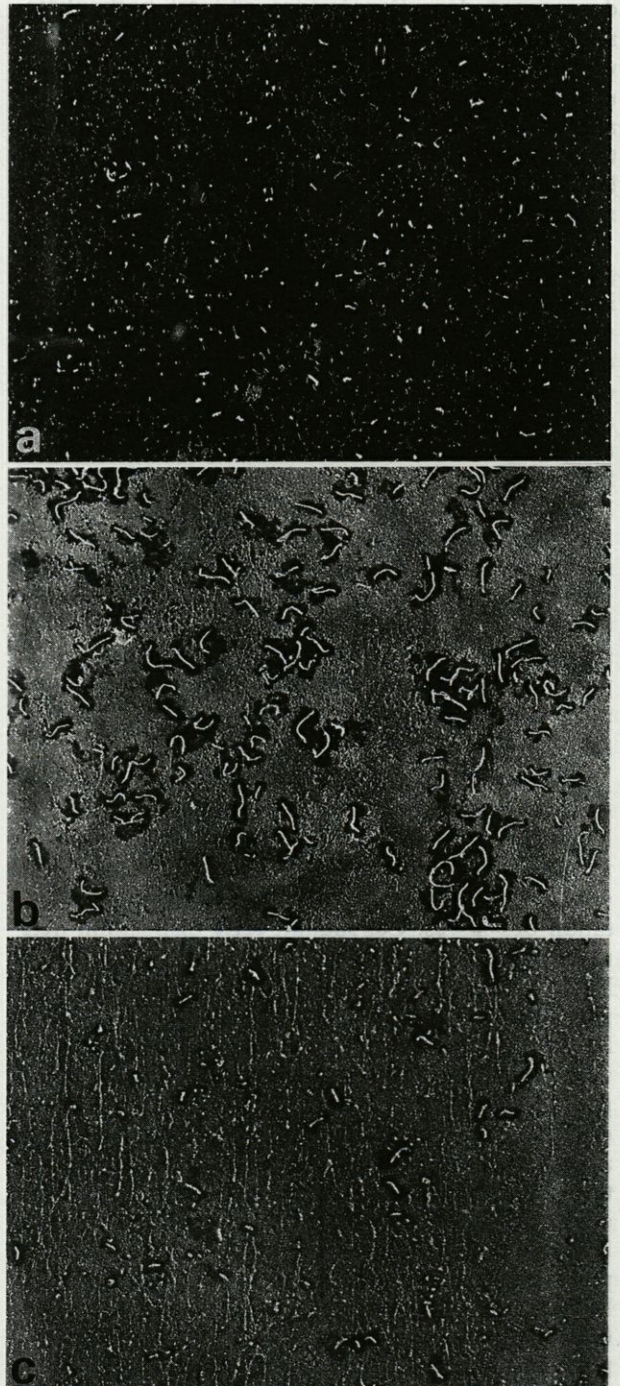
L'épaisseur de sédiment et la possibilité d'un accès à un support stable ne sont vraisemblablement pas suffisants pour rendre compte de la localisation des fixations. Ainsi dans l'expérience n° 5 (28/4/89) 4 plaques disposées à la suite les unes des autres supportent respectivement la vase en couche mince, des microbilles en même épaisseur, la vase en couche épaisse et de nouveau les microbilles en couche épaisse (Tabl. II partie inférieure). L'influence de l'épaisseur de sédiment est nettement plus marquée dans le cas de la vase; le rapport du nombre de fixations V_{cm} / V_{ce} est de 24 alors que dans le cas des microbilles il est seulement de 1,5. Cette différence est vraisemblablement liée aux possibilités de manipulation, les microbilles par leur densité supérieure seraient moins aisées à utiliser que les particules de vase. Les densités différentes sont indiquées par les vitesses de chute des 2 catégories de particules (Buchanan & Kain 1971) : $0,39 \text{ cm.s}^{-1}$ pour les microbilles et $0,46 \text{ cm.s}^{-1}$ pour la vase.

5. Mise en évidence d'un retour en phase planctonique

L'adéquation larve/sédiment repose sur les capacités de départ des larves ayant atteint un sédiment ne leur convenant pas. La méthode utilisée ne permet pas d'observer directement un retour en pleine eau; en revanche l'enregistrement des traces de la visite du sédiment par les larves est bien réel. Cette visite est prouvée indirectement par les microcratères observés sur une couche de forte épaisseur (2 mm) de vase fine (Fig. 2 a).

Fig. 5. — Modification des supports au cours de l'expérimentation. **a** et **b** : mise en évidence d'une contamination; au cours de l'expérience n° 6 (22/5/89) les supports **a** immergé nu et **b** recouvert de vase fine ($< 60 \mu\text{m}$) sont comparés après 2 j de séjour dans le canal. Le support **a** est alors recouvert de microparticules de contamination qui permettent la fixation de larves. Par comparaison avec le support voisin **b**, les tubes de **a** sont de taille plus petite : la construction a été limitée par la rareté du matériel. En **c** : autre modification de la surface du sédiment liée à la sécrétion de mucus par les larves qui se déplacent à proximité du sédiment; elles créent des lignes discontinues de matériel aggloméré (exp 6; support n° 9 avec des microbilles de 40 à 60 μm de diamètre).

*Modification of sediment blocks during the course of the experimentation. **a** and **b** display evidence of contamination; during expt. 6 (22/5/89), blocks **a** (without sediment) and **b** (covered in fine mud $< 60 \mu\text{m}$) were examined after two days in the canal. Block **a** is covered with contaminating microparticles which enable larval settlement. By comparison with block **b**, the tubes are very small because of the paucity of construction material. In **c**: other modifications to the sediment surface occur through the binding of the sediment by mucus secreted by the larvae. They form discontinuous lines of agglutinated material (expt. 6: block 9 with some microbeads of 40 to 60 μm diameter).*



Tabl. II. — En haut, comptage des tubes sur une série de 8 supports disposés les uns à la suite des autres; le courant se dirige de 1 vers 8; expérience n° 3 du 10/4/89. Vitesse du courant à 2 cm de l'interface et dans l'axe du canal : $1,8 \text{ cm.s}^{-1}$ (moyenne sur 5 mesures). V : vase de décantation filtrée sur soie de $60 \mu\text{m}$ de vide de maille et disposée en couche mince « cm » ($< 0,1 \text{ mm}$) ou en couche épaisse « ce » de $1,5 \text{ mm}$. S : Sable de Fontainebleau, fraction $100-160 \mu\text{m}$. En bas, comptage des tubes sur une série de supports disposés les uns à la suite des autres; le courant se dirige de 4 vers 7; expérience n° 5 du 28/4/89. Vitesse du courant à 2 cm de l'interface et dans l'axe du canal : $3,8 \text{ cm.s}^{-1}$ (moyenne sur 5 mesures). V : vase de décantation filtrée sur soie de $60 \mu\text{m}$ de vide de maille; MB : microbilles de diamètre compris entre 45 et $60 \mu\text{m}$. Ces sédiments sont disposés en couche mince « cm » ($< 0,1 \text{ mm}$) ou en couche épaisse « ce » de $1,5 \text{ mm}$.

Above tube counts from a series of 8 blocks placed side by side; the direction of current flow is from 1 to 8; expt. n° 3 : 10/4/89. Current speed at 2cm below the interface along the axis of the canal : 1.8 cm s^{-1} (mean of 5 measurements). V = decanted mud filtered through a $60 \mu\text{m}$ sieve and deposited in a thin bed « cm » ($< 0.1 \text{ mm}$) or in a thick bed « ce » of 1.5 mm . S = Sand from Fontainebleau (grain size : $100 - 160 \mu\text{m}$). Below tube counts on a series of blocks placed side by side; the direction of current flow is from 4 to 7; expt. n° 5 : 28/4/89. Current speed at 2 cm below the interface along the axis of the canal : 3.8 cm s^{-1} (mean of 5 measurements). V = decanted mud filtered through a $60 \mu\text{m}$ sieve; MB = microbeads of diameters in the range 45 to $60 \mu\text{m}$. These sediments were deposited in a thin bed « cm » ($< 0.1 \text{ mm}$) or in a thick bed « ce » of 1.5 mm .

n° du support:	1	2	3	4	5	6	7	8
nature du sédiment	Vcm	S	Vcm	S	Vce	S	Vce	S
nombre de tubes occupés	199	143	220	164	43	134	13	103
n° du support	4	5	6	7				
nature du sédiment	Vcm	MBcm	Vce	MBce				
nombre de tubes comptés	480	140	20	90				

6. Test d'un sédiment naturel

A côté de sédiments artificiels bien triés ou d'une fraction précise de sédiment naturel, un sédiment intact non fractionné a été utilisé : le sable vaseux de la communauté à *Nephtys hombergii*. Un tel test est particulièrement important dans la mesure où il permet de juger de la pertinence de l'expérimentation pour rendre compte de la situation observée en milieu naturel. Les conditions de laboratoire définies antérieurement et les résultats obtenus ne sont peut-être pas transposables au milieu naturel où le sédiment est beaucoup moins homogène et la probabilité de présence de la fraction dimensionnelle favorable toujours plus élevée. On peut ainsi avancer que si les contraintes de fixation, telles qu'elles sont définies par les observations expérimentales, constituent un indicateur de la présence des adultes, ces

derniers devraient être récoltés en substrat meuble. Or les adultes ne sont signalés dans aucun des peuplements de substrat meuble de la baie de Banyuls (Guille 1970) alors que les sables vaseux à *Nephtys hombergii* utilisés au laboratoire comme récepteur constituent un bon substrat pour l'accueil des larves au moment de la fixation. Les résultats de laboratoire doivent par conséquent être lus avec précaution. Ils soulèvent la question de la recherche par les larves du site compatible avec la présence des adultes. Cette adéquation peut être réalisée en remarquant que la capacité de dispersion des larves est limitée. Elles restent donc à proximité de leurs zones d'origine occupées par les adultes. Dans de telles zones les différents stades de développement trouvent les éléments nécessaires pour renouveler leur tube au fur et à mesure de leur croissance et la quantité suffisante de matière organique pour leur nourriture.

7. Influence des courants

L'installation utilisée permet de comparer les mêmes types de supports comportant 8 alvéoles contenant 2 types de sédiment disposés en alternance. Ces supports sont placés d'une part dans des conditions de calme absolu et d'autre part soumis au courant du circuit. Dans le 1^{er} cas, la sélection éventuelle entre les 2 sédiments s'opère par les capacités propres des larves à tester le substrat et à retourner en phase planctonique. Dans le 2^e cas l'advection latérale multiplie les chances de rencontre du sédiment convenable. L'expérimentation sur *E. nebulosa* consiste à compter le nombre de larves établies sur 2 types de sédiment (vase de décantation tamisée sur $60 \mu\text{m}$ et microbilles de diamètre compris entre 45 et $60 \mu\text{m}$) disposés dans une enceinte d'eau au repos ou dans le canal. Le rapport du nombre de tubes sur la vase au nombre de tubes sur les microbilles passe de $4,6$ en eau calme à $2,2$ en eau courante ($v = 4 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$). C'est un résultat comparable à celui rapporté par Butman & col. (1988) sur *Capitella* sp. Tout se passe comme si la différence du nombre de larves recueillies par les 2 sédiments, c'est-à-dire la sélectivité, s'estompait avec la présence du courant. Ce résultat est vraisemblablement fonction du matériel testé donc de l'élément biologique de l'interaction. Si les larves répondent mal à une information provenant du sédiment, l'influence du courant a tendance à supprimer toute expression de sélectivité. Si elles répondent en revanche rapidement et efficacement à la présence d'un sédiment favorable, le courant devrait accentuer cette sélectivité. Sur cet arrière plan intervient la longueur de la phase ambivalente du développement. Cette phase correspond à la période de développement pendant laquelle le retour à la vie planctonique est possible. Si la durée de l'ambivalence est longue, le nombre de tests augmente et la

sélection a plus de chance d'être intense. En revanche la sélection est probablement limitée dans le cas d'une courte période de choix. Les résultats obtenus ne sont peut être pas un hasard si on remarque que *Capitella* et *Eupolyornia* ont précisément une période ambivalente très courte.

CONCLUSIONS

L'originalité de ce travail repose sur la combinaison de 4 éléments. La durée de l'expérience, de l'ordre de 2 j est relativement longue; elle permet de ne pas se limiter à l'enregistrement d'une arrivée à proximité du fond, mais de prendre aussi en compte l'établissement même de la larve sur le sédiment. Le nombre de larves impliquées dans chaque expérience est le plus souvent supérieur à 5000, ce qui autorise l'utilisation d'enceintes de large volume. La détection d'une réussite de l'établissement s'effectue par l'observation aisée d'un tube. Enfin le synchronisme de la fixation a l'avantage de fournir un ensemble d'individus d'âge homogène. Sur cet arrière plan, les résultats suivants sont dégagés.

1) Alors que de nombreux auteurs mettent en évidence un optimum de taille granulométrique nécessaire à la fixation (Wilson 1948 et 1952 pour *Ophelia bicornis*; Gray 1967 pour *Protodrilus rubropharyngeus*; Dorset 1961, Hempel 1957 pour *Polydora ciliata*) il apparaît nettement que les exigences de *E. nebulosa* sont doubles. Elles se réfèrent à la nature du substrat qui doit apporter à la fois un support stable et du matériel meuble aisément transportable. Une hétérogénéité du nombre de tubes juvéniles entre 2 sédiments n'est pas nécessairement la conséquence de la nature différente des sédiments mais plus de leur épaisseur sur le substrat porteur. Ainsi la vase de décantation des installations du laboratoire n'est attractive que lorsqu'elle recouvre le substrat dur d'une simple pellicule. Sur un substrat dur et nu, l'établissement n'a pas lieu. Jusqu'à maintenant les observateurs ne s'intéressaient qu'à la nature du sédiment, la forme et la composition des éléments et plus généralement au caractère dur ou meuble du substrat considéré à l'échelle macroscopique. Les conditions d'établissement d'*E. nebulosa* montrent qu'une telle séparation entre substrats n'est pas toujours aussi prononcée: des éléments de grande taille d'un sédiment meuble peuvent jouer le rôle de substrat stable et permettre la fixation à une échelle plus fine.

2) L'influence du courant n'est pas prévisible à partir d'un modèle purement physique. La comparaison de la sélection réalisée en milieu calme ou agité montre que la durée de la période de vie ambivalente joue un rôle important. Les exemples disponibles (Butman & col. 1988; Bhaud présente note) montrent que les courants semblent agir en diminuant la probabilité d'établissement d'une inter-

action entre larves et sédiment. Ce résultat semble être la conséquence de la courte période de compétence des modèles zoologiques utilisés. Il n'exclut pas l'hypothèse d'une augmentation de la sélectivité des larves à vie planctonique longue, mais cette hypothèse reste encore à vérifier.

3) Un sédiment naturel ne contenant aucun adulte de l'espèce en question peut cependant être utilisé par les larves de la même espèce, dans des conditions de laboratoire. Cette discordance entre les capacités larvaires et le milieu de vie des adultes reflète les limites de l'expérimentation. Cette dernière ne prend en compte qu'un moment particulier, généralement très court, du cycle de vie et ne se place pas dans une perspective temporelle. Des éléments paraissant inutiles au moment du recrutement peuvent se révéler indispensables à un stade ultérieur du développement. La présence de tels éléments (graviers, blocs, fragments de coquille) au moment de la fixation, est un gage d'avenir. En définitive il faut distinguer les potentialités de fixation des larves, mises en évidence par expérimentation, et les conditions de réalisation qui limitent de telles potentialités. Dans le cas présent, c'est la capacité de dissémination qui réduit les confrontations larves-sédiment à celles qui ont la plus forte probabilité de réussite.

4) Pour revenir à la question initiale de la constitution d'un peuplement d'adultes, les résultats présentés indiquent nettement une sélection antérieure à l'établissement larvaire sans pour autant éliminer la possibilité d'une sélection postérieure à l'établissement se produisant probablement sur un critère différent de celui qui contrôle l'établissement.

Plusieurs points restent encore indéterminés. La cause exacte de la limitation des fixations sur un substrat très meuble n'est pas clairement reconnue. Si les deux éléments dur et meuble sont bien nécessaires, il reste à vérifier en utilisant différentes épaisseurs de vase que la limite pour réaliser une fixation correspond à la possibilité de percer ce manteau et d'atteindre le substrat dur. Dans le cas positif la nécessité d'un substrat dur devra être expliquée. Le second point se rapporte aux rôles respectifs de l'environnement physique (vitesse du courant) et des propriétés biologiques (durée de vie larvaire, moment d'apparition de la compétence à la vie benthique, capacité de retour à la vie planctonique) pour comprendre la sélection d'un site particulier.

REMERCIEMENTS — Ce travail a été réalisé avec l'aide d'un contrat accordé à l'auteur par le CNRS; c'est une contribution au Programme National sur le Déterminisme du Recrutement. L'auteur remercie J. Lecomte qui a effectué l'ensemble des prises de vue permettant l'illustration de cet article et H. Woodward pour son assistance efficace. Une dette importante est due à L. Laubier pour la révision et la critique constructive du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BHAUD M., 1988. Change in setal pattern during early development of *Eupolyornia nebulosa* (Polychaeta : Terebellidae) grown in simulated natural conditions. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **68** : 677-687.
- BHAUD M. Development of *Eupolyornia nebulosa* (Terebellidae) from larval release to settling. Proceed. Third Intern. Polychaete Conference (sous presse).
- BHAUD M. & C. CAZAUX, 1987. Description and identification of Polychaete Larvae; their implications in current biological problems. *Oceanis*, **13**(6) : 596-753.
- BHAUD M., A. GRÉMARE, F. LANG & C. RETIERE, 1987. Etude comparée des caractères reproductifs du terebellien *Eupolyornia nebulosa* (Montagu, 1818) en deux points de son aire géographique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **304**, ser. 3 : 119-121.
- BHAUD M. & A. GRÉMARE, 1988. Larval development of the terebellid polychaete *Eupolyornia nebulosa* (Montagu, 1818) in the mediterranean Sea. *Zoologica scripta*, **17** (4) : 347-356.
- BUCHANAN J.B. & J.M. KAIN, 1971. Measurement of the physical and chemical environment. In I.P.B. Handbook n° 16 : Methods for the study of marine benthos, N.A. Holme & A.D. Mc Intyre, Ed., Chap. 3 : 30-58. Blackwell Scient. Publ. Oxford.
- BURKE R.D., 1983. The induction of metamorphosis of marine invertebrate larvae : stimulus and response. *Can. J. Zool.*, **61** : 1701-1719.
- BUTMAN C.A., 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates : The spatial scales of pattern explained by habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **25** : 113-165.
- BUTMAN C.A., J.P. GRASSLE & C.M. WEBB, 1988. Substrate choices made by marine larvae settling in still water and in a flume flow. *Nature*, **333** : 771-773.
- CRISP D.J., 1976. Settlement responses in marine organisms. In Adaptations to environment : essays on the physiology of marine animals. Ed. by R.C. Newell. Butterworths, London : 83-124.
- DORSETT D.A., 1961. The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.). Tube-building and burrowing. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41** : 577-590.
- DUCHÊNE J.C., 1983. Développement larvaire et fixation chez *Thelepus setosus* (Annélide Polychète) à Kerguelen, Province subantarctique. *Vie Milieu*, **33** (2) : 65-77.
- GIRIN M., 1971. Les peuplements sessiles de substrats durs artificiels dans la région de Banyuls-sur-mer (Annélides Polychètes). Université de Paris. Thèse Doct., 146 p.
- GRAY J.S., 1967. Substrate selection by the archiannelid *Protodrilus rubropharyngeus*. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **15** : 253-269.
- GUILLE A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II : les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (1-B) : 149-280.
- HEMPEL C., 1957. Ueber den Röhrenbau und die Nahrungsaufnahme einiger Spioniden (Polychaeta sedentaria) der deutschen Küsten. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **6** : 100-134.
- KERNEYS A., 1960. Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de Posidonies de la région de Banyuls. *Vie Milieu*, **11** (2) : 145-187.
- LANG F., 1986. Peuplements des fonds durs du Bassin de la Rance; rôle fonctionnel de *Eupolyornia nebulosa* (Annélide Polychète). Thèse Doct., Univ. Rennes I, 240 p.
- LAUBIER L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Ann. Inst. océanogr.*, **43** (2) : 137-316.
- LAUBIER L. et J. PARIS, 1962. Faune marine des Pyrénées-Orientales. Fascicule 4 : Annélides Polychètes. *Vie Milieu*, suppl. **13** (1), 80 p.
- MEADOWS P.S. and J.I. CAMPBELL, 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates. *Adv. mar. Biol.*, **10** : 271-361.
- MUSCHENHEIM D.K., J. GRANT & E.L. MILLS, 1986. Flumes for benthic ecologists : theory, construction and practice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **28** : 185-196.
- NOWELL A.R. & P.A. JUMARS, 1987. Flumes : Theoretical and experimental considerations for simulation of benthic environments. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **25** : 91-112.
- SENTZ-BRACONNOT E., 1966. Données écologiques sur la fixation d'invertébrés sur des plaques immergées dans la rade de Villefranche-sur-mer. *Int. Rev. ges. Hydrob.*, **51** (3) : 461-484.
- SIMON-PAPYN L., 1965. Installation expérimentale du benthos sessile des petits substrats durs de l'étage circalittoral en Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **39**(55) : 51-94.
- WILSON D.P., 1948. The relation of the substratum to the metamorphosis of *Ophelia* larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **27** : 723-760.
- WILSON D.P., 1952. The influence of the nature of the substratum on the metamorphosis of the larvae of marine animals, especially the larvae of *Ophelia bicornis* Savigny. *Ann. Inst. océanogr.*, **27** : 49-156.

Reçu le 6 Juin 1989; received June 6, 1989

Accepté le 19 Octobre 1989; accepted October 19, 1989