HAL
open science

VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE L'ALIMENTATION DU POLYCHETE NEREIS VIRENS EN ZONE INTERTIDALE (Estuaire maritime du Saint-Laurent, Québec)

M. Olivier, G. Desrosiers, C. Retiere, J.-C. Brethes

To cite this version:

M. Olivier, G. Desrosiers, C. Retiere, J.-C. Brethes. VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE L'ALIMENTATION DU POLYCHETE NEREIS VIRENS EN ZONE INTERTIDALE (Estuaire maritime du Saint-Laurent, Québec). Vie et Milieu / Life & Environment, 1993, pp.1-12. hal-03045657

HAL Id: hal-03045657

https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03045657v1

Submitted on 8 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.

VIE MILIEU, 1993, 43 (1) : 1-12

VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE L'ALIMENTATION DU POLYCHETE *NEREIS VIRENS* EN ZONE INTERTIDALE (Estuaire maritime du Saint-Laurent, Québec)

Spatial and temporal feeding variations on a estuarine polychaete, Nereis virens *(Lower St Lawrence estuary, Quebec)*

M. OLIVIER [1], *G. DESROSIERS* [1], *C. RETIERE* [2] *et J.-C. BRETHES* [1]

[1] *Centre d'Océanographie de Rimouski, Département d'océanographie, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski, P. de Québec, Canada, G5L 3A1*

[2] *Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire Maritime, 17 av George V, B.P. 28, Dinard, France*

ÉCOLOGIE
POLYCHÈTES
ZONE INTERTIDALE
ALIMENTATION
NEREIS VIRENS

RÉSUMÉ – Une étude sur les variations spatio-temporelles de l'alimentation fut réalisée sur le Polychète *Nereis virens*, espèce constante de la communauté littorale à *Macoma balthica* de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. L'analyse du contenu digestif des individus révèle un régime alimentaire variant avec les caractéristiques du biotope (altimétrie et édaphisme) et avec l'âge des individus; ainsi, alors que les juvéniles sont presqu'essentiellement déposivores, les adultes sont quasi-exclusivement carnivores. Les variations temporelles du régime alimentaire, reliées aux fluctuations des ressources végétales et animales présentes dans ces milieux, démontrent, au plan alimentaire, le caractère opportuniste de ce Néréidien, du point de vue des tactiques d'alimentation. De plus, les adultes de cette espèce, à travers la pression de prédation et de cannibalisme qu'ils exercent, sont susceptibles d'intervenir dans les processus de régulation des populations macrozoobenthiques de cette communauté intertidale oligospécifique

ECOLOGY
POLYCHAETES
INTERTIDAL
FEEDING
NEREIS VIRENS

ABSTRACT – A study of spatial and temporal variations in the feeding of *Nereis virens* has been carried out; this species is a permanent member of the *Macoma balthica* tidal flat community of the lower St Lawrence estuary. Analysis of the gut content of individuals of this species revealed a diet which varied with the characteristics of the habitat (altimetry and edaphism) and also with the age. Juveniles are essentially deposit feeders and adults are almost exclusively carnivorous. The temporal variation in the feeding regime, linked to fluctuations in animal and plant ressources found in the natural environment, demonstrate the opportunistic nature of the feeding of nereids. Moreover, the adults of this species because they exhibit both predation and cannibalism are likely to intervene in the regulatory processes affecting macrozoobenthic populations of this oligospecific tidal flat community.

INTRODUCTION

Parmi les facteurs biotiques pouvant agir sur la régulation des populations animales, les phénomènes de compétition intra– et interspécifique jouent un rôle important. Ces deux niveaux de compétition peuvent concerner l'espace et les ressources alimentaires disponibles (Barbault, 1981).

Nous connaissons très bien les facteurs abiotiques contrôlant la répartition spatiale de l'Annélide Polychète *Nereis virens* dans les zones intertidales de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Dans des baies orientées en direction N-NE (Anse à l'Orignal, Anse aux Bouleaux), les individus immatures et matures se distribuent selon un gradient altimétrique (Caron, 1991; Desrosiers *et al.*, 1991a,b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990; Olivier, 1990). Par contre, la répartition spatiale des juvéniles et des adultes est différente dans les baies orientées vers le S-O, comme la baie du Ha !Ha ! et l'Anse à Mercier (Caron, 1991; Desrosiers *et al.* 1991b) (Fig. 1).

Des études expérimentales de caractère écoéthologique sur cette espèce (Miron, 1991; Miron *et al.*, 1991a,b) ont montré que les individus défendent leur terrier, qui constitue leur territoire, mais tolèrent le chevauchement de leurs aires d'alimentation à la surface du sédiment. Une compétition intraspécifique intervient pour le partage de

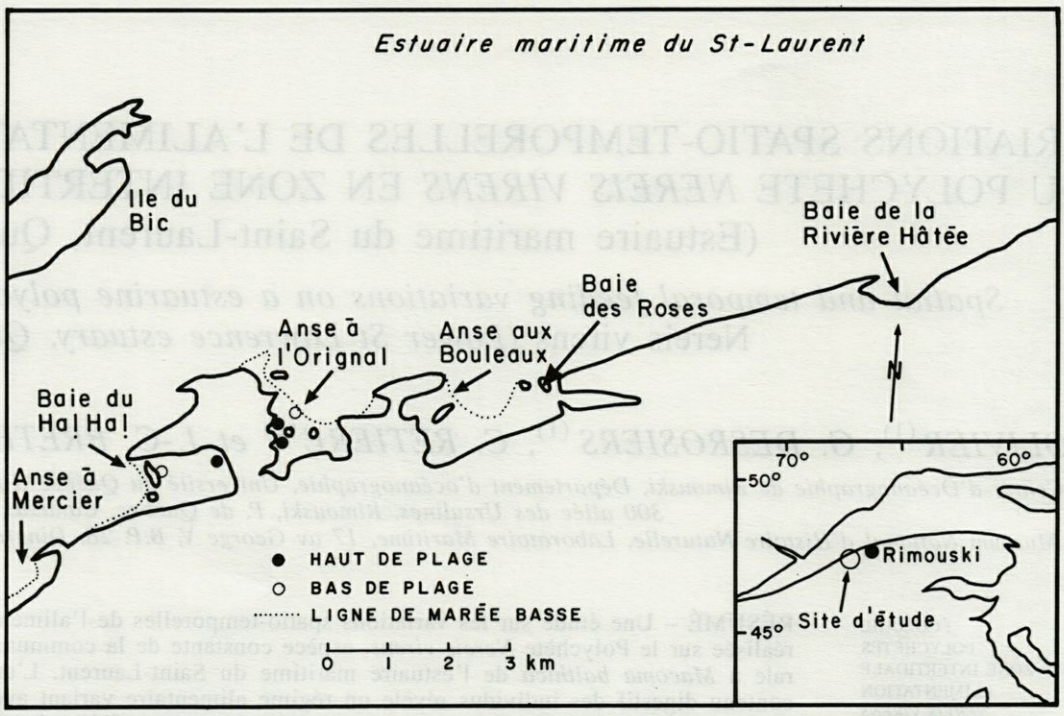


Fig. 1. – Localisation de l'aire d'étude et des sites d'échantillonnage.
Study area and sampling sites

l'espace qui s'effectue dans deux dimensions et se révèle dépendant de la densité. Par ailleurs, la place que tient *N. virens* dans la régulation des populations d'organismes endobenthiques des communautés intertidales a été clairement démontrée par Ambrose (1984 a,b), Commito (1982) et Commito et Shrader (1985). Ces auteurs indiquent en effet qu'il existe une compétition interspécifique pour l'alimentation entre les Polychètes *N. virens* et *Glycera dibranchiata* d'une part et l'Amphipode *Corophium volutator* d'autre part, et qu'une compétition intraspécifique, résulte d'un fort cannibalisme entre adultes et juvéniles de *N. virens*.

Par contre, rares sont les travaux consacrés à l'éthologie alimentaire des Polychètes en général et de *Nereis virens* en particulier. Pourtant, ce type d'étude, réalisée en conditions expérimentales et en milieu naturel, peut aider à connaitre les ressources et les tactiques que l'espèce utilise et développe pour assurer sa croissance. Les observations de Goerke (1971) sur l'appétence exercée par certains aliments prouvent que *N. virens* est en mesure d'ingérer une grande variété de matériel biologique d'origine végétale et animale. Dans leur inventaire des régimes alimentaires des Polychètes, Fauchald et Jumars (1979) classent *N. virens* parmi les omnivores; cependant, cette espèce deviendrait préférentiellement prédatrice à partir d'un certain stade de développement. Toutefois, ces auteurs soulignent que son régime alimentaire est de type strictement herbivore dans la région de Woods Hole (Massachussetts, U.S.A.).

L'objectif du présent travail sera donc d'analyser, aussi fidèlement que possible, par l'étude du contenu digestif, le régime alimentaire de *N. virens* dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Ces données ainsi acquises seront corrélées à celles existant déjà sur sa répartition spatiale (Caron, 1991; Desrosiers *et al.*, 1991a, b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990; Olivier 1990). Nous chercherons également à vérifier si la nature de l'alimentation varie selon les saisons et la taille des individus, si de telles variations apparaissent, nous tenterons de les mettre en relation avec les paramètres gradient altimétrique et édaphisme, dans la mesure où ceux-ci influencent la répartition spatiale des individus (Anse à l'Orignal). Enfin, sachant que les structures de taille des populations sont différentes selon l'orientation des baies, nous analyserons l'influence de ce facteur « exposition aux agents hydrodynamiques » sur les régimes alimentaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les baies Wilson, Rioux, de l'Anse à l'Orignal et du Ha !Ha ! sont situées dans le Parc National du Bic, à environ 16 kms à l'ouest de Rimouski (Fig. 1), sur la rive sud de l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Ces baies furent choisies en raison

de leurs orientations géographiques : nord-nord-est pour les baies Wilson et Rioux et ouest pour celle du Ha !Ha ! (Fig. 1). Les zones d'échantillonnage furent déterminées sur deux critères; l'altimétrie (par rapport au niveau moyen des basses mers, NMBM) et la nature du substrat. Ainsi, 3 niveaux ont été sélectionnés dans la baie Wilson (sables fins; haut, +2.0m; moyen, +1.5m; bas, +1.0m), un dans la baie Rioux (vases sableuses; haut, +2.25m) et 2 dans la baie du Ha !Ha ! (sables fins; haut, +1.5m; vases sablo-gravelleuses; bas, +0.98m). Les teneurs en matière organique des sédiments sont relativement élevées en début de saison sur l'ensemble de ces stations (Tabl. I).

Tabl. I. – Composition granulométrique et teneur en matière organique des sédiments des six zones étudiées.

Granulometric composition and organic matter content throughout the six study zones.

Site	niveau	%Graviers	%Sables	%Boues	%Matière organique
Baie Wilson	Haut	5.36	94.43	0.22	2.68
	Milieu	0.45	97.65	1.50	2.44
	Bas	5.81	90.73	3.47	1.48
Baie Rioux	Haut	8.38	58.21	33.41	3.76
Baie du Ha! Ha!	Haut	1.56	83.36	15.08	1.93
	Bas	21.43	73.86	4.71	2.50

Sur chaque site d'échantillonnage, 10 individus complets de *N. virens* furent récoltés au hasard mensuellement de mai 1989 jusqu'à la prise des glaces en novembre. L'étude macroscopique du contenu du tube digestif a été effectuée sur chaque individu. Les débris végétaux et animaux ont été identifiés au niveau taxonomique le plus fin possible et dénombrés. Leur présence et leur pourcentage exprimant leur importance dans l'alimentation ont servi respectivement à la détermination de leur fréquence d'occurrence et au calcul des analyses de classement.

Les teneurs moyennes en matière organique (M.O.) et inorganique (M.I.) du contenu digestif ont été déterminées sur 5 individus par la technique du brûlage à 600 °C pendant 12 heures après passage sur filtres en fibre de verre (GF-100 Whatman).

Nous avons regroupé les constituants du contenu digestif en un certain nombre de sous-ensembles définis comme suit : (1) **débris végétaux** non-identifiés; (2) **Diatomées centriques**; (3) **crochets et soies** de *N. virens*; (4) **palées dorées** de

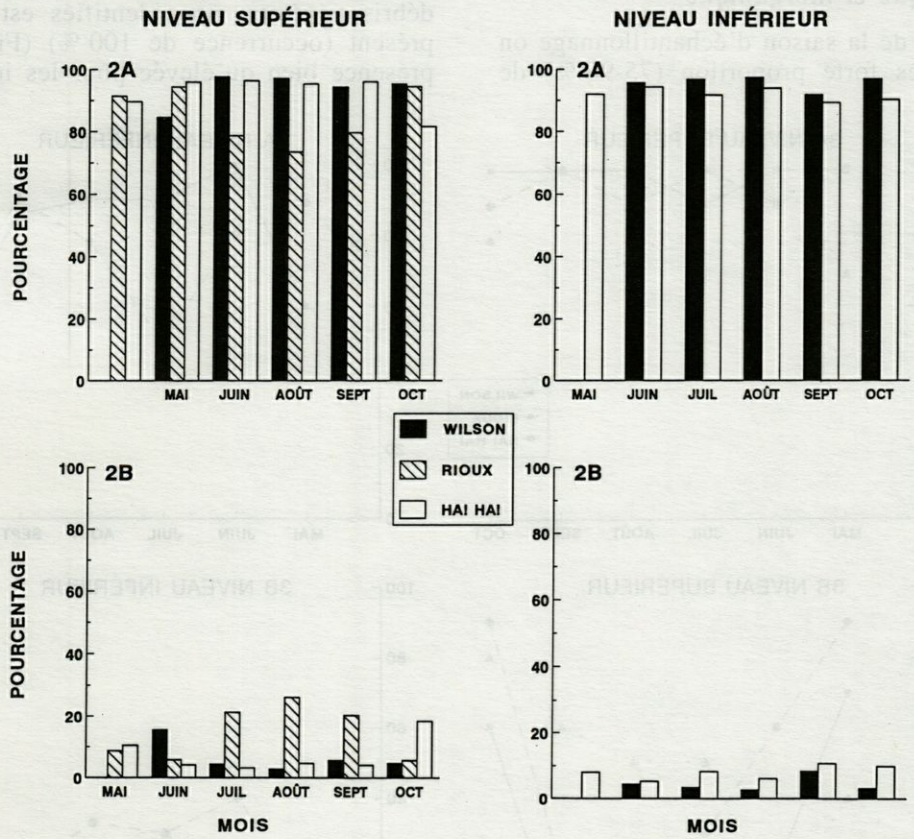


Fig. 2. – A, Taux de matière inorganique trouvés dans le contenu digestif de *N. virens* selon les niveaux altimétriques échantillonnés. B, Taux de matière organique trouvés dans le contenu digestif de *N. virens* selon les niveaux altimétriques échantillonnés.

A, The quantity of inorganic matter found in the gut content of N. virens *as a function of the sampling height. B, The quantity of organic matter found in the gut content of* N. virens *as a function of the sampling height.*

Pectinaire (*Pectinaria granulata*); (5) **Crustacés** (Copépodes Harpacticoïdes, Ostracodes et Amphipodes); (6) **Gastéropodes** (*Littorina obtusata* et *Hydrobia minuta*) et (7) **Hydraires**. L'analyse de ces 7 groupements fut réalisée en fonction des sites et dates de prélèvements au moyen de méthodes statistiques de classement, pour condenser la matrice de données initiales et minimiser la perte d'information. La première méthode utilisée est une analyse par agglomération hiérarchique ascendante. Le logiciel employé est le programme SYSTAT de Macintosh avec la distance *r* de Pearson et une agglomération à liens moyens. La seconde méthode est une analyse factorielle des correspondances qui détermine un système d'axes de référence hiérarchique. Elle cherche la meilleure représentation simultanée des stations et des « groupements alimentaires » dans un système commun d'axes orthogonaux (Legendre et Legendre, 1979). Ce type d'analyse présente l'avantage de ne pas être perturbée par les doubles absences. Le programme utilisé est décrit par Foucard (1989).

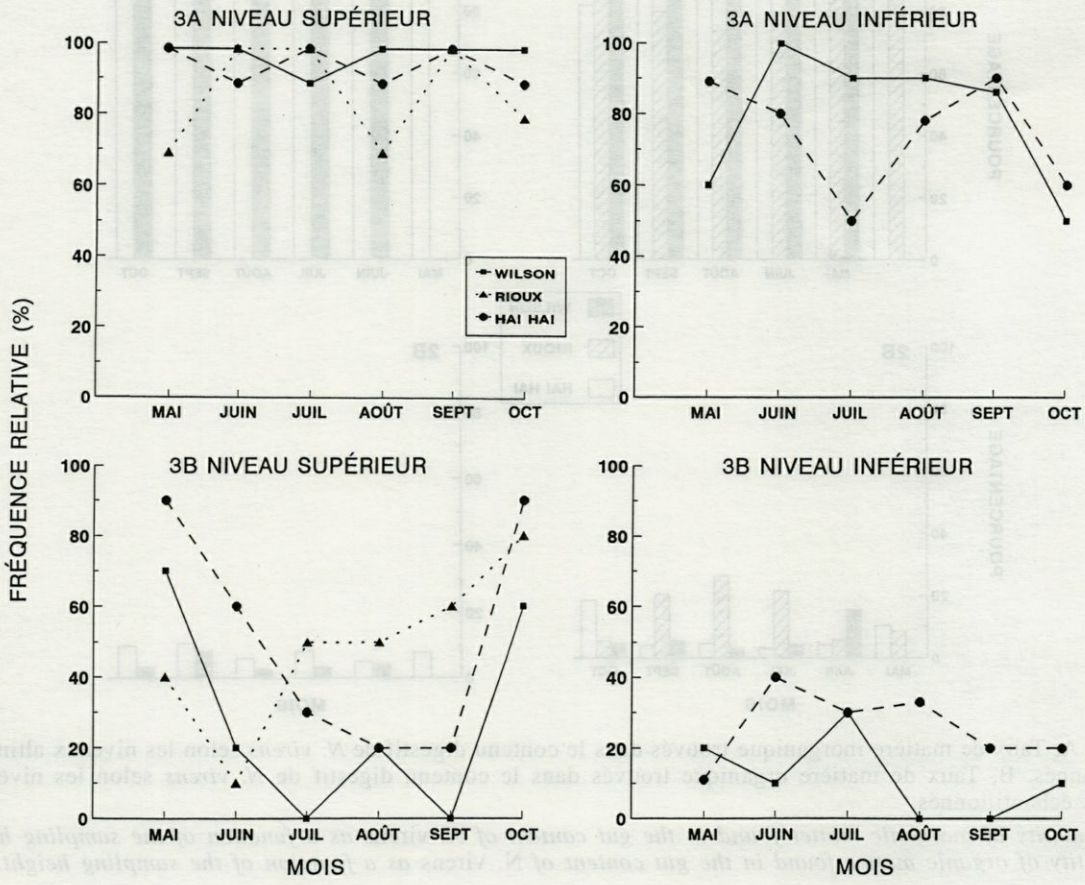
RÉSULTATS

Matière organique et inorganique

Tout au long de la saison d'échantillonnage on observe une très forte proportion (75-98 %) de matériel inorganique dans les tubes digestifs (Fig. 2A). Cette proportion varie toutefois selon le site et l'époque. Les taux sont légèrement plus faibles (85-92 %) en début de saison (mai-juin) dans le haut des zones intertidales des baies Wilson, Rioux et Ha !Ha !. Par la suite, ils demeurent relativement constants et très élevés (≥ 95 %), à l'exception de ceux relatifs à la baie Rioux qui diminuent (75-80 %) durant la période allant de juillet à septembre; en conséquence il en résulte une augmentation de la proportion de matériel organique (20-25 %) dans le tractus digestif des individus (Fig. 2B). Dans le bas des zones intertidales des baies Wilson et Ha !Ha !, les proportions relatives de matière organique et inorganique demeurent constamment élevées de mai à octobre (Fig. 2A, B). Les données correspondant aux prélèvements du milieu de plage de la baie Wilson suivent le même type de variations que celles observées en haut de plage.

Les constituants du régime alimentaire

Dans le tube digestif des individus récoltés dans le sédiment on note une très forte proportion de matériel végétal. Chez les individus des hauts de plage des baies Wilson et Ha !Ha !, le groupe des débris végétaux non identifiés est constamment présent (occurrence de 100 %) (Fig. 3A). Cette présence bien qu'élevée pour les individus de la



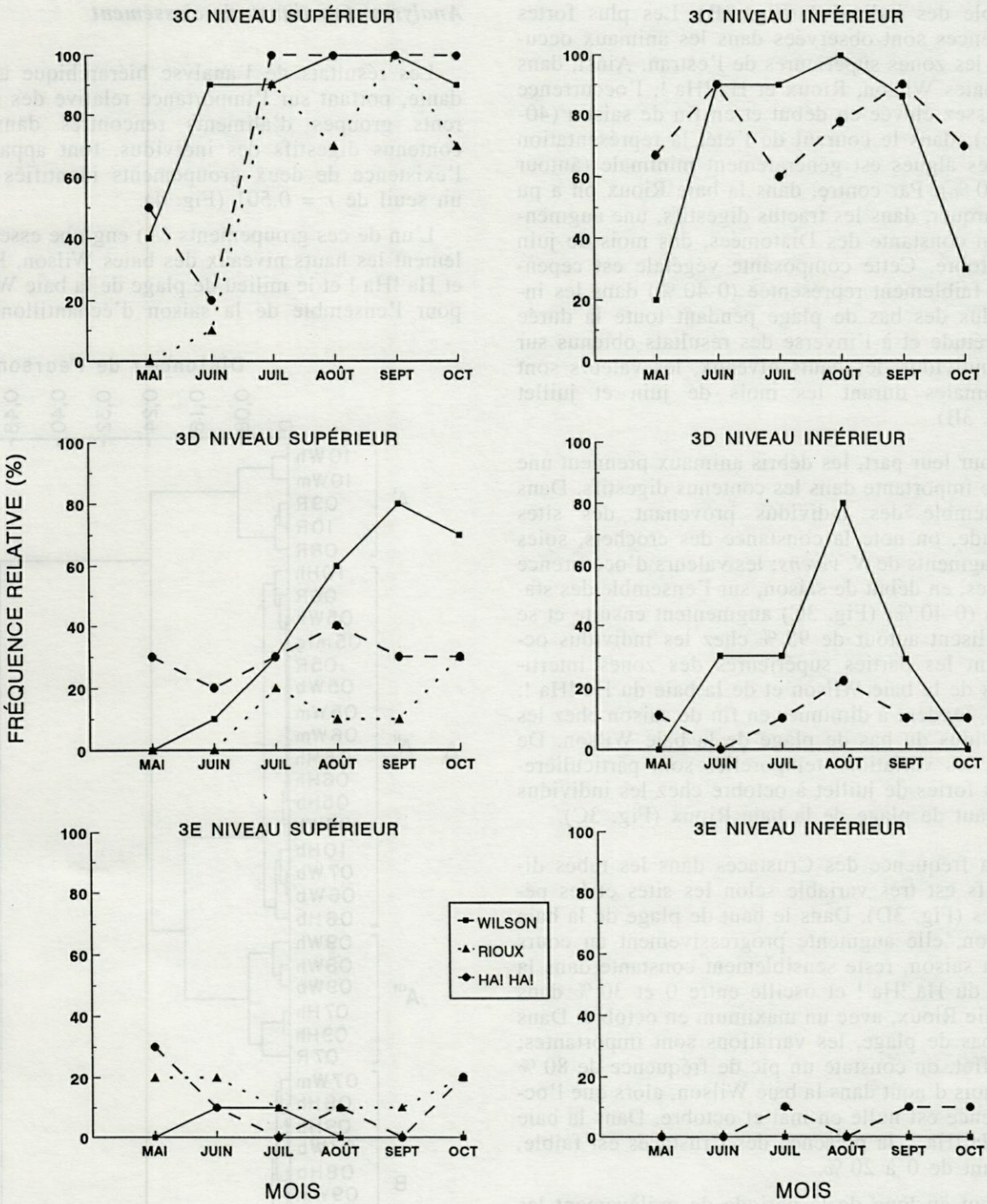


Fig. 3. – Fréquence d'occurrence des débris végétaux et animaux trouvés dans le contenu digestif de *N. virens*, selon les niveaux altimétriques échantillonnés. A, Débris végétaux non identifiés. B, Diatomées centriques. C, Soies et crochets de *N. virens*. D, Débris de crustacés. E, Débris de gastéropodes.

Relative frequency of plant and animal debris found in the gut content of N. virens *as a function of the sampling height* A, *Unknown plant debris.* B, *Diatoms.* C, N. virens *setae and jaws.* D, *Crustacean debris.* E, *Gastropoda debris.*

baie Rioux semble cependant plus variable (70-100 %). En ce qui concerne les individus des bas de plage des baies Wilson et Ha !Ha !, la fréquence d'occurrence est généralement supérieure à 50 % et fluctue pendant la saison de prélèvement avec une diminution en octobre (de l'ordre de 60 %).

Après les débris végétaux, ce sont les Diatomées centriques qui sont les mieux représentées avec des occurrences variables (0-90 %) dans l'en-

semble des individus (Fig. 3B). Les plus fortes présences sont observées dans les animaux occupant les zones supérieures de l'estran. Ainsi, dans les baies Wilson, Rioux et Ha !Ha !, l'occurrence est assez élevée en début et en fin de saison (40-90 %); dans le courant de l'été, la représentation de ces algues est généralement minimale (autour de 20 %). Par contre, dans la baie Rioux on a pu remarquer, dans les tractus digestifs, une augmentation constante des Diatomées, des mois de juin à octobre. Cette composante végétale est cependant faiblement représentée (0-40 %) dans les individus des bas de plage pendant toute la durée de l'étude et à l'inverse des résultats obtenus sur les individus des hauts niveaux, les valeurs sont maximales durant les mois de juin et juillet (Fig. 3B).

Pour leur part, les débris animaux prennent une place importante dans les contenus digestifs. Dans l'ensemble des individus provenant des sites d'étude, on note la constance des crochets, soies et fragments de *N. virens*; les valeurs d'occurrence faibles, en début de saison, sur l'ensemble des stations (0-40 %) (Fig. 3C) augmentent ensuite et se stabilisent autour de 95 % chez les individus occupant les parties supérieures des zones intertidales de la baie Wilson et de la baie du Ha !Ha !; mais, tendent à diminuer en fin de saison chez les individus du bas de plage de la baie Wilson. De plus, les variations temporelles sont particulièrement fortes de juillet à octobre chez les individus du haut de plage de la baie Rioux (Fig. 3C).

La fréquence des Crustacés dans les tubes digestifs est très variable selon les sites et les périodes (Fig. 3D). Dans le haut de plage de la baie Wilson, elle augmente progressivement au cours de la saison, reste sensiblement constante dans la baie du Ha !Ha ! et oscille entre 0 et 30 % dans la baie Rioux, avec un maximum en octobre. Dans les bas de plage, les variations sont importantes; en effet, on constate un pic de fréquence de 80 % au mois d'août dans la baie Wilson, alors que l'occurrence est nulle en mai et octobre. Dans la baie du Ha !Ha !, la présence des Crustacés est faible, variant de 0 à 20 %.

Tout au long de la période de prélèvement les Gastéropodes sont faiblement représentés dans les tubes digestifs (de l'ordre de 20 %) (Fig. 3E). Les variations sont selon les sites et les mois, sans que se dégage une tendance particulière.

A la fin du mois de mai, des observations furent également réalisées sur 23 individus en migration de reproduction : les taux d'occurrence des débris végétaux non identifiés (35 %) des fragments de *N. virens* (4 %) et d'Hydraires (4 %) sont relativement faibles.

Analyses statistiques de classement

Les résultats de l'analyse hiérarchique ascendante, portant sur l'importance relative des différents groupes d'aliments rencontrés dans les contenus digestifs des individus, font apparaitre l'existence de deux groupements identifiés pour un seuil de $r = 0{,}501$ (Fig. 4).

L'un de ces groupements (A) englobe essentiellement les hauts niveaux des baies Wilson, Rioux et Ha !Ha ! et le milieu de plage de la baie Wilson pour l'ensemble de la saison d'échantillonnage;

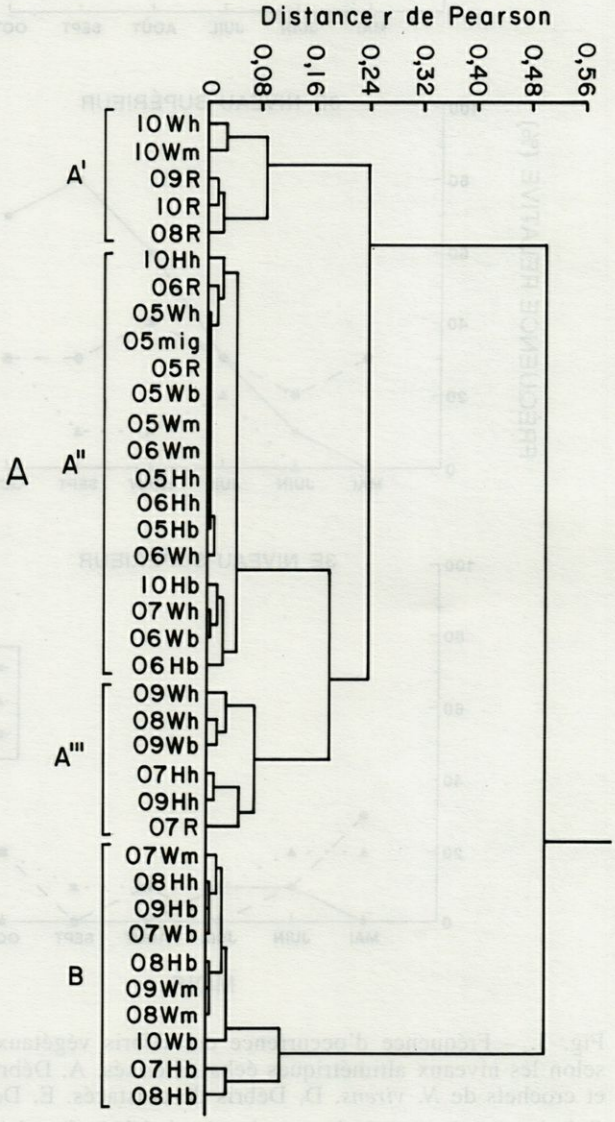


Fig. 4. – Analyse hiérarchique ascendante sur les groupements alimentaires trouvés dans le contenu digestif de *N. virens* en fonction des sites et dates d'échantillonnage.

Dendrogram from normal cluster (sampling sites and dates) of N. virens *food groups.*

les prélèvements de début de saison (juin-juillet) du bas de plage des baies Wilson et Ha !Ha ! y sont également associés; ce groupe apparaît lié aux fortes proportions de matériel végétal trouvé dans les contenus digestifs. Il se subdivise de façon nette à $r = 0{,}240$ en deux sous-groupes. Le premier sous-groupe (A') qui rassemble les fins de saison (octobre) des hauts niveaux des baies Wilson et Rioux et milieu de plage de la baie Wilson serait relié aux fortes fréquences d'occurrence des Diatomées centriques. Le seuil de $r = 0{,}177$ sépare le second sous-groupe en deux (A'' et A'''). Ainsi, dans le premier sous-groupe (A''), peut-on déceler une affinité de l'ensemble des prélèvements de début de saison (mai-juin) pour la totalité des sites étudiés et du mois d'octobre pour le haut et bas de plage de la baie du Ha !Ha ! et de juillet du haut de plage de la baie Wilson; cet ensemble doit sa différenciation aux teneurs maximales de débris végétaux dans les contenus digestifs. L'autre ensemble (A''') se compose des sites des hauts de plage de la baie Wilson (août-septembre), de Rioux (juillet), de Ha !Ha ! (juillet-septembre) ainsi que du bas de plage de la baie Wilson (septembre); il serait relié à l'importance des fragments et débris de soies de *N. virens*.

D'une façon générale, le second groupe (B) associe les prélèvements réalisés dans la partie centrale de la baie Wilson, en mi-saison (juillet, août et septembre), le bas de plage des baies Wilson (juillet, août et octobre) et Ha !Ha ! (juillet, août et septembre) ainsi que ceux recueillis au mois d'août dans le haut de plage de cette dernière baie; ce groupement est fortement influencé par les faibles taux de débris végétaux mais aussi par les proportions les plus élevées de fragments de *N. virens*.

Les 3 premiers axes factoriels de l'analyse des correspondances extraient 84,1 % de la variance totale des données, soit respectivement 49,1 % pour l'axe **1**, 23,5 % pour l'axe **2** et 11,5 % pour l'axe **3** (non illustré). L'interprétation de cette analyse est fondée sur la représentation de la projection dans le plan des 2 premiers axes factoriels (**1** et **2**) des groupes alimentaires, des stations et dates de prélèvements (Fig. 5). Pour les groupes alimentaires, l'axe **1** oppose les groupes des débris de Crustacés et soies de *N. virens*, en abscisse positive, avec une contribution absolue de 72,5 % à la création de cet axe, aux groupes des débris végétaux non-identifiés, en abscisse négative, avec 18,9 % de contribution absolue. L'axe **2** oppose le groupe des débris végétaux, en ordonnée négative, aux groupements des Diatomées centriques et des Hydraires, en ordonnée positive. Les débris végétaux non-identifiés participent alors pour 18,9 % à la création de l'axe **2**, contre 80,6 % pour les deux autres groupes. L'axe **3** est essentiellement créé par les groupes des débris de Gastéropodes et d'Hydraires, avec respectivement 92,6 %

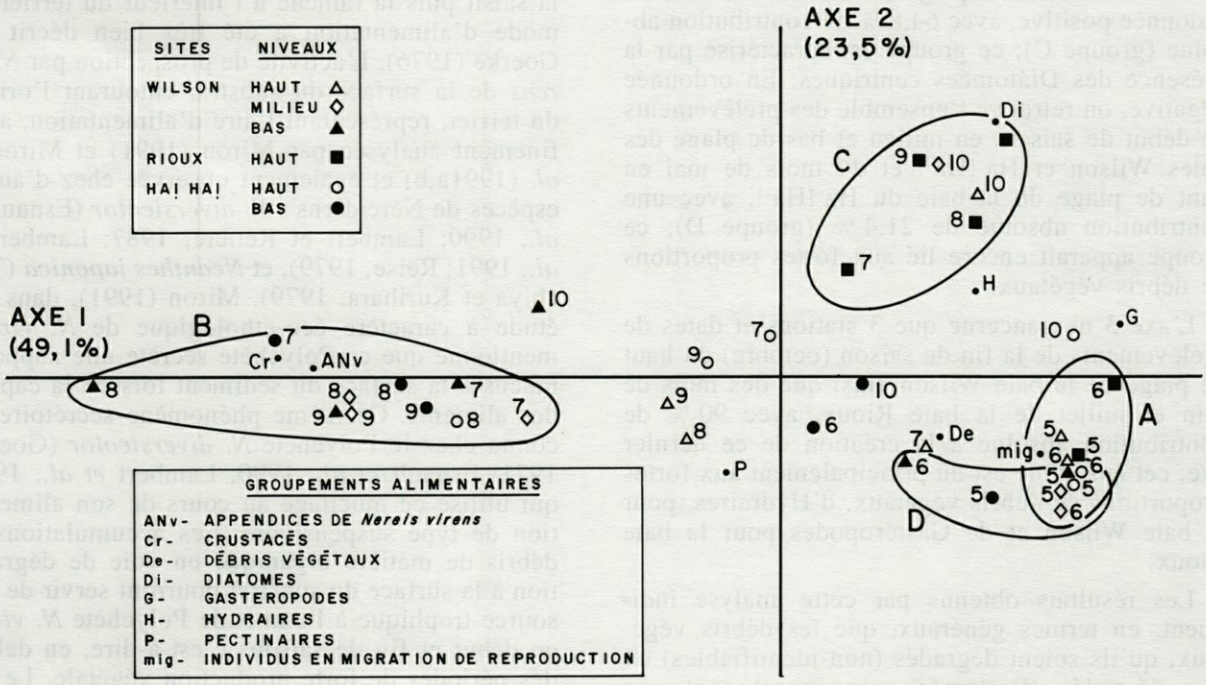


Fig. 5. – Analyse factorielle des correspondances sur les groupements alimentaires trouvés dans le contenu digestif de *N. virens* en fonction des sites et dates d'échantillonnage (les chiffres correspondent aux mois d'échantillonnage).

Factorial analysis of correspondence on N. virens *food groups, as a function of sampling sites and dates (the numbers correspond to the sampling month).*

et 6,1 % de contribution absolue; ces 2 derniers groupes sont opposés aux 4 premiers groupements. Les palées dorées de Pectinaire ne participent que faiblement au système, avec des contributions absolues inférieures à 1 %.

Sur la totalité des stations et dates, 21 stations possèdent des contributions absolues à l'axe **1** égales ou supérieures à 2 %. Cet axe est essentiellement créé par les prélèvements réalisés en début de saison (mai-juin) dans l'ensemble des stations des hauts et moyens niveaux des baies Wilson, Rioux et Ha !Ha !, en abscisse positive, avec un total de 28,7 % de contribution absolue (groupe A); ces contributions sont fortement liées aux taux élevés de débris végétaux dans les contenus digestifs provenant de ces prélèvements. L'axe **1** est également créé par les échantillonnages effectués en mi-saison aux stations du bas de plage des baies Wilson et Ha !Ha !, du milieu de plage de la baie Wilson ainsi que du haut de plage de la baie du Ha !Ha !, au mois d'août, en abscisse négative, avec une contribution de 59,1 % (groupe B); ces contributions sont fortement reliées à la présence des fragments de soies de *N. virens* dans les tubes digestifs des individus colonisant ces bas niveaux et aussi à une forte proportion de débris de Crustacés (Copépodes Harpacticoïdes, Ostracodes et Amphipodes).

L'axe **2** est créé principalement par les échantillonnages du milieu et de la fin de saison en baie Rioux ainsi que ceux réalisés en fin de saison dans le haut et milieu de plage de la baie Wilson, en ordonnée positive, avec 64,8 % de contribution absolue (groupe C); ce groupe est caractérisé par la présence des Diatomées centriques. En ordonnée négative, on retrouve l'ensemble des prélèvements de début de saison, en milieu et bas de plage des baies Wilson et Ha !Ha ! et du mois de mai en haut de plage de la baie du Ha !Ha !, avec une contribution absolue de 21,4 % (groupe D); ce groupe apparaît encore lié aux fortes proportions de débris végétaux.

L'axe **3** ne concerne que 3 stations et dates de prélèvements de la fin de saison (octobre) du haut de plage de la baie Wilson ainsi que des mois de juin et juillet de la baie Rioux, avec 90 % de contribution absolue à la création de ce dernier axe; cet ensemble est dû principalement aux fortes proportions de débris végétaux, d'Hydraires, pour la baie Wilson et de Gastéropodes pour la baie Rioux.

Les résultats obtenus par cette analyse indiquent, en termes généraux, que les débris végétaux, qu'ils soient dégradés (non-identifiables) ou peu dégradés (Diatomées centriques) sont une composante essentielle du bol alimentaire des individus (tous niveaux confondus) particulièrement en début de saison. Par ailleurs, ils autorisent à faire un distinguo, du point de vue des modalités d'alimentation (prédation par rapport au broutage), entre les individus des haut et bas niveaux des sites d'étude, ceux du bas de plage étant plus spécifiquement prédateurs.

DISCUSSION

Les résultats obtenus dans le cadre de la présente étude traduisent la nature principalement omnivore du régime alimentaire des individus immatures et matures de *Nereis virens* et ceci indépendamment des niveaux altimétriques qu'ils occupent, de l'orientation de la baie qu'ils colonisent ou de la période à laquelle ils furent prélevés.

Matière organique et inorganique

Comme l'ont observé Tsuchiya et Kurihara (1979) chez *Neanthes japonica*, on trouve une quantité importante de matière inorganique dans le contenu digestif de l'ensemble des individus de *N. virens* étudiés dont la présence peut-être expliquée par le mode de prise des aliments. En effet, à cette occasion, le Polychète extrait de son terrier environ le tiers de sa longueur corporelle et prospecte, aux alentours, la surface du sédiment. Quand l'animal détecte une particule alimentaire, il éverse son proboscis et à l'aide de ses crochets, la saisit puis la ramène à l'intérieur du terrier; ce mode d'alimentation a été très bien décrit par Goerke (1976). L'activité de prospection par *N. virens* de la surface du substrat entourant l'orifice du terrier, représentant l'aire d'alimentation, a été finement analysée par Miron (1991) et Miron *et al.* (1991a,b) et également observée chez d'autres espèces de Néréidiens : *N. diversicolor* (Esnault *et al.*, 1990; Lambert et Retière, 1987; Lambert *et al.*, 1991; Reise, 1979), et *Neanthes japonica* (Tsuchiya et Kurihara, 1979). Miron (1991), dans son étude à caractère éco-éthologique de *N. virens*, mentionne que ce Polychète sécrète une nappe de mucus à la surface du sédiment lors de la capture des aliments. Ce même phénomène secrétoire est connu chez le Polychète *N. diversicolor* (Goerke, 1971; Esnault *et al.*, 1990; Lambert *et al.*, 1991) qui utilise ce mucilage au cours de son alimentation de type suspensivore. Les accumulations de débris de matière organique en voie de dégradation à la surface du substrat pourront servir de ressource trophique à l'Annélide Polychète *N. virens* en début et fin de saisons c'est-à-dire, en dehors des périodes de forte production végétale. Le fait que l'animal ratisse la surface du sédiment, avec ou sans production de mucus, conduit à l'ingestion d'une part non négligeable de matière inorganique.

Les taux élevés de matière organique des contenus digestifs pourraient être étroitement reliés,

pour leur part, aux conditions environnementales, climatologiques et météorologiques régissant les conditions abiotiques des zones littorales de nos régions. En effet, lors du dégel printanier, ces zones sont enrichies d'un apport massif de matière organique provenant des crues des cours d'eau et de la fonte des neiges. Ce matériel organique, localisé principalement dans le haut de plage, sera ensuite redistribué sur l'ensemble de la zone intertidale par les courants de marées et les tempêtes printanières. Par ailleurs, les tempêtes automnales (octobre) provoquent, l'arrachement et le transport d'une grande quantité de matériel végétal (algues Fucales et Laminariales et débris de Spartines et Zostères) qui soit se répartit sur l'ensemble de la zone littorale soit se concentre préférentiellement dans la partie supérieure des plages de l'estuaire maritime du Saint-Laurent où il constitue des laisses à dessication lente (Pérès, 1967). La distribution spatiale de la matière organique sur les zones intertidales va donc dépendre de la courantologie propre à ces baies : les zones de faible hydrodynamisme, comme la baie Rioux, représenteront des zones d'accumulations tandis que dans les zones de fort hydrodynamisme, en particulier le bas des estrans, les matériaux organiques qui y auront sédimenté peuvent être remis en suspension et retransportés sous l'action des courants et des tempêtes.

Il apparaît que *N. virens* n'est pas sélectif dans la consommation de ce type de matière organique puisque les tubes digestifs contiennent des débris d'algues macroscopiques variés, de la Spartine, *etc.* Il s'agit vraisemblablement d'une espèce opportuniste qui profiterait des divers types de nourriture disponible, suivant leurs variations spatiales et temporelles.

Variations spatio-temporelles de l'alimentation

Les observations faites sur les adultes en phase migratoire lors de la période de reproduction, au mois de mai, indiquent la présence d'aliments dans les tubes digestifs de plusieurs individus. Pourtant, il est bien connu qu'en raison des profondes modifications internes qu'il subit au cours de l'épitoquie, le Polychète *N. virens* perd progressivement sa capacité à se nourrir (Bass, 1970; Bass et Brafield, 1972; Pocock, 1970; Hoeger, 1991). La présence d'aliments dans les tubes digestifs, très fragilisés par la lyse des tissus, de certains individus autorise à se demander si, malgré les transformations anatomiques liées à la phase épitoque, les individus ne continueraient pas d'ingérer des aliments sans pour autant être en mesure de les digérer.

Nos résultats démontrent que le régime de *N. virens*, pour l'ensemble des classes d'âges (individus matures et immatures) des populations intertidales étudiées, est omnivore. Ce Polychète se nourrit à partir d'une grande variété d'organismes végétaux (algues filamenteuses, Diatomées centriques, matériel végétal dégradé, *etc.*) ainsi que de proies animales : Foraminifères, Nématodes, Hydraires, Polychètes (*Nereis virens*, *Nephtys caeca*, *Harmothoe imbricata*, *Pectinaria granulata*), Gastéropodes (*Hydrobia minuta*, *Littorina obtusata*) et Crustacés (Copépodes Harpacticoïdes, Ostracodes, Amphipodes). Cette liste, à l'exception de certaines espèces répertoriées pour la première fois (*H. imbricata*, *P. granulata*), est semblable à celles fournies par Fauchald et Jumars (1979) et Goerke (1971). Cependant, les aliments sont retrouvés en proportions variables selon la localisation géographique des sites et leurs caractéristiques (orientation-altimétrie) ainsi que les périodes d'étude.

Le matériel végétal sous la forme micro et macroscopique est fortement consommé à tous les niveaux de la zone intertidale. Les études écologiques relatives à ces baies, où sont présents des blocs erratiques couverts de Fucales (Breton-Provencher *et al.*, 1979; Miron et Desrosiers, 1990), ont d'ailleurs bien souligné leur richesse en matière organique dégradée ou peu dégradée (Caron, 1991; Desrosiers *et al.*, 1991a,b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990; Olivier, 1990; Olivier *et al.*, 1992). La matière organique a été constamment observée dans le tube digestif des individus provenant des hauts de plages, tandis qu'en bas de plage, la composition du contenu digestif traduit une combinaison variable entre l'ingestion de matière organique et de proies. Les fluctuations dans l'apport du matériel organique peuvent être reliées aux apports saisonniers de débris par la glace, les tempêtes printanières et automnales qui vont accumuler ce matériel principalement en haut de plage. La baie Rioux, où l'hydrodynamisme est faible, représente une zone de dépôt de matériel organique et de particules fines (Desrosiers *et al.*, 1991a,b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990). En été, les apports de matériel organique sont plus faibles.

L'hydrodynamisme semble donc à travers le contrôle qu'il exerce sur la distribution spatiale de certaines algues (Diatomées centriques, Algues filamenteuses, *etc*), être indirectement responsable des variations temporelles mises en évidence dans les patrons de présence de ces végétaux dans les tubes digestifs des individus des hauts niveaux. Une étude de Ferreyra (1987), sur l'apport de la masse planctonique à la communauté benthique de l'Anse à l'Orignal, fait état de l'effet du facteur hydrodynamique dans le déclenchement de la floraison printanière des Diatomées (mai) suivie en fin juillet et début août d'un second « bloom » phytoplanctonique. On observe en mai, dans le tractus digestif des *N. virens* localisés en haut de plages (Wilson, Rioux et Ha !Ha !) de fortes concentrations de Diatomées centriques, proba-

blement en relation avec la floraison printanière. Par la suite, on constate chez les individus du haut de plage, un taux d'occurrence maximal en octobre. Les décalages ou synchronismes entre les fortes occurrences de ces Diatomées et la distribution saisonnière du phytoplancton, pourraient être corrélées, comme mentionné par Ferreyra (1987), aux variations hydrodynamiques globales et annuelles dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent; les différences d'occurrence observées entre les hauts et bas de plages des baies étudiées étant peut-être imputable à ces dernières.

L'analyse des débris animaux des contenus digestifs de l'ensemble des *N. virens,* étudiés sur les différents sites, révèle une forte proportion de crochets, de soies et d'individus de la même espèce, qui traduit un comportement cannibale, d'ailleurs suggéré par Goerke (1971). Des études de Miron (1988) et Miron et Desrosiers (1990) montrent une structure de taille différentielle de la population de *N. virens* dans l'Anse à l'Orignal, en fonction de l'altimétrie. La ségrégation de taille serait dépendante en grande partie de la nature édaphique de la couche superficielle du sédiment et de l'épaisseur de la couche colonisable. Ces auteurs ont bien mis en évidence que les petits individus (immatures) sont localisés en haut de plage et les gros individus (matures) en bas. Par contre, dans la baie Wilson, plus ouverte et plus influencée par l'hydrodynamisme, l'épaisseur de la couche colonisable aussi importante en haut qu'en bas de plage expliquerait la présence d'individus de moyennes et grandes tailles dans les hauts niveaux de cette baie. Des conditions similaires, en baie du Ha !Ha !, seraient à l'origine de la structure dimensionnelle homogène aux divers niveaux (Caron, 1991). Des études de Desrosiers *et al.* (1991a,b) et Olivier (1990) indiquent, pour l'Anse à l'Orignal, un effet du facteur hydrodynamique dans le contrôle et le maintien des recrues, de *N. virens* déposées en mai et juin, dans le haut de plage. A l'inverse, ce même facteur entraînerait une dipersion spatiale des recrues susceptibles de coloniser la baie du Ha !Ha ! (Desrosiers *et al.*, 1991b). Les individus de grande taille dans les différentes zones, haut de plage de l'Anse à l'Orignal et centrale de la baie du Ha !Ha !, vont possiblement profiter de ces arrivées massives de recrues, constituant une source alimentaire non négligeable. Lors de l'acquisition de la maturité sexuelle, les individus quittent les hauts niveaux de l'Anse à l'Orignal et entreprennent une migration vers les niveaux inférieurs, où les densités sont moins importantes et où la couche sédimentaire plus épaisse, permet l'élaboration d'un système de galeries plus complexe donc, une occupation spatiale optimale (Miron, 1991; Miron *et al.*, 1991a,b). Les individus matures, déjà en place pourront, à leur tour, profiter de cette immigration d'individus plus petits en tant qu'aliment. Dans l'Anse à l'Orignal, on peut envisager une certaine synchronisation des deux processus, fixation et migration des juvéniles, pour expliquer la similarité des patrons d'occurrence des débris de *N. virens* dans les tubes digestifs entre les deux niveaux. De plus, le comportement cannibale de *N. virens* doit être considéré comme un facteur important dans le contrôle et l'autorégulation des populations des zones littorales (Ambrose, 1984a,b; Commito, 1982; Commito et Shrader, 1985).

Dans la baie du Ha !Ha !, les densités d'individus matures dans le bas de plage (60 individus/m^2), sont particulièrement élevées et très supérieures aux densités évaluées dans le bas de plage de l'Anse à l'Orignal (12 individus/m^2) (Caron, 1991; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990). Cette forte abondance peut engendrer une compétition inter-individuelle plus intense que celle qui s'exerce au sein de la population de la baie Wilson et expliquer les occurrences plus élevées et relativement constantes, dans le temps, des débris de *N. virens* dans les tubes digestifs des individus provenant du bas de plage de la baie du Ha !Ha !.

La présence des autres groupements alimentaires identifiés (fragments de Vers Pectinaires et d'autres espèces de Vers non mentionnés, de Crustacés, Gastéropodes et Hydraires) dans les contenus digestifs sont à reliés à la distribution spatio-temporelle de ces espèces dans le milieu. Le Gastéropode *H. minuta*, espèce constante de la communauté boréo-atlantique à *Macoma balthica* (Desrosiers *et al.*, 1980; Desrosiers et Brêthes, 1984), qui est abondamment observé dans le tube digestif des vers récoltés dans la baie Rioux, est une espèce affine de ce type d'environnement saumâtre (Bousfield, 1964).

Les analyses de classement montrent que la nature omnivore du régime alimentaire de *N. virens* varie selon l'orientation des baies où sont établies les populations et selon les saisons auxquelles fut effectuée l'étude des contenus digestifs. Les individus du haut de plage de l'Anse à l'Orignal qui sont des juvéniles de petite taille, comme c'est d'ailleurs le cas dans la baie Rioux, s'alimentent préférentiellement sur les débris végétaux (Caron, 1991; Desrosiers *et al.*, 1991a,b; Miron, 1988; Miron et Desrosiers, 1990; Olivier, 1990), dont les dépôts sont concentrés dans les parties supérieures de l'estran par les courants de flot (Desrosiers *et al.*, 1991b). Le régime alimentaire des juvéniles que l'on peut donc qualifier de brouteur, passe chez les adultes, après migration vers le bas de plage, à un type carnivore.

La structure spatiale de la population de la baie du Ha !Ha !, où coexistent des individus appartenant à des tailles différentes, aboutit à une certaine homogénéité de la nature du régime alimentaire.

Le suivi temporel des contenus digestifs démontre que ces organismes utilisent les ressources trophiques disponibles. Les débris végétaux, accumulés après la fonte des glaces par les tempêtes et les fortes marées printanières et automnales, sont à la base de l'alimentation des populations des deux baies, en particulier des individus des hauts niveaux, en début et fin de ces deux saisons. Les recrues de *N. virens* et d'autres espèces benthiques (Desrosiers *et al.*, 1991a; Olivier, 1990; Olivier *et al.*, 1992) constituent une ressource alimentaire complémentaire. De même, les individus adultes peuvent se nourrir des juvéniles en migration vers le bas de zone intertidale, autour du mois d'octobre (G. Desrosiers, inédit). *N. virens* est donc du point de vue trophique, une espèce opportuniste : elle utilise au cours de sa phase de croissance toutes les ressources disponibles profitant des arrivées massives et cycliques de certains matériaux organiques (végétaux et animaux) qu'ils soient vivants ou non.

CONCLUSION

Les données relatives aux contenus digestifs des individus effectuant leur migration de reproduction laissent penser que *N. virens* peut ingérer, malgré les transformations physiologiques liées à l'épitoquie, des matériaux d'origine animale et végétale sans être en mesure de les assimiler.

En dehors de cette phase particulière de son cycle vital, cette espèce développe deux tactiques d'alimentation : la prédation (Fauchald et Jumars, 1979; Goerke, 1971, 1976) et l'ingestion des dépôts de surface; l'expression de cette dernière est confirmée par les teneurs élevées en matériel inorganique des contenus digestifs. Il reste cependant, à réaliser l'analyse des actes moteurs mis en œuvre lors de ces deux tactiques et à en évaluer les parts respectives. L'enseignement majeur tiré de la présente étude est sans contest la mise en évidence des caractères omnivore et opportuniste de l'espèce au plan alimentaire, *N. virens* s'alimentant à chaque saison des matériaux organiques les plus abondants dans le milieu y compris ceux appartenant à sa propre espèce (comportement cannibale). Ce dernier comportement peut s'avérer très important dans le processus de régulation d'abondance des populations de *N. virens* de la communauté littorale à *Macoma balthica* de l'estuaire maritime du Saint-Laurent.

REMERCIEMENTS – Nous tenons à remercier le Dr. P.J.W.Olive pour ces remarques judicieuses et la traduction anglaise du résumé, Mme J. Noël pour les illustrations et M. R. Castonguay; Directeur du Parc National du Bic, pour nous avoir permis de travailler à l'intérieur des limites du parc.

BIBLIOGRAPHIE

AMBROSE W.G., 1984a. Influence of residents on the development of marine soft-bottom community. *J. Mar. Res.* **42** : 633-654.

AMBROSE W.G., 1984b. Influences of predatory polychaetes and epibenthic predators on the structures of soft-bottom community in a Maine estuary. *J. Mar. Exp. Biol. Ecol.* **81** : 115-145.

BARBAULT R., 1981. Écologie des populations et des peuplements. Eds. Masson. Paris.

BASS N.R., 1970. Aspects of the ecology, behavior and life history of the polychaete *Nereis virens* Sars. Thèse de Ph.D. Département de Biologie. University of London, Londres.

BASS N.R. et A.E. BRAFIELD, 1972. The life cycle of the polychaete *Nereis virens*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **52** : 701-726.

CARON A., 1991. Variations inter-baies des structures de population de polychètes intertidaux. Mémoire M.Sc. Océanog. Départ. Océanographie, Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

BOUSFIELD E.L., 1964. Coquillages des côtes canadiennes de l'Atlantique. Musée National du Canada. 89p.

BRETON-PROVENCHER M., J.A. GAGNÉ et A. CARDINAL, 1979. Estimation de la production des algues benthiques médiolittorales dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Québec). *Nat. Can.* **106** : 199-209.

COMMITO J.A., 1982. Importance of predation by infaunal polychaetes in controlling the structure of a soft-bottom community in Maine, U.S.A. *Mar. Biol.(Berlin)* **68** : 77-81.

COMMITO J.A. et P.B. SHRADER, 1985. Benthic community response to experimental additions of polychaete *Nereis virens*. *Mar. Biol. (Berlin)* **86** : 101-107.

DESROSIERS G., J.-C.F. BRETHES, F. COULOMBE et A. JACQUES, 1980. Étude bionomique de l'endofaune benthique de substrat meuble de la baie de Saint-Fabien-sur Mer (Québec). Univ. du Québec à Rimouski, Départ. Océanog., cahier d'information n°6.

DESROSIERS G. et J.-C.F. BRETHES, 1984. Étude bionomique de la communauté à *Macoma balthica* de la batture de Rimouski. *Sci. Tech. Eau.* **17** : 25-30.

DESROSIERS G., M. OLIVIER et B. VINCENT, 1991a. Variations de la densité et de la croissance des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* (Sars), en zone intertidale. *J. Can. Zool.* **69** : 560-566.

DESROSIERS G., M. OLIVIER, A. CARON, B. VINCENT, V. KOUTITONSKY et S. COTÉ, 1991b. Distribution spatiale des recrues de l'annélide polychète *Nereis virens* dans deux baies d'orientation différente. Données préliminaires et intérêts des travaux expérimentaux.-Colloque « Acquisition de la vie benthique sous conditions contrôlées : Utilisation des enceintes expérimentales. Programme National sur le Déterminisme du recrutement. Dinard. N° 12-13 : 21-25.

ESNAULT G., C. RETIÈRE et R. LAMBERT, 1990. Food ressource partitioning in a population of *Nereis diversicolor* (Annelida, Polychaeta) under experimental condition. *In* : Trophic Relationships in the Marine environment., Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp. Eds. Margaret Barnes et R.N. Gibson. Aberdeen University Press. : 453-467.

FAUCHALD K. et P.A. JUMARS, 1979. The diet of worm : A study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **17** : 193-284.

FERREYRA G., 1987. Étude spatio-temporelle des transports particulaires vers une communauté benthique intertidale du substrat meuble (estuaire maritime du Saint-Laurent). Mém. M.Sc. Océanogr., Départ. Océanogr., Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

FOUCARD T., 1982. Analyse factorielle-Programmation sur micro-ordinateur. Ed. Masson et Cie.

GOERKE H., 1971. Die Ernährungsweise der *Nereis*-Arten (Polychaeta, Nereidae) der deutschen Küsten. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* **13** : 1-50.

GOERKE H., 1976. *Nereis virens* (Nereidae) Nahrungsaufnahme. Mit 4 Abbidungen. Encyclopedia Cinematographica, Ed. G. Wolf, Institut für den Wissenschaftlichen Film. Göttingen.

HOEGER U., 1991. Hydrolytic enzymes in cœlomic cells of polychaete *Nereis virens* during sexual maturation. *Mar. Biol. (Berlin)* **110** : 7-12.

LAMBERT R. et C. RETIÈRE, 1987. Étude de la territorialité chez les adultes de *Nereis diversicolor* (Annélide Polychète). *C. R. Acad. Sci. Paris.* **305** (3) : 643-647.

LAMBERT R., G. DESROSIERS, C. RETIÈRE et G. MIRON, 1991. Activité de prospection de son aire d'alimentation par le polychète *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) : Données préliminaires. *Cah. Biol. Mar.* (Roscoff). **33** : 43-54.

LEGENDRE L. et P. LEGENDRE, 1984. Écologie numérique. tome *II* : La structure des données écologiques. Coll. d'Écologie n°13. Eds. Masson et Cie., Paris.

MIRON G., 1988. Distribution et variations intra-population de trois espèces de polychètes de la baie de l'Anse à l'Orignal, Parc du Bic. Mém. M.Sc. Océanogr., Départ. Océanogr. Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

MIRON G.,1991. Définition et description du domaine vital et biologie comportementale chez le polychète *Nereis virens* (Sars). Thèse Ph.D. Océanogr., Départ. Océanogr., Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

MIRON G. et G. DESROSIERS, 1990. Distributions and population structures of two intertidal estuarine polychaetes in the lower St. Lawrence estuary, with special reference to environmental factors. *Mar. Biol. (Berlin).* **105** : 297-306.

MIRON G., G. DESROSIERS, C. RETIÈRE et R. LAMBERT, 1991a. Évolution spatio-temporelle du réseau de galeries chez le polychète *Nereis virens* (Sars) en relation avec la densité. *Can. J. Zool.* **69** : 39-42.

MIRON G., G. DESROSIERS, C. RETIÈRE et R. LAMBERT, 1991b. Dispersion and prospecting behaviour of the polychaete *Nereis virens* (Sars) as a function of density. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **145** : 65-77.

OLIVIER M., 1990. Aperçu du recrutement larvaire benthique et de la première saison de croissance de quatre espèces de la zone intertidale de l'Anse à l'Orignal (Bic), Annelida, Polychaeta : *Nereis virens* (Sars) et *Eteone longa* (Fabricius), Bivalvia, Lamellibranchia : *Macoma balthica* (Linné) et *Mya arenaria* (Linné). Mém. M.Sc. Océanogr., Départ. Océanogr., Univ. du Québec à Rimouski, Rimouski.

OLIVIER M., G. DESROSIERS et B. VINCENT, 1992. Variations in growth and mortality of juveniles of the Phyllodocid *Eteone longa* (Fabricius) on a tidal flat. *Can. J. Zool.* **70** : 663-669.

PÉRÈS J.M., 1967. Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume.* **42** (58) : 113 p.

POCOCK D.M.-E., 1970. A comparison of lipids and fatty acids in mature and immature *Nereis virens*. A marine worm (Annelida, Polychaeta). Thèse Ph.D. Départ. Zool., McGill University, Montréal.

REISE K., 1979. Spatial configurations generated by motile benthic polychaetes. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **32** : 55-72.

TSUCHIYA M. et Y. KURIHARA, 1979. The feeding habits and food sources of the deposit-feeding polychaete *Neanthes japonica* (Izuka). *J. Mar. Biol. Ecol.* **36** : 79-89.

Reçu le 21 septembre 1992; received, September 21, 1992
Accepté le 4 décembre 1992; accepted, December 4, 1992