



UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES LILLE 1

UMR 8187 Laboratoire Océanologie et Géosciences (LOG)

28, avenue Foch – 62 930 Wimereux

DIPLÔME SUPÉRIEUR DE RECHERCHE

Traits de vie des annélides polychètes *Arenicola marina* et *A. defodiens* des estuaires picards et de la mer d'Opale

Présenté par :

Lola DE CUBBER

Sous l'encadrement de :

Sylvie GAUDRON et Sébastien LEFEBVRE

Devant le jury composé de :

François Gevaert, Maître de Conférences Lille 1

Lionel Denis, Professeur des Universités de Lille 1

Sébastien Lefebvre, Professeur des Universités de Lille 1

Invités:

Antoine Meirland, Chargé de mission Agence des Aires Marines Protégées

Céline Rolet, ATER Université de la Côte d'Opale

Sylvie Marylène Gaudron, Maître de Conférences Université de Paris VI

RÉSUMÉ

Les arénicoles (Annélides polychètes) sont des espèces ingénieuses jouant un rôle clé au sein des sédiments meubles côtiers. Sur le territoire du Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale (PNM) situé en Manche Est, elles font l'objet de prélèvements importants par les pêcheurs à pied malgré l'absence de mesure de gestion ainsi que le manque de connaissances sur l'écologie et la biologie de ces populations. L'objectif de cette étude est donc d'apporter des connaissances scientifiques sur l'abondance et la reproduction de plusieurs populations locales du PNM en vue d'évaluer la nécessité de mettre en place des mesures de gestion. La détermination systématique basée sur le nombre d'annulation sur les premiers segments chaetigères, a permis de mettre en évidence la présence de deux espèces d'arénicoles, *Arenicola marina* et *A. defodiens*, vivant en sympatrie. Des échantillonnages ont été effectués en automne/hiver 2015 et au printemps 2016 sur quatre sites ciblés du PNM. Les périodes de ponte, le sex-ratio et la taille de première maturité sexuelle ont été évalués grâce à l'observation des gamètes après biopsies du liquide coelomique en microscopie optique. Les abondances ont été calculées par comptage du nombre de tortillons présents *in situ* après calcul des proportions de chaque espèce (indice de capture) et de la relation entre le nombre d'individus présents et le nombre de tortillons produits (expériences *in vivo* en laboratoire). Les périodes de pontes, variables en fonction des sites, sont décalées d'environ un mois entre *A. marina* et *A. defodiens*, avec des pontes en début voire milieu d'automne pour *A. marina* et en fin d'automne voire début d'hiver pour *A. defodiens*. Les sex-ratios, parfois très déséquilibrés, varient en fonction des sites. La taille de première maturité sexuelle, n'a seulement été évaluée que chez *A. marina* du site de Wimereux, et est estimée à 5,5 cm (longueur du tronc). L'abondance en *A. marina* est importante sur le site de Wimereux en raison de fortes densités de juvéniles observés uniquement sur ce site, et faible sur les autres sites ; celle en *A. defodiens* est équivalente sur l'ensemble des sites étudiés, et plus faible que pour *A. marina*. La fermeture des sites pendant la période de reproduction et la mise en place de quotas semblent des mesures de conservation les plus adaptées (si nécessaire). Néanmoins, il faudra comparer les données d'abondance obtenues dans cette étude avec celles de l'année prochaine, pour déterminer effectivement la nécessité de la mise en place de mesure de gestion.

ABSTRACT

Lugworms (Annelid polychaetes) are ecosystem engineers that play a key role within intertidal soft sediments. Within the area of the Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale (a French marine protected area of the Eastern English Channel) they are strongly fished by fishermen despite the lack of regulations and knowledge about the biology and ecology of the local populations. Hence, the goal of this study is to bring scientific knowledge about the abundance and the reproduction of several local populations of this MPA in order to assess the need for the implementation of management measures. The taxonomic identification of the species based on the observation of the annulations number of the first chaetigerous segments enabled to establish the presence of two sympatric species of lugworms, *Arenicola marina* and *A. defodiens*. Sampling was carried out in Autumn and Winter 2015 and in Spring 2016 on four targeted sites of the MPA. The spawning period, sex-ratio and first sexual maturity size were assessed from the gametes observation after biopsy of the coelomic fluid under dissecting microscope. The abundances were estimated by counting the number of faecal casts *in situ* after calculation of the proportion of each species (using a capture proxy) and of the relationship between the number of specimens and the number of faecal casts they produce (using experiments *in vivo* in laboratory as a proxy). The spawning periods appear to vary according to the sampling area. There is more or less a one month time lag between the spawning period of *A. marina* and the one of *A. defodiens*. The spawning event seems to occur at the beginning or middle of autumn for *A. marina* and at the end of autumn of the beginning of winter for *A. defodiens*. The sex-ratios can be strongly unbalanced and vary according to the sampling area. The first maturity size was only assessed for *A. marina* for the site of Wimereux and is set to 5,5cm (trunk length). The abundance in *A. marina* on the Wimereux site because of the presence of high densities of juveniles is only observed there. It is low on the other sites. The density of *A. defodiens* is equivalent on all sites, but lower than the one of *A. marina*. The prohibition to fish during the spawning period and the implementation of quotas seem to be, if they are needed, the more well-adapted management measures for these populations. Nevertheless, this data must be compared with future data to assess their need for management.

REMERCIEMENTS

Dans un premier temps, je tiens à remercier Sylvie Gaudron et Sébastien Lefebvre pour m'avoir fait confiance sur ce sujet, pour leur encadrement tout au long de l'année, pour leur participation aux sessions d'échantillonnage sur le terrain, et pour ce très agréable repas de fin d'année.

Je remercie tout particulièrement Sylvie pour sa disponibilité et ses conseils, qui ont contribué à alimenter ma réflexion et m'ont aidé à trouver des solutions pour avancer.

Merci à Vincent Cornille pour son aide précieuse lors des sorties terrain. Sans sa dextérité dans l'utilisation de la pompe à vers et sa détermination à ne pas rentrer bredouilles, le nombre d'échantillons analysés en laboratoire par la suite aurait été bien inférieur ! Nous nous souviendrons longtemps de sa technique particulière de pêche couplant l'utilisation de la pompe et de la coquille de mye.

Merci également à Eric Lecuyer pour son aide dans le maniement du carottier sur le Sepia II.

Merci aux différents stagiaires m'ayant aidée sur le terrain et en laboratoire, et tout particulièrement à Nicolas et ses « trous d'eau » qui nous auront évité de nombreux allers-retours jusqu'à la mer pour le tamisage du sédiment.

Merci à Céline Rolet pour avoir mis à ma disposition ses cartes des habitats benthiques intertidaux et pour sa disponibilité lorsque j'avais des interrogations.

Merci à Antoine Meirland pour ses conseils et ses suggestions.

Merci à Dominique Menu pour son aide répétée pour la préparation du matériel nécessaire aux sorties sur le terrain ainsi qu'aux expériences en laboratoire.

Merci à Nicolas Spilmont pour le prêt de son chariot, bien utile sur la plage pour soulager nos bras et épargner notre dos.

Merci à Carolina et Stéphane pour cette ambiance de bureau agréable, et leur aide ponctuelle. Merci également à Céline, Eric, Camille et Olmo pour toutes les pauses du midi fort animées et les activités organisées en dehors du cadre professionnel.

TABLE DES MATIERES

I. INTRODUCTION	1
II. ETAT DES CONNAISSANCES	3
1. Ecologie de l'arénicole	3
2. Caractérisation des espèces présentes	3
3. Reproduction	4
3.1. Ovogenèse	4
3.2. Spermatogenèse	5
3.3. Ponte	6
3.4. Acquisition de la maturité sexuelle	6
4. Cycle de vie et habitat	7
4.1 Cycle de vie	7
4.2. Etudes de la distribution des arénicoles	8
5. Croissance et biométrie	9
6. Problématiques de recherche	9
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES	11
1. Etude de la reproduction	11
1.1. Dates et sites de prélèvement	11
1.2. Gamétogenèse	13
1.3. Estimation de la période de ponte	13
1.4. Taille de première maturité sexuelle	13
1.5. Sex-ratio	14
2. Etude de l'abondance et de la distribution	14
2.1. Caractéristiques des sites	14
2.2. Plan d'échantillonnage	14
2.3. Technique et dates d'échantillonnage	16
2.4. Indices d'abondance	17
2.5. Traitement des données brutes	18
2.6. Etude de la structure de la population du site de Wimereux	19
3. Analyses statistiques	19
3.1. Analyses statistiques pour l'étude de la reproduction	19
3.2. Analyses statistiques pour l'étude de l'abondance et de la distribution	20
III. RÉSULTATS	21
1. Etude de la reproduction	21
1.1. Gamétogenèse	21

1.2. Gamétogenèse chez les mâles	21
1.2. Estimation de la période de ponte	22
1.3 Taille de première maturité sexuelle	27
1.4. Sex-ratio	27
2. Abondance et distribution des deux espèces	28
2.1. Caractéristiques des différents sites.....	28
2.2. Données brutes	31
2.3. Proportion des espèces d'arénicole.....	33
2.4. Estimation du nombre d'individus	35
2.5. Estimation du stade de vie des individus.....	36
2.6. Estimation des densités moyennes et des abondances.....	37
IV. DISCUSSION	43
1. Reproduction	43
1.1. Gamétogenèse	43
1.2. Estimation de la période de ponte	43
1.3. Taille de première maturité sexuelle	44
1.4. Sex-ratio	45
2. Abondance et distribution des deux espèces	45
2.1. Données brutes	45
2.2. Proportion des espèces d'arénicoles.....	45
2.3. Estimation du nombre d'individus	47
2.4. Estimation du stade de vie des individus.....	47
2.5. Estimation des densités moyennes et des abondances.....	47
CONCLUSION	49

I. INTRODUCTION

Les écosystèmes côtiers, caractérisés par une grande productivité et un réseau trophique complexe (Lefebvre et al., 2009), sont soumis à de nombreuses pressions anthropiques qui s'intensifient (Halpern et al., 2007) et nécessitent donc une meilleure gestion par les acteurs locaux. C'est dans ce contexte que les parcs naturels marins, qui constituent une des quinze catégories d'aires marines protégées, ont été créés en avril 2006.

Le Parc naturel marin (PNM) des estuaires picards et de la mer d'Opale (Figure 1) s'étend d'Ambleteuse au Tréport (région Hauts de France) et couvre une superficie de 2 300 km² de l'espace marin de la Manche occidentale. Il abrite une grande diversité d'espèces et d'habitats marins ainsi qu'un grand nombre d'activités humaines liées à la mer (pêche professionnelle et de loisir, transport maritime, extraction de galets, ...) qui ont souvent un fort impact potentiel sur le milieu marin (surpêche, pollutions, remaniement du sédiment, artificialisation du littoral, ...). Il a pour objectifs de permettre la connaissance du milieu, la protection des écosystèmes, et le développement durable des activités liées à la mer présentes sur son territoire. Il coordonne la mise en œuvre locale du projet Life Pêche à pied de loisir qui vise une meilleure gestion de la pêche à pied de loisir pour permettre la pérennité de cette pratique, entre autres par l'intermédiaire d'une meilleure compréhension des interactions entre la pêche à pied récréative et les milieux littoraux, la faune et la flore.



Figure 1 : Territoire du Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale

Les arénicoles sont des espèces endogées bien connues de la zone intertidale (Ziemski et Scaps, 2013). Elles sont présentes sur les façades de la Méditerranée, de l'Atlantique, de la Manche et de la mer du Nord et pourraient représenter 20 à 30% de la biomasse endogée totale des estrans meubles de mer du Nord (Green et al., 2016). Outre leur rôle d'ingénieur d'écosystème (Donadi et al., 2015), elles sont utilisées en recherche médicale car leur hémoglobine n'est pas transportée par des globules rouges, mais libre, et pourrait permettre aux malades d'être transfusés par une sorte de substitut sanguin dans le futur (Ziemski et Scaps, 2013).

Sur le territoire du PNM (Figure 1), les arénicoles sont exploitées comme appâts par les pêcheurs à la ligne et sont donc potentiellement rendues vulnérables par la pêche à pied. Cette exploitation ajoute une pression anthropique supplémentaire à celles déjà existantes (changement climatique, pollution aux métaux lourds, microplastiques, ...) impactant certainement les stocks de cette espèce (Green et al., 2016). Néanmoins, très peu de données utiles à sa gestion sont disponibles dans la région (biologie, cycle de vie, croissance, ...), et aucune mesure n'a pour l'instant été mise en place (instauration d'une taille minimale de capture, interdiction de pêche en période de reproduction par exemple).

L'état de conservation d'une espèce à l'échelle biogéographique résulte d'influences (humaines ou naturelles) qui peuvent affecter à long terme l'importance de ses populations sur un territoire donné (Lepareur et Aish, 2012). Il est considéré comme favorable, lorsque : « les données relatives à la dynamique de la population de l'espèce en question indiquent que cette espèce continue et est susceptible de continuer à long terme à constituer un élément viable des habitats naturels auxquels elle appartient ; l'aire de répartition naturelle de l'espèce ne diminue ni ne risque de diminuer dans un avenir prévisible ; il existe et il continuera probablement d'exister un habitat suffisamment étendu pour que ses populations se maintiennent à long terme » (Bensettiti et al., 2012).

L'objectif global de ce stage est donc d'apporter des éléments de connaissance sur les principaux traits de vie de l'espèce ou des espèces d'arénicole présentes sur le territoire du PNM, ainsi que sur son/leur aire de répartition, pour permettre d'optimiser sa/leur gestion, en s'intéressant à quatre sites témoins.

Pour répondre à cet objectif, cette étude va tenter de répondre à plusieurs questions relatives à la dynamique des populations présentes d'une part, et à leur aire de répartition et leur abondance d'autre part. Dans un premier temps, les espèces présentes au sein du PNM seront étudiées, ainsi que leur(s) date(s) de reproduction, et leur taille de première maturité sexuelle, et des données de structure des populations telles que le sex-ratio et les proportions en adultes et juvéniles seront acquises pour avoir une idée de la pérennité des différentes populations présentes au sein du PNM. Dans un second temps, l'aire de répartition et l'abondance de ces populations seront définies pour pouvoir dans le futur évaluer leur vulnérabilité potentielle.

II. ETAT DES CONNAISSANCES

Sur les espèces *Arenicola marina* (Linnaeus, 1758) et *A. defodiens* (Cadman & Nelson-Smith, 1993)

1. Ecologie de l'arénicole

Arenicola marina et *A. defodiens* sont des annélides polychètes sédentaires psammivores de l'ordre des Capitellida (corps divisé en deux parties). Chez les deux espèces, les individus vivent au niveau de la zone de balancement des marées (voire plus bas pour *A. defodiens*) au sein de galeries en forme de « J » (*A. defodiens*) ou de « U » (*A. marina*) (Cadman et Nelson-Smith, 1993), ce qui leur confère un important rôle de bioturbation (Figure 2). En effet, en se nourrissant et en créant leur galerie, les arénicoles permettent l'oxygénation du sédiment et influent sur les cycles biologiques (comme le cycle de l'azote) et la production primaire, par exemple, en exportant les nitrates du sédiment dans la colonne d'eau (Green et al., 2016). A ce titre, ces deux espèces sont qualifiées d'« ingénieurs d'écosystème » puisqu'en modifiant les conditions abiotiques du milieu, elles altèrent les niches écologiques disponibles pour d'autres espèces et donc la composition des communautés (Donadi et al., 2015).

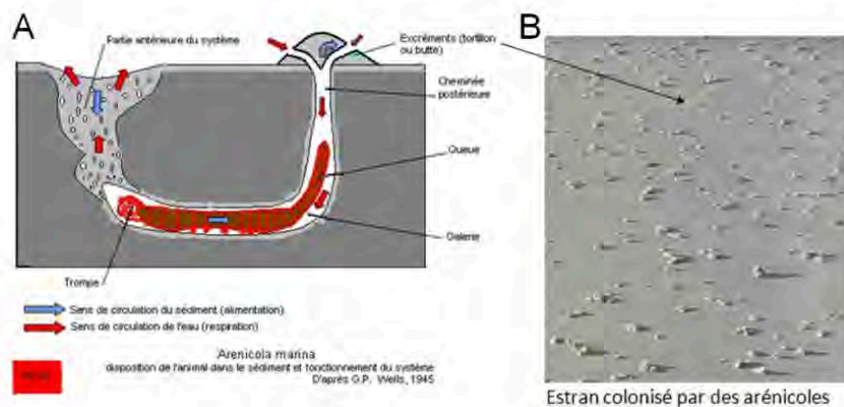


Figure 2 : Schéma explicatif de l'alimentation par ingestion du sédiment et de la respiration des arénicoles grâce à la mise en place d'un courant d'eau (A) et son implication visible sur l'estran (B) (2A : tiré de <http://puteauxplongee.com/bio/sable.html>, 2B : crédit photo Lola De Cubber)

2. Caractérisation des espèces présentes

Arenicola marina et *A. defodiens* sont deux espèces cryptiques qui ont longtemps été considérées comme deux écotypes de la même espèce car, bien que l'on puisse les retrouver aux mêmes endroits, elles ont des préférences de milieu de vie légèrement différentes (Figure 3) (Cadman et Nelson-Smith, 1993).

Ce n'est qu'à partir de 1990 qu'il est établi sur une base génétique que ces deux écotypes sont en fait deux espèces à part entière (Cadman et Nelson-Smith, 1993).

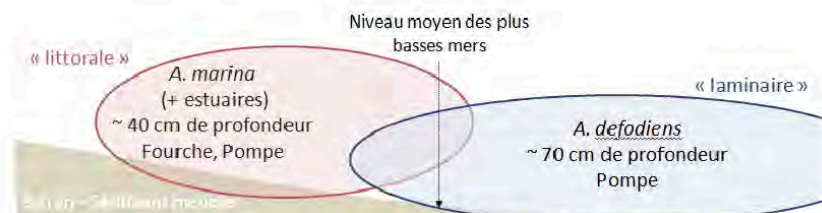


Figure 3 : Préférences de milieu de vie d'*Arenicola marina* et *A. defodiens* d'après Cadman et Nelson-Smith (1993)

Des critères morphologiques pour différencier ces deux espèces sont alors trouvés, comme le nombre d'annulations (deux chez *A. defodiens* et trois chez *A. marina*) sur le deuxième segment et la présence d'une membrane palmée à la base des branchies chez *A. defodiens* (absente chez *A. marina*) (Figure 4).

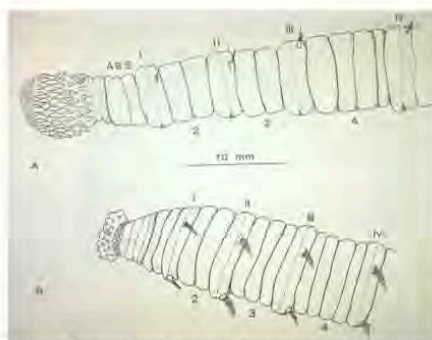


Figure 4 : Différence morphologique du nombre d'annulation chez les deux espèces *Arenicola defodiens* (A) et *A. marina* (B), tiré de Cadman et Nelson-Smith (1993)

3. Reproduction

Chez les arénicoles, les sexes sont séparés (espèces gonochoriques) et les gamètes se développent au sein du liquide coelomique (Cassier et al., 1997; Harrison, 1984a). Il existe des différences claires entre *Arenicola marina* et *A. defodiens* en termes de biologie de la reproduction, dates de pontes et contrôle endocrinien de la reproduction (Watson et al., 1998a).

3.1. Ovogenèse

Chez les femelles des deux espèces, le début de l'ovogenèse s'observe généralement entre les mois de février et avril (Betteley et al., 2008) voire entre les mois d'avril et juin (Rashan et Howie, 1982). Les jeunes cellules germinales après des mitoses successives donnent naissance aux ovogonies, caractérisées par un cytoplasme peu développé et un noyau sphérique proéminent (Harrison, 1984a). Les futures gamètes observent une phase de croissance et de développement pendant plusieurs mois jusqu'à la fin du mois d'août (phase de vitellogénèse), où ils atteignent le stade d'ovocyte en Prophase I de la Méiose (Mayes et Howie 1985; Betteley et al. 2008). Pendant son développement, la cellule acquiert progressivement des granules corticaux (ou alvéoles corticaux) disposés à côté de la membrane plasmique, des inclusions lipidiques et globules vitellins grâce aux réserves qu'elle puise dans le liquide coelomique (Cassier et al., 1997; Meijer, 1979; Rashan et Howie, 1982) : c'est la phase de vitellogénèse. Au stade Prophase I, elle possède une face concave et une face convexe. Son diamètre atteint alors environ 175 μm ($173 \pm 0,39 \mu\text{m}$, $n=7$) pour *Arenicola marina* et 160 μm ($159 \pm 0,46 \mu\text{m}$, $n=5$) pour *A. defodiens* (Watson et al., 1998).

Chez *A. marina*, la maturation des ovocytes (passage en Métaphase I) est un processus contrôlé à deux niveaux par deux hormones distinctes : la PMH (Prostomium Maturation Hormone) émise par des cellules sécrétrices du prostomium, qui entraîne l'activation de la CMF (Cœlomic Maturation Factor) présente au niveau du liquide cœlomique, cette dernière déclenchant la maturation des ovocytes (Betteley et al., 2008; Howie, 1963; Watson et al., 1998a; Watson et Bentley, 1997). Chez *A. defodiens*, la PMH suffit et le contrôle s'effectue en une seule étape. Lors de la maturation, les granules corticaux migrent vers l'intérieur de la cellule (Meijer, 1979).

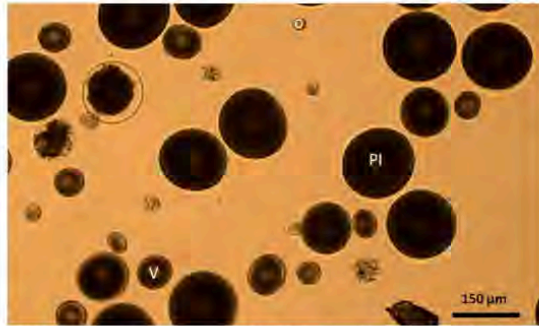


Figure 5 : Observation d'ovocytes à différents stades de maturité d'*Arenicola defodiens* : ovogonies (o), en vitellogénèse (V) et en Prophase I de Méiose (PI) (crédit photo Lola De Cubber)

Les ovocytes matures sont expulsés via les néphridiopores (Howie, 1963), et la fécondation entraîne la reprise de la méiose pour l'ovocyte (bloqué en Métaphase I).

3.2. Spermatogenèse

Chez les mâles des deux espèces, les cellules germinales donnent naissance après multiplication les spermatogonies (souvent attachées au vaisseau sanguin). Ces dernières sont ensuite libérées dans le liquide cœlomique où elles continuent leur développement (Cassier et al., 1997; Harrison, 1984b). Au sein du cœlome, les gamètes sont associés au sein d'un syncytium, qui se présente comme un « amas » de cellules germinales connectées par leur cytoplasme à une masse de cytoplasme extracellulaire (non incorporée dans les cellules), appelée également cytophore (Harrison, 1984b; Pacey et Bentley, 1992). Suivant le stade de développement des gamètes, il présente plusieurs formes : une forme sphérique « en rosette » lorsqu'il est constitué de spermatogonies, et une forme « morula » ou « platelet » constituée de spermatides aux flagelles développés (Figure 6), avec des intermédiaires possibles lorsqu'il est constitué de spermatocytes en cours de différenciation voire des premiers stades des spermatides (Dillon et Howie, 1997; Meijer, 1979).

La maturité, induite par une hormone, le « Sperm Maturation Factor » (SMF), est acquise lorsque les spermatides se dissocient du cytophore et sont donc isolés les uns des autres, juste avant d'être expulsés hors de l'animal (Bentley, 1985; Howie, 1963; Pacey et Bentley, 1992).



Figure 6 : Observation de spermatozoa aux stades « rosette » (R) et « morula » (M) d'*Arenicola defodiens* (crédit photo Lola de Cubber)

3.3. Ponte

Une fois les gamètes matures, la ponte est dite épidémique et a généralement lieu une fois par an (espèce itéropare) (Howie, 1984; Mayes et Howie, 1985; Watson et al., 2000). Pour *Arenicola marina*, selon les auteurs, la reproduction a lieu entre septembre et décembre, sur une période de quelques jours à deux semaines (Dillon et Howie, 1997; Howie, 1959; Luttikhuisen et Dekker, 2010; Watson et al., 1998). Plusieurs pics peuvent être observés au cours d'un même automne (Farke et Berghuis, 1979a; Luttikhuisen et Dekker, 2010).

Expérimentalement, la période de ponte s'estime via le stade de maturité des arénicoles femelles, qui est mesuré par l'intermédiaire du diamètre des ovocytes. Les phases de croissance des ovocytes chez l'arénicole *A. marina* sont caractérisées comme suit (Mayes et Howie, 1985; Rashan et Howie, 1982):

- Phase de prévitellogénèse : plus de 50% des ovocytes ont un diamètre inférieur à 50 μm : arénicole immature.
- Phase de vitellogénèse : plus de 50% des ovocytes ont un diamètre compris entre 50 et 150 μm : arénicole prématuration.
- Phase de post-vitellogénèse : plus de 50% des ovocytes ont un diamètre supérieur à 150 μm : arénicole mature.

Néanmoins, le diamètre des ovocytes matures peut varier au sein d'une même espèce selon la date de la ponte (Luttikhuisen et Dekker, 2010).

Le stade de maturité des arénicoles mâles pourrait également être mesuré par l'intermédiaire de la présence et de la proportion des différentes formes « morula » et « rosette » au sein du liquide coelomique d'un individu. Ainsi, Dillon et Howie (2008) considèrent comme immatures les individus ne contenant que des formes en rosette, comme submatures les individus qui contiennent moins de 80% de formes morula, et comme matures les individus qui contiennent plus de 80% de formes morula.

3.4. Acquisition de la maturité sexuelle

Chez *Arenicola marina*, la maturité sexuelle peut être acquise dès la fin de la première année qui suit l'installation des adultes lorsque les conditions sont favorables pour des températures comprises entre 15°C et 25°C (donc vers deux ans). Chez cette espèce, le poids frais moyen de première maturité sexuelle varie en fonction de la température et vaut environ 1g à 15°C (De Wilde et Berghuis, 1979).

Aucune donnée concernant la taille de première maturité sexuelle n'est reportée dans la littérature consultée pour chacune des deux espèces. L'âge de première maturité sexuelle chez *Arenicola defodiens* reste également inconnu.

4. Cycle de vie et habitat

4.1 Cycle de vie

Le cycle de vie de l'espèce *Arenicola defodiens* reste encore très peu documenté tandis que celui d'*Arenicola marina* a été bien étudié au niveau de la mer de Wadden (Farke et Berghuis, 1979a; Reise, 1985). Leur habitat semble légèrement différent (Figure 3), tout comme les densités moyennes rencontrées pour chacune des espèces au sein de leur habitat (Tableau 1).

Tableau 1 : Densités d'arénicoles reportées par différents auteurs (en individus par m²)

	<i>Arenicola marina</i>	<i>Arenicola defodiens</i>
adultes	Environ 10 indiv. par m ² (Flach et Beukema, 1994) 30 à 80 indiv. par m ² (Farke et al., 1979) 8,75 à 44 indiv. par m ² (Pires et al., 2015)	0,25 à 1 indiv. par m ² (Pires et al., 2015)
juvéniles	Environ 20 indiv. par m ² (Flach et Beukema, 1994) 0 à 25 indiv. par m ² (Farke et al., 1979)	

Chez *A. marina*, les ovocytes expulsés se déposent sur les parois de la galerie de la femelle. Le nombre d'ovocytes produit par femelle n'a pas été trouvé dans la littérature étudiée. Les spermatozoïdes sont expulsés hors de la galerie par les mâles à marée basse et se déposent sur le sable. Lorsque la mer remonte, elle les amène dans les galeries des femelles et permet la fécondation (Farke et Berghuis, 1979b; Reise, 1985).

Pendant les premiers stades de développement post-embryonnaire, les larves trochophores (et métatrophophores) se développent au sein de la galerie des femelles (jusqu'au stade de 3 segments chaetigères), et les femelles adultes cessent de s'alimenter, probablement pour éviter l'ingestion de leur progéniture. En effet, les mâles, eux, ne cessent de s'alimenter que quelques jours (Farke et Berghuis, 1979b).

Entre le stade 0 et 3 segments chaetigères, les larves ciliées sont capables de nager verticalement pour se mettre (activement) en suspension dans la colonne d'eau (Farke et Berghuis, 1979b). Elles migrent alors passivement (dérive) vers des zones abritées en milieu intertidal ou subtidal, où les adultes sont absents, et qui présentent une concentration en diatomées importante. A ce niveau (3 segments et plus), elles commencent à vivre dans des tubes de mucus attachés à un substrat solide (moulières) (Meadows, 2013; Reise, 1985), ou dans les 4 premiers centimètres du sédiment meuble en milieu très abrité (Farke et Berghuis, 1979a) : on parle de post-larves. Elles sont alors microphages dépositives (se nourrissant vraisemblablement du film de diatomées présent) et ne présentent pas la capacité d'étendre leur proboscis à la manière des adultes. Une à trois semaines peuvent s'écouler entre la ponte et l'installation des larves dans leur nouvel habitat (Farke et Berghuis, 1979b).

A partir de 6 mm à lieu la métamorphose et les juvéniles commencent à adopter le comportement de nutrition des adultes (extension du proboscis observable); ils migrent alors au sein d'un tube de mucus en nageant verticalement pour s'élever dans la colonne d'eau et s'installer sur les zones de sédiment meuble hautes de l'estran (Farke et Berghuis, 1979a; Reise et al., 2001). Ils y adoptent définitivement le mode de nutrition des adultes (Farke et Berghuis, 1979b; Meadows, 2013; Reise, 1985). Entre la migration et l'installation des juvéniles, une phase de transition semble avoir lieu, durant laquelle les

post-larves/juveniles vivent au sein d'un milieu mixte qui leur permettent de concilier les deux modes de nutrition (psammivore/déposivore) (Meadows, 2013). Entre la ponte et l'installation des juveniles dans leur nouveau milieu, 3 mois s'écoulent au minimum (Farke et Berghuis, 1979b), mais l'installation semble surtout être influencée par la saison (printemps plus favorable) (Reise, 1985; Reise et al., 2001).

Les adultes sont capables de migrer plus bas sur l'estran à marée descendante pour éviter une baisse trop extrême des températures au sein du sédiment en hiver (Wolff et de Wolf, 1977). Ainsi, les juveniles peuvent occuper les parties hautes de l'estran faiblement (moins de 20 adultes par m²) ou non colonisées par les adultes au printemps (Reise et al., 2001). La possibilité d'une compétition intraspécifique pour la nourriture ou pour l'édification des galeries est évoquée pour expliquer cette distribution (Flach et Beukema, 1994). L'hiver suivant, les juveniles migrent de nouveau pour rejoindre les parties de l'estran colonisées par les adultes, la maturité sexuelle est généralement acquise l'année suivante (vers 2 ans) (Reise et al., 2001). Le « rechargement » de la population d'adultes par les juveniles est donc lié à la densité d'adultes déjà présents et permet ainsi le maintien d'une population relativement constante au cours du temps, même dans le cas d'événements climatiques exceptionnels ou d'épisodes de pêche intenses (Beukema, 1995; Reise et al., 2001).

L'ensemble du cycle de vie d'*A. marina* est résumé sur la Figure 7.

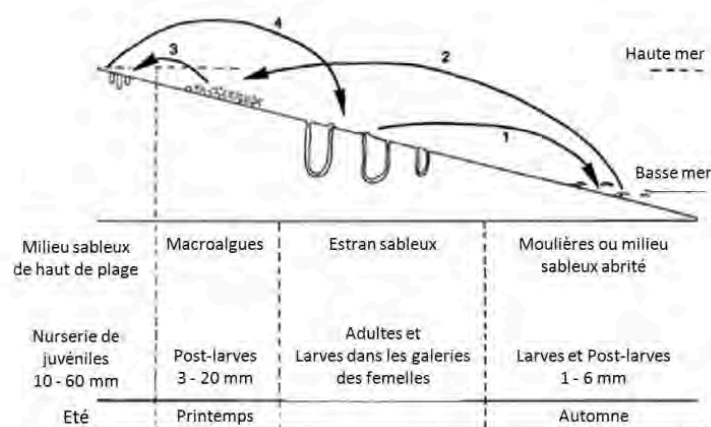


Figure 7 : Changements d'habitats au cours du cycle de vie d'*Arenicola marina* suivant le gradient de marée sur les milieux sableux de la mer du Nord (d'après Meadows, 2013; Reise, 1985 et Farke et Berghuis, 1979)

4.2. Etudes de la distribution des arénicoles

4.2.1. Techniques d'échantillonnage

La présence des arénicoles peut se détecter facilement grâce à la présence des tortillons caractéristiques. Leur forme permettrait la distinction entre l'espèce *Arenicola marina* et *A. defodiens* (Pires et al., 2015), et leur taille, la distinction entre les juveniles et les adultes (Flach et Beukema, 1994). L'estimation du nombre d'arénicoles est alors possible par prélèvement et tamisage du sédiment (Beukema, 1995; Beukema et De Vlas, 1979; Flach et Beukema, 1994), ou par comptage des tortillons (Cadée, 1976; Eklof et al., 2011). La deuxième technique étant évidemment bien plus facile à mettre en œuvre en termes de moyens mobilisés d'une part, et du fait de la très grande profondeur qu'il serait nécessaire de creuser pour obtenir les échantillons d'*A. defodiens* d'autre part.

4.2.2. Plans d'échantillonnage

Pour l'évaluation des densités d'une espèce, ou de valeurs de caractéristiques biotiques ou abiotiques du milieu sur un site donné, de nombreux plans d'échantillonnage existent (Petitgas, 2001). Ainsi, l'échantillonnage des individus le long d'un transect (Beukema et De Vlas, 1979), l'échantillonnage régulier d'individus sur une grille (échantillonnage systématique) (Ruellet et Talleux, 2011), avec la possibilité d'échantillonner de manière plus fine localement pour obtenir une meilleure résolution (Ubertini et al., 2012), l'échantillonnage aléatoire, statistiquement plus fort en général, et l'échantillonnage aléatoire stratifié (Moura et Fernandes, 2009; Sanchez et al., 2013) suivant des strates homogènes ou hétérogènes, ou des associations de ces différents types d'échantillonnage (Jardim et Ribeiro, 2007) sont mis en œuvre selon les connaissances relatives à l'espèce disponible et les hypothèses à tester.

Les plans d'échantillonnage pour l'évaluation des densités en arénicoles sur une zone consistent en général en l'échantillonnage (photographie ou comptage des tortillons d'une part, échantillonnage et tamisage du sédiment d'autre part, ou les deux) de différents points espacés de 20 à 50 m sur l'ensemble de la zone colonisée par les arénicoles, répartis le long de plusieurs transects perpendiculaires à la côte (avec la possibilité de réplicas), les transects étant eux-mêmes espacés de 50 à 250 m (Beukema, 1995; Beukema et De Vlas, 1979; Farke et al., 1979; Van Wesenbeeck et al., 2007).

5. Croissance et biométrie

Peu d'études existent sur la croissance de l'arénicole. En effet, l'absence de structures solides présentant des indices de la croissance des individus entraîne une difficulté pour déterminer l'âge des arénicoles. Par ailleurs, les études indirectes s'intéressant à la structure des populations (méthode de Pearson pour l'étude de la distribution des fréquences par classe de taille) pourraient se révéler difficile à mettre en place car certains individus de même taille/poids pourraient avoir des âges différents (De Wilde et Berghuis, 1979).

Dans de nombreuses études, les mesures des individus sont relatives au poids (poids sec ou poids frais) (Pollack, 1979; Wolff et de Wolf, 1977). Néanmoins, il a été démontré que le poids d'un individu pouvait varier fortement au cours d'une année et que suivant l'alimentation des individus, la prise de poids pouvait énormément varier (De Wilde et Berghuis, 1979). Cette mesure ne semble donc pas adaptée à la mesure de la croissance si l'on veut pouvoir la comparer sur une ou plusieurs années et sur différents sites (sources alimentaires variées et donc prise de poids différentes). Dans ce cas, la seule mesure possible reste donc la mesure de la longueur.

Chez *Arenicola marina*, la longueur du tronc (tête+thorax) semble être un bon intermédiaire en raison de la grande variabilité de la longueur totale observée chez cette espèce (De Wilde et Berghuis, 1979).

Les tailles maximales (longueur totale) observées sont de 25 cm chez *Arenicola marina* et 40 cm chez *A. defodiens* (Ziemski et Scaps, 2013).

6. Problématiques de recherche

Aux vues des connaissances existantes, il s'agira tout d'abord de vérifier que les deux espèces *Arenicola marina* et *A. defodiens* sont bien présentes en sympatrie au sein du PNM.

Si ces deux espèces sont présentes, il faudra tout d'abord vérifier que la ponte a bien lieu au cours de l'automne pour les deux espèces, comme observé ailleurs en Europe, établir si elle peut avoir lieu plusieurs fois par an, tout particulièrement chez *A. defodiens*, si elle est effectivement asynchrone au sein d'un même site entre les deux espèces, et si elle peut varier en fonction du site étudié pour une même espèce.

La taille de première maturité sexuelle devra être établie pour les deux espèces puisqu'elle n'est pas reportée dans la littérature.

Dans un second temps, il s'agira d'étudier la distribution et les abondances en *Arenicola marina* et *A. defodiens* sur les différents sites.

La répartition préférentielle de l'espèce *Arenicola marina* en haut de l'estran et celle de *A. defodiens* en bas d'estran pourra être vérifiée, et les densités calculées comparées aux données de la littérature (Tableau 1).

Les abondances calculées et extrapolées sur chacun des sites devraient permettre des comparaisons annuelles des données et évaluer le besoin de mettre en place ou non des mesures de gestion pour permettre la conservation de ces espèces.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Etude de la reproduction

1.1. Dates et sites de prélèvement

Pour couvrir l'ensemble du territoire du parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale (PNM), les prélèvements ont eu lieu sur 4 sites constitués de sédiment meuble répartis le long du littoral, soit du nord au sud : Wimereux, Le Touquet, Fort Mahon et Ault Onival (Figure 8 et Figure 9). Pour l'étude de la période de reproduction et du sex-ratio, sur les sites de Le Touquet, Fort Mahon et Ault Onival, les prélèvements ont été effectués à la pompe. Pour le site de Wimereux, les prélèvements sur la moitié haute de l'estran ont été effectués à la fourche et sur la moitié basse de l'estran à la pompe. Autant que possible, l'échantillonnage a été effectué mensuellement sur chaque site au cours de l'automne 2015. Le nombre d'échantillons (individus) prélevés par site et par date est renseigné dans le Tableau 2.

Pour l'étude de la taille de première maturité sexuelle, les individus prélevés à l'automne et au printemps (cf partie distribution et cycle de vie) ont été utilisés.

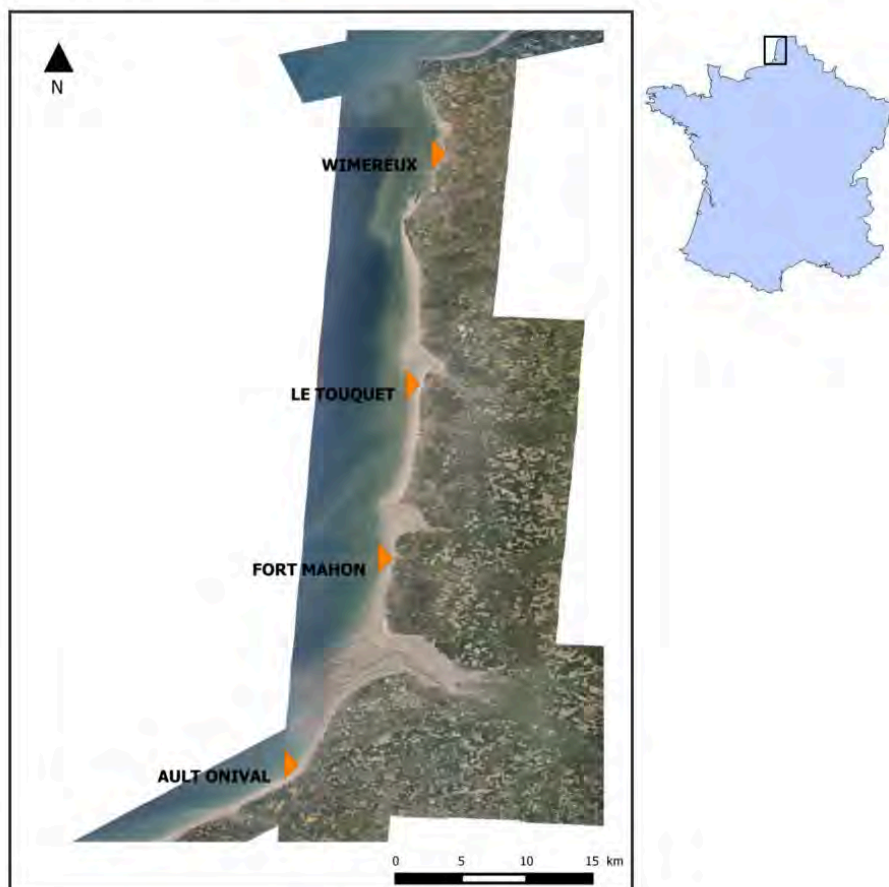


Figure 8 : Localisation des sites de prélèvement

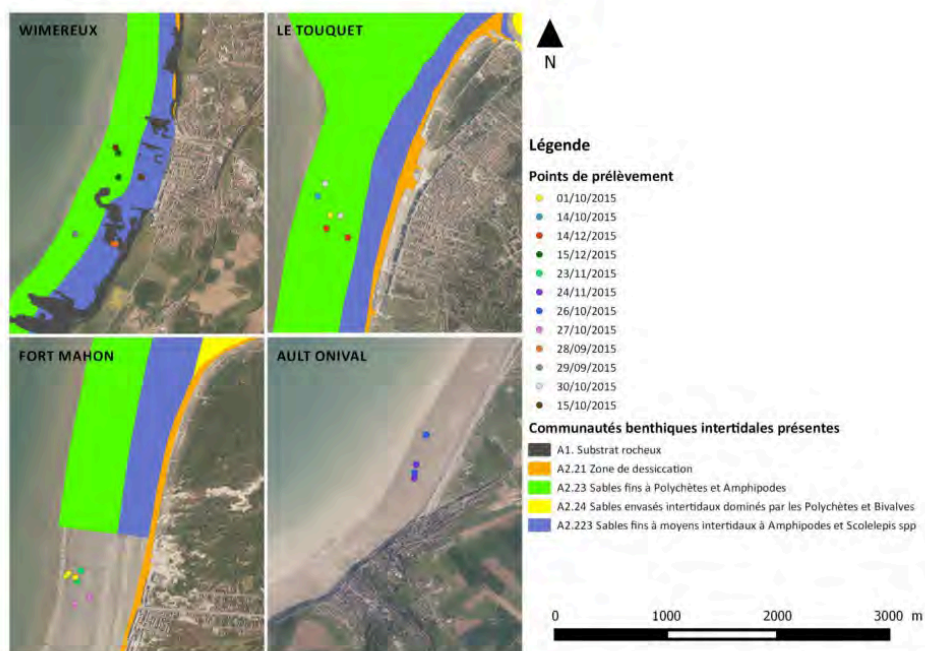


Figure 9 : Cartographie des points de prélèvement par date de prélèvement et des communautés benthiques associées sur chaque site (d'après Rolet et al., 2014)

Tableau 2 : Dates d'échantillonnages et nombre d'échantillons prélevés par site pour l'étude des périodes de ponte

Sessions d'échantillonnage	Date	Site	Nombre total d'échantillons prélevés	Nombre d'échantillons prélevés contenant des ovocytes	Nombre d'échantillons entiers et vivants prélevés
28/09/2015	28/09/2015	Wimereux	8	0	5
	29/09/2015	Wimereux	7	1	2
	01/10/2015	Fort Mahon	26	13	0
	01/10/2015	Le Touquet	3	0	0
14/10/2015	14/10/2015	Le Touquet	22	8	11
	15/10/2015	Wimereux	61	2	47
26/10/2015	26/10/2015	Ault Onival	24	5	2
	27/10/2015	Fort Mahon	22	11	4
	30/10/2015	Le Touquet	26	7	5
09/11/2015	09/11/2015	Wimereux	14	8	4
23/11/2015	23/11/2015	Fort Mahon	28	13	16
	24/11/2015	Ault Onival	33	20	24
14/12/2015	14/12/2015	Le Touquet	26	3	12
	15/12/2015	Wimereux	37	16	14
13/01/2016	13/01/2016	Wimereux	23	5	10
Total			337	107	146

1.2. Gamétogenèse

Chez l'ensemble des individus, le liquide coelomique des individus échantillonnés est prélevé à l'aide d'une seringue de 1 ml ou 2,5 ml. Les gamètes prélevés ont ensuite été rincés à l'eau de mer filtrée deux fois, successivement à 0,45 μm puis à 0,2 μm (TFSW) puis fixés à l'aide d'une solution de formaldéhyde à 4% pour pouvoir être observés plus tard. Le sexage des individus est effectué par observation des gamètes (après rinçage).

Pour les femelles, 50 ovocytes sont ensuite photographiés et leur diamètre est mesuré au microscope sur lame sans lamelle (Meijer, 1980) à l'aide du logiciel Motic Images Plus 2.0, après calibrage.

Pour les mâles, les gamètes sont observés au microscope sous lame et lamelle et directement photographiés à l'aide du logiciel Motic Images Plus 2.0 (photographie et traitement).

1.3. Estimation de la période de ponte

Pour estimer la période de ponte chez les femelles, l'évolution de la distribution du diamètre des ovocytes par classe de taille au cours de l'année est observée. Pour ce faire, les classes de diamètre sont définies tous les 10 μm (les mesures étant effectuées au μm près). Pour chaque classe de diamètre, le nombre d'ovocyte(s) appartenant à la classe est reporté en ordonnées (sous forme d'un histogramme) grâce au logiciel R et au package « ggplot2 ». Le nombre d'ovocytes comptés pouvant être sensiblement différent d'un site à un autre et d'un mois sur l'autre, les courbes de densité correspondant aux distributions (ou « courbes de distribution ») sont calculées pour permettre une comparaison facilitée des données (fonction `geom_density()` du package « ggplot2 »).

Par ailleurs, les individus sont également séparés par classe de maturité pour permettre le suivi de la proportion de chaque classe de maturité au cours du temps (Watson et al., 2000).

Pour les femelles, le degré de maturité est déterminé grâce à la proportion des différents diamètres des ovocytes présents selon la méthode de Mayes et Howie (1985). Néanmoins, comme les bornes utilisées pour déterminer la maturité de *A. marina* étaient fixées pour un diamètre maximal moyen mesuré de 180 μm (Mayes et Howie, 1985; Watson et Bentley, 1997) et que les valeurs de diamètre maximal présentées ici diffèrent sensiblement de cette valeur pour les deux espèces, les bornes ont été ajustées (règle de trois). Pour *A. marina*, les individus sont donc matures si plus de 50% des ovocytes ont un diamètre supérieur à 165,5 μm , immatures si plus de 50% des ovocytes ont un diamètre inférieur à 55,1 μm et prématures (en phase de vitellogénèse) si plus de 50% des ovocytes ont un diamètre compris entre ces deux bornes. De même, pour *A. defodiens*, les individus sont matures si plus de 50% des ovocytes ont un diamètre supérieur à 134,2 μm , immatures si plus de 50% des ovocytes ont un diamètre inférieur à 44,7 μm et prématures si plus de 50% des ovocytes ont un diamètre compris entre ces deux bornes.

Pour les mâles, le degré de maturité est déterminé grâce à la proportion de structures reproductives observées (Dillon et Howie, 1997). Pour chaque site et pour chaque mois la comparaison des données de maturité des mâles et celles des femelles permet d'établir s'il est possible d'utiliser ensemble les données de maturité des mâles et des femelles.

1.4. Taille de première maturité sexuelle

La taille de première maturité sexuelle est la taille pour laquelle 50% des individus sont matures. Elle se détermine à partir de l'abscisse correspondant à 50% de la courbe logistique (courbe des fréquences cumulées) liant le pourcentage de femelles matures aux classes de taille (Beniab, 2014). Elle est évaluée pour chaque site et chaque espèce car elle pourrait varier selon le degré de nutrition des individus (De Wilde et Berghuis, 1979). L'ensemble des échantillons prélevés de septembre 2015 à mai 2016 sont utilisés pour l'évaluer.

1.5. Sex-ratio

Le sexage des individus est effectué par observation des gamètes, comme décrit précédemment. La proportion de femelles et de mâles est ensuite calculée pour chaque site grâce aux formules :

$$P_m = N_m/N_{\text{tot}} \text{ et } P_f = N_f/N_{\text{tot}}$$

Avec P_m la proportion de mâles et P_f la proportion de femelles, N_m le nombre d'individus mâles sexés et N_f le nombre d'individus femelles sexés, et N_{tot} le nombre total d'individus sexés.

2. Etude de l'abondance et de la distribution

2.1. Caractéristiques des sites

Le logiciel utilisé pour la cartographie des différents sites est Q-Gis. Les fonds de carte utilisés sont issus de l'ortholittorale V2 et sont mis à disposition gratuitement par le Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer sur le site Géolittoral (<http://www.geolittoral.developpement-durable.gouv.fr/ortho-littorale-v2-r183.html>).

2.1.1. Peuplements benthiques

Les données concernant les peuplements benthiques pour les sites de Wimereux et Le Touquet sont tirées de Rolet *et al.* (2014). Les données pour les sites de Fort Mahon et Ault Onival sont en cours d'acquisition suivant le même protocole.

2.1.2. Topographie

Les courbes de topographie ont été obtenues à partir des données LIDAR CLAREC disponibles dans la région (<http://www.unicaen.fr/dataclarec/home/>). Les sites de Wimereux, Le Touquet et Ault Onival sont couverts par ces données contrairement au site de Fort Mahon qui n'est pas couvert. Les courbes ont donc pu être projetées seulement pour les sites de Wimereux, Le Touquet et Ault Onival.

2.2. Plan d'échantillonnage

Etant donnée l'importance de l'effort d'échantillonnage nécessaire et la surface importante des différents sites, seule une portion de l'estran de chaque site est échantillonnée. Pour chaque site, des grilles d'échantillonnage sont placées aux alentours des sites échantillonnés en automne 2015, où la présence d'arénicoles est connue. Etant donné que les distributions semblent différer selon le niveau de l'estran (Flach et Beukema, 1994), les grilles sont positionnées de telle sorte qu'elles englobent le sédiment de haut de plage jusqu'à la zone découvrant aux grandes marées de l'infralittoral (Figure 10).

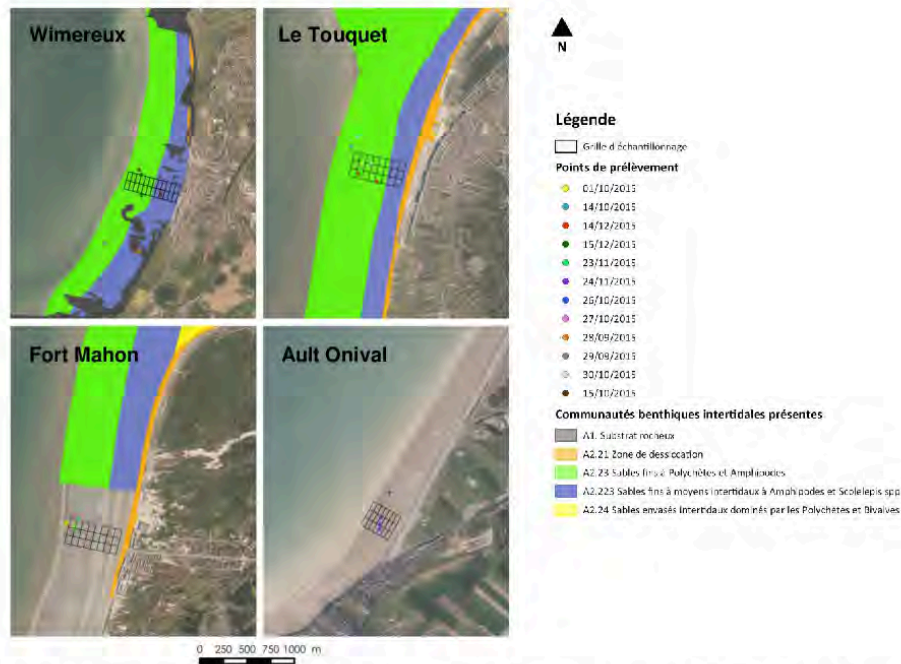


Figure 10 : Positionnement des zones choisies pour l'évaluation des densités d'arénicoles au printemps 2016, choisies par rapport aux données d'échantillonnage de l'automne 2015. Les communautés benthiques intertidales sont issues de Rolet et al. (2014).

Pour les sites de Wimereux et de Ault Onival, les cases des grilles sont définies au format 100 m (parallèlement à la côte) x 50 m (perpendiculairement à la côte), la maille perpendiculaire (plus petite) de la grille permettant une résolution plus fine suivant le gradient haut de l'estran/bas de l'estran, qui semble avoir une importance majeure dans la répartition des arénicoles. Pour les sites de Fort Mahon et Le Touquet, les cases des grilles sont définies au format 100 m (parallèlement à la côte) x 70 m (perpendiculairement à la côte) pour permettre un échantillonnage complet sur le temps d'une marée. Ces valeurs sont en accord avec les distances entre transects d'une part, et entre points d'échantillonnage au sein des transects d'autre part, observées dans la littérature disponible sur ce sujet (Beukema, 1995; Beukema et De Vlas, 1979; Farke et al., 1979; Van Wesenbeeck et al., 2007).

Pour chaque site, chaque case de la grille est ensuite elle-même redécoupée en cinquante ou soixante-dix quadras de 10 m x 10 m. Les échantillonnages sont ensuite effectués au sein d'un de ces quadras, tiré aléatoirement (tirage aléatoire d'un chiffre compris entre 1 et 50 ou 70 autant de fois qu'il y a de points sur la grille et placement des points sur les cases correspondantes) (échantillonnage aléatoire stratifié sur une grille régulière) (Figure 11). La répartition aléatoire des points sur la grille permet la mise en place de tests statistiques plus forts et leur tirage par strate peut amener à l'obtention de données spatiales plus précises (Petitgas, 2001) et mieux réparties.

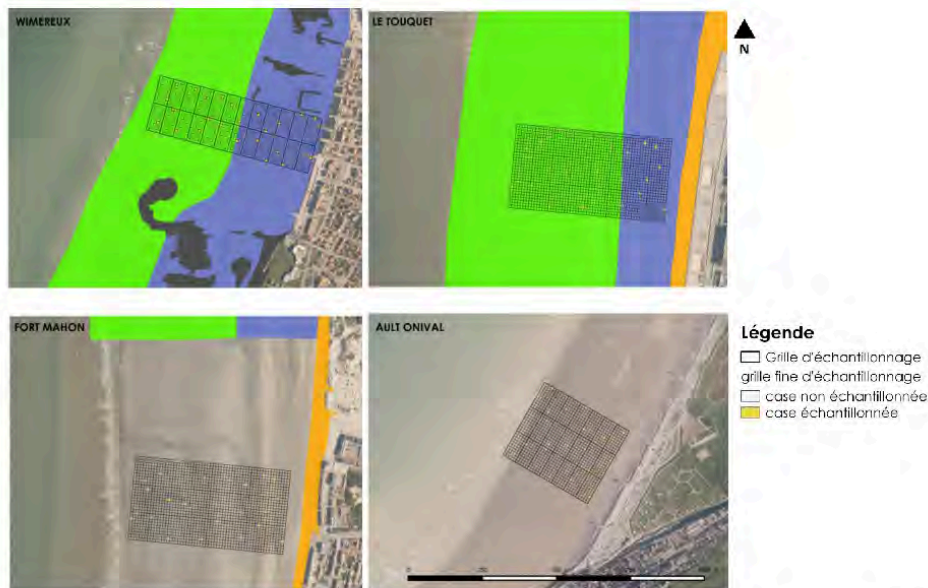


Figure 11 : Positionnement des zones échantillonnées de 10 m x 10 m (en jaune) au sein des différentes grilles d'échantillonnage

A Wimereux, comme le site est plus facile d'accès, en plus de l'échantillonnage sur la grille, des points ont été rajoutés aléatoirement sur l'ensemble de l'estran pour vérifier si les données acquises au sein de la grille sont extrapolables sur l'ensemble de la zone (Figure 12).

Au nord de la grille, les points sont répartis sur l'ensemble de l'estran.

Au sud de la grille, la plupart des points échantillonnés sont positionnés assez haut sur l'estran (échantillonnage lors de marées à faibles coefficients ne permettant pas d'atteindre de plus bas niveaux de l'estran).



Figure 12 : Points d'échantillonnage explorés sur l'ensemble du site de Wimereux

2.3. Technique et dates d'échantillonnage

Comme le nombre de tortillons produits par un individu varie avec le temps d'émersion à partir d'une heure d'émersion (Cadée, 1976), l'échantillonnage est effectué parallèlement à la côte, du haut de l'estran vers le bas de l'estran entre environ une heure avant l'heure de basse mer (pour les zones du haut de l'estran) et une heure après l'heure de basse mer (pour les zones du bas de l'estran).

L'estimation du nombre d'individus est réalisée par comptage du nombre de tortillons. Des photographies de 3 quadrats (réplicas) de 0,25 m x 0,25 m (pour des densités des tortillons supérieures à 5 tortillons / 0,0625 m²), de 1 m x 1 m (pour des densités des tortillons inférieures à 5 tortillons / m²), et de 1 x 2 m sinon sont réalisées (au sein de la zone de 10 m x 10 m précédemment définie) sur des zones où les densités sont plutôt homogènes. En effet, les densités peuvent varier de façon

relativement importante (Tableau 1) et l'échantillonnage doit pouvoir prendre en compte ces variations (Ruellet et Talleux, 2011). La taille des tortillons au sein d'un de ces quadras est également mesurée sur place (seulement 10 tortillons sont mesurés lorsqu'ils sont présents en quantité supérieure à ce nombre). Les relevés expliqués précédemment ont été effectués le 14/03/2016 et le 24/03/2016 à Wimereux, le 25/04/2016 à Le Touquet, le 26/04/2016 à Fort Mahon et le 26/05/2016 à Ault Onival.

Les nombres d'individus totaux de chaque espèce prélevés au cours de l'automne et du printemps et ayant servi au calcul des proportions de chacune des espèces sont reportés dans la Tableau 3.

Tableau 3 : Nombre total d'individus prélevés par site pour l'estimation des densités

Site	Nombre total d'individus prélevés au printemps	Nombre total d'individus prélevés à l'automne	Total
Wimereux	55	82	137
Le Touquet	8	17	25
Fort Mahon	11	20	31
Ault Onival	16	26	42

2.4. Indices d'abondance

Le prélèvement et le tamisage du sédiment en plus du comptage des tortillons pour certains points, pour un site et à une période donnée (Eklof et al., 2011; Van Wesenbeeck et al., 2007), permettent d'établir une relation entre le nombre d'individus réellement présents et le nombre de tortillons comptés. Ceci est relativement facile à mettre en place pour *Arenicola marina*, mais beaucoup moins pour *A. defodiens*, qui présente des galeries bien plus profondes. Néanmoins, étant donné la grande variabilité spatio-temporelle du nombre de fèces produits par individu, la mise en place d'indices permettant d'estimer cette variabilité et d'ajuster les valeurs de comptage des tortillons au nombre d'arénicoles présentes en fonction de la période de l'année, du site et de l'espèce considérés est nécessaire. Par ailleurs, la différenciation adultes/juveniles par la taille des tortillons reste à valider dans la région.

2.4.1. Indice de captures : taille des individus et proportion des espèces

Sur chaque site et pour chaque date de comptage des tortillons, une « pêche standard » à la pompe, et une autre à la fourche (uniquement pour le site de Wimereux), sont réalisées, à chaque fois par un même agent expérimenté, au sein de 8 des zones d'échantillonnage de 10 m x 10 m définies aléatoirement.

La pêche à la fourche est réalisée sur deux des quadras de 1 m² préalablement photographié, sur 0,5 m². La pêche à la pompe est réalisée sur une zone de 1 m² pour les densités supérieures à 5 tortillons / m² ou sur une zone de 3 m x 3 m sinon, avec relevé systématique du nombre de « coups de pompe » réalisés d'une part, et du nombre de tortillons présents d'autre part (les densités de *Arenicola defodiens*, pêchée à la pompe, sont relativement faibles et sa capture peut s'avérer compliquée). Pour chaque zone et pour chaque type de pêche, les individus de chaque point sont conservés séparément. En laboratoire, les espèces sont déterminées, les individus mesurés et leur stade de maturité est évalué.

Les arénicoles prélevées sur le terrain sont ramenées en laboratoire, les espèces auxquelles appartiennent les individus prélevés à chaque point sont déterminées et leur stade de maturité est vérifié.

Les proportions de chacune des deux espèces sont obtenues par la formule :

$$P_m(i) = N_m(i)/N_{tot}(i)$$

avec $P_m(i)$ la proportion d'individus de l'espèce *A. marina* au point i , N_m le nombre d'individus de l'espèce *A. marina* pêchés et N_{tot} le nombre total d'individus pêchés.

Par ailleurs la pêche des individus permet également d'établir la relation entre le diamètre des tortillons et la taille des individus.

2.4.2. Indice expérimental : abondance et taille des individus

Pour *Arenicola marina*, une gamme de taille est réalisée dans la mesure du possible pour vérifier la corrélation entre la taille de l'individu et la taille du tortillon observé. Après détermination de la taille de première maturité sexuelle, la valeur du diamètre des tortillons devrait permettre de distinguer les adultes des juvéniles.



Figure 13 : Dispositif expérimental réalisé dans la salle thermorégulée (T=14°C) de la station marine de Wimereux

25 à 40 individus sont placés dans des bacs, par classes de taille dans la mesure du possible, à mesure de 4 à 6 individus / 0,15 m². Ces derniers contiennent le sédiment du site échantillonné (prélevé au même moment) immergé grâce à un système de circulation d'eau de mer arrivant directement de l'extérieur, pendant 48h (Figure 13).

Au bout de 48h, les tortillons qui peuvent être présents sont détruits, et les tortillons ensuite construits sont comptés, mesurés et photographiés deux heures plus tard. Les individus sont ensuite récupérés pour permettre la détermination de leur état (mort/vivant) et de leur stade de maturité.

2.5. Traitement des données brutes

2.5.1. Obtention des données de densité d'individus pour chaque espèce

Les données brutes consistent en des valeurs de densité de tortillons pour chaque point ainsi que des valeurs de diamètre de ces tortillons.

Dans un premier temps, la proportion de ces tortillons étant produite par les individus de l'espèce *Arenicola marina* et celle étant produite par les individus de *A. defodiens* sont déterminées à partir des données de capture et de la formule $P_m(i) = N_m(i)/N_{tot}(i)$ détaillée précédemment.

Pour chaque site, une éventuelle répartition spatiale des proportions est explorée puisqu'elle impliquerait des zones de vie différentes selon des espèces, comme observé par Cadman et Nelson-Smith (1993). Lorsqu'aucune répartition spatiale particulière n'est observée, c'est la proportion globale (à l'échelle du site) qui est utilisée.

Une fois la densité de tortillons produite par chaque espèce sur chaque site identifiée, le nombre d'arénicoles correspondant à ce nombre de tortillons est déterminé à partir de la relation établie expérimentalement entre le nombre d'arénicoles placées dans les bacs et le nombre de tortillons qu'elles ont produit. L'expérience n'ayant pu être mise en place que pour l'espèce *A. marina*, on considère dans cette étude qu'il n'y a pas de différence entre le nombre de tortillons produits pour un temps donnée par chacune des deux espèces d'arénicoles identifiées.

Les données de terrain et de laboratoire permettent d'établir la relation existante entre le diamètre des tortillons et la taille du tronc de l'individu qui le produit. Lorsque la taille de première maturité est connue, il est donc possible d'établir le diamètre des tortillons correspondant, délimitant ainsi les adultes des juvéniles. Comme pour la distinction *Arenicola marina* / *A. defodiens*, une éventuelle répartition spatiale des proportions est explorée puisqu'elle impliquerait des zones de vie différentes selon le stade de développement, comme observé par Farke et Berghuis (1979b).

2.5.2. Obtention des données d'abondance pour chaque espèce sur chaque site

Pour obtenir des valeurs précises pour chaque site, des abondances maximales et minimales sont calculées sur des zones géographiques où les densités calculées sont uniformes, ces zones géographiques étant obtenues par interpolation des données (méthode IDW sous Q-Gis).

$$A_{imax} = d_{imax} * S_i$$

avec A_{imax} l'abondance maximale de la zone géographique i , d_{imax} la densité maximale présente au sein de la zone i (moyenne des deux valeurs limites de densité de la zone i) et S_i la surface de la zone géographique i , calculée grâce à la fonction « \$area » de Q-Gis.

Les abondances maximales et minimales globales sont ensuite obtenues par addition des abondances calculées pour chacune des zones géographiques.

Ensuite, l'abondance moyenne du site est calculée comme étant la moyenne entre l'abondance maximale et l'abondance minimale, avec un écart maximal possible à cette moyenne ayant pour valeur : $SD_{max} = (A_{max} - A_{min})/2$.

L'extrapolation des valeurs d'abondance à l'ensemble du site est effectuée pour les sites de Le Touquet, Fort Mahon et Ault Onival, qui présentent une certaine homogénéité en termes de nature du substrat et de degré d'exposition, contrairement au site de Wimereux. Pour ce faire, on considère que la grille se répète sur l'ensemble du linéaire côtier du site et l'abondance correspondante à l'ensemble du linéaire côtier est calculée selon la formule :

$$A_{extrapolée} = A_{grille} * (L_{linéaire\ côtier} / l_{grille})$$

Avec $A_{extrapolée}$ l'abondance extrapolée, A_{grille} l'abondance estimée sur la grille, $L_{linéaire\ côtier}$ la longueur du linéaire côtier du site considéré (en m) et l_{grille} la largeur de la grille du site considéré (en m).

2.6. Etude de la structure de la population du site de Wimereux

Pour évaluer la structure de la population du site de Wimereux en avril 2016, un échantillon de 100 individus a été prélevé sur le site à la fourche sur différents points répartis sur la moitié haute de l'estran. Les individus prélevés ont ensuite été mesurés en laboratoire suivant la méthode décrite précédemment.

3. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistique a été effectué à l'aide du logiciel R.

3.1. Analyses statistiques pour l'étude de la reproduction

La comparaison des données de maturité obtenues en utilisant les mâles et les femelles a été effectuée à l'aide du test non paramétrique de Fisher. La comparaison des sex-ratios des différents sites a également été effectuée avec ce test.

3.2. Analyses statistiques pour l'étude de l'abondance et de la distribution

3.2.1. Analyses statistiques relatives à la caractérisation des sites

La nature de la relation entre la distance à la côte et l'altitude pour les différents sites a été vérifiée par corrélation linéaire.

3.2.2. Analyses statistiques des données brutes

La comparaison des données brutes de densité et de diamètre a été effectuée à l'aide du test non paramétrique de Kruskal-Wallis et du post-hoc de Nemenyi (Package PMCMR, distances de Tukey).

La comparaison des densités en zone exposée et en zone abritée sur le site de Wimereux a été effectuée à l'aide du test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

3.2.3. Analyses statistiques relatives à l'étude des proportions des deux espèces

La corrélation entre la proportion en *Arenicola marina* ou *A. defodiens* et l'altitude pour les différents sites a été testée grâce au test de corrélation de Spearman (pour les données non linéaires).

3.2.4. Analyses statistiques pour l'estimation du nombre d'individus

La corrélation entre le nombre de tortillons comptés et le nombre d'individus présents a été testée grâce au test de corrélation de Pearson (pour les données linéaires). Puis la relation entre ces données a été vérifiée par régression linéaire.

3.2.5. Analyses statistiques relatives au stade de vie des individus

La corrélation entre le diamètre des tortillons produits et la taille (longueur du tronc) des individus présents a été testée grâce au test de corrélation de Spearman (pour les données non linéaires). Puis l'ajustement à un modèle puissance a été vérifié par corrélation linéaire entre les données de diamètre et de taille log-transformées.

La relation entre la proportion d'individus juvéniles ou adultes et l'altitude à Wimereux a été vérifiée par corrélation linéaire.

3.2.6. Analyses statistiques pour l'étude de la structure de la population du site de Wimereux

La structure de la population de Wimereux a été déterminée par la méthode de décomposition polymodale de Battacharya sur un échantillon de 100 individus. La différence statistique entre les différents modes obtenus est vérifiée par un test du χ^2 d'homogénéité.

III. RÉSULTATS

1. Etude de la reproduction

1.1. Gamétogenèse

1.1.1. Gamétogenèse chez les femelles

Arenicola marina et *A. defodiens* présentent des ovocytes aux allures assez similaires. La présence d'ovocytes de tailles inégales est plus fréquente chez *A. defodiens*. Le diamètre maximal des ovocytes mesurés est plus important chez *A. marina* : $198,5 \pm 0,5 \mu\text{m}$, contre $161,0 \pm 0,2 \mu\text{m}$ chez *A. defodiens* (Figure 14 A, B et C).

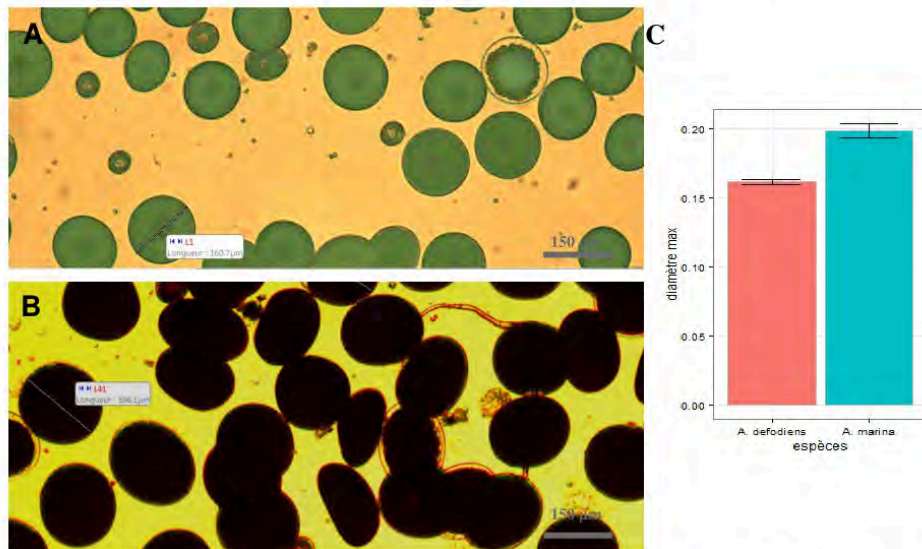


Figure 14: Observation et mesure des ovocytes pour une femelle de *Arenicola defodiens* (A) et une femelle de *A. marina* (B) (individus prélevés à Fort Mahon, en novembre 2015), (C) Diamètre maximal mesuré moyen (en mm) chez chacune des deux espèces

1.1.2. Gamétogenèse chez les mâles

Chez les mâles des deux espèces, les gamètes forment trois types de structures suivant leur maturité. Une forme ressemble à un amas de cellules : la forme « rosette », une autre forme se présente « en soleil » : la forme « platelet » ou « morula », et au stade le plus avancé de la maturité ces cellules se désagrègent et des spermatozoïdes sous forme libre peuvent être observés (Figure 15).

Chez *A. defodiens*, les structures caractéristiques des différents stades de maturité chez un même individu (hormis pour les spermatozoïdes libres libérés juste avant la ponte) sont observées et c'est bien la proportion de ces différentes structures qui semble évoluer au cours du temps, avec le stade de maturité de l'individu.

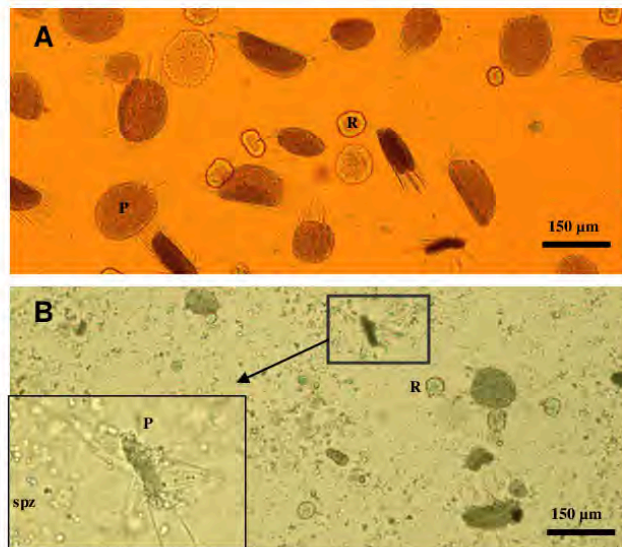


Figure 15 : Observation de gamètes chez des mâles de *Arenicola defodiens* à différents stades de maturité (A) Fort Mahon, mature (plus de 80 % de platelets (P) par rapport aux rosettes (R)) et (B) Wimereux, mature, juste avant la ponte (présence de spermatozoïdes (spz) libres et mobiles qui se dissocient des platelets (P))

1.2. Estimation de la période de ponte

1.2.1. Estimation de la période de ponte chez les femelles

Le Tableau 4 récapitule le nombre de femelles de chaque espèce utilisées pour la détermination ultérieure de la période de ponte.

1.2.1.1. Estimation de la période de ponte chez *Arenicola defodiens*

Distribution de la fréquence des ovocytes par classe de diamètre

Chez *A. defodiens*, deux pics, correspondant à des diamètres d'ovocytes différents, semblent se détacher (Figure 16). Globalement sur les quatre sites un déplacement progressif vers la droite du pic correspondant aux classes de plus gros diamètre est observé, jusqu'à des classes de diamètres de 160 µm (voire même 170 µm pour Le Touquet). Le pic correspondant aux classes de plus petit diamètre semble lui s'affaïsser plutôt que se déplacer vers la droite, jusqu'à quasiment disparaître (voir l'évolution pour le site de Wimereux).

La distribution observée sur le site de Wimereux mi-décembre et celle observée sur le site de Ault Onival fin novembre semblent sensiblement similaires, ce qui laisse supposer un décalage entre les périodes de ponte de ces deux sites d'environ deux semaines voire un mois.

Pour le site de Wimereux, l'affinement du pic des ovocytes de plus gros diamètre entre décembre et janvier laisse supposer que chez certains individus les ovocytes de plus gros diamètre ont été expulsés, ce qui indiquerait une période de ponte pour ce site entre la mi-décembre et la mi-janvier.

Tableau 4 : Nombre d'échantillons récoltés contenant des ovocytes

	Session	<i>A. marina</i>	<i>A. defodiens</i>
Wimereux	28/09/2015	0	1
	14/10/2015	0	2
	26/10/2015	0	0
	09/11/2015	0	0
	23/11/2015	0	0
	14/12/2015	0	5
	13/01/2016	0	5
	Total	0	13
Le Touquet	28/09/2015	0	1
	14/10/2015	5	2
	26/10/2015	4	0
	09/11/2015	0	0
	23/11/2015	0	0
	14/12/2015	0	2
	13/01/2016	0	0
	Total	9	5
Fort Mahon	28/09/2015	3	1
	14/10/2015	0	0
	26/10/2015	5	0
	09/11/2015	0	0
	23/11/2015	1	12
	14/12/2015	0	0
	13/01/2016	0	0
	Total	9	13
Ault Onival	28/09/2015	0	0
	14/10/2015	0	0
	26/10/2015	0	1
	09/11/2015	0	0
	23/11/2015	0	20
	14/12/2015	0	0
	13/01/2016	0	0
	Total	0	21

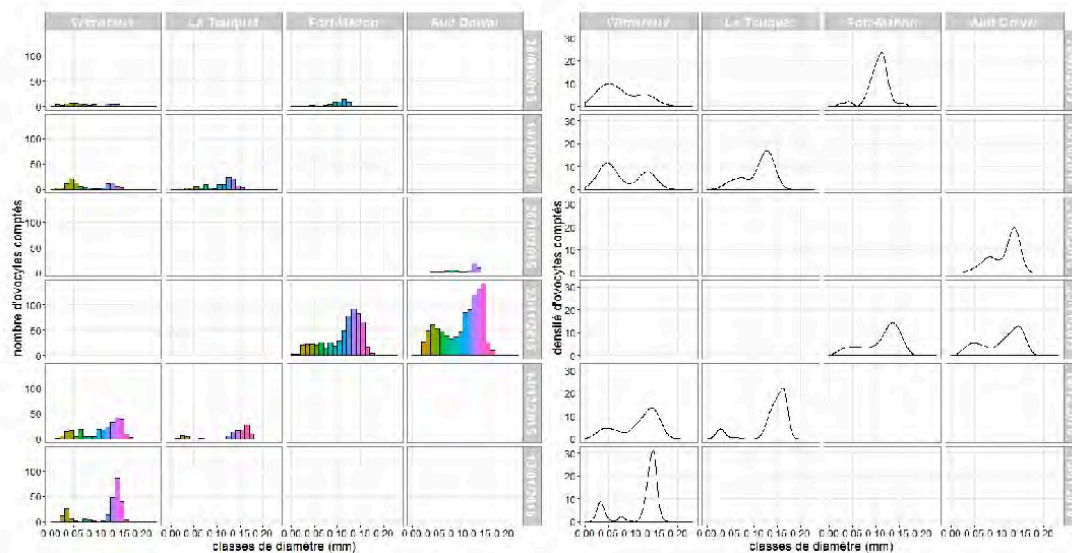


Figure 16 : Distribution du nombre d'ovocytes mesurés par classe de diamètre et des densités (courbes de distribution) correspondantes chez *Arenicola defodiens* sur chaque site pour chaque session d'échantillonnage

Evolution des classes de maturité

Pour le site de Wimereux (Figure 17), les femelles d'*Arenicola defodiens* n'ont pas été prélevées au mois de novembre. Pour les mois de septembre et octobre, l'ensemble des individus sont en vitellogénèse (prématures), entre les mois de décembre et janvier, la proportion d'individus en vitellogénèse diminue, tandis que celle d'individus matures augmente. En janvier, un des individus est considéré comme immature (il peut s'agir d'une ponte tardive, ou bien on peut imaginer que tous les ovocytes matures ont déjà été expulsés), ce qui laisse supposer un période de ponte courant janvier pour ce site.

Pour le site de Le Touquet, les femelles d'*A. defodiens* n'ont été échantillonnées qu'aux mois d'octobre et de décembre. En octobre, la totalité des femelles échantillonnées sont en vitellogénèse, et en décembre, la totalité des femelles prélevées sont matures, ce qui laisse supposer une période de ponte courant décembre pour ce site.

Pour le site de Fort Mahon, les femelles n'ont pas été échantillonnées aux mois de décembre et janvier. En septembre, l'individu prélevé est en phase de vitellogénèse, en novembre environ 25% des femelles sont matures, le reste sont en phase de vitellogénèse, ce qui laisse supposer une période de ponte courant décembre.

Pour le site d'Ault Onival, les femelles n'ont pas été échantillonnées aux mois de septembre, décembre et janvier. En octobre, la totalité des femelles prélevées sont en vitellogénèse, et en novembre environ 40% des femelles sont matures, le reste étant en vitellogénèse, ce qui laisse également supposer une période de ponte courant décembre.

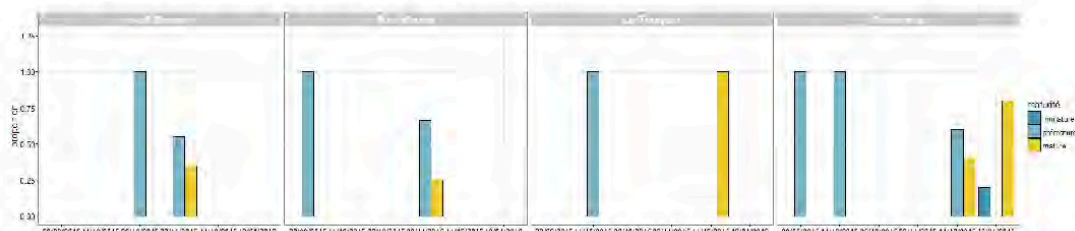


Figure 17 : Observation de l'évolution des classes de maturité d'*Arenicola defodiens* par site

1.2.1.2. Estimation de la période de ponte chez *Arenicola marina*

Distribution de la fréquence des ovocytes par classe de diamètre

Comme chez *A. defodiens*, deux pics, correspondant à des diamètres d'ovocytes différents, semblent se détacher (Figure 18).

Sur le site de Le Touquet, un déplacement vers la droite du pic correspondant aux classes de plus gros diamètres entre mi-octobre et fin octobre ainsi qu'un affinement du pic fin octobre sont observés, ce qui laisse supposer une période de ponte à cette période.

Pour le site de Fort Mahon, la présence d'une distribution similaire à celle de Le Touquet laisse supposer une période de ponte à la même période. La présence d'un individu présentant encore des ovocytes de gros diamètres fin novembre pourrait supposer une période de ponte plus tardive, plus progressive ou plusieurs périodes de pontes distinctes.

Les spécimens prélevés sur le site de Wimereux fin septembre ne présentaient aucuns gamètes, une période de ponte antérieure à cette date peut donc être envisagée. Pour le site de Ault Onival, aucun spécimen d'*A. marina* n'a été échantillonné à l'automne.

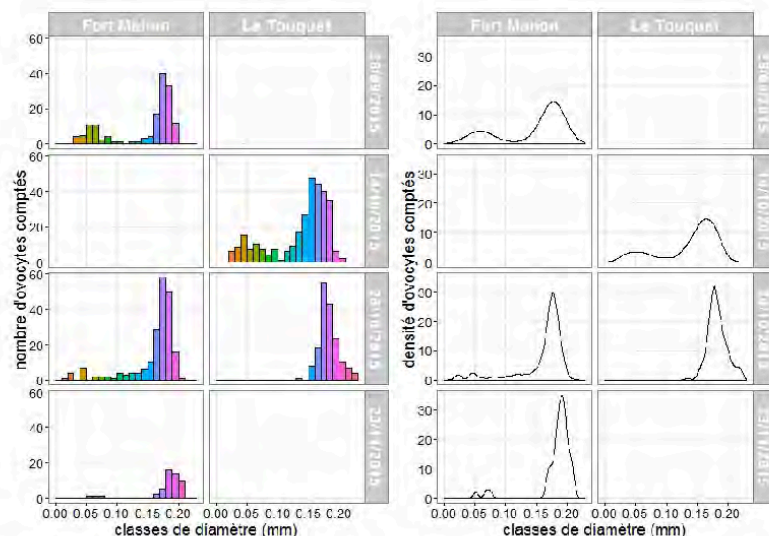


Figure 18 : Distribution du nombre d'ovocytes mesurés par classe de diamètre et des densités correspondantes chez *Arenicola defodiens* sur chaque site pour chaque mois

Evolution des classes de maturité

Pour le site de Le Touquet (Figure 19), les femelles d'*A. marina* n'ont pas été récoltées aux mois de septembre, novembre, décembre et janvier. Mi-octobre, la majorité des femelles échantillonnées sont en vitellogénèse, tandis que fin octobre, l'ensemble des femelles échantillonnées sont matures, ce qui semble confirmer l'hypothèse d'une ponte à cette période.

Pour le site de Fort Mahon, les femelles d'*A. marina* n'ont pas été récoltées aux mois de décembre et janvier. En octobre et novembre, l'ensemble des femelles échantillonnées sont matures. Néanmoins, une grande proportion de femelles matures est observée dès la fin septembre pour ce site. Il est donc difficile d'estimer la période de reproduction de cette espèce sur ce site.

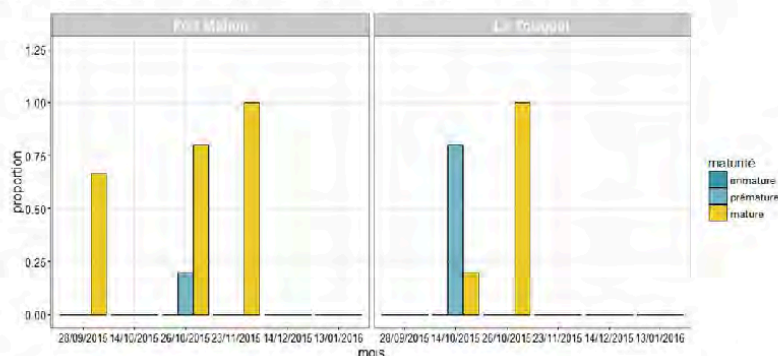


Figure 19 : Observation de l'évolution des classes de maturité d'*Arenicola marina* par site

1.2.2. Estimation de la période de ponte grâce aux mâles

Le nombre d'individus utilisés pour la détermination de la maturité chez les mâles est reporté dans le Tableau 5. Globalement, les données obtenues en calculant les proportions des différentes catégories

de maturité pour les mâles d'une part et pour les femelles d'autre part sont comparables. En effet, les p-values du test de Fisher entre les données de maturité des mâles et des femelles pour chaque site et pour chaque mois ne sont pas significatives ($p > 0,1$ dans tous les cas), le fait que les individus soient mâles ou femelles est indépendant de leur état de maturité.

Tableau 5 : Nombre d'individus utilisés pour la détermination des classes de maturité des mâles

	Sessions	<i>A. marina</i>	<i>A. defodiens</i>
Wimereux	23/11/2015		0
	14/12/2015		8
	13/01/2016		3
	Total	0	12
Le Touquet	23/11/2015		0
	14/12/2015		7
	13/01/2016		0
	Total	0	7
Fort Mahon	23/11/2015		14
	14/12/2015		0
	13/01/2016		0
	Total	0	13
Ault Onival	23/11/2015		8
	14/12/2015		0
	13/01/2016		0
	Total	0	8

Il est donc possible de cumuler les données des mâles et des femelles pour comparer les maturités entre sites pour les différents mois échantillonnés et d'augmenter globalement les tailles d'échantillon (Figure 20).

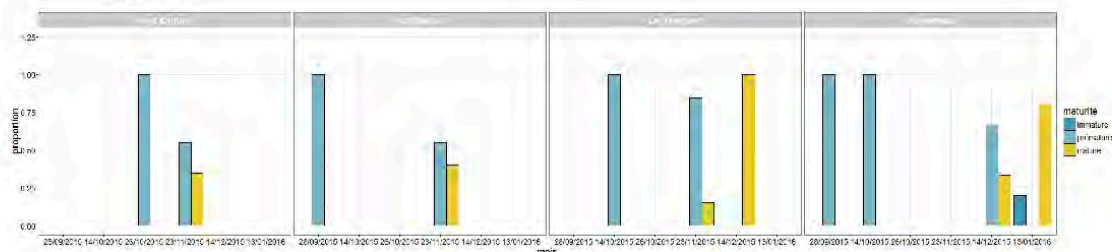


Figure 20 : Proportion des différentes classes de maturité obtenues sur chaque site pour *Arenicola defodiens*, tous sexes confondus

L'observation des données de maturité tous sexes confondus (Figure 20) semble corroborer ce qui avait été observé chez les femelles d'*A. defodiens*, sur tous les sites.

Le récapitulatif des périodes de ponte par espèce et par site est présenté dans le Tableau 6.

Tableau 6 : Périodes de ponte supposées par site et par espèce

	<i>A. marina</i>	<i>A. defodiens</i>
Wimereux	avant octobre ?	décembre – janvier
Le Touquet	novembre	novembre - décembre
Fort Mahon	octobre – novembre ?	novembre - décembre
Ault Onival	?	novembre - décembre

1.3 Taille de première maturité sexuelle

Il apparaît d'après les individus de l'espèce *Arenicola marina* prélevés sur le site de Wimereux au printemps que la taille de première maturité sexuelle de cette espèce sur ce site vaut environ 5,5 cm (longueur du tronc) (Figure 21).

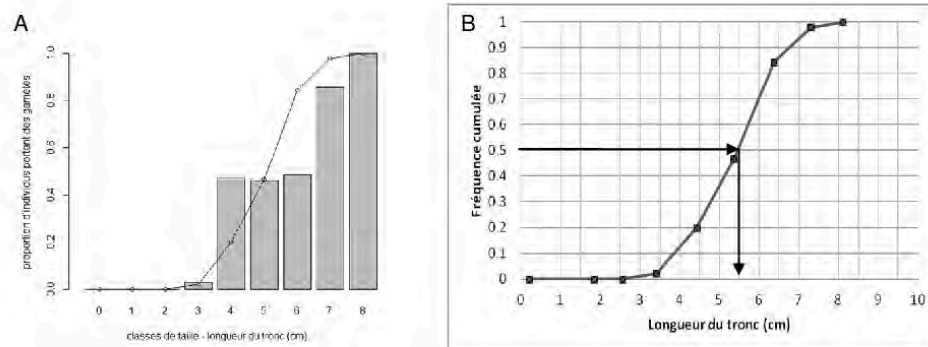
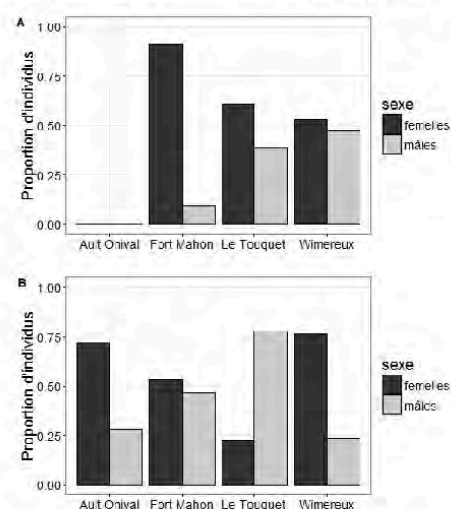


Figure 21 : Proportion d'individus portant des gamètes en fonction de la classe de taille considérée et fréquence cumulée correspondante (A) et détermination de la taille de première maturité sexuelle (B).

1.4. Sex-ratio

Les sex-ratios observés ne semblent pas homogènes d'un site à l'autre (Figure 22). Par exemple pour *Arenicola marina*, le sex ratio est biaisé en faveur des femelles pour le site de Fort Mahon mais proche de 50% pour le site de Wimereux. De même pour *A. defodiens*, les sex-ratios entre le site de Le Touquet et de Wimereux sont inversés (Figure 22).



Pour *A. defodiens*, la p-value du test de Fisher entre le nombre de mâles et de femelles pour chaque site est significative ($p = 0.002$).

Pour *A. marina*, la p-value du test de Fisher entre le nombre de mâles et de femelles pour chaque site n'est pas significative ($p = 0.06$).

Figure 22 : Proportion des individus mâles et femelles de (A) *Arenicola marina* et (B) *A. defodiens* prélevés sur les différents sites

2. Abondance et distribution des deux espèces

2.1. Caractéristiques des différents sites

Il apparaît que les quatre sites possèdent des caractéristiques différentes en termes de topographie et de nature du substrat, bien que les sites de Fort Mahon et de Le Touquet semblent similaires.

2.1.1. Wimereux

Au niveau de la grille d'échantillonnage, les points d'échantillonnage sont répartis sur une distance d'environ 500 m entre le trait de côte et la zone toujours recouverte (Figure 23) et leur altitudes sont comprises entre 2 m et -2,5 m. Globalement, l'altitude diminue de façon linéaire à mesure que la distance à la côte augmente (régression linéaire, $r^2 = 0,96$), avec donc une assez faible variabilité par rapport au modèle (peu ou pas de « bâches ») (Figure 24).

Lorsqu'on considère l'ensemble de la plage de Wimereux (Figure 23), la zone apparaît plutôt hétérogène, constituée de sédiment meuble et de sédiment rocheux, ce qui pourrait conférer au site des zones de sédiment meuble plus ou moins exposées, ce qui semble confirmer par l'hétérogénéité des altitudes du sédiment entre la zone de la grille et les zones hors grille pour une même distance à la côte (altitude plus importante pour les points de la grille, globalement plus abrités) (Figure 24).

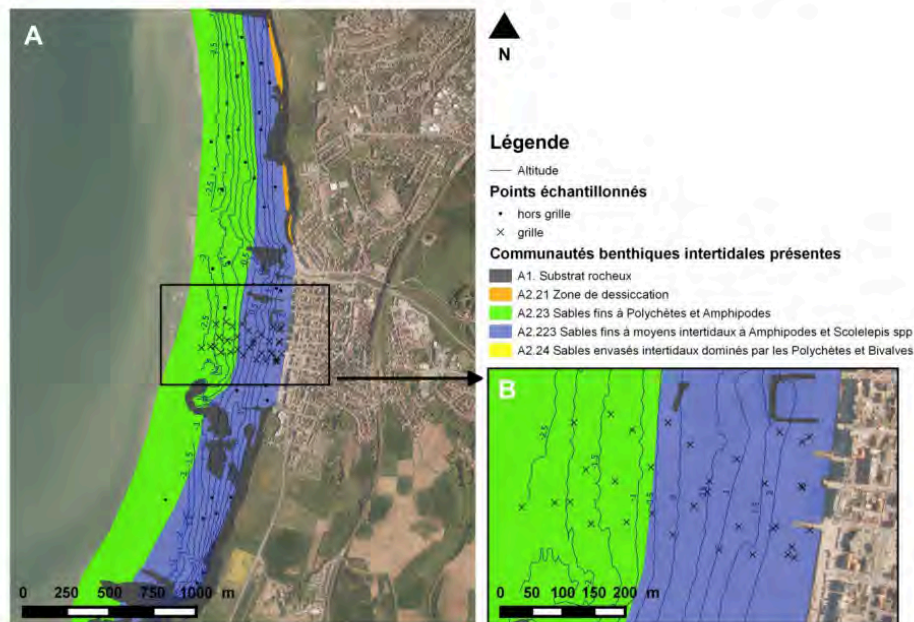


Figure 23 : Carte des points échantillonnés sur le site de Wimereux associés à l'altitude (données LIDAR) et aux communautés benthiques intertidales présentes (d'après Rolet et al., 2014) : (A) Ensemble du site considéré, (B) Zoom sur la zone échantillonnée finement (grille d'échantillonnage)

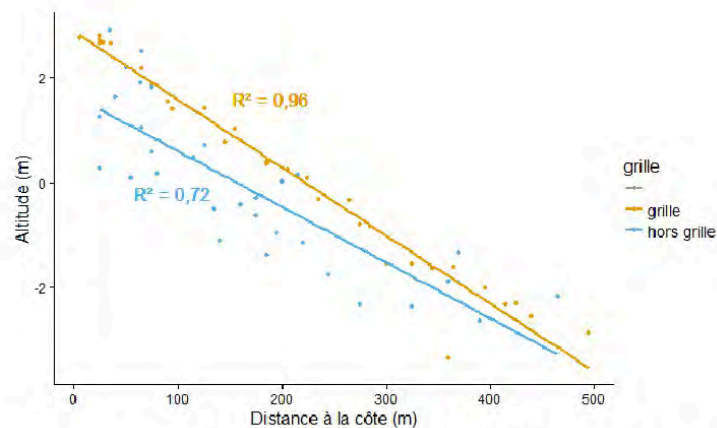


Figure 24 : Représentation graphique de l'altitude de l'ensemble des points échantillonnés sur le site de Wimereux (au sein de la grille et en dehors de la grille) en fonction de leur distance à la côte, et des corrélations linéaires associées ainsi que de leur coefficient de détermination (R^2) représentant l'adéquation entre le modèle et les données observées.

2.1.2. Le Touquet

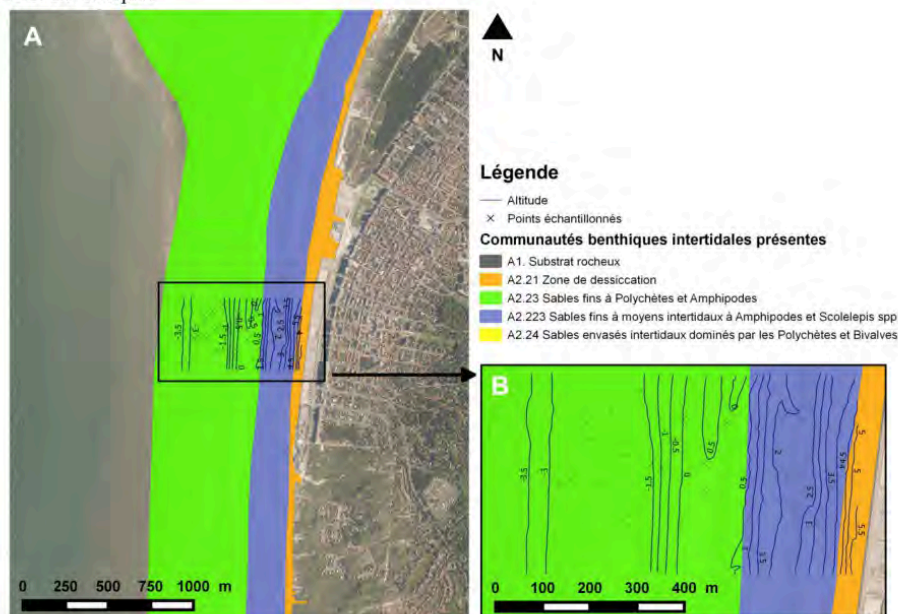


Figure 25 : Carte des points échantillonnés sur le site de Le Touquet associés à l'altitude (données LIDAR) et aux communautés benthiques intertidales présentes (d'après Rolet et al., 2014) : (A) Ensemble du site considéré, (B) Zoom sur la zone échantillonnée finement (grille d'échantillonnage)

Au niveau de la grille d'échantillonnage, les points d'échantillonnage sont répartis sur une distance d'environ 600 m entre le trait de côte et la zone toujours recouverte (Figure 25) et leur altitudes sont comprises entre -3 m et 3 m. Globalement, l'altitude diminue de façon linéaire à mesure que la distance à la côte augmente (régression linéaire, $r^2 = 0,95$), avec donc une variabilité par rapport au modèle légèrement plus importante que pour les autres sites (présence de « bâches » plus importantes

qu'à Wimereux et Ault Onival) (Figure 26). Les communautés benthiques intertidales et la nature du sédiment semblent réparties de façon homogène le long de la côte sur ce site (Figure 25).

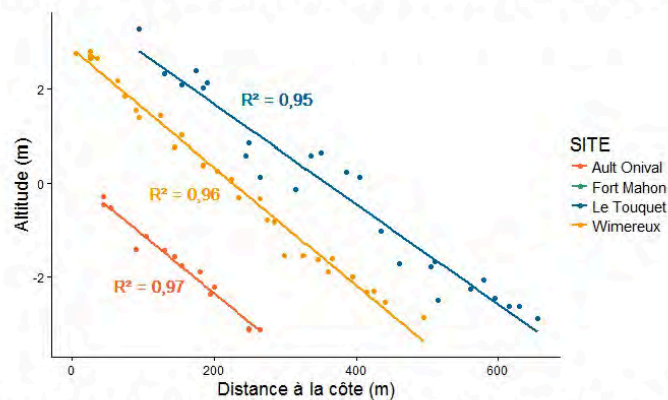


Figure 26 : Représentation graphique de l'altitude des points échantillonnés au sein de la grille sur les différents sites étudiés en fonction de leur distance à la côte et des corrélations linéaires associées ainsi que de leur coefficient de détermination (R^2) représentant l'adéquation entre le modèle et les données observées

2.1.3. Fort Mahon

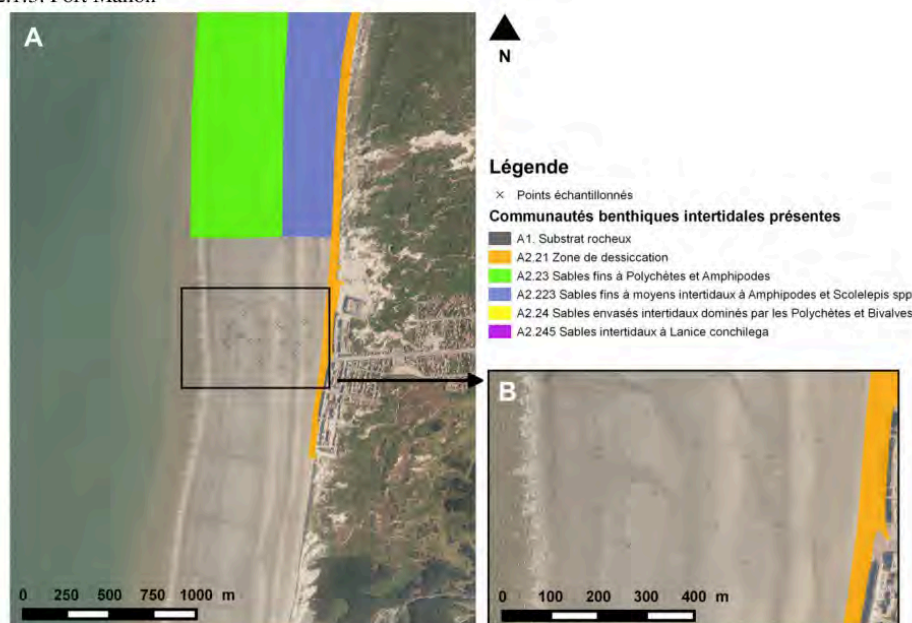


Figure 27 : Carte des points échantillonnés sur le site de Fort Mahon associés aux communautés benthiques intertidales présentes (d'après Rolet et al., 2014) : (A) Ensemble du site considéré, (B) Zoom sur la zone échantillonnée finement (grille d'échantillonnage)

Au niveau de la grille d'échantillonnage, les points d'échantillonnage sont répartis sur une distance d'environ 600 m entre le trait de côte et la zone toujours recouverte (Figure 27). Les données LIDAR de topographie ne sont pas disponibles pour ce site mais il semble présenter des caractéristiques similaires au site de Le Touquet en termes d'altitude (présence de bâches également). Les

communautés benthiques intertidales et la nature du sédiment semblent réparties de façon homogène le long de la côte sur ce site aux vues des données présentes au nord du site échantillonné (Figure 27) mais une vérification des communautés au niveau du site devra être effectuée.

2.1.4. Ault Onival

Au niveau de la grille d'échantillonnage, les points d'échantillonnage sont répartis sur une distance d'environ 300 m entre le trait de côte et la zone toujours recouverte (Figure 28) et leur altitudes sont comprises entre -0,5 m et -3 m. Globalement, l'altitude diminue de façon linéaire à mesure que la distance à la côte augmente (régression linéaire, $r^2 = 0,97$) (Figure 26).



Figure 28 : Carte des points échantillonnés sur le site de Ault Onival associés à l'altitude (données LIDAR) : (A) Ensemble du site considéré, (B) Zoom sur la zone échantillonnée finement (grille d'échantillonnage)

2.2. Données brutes

2.2.1. Données brutes des échantillonnages sur la grille

La comparaison statistique (test de Kruskal Wallis et post-hoc de Nemenyi) des différents sites sur la base densités de tortillons observées sur les différents sites et des diamètres des tortillons relevés révèle une différence significative entre le site de Wimereux d'une part et les trois autres sites d'autre part (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 177,92$; $df = 3$; $p < 0,0001$ pour le diamètre, et Kruskal-Wallis $\chi^2 = 33,162$; $df = 3$; $p < 0,0001$).

Tableau 7 : Récapitulatif des densités de tortillons observées et de leur diamètre sur l'ensemble des sites considérés

	Densités (tortillons / m ²)			Diamètres (mm)		
	moyenne	maximale	minimale	moyen	maximal	minimal
Wimereux	7.78	53.30	0	2.84	3.81	1.83
Le Touquet	0.63	5.67	0	4.17	4.59	3.71
Fort Mahon	0.38	2.00	0	4.32	4.89	3.63
Ault Onival	0.39	1.83	0	4.32	5.05	2.87

En effet, la densité moyenne de tortillons est bien plus importante à Wimereux que pour les autres sites, et le diamètre moyen des tortillons est lui sensiblement inférieur à celui présent sur les autres sites (Tableau 7).

Par ailleurs, la répartition des densités de tortillons le long de l'estran apparaît également différente entre le site de Wimereux et les autres sites. En effet, à Wimereux, les densités les plus élevées de tortillons se retrouvent pour des altitudes supérieures à 0 m et une distance à la côte inférieure à 250 m. Pour les points de la grille d'échantillonnage, la valeur maximale du nombre de tortillons observés est de plus de 50 tortillons par m². Au niveau des autres sites, les densités n'augmentent qu'en deçà d'une altitude de -1,5 m et n'atteignent pas de valeurs au-delà de 6 tortillons par m².

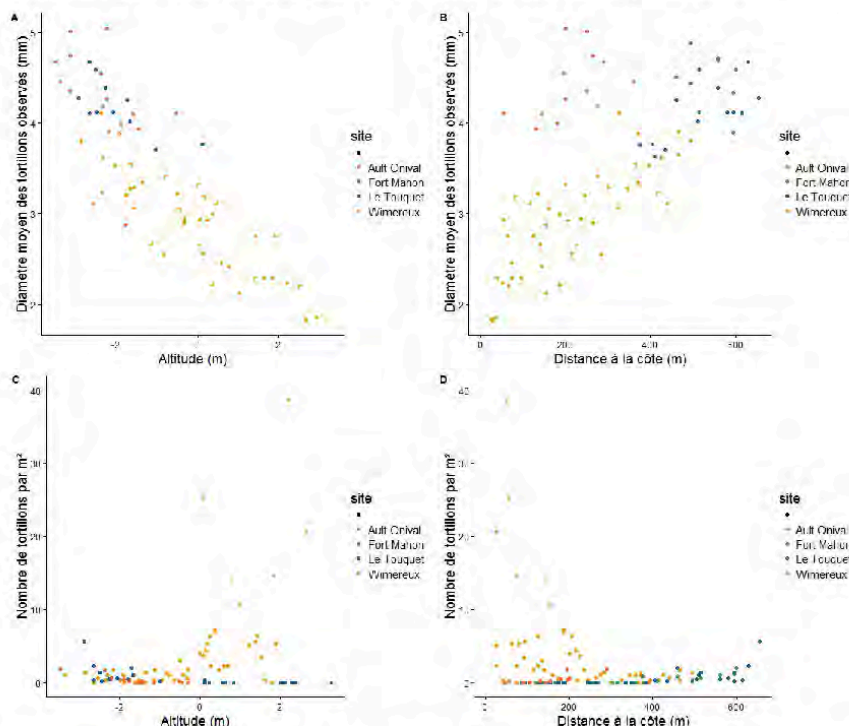


Figure 29 : Représentation graphique du diamètre moyen des tortillons observés (A) en fonction de l'altitude et (B) en fonction de la distance à la côte, ainsi que des densités moyennes de tortillons observées (C) en fonction de l'altitude et (D) en fonction de la distance à la côte

Il apparaît en outre que les fortes densités observées en haut de plage à Wimereux correspondent à des valeurs relativement faibles de diamètre (globalement, inférieures à 3 mm) (Figure 29) ce qui pourrait indiquer la présence de juvéniles à cet étage sur ce site.

Sur les quatre sites, il existe une hétérogénéité importante des densités en tortillons pour une même distance à la côte, ce qui peut laisser supposer l'influence de facteurs tels que la topographie fine de la plage, le degré d'exposition de la plage, ou le taux de matière organique présent dans le sédiment par exemple.

2.2.2. Données brutes sur l'ensemble d'un site : le cas de Wimereux

A Wimereux, les densités de tortillon ne semblent pas se répartir de la même façon sur l'ensemble de la zone. Les zones qui présentent les plus fortes densités semblent être celles qui sont le plus abritées (par les zones rocheuses) (Figure 30).

La comparaison statistique des données montre qu'il existe une différence significative entre les densités de tortillon présentes au niveau des zones « exposées » et celles présentes au niveau des zones protégées par des rochers (test de Kruskal Wallis, $p < 0,01$).

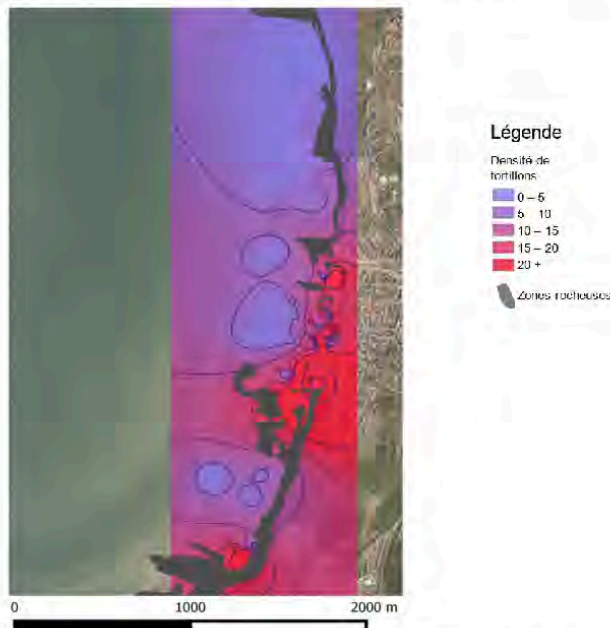


Figure 30 : Carte des densités de tortillons observées sur l'ensemble du site de Wimereux (l'interpolation sur la partie terrestre ne doit pas être prise en compte)

2.3. Proportion des espèces d'arénicole

Sur les quatre sites, des individus appartenant aux espèces *Arenicola marina* et *A. defodiens* ont été prélevés entre octobre 2015 et juin 2016. Leur proportion varie suivant le site considéré et la période d'échantillonnage.

2.3.1. Proportion des deux espèces sur le site de Wimereux

Sur le site de Wimereux, au niveau de la grille d'échantillonnage, un changement net des proportions en *Arenicola marina* et *A. defodiens* est observé, avec l'éloignement à la côte et la diminution de l'altitude (Figure 31). Il existe une corrélation positive forte entre la proportion en *A. marina* et l'altitude, et une corrélation négative forte entre la proportion en *A. defodiens* et l'altitude (Corrélation de Spearman, $\rho = 90$ (*A. marina*) et -90 (*A. defodiens*), $p < 0,0001$). Ainsi, *A. defodiens* domine sur la partie basse de l'estran, à partir d'une distance à la côte d'environ 300 m et en deçà d'une altitude d'environ -1,5 m, et *A. marina* domine sur la partie haute de l'estran.

La valeur d'altitude qui délimite la domination d'une espèce par rapport à l'autre semble varier d'une saison à une autre (Figure 32). En effet, une proportion plus importante des individus de l'espèce *A. marina* est pêchée plus bas sur l'estran au cours des échantillonnages de printemps.

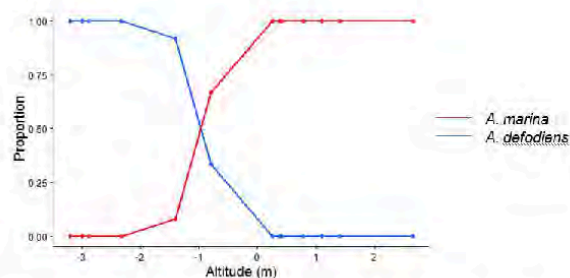


Figure 31 : Représentation graphique des proportions en *Arenicola marina* et *A. defodiens* suivant un gradient d'altitude calculées en effectuant la moyenne pondérée des données d'automne et de printemps

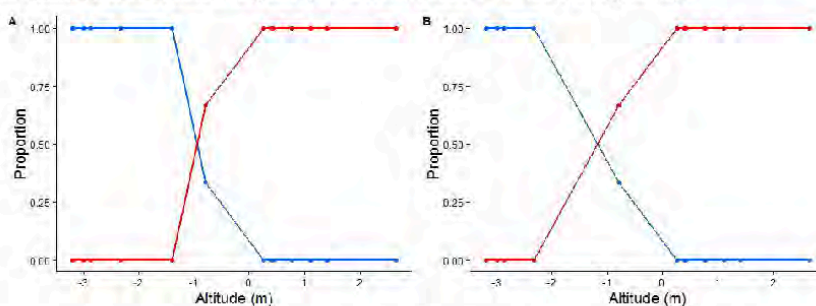


Figure 32 : Représentation graphique des proportions en *Arenicola marina* et *A. defodiens* suivant un gradient d'altitude obtenue avec les données (A) d'automne et (B) de printemps

Cependant, ceci pourrait être le simple reflet d'efforts d'échantillonnage différents. C'est donc la proportion moyenne pondérée par le nombre d'individus prélevés aux différentes altitudes aux deux saisons considérées qui est utilisée par la suite pour les calculs d'abondance (Tableau 8 et Figure 31).

Tableau 8 : Valeurs des proportions de chacune des espèces utilisées pour les calculs ultérieurs de densité

Altitude (m)	Prise en compte des données d'automne		Prise en compte des données de printemps		Prise en compte de l'ensemble des données pondérées	
	Proportion moyenne en <i>Arenicola marina</i>	Proportion moyenne en <i>A. defodiens</i>	Proportion moyenne en <i>A. marina</i>	Proportion moyenne en <i>A. defodiens</i>	Proportion moyenne en <i>A. marina</i>	Proportion moyenne en <i>A. defodiens</i>
0,25 → 3	1	0	1	0	1	0
-0,79 → 0,25	0,835	0,165	0,835	0,165	0,835	0,165
-1,4 → -0,79	0,396	0,604	0,340	0,660	0,307	0,613
-2,33 → -1,4	0	1	0,340	0,660	0,060	0,940
-3 → -2,333	0	1	0	1	0	1

L'absence de données pour le reste du site ne permet pas de vérifier ces données pour le site de Wimereux dans son ensemble. Ainsi, les proportions de chacune des espèces pourraient varier, pour une même altitude, en fonction d'autres variables, comme par exemple le degré d'exposition cité précédemment.

2.3.2. Proportion des deux espèces sur les autres sites

Pour les sites de Le Touquet et de Fort Mahon, on ne semble pas observer de répartition si marquée (Figure 33 A et B). Le test de corrélation entre la proportion en *A. marina* et la distance à la côte pour Fort Mahon confirme l'absence de corrélation entre ces deux variables (corrélation de Spearman, $\rho=$

- 0,25; $p > 0,1$). Le test de corrélation entre la proportion en *A. marina* et la distance à la côte et l'altitude pour le site de Le Touquet confirme l'absence de corrélation entre ces variables (corrélation de Spearman, $\rho = 0,09$; $p > 0,1$ avec l'altitude et $\rho = -0,09$; $p > 0,1$ avec la distance à la côte). En conséquence, pour ces deux sites, c'est la proportion globale de chaque espèce qui est considérée dans les calculs d'abondance ultérieurs.

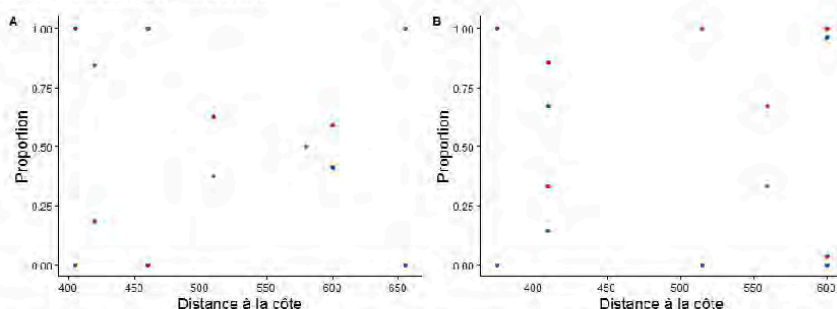


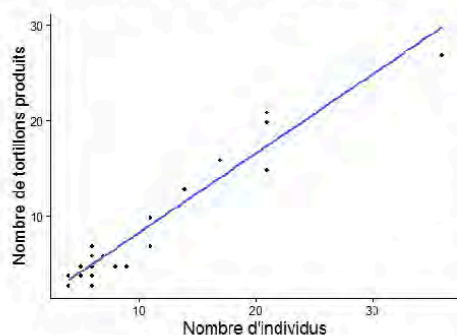
Figure 33 : Représentation graphique des proportions en *Arenicola marina* et *A. defodiens* suivant un gradient de distance à la côte (A) sur le site de Le Touquet et (B) sur le site de Fort Mahon

Pour le site de Ault Onival, seul un individu de l'espèce *Arenicola marina* a été prélevé, sur la moitié haute de l'estran. La moitié basse (altitude $< -2,5$ m) ayant été davantage échantillonnée (échantillonnages d'automne et de printemps), on peut vraisemblablement considérer que globalement, seule l'espèce *A. defodiens* y est présente. Pour la moitié haute de l'estran, on considère la proportion de *A. marina* pêchée à cet endroit pour déterminer la quantité de chaque espèce. Les proportions considérées pour ces trois sites sont reportées dans la Tableau 9.

Tableau 9 : Proportion en *A. marina* et *A. defodiens* prélevées pour les sites de Le Touquet, Fort Mahon et Ault Onival

		Proportion en <i>A. marina</i>	Proportion en <i>A. defodiens</i>
Le Touquet		0,49	0,51
Fort Mahon		0,26	0,74
Ault Onival	altitude $> -2,5$ m	0,14	0,86
	altitude $< -2,5$ m	0	1

2.4. Estimation du nombre d'individus



Les expérimentations en laboratoire permettent, pour *Arenicola marina*, et pour la période de mars – avril 2016 à Wimereux, de conclure qu'en moyenne, un individu produit 0,83 tortillon (corrélation de Pearson = 0,97 ; $p < 0,0001$ et régression linéaire $R^2 = 0,93$; $p < 0,0001$) (Figure 34).

Les expériences n'ayant pas été mises en œuvre pour *A. defodiens* et pour *A. marina* sur les autres sites, on considère, pour l'instant, que cette valeur s'applique également à *A. defodiens* sur l'ensemble des sites considérés et à *A. marina* sur les sites non testés.

Figure 34 : Représentation graphique du nombre de tortillons produits en 2h en fonction du nombre d'individus présents dans les bacs et de la courbe de régression linéaire associée (en bleu)

2.5. Estimation du stade de vie des individus

La taille de première maturité sexuelle ayant précédemment été déterminée à 5,5 cm pour cette espèce à Wimereux, le diamètre moyen des tortillons correspondant est de 3 mm. Pour ce site, au-delà de cette valeur, les tortillons sont donc supposés être produits par des adultes de *A. marina*, et en deçà de cette valeur, par des juvéniles de cette espèce. La proportion de juvéniles diminue de façon linéaire avec l'altitude (Figure 36). Pour les points de la grille pour lesquels les diamètres n'ont pas été mesurés, la proportion est extrapolée grâce à l'équation de la courbe de régression.

Pour *A. marina*, le diamètre des tortillons est corrélé à la longueur du tronc (corrélation de Spearman, $\rho = 0,83$; $p < 0,0001$) et la relation du diamètre des tortillons en fonction de la longueur du tronc des individus est de type puissance (Figure 35).

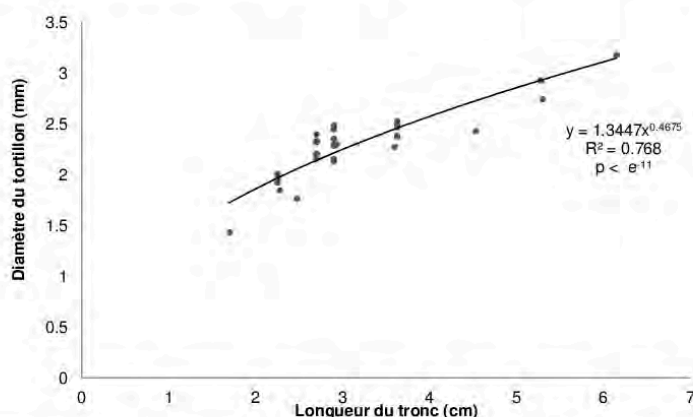


Figure 35 : Représentation graphique du diamètre du tortillon produit en fonction de la longueur du tronc de l'individu et ajustement à un modèle puissance

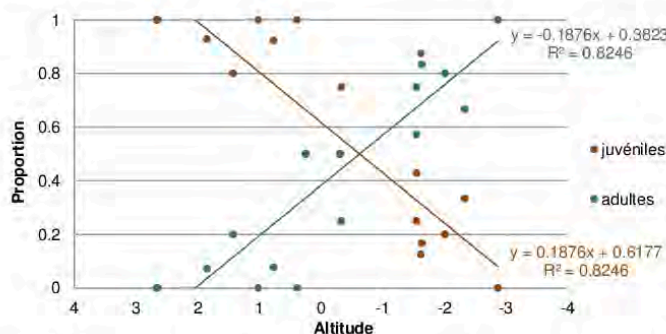


Figure 36 : Evolution des proportions en adultes (diamètre > 3mm) et en juvéniles (diamètre < 3 mm) en fonction de l'altitude pour les points échantillonnés au sein de la grille sur le site de Wimereux

Pour *A. defodiens*, les données obtenues sur le terrain ne permettent pas d'établir de relation entre le diamètre des tortillons observés et la longueur des individus (pas de données expérimentales et trop peu de données de terrain). De plus, la taille de première maturité sexuelle de *A. defodiens* n'a pas encore été déterminée. En effet, malgré deux tentatives d'échantillonnage des juvéniles sur le site de Wimereux en zone subtidale à l'aide d'une benne van Venn et d'un carottier Reyneck à bord du Sepia II, aucun individu n'a été trouvé.

2.6. Estimation des densités moyennes et des abondances

Les densités moyennes en *Arenicola marina* et *A. defodiens* calculées sur la grille sont reportées dans le Tableau 10 pour chaque site.

Tableau 10 : Récapitulatif des densités moyennes obtenues (individus.m⁻²) pour chacune des deux espèces sur les différents sites.

	<i>Arenicola marina</i>		<i>A. defodiens</i>	
	Densité moyenne	Ecart-type	Densité moyenne	Ecart-type
Wimereux	8,124 (printemps)	15,255	0,249 (printemps)	0,409
	8,084 (automne)	15,277	0,988 (automne)	0,454
	8,087 (moyenne)	15,275	0,285 (moyenne)	0,452
Le Touquet	0,288	0,602	0,301	0,629
Fort Mahon	0,115	0,170	0,334	0,493
Ault Onival	0,011	0,023	0,452	0,685

Néanmoins, les écart-types étant très importants, le calcul des abondances correspondantes ne peut être effectué par simple extrapolation de la densité moyenne à l'ensemble de la grille car l'erreur associée serait trop importante, d'où l'importance du calcul des abondances précises par calcul de celle-ci au sein de périmètres de densité homogène. Ces abondances sont reportées dans le Tableau 11 pour chaque site.

2.6.1 Estimation des densités moyennes et des abondances pour le site de Wimereux

Pour le site de Wimereux, la densité moyenne des individus de l'espèce *Arenicola marina* apparaît largement supérieure à celles des individus de l'espèce *A. defodiens* (Tableau 10). L'estimation des abondances précises par calcul de celle-ci au sein de périmètres de densité homogène (Figure 37) confirme ce résultat. En effet, sur la surface de la grille, l'abondance des individus de *A. marina* est de $714\,287 \pm 88\,439$ individus et celle des individus d'*A. defodiens* de $76\,654 \pm 5\,487$ individus.

2.6.1.1 Densité et abondance des deux espèces

Sur la Figure 37, il apparaît clairement que les individus de l'espèce *A. marina* sont plutôt présents sur la partie haute de l'estran (pour une altitude supérieure à -0,5 m, au niveau de la communauté A2.223) tandis que ceux de l'espèce *A. defodiens* sont plutôt présents au niveau de la partie basse de l'estran (pour une altitude inférieure à 0,5 m et au niveau de la communauté A2.23). Comme vu précédemment (Figure 37), les deux espèces cohabitent au niveau du milieu de l'estran (pour une altitude comprise entre 0,5 et - 0,5 m, à la limite entre les communautés A2.223 et A2.23).

Dans tous les cas, une variabilité importante des densités pour une même altitude et/ou une même distance à la côte est observée, ce qui semble indiquer que d'autres variables influent sur la présence des individus des deux espèces.

Tableau 11 : Récapitulatif des abondances et abondances extrapolées des deux espèces sur les quatre sites considérés

	<i>Arenicola marina</i>		<i>A. defodiens</i>	
	Abondance (individus)	Abondance extrapolée	Abondance (individus)	Abondance extrapolée
Wimereux Surface = 110 000 m ² Section = 200 m	714 287 ± 88 439 Adultes 117 826 ± 13 493 Juvéniles 635 528 ± 83 196		76 654 ± 5 487	
Le Touquet Surface = 168 000 m ² Largeur grille = 300 m	40 586 ± 8 395	Sur 4 200 m de linéaire côtier : 568 204 ± 117 530	42 431 ± 8 395	Sur 4 200 m de linéaire côtier : 594 034 ± 117 530
Fort Mahon Surface = 168 000 m ² Largeur grille = 300 m	20 131 ± 4 190	Sur 4 200 m de linéaire côtier : 281 834 ± 58 660	57 018 ± 8 384	Sur 4 200 m de linéaire côtier : 798 252 ± 117 376
Ault Onival Surface = 90 000 m ² Largeur grille = 300 m	988 ± 449	Sur 7 000 m de linéaire côtier : 23 053 ± 10 045	59 297 ± 5 887	Sur 7 000 m de linéaire côtier : 1 383 595 ± 173 344

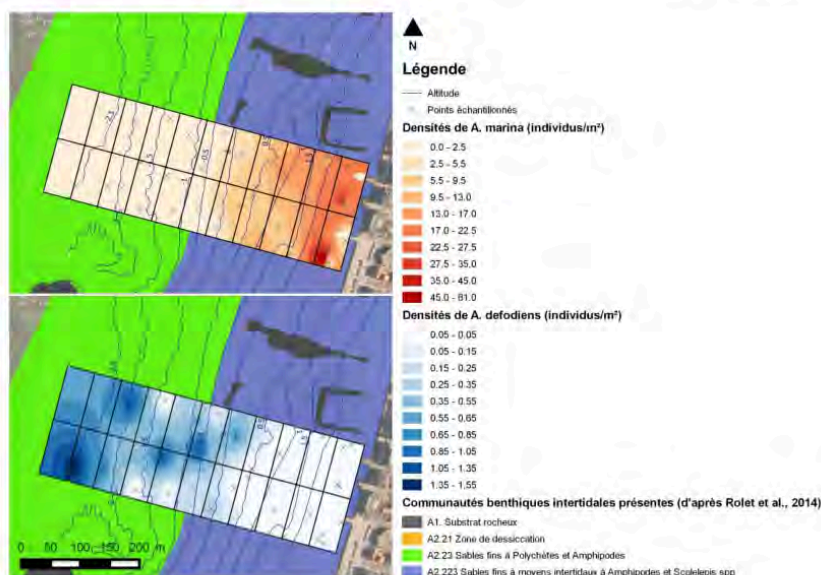


Figure 37 : Cartographie des densités des individus des deux espèces d'arénicoles sur la grille obtenue par interpolation des données pour le site de Wimereux associées à l'altitude (données LIDAR) et aux communautés benthiques intertidales présentes (d'après Rolet et al., 2014)

2.6.1.2 Densité et abondance et structure de la population de l'espèce *Arenicola marina* à Wimereux

La densité moyenne des juvéniles de l'espèce *A. marina* est plus importante que celle des adultes (7,4 ± 15,2 individus par m² pour les juvéniles contre 0,7 ± 1,1 individus par m² pour les adultes). Le calcul de l'abondance confirme ce résultat (635 528 ± 83 196 juvéniles contre 117 826 ± 13 493 adultes). Les densités les plus importantes de juvéniles se trouvent sur la partie supérieure de l'estran (altitude

supérieure à 2 m, au niveau de la communauté A2.223) et celles des adultes sont présentes un peu plus bas (altitude comprise en 0,5 et 1,5 m, niveau de la communauté A2.223) (Figure 39). Cependant, les deux catégories cohabitent, puisque même au niveau des densités les plus fortes en adultes (entre 3,75 et 4,25), les densités en juvéniles restent importantes (entre 7 et 11 individus par m²). L'étude du nombre de cohortes par décomposition polymodale révèle la présence de deux cohortes principales d'âge 1 et d'âge 2 et d'une cohorte comprenant de très faibles effectifs pour les âges 3 et plus, ce qui reflète une population globalement jeune (test du χ^2 , $p < 0.01$) (Figure 38). La deuxième cohorte (âge 2) semble correspondre aux individus atteignant la maturité sexuelle avec une moyenne de 4,22 cm (longueur de tronc) pour ce pic. Les derniers échantillonnages ayant eu lieu début mai, ceci pourrait traduire une acquisition de la maturité sexuelle pour la population dans son ensemble en été.

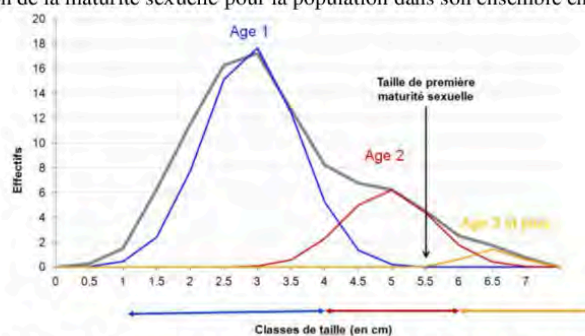


Figure 38 : Structure de la population en *A. marina* pour le site de Wimereux au cours du printemps déterminée par la méthode de décomposition polymodale de Battacharya

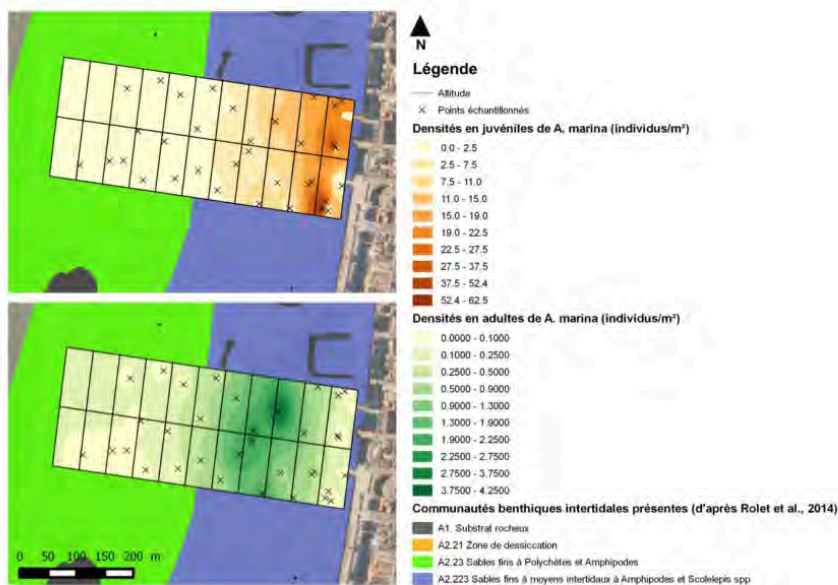


Figure 39 : Cartographie des densités en adultes et en juvéniles de l'espèce *Arenicola marina* sur la grille, obtenue par interpolation des données pour le site de Wimereux associées à l'altitude (données LIDAR) et aux communautés benthiques intertidales présentes (d'après Rolet et al., 2014)

2.6.2 Estimation des densités moyennes et des abondances pour le site de Le Touquet

Pour le site de Le Touquet, la densité moyenne des individus de l'espèce *Arenicola marina* est comparable à celles des individus de l'espèce *A. defodiens* (Tableau 11). L'estimation des abondances précises par calcul de celle-ci au sein de périmètres de densité homogène (Figure 40) confirme ce résultat. En effet, sur la surface de la grille, l'abondance des individus de *A. marina* est de $40\,586 \pm 8\,395$ individus et celle des individus d'*A. defodiens* de $42\,431 \pm 8\,395$ individus.

Sur la Figure 40, les deux espèces d'arénicoles sont présentes sur la moitié basse de l'estran (pour une altitude inférieure à 0,5 m, au niveau de la communauté A2.23).

Sur ce site également, les densités varient de façon importante pour une même altitude et/ou une même distance à la côte.

L'extrapolation des données à l'ensemble du site considéré (4 200 m de linéaire côtier environ au 1 : 25 000ème) donne une valeur d'abondance en *A. marina* de $568\,204 \pm 117\,530$ individus et en *A. defodiens* de $594\,034 \pm 117\,530$ individus (Tableau 11).

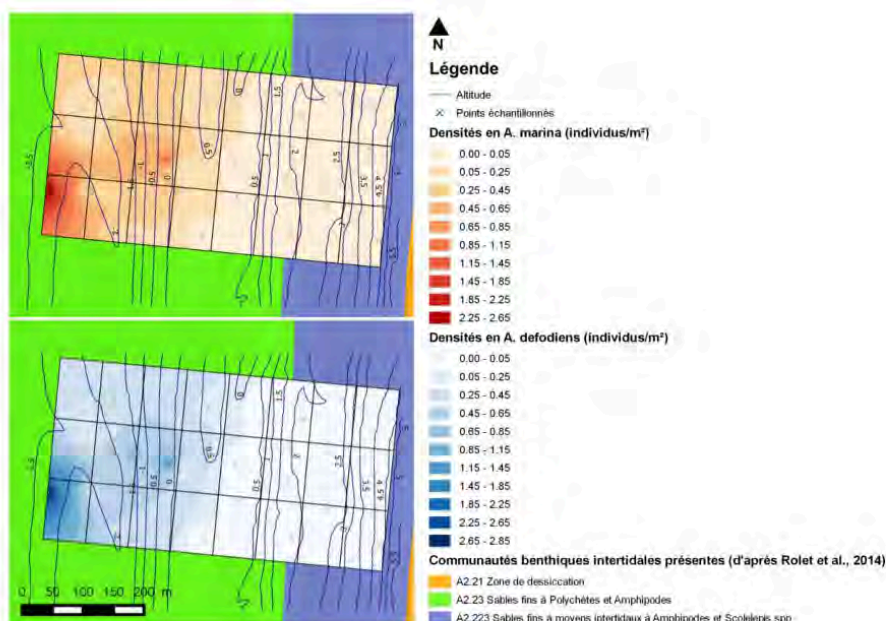


Figure 40 : Cartographie des densités des individus des deux espèces d'arénicoles sur la grille obtenue par interpolation des données pour le site de Le Touquet associées à l'altitude (données LIDAR) et aux communautés benthiques intertidales présentes (d'après Rolet et al., 2014)

2.6.3 Estimation des densités moyennes et des abondances pour le site de Fort Mahon

Pour le site de Fort Mahon, la densité moyenne des individus de l'espèce *Arenicola marina* est inférieure à celles des individus de l'espèce *A. defodiens* (Tableau 11) et il en va de même pour les abondances. En effet, sur la surface de la grille, l'abondance des individus de *A. marina* est de $20\,131 \pm 4\,190$ individus et celle des individus d'*A. defodiens* de $57\,018 \pm 8\,384$ individus. Comme pour le site de Le Touquet, les deux espèces sont présentes sur la moitié basse de l'estran (Figure 41).

Sur ce site également, on observe une variabilité importante des densités pour une même altitude et/ou une même distance à la côte.

L'extrapolation des données à l'ensemble du site considéré (4 200 m de linéaire côtier environ au 1 : 25 000ème) donne une valeur d'abondance en *A. marina* de $281\,834 \pm 58\,660$ individus et en *A. defodiens* de $798\,252 \pm 117\,376$ individus (Tableau 11).

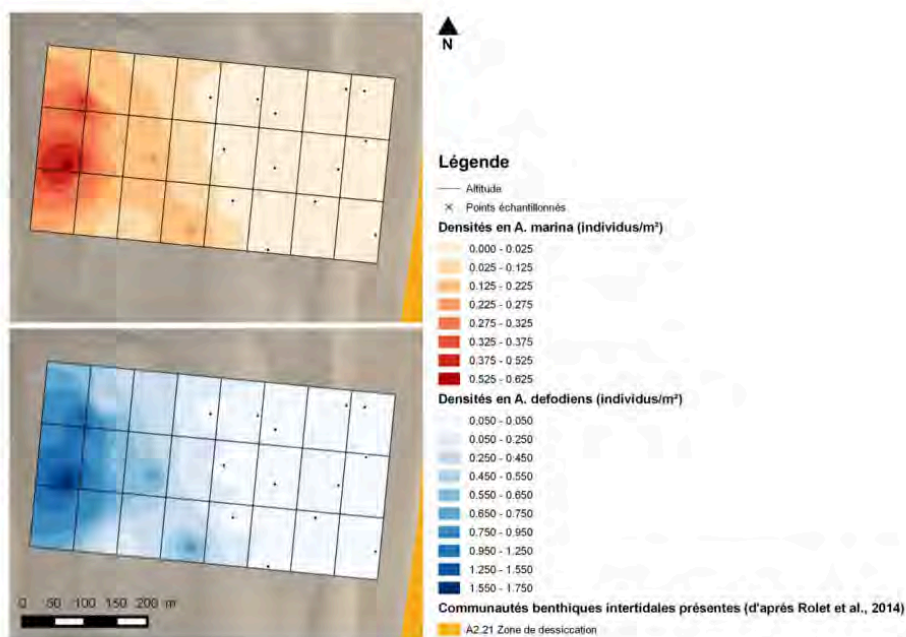


Figure 41 : Cartographie des densités des individus des deux espèces sur la grille obtenue par interpolation des données pour le site de Fort Mahon associées et aux communautés benthiques intertidales présentes (d'après Rolet et al., 2014)

2.6.4. Estimation des densités moyennes et des abondances pour le site de Ault Onival

Pour le site de Ault Onival, la densité moyenne des individus de l'espèce *Arenicola marina* est largement inférieure à celles des individus de l'espèce *A. defodiens* (Tableau 11) et il en va de même pour les abondances. En effet, sur la surface de la grille, l'abondance des individus de *A. marina* est de 988 ± 449 individus et celle des individus d'*A. defodiens* de $59\,297 \pm 5\,887$ individus.

Sur ce site également, les densités varient de façon importante pour une même distance à la côte.

Le peu de points d'échantillonnage sur la partie basse de l'estran pour ce site laisse supposer une abondance en *A. defodiens* supérieure à celle calculée (Figure 42).

L'extrapolation des données à l'ensemble du site considéré (4 200 m de linéaire côtier environ au 1 : 25 000ème) donne une valeur d'abondance en *A. marina* de $23\,053 \pm 10\,045$ individus et en *A. defodiens* de $1\,383\,595 \pm 173\,344$ individus (Tableau 11).

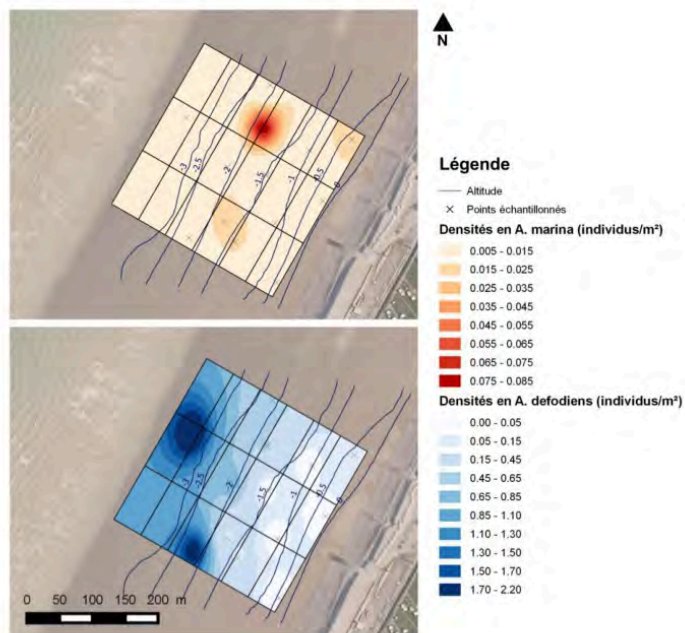


Figure 42 : Cartographie des densités des individus des deux espèces sur la grille obtenue par interpolation des données pour le site de Ault Onival associées à l'altitude (données LIDAR)

IV. DISCUSSION

1. Reproduction

1.1. Gamétogenèse

1.1.1. Gamétogenèse chez les femelles

Le diamètre maximal des ovocytes observé est légèrement supérieur à celui reporté dans la littérature pour les deux espèces d'arénicoles (Betteley et al., 2008; Watson et al., 1998a) : environ 200 μm contre 180 μm dans la littérature pour *Arenicola marina*, et environ 160 μm contre 150 μm dans la littérature pour *A. defodiens*. Cette différence pourrait être liée à la solution de fixation et de conservation des ovocytes utilisée, différente de celle utilisée par Mayes et Howie (1985) et Watson et al. (1998a), à la technique de mesure utilisée ou à l'observateur, ainsi qu'à des variations possibles du diamètre des ovocytes (Luttikhuisen et Dekker, 2010).

La présence de différents diamètres d'ovocytes est reportée chez *A. defodiens* par Dillon et Howie, (1997) sur certains sites, quand sur d'autres sites, une seule cohorte est observée. Ici, il apparaît que le même modèle de cycle de reproduction est présent sur l'ensemble des sites considérés (présence de deux pics de pontes dans tous les cas).

1.1.2. Gamétogenèse chez les mâles

Les différentes structures reportées par Dillon et Howie (1997) ont été observées et la méthode de détermination des classes de maturité grâce à leurs proportions est validée.

1.2. Estimation de la période de ponte

La méthode de détermination de la maturité en séparant les individus par classe de maturité semble efficace chez *Arenicola marina* et *A. defodiens* une fois les bornes ajustées (résultats similaires à ceux obtenus en observant les distributions des fréquences du diamètre des ovocytes par classes de taille).

La prise en compte des données de maturité des mâles (Dillon et Howie, 1997) d'*A. defodiens* semble justifiée lorsque les bornes des classes de maturité des femelles sont ajustées.

1.2.1. Estimation de la période de ponte chez *A. marina*

Bien que le nombre d'échantillons prélevés soit faible et que l'effort d'échantillonnage n'ait pas été suffisant et égal sur l'ensemble des sites, au regard des résultats obtenus, il semble que la période de ponte d'*A. marina* ait lieu entre fin octobre et fin novembre sur une courte période (ponte épidémique), avec une légère avance pour le site de Fort Mahon par rapport au site de Le Touquet. Cette période correspond à celles généralement mentionnées dans la littérature (Howie, 1984; Mayes et Howie, 1985; Watson et al., 2000), bien que des variantes puissent exister localement (Dillon et Howie, 1997).

Le fait qu'aucun individu d'*A. marina* n'a été récolté après le mois de novembre (malgré des échantillonnages avec une technique identique) semble corroborer l'hypothèse d'une ponte entre octobre et novembre. En effet, après la ponte les femelles cessent de s'alimenter (Farke et Berghuis, 1979a), et certains individus peuvent ne pas survivre (Schottler, 1989), ce qui pourrait ainsi compliquer leur capture.

Le peu d'échantillons prélevés et la courte période considérée pour *A. marina* (prélèvements en octobre et novembre uniquement) ne permettent néanmoins pas de confirmer le nombre de ponte(s) par an (une seule ou plusieurs) relaté dans la littérature (Dillon et Howie, 1997).

Pour le site de Wimereux, la ponte semble avoir lieu plus tôt que sur les sites de Le Touquet et Fort Mahon car l'ensemble des individus prélevés dès la fin septembre et tout au long de l'automne et de

l'hiver ne présentaient pas de gamètes. Des prélèvements dès la fin du mois d'août devront être envisagés pour confirmer cette hypothèse.

A Ault Onival, l'absence de prélèvement d'*A. marina* au cours de l'automne, surement liée à la faible abondance estimée, n'a pas permis d'évaluer une période de ponte pour cette espèce.

1.2.2. Estimation de la période de ponte chez *A. defodiens*

Bien que le nombre d'échantillons prélevés soit faible et que l'effort d'échantillonnage n'ait pas été suffisant et égal sur l'ensemble des sites, au regard des résultats obtenus, il semble que, comme décrit dans Watson et al. (1998), sur les sites étudiés, la période de ponte d'*A. defodiens* soit retardée d'un à deux mois par rapport à celle de *A. marina* (par exemple, pour le site de Fort Mahon, la ponte est supposée en décembre pour *A. defodiens* et entre octobre et novembre pour *A. marina*) (Tableau 6).

La période de ponte semble être décalée entre le site de Wimereux et les trois autres sites, avec une période de ponte supposée en novembre-décembre pour Ault Onival, Fort Mahon et Le Touquet, et une période de ponte en décembre-janvier pour Wimereux. Néanmoins, un effort d'échantillonnage accru devra être mis en place pour déterminer plus clairement la période de ponte.

L'hétérogénéité de la période de ponte en fonction du site, même lorsqu'il s'agit de sites proches, est rapportée par certains auteurs (Dillon et Howie, 1997). Des facteurs environnementaux pourraient être impliqués dans les phénomènes de maturation de gamètes et/ou de ponte. En effet, il pourrait y avoir un trade off de l'énergie disponible pour la croissance dépendant de la teneur en matière organique du sédiment et de la température. L'utilisation d'un modèle bioénergétique de type « dynamic energy and mass budget model » (DEB) devrait permettre de comprendre comment se répartissent les différents flux d'énergie dans les différentes voies métaboliques de l'arénicole (maintenance, croissance, reproduction).

La présence de pontes au printemps chez *A. defodiens* reportée par certains auteurs (Howie, 1959) semble improbable sur les sites explorés. En effet, les pics correspondant aux ovocytes de petit diamètre (Figure 16) s'affaissent avec l'arrivée de la maturité et les ovocytes observés au printemps présentaient tous des diamètres inférieurs à 50 μm (individus immatures). Ici, il s'agit d'un nouveau pool d'ovogonies (gamètes en ovogénèse).

1.3. Taille de première maturité sexuelle

Peu de données existent concernant la taille de première maturité sexuelle des arénicoles. De Wilde et Berghuis (1979) observent en laboratoire à une température de 15 °C que les premières femelles qui produisent des gamètes pèsent au minimum 1g (poids frais). La relation taille du tronc-poids frais établie avec les individus prélevés à Wimereux peut être approchée par un modèle puissance ($r^2 = 0,90$). Grâce à cette relation, la taille correspondante à 1 g peut être estimée à environ 4 cm (Figure 43). Chez ces mêmes auteurs, le poids frais de maturité sexuelle diminue quand la température augmente. La longueur du tronc croissant avec le poids frais, il est logique qu'elle suive le même modèle quand la température augmente. Comme la température de l'eau à Wimereux au printemps est inférieure à 15 °C, il semble donc cohérent d'avoir trouvé une taille de première maturité sexuelle supérieure à 4 cm.

En outre, la différence entre ces deux tailles pourrait être le reflet du fait que les valeurs du poids frais pour une même taille pouvant varier en fonction de l'indice de condition de l'individu.

Par ailleurs, il pourrait être intéressant de s'intéresser au nombre d'ovocytes produits par femelle en fonction de la taille de ces dernières. En effet, la petite taille des femelles adultes de l'espèce *Arenicola marina* prélevées à Wimereux pourrait entraîner une quantité moindre d'ovocytes produits et un ralentissement du taux de renouvellement de la population.

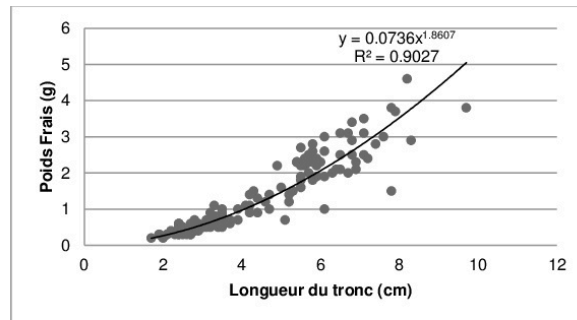


Figure 43 : Relation Taille-Poids chez *Arenicola marina* à Wimereux

1.4. Sex-ratio

Les proportions déséquilibrées entre mâles et femelles pourraient indiquer une répartition géographique distincte des mâles et des femelles. Néanmoins, cela semble peu probable étant donné les relativement grandes surfaces sur lesquelles les pêches ont été réalisées (de l'ordre de 1000 m² minimum).

Les déséquilibres observés pourraient également traduire l'absence d'alimentation chez certains individus femelles en période de ponte (qui ne produiraient alors plus le tortillon permettant de les repérer), et avant la ponte, la perte de vivacité des femelles les rendant plus faciles à capturer.

Des échantillonnages plus importants pourraient permettre de vérifier la validité des sex-ratios calculés.

2. Abondance et distribution des deux espèces

2.1. Données brutes

Les différences statistiques observées entre le site de Wimereux et les sites de Fort Mahon, Le Touquet et Ault Onival semblent principalement liées à la présence de juvéniles en fortes densités au niveau du site de Wimereux. L'importance et la particularité de ce site de nurserie, si cette fonction s'avère stable dans le temps, devra être prise en compte pour sa gestion future. Des prospections sur d'autres sites devraient être envisagées pour connaître précisément l'emplacement des sites de nurserie dans la région.

2.2. Proportion des espèces d'arénicoles

Le peu d'individus récoltés sur les sites de Le Touquet, Fort Mahon et Ault Onival utilisés à posteriori dans le calcul des proportions (respectivement 17, 20 et 26 à l'automne et 8, 11 et 16 au printemps, répartis sur 8 points d'échantillonnages) implique de rester prudents sur les résultats obtenus en termes de proportion de chacune des deux espèces sur ces sites, et des échantillonnages plus poussés sont à envisager.

Néanmoins, l'absence de structure apparente entre *A. marina* et *A. defodiens* sur les sites de Le Touquet et Fort Mahon pourrait indiquer que celles-ci ont été échantillonnées en bas d'estran exclusivement au niveau de la zone où elles se retrouvent en sympatrie sur d'autres sites (comme Wimereux) et que la zone où *A. marina* laisse la place à *A. defodiens* n'a pas été découverte lors des échantillonnages.

La proportion extrêmement inégale en *Arenicola marina* et *A. defodiens* calculée sur le site de Ault Onival (Tableau 11) pourrait entraîner une vulnérabilité accrue de la population de *A. marina* du site.

En effet, comme la pêche à la pompe est non sélective, un pêcheur capture indifféremment *A. marina* ou *A. defodiens*. Bien que la proportion en *A. marina* soit beaucoup plus faible que celle de *A. defodiens*, il peut donc pêcher un individu de cette espèce et réduire ainsi le nombre d'individus de la population en *A. marina* déjà mis à mal, d'autant plus que ces dernières sont présentes sur le haut de l'estran, découvert à quasiment chaque marée, contrairement à *A. defodiens*, plutôt présente en bas d'estran. Comme une fermeture du site pour la pêche à *A. marina* exclusivement n'est pas envisageable (du fait de l'impossibilité de prévoir à l'avance l'espèce que l'on va pêcher et de la difficulté à déterminer l'espèce sur le terrain), **et si cela s'avère nécessaire**, il pourrait être envisagé de fermer totalement le site à la pêche, ou de n'autoriser la pêche aux vers que lors des gros coefficients de marée (supérieurs à 90 par exemple) pour favoriser une pêche exclusivement en bas d'estran et épargner ainsi les individus de *A. marina* restants plutôt présents sur le haut d'estran. Dans le cas d'une estimation future de la période de reproduction de cette espèce sur ce site, il pourrait également être envisagé d'interdire la pêche aux vers sur cette période.

La proportion des deux espèces *Arenicola marina* et *A. defodiens* calculées lors des échantillonnages d'automne pourrait être faussée par le fait que les femelles cessent de s'alimenter le mois suivant la reproduction et ne produisent donc plus de tortillons (Farke et Berghuis, 1979a). En effet, la période de reproduction ayant été évaluée en octobre-novembre pour *A. marina*, il est possible que plus d'individus de *A. defodiens* aient été pêchés en proportion car seuls les tortillons qu'ils produisaient étaient visibles. Des échantillonnages plus conséquents en dehors de la période de reproduction devraient donc être envisagés pour confirmer les proportions relevées.

Une autre façon de faire la distinction entre l'espèce *A. marina* et *A. defodiens* pourrait être de s'intéresser à la forme des tortillons (Pires et al., 2015). En effet, ceux-ci présenteraient des formes caractéristiques différentes suivant s'ils ont été produits par *A. marina* ou par *A. defodiens* : pour *A. defodiens*, le tortillon aurait une forme de spirale et aucune dépression d'entrée de galerie ne serait observable (Fig.44 B), tandis que pour *A. marina*, la dépression serait visible et le tortillon plus gros (Fig.44 A). Sur le terrain, certaines de ces différences s'observaient sur le site de Wimereux entre le haut de l'estran (où une majorité de *A. marina* était présente) et le bas de l'estran (où une majorité de *A. defodiens* était présente). En effet, sur ce site, la présence de dépressions d'entrée de galerie est uniquement observée en haut d'estran, et la taille globale du tortillon plus importante, tandis qu'en bas d'estran, les tortillons présentent parfois une forme en spirale quasiment jamais observée en haut d'estran, et jamais observée lors des expérimentations en bacs avec *A. marina* (Figure 44).

Néanmoins, au moins pour ce qui est de la présence ou l'absence de dépressions, la différence notée pourrait simplement être liée à la nature du sédiment différente entre les sites où *Arenicola marina* et *A. defodiens* sont présentes. En effet, lors des expériences en bacs avec *Arenicola marina*, quasiment aucune dépression n'a été observée. Il pourrait être intéressant de renouveler ces expérimentations avec *A. defodiens* pour vérifier la validité de ces observations et utiliser ce critère par la suite dans le calcul des proportions de chaque espèce aux différents points GPS.

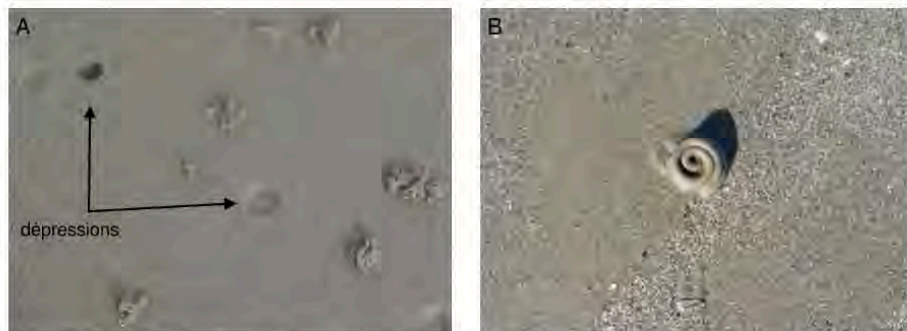


Figure 44 : Photographie des tortillons principalement observés (A) en haut d'estran, présentant une dépression et un gros volume et (B) en bas d'estran, seul endroit où ce type de spirale est observé, à Wimereux (crédits photos : Lola De Cubber)

2.3. Estimation du nombre d'individus

Le nombre de tortillon moyen produit par un individu déterminé en laboratoire (0,83 tortillon par individu) est inférieur aux chiffres cités dans la littérature (0,94 tortillon par individu) (Farke et al., 1979; Flach et Beukema, 1994). Ceci pourrait s'expliquer par des périodes d'échantillonnage différentes (les autres études ont utilisé des données d'été). Il apparaît néanmoins que le nombre de tortillons est un bon estimateur du nombre d'arénicoles présentes, comme observé par Van Weesenbeck et al. (2007), au moins pour ce qui est de l'espèce *Arenicola marina* à Wimereux, mais qu'il est nécessaire d'établir une correction.

2.4. Estimation du stade de vie des individus

La valeur limite du diamètre moyen des tortillons entre adultes et juvéniles de l'espèce *Arenicola marina* trouvé à Wimereux vaut 3 mm. La valeur de référence utilisée par certains auteurs est 2 mm (Reise et al., 2001). La différence avec cette valeur pourrait s'expliquer par des différences de croissance et donc de taille de première maturité sexuelle entre sites (De Wilde et Berghuis, 1979), que l'utilisation du DEB devrait permettre de comprendre.

La méthode de différenciation « à vue » utilisée dans certaines études liée à des différences caractéristiques « évidentes » entre les tortillons produits par les juvéniles et ceux produits par les adultes (Farke et al., 1979; Flach et Beukema, 1994) n'a pas pu être confirmée lors des sorties sur les différents sites de l'étude.

2.5. Estimation des densités moyennes et des abondances

Bien que les densités semblent liées à la topographie de l'estran (altitude) et à la distance à la côte comme mentionné par Farke et al. (1979), d'autres variables semblent devoir être prises en compte comme la présence de matière organique dans le sédiment ou le degré d'exposition.

Pour avoir une idée de l'erreur liée à la cartographie des données, et permettre d'extrapoler les données entre les différents points échantillonnés, il pourrait être envisagé d'utiliser la technique du krigeage (statistiques spatiales) (Li et Heap, 2008).

2.5.1. Estimation des densités moyennes et des abondances pour *Arenicola marina*

Les valeurs de densité moyenne observées sont sensiblement inférieures à celles reportée en mer de Wadden néerlandaise (12 individus. m⁻² en moyenne) pour tous les sites hormis Wimereux (Beukema, 1995).

Les faibles densités en *Arenicola marina* présentes sur les sites de Le Touquet et Fort Mahon peuvent s'expliquer par l'absence de recrutement observée sur ces sites. Celle-ci pouvant elle-même être reliée à l'absence de fonds potentiellement propices au développement des post-larves et/ou des juvéniles (fonds meubles abrités, moulières ou ceintures algales) (Farke et Berghuis, 1979a; Meadows, 2013; Reise, 1985). Il est également possible que les courants marins ne favorisent pas la dispersion vers ces sites. Il faudrait réaliser un modèle de dispersion en prenant en compte les dates de pontes, la fécondité et les courants marins et le temps pendant lequel les larves restent dans la colonne d'eau pour vérifier cette hypothèse. Dès lors, une gestion des sites d'émission des larves en amont devrait alors être mise en œuvre **si elle s'avère nécessaire**. Des études couplées de génétique des populations d'une part et de dispersion larvaire d'autre part pourraient être mises en place pour connaître leur localisation.

Sur le site de Ault Onival, certains des tortillons observés sur la moitié haute de l'estran pourraient avoir été produits par des juvéniles (diamètre inférieur à 3 mm) mais la non détermination de la taille de première maturité pour ce site ne permet pas de l'affirmer avec certitude. Néanmoins, la présence de moulières à proximité (Paute, 2015) pourrait expliquer la possibilité d'un recrutement sur ce site. De plus, l'état passablement dégradé de la moulière à Ault (Paute, 2015) pourrait également expliquer les faibles densités relevées d'arénicoles.

A Wimereux, la proximité des moulières et la présence de sédiment meuble abrité pourrait expliquer la présence de recrues, et donc les densités en adultes légèrement plus importantes. Cependant, les densités maximales en adultes relevées (de l'ordre de 7 individus.m⁻²) restent en moyenne largement inférieures à celles reportées par d'autres auteurs (de l'ordre de 80 individus.m⁻² voire plus) (Farke et al., 1979; Reise et al., 2001), tandis que celles en juvéniles sont similaires. Ceci pourrait être le reflet d'un prélèvement intense des adultes (pêche) ou de migrations des adultes vers la zone subtidale. Une telle situation où les juvéniles sont présents en nombre bien supérieur aux adultes est reportée par Reise et al. (2001) suite à un hiver particulièrement froid ayant entraîné la migration des adultes en zone subtidale et la libération d'espace pour le recrutement.

La comparaison des cohortes observées et de la taille de première maturité sexuelle (Figure 38) semble indiquer qu'à Wimereux, *A. marina* atteint la maturité sexuelle au bout de deux ans environ, ce qui est conforme aux valeurs reportées dans la littérature (Reise et al., 2001).

2.5.2. Estimation des densités moyennes et des abondances pour *Arenicola defodiens*

Les densités maximales observées pour *A. defodiens* sont assez proches d'un site à l'autre (respectivement 1,55 ; 2,85 ; 1,75 et 2,20 individus.m⁻² pour les sites de Wimereux, Le Touquet, Fort Mahon et Ault Onival). Ces densités sont comparables à celles reportées dans la littérature pour cette espèce (Pires et al., 2015) (densités inférieures à 3 individus.m⁻²).

CONCLUSION

Les travaux réalisés dans le cadre de ce stage ont permis d'obtenir les premières données en termes d'abondance, de reproduction et de cycle de vie de deux espèces d'arénicoles d'intérêts écologiques et halieutiques au sein du Parc naturel marin des estuaires picards et de la mer d'Opale.

La détermination systématique des espèces, basée sur des critères morphologiques a permis d'établir la présence des deux espèces *Arenicola marina* et *A. defodiens* sur l'ensemble des sites prospectés.

L'étude de leur période de reproduction, par observation du stade de maturité des gamètes après biopsies du liquide coelomique en microscopie optique, a permis de mettre en évidence des périodes de pontes variables en fonction des sites et décalées d'environ un mois entre *A. marina* et *A. defodiens*, avec des pontes en début voire milieu d'automne pour *A. marina* et en fin d'automne voire début d'hiver pour *A. defodiens*. L'étude des caractéristiques propres aux différents sites (ex. matière organique) devrait par la suite permettre de mettre en évidence les facteurs déterminants pour la réalisation de la ponte pour chacune des deux espèces, grâce, entre autres, à l'utilisation de la modélisation bioénergétique type « dynamic energy and mass budget model » (DEB). Des échantillonnages plus ciblés en automne 2016 basés sur les périodes calculées (ou estimées) en 2015 vont permettre d'affiner les périodes de pontes des différentes populations des deux espèces. La fermeture des sites à la pêche pendant la période de ponte pourrait alors être envisagée comme mesure de gestion de ces espèces (si un besoin de limitation de leur pêche est identifié).

L'étude des sex-ratios pour chacune des deux espèces met en évidence des dissimilarités entre les différents sites. On observe un important déséquilibre entre les mâles et les femelles pour *A. marina* sur le site de Fort Mahon (biaisé en faveur des femelles) et pour *A. defodiens* sur les sites de Le Touquet (biaisé en faveur des mâles) et Wimereux (biaisé en faveur des femelles). Des échantillonnages futurs devraient permettre d'infirmer ou de confirmer ces résultats. En cas de confirmation de déséquilibre de sex-ratio suivant le site donné, une fermeture temporaire ou la mise en place de quotas de pêche pourraient être envisagées.

La taille de première maturité sexuelle est estimée à 5,5 cm (longueur du tronc) pour *A. marina* sur le site de Wimereux. En l'absence de prélèvements de petits individus de l'espèce *A. defodiens*, sa taille de première maturité sexuelle reste inconnue, bien qu'elle se situe vraisemblablement en deçà de 10 cm (longueur du tronc). Si des différences de taille de première maturité sexuelle entre les différentes espèces et les différents sites étaient avérées, la mise en place d'une taille minimale de capture devra être spécifique et attribué par site.

Le calcul des abondances des deux espèces sur les différents sites a été effectué à partir du comptage du nombre de tortillons présents *in situ*, associé par la suite au calcul des proportions de chaque espèce (indice de capture) et à la relation entre le nombre d'individus présents et le nombre de tortillons produits (expériences *in vivo* en laboratoire). Il a permis de mettre en évidence une abondance en *A. marina* particulièrement importante sur le site de Wimereux par rapport aux autres sites, et particulièrement faible sur le site de Ault Onival, avec des valeurs intermédiaires pour les sites de Fort Mahon et Le Touquet. Pour le site de Wimereux, le calcul des abondances en adultes d'une part et en juvéniles (seulement observés sur le site de Wimereux) a été possible grâce à la détermination de la taille de première maturité sexuelle et la mise en évidence d'une relation de type puissance entre la taille des individus (longueur du tronc) et le diamètre des tortillons qu'ils produisent. Il apparaît que les juvéniles sont distribués préférentiellement en haut de plage, où leurs densités peuvent dépasser 50 individus.m⁻² et que les adultes sont plutôt présents un peu plus bas et présentent des densités sensiblement plus faibles (maximum 7 individus.m⁻²). L'analyse du nombre de cohortes révèle la

présence de deux cohortes principales d'âge 1 an et d'âge 2 ans et d'une cohorte comprenant de très faibles effectifs pour les âges 3 ans et plus, ce qui reflète une population globalement jeune sur ce site.

Pour *A. defodiens*, les abondances estimées sur les différents sites ne varient pas énormément mais le site de Wimereux présente l'abondance la plus élevée. La comparaison des valeurs d'abondance pour *A. marina* et *A. defodiens* révèle une répartition structurée des deux espèces pour le site de Wimereux, avec les individus de l'espèce *A. marina* présents en milieu et haut d'estran, et les individus de l'espèce *A. defodiens* présents en milieu et bas d'estran. Sur les autres sites, ceci n'est pas observé et les deux espèces ne sont présentes que sur la moitié basse de l'estran sans qu'aucune structure entre elles n'ait été détectée.

Dans tous les cas, les abondances devront être calculées sur plusieurs années consécutives pour évaluer la pérennité des différentes populations et la nécessité de la mise en place de mesures de gestion.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Beniab, A. A. (2014). Contribution à l'étude de la reproduction, la croissance, la pêche et le régime alimentaire d'un Sélacien, la petite roussette *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) de la façade maritime oranaise. Thèse de doctorat en sciences de l'environnement, sous la direction de Z. Boutiba, Oran, Faculté des sciences de la nature et de la vie, 197 p.
- Bensettiti F., Puissauve R., Lepareur F., Touroult J. et Maciejewski L. (2012). Evaluation de l'état de conservation des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. (Guide méthodologique No. Rapport SPN 2012-27), p. 76. Paris: Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle.
- Bentley, M. (1985). Sperm maturation response in *Arenicola marina* (L): an in vitro assay for sperm maturation factor and its partial purification. International Journal of Invertebrate Reproduction and Development 8, 139-148.
- Betteley, K. A., G. J. Watson, L. Hannah, et M. G. Bentley. (2008). Aspects of gametogenesis, oocyte morphology and maturation of the lugworm *Arenicola marina* (Annelida: Polychaeta) in relation to commercialised procedures to extend the breeding season. Aquaculture 279, 131-141.
- Beukema, J. J. (1995). Long-term effects of mechanical harvesting of lugworms *Arenicola marina* on the zoobenthic community of a tidal flat in the Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research 33, 219-227.
- Beukema, J. J. et J. De Vlas. (1979). Population parameters of the lugworm, *Arenicola marina*, living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research 13, 331-353.
- Cadée, G. C. (1976). Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research 10, 440-460.
- Cadman, P. et A. Nelson-Smith. (1993). A new species of lugworm : *Arenicola defodiens* sp. nov. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 73, 213-223.
- Cassier, P., R. Laffont, M. D. Porchet, et D. Soyez. (1997). La reproduction des invertébrés : stratégies, modalités et régulation : intérêt fondamental et appliqué. Collection Enseignement des sciences de la vie. Masson. 353p.
- De Wilde, P. A. W. J. et E. M. Berghuis. (1979). Laboratory experiments on growth of juvenile lugworms of *Arenicola marina*. Netherlands Journal of Sea Research 13, 487-502.
- Dillon, M. M. et D. I. D. Howie. (1997). Contrasting breeding periodicity of nearby populations of the lugworm, *Arenicola marina* (Annelida, Polychaeta). Invertebrate Reproduction & Development 31, 331-335.
- Donadi, S., T. van der Heide, T. Piersma, E. M. van der Zee, E. J. Weerman, J. van de Koppel, et al. (2015). Multi-scale habitat modification by coexisting ecosystem engineers drives spatial separation of macrobenthic functional groups. Oikos 124, 1502-1510.
- Eklöf, J. S., T. van der Heide, S. Donadi, E. M. van der Zee, R. O'Hara, et B. K. Eriksson. (2011). Habitat-mediated facilitation and counteracting ecosystem engineering interactively influence ecosystem responses to disturbance. Plos One 6 (8), e23229.
- Farke, H. et E. M. Berghuis. (1979a). Spawning, larval development and migration behaviour of *Arenicola marina* in the laboratory. Netherlands Journal of Sea Research 13, 512-528.
- Farke, H. et E. M. Berghuis. (1979b). Spawning, larval development and migration of *Arenicola marina* under field conditions in the western Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research 13, 529-535.
- Farke, H., P. A. W. J. de Wilde, et E. M. Berghuis. (1979). Distribution of juvenile and adult *Arenicola marina* on a tidal mud flat and the importance of nearshore areas for recruitment. Netherlands Journal of Sea Research 13, 354-361.
- Flach, E. et J. Beukema. (1994). Density governing mechanisms in populations of the lugworm *Arenicola marina* on tidal flats. Marine Ecology Progress Series 115, 139-149.
- Green, D. S., B. Boots, J. Sigwart, S. Jiang, et C. Rocha. (2016). Effects of conventional and biodegradable microplastics on a marine ecosystem engineer (*Arenicola marina*) and sediment nutrient cycling. Environmental Pollution 208, Part B, 426-434.
- Halpern, B. S., K. A. Selkoe, F. Micheli, et C. V. Kappel. (2007). Evaluating and ranking the vulnerability of global marine ecosystems to anthropogenic threats. Conservation Biology 21, 1301-1315.
- Harrison, F. (1984a). Reproductive biology of invertebrates, Vol 1, oogenesis, oviposition, and oosorption. American Scientist 72, 298-298.

- Harrison, F. (1984b). Reproductive biology of invertebrates, Vol 2, spermatogenesis and sperm function. American Scientist 72, 298-298.
- Howie, D. (1959). The spawning of *Arenicola marina* (L.) .1. the breeding season. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 38, 395-406.
- Howie, D. (1963). Experimental evidence for the humoral stimulation of ripening of the gametes and spawning in the Polychaete *Arenicola marina* (L). General and Comparative Endocrinology 3, 660-668.
- Howie, D. (1984). The reproductive biology of the lugworm, *Arenicola marina* (L). Fortschritte Der Zoologie 29, 247-263.
- Jardim, E. et P. J. Ribeiro Jr. (2007). Geostatistical assessment of sampling designs for Portuguese bottom trawl surveys. Fisheries Research 85, 239-247.
- Lefebvre, S., J. C. Marín Leal, S. Dubois, F. Orvain, J.-L. Blin, M.-P. Bataillé, et al. (2009). Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. Estuarine, Coastal and Shelf Science 82, 415-425.
- Lepareur, F. et A. Aish. (2012). Note sur l'évaluation de l'état de conservation des espèces marines d'intérêt communautaire et de leurs habitats, à l'échelle d'un site Natura 2000 en mer. Muséum d'Histoire Naturelle. Rapport SPN 2012/40, 34 p.
- Li, J. et A. D. Heap. (2008). A review of spatial interpolation methods for environmental scientists. Geoscience Australia, Record 2008/23, 137 p.
- Luttikhuizen, P. C. et R. Dekker. (2010). Pseudo-cryptic species *Arenicola defodiens* and *Arenicola marina* (Polychaeta: Arenicolidae) in Wadden Sea, North Sea and Skagerrak: Morphological and molecular variation. Journal of Sea Research 63, 17-23.
- Mayes, E. et D. Howie. (1985). Biochemical composition and sediment temperature in relation to the reproductive cycle in the lugworm *Arenicola marina*. Netherlands Journal of Sea Research 19, 111-118.
- Meadows, P. S. (2013). An introduction to marine science. Springer Science & Business Media. 285 p.
- Meijer, L. (1979). Hormonal control of oocyte maturation in *Arenicola marina* (L.) (Annelida, Polychaeta). 2. Maturation and fertilization. Development Growth & Differentiation 21, 315-329.
- Meijer, L. (1980). Hormonal control of oocyte maturation in *Arenicola marina* (L.) (Annelida, Polychaeta). 3. Involvement of Ca²⁺ and -Sh groups in meiosis reinitiation. Development Growth & Differentiation 22, 33-38.
- Moura, O. et A. C. Fernandes. (2009). Kriging density estimates for the bluemouth rockfish, *Helicolenus dactylopterus* (Scorpaenidae) off the southern Portuguese coast. Fisheries Research 95, 112-124.
- Pacey, A. et M. Bentley. (1992). An ultrastructural study of spermatogenesis and sperm morula breakdown. Helgolander Meeresuntersuchungen 46, 185-199.
- Paute, F.-E. (2015). La pêche à pied des moules et des crevettes sur le littoral du Cap Gris Nez au Tréport : effet des pratiques et suivi des ressources (Rapport de master 2). UMPC. 67 p.
- Petitgas, P. (2001). Geostatistics in fisheries survey design and stock assessment: models, variances and applications. Fish and Fisheries 2, 231-249.
- Pires, A., R. Martins, L. Magalhes, A. M. V. M. Soares, E. Figueira, V. Quintino, et al. (2015). Expansion of lugworms towards southern European habitats and their identification using combined ecological, morphological and genetic approaches. Marine Ecology Progress Series 533, 177-190.
- Pollack, H. (1979). Population dynamics, productivity and energetics of the lugworm *Arenicola marina* (annelida, Polychaeta). Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 32, 313-358.
- Rashan, L. et D. Howie. (1982). Vitellogenesis in the lugworm *Arenicola marina* (L) .1. Cytological and ultrastructural observations. International Journal of Invertebrate Reproduction 5, 221-231.
- Reise, K. (1985). Tidal flat ecology : an experimental approach to species interactions, Vol. 54. Springer Berlin. 194 p.
- Reise, K., M. Simon, et E. Herre. (2001). Density-dependent recruitment after winter disturbance on tidal flats by the lugworm *Arenicola marina*. Helgoland Marine Research 55, 161-165.
- Rolet, C., N. Spilmont, J.-M. Dewarumez, et C. Luczak. (2015). Linking macrobenthic communities structure and zonation patterns on sandy shores: Mapping tool toward management and conservation perspectives in Northern France. Continental Shelf Research 99, 12-25.

- Ruellet, T. et J.-D. Talleux. (2011). Evaluation des stocks de coques de la baie d'Authie sud en Aout 2011. Gemel Picardie. 7 p.
- Sanchez, F., N. Caill-Milly, M.-N. de Casamajor, C. Binias, et N. Bru. (2013). Campagne d'évaluation des stocks de palourdes du bassin d'Arcachon. Ifremer. 39 p.
- Schottler, U. (1989). Anaerobic metabolism in the lugworm *Arenicola marina* during low tide - the influence of developing reproductive cells. Comparative Biochemistry and Physiology a-Physiology 92, 1-7.
- Ubertini, M., S. Lefebvre, A. Gangnery, K. Grangeré, R. Le Gendre, et F. Orvain. (2012). Spatial variability of benthic-pelagic coupling in an estuary ecosystem: consequences for microphytobenthos resuspension phenomenon. PLoS ONE 7, e44155.
- Van Wesenbeeck, B. K., J. Van De Koppel, P. M. J. Herman, J. P. Bakker, et T. J. Bouma. (2007). Biomechanical warfare in ecology; negative interactions between species by habitat modification. Oikos 116, 742-750.
- Watson, G. J. et M. G. Bentley. (1997). Evidence for a coelomic maturation factor controlling oocyte maturation in the polychaete *Arenicola marina* (L). Invertebrate Reproduction & Development 31, 297-305.
- Watson, G. J., P. S. Cadman, L. A. Paterson, M. G. Bentley, et M. F. Auckland. (1998). Control of oocyte maturation, sperm activation and spawning in two lugworm species: *Arenicola marina* and *A. defodiens*. Marine Ecology Progress Series 175, 167-176.
- Watson, G. J., M. E. Williams, et M. G. Bentley. (2000). Can synchronous spawning be predicted from environmental parameters? A case study of the lugworm *Arenicola marina*. Marine Biology 136, 1003-1017.
- Wolff, W. J. et L. de Wolf. (1977). Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, the Netherlands. Estuarine and Coastal Marine Science 5, 1-24.
- Ziemski, F. et P. Scaps. (2013). *Arenicola marina* (Linnaeus, 1758). DORIS, <http://doris.ffessm.fr>