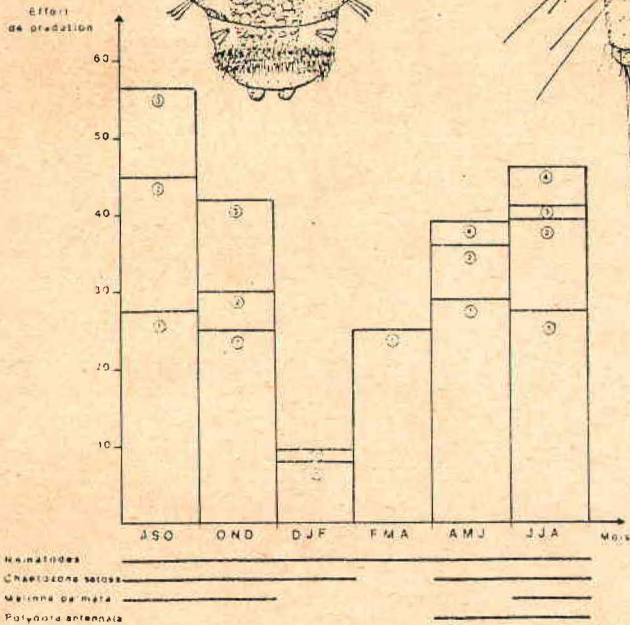
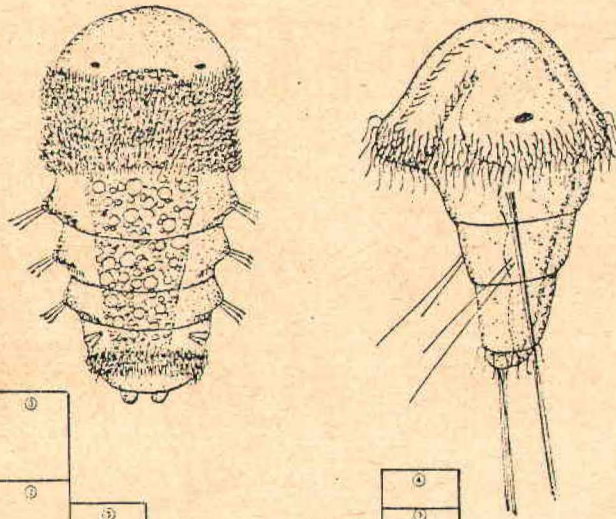


22060

F500-RIV-C

CONTRIBUTION A L'ETUDE DYNAMIQUE ET FONCTIONNELLE DES PEUPELEMENTS DE SABLES FINS DU GOLFE NORMANO-BRETON

VINCENT RIVAIN



IFREMER Bibliothèque de BREST



OEL10278

THESE

présentée à

L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

- PARIS 6 -

pour l'obtention du

DIPLOME de DOCTEUR de 3^e CYCLE

Spécialité : OCEANOGRAPHIE BIOLOGIQUE

par

VINCENT RIVAIN

Sujet de la thèse

*Contribution à l'étude dynamique et fonctionnelle
des peuplements de sables fins du golfe normano-breton*

soutenue le 3 février 1983 devant la commission composée de :

| | | |
|------------|---|-----------|
| P. BOUGIS | Professeur à l'Université de Paris VI Directeur de la station zoologique de Villefranche sur mer | Président |
| C. LEVI | Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle Directeur du laboratoire de Dinard | Examineur |
| L. LAUBIER | Directeur de programmation et de coordi- nation scientifique du C.N.E.X.O. Correspondant de l'Académie des Sciences | Examineur |
| L. CABIOCH | Maître de Recherche au C.N.R.S. Station biologique de Roscoff | Examineur |
| C. RETIERE | Maître de Conférence au M.N.H.N. Sous-directeur du laboratoire de Dinard | Examineur |
| T. PEARSON | Chercheur au laboratoire de Dunstaffnage à Oban en Ecosse | Invité |

Ce travail a été réalisé au Laboratoire Maritime du Museum National d'Histoire Naturelle (M.N.H.N.) avec le concours financier du Centre National pour l'Exploitation des Océans (C.N.E.X.O.). Il s'intègre dans le programme du Groupe de Recherches Coordonnées en Manche (G.R.E.C.O.) du C.N.R.S..

S O M M A I R E

| | |
|---|----|
| INTRODUCTION..... | 1 |
| | |
| CHAPITRE I : CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DU PEUPEMENT DES SABLES FINS A MOYENS PROPRES A <i>Donax variegatus</i> - <i>Armandia polyophtalma</i> DE LA BAIE DU MONT SAINT-MICHEL. | |
| | |
| 1) <u>ETUDE SYNECOLOGIQUE</u> | 5 |
| 1.1) INTRODUCTION..... | 5 |
| 1.2) EVOLUTION DU PEUPEMENT "TYPE" A <i>Donax variegatus</i> - <i>Armandia</i> <i>polyophtalma</i> EN FONCTION DE LA TEXTURE SEDIMENTAIRE | 5 |
| 1.3) DYNAMIQUE DU FACIES OLIGOSPECIFIQUE DES SABLES FINS PROPRES..... | 11 |
| 1.4) CONCLUSION | 14 |
| | |
| 2) <u>ETUDE DE LA POPULATION D'<i>Armandia polyophtalma</i></u> | 16 |
| 2.1) INTRODUCTION | 16 |
| 2.2) VALIDITE DE L'ESPECE <i>Armandia polyophtalma</i> | 17 |
| 2.3) REPARTITION GEOGRAPHIQUE..... | 19 |
| 2.3.1) Echelle mondiale | 19 |
| 2.3.2) Echelle locale | 19 |
| 2.4) STRATEGIE DE REPRODUCTION..... | 20 |
| 2.4.1) Sex-ratio..... | 20 |
| 2.4.2) Evolutions ovocytaire et spermatique | 20 |
| 2.4.3) Epitoque et essaimage..... | 23 |
| 2.4.4) Développement larvaire | 25 |
| 1. Introduction | 25 |
| 2. Méthodes | 25 |
| 3. Résultats | 27 |
| 4. Comparaison avec le développement larvaire de <i>Armandia</i> ... <i>cirrosa</i> | 32 |
| 5. Discussion | 36 |

| | |
|-----------------------------------|----|
| 2.5) STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE..... | 37 |
| 2.6) CROISSANCE..... | 39 |
| 2.7) DISCUSSION..... | 40 |
| 2.8) CONCLUSION..... | 41 |

CHAPITRE II : CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DU SOUS-FACIES "TYPE" DES
SABLES FINS VASEUX A *Melinna palmata* DE LA RANCE MARITIME.

| | |
|--|----|
| 1) <u>PRESENTATION GENERALE DU BASSIN MARITIME ET DE L'ESTUAIRE DE LA RANCE.....</u> | 45 |
| 1.1) CARACTERES PHYSIQUES..... | 45 |
| 1.2) DESCRIPTION BIONOMIQUE..... | 47 |
| 2) <u>LE SOUS-FACIES "TYPE" A <i>Melinna palmata</i>.....</u> | 49 |
| 2.1) INTRODUCTION..... | 49 |
| 2.2) PRESENTATION DE LA STATION | |
| 2.3.1) Caractères hydrologiques et hydrodynamiques..... | 51 |
| 2.3.2) Caractères édaphiques..... | 55 |
| 2.3.3) Caractères biotiques..... | 56 |
| 3) <u>ETUDE DE LA POPULATION DE <i>Hyalinoecia bilineata</i>.....</u> | 59 |
| 3.1) INTRODUCTION..... | 59 |
| 3.2) NOMENCLATURE SYSTEMATIQUE..... | 60 |
| 3.3) DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE DE L'ESPECE..... | 63 |
| 3.3.1) Echelle mondiale..... | 63 |
| 3.3.2) Echelle régionale et locale..... | 65 |
| 3.3.3) Microdistribution..... | 65 |
| 3.4) REPRODUCTION..... | 66 |
| 3.4.1) Evolution ovocytaire..... | 66 |
| 3.4.1.1) Evolution de la taille des ovocytes..... | 66 |
| 3.4.1.2) Evolution du nombre des ovocytes..... | 69 |

| | | |
|----------|--|-----|
| 3.4.2) | Evolution spermatique | 73 |
| 3.4.3) | Sex- ratio | 73 |
| 3.4.4) | Développement larvaire | 74 |
| 3.4.4.1) | Méthode | 74 |
| 3.4.4.1) | Résultats | 75 |
| 3.4.4.1) | Discussion | 83 |
| 3.5) | CONSTRUCTION DU TUBE ET COMPORTEMENT DE L'ADULTE..... | 84 |
| 3.6) | EVOLUTION DE LA DENSITE DE LA POPULATION | 85 |
| 3.7) | STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE | 87 |
| 3.7.1) | Choix d'un critère de taille | 87 |
| 3.7.2) | Structure de la population..... | 88 |
| 3.7.3) | Croissance des juyéniles | 89 |
| 3.8) | DISCUSSION | 91 |
| 3.9) | CONCLUSION | 93 |
| 4) | <u>ACTION DE PREDATION DE <i>Hyalinoecia bilineata</i></u> | 95 |
| 4.1) | INTRODUCTION | 95 |
| 4.2) | CONDITIONS DE L'EXPERIENCE | 98 |
| 4.2.1) | Caractéristiques des collecteurs..... | 98 |
| 4.2.2) | Caractéristiques des sédiments..... | 99 |
| 4.2.2.1) | Traitements..... | 99 |
| 4.2.2.2) | Granulométrie..... | 100 |
| 4.2.3) | Disposition sur le fond | 101 |
| 4.2.4) | Déroulement des expériences | 102 |
| 4.2.5) | Traitement des "collecteurs" et exploitation statistique | 104 |
| 4.2.5.1) | Traitement des collecteurs | 104 |
| 4.2.5.2) | Exploitation statistique | 105 |
| 4.2.6) | Influence du système expérimental..... | 106 |
| 4.3) | RESULTATS | 107 |
| 4.3.1) | Suivi mensuel de la colonisation | 108 |
| 4.3.1.1) | Notion d'espèce principale | 108 |
| 4.3.1.2) | Périodes de recrutement des espèces principales | 111 |
| 4.3.2) | Analyse de la prédation | 113 |
| 4.3.2.1) | Signification statistique des données quantitatives..... | 113 |
| 4.3.2.1) | Effort de prédation | 116 |
| 4.3.2.3) | Effort de prédation et vitesse de régénération | 119 |

| | |
|---|-----|
| 4.4) DISCUSSION | 121 |
| 4.5) CONCLUSION | 123 |
| 5) <u>DISCUSSION</u> | 125 |
| CONCLUSION GENERALE | 129 |
| ANNEXES | 131 |
| 1 - LA BENNE SUCEUSE AUTONOME | 133 |
| 2 - LE COURANTOMETRE "BRAYSTOKE 5" | 135 |
| 3 - LA CUVE A DENOMBREMENT | 135 |
| 3.1) Principe | 135 |
| 3.2) Méthode | 136 |
| 4 - RECOLTE DES JEUNES STADES BENTHIQUES EN PLONGEE | 138 |
| 5 - PRELEVEMENT DES ADULTES PAR CAROTTAGE | 138 |
| 6 - GRANULOMETRIE | 141 |
| 7 - TABLEAUX FAUNISTIQUES | 142 |
| BIBLIOGRAPHIE | 151 |

I N T R O D U C T I O N

- L'évaluation du rôle des facteurs écologiques dans l'établissement et le maintien des populations est indispensable à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes. On distingue couramment les paramètres physico-chimiques regroupés sous le terme "abiotiques", de ceux "directement liés aux activités diverses des êtres vivants constitutifs du peuplement" appelés "biotiques" (PERES, 1976). Or, si certaines communautés sont soumises à l'action équilibrée de ces deux catégories de facteurs, d'autres sont dominées par l'une d'entre elles.

Dans le golfe normano-breton, les effets globaux des facteurs abiotiques ont été largement décrits par RETIERE (1979) qui a conclu au rôle primordial joué par l'édaphisme et plus particulièrement la texture du sédiment dans la composition de la plupart des peuplements benthiques. Il différencie plusieurs groupements faunistiques liés respectivement aux cailloutis, aux sédiments grossiers sablo-graveleux, aux sables moyens et fins propres et aux sédiments fins plus ou moins envasés. Au sein même des sédiments les plus fins, deux unités cénotiques sont soumises à des conditions hydrodynamiques nettement tranchées :

- le "peuplement des sables fins à moyens propres à *Donax variegatus* - *Armandia polyophthalma*" exposé à l'action de la houle et aux forts courants de marée le long de la péninsule du Cotentin;

- le "faciès des sables fins envasés à *Melinna palmata*" du bassin de la Rance protégé de la houle par le barrage.

Au sein de la première séquence bio-sédimentaire, les facteurs édaphiques et notamment la granulométrie, "considérée en tant que dénominateur commun des actions subies par le substrat", sont très instables

(GLEMAREC, 1969); cette instabilité intervient certainement dans la dynamique des populations qui s'y installent. L'étude quantitative menée sur le peuplement des sables fins de Granville a pour objet de préciser les conséquences des variations de la texture sédimentaire sur sa composition qualitative et la hiérarchie des espèces. Outre le suivi de sa dynamique annuelle, les caractéristiques biologiques essentielles de *Armandia polyophthalma*, annélide "leader" de la communauté, ont été analysés.

Par contre, au sein du faciès des sables fins envasés à *Melinna palmata* de la Rance maritime, les paramètres édaphiques semblent bien stabilisés. L'évolution à long terme des populations principales serait surtout la résultante d'interactions spécifiques; en particulier les rapports trophiques pourraient occuper une place importante dans le fonctionnement de la communauté. L'étude d'une population annélidienne dominante, *Hyalinoecia bilineata*, et l'évaluation de son activité de prédation vis-à-vis des jeunes stades des autres espèces du peuplement ont donc été entreprises.

C H A P I T R E I

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DU PEUPEMENT DES SABLES FINS
A MOYENS PROPRES A *Donax variegatus* - *Armandia polyophthalma*
DE LA BAIE DU MONT SAINT-MICHEL

1) ETUDE SYNECOLOGIQUE

1.1) INTRODUCTION

Le peuplement des sables fins à moyens propres à *Donax variegatus* - *Armandia polyophtalma* est assez étendu dans le golfe normano-breton; il occupe, une bande, large de plusieurs kilomètres, parallèle à la côte Ouest du Cotentin et prolonge, au dessous du zéro des cartes marines, les estrans de mode Battu (figure 1).

RETIERE y distingue deux sous-unités cénotiques : la "forme type" caractérisée par son appauvrissement faunistique et le faciès de transition qui assure progressivement le passage vers les sables fins gris de bas de plage (1979). Le peuplement "type" à *Donax variegatus* - *Armandia polyophtalma* que nous nous sommes proposé d'étudier, s'étend entre Granville et la pointe du Champeaux et couvre au Nord les bancs de la Catheue. Le faciès de transition à *Nassarius reticulatus* - *Armandia polyophtalma* s'étire vers le Nord depuis Granville jusqu'au Hâvre de Bréhal.

A l'intérieur même de la première unité de classification des variations sensibles de la texture sédimentaire viennent nuancer sa composition cénotique; c'est principalement dans le secteur de Granville que nous nous sommes efforcé de quantifier cette modification.

1.2) EVOLUTION DU PEUPLEMENT "TYPE" A *Donax variegatus* - *Armandia polyophtalma*, EN FONCTION DE LA TEXTURE SEDIMENTAIRE

Le long d'un transect orienté Est-Ouest à partir de Granville nous avons sélectionné quatre stations (figure 2); à chacune d'elles nous avons prélevé dix échantillons à l'aide d'une Benne Smith Mac Intyre.

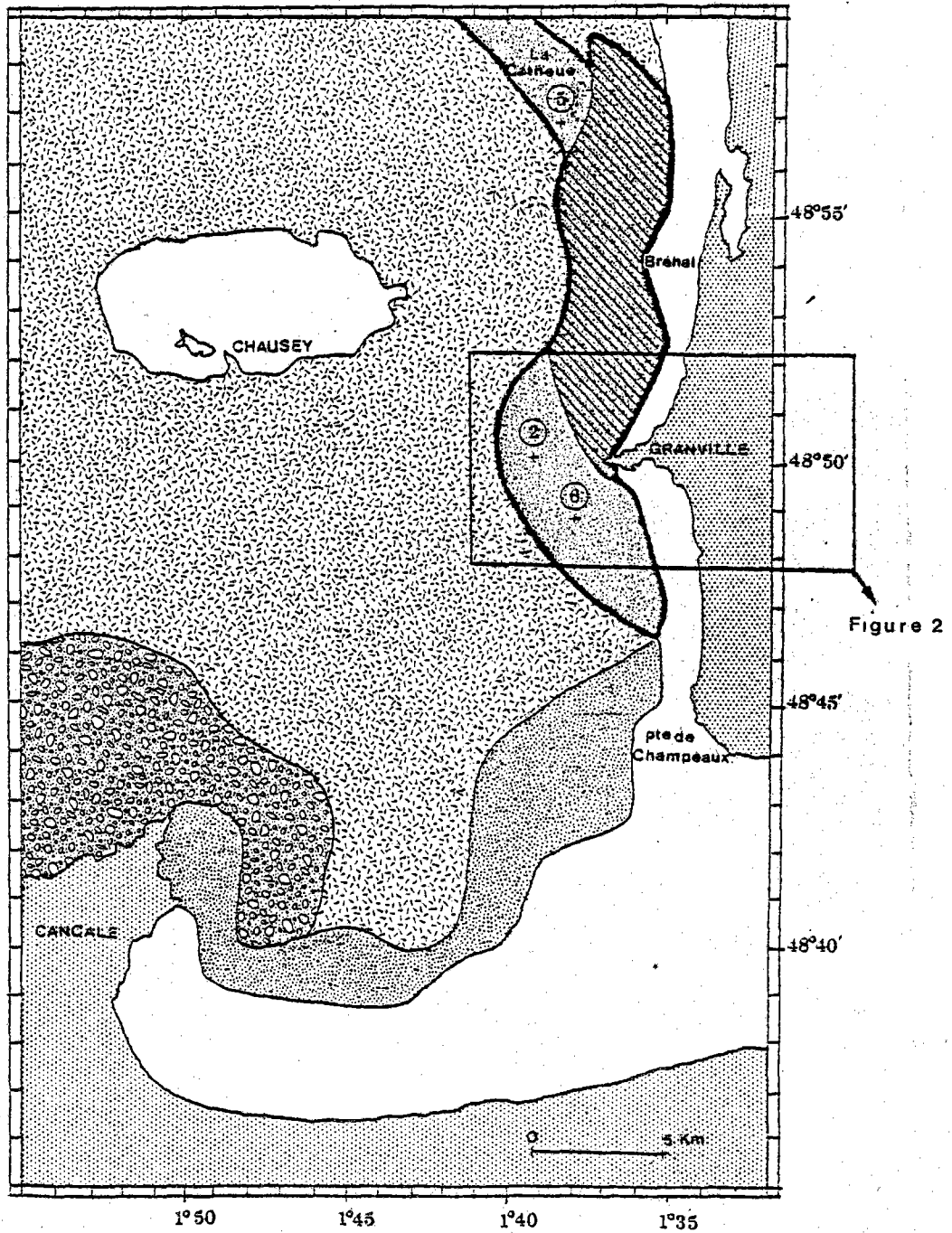








Figure 1 : carte des peuplements benthiques (d'après RETIERE, 1979) et localisation des stations d'échantillonnage.

-  - Peuplement des cailloutis à épibiose sessile
-  - Peuplement des sédiments grossiers sablo-graveleux
-  - Faciès des sédiments hétérogènes emvasés sous eaux turbides
-  - Peuplement des sables fins à moyens propres
-  - Peuplement "type" à *Donax variegatus* - *Armandia polyopthalma*
-  - Faciès de transition à *Nassarius reticulatus*

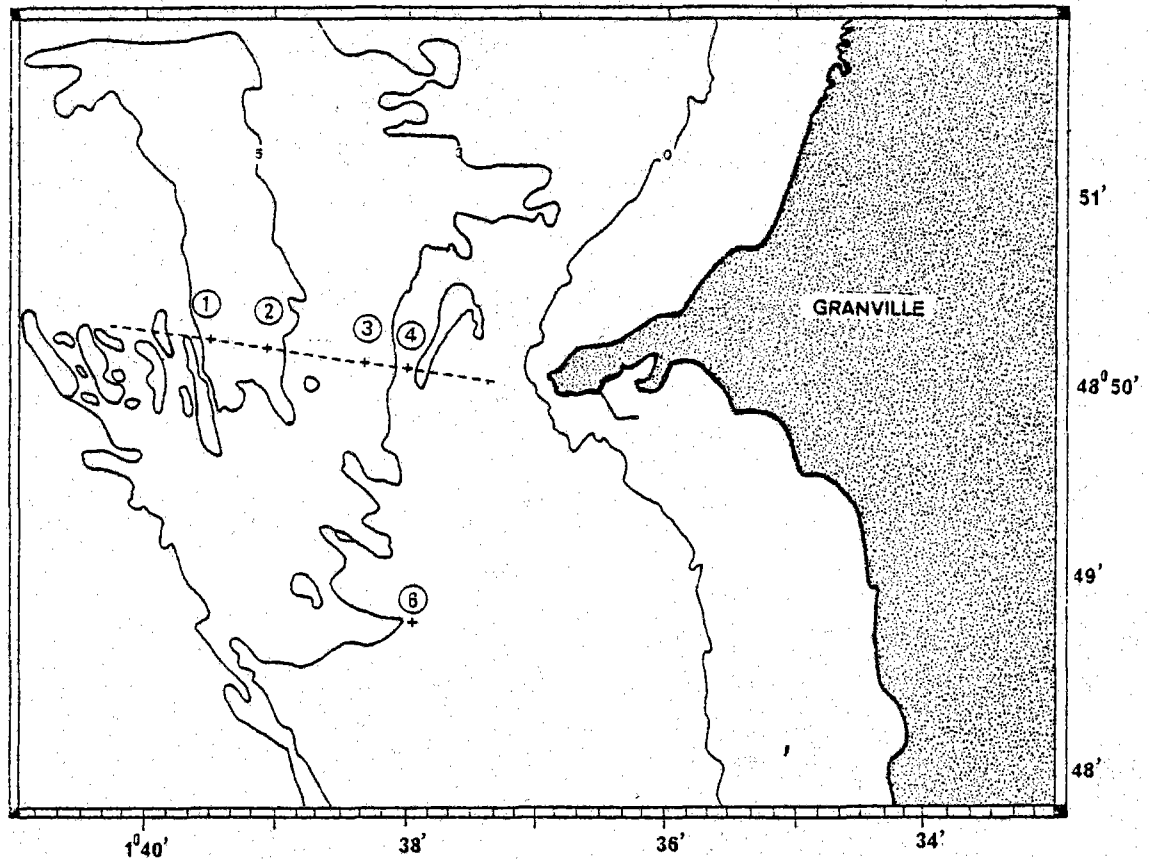


Figure 2 : localisation des stations d'échantillonnage devant Granville

De part et d'autre de ce transect, parallèlement à la côte, nous avons choisi deux autres stations. A chacune d'elles les prélèvements ont été effectués au moyen d'une benne suceuse autonome (figure 1, stations 5, 2 et 6); l'utilisation de cet engin permet la récolte des individus profondément enfouis dans le sédiment (cf. annexe 1).

L'analyse granulométrique* des échantillons recueillis à chaque station révèle des différences de texture. Les résultats sont exprimés sous forme de polygone de distribution de fréquence (figure 3, A).

Nous avons ordonné les stations en fonction de leur teneur décroissante en sables fins (S_3); nous distinguons :

*La classification granulométrique adoptée est celle définie par LARSONNEUR (1977); elle est exposée en annexe.

- les sables fins biogènes roux : 85% et 83% de sables fins aux stations 2 et 6 et 47% de sables fins à la station 1;
- les sables fins gris à dominante terrigène : 46% de sables fins à la station 4;
- les sables moyens gris (S_4): 19% de sables fins à la station 3;
- les sables moyens biogènes roux : 17% de sables fins à la station 5.

Le long de ce gradient édaphique, la richesse spécifique et l'abondance du peuplement augmentent globalement (tableau 1).

| Stations | 2 | 6 | 1 | 4 | 3 | 5 |
|---------------------------------|-----|-----|------|------|------|------|
| Richesse spécifique | 26 | 26 | 40 | 57 | 43 | 30 |
| Abondance (par m ²) | 251 | 886 | 1084 | 1128 | 2106 | 2491 |

Tableau 1 : richesse spécifique et abondance en fonction du gradient édaphique

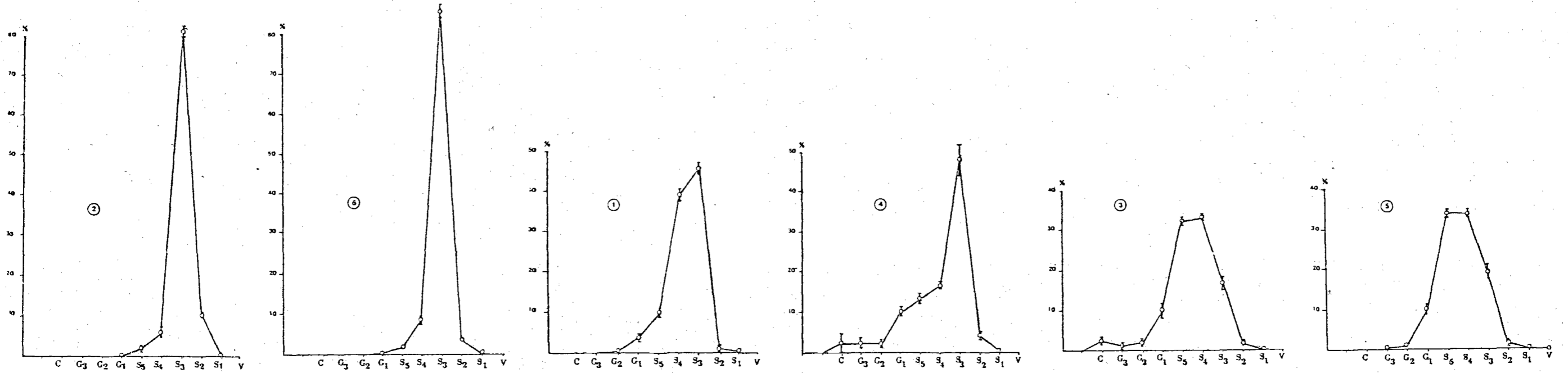
Dans un peuplement analogue situé près du littoral belge VANOSMAEL et al. (1982) notent que "le nombre d'espèces et la densité de la macrofaune augmentent avec la taille des particules".

Les spectres de densité des espèces correspondant à un nombre au moins égal ou supérieur à cinq individus par mètre carré, classées en fonction de leurs rangs pour chaque série de prélèvements, illustrent bien ce phénomène (figure 3, B). On s'aperçoit ainsi que dès la station 1, où les sables moyens (S_4), constituent seulement 38% des sédiments, le nombre d'espèces et les densités sont plus de deux fois supérieurs à ceux des stations 2 et 6.

En outre cette expression graphique permet de différencier à l'intérieur même du peuplement trois principaux types de distribution :

- les espèces sont présentes dans tous les relevés. Parmi celles-ci *Armandia polyophthalma* et *Nephtys cirrosa* se retrouvent pratiquement avec le même niveau d'abondance; les deux autres, *Spisula* sp. et surtout *Astarte triangularis* voient leur densité augmenter avec la taille des particules.

A



B

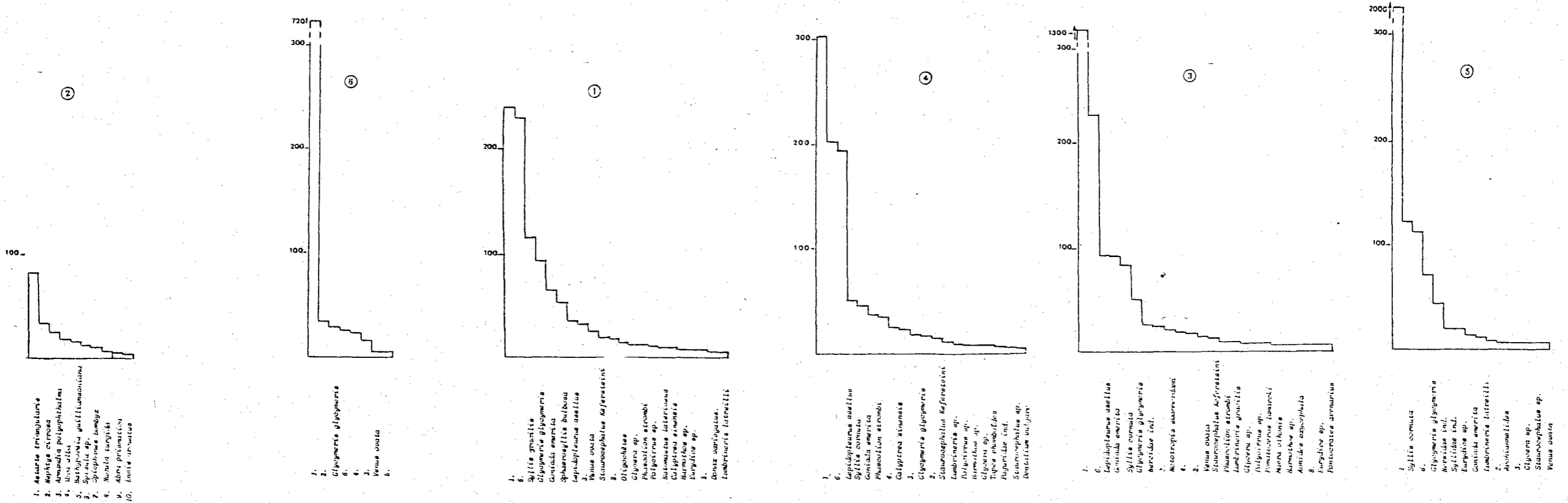


Fig. n° 3 : A - Polygones de distribution de fréquence pondérale des sédiments ordonnés en fonction de leur teneur décroissante en sables fins;
 B - Spectres de densité des espèces principales pour chaque série de prélèvements.

La plus forte densité de la population de *Glycymeris glycymeris* dans les sables roux (stations 1 et 5) traduirait la sensibilité de cette espèce à la mobilité des sédiments.

- les espèces ne sont présentes que dans les sédiments les plus fins (station 2 et 6). Ce sont : *Bathyporeia Guilliansoniana*, *Spiophanes bombyx*, *Abra prismatica* et *Ensis arcuatus*. Il convient d'ajouter *Clymenella cincta* et *Gymnammodytes semisquamatus* dont les densités sont sous estimées par notre technique d'échantillonnage,

- les espèces ne sont fortement représentées que dans les sables les plus grossiers; tel est le cas de *Syllis gracilis*, *Syllis cornuta*, *Sphaerosyllis bulbosa*, *Goniada emerita*, *Glycera* sp., *Staurocephalus Kefersteini* et *Polycirrus* sp. avec en plus des représentants de l'épi-faune des petits substrats durs comme *Lepidopleurus asellus* et *Calyptrea sinensis*.

Il ressort très clairement de cette première analyse qu'à l'intérieur même du peuplement des sables fins à moyens propres des variations sensibles de la texture sédimentaire viennent nuancer sa composition cénotique. Des degrés de sensibilité différents aboutissent alors à l'individualisation de sous-ensembles faunistiques qui deviennent oligosécificiques dans les sables fins; nous pouvons en effet séparer:

- un contingent d'espèces intrusives des sables moyens et grossiers connues pour leur valence écologique assez large,

- un petit groupe d'espèces sténotopes vivant exclusivement dans les sables fins.

Par son caractère paucispécifique ce deuxième sous-ensemble mérite une attention particulière; nous avons donc choisi d'en suivre la dynamique sur un cycle annuel.

1.3) DYNAMIQUE DU FACIES OLIGOSPECIFIQUE DES SABLES FINS PROPRES

Nous avons engagé dès le mois de juillet 1980 un "suivi" mensuel de ce peuplement à la station 2. Nous nous sommes efforcé de récolter à chaque

sortie 15 prélèvements à l'aide de la benne Smith Mc Intyre afin d'estimer au mieux la densité des espèces surdispersées* (figure 4).

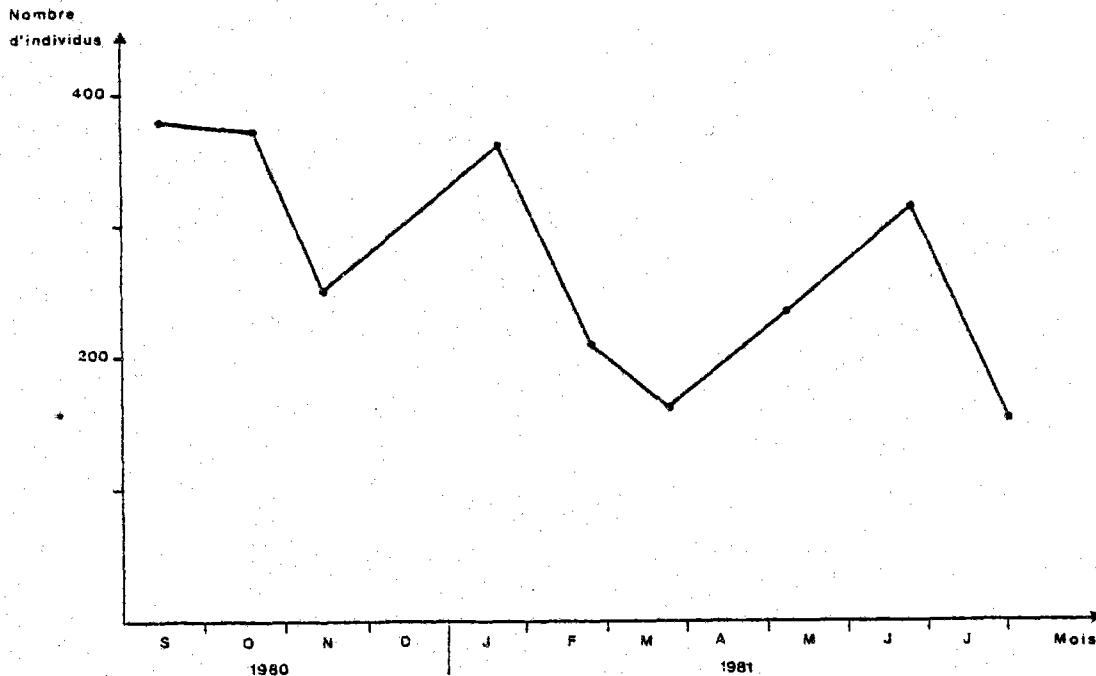


Figure 4 : évolution de la densité globale du peuplement sur un cycle annuel.

La densité globale du peuplement est faible et son évolution générale reflète les fluctuations d'abondances de très peu d'espèces.

Afin de sélectionner au mieux les composantes stables du peuplement nous avons pris en compte les seules espèces dont le niveau de constance est égal ou supérieur à 90% durant toute la période d'observation (tableau 2).

* Des tableaux faunistiques, donnant le nombre d'individus recueillis par mètre carré de sédiment, sont dressés en annexe.

| | 15 Sept. | 21 Oct. | 13 Nov. | 27 Janv. | 26 Févr. | 26 Mars | 13 Mai | 26 Juin | 28 Juil. |
|------------------------------------|----------|---------|---------|----------|----------|---------|--------|---------|----------|
| <i>Nephtys cirrosa</i> | 60 | 74 | 72 | 65 | 58 | 51 | 34 | 23 | 32 |
| <i>Glycera</i> sp. | 1 | 5 | 1 | 6 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 |
| <i>Spiophanes bombyx</i> | 13 | 74 | 10 | 47 | 11 | 10 | 10 | 10 | 7 |
| <i>Armandia polyophtalma</i> | 33 | 49 | 40 | 29 | 35 | 41 | 25 | 32 | 21 |
| <i>Travisia forbesi</i> | 4 | 4 | 10 | 4 | 7 | 1 | 2 | 4 | 3 |
| <i>Notomastus latericeus</i> | 1 | 6 | 1 | 7 | 3 | 1 | 1 | 3 | 2 |
| <i>Glycymeris glycymeris</i> | 7 | 1 | 1 | 6 | 2 | 3 | 2 | 3 | 2 |
| <i>Astarte triangularis</i> | 84 | 26 | 13 | 78 | 28 | 34 | 83 | 125 | 18 |
| <i>Venus ovata</i> | 2 | 4 | | 4 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 |
| <i>Spisula ovalis</i> | 27 | 3 | 2 | 3 | 3 | | 11 | 45 | 10 |
| <i>Abra alba</i> | 1 | 1 | | 9 | 6 | 8 | 18 | 5 | 9 |
| <i>Abra prismatica</i> | 15 | 11 | 2 | 6 | 5 | 4 | 4 | 12 | 9 |
| <i>Mysidacés ind.</i> | 28 | 28 | 12 | 2 | 1 | 2 | | 9 | 1 |
| <i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> | 46 | 40 | 28 | 50 | 24 | 1 | 17 | 3 | 2 |

Tableau 2 : évolution de la densité des espèces dont le niveau de constance est supérieur ou égal à 90%.

De cette liste nous pouvons extraire les espèces qui ne sont pas affines des sables fins propres; c'est-à-dire:

- celles dont les populations sont mieux développées dans les biotopes proches et aux caractères édaphiques voisins comme *Astarte triangularis*, *Glycymeris glycymeris* d'une part et *Travisia forbesi* d'autre part dont les effectifs sont beaucoup plus élevés respectivement dans les sables plus grossiers et les formations dunaires infralittorales exondables; les espèces *Spisula* sp., *Venus ovata*, *Glycera* sp. et *Notomastus latericeus* qui ne sont représentées que par des juvéniles entrent aussi dans cette catégorie;

- celle qui se rencontre indifféremment avec la même abondance dans un autre biotope : c'est le cas de *Spiophanes bombyx* bien représenté dans les sables fins légèrement envasés de la Rance;

- celle dont la présence est surtout liée à la turbidité des eaux sus-jacentes : *Abra alba*;

Il résulte que seules quatre composantes de ce peuplement oligospécifique sont plus spécialement affines des sables fins mobiles; ce sont par ordre de densité moyenne annuelle décroissante :

- *Nephtys cirrosa*..... 52/m²
- *Armandia polyophtalma*..... 34/m²
- *Bathyporeia guilliamsoniana*..... 23/m²
- *Abra prismatica* 8/m²

Les populations de *Bathyporeia guilliamsoniana* et *Abra prismatica* sont quasiment exclusives de ces sables fins propres tandis que celles de *Nephtys cirrosa* et *Armandia polyophtalma*, bien que moins strictement affines, y atteignent leur niveau optimal de développement.

Au terme de cette analyse il apparait donc que ces quatre espèces sont certainement les plus sensibles à de légères modifications de texture et de stabilité sédimentaires. Il est vraisemblable que la dynamique de leur population en soit dépendante.

1.4) CONCLUSION

A l'intérieur même du peuplement "type" des sables fins à moyens propres à *Donax variegatus* - *Armandia polyophtalma*, deux sous-ensembles faunistiques s'individualisent nettement en fonction de la texture des sédiments :

- un petit groupe d'espèces sténotopes vivant exclusivement dans les sables fins,
- un contingent d'espèces des sables moyens et grossiers.

Le suivi de la dynamique du sous-ensemble oligo-spécifique des sables fins montre clairement l'instabilité de la majorité des populations qui sont présentes :

- certaines ne figurent qu'à l'état juvénile (*Spisula* sp., *Venus ovata*, *Glycera* sp., et *Notomatus latericeus*).
- d'autres se rencontrent à l'état adulte mais avec un niveau de densité bien plus faible que dans des biotopes voisins (*Travisia forbesi*, *Glycymeris glycymeris* et *Astarte triangularis*).

Seules quatre espèces se révèlent plus spécialement affines des sables fins (*Nephtys cirrosa*, *Armandia polyophtalma*, *Bathyporeia guilliamsonia* et *Abra prismatica*).

L'approche fonctionnelle d'un tel système passe nécessairement par l'étude de la biologie des populations principales; nous avons entrepris celle d'*Armandia polyophthalma*.

2) BIOLOGIE DE LA POPULATION D' *Armandia polyophtalma*

2.1) INTRODUCTION

Les annélides polychètes sédentaires de la famille des Ophelidae sont, dans leur ensemble, bien adaptés à la vie dans les sables dunaires intertidaux et subtidaux. Hormis *Travisia forbesii*, elles sont en général très mobiles et toutes psammivores. Toutefois leurs exigences ou tolérances écologiques sont différentes, les espèces présentant ainsi des schémas de distribution particuliers. Dans la région de Roscoff CHASSE et PICARD (1968) montrent qu'en zone intertidale, les sables occupés par *Ophelia rathkei* sont intermédiaires entre "les sables à *O. bicornis* des niveaux supérieurs et ceux à *Travisia forbesii* et *O. neglecta* des niveaux inférieurs".

Le cycle biologique des Ophelidae communes des côtes de France est maintenant bien connu : ceux de *Ophelia bicornis* (SAVIGNY), *Travisia forbesii* (JOHNSTON) *Polyophtalmus pictus* (DUJARDIN) et *Armandia cirrosa* (FILIPPI) ont été décrits respectivement par WILSON (1948) puis CAZAUX (1970), RETIERE (1971), GUERIN (1971 et 1973). Cependant, les études démographiques et les données concernant la croissance et la production restent rares; seul RETIERE (1972 et com. pers.), à notre connaissance a analysé la structure d'une population de *Travisia forbesii* de la région de Dinard.

La population d'*Armandia polyophtalma*, "leader" du peuplement des sables fins propres du golfe normano-breton, occupe actuellement le deuxième rang d'abondance. Nous avons entrepris, dès le mois de juillet 1981, l'étude de sa biologie.

Après avoir discuté la validité de l'espèce *Armandia polyophtalma* et répertorié sa répartition géographique, nous exposerons la stratégie de reproduction de cette espèce puis nous détaillerons la structure de sa population avant d'essayer de quantifier sa croissance.

2.2) VALIDITE DE L'ESPECE *Armandia polyophthalma* (KUKENTHAL)

L'espèce *Armandia polyophthalma* fut décrite pour la première fois par KUKENTHAL en 1887 à partir d'individus récoltés dans le golfe de Naples. Quelques années auparavant FILIPPI (1861) avait défini une autre espèce très semblable *Armandia cirrhosa* (ou *cirrosa*) qu'il avait également recueillie en Méditerranée, à Trieste.

FAUVEL (1925) et HARTMAN (1959) pensent que l'*Armandia cirrosa* de FILIPPI "n'est peut-être qu'une forme jeune de *Armandia polyophthalma*" puisque la distinction entre les deux espèces repose seulement sur le nombre de segments sétigères qui est égal à 26-27 pour *Armandia cirrosa* et 33 pour *Armandia polyophthalma* (FAUVEL, 1925).

GUERIN (1973) ayant observé le cycle de développement "in vitro" de *Armandia cirrosa* et récolté "in natura", dans des collecteurs, quelques individus de la même espèce (GUERIN et MASSE, 1969, 1971) constate que le nombre de sétigères ne dépasse jamais 27.

Les travaux de bionomie benthique de BELLAN (1964) et PERES et PICARD (1964) en Méditerranée, montrent qu'en plus de ces différences morphologiques il existe entre ces deux espèces des distinctions écologiques : *Armandia cirrosa* se rencontre dans les zones de dessalure alors qu'*Armandia polyophthalma* est caractéristique des sédiments grossiers sous l'influence des courants de fond.

Afin d'attester la validité de ces deux espèces, nous avons acquis sur l'espèce *Armandia polyophthalma* des données complémentaires de celles de GUERIN.

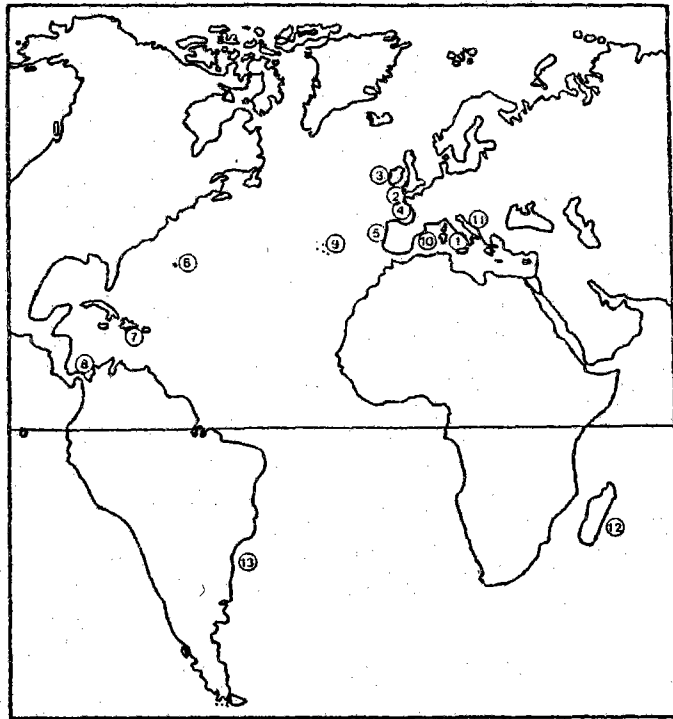


Figure 5: principales signalisations mondiales de *Armandia polyophtalma* par KUKENTHAL (1887) n° 1, SAINT-JOSEPH (1894) puis CABIOCH (1968) et RETIERE (1979) n° 2, SOUTHERN (1914) n° 3, FAUVEL (1925) n° 4, MARQUES (1942) n° 5, HARTMAN (1944) n° 6, 7 et 8, CHAPMAN et DALES (1954) n° 9, PERES et PICARD (1964) n° 10, BELLAN (1969) n° 11, THOMASSIN (1969) n° 12, NONATO et LUNA (1970) n° 13.

2.3) REPARTITION GEOGRAPHIQUE

2.3.1) Echelle mondiale

Les références relatives à la distribution de l'espèce *Armandia polyophthalma* sont peu nombreuses*; elles traduisent une aire de répartition assez vaste (figure 5).

L'espèce semble vivre essentiellement sur les marges continentales de l'océan Atlantique et de la mer Méditerranée; elle est signalée une seule fois dans l'océan Indien à Madagascar par THOMASSIN (1969).

Elle est cependant totalement absente des régions froides boréales et australes.

D'après les données dont nous disposons il semble que sa distribution bathymétrique soit limitée à la zone infralittorale subtidale.

6.3.2) Echelle locale

Comme nous l'avons exposé dans le chapitre précédent l'espèce est affine des sables fins à moyens propres; elle suit ainsi la distribution locale de ces sédiments dans le golfe normano-breton, le long de la péninsule du Cotentin (figure 1).

Sa densité est en moyenne plus élevée dans les sables fins roux que dans les sables fins et moyens à fraction grossière importante (23 individus par m² contre 18 au mois de mai). Elle est à sa limite de distribution dans les sédiments qui assurent la transition avec les sables gris de "bas de plage". Par contre elle est totalement absente des sables fins compacts contaminés par les pélites, du bas de la plage de Granville. BELLAN (1964),

* Nous remercions vivement le Professeur AMOUREUX de nous avoir facilité l'accès aux nombreux travaux rassemblés dans sa bibliothèque à Angers.

signale une affinité légèrement différente en Méditerranée et qualifie l'espèce de caractéristique des "sables grossiers et fins graviers sous l'influence des courants de fond".

2.4) STRATEGIE DE REPRODUCTION

La définition d'une stratégie de reproduction s'appuie sur un certain nombre de paramètres biologiques parmi lesquels nous avons retenu le sex-ratio, la ponte et le développement larvaire.

2.4.1) Sex-ratio

Nous verrons ultérieurement que la population de Granville est composée de plusieurs classes d'âge; au sein de la deuxième génération les gamètes peuvent être différenciés avec certitude en novembre chez les femelles et en mars chez les mâles; dans la première génération la différenciation est plus tardive et se situe respectivement en janvier et en mai pour les femelles et les mâles.

Juste avant la reproduction, en fin juin, plus de 88% des individus de la population contiennent des produits génitaux; le sex-ratio est alors déséquilibré et est de deux mâles pour une femelle. A la fin du mois de juillet la quasi-totalité des individus de la deuxième génération a disparu et les juvéniles porteurs de gamètes (36%) sont en grande majorité des mâles (72 %); le potentiel reproducteur de la population est dès lors fortement réduit. En septembre les individus ne possèdent plus de gamète libre dans le coelome.

2.4.2) Ponte

Pour connaître la période approximative d'émission des produits génitaux nous avons suivi les évolutions ovocytaire et spermatique d'individus des deux premières générations.

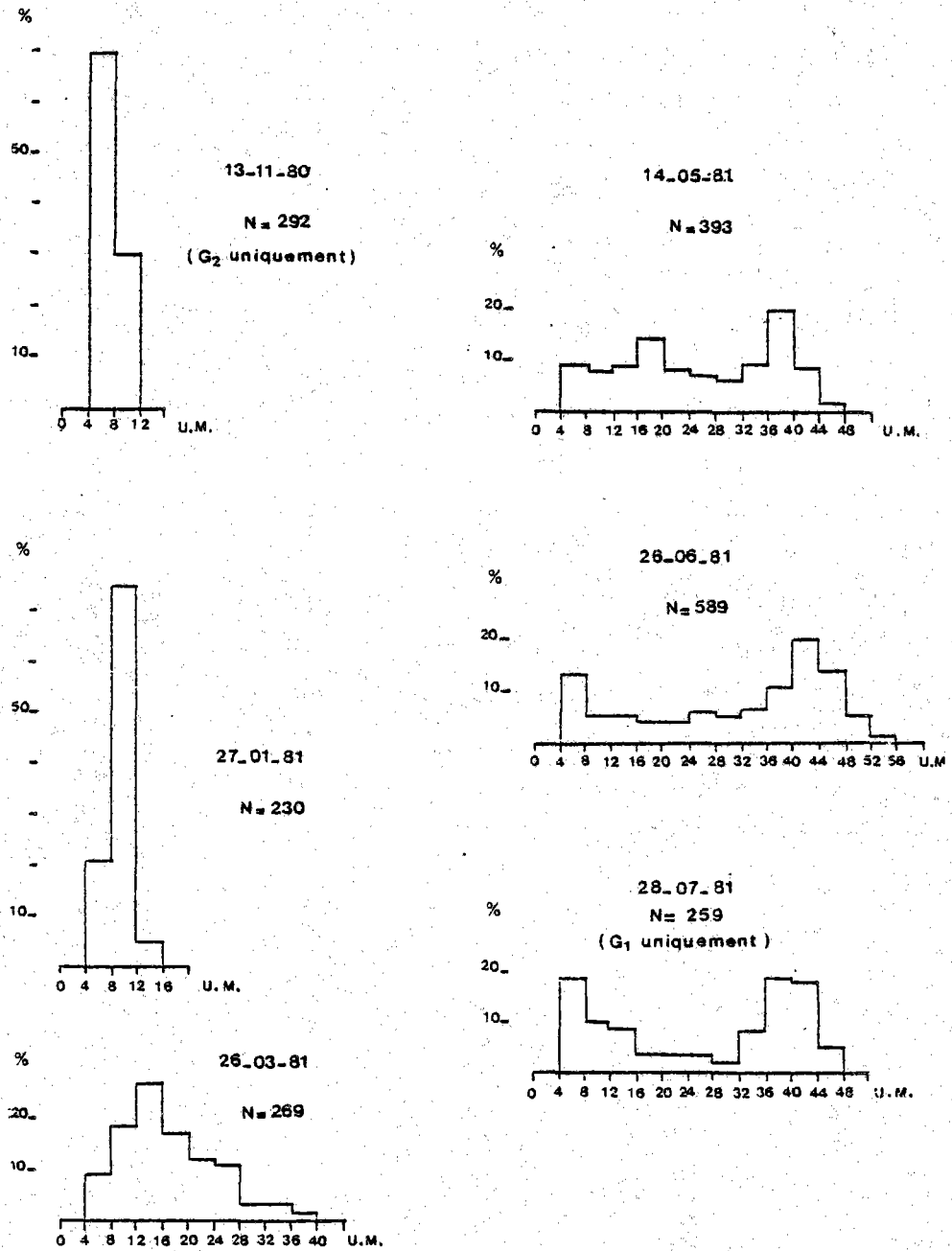


Figure 6 : histogrammes de distribution de fréquences de la taille des ovocytes d'*Armandia polyophthalma* (1 U.M.=2,35 μ).

Chez les femelles de la deuxième génération (figure 6) les premiers gamètes apparaissent libres dans le coelome vers le mois de novembre; sphériques, ils ont une taille moyenne de 9μ . Les individus nés au début de l'été présentent des ovocytes de même diamètre à partir du mois de janvier; en mars ces derniers s'aplatissent et deviennent légèrement ovoïdes. La distribution de fréquence de taille des ovocytes de l'ensemble de la population, unimodale jusqu'alors, devient bimodale en mai. Ce type de distribution se retrouve individuellement chez toutes les femelles de la deuxième génération et chez certains juvéniles. Chez les autres, les gamètes, plus petits, présentent une distribution unimodale. A la fin du mois de juin, les femelles de la deuxième génération sont prêtes à pondre, 81% de leurs ovocytes sont matures et mesurent en moyenne 105μ . Ceux des individus ayant bientôt un an d'âge, sont soit matures, avec un diamètre moyen légèrement plus faible (95μ), soit en cours de maturation. Le 28 juillet, le nombre des femelles de la deuxième génération a nettement diminué; le diamètre ovocytaire moyen de la population est alors plus faible qu'en juin (figure 7).

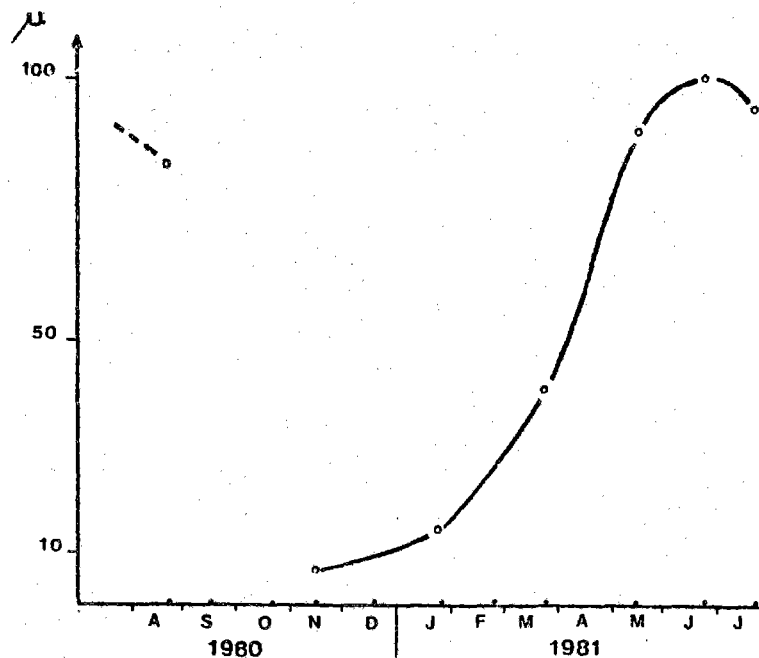


Figure 7 : évolution du diamètre moyen des ovocytes qui participent à la reproduction.

Les premiers stades de la spermatogénèse que nous avons observés en mars chez les mâles de la deuxième génération puis en mai chez les juvéniles, se présentent simultanément sous forme d'amas plus ou moins développés de spermatocytes, de rosettes de spermatides et de spermatozoïdes libres. L'évolution des gamètes est rapide; en fin juin on les retrouve en grande majorité à l'état de spermatozoïdes actifs accompagnés de quelques rosettes chez tous les mâles de la population.

Au mois de mars les gamètes mâles et femelles de tous les individus que nous avons récoltés le long du Cotentin sont au même stade de développement.

En conclusion, nous pouvons dire qu'au moins deux générations participent activement à la reproduction de l'espèce qui est donc polytélégone. Bien que la gamétogénèse commence plus tard chez les individus de l'année, la grande majorité de la population se reproduit au mois de juillet.

2.4.3) Epitoquie et essaimage

Les transformations somatiques des Polychètes appelées "épitoquie" sont contrôlées par le même déterminisme endocrine que la gamétogénèse et sont plus ou moins marquées selon les familles (DURCHON, 1967). Elles peuvent se réduire à l'adjonction de soies, par exemple chez les Euniciens (CAULLERY et MESNIL, 1898) ou simplement à l'allongement des soies déjà présentes chez les Nephtyidae et les Cirratulidae (FAUVEL, 1923); il en est ainsi chez l'Ophelidae, *Polyophthalmus pictus* dont FAGE et LEGENDRE (1927) ont récolté la forme épitoque au cours de pêches à la lumière à Banyuls et Concarneau. De même HERMANS recueille en Pacifique Nord les formes épitoques d'*Armandia brevis* dont la mobilité est tout à fait originale. D'ailleurs, dans leur revue générale sur la reproduction des Annélides, SCHROEDER et HERMANS (1975) notent que le type de nage des formes épitoques des Onuphidae pourvus d'yeux latéraux est unique chez les Polychètes.

Au moment de la reproduction, nous observons ainsi chez *Armandia polyophthalma* une légère épitoquie qui se traduit essentiellement par un allongement des soies des cinq derniers sétigères et un léger aplatissement des segments correspondants (figure 8); la partie postérieure de l'annélide présente alors une certaine analogie avec une nageoire caudale de poisson.

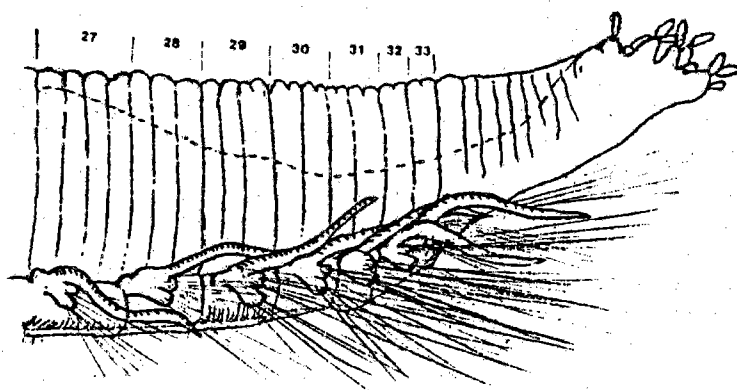


Figure 8 : représentation de l'allongement des soies des segments postérieurs d'un individu mature.

Dans la nature nous n'avons jamais constaté d'essaimage. Cependant, dans les aquariums d'élevage nous avons remarqué plusieurs fois que des individus passaient dans le système de filtration pendant la nuit; ce dernier débouchant en pleine eau, les individus ne peuvent y parvenir qu'en quittant le sédiment. Ce phénomène ne s'est jamais produit de jour.

Par ailleurs, nous avons noté la coïncidence entre la présence d'individus morts à la surface du sédiment après expulsion de la totalité de leurs éléments génitaux et la récolte des larves trochophores dans les filtres des aquariums. Il est d'ailleurs actuellement bien démontré que la plupart des formes épitoques ne survivent pas à leur ponte.

Il est donc vraisemblable que *Armandia polyophtalma*, comme les autres Ophelidae à yeux latéraux (SCHROEDER et HERMANS, 1975), essaime au cours de sa reproduction. Ce type de reproduction favorise sans aucun doute la dispersion de l'espèce.

2.4.4) Développement larvaire

1 - Introduction

Le développement larvaire des Ophelidae des côtes de France est assez bien connu. En 1948, WILSON décrit celui d'*Ophelia bicornis* mais n'arrive pas à mener ses observations au delà du stade benthique à trois sétigères. CAZAUX (1970) acquiert "in vitro" tous les stades de développement de cette espèce jusqu'au jeune ver de 6 mois et 21 sétigères. En 1971, RETIERE obtient le cycle complet de *Travisia forbesi* soulignant que le mode de développement direct de la larve limite fortement les possibilités de dispersion de l'espèce. En 1972, GUERIN décrit les stades larvaires de *Polyophtalmus pictus* à partir d'individus récoltés lors de pêches planctoniques. L'année suivante, ce même auteur réussit, par des élevages en laboratoire, à obtenir le développement complet de *Armandia cirrosa*.

Afin de compléter cette analyse bibliographique il convient de citer les excellents travaux de HARTMANN-SCHRODER (1956) et HERMANS (1967, 1977) réalisés respectivement sur plusieurs espèces d'Ophelidae *Ophelia rathkei*, *Armandia salvadoriana*, *Armandia cirrosa* et *Armandia brevis* de la côte Est du Pacifique.

2 - Méthodes

Nous avons obtenu un grand nombre de jeunes larves en pratiquant conjointement deux méthodes; celle de la stabulation des adultes matures en aquarium clos et celle de la fécondation artificielle.

Au moment de la reproduction, des individus mâles et femelles sont introduits dans un aquarium en circuit fermé (figure 9). Grâce à un système de circulation, l'eau de mer, préalablement filtrée pour éliminer toute autre forme larvaire, passe continuellement dans un petit tamis flottant et permet de récupérer les trochophores; le volume total du bac d'élevage est ainsi filtré environ quatre fois par jour. Nous avons recueilli par cette méthode des centaines de trochophores.

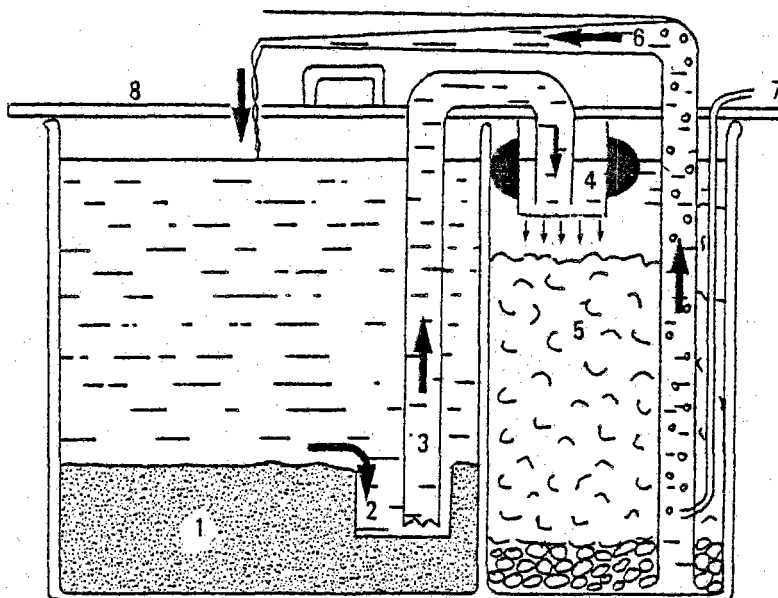


Figure 9 : aquarium employé pour la récolte des larves nageantes; (1) sédiment, (2) coupelle de récupération, (3) siphon, (4) tamis flottant, (5) filtre, (6) exhausteur, (7) arrivée d'air, (8) couvercle.

L'espèce ne présente pas de dimorphisme sexuel mais la transparence du tégument permet de reconnaître les gamétocytes; en général les ovocytes sont répartis dans les vingt segments médians alors que chez les mâles on ne compte guère plus de douze segments fertiles. Les gamétocytes sont prélevés à la pipette stérile et disposés dans des coupelles d'eau de mer filtrée préalablement sur millipore de 0,45 microns. Les prélèvements de spermatozoïdes sont dilués plusieurs fois.

Les trochophores obtenues par ces deux méthodes sont élevées dans des petits béciers. La température de l'eau, stabilisée par un bain d'eau de mer courante fournie par l'installation du laboratoire, n'a pas dépassé $18 \pm 1^\circ\text{C}$ pendant toute la durée de notre observation. L'eau de mer filtrée est renouvelée, tous les jours, selon la technique de CAZAUX (1970).

Pour la nourriture des larves nous nous sommes inspiré des expériences de GUERIN (1972); une suspension de farine de germes de blé commercialisée sous le nom de "Germalyne" convient parfaitement aux larves d'*Armandia polyophthalma*.

Au moment de la métamorphose des larves nous avons disposé une fine couche de sable fin propre au fond des béciers.

Les larves sont dessinées au microscope muni d'une chambre claire après anesthésie au MS222.

3 - Résultats

Fécondation

Chez les femelles matures, on identifie deux classes de taille d'ovocytes (cf. figure 6). Les ovocytes matures sont ovoïdes et fortement aplatis (planche I, A). Seuls les ovocytes de grande taille, en métaphase, sont fécondés par les spermatozoïdes. Une ou deux heures après la fécondation l'oeuf devient sphérique et son diamètre est alors fortement diminué; il mesure en moyenne 75 microns. La segmentation de l'oeuf aboutit huit heures après la fécondation à la formation d'une prototrochophore entièrement ciliée qui évolue très rapidement en trochophore.

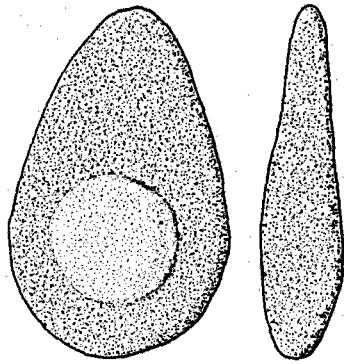
Trochophore de 24 heures, longueur 70 microns : (planche I, B)

La larve initialement sphérique montre à ce stade un décrochement buccal. Le prototroche, composé de plusieurs ceintures de cils équidistants est assez large; des cils plus courts le prolongent sur la ligne médio-ventrale jusqu'à l'extrémité postérieure de l'organisme, constituant la "neurotrochoïde". La zone péribuccale et la bouche elle-même sont pourvues de petits cils vibratiles; la trochophore possède une touffe apicale de 5 à 10 longs flagelles au pôle antérieur et un seul au postérieur. Le tube digestif semble totalement organisé mais l'anus n'est pas visible. Des petites inclusions vitellines de couleur brun-vert sont distribuées dans tout le corps et particulièrement dans la demi-sphère antérieure. Les larves possèdent un oeil ou deux, le gauche apparaissant toujours le premier.

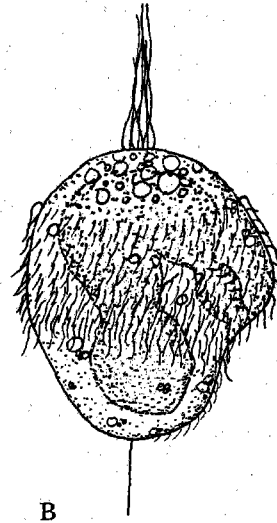
A ce stade l'ensemble des larves nage lentement "en toupie" au fond du béccher et semble indifférent à la lumière.

Trochophore de 48 heures, longueur 78 microns : (planche I, C)

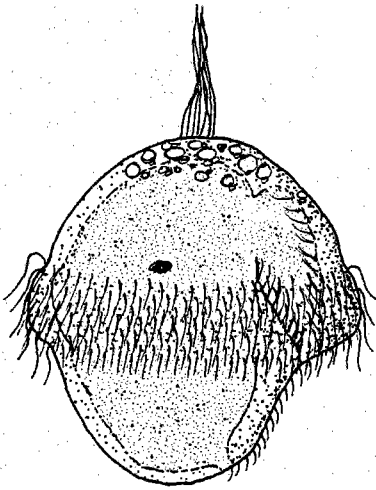
Comme le souligne GUERIN (1973) en décrivant le stade larvaire équivalent de *Armandia cirrosa*, "la modification de structure la plus importante réside dans la différenciation, au niveau de la partie inférieure d'une hyposphère conique, dont la base a un diamètre nettement inférieur à celui de la demi-sphère supérieure"; il en résulte une accentuation du décrochement buccal. A l'emplacement du prototroche on distingue un léger renflement annulaire. L'hyposphère ne renferme presque plus de réserves vitellines et le flagelle caudal a disparu, la larve est transparente, la pigmentation est peu marquée. Le tube digestif s'est développé et le tube anal ventral est nettement visible. Les deux yeux sont bien différenciés.



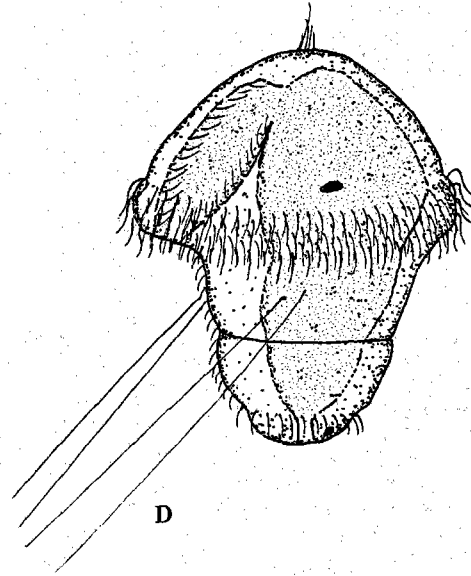
A



B



C



D

PLANCHE I

A - Ovocyte vue de face et de profil.

B - Trochophore de 24 heures, longueur 70 microns.

C - Trochophore de 48 heures, longueur 78 microns.

D - Métatrochophore de 10 jours, 1 sète, longueur 110 microns.

A ce stade les larves sont beaucoup plus rapides et s'alimentent activement à la surface des béciers.

Trochophore de 3 jours, longueur 85 microns

Il faut noter, à ce stade, l'apparition du télotroche; la métamérisation n'est pas encore apparente. La larve s'alimente et se déplace toujours activement à la surface des béciers.

Metatrochophore de 10 jours, 1 sétigère, longueur 110 microns : (planche I,D)

Dix jours après la fécondation la majorité des individus sont de ce type. Nous identifions un seul dissépinement différenciant deux parties:

- l'antérieure, très volumineuse représente les trois quarts du corps; les flagelles apicaux sont réduits ou ont totalement disparu, tandis que les deux yeux et le prototroche sont toujours présents. Deux paires de soies sont insérées latéralement sous le prototroche; elles s'allongent et finissent par dépasser d'une longueur la partie postérieure du corps;

- la suivante, achète, porte dans sa partie postérieure le télotroche; en outre, de chaque côté de l'anus, on observe deux groupes de taches oculaires. A la face ventrale de la larve, les cils vibratiles s'étendent de la base du prototroche jusqu'au télotroche; cette zone s'élargit autour de la bouche.

A ce stade, les larves nagent et rampent au fond du bécier par intermittence.

Jeune stade benthique de 15 jours, 2 sétigères, longueur 140 microns : (planche II,A)

Cette larve diffère essentiellement du type précédent par la disparition de la neurotrochoïde et par l'acquisition d'un segment sétigère

supplémentaire. Celui-ci possède une ou deux paires de soies plus petites que celles du segment précédent.

La larve est désormais benthique, elle prospecte le fond et contourne les grains de sable disposé dans le béccher.

Stade benthique d'1 mois, 4 sétigères, longueur 250 microns : (planche II,B)

La larve s'est beaucoup allongée, elle mesure en moyenne 250 microns. Ce n'est pas vraiment l'"erpochète" de CAZAUX qui "ne nage plus et rampe en s'aidant des soies parapodiales" puisque les larves à ce stade avancent soit par vibration des cils composant les troches, soit par légères ondulations du corps.

La demi-sphère supérieure proéminente n'existe plus, la larve a une allure générale vermiforme. Le prototroche, bien que réduit est encore actif. Un petit groupe médian de tâches oculaires, quelquefois deux, apparaissent au-dessus du prototroche.

Les trois premiers segments portent au moins quatre paires de soies; elles sont plus courtes et toujours capillaires. On peut y distinguer l'ébauche des courts mamelons pédieux. Au troisième sétigère on aperçoit deux petits yeux latéraux. Le quatrième porte une ou deux paires de petites soies et au cinquième le télotroche est toujours présent.

A ce stade, les larves ont subi une grande mortalité dans nos élevages et nous n'avons pas pu poursuivre nos observations.

4 - Comparaison avec le développement larvaire de l'*Armandia cirrosa*

Les différences avec la description que donne GUERIN (1973) du développement larvaire d'*A. cirrosa* portent sur les points suivants.

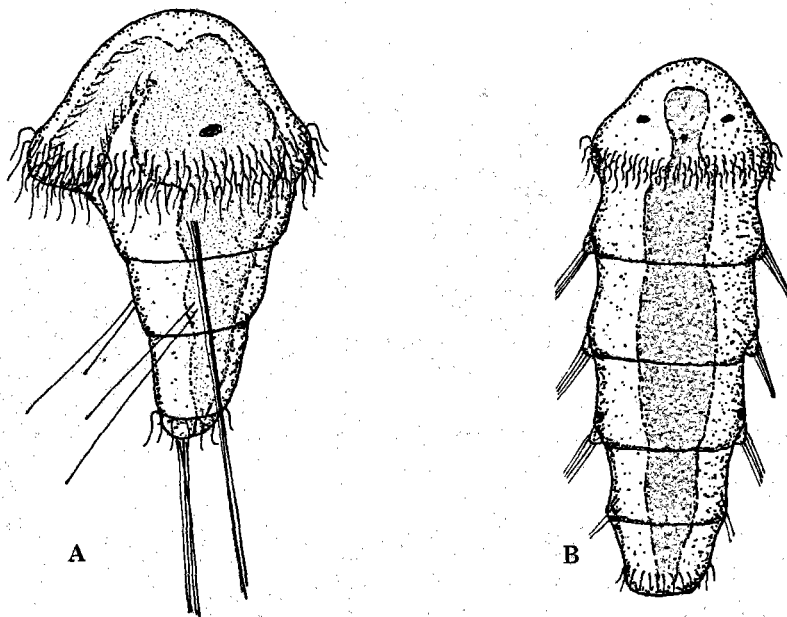


PLANCHE II

- A - jeune stade benthique de 15 jours, 2 sétigères longueur 140 microns.
B - stade benthique d'1 mois, 4 sétigères, longueur 250 microns.

Au stade trochophore, *A. polyophthalma* présente un prototroche au moins deux fois plus large, et un flagelle à l'hyposphère; les réserves vitellines sont moins importantes et plus diffuses, les yeux et la ciliature de la cavité buccale apparaissent plus tôt.

Ensuite la description du cycle d'*A. cirrosa* passe directement du stade trochophore au stade métatrochophore à quatre segments et trois sétigères l'auteur ne mentionnant pas si la métamérisation est homonome ou hétéronome. Celle de *A. polyophthalma* est nettement homonome; en effet nous avons clairement observé la différenciation successive des premiers segments.

Les soies des métatrochophores d'*A. polyophthalma* sont capillaires tandis qu'elles sont finement barbelées chez *A. cirrosa*. La touffe apicale disparaît dès le stade métatrochophore à deux sétigères qui coïncide avec le passage à la vie benthique des larves d'*A. polyophthalma*. Chez *A. cirrosa* cette touffe persiste jusqu'au stade cinq sétigères qui marque le début de la métamorphose. Au stade à quatre sétigères la larve d'*A. polyophthalma* d'aspect vermiforme est beaucoup plus allongée (250 microns) que celle d'*A. cirrosa* (180 microns) qui conserve encore une allure trochophorienne.

Il est extrêmement difficile, compte tenu du rôle des conditions d'élevage sur le développement, de comparer la durée de vie des stades relatifs aux deux espèces *A. cirrosa* et *A. polyophthalma*. Toutefois les différences morphologiques observées penchent en faveur du maintien de la validité des deux espèces déjà souligné par certains auteurs.

5 - Discussion

De nombreux essais d'élevages larvaires d'*Armandia polyophthalma*, réalisés selon les techniques de CAZAUX (1970) et GUERIN (1972, 1978), se sont soldés, deux étés de suite, par de grandes mortalités au moment de la métamorphose. La sédimentation des particules alimentaires au fond des récipients diminuant sensiblement la qualité des élevages, la présence de sable dans les béciers rendant difficile et délicat le repérage des larves et le nettoyage des récipients, seraient les causes principales de ces pertes. Etant donné la petite taille des larves et les conditions hydrodynamiques instables de leur milieu naturel, il est difficile d'imaginer élever ces organismes dans des petites enceintes directement disposées "in natura". Il faudrait donc poursuivre les essais au laboratoire et concevoir un grand aquarium en circuit ouvert où la production primaire serait naturelle.

Après un court stade lécitotrophique, les larves d'*Armandia polyophthalma* deviennent typiquement planctotrophes : le tube digestif est rapidement organisé devenant fonctionnel 48 heures après la fécondation. Ce type de stratégie larvaire est selon BHAUD et CAZAUX (1981), "assez répandu pour se retrouver dans les différents groupes systématiques". Les larves sont pélagiques pendant une durée moyenne de dix jours; nous en avons toutefois maintenu dans nos élevages pendant plus d'un mois. Ces observations mettent en évidence les capacités de large dispersion de l'espèce et nous amènent à classer *A. polyophthalma* parmi les espèces à "vie larvaire opportuniste" qui, selon la définition de WILSON (1948), exigent des conditions édaphiques particulières pour se métamorphoser.

D'après CAZAUX (1970) "les larves les mieux adaptées à la vie pélagique appartiennent aux espèces errantes". Parmi les Ophelidae ce sont les espèces les plus mobiles (*Polyophthalmus pictus*, *Armandia polyophthalma*, *Armandia cirrosa*, *Ophelia bicornis*) qui présentent ce type de larve; par contre *Travisia forbesii*, très sédentaire, montre un développement direct. En revanche, BHAUD et CAZAUX (1981) classent tous les Ophelidae parmi le même type "à développement mixte à 3 stades : trochophore, métatrochophore, erpochète". D'après les observations de HERMANS (1977) la larve de *Armandia brevis* passe par ces trois stades ; le cycle de cette espèce et celui d'*Armandia polyophthalma* satisfont donc à la règle générale.

2.5) STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE DE LA POPULATION

Pour des raisons biologiques et techniques nous avons retenu comme critère biométrique le poids frais formolé essuyé. Il convient de rappeler ici que nous avons récolté les individus sur tamis à maille carrée de 1 mm.

La population échantillonnée dans les dunes de Granville comporte trois générations (figure 10):

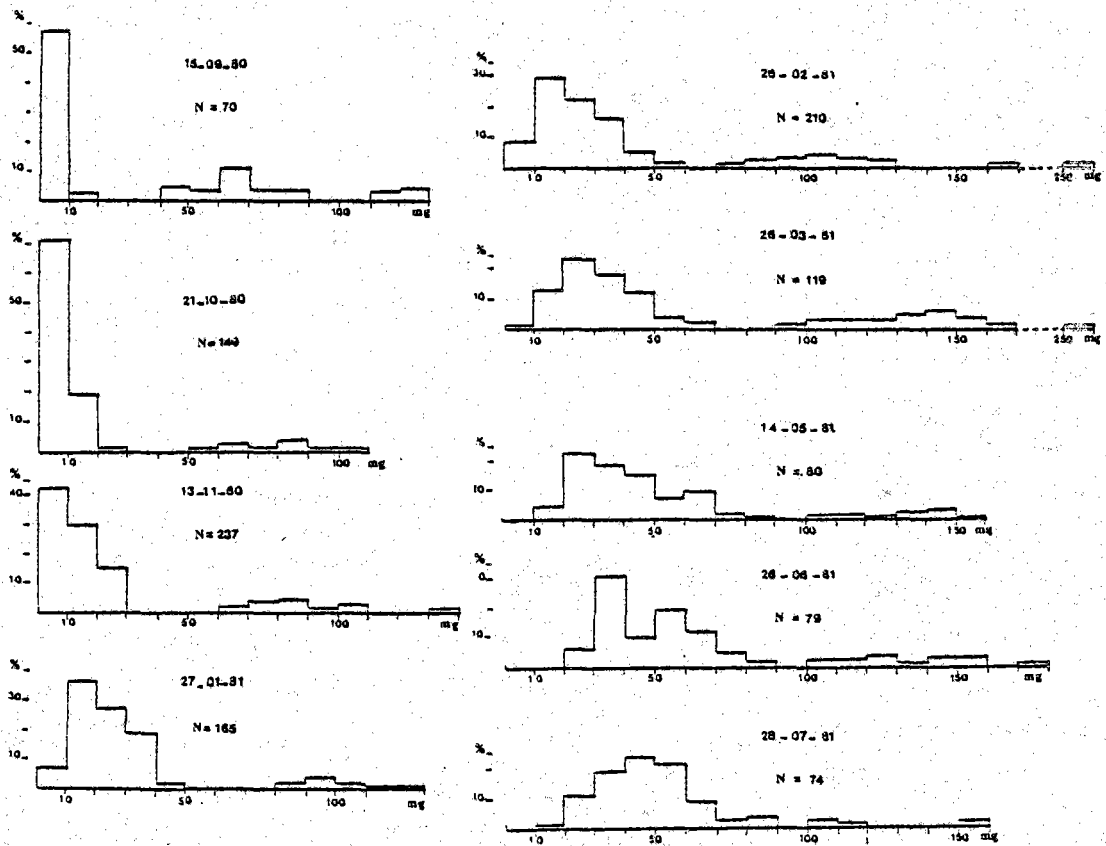


Figure 10 : Histogrammes de distribution de fréquence pondérale de la population d'*Armandia polyophthalma*.

- la première est nettement dominante et représente 60% de l'effectif total en septembre au moment de leur recrutement, 72% avant la reproduction et plus de 95% en juillet;

- la seconde génération a une densité maximum de huit individus par mètre carré en septembre; elle disparaît pratiquement totalement en juillet après essaimage;

- une troisième génération serait présente; nous avons récolté seulement deux spécimens, l'un en février l'autre en mars.

Au cours de la croissance des ovocytes les femelles deviennent sensiblement plus lourdes que les mâles; la distribution des fréquences des poids des individus de la première génération est alors bimodale pendant les mois de mai et juin; après la ponte elle redevient unimodale (figure 10).

La population totale accuse une grande mortalité chaque année au moment de la reproduction; la première génération est alors toujours très largement dominante et ceci rapproche la dynamique de cette population de celle d'une espèce annuelle.

L'image de la structure démographique que nous avons suivie dans le temps à la station 2, ne semble pas être modifiée dans l'espace (figure 11, stations 1, 3 et 4). Cependant, au terme du gradient édaphique on note,

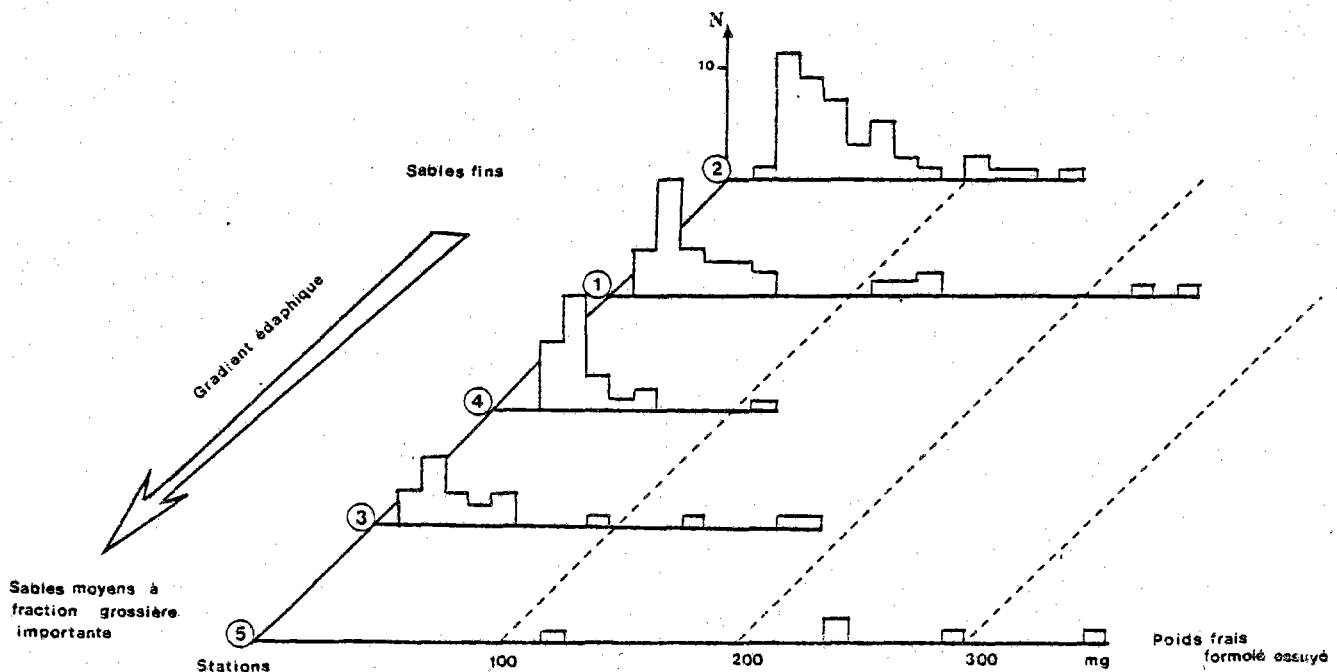


Figure 11 : Structure démographique de la population en fonction du gradient édaphique.

concordant avec une chute de densité, l'absence totale de juvénile (station 5). La nature plus grossière du substrat ferait obstacle à leur installation alors que quelques individus adultes, par migration active ou passive, pourraient s'y maintenir.

2.6) CROISSANCE

Nous avons calculé mensuellement le poids moyen des deux premières générations. La signification de celui des individus de la deuxième année est toutefois délicate du fait de leur plus grande dispersion; nous avons dû nous contenter quelquefois d'une quinzaine d'individus.

Les inflexions de la courbe de croissance pondérale d'*Armandia polyophtalma* traduisent des phénomènes de deux ordres (figure 12)

- un ralentissement de croissance lié à l'influence hivernale
- un gain de poids printanier coïncidant avec le développement des gamètes suivi d'une phase de stabilisation répondant à leur émission en été.

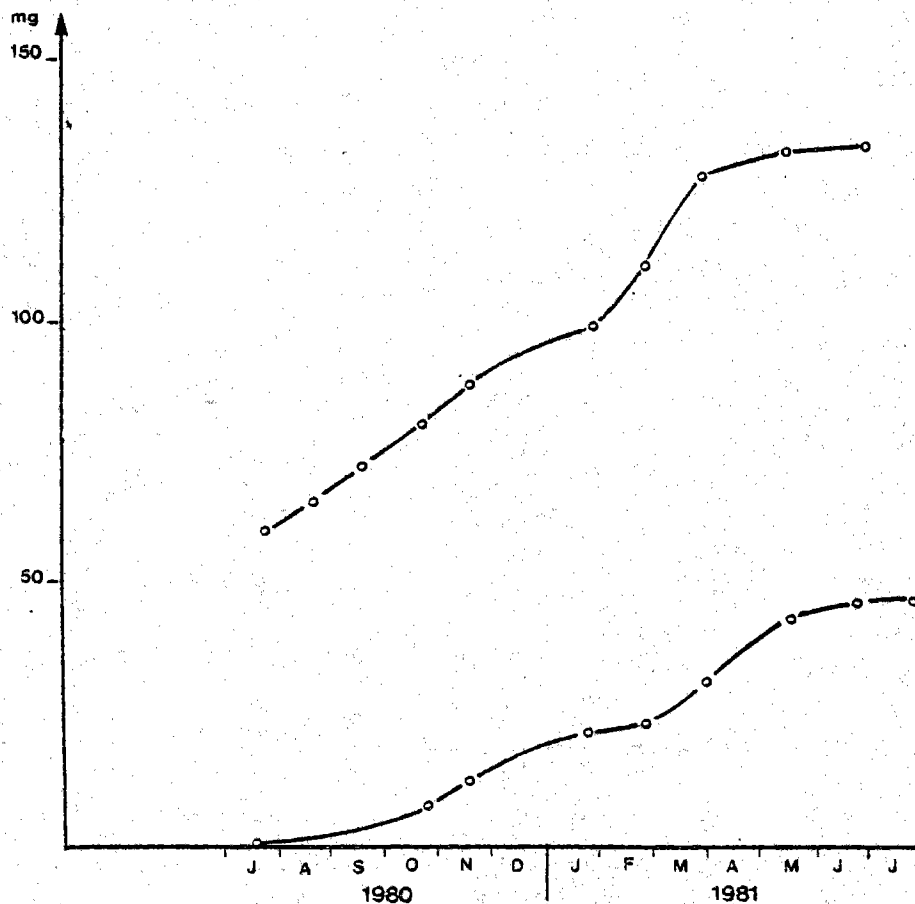


Figure 12 : courbe de croissance pondérale d'*Armandia polyophtalma* (poids formolé essuyé).

La tendance générale de la courbe reflète une croissance pondérale rapide et régulière pendant les deux premières années; il n'y a aucune amorce du plateau maximum figuré dans les modèles classiques de croissance. La population n'atteindrait donc pas son développement optimal dans la région de Granville.

L'évolution des densités étant très irrégulière pendant tout le cycle d'observation (tableau 1, p12), il n'est pas possible d'appliquer les méthodes classiques de calcul de production.

2.7) DISCUSSION

Classée parmi les polychètes sédentaires, *Armandia polyophtalma* est en fait une espèce qui se déplace très activement et son comportement locomoteur est parfaitement adapté à la texture des sables dunaires. Nous pouvons considérer *Armandia polyophtalma* comme une espèce "indicatrice" de variations de l'édaphisme, en particulier de la stabilité du substrat sous l'influence des phénomènes physiques, tels l'adjonction de particules fines ou biologiques tels l'installation de "prairies" d'organismes tubicoles.

Plusieurs aspects de la biologie de *Armandia polyophtalma* mettent en évidence ses capacités de large dispersion et de colonisation rapide des sédiments :

- les oeufs petits, sont pondus au sein même de la masse d'eau en grande quantité au moment de l'essaimage,
- les larves trochophores, planctotrophes, sont pélagiques pendant une dizaine de jours,
- les jeunes vers ont une croissance rapide et participent dès la première année à la reproduction.

La durée de vie relativement brève des individus de cette espèce, leur maturité précoce, la taille et le nombre des ovocytes nous amènent à rapprocher la stratégie démographique de la population d'*Armandia polyophtalma* de celle de type r définie par MAC ARTHUR et WILSON (1967).

2.8) CONCLUSION

La validité des deux espèces *Armandia polyophthalma* et *Armandia cirrosa* ne semble plus faire de doute :

- les jeunes individus et les adultes d'*Armandia polyophthalma* possèdent toujours le même nombre de sétigères (égal à 33);
- le cycle de développement de *Armandia polyophthalma* diffère de celui de *Armandia cirrosa* décrit par GUERIN (1973);
- *Armandia polyophthalma* a une affinité édaphique distincte de celle d'*Armandia cirrosa*.

Dans le golfe normano-breton l'espèce *Armandia polyophthalma*, polytélèrique, se reproduit principalement au mois de juillet. L'ovogénèse commence en novembre pour les femelles de deuxième génération et en janvier pour celles de l'année. A la fin du mois de juin les ovocytes sont matures; ils sont ovoïdes et mesurent en moyenne 105 microns. Au même moment, la grande majorité des mâles possèdent des gamètes à l'état de spermatozoïdes actifs accompagnés de quelques "rosettes" de spermatides. Les individus présentent alors une légère épitoque qui se manifeste par l'allongement des soies des cinq derniers sétigères et un léger aplatissement des segments correspondants. Il est vraisemblable que cette espèce, comme les autres Ophelidae à yeux latéraux, essaime au cours de sa reproduction.

Le développement larvaire "mixte à trois stades" est comparable à celui des autres Ophelidae. La trochophore typiquement planctotrophe se nourrit activement au bout de 48 heures et reste pélagique pendant une dizaine de jours. La métatrochophore présente un début de métamérisation homonome et devient benthique au stade à quatre sétigères. Deux mois après le recrutement, les jeunes vers possèdent tous 33 sétigères; ils sont récoltés en grande quantité sur maille de 1 mm attestant la rapidité de leur croissance.

La population accusant chaque année une grande mortalité après l'essaimage, la première génération est toujours très largement dominante

et la seconde disparaît pratiquement complètement à la fin de la deuxième année; la dynamique d'*Armandia polyophthalma* se rapproche ainsi de celle d'une espèce annuelle.

Les conditions instables dans lesquelles vit cette espèce, sa maturité précoce, son taux de fécondité apparemment élevé et sa durée de vie relativement brève sont autant d'éléments qui nous autorisent à rapprocher la stratégie démographique de *Armandia polyophthalma* de celle du type r définie par MAC ARTHUR et WILSON (1967).

C H A P I T R E I I

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DU SOUS-FACIES "TYPE"
DES SABLES FINS VASEUX A *Melinna palmata* DE LA RANCE MARITIME

1) PRESENTATION GENERALE DU BASSIN MARITIME DE LA RANCE

La construction du barrage et la mise en service de l'usine marémotrice ont profondément modifié les caractéristiques hydrodynamiques, hydrologiques et sédimentaires de l'ancienne ria (figure 13). L'originalité des nouveaux caractères physiques du milieu a déjà été soulignée dans de nombreux travaux traitant plus spécialement de bionomie, de dynamique de peuplement et de population dont nous nous contenterons de rappeler les traits principaux (GUEMAS et MEURILLON, 1976; LECHAPT, 1977; LENEL, 1977; CLAVIER, 1978, 1981; RETIERE, 1979; RETIERE et RICHARD, 1980; RIVAIN, 1980; CLAVIER et al., 1982).

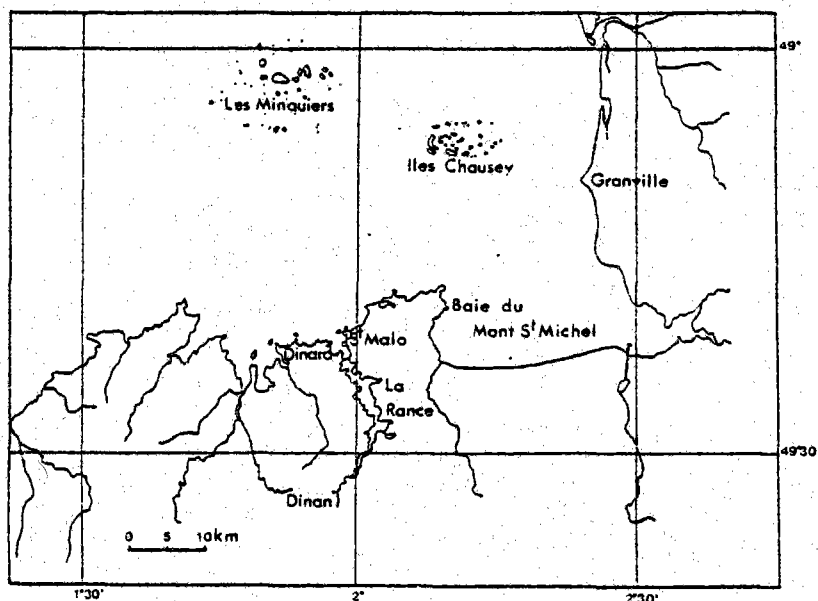


Figure 13 : situation géographique de la Rance.

1.1) CARACTERES PHYSIQUES

Depuis son embouchure jusqu'au détroit de Port Saint-Jean, la Rance est une véritable petite "mer fermée" dont les eaux remontent au flot jusqu'à

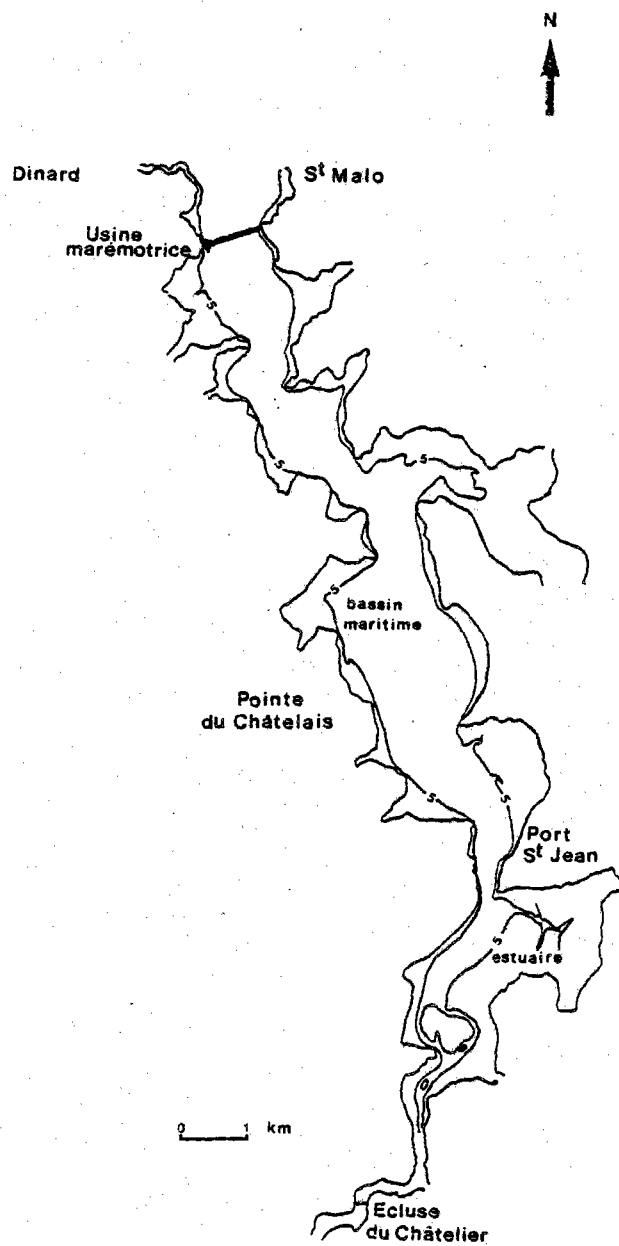


Figure 14 : carte toponymique succincte de la Rance.

l'écluse du Chatelier (figure 14). On distingue ainsi deux parties essentielles :

- l'estuaire proprement dit compris entre l'écluse du Chatelier et le détroit de Port Saint-Jean,
- le bassin maritime, partie principale, situé en aval de l'estuaire.

Le fonctionnement du barrage provoque des modifications du cycle naturel des marées : les étales sont généralement prolongées d'au moins une heure aux niveaux hauts et souvent inexistantes aux niveaux bas. Le marnage est plus faible à l'intérieur du bassin qu'à l'extérieur et le temps d'exondation est écourté de 30% environ aux cotes inférieures à + 11 mètres.

Ces nouvelles conditions marégraphiques ont eu pour effets essentiels de :

- provoquer une sédimentation des matériaux fins dans toutes les anses du bassin et particulièrement aux niveaux compris entre les cotes + 7 et + 11 mètres,
- de retenir une importante masse d'eau qui se définit par la "stabilité" de ses paramètres physico-chimiques.

La résultante biologique de ces transformations s'est traduite par l'installation de communautés benthiques à caractère sublittoral parmi lesquelles le peuplement "des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* - *Corbula gibba*" occupe la majorité des fonds meubles du bassin de la Rance.

1.2) DESCRIPTION BIONOMIQUE

Le peuplement des sédiments fins plus ou moins envasés à *Abra alba* - *Corbula gibba*, décrit par CABIOCH (1968) en Manche occidentale, a été indentifié par RETIERE en 1971 dans le golfe normano-breton. Cet auteur subdivise le peuplement en trois unités principales :

- le faciès des sables vaseux à *Melinna palmata* bien développé dans le bassin maritime de la Rance,
- le faciès des sables fins gris à *Hyalinoecia bilineata* limité au fond de la baie de Saint-Brieuc,



Figure 15 : peuplements benthiques en Rance maritime (d'après RETIERE).

- Peuplement des sables grossiers à *Spisula elliptica*, *Spisula ovalis* *Saccocirrus papillocercus*.
- Faciès des sables fins vaseux à *Melinna palmata*: sous-faciès type.
- Faciès des sables vaseux à *Melinna palmata* : sous-faciès appauvri d'envasement et (ou) déssalure à *Nephtys hombergii* et (ou) *Cardium lamarckii* - *Scrobicularia plana*.
- Peuplement des cailloutis et des fonds durs à épibiose sessile.
- Herbiers de *Zostera nana*.
- Peuplement des sables fins à moyens propres oligospécifique à *Nephtys cirrosa*.

- le faciès des sédiments hétérogènes envasés à *Sthenalais boa* étendu en baie du Mont Saint-Michel dans les zones de forte turbidité, en bordure du Cotentin et au large du faciès des sables fins en baie de Saint-Brieuc.

A l'intérieur du premier faciès, RETIERE distingue en Rance maritime deux sous-faciès :

- le sous-faciès "type" bien diversifié établi dans des sédiments légèrement vaseux sous eaux à salinité normale,

- le sous-faciès "d'appauvrissement", installé dans des sables nettement plus envasés soumis à de grandes variations de salinité.

D'après la carte de distribution des peuplements benthiques élaborée par RETIERE en 1971 on constate que, dans la partie médiane du bassin, la grande majorité des fonds est occupée par le sous-faciès "type" (figure 15).

En raison du caractère insulaire de la distribution de ce faciès en Manche et de son intérêt dans l'économie de l'écosystème côtier, RETIERE a entrepris dès 1971 et jusqu'en 1974 un suivi quantitatif des principales populations en station fixe. Ces études ont été relayées par celles de LECHAPT de 1975 à 1976, GUEMAS et MEURILLON en 1976 et CLAVIER de 1978 à 1980.

C'est à la même station que nous avons poursuivi l'approche descriptive et fonctionnelle de ce faciès "type" des sables fins vaseux à *Melinna palmata*.

2) LE SOUS-FACIES "TYPE" A *Melinna palmata*

2.1) INTRODUCTION

La biologie et la dynamique des populations annéliennes principales sont de mieux en mieux connues. En effet RETIERE, de 1971 à 1974, s'est intéressé aux populations de *Melinna palmata* et *Nephtys hombergii* qui dominaient alors le peuplement (1979); pendant les deux années suivantes LECHAPT a entrepris l'étude de *Chaetozone setosa* (sous presse) et dernièrement CLAVIER a analysé la population de *Euclymene oerstedii* (1981). Des expérimentations

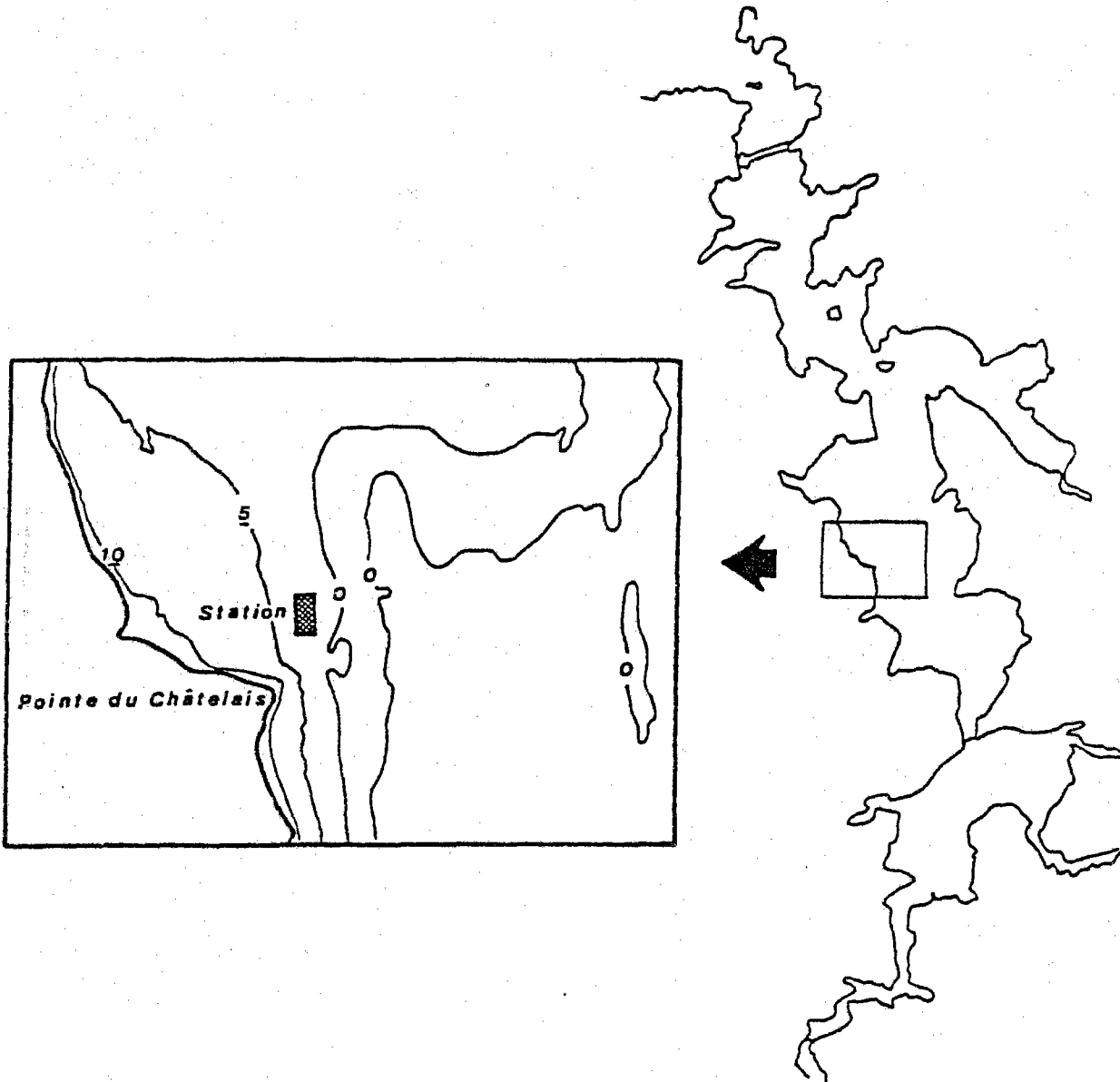


Figure 16 : situation de la station du Châtelais dans le bassin maritime de la Rance (d'après CLAVIER, 1980).

furent engagées par cet auteur en vue d'évaluer le rôle des prédateurs épibenthiques dans la régulation des populations de la macrofaune endogée.

Depuis quelques années la population de *Hyalinoecia bilineata* s'est très sensiblement développée au sein de la communauté : actuellement elle y tient le quatrième rang d'abondance. Son importance qualitative dans les sables fins avait déjà été reconnue par RETIERE (1979) qui en fait une espèce "leader" du faciès de la Baie de Saint-Brieuc. Classée par cet auteur parmi les espèces "occasionnelles" en Rance en 1971 elle devient "commune" en 1976. *Hyalinoecia bilineata* n'ayant fait l'objet d'aucun travail de biologie ou de dynamique, nous en avons commencé l'étude dès novembre 1980.

Avant d'exposer nos résultats relatifs à la biologie de cette espèce nous allons résumer les caractères hydrologiques, édaphiques et biologiques majeurs de la station du Châtelais.

2.2) PRESENTATION DE LA STATION

Dans la partie médiane du bassin de la Rance, la station du Châtelais est située à la cote bathymétrique + 2 mètres (figure 16). Elle n'est cependant jamais exondée car depuis le début de la mise en service de l'usine marémotrice le niveau du bassin n'a baissé que très rarement et jamais plus d'une heure, en dessous de la cote + 4 mètres. Durant les étales de niveaux hauts, la station se trouve sous 12 mètres d'eau.

2.2.1) Caractères hydrologiques et hydrodynamiques

Les facteurs hydrologiques classiquement retenus dans les études réalisées en région tempérée sont la température, la salinité, la teneur en oxygène dissous et le pH. Les mesures effectuées à la station du Châtelais par différents chercheurs mettent en évidence :

- l'absence de stratification thermique des eaux,
- la stabilité de la salinité (35‰ en moyenne) du pH (8,2 à 8,4) et

de la teneur en oxygène dissous (8 ppm environ ; données du 22.07.76 par GUEMAS et MEURILLON, 1976) au voisinage de la station,

- l'identité de la qualité hydrologique de ces eaux avec celles de la mer ouverte.

Pendant deux années consécutives nous avons mesuré mensuellement la température de la masse d'eau à "marée haute", un mètre au-dessous de la surface (figure 17).

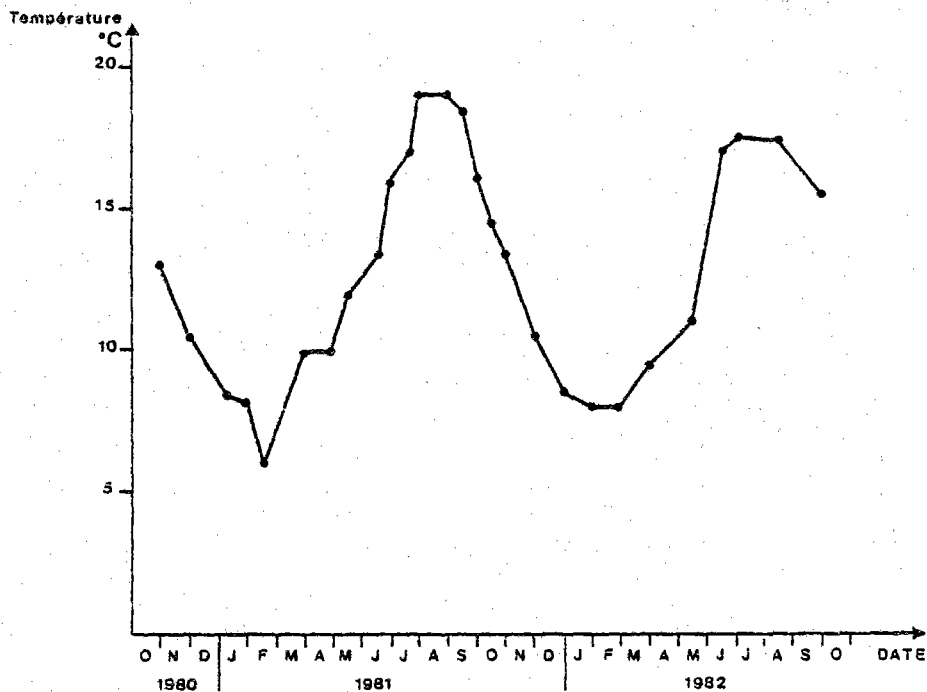


Figure 17 : évolution de la température de la masse d'eau à la station du Châtelais.

La température la plus basse enregistrée (6°C) au mois de février 1981 est comparable à celle des années précédentes tandis que la température maximale (19°C), assez exceptionnelle, s'est maintenue plus d'un mois; la température la plus couramment établie en été varie entre 17 et 18°C.

Les fluctuations des facteurs hydrologiques (S% et t°C) sur un cycle de marée ont été évaluées par CLAVIER en saison automnale (1981). Nous avons nous même suivi l'évolution de ces paramètres en période estivale; les mesures sont réalisées successivement un mètre au dessous de la surface de la colonne d'eau et au fond. Grâce au nouveau courantomètre "BRAYSTOKE 5"* nous avons

* Nous remercions vivement le C.N.E.X.O. de nous avoir aimablement prêté cet appareil; les caractéristiques techniques de ce dernier sont exposés en annexe.

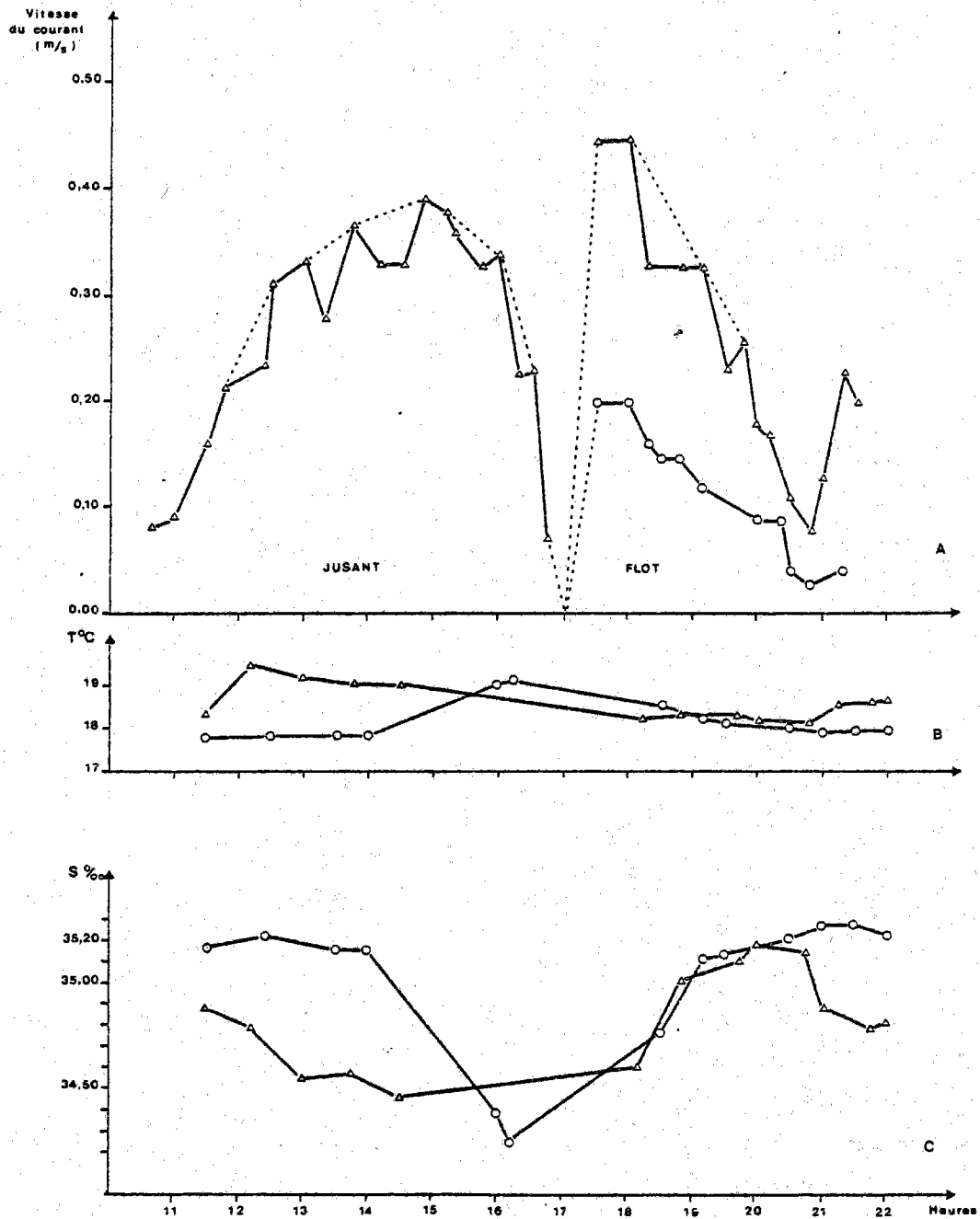


Figure 18: évolution de la vitesse du courant (A), de la température (B) et de la salinité (C), à un mètre de la surface (Δ) et au fond (O) le 30 juillet 1981.

obtenu des renseignements supplémentaires sur la direction du courant et son intensité près du fond (à environ 15 cm).

Des représentations graphiques ci-contre (figure 18, A, B et C) nous pouvons déduire que :

- l'écart thermique entre la surface et le fond est maximal à midi pendant le jusant ($1,5^{\circ}\text{C}$ environ),
- la salinité varie de 0,7‰ entre le fond et la surface au jusant alors qu'il n'y a pas de différence au flot,
- la vitesse du courant est plus forte au moment du flot. A un mètre au dessus du sédiment elle diminue de 25% (données de J. CLAVIER), tandis qu'à 15 centimètres sa valeur est réduite de 50%,
- au flot comme au jusant et de la surface jusqu'au fond le courant est dirigé parallèlement à la côte; cependant au début de chaque mouvement, soit environ une heure, les courants moins forts sont déviés de 30 degrés vers la côte (figure 19).

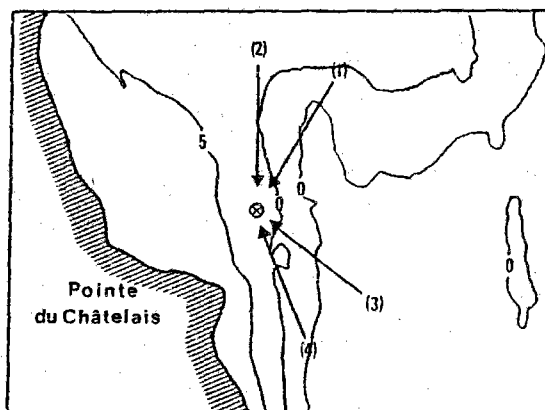


Figure 19 : direction du courant au début (1) et au plus fort du flot (2), au début (3) et au plus fort du jusant (4).

Ainsi contrairement à la faible variation des conditions hydrologiques observée le 29 novembre 1979, on note au jusant le 30 juillet 1980 une légère

stratification des eaux qui disparaît au flot.

Près du fond nous avons mesuré une vitesse maximum du courant de 20 cm par seconde, et avons observé en plongée, au même moment, des petites algues rouges dérivant avec une vitesse d'environ 5 cm par seconde; ces données supplémentaires tendent à montrer que le courant est encore assez fort au voisinage du sédiment.

Il est donc vraisemblable que les variations des paramètres hydrologiques, faibles et rarement brutales, n'ont que peu d'effets directs sur la biologie des organismes benthiques. Par contre, le courant a certainement une action non négligeable; outre qu'il provoque la dispersion des larves pélagiques, il intervient probablement dans le déplacement des jeunes benthontes bien au-delà des limites de notre station. Des mesures courantométriques de fond et des pêches planctoniques permettraient de déterminer si ces "migrations passives" ne dépassent pas les limites du bassin de la Rance; du fait de la "perméabilité du barrage" envers ces organismes (RETIERE et RICHARD, 1980) les peuplements de la Rance pourraient alors être considérés comme de véritables "réservoirs biologiques".

2.3.2) Caractères édaphiques

La texture des sédiments est assez homogène aux alentours de la station (RIVAIN, 1980). L'analyse d'échantillons prélevés le long d'un transect de 300 mètres orienté Est-Ouest montre que les sédiments se réfèrent à la catégorie des sables fins vaseux telle que l'a définie LARSONNEUR (1977).

En 1980, CLAVIER note, après une analyse granulométrique par strate, que seul le pourcentage de la fraction vaseuse varie avec la profondeur; ses valeurs plus élevées dépassent 5% dans les premiers centimètres.

Bien que l'environnement sédimentaire de la station soit relativement homogène on y observe des zones de discontinuités pouvant atteindre

plusieurs mètres de diamètre; le substrat totalement réduit y retient une forte quantité d'eau et l'analyse de prélèvements traduit un net appauvrissement faunistique.

La couche oxydée s'étend en moyenne sur trois centimètres et ne varie pas sensiblement avec la saison.

Les taux de matières organiques totales mesurées en 1976 par GUEMAS et MEURILLON et en 1977 par LECHAPT s'évaluent entre 35 et 40%.

L'effet de la houle se faisant très faiblement sentir à la station du Châtelais, on peut penser que depuis la redistribution sédimentaire de 1966, consécutive au début du fonctionnement de l'usine marémotrice, il n'y a pas eu de remaniement sensible des sédiments. Les résultats des mesures entreprises depuis plus de dix ans vont tout à fait dans ce sens et témoignent de la stabilité des paramètres édaphiques.

2.3.3) Caractères biotiques

La dynamique du peuplement a été suivie à la station du Châtelais pendant onze années consécutives et révèle qu'après une première phase de colonisation et de diversification du peuplement qui se poursuit jusqu'en 1976, on assiste à un remaniement de l'ordre hiérarchique des espèces. Il correspond évidemment aux fluctuations à long terme de l'abondance des populations principales parmi lesquelles on distingue (CLAVIER et al 1982):

- celles qui se maintiennent toujours à un niveau de densité élevé : *Melinna palmata*, ou à un niveau faible : *Diplocirrus glaucus*, *Abra alba*;
- celles dont la densité est fluctuante : *Chaetozone setosa*, *Ampharete acutifrons*, *Notomastus latericeus*;
- celles dont la densité est croissante : *Hyalinoecia bilineata*, *Thyasira flexuosa*, *Lanice conchilega*, *Branchiomma vesiculosum*;
- celle qui voit sa densité décroître tout au long du cycle : *Nephtys hombergii*,
- celles dont la densité s'accroît, passe par un maximum, puis décroît depuis quelques années : *Euclymene oerstedii*, *Nucula turgida*.

Les populations stables ou à fluctuations lentes présentent dans l'ensemble une stratégie démographique qui se rapproche du type K de MAC ARTHUR et WILSON (1967); en raison même de la stabilité des facteurs abiotiques, la régulation à long terme de ces populations semble principalement dépendante des relations inter- et intra-spécifiques.

Une première étude de l'effet des prédateurs épibenthiques a été entreprise par CLAVIER (1980); elle consistait à mettre en place des cages à mailles étroites sur le sédiment. Ces enceintes ont évité la pénétration des prédateurs permanents tels *Pagurus bernhardus*, *Macropodia rostrata*, *Inachus phalangium*, *Callionymus lyra* et les Gobiidés, ainsi que celle des prédateurs saisonniers *Carcinus maenas*, *Macropipus depurator*, *Macropipus puber* et *Maia squinado*. Mais à l'issue de son expérimentation l'auteur conclut à la sous-exploitation de la production du macrobenthos endogé par ces prédateurs.

On peut alors supposer que la régulation des populations benthiques se fait par le jeu des interactions entre les individus déjà établis et le recrutement, en particulier par l'intermédiaire des prédateurs endogés. Or parmi les espèces de l'endofaune existent deux populations principales de prédateurs : *Nephtys hombergii* et *Hyalinoecia bilineata*. Depuis quelques années on assiste à la décroissance de la première et à l'augmentation de la seconde, tendance qui peut suggérer une action de compétition entre ces deux espèces.

Nous avons donc entrepris, parallèlement aux études de biologie et de dynamique de la population de *Hyalinoecia bilineata* une analyse de son régime alimentaire à la station du Châtelais.

3) ETUDE DE LA POPULATION DE *Hyalinoecia bilineata*

3.1) INTRODUCTION

Les travaux de biologie relatifs au genre *Hyalinoecia* sont rares. A notre connaissance, seul BERGMANN (1902) a étudié la gametogénèse de *Hyalinoecia tubicola* (in SCHROEDER et HERMANS, 1975).

Par contre, la reproduction des Onuphidae est assez bien connue (RICHARDS, 1967). La plupart des recherches, réalisées hors de l'Europe, portent sur le développement larvaire de *Onuphis magna* en Caroline du Sud (ANDREWS, 1891 in RICHARDS, 1967) *Diopatra cuprea* dans le Massachussetts (ALLEN, 1959), *Nothria notialis* et *Paronuphis antarctica* dans l'Antarctique (HARTMAN, 1967), *Diopatra variabilis* dans l'Océan Indien (KRISHNAN, 1936), *Rhamphobrachium* sp. en Australie du Sud (SMITH et JENSZ, 1968) et *Nothria elegans* en Californie (BLAKE, 1975). Sur les côtes françaises, CAZAUX (1970), complétant les premières observations de WILSON (1882) décrit le cycle biologique complet d'une espèce commune : *Diopatra neapolitana*.

Les modalités de déplacement et d'alimentation particulièrement originales ont été soulignées chez de nombreuses espèces de cette famille : *Hyalinoecia tubicola* (GOURBAULT, 1964), *Diopatra cuprea* (MANGUM, 1968; MYERS, 1972), *Diopatra neapolitana* et *Onuphis emerita* (MASSE, 1972) et chez les Onuphidae en général par JUMARS et FAUCHALD (1977, 1979).

Cependant, les études démographiques, les estimations de croissance et de production sont totalement inexistantes.

Avant d'exposer les caractéristiques biologiques principales de *Hyalinoecia bilineata* nous allons rappeler la position systématique et la distribution géographique de l'espèce. Puis nous nous efforcerons d'en déterminer la stratégie de reproduction et essayerons enfin d'analyser la structure de la population.

3.2) NOMENCLATURE SYSTEMATIQUE

La nomenclature et la position systématique des différentes formes d'Onuphidae regroupées par FAUVEL (1923) sous le nom de *Hyalinoecia bilineata* BAIRD 1870, varient selon les auteurs et sont encore à l'heure actuelle sujettes à controverse.

En 1870, GRUBE décrit sommairement quelques exemplaires d'*Onuphis* sp. pêchés dans la région de Saint-Malo. Au même endroit MARENZELLER (E.VON, 1886) observe des individus qui leur correspondent et les nomme *Onuphis grubii*. Deux ans après, le Baron de SAINT-JOSEPH (1888) dans son ouvrage sur les Polychètes de la région de Dinard maintient la validité de l'espèce mais conformément à l'idée de LANGERHANS, adopte, pour les Onuphidae sans cirres tentaculaires, le genre *Hyalinoecia*. Beaucoup plus tard FAUVEL (1923) considère cette forme de la région de Saint-Malo comme une variété du type *Hyalinoecia bilineata* décrite par BAIRD en 1870.

En Méditerranée, BELLAN (1961, 1964) récolte un grand nombre d'individus de formes différentes et décrit en détail les taxons suivants : *Hyalinoecia fauveli*, *Hyalinoecia brementi*, *Hyalinoecia bilineata* typique et les trois variétés *rigida*, *grubii* et *ornata* de FAUVEL. Convaincu de la variabilité des caractères de coloration et de celui du rang d'apparition des branchies il ne lui paraît pas "utile ni même valable de conserver les trois espèces, ni même les variétés". AMOUREUX (1971, 1976) revoit les différents taxons et se conformant à l'idée de BELLAN les considère toutes comme "des phénotypes divers d'une unique espèce".

Pourtant en Méditerranée LAUBIER et PARIS (1962), GUILLE et LAUBIER (1966) et "d'autres auteurs" (in GUILLE, 1971) maintiennent la validité des différentes espèces décrites par FAUVEL. Sur le plateau continental Nord-Gascogne, GLEMAREC (1969) fait la même distinction et élève même la variété *grubii* au rang d'espèce; elles ont toutes selon cet auteur, une valeur écologique particulière.

La population que nous avons étudiée dans le bassin de la Rance

maritime est homogène;chez tous les individus observés :

- la branchie apparaît au quatrième sétigère et quelquefois au cinquième conformément à la définition de l'espèce *bilineata* de FAUVEL, BELLAN et AMOUREUX;

- les soies composées des quatre premiers sétigères sont tridentées s'accordant avec la variété *grubii* définie par FAUVEL; nous avons même observé quelques articles possédant nettement quatre dents (figure 20).

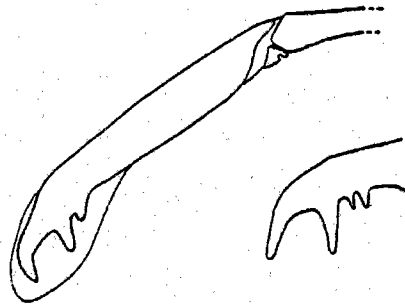


Figure 20 : soies multi-dentées des premiers sétigères de *Hyalinoecia bilineata*

Nous pouvons donc conclure que la population qui vit en Rance, décrite pour la première fois par GRUBE (1870) dans la région de Dinard, est exactement la *Hyalinoecia bilineata* (BAIRD) var. *grubii* (MARENZELLER) de FAUVEL (1923). Pour ne pas alourdir l'exposé nous emploierons les dénominations générique et spécifique : *Hyalinoecia bilineata*.

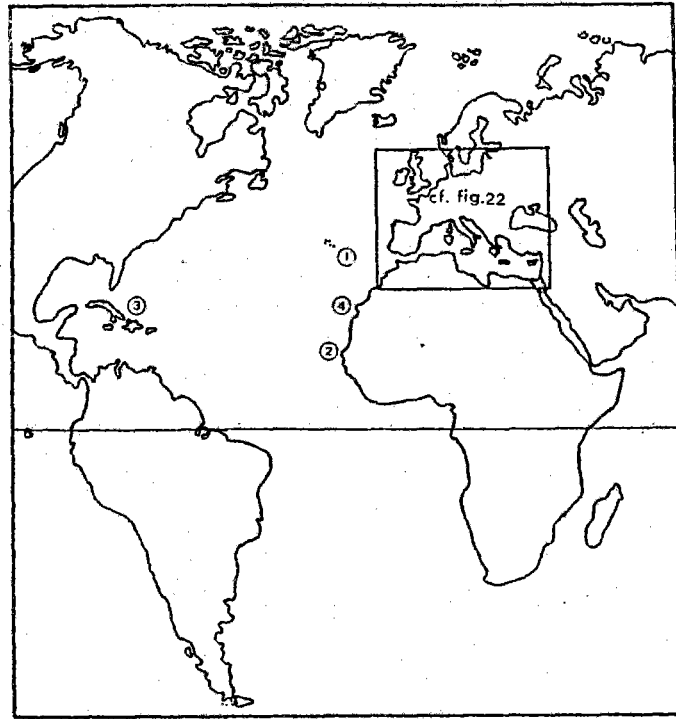


Figure n° 21 : Répartition géographique mondiale de *Hyalinoecia bilineata*.

| | |
|--|--|
| Côtes atlantiques anglaises et françaises | MC'INTOSH (1910) n° 3,4,5,6; FAUVEL (1911) n° 8; CLARK et DAWSON (1963) n° 14; GLEMAREC (1965) n° 18; CABIOCH, L'HARDY et RULLIER (1967) n° 20; AMOUREUX (1971 et non pub.) n° 24 et 29. |
| Côtes atlantiques ibériques et marocaines | RIOJA (1918) n° 9; FAUVEL (1928) n° 10; MARQUES (1942) n° 11; AMOUREUX (1972, 1973, 1974, 1976) n° 25,26,27 et 28; CAMPOY (1982) n° 30. |
| Côtes méditerranéennes | CLAPAREDE (1968) n° 1; MC'INTOSH (1910) n° 7; PERES (1952, 1956) n° 12 et 13; RULLIER (1963) n° 15; BELLAN (1964) n° 16 et 17; LAUBIER (1966) n° 19; AMOUREUX (1968) n° 21; VATOVA (1968) n° 22; GUILLE (1970) n° 23. |
| Côtes africaines tropicales et antillaises | LANGERHANS (1879) et BELLAN (1969) n° 1; GUY (1964) n° 2; RULLIER (1974) n° 3; INTES et LOEUFF (1975) n° 4 (figure 10). |

Tableau 2 : principales signalisations mondiales de *Hyalinoecia bilineata*;
les numéros correspondent aux figures 21 et 22.

3.3) DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE DE L'ESPECE

3.3.1) Echelle mondiale

L'aire de répartition de *Hyalinoecia bilineata* semble limitée à la partie Nord de l'océan Atlantique et à la mer Méditerranée (figures 21 et 22; tableau 2); elle n'a jamais été signalée au Sud de l'Equateur ni au Nord du Cercle Polaire. L'espèce se distribue essentiellement sur la façade Est de l'Atlantique depuis les îles Shetlands au Nord jusqu'au Sénégal et semble coloniser toutes les marges continentales de la Méditerranée.

Il est donc bien établi que la distribution de l'espèce ne coïncide pas avec le découpage d'une province biogéographique mais qu'elle recouvre à la fois les régions boréales et lusitaniennes.

D'après les travaux que nous avons consultés, la distribution bathymétrique de *Hyalinoecia bilineata* correspond aux étages infra- et circalittoraux; elle a été récoltée à plus de 200 mètres de fond sur la marge continentale marocaine par AMOUREUX (1976).

L'espèce *Hyalinoecia bilineata* est affine des sables fins plus ou moins vaseux (Mc'INTOSH, 1910; PERES, 1952; GLEMAREC, 1965; AMOUREUX, 1968; CABIOCH, 1968; GUILLE, 1970; RETIERE et L'HERROUX, 1970; RETIERE, 1979). Cependant l'espèce peut se rencontrer dans des vases compactes (Mc'INTOSH, 1910) et les "vases vertes" profondes (GUY, 1964) ou bien dans du sable organique propre (LAUBIER, 1966) ou du gravier vaseux (BELLAN, 1964). Comme le fait remarquer BELLAN (1964) *Hyalinoecia bilineata* présente en Méditerranée une affinité édaphique assez large. De même sur le plateau continental Nord-Gascogne, GLEMAREC (1969) qualifie l'espèce *Hyalinoecia grubii* (MARENZELLER) de "sabulicole tolérante" et *Hyalinoecia bilineata* (BAIRD) de "sabulicole gravellicole" la première espèce vivant dans des "sables fins ou sables envasés infralittoraux non côtiers" tandis que la seconde se rencontre plutôt dans les "gravelles sales côtières". Par contre *Hyalinoecia*

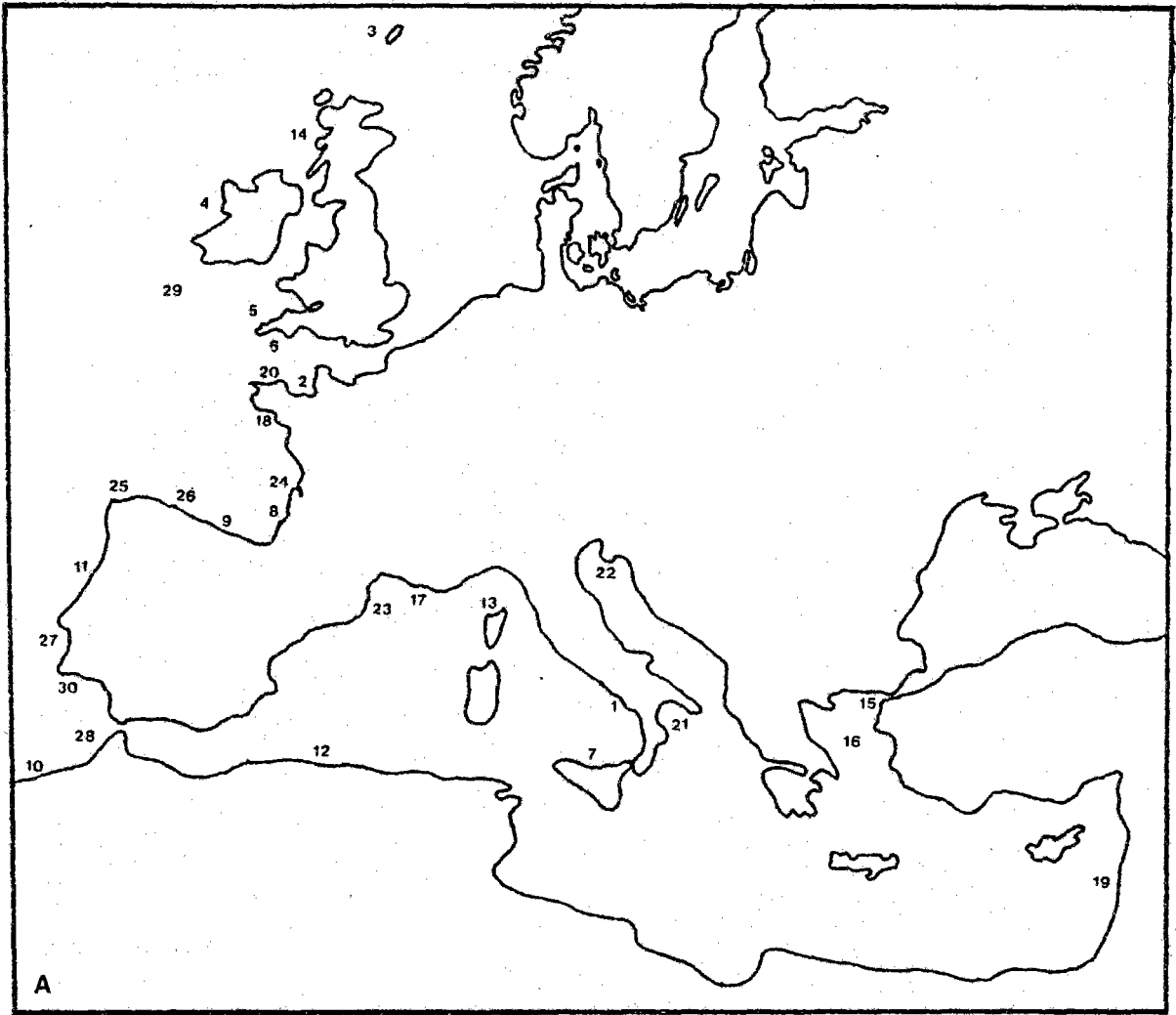


Figure 22 : répartition de
Hyalinoecia bilineata
en Europe (A) et en
Rance (B).



(LECHAPT com. pers.)

bilineata est "caractéristique" des sables fins peu envasés (CABIOCH, 1968 ; RETIERE, 1979); il faut donc noter que l'espèce est sténotope en Manche occidentale, limite Nord-Est de sa distribution.

2.3.2) Echelle régionale et locale

L'espèce n'est pas signalée en Manche orientale ni en mer du Nord alors qu'elle a été reconnue en Ecosse et autour des îles Shetlands. Or d'après l'Atlas de LUNT, DALBY et WILLIAMS (1981), les variations annuelles de température du fond sont très faibles aux Shetlands (de 2°C environ) et assez larges au Sud de la mer du Nord (de 12°C), ces dernières correspondant à celles que nous avons enregistrées en Rance. Il semble donc que la limite de distribution de *Hyalinoecia bilineata* en Manche ne soit pas directement liée aux écarts thermiques.

La répartition de *Hyalinoecia bilineata* dans le bassin maritime de la Rance (figure 22,B) coïncide avec celle du sous-faciès "type" des sables fins plus ou moins vaseux à *Melinna palmata* (figure 15).

3.3.3) Microdistribution

A la station du Châtelais 34 prélèvements de 1/35^{ème} de m² répartis le long d'un transect de 75 mètres ont révélé que la densité de la population de *Hyalinoecia bilineata* est relativement stable (RIVAIN, 1980). Un échantillonnage supplémentaire réalisé aux bornes de ce transect le 30 janvier 1981 montre que l'espèce est totalement absente des sédiments réduits qui retiennent une grande quantité d'eau. Par contre elle est en densité relativement importante (400 individus par m²) dans les sables fins plus compacts, oxydés sur quelques centimètres de profondeur, qui couvrent la majorité de la surface de la station.

La microdistribution spatiale des individus a été analysée au printemps de l'année 1980 (RIVAIN, 1980). L'étude consistait à découper une zone de

32 X 32 cm en 64 portions carrées de 4 cm de côté et à combiner ensuite les résultats obtenus pour déterminer l'évolution de l'image de distribution dans l'espace (figure 23, A et B).

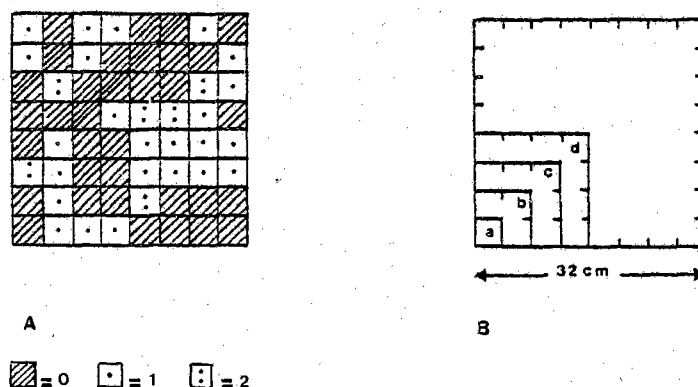


Figure 23 : distribution des individus dans 64 quadrats adjacents de 4 cm de côté (A); schéma des combinaisons de quadrats pour le calcul de l'évolution de l'image de répartition dans l'espace(B).

Il résulte de ces calculs que la distribution élémentaire de *Hyalinoecia bilineata* est uniforme; cependant des espaces vides isolent plus ou moins nettement des groupes d'individus provoquant, sur une surface plus grande ($c = 144 \text{ cm}^2$), une tendance au mode agrégatif. Avec l'échantillonneur que nous utilisons (de 1/35ème de m^2) la distribution des individus est aléatoire.

Il se pourrait que la répartition élémentaire uniforme des individus de *Hyalinoecia bilineata* soit la conséquence d'actions intra-spécifiques territoriales.

3.4) REPRODUCTION

3.4.1) Evolution ovocytaire

3.4.1.1) Evolution de la taille des ovocytes

Les ovules de la plupart des Annélides Polychètes se développent "aux dépens du revêtement péritonéal des vaisseaux pédieux" (FAUVEL, 1923).

ANDREWS (1891) note que les cellules péritonéales de *Diopatra cuprea* sont solidaires les unes des autres. Dans leur revue générale sur la reproduction des Annélides, SCHROEDER et HERMANS (1975) signalent que chez *Hyalinoecia tubicola* (BERGMANN, 1902) et *Nothria conchylega* (EULENSTEIN, 1914) les ovocytes se présentent comme de grandes cellules se développant aux dépens de cellules nourricières plus petites. Enfin ALLEN (1959) observe dans le coelome de *Diopatra cuprea* deux rangées de cellules de chaque côté des ovocytes libres.

De telles cellules nourricières disposées en "chapelet" sont présentes chez *Hyalinoecia bilineata* dès la fin de la période de reproduction (figure 24). Les cellules germinales sont sphériques et leur noyau bien visible possède un ou deux nucléoles. Il faut attendre le mois de janvier pour retrouver, dans le coelome, les premiers ovocytes libérés de leur cordon.

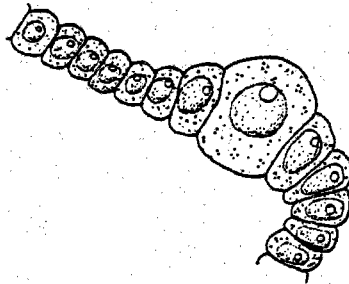


Figure 24 : représentation des cellules nourricières des femelles de *Hyalinoecia bilineata*.

Les mensurations ovocytaires ont été réalisées presque tous les mois sur une quinzaine de femelles de différentes tailles. Les résultats sont exprimés sous la forme d'histogrammes de fréquence de taille (figure 25) où "N" représente le nombre de gamètes mesurés, "U.M." celui des unités micrométriques (1U.M. = 9,9 microns); nous avons également figuré l'évolution de la température de l'eau à la station étudiée.

On constate ainsi que la distribution de fréquence des diamètres ovocytaires reste unimodale. Elle est étalée au début du printemps (figure 25, C) mais ne recouvre pratiquement plus que trois classes de

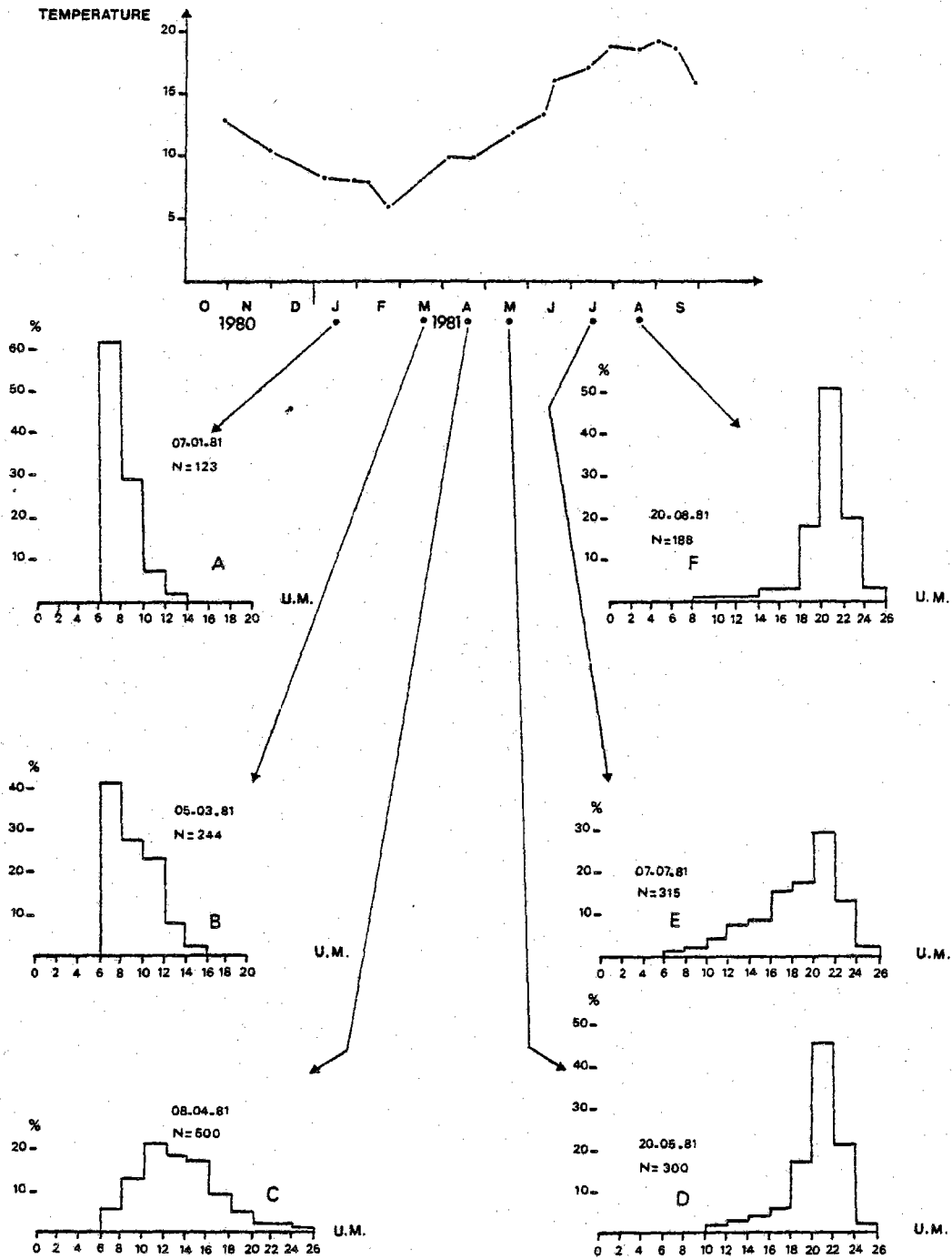


Figure 25 : histogrammes de fréquence de taille des ovocytes de *Hyalinoecia bilineata* en 1981.

taille à la fin du mois de mai (figure 25,D). Les ovocytes ont alors une taille moyenne de 210 microns; il faut noter que le développement et la croissance des gamètes s'accélérent nettement à partir d'avril (figure 25,C) dès que les eaux commencent à se réchauffer. Au mois de juillet, la très nette diminution du nombre des plus gros ovocytes marque le début de la ponte (figure 25, E). Ensuite l'ovogenèse se poursuit et dès la fin du mois d'août de gros ovocytes sont à nouveau prêts à être pondus; à partir du mois d'octobre, il ne reste plus une seule femelle fertile.

A l'issue de cette analyse, on peut conclure que les premiers ovocytes sont matures dès la fin du mois de mai et que la ponte s'étale de juin à septembre. La période de reproduction de *Hyalinoecia bilineata* est donc estivale et dure au moins trois mois.

Cependant, compte-tenu de la rythmicité de l'échantillonnage et du caractère qualitatif de la méthode employée, il n'est pas possible de déterminer si la ponte se fait de manière massive au cours d'une ou deux périodes privilégiées ou si au contraire l'émission des gamètes est progressive durant tout l'été. Dans ce but, nous avons appliqué en 1982 une nouvelle technique qui consiste à suivre l'évolution du nombre d'ovocytes libres dans le coelome des femelles pendant toute la période de ponte.

3.4.1.2) Evolution du nombre des ovocytes

Chez les femelles de *Hyalinoecia bilineata*, seuls les 70 à 80 segments médians contiennent des ovocytes. Dans un premier temps nous avons cherché à savoir si les gamètes sont distribués de manière homogène dans les segments fertiles d'une dizaine d'individus.

Pour diminuer les risques d'erreurs liés à la dissection, nous avons divisé la partie fertile du métastomium en groupes de cinq segments. Puis nous avons dénombré les ovocytes et calculé la moyenne pour chaque segment (figure 26).

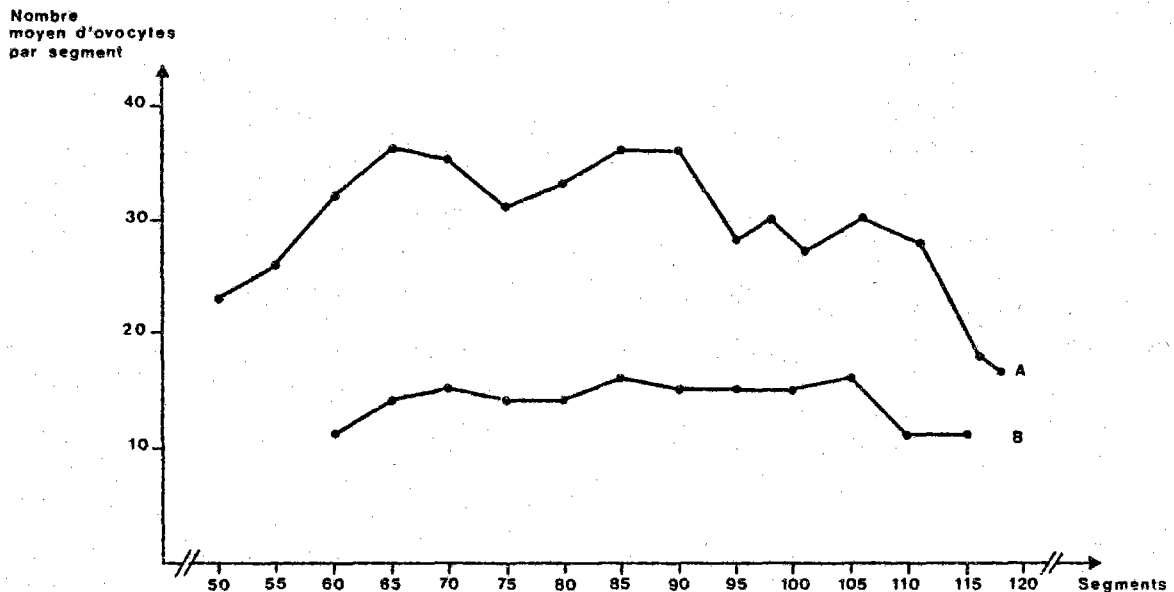


Figure 26 : évolution du nombre moyen d'ovocytes contenus dans les segments d'une grosse femelle (A=84mg) et d'une petite femelle (B=33mg) de *Hyalinoecia bilineata*.

Il apparait que la répartition est particulièrement homogène dans la section comprise entre les 60 et 100^{èmes} sétigères.

Nous avons alors pu comparer le nombre d'ovocytes de chaque spécimen en ne prélevant que cinq segments médians. Chaque mois, les femelles contenues dans douze prélèvements, soit environ une cinquantaine d'individus, ont été prises en compte (figure 27, A). Nous avons également mesuré les ovocytes (figure 28) et calculé le pourcentage de femelles contenant des gamètes (figure 27, B).

Il résulte de ces données graphiques que la ponte commence dès le mois de juin par l'émission des gros ovocytes. Au mois de juillet, le nombre moyen de gamètes contenu dans chaque femelle a diminué de moitié et 50% des individus n'en contiennent plus; le potentiel de reproduction de la population

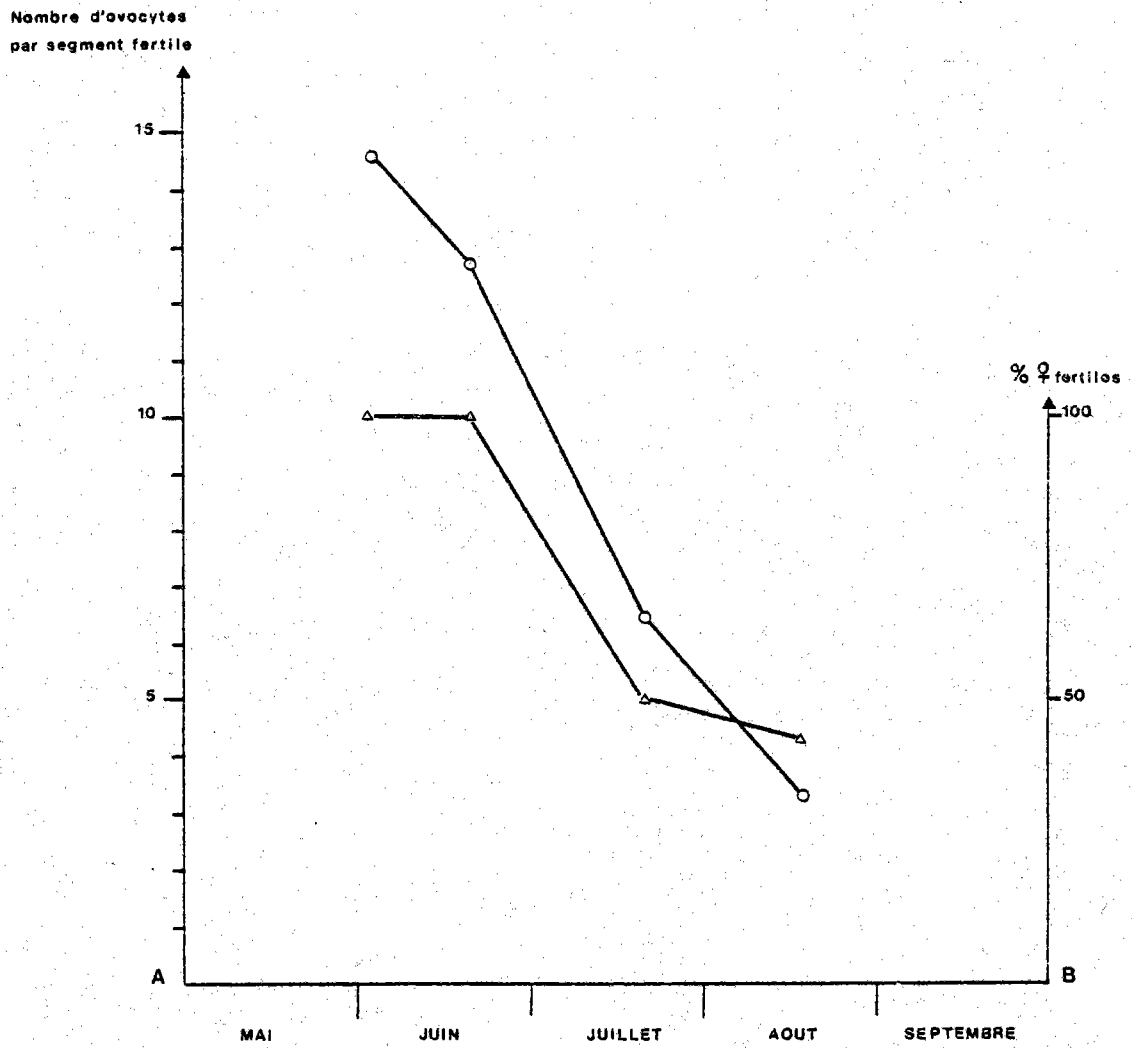


Figure 27 : évolution du nombre d'ovocytes par segment fertile (O) et du pourcentage de femelles fertiles (Δ).

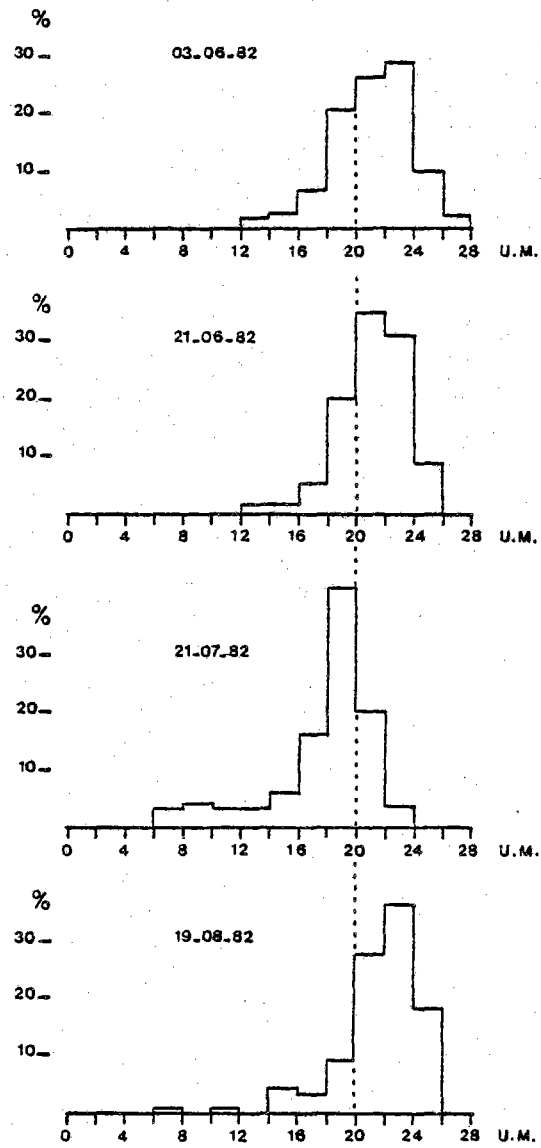


Figure 28 : histogrammes de fréquence de taille des ovocytes en 1982.

est alors réduit de 75%. A la fin du mois d'août on compte encore un peu plus de trois ovocytes par segment pour les 43% de femelles restantes.

Il est donc bien établi que l'émission des ovocytes s'effectue progressivement pendant au moins trois mois; elle n'est pas synchrone pour toutes les femelles chacune libérant ses gamètes en plusieurs fois et dans leur totalité. On assiste toutefois à une ponte plus intense au mois de juillet.

3.4.2) Evolution spermatique

Les premiers ensembles de cellules libres dans le coelome que nous avons pu identifier se présentent sous la forme d'amas plus ou moins développés de spermatocytes. Ils ont été observés au mois de janvier au moment de la libération des ovocytes chez les femelles. Au mois de mai apparaissent chez certains individus les premières "rosettes", se distinguant du stade précédent par l'acquisition d'un flagelle à la base de chaque spermatide, associé à quelques spermatozoïdes libres. Au début du mois de juin la majorité des mâles, de couleur blanchâtre, contiennent une grande quantité de spermatozoïdes. Quelques individus remplis de produits sexuels sont encore présents au début du mois d'octobre.

3.4.3) Sex-ratio

Dans le calcul du "sex-ratio" nous avons considéré les seuls individus qui élaborent des produits génitaux, c'est-à-dire ceux qui ont au moins un an d'âge.

Les gamètes sont identifiés avec certitude en hiver dès qu'ils passent dans la cavité coelomique. Le 7 janvier 1981, 65% des individus peuvent être différenciés et l'on compte un peu plus de mâles que de femelles (figure 29). A la fin du mois de mai, tous les individus potentiellement fertiles contiennent des produits génitaux; le sex-ratio est alors de 1,25 mâles pour 1 femelle.

Le 20 août, il ne reste plus que 27% de reproducteurs qui disparaissent ensuite pendant le mois de septembre.

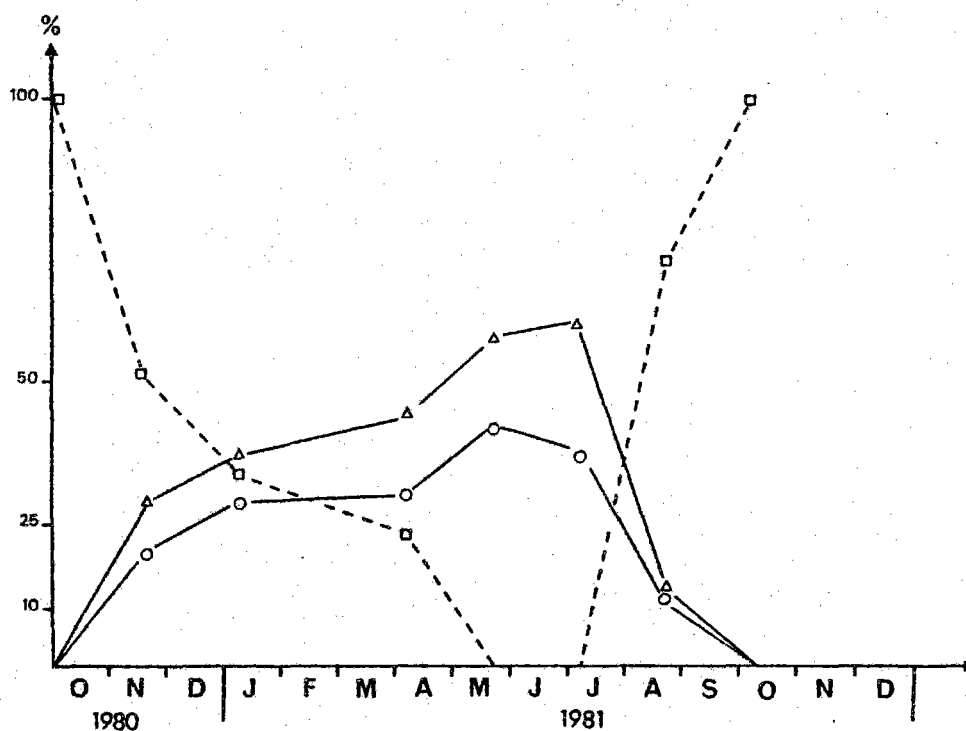


Figure 29 : évolution du pourcentage d'individus indifférenciés (□), de mâles (Δ) et de femelles (O) de *Hyalinoecia bilineata*.

3.4.4) Développement larvaire

3.4.4.1) Méthode

La méthode consiste à faire reproduire des individus matures dans des aquariums en circuit fermé d'eau de mer filtrée et à récupérer les larves par le système que nous avons préalablement décrit (chapitre 2.4.4 p. 26). Nous avons recueilli par cette technique des centaines de protochophores.

Des essais de fécondation artificielle ont été tentés d'après la méthode préconisée par ALLEN (1959) pour les Onuphidae mais ils ne furent jamais concluants. Le nombre de larves obtenus par la méthode précédente étant

suffisant nous n'avons pas poursuivi ces expériences.

Les protochophores obtenues sont élevées par petits groupes dans des béciers remplis d'eau de mer filtrée baignant dans une eau courante. Elle est renouvelée tous les jours selon la technique de CAZAUX (1970). Quand la larve devient benthique, du sédiment naturel est disposé au fond des bacs d'élevage et l'eau de mer n'est plus filtrée. La larve se nourrit alors elle-même de débris organiques et ingère, entre autres particules, des exuvies de Copépodes.

Dans le but de décrire chaque stade de développement les larves sont anesthésiées au MS 222 puis dessinées à l'aide d'une chambre claire.

3.5.2) Résultats

Les premières larves ont été récoltées en grand nombre depuis le début du mois de juillet jusqu'à la fin du mois d'août au stade protochophore.

a) Phase pélagique

Protochophore de 12 heures, longueur 190 microns (planche III,A)

Elle est pratiquement sphérique et couverte, sauf à ses deux extrémités, par une ciliature dense qui lui permet de se déplacer. Le pôle antérieur porte une touffe apicale de longs flagelles tandis que la région postérieure présente une petite aire centrale de cils courts non locomoteurs. Le tégument est assez transparent laissant apparaître de nombreuses et grosses inclusions vitellines.

A ce stade la larve est aveugle; elle nage assez rapidement en "spirale" jusqu'à la surface du bécier.

Protrochophore de 36 heures, longueur 220 microns (planche III,B)

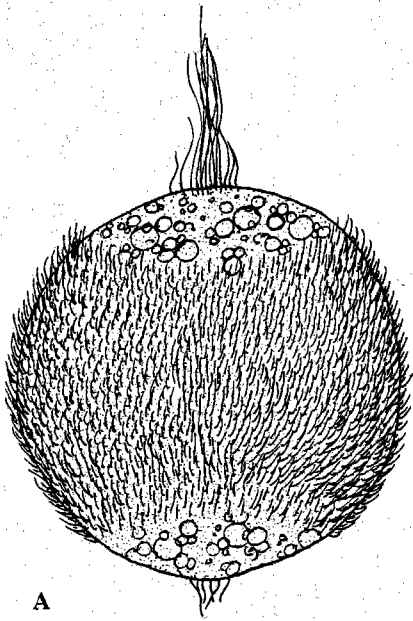
Ce stade, intermédiaire entre la prototrochophore et la métatrochophore typique, correspond à l'allongement de la région postérieure du corps de la larve, qui devient alors légèrement piriforme, à la diminution de la couverture ciliaire et à l'apparition d'un télotroche. La couverture ciliaire initiale se trouve localisée dans la partie antérieure du corps en forme de large anneau tandis que le télotroche à l'extrémité postérieure est assez étroit. Deux yeux sont bien différenciés mais la segmentation n'est pas encore visible. D'après les observations de CAZAUX (1970) chez *Diopatra neapolitana* les troches se développent avant le début de la métamérisation; la larve ne passe donc pas directement du stade prototrochophore à la métatrochophore.

Cette larve non métamérisée n'est pas à confondre avec la trochophore typique qui se caractérise par sa forme en "deux demi-sphères superposées" et par une durée de vie généralement longue (CAZAUX, 1970); le stade prototrochophore "avancé" de *Hyalinoecia bilineata* dure au maximum 24 heures.

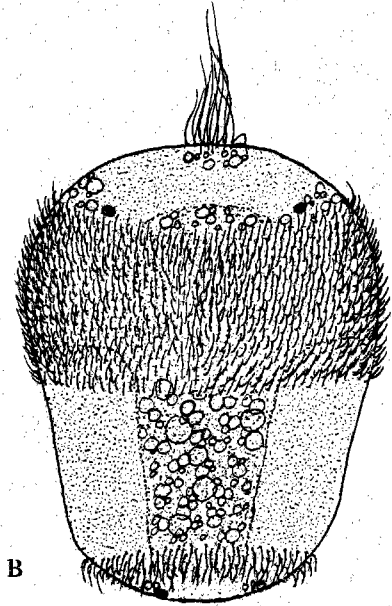
Après 48 heures, la larve de *Hyalinoecia bilineata* est un peu plus longue (250 microns) mais on ne distingue toujours pas de segmentation; elle est pélagique et vit encore sur ses réserves vitellines.

Métatrochophore de 60 heures, trois sétigères, longueur 270 microns (planche III,C)

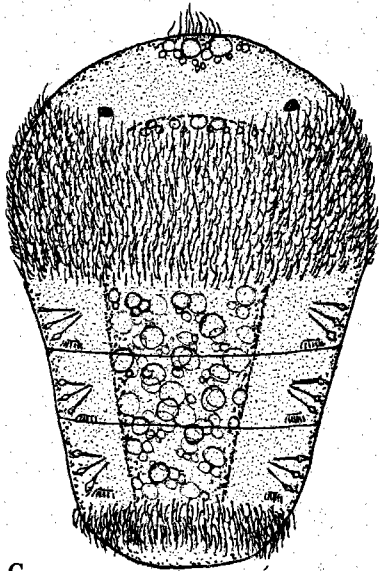
Environ soixante heures après la fécondation, on assiste à la différenciation simultanée de trois segments sétigères; d'après la terminologie de CAZAUX (1970), on parle dans ce cas de métamérisation "hétéronome". L'anatomie de la larve évolue alors assez vite : au début la silhouette est la même que celle du stade précédent; on distingue nettement les dissépiments et trois paires de soies arquées à chaque segment. Les soies sont toutes composées à article unidenté à capuchon mais ne font pas encore saillie. Dans les 24 heures qui suivent on voit apparaître le relief des segments accompagné de celui des ébauches parapodiales; les soies beaucoup plus



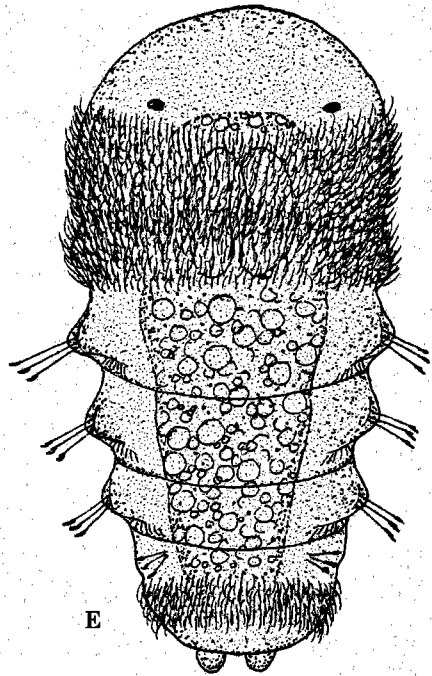
A



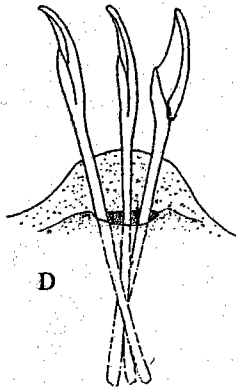
B



C



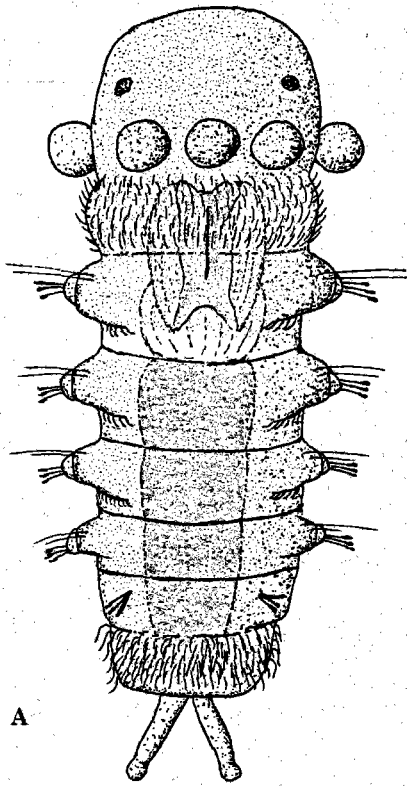
E



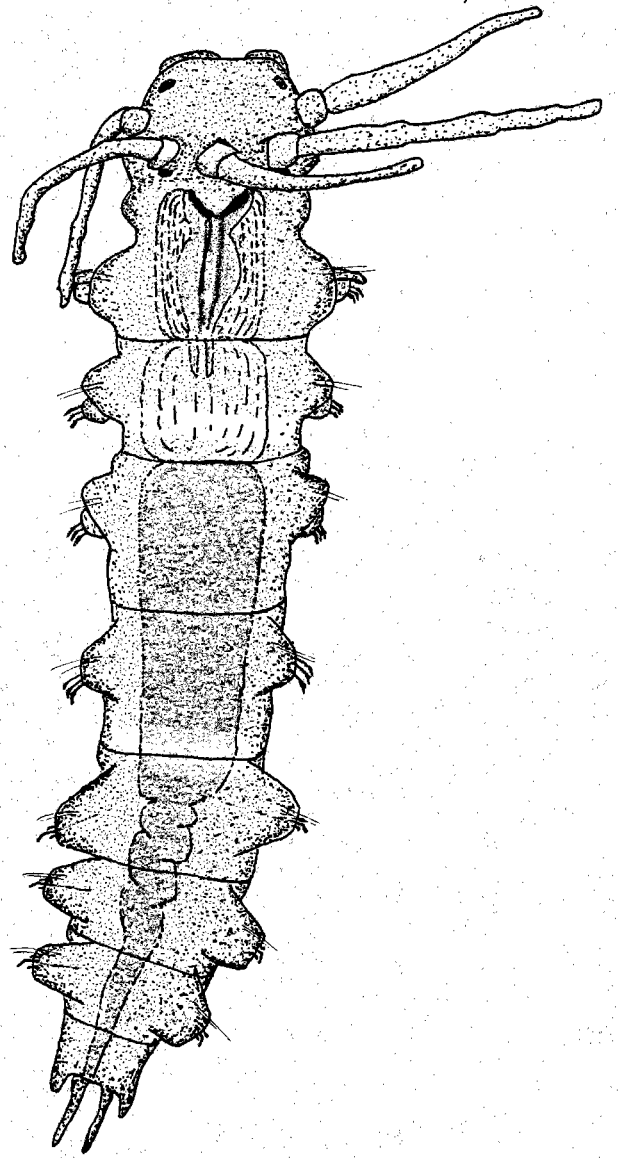
D

PLANCHE III

- A - Protozoophore de 12 heures, longueur 190 microns.
 B - Protozoophore de 36 heures, longueur 220 microns.
 C - Métatrochophore de 60 heures, 3 sétigères, longueur 270 microns.
 D - Soies saillantes à article unidenté à capuchon.
 E - Métatrochophore de 4 jours, 4 sétigères, longueur 380 microns.



A



B

PLANCHE IV

A - Erpochète de 5 jours, 5 sétigères, longueur 450 microns.

B - Jeune ver de 15 jours, 10 segments, longueur 800 microns.

longues, sont alors saillantes et articulées (planche III,D). Sur chaque segment on distingue un nototroche constitué d'une à deux rangées latéro-dorsales de cils vibratiles.

La nage de la larve est plus lente et s'effectue toujours en pleine eau.

Métatrochophore de quatre jours, quatre sétigères, longueur 380 microns (planche III,E)

La larve s'allonge et possède un segment sétigère supplémentaire. L'épispère n'a plus de touffe apicale; la bouche et le pharynx commencent à se former. Aux trois premiers sétigères les cirres dorsaux et ventraux, les lèvres pédieuses se différencient. Les soies composées sont toujours au nombre de trois à chaque parapode mais on note, en position dorsale, une à deux paires de soies simples supplémentaires. Le quatrième sétigère est identique au stade initial des trois premiers. Le dernier segment possède, outre le télotroche, une paire de cirres anaux.

C'est à ce stade, que la métatrochophore qui vit encore aux dépens de ses réserves vitellines perd progressivement son comportement pélagique, et commence à prospecter le fond des bacs d'élevage.

b) Phase benthique

Erpochète de cinq jours, cinq sétigères, longueur 450 microns (planche IV,A)

L'"erpochète" est le nom donné par CAZAUX (1970) au stade larvaire non pélagique qui "ne peut nager et rampe en s'aidant des soies parapodiales". A ce stade correspond la mise en place de certains organes de l'adulte : on observe ainsi l'ébauche de cinq antennes occipitales et d'une paire de palpes une paire de taches oculaires supplémentaires et des pièces buccales très élaborées. Le tube digestif est totalement organisé et commence à fonctionner. Au premier sétigère, une paire de soies évolue vers le type bidenté; le cinquième sétigère porte des soies différentes : on distingue une paire de soies aciculaires et trois paires de soies composées

à gros article bidenté en forme de "crochet"; au cours de la métamérisation ces soies se retrouvent toujours dans les segments postérieurs. Les deux cirres anaux sont nettement plus longs. Les organes larvaires, troches et zones ciliaires, sont réduits .

La larve vit dans un petit tube arénacé qu'elle fabrique à l'aide de ses pièces buccales et de ses premières paires de parapodes; en période d'activité elle traîne son tube derrière elle sur le sédiment. Ce comportement est à rapprocher de celui des individus adultes de *Hyalinoecia tubicola* (GOURBAULT, 1964) et a déjà été remarqué chez les juvéniles de *Hyalinoecia* sp. par GUERIN (1977).

Jeune ver de 15 jours, dix segments, longueur 800 microns (planche IV, B)

Dix jours environ après la fécondation, les organes larvaires disparaissent totalement. Au quinzième jour, la majorité des individus présentent déjà quelques caractères de l'adulte :

- le prostomium à forme trapézoïdale porte cinq antennes occipitales à cératophore court et à cératostyle très long, une paire d'antennes frontales oviformes, deux gros palpes et quatre groupes marqués de taches oculiformes.

- le segment buccal ne porte plus de ciliature. Le labre allongé en X et le système de mâchoires, très compliqué, sont complètement formés; d'après la terminologie de FAUVEL la formule dentaire moyenne à ce stade est la suivante : M.I = crocs; M.II = 8+9; M.III = 4+0; M.IV = 6+8; M.V = 1+1.

- le premier segment sétigère a fini son évolution, il est en tout point comparable à celui de l'adulte : les cirres dorsaux et ventraux sont allongés; les lèvres pédieuses cirriformes et les soies composées ont des articles fins bi- ou tridentés à capuchon. Les trois segments sétigères suivants portent des soies longues encore unidentées. A partir du cinquième sétigère les soies composées sont plus courtes et laissent entrevoir un article en "crochet" bidenté. Au pygidium une deuxième paire d'urites apparaît.

Ce même stade de développement a été récolté "in natura" et dans un collecteur au mois d'août 1982.

L'évolution des jeunes vers consiste ensuite en une simple adjonction de segments supplémentaires avec différenciation des soies spécialisées telles les soies aciculaires bidentées à capuchon que l'on aperçoit dès le dixième sétigère. Les juvéniles âgés d'un mois possèdent en moyenne 19 segments, un mois plus tard ils en possèdent 32.

3.4.4.4) Discussion

D'après les travaux de ANDREWS (1891), LIEBER (1931), KRISHNAN (1936), ALLEN (1959), HARTMAN (1967), SMITH et JENSZ (1968) et CAZAUX (1970) on sait que les Onuphidae *Onuphis magna*, *Diopatra amboinensis*, *Diopatra variabilis*, *Diopatra cuprea*, *Nothria notialis* et *Paronuphis antarctica*, *Rhamphobrachium* sp. et *Diopatra neapolitana* pondent leurs oeufs dans une masse gélatineuse qu'ils déposent sur le sédiment, à l'entrée de leur tube ou qu'ils peuvent même incuber dans une chambre spéciale. Cependant, chez *Hyalinoecia bilineata* ce type de développement direct n'existe pas : aucune ponte n'a été observée dans le milieu naturel et les larves sont libres au premier stade de leur développement à l'état de protochophore. Il serait intéressant de vérifier si l'émission des oeufs des autres espèces appartenant au genre *Hyalinoecia* se réalise selon les mêmes modalités.

Toutefois comme le fait remarquer CAZAUX (1970) les Eunicidae présentent en général un développement mixte à 3 stades : protochophore, métatrochophore et erpochète; il en est ainsi du cycle de *Hyalinoecia bilineata*.

La larve de *Hyalinoecia bilineata* est pélagique pendant trois ou quatre jours; elle est typiquement lécitotrophe vivant sur ses réserves durant toute sa vie planctonique. Il faut attendre le stade erpochète pour la voir se nourrir activement. En élevage, en l'absence de substrat, elle garde ses troches et zones ciliaires et reste pélagique bien que l'organisation du tube digestif se poursuive. Il est vraisemblable que l'existence d'une phase pélagique, même courte, facilite la dispersion des larves.

La larve construit ensuite un tube qu'elle traîne derrière elle à la façon des adultes de *Hyalinoecia tubicola* (GOURBAULT, 1964); GUERIN, (1977) note également que les jeunes benthontes de *Hyalinoecia* sp. déplacent leur tube formé de grains de sable en le tirant derrière eux. En outre le jeune ver quitte facilement son tube pour en construire un nouveau.

Nous pouvons donc conclure que l'aire de dispersion de la larve se réduit au fur et à mesure de son développement.

3.5) CONSTRUCTION DU TUBE ET COMPORTEMENT DE L'ADULTE

Le tube de *Hyalinoecia bilineata* se présente comme un long cylindre très étroit constitué par une fine membrane agglomérant à l'extérieur des grains de sable de tailles différentes. Oxygéné de manière permanente par l'animal, le tube présente, sur toute sa longueur, une couleur orangée uniforme.

Déposé nu dans des boîtes de Pétri avec un peu de sédiment, l'individu secrète rapidement du mucus et agglutine, au bout d'une heure ou deux, du sable autour de son corps; la fabrication du tube est alors terminée.

Lorsqu'il est disposé en aquarium sur une épaisse couche de sable le ver à un tout autre comportement : il prospecte d'abord le sédiment puis, à l'aide de ses premières paires de parapodes, il s'enfouit la tête en avant dans une galerie perpendiculaire à la surface du sédiment. Quelques minutes après, l'animal se retourne complètement dans sa galerie et l'on voit apparaître ses antennes à la surface. Le mucus alors secrété en abondance transforme rapidement la galerie en un tube.

Etant donné l'agilité et la rapidité avec lesquelles *Hyalinoecia bilineata* s'enfonce dans le substrat et fabrique un nouveau tube on peut penser, comme le font remarquer FAUCHALD et JUMARS (1979) pour les Onuphidae en général, que les individus manifestent ce comportement dans la nature.

Conformément aux autres Onuphidae tels *Onuphis emerita*, *Diopatra neapolitana* (MASSE, 1972) et *Diopatra cuprea* (MANGUM, 1968), *Hyalinoecia bilineata* sort presque la moitié du corps, prospecte autour de son tube et se rétracte brusquement; au repos, seul l'apex des antennes est visible.

3.6) EVOLUTION DE LA DENSITE DE LA POPULATION

L'évolution de l'abondance de *Hyalinoecia bilineata* à la station du Châtelais a été suivie successivement par RETIERE (1979), LECHAPT (com. per.) CLAVIER (1980) et moi-même, pendant onze années consécutives. Les échantillons ont d'abord été prélevés avec une benne Orange-peel puis à partir de 1979 à l'aide d'un carottier manipulé en plongée (cf. annexe 5); tous les prélèvements ont été tamisés sur treillis à maille carrée de 1 mm de côté. Les résultats sont exprimés en nombre d'individus par mètre carré (figure 30).

En 1972, six ans après le début du fonctionnement de l'usine marémotrice, la densité de la population de *Hyalinoecia bilineata* ne dépasse pas quatre individus par mètre carré; l'année suivante elle devient six fois plus importante; c'est donc à partir de cette date que l'espèce commença à occuper notablement l'espace. Ensuite, par poussées hivernales ou printanières, reflétant le recrutement sur maille de 1 mm les effectifs de la population augmentent d'année en année jusqu'en 1981. On constate cependant un ralentissement depuis 1979, les densités se stabilisant autour de 400 individus par mètre carré; on peut donc penser que la population a atteint un niveau de développement optimum au sein de la communauté.

Pendant la durée de nos propres observations les fluctuations annuelles des abondances sont faibles (inférieures à 15%); le recrutement est étalé depuis le début de l'hiver jusqu'au printemps et après quelques mois de stabilisation les effectifs diminuent en fin d'été, après la reproduction. Ce type d'évolution laisse présager que le stock des reproducteurs comporte plusieurs générations et que la longévité des individus est de plusieurs années.

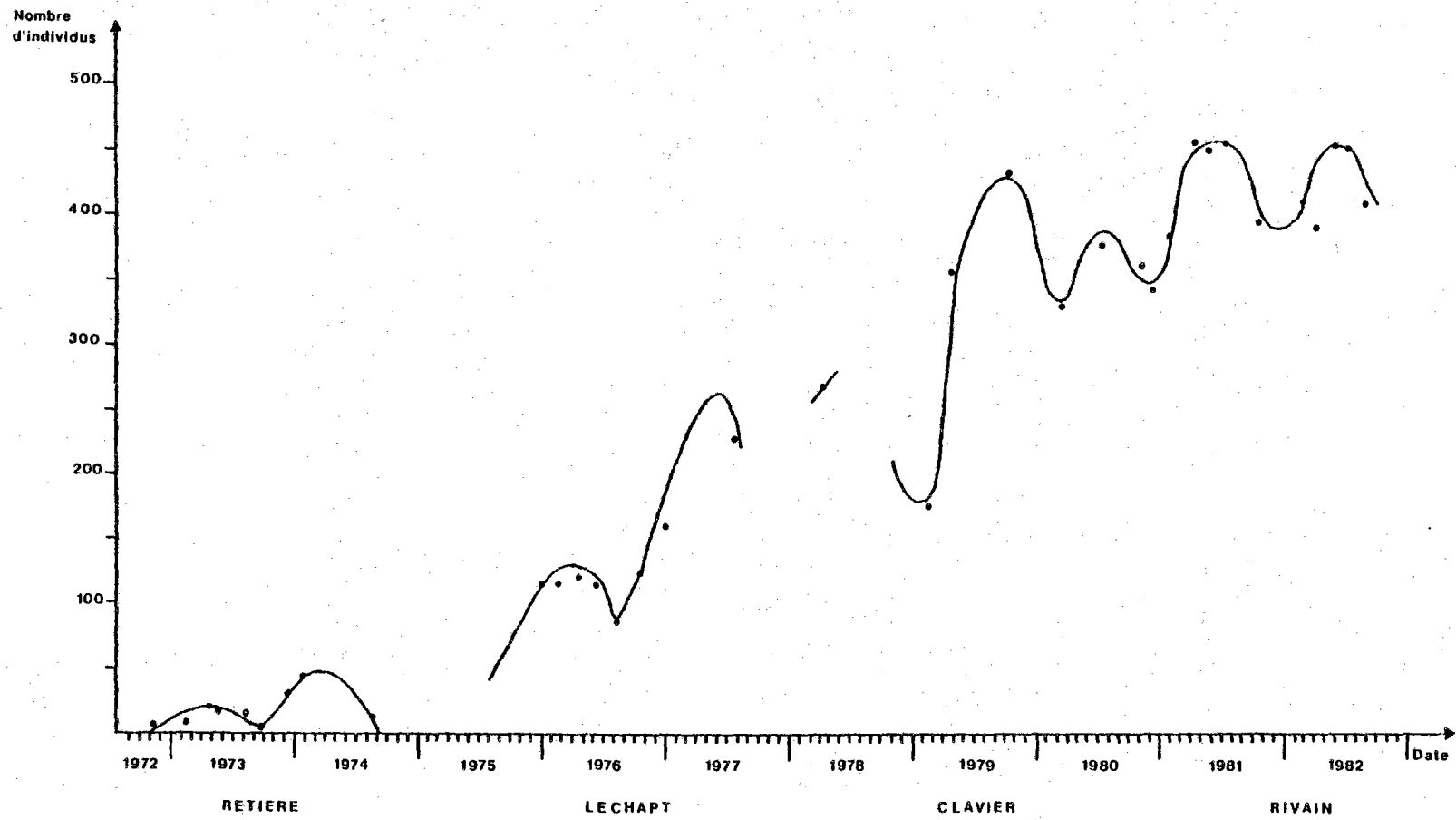


Figure 30 : évolution de la densité de *Hyalinoecia bilineata* à la station du Châtelais, de 1972 à 1982.

3.7) STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE DE LA POPULATION

3.7.1) Choix d'un critère de taille

L'analyse de la structure démographique d'une population consiste essentiellement à individualiser et dater les différentes cohortes soit directement d'après des critères d'âge soit indirectement à l'aide de critères de taille. Ces deux procédés de datation font appel respectivement à la reconnaissance de stries de croissance sur des pièces anatomiques rigides et non caduques et à des mensurations de la taille des organismes.

Chez quelques espèces de Polychètes on peut mettre en évidence des critères d'âge. Ainsi RETIERE (1976) a montré que les anneaux des mâchoires de *Nephtys hombergii* se formaient en période hivernale. Nous avons donc cherché à savoir si chez *Hyalinoecia bilineata* le labre et les mâchoires, composés en grande partie de chitine, étaient susceptibles d'enregistrer les périodes de ralentissement de croissance. Après de nombreuses dissections et observations des pièces buccales, il s'avère qu'aucune marque de diminution de vitesse de croissance n'est imprimée sur les mâchoires et que les stries clairement individualisées sur le labre ne sont pas interprétables. Nous nous sommes donc orienté vers la recherche d'un critère de taille.

Mais le corps des individus de *Hyalinoecia bilineata*, long et fin, est extrêmement fragile. Malgré toutes les précautions prises nous n'avons jamais réussi à obtenir plus de 25% d'individus entiers, les autres possédant tous au moins 40 segments. Afin de prendre en compte tous les individus contenus dans chaque prélèvement nous avons cherché à sélectionner un critère de taille se rapportant à cette partie antérieure du corps.

Après avoir réalisé plusieurs séries de mesures de la largeur du dixième sétigère et de la longueur des sept premiers segments et constaté ainsi l'extrême "élasticité" de l'animal nous avons opté pour une mesure en trois dimensions : le poids.

41 individus entiers ayant dégorgé préalablement pendant 48 heures ont été anesthésiés puis sectionnés au 41 nième sétigère sous loupe binoculaire. La relation obtenue entre le poids des 40 premiers sétigères (P_{40}) et le poids total (P_t) est la suivante :

$$P_t = 5,724 P_{40} - 7,220 \quad r = 0,994$$

Le coefficient de corrélation (r) étant assez élevé, nous avons décidé d'appliquer cette mesure à l'ensemble de la population.

3.7.2) Structure de la population

Durant quatre mois, le prélèvement de 16 carottes de 1/35ème de m² réparties au hasard dans une zone de plusieurs mètres d'amplitude nous a permis de récolter à chaque fois 250 à 300 individus. Toutefois l'interprétation des données obtenues reste extrêmement délicate. On peut cependant noter l'existence de plusieurs classes modales qui laissent supposer que la durée de vie de *Hyalinoecia bilineata* est approximativement de quatre à cinq ans. (figure 31).

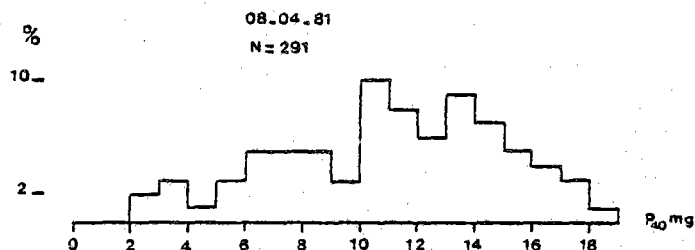


Figure 31 : Structure de la population au printemps.

Pour vérifier cette hypothèse nous avons essayé de suivre la croissance des plus petites classes de taille.

3.7.3) Croissance des juvéniles

La nature et la dimension de l'échantillonneur, dont les caractéristiques sont exposées en annexe, ainsi que la méthode de tri ont été adaptées à la taille et au comportement des individus juvéniles. Immédiatement après le recrutement les prélèvements sont triés frais sans être tamisés; quelques mois plus tard ils sont fixés au formol sur le terrain puis passés sur une série de tamis de 500, 250 et 100 microns de vide de maille au laboratoire. Ensuite la croissance est évaluée par le dénombrement des sétigères de tous les individus entiers. Mais les mesures portent parfois sur un effectif réduit (jusqu'à trois individus) limitant ainsi la signification des moyennes calculées (figure 32).

Cependant nous pouvons déduire avec certitude qu'il faut pratiquement deux ans aux juvéniles pour acquérir la totalité de leurs segments; d'ailleurs, un an après la ponte les individus n'ont pas encore élaboré de produits génitaux; les organismes réservent donc l'essentiel de leur énergie à la croissance somatique.

De plus cette analyse très fine de la croissance montre que les recrutements printaniers obtenus sur tamis à vide de maille de 1 mm. concernent les individus de deuxième génération et renforcent l'hypothèse d'une durée de vie relativement longue de l'espèce.

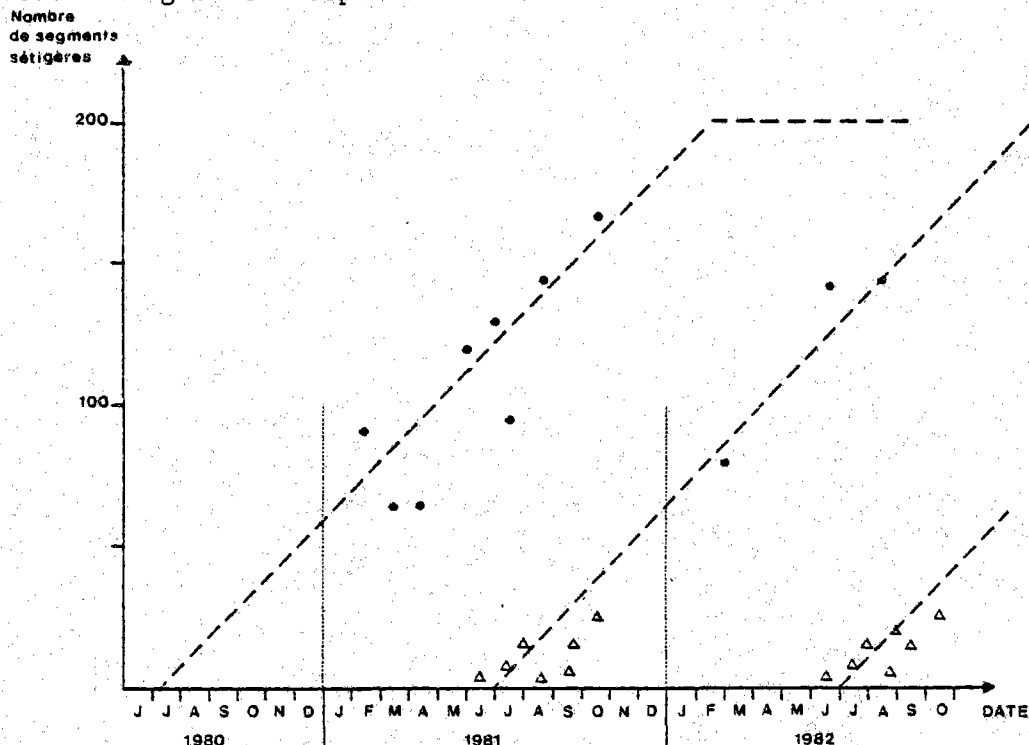


Figure 32 : évolution du nombre de segments des juvéniles de *Hyalinoecia bilineata*. Δ = en élevage ; (o) = "in natura".

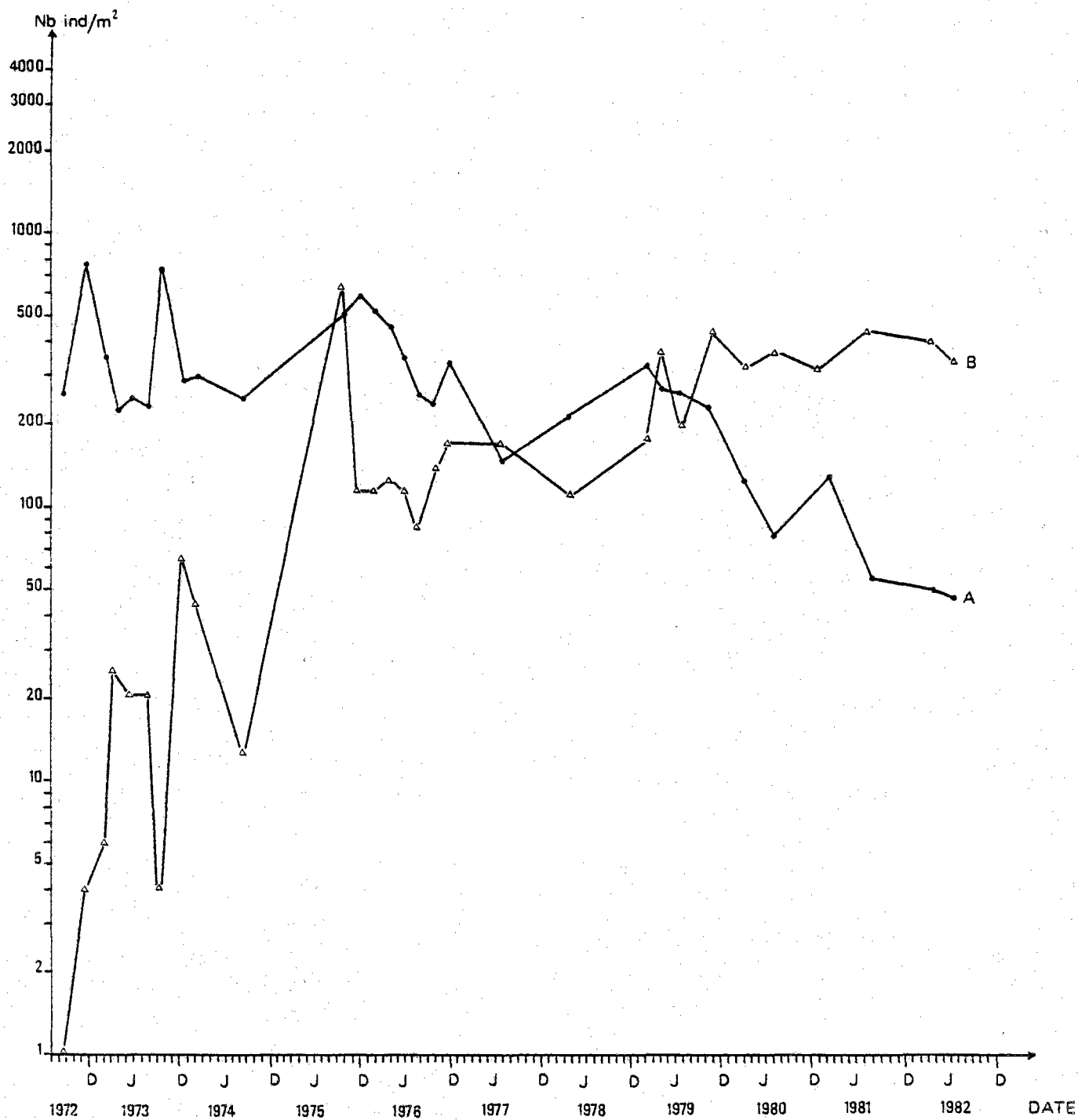


Figure 33 : évolution de la densité de *Hyalinoecia bilineata* (B) et *Nephtys hombergii* (A) entre 1971 et 1982 (d'après CLAVIER et al,1982).

3.8) DISCUSSION

Dans le bassin maritime de la Rance, l'espèce *Hyalinoecia bilineata* est en limite de distribution géographique. Mais d'après les cartes de température de "l'atlas des mers situées autour des îles Britanniques" (LUNT, DALBY et WILLIAMS, 1981) il ne semble pas que ce soient les variations thermiques qui empêchent son extension dans la partie orientale de la Manche.

Hyalinoecia bilineata, espèce polytélique, se reproduit en Rance durant les trois mois d'été. Il en est de même de la population échantillonnée en baie de Lannion dans le cadre du suivi écologique postérieur à la catastrophe de l'"Amoco Cadiz" (CABIOCH et al., 1981). Les oeufs sont émis progressivement de juin à septembre avec une activité un peu plus intense au mois de juillet.

Hyalinoecia bilineata, dont le développement larvaire n'est pas direct, est la seule espèce connue chez les Onuphidae qui ne retient pas ses oeufs dans une masse gélatineuse. Il serait intéressant de vérifier si cette particularité est propre au genre *Hyalinoecia* ou seulement à l'espèce *bilineata*. Au stade erpochète la larve construit un petit tube qu'elle traîne derrière elle sur le sédiment. Ce comportement, déjà observé par MASSE (1977) chez *Hyalinoecia* sp. a duré plus d'un mois dans nos élevages au laboratoire.

Les très faibles recrutements notés à la station du Châtelais ne correspondent pas au potentiel de reproduction de la population en place et restent insuffisants pour assurer à eux seuls son renouvellement. Il est probable que la circulation générale et les courants de fond de la Rance contribuent à la dispersion des larves pélagiques et des jeunes stades benthiques sur l'ensemble du bassin. Celle-ci serait ensuite compensée par la migration active d'individus plus âgés. Cette hypothèse est étayée par les observations comportementales des adultes qui construisent rapidement leur tube avec agilité comme la plupart des autres Onuphidae (FAUCHALD

et JUMARS, 1979). En outre le faciès des sables fins vaseux à *Melinna palmata*, considéré comme la communauté de la Rance la plus diversifiée et la plus riche, pourrait exercer, d'un point de vue trophique, un effet attractif vis à vis des individus adultes de l'espèce.

Il est permis de penser que ces migrations actives et passives ont abouti, après une longue phase de colonisation de 1972 à 1979, au maintien de la population à un niveau d'abondance relativement stable depuis trois ans. Selon la définition de PIANKA (1970) cette stabilisation correspondrait à la "capacité d'accueil" du milieu pour l'espèce et dépendrait essentiellement de l'équilibre entre les composantes principales de l'écosystème. Or, dans la communauté du Châtelais, ce sont les relations interspécifiques qui provoquent à long terme la rééquilibration hiérarchique des espèces principales dont les évolutions des abondances respectives de *Hyalinoecia bilineata* et *Nephtys hombergii* sont une excellente illustration (figure 33).

Afin de déterminer si ces évolutions à long terme sont la résultante d'une compétition entre les deux populations il convient d'étudier le régime alimentaire de *Hyalinoecia bilineata*.

La longévité des individus, la taille et le nombre des ovocytes élaborés par les femelles de *Hyalinoecia bilineata* nous amènent à rapprocher la stratégie démographique de la population de celle du type K définie par MAC ARTHUR et WILSON (1967). Les autres espèces annéliennes dominantes de la communauté, *Melinna palmata*, *Nephtys hombergii* (RETIÈRE, 1979) et *Euclymene oerstedii* (CLAVIER, 1980) se réfèrent à ce type de stratégie; *Hyalinoecia bilineata* se révèle donc une composante supplémentaire d'équilibration du peuplement.

3.9) CONCLUSION

En Rance la population de *Hyalinoecia bilineata* est en position marginale par rapport à son aire de distribution; toutefois les écarts thermiques ne semblent pas responsables de la limite de son extension en Manche occidentale.

L'espèce est polytélique et la première génération ne participe pas à la reproduction. La gamétogénèse commence dès la fin de la période de reproduction, les gamètes femelles se présentent d'abord sous forme de séries de cellules germinales disposées en "chapelet" comme chez *Diopatra cuprea*. L'apparition des premiers ovocytes libres dans le coelome s'observe en janvier et coïncide avec celle des spermatocytes. Après le réchauffement des eaux, l'évolution est très rapide et aboutit à l'émission des premiers ovocytes au mois de juin; ils ont alors une taille moyenne de 210 microns. La ponte n'est pas synchrone pour toutes les femelles; elle dure tout l'été et est plus intense au mois de juillet.

Le développement larvaire "mixte à trois stades" est typique des Eunicidae. La larve lécitotrophe a une durée de vie pélagique de trois ou quatre jours. Elle présente ensuite un début de métamorphose hétéronome et devient benthique au stade de quatre sétigères. L'"erpochète" laisse alors entrevoir un tube digestif totalement organisé et des pièces buccales fonctionnelles; il vit dans un petit tube arenacé qu'il traîne derrière lui. C'est entre quinze jours et un mois que le jeune ver s'enfonce pour la première fois dans le substrat et construit un tube vertical perpendiculaire à la surface du sédiment. La métamorphose est totalement achevée au cours de la deuxième année.

La population qui s'est récemment installée à la station du Châtelais dans des conditions de milieu stables a atteint depuis quelques années un niveau de densité quasiment constant; elle semble actuellement composée de plusieurs générations. Cette durée de vie relativement longue associée

à une maturité tardive et un taux de fécondité apparemment faible nous autorisent à rapprocher la stratégie démographique de la population de *Hyalinoecia bilineata* du type K de MAC ARTHUR et WILSON qui caractérise la majorité des populations annélidiennes principales du peuplement.

4) ACTION DE PREDATION DE *Hyalinoecia bilineata*

4.1) INTRODUCTION

La composition et la structure d'une communauté benthique dépendent essentiellement de l'établissement des espèces et de leur maintien déterminés eux-mêmes par l'action des facteurs écologiques (GUERIN et MASSE, 1978). Parmi ceux-ci il convient de distinguer les paramètres physiques et les paramètres biotiques bien qu'ils aient une action conjointe et qu'il soit très difficile de faire la part de leurs effets. Toutefois SANDERS (1968) différencie nettement deux types de communauté dans lesquels l'une ou l'autre de ces deux catégories de facteurs a une influence dominante.

Dans l'estuaire de la Rance les communautés de sédiments fins se sont considérablement développées depuis la mise en service de l'usine marémotrice (1966). Sous la cote bathymétrique + 3 mètres, les sédiments sont maintenant toujours immergés, les variations hydrologiques sont tamponnées et les facteurs édaphiques, en général, stabilisés. A ces conditions correspond le "faciès "type" des sables fin vaseux à *Melinna palmata*" défini par RETIERE (1979), il semble s'apparenter à la deuxième catégorie de SANDERS. En effet, les études écologiques entreprises à partir de 1971 montrent que depuis 1976 cette unité de peuplement n'est plus sous le contrôle de la perturbation édaphique initiale mais qu'elle est maintenant soumise à l'action de phénomènes d'ordre biologique, inhérents à elle-même (CLAVIER, LECHAPT, RETIERE, RIVAIN, 1982). Parmi ceux-ci les relations interspécifiques et en particulier les rapports trophiques semblent être de première importance.

Au sein de communautés semblables, l'importance de ces relations trophiques a été observée par plusieurs auteurs et fait l'objet de nombreuses études qui s'appuient en général sur une expérimentation "in natura". Parmi celles-ci les plus communes consistent à exclure l'action des prédateurs "supérieurs" sur la macrofaune endogée par la disposition de cages sur le sédiment (WOODIN, 1974; ARNTZ, 1977; REISE, 1977, 1978; VIRSTEIN, 1977, 1979; YOUNG et YOUNG, 1977; BELL et COUL, 1978; BERGE 1980). La maille des filets recouvrant les cages est choisie en fonction

de la taille du prédateur à exclure, les plus étroites interdisant l'accès aux petits prédateurs épibenthiques (REISE, 1978). Au lieu même de notre étude, CLAVIER (1980) a réalisé ce type d'expérimentation et, malgré les difficultés rencontrées, a réussi à mettre en évidence le rôle limité que tiennent les prédateurs "supérieurs" dans la régulation des populations de l'endofaune. Nous avons donc orienté nos recherches vers un autre niveau de l'échelle trophique.

D'après les observations de THORSON (1953), WOODIN (1976) GUERIN et MASSE (1978), PETERSON (1979), la régulation des communautés benthiques à haut niveau de densité se fait principalement par le jeu des interactions entre les individus déjà établis et le recrutement. L'importance écologique de la prédation sur l'échelon trophique inférieur a fait l'objet de travaux récents (BELL et COUL, 1978; BUZAS, 1978; GERLACH, 1978; REISE, 1979). Dernièrement REISE (1979), par des expériences d'introductions de prédateurs d'endofaune sous des cages, montre clairement que la méiofaune "permanente" (au sens de McINTYRE, 1969) est délaissée par les prédateurs quand arrivent les jeunes stades benthiques, c'est-à-dire la méiofaune "temporaire".

Dans l'état actuel des recherches entreprises sur la communauté des sables fins de la Rance nous ne disposons d'aucune information à ce sujet. Nous nous sommes donc proposé d'analyser ce maillon trophique et ainsi de déduire certaines relations fonctionnelles qui existent entre la macrofaune endogée et le méiobenthos.

D'après les travaux de GUERIN et MASSE (1974) une des meilleurs techniques d'analyse du méiobenthos "temporaire" consiste à présenter dans le milieu des enceintes remplies de substrats vierges faisant office de collecteurs de larves. L'idée n'est pas nouvelle : c'est THORSON (1946) qui le premier dispose dans la masse d'eau des récipients pour obtenir, après dépôts des matières en suspension, des métamorphoses de larves méroplanctoniques. Puis, GUERIN (1970, 1977), GUERIN et MASSE (1974, 1978), SARTHEIN et RICHTER (1974), SCHEIBEL (1974), SCHEIBEL et RUMOHR (1979) et enfin ARNTZ et RUMOHR (1982), dans une optique plus large, réalisent plusieurs séries d'expériences en changeant la nature du sédiment introduit dans les collecteurs, la profondeur, la durée et la saison de leurs expositions. Cette techni-

que est même adoptée en écologie bathyale pour déterminer les vitesses de croissance et les rythmes biologiques des peuplements benthiques (GRASSLE, 1977; DESBRUYERES et al, 1980). C'est surtout par les nombreux travaux de GUERIN que cette nouvelle technique d'étude est devenue applicable en milieu littoral.

Pour évaluer le rôle d'un prédateur endogé sur le meiobenthos temporaire nous avons donc pensé réaliser des collecteurs de larves et y introduire ensuite le prédateur. Parmi les populations d'endofaune de notre station, celle de *Hyalinoecia bilineata* tient le 4^e rang d'abondance et peut donc avoir une action sensible sur les recrutements de la macrofaune. Pour l'analyse, nous pouvions, comme l'a fait MANGUM (et al, 1968) sur une espèce très voisine, *Diopatra cuprea*, réaliser des examens directs de contenus digestifs ainsi que des observations de comportement en aquarium. Cependant les résultats obtenus ne sont que qualitatifs et du fait de l'extrême difficulté d'identification du contenu des fécès, ces études sont souvent assez décevantes. La méthode que nous avons retenue consiste à calculer la différence d'effectifs entre les collecteurs qui contiennent les prédateurs et ceux qui n'en renferment pas. En faisant succéder différentes séries de collecteurs au cours des saisons, nous obtenons sur un cycle annuel l'évolution de l'effort de prédation. Parallèlement, d'autres séries de collecteurs exposés au fond pendant des durées assez courtes indiquent les périodes des principaux recrutements. Nous avons à la fois adapté et combiné des expériences de colonisation de substrats vierges et d'inclusion de prédateurs sous cages.

Le principe fondamental de cette étude consiste donc à disposer sur le fond des séries de collecteurs de larves et à introduire, dans certains d'entre eux, des individus de *Hyalinoecia bilineata*. Son objet est de mettre en évidence l'effort de prédation de cette espèce sur la meiofaune temporaire et de dégager le rôle qu'elle peut tenir dans la régulation des populations de la macrofaune endogée.

Après avoir indiqué la conception et le déroulement des expériences nous décrirons les principaux recrutements que nous avons obtenus dans les collecteurs et exposerons ensuite les résultats quantitatifs des expériences de prédation.

4.2) CONDITIONS DE L'EXPERIENCE

4.2.1) Caractéristiques des collecteurs

Nous avons utilisé des boîtes cylindriques en plastique blanc; elles ont un diamètre intérieur de 12,5 cm et leur profondeur est choisie en fonction des objectifs recherchés. Nous distinguons ainsi 2 types de collecteurs (figure 34) :

- le type "profond" d'une hauteur de 18 cm contient 2 litres de sédiment; cette dimension correspond très largement à la profondeur atteinte par les annélides adultes ;

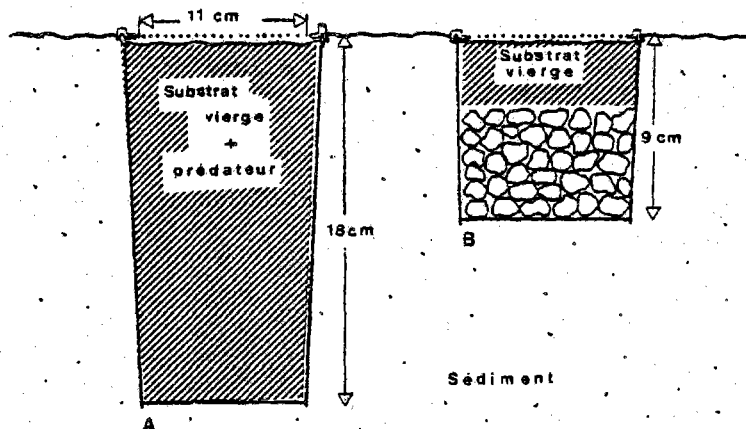


Figure 34 - Coupe longitudinale des deux types de collecteurs : (A) type "profond", (B) type "superficiel".

- le type "superficiel" a 9 cm de profondeur; les 2/3 inférieurs sont occupés par des graviers et le 1/3 supérieur est rempli de substrat vierge. Ces deux couches sont séparées par une toile de nylon à vide de maille de 50 microns. La quantité de sédiment introduit est tout à fait suffisante si l'on tient compte de la répartition verticale de l'endofaune dans le substrat (CLAVIER, 1981). Ces enceintes, dépourvues de prédateur, servent de référence et sont appelées "collecteur-témoins" dans la suite de cet exposé.

L'ouverture supérieure de chaque collecteur est recouvert d'un filet plastique à maille carrée de 0,5 mm de côté. Ce choix répond à trois préoccupations principales :

- interdire l'accès de la surface libre du sédiment aux gros prédateurs,
- retenir les annélides prédatrices introduites (*Hyalinoecia bilineata*),
- être perméable aux larves méroplanctoniques et aux premiers stades benthiques.

4.2.2) Caractéristiques des sédiments

4.2.2.1) Traitements

Les sédiments utilisés sont prélevés par carottage en plongée au lieu même de l'expérimentation. Ils sont ensuite traités au laboratoire pour devenir vierges ou "azoïques"; les opérations sont les suivantes :

- lavage à l'eau douce sur treillis à vide de maille de 1 mm; la macrofaune et les grosses coquilles sont ainsi éliminées;
- décantation pendant une quinzaine de jours suivie d'un séchage à l'étuve.

Cette dernière opération est conseillée par GUERIN (1970) bien qu'il

reconnaisse lui-même que le séchage à l'étuve détruit la microfaune, les diatomées et les bactéries dont l'importance pour la fixation a été mise en évidence par les travaux de plusieurs auteurs (WILSON, 1937, 1955; THORSON, 1953; GRAY, 1966, 1971, 1974; SCHELTEMA, 1974). Nous avons tenu compte de cette "stérilisation" qui a, somme toute, l'avantage d'être radicale, dans le calcul du temps d'exposition des collecteurs.

Le sédiment ainsi traité est alors disposé en quantité suffisante dans chaque collecteur de manière à ce que la surface libre de celui-ci arrive à environ 1 cm en dessous du filet. Il est humecté avec de l'eau de mer filtrée juste avant la plongée.

4.2.2.2) Granulométrie

Les résultats de l'analyse granulométrique des échantillons sont exprimés en fonction de la classification définie par LARSONNEUR (1977); elle est exposée en annexe. Ils sont traduits sous forme de polygones de distribution de fréquence (figure 35) et montrent que les sédiments introduits dans les collecteurs satisfont à la définition des "sables fins vaseux".

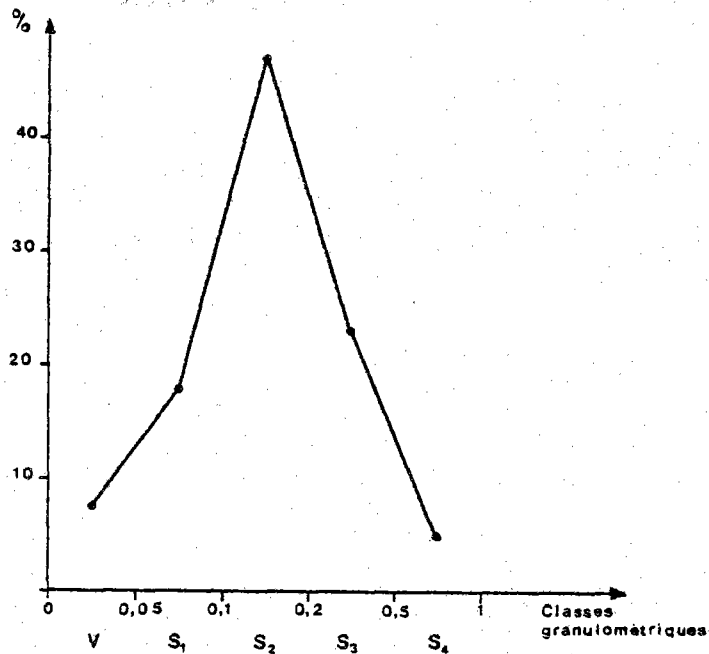


Figure 35: polygone de fréquence des différentes classes granulométriques.

Quelles que soient l'époque et la durée d'immersion des collecteurs nous n'avons jamais relevé de modification sensible de la texture des sédiments récupérés.

4.2.3) Disposition sur le fond

Le lieu de l'expérimentation se situe dans la partie médiane du bassin maritime de la Rance à 100 mètres de la station du Châtelais, à la côte bathymétrique de + 1 mètre (qui correspond en fait à la cote - 3 mètres si l'on considère la moyenne des niveaux bas enregistrés en Rance). Les collecteurs sont descendus à marée haute au moyen d'un parachute de levage manipulé en plongée. Un cylindre de sédiment est prélevé laissant juste la place pour emboîter le collecteur (Planche V). La perturbation du milieu est ainsi minimisée. De même, à la fin d'une série d'expériences, les trous laissés par les collecteurs remontés sont aussitôt utilisés par une autre série de collecteurs.

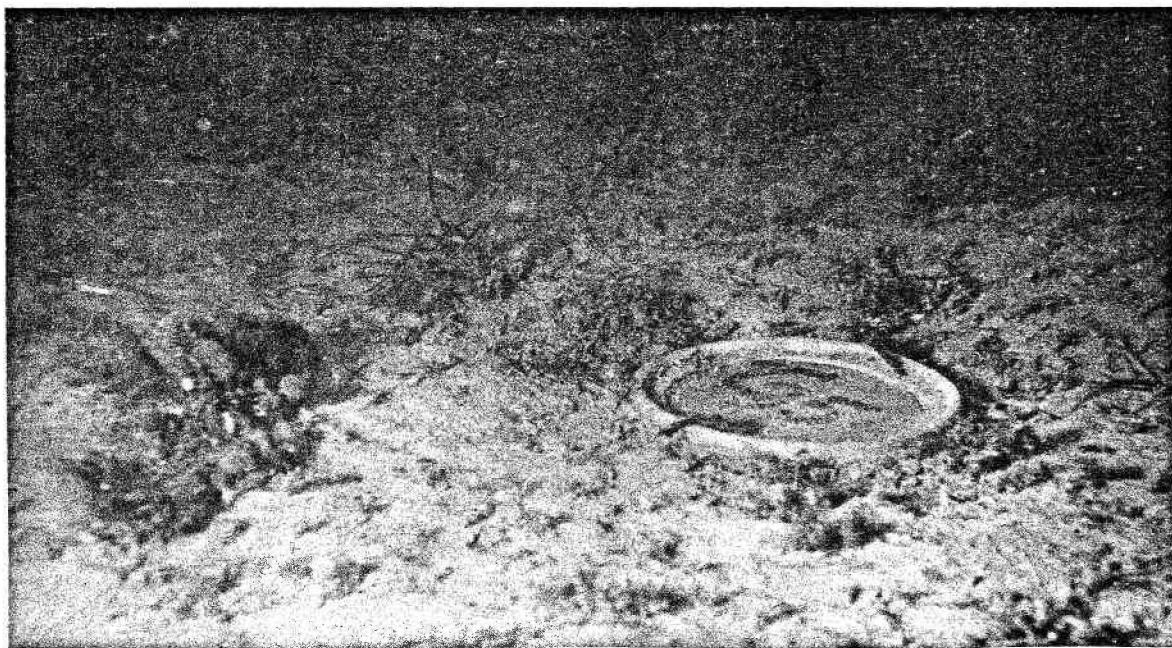


Planche V : disposition des collecteurs au fond.

4.2.4) Déroulement des expériences

Le déroulement des expériences entreprises à partir du mois de juin 1981 jusqu'au mois d'octobre 1982 est résumé dans la figure 36. Les chiffres et les lettres notées pour l'expérience 2 correspondent à l'emplacement des collecteurs au fond; la flèche indique la date d'introduction des prédateurs.

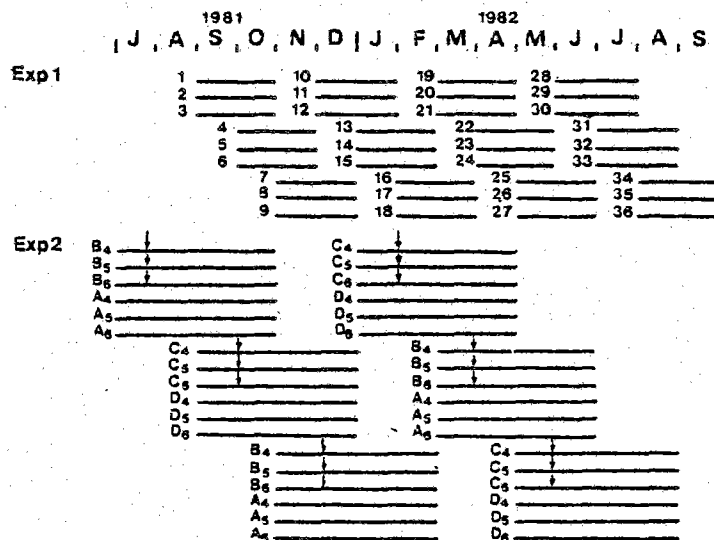


Figure 36 : diagramme indiquant les périodes d'expositions de chaque collecteur.

Nous distinguons dans ce protocole deux séries d'expériences :

- l'expérience 1 est réalisée uniquement avec des collecteurs de type superficiel; la durée d'exposition est de deux mois. Ce délai correspond au temps minimum au bout duquel il devient possible d'extraire les jeunes stades benthiques du sédiment et de les déterminer. Chaque mois, tous

collecteurs sont remplacés par une série équivalente. Ce programme mensuel permet de déterminer de manière assez fine les périodes de recrutement.

- l'expérience 2 implique l'utilisation de deux types de collecteurs; ils sont immergés pendant une durée totale de quatre mois. Ce délai permet aux jeunes benthontes de se développer et d'atteindre, pour les espèces à croissance rapide, un stade avancé. Un mois après le début de l'expérience, les collecteurs de type profond (séries B et C de la figure 36) sont remontés en surface pour l'introduction des prédateurs; nous avons représenté dans le tableau suivant, le nombre d'individus introduits et l'effectif récupéré en fin d'expérience.

| Epoque d'exposition | ASO | OND | DJF | FMA | AMJ | JJA |
|------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Désignation des collecteurs | | | | | | |
| B ₄ | 6/5 | | 7/1 | | 7/7 | |
| C ₄ | | 6/6 | | 6/6 | | 5/2 |
| B ₅ | 6/6 | | 7/5 | | 7/7 | |
| C ₅ | | 5/3 | | 6/5 | | 5/3 |
| B ₆ | 6/6 | | 6/5 | | 6/6 | |
| C ₆ | | 5/5 | | 5/5 | | 5/5 |
| Total | 18/17 | 16/14 | 20/11 | 17/16 | 20/20 | 15/10 |
| Pourcentage de mortalité | 6 | 12 | 45 | 6 | 0 | 33 |

Tableau 3 : pourcentage de mortalité des prédateurs dans les collecteurs

Nous constatons, qu'en général, il n'y a pas eu de grosses mortalités durant le temps de l'expérimentation, sauf en hiver (décembre-janvier-février) où l'on retrouve dans un collecteur une seule annélide sur sept introduits. Comme nous l'avons signalé précédemment, les individus de cette espèce s'autotomisent facilement et il est rare d'introduire des organismes entiers dans les collecteurs. Nous pensons que les individus manquants sont morts dès le début des expériences par suite du stress.

Nous avons voulu que les séries se chevauchent d'un ou deux mois de manière à ce qu'il y ait continuellement du substrat suffisamment "attractif" (au sens de GRAY, 1966) pour les larves méroplanctoniques. Le programme de chaque expérience est donc doublé; ceci a en outre l'avantage de multiplier par deux les chances de réussite de l'expérience.

4.2.5) Traitement des "collecteurs" et exploitation statistique

4.2.5.1) Traitement "des collecteurs"

Ramenés au laboratoire, le contenu des collecteurs superficiels est tamisé frais sur un treillis à maille carrée de 1 mm de côté dans une baignoire d'eau de mer. Le sédiment est recueilli en totalité puis fixé au formol. Il est ensuite tamisé sur treillis à maille carrée de 500 microns de côté. Ces deux opérations consécutives permettent d'obtenir le macrobenthos et la majeure partie du meiobenthos. En effet, la fixation des organismes avant le tamisage permet de récolter beaucoup plus d'individus que s'ils sont tamisés vivants sur la même maille.

Pour les collecteurs contenant deux litres de sédiment nous prélevons d'abord les quatre premiers centimètres à l'aide d'une cuillère; cette partie est traitée comme la précédente. Le reste du sédiment est fixé au formol, puis il est brassé délicatement et tamisé sur treillis à maille carrée de 1 mm de côté; nous récoltons ainsi les prédateurs dans leur totalité.

Une expérience préalable réalisée au printemps 1981 a prouvé qu'en 2 mois les larves métamorphosées ont le temps de se développer suffisamment pour être retenues "mortes" sur une maille de 500 microns. En outre, si l'on observe les polygones de distribution de fréquence des sédiments, on peut s'apercevoir que sur cette maille il ne reste quasiment aucun refus de sédiment (figure 35).

Le tri étant ainsi facilité, l'essentiel du travail consiste à déterminer et à dénombrer tous les individus retenus dont l'effectif pour trois collecteurs peut dépasser 1000 organismes. En effet, bien que l'objet principal de notre étude soit de suivre seulement l'évolution de la densité des jeunes individus de la macrofaune, nous avons aussi comptabilisé les petites espèces et en particulier les Nématodes, les petits Syllidiens *Sphaerosyllis hystrix*, *Exogone gemmifera*, le Cumacé *Eudorella truncatula* et l'Amphipode *Corophium bonnelli*. Le dénombrement total de ces individus pose un problème de temps, reste très fastidieux et peut être source d'erreurs. Nous avons donc pratiqué des sous-échantillonnages à l'aide d'une cuve à dénombrement que nous avons spécialement conçue et adaptée à la taille et à la densité de ces organismes. La méthode et sa validité statistique sont exposées en annexe (n° 3). Nous avons employé cette cuve pour dénombrer les Nématodes et les Syllidiens lorsque leur densité le justifiait.

4.2.5.2) Exploitation statistique

Pour que l'expérience ait une signification qualitative et quantitative nous avons reproduit l'échantillon élémentaire, c'est-à-dire le "collecteur" lui-même, trois fois de suite. Les premiers essais réalisés pendant les quatre mois précédents le début de l'expérience ont montré qu'une série de trois collecteurs donnait des résultats comparables et qu'une augmentation de ce nombre compliquait notablement la manipulation en plongée sous-marine.

Pour connaître le degré de signification statistique des données quantitatives nous avons appliqué la méthode de Healy. Le test consiste à calculer un indice à partir de la formule suivante :

$$t_H = \frac{m \sqrt{n}}{s}$$

où "m" représente la densité moyenne, "s" l'écart-type et "n" le nombre de collecteurs.

Nous considérons avoir une bonne estimation de la densité lorsque le t_H prend une valeur supérieure au "t" de la table de Student, pour n-1 degrés de liberté, à un seuil de signification de 0,05.

Ensuite nous vérifions si la différence obtenue entre les 3 collecteurs témoins et les 3 collecteurs avec prédateurs est significative. Ne pouvant appliquer les tests paramétriques, nous avons comparé la somme des densités de chaque espèce par un test χ^2 .

4.2.6) Influence du système expérimental

S'il est difficile, voire même impossible de reproduire "in vitro" toutes les conditions du milieu, il est aussi mal aisé de ne pas les modifier sensiblement dans les expériences réalisées "in natura" et cela d'autant plus que les structures artificielles utilisées sont importantes (ARNTZ, 1981). Nous avons donc simplifié au maximum notre dispositif expérimental; la structure qui dépasse du sédiment est minime (< 1 cm), les phénomènes de "fouling" et de dépôts sédimentaires qui sont liés à ce genre d'ouvrage sont réduits ou inexistantes.

Afin de vérifier si le filet qui recouvre les collecteurs ne gêne pas le passage des larves méroplanctoniques, nous avons laissé ouvert pendant trois mois un collecteur qui avait perdu accidentellement son filet. Les espèces et les densités recueillies par celui-ci se sont révélées tout à fait semblables à celles récoltées dans les deux autres collecteurs de la même série. Seul un individu assez âgé de *Nephtys hombergi* est rentré dans le collecteur; il semblerait donc que le filet n'est que peu d'influence sur la pénétration des larves.

En outre, un échantillonnage particulier réalisé, en été, sur des individus de petite taille montre que la composition faunistique du peuplement environnant est tout à fait comparable à celle des collecteurs.

4.3) RESULTATS

Les résultats bruts sont présentés en annexe sous forme de tableaux faunistiques (annexe 7). Les abondances indiquées pour chaque période correspondent à la somme des effectifs des trois collecteurs de chaque série. L'une des 24 fiches faunistiques élémentaires est exposée dans la même annexe. Nous avons dénombré au total 11923 individus répartis dans 81 taxons différents. Parmi ceux-ci nous avons pu déterminer 46 espèces de polychètes qui représentent à elles seules 62% des individus du peuplement des collecteurs.

Nous avons calculé la densité globale dans les trois séries d'expériences; l'évolution des effectifs est portée sur un graphique où le point noté correspond à la date de remontée des collecteurs (figure 37).

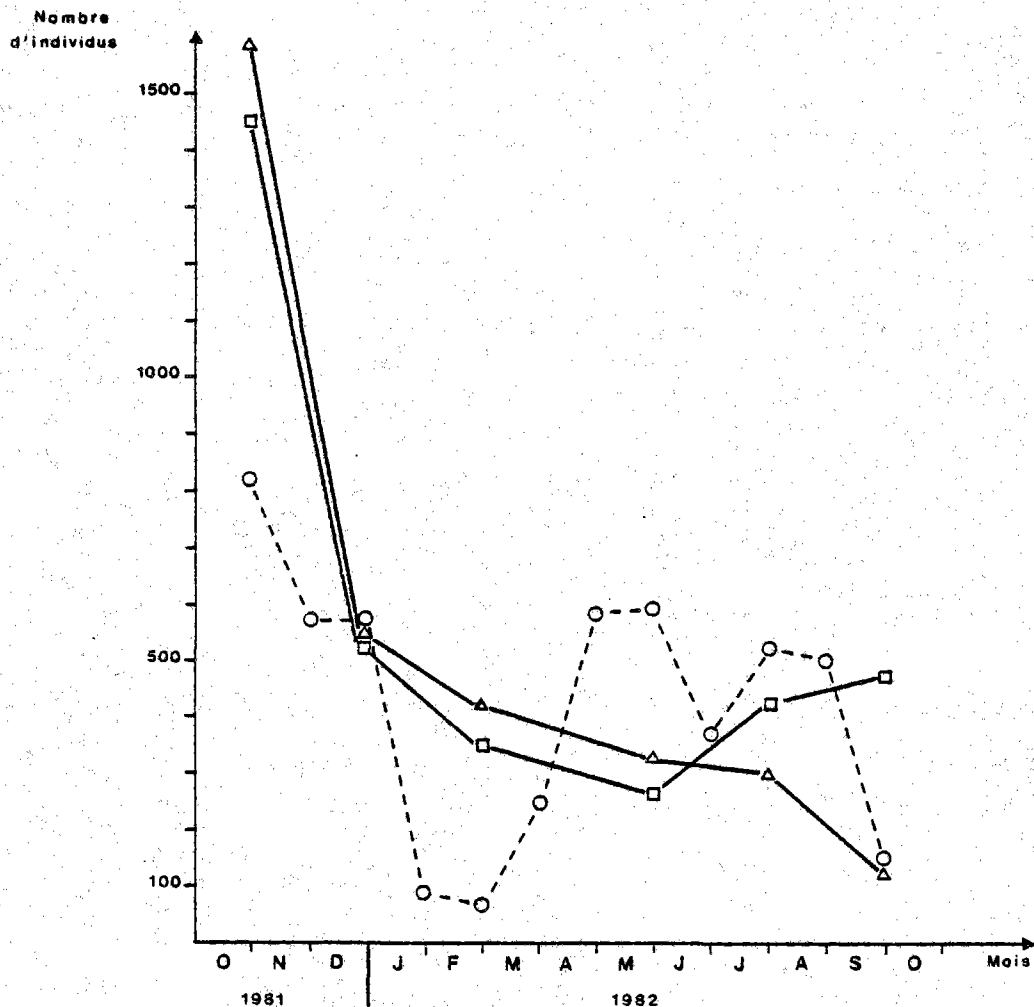


Figure 37: évolution des densités dans les trois séries d'expérience; (O) expérience 1, (Δ) expérience 2 - témoin, (□) expérience 2 - prédation.

On s'aperçoit que pour l'expérience 2 (exposition de quatre mois), les abondances présentent une évolution générale monocyclique tandis que celles de l'expérience 1 (exposition de deux mois) sont beaucoup plus fluctantes. Les espèces qui colonisent les substrats vierges varient qualitativement et quantitativement (SCHEIBEL, 1974; RUMOHR, 1978; SCHEIBEL et RUMOHR, 1979; ARNTZ et RUMOHR, 1982); c'est par le suivi mensuel de la colonisation (expérience 1) que nous avons pu mettre en évidence, parallèlement aux expériences de prédation, l'évolution du flux des organismes dans les collecteurs.

4.3.1) Suivi mensuel de la colonisation

4.3.1.1) Notion d'espèce principale

Toutes les espèces comptabilisées pendant treize mois n'ont pas, au regard de notre étude, le même degré d'intérêt. En effet les espèces qui, à un moment quelconque du cycle d'observation, n'ont jamais atteint un effectif de dix individus ne semblent pas avoir un rôle déterminant dans l'alimentation des prédateurs et ne sont pas prises en compte.

Parmi les autres espèces, que nous considérons comme "principales", nous pouvons distinguer deux groupes :

- celles qui sont constantes dans les échantillons, c'est-à-dire qui, pendant treize mois, ont colonisé les sédiments vierges; nous les qualifions d'espèces "colonisatrices permanentes" (tableau 4) :

| Périodes d'exposition | : SO | ON | ND | DJ | JF | FM | MA | AM | MJ | JJ | JA | AS |
|---------------------------------|------|-----|-----|----|----|----|-----|-----|-----|----|-----|----|
| Nématodes | 142 | 91 | 115 | 5 | 16 | 92 | 239 | 279 | 124 | 80 | 44 | 48 |
| Oligochètes | 7 | 3 | 4 | 1 | 6 | 6 | 10 | 6 | 5 | 2 | 3 | 3 |
| <i>Sphaerosyllis hystrix</i> | 33 | 117 | 22 | 18 | 9 | 12 | 25 | 29 | 44 | 31 | 12 | 3 |
| <i>Exogone gemmifera</i> | 225 | 158 | 276 | 28 | 9 | 86 | 239 | 150 | 55 | 70 | 117 | 9 |
| <i>Opbryotrocha puerilis</i> | 7 | 26 | 4 | 11 | 7 | 10 | 4 | 3 | 10 | 13 | 3 | 2 |
| <i>Microspio mecznikawianus</i> | 9 | 6 | 4 | 4 | 5 | 6 | 6 | 2 | 13 | 32 | 20 | 25 |
| <i>Eudorella truncatula</i> | 13 | 17 | 16 | 4 | 3 | 14 | 21 | 44 | 35 | 59 | 32 | 19 |

Tableau 4 : populations "colonisatrices permanentes"; densités pour trois collecteurs (300 cm²).

Si l'on s'appuie sur les résultats des expériences de quatre mois on note que toutes ces espèces à l'exception de *Microspio mecznikowianus* ne sont pratiquement jamais collectées sur la maille de 1 mm de côté mais essentiellement sur celle de 500 microns; elles font donc partie du méio-benthos permanent au sens de McINTYRE (1969).

- celles qui apparaissent seulement de manière saisonnière et que nous qualifions de "colonisatrices temporaires" (tableau 5):

| Périodes d'exposition | : | SO | ON | ND | DJ | JF | FM | MA | AM | MJ | JJ | JA | AS |
|---------------------------------|---|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|
| <i>Polydora antennata</i> | | 34 | 1 | | | 1 | | | 1 | 15 | 61 | 16 | 109 |
| <i>Paradoneis armata</i> | | | | | | | | | | 1 | 22 | 14 | 2 |
| <i>Heterocirrus</i> sp. | | 11 | 1 | 13 | 3 | 1 | 1 | 1 | | | | | 2 |
| <i>Tharyx</i> sp. | | 1 | 21 | 6 | 2 | 2 | | 1 | 12 | 5 | 16 | 8 | 2 |
| <i>Chaetozone setosa</i> | | 25 | 17 | 15 | | 1 | 4 | 4 | 4 | 22 | 16 | 37 | 52 |
| <i>Notomastus latericeus</i> | | 4 | 4 | 3 | | 1 | | 2 | | 2 | 5 | 10 | 3 |
| <i>Euclymene oerstedii</i> | | 3 | | 1 | | 4 | 3 | | 13 | 4 | 26 | 23 | 9 |
| <i>Melinna palmata</i> | | 208 | 28 | 3 | 5 | | 1 | 3 | | 3 | 8 | 22 | 1 |
| <i>Jasmineira elegans</i> | | 7 | | 1 | 3 | | | 2 | 1 | 5 | | 20 | 6 |
| <i>Cheirocratus intermedius</i> | | 13 | 24 | 4 | | | | 4 | 2 | 3 | 10 | 33 | 13 |
| <i>Corophium bonnelli</i> | | 25 | 20 | 12 | 2 | | | 1 | 1 | 1 | 11 | 47 | 12 |

Tableau 5 : espèces "colonisatrices temporaires"; densités pour trois collecteurs (300 cm²).

Par opposition au groupe précédent, ces espèces sont récoltées de manière "temporaire" sur tamis à maille carrée de 500 microns à l'exception de *Corophium bonnelli* qui est plus petit; ces individus correspondent bien au stade juvénile de la macrofaune.

On constate immédiatement la prépondérance générale des Polychètes sur les autres groupes zoologiques. Toutefois, d'après le spectre de densité faunistique du peuplement environnant établi le 30 janvier 1981, c'est-à-dire avant la saison de reproduction (figure 38) on note que certaines espèces bien représentées n'apparaissent pas dans ce tableau; tel est le cas de *Hyalinoecia bilineata*, *Thyasira flexuosa*, *Nucula turgida*, *Lanice conchilega* et *Nephtys hombergii*.

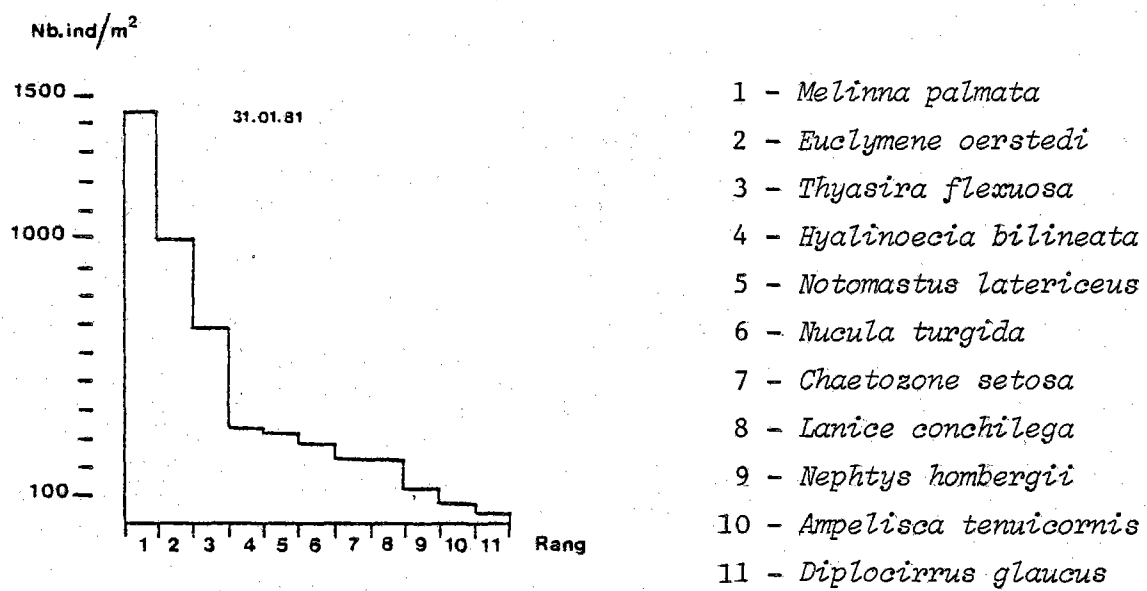


Figure 38 : spectre de densité des espèces principales à la station du Châtelais.

Les individus de *Hyalinoecia bilineata* sont récoltés juste en dessous du seuil que nous nous sommes fixés : 9 individus en juin-juillet 1982; le faible niveau de leur recrutement dans les collecteurs est à mettre en relation avec leur stratégie de reproduction que nous avons exposée dans le chapitre précédent. *Nucula turgida* et *Nephtys* sp. montrent un meilleur recrutement dans les collecteurs immergés deux fois plus longtemps (tableau 6).

| Périodes d'exposition | JASO | SOND | NDJF | JFMA | MAMJ | MJJA | Total |
|-----------------------|------|------|------|------|------|------|-------|
| <i>Nucula turgida</i> | 1 | 2 | 1 | 1 | 19 | 9 | 33 |
| <i>Nephtys</i> sp. | 2 | 2 | 1 | 19 | 18 | 2 | 44 |

Tableau 6 : Effectifs récoltés dans les six collecteurs de l'expérience 2.

Par contre on note l'absence totale de recrutement des populations de *Thyasira flexuosa* et *Lanice conchilega*. D'après les observations de THORSON (1946), les larves pélagiques de cette espèce forment rapidement un tube; au moment de leur fixation sur le fond, les tubes portés par les larves sont plus larges que la maille du filet des collecteurs. C'est la seule explication que nous pouvons avancer à l'heure actuelle.

Pour faciliter la compréhension des résultats de prédation nous avons analysé les époques de recrutements des deux groupes d'espèces principales dans les collecteurs.

4.3.1.2) Périodes de recrutement des espèces principales

Nous avons individualisé tous les mois les plus petites classes de taille de chaque espèce dans les trois séries d'expériences. Mais il est évident qu'en raison de la maille de tamis choisie il y a un décalage entre le recrutement observé et la période de fixation réelle dont on doit tenir compte dans l'interprétation des résultats (tableau 7).

| | 1981 | | | | | 1982 | | | | | | | | | |
|---------------------------------|-------|---|---|---|---|-------|---|---|---|---|-------|---|---|---|---|
| | J | A | S | O | N | D | J | F | M | A | M | J | J | A | S |
| Groupe 1 | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Nématodes</i> | _____ | | | | | _____ | | | | | | | | | |
| <i>Oligochètes</i> | | | | | | _____ | | | | | _____ | | | | |
| <i>Sphaerosyllis hystrix</i> | | | | | | _____ | | | | | _____ | | | | |
| <i>Ecogone gemmifera</i> | _____ | | | | | _____ | | | | | _____ | | | | |
| <i>Ophryotrocha puerilis</i> | | | | | | _____ | | | | | _____ | | | | |
| <i>Microspio mecznikowianus</i> | _____ | | | | | _____ | | | | | _____ | | | | |
| <i>Endorella truncatula</i> | | | | | | _____ | | | | | _____ | | | | |
| Groupe 2 | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Polydora antennata</i> | _____ | | | | | | | | | | _____ | | | | |
| <i>Paradoneis armata</i> | _____ | | | | | | | | | | _____ | | | | |
| <i>Heterocirrus</i> sp. | | | | | | _____ | | | | | _____ | | | | |
| <i>Tharyx</i> sp. | | | | | | _____ | | | | | _____ | | | | |
| <i>Chaetozona setosa</i> | _____ | | | | | | | | | | _____ | | | | |
| <i>Notomastus latericeus</i> | | | | | | | | | | | _____ | | | | |
| <i>Euclymene oerstedii</i> | _____ | | | | | | | | | | _____ | | | | |
| <i>Melinna palmata</i> | _____ | | | | | | | | | | _____ | | | | |
| <i>Jasmineira elegans</i> | _____ | | | | | | | | | | _____ | | | | |
| <i>Cheirocratus intermedius</i> | | | | | | _____ | | | | | _____ | | | | |
| <i>Corophium bonnelli</i> | _____ | | | | | | | | | | _____ | | | | |

Tableau 7 : périodes de recrutement des populations principales.

On s'aperçoit que c'est généralement en été que les populations de la macrofaune se métamorphosent dans les collecteurs, par contre celles de la méiofaune ont chacune au moins deux époques différentes de recrutement. Dans ce phénomène, on retrouve la loi générale avancée par MAC INTYRE (1969). Cette expérimentation n'a pas pour objet de définir de manière rigoureuse les périodes de recrutement de chaque espèce mais plutôt de déterminer, pour chaque époque, la qualité et la quantité de matière vivante dans le collecteur.

4.3.2) Analyse de la prédation

4.3.2.1) Signification statistique des données quantitatives

Afin de faciliter l'interprétation des résultats nous avons d'abord vérifié qu'à chaque période les densités estimées des populations principales sont significatives. Nous avons volontairement choisi le test de Healy reconnu pour sa rigueur. Les valeurs du " t_H " relatives aux deux séries d'expériences sont regroupées dans le tableau ci-contre; le chiffre supérieur de chaque case correspond à la série des "collecteur-témoins", l'autre à celui des "collecteur-prédations" (tableau 8).

Il ressort que :

- pour les Oligochètes, les Polychètes, *Paradoneis armata*, *Heterocirrus* sp., les Amphipodes *Corophium bonnelli* et *Cheirocratus intermedius* le test n'est jamais positif,
- pour les Polychètes errantes *Sphaerosyllis hystrix*, *Exogone gemmifera*, *Ophryotrocha puerilis* et les Cumacés *Eudorella truncatula*, la valeur du t_H est tantôt significative, tantôt très faible, quels que soient leurs niveaux de densité.

En s'appuyant sur nos observations nous pouvons expliquer ces résultats de la manière suivante :

- la taille et la mobilité des petites espèces rentrant et sortant des collecteurs à leur gré associées ou non à leur reproduction à l'intérieur des enceintes engendrent des différences d'abondance marquées dans les dispositifs expérimentaux d'une même série; tel est le cas des *Sphaerosyllis hystrix*, *Exogone gemmifera*, *Ophryotrocha puerilis*, *Eudorella truncatula*, *Corophium bonnelli* et *Cheirocratus intermedius*,
- les niveaux de densité sont trop faibles pour que l'estimation soit précise; il en est ainsi pour les Oligochètes et les Polychètes, *Paradoneis armata* et *Heterocirrus* sp..

| | JASO | SOND | NDJF | JFMA | MAMJ | MJJA | |
|----------------------------------|---|--|--|---|---|--|---------------------|
| Nombre de degrés de liberté | 2 2 | 3 3 | 3 3 | 3 3 | 3 3 | 3 3 | |
| Nématodes | 1124,967 ^{xx} 12,628 ^x | 7,272 ^x 4,455 ^x | 5,435 ^x 6,998 ^x | 4,446 ^x 12,619 ^{xx} | 4,865 ^x 2,259 ^{oo} | 8,382 ^x 13,157 ^{xx} | Témoin Prédation |
| Oligochètes | - - | - 1,324 ^{oo} | 3,206 ^o - | 3,519 ^o - | 3,826 ^o - | - - | |
| <i>Sphaerosyllis hystrix</i> | 2,372 ^{oo} 5,241 ^{oo} | - 2,733 ^{oo} | - 2,420 ^{oo} | 8,877 ^x 9,526 ^x | - 6,715 ^x | - - | |
| <i>Exogone gemmifera</i> | 10,970 ^o 38,217 ^x | 3,595 ^o 2,836 ^{oo} | 7,292 ^x 2,411 ^{oo} | 1,730 ^{oo} 12,619 ^{xx} | - 3,652 ^o | - - | |
| <i>Ophryotrocha puerilis</i> | 8,660 ^o 2,097 ^{oo} | - 3,207 ^o | 12,256 ^{xx} 5,064 ^x | - 7,505 ^x | - - | - - | |
| <i>Microspio meznikowianus</i> | 4,899 ^{oo} - | - - | 7,407 ^x - | - - | 1,001 ^{oo} - | - - | |
| <i>Polydora antennata</i> | 9,650 ^o 3,847 ^{oo} | 6,018 ^x 2,941 ^o | - - | - - | 5,389 ^x - | 3,627 ^o - | |
| <i>Paraoneis armata</i> | 1,224 ^{oo} - | - - | - - | - - | - - | 3,003 ^o - | |
| <i>Heterocirrus</i> sp. | 10,46 ^o - | - - | - - | - - | - - | - - | |
| <i>Tharyx</i> sp. | - - | - - | - - | - - | - - | - - | |
| <i>Chaetozone setosa</i> | 12,803 ^x - | 4,404 ^x 15,463 ^{xx} | 2,296 ^{oo} - | - - | 11,886 ^{xx} - | 7,418 ^x 1,975 ^{oo} | |
| <i>Notomastus latericeus</i> | 20,207 ^x - | - - | - - | - - | - - | - - | |
| <i>Euclymene oerstedti</i> | 14,297 ^x 5,775 ^o | - - | - - | - - | 2,516 ^o - | 4,754 ^x - | |
| <i>Jasmineira elegans</i> | 20,784 ^x 2,241 ^{oo} | 1,975 ^{oo} - | - - | - - | - - | - - | |
| <i>Eudorella truncatula</i> | 3,300 ^o - | - 1,521 ^{oo} | 3,399 - | - 5,196 ^x | 7,587 ^x 3,044 ^o | 1,271 ^{oo} - | |
| <i>Cheiloceratus intermedius</i> | 8,53 ^o 1,758 ^{oo} | - - | - - | - - | - - | - 3,027 ^o | |
| <i>Corophium bonnelli</i> | 1,573 ^{oo} 1,513 ^{oo} | 1,901 ^{oo} 1,143 ^{oo} | 1,974 ^{oo} - | - - | - - | - - | |

Tableau 8 : test de Healy; valeurs du t_H

- (x) : t_H supérieur au t de la table de Student à $p < 0,05$
 (xx) : t_H supérieur au t de la table de Student à $p < 0,01$
 (o) : t_H inférieur au t de la table de Student à $p < 0,05$
 (oo) : t_H inférieur au t de la table de Student à $p < 0,1$
 (-) : densité totale inférieure à 10.

Par contre l'estimation des abondances est significative pour les populations de Nématodes et de Polychètes sédentaires; nous pouvons citer par ordre d'importance décroissante des densités : *Chaetozone setosa*, *Melinna palmata*, *Polydora antennata*, *Euclymene oerstedii*, *Jasmineira elegans*, *Microspio mecznikowianus* et *Notomastus latericeus*. Il convient toutefois de signaler que les densités de ces deux dernières espèces sont trop faibles pour que nous puissions les prendre en considération dans l'interprétation de nos données (tableau 9).

| Date de remonté du collecteur | Oct | Déc | Fév | Ay | J | A |
|---------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| <i>Nematodes</i> | 225 | 198 | 77 | 154 | 206 | 120 |
| | 57 | 70 | 40 | 55 | 32 | 13 |
| <i>Chaetozone setosa</i> | 134 | 70 | 10 | 8 | 39 | 55 |
| | 5 | 42 | 5 | - | 6 | 11 |
| <i>Melinna palmata</i> | 203 | 113 | 2 | - | 1 | 11 |
| | 95 | 65 | 2 | - | 1 | 6 |
| <i>Polydora antennata</i> | 121 | 19 | 1 | - | 22 | 31 |
| | 132 | 15 | - | 1 | 7 | 8 |
| <i>Euclymene oerstedii</i> | 61 | 9 | 5 | 7 | 11 | 10 |
| | 75 | 5 | 5 | 2 | 7 | - |
| <i>Jasmineira elegans</i> | 69 | 11 | 5 | - | - | - |
| | 50 | 3 | - | 1 | 2 | 4 |
| <i>Microspio mecznikowianus</i> | 16 | 6 | 16 | 4 | 10 | 4 |
| | 5 | 6 | 7 | 8 | - | - |
| <i>Notomastus latericeus</i> | 11 | 7 | - | 1 | 1 | 4 |
| | 7 | 4 | 3 | - | 1 | - |

Tableau 9 : densités (pour 300 cm²) des deux séries de collecteurs de l'expérience 2; le chiffre supérieur correspond à la série des "collecteur-témoins", le second à celle des "collecteur-prédations".

A l'aide d'un test χ^2 nous avons calculé la signification des différences d'effectifs entre les deux séries de l'expérience 2 (tableau 10).

| Date de relevé des collecteurs | Oct | Déc | Févr | Av | Jn | At | Total | % |
|--------------------------------|-----|-----|------|----|-----|-----|-------|------|
| <i>Nematodes</i> | 168 | 128 | 37 | 99 | 174 | 107 | 713 | 61,9 |
| <i>Chaetozone setosa</i> | 129 | 28 | 5 | - | 33 | 44 | 239 | 20,7 |
| <i>Melinna palmata</i> | 108 | 48 | - | - | - | 6 | 162 | 14,1 |
| <i>Polydora antennata</i> | - | - | - | - | 15 | 23 | 38 | 3,3 |
| <i>Euclymene oerstedii</i> | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Jasmineira elegans</i> | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Total | 405 | 204 | 42 | 99 | 222 | 180 | 1152 | |

Tableau 10 : différences d'effectifs significatives entre les deux séries de l'expérience 2.

Il apparaît donc que la différence d'effectifs calculée entre les deux séries de collecteurs n'est pas significative pour les populations de *Euclymene oerstedii* et *Jasmineira elegans*. Mais si l'on observe les individus de *Euclymene oerstedii*, on remarque que certains d'entre eux sont en cours de régénération de la partie antérieure. La prédation peut donc s'exercer sans qu'il y ait pour conséquence immédiate une diminution d'effectif, phénomène bien mis en évidence par les travaux de CLAVIER (1980). Par contre le test tend à prouver que la prédation ne s'exerce pas sur les individus de *Jasmineira elegans* chez lesquels nous n'avons pas observé de phénomène de régénération.

Par ailleurs, les densités plus faibles des populations de Nématodes, *Chaetozone setosa*, *Melinna palmata*, relevées dans les enceintes avec prédateurs, ont un sens statistique; cependant il faut noter le cas particulier des abondances de *Polydora antennata* dont la différence entre les deux expériences n'est significative qu'au printemps 1982 bien que l'espèce était beaucoup plus abondante en automne 1981.

Au terme de cette première analyse nous pouvons donc considérer que la différence d'effectifs notée entre les deux séries de collecteurs est directement liée à l'activité alimentaire des prédateurs. Aussi dans la suite de cet exposé seront-elles interprétées en terme de relations "proies-effort de prédation".

4.3.2.2) Effort de prédation

Nous appelons "effort de prédation" la quantité de proies ingérées pendant les périodes considérées. Les biomasses des différentes populations en auraient été, sans aucun doute, beaucoup plus représentatives; nous ne les avons pas mesurées en raison des difficultés que présente leur évaluation. Toutefois la relative homogénéité des tailles des diverses proies permet d'accorder une signification certaine à l'évaluation de l'effort de prédation.

Pour chaque période d'exposition nous avons calculé les densités globales

des proies disponibles, c'est-à-dire celle des population de Nématodes, *Chaetozone setosa*, *Melinna palmata* et *Polydora antennata* des "collecteur-témoins" et nous les avons comparé à l'évolution de l'effort de prédation (figure 39).

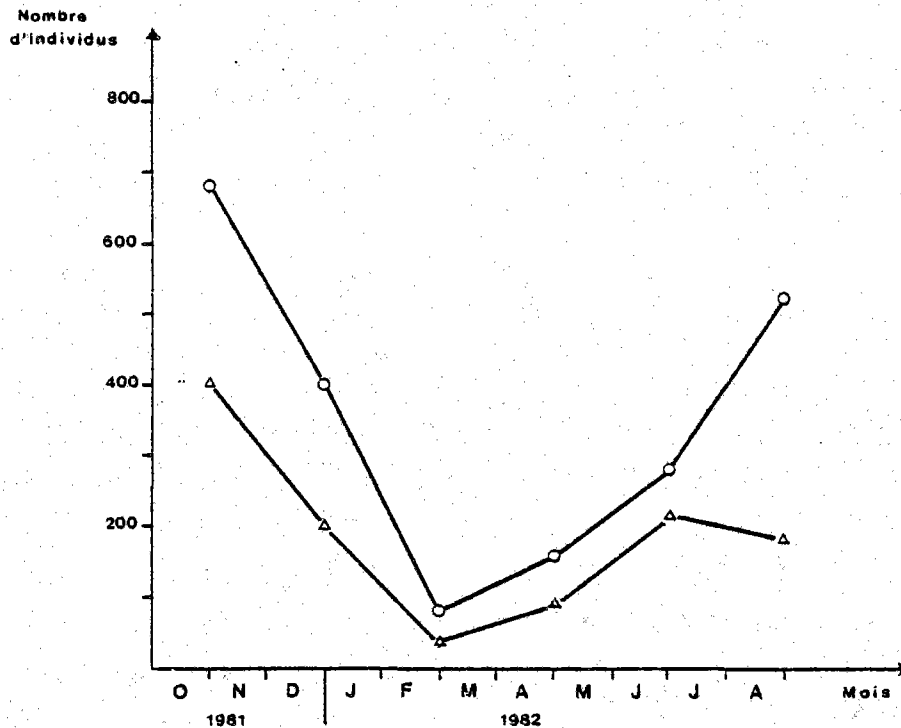


Figure 39 : Evolution des densités des proies disponibles (O) et de l'effort de prédation (Δ).

Il ressort nettement que l'influence saisonnière, marquant très fortement l'évolution de la densité des proies disponibles, agit sur l'activité alimentaire des prédateurs.

Mais, de toute évidence, l'effort de prédation varie avec le nombre et surtout le poids des prédateurs inclus dans chaque collecteur. Aussi afin de mieux évaluer cet effort de prédation nous avons mesuré le poids total des prédateurs et calculé le poids moyen individuel pour chaque série de collecteurs (tableau 11).

| Périodes d'exposition | ASO | OND | DJF | FMA | AMJ | JJA |
|---------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Nombre d'individus | 17 | 14 | 11 | 16 | 20 | 10 |
| Poids formolé essuyé total (mg) | 699,5 | 483,4 | 436,9 | 408,3 | 565,9 | 393,4 |
| Poids moyen individuel (mg) | 41,2 | 34,6 | 39,7 | 25,5 | 28,3 | 39,3 |

Tableau II : nombre et poids des prédateurs dans chaque série de collecteurs.

Les variations des effectifs et poids moyens individuels contrôlent l'effort de prédation. Il convient donc de rapporter ce dernier au poids total des prédateurs. Pour ce faire nous avons calculé, pour chaque "espèce-proie" et chaque période, l'effort de prédation E :

$$E = \frac{P}{B} \times 100$$

où P représente le nombre de proies consommées et B la biomasse total des prédateurs. Les résultats obtenus sont exposés, sous forme d'un histogramme (figure 40) qui montre clairement que l'activité alimentaire de *Hyalinoecia bilineata* est rythmée par les saisons de manière très régulière.

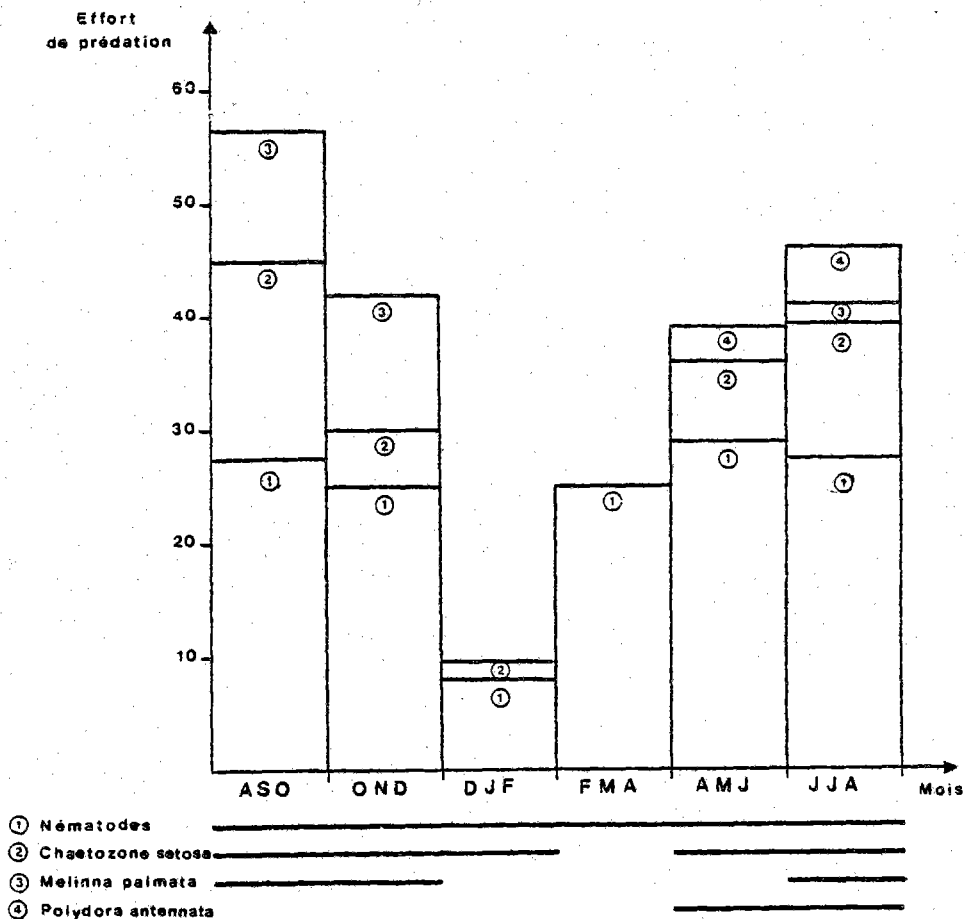


Figure 40 : effort de prédation de *Hyalinoecia bilineata*.

On constate également que seules les populations de Nématodes, de *Chaetozone setosa*, *Melinna palmata* interviennent pour plus de 96 % dans sa ration annuelle. Les Nématodes représentent à eux seuls les deux tiers des effectifs consommés et du fait de leur constance dans les collecteurs ils constituent la partie stable du régime alimentaire du prédateur. Par contre, c'est entre les mois de juin et d'octobre que les recrutements des populations de la macrofaune interviennent notablement dans son alimentation. C'est d'ailleurs en août et septembre, au moment où la densité des recrutements est la plus forte que la prédation sur les jeunes benthontes est maximale (54%).

La population naturelle de *Hyalinoecia bilineata* pourraient donc intervenir de façon sensible dans la régulation de certaines populations annéliennes au sein même de la communauté des sables fins de la Rance maritime.

4.3.2.3) Effort de prédation et vitesse de régénération

Nous avons remarqué que les individus de *Hyalinoecia bilineata* autotomisés en début d'expérience régénèrent ensuite leur partie postérieure et que la régénération est plus ou moins complète suivant l'époque à laquelle ils sont introduits dans les collecteurs. Nous avons donc pensé qu'il était intéressant de mesurer l'évolution de la régénération et de la comparer à l'effort de prédation.

Afin de vérifier cette hypothèse nous avons pesé les régénérats et les individus entiers de chaque série de collecteurs et nous en avons déduit le pourcentage de régénération (tableau 12).

| Epoques d'exposition | ASO | OND | DJF | FMA | AMJ | JJA |
|-----------------------------|------|------|------|------|------|------|
| Pourcentage de régénération | 19,7 | 31,7 | 41,0 | 4,7 | 24,6 | 24,3 |
| Poids moyen individuel (mg) | 41,2 | 34,6 | 39,7 | 25,5 | 28,3 | 39,3 |

Tableau 12 : évolution du pourcentage de régénération de *Hyalinoecia bilineata* dans les collecteurs.

Nous constatons que la régénération est quasiment stoppée en hiver et qu'elle est intense en été. Toutefois, si l'on compare le poids moyen individuel et le pourcentage de régénération on peut s'apercevoir que ces données ne sont pas corrélées ce qui tient au fait que la longueur de la partie autotomisée n'est pas la même pour tous les individus.

Nous pouvons conclure qu'il y a un certain synchronisme entre les activités d'alimentation et de régénération. Elles mettent ainsi en évidence l'aspect saisonnier du rythme métabolique de *Hyalinoecia bilineata* à la station du Châtelais.

4.) DISCUSSION

La mise en oeuvre d'expériences de ce type "in natura" perturbe le milieu et il est souvent bien difficile de déterminer la part qui revient au phénomène que l'on étudie et celle résultant de la perturbation du biotope (ARNTZ, 1981). C'est surtout grâce aux nombreuses expériences réalisées par GUERIN que la technique des collecteurs de larves est devenue efficace. En Rance, les conditions hydrodynamiques relativement stables ne provoquant pratiquement pas de remaniements sédimentaires à notre station, ont largement facilité le bon déroulement de notre travail.

La technique que nous avons adoptée est simple; l'infrastructure qui dépasse du substrat est faible et ne provoque pas d'affouillements sédimentaires. L'efficacité du treillis de protection avec lequel nous avons recouvert les collecteurs s'est révélée satisfaisante pour les raisons suivantes :

- les prédateurs introduits sont restés à l'intérieur des enceintes;
- le passage des larves n'a pas été entravé (exception faite pour *Lanice conchilega*);
- l'intervention des prédateurs épibenthiques a été évitée;
- le colmatage a été quasiment inexistant.

La maille des tamis a été choisie pour récolter les individus du meiobenthos temporaire après deux ou quatre mois d'immersion des collecteurs. Nous n'avons pas échantillonné toutes les espèces du meiobenthos permanent tels les Foraminifères, les Ostracodes ou les Copépodes Harpacticoïdes; il est cependant possible, si l'on considère les observations de MANGUM (1968) LIPPS et RONAN (1974) sur l'Onuphidae *Diopatra cuprea*, que ces différentes espèces soient des proies de *Hyalinoecia bilineata*. Pour toutes les petites espèces mobiles et en particulier les "colonisatrices permanentes" telles *Sphaerosyllis hystrix*, *Exogone gemmifera*, *Ophryotrocha puerilis*, *Eudorella truncatula*, les résultats quantitatifs ne sont pas significatifs; toutefois les fortes densités relevées dans les "collecteurs avec prédateurs" signifieraient que ces populations ne subsistent pas d'action sensible.

Il est vraisemblable que la plupart des espèces du meiobenthos temporaire, dont les densités varient très peu d'un collecteur à l'autre (*Chaetozone setosa*, *Melinna palmata*, *Polydora antennata* et *Jasmineira elegans*), sont arrivées à l'état de larves pélagiques dispersées de manière homogène et qu'après fixation elles sont restées définitivement dans le collecteur; il est aussi probable que leur taux de mortalité, leurs vitesses de développement et de croissance sont pratiquement les mêmes dans chaque collecteur. D'après les travaux de RASMUSSEN (1973) *Polydora antennata* présente une vie pélagique assez longue contribuant ainsi à l'efficacité de la colonisation des substrats vierges. Par contre, les Polychètes à vie pélagique courte ou à reproduction directe sont mal représentées dans les collecteurs et la colonisation est rarement homogène; tel est le cas de *Hyalinoecia bilineata*, *Microspio mecznikowianus* (THORSON, 1946). Mais comme le font remarquer ARNTZ et RUMOHR (1982) le peuplement des collecteurs évolue dans le temps passant la première année par une période "pré-opportunistic" puis "opportunistic" avant de s'équilibrer. Aussi THISTLE (1981) dans sa revue générale sur les phénomènes de colonisation note-t-il que la vitesse d'apparition et de développement des populations dans les collecteurs reflètent bien leur stratégie démographique.

Il semblerait donc que la colonisation des sédiments vierges sont d'autant plus efficace que la stratégie de reproduction des espèces environnantes se rapproche de la sélection "r" définie par MacARTHUR et WILSON (1967). Il faut noter toutefois que, dans notre propre expérience, le phénomène est beaucoup moins marqué que dans celle de RUMOHR et ARNTZ.

Par ailleurs, il est à peu près certain que les jeunes stades benthiques de nombreuses espèces subissent un transfert passif et même que des Polychètes sédentaires "semi-errantes" (au sens de GRAY, 1971) peuvent migrer, contribuant aussi à la colonisation des sédiments. Nous pouvons citer le cas de *Euclymene oerstedii*, dont on retrouve nettement deux classes de taille dans les collecteurs. La dimension de la maille du filet doit cependant limiter ce processus.

Dans l'interprétation des résultats de cette expérience il faut donc tenir compte de l'originalité et de la dynamique du peuplement des collecteurs qui résulte essentiellement des capacités de colonisation des populations environnantes.

CONCLUSION

Le suivi annuel de la colonisation a mis en évidence la différence des rythmes biologiques entre quelques espèces de la meiofaune permanente et celles de la meiofaune temporaire de la station du Châtelais. Les premières à "turn-over" rapide, colonisent tous les mois les collecteurs et présentent chacune au moins deux périodes privilégiées de recrutement. Par contre les jeunes individus de la macrofaune apparaissent de manière sensible dans les collecteurs seulement au moment de leur recrutement c'est-à-dire essentiellement du mois de juin au mois de septembre.

Les expériences de prédation montrent clairement qu'à chaque époque, ces différents flux de matière vivante subissent de manière inégale l'action de prédation de la part de *Hyalinoecia bilineata*. Une proportion de 96% de la faune consommée est constituée par les populations de Nématodes et les recrutements de *Chaetozone setosa* et *Melinna palmata*. Les premières, appartenant à la "meiofaune permanente" constituent la partie stable du régime alimentaire annuel de *Hyalinoecia bilineata* alors qu'en été les jeunes individus de la macrofaune en constituent la fraction principale. Conformément aux observations de FAUCHALD et JUMARS (1979) sur les Onuphidae des zones infralittorales, l'espèce *Hyalinoecia bilineata* semble se nourrir essentiellement des organismes les plus abondants et les plus accessibles.

Au sein même de la communauté des sables fins de la Rance maritime, la population de *Hyalinoecia bilineata* aurait donc une action importante dans la régulation des populations annéliennes principales.

5) DISCUSSION GENERALE

Dans le golfe normano-breton la composition des communautés benthiques est étroitement dépendante de l'édaphisme et plus particulièrement des phénomènes liés à l'hydrodynamisme (RETIERE, 1979).

Les sables fins, généralement regroupés près du littoral, à faible profondeur, sont perpétuellement soumis à l'action de la houle qui devient alors un facteur primordial d'instabilité des populations. Le peuplement des sables fins à moyens propres à *Donax variegatus* - *Armandia polyophthalma* établi le long de la péninsule du Cotentin en est une parfaite illustration. Par opposition, le sous-faciès "type" des sables fins peu envasés à *Melinna palmata* de la Rance maritime est l'un des seuls ensembles faunistiques des sédiments fins de la Manche à ne subir pratiquement aucune action directe de la houle. Les paramètres édaphiques "stabilisés", la dynamique des populations principales est alors contrôlée par le jeu des relations interspécifiques et notamment par les rapports trophiques qui semblent avoir une grande importance.

Les stratégies démographiques des populations dominantes de ces deux unités cénotiques sont très différentes et suggèrent que les espèces consacrent toute leur énergie à recoloniser les sédiments remaniés dans le premier cas et à se "garantir" contre la compétition dans le second. Les caractéristiques biologiques des populations de *Armandia polyophthalma* et *Hyalinoecia bilineata* reflètent ces deux "profils démographiques" (BARBAULT, 1981) :

- le taux de fécondité, élevé chez la première espèce, est nettement plus faible chez la seconde et les oeufs donnent naissance respectivement à des larves planctotrophes et lécitotrophes. Ces caractères opposés correspondent parfaitement aux deux "tendances reproductives" définies par STEARNS (1976) selon lesquelles les oeufs nombreux et petits conduisent au type planctotrophe et les oeufs plus gros et moins abondants aboutissent au type lécitotrophe. Selon CAZAUX (1981) cette dernière tendance apparaît comme la plus évoluée.

- Les premiers stades larvaires sont distincts. La trochophore de *Armandia polyophthalma*, pélagique, se nourrit et se déplace très activement pendant plus de dix jours; par contre la protochophore de *Hyalinoecia bilineata* vit sur ses réserves vitellines et nage lourdement pendant trois ou quatre jours avant de se fixer sur le fond.

- Les jeunes vers d'*Armandia polyophthalma* grandissent très rapidement et élaborent des produits génitaux dès l'âge de huit mois tandis que ceux de *Hyalinoecia bilineata* achèvent leur métamérisation et participent à la reproduction seulement à l'issue de leur deuxième année.

- Les fortes mortalités estivales, consécutives à l'essaimage, rapprochent la dynamique d'*Armandia polyophthalma* de celle d'une espèce annuelle; par opposition, les individus de *Hyalinoecia bilineata* peuvent vivre pendant quatre ou cinq ans.

- Les caractéristiques biologiques de ces deux populations liées à celles de leur environnement correspondent aux "profils démographiques" r-K définis par COLE (1954), MAC ARTHUR et WILSON (1967) et récemment développés par BARBAULT (1981); Cet auteur oppose en effet "aléas de l'environnement physique, taux de fécondité élevé, maturité précoce, durée de vie brève" à "stabilité des paramètres physiques, taux de fécondité faible, maturité tardive, vie longue".

La qualification et la quantification de l'effort de prédation de *Hyalinoecia bilineata* met en évidence le rôle des prédateurs endogés dans la régulation des populations au moment des recrutements; elles vérifient les hypothèses avancées par THORSON (1953), WOODIN (1976), GUERIN et MASSE (1978) et PETERSON (1979). La population de *Hyalinoecia bilineata* rentre donc probablement en compétition avec celle de *Nephtys hombergii*, autre annélide prédatrice (CLARK, 1962) du faciès "type" et intervient directement sur l'évolution de son abondance.

Les résultats du suivi de la colonisation confirment l'efficacité de la technique des collecteurs de larves pour déterminer de manière assez fine les périodes et l'intensité des recrutements des espèces d'un peuplement. Cette méthode, appliquée dans différents biotopes, permettrait aussi de définir des "indices biotiques" (VERNEAUX et TUFFRERY, 1967) couramment déduits, en limnologie, de l'analyse faunistique de substrats artificiels (IRLINGER, 1979). Procurant des indications sur les capacités de "résilience" des populations, c'est à dire sur leurs facultés de réimplantation après une perturbation, et "l'état de santé" global des peuplements, elle pourrait être intégrée dans des études d'impact ou de surveillance écologiques. Par exemple, dans une vaste étendue comme celle du golfe normanno-breton, son application dans toutes les unités faunistiques et notamment dans les différents faciès des sédiments fins, serait à envisager.

Enfin, la méthode de dénombrement des ovocytes et les expérimentations réalisées "in natura" à l'aide de "collecteur-cages" fournissent des informations essentielles et rarement prises en compte dans l'analyse de la stratégie démographique des populations principales et celle des interactions spécifiques, éléments indispensables pour toute approche fonctionnelle.

C O N C L U S I O N G E N E R A L E

Dans le golfe normano-breton les deux groupements faunistiques des sédiments fins sublittoraux traduisent deux types de fonctionnement très différents.

Au sein même du peuplement des sables fins à moyens propres à *Donax variegatus* - *Armandia polyophthalma*, les facteurs édaphiques et plus particulièrement la texture des sédiments, dépendante des conditions hydrodynamiques locales instables, ont une action déterminante. Le long d'un gradient granulométrique s'individualisent ainsi des groupes d'espèces à affinités distinctes. Dans les sédiments les plus fins et les plus mobiles la plupart des espèces présentes n'arrivent pas à se maintenir; celles qui semblent adaptées à ce biotope sont peu nombreuses et leurs niveaux de densité restent faibles. Par contre, à l'intérieur du faciès des sables fins peu envasés à *Melinna palmata* du Bassin de la Rance, les paramètres édaphiques sont stabilisés. Depuis plusieurs années, la dynamique des populations n'est plus contrôlée par la perturbation des sédiments consécutive à la mise en service de l'usine marémotrice mais s'équilibre par le jeu des interactions spécifiques. L'action de compétition mise en évidence entre deux prédateurs endogés du peuplement, *Hyalinoecia bilineata* et *Nephtys hombergii*, illustre bien ce phénomène.

Les caractéristiques biologiques et les stratégies démographiques des espèces principales de ces deux unités cénotiques sont généralement opposées. *Armandia polyophthalma* a une dynamique qui se rapproche de celle d'une espèce annuelle et semble utiliser toute son énergie à la reproduction contribuant ainsi au maintien de la population dans des sédiments continuellement remaniés. En revanche, *Hyalinoecia bilineata*, qui vit dans un environnement abiotique stable se caractérise, comme la plupart des autres espèces annéliennes principales de la station du Châtelais, par une durée de vie longue, une maturité tardive et un taux de fécondité relativement faible.

Les connaissances que nous avons acquises sur la description et le fonctionnement des ensembles faunistiques installés dans les sables fins du golfe normano-breton, fonction de l'accessibilité des biotopes, sont par conséquent inégales. Dans la perspective d'un programme de recherche étendu à l'ensemble de ce secteur il nous apparaît indispensable de poursuivre les investigations dans chacune des unités. Mais il faudra tenir compte de leur caractère insulaire, s'efforcer de préciser le rôle de l'instabilité de l'environnement dans l'installation et le maintien des communautés et enfin d'analyser de plus en plus finement les relations trophiques.

ANNEXES

1) LA BENNE SUCEUSE AUTONOME (B.S.A)

La grande particularité des engins de succion comme celui-ci est de récolter totalement et parfaitement le macrobenthos profondément enfoui dans le sédiment. Or les contraintes d'utilisation qu'impose la B.S.A. repoussent souvent le benthologue. C'est donc pour y remédier que nous lui avons imposé deux modifications principales*, l'une (1) augmentant ses performances et donc son intérêt, l'autre (2) facilitant sa manipulation.

(1) - Nous avons remplacé l'ancien disque de récolte (de 1/4 de m²) par un plus petit (de 1/10 de m²)** . Ceci a le double avantage de la rendre utilisable sur de hauts fonds (jusqu'à 5 mètres suivant la compacité du sédiment) et d'être facilement comparable à la benne Smith Mac Intyre qui prélève la même surface.

(2) - le système de mise en place du détonateur a été modifié; il en résulte un gain de temps considérable.

Toutefois cet engin reste encore d'un maniement bien moins aisé (350 kg. vide - 400 kg. pleine) que la benne Smith Mac Intyre et ne peut pas être, dans son état actuel, utilisé à bord d'une unité légère pour un échantillonnage mensuel. Par contre, ponctuellement, elle fournit des données essentielles pour des études de populations et des calculs de biomasse. L'échantillonnage que nous avons réalisé est insuffisant pour comparer d'une manière rigoureuse les performances de chaque benne. Il s'agit plutôt de définir les limites d'un échantillonnage continu réalisé avec la Smith Mac Intyre. Nous avons dressé ci-contre la liste des espèces et le nombre d'individus récoltés par mètre carré de sédiment (tableau 1).

* Selon les plans de J.M. BOUCHET, Institut Universitaire de Biologie Marine (IUBM) 33120 ARCACHON.

** Avec ce petit disque l'assise de la benne au fond est encore plus incertaine ; pour un bon emploi les conditions météorologiques doivent être clémentes.

| | SMI (10 relevés) densité | BSA (8 relevés) densité |
|------------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|
| <i>Eteone</i> sp. | 1 | |
| <i>Nephtys cirrosa</i> | 34 | 25 |
| <i>Nephtys caeca</i> | 1 | |
| <i>Glycera</i> sp. | 2 | |
| <i>Nematonereis unicornis</i> | | 1 |
| <i>Lumbrinereis impatiens</i> | 1 | |
| <i>Aricia</i> sp. | | 1 |
| <i>Aricia latreillii</i> | | 1 |
| <i>Spiophanes bombyx</i> | 10 | 1 |
| <i>Armandia polyophthalma</i> | 25 | 29 |
| <i>Travisia forbesi</i> | 2 | 4 |
| <i>Notomastus latericeus</i> | 1 | 4 |
| <i>Clymenella cincta</i> | | 4 |
| <i>Dentalium vulgare</i> | 2 | |
| <i>Nucula turgida</i> | 5 | 13 |
| <i>Glycymeris glycymeris</i> | 2 | 7 |
| <i>Astarte triangularis</i> | 83 | 219 |
| <i>Tapes rhomboïdes</i> | 1 | |
| <i>Spisula</i> sp. | 11 | 30 |
| <i>Abra alba</i> | 18 | 3 |
| <i>Abra prismatica</i> | 4 | 11 |
| <i>Ensis arcuatus</i> | 3 | 9 |
| <i>Mysidacés ind.</i> | | 1 |
| <i>Eurydice</i> sp. | 1 | |
| <i>Synchelium haplocheles</i> | 2 | |
| <i>Bathyporeia Guilliansoniana</i> | 17 | 6 |
| <i>Urothoe brevicornis</i> | | 1 |
| <i>Pontocrates arenarius</i> | 2 | |
| <i>Crangon crangon</i> | 1 | |
| <i>Ophiocentrus brachiatus</i> | 1 | |
| <i>Gymnamodytes semisquamatus</i> | 2 | |

Tableau 1 : densités estimées avec la benne Smith Mac Intyre (S.M.I) et la benne suceuse autonome (B.S.A.)

Les densités obtenues avec les deux bennes sont globalement les mêmes. Les différences semblent être le reflet de la distribution spatiale en agrégats de la majorité des espèces de ce peuplement plutôt que de leur distribution verticale.

En conclusion nous pouvons dire que la majorité des espèces de ce peuplement vit en surface. Même les plus gros individus de *Nephtys cirrosa*, *Armandia polyophthalma* et *Glycymeris glycymeris* sont prélevés par la benne Smith Mac Intyre (profondeur moyenne des prélèvements: 7,5 cm). Seules deux espèces profondément enfouies : *Clymenella cincta* et *Ensis arcuatus* ne sont bien échantillonnées qu'avec la benne suceuse autonome.

2) LE COURANTOMETRE "BRAYSTOKE 5"

Il se compose d'un poisson dirigeable assez léger lié par un câble autoporteur au boîtier enregistreur. Sur celui-ci un premier compteur affiche la direction du courant avec une précision de cinq degrés, le second donne le nombre de tours d'hélice.

Toutes les quinze minutes environ, nous avons noté le nombre de révolutions effectuées pendant une minute. Cette mesure est ensuite transformée en vitesse de courant (mètre/seconde) grâce à des abaques joints à l'appareil.

3) LA CUVE A DENOMBREMENT

3.1) Principe

La quantification d'unités, telles des cellules ou des micro-organismes contenus en grand nombre dans un liquide ou une masse quelconque, s'obtient généralement en pratiquant des sous-échantillonnages. Pour ce faire, les laboratoires de microbiologie emploient couramment des "cellules de comptage" telle la cellule de THOMA pour des suspensions de 10^4 cellules par ml ou la cellule de AGASSE LAFONT pour des densités de 10^2 cellules par ml. En laboratoire d'analyse vétérinaire les oeufs et les larves des parasites contenus dans les fécès sont dénombrés par la cellule de MAC MASTER

(THIENPONT et al., 1979). Le principe fondamental de toutes ces "cellules de comptage", comme celui de la "cuve de dénombrement" de DOLLFUS, consiste à diviser l'échantillon total en un certain nombre de parties égales et ensuite à prendre en compte seulement quelques sous-échantillons. Nous avons retenu ce principe en adoptant la forme de la cuve et la dimension des cases à celles des organismes à dénombrer (figure 1).

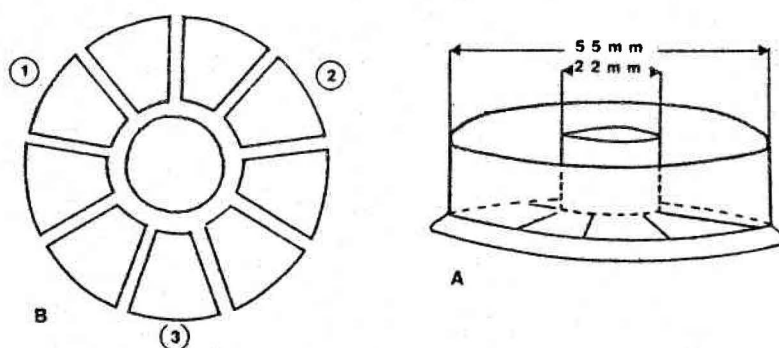


Figure 1 : représentation de la cuve à dénombrement en perspective (A) et vue du dessus (B).

3.2) Méthode

Dans un premier temps, les organismes sont introduits dans la cuve remplie d'eau puis l'ensemble est agité délicatement selon un mouvement circulaire jusqu'à ce que leur répartition soit homogène dans toutes les cases. Nous procédons ensuite, case après case, au comptage des espèces les plus abondantes sous une loupe binoculaire.

Le nombre de cases à considérer a été déterminé en pratiquant un test statistique emprunté de la méthode GUINOCHE pour l'élaboration des courbes aire-espèces; nous avons regroupé les résultats par paquets de 2, 3, ou 4 et calculé pour chaque fractionnement, le pourcentage de l'erreur relative (c'est-à-dire la moyenne des écarts à la moyenne).

Le tableau 1 regroupe les résultats d'un calcul où nous avons pris en compte respectivement deux (A), trois (B) et quatre (C) cases régulièrement espacées :

| | Nombre moyen d'individus | | | | | Erreur relative |
|------------------------------|--------------------------|-----|-----|-----|-----|-----------------|
| A - Nématodes | 1,0 | 1,0 | 1,5 | 1,0 | 0,0 | 30,0 % |
| <i>Sphaerosyllis hystrix</i> | 2,5 | 2,5 | 3,0 | 3,5 | 3,0 | 19,8 % |
| <i>Exogone gemmifera</i> | 8,0 | 7,0 | 8,0 | 5,5 | 4,5 | 16,5 % |
| B - Nématodes | 1,7 | 1,3 | 1,0 | | | 13,0 % |
| <i>Sphaerosyllis hystrix</i> | 3,0 | 2,7 | 2,3 | | | 5,3 % |
| <i>Exogone gemmifera</i> | 6,3 | 6,0 | 7,0 | | | 6,4 % |
| C - Nématodes | 1,0 | 1,3 | | | | 6,5 % |
| <i>Sphaerosyllis hystrix</i> | 2,8 | 2,5 | | | | 4,8 % |
| <i>Exogone gemmifera</i> | 6,0 | 5,8 | | | | 4,6 % |

Tableau 1 : calcul du pourcentage de l'erreur relative en fonction du nombre de cases considérées.

Dans cet exemple, la densité des Nématodes apparaît insuffisante pour appliquer un sous-échantillonnage. Par contre l'abondance des Syllidae est en général estimée avec une erreur relative inférieure à 7 % en ne considérant que trois cases sur onze (tableau 1, B). Nous avons donc adopté ce sous-échantillonnage prenant en compte toujours les mêmes cases (figure 1 ; 1, 2 et 3) et seulement lorsque l'effectif de chaque espèce par case est supérieur à trois.

Le principal intérêt de cette méthode de dénombrement est sa rapidité d'exécution. L'estimation des abondances, bien que grossière, permettra de suivre l'évolution générale de la densité des populations de Nématodes, *Sphaerosyllis hystrix* et *Exogone gemmifera* dans les collecteurs et de comparer les effectifs d'une expérience à l'autre .

4) RECOLTE DES JEUNES STADES BENTHIQUES EN PLONGEE

Nous avons utilisé simultanément un échantillonneur qualitatif et un échantillonneur quantitatif.

Le premier, élaboré par CLAVIER (1981) se compose d'un petit filet à maille de 100 microns maintenu ouvert par un cadre en plastique et fermé à son extrémité postérieure par un lacet coulissant (photo. 1). Nous l'avons utilisé de deux manières :

- pour prélever les stades fixés en grattant le sédiment sur 1 à 2 cm de profondeur,
- pour récolter les jeunes vers qui se déplacent sur le sédiment en manipulant une poire juste devant l'entrée du filet (photo. 1); cette méthode s'est révélée la plus performante.

Le deuxième échantillonneur est un petit carottier de 3 cm de diamètre recouvert à sa face supérieure par un treillis à vide de maille de 100 microns; les prélèvements sont effectués jusqu'à 3 cm de profondeur (photo 2). Les jeunes vers de *Melinna palmata*, *Euclymene oerstedii*, ont été récoltés en grand nombre mais l'effectif des juvéniles de *Hyalinoecia bilineata* s'est révélé insuffisant pour avoir une bonne estimation de leur densité.

5) PRELEVEMENT DES ADULTES PAR CAROTTAGE

La méthode de prélèvement par carottage a été mise au point pour l'échantillonnage de la communauté subtidale des sables fins de la Rance



Photographie n° 1



Photographie n° 2

(CLAVIER, 1978). Le carottier est constitué d'un tube en P.V.C. de 19 cm de diamètre, 25 cm de profondeur et d'un treillis en laiton de 500 microns de vide de maille (figure 2). La hauteur de l'échantillon a été fixée à 15 cm, sa surface est de $1/35$ cm^2 .

Pour faciliter la manipulation, les cylindres sont regroupés par quatre dans un bac et remontés à l'aide d'un "parachute de levage".

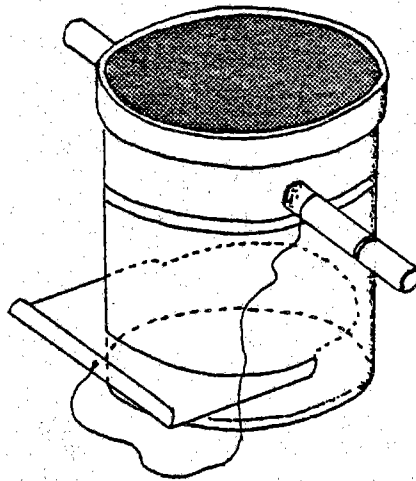


Figure 2 : carottier manipulé en plongée.

6) GRANULOMETRIE

La classification adoptée pour la construction des polygones de distribution de fréquence et définie par LARSONNEUR (1977) est la suivante :

| | | |
|--------------------|----------------|------------|
| Vases | V | < 0.05 mm |
| Sablons fins | S ₁ | 0.05 à 0.1 |
| Sablons | S ₂ | 0.1 à 0.2 |
| Sables fins | S ₃ | 0.2 à 0.5 |
| Sables moyens | S ₄ | 0.5 à 1 |
| Sables grossiers | S ₅ | 1 à 2 |
| Petits graviers | G ₁ | 2 à 5 |
| Graviers moyens | G ₂ | 5 à 10 |
| Gros graviers | G ₃ | 10 à 20 |
| Coquilles entières | C | 20 à 50 mm |

7) TABLEAUX FAUNISTIQUES ET DENSITES

7.1) PEUPELEMENT A *Armandia polyophthalma* - ETUDES SPATIALES

7.2) PEUPELEMENT A *Armandia polyophthalma* - ETUDES TEMPORELLES

7.3) EXPERIENCE 1 DES COLLECTEURS

7.4) EXPERIENCE 2 DES COLLECTEURS

7.5) EXEMPLE DE FICHE FAUNISTIQUE ELEMENTAIRE

Etudes spatiales : densités par mètre carré

| Station | 4 | 3 | 2 | 1 | 5 | 2 | 6 |
|-----------------------------------|--------|-------|--------|--------|-------|-------|-------|
| Nombre de coups de benne | 10 SMI | 8 SMI | 10 SMI | 10 SMI | 7 BSA | 7 BSA | 8 BSA |
| CNIDAIRES | | | | | | | |
| <i>Tealia felina</i> | 2 | 1 | | | | | |
| NEMERTIENS | | | | | | | |
| | | 1 | | | | | |
| SIPUNCULIENS | | | | | | | |
| <i>Phascolion strombi</i> | 38 | 9 | | 13 | | | |
| ANNELIDES | | | | | | | |
| Polychètes | | | | | | | |
| <i>Lagisca extenuata</i> | | 1 | | | | | |
| <i>Harmothoe</i> sp. | 9 | 5 | | 7 | 4 | | 1 |
| <i>Eulalia sanguinea</i> | 1 | 4 | | 2 | | | |
| <i>Phyllodoce</i> ind. | 3 | | | | 3 | | |
| <i>Mystides limbata</i> | | | | 1 | 1 | | |
| <i>Eteone</i> sp. | | 1 | 1 | | | | 1 |
| <i>Hesionidae</i> ind. | 1 | | | | | | |
| <i>Syllidae</i> ind. | | 3 | | 3 | 19 | | |
| <i>Syllis gracilis</i> | 1 | | | 117 | | | |
| <i>Syllis cornuta</i> | 51 | 84 | | | 123 | | |
| <i>Sphaerosyllis bulbosa</i> | | | | 54 | 1 | | |
| <i>Nereidae</i> ind. | 3 | 26 | | 3 | 44 | | 1 |
| <i>Nephtys cirrosa</i> | 17 | 16 | 34 | 18 | 9 | 25 | 34 |
| <i>Nephtys caeca</i> | 2 | | 1 | | | | |
| <i>Glycera</i> sp. | 9 | 8 | 2 | 13 | 7 | | 1 |
| <i>Goniada emerita</i> | 47 | 92 | | 67 | 14 | | |
| <i>Marphysa belli</i> | | | | | | | 1 |
| <i>Nematonereis unicomis</i> | 1 | | | | | 1 | |
| <i>Lumbrineris</i> ind. | | | | | 4 | | |
| <i>Lumbrineris impatiens</i> | | | 1 | 6 | | | |
| <i>Lumbrineris gracilis</i> | 1 | | | | | | |
| <i>Lumbrineris latreilli</i> | 11 | 9 | | | 11 | | 4 |
| <i>Staurocephalus Kafersteini</i> | 16 | | 14 | 21 | | | |
| <i>Staurocephalus</i> sp. | 6 | | | | 7 | | |
| <i>Aricia latreilli</i> | | | | | | | 1 |
| <i>Aricia</i> sp. | | | | | | | 1 |
| <i>Spionidae</i> ind. | | | | 1 | | | |
| <i>Aonides oxycephala</i> | 13 | 5 | | | | | |
| <i>Aonides</i> sp. | | | | 3 | | | |
| <i>Spiophanes bombyx</i> | | | 10 | 1 | | 1 | |
| <i>Cirratulidae</i> ind. | | | | | | | |
| | 2 | | | | | | |
| <i>Armandia polyophthalma</i> | 23 | 25 | 25 | 33 | 7 | 29 | 16 |
| <i>Travisa forbesi</i> | | 4 | 2 | | 1 | 4 | 1 |
| <i>Capitellidae</i> ind. | | | | | | | |
| | | 1 | | | | | |
| <i>Notomastus latericeus</i> | 2 | 4 | 1 | 9 | 1 | 4 | |
| <i>Clymenella cincta</i> | | | | | | 4 | |
| <i>Maldanidae</i> ind. | | | | | | | |
| | 2 | | | | | | |
| <i>Sabellaria spinulosa</i> | 1 | | | | | | |
| <i>Lanice conchilega</i> | 2 | | | | | | |
| <i>Pista cristata</i> | 1 | 1 | | | | | |
| <i>Polycirrus</i> sp. | 10 | 8 | | 11 | | | |
| <i>Sabellidae</i> ind. | | | | | | | |
| | 1 | | | | | | |
| <i>Pomatoceros lamarcki</i> | 3 | 8 | | 2 | | | |
| Oligochètes | | | | | | | |
| Archiannelides | | | | | | | |
| | | | | 15 | | | |
| MOLLUSQUES | | | | | | | |
| Polyplacophores | | | | | | | |
| <i>Lepidopleurus asellus</i> | 195 | 93 | | 37 | 1 | | |
| Gasteropodes | | | | | | | |
| <i>Crepidula fornicata</i> | | | | | | | 1 |
| <i>Calytrea sinensis</i> | 25 | | | 10 | | | |
| Scaphopodes | | | | | | | |
| <i>Dentalium vulgare</i> | 5 | 3 | 2 | 3 | | | |
| Pélécyopodes | | | | | | | |
| <i>Nucula turgida</i> | 1 | 5 | 5 | | | 13 | 4 |
| <i>Glycymeris glycymeris</i> | 19 | 51 | 2 | 95 | 71 | 7 | 29 |
| <i>Lima</i> ind. | | 1 | | 3 | | | |
| <i>Astarte triangularis</i> | 303 | 1299 | 83 | 240 | 2004 | 219 | 718 |
| <i>Laevicardium crassum</i> | | | | 1 | | | |
| <i>Parvicardium ovale</i> | 4 | | | | | | |
| <i>Venus castna</i> | 1 | | | | | | |
| <i>Venus ovata</i> | | 15 | 1 | 27 | 7 | | |
| <i>Tapes rhomboides</i> | 8 | 3 | | | | | 5 |

| Station | 4 | 3 | 2 | 1 | 5 | 2 | 6 |
|--------------------------|--------|-------|--------|--------|-------|-------|-------|
| Nombre de coups de benne | 10 SMI | 8 SMI | 10 SMI | 10 SMI | 7 BSA | 7 BSA | 8 BSA |

| Pélicypodes (suite) | | | | | | | |
|------------------------------------|------|------|-----|------|------|-----|-----|
| <i>Macra corallina</i> | | | | | | 1 | |
| <i>Spisula ovalis</i> | 204 | 229 | 11 | 230 | 113 | 30 | 26 |
| <i>Donax variegatus</i> | | | | 6 | 1 | | |
| <i>Abra alba</i> | 36 | 19 | 18 | 4 | 3 | 3 | 23 |
| <i>Abra prismatica</i> | 2 | | 4 | | | 11 | 3 |
| <i>Gari depressa</i> | | | | | | | 1 |
| <i>Solenacea ind.</i> | | | | | | | 1 |
| <i>Ensis arcuatus</i> | | | 3 | | | 9 | 1 |
| <i>Ensis ensis</i> | | | | | | | 1 |
| PYGNODONIDES | | | | | | | |
| <i>Nymphon brevirostre</i> | 1 | | | 1 | | | |
| <i>Achelia sp.</i> | 1 | | | | | | |
| CRUSTACES | | | | | | | |
| Mysidacés | | | | | | | |
| <i>ind.</i> | 2 | 1 | | | | 1 | 1 |
| Cumacés | | | | | | | |
| <i>ind.</i> | 1 | 3 | 3 | 1 | | | |
| Isopodes | | | | | | | |
| <i>ind.</i> | | | | | 9 | | |
| <i>Eurydice sp.</i> | | 5 | 1 | 7 | 11 | | 3 |
| <i>Sphaeroma sp.</i> | 1 | | 2 | | | | |
| Amphipodes | | | | | | | |
| <i>ind.</i> | 8 | | 5 | 7 | | | |
| <i>Megalurapus agilis</i> | | | | | | | 3 |
| <i>Bathyporeia guillamsoniana</i> | 3 | 1 | 17 | 1 | | 6 | 5 |
| <i>Urothoe brevicornis</i> | | | | | | 1 | |
| <i>Monoculodes carinatus</i> | | | | | 1 | | |
| <i>Periculodes longimanus</i> | 3 | | | | | | |
| <i>Pontocrates arenarius</i> | | 5 | 2 | | | | |
| <i>Nototropis swammerdami</i> | 3 | 21 | | 4 | 1 | | |
| <i>Nototropis falcatus</i> | 3 | 21 | | 4 | 1 | | |
| <i>Gammaridae ind.</i> | | | | | | 1 | 1 |
| <i>Maera othonis</i> | 4 | 6 | | | | | |
| Décapodes | | | | | | | |
| <i>Crangon crangon</i> | 4 | | | | | | |
| <i>Paguridae ind.</i> | 7 | 3 | | 2 | | | |
| <i>Thya scutellata</i> | 1 | | | | | | |
| ECHINODERMES | | | | | | | |
| <i>Ophiura albida</i> | 3 | | | | | | |
| <i>Ophiocentrus brachiatus</i> | | 3 | 1 | | | | |
| <i>Thyone fusus</i> | 1 | | | | | | |
| POISSONS | | | | | | | |
| <i>Gymnammodytes semisquamatus</i> | | 3 | | | | | |
| Richesse spécifique | 57 | 43 | 26 | 40 | 30 | 22 | 26 |
| Abondance (par m ²) | 1128 | 2106 | 251 | 1084 | 2491 | 373 | 886 |

| Date | 15 Sept. | 21 Oct. | 13 Nov. | 27 Janv. | 26 Fév. | 26 Mars | 13 Mai | 26 Juin | 28 Juil. |
|--------------------------|-------------|------------|------------|-------------|------------|------------|-----------|------------|-------------|
| Nombre de coups de benne | 20 | 14 | 6 | 14 | 16 | 15 | 10 | 15 | 14 |

CRUSTACÉS

| | | | | | | | | | |
|------------------------------------|----|----|----|----|----|---|----|---|---|
| Mysidacés | 28 | 28 | 12 | 2 | 1 | 2 | | 9 | 1 |
| Cumacés | | | | | | | | | |
| <i>Iphinoe trispinosa</i> | 1 | | | | | | | | |
| <i>Bodotria scorpioides</i> | 1 | | | | | | | | |
| Tanaïdacés | | | | | | | | | |
| <i>Apseudes latreilli</i> | | 2 | 15 | 6 | | | | | |
| Isopodes | 4 | | | | | | | | |
| <i>Eurydice</i> sp. | | | | | | 1 | | | 1 |
| Amphipodes | | | | | | | | | |
| ind. | 2 | 2 | 1 | | | | 5 | 1 | |
| <i>Hippomedon denticulatus</i> | | | | | | 1 | | 2 | 2 |
| <i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> | 46 | 40 | 28 | 50 | 24 | 1 | 17 | 3 | 2 |
| <i>Urothoe brevicornis</i> | 1 | 4 | 3 | 4 | | 1 | | 1 | 1 |
| <i>Perioculodes longimanus</i> | | 2 | | | | | | | |
| <i>Pontocrates arenarius</i> | 6 | 1 | 3 | | 1 | | 2 | 2 | 1 |
| <i>Nototropis swammerdami</i> | | | 2 | 3 | | 2 | | | |
| Gammaridae ind. | 7 | | | 3 | 1 | | | 2 | 3 |
| <i>Megaluropus agilis</i> | | | | | | | | 3 | |
| Décapodes | | | | | | | | | |
| <i>Crangon crangon</i> | 1 | | 1 | 1 | | | 1 | | 1 |
| Paguridae ind. | | | | 1 | | | | | |
| <i>Pagurus bernhardus</i> | | 1 | | | 1 | | | | |
| <i>Natantia</i> ind. | 2 | | | 1 | | | | | 1 |
| ECHINODERMES | | | | | | | | | |
| <i>Ophiura</i> ind. | | | | | 1 | | | | |
| <i>Ophiura albida</i> | | 3 | | | | | | 1 | 1 |
| <i>Ophiocentrus brachiatus</i> | | | | | | | 1 | | |
| POISSONS | | | | | | | | | |
| <i>Gymnamodytes semisquamatus</i> | 1 | | 1 | 2 | 3 | | 2 | | |
| <i>Callionymus lyra</i> | 1 | | 1 | | | | | | |

EXPERIENCE 1 : Densités pour 3 collecteurs (= 300 cm²)

| | SO | ON | ND | DJ | JF | FM | MA | AM | MJ | JJt | JtA | AS |
|----------------------------|-----|-----|-----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| CNIDAIRES | | | | | | | | | | | | |
| Edwardsia sp. | | 1 | | | | | | | | | | 2 |
| NEMATODES | | | | | | | | | | | | |
| | 142 | 91 | 115 | 5 | 16 | 92 | 239 | 279 | 124 | 80 | 44 | 45 |
| NEMERTIENS | | | | | | | | | | | | |
| | 4 | 1 | | | 2 | 1 | 4 | 3 | | 1 | 2 | 1 |
| SIPUNCULIENS | | | | | | | | | | | | |
| Phascoloma vulgare | | 1 | | | | | | | 2 | | 2 | 1 |
| ANNELIDES | | | | | | | | | | | | |
| Oligochètes | | | | | | | | | | | | |
| | 7 | 3 | 4 | 1 | 6 | 6 | 10 | 6 | 5 | 2 | 3 | 3 |
| Polychètes | | | | | | | | | | | | |
| Harmothoe sp. | | 1 | | | | 2 | | | | | | |
| Pholoe minuta | | 1 | | | | | | | | | 1 | |
| Phyllodoce mucosa | | | | | | | | | | 1 | | |
| Phyllodoce sp. | | | | | | | 1 | | | 1 | 2 | |
| Eumida sanguinea | | | | 3 | | | | | | | | |
| Ophiodromus flexuosus | 1 | 1 | | | | | | | | 2 | | 1 |
| Syllidia armata | | | | | | | | | 1 | 2 | 1 | |
| Syllis gracilis | | 1 | | | | | | | | | | |
| Sphaerosyllis hystrix | 33 | 117 | 22 | 16 | 9 | 12 | 25 | 29 | 44 | 31 | 12 | 3 |
| Exogone gemmifera | 225 | 158 | 276 | 28 | 9 | 86 | 239 | 150 | 55 | 70 | 117 | 9 |
| Hexegone hebes | 3 | 2 | 1 | | | 2 | | | | | | |
| Syllidiens ind. | | 1 | 1 | | | | | | | | | |
| Nephtys hombergii | | | | | 5 | 6 | 2 | 4 | 1 | | | 1 |
| Hyalinoecia bilineata | 1 | | | | | | | | | 9 | 1 | |
| Arabella sp. | | | | | | | | | | | | |
| Staurocephalus kefersteini | 1 | 2 | | | 2 | 2 | 2 | 2 | 4 | 6 | 8 | |
| Ophryotrocha puerilis | 7 | 26 | 4 | 11 | 7 | 10 | 4 | 3 | 10 | 13 | 3 | 2 |
| Scoloplos armiger | | | | | | | | | 1 | | | |
| Microspio meznikowianus | 9 | 6 | 4 | 4 | 5 | 6 | 6 | 2 | 13 | 32 | 20 | 25 |
| Polydora antennata | 34 | 1 | | | 1 | | | 1 | 15 | 61 | 16 | 109 |
| Polydora caeca | | | | | | | | | 3 | 1 | | |
| Spionidae ind. | | | | | 1 | | | | | | | |
| Paradoneis armata | | | | | | | | | 1 | 22 | 14 | 2 |
| Heterocirrus sp. | 11 | 1 | 13 | 3 | 1 | 1 | | | | | | 2 |
| Tharyx sp. | 1 | 21 | 6 | 2 | 2 | | 1 | 12 | 5 | 16 | 8 | 2 |
| Chaetozone setosa | 25 | 17 | 15 | | 1 | 4 | 4 | 4 | 22 | 16 | 37 | 52 |
| Diplocirrus glaucus | 4 | 1 | 1 | | | 2 | 2 | 3 | 2 | 4 | 4 | 2 |
| Scalibregma inflatum | | | | 1 | 1 | | 3 | 6 | 3 | 1 | | |
| Notomastus latericeus | 4 | 4 | 3 | | 1 | | 2 | | 2 | 5 | 10 | 3 |
| Capitellidae ind. | | | | | 2 | | 1 | | 4 | 1 | 3 | |
| Euclymene oerstedii | 3 | | 1 | | 4 | 3 | | 13 | 4 | 26 | 23 | 9 |
| Ampharete acutifrons | | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | | 1 | |
| Melinna palmata | 208 | 25 | 3 | 5 | 1 | 3 | | | 3 | 8 | 22 | 1 |
| Lanice conchilega | | | | | | | | | 2 | | 1 | |
| Nicolea venustula | | | | | | | | | | 3 | 2 | 2 |
| Pista cristata | | | | | | | | | | 5 | 2 | |
| Terrebellides stroemi | | | | | | | | | 1 | | | |
| Terrebellides ind. | | | 1 | | | | | 1 | | | | |
| Branchiomma vesiculosum | 1 | 1 | | | | | 1 | | 1 | 5 | 4 | 6 |
| Jasmineira elegans | 7 | | 1 | 3 | | | 2 | 1 | 5 | | 20 | 6 |
| Polychètes ind. | 1 | | | 1 | | 1 | | | | | | |

| | SO | ON | ND | DJ | JF | FM | MA | AM | MJ | JJt | JtA | AS |
|--------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|----|
| MOLLUSQUES | | | | | | | | | | | | |
| Gastéropodes | | | | | | | | | | | | |
| Skeneopsis planorbis | | | | | | | | | | | | 2 |
| Cingula semicostata | | | | | | | | | | | | 1 |
| Pólécypodes | | | | | | | | | | | | |
| Nucula turgida | | | | | | | | | | | | 1 |
| CRUSTACES | | | | | | | | | | | | |
| Cumacés | | | | | | | | | | | | |
| Eudorella truncatula | 13 | 17 | 16 | 4 | 3 | 14 | 21 | 44 | 35 | 59 | 32 | 17 |
| Tanaïdacs | | | | | | | | | | | | |
| Apseudes latreilli | 3 | 3 | | | | | | | | | 5 | 3 |
| Amphipodes | | | | | | | | | | | | |
| Ampelisca tenuicornis | 4 | 5 | 3 | | | | | | | | 1 | 3 |
| Perioculodes longimanus | | | | | | | | | | | | 1 |
| Cheirocratus intermedius | 13 | 24 | 4 | | | | 4 | 2 | 3 | 10 | 33 | 13 |
| Corophium bonnelli | 25 | 20 | 12 | 2 | | | 1 | 1 | 1 | 11 | 47 | 12 |
| Caprellidae ind. | | | | | | | | | | | 1 | 1 |
| Hyperiidæ ind. | 1 | 1 | | | | | | | | | 1 | 1 |
| Amphipodes ind. | | | | | | | 1 | | | | | |
| ECHINODERMES | | | | | | | | | | | | |
| Ophiura albida | | | | | | | | | | | | 1 |
| TUNICIERS | | | | | | | | | | | | |
| Ciona sp. | | | | | | | | | | | | 5 |

EXPERIENCE 2 : Densités pour 3 collecteurs (= 300 cm²)

| TEMOIN | JASO | SOND | NDJF | JFMA | MAMJ | MJJA |
|----------------------------|------|------|------|------|------|------|
| GNIDAIRES | | | | | | |
| Edwardsia sp. | 1 | 2 | 1 | | 2 | 3 |
| NEMATODES | | | | | | |
| | 225 | 198 | 77 | 154 | 206 | 120 |
| NEMERTIENS | | | | | | |
| | 1 | 1 | 2 | | | |
| SIPUNCULIENS | | | | | | |
| Phascolosoma vulgare | 10 | 6 | | | 2 | |
| ANNELIDES | | | | | | |
| Oligochètes | | 3 | 12 | 16 | 19 | 6 |
| Polychètes | | | | | | |
| Harmothoe sp. | 3 | | | | 2 | |
| Pholoe minuta | | | 2 | | | 1 |
| Phyllodoce mucosa | 1 | | | | | |
| Phyllodoce sp. | 1 | | | | | |
| Phyllodocidae ind. | | | 1 | | 2 | |
| Ophiodromus flexuosus | 2 | 5 | 1 | | | 1 |
| Syllis gracilis | 1 | 1 | | | | |
| Sphaerosyllis hystrix | 47 | 4 | 6 | 29 | 7 | |
| Exogone gemmifera | 261 | 88 | 131 | 19 | 9 | |
| Syllidien ind. | | 1 | | | | |
| Nephtys hombergii | 1 | 2 | 1 | 3 | 6 | 2 |
| Hyalinoecia bilineata | | 4 | | | | |
| Arabella sp. | | 1 | | | | |
| Staurocephalus kefersteini | 15 | 3 | | 1 | 4 | 2 |
| Ophryotrocha puerilis | 32 | 2 | 10 | 2 | 3 | 1 |
| Aricia sp. | 1 | | | | | |
| Microspio mecznikowianus | 16 | 6 | 16 | 4 | 10 | 4 |
| Polydora antennata | 121 | 19 | 1 | | 22 | 31 |
| Spionidae ind. | | | | | 5 | 1 |
| Paradoneis armata | 10 | 4 | | | 3 | 18 |
| Heterocirrus sp. | 48 | 3 | | 5 | | 3 |
| Tharyx sp. | 4 | 6 | 4 | | 2 | 4 |
| Chaetozone setosa | 134 | 70 | 10 | 8 | 39 | 55 |
| Diplocirrus glaucus | 9 | 7 | 6 | | 2 | 3 |
| Scalibregma inflatum | | | | | 2 | 3 |
| Notomastus latericeus | 11 | 7 | | 1 | 1 | 4 |
| Capitella capitata | 2 | | | | | |
| Capitellidae ind. | | | | | 1 | |
| Euclymene oerstedii | 61 | 9 | 5 | 7 | 11 | 10 |
| Ampharete acutifrons | 3 | 4 | | 4 | 2 | 1 |
| Melinna palmata | 203 | 113 | 2 | | 1 | 11 |
| Pista cristata | 3 | 2 | | | | 2 |
| Terebellidae ind. | | | | | 1 | |
| Branchiomma vesiculosum | 34 | 2 | | | 1 | 7 |
| Jasminera elegans | 69 | 11 | 5 | | | |
| Polychètes ind. | | 1 | | 1 | 1 | |

| TEMOIN | JASO | SOND | NDJF | JFMA | MAMJ | MJJA |
|--------------------------|------|------|------|------|------|------|
| MOLLUSQUES | | | | | | |
| Gastéropodes | | | | | | |
| Tricolia pullus | 1 | | | | | |
| Cingula semicostata | | | | | | 1 |
| Pélécy-podes | | | | | | |
| Nucula turgida | 1 | 1 | | 1 | | 8 |
| Thyasira flexuosa | | | | | 1 | |
| Cardium sp. | 1 | | | | | |
| Abra alba | | | | | 2 | |
| Pélécy-podes ind. | | 1 | | | | |
| PYGNOGONIDES | | | | | | |
| | 1 | | | | | |
| CRUSTACES | | | | | | |
| Cumacés | | | | | | |
| Eudorella truncatula | 17 | 7 | 16 | 3 | 40 | 21 |
| Tanaïdacés | | | | | | |
| Apeudes latreilli | 2 | 7 | | | | 5 |
| Amphipodes | | | | | | |
| Lysianassidae ind. | | | | 2 | | |
| Ampelisca brevicornis | | 1 | 1 | | | |
| Ampelisca tenuicornis | 3 | 1 | | | | |
| Cheirocratus intermedius | 11 | 5 | | | 4 | |
| Gammaridae ind. | 3 | 1 | 1 | | | |
| Corophium bonnelli | 105 | 32 | 22 | | 9 | 10 |
| Caprellidae ind. | 1 | | | | | |
| Hyperiidæ ind. | 2 | | | | | |
| Amphipodes ind. | | 1 | 1 | 1 | | |

| PREDATION | JASO | SOND | NDJF | JFMA | MAMJ | MJJA |
|----------------------------|------|------|------|------|------|------|
| CNIDAIRES | | | | | | |
| Edwardsia sp. | 1 | | 1 | | 1 | 2 |
| NEMATODES | | | | | | |
| | 57 | 70 | 40 | 55 | 32 | 13 |
| NEMERTIENS | | | | | | |
| | 15 | 3 | 2 | | 1 | 1 |
| SIPUNCULIENS | | | | | | |
| Phascoloma vulgare | 7 | 4 | | | 1 | |
| ANNELIDES | | | | | | |
| Oligochètes | | | | | | |
| | | 23 | 8 | 4 | | 5 |
| Polychètes | | | | | | |
| Harmothoe sp. | | 5 | | 2 | 3 | 2 |
| Pholoe minuta | | | | | 2 | 1 |
| Phyllodoce sp. | | | 1 | | | |
| Eumida sanguinea | | | 1 | 4 | | |
| Phyddodocidae ind. | | 1 | | 1 | 2 | |
| Ophiodromus flexuosus | 1 | | 1 | | 1 | 2 |
| Syllis gracilis | 9 | 3 | | | 3 | 1 |
| Sphaerosyllis hystrix | 160 | 33 | 33 | 45 | 70 | 8 |
| Exogone gemmifera | 466 | 132 | 107 | 52 | 13 | 7 |
| Syllidien ind. | | | | 2 | | |
| Platynereis dumerilii | | | | | 2 | |
| Nephtys hombergii | 1 | | | 16 | 12 | |
| Hyalinoecia bilineata | 18 | 14 | 11 | 16 | 20 | 10 |
| Arabella sp. | | | | | 2 | |
| Staurocephalus kefersteini | 13 | 3 | | 10 | 1 | 1 |
| Ophryotrocha puerilis | 34 | 12 | 161 | 13 | 2 | 2 |
| Aricia sp. | 2 | 1 | | | | |
| Microspio mecznikowianus | 5 | 6 | 7 | 8 | | |
| Polydora antennata | 132 | 15 | | 1 | 7 | 8 |
| Spionidae ind. | | | | | 1 | |
| Paradoneis armata | | 1 | 1 | | 1 | 7 |
| Heterocirrus sp. | | | | 6 | | |
| Tharyx sp. | 3 | 3 | 2 | | 3 | 8 |
| Chaetozone setosa | 5 | 42 | 5 | | 6 | 11 |
| Cirratulidae ind. | | 5 | 5 | | | |
| Diplocirrus glaucus | 7 | 5 | 6 | 4 | 2 | |
| Scalibregma inflatum | | | | 1 | 4 | |
| Notomastus latericeus | 7 | 4 | 3 | | 1 | |
| Capitella capitata | 3 | | | | 2 | 1 |
| Capitella ind. | | | | 2 | | |
| Euclymene oerstedii | 75 | 5 | 5 | 2 | 7 | |
| Ampharete acutifrons | 5 | 7 | 1 | 4 | 5 | |
| Melinna palmata | 95 | 65 | 2 | | 1 | 6 |
| Nicolea venustula | 10 | | | | 3 | 2 |
| Pista cristata | | 1 | | | | 8 |
| Terebellidae stroemi | | | | | 2 | |
| Terebellidae ind. | | 1 | | 1 | | |
| Sabella pavonina | 2 | | | | | |
| Branchioma vesiculosum | 40 | 2 | 2 | | | 9 |
| Jasmineira elegans | 87 | 2 | 2 | | | 2 |
| Polychètes ind. | | 1 | | 1 | | |

| PREDATION | JASO | SOND | NDJF | JFMA | MAMJ | MJJA |
|-------------------------|------|------|------|------|------|------|
| MOLLUSQUES | | | | | | |
| Gastéropodes | | | | | | |
| Skeneopsis planorbis | | | | | | 1 |
| Tricolia pullus | 10 | 2 | | | | |
| Cingula semicostata | | | | | 25 | |
| Gibbula pennanti | 5 | | 1 | | 1 | 1 |
| Nassarius reticulatus | 2 | | | | | |
| Pélocypodes | | | | | | |
| Nucula turgida | | 1 | 1 | | 19 | 1 |
| Parvicardium ovale | 7 | | | | | |
| Cardium sp. | | 1 | | | | |
| Venus sp. | | 1 | | | | |
| Abra alba | | | | 1 | 1 | 3 |
| Pélocypodes ind. | | | 1 | 1 | | |
| PYGNOGONIDES | | | | | | |
| | 7 | | | | | |
| CRUSTACES | | | | | | |
| Cumacés | | | | | | |
| Eudorella truncatula | | 12 | 7 | 63 | 31 | |
| Tanaïdacés | | | | | | |
| Apseudes latreilli | 12 | 11 | 3 | | | 7 |
| Amphipodes | | | | | | |
| Lysianassidae ind. | | | | 1 | | |
| Ampelisca brevicornis | | 1 | | | | |
| Ampelisca tenuicornis | 2 | 8 | | | 3 | |
| Pontacrates arenarius | 2 | 1 | | | | |
| Chirocratus intermedius | 47 | 1 | | 4 | | 18 |
| Maera sp. | | 1 | | | | 1 |
| Melita gladiosa | | | | | 1 | |
| Gammaridae ind. | | 6 | | | | |
| Corophium bonelli | 270 | 35 | 3 | | 3 | 6 |
| Caprellidae ind. | | 1 | | | 1 | |
| Hyperiididae ind. | | 1 | | | | |
| ECHINODERMES | | | | | | |
| Ophiura albida | 2 | 2 | 1 | | 1 | 3 |
| TUNICIERS | | | | | | |
| Cione sp. | 2 | | | | 6 | 1 |

Exemple de fiche faunistique élémentaire d'une série d'expériences (ex. 2, Témoin JASO)
(il y a au total 25 séries d'exp.)

| | A ₄ | | A ₅ | | A ₆ | | Total |
|----------------------------|----------------|------|----------------|------|----------------|------|-------|
| | 1mm | 500µ | 1mm | 500µ | 1mm | 500µ | |
| Edwardsia sp. | | 1 | | | | | 1 |
| NEMATODES | | 71 | | 88 | | 66 | 225 |
| NEMERTIENS | | | | 1 | | | 1 |
| Phascolosoma vulgare | | 3 | | 7 | | | 10 |
| Harmothoe sp. | | | | 1 | | 2 | 3 |
| Phyllodoce sp. | | | | | | 1 | 1 |
| Ophiodromus flexuosus | | ! | | | | ! | 2 |
| Syllis gracilis | | | | | 1 | | 1 |
| Syllidae sp. 2 | | 30 | | 2 | | 15 | 47 |
| Syllidae sp. 4 | | 74 | | 81 | | 106 | 261 |
| Nephtys hombergii | | | | 1 | | | 1 |
| Staurocephalus kefersteini | 1 | 6 | | 2 | 1 | 4 | 14 |
| Ophryotrocha puerilis | | 12 | | 2 | | 18 | 32 |
| Aricia sp. | | | | | 1 | | 1 |
| Microspio mecznikowianus | | 8 | | 4 | | 4 | 16 |
| Polydora antennata | 36 | 10 | (31) | 6 | 26 | 12 | 121 |
| Paradoneis armata | 1 | 7 | | 2 | | | 10 |
| Heterocirrus sp. | | 18 | | 17 | | 13 | 48 |
| Tharyx sp. | | 1 | | | | 1 | 1 |
| Chaetozone setosa | 5 | 47 | (3) | 40 | 2 | 37 | 134 |
| Diplocirrus glaucus | 1 | 3 | (2) | 2 | 3 | 2 | 13 |
| Notomastus latericeus | 2 | 1 | (2) | 3 | 2 | 1 | 11 |
| Capitella capitata | | 1 | | | | 1 | 2 |
| Euclymene oerstedii | 15 | 4 | (15) | 9 | 15 | 3 | 61 |
| Ampharete acutifrons | | | | 3 | | | 3 |
| Melinna palmata | 25 | 38 | (26) | 41 | 27 | 46 | 203 |
| Pista cristata | | | | 1 | | 2 | 3 |
| Branchioma vesiculosum | 6 | | (11) | | 16 | 1 | 34 |
| Jasmineira elegans | 14 | 12 | (13) | 8 | 13 | 9 | 69 |
| Tricolia pullus | | | | | | 1 | 1 |
| Nucula turgida | | | | 1 | | | 1 |
| Cardium sp. | | | | 1 | | | 1 |
| PYGNOGONIDES | | | | | | 1 | 1 |
| Eudorella truncatula | | 5 | | 10 | | 2 | 17 |
| Apseudes latreilli | 1 | 1 | | | | | 2 |
| Ampelisca tenuicornis | | 2 | | 1 | | | 3 |
| Cheirocratus intermedius | | 3 | | 2 | 1 | 3 | 9 |
| Gamariidae ind. | | 1 | | 1 | | 1 | 3 |
| Corophium bonnelli | 37 | 3 | | 40 | | 5 | 85 |
| Caprellidae ind. | | | | | | 1 | 1 |
| Hyperiididae ind. | | | | 2 | | | 2 |
| DENSITE TOTALE | | | | | | | 1456 |
| RICHESSSE SPECIFIQUE | | | | | | | 42 |

R. En A₅, le refus du tamis de 1mm a été mal fixé ; les chiffres entre () ont été déduits du résultat des 2 autres collecteurs pour le calcul des densités. Nous n'avons tenu compte que des données de A₄ et A₆ pour le test de Healy.

B I B L I O G R A P H I E

- ALLEN, M.O., 1959 - Embryological development of the polychaetous annelid *Diopatra cuprea* (Bosc). *Biol. Bull. Woods Hole*, 116 : 339-361.
- AMOUREUX, L., 1970 - Annélides polychètes du golfe de Tarente, résultats de nouvelles croisières de l'Albatros (1968-1969). *Estrat. Dagli. Animali. Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 78 : 1-20.
- AMOUREUX, L., 1971a - Annélides polychètes capturées au large de la côte d'Arcachon, inventaire taxonomique. *Bull. Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 1171 : 147-164.
- AMOUREUX, L., 1971b - Problèmes biologiques suggérés par certaines répartitions d'Annélides Polychètes dans la zone meuble intertidale. Divers problèmes sont évoqués à propos de la répartition de *Travisia forbesi* et d'*Ophelia bicornis*. *Vie et Milieu, Suppl.*, 22 (2) : 701-705.
- AMOUREUX, L., 1972 - Annélides polychètes recueillies sur les pentes du talus continental au large de la Galice (Espagne). Campagnes 1967 et 1968 de la "Thalassa". *Cah. biol. mar.*, 13 : 63-89.
- AMOUREUX, L., 1973 - Annélides polychètes recueillies sur les pentes du talus continental au Nord de la côte espagnole. Campagne 1970 de la "Thalassa". *Cah. biol. mar.*, 19 : 429-452.
- AMOUREUX, L., 1974 - Annélides polychètes recueillies sur les pentes du talus continental au Nord-Ouest de l'Espagne et du Portugal (Campagne 1972 de la "Thalassa"). *Cuad. C. Biol.*, 3 : 121-154.
- AMOUREUX, L., 1976 - Annélides polychètes récoltées par J.STIRN en 1964, sur les côtes marocaines du détroit de Gibraltar. *Cad. Sci. Biologicas*, 5 : 5-33.
- ARNTZ, W.E., 1981 - Entwicklung von marinen Bodentiergemeinschaften unter Ausschluß von Räuber: nur Artefakte ? *Meeresforschung*, 28 : 189-204.
- ARNTZ, W.E. & RUMOHR, H., 1982 - An experimental study of macrobenthic colonization and succession, and the importance of seasonal variation in temperate latitudes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 64 : 17-45.
- BACHELET, G., BOUCHET, J.M. & LISSALDE, J.P., 1981 - Les peuplements benthiques de l'estuaire de la Gironde : biomasse, productivité et évolution structurale. *Océanis*, 6 (6) : 579-593.
- BAIRD, W., 1870 - Remarks on several genera of Annelids belonging to the groups *Eunicea*. *Journ. and Proceed. Lin. Soc. London*.
- BARBAULT, R., 1981 - Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits. *Ed. par MASSON S.A. Paris* : 1-200.
- BARNETT, B.E., 1980 - A physico-chemical method for the extraction of marine and estuarine benthos from clays and resistant muds. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 60 (1) p. 255 (short note).
- BATTACHARYA, C.G., 1967 - A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23 : 115-135.

- BELL, S.S. & COULL, B.C., 1978 - Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia*, 35 : 141-148.
- BELLAN, G., 1961 - Contribution à l'étude de *Hyalinoecia bilineata* (BAIRD). *Rec. Trav. St. Mar. End.*, 23 (37) : 113-120.
- BELLAN, G., 1963 - Une méthode de tri de la "Microfaune Annélide". Extrait de : *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Colloque Com. Benthos Marseille* : 33-34.
- BELLAN, G., 1964a- Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 49 : 1-371.
- BELLAN, G., 1964b- Résultats scientifiques des Campagnes de la "Calypso" VI. *Ann. Inst. Océan.*, 41, (4) : 271-288.
- BELLAN, G., 1965a- Remarques au sujet de la faune Annelidienne "Epibiote mobile" de quelques biotopes marins des côtes de Provence. *Rapp. et P.V. des mémoires CIESMM XVIII* : 93-98.
- BELLAN, G., 1965b- Contribution à l'étude des Polychètes profondes des parages de Monaco et des côtes de la Corse. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 65n 1345 : 1-24.
- BELLAN, G., 1969a- Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la région de Roving (Yougoslavie). *Jugo. Akad. Znanostil. Umje.*, 69 : 25-55.
- BELLAN, G., 1969b- Annélides Polychètes recueillies dans l'Archipel de Madère au cours de la campagne scientifique du navire océanographique "Jean Charcot". *Cah. Biol. Mar.*, 10 (1) : 35-57.
- BERGE, J.A., 1980 - Methods for biological monitoring : biological interactions in communities of subtidal sediments. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 33 : 495-506.
- BHAUD, M., 1974 - Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. *Mar. Biol.*, 17 : 115-136.
- BHAUD, M. & GAZAUX, C., 1982 - Les larves des Polychètes des Côtes de France. *Océanis*, 8 (2) : 57-160.
- BLAKE, J.A., 1974 - The larval development of Polychaeta from the Northern California coast. II. *Nothria elegans* (Family Onuphidae). *Ophelia*, 13 : 43-61.
- BROOK, 1979 - A portable suction dredge for quantitative sampling in difficult substrates. *Estuaries*, 2 (1) : 54-57.
- BUCHANAN, J.B. & WARWICK, R.M., 1974 - An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54 : 197-222.

- BUCHANAN, J.B., SHEADER, M. & KINGSTON P.F., 1978 - Sources of variability off the South Northumberland coast, 1971-1976. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58 (1) : 191-209.
- BULLOT, G., 1904 - Artificial parthogenesis and regular segmentation in an annelid (*Ophelia*). *Univ. Calif. Pub. Phys.*, 19 (1) : 165-174.
- BUZAS, M.A., 1978 - Foraminifera as prey for benthic deposit-feeders : results of predator exclusion experiments. *Reprint from J. mar. Research*, 36 (4) : 617-625.
- CABIOCH, L., 1968 - Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. Mar.*, 9 (5) : 493-720.
- CABIOCH, L., L'HARDY, J.P., RULLIER, F., 1968 - Inventaire de la faune marine de Roscoff. *Annélides. Ed. de la St. Biol. de Roscoff* : 1-94.
- CABIOCH, L., DAUVIN, J.C., RETIERE Ch., RIVAIN V. & ARCHAMBAULT D., 1981 - Evolution à long terme (1978-1981) de peuplements benthiques des fonds sédimentaires de la région de Roscoff, perturbés par les hydrocarbures de l'"Amoco Cadiz" - 16 th E.M.B.S., Texel. *Neth. J. Sea Res.* : 1-13.
- CAZAUX, C., 1970 - Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des Polychètes de la région d'Arcachon. *Thèse d'Etat, Univ. Bordeaux* : 1-355.
- CAZAUX, C., 1981 - Evolution et adaptation larvaires chez les Polychètes. *Océanis*, 7 (1) : 43-77.
- CHAPMAN, P.M. & DALES, R.P., 1954 - Aspects on the fauna and flora of the Açores. II - Polychaetes. *Ann. Mag. Hist.*, 12 (7) : 678-683.
- CHASSE, C. & PICARD, J., 1968 - Identification, variabilité et écologie d'*Ophelia rathkei* MC INTOSH, espèce nouvelle pour les côtes française. Description de cette Annélide Polychète signalée dans les sables de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 9 (2) : 133-142.
- CLAPAREDE, E., 1868 - Annélides Chétopodes du golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. de Genève* XIX et XX et suppl. 1870.
- CLARK, R.B., 1962 - Observations on the food of *Nephtys*. *Limnol. Oceanogr.*, 7 : 380-385.
- CLARK, R.B. & DAWSON, P.G., 1963 - On some polychaetes from the Firth of Clyde and the West of Scotland. *Animals and Mag. of Natural History*, 13 (6) : 641-657.
- CLAVIER, J., 1978 - Problèmes d'échantillonnage quantitatif sur substrat de sables fins vaseux. *D.E.A., Univ. Paris VI.* : 1-30.
- CLAVIER, J., 1981 - Ecologie descriptive et fonctionnelle du peuplement des sables fins vaseux dans le bassin maritime de la Rance. *Thèse 3ème cycle. Univ. Paris VI.* : 1-232.

- CLAVIER, J., LECHAPT, J.P., RETIERE, Ch. & RIVAIN, V. 1982 - Influence du fonctionnement de l'usine marémotrice sur les peuplements benthiques de la Rance Maritime - 17th E.M.B.S., Brest (sous presse), 10 pp.
- COLE, L.C., 1954 - The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, 29 : 103-137.
- CONNELL, J.M., 1975 - Some mechanisms producing structure in natural communities. A model and evidence from field experiments. In : "Ecology and Evolution of communities", Ed. By M.L. CODY & J.M. DIAMOND : 460-490.
- CURTIS, M.A., 1977 - Life cycles and populations dynamics of marine benthic Polychaetes from the Disko Bay area of west Greenland. *Ophelia*, 16 (1) : 9-58.
- DALES, R.P., 1952 - The larval development and ecology of *Thoracophelia mucrota* (Tradwell). *Biol. Bull.*, 102 (3) : 232-242.
- DAUVIN, J.C., 1979 - Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire, Baie de Morlaix et sur la perturbation par les hydrocarbures de l'"Amoco-Cadiz". Thèse 3ème cycle, Univ. Paris VI, : 1-251.
- DESBRUYERES, D., BERVAS, J.Y. & KHRIPOUNOFF, A., 1980 - Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond. *Oceanol. Acta*, 3 (3) : 285-292.
- DE VLAS, J., 1981 - On cropping and being cropped : the regeneration of body parts by benthic organisms. *Netherlands Inst. Sea Res.*, 15 : 173-177.
- ELLIOTT, J.M. & DECAMPS, M., 1973 - Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'invertébrés benthiques. *Annales de Limnologie*, 9 (2) : 79-120.
- ELMGREN, R., 1978 - Structure and Dynamics of Baltic benthos communities, with particular reference to the relationship between macro and meiofauna. *Kieler Meeresforschungen*, 4 : 1-22.
- FAGE, L., 1925 - Les formes épitoques des Euniciens (Annélides Polychètes). *Acad. Sci. (Paris)*, 181 : 621-623.
- FAGE, L. & LEGENDRE, R., 1927 - Pêches planctoniques à la lumière, effectuée à Banyuls-sur-Mer et à Concarneau. I - Annélides Polychètes. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 67 : 23-222.
- FAUCHALD, D.K. & JUMARS, P.A., 1979 - The diet of worms : a study of Polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17 : 193-284.
- FAUVEL, P., 1911 - Troisième note préliminaire sur les polychètes provenant des campagnes de l'"Hirondelle". *Bull. Inst. Océan. Monaco*, (194) : 1-41.
- FAUVEL, P., 1914 - Annélides Polychètes non pélagiques. *Résultats scientifiques des Campagnes du Prince Albert Ier de Monaco*, XLVI.
- FAUVEL, P., 1923 - Polychètes errantes. *Faune de France* (5) : 1-486.
- FAUVEL, P., 1925 - Sur les Ophéliens des côtes de France. *Bull. Soc. Zool. de France* (L).

- FAUVEL, P., 1927 - Polychètes sédentaires. *Faune de France* (16) : 1-494.
- FAUVEL, P., 1928 - Annélides Polychètes nouvelles du Maroc. *Bull. Soc. Zool. France*. 53 : 9-13.
- FISHER, R.A., CORBETT, A.S. & WILLIAMS, C.B., 1943 - The relation between the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12 : 42-58.
- GENTIL, F., 1976 - Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. *Thèse 3ième cycle, Paris VI* : 1-71.
- GERLACH, S.A., 1971 - On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia*, 6 : 176-190.
- GERLACH, S.A., 1978 - Food chain relationships in subtidal silty and marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia*, 33 : 55-69.
- GLEMAREC, M., 1965 - La faune benthique de la partie méridionale du massif armoricain. *Cah. Biol. Mar.*, 6 (1) : 51-67.
- GLEMAREC, M., 1969 - Les peuplements benthiques du Plateau Continental Nord Gascogne. *Thèse d'Etat, Univ. Paris VI* : 1-167.
- GLEMAREC, M., 1979 - Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques. *Oceanol. Acta*, 2 (3) : 365-371.
- GOURBAULT, N., 1964 - Observations sur la biologie et sur le tube de *Hyalinoecia tubicola* (O.F. Muller). *Vie et Milieu*, 15 (1) : 117-125.
- GRASSLE, J.F., 1977 - Slow recolonization of deep-sea sediment. *Nature, Lond.* 265 : 618-619.
- GRASSLE, J.F. & GRASSLE, J.P., 1974 - Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic Polychetes. *J. Mar. Res.*, 32 (2) : 253-284.
- GRAY, J.S., 1966 - The attractive factor of intertidal sand to *Protodrilus symbioticus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 46 : 627-645.
- GRAY, J.S., 1971 - Factors controlling population localizations in polychaete worms. *Vie et Milieu*, 22 : 707-722.
- GRAY, J.S., 1974 - Animal sediment relationships. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12 : 233-261.
- GREEN, J.D., 1968 - The biology of Estuarine animals. 13 - Estuarine Food Webs. Ed. by R.P. DALES, London : 1-401.
- GRUBE, E., 1869 - Mittheilungen über Saint-Malo und Roscoff. *Schles. Gesells Vaterl. Kultur. Breslau*, 46 : 75-146.
- GUEMAS, J.C. & MEURILLON, G., 1976 - Bionomie benthique en Rance maritime. *Mém. fin d'Etudes, P.A.M.N., E.N.S.A. Rennes* : 1-58.

- GUERIN, J.P., 1970 - Etude expérimentale de l'établissement d'un peuplement de substrat meuble à partir de larves méioplanctoniques. *Cah. Biol. Mar.*, 11 : 167-185.
- GUERIN, J.P., 1971a- Utilisation de nourritures artificielles pour l'élevage de jeunes stades d'invertébrés benthiques. *Téthys*, 2 (3) : 557-566.
- GUERIN, J.P., 1971b- Modalités d'élevage et description des stades larvaires de *Polyophthalmus pictus* DUJARDIN (Annélide Polychète). *Vie et Milieu*, 22, 1 (1) sér. A : 143-152.
- GUERIN, J.P., 1972 - Le développement larvaire d'*Armandia cirrosa* FILIPPI (Annélide Polychète). *Téthys*, 4 (4) : 969-974.
- GUERIN, J.P., 1973 - Contribution à l'étude systématique, biologique et écologique des larves méioplanctoniques de Polychètes et de Mollusques du golfe de Marseille. I - Le cycle des larves de Polychètes. *Téthys*, 4 (4) : 859-880.
- GUERIN, J.P., 1977 - la vie larvaire chez les Annélides Polychètes et les Mollusques. Etude écophysiological et expérimentale. *Thèse d'état, Univ. Aix-Marseille II*.
- GUERIN, J.P. & MASSE, H., 1974 - Observations sur la reproduction de *Notomastus laericeus* SARS 1851 (Ann. Polychète). *Cah. Biol. Mar.*, 15 : 351-358.
- GUERIN, J.P. & MASSE, M., 1978a- Etude expérimentale sur le recrutement des espèces de la macrofaune benthique des substrats meubles. I - Méthodologie. Données qualitatives et quantitatives. *Téthys*, 8 (2) : 151-168.
- GUERIN, J.P. & MASSE, H., 1978b- Etude expérimentale sur le recrutement des espèces de la macrofaune benthique des substrats meubles. II - Données sur les cycles biologiques des Polychètes et des bivalves. *Téthys*, 8 (3) : 283-294.
- GUILLE, A., 1970 - Bionomie benthique du Plateau Continental de la côte Catalane française. II Les Communautés de la macrofaune. *Vie et Milieu* 21 (1 B) : 91-120.
- GUILLE, A., 1971 - Bionomie benthique du Plateau Continental de la côte Catalane française. IV Données autécologiques (macrofaune). *Vie et Milieu* 22 (3 B) : 469-527.
- GUILLE, A. & LAUBIER, L., 1966 - Addition à la faune des Annélides Polychètes de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 17 (1 B) : 259-283.
- GUILLE, A. & SOYER, J., 1974 - Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. 8 - Macrofaune et méiofaune, rapports quantitatifs et biocénotiques. *Vie et Milieu*, 24 (1 B) : 301-320.

- GUY, A., 1964 - Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la côte d'Ivoire. *Rec. Trav. St. Endoume*, 34 (50) : 167-209.
- HARDING, J.P., 1949 - The use for probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 28.
- HARTMAN, O., 1959a- Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. *Allan Hancock Found. Pub.* 23, (1) : 1-353.
- HARTMAN, O., 1959b- Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. *Allan Hancock Found. Pub.* 23, (2) : 355-628.
- HARTMAN, O., 1967a- Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Island cruises, chiefly from Antarctic Seas. *Allan Hancock Monogr. Mar. Biol.*, 2 : 1-387.
- HARTMAN, O., 1967b- Larval development of benthic invertebrates in Antarctic Seas : Early development of *Nothria notialis* (MONRO) and *Paranuphis antarctica* (MONRO) in Bransfield (Onuphidae). *Proc. Symp. Pacif. Ant. Sc. n°1* : 205-208.
- HARTMAN-SHRODER, G., 1956 - Zur Larvalentwicklung der Ophelüden (*Polychaeta*) *Zool. Anz. Dtsch.*, 157 (5-6) : 92-101.
- HERMANS, C.O., 1964 - The method of swimming and release of gametes in the Ophelid polychaete *Armandia brevis*. *Amer. Zool.*, 4 : 292-293.
- HERMANS, C.O., 1969 - The natural history and larval anatomy of *Armandia brevis* (Polychaeta, Ophilidae). *Z. Zellforsch.*, 96 : 361-371.
- HERMANS, C.O., 1977 - Metamorphosis in the Ophelid polychaete *Armandia brevis*. in : *Settlement and Metamorphosis of marine Invertebrate larvae*. Ed. by S. FU-SHIANG & M.E. RICE : 113-126.
- HERPIN, R., 1925 - Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. *Bull. Soc. Sci. Nat.*, 5 : 7-237.
- INTES, A. & LOEUFF, C., 1975 - Les Annélides Polychètes de la Côte d'Ivoire. *Cahier O.R.S.T.O.M. Sér. Océan.* 13 (4) : 267-321.
- IRLINGER, J.P., 1979 - Etude et comparaison de deux méthodes d'analyse de la qualité biologique des eaux courantes. *Mémoire Lab. Hydrobiologie C.T.G.R.E.F. Paris* : 1-78.
- JUMARS, P.A. & FAUCHARD, K., 1977 - Between-community contrasts unsuccessful polychaete feeding strategies. In : *Ecology of Marine Benthos* (6) : Ed. by B.C. Coull. Columbia Univ. of South Cal. Press : 1-20
- KINGSBURY, P.D. & BEVERIDGE J.G., 1977 - A simple bubbler for sorting bottom fauna samples by elutriation. *Cont. Ent.*, 109 : 1265-1268.
- KIRREGAARD, J.B., 1978 - I - Settling growth and life span of some common polychaetes from Danish waters. II - Production by polychaetes on the Dogger Bank in the North Sea. *Med. Danmarks Fiskeri-og Hav. N.S.* 7 : 442-509.

- KRISHNAN, G., 1936 - The development of *Diopatra variabilis* SOUTHERN Z. *Wiss. Zool.*, 147 : 513-525.
- KUKENTHAL, W., 1887 - Über das Nervensystem der Opheliacean. *Zeitschr. für Naturw.*, XX. NF XIII.
- LANGERHANS, P., 1879-1884 - Die Wurmfauna von Madeira. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* XXXII, XXXIII, XXXIV et XL.
- LARSONNEUR, C., 1977 - La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français : méthode mise au point et utilisée en Manche. *J. Rech. Oceanogr.*, 7 (2) : 33-39.
- LAUBIER, L., 1966 - Sur quelques Annélides Polychètes de la région de Beyrouth. *Misc. Pap. nat. Sci. American Univ., Beirut*, 5 : 1-14.
- LAUBIER, L. & PARIS, J., 1962 - Faune marine des Pyrénées-Orientales. *Suppl. Vie et Milieu*, 13 (1) : 1-80.
- LECHAPT, J.P., 1977 - Surcharge en matière organique et peuplements benthiques en Rance maritime. *Lab. Marit. Mus. Nat. Hist. Nat., Dinard*, : 1-38.
- LE NEL, D., 1975 - Les rejets d'eaux usées et les peuplements benthiques estuariens. *Mémoire E.N.S.A. Rennes et Lab. Marit. Mus. Nat. Hist. Nat., Dinard*.
- L'HERROUX, M., 1970 - Peuplements des sables fins de la baie de Saint-Brieuc (Manche). *Téthys*, 2 (1) : 41-88.
- LIEBER, A., 1931 - Zur oogenese einiger *Diopatra*-arten (*Diopatra amboinensis*) *Z. Wiss. Zool.*, 138 : 580-649.
- LIPPS, J.H. & RONAN, T.E., 1974 - Predation on foraminifera by the polychaete worm, *Diopatra*. *J. Foram. Res.*, 4 : 139-143.
- LUNT, S.W., DALBY, M.G. & WILLIAMS, R.J., 1981 - Atlas of the Seas around the British Isles. *Ministry of Agriculture, Fisheries and Food. Ed. by A.J. LEE and J.W. RAMSTER* : 1-50.
- MAC ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O., 1967 - The theory of island biogéography. *Monographs in population biology, 1 Princeton, N.J. : Princeton University Press*.
- MAC CALL, P.L., 1977 - Community patterns adaptative strategies of the infaunal benthos of long Island Sounel. *J. Mar. Res.* : 221-226.
- MAC INTOSH, W.C., 1910 - The British Annelids Polychaeta. *Ray Society, London*.
- MAC INTYRE, A.D. 1969 - Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, 44 : 250-290.
- MANGUM, C.P., 1964 - Activity patterns in metabolism and ecology of Polychaetes. *Comp. Biochem. Physiol.*, 11 : 239-256.
- MANGUM, C.P., SANTOS, S.L. & RHODES, W.R., 1968 - Distribution and feeding in the Onuphid polychaete, *Diopatra cuprea* BOSCH. *Marine Biol.*, 2 : 33-40.

- MARENZELLER, E. von, 1886 - Porifera, Anthozoen, Ctenophoren und Würmer von Jan Payen (Vienne).
- MARGALEF, R., 1978 - General concepts of populations dynamics and food links. *in Marine ecology - IV : Dynamics*. Ed. by OTTO KINNE Helgoland, Hamburg, RFA : 1-746.
- MARQUES, E., 1942 - Tres familias de Varmes novas para e Fauna Portuguese. *Arq. Mus. Eoc. T.* 13 : 41-47.
- MASSE, H., 1971 - Etude quantitative de la macrofaune du peuplement des sables fins infralittoraux : II - La Baie du Prado (Golfe de Marseille) *Téthys* 3 (1) : 113-158.
- MASSE, H., 1972a- Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence.III. Anse du Verdon - IV. Anse Saint Gervais. *Téthys*, 3 (2) : 283-314.
- MASSE, H., 1972b- Contribution à l'étude la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. VI - Données sur la biologie des espèces. *Téthys*, 4 (1) : 63-85.
- MASSE, H., 1972c- Contribution à l'étude de la macrofaune des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. VII - Discussion, comparaison et interprétation des données quantitatives. *Téthys*, 4 (2) : 397-422.
- MATTSON, S., 1981 - Burrowing and feeding of *Goniada maculata* ORSTED (Polychaeta). *Sarsia*, 66 (1) : 49-52.
- MEIJER, L., 1978 - Cycle hormonal de la maturation des ovocytes chez deux invertébrés, *Arenicola marina* (Annélide polychète) et *Aplysia punctata* (Mollusque, gastéropode). *Thèse 3ème cycle, Univ. Lille I* : 1-69.
- MENGE, B.A. & SUTHERLAND, J.P., 1976 - Species diversity gradients : Synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *American Nat.*, 110 : 351-369.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1971 - Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance : a re-evaluation. *Mar. Biol.*, 10 : 193-213.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1974 - On predation of pelagic larvae and early juveniles of marine bottom invertebrates by adult benthic invertebrates and their passing alive through their predators. *Marine Biology*, 26 : 303-311.
- MOORE, C.G., 1979 - Analysis of the associations of meiobenthic Copepoda of the Irish Sea. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 59 : 831-849.
- MYERS, A.C., 1972 - Tube-worm-sediment relationships of *Diopatra cuprea* (Polychaeta : Onuphidae). *Mar. Biol.*, 17 : 350-356.

- NISHIRA, M. & TSUCHIYA, M., 1981 - Distribution and spawning site selection of the polychaete, *Lumbrineris latreilli* (AUDOUIN et MELNE-EDWARDS) at Asamushi Northern Japon. *Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi, Tokoku Univ.*, 17 (1) : 17-28.
- NOUATO & LUNA, 1970 - Anelidos poliquetas donordeste do Brasil. 1. Poliquetas bentonicos de costa de Alagoas e Sergipe. *Bol. Inst. Oceano. San Paulo*, 19 : 57-130.
- ODINETZ, O., 1980 - Mise au point d'une méthode de dénombrement rapide du zooplancton. *D.E.A. Univ., Paris VI* : 1-30.
- ODUM, T.O., 1975 - Marine ecosystems with energy circuit diagrams. in "Medeling of Marine Systèmes". Ed. by Jacques C.J. NIHOUL, Univ. of Liège, Belgium : 127-150.
- OLIVE, P.J.W. & CLARK, R.B., 1978 - Physiology of reproduction. in "Phycology of annelids" Ed. by P.J. MILL, Academic Press, London : 271-368.
- PAINE, R.T., 1974 - Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competition and its principal predator. *Oecologia*, 15 : 93-120.
- PEARSON, T.H., 1971 - Studies on the macrobenthos fauna of Lochs Linnhe and eil, west coast of Scotland. II - Analysis of the macrobenthic fauna by comparaisson of feeding groups. *Vie et Milieu, III° Symposium Européen de Biologie Marine*, suppl. n° 22 : 53-91.
- PERES, J.M., 1952 - Note sur les fonds de gravelle dans la région de Marseille comparés à ceux des côtes d'Algérie. *Vie et Milieu* : 208-216.
- PERES, J.M., 1956 - Annélides Polychètes (Faune des Amphores). Résult. Sci. des Campagnes de la "Calypso". *Ann. Inst. Océan.*, 32 (2) : 227-232.
- PERES, J.M., 1976 - Précis d'océanographie biologique. Ed. par L. GALLIEN Presses Univ. de France (SUP) : 1-246.
- PETERSON, C.H., 1979 - Predation, competitive exclusion and diversity in the soft-sediment benthic communities of estuaries and lagoons in "Ecol. Proc. in Coastal and Marine Systems". Ed. by R.J. Levinston : 233-264.
- PIANKA, E.R., 1970 - On r and k selection. *Ann. nat.*, 104 : 592-597.
- PICARD, J., 1962 - Remplacements expérimentaux de Biocenoses des substrats meubles dans la partie supérieure de l'étage infralittoral. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 39 (25) : 245-251.
- RASMUSSEN, E., 1973 - Systematics and ecology of the Iseljord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11 : 1-495.
- REISE, K., 1977 - Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 30 : 263-271.
- REISE, K., 1978 - Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 31 : 55-101.

- REISE, K., 1979a- Spatial configuration generated by mobile benthic polychaetes. *Helgoländer Wiss. Meer.*, 32 : 55-72.
- REISE, K., 1979b- Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 32 : 453-465.
- REISH, D.J., 1961 - The use of sediment bottle collector for monitoring polluted marine waters. *California Fish Games*, 47 : 261-272.
- REISH, D.J., 1966 - A culture method for maintaining large populations of Polychaetous Annelids in the laboratory. *Turtow News*, 44, 1 : 16-17.
- REISH, D.J., 1968 - Agressive behavior in the polychaetous annelid family *Nereidae*. *Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.*, 67, 1 : 21-28.
- RETIERE, Ch., 1971 - Données sur l'écologie de la Polychète *Travisia forbesii* JOHNSTON 1840 (Opheliidae) dans la région de Dinard : mise en évidence du cycle biologique. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 272 : 3075-3078.
- RETIERE, Ch., 1972 - Structure et dynamique d'une population de *Travisia forbesii* Johnston 1840 (Opheliidae) dans la région de Dinard. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 275 : 1543-1546.
- RETIERE, Ch., 1976 - Détermination des classes d'âges des populations de *Nephtys hombergii* (Annélide Polychète) par lecture des mâchoires en microscopie électronique à balayage. Structure des populations en Rance maritime. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 282 : 1553-1556.
- RETIERE, Ch., 1979 - Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton. *Thèse d'Etat, Univ. Rennes* : 1-431.
- RETIERE, Ch., & L'HERROUX, M., 1970 - Les Annélides Polychètes des sables fins de la baie de Saint-Brieuc. *Trav. Fac. Sci. sér. Ocean. Biol. Rennes*, 4 : 114-133.
- RETIERE, Ch., & RICHARD, O., 1980 - Conséquences écologiques de 10 années de fonctionnement de l'usine marémotrice de la Rance. *Rapport E.D.F. du Lab. Marit. du Mus. Nat. Hist. Nat., Dinard* : 1-71.
- RHOADS, D.C., 1974 - Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12 : 263-300.
- RICHARD, T.L., 1967 - Reproduction and development of the polychaete *Stauronereis rudolphi*, including a summary of development in the super family *Eunicea*. *Mar. biol.*, 1 : 124-133.
- RIOJA, E., 1918 - Datos para el conocimiento de la fauna de Annelidos Poliquetos del Cantabrico. *Trabaj. del Mus. Nac. de Cienc. Nat., S. Zool.* I. 29. II 37.
- RIVAIN, V., 1980 - Etude de la micro-distribution des espèces les plus abondantes d'un peuplement de sables fins vaseux à *Abra alba* en Rance maritime. *D.E.A., Univ. Paris VI* : 1-30.
- RIVAIN, V. & RETIERE Ch., 1981 - Etude écologique d'avant projet du site marémoteur du golfe normanno-breton : benthos subtidal. *Rapport C.N.E.X.O du Lab. Mar. Mus. Nat. Hist. Nat. Dinard* : 1-34.

- RULLIER, F., 1963 - Les Annélides Polychètes du Bosphore, de la Mer Marmara, et de la Mer Noire; en relation avec celles de la Méditerranée. *Extrait des R. et P.V. des réunions de la C.I.E.S.M.M.* 17 : 161-260. *
- RULLIER, F., 1974 - Quelques Annélides Polychètes de Cuba recueillies dans les Eponges. *Extr. Trav. Mus. Hist. Nat.* 14 : 9-77.
- SAINT-JOSEPH (Baron de), 1888 - Annélides Polychètes des côtes de Dinard. II° partie. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 7, (5).
- SAINT-JOSEPH (Baron de), 1894 - Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard III° partie. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 7, (17) : 1-395.
- SARNTHEIN, M. & RICHTER, W., 1974 - Submarine experiments on benthic colonization of sediments in the western Baltic Sea. 1 - Technical layout. *Mar. Biol.*, 28 (3) : 159-164.
- SCHEIBEL, W., 1974 - Submarine experiments on benthic colonization of sediments in the western Baltic Sea. *Mar. Biol.*, 28 : 165-168.
- SCHEIBEL, W. & RUMOHR, H., 1979 - Meiofaunaentwicklung auf künstlichen Weichböden in der Kieler Bucht. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 32 : 305-312.
- SCHELTEMA, R.S., 1974 - Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugoslavia*, 10 (1-2) : 263-296.
- SCHROEDER, P. C. & HERMANS, C.O., 1975 - Annelida Polychaeta. in "Reproduction of Marine Invertebrates. Vol. III : Annelids and Echiurians", Ed. by A.C. GIESE and J.S. PIERSE, Acad. Press : 1-213.
- SMITH, B.J. & JENSZ, R.M., 1968 - Unusual mode of reproduction in a new species of polychaete (Onuphidae *Rhamphobrachium* sp.). *Nature (London)*, 218 : 777-778.
- SORBE, J.C., 1981 - La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde : distribution et migration des espèces, modes de reproduction, régimes alimentaires. *Oceanis*, 6 (6) : 535-579.
- SOUTHERN, R., 1914 - Archannelida and Polychaeta Clare Island Survey. *Proceed. R. Irish Acad.* XXXI, B-6.
- STEARNS, S.C., 1976 - Life history tactics : a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51 : 3-47.
- STOP-BOWITZ, C., 1946 - Les Ophéliens norvégiens. *Nytt Magasin Naturvidensk Sverige*, 85 : 21-61.
- THIENPONT, D., ROCHETTE, F. & VANPARIJS, O., 1979 - Le diagnostic des vermifères par examens Coprologiques. *Janssen Research Foundation, Belgique*, 361, 02 : 1-30.
- THISTLE, D., 1979 - Deep-sea Harpacticoid copepod diversity maintenance: the role of Polychaetes. *Mar. Biol.*, 52 : 371-376.
- THISTLE, D., 1981 - Natural physical disturbances. *Marine Ecology, progress series*, 7 (6) : 223-228.

- THOMASSIN, B., 1965 - Peuplements de deux biotopes des sables coralliens sur le grand récif de Tuléar, Sud-Est de Madagascar. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume* suppl. 9 : 1-207.
- THORSON, G., 1946 - Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr. Komm. Høvdunders (Sér. Plankton)* 4 : 1-523.
- THORSON, G., 1953 - The influence of larval settlement upon the composition of marine level-bottom communities. *Proc. 8 th Pacific Sci. Congr.*, 3 A : 1171-1176.
- THORSON, G., 1966 - Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Netherlands J. Sea Res.*, 3 : 267-293.
- TODD, C.D. & DOYLE, R.W., 1981 - Reproductive strategies of marine benthic invertebrates : a settlement-timing hypothesis. *Marine Ecology*, 4 (1) : 75-83.
- TOULEMONT, A. 1972 - Influence de la nature granulométrique des sédiments sur les structures benthiques. Baies de Douarnenez et d'Audierne (Ouest Finistère). *Cah. Biol. Mar.*, 13 (1) : 91-136.
- UHLIG, G., THIEL, H. & GRAY, J.S., 1973 - The quantitative separation of meiofauna. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 25 : 173-195.
- VATOVA, X., 1968 - La fauna bentonica della costa occidente dell'atto Adriatico. *Estr. da Arch. di Oceanogr. Limn.*, 15 : 159-167.
- VANOSMAEL, C., WILLEMS, K.A., CLAEYS, D. & VINCX, M., 1982a - Macrobenthos of a sublittoral sand bank in the Southern Bight of the North Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 62 : 521-534.
- VERNEAUX, J. & TUFFERY, G., 1967 - Une méthode zoologique pratique de détermination de la qualité biologique des eaux courantes. Indices biotiques. *Ann. Sci. Univ. Besançon. Zool.*, 3 : 161-190.
- VIRNSTEIN, R.W., 1977 - The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology*, 58 : 1199-1217.
- VIRNSTEIN, R.W., 1979 - Predation on estuarine infauna : response patterns of component species. *Estuaries*, 2 : 69-86.
- WILLEMS, K.A., VANOSMAEL, C., CLAEYS, D., VINCX, M. & HEIP, C., 1982 - Benthos of a sublittoral sand bank in the Southern Bight of the North Sea : general considerations. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 62 : 549-557.
- WILSON, D.P., 1937 - The influence of the substratum on the metamorphosis of *Notomastus* larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 22 : 227-243.
- WILSON, D.P., 1948a - The larval development of *Ophelia bicornis* SAVIGNY. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 27 (3) : 540-553.
- WILSON, D.P., 1948b - The relation of the substratum to the metamorphosis of *Ophelia* larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 27 : 723-760.
- WILSON, D.P., 1955 - The role of micro-organisms in settlement of *Ophelia bicornis* SAVIGNY. *J. mar. biol. Ass. U.K.* : 531-560.

- WILSON, D.P., 1970 - Additional observations on larval growth and settlement of *Sabellaria alveolata*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 1-31.
- WILSON, E.B., 1882 - Observations on the early developmental stages of some Polychaetous Annelids. *Stud. biol. Lab. Johns Hopkins Baltimore.*, 2 : 271-299.
- WOODIN, S.A., 1974 - Polychaete abundance patterns in a marine soft-sediment environment : the importance of biological interactions. *Ecological monographs*, 44 : 171-187.
- WOODIN, S.A., 1976 - Adult larval interactions in dense infaunal assemblages : Patterns of abundance. *J. Mar. Res.*, 34 : 25-41.
- WOODIN, S.A., 1978 - Refuges, disturbance and community structure : a marine soft-bottom example. *Ecology*, 59 (2) : 274-284.
- YAJIMA, T., 1981 - Analysis of the factors controlling establishment and distribution of benthic and sessile organisms in the intertidal flat. *Jap. J. Ecol.*, 31 : 107-116.
- YOUNG, D.K. & YOUNG, M.W., 1978 - Regulation of species densities of seagrass-associated macrobenthos : evidence from field experiments in the Indian River estuary, Florida. *J. Mar. Res.*, 36 : 569-593.