

Streblospio benedicti Webster, 1879 (Annélide Polychète) dans l'estuaire de la Loire : biologie et écologie

Verônica da Fonsêca-Genevois* (CNPq, Brésil) et Claude Cazaux**

* Muséum National d'Histoire Naturelle

Laboratoire des Vers, associé CNRS, 61, rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05

** Institut Universitaire de Biologie Marine, F 33120 Arcachon

Résumé : Différents aspects de la taxonomie, de la reproduction et de l'écologie de *Streblospio benedicti* dans l'intertidal de la vaseuse mixo-polyhaline de l'estuaire de la Loire ont été précisés: les segments fertiles s'étendent du 11^e aux 36-44^e segments. Les œufs (155 µm de diamètre) sont incubés dans 9 à 21 poches dorsales au nombre d'une douzaine par poche. Les larves spioniformes, planctotrophes, passent dans le recrutement benthique au stade à 13 sétigères avec une longueur de 900 µm. Au plan écologique, l'emploi du coefficient de Spearman a montré que :

- En haut du profil, les paramètres physiques et la minéralogie des sédiments jouent un rôle très important : les argiles composées par la montmorillonite permettent une grande rétention d'eau microporale ; de plus, la faible variation de la médiane granulométrique (2 à 8 µm) induit des corrélations fortes avec les *S. benedicti* méio-benthiques et mixobenthiques ainsi qu'avec leur compétiteur *Manayunkia aestuarina*.

- Au milieu du profil, où les facteurs physiques sont plus amortis et procurent une plus grande stabilité par rapport aux niveaux extrêmes, les propriétés chimiques des sédiments et des eaux interstitielles sont moins favorables à l'établissement d'une densité élevée de *S. benedicti*, population qui serait alors en compétition avec les Turbellariés Acoeles.

- En bas du profil, où les larves attirées par les conditions chimiques du substrat (corrélations positives avec les chlorophylles) sont recrutées, les conditions hydrodynamiques (instabilité et resuspension des sédiments) incitent leur dispersion par vannage vers les niveaux plus élevés ; en revanche, l'implantation des adultes y est favorisée (corrélations positives avec la teneur en matière organique).

La température définit deux communautés meio-mixobenthiques : celles caractéristiques de l'été établissent des corrélations positives avec *S. benedicti*, et celles de l'hiver des corrélations négatives.

Abstract : Some aspects of the taxonomy, ecology and reproduction of *Streblospio benedicti* occurring in a mixo-polyhaline intertidal mud-flat from the Loire estuary have been studied. In mature worms ovaries extend from 11th to 36-44th segments. The 155 µm diameter eggs are incubated in dorsal pouches which may contain 12 eggs or so. The spioniform planktotrophic larvae recruit into the benthos at the 900 µm, 13-setiger stage.

Spearman rank correlations have shown that :

- At higher levels of the shore physical parameters and the mineralogical nature of sediments control the spatial distribution of populations. The clay composition, predominantly montmorillonite, accounts for the large amount of interstitial water occurring at this level. Furthermore, the low scale variation of the median particle size (2 to 8 µm) induces strong correlations with both meio- and mixobenthic *S. benedicti* and with *Manayunkia aestuarina* as its competitor.

- At intermediate levels where the action of external factors is less pronounced, and where a greater stability occurs, the chemical characteristics of interstitial water are less favourable to the establishment of an abundant *S. benedicti* population. In addition, the species would also be in competition with Acoela Turbellarians.

- At lower levels the recruiting larvae are attracted by the chemical properties of the sediment, as shown by positive correlations with chlorophyll. However, the prevailing hydrodynamic conditions produce sediment instability and resuspension, favouring their transportation to higher levels. On the contrary an abundant adult population is present here and demonstrates a positive correlation with the organic content of the substrate.

Temperature controls two meio-mixobenthic communities : the summer community, which is positively correlated with *S. benedicti* and the winter one, which shows negative correlation with this species.

INTRODUCTION

Le développement larvaire du spionidae *Streblospio benedicti* ainsi que d'autres aspects biologiques et écologiques ont été largement discutés aux États-Unis par Dean (1965), Grassle et Grassle (1974), Bell et Coull (1980), Dauer *et al.* (1981), Levin (1984 a, b), et résumés par Cazaux (1985) à titre de comparaison avec le cycle de *Streblospio shrubsolii* des lagunes aménagées du Bassin d'Arcachon. Cette dernière espèce est bien établie sur la côte française : Aber de Roscoff (Cabioch *et al.*, 1968), estuaires de la Loire (Marchand & Elie, 1983) et de la Gironde (Bachelet, 1984), étangs méditerranéens (Bellan, 1964). En tout cas, la discontinuité de *S. shrubsolii* en Europe et de *S. benedicti* en Amérique du Nord semble seulement apparente (Manolelli, 1980).

L'opportunisme des deux espèces est reconnu (Wolff, 1973) dans les eaux côtières méso-polyhalines (estuaires, baies, lagunes) où les sédiments sont enrichis en matière organique.

S. benedicti est bien établi sur les côtes du Pacifique, du Golfe du Mexique et de l'Atlantique en Amérique du Nord et au Venezuela. En ce qui concerne sa présence en Europe, les signalisations de Levin (1984 a), se basant sur la thèse de Carlton (1979) paraissent erronées, puisqu'elles étaient fondées sur la mise en synonymie par Foster (1971), acceptée également par Light (1978), de *S. shrubsolii* (Carlton, communication personnelle). *S. benedicti* est récolté pour la première fois en France, ce qui rend nécessaire de considérer son développement et ses corrélations avec les paramètres écologiques, afin de délimiter les différences possibles (morphologiques et éthologiques) imposées par cette distribution géographique s'étendant maintenant à la côte est de l'Atlantique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LE MILIEU ESTUARIEN (Fig. 1)

L'estuaire de la Loire, dont Nantes marque la limite de la marée de salinité, se divise en deux parties principales séparées par une ligne joignant Saint-Nazaire à Mindin : l'estuaire externe, à l'ouest du rétrécissement de Saint-Nazaire et Mindin, et l'estuaire interne. Ce dernier, selon Galène (1974), peut être subdivisé en trois sections distinctes :

- Une section "endiguée", de Nantes à Pellerin, qui se caractérise par l'absence d'îles et de vasières.
- Une section intermédiaire, de Martinière à Paimbœuf, qui comporte des îles et les nombreux bras morts de la Basse-Loire.
- Une zone de transition, de Paimbœuf à Saint-Nazaire, dont la rive sud est occupée par d'importantes vasières, à teneur en particules fines supérieure à 75 %,

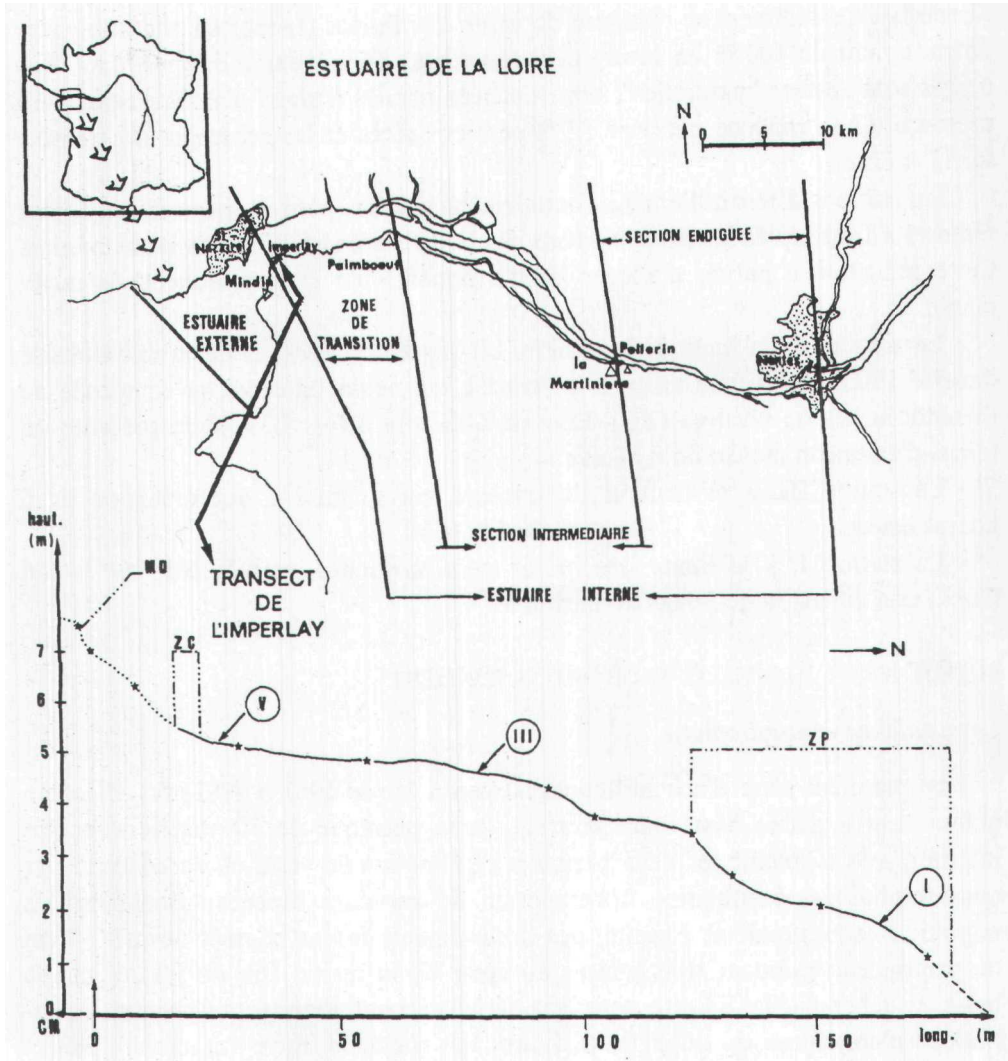


Fig. 1 - En haut, subdivision de l'estuaire de la Loire en secteurs morphologiques. En bas, relevé topographique du profil de l'Imperlay et localisation des stations. M.D. = Microfalaise Dunaire, Z.P. = Zone des Pêcheries, Z.C. = Zone de coquilles, thanatocénose.

(Gouleau, 1968). Dans cette zone se situe la vasière de l'Imperlay où les échantillonnages ont eu lieu.

CHOIX DU TRANSECT ET LOCALISATION DES STATIONS

Cette publication vient compléter les études sur la dynamique des peuplements macrobenthiques de la Loire, entreprises par l'équipe du Laboratoire de Biologie Marine de l'Université de Nantes (Le Magueresse & Gruet, 1976 ; Marchand & Elie, *op. cit.*), et de ce fait, nous avons conservé les mêmes stations à l'Imperlay.

Le transect, de plus de 150 m, se situe à proximité immédiate du marégraphe de l'Imperlay. Le sédiment se compose de vases très fluides (teneur en eau atteignant un maximum de 400% en hiver) caractéristiques du secteur méso-polyhalin. Les berges sont restées "naturelles", non touchées par les travaux d'aménagement. La présence d'une zone de pêche (ZP) permet l'accès et les repérages du transect sur la vasière.

Cinq stations d'échantillonnage, initialement choisies pour la macrofaune, furent réduites à trois, après les premiers tests sur la diversité spécifique de la meiofaune. Cette réduction a permis d'alléger les tris imposés par la meiofaune et la mixofaune.

- La station V, en haut de la vasière, est placée en dessous de la microfalaie dunaire (MD), constituée au pied du cordon des sables littoraux et composée de thanatocénoses de bivalves (ZC). Elle est à la cote de + 5,3 CM et présente un temps d'émersion moyen de 8 heures.

- La station III, à mi-hauteur du transect, est soumise à une émersion de 6 heures environ.

- La station I, à la limite des basses-mers moyennes, vers la cote de + 1,8 CM, a une émersion de 3 heures maximum.

STRATÉGIES D'ÉCHANTILLONNAGE : FAUNE-SÉDIMENT

La meiofaune et la mixofaune

Une première série d'échantillonnages mensuels (de 1981 à 1982) fut effectuée uniquement à marée basse par carottage (tube plastique de 50 mm de diamètre interne), afin d'obtenir les deux premiers centimètres de vase, où se concentre la quasi-totalité des benthontes, à l'exception de certaines espèces susceptibles de migration en profondeur. Ensuite, des prélèvements furent poussés jusqu'à 10 cm de profondeur, pendant trois phases du cycle de la marée (fin du jusant, marée basse et début du flot). Cette deuxième série d'échantillonnage, respectant les variations d'amplitude du débit de la Loire, fut effectuée entre l'automne 1983 et l'automne 1984.

En fonction des résultats obtenus pendant les trois premières années, une troisième série de prélèvements saisonniers fut réalisée en surface et à marée basse. A chaque échantillonnage, un seul carottage par station a été effectué par saison ou par mois et par phase du cycle de marée. Les carottes, extraites par la poussée d'un piston, furent découpées en tronçons de 0 à 2 cm, 2 à 5 cm et 5 à 10 cm.

Chacun des sous-échantillons de vase a été tamisé sur des mailles de 40 et 250 μm , procurant ainsi un classement meiofaunistique ($> 40 \mu\text{m}$) et mixofaunistique ($> 250 \mu\text{m}$). Les critères dimensionnels qui séparent la faune en deux catégories : meiobenthos et mixobenthos, sont, en ce qui concerne *S. benedicti*, simplement imposés par les techniques d'extraction et de tri. Nous les avons adoptés pour tenir compte des plus petites larves qui, par leurs faibles diamètres, se re-

trouvent sur les filtres de 40 microns. Ceci permettait d'obtenir un préclassement des différentes tailles des plus jeunes stades. Le concept de mixobenthos inclut la petite macrofaune et le meiobenthos temporaire, souvent négligés par les macrofaunisticiens utilisant des filtres de mailles trop larges (Watzin, 1983). Pour la meiofaune, les comptages ont été effectués à la cuve Dollfus composée de 200 cases. Pour les deux premiers centimètres de vases, seules 50 cases choisies au hasard ont été prospectées et le nombre des individus recensés multiplié par 4. Cette méthode est similaire à celle utilisée par Sherman *et al.* (1983). Pour le reste du profil où la meiofaune est beaucoup moins abondante (20 à 30 % de celle de surface), ainsi que pour l'inventaire du mixobenthos, la totalité de la cuve fut prospectée.

Densité : Pour les calculs de densité, toujours effectués sur des volumes identiques, tous les résultats obtenus sont rapportés à 10 cm² sur 1 cm d'épaisseur, soit 10 cm³.

Biomasse : La biomasse a été estimée par les biovolumes de chaque individu : mesure de la longueur et du diamètre en utilisant la gravité spécifique de 1,13 pour le meiobenthos (Wieser, 1968) et de 1,3 pour le mixobenthos (Lasserre & Renaud-Mornant, 1973; Gourbault & Renaud-Mornant, 1986). Les résultats sont exprimés en mg/10 cm² de poids frais.

Classes de taille: Malgré la dimension réduite des animaux, de nombreuses classes de taille ont été déterminées aussi bien au niveau des groupes que des stades de développement. Pour les 5. *benedicti*, les segments ont été comptés et les animaux ont été répartis par classes de 10 segments. Après le recensement, les stades larvaires ont été montés sur lames, les adultes regroupés en salières. Ils ont été alors mesurés et classés par tailles. La somme des biomasses individuelles permet de calculer la biomasse de chaque classe de taille par station, par mois ou par saison selon le protocole d'échantillonnage.

Nourriture : L'observation directe des contenus stomacaux des différents stades a été effectuée en vue d'estimer la nature et les dimensions des ingesta.

Interface Eau/Sédiment (Epibenthos)

Pour l'évaluation des organismes épibenthiques, 500 ml d'eau de mer ont été prélevés à l'interface pendant le jusant, à l'aide d'un grand doseur métallique, puis filtrés à travers des mailles de 40 µm. Au cours des prélèvements, toutes les précautions ont été prises pour ne pas perturber la structure de la couche superficielle de la vase.

Sédiments et eaux interstitielles

Rythme des échantillonnages: Des carottiers à piston de 200 mm de diamètre interne furent utilisés pour recueillir des sédiments découpés par strates de 2, 3 et 5 cm, et cela parallèlement aux prélèvements des carottes destinées à l'étude de la faune. Les volumes ainsi obtenus étaient suffisants pour permettre, d'une part le

pressage d'échantillons de 500 g de sédiment en vue de l'extraction de l'eau interstitielle à l'aide d'une presse portative à air comprimé, d'autre part l'étude sédimentologique.

Analyses chimiques et sédimentaires : Les nitrates, nitrites, phosphates et silicates contenus dans les eaux interstitielles ont été dosés avec l'Auto-analyser II Technicon d'IFREMER-Nantes.

Les mesures de salinité (méthode de Mohr-Knudsen) et d'azote ammoniacal (méthode de Korolef), ainsi que l'évaluation de paramètres sédimentologiques : teneur en eau, porosité, perméabilité, densité humide, carbonates, matière organique et granulométrie, ont été effectuées au Laboratoire de Géologie Marine et Appliquée de l'Université de Nantes. Leurs descriptions et leurs corrélations avec la meiofaune et la mixofaune ont déjà fait l'objet d'une publication (da Fonséca-Genevois & Ottmann, 1987).

RÉSULTATS

ASPECTS BIOLOGIQUES

Position systématique

La morphologie du genre *Streblospio* est encore imparfaite. Hartman (1969) précise que chez *S. benedicti* les premières soies à crochets apparaissent au 7^e segment sétigère. Ce fait est confirmé par l'examen de spécimens expédiés par L.A. Levin, en provenance de la Caroline du Nord.

Les adultes récoltés à l'Imperlay répondent aux caractères suivants : premières soies à crochets encapuchonnées au 7^e sétigère, 5 à 7 soies à crochets accompagnées de 4 à 5 soies capillaires très fines et courtes (nombre diminuant vers l'arrière) et d'une grande soie capillaire courbe dans la région moyenne, enfin 8 à 9 soies à crochets avec une grande capillaire courbe dans la région postérieure.

Les *Streblospio* récoltés à Arcachon (Cazaux, 1985) et dans l'estuaire de la Gironde (Bachelet, 1984) appartiennent bien à l'espèce *S. shrubsolii* qui figure souvent sous la synonymie de *S. dekhuyzeni* Horst, 1909. Laubier (1962), à la suite d'Hartman (1959), suggère de respecter la règle d'antériorité en retenant le nom de *shrubsolii* que Buchanan (1890) avait créé pour ce ver en l'appelant *Hekaterobranchus shrubsolii*. Cette espèce est caractérisée de la manière suivante : premières soies à crochets au 9^e segment, 3 à 5 soies à crochets avec 2 petites soies capillaires fines et une grande, courbe, aux segments moyens. Enfin, 7 à 8 soies à crochets, 2 capillaires fines et courtes et 1 grande capillaire courbe aux segments postérieurs. Le segment distal des soies à crochets de la région postérieure est plus long chez *S. benedicti* que chez *S. shrubsolii* mais ce caractère est difficilement appréciable quand on ne dispose pas d'un nombre suffisant d'individus pour établir la comparaison (Fig. 2).

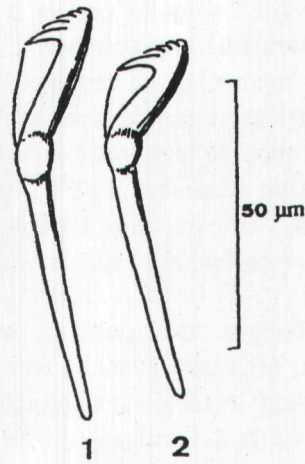


Fig. 2 - 1. Soie à crochet encapuchonnée postérieure de *Streblospio benedicti*.
2. Soie à crochet encapuchonnée postérieure de *Streblospio shrubsolei*.

Reproduction

Un certain nombre de femelles ovigères ou incubant des larves dans des poches dorsales furent récoltées sur le transect : les segments fertiles s'étendaient du 11^e aux 36-44^e segments, selon la longueur des individus, les ovocytes de couleur beige étant visibles par transparence à travers le tégument.

Dans le Connecticut, Dean (1965) indique que les ovocytes bleu-vert s'étendent sur 15 à 20 segments, le premier segment fertile se situant du 11^e au 16^e (moy. 12,8) le dernier étant le 31^e. Levin (1984 a) remarque que dans les populations de la côte est des États-Unis, de type "plancetotrophe", c'est-à-dire aboutissant à la libération de larves pélagiques spioniformes, le premier segment fertile est en général le 11^e, quelquefois le 7^e. Les ovocytes mûrs, de la population étudiée ici, sont sphériques ou oblongs, selon leur degré de compression dans les ovaires, avec un diamètre moyen de 115 µm ou des dimensions variables : largeur 95 à 115 µm, longueur 110 à 135 µm. Ils sont donc plus gros que ceux des populations "plancetotrophes" de la côte Atlantique des États-Unis: 53 à 76 µm pour Dean (*op. cit.*), 70 à 90 µm pour Levin (*pp. cit.*).

Chez les femelles incubantes de la Loire (Fig. 3), les poches d'incubation, formées chacune de deux sacs latéro-dorsaux accolés, couvrent toute la largeur du corps. Cinq femelles purent ainsi être observées dans les prélèvements de mai 1984 ; selon leur taille, elles portaient respectivement 9, 11, 13, 13 et 21 poches, la première poche, différemment localisée selon la longueur des individus, se situant entre les 19^e et 28^e segments. Dean (*op. cit.*) dénombre 6 à 10 poches (segments 21-25 à 31) et Levin (*op. cit.*) en signale 5 à 23, selon la population étudiée, le premier segment porteur se situant du 17^e au 25^e sétigère.

A l'Imperlay, les œufs ou les larves incubés étaient au nombre de 10 à 12 par poche, tandis qu'une douzaine d'ovocytes en maturation, beaucoup plus petits,

apparaissaient dans les ovaires, sous les poches d'incubation. Ces petits ovocytes permettent d'évoquer l'éventualité d'une deuxième ponte, plus tardive dans la saison. Ce phénomène est à rapprocher du remplissage itératif des poches décrit par Dean (*op. cit.*), mais à un rythme rapide, avec seulement 2 à 3 jours de décalage entre la libération d'un groupe de larves et l'intrusion des nouveaux œufs dans les poches ainsi vidées. Dean ne dénombre qu'1 à 2 paires d'œufs ou de larves dans les poches des femelles de l'estuaire de la rivière Mystic, et Levin signale 4 à 14 larves "planctotrophes" par poche, avec une moyenne évoluant de 6 à 8 selon la localisation géographique.

Il faut noter, comme l'écrit ce dernier auteur, que les femelles "planctotrophes" de Copano Bay (Golfe du Mexique) et de la rivière Sebastian (Floride) incubent leurs larves directement dans le tube, sans formation de poches, comme on peut l'observer chez les femelles de *S. shrubsolii* du Bassin d'Arcachon qui produisent des larves lécithotrophes (Cazaux, 1985).

Les larves de l'Imperlay sont du type spioniforme. L'absence de prélèvements planctoniques ne permet pas de définir avec certitude leur stade à l'éclosion. Ce-

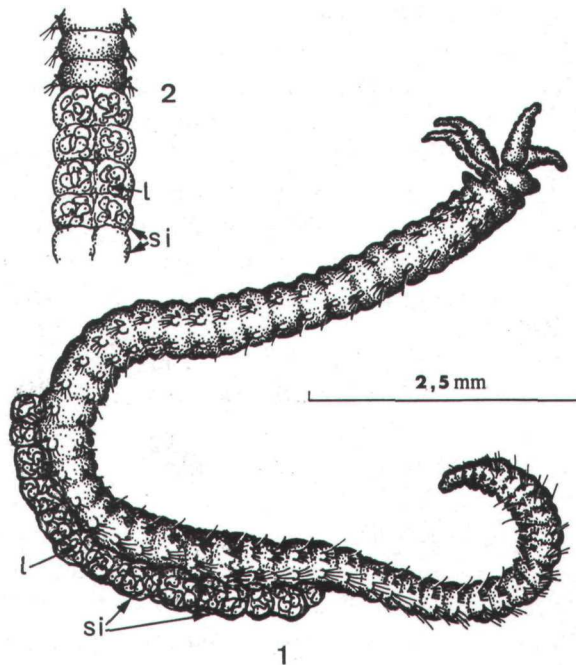


Fig. 3 - 1. Femelle de *Streblospio benedicti* incubant des larves (l) dans les sacs d'incubation dorsaux (s.i.).
2. Vue dorsale de la région moyenne du corps et des sacs d'incubation antérieurs (s.i.) montrant les larves (l) par transparence.

pendant, l'une des femelles incubantes présentait quelques poches vides, traumatiquement sans doute ; les larves encore contenues dans les autres poches étaient au stade à deux segments sétigères avec une longueur de 250 à 280 μm . Dean observe l'éclosion principalement au stade à 9 sétigères (quelquefois 7) d'une longueur de 250 μm . Levin indique que les larves planctotrophes des populations qu'elle étudie sont libérées à 5-7 sétigères avec une longueur de 300 à 350 μm .

Les larves de la Loire (Fig. 4) sont maintenues arquées à l'intérieur des poches. Elles possèdent deux paires d'yeux et sont pourvues, au prostomium et au pygidium, de troques formées d'flots séparés de cils ténus. Le premier segment sétigère est armé de longues soies capillaires qui dépassent l'extrémité postérieure terminée elle-même par quatre cirres courts. Le deuxième segment porte des soies capillaires courtes.

Sur le transect, les plus jeunes stades récoltés dans le sédiment possèdent 13 segments sétigères et une longueur de 900 μm . Dean (1965) observe que la larve se fixe sur le fond avec 9 à 13 segments, Levin (1984 a) fixe à 9 sétigères et une longueur de 450 à 550 μm , après 2 à 3 semaines de vie planctonique, le recrutement benthique pour les populations "planctotrophes" qu'elle a étudiées.

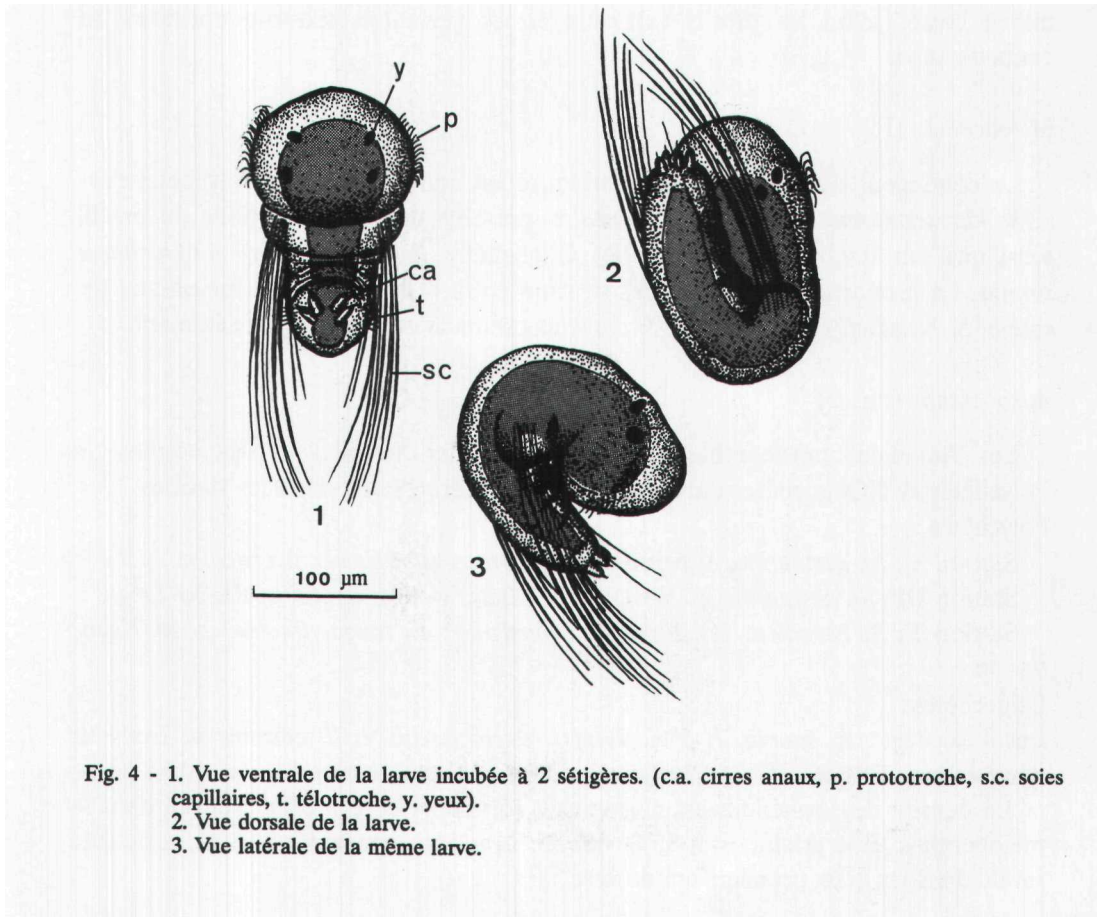


Fig. 4 - 1. Vue ventrale de la larve incubée à 2 sétigères. (c.a. cirres anaux, p. protroche, s.c. soies capillaires, t. télotroche, y. yeux).
2. Vue dorsale de la larve.
3. Vue latérale de la même larve.

PLACE DES *STREBLOSPIO BENEDICTI* DANS L'ÉCOSYSTÈME
COMPOSITION DU PEUPLEMENT ANNÉLIDIEN

Les Annélides présentent des densités importantes dans la composition meio-mixobenthique de la vasière de l'Imperlay, elles viennent au troisième rang après les Nématodes et les Copépodes Harpacticoïdes.

L'analyse des variances non paramétriques de Friedman, employée en vue de déterminer la stabilité saisonnière et altimétrique de la faune, atteste que cette hiérarchie (Nématodes, Copépodes, Annélides) reste stable quels que soient la saison et les points sur le profil, à l'exception des groupes constitutifs du mixobenthos au niveau du chenal (station I), où l'action des facteurs hydrodynamiques perturbe l'établissement de la faune, surtout en hiver quand le débit du fleuve peut atteindre 6000 m³/ sec, comme en janvier 1982. La répartition des Annélides montre des préférences spécifiques en fonction du niveau des stations, des saisons et du rythme des marées. Cependant, le test T de Wilcoxon montre que, par rapport à la densité totale, ces différences ne sont pas significatives. Pour cette raison, l'exposé des résultats tiendra seulement compte de la répartition des *5. benedicti* à marée basse, selon les profils verticaux et les variations spatio-temporelles au cours du suivi.

Meiobenthos (Fig. 5)

Le contingent d'Annélides meiobenthiques est composé par les Polychètes *Manayunkia aestuarina* et *Streblospio benedicti* présents dans les 3 stations du profil, ainsi que par les larves et jeunes des Oligochètes *Paranais frici* et *Amphichaeta sannio*. La proportion des Annélides se situe entre 4 et 24 % de la meiofaune totale et *5. benedicti* en constitue 2 % dans les premiers centimètres du sédiment.

Mixobenthos (Fig. 6)

Les Annélides mixobenthiques comprennent des juvéniles et des adultes de Polychètes et d'Oligochètes qui se répartissent différemment selon les stations.

Polychètes :

Station V : *M. aestuarina*, *S. benedicti*, *Polydora ciliata*, *Nereis diversicolor*.

Station III : *M. aestuarina*, *S. benedicti*, *P. ciliata*, *N. diversicolor* et *Eteone longa*.

Station 1 : *5. benedicti*, *P. ciliata*, *N. diversicolor*, *E. longa*, *Pholoe* sp. et *Nephtys* sp.

Oligochètes :

Les 4 espèces : *A. sannio*, *P. frici*, *Tubifex heterochaetus* et *T. costatus* se trouvent dans les trois stations.

La densité des Annélides est au moins 2 fois supérieure à celle trouvée dans le meiobenthos. Elle atteint 14 à 35 % dont *5. benedicti* représente 4 % de la densité totale dans les deux premiers cm de vase.

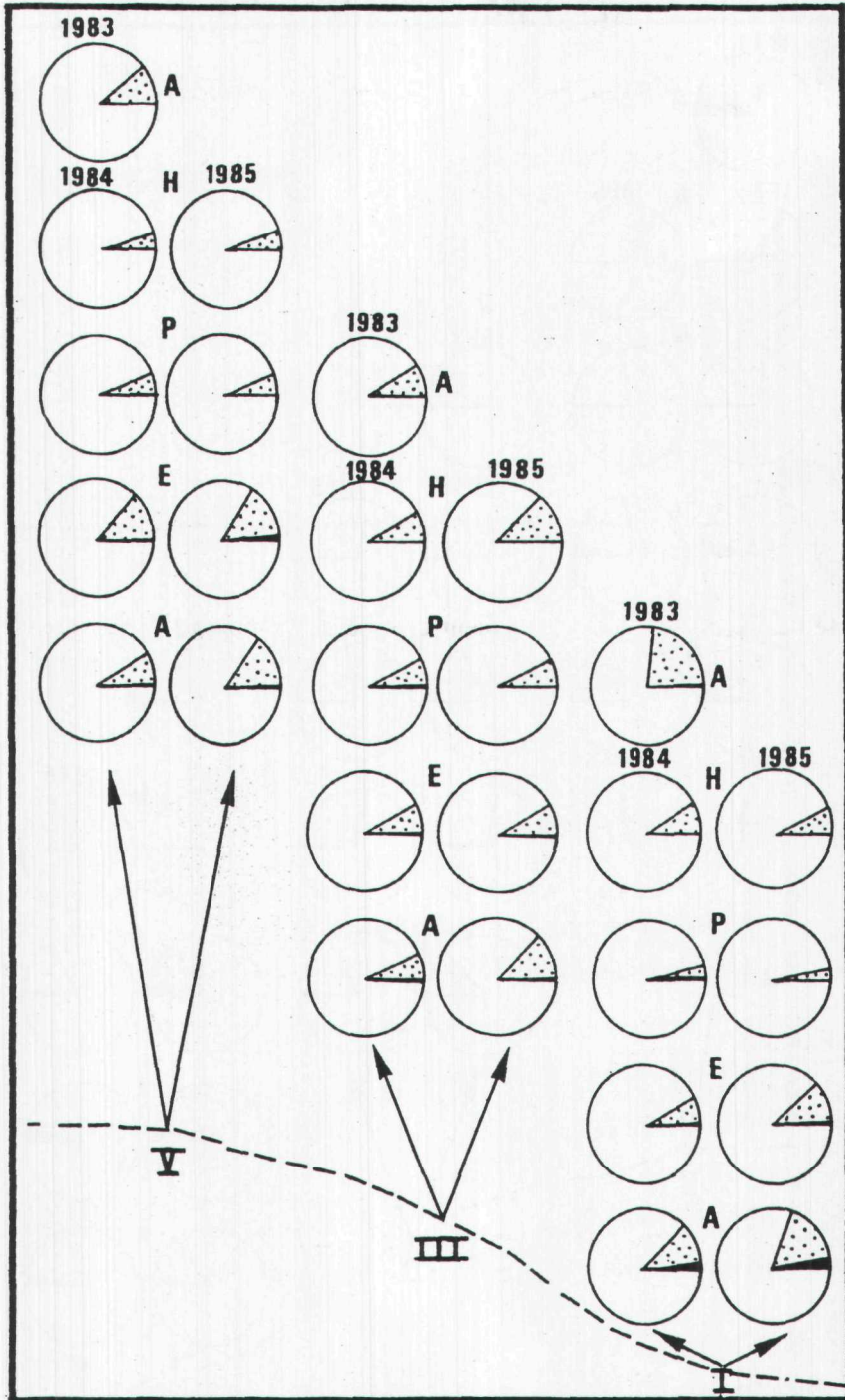


Fig. S - Fréquences saisonnières des différents constituants du meiobenthos aux 3 stations: blanc, meiobenthos ; noir, *Streblospio benedicti* ; points, autres Annélides. A, automne ; H, hiver ; P, printemps ; E, été.

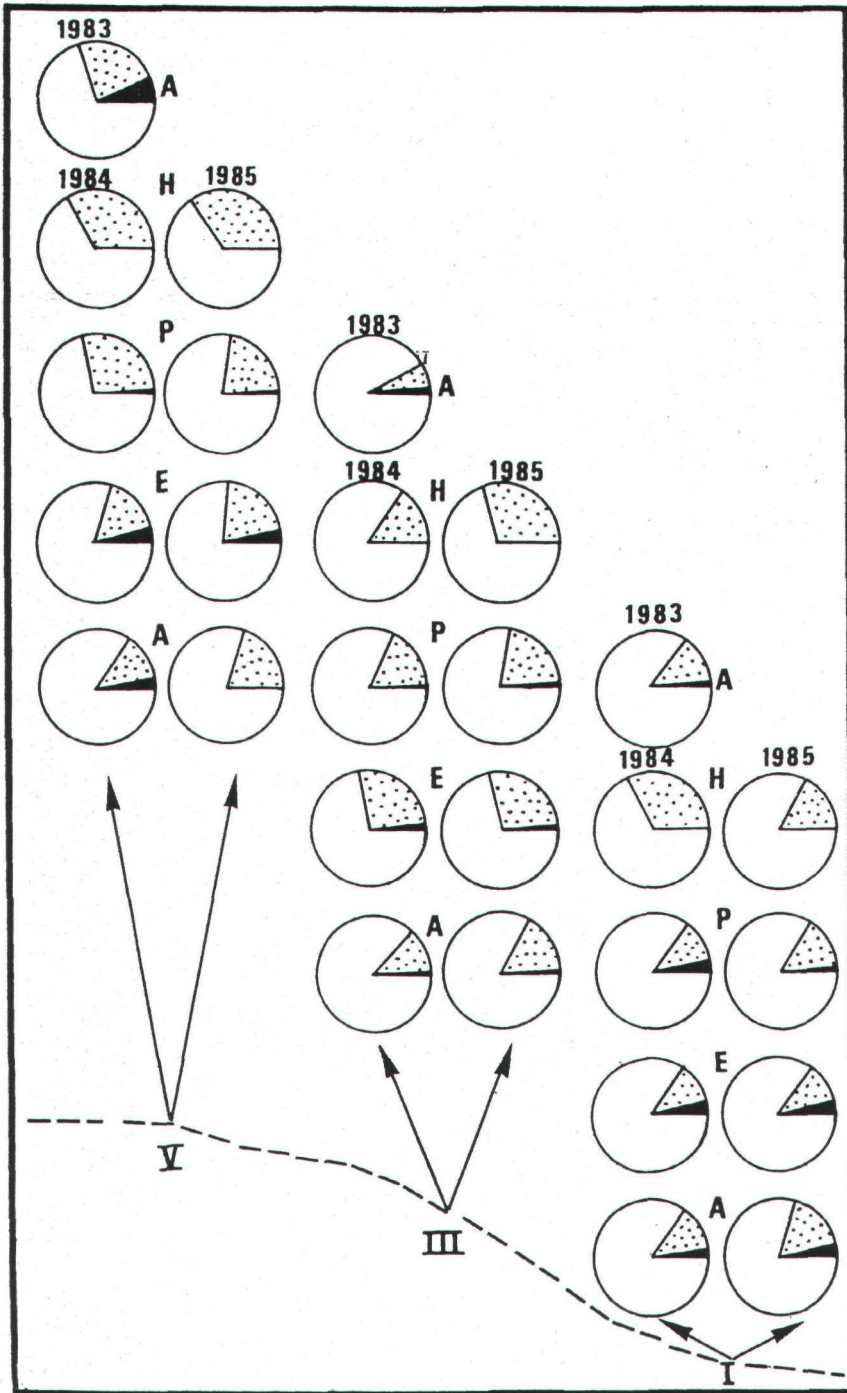


Fig. 6 - Fréquences saisonnières des différents constituants du mixobenthos. Mêmes légendes que pour la figure précédente.

**ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DE LA DENSITÉ
ET DE LA BIOMASSE DE *S. BENEDICTI***

Résultats globaux

L'examen des *Streblospio* récoltés de décembre 1981 à juin 1982 a montré le déclin de la population initiale de *S. shrubsolii* de 27/10 cm² à 2/10 cm² respectivement, et son remplacement par l'implantation progressive de *S. benedicti* à partir de février 1982. D'une façon générale, les densités de *S. benedicti* se caractérisent par des pics bien définis, avec des intervalles de variations quantitatives faibles. Les valeurs maximales sont de 37/ind/10 cm² dans la meiofaune et de 51/ind/10 cm² dans le mixobenthos de surface.

La biomasse de *S. benedicti* coïncide généralement avec celle du mixobenthos dont les valeurs maximales de 27,6 mg/10 cm² se manifestent pendant les périodes de reproduction. D'une façon générale, la biomasse peut être le triple de celle des composants meiobenthiques. La biomasse totale (meio + mixobenthos) s'élève, en poids frais, à 135 mg. 10 cm² à la station I, 109 mg/10 cm² à la station III et 85,2/10 cm² à la station V.

● Années 1981-1982 (Fig. 7).

Meiobenthos : les pics de densité se vérifient 2 fois par an : le premier en juillet et le deuxième, moins important, au mois d'août. La valeur maximale (37/ind/10 cm²) est trouvée au niveau du chenal et décroît vers le haut du transect (23/ind/10 cm²). Cependant, ces différences altimétriques de densité ne sont pas significatives d'après le test T de Wilcoxon (3 ddl ; $\alpha = 5\%$). Le recrutement est constaté à partir du mois d'avril à toutes les stations malgré la présence de quelques individus en décembre et en janvier à la station V.

Mixobenthos : les pics de densité mixobenthiques subissent des différences spatiales significatives.

En haut du transect les valeurs maximales sont enregistrées en mai (28/ind/10 cm²) et en juillet (25/ind/10 cm²). Les femelles sont mûres fin mai - début juin, ainsi que l'attestent les pics maximaux des biomasses (21 mg/10 cm² et 15,3 mg/10 cm² respectivement).

Au milieu du transect la densité présente 3 pics : en juin (36/ind/10 cm²), en août (30/ind/10 cm²) et en octobre (41/ind/10 cm²). En revanche la biomasse est plus importante au mois de juin (25 mg/10 cm²), pendant la période de reproduction.

En bas du transect on observe un seul pic de densité, au mois de juillet (36/ind/10 cm²), suivi du pic de la biomasse maximale (22 mg/10 cm²) dû à la concentration des femelles mûres et fécondées.

● Années 1983 à 1985 (Fig. 8).

Meiobenthos : les rythmes saisonniers des densités meiobenthiques sont vérifiés non seulement en été, comme les années précédentes, mais aussi en automne selon la

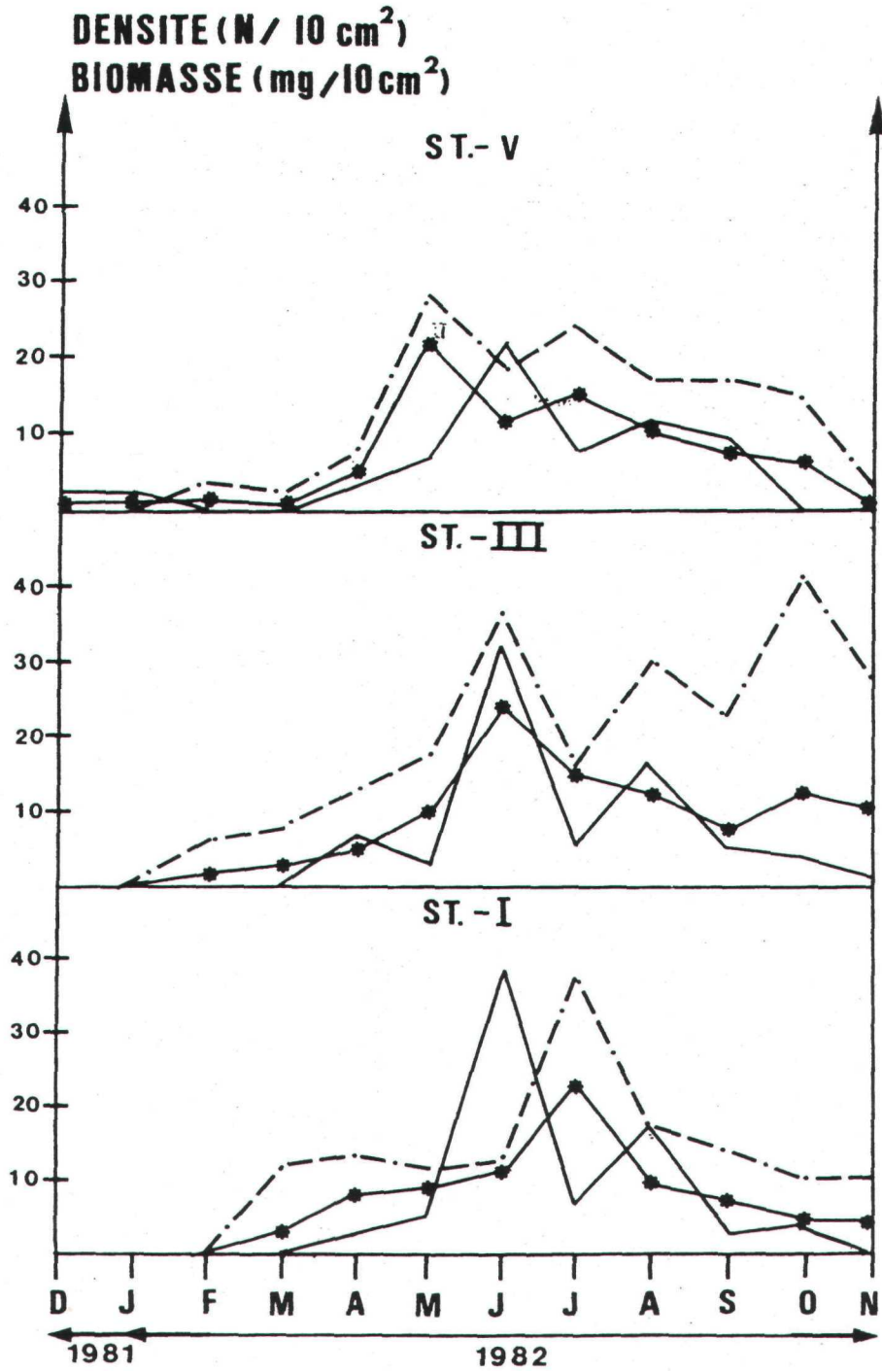


Fig. 7 - Évolution mensuelle des densités et des biomasses. Traits pleins = méiobenthos ; tirets = mixobenthos ; étoiles = biomasse totale.

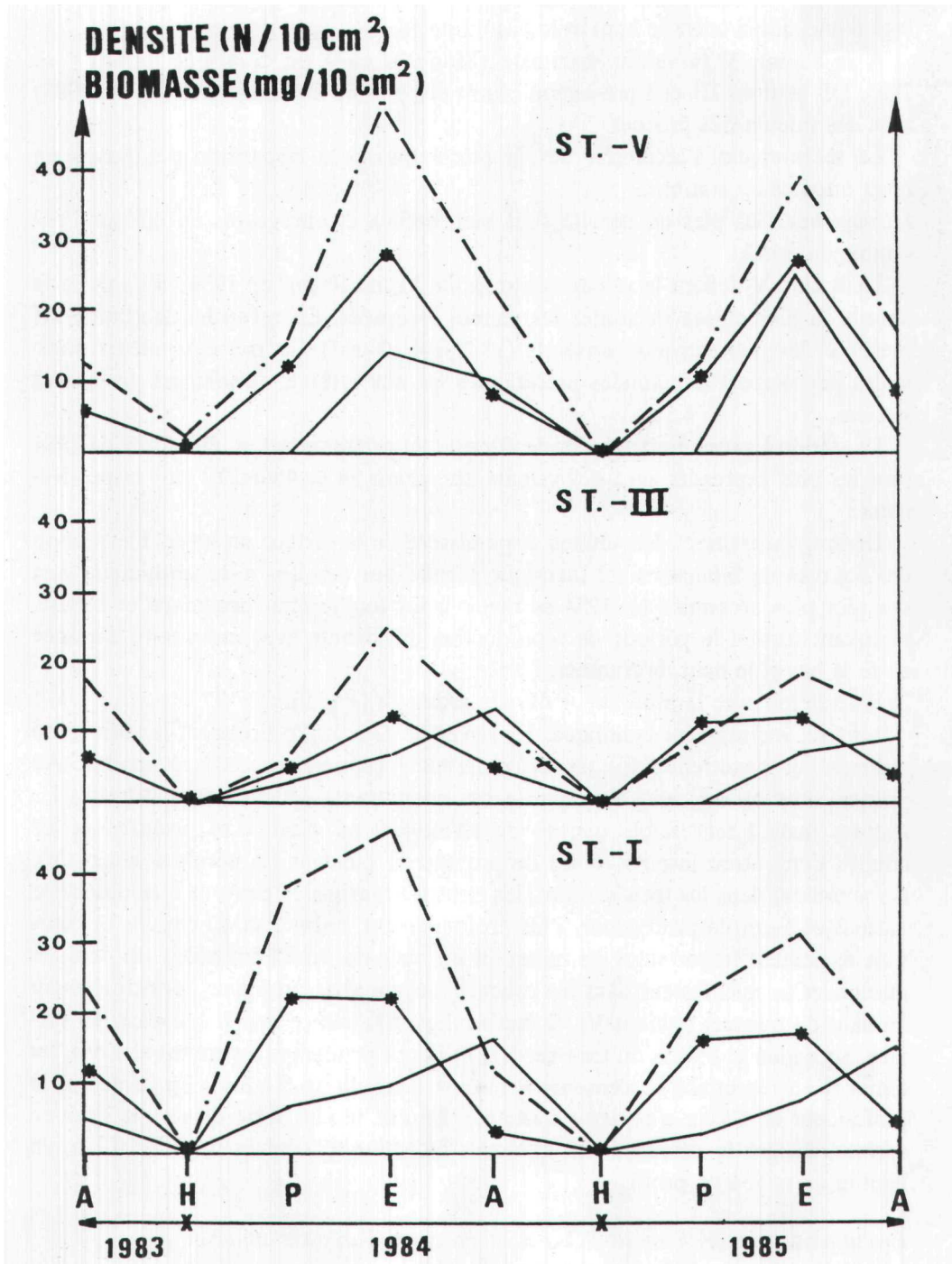


Fig. 8 - Évolution saisonnière des densités et des biomasses. Mêmes légendes que pour la figure précédente.

hauteur des stations sur le transect. Le rôle de l'altimétrie s'exprime par un décalage d'une saison entre le haut et le bas du profil.

A la station V la valeur maximale (25/ind/10 cm²) est constatée durant l'été 1985. Les stations III et I présentent plutôt des pics en automne (1983, 1984, 1985) avec des valeurs très proches.

Le recrutement s'accomplit dès le printemps après disparition des larves en hiver à toutes les stations.

Mixobenthos : les pics de densité sont bien définis et enregistrés en été sur l'ensemble du profil.

La station V détient la valeur maximale de 51/ind/10 cm² en 1984 : il s'agit de la densité la plus élevée de toutes les années recensées. En revanche, la station III présente des pics estivaux restreints (18-25/ind/10 cm²) : ils ont des valeurs minimales par rapport aux années précédentes ou aux rythmes saisonniers des autres stations.

La station I présente deux pics de densité, au printemps et en été. Ceux de 1984 sont les plus expressifs avec des valeurs atteignant 38 et 46/ind/10 cm² respectivement.

Le long du transect, les adultes disparaissent de la surface en hiver. L'évolution des courbes de biomasses est identique à celle des densités mixobenthiques, avec des pics plus accentués en 1984 se manifestant toujours au printemps et en été, marquant surtout la période de reproduction qui débute avec une saison d'avance entre le bas et le haut du transect.

• Fluctuation avec la profondeur dans le sédiment (Fig. 9).

Lors du recrutement benthique, les larves de *Streblospio* occupent la surface du sédiment et pénètrent dans les deux premiers centimètres de vase oxydée. Au printemps et en été, elles font partie des composants épibenthiques à toutes les stations malgré leur faible densité de 10/ind/500 ml d'eau. Les juvéniles et les adultes s'enfoncent jusqu'à 10 cm de profondeur pendant les périodes hivernales. En automne, dans les trois stations, les densités maximales peuvent être observées entre 3 et 5 cm de profondeur. Plus profondément, entre 5 et 10 cm, les densités sont également importantes au milieu et en haut du profil. En hiver, les densités maximales se manifestent dans les couches moyennes et profondes, principalement en haut de transect (station V). Il faut souligner l'absence des *S. benedicti*, en surface, au milieu et en bas du transect (III et I). Au printemps, en toutes stations, les femelles en reproduction s'enfoncent jusqu'à 5 cm de profondeur. En revanche, la profondeur de 10 cm n'est jamais atteinte. En été, la plus forte densité se situe en surface, malgré la présence de quelques individus rencontrés jusqu'à 10 cm, en haut et au milieu du profil.

Évolution de la population de S. benedicti au cours d'un cycle annuel.

Les individus des deux catégories (meio + mixobenthos) ont été regroupés en classes de taille en vue de définir le cycle de l'espèce dans la vase.

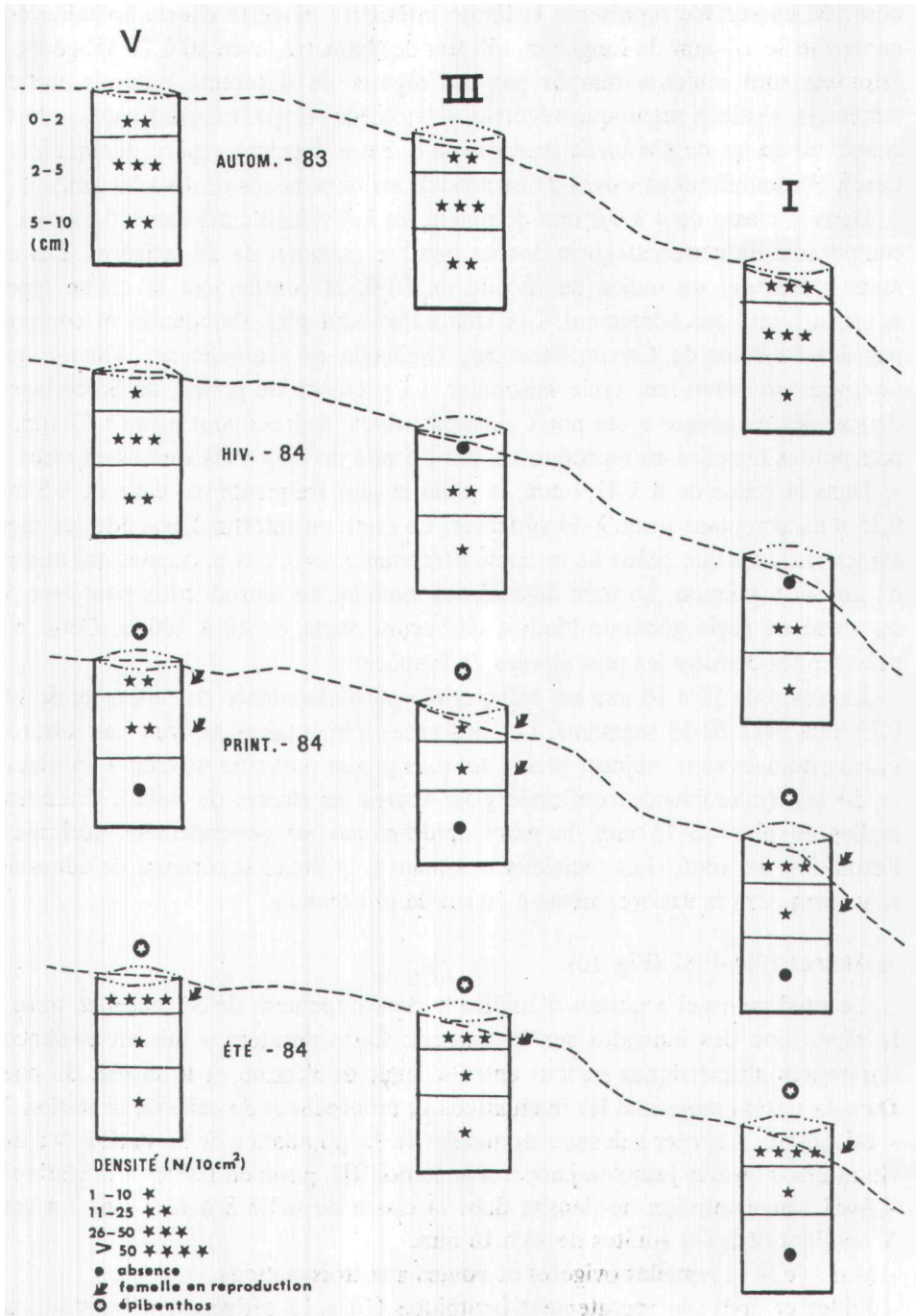


Fig. 9 - Répartition saisonnière des densités de *Streblospio benedicta* selon la profondeur.

La classe de 0,9 à 3,9 mm regroupe les larves et les jeunes du meiobenthos récoltés au moment du recrutement benthique (1981 à 1985). La taille minimale observée en surface représente la limite inférieure de cette classe. La taille dominante est de 1,1 mm de longueur, 150 µm de diamètre, avec 10 à 20 sétigères. Les estomacs sont toujours remplis par des ingesta de différente nature : particules minérales, matière organique végétale, Diatomées (fragments de frustules de *Coscinodiscus sp.* et de *Cyclotella meneguiniana*, cette dernière espèce quelquefois entière), Foraminifères et valves d'Ostracodes aux dimensions de 19 à 30 µm.

Dans la classe de 4 à 7,9 mm dominant les individus de 5,5 mm x 0,25 mm. Les composants de cette catégorie ont un nombre maximal de 38 sétigères. Les estomacs présentent un indice de vacuité de 60% et contiennent le même type de nourriture que précédemment. Les Diatomées sont plus abondantes et composées par des frustules de *Coscinodiscus sp.*, *Cyclotella sp.*, *Surirella sp.*, *Nitzschia sp.* et *Cocconeis sp.* selon leur cycle saisonnier. La présence de pollen, de Silicoflagellés, de spicules d'éponges a été notée. Les particules ingérées vont jusqu'à 52 µm. Les plus petites femelles en reproduction ont 7,5 mm de long mais sont assez rares.

Dans la classe de 8 à 11,9 mm, la taille la plus fréquente est celle de 9,5 mm x 0,25 mm, comptant jusqu'à 54 sétigères. Le contenu intestinal possède les mêmes caractéristiques que celles de la classe précédente, avec des particules qui mesurent 62 µm au maximum. Le tube digestif des femelles en reproduction peut être plein ou vide ; en règle générale l'indice de vacuité varie de 40 à 100 %. Cette classe présente les densités les plus élevées de l'espèce.

La classe de 12 à 16 mm est caractérisée par l'abondance des animaux de 14,5 x 0,25 mm, avec 52-58 segments. Les habitudes alimentaires ne sont pas différentes et les estomacs sont toujours pleins. La plus grosse particule ingérée a un diamètre de 54 µm (microphagie confirmée pour toutes les classes de taille). Chez les femelles de plus de 15 mm, la paroi épidermique est généralement déchirée par l'expulsion des œufs. Les individus se situant à la limite supérieure de cette classe sont rares dans la vase, même à 10 cm de profondeur.

• Années 1981-1982 (Fig. 10).

Le suivi mensuel a permis d'étudier le développement de *S. benedicti*, ainsi que la répartition des individus sur le transect. Cette dernière a mis en évidence les différences altimétriques surtout entre le haut de l'estran et le niveau du chenal. Dans la station moyenne, les fluctuations se rapprochent de celle de la station I.

- Décembre à février: densité minimale de la population à la station V; disparition des individus jusqu'en janvier à la station III, jusqu'en février à la station I.
- Avril : augmentation de densité dans la classe de taille 8 à 11,9 mm. La station V contient déjà des adultes de 14 à 16 mm.
- Mai à juillet : femelles ovigères et pontes aux trois stations.
- Juillet et août : le recrutement benthique (10 à 13 sétigères) débute sur la totalité du transect avec un maximum de densité à la station I.

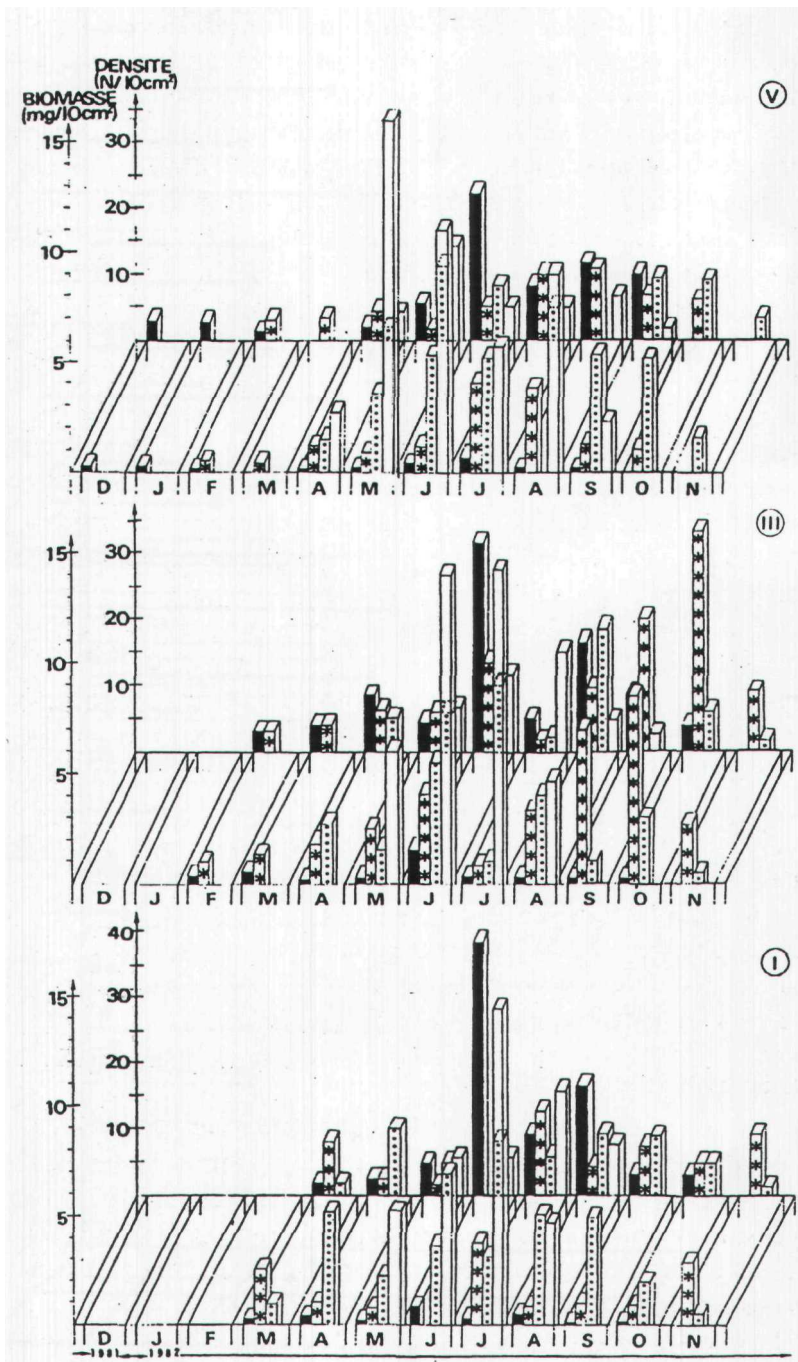


Fig. 10 - Évolution mensuelle des densités et des biomasses de *Streblospio benedicti* aux trois stations. Classe de taille : en noir (0,9 à 4,0 mm) ; étoiles (4,1 à 8,0 mm) ; points (8,1 à 12,0 mm) ; en blanc (12,1 à 16,0 mm).

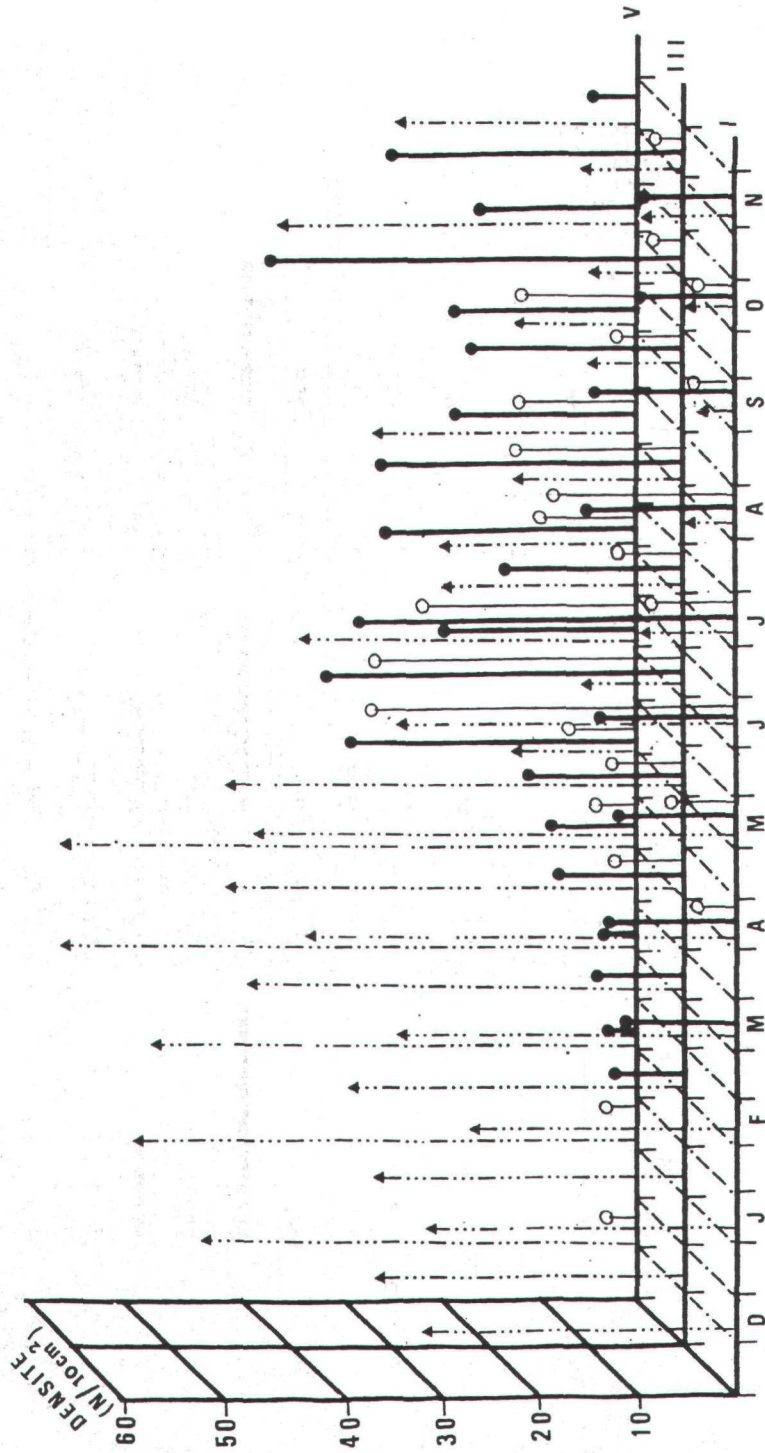


Fig. 11 - Compétition entre *Polydora ciliata* (flèches) et *Streblospio benedicti* du méiobenthos (cercles blancs) et du mixobenthos (cercles noirs).

- Septembre à novembre : développement de la population avec dominance des adultes de 8 à 11,9 mm à la station V et de 4 à 8 mm au milieu et en bas de l'estran (chenal).

Aspect de la compétition (Fig.11) : la faible densité de *S. benedicti* de décembre 1981 à avril 1982 peut être expliquée par la colonisation opportuniste d'autres Spionidae, tels que *Polydora ciliata*, manifestant le même choix alimentaire et le même habitat tubicole que son antagoniste. Cette probable compétition pour la nourriture ou l'espace disponible, peut-être les deux, se constate dans les deux premiers centimètres de la couche oxydée du transect.

• Années 1983 à 1985 (Fig. 12).

Les suivis saisonniers confirment les préférences de niveaux intertidaux des *S. benedicti* et révèlent quelques différences entre les résultats annuels et mensuels.

- Printemps-été : périodes de reproduction et pontes aux trois stations.
- Été-automne : recrutement en haut et au milieu du transect. A la station inférieure, les larves sont en densité plus importante.
- Hiver: disparition des populations de la surface du transect due à l'enfoncement des adultes jusqu'à 10 cm de profondeur.

CORRÉLATIONS AVEC LE MILIEU (Fig. 13)

L'utilisation du coefficient de Spearman (Schwartz, 1983) a permis de définir les corrélations éventuelles entre la population de *Streblospio benedicti* et les paramètres du milieu d'une part, les autres composants de la faune d'autre part. Ce test non paramétrique, qui a l'avantage de ne pas s'opposer à la normalité des données, présente des valeurs comprises entre - 1 et 1, sa puissance étant à 91 % du coefficient de Bravais-Pearson (Boucher, 1979). Tous les résultats sont restreints aux suivis saisonniers de 1983 à 1985, obtenus pour les deux premiers centimètres de la vase.

Station V: En haut du transect, les *S. benedicti* des deux catégories montrent des corrélations positives significatives (0,5 à 0,7) avec la température (TE) et la teneur en CaCO₃ (CC) des sédiments, tandis qu'elles sont négatives avec la porosité (η) et la teneur en eau (W) des vases. Ceux du meiobenthos sont aussi sensibles à la perméabilité (PE) et aux taux de phosphates (PT) des sédiments. Ceux du mixobenthos ont des rapports positifs avec la teneur en silicates (SI) des eaux interstitielles.

Station III: Au milieu du transect, les deux catégories sont corrélées avec la phéophytine (PH) des sédiments et les phosphates (PA) contenus dans des eaux interstitielles. De fortes corrélations négatives sont constatées par rapport à la médiane des particules sédimentaires (MD). Les *S. benedicti* du meiobenthos montrent des corrélations positives avec l'ensemble des pigments chlorophylliens (CT) et particulièrement avec la chlorophylle a (Ca). Ceux du mixobenthos sont corrélés positivement avec la température (TE), la salinité (SA) et la teneur en

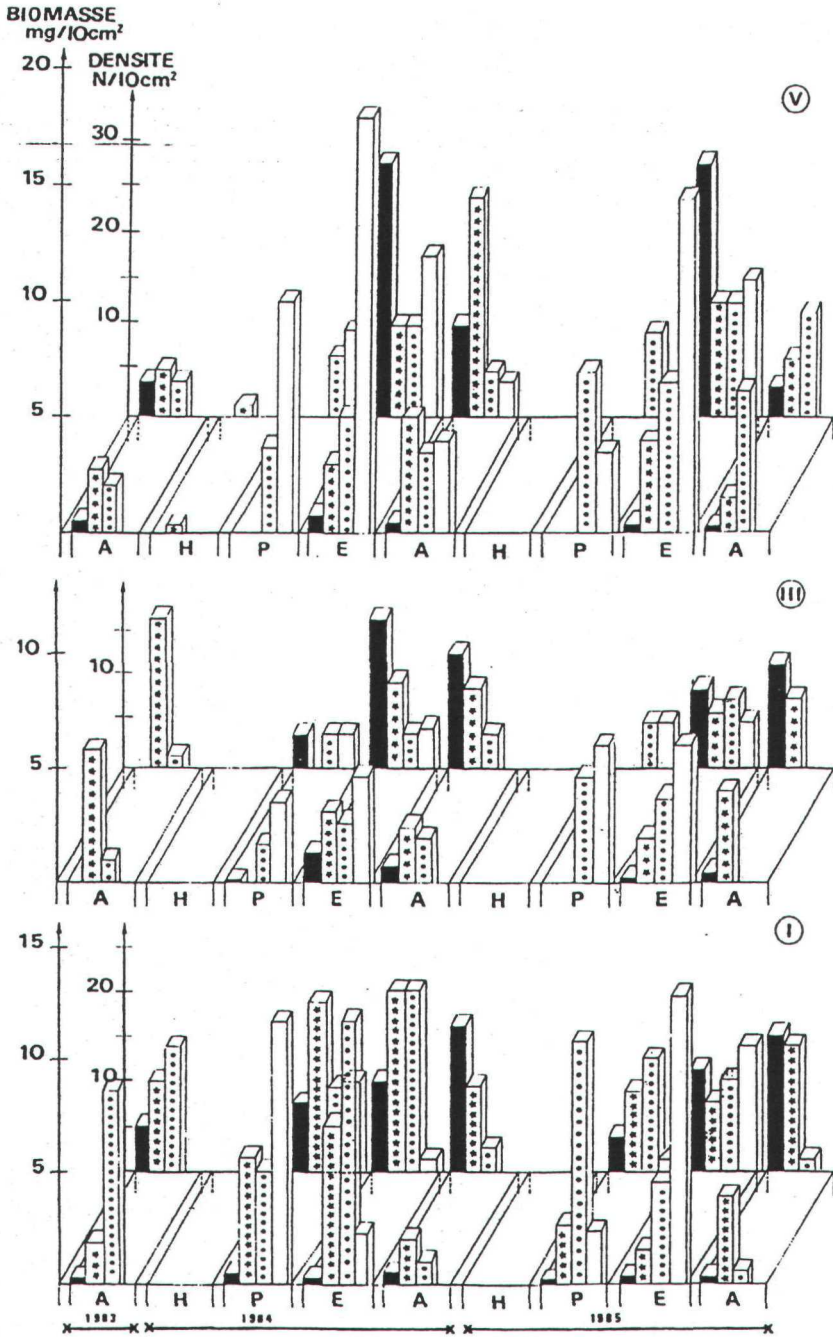


Fig. 12 - Évolution saisonnière des densités et des biomasses de *Streblospio benedicti* aux trois stations. Classe de taille : en noir (0,9-4,0 mm) ; étoiles (4,1-8,0 mm) ; points (8,1-12,0 mm) ; en blanc (12,1-16,0 mm).

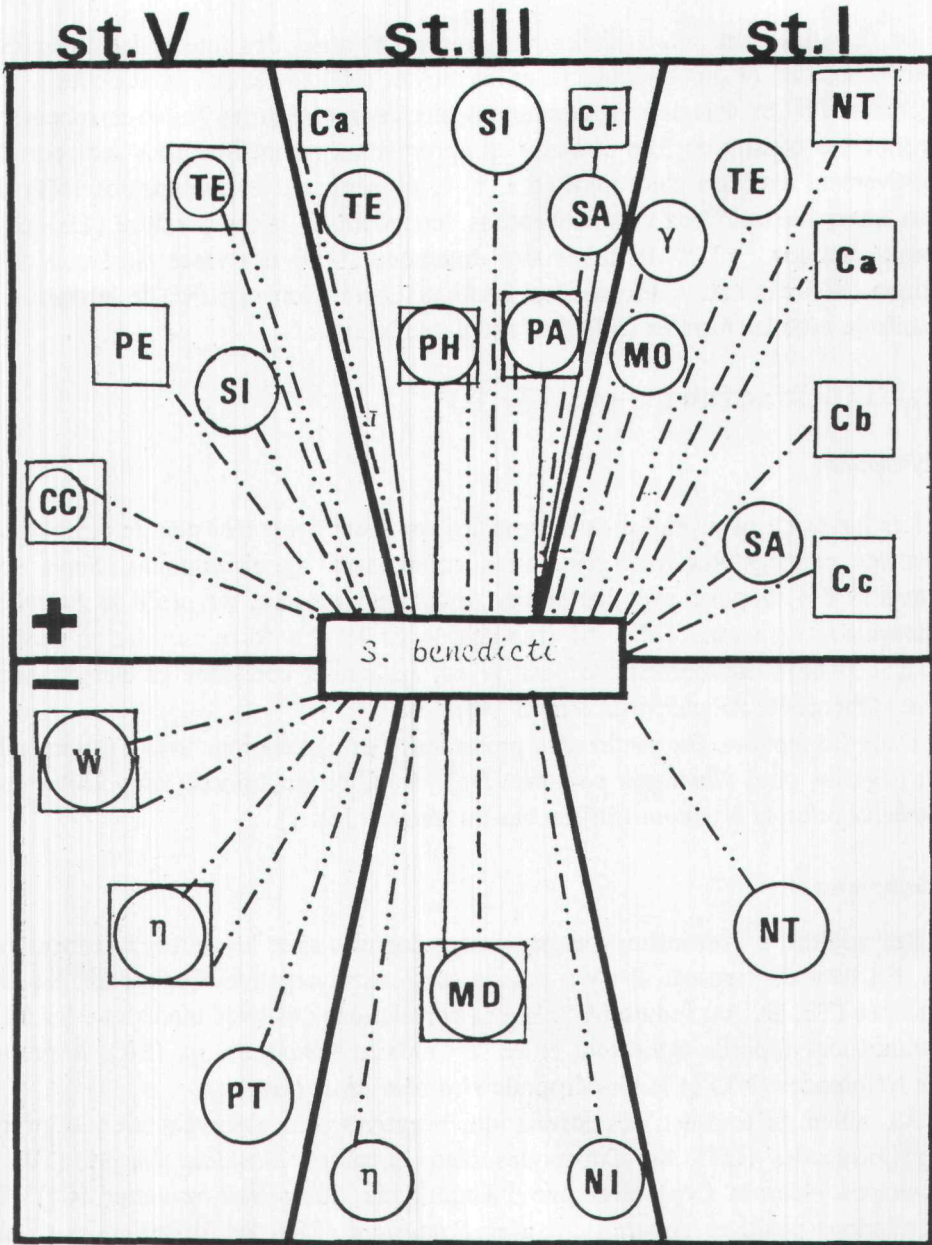


Fig. 13 - Diagramme des corrélations entre *Streblospio benedicti* et divers paramètres du milieu : coefficient de Spearman. Tirets = faibles corrélations positives ou négatives (0,55 à 0,74) ; traits pleins = fortes corrélations positives ou négatives (0,75 à 1,0).
 - Propriétés physiques du sédiment: TE = température; W = teneur en eau; η = porosité ; PE = perméabilité ; MD = médiane ; γ = densité humide.
 - Propriétés chimiques du sédiment: CC = carbonate de calcium, Ca, Cb, Cc ; CT = chlorophylles a, b, c et totale ; PH = phéophytines ; MO = matière organique ; PT = phosphate.
 - Propriétés géochimiques des eaux interstitielles: SA = salinité; NT = nitrates; NI = nitrites ; PA = phosphates ; SI = Silicates.

silice (SI) des eaux interstitielles. Ils présentent aussi des interactions négatives avec la porosité (η) des sédiments et les nitrites (NI) des eaux interstitielles.

Station I: Les corrélations communes aux deux catégories (meio-mixobenthos) ne sont pas constatées. Les *S. benedicti* appartenant au meiobenthos sont corrélés positivement avec les chlorophylles a, b, c, du sédiment et les nitrates (NT) des eaux interstitielles. Ceux du mixobenthos dépendent de la température (TE), de la densité humide ($\bar{\gamma}$) et de la matière organique (MO) des vases ainsi que de la salinité (SA) des eaux interstitielles. L'unique corrélation négative de la station se manifeste avec les nitrates (NT) de l'eau d'imbibition.

CORRÉLATIONS INTERSPÉCIFIQUES (Fig. 14)

Meiobenthos.

Les larves et les juvéniles de *S. benedicti* semblent avoir très peu de corrélations positives et négatives avec les autres composants meiobenthiques. Seuls sont constatés des rapports avec les autres Annélides : en haut du profil le Polychète *Manayunkia aestuarina* (Ma) est responsable de la plus forte corrélation positive trouvée (0,86) ; une corrélation positive est également constatée en bas du profil avec l'Oligochète *Amphichaeta sannio* (As).

Deux Copépodes Harpacticoïdes présentent des corrélations avec l'espèce pilote : négative pour *Nannopus palustris* (Np) au milieu du transect et positive pour *Stenhelia palustris bispinosa* (Sb) en bas du transect (St. 1).

Mixobenthos

Les adultes, en revanche, sont largement corrélés avec les autres mixobenthos. En haut du transect, il n'y a pas de corrélation négative. Cependant, les Oligochètes (Th, Tc, As) induisent 50 % des corrélations positives tandis que les 50 % restants sont répartis également entre le Cnidaire *Protohydra sp.* (PR), le groupe des Nématodes (NT) et le Gastéropode *Hydrobia ulvae* (Hu).

Au milieu du transect, des corrélations négatives sont observées avec le groupe des Ostracodes (OT), les Copépodes Harpacticoïdes *Tachidius discipes* (Td) et *Nannopus palustris* (Np) ainsi que l'Amphipode *Corophium volutator* (Cv) ; les corrélations positives apparaissent avec *Protohydra* (PR), les Turbellariés Acoeles (TU), le Polychète *Nereis diversicolor* (Nd), les Oligochètes *A. sannio* (As), *T. heterochaetus* (Th) et *T. costatus* (It) ainsi que le Bivalve *Macoma balthica* (Mb).

En bas du transect, *P. ciliata* (Pc), *N. palustris* (Np) — qui constituent la plus grande partie de la population de Copépodes Harpacticoïdes (HA) — et *C. volutator* (Cv), établissent des corrélations négatives. Des rapports positifs se développent avec le groupe des Nématodes (NT), le Polychète *Nephtys sp.* (Nt), les Oligochètes *T. heterochaetus* (Th), *T. costatus* (Tc) et *A. sannio* (As), ainsi que le Copépode *S. palustris bispinosa*.

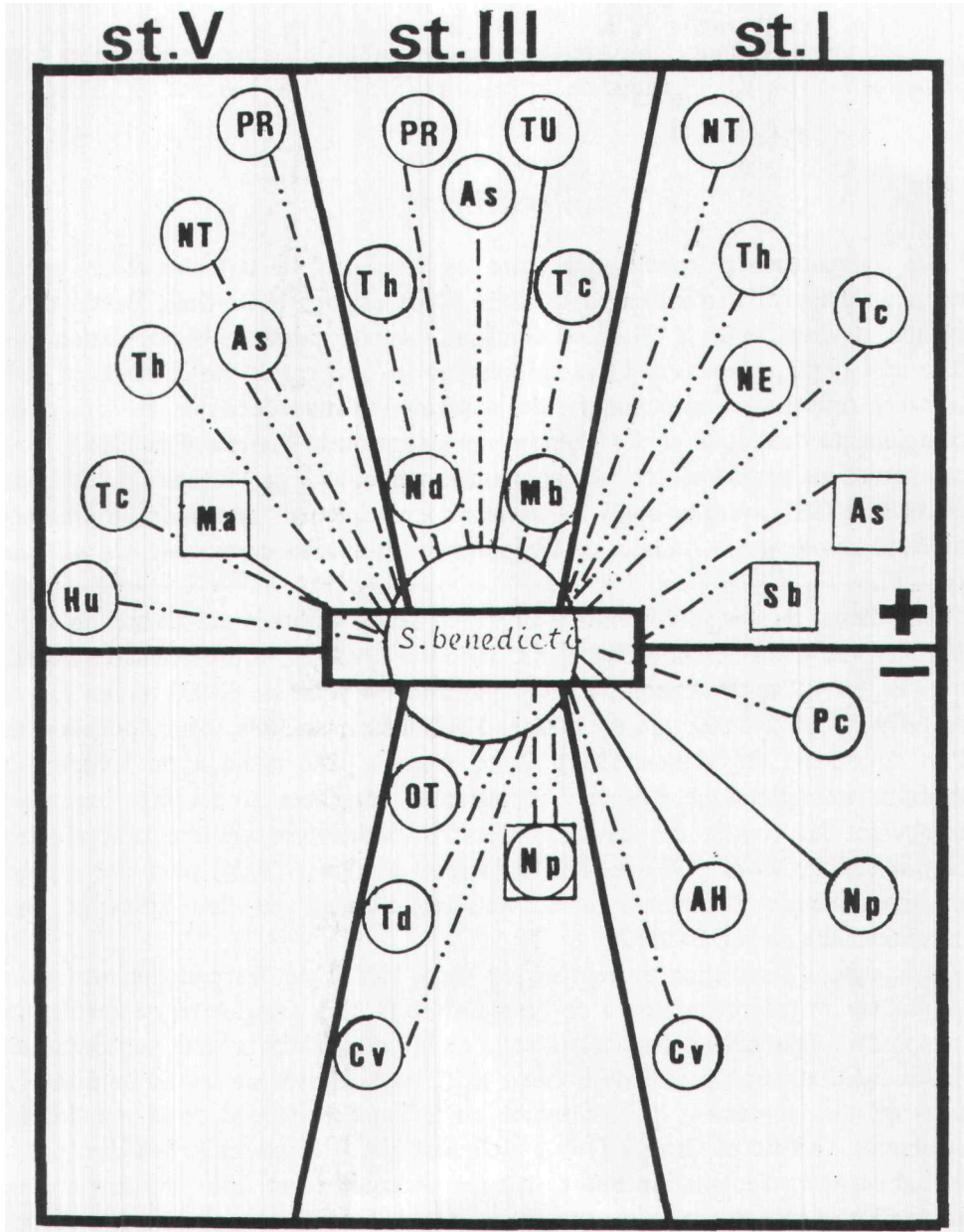


Fig. 14 - Diagramme des corrélations entre *Streblospio benedicti* et les divers composants faunistiques : méio-benthos (carrés), mixo-benthos (cercles). Coefficient de Spearman : Tirets = faibles corrélations positives ou négatives (0,55 à 0,74) ; traits pleins = fortes corrélations positives ou négatives (0,75 à 1,0).

PR = *Protohydra* sp. ; TU - Turbellariés Acoeles ; NT = Nématodes ; Nd = *Nereis diversicolor* ; NE = *Nephtys* sp. ; Pc = *Polydora ciliata* ; Ma = *Manayunkia aestuarina* ; Tc - *Tubifex costatus* ; Th = *Tubificoides heterochaetus* ; As = *Amphichaeta sannio* ; OT = Ostracodes ; Np = *Nannopus palustris* ; Td - *Tachidius discipes* ; Sb = *Stenhelia bispinosa palustris* ; AH = autres Copépodes Harpacticoïdes ; Cv = *Corophium volutator* ; Hu = *Hydrobia ulvae* ; Mb = *Macoma balthica*.

D'une façon générale, les corrélations hautement significatives sont établies avec *M. aestuarina* (St. V), le groupe de Turbellariés (St III) et *N. palustris* (St. III et I).

DISCUSSION

La comparaison morphologique entre les *Streblospio* de la Loire et des spécimens appartenant à d'autres populations (Côte est des États-Unis, Bassin d'Arcachon et Estuaire de la Gironde) confirme l'appartenance de la population étudiée ici à l'espèce *benedicti*. Le remplacement de *S. shrubsolii* par *S. benedicti* dans la Loire reflète l'action commune de la régulation interspécifique au sein de la communauté benthique et des phénomènes édaphiques. Marchand et Elie (1983), comparant les peuplements macrobenthiques amont-aval de l'estuaire de la Loire en 1979 et 1981, avant et après les travaux d'aménagement, constatent la présence de *S. shrubsolii* sur le transect de l'Imperlay, ce que nous confirmons jusqu'à juin de 1982.

Un chenal de navigation entre Donges et Saint-Nazaire a été creusé en 1979-1981, en vue d'augmentation de la circulation des navires en provenance d'Amérique. En effet, l'augmentation du trafic maritime est passé de 80 000 tonnes par an en 1979-1981 à 240 000 t/an en 1984 et 327 000 t/an en 1986 (communication du Port Autonome de Nantes, 1986). Cette nouvelle voie d'eau a pu favoriser le transfert transatlantique d'espèces immigrantes, attachées au feutrage organique recouvrant les coques des bateaux. Des faits semblables ont été observés par Naylor (1965), Wolff (1973) et Le Magueresse et Gruet (1976) pour des espèces macrobenthiques. L'implantation a vraisemblablement eu lieu après la crue exceptionnelle de janvier 1982.

L'analyse d'association entreprise par Gray (1976) sur les peuplements meio-benthiques et macrobenthiques de l'estuaire de la Tees (Angleterre) a révélé une composition faunistique semblable à celle de la Loire. Dans la zone non perturbée *S. shrubsolii* apparaît à côté de *P. ciliata* et *C. capitata* avec de faibles densités. La pauvreté du peuplement de *S. shrubsolii* et *C. capitata* 'dépend de la stabilité des sédiments. Grassle et Grassle (1974) indiquent que *P. ciliata* et *S. benedicti* ont la même capacité d'adaptation que *C. capitata* et considèrent cette dernière comme l'Annélide la plus opportuniste par sa rapidité de colonisation après une pollution chimique. Wolff (*op. cit.*) affirme que *S. shrubsolii* et *S. benedicti* ont un rôle écologique similaire.

Si les deux espèces supportent également le "stress" d'un milieu estuarien, cette régression serait plutôt à rapporter aux impacts produits sur le milieu et à la stratégie utilisée au moment de la colonisation de la zone affectée. La disparition de *S. shrubsolii* dans la Loire a pu être liée aux effets hydrodynamiques imposés par la crue exceptionnelle (décembre 1981 - janvier 1982) qui a augmenté le débit jusqu'à 6000 m³/sec. Ceci aurait favorisé le recrutement des larves planctoniques après

le lessivage de sédiments auquel *S. shrubsolei* n'a pu échapper puisque les larves de cette espèce sont holobenthiques (Cazaux, 1985).

Le recrutement benthique de *S. benedicti* sur les vases nouvelles de l'Imperlay, accumulées après la crue, a pu s'effectuer en premier lieu en bas du profil où se constatent les valeurs des densités les plus élevées ; ensuite, les jeunes ont pu être dispersés vers le haut. Ce mécanisme de colonisation des berges est lié aux modalités de la sédimentation en cours. Gouleau (1975) a montré que, dans les zones intertidales en phase de sédimentation, les particules viennent du niveau du chenal et sont refoulées, puis abandonnées par l'onde de flot en haut de la vase. Dans cette partie, l'émergence joue un rôle de véritable fixateur et il y a prédominance de la sédimentation sur l'érosion, ce qui favorise l'implantation de la faune de surface.

Levin (1984 a) indique que, chez les femelles de *S. benedicti*, l'incubation favorise la colonisation des sites perturbés par l'espèce.

Le temps d'émergence des sédiments et le rythme saisonnier des espèces conditionnent la composition du benthos à l'Imperlay.

En haut du profil, la forte rétention d'eau dans la vase est favorisée par la présence d'une argile, la montmorillonite (Fonsêca-Genevois & Ottmann, *op. cit.*), qui s'oppose à un dessèchement extrême dû à l'insolation estivale, amortissant ainsi le facteur température. Les *S. benedicti* atteignent leur maximum de densité en été. En revanche, dans les stations moyennes et basses, le cycle de l'espèce est marqué par un décalage d'une saison en 1982, lors de l'installation de l'espèce, et lors des automnes de 1983, 1984 et 1985. Ces différences saisonnières et spatiales confirment que les processus prolongés d'adaptation sont contrôlés en haut de plage par les paramètres sédimentologiques, tels que la teneur en eau et la porosité des vases et, en bas, par la température, beaucoup plus lente à s'élever.

Le test T de Wilcoxon confirme l'influence de la température sur les *S. benedicti* appartenant au mixobenthos, plus sensibles que les juvéniles du meiobenthos.

La période de reproduction est bien délimitée par le début du printemps et la fin de l'été, tandis que le recrutement benthique (10 à 13 sétigères) s'effectue en été et en automne. Le cycle saisonnier de l'espèce semble différer de celui constaté par Jones (1961) sur la côte est de la Baie de San Francisco où le cycle de *S. benedicti* est plutôt limité à l'été et l'automne, malgré la présence des femelles mûres durant toute l'année. Pour cette population, le maximum d'abondance se manifeste en mai (1955) : les animaux de petite taille dominent en septembre, les juvéniles en octobre et les adultes en janvier et septembre. Dans l'estuaire de la Mystic (USA), Dean (1965) observe que cette espèce est abondante dans le secteur vaseux. Les stades larvaires, avec un maximum de 7 sétigères, sont récoltés dans le plancton en été et la saison de reproduction s'étale de juillet à octobre. Dans les marais maritimes de North Inlet (Caroline du Sud), Bell (1980) constate que les plus petits individus (largeur du premier sétigère : 0,05 mm) apparaissent en automne, tandis que les adultes sont les moins nombreux à la fin du mois de septembre. Dans ce secteur, l'espèce représente 50% de la population annélienne au moment du recrutement benthique, fréquence jamais atteinte dans la Loire.

Levin (1984 b) estime que dans des conditions intertidales de la vasière de Kedal-Frost, au nord de la Baie de la Mission, cette espèce représente 15 à 30 % de la macrofaune totale. La période optimale du recrutement benthique se situe en juillet 1980 et mai 1981, époques où les adultes passent par leur maximum d'abondance.

Dans le secteur polyhalin de la Loire, Marchand et Elie (*op. cit.*) situent *S. shrebsolii* parmi les espèces peu communes (15 à 25 % du peuplement macrobenthique), alors que *S. benedicti* atteint 24 % de la population annélienne (présent travail). Pendant l'hiver *S. benedicti* descend jusqu'à 10 cm de profondeur dans la vase, stratégie qui assure le maintien de la population. Les adultes ont la capacité de quitter leur tube et de se déplacer de quelques centimètres dès que les conditions de milieu deviennent défavorables en réponse aux attaques des prédateurs (Watzin, 1985). Renaud-Debysier (1963) et Boucher (1979) ont également constaté cet enfoncement de la meiofaune, à Arcachon et à Roscoff respectivement. Au niveau de la compétition, les corrélations établies avec *S. benedicti*, soit négatives soit positives, reflètent celles des rythmes saisonniers subis par la faune hivernale et estivale.

Nannopus palustris, le Copépode Harpaticoïde le plus représentatif de la communauté hivernale, induit la plus forte corrélation négative dans le bas du transect où la température apparaît comme le facteur limitant de la répartition mixobenthique.

Au moment des maximums d'abondance de *P. ciliata*, observés pendant la saison froide, cette espèce opportuniste peut entraîner un déséquilibre marqué dans le milieu, réduisant les possibilités d'installation de *S. benedicti*, surtout en 1982. En 1983 et 1984, des corrélations négatives ont été mises en évidence. Boucher (1984) constate également en 1982 l'existence d'un véritable tapis de *P. antennata* dans la zone subtidale de la Pierre Noire, au large de Roscoff, Woodin (1976) considère qu'une population dense de tubicoles peut structurer une communauté et restreindre l'espace disponible pour les autres espèces. Cette densité aurait une influence sur le recrutement benthique, la prédation des larves planctoniques, et la modification des conditions chimiques par augmentation des déchets métaboliques.

En revanche, durant les années 1983, 1984 et 1985, *M. aestuarina* a établi avec *S. benedicti* une coexistence compétitive positive malgré sa forte densité. Cette cohabitation saisonnière n'empêche pas le recrutement benthique de *S. benedicti* notamment en haut du transect où la corrélation est la plus forte. Bell et Coull (1980) estiment que la densité des *S. benedicti* juvéniles décroît en rapport inverse de la densité de *M. aestuarina* et des autres composants de la meiofaune permanente. La nature de cette corrélation négative reste inconnue ; mais il est possible que *Manayunkia* déplace *S. benedicti* de son tube provoquant ainsi un déséquilibre de sa population.

Le même type de compétitivité a été établi au milieu du transect avec les Turbellariés Acoeles. Watzin (*op. cit.*) met en évidence la prédation de 2 Turbellariés

sur la meiofaune temporaire. L'auteur observe que *5. benedicti* est vulnérable aux prédateurs après le recrutement, même avant d'avoir construit son tube. Les pics saisonniers des jeunes vers peuvent stimuler l'augmentation de densité des Turbellariés, ce qui aboutirait à des corrélations compétitives positives comparables à celles constatées dans la Loire.

Dans les contenus stomacaux de *5. benedicti*, des valves d'Ostracodes ont été trouvées et des corrélations négatives entre les deux groupes existent au milieu du transect. En fait, *5. benedicti*, défini comme espèce suspensivore/déposivore, peut ingérer un large spectre de nourritures disponibles dans la vase et à l'interface eau/sédiment. De la même manière, des corrélations positives avec les pigments chlorophylliens (larves et jeunes) et avec les taux de matière organique (adultes) ont été mis en évidence. Dauer *et al.* (1981) constatent qu'en l'absence de particules en suspension, *5. benedicti* utilise un seul palpe pour se nourrir des ressources sédimentaires et suggèrent un nouveau modèle traduisant cette habitude alimentaire chez les Polychètes microphages qu'ils appellent "interface-feeding".

Étant donné que des expériences de laboratoire n'ont pas été effectuées, les informations concernant la sélectivité des ingesta ne sont pas encore définies. En revanche, grâce à l'observation directe des contenus stomacaux, la sélection par taille des particules ingérées a pu être notée : cette taille est probablement liée à l'évolution de la bouche au long du développement de l'espèce.

CONCLUSIONS

Les comparaisons morphologiques et taxonomiques des espèces se rapportant à *Streblospio* et le suivi d'un profil pendant quatre ans montrent que dans la vasière méso-polyhaline de l'Imperlay, une population de l'espèce *benedicti* s'est établie et adaptée, en remplacement de l'espèce *shrubsoleii*, préalablement connue de cette vasière et d'autres estuaires des côtes occidentales françaises. Le creusement d'un chenal de navigation dans l'estuaire et des conditions édaphiques extrêmes ont vraisemblablement induit ces changements des deux populations sur les berges. Cette vasière doit être particulièrement protégée et surveillée, aussi bien dans la partie élevée qu'au niveau le plus bas puisqu'elle constitue, grâce à ses propriétés chimiques et sédimentaires, un biotope favorable au recrutement des larves d'Annelides et au développement des juvéniles.

Étant donné que les deux espèces ne semblent pas pouvoir cohabiter, il serait intéressant d'effectuer une étude systématique le long des côtes françaises pour définir leurs aires géographiques respectives.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements aux Professeurs P. Ottmann et A. Chabaud pour leur accueil dans leurs laboratoires ; nous remercions également J. Marchand, J. Renaud-Mornant, J. Mossé et J.T. Carlton pour leur aide efficace, P. Bodin, J.C. Dauvin, C. Erséus et Y. Gruet pour leur détermination de matériel, L.A. Levin pour son envoi de spécimens ainsi que le réviseur du manuscrit.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANONYME, 1981-1986. Rapports et statistiques sur le tonnage des navires. Publ. Port Autonome de Nantes, 175 pp.
- BACHELET, G., 1984. Le recrutement des populations annéliennes sur substrat meuble. Aspects méthodologiques. *Océanis*, 10: 735-746.
- BELL, S., 1980. Meiofauna-macrofauna interactions in a high salt marsh habitat. *Ecol. Monogr.* 50 : 487-505.
- BELL, S. & B.C. COULL 1980. Experimental evidence and a model for juvenile macrofauna-meiofauna interactions. In K. R. Tenore and B. C. Coull ed. *Marine Benthic Dynamics*, University of South Carolina Press, Columbia, 179-192.
- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. Thèse Fac. Sc. Marseille, 135: 371 pp.
- BOUCHER, G., 1979. Les Nématodes libres des sables fins infralittoraux. Étude *in situ* et expérimentale de la communauté. Thèse de doctorat. Université de Paris-Sud, 236 pp.
- BOUCHER, G., 1984. Utilisation du méiobenthos comme intégrateur des fluctuations d'écosystème. *Rapport de contrat CNRS/CNEXO. veille Écologique des Côtes bretonnes. Programme Meiofaune*, n° 83/7204, 9 pp.
- BUCHANAN, B., 1890. *Hekaterobranthus shrubsolii* a new genus of the family Spionidae. *Q. J. Microsc. Sci.*, 31:175-200.
- CABIOCH, L., J.P. L'HARDY & F. RULLIER, 1968. Inventaire de la faune marine de Roscoff. Annélides. *Trav. Stn. biol. Roscoff*, suppl. 3, 98 pp.
- CARLTON, J.T., 1979. History, biogeography and ecology of the introduced marine and estuarine invertebrates of the Pacific Coast of North America. *Dissertation. University of California*, Davis, California, USA, 310 pp.
- CAZAUX, C., 1985. Reproduction et développement larvaire de l'Annélide Polychète saumâtre *Streblospio shrubsolii* (Buchanan, 1890). *Cah. Biol. mar.*, 26: 207-221.
- DAUER, D.M., C.A. MAYBURY & R.M. EWING, 1981. Feeding behaviour and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake bay. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 54: 21-28.
- DEAN, D., 1965. On the reproduction and larval development of *Streblospio benedicti* Webster. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 128: 67-76.
- FONSÉCA-GENEVOIS, V. & F. OTTMANN, 1987. Influence de la position intertidale et des propriétés physiques des sédiments sur la meiofaune d'une vasière atlantique (Estuaire de la Loire). *C.-R. Se. Acad. Sc. Paris*, 304: 161-166.
- FOSTER, N.M., 1971. Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Stud. F. Curaçao other Caribbean Isl.* 36, (129), 183 pp.
- GALENE, B., 1974. Les accumulations turbides de l'estuaire de la Loire. Étude de la crème de vase. Thèse 3^e cycle. Université de Nantes, 323 pp.
- GOULEAU, D.T., 1968. Étude hydrologique et sédimentologique de la Baie de Bourgneuf. Thèse de 3^e cycle. Université de Caen, 185 pp.
- GOULEAU, D.T., 1975. Les premiers stades de la sédimentation sur les vasières littorales atlantiques. Rôle de l'émersion. Thèse de doctorat. Université de Nantes, 241 pp.
- GOURBAUX N. & J. RENAUD-MORNANX 1986. Le méiobenthos de la Rance maritime et la structure des peuplements de Nématodes. *Cah. Biol. mar.*, 26: 409-430.

- GRASSLE J.P. & J.P. GRASSLE, 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *J. mar. Res.* 32: 253-284.
- GRAY, J.S., 1976. The fauna of the polluted river Tees estuary. *Estuar. coast. mar. Sci* 4: 653-676.
- HARTMAN, O., 1959. Catalogue of the polychaetous annelids of the world. *AU. Hancock Found. Publ. Occ. Paper*, 23: 628 pp.
- HARTMAN, O., 1969. Atlas of the sedentariate polychaetous annelids from California. *All Hancock Found. Southern California.*, 812 pp.
- JONES, M.J., 1961. A quantitative evaluation of the benthic fauna off Point Richmond, California. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 67: 219-320.
- LASSERRE, P. & J. RENAUD-MORNANT, 1973. Resistance and respiratory physiology of intertidal méiofauna to oxygen-deficiency. *Neth. J. Sea Res.*, 7: 290-302.
- LAUBIER L., 1962. Quelques Annélides Polychètes de la lagune de Venise. Description de *Prionospio caspersi* n. sp. *Vie Milieu*, 13: 123-159.
- LE MAGUERESSE, A. & Y. GRUET. 1976. Étude écologique d'avant-projet sur le site de Corsept (Loire-Atlantique). *Rapport Centre National pour l'Exploitation des Océans - Unité "Littoral"*, 155 pp.
- LEVIN, L.A., 1984 a. Multiple patterns of development in *Streblospio benedicti* Webster (Spionidae) from three coasts of North America. *Biol Bull.*, 166: 494-508.
- LEVIN, L.A., 1984 b. Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: community structure and response to disturbance. *Ecology* 53:1185-1200.
- LIGHT W.J., 1978. Spionidae (Polychaeta, Annelida). In *Invertebrates of San Francisco Bay estuary system*. Boxwood Press. Pacific Grove. California. 391 pp.
- MANOLELL D., 1980. Les populations de Polychètes des eaux saumâtres oligohalines. Quelques observations et problèmes. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa*, 21: 111-129.
- MARCHAND, J & P. EUE, 1983. Contribution à l'étude des peuplements benthiques de l'estuaire de la Loire. *Rapport Comité Scientifique pour l'Environnement de l'estuaire de la Loire*, 128 pp.
- NAYLOR, E., 1965. Biological effects of a heated effluent in docks at Swansea, S. Wales, *Proc. Zool Soc. Lond.*, 144: 253-268.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcahon, Ile de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu*, 15 (suppl.): 157 pp.
- SCHWARTZ, D., 1983. Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Flammarion. *Médecine et Science*. Paris, 318 pp.
- SHERMAN, K.M., J.A. REIDENAUER, D. THISTLE & D. MEETER, 1983. Role of a natural disturbance in an assemblage of marine free-living nematodes. *Mar. EcoL Prog. Ser.*, 11: 23-30.
- WATZIN, M.C., 1983. The effect of meiofauna on settling macrofauna: meiofauna may structure macrofaunal communities. *Oecologia*, 59:163-166.
- WATZIN, M.C., 1985. Interactions among temporary and permanent meiofauna. Observations on the feeding and behaviour of selected taxa. *Biol Bull.*, 169: 397-416.
- WIESER, W., 1968. Benthic studies in Buzzards bay. II - The meiofauna. *Limn. Oceanogr.*, 5: 121-137.
- WOLFF, W.J., 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft bottom macrofauna of the estuarine area of rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Zool Verh. Leiden*, 126: 242 pp.
- WOODIN, S.A., 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages. Patterns of Abundance. *J. mar. Res.*, 34: 25-41.