

## Activité de prospection de son aire d'alimentation par la polychète *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) : données préliminaires.

R. Lambert\*, G. Desrosiers\*\*, C. Retière\* et G. Miron\*\*

\* Laboratoire Maritime, Museum National d'Histoire Naturelle,  
17, avenue George V, BP 28, 35801 Dinard, France

\*\* Groupe de Recherche en Océanographie Côtière, Département d'Océanographie,  
Université du Québec à Rimouski, 310, avenue des Ursulines, Rimouski, P. Québec, Canada, G5L 3A1

**Résumé :** La définition d'un indice horaire a permis de quantifier l'activité de recherche alimentaire de "populations expérimentales" de *Nereis diversicolor* maintenues dans différentes conditions de température et d'éclairage. Cette activité est bloquée à une température de 8 °C ; son intensité augmente entre 13 et 23 °C. La relation entre température et intensité d'activité suggère que cette dernière se manifeste dans la nature selon un rythme saisonnier qui interviendrait dans les modalités de distribution spatiale à petite échelle et dans la régulation de l'abondance des individus ; les variations saisonnières d'activité contrôleraient également la reprise de croissance printanière des populations en milieu naturel. Le comportement de prospection alimentaire s'exprime essentiellement en phase diurne du cycle nycthéméral qui n'en est cependant pas le synchroniseur. L'activité de prospection alimentaire serait sous la dépendance d'un rythme journalier de nature endogène ; son intensité serait liée à celle de la lumière. Le photokinésisme de *Nereis diversicolor* (mobilité de l'individu en phase d'éclairement) aurait valeur de stratégie antiprédatrice : en effet, la détection d'une ombre, qui entraîne une réaction de retrait de l'animal dans sa galerie, lui permettrait d'échapper plus aisément aux prédateurs.

**Abstract :** The development of an hourly index has permitted quantification of food searching activity by experimental populations of *Nereis diversicolor* maintained in a variety of temperature and lighting conditions. Food searching activity stops at a temperature of 8 °C or below. Its intensity increases between 13 and 23 °C. The relationships between temperature and intensity of activity suggests that the latter appears in nature as a seasonal rhythm playing a role in small-scale spatial distribution and abundance regulation and the spring resumption of growth in individuals in the populations. Food prospecting behaviour occurs principally in the diurnal phase of the day-night cycle which, however, is not its synchronizer. Food prospecting would be governed by an endogenous diel rhythm, whose intensity could be related to light. The photokineses of *Nereis diversicolor* (individual mobility under illumination) could have an anti-predator significance : shadow detection leading to a retreat of the animal into its burrow, thus avoiding predators.

### INTRODUCTION

Le comportement des Néréidiens et particulièrement celui de *Nereis diversicolor* O.F. Müller s'exprime par des types d'activité qui se produisent spontanément chez des individus maintenus sous des conditions constantes mais qui sont modifiés par des stimulations soudaines et des changements des conditions ambiantes (Evans & Downie, 1986).

Les actes susceptibles d'être accomplis au cours des phases d'activité, alternant avec des périodes de repos, ont été finement répertoriés par Evans (1971), Evans *et al.* (1974), Evans & Rogers (1978) et Cram & Evans (1980). Selon ces auteurs, le ver se déplace de temps en temps en avant ou en arrière dans le tube expérimental où il a été introduit, irrigue ce tube par des mouvements ondulatoires du corps, agite la région propériostomiale, gagne l'orifice du tube, explore la surface alentour et se rétracte dans le tube où il peut se retourner.

Mais l'ordre de déroulement des actes des séquences d'activité est extrêmement flexible et probablement non déterminé par un programme strict au niveau du système nerveux central. En outre, toujours selon Evans, à l'échelle individuelle et à petit pas de temps d'observation (de quelques dizaines de minutes à 2 heures), ces actes sont affectés par des stimulations d'ordres divers (chimiques, lumineuses, électriques et mécaniques).

Parmi ces actes, la prospection autour de l'orifice de la galerie qui constitue avec le retournement, au sens de Evans, "a motivational system" (paire d'actes à effets opposés) intervient de façon essentielle dans l'alimentation du ver qui se réalise selon deux modalités. Espèce omnivore (Fauchald & Jumars, 1979) *Nereis diversicolor* collecte sa nourriture à la surface du sédiment à une distance plus ou moins grande autour de l'orifice de sa galerie (aire d'alimentation) ingérant les particules qui s'y trouvent (diatomées et autres micro-organismes) en les enrobant de mucus (Harley, 1956 ; Wells & Dales, 1951 ; Evans, 1969 ; Esselink & Zwarts, 1989 ; Esnault *et al.*, 1990). *Nereis diversicolor* peut également se comporter comme un "suspensivore secondaire" dévorant un filtre de mucus qu'il a lui-même sécrété et où ont été piégées les particules amenées par une circulation d'eau activée par le comportement d'irrigation de l'animal (Harley, 1956 ; Goerke, 1966).

Reise (1979) souligne cependant que cette espèce est préférentiellement dépositoire et émet même l'hypothèse que ce mode d'alimentation pourrait être à l'origine de conflits entre individus sur les aires d'alimentation.

A cet égard, Lambert & Retière (1987) sont arrivés à la conclusion que seule la galerie dans laquelle vit l'individu de *Nereis diversicolor* adulte est défendue de l'intrusion d'un congénère, et est un territoire bien délimité. Mais ces auteurs suggèrent, par contre, que l'aire d'alimentation pourrait être le siège d'un territorialisme au sens de Davies (1978), qui se concrétise par un espacement entre individus plus important que si leur distribution se faisait au hasard. Dans leurs conditions d'expérience, l'aire d'alimentation n'était pas défendue et la ressource trophique était partagée entre individus voisins.

Il se pourrait cependant que l'activité de prospection à la surface du substrat, selon son intensité, accroisse les contacts interindividuels, contrôle le partage de l'espace et, qu'au-delà d'un certain seuil, elle génère des comportements agonistiques.

L'objet du présent travail vise donc à quantifier cette activité à l'échelle d'une "population expérimentale", à mettre en évidence le caractère continu ou périodique (journalier et (ou) saisonnier) de son déroulement (intervenant sur la fréquence des contacts interindividuels) et enfin, à juger des effets de facteurs susceptibles de la moduler, à savoir la température et l'éclairement.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les vers mis en expériences, prélevés sur la vasière exondable de l'anse de la Richardais (bassin maritime de la Rance, France), mesuraient entre 5 et 8 cm de longueur et avaient un

poids moyen frais essuyé de  $632 \pm 44$  mg ; ces valeurs correspondent, pour les populations de notre secteur d'étude, à des individus âgés de 2 à 3 ans.

A chaque expérience, 80 individus de *N. diversicolor* étaient introduits dans une enceinte de 32 x 32 cm de côté où avait été déposée une couche de 15 cm de sédiment provenant du site de récolte, défauné mais non stérilisé, préalablement tamisé sur maille carrée de 500 µm et bien homogénéisé. Les parois de l'aquarium étaient obscurcies sur toute l'épaisseur du substrat et l'ensemble de chaque cuve protégé des rayonnements horizontaux ou obliques par des cloisons amovibles. *100*

Le traitement du sédiment, contenu dans chaque bac d'expérience, joint au développement rapide à sa surface de micro-organismes et diatomées, nous ont raisonnablement conduits à ne pas considérer la nourriture comme un facteur susceptible de limiter l'activité des vers à l'interface eau-substrat. Aucune alimentation complémentaire n'a été apportée ; sa détection chimique aurait, en effet, probablement entraîné un surcroît très sensible d'activité autour de l'orifice de la galerie avec augmentation de la fréquence et de la durée de l'acte (Evans *et al.*, 1974). *200*

Les individus furent maintenus dans ces bacs en immersion permanente à niveau constant (20 cm). La température de l'eau était régulée à  $\pm 0,5$  °C et les valeurs de densité de l'eau de mer sont toujours restées comprises entre 1 025-1 027. *212*

Les différentes expériences se sont déroulées soit en lumière naturelle, l'éclairement au niveau du substrat variant de 560 à 1 100 lux le jour et n'excédant pas 0,14 lux la nuit, soit en lumière artificielle avec éclairement de 1 700 lux.

Une première série d'expériences, en lumière naturelle, a été effectuée aux températures de 8, 13, 18 et 23 °C ; une seconde série, à 18 °C et en lumière artificielle, fut conduite en cycle obscurité-lumière (DL : 8-16 h), obscurité continue (DD) et lumière continue (LL).

La méthode retenue pour quantifier l'activité de recherche alimentaire de la "population expérimentale" a consisté à dénombrer, sur des périodes de 24 et 36 heures durant 1 minute toutes les 15 minutes, les individus dont la partie antérieure prospectait la surface du sédiment autour d'un orifice de galerie. Pour chaque série d'expériences les premiers dénombrements ont été entrepris dès que les individus avaient structuré leur propre galerie soit environ une semaine après leur introduction dans les bacs (Lambert & Retière, 1987). Les observations ont été effectuées avec précaution en évitant toute vibration ou "passage d'ombre" au-dessus des aquariums susceptible de provoquer le retrait des vers dans leur galerie (Evans, 1969). La prise des données en obscurité a été réalisée en lumière rouge allumée uniquement pendant la période d'observation (1 minute). Nous avons pu vérifier, après Pora & Nitu (1948), que *Nereis diversicolor* est très peu sensible à cette lumière, les individus ne réagissant pas à l'allumage des lampes.

A partir des dénombrements a été défini un indice horaire d'activité (IHA), somme des 4 valeurs recueillies au cours de chaque heure d'observation. Pour s'assurer de la validité de ces indices calculés sur la base de 4 données horaires, deux séries de 12 observations d'une durée de 1 mn chacune toutes les 5 mn pendant 1 heure furent effectuées, l'une en photophase, l'autre en scotophase.

Afin de mettre en évidence l'influence de la température sur l'intensité de l'activité de prospection alimentaire journalière (24 h), on a calculé la somme des 24 indices horaires d'activité obtenus pendant les cycles d'observations aux différentes températures (IHAC).

Le test statistique non paramétrique "U" de Wilcoxon - Mann - Whitney (Zar, 1984) a été utilisé, afin de comparer la similitude entre les distributions des IHA aux différentes températures et conditions d'éclairement.

## RÉSULTATS

Les données recueillies en 1 heure à partir, soit de 4 observations de 1 mn tous les quarts d'heure, soit de 12 observations de 1 mn toutes les 5 mn, ne sont pas significativement différentes entre elles tant en photophase qu'en scotophase. La prise de 4 données par heure suffit donc à établir un indice horaire d'activité (IHA) valide.

### EFFETS DE LA TEMPÉRATURE

Dans les expériences conduites en lumière naturelle, la courbe de variation des IHAC en fonction de la température (Fig. 1) montre clairement que l'activité de recherche à la surface du substrat se révèle à des températures comprises entre 8 et 13 °C ; elle s'intensifie ensuite considérablement entre 13 et 18 °C, les valeurs de l'IHAC passant de 11 à 102 et atteint son niveau maximal à 23 °C.

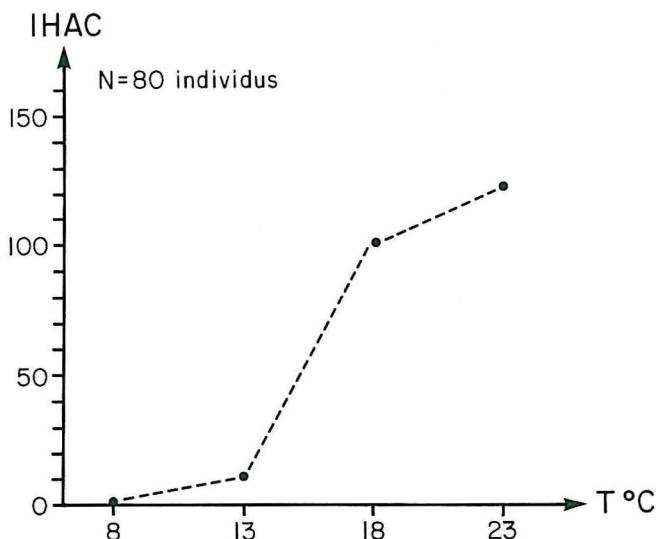


Fig. 1 : Influence de la température (°C) de l'eau de mer sur l'intensité de l'activité de prospection alimentaire journalière de *Nereis diversicolor*. Courbe de variation des indices horaires d'activité cumulés sur 24 heures (IHAC).

L'analyse des graphiques représentant les fluctuations de l'IHA au cours d'un cycle de 24 heures en éclairement naturel, dont les distributions des valeurs se rapportant aux diverses températures expérimentales sont significativement différentes au seuil de 5 %, fait apparaître :

- la grande variabilité du niveau d'activité de prospection à petite échelle de temps (quelques heures) ;
- le caractère essentiellement diurne de cette activité aux températures de 13 et 18 °C (Fig. 2 a et b) ;
- l'étalement de cette activité en phase nocturne à la température de 23 °C (Fig. 2 c).

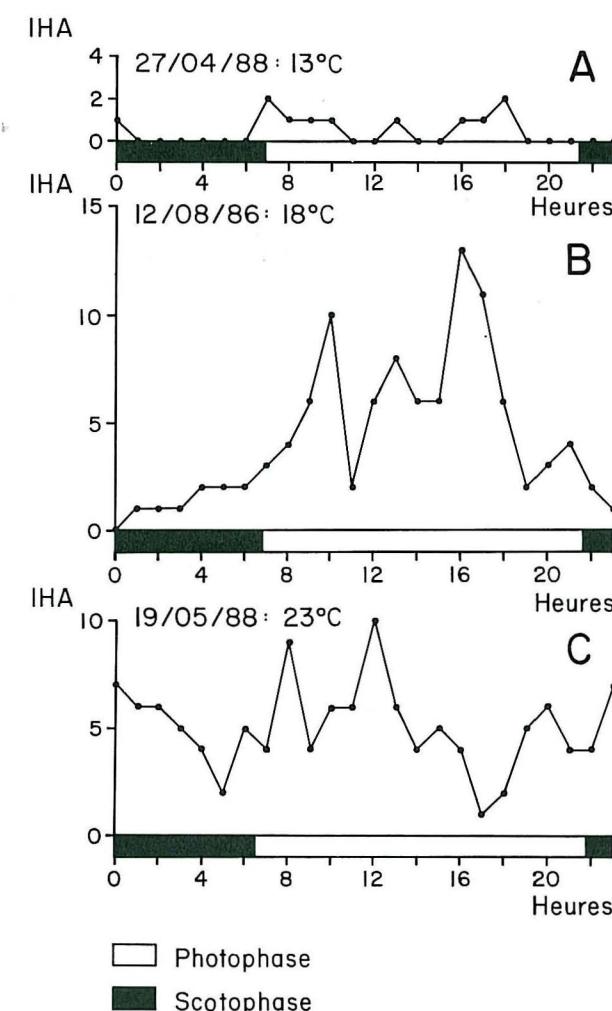


Fig. 2 : Évolution des valeurs de l'indice horaire d'activité (IHA) sur 24 heures à différentes températures (°C).

## EFFETS DU CYCLE NYCTHÉMÉRAL

Au vu des conclusions précédentes, il semble que le cycle nycthéméral pourrait influer sur l'activité de recherche de *Nereis diversicolor* à la surface du sédiment. Les résultats des expériences conduites en chambre noire et éclairement contrôlé suggèrent bien l'existence d'un rythme journalier d'activité (Tabl. I et Fig. 3). En effet, en cycle DL, les valeurs des IHA de scotophase (N) sont significativement inférieures à celles des IHA de photophase (J). L'intensité de l'activité de prospection est nettement plus élevée en période diurne qu'en phase nocturne (Fig. 3 a) ; cette différence d'intensité pourrait traduire un rythme journalier synchrone avec le cycle nycthéméral et dont l'origine serait de nature endogène. De fait, en cycle DD, les valeurs des IHA de nuit subjective (NS) sont significativement inférieures à celles des IHA de jour subjectif (JS). En cycle LL, les valeurs des IHA de nuit subjective (NS) restent inférieures à celles des IHA de jour subjectif (JS). Les variations d'intensité de l'activité de prospection se poursuivent donc dans des conditions d'obscurité permanente ou d'éclairement continu. Si des observations de plus longue durée confirment la reproductibilité de ces fluctuations, le rythme ainsi révélé passerait, en l'absence de cycle nycthéméral, en "free running" (Fig. 3 b et c). Le cycle nycthéméral n'apparaît pas comme un synchroniseur de ce rythme dont l'origine serait donc bien endogène.

TABLEAU I

Résultats de la comparaison des distributions de valeurs des indices horaires d'activité (IHA) en cycle obscurité-lumière (DL), obscurité-obscurité (DD) et lumière-lumière (LL) par le test U de Wilcoxon - Mann-Whitney.

	DL		DD		LL		
	J	N	JS	NS	JS	NS	
DL: Cycle obscurité-lumière	S 1 %	S 0,1 %	—	—	Ns	—	J
DD: Cycle obscurité-obscurité	—	—	Ns	—	—	Ns <sub>h.</sub>	N
LL: Cycle lumière-lumière	—	—	S 5 %	S 0,1 %	—	—	JS
J: Photophase	—	—	—	—	—	S 5 %	JS
JS: Jour subjectif	—	—	—	—	—	S 0,1 %	NS
N: Scotophase	—	—	—	—	—	JS	LL
NS: Nuit subjective	—	—	—	—	—	NS	—
S: Différence significative	—	—	—	—	—	—	—
Ns: Différence non significative	—	—	—	—	—	—	—

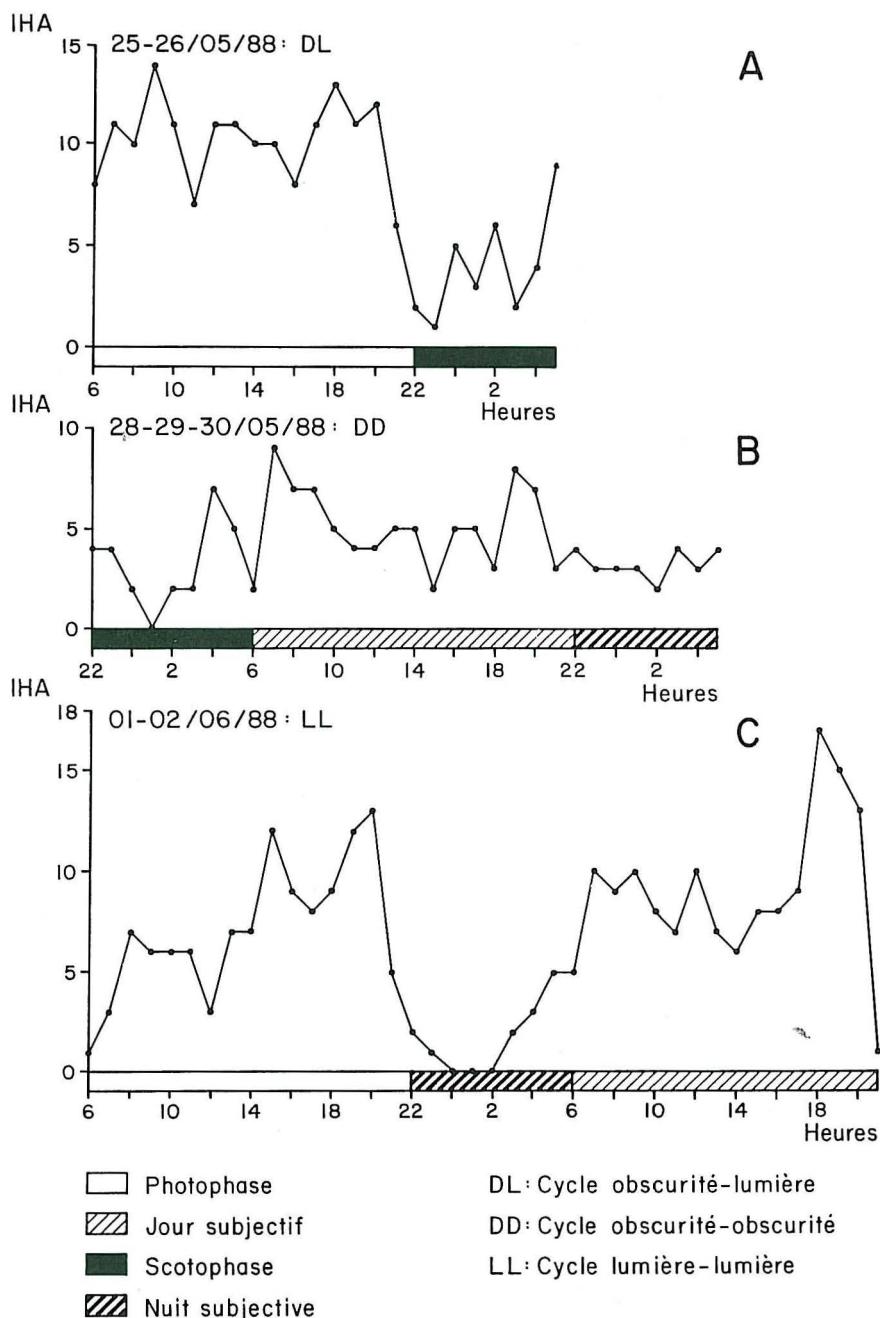


Fig. 3 : Évolution des valeurs de l'indice horaire d'activité (IHA) à 18 °C, en lumière artificielle dans une chambre noire, selon différentes conditions d'éclairage.

Les données acquises laissent également penser que des relations existeraient entre intensité d'éclairement et niveau d'activité :

- le niveau d'activité diurne des individus de *Nereis diversicolor* soumis à des conditions d'éclairement identiques reste du même ordre de grandeur. En effet, pour une intensité lumineuse de 1 700 lux, les valeurs des IHA de jour subjectif (JS), en cycle LL (moy. 8,9) demeurent voisines de celles des IHA de photophase (J) en cycle DL (moy. 10,2) (Tabl. I) ;

- le niveau d'activité diurne des individus de *Nereis diversicolor* soumis à un éclairement dont l'intensité oscille entre 560 et 1 100 lux s'avère inférieur à celui d'un lot comparable soumis à un éclairement de 1 700 lux. De fait, les valeurs des IHA de photophase, en lumière naturelle, (moy. 5,8) sont inférieures à celles de photophase en cycle DL (moy. 10,2) et de jour subjectif en cycle LL (moy. 8,9) ;

- le niveau d'activité diurne des individus de *Nereis diversicolor* soumis à un éclairement naturel dont l'intensité oscille entre 560 et 1 100 lux (IHA moy. 5,8) demeure à peu près similaire à celui observé en jour subjectif, à l'obscurité, en cycle DD (IHA moy. 5,1).

L'augmentation de l'éclairement n'entraînerait une élévation de l'activité diurne de prospection à la surface du substrat qu'au-delà d'une "valeur-seuil" de l'intensité lumineuse.

## DISCUSSION

Maintenue en condition d'immersion permanente, une population de *Nereis diversicolor* manifeste, essentiellement en phase diurne, une activité de prospection dont l'intensité varie avec la température.

Plusieurs raisons ont guidé le choix du protocole expérimental que nous avons adopté. Tout d'abord, nos observations de terrain révèlent que l'activité de prospection alimentaire hors de la galerie, faible voire inexistante sur les sédiments exondés, peut se poursuivre, à marée basse, dans les flaques et marigots. Bohn a d'ailleurs, dès 1903, souligné le comportement de sortie du sable des individus à marée montante et leur rétraction à marée descendante. Étudiant les réactions de l'endofaune des vasières exondables aux fluctuations tidales du niveau d'eau, Vader (1964) a clairement démontré que le pourcentage d'individus prélevés dans des flaques immergées et occupant la partie supérieure des galeries (jusqu'à atteindre l'interface eau-sédiment) était d'autant plus fort que le niveau d'eau dans les enceintes expérimentales était plus élevé. Ces conclusions s'opposent à celles d'Esselink & Zwarts (1989) selon lesquelles des individus de *Nereis diversicolor*, provenant des vasières intertidales des côtes frisonnes, ne sont jamais observés à la surface du sédiment en conditions expérimentales d'immersion. Cette contradiction révèle peut-être simplement des différences de comportement alimentaire entre populations géographiquement séparées, comparables à celles relatives au caractère diurne ou nocturne de l'activité de nage de l'amphipode *Corophium volutator* (Hugues & Horsfall, 1990).

Quoi qu'il en soit, on doit se poser la question de la signification fonctionnelle d'une telle activité s'exprimant surtout en conditions d'immersion, pour des populations natu-

relles implantées dans les substrats meubles des hauts estrans et dont le plus grand nombre des individus qui les constituent sont soumis à des émersions régulières et prolongées en période de morte-eaux. Il n'est pas impossible que des mécanismes telles les sorties massives en pleine eau observées en périodes de vive-eaux estivales, lors du retrait de la mer (Lambert, inédit), puissent contribuer au déplacement d'une fraction importante de la population vers des niveaux inférieurs, plus fréquemment immersés, et constituer ainsi une réponse de cette population à la contrainte que représentent les rythmes de marée. De tels déplacements par nage ont été mis en évidence par Hugues (1988) chez l'espèce *Corophium volutator* qui peuple les mêmes biotopes ; l'auteur accorde à ce comportement natatoire un rôle dans la dispersion des individus au cours de leur cycle de vie pouvant intervenir dans la régulation d'abondance de la population.

Nous avons clairement montré que l'intensité de l'activité de recherche alimentaire varie avec la température. De ce point de vue, Mangum & Cox (1966) ont déjà mentionné que la réponse alimentaire de la polychète Onuphidae *Diopatra cuprea* à des stimulations chimiques est bloquée à des températures basses mais cependant comprises dans la gamme de tolérance thermique de l'espèce. Mangum (1969) a également déterminé des températures de blocage d'ingestion chez deux espèces de Nereidae, *Nereis vexillosa* et *Nereis succinea*. Les résultats des expériences de Yokoyama (1988) sur l'espèce *Parapriionospio* sp. forme A confortent les conclusions de Mangum : au-delà d'un seuil de blocage, l'élévation de la température accroît la production de pelotes fécales qui sert à quantifier l'activité alimentaire de ce Spionidae.

Pour sa part, l'activité alimentaire de *Nereis diversicolor* est stoppée à 8 °C alors que les individus sur lesquels nous avons expérimenté peuvent supporter en milieu naturel et en période hivernale des températures n'excédant pas quelques degrés au-dessus de zéro. La reprise d'activité s'effectue pour des valeurs voisines de 13 °C qui correspondent aux températures printanières des eaux littorales du nord-ouest de l'Europe. A cet égard, il est intéressant de noter que c'est à cette saison que les populations entament leur nouvelle phase de croissance (Dales, 1951 ; Chambers & Milne, 1975 ; Heip & Herman, 1979, Olive & Garwood, 1981...). En hiver, la très faible activité de prospection coïncide avec le très fort ralentissement de croissance des individus. A cette saison, les relations interindividuelles (contacts entre individus à la surface du substrat) sont, par conséquent, très peu nombreuses ou inexistantes. Au printemps, puis en été, en liaison avec l'accroissement de température, les relations interindividuelles s'intensifient progressivement ; un territorialisme se manifeste, les individus se répartissant plus régulièrement dans le sédiment (Lambert & Retière, 1987). A petite échelle spatiale, le comportement de prospection peut intervenir, au rythme des saisons, pour modifier le mode de distribution et l'abondance des individus. A plus grande échelle, la dispersion active d'un certain nombre d'individus, à la faveur des marées estivales de vive-eaux, permet probablement à une fraction de la population de s'installer dans des biotopes où les conditions d'immersion sont plus favorables au développement de l'activité de prospection.

On peut s'étonner que le comportement de prospection alimentaire à la surface du substrat se manifeste essentiellement en phase diurne. De fait, contradictoirement aux remarques de Pora & Nitu (1948) sur la photosensibilité de *Nereis diversicolor*, Herter (1926) et Amelin (1930) ont bien souligné le caractère négatif du phototactisme de cette espèce ; selon ces auteurs, ce tactisme s'exprime par une réaction de fuite des individus en direction opposée d'une source lumineuse à laquelle ils sont exposés et, dans le cas d'expérimentations en galeries artificielles, par leur retrait dans les tubes de verre lorsqu'ils sont soumis à de brusques variations de l'intensité lumineuse (Evans, 1969, 1971 ; Evans *et al.*, 1974). Dans des conditions d'éclairement stable, nous n'avons jamais noté de localisation préférentielle des individus dans des zones d'ombres ou obscurcies. D'ailleurs, Harley (in Evans, 1969) constate que des individus de *Nereis diversicolor* s'alimentent davantage à la lumière qu'à l'obscurité. Si nos résultats ne révèlent pas un réel phototactisme positif (orientation vers la source lumineuse), il est cependant indéniable qu'en conditions d'éclairage, les vers effectuent dans leur galerie, et selon une fréquence qui reste à analyser, des mouvements verticaux qui les amènent à la surface du sédiment qu'ils prospectent à des fins alimentaires. *Nereis diversicolor* semble bien manifester un photocinétisme positif déjà décelé par Clark (1956) chez *Nephrys cirrosa* dont les structures oculaires, voisines de celles de *Nereis diversicolor*, n'autorisent pas l'orientation vers une source de lumière. Selon Clark (1956), la fréquence de nage est d'ailleurs fonction de l'intensité lumineuse ; ce résultat conforte l'hypothèse que nous émettons à cet égard, sur l'activité de prospection de *Nereis diversicolor*.

Il importe enfin de réfléchir sur la valeur adaptative du comportement de recherche alimentaire en phase diurne. On sait que la détection d'une ombre portée entraîne une réaction de retrait de *Nereis diversicolor* dans sa galerie (Evans, 1969) ; en milieu naturel, cette réaction permettrait à l'animal d'échapper plus aisément à un prédateur. Le caractère diurne de l'activité de prospection apparaît donc comme une stratégie antiprédatrice. Cette signification a déjà été proposée par Nicol (1950) qui a montré que la polychète Sabellidae, *Branchiomma vesiculosum*, active le jour, se rétracte dans son tube en réponse à des ombres portées. Selon cet auteur, il est très probable que ce réflexe doit avoir une valeur de survie considérable en terme de pression de prédation. La réponse de ces espèces à la lumière contraste avec celle de *Sabella pavonina* (Evans, 1971), *Eupolymnia nebulosa* (Lang, 1984 ; Gremare, 1988) et *Nereis virens* (Miron *et al.*, 1991) qui manifestent une évidente activité de filtration et de prospection alimentaire nocturne.

Toutefois, les facteurs lumière et température ne sont probablement pas les seuls à déterminer le rythme et l'intensité de l'activité de prospection, car dans la nature beaucoup d'animaux sont probablement constamment bombardés par un ensemble de stimuli, et leur comportement est sans doute un compromis entre plusieurs réponses (Evans, 1971). Pour autant, il ne faut pas oublier comme l'ont prouvé les recherches de Evans & Downie (1986) sur *Platynereis dumerilii* que les actes sont organisés selon une hiérarchie de dominances qui fait que ceux qui exigent une réponse immédiate, telle la fuite face à un prédateur, sont prioritaires sur ceux dont l'urgence est moins grande.

## REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée en partie par le Laboratoire Maritime de Dinard (Museum national d'Histoire Naturelle), par une subvention du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie du Canada (A 3540), et une bourse de stage du programme d'échanges Canada - France (CNRS - CNRS) à G. Desrosiers. Nous remercions le Docteur Kim Juniper du Département d'Océanographie de l'Université du Québec à Rimouski pour ses conseils et Madame J. Noël pour la réalisation des figures.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMELN, P., 1930. Der Lichtsinn von *Nereis diversicolor* O.F. Müller. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, 47 : 685-722.
- BOHN, G., 1903. Contribution à la psychologie des annélides. *Bull. Inst. Gén. Psychol.*, 2 : 317-325.
- CHAMBERS, M.R. & H. MILNE, 1975. Life cycle and production of *Nereis diversicolor* in the Ythan estuary, Scotland. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 3 : 133-144.
- CLARK, R.B., 1956. The eyes and photonegative behaviour of *Nephrys* (Annelida Polychaeta). *J. Exp. Biol.*, 33 : 461-477.
- CRAM, A. & S.M. EVANS, 1980. Stability and lability of the evolution of behaviour in nereid polychaetes. *Anim. Behav.*, 101 : 131-137.
- DALES, R.P., 1951. An annual history of a population of *Nereis diversicolor*. *Biol. Bull. Mar. Lab. Woods Hole*, 101 : 131-137.
- DAVIES, N.B., 1978. Ecological questions about territorial behaviour. In KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (Ed.) Behavioural ecology. An evolutionary approach. *Blackwell. Sc. Publ.* : 317-350.
- ESNAULT, G., C. RETIERE & R. LAMBERT, 1990. Food resource partitioning in a population of *Nereis diversicolor* (Annelida, Polychaeta) under experimental conditions. In : Trophic Relationships in the Marine Environment, Proc. 24 th Europ. Mar. Biol. Symposium, Aberdeen Univ. Press, Edit. M. Barnes and R.N. Gibson : 453-467.
- ESSELINK, P. & L. ZWARTS, 1989. Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 56 : 225-242.
- EVANS, S.M., 1969. Habituation of withdrawal response in Nereid polychaetes. I. The habituation process in *Nereis diversicolor*. *Bio. Bull. Mar. Lab. Woods Hole*, 137 : 105-117.
- EVANS, S.M., 1971. Behavior in polychaetes. *Quart. Rev. Biol.*, 43 : 379-405.
- EVANS, S.M., A. CRAM & F. ROGERS, 1974. Spontaneous activity and responses to stimulation in the polychaete *Nereis diversicolor* (O. F. Müller). *Mar. Behav. Physiol.*, 3 : 35-58.
- EVANS, S.M. & F. ROGERS, 1978. Organization of tubicolous behaviour in the Polychaete *Nereis diversicolor* (O.F. Müller). *Mar. Behav. Physiol.*, 5 : 273-288.
- EVANS, S.M. & P.J. DOWNIE, 1986. Decision-making processes in the polychaete *Platynereis dumerili*. *Anim. Behav. Annu. Rev.*, 17 : 193-284.
- FAUCHALD, K. & P.A. JUMAR, 1979. Diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 17 : 193-284.
- GOERKE, H., 1966. Nahrungsfiltration von *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Nereidae, Polychaeta). *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 10 : 49-58.
- GREMARE, A., 1988. Feeding, tube-building and particle size selection in the terebellid polychaete *Eupolynnia nebulosa*. *Mar. Biol.*, 97 : 243-252.
- HARLEY, M.B., 1956. The feeding habits of *Nereis diversicolor* and related polychaetes. Ph. D. Thesis, University of London, London, U.K.
- HEIP, C. & R. HERMAN, 1979. Production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Polychaeta) in a shallow brackish-water pond. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 8 : 297-305.
- HERTER, K., 1926. Versuche über die Phototaxis von *Nereis diversicolor* O.F. Müller. *Z. Vergl. Physiol.*, 4 : 103-141.
- HUGUES, R.G., 1988. Dispersal by benthic invertebrates : the in situ swimming behaviour of the amphipod *Corophium volutator*. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 68 : 565-579.

- HUGUES, R.G. & I.M. HORSFALL, 1990. Differences in the swimming behaviour of the amphipod *Corophium volutator* from different populations. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 70 : 143-148.
- LAMBERT, R. & C. RETIÈRE, 1987. Étude de la territorialité chez les adultes de *Nereis diversicolor* (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*, 305 : 643-647.
- LANG, F., 1984. Étude de l'activité tentaculaire de *Eupolymnia nebulosa* Montagu (Annélide Polychète) : son rôle sur la dynamique de la population et la structuration du peuplement. *Océanis*, 10 (7) : 775-784.
- MANGUM, C.P., 1969. Low temperature blockage of the feeding response in boreal and temperate zone polychaetes. *Chesapeake Science*, 10 (1) : 64-68.
- MANGUM, C.P. & C.D. COX, , 1966. A feeding response to chemical stimuli in the onuphid polychaete *Diopatra cuprea* (Bosc). *Amer. zool.*, 6 : 456-457.
- MIRON, G., G. DESROSIERS, C. RETIÈRE & R. LAMBERT, 1991. Dispersion and prospecting behaviour of the polychaete *Nereis virens* (Sars) as a function of density. *J. exp. mar. biol. ecol.*, 145 : 65-77.
- NICOL, J.A.C., 1950. Responses of *Branchiomma vesiculosum* (Montagu) to photic stimulation. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 20 : 303-320.
- OLIVE, P.J.W. & P.R. GARWOOD, 1981. Gametogenic cycle and population structure of *Nereis (Hediste) diversicolor* and *Nereis (Nereis) pelagica* from North-East England *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 61 : 193-213.
- PORA, E.A. & S. NITU, 1948. Contribution à l'étude de l'excitabilité et du rythme d'activité chez : *Actinia equina*, *Nereis diversicolor* et *Portunus holsatus* de la mer Noire. *Ann. Sci. Jassy Sci. Nat.*, 31 : 101-107.
- REISE, K, 1979. Spatial configurations generated by mobile benthic polychaetes. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 32 : 55-72.
- VADER, W.J.M., 1964. A preliminary investigation into the reactions of the infauna of the tidal flats to tidal fluctuations in water level. *Neth. J. Sea Res.*, 2 (2) : 189-222.
- WELLS, G.P. & R.P. DALES, 1951. Spontaneous activity patterns in animals behaviour ; the irrigation of the burrow in the polychaetes *Chaetopterus variopedatus* (Renier) and *Nereis diversicolor* O.F. Müller. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29 : 661-680.
- YOKOYAMA, H., 1988. Effects of temperature on the feeding activity and growth rate of the spionid polychaete *Paraprionospio* sp. (form A). *J. exp. mar. biol. ecol.*, 123 : 41-60.
- ZAR, J.H., 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey : 716 pp.