

# Éthologie alimentaire d'annélides polychètes endogées : détermination du niveau sédimentaire où s'effectue la collecte de la nourriture

Chantal SALEN-PICARD\*, Claire GRAHAM\*\* & Magali GÉRINO\*

\* Station Marine d'Endoume, Centre Océnologique de Marseille  
 URA CNRS 41, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France  
 \*\* Texas A & M University at Galveston, Department of Marine Biology  
 4700 Avenue U, Building 303, Galveston, USA

## ABSTRACT

**Feeding ethology of infaunal polychaetous annelids: a method to determine the sediment layer at which food is collected**

Little is known about the sediment layer at which infaunal deposit feeders collect their food. A method was developed to determine the proportion of ingested sediment at a given level using a coloured marker. Individuals of the species that was investigated were placed into cores of sediment that had been previously homogenized. A layer of sediment 1 cm thick, previously mixed with fluorescent pigment of similar grain size, was placed in each core at varying depths. Animals were removed after four days and fecal pellets were collected and oven dried. Pigments were extracted and quantified using a spectrofluorimeter. Pigment concentrations in sediment and in fecal pellets allowed us to calculate the proportion of ingested sediment at a given depth. The method was used for the polychaetous annelid *Capitella capitata*. Results showed that for individuals of mean dry weight comprised between 0.75 and 1.5 mg, 54.3 ± 15.1 % of total ingested sediment was taken between 1 and 2 cm. However, some amount of sediment was ingested at deeper levels (5.4 ± 1.4 % below 3 cm deep). This, together with an inclusion of galleries and with observations in thin aquaria, suggests that *Capitella capitata* is capable of vertical movements of greater amplitude than was suspected.

## RÉSUMÉ

Le niveau sédimentaire auquel s'effectue la collecte de la nourriture chez les espèces endogées dépositives est généralement mal connu. Une méthode utilisant un traceur coloré a été mise au point afin de déterminer la proportion de sédiment ingéré à un niveau donné. Les individus de l'espèce testée sont placés dans des carottes de sédiment préalablement homogénéisé. Une couche de 1 cm d'épaisseur de sédiment mélangé à un pigment fluorescent de granulométrie semblable à celle du sédiment est intercalée dans chaque carotte à différentes profondeurs. Au bout de quatre jours les animaux sont récupérés par tamisage, leurs pelotes fécales sont récoltées et séchées à l'étuve. Le pigment est extrait et dosé à l'aide d'un spectrofluorimètre. Les concentrations du pigment dans le sédiment d'origine et dans les pelotes fécales permettent de calculer la proportion de sédiment ingéré à une profondeur donnée. La méthode testée pour l'annélide polychète *Capitella capitata* a montré que des individus d'un poids moyen compris entre 0,75 et 1,5 mg de matière sèche collectent 54,3 ± 15,1 % du sédiment total qu'ils ingèrent entre 1 et 2 cm de profondeur ; cependant une quantité non négligeable de sédiment (5,4 ± 1,4 %) est prélevée au-dessous de 3 cm. Ce résultat joint à l'observation des galeries du polychète en aquarium extra plat et d'après un moulage suggère que l'espèce est capable de déplacements verticaux d'une amplitude supérieure à ce qui est généralement admis.

## INTRODUCTION

La quantification des flux entre les différents compartiments des systèmes marins littoraux et les tentatives d'établissement de bilans de carbone ou d'azote au sein de ces systèmes mettent souvent en évidence le manque de données relatives au rôle joué par la faune endogée (RODHOUSE & RHODEN, 1987 ; KEMP *et al.* 1990). Or, cette dernière, par sa physiologie et son éthologie représente le vecteur principal des flux et des modifications de ces flux à l'intérieur de la colonne sédimentaire et à l'interface eau-sédiment. L'influence des organismes sur les propriétés physiques et chimiques des sédiments (bioturbation) dépend, en effet, d'un certain nombre de paramètres autécologiques comme les modes d'alimentation, la profondeur d'alimentation par rapport à l'interface, le degré de mobilité, la taille des organismes, la densité de population, la profondeur des galeries et, si l'organisme est tubicole, la densité, la répartition et la longueur des tubes (RHOADS & BOYER, 1982). Indépendamment de la taille des organismes et de la densité des populations les méthodes utilisées pour déterminer ces différents paramètres sont les suivantes : 1) aquariums plats permettant l'observation directe des individus dans leurs galeries ou terriers (CLAVIER, 1984 ; DOBBS & SCHOLLY, 1986), 2) photographies et radiographies de profils sédimentaires (RHOADS & YOUNG, 1970), 3) réalisation de moulages des galeries ou terriers, technique qui permet d'appréhender leur architecture en trois dimensions (de VAUGELAS & BUSCAIL, 1990 ; GÉRINO, 1992), 4) incorporation au sédiment de traceurs radioactifs ou colorés afin de déterminer le sens et l'intensité des échanges entre l'interface eau-sédiment et les différents niveaux de la colonne sédimentaire (MAHAUT & GRAF, 1987 ; GÉRINO, 1990) ou bien le taux d'ingestion pour les espèces dépositoires de surface (CAMPEN, 1980a). Les espèces de l'endofaune sont, pour beaucoup d'entre elles, dépositoires et ces différentes méthodes, exception faite pour les espèces qui s'alimentent à l'interface eau-sédiment ou pour celles qui construisent des terriers permanents, ne permettent pas de déterminer la profondeur à laquelle elles collectent leur nourriture.

Dans le but d'intégrer la faune endogée dans les bilans de nutriments d'une baie des parages de Marseille occupée par un élevage de *Mytilus galloprovincialis* (anse de Carteau, golfe de Fos), nous avons été amenés à acquérir des informations sur l'éthologie alimentaire de l'annélide polychète *Capitella capitata* présent en densité élevée (jusqu'à 400 000 ind. m<sup>-2</sup>) dans le sédiment sous jacent aux cultures de moules (BAUDINET *et al.*, 1990). Nous avons, pour cela, mis au point une méthode expérimentale utilisant un traceur coloré permettant non seulement de visualiser le niveau sédimentaire auquel l'espèce collecte sa nourriture mais aussi de déterminer la proportion de sédiment ingéré à un niveau donné. L'observation des galeries en aquarium extra plat (1 mm d'épaisseur) et la réalisation d'un moulage ont permis de compléter nos observations sur le comportement de l'espèce.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1) UTILISATION D'UN TRACEUR COLORÉ.

Principe de la méthode. — Le but du travail était de mettre au point une méthode permettant de déterminer le niveau sédimentaire auquel les espèces de l'endofaune collectent préférentiellement leur nourriture. Des individus de l'espèce test (*Capitella capitata*) ont été introduits dans des carottes de sédiment reconstituées comportant à une profondeur donnée une couche de sédiment coloré. Le substrat coloré a été obtenu en mélangeant au sédiment un pigment fluorescent. Le dosage, par une méthode optique, du pigment contenu dans les pelotes fécales des animaux devait permettre d'évaluer la proportion de sédiment ingéré à une profondeur donnée.

L'espèce testée *C. capitata* provient des biodépôts issus de l'élevage de *Mytilus galloprovincialis*. Le ou les types de *C. capitata* présents sous les cultures de moules n'ont pas été déterminés. Tous les individus utilisés au cours des différentes expériences sont cependant issus d'un même couple et proviennent d'un élevage réalisé au laboratoire à température et à salinité constantes (17 °C et 33 P.S.U.).

Le sédiment utilisé a été récolté sous les cultures de moules par 5 m de profondeur ; seule la partie superficielle du substrat (0-2 cm) a été prélevée, tamisée sur une maille de 0,5 mm, homogénéisée puis congelée afin d'en éliminer la faune vivante. Le pigment employé pour colorer le sédiment est un pigment fluorescent servant de base pour des peintures industrielles, pulvérulent, non soluble dans l'eau mais soluble dans l'acétone et d'une granulométrie voisine de celle du sédiment utilisé (plus de 90 % d'éléments d'un diamètre ≤ 0,063 mm). Après addition du pigment le sédiment a été à nouveau homogénéisé.

Protocole expérimental. — Des carottiers en plexiglas d'un diamètre intérieur de 7,5 cm ont été remplis d'une couche de sédiment de 8 cm d'épaisseur à raison d'un carottier témoin sans colorant, de quatre carottiers ayant respectivement une couche colorée de 0 à 1 cm, de 1 à 2 cm, de 2 à 3 cm et de 3 à 8 cm et d'un carottier ne contenant que du sédiment coloré. Au fur et à mesure du remplissage des carottiers, des échantillons de sédiment ont été prélevés aux différents niveaux ; après lyophilisation, leurs teneurs en azote et carbone ont été déterminées (CHN analyser LECO) ; la fraction organique a été obtenue par différence entre teneur en carbone total et teneur en carbone après combustion à 450 °C (KRISTENSEN & ANDERSEN, 1987) ; les résultats ont été exprimés en pourcentage du poids de matière sèche.

Vingt individus de *C. capitata* de taille moyenne (environ 1 mg de matière sèche) ont été introduits dans chaque carottier ; trois replicats ont été réalisés. Le système a été maintenu pendant 4 jours à 17°C dans un courant continu d'eau de mer aérée ; aucun apport de nourriture n'a été effectué pendant cette période.

En fin d'expérience, les animaux ont été récupérés par tamisage sur une maille de 0,3 mm ; tous les animaux n'ayant pas été récupérés (mortalité, fuite), on n'a conservé pour chaque carottier qu'un nombre d'individus correspondant au nombre minimum récupéré soit 10 individus. Les vers ont été transférés dans de l'eau de mer filtrée sur 0,2 µm et laissés pendant 12 h. Les pelotes fécales émises pendant ce laps de temps ont été au fur et à mesure prélevées à la micropipette, rincées à l'eau distillée afin d'en éliminer l'excès de sel, récoltées sur filtres GF/C prépésés (toutes les pelotes provenant des 10 individus conservés pour un même carottier ont été regroupées) puis séchées à l'étuve à 40 °C pendant 12 h. Le poids de matière sèche des fèces a ensuite été exprimé à 10 µg près.

L'extraction du pigment dans de l'acétone à 90 % et son dosage ont été réalisés selon le même procédé que celui utilisé pour le dosage des pigments chlorophylliens (AMINOT & CHAUSSIEPIED, 1983). Les densités optiques ont été lues sur spectrofluorimètre Kontron SFM/B ; outre une puissance de dosage élevée, le spectrofluorimètre a permis de déterminer les longueurs d'onde d'excitation maximum (464 nm) et d'émission (493 nm) du pigment utilisé. La réalisation d'une gamme étalon à partir de concentrations connues du pigment a permis de déterminer, pour chaque échantillon, la concentration du pigment dans l'acétone (en mg. ml<sup>-1</sup>) puis dans les fèces (en ng. mg<sup>-1</sup> de matière sèche). De la même façon, la concentration moyenne en pigment du sédiment d'origine a été déterminée. Le pourcentage de sédiment coloré ingéré par rapport au sédiment total ingéré est donné par la formule :

$$Pi = \frac{Cf \times 100}{Cs}$$

où : Pi = pourcentage de sédiment coloré ingéré

Cf = Concentration du pigment dans les fèces

Cs = Concentration du pigment dans le sédiment coloré utilisé.

On a testé statistiquement (ANOVA et test t) 1) l'influence du pigment sur la quantité de sédiment ingéré, sur le taux de survie et sur la richesse en carbone et en azote du sédiment ; 2) la non assimilation et l'absence de sélection du pigment : on a déterminé si la concentration du pigment dans les fèces des animaux ayant séjourné dans les carottiers remplis uniquement de sédiment coloré est comparable à la concentration du pigment dans le sédiment ; 3) si la quantité de sédiment coloré ingéré est significativement différente en fonction de la profondeur. L'intervalle de confiance sur toutes les moyennes qui ont été calculées est exprimé avec un coefficient de sécurité de 95 %.

## 2) OBSERVATION DES GALERIES.

L'observation des galeries a été effectuée grâce à la réalisation de deux aquariums extra plats démontables pour en faciliter le remplissage et d'un mouillage. Le mouillage a été exécuté selon la technique de PERVESLER & DWORSCHAK (1985) adaptée par GÉRINO & STORA (1991). Le résultat obtenu correspond aux galeries réalisées par cinq individus de taille moyenne après quatre semaines de conditions *in vitro* dans un carottier analogue à ceux déjà utilisés.

## RÉSULTATS

### 1. GAMME ÉTALON DU PIGMENT ET CONCENTRATION DANS LE SÉDIMENT COLORÉ.

La gamme étalon réalisée à partir de six concentrations connues du pigment a permis d'établir l'équation de la droite de régression de la concentration du pigment dans l'acétone en fonction de la densité optique :

C = 0,00027.DO + 0,0012, où C = concentration du pigment dans l'acétone en mg.ml<sup>-1</sup> ; DO = Densité optique ; r = 0,995 \*\* (P ≥ 99 %).

La concentration moyenne en pigment du mélange sédiment + colorant est de 0,0765 ± 0,043 g par g de sédiment sec.

### 2. INFLUENCE DU PIGMENT SUR LA RICHESSE EN CARBONE ET EN AZOTE DU SÉDIMENT.

L'ANOVA réalisée d'après l'analyse des différents échantillons a montré que l'addition de pigment augmente de façon significative les teneurs en carbone et en azote mais que l'homogénéisation a été suffisante pour qu'il n'y ait pas de différence entre les couches colorées des divers carottiers. Le tableau 1 donne les teneurs moyennes en azote et en carbone total du sédiment et du mélange sédiment + colorant en fonction de la profondeur. La teneur en carbone organique égale à environ 50 % du carbone total dans le sédiment d'origine atteint 70 % dans le mélange sédiment + colorant.

TABLEAU 1. — Teneurs moyennes en carbone total et en azote dans le sédiment et dans le mélange sédiment + colorant en fonction de la profondeur.

	Sédiment		Sédiment + colorant	
	% C total	% N	% C total	% N
0 - 1 cm	5,76 ± 1,40	0,30 ± 0,08	9,14 ± 1,21	2,30 ± 1,22
1 - 2 cm	5,86 ± 0,12	0,25 ± 0,03	8,21 ± 2,25	2,00 ± 0,51
2 - 3 cm	5,95 ± 0,62	0,25 ± 0,04	9,39 ± 0,71	1,98 ± 0,88
> 3 cm	5,55 ± 0,36	0,27 ± 0,07	9,20 ± 1,23	2,16 ± 0,61

### 3. INFLUENCE DU PIGMENT SUR LA QUANTITE DE FÈCES ÉMISES ET SUR LE NOMBRE DE SURVIVANTS.

Le poids moyen individuel de fèces émises est de  $1,37 \pm 0,25$  mg de matière sèche. Il n'y a pas de différence significative entre les divers traitements ; on ne peut pas conclure à une influence du colorant sur la quantité de pelotes fécales émises.

Le nombre d'individus survivants varie de 10 à 19. La différence entre les différents carottiers n'est pas significative. Le nombre moyen d'individus survivants pour l'ensemble des traitements est de  $12 \pm 2$  individus.

### 4. TEST DE NON ASSIMILATION ET D'ABSENCE DE SÉLECTION DU PIGMENT.

Le test t effectué entre la moyenne ( $0,0765 \pm 0,043$  g. g<sup>-1</sup> de sédiment sec) des concentrations du pigment dans le sédiment coloré et la moyenne ( $0,0688 \pm 0,027$  g. g<sup>-1</sup> de matière sèche) des concentrations du pigment dans les pelotes fécales des individus ayant séjourné dans les carottiers remplis en totalité de sédiment coloré ne permet pas de conclure avec un coefficient de sécurité suffisant ( $P \leq 60\%$ ) à une différence entre les deux concentrations.

### 5) PROPORTION DE SÉDIMENT COLORÉ INGÉRÉ EN FONCTION DE LA PROFONDEUR DE LA COUCHE COLORÉE.

La figure 1 donne, pour chaque profondeur, la proportion moyenne de sédiment coloré ingéré par *C. capitata*. Le maximum de sédiment coloré a été ingéré ( $54,3 \pm 15,1\%$ ) lorsque la couche colorée est située entre 1 et 2 cm. La différence entre les divers niveaux est hautement significative. De plus, l'écart entre les concentrations du pigment dans les fèces aux différentes profondeurs est statistiquement supérieur à l'hétérogénéité des concentrations dans le sédiment coloré utilisé.

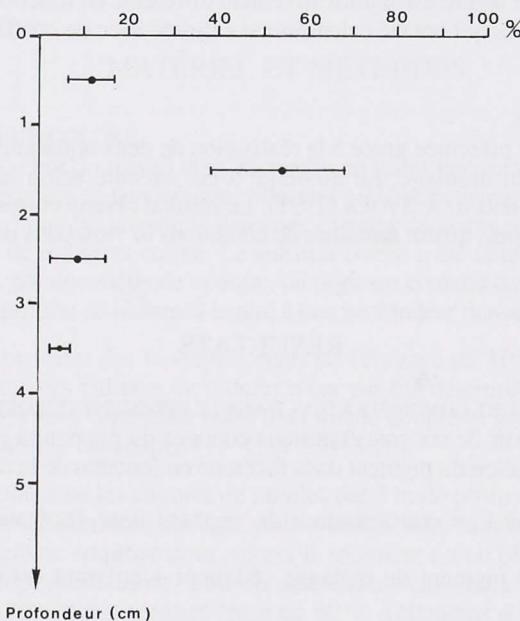


FIG. 1. — Pourcentage de sédiment ingéré par *Capitella capitata* en fonction de la profondeur.

### 6) OBSERVATIONS DES GALERIES.

Dans les deux cas (aquariums extra plats et moulage) on a observé une forte concentration de galeries dans les deux premiers cm du sédiment (Fig. 2) ; cependant on remarque la présence de galeries descendant jusqu'à plus de 10 cm de profondeur. Les galeries présentent de nombreuses bifurcations et plusieurs orifices de communication avec l'interface eau-sédiment, orifices par où sont évacuées les pelotes fécales.

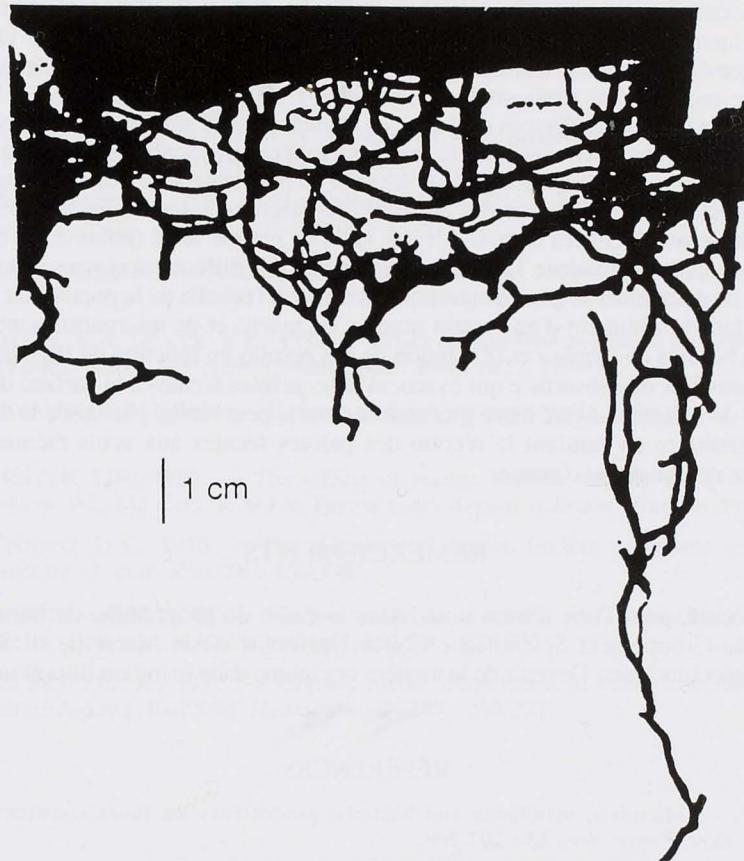


FIG. 2. — Moulage des galeries construites par cinq individus de *Capitella capitata* après quatre semaines de conditions *in vitro*.

#### DISCUSSION CONCLUSION

La méthode a montré de façon significative que les individus testés ont un niveau préférentiel de collecte de leur nourriture. Dans les études consacrées à l'éthologie alimentaire des espèces dépositoires, les traceurs colorés n'avaient guère été utilisés qu'en tant que marqueurs qualitatifs (HAVEN & MORALES-ALAMO, 1966 ; JACOBSEN, 1967 ; CAMMEN, 1980 a, b ; DOBBS & WHITLATCH, 1982). Le fait d'utiliser un pigment fluorescent soluble dans l'acétone a permis son extraction et sa quantification. La comparaison avec le témoin sans colorant a montré que le pigment n'est pas, tout au moins à court terme, toxique pour les animaux et qu'il ne modifie pas la quantité de pelotes fécales émises. Pour que le rapport concentration du pigment dans les fèces/concentration du pigment dans le sédiment ingéré soit représentatif de la proportion de sédiment coloré ingéré, il faut 1) que le pigment ne soit pas assimilable, 2) que l'espèce testée ne soit pas trop sélective dans la collecte de sa nourriture ; toutes conditions qui ont été réunies dans le cas présent. Plutôt que d'utiliser un sédiment ayant conservé sa stratification naturelle, nous avons préféré employer un sédiment homogénéisé afin d'éliminer l'influence de la richesse du substrat. L'addition du pigment enrichit cependant le sédiment en azote total et en carbone organique mais l'homogénéisation du mélange sédiment + colorant a été suffisante pour que l'enrichissement soit équivalent quel que soit le niveau coloré considéré. Les résultats obtenus sont indépendants de la richesse du substrat et traduisent bien un comportement de l'espèce.

De nombreux travaux récents menés par TENORE et ses collaborateurs (MARSH *et al.*, 1989) ont été consacrés au rôle joué par la quantité et par la qualité de l'alimentation sur la croissance individuelle et la dynamique de population de *C. capitata* type I. Le taux d'égestion et la variabilité de ce dernier en fonction de contraintes physicochimiques (température, oxygène) ou individuelles (croissance) ont été étudiés par FORBES & LOPEZ (1990) mais l'éthologie et l'influence des espèces du genre *Capitella* sur le sédiment restent mal connues. Contrairement aux grands terriers permanents construits par des espèces qui ont d'importantes capacités de bioturbation, les

structures biogènes produites par les espèces pionnières ont reçu peu d'attention (ALONGI, 1985). D'après FAUCHALD & JUMARS (1979) *Capitella* construit des tubes muqueux près de la surface du sédiment ; RHOADS & BOYER (1982) considérant que les espèces pionnières s'alimentent à ou au dessus de l'interface eau-sédiment stipulent que leur influence sur le substrat est limitée à une épaisseur inférieure à 2 cm. Notre méthode a clairement démontré que *C. capitata* est une espèce dépositivore de subsurface, la zone d'ingestion maximale pour des individus de taille moyenne se trouvant localisée entre 1 et 2 cm de profondeur. Une quantité encore importante de sédiment est ingérée au dessous de 3 cm ; ce résultat associé aux observations réalisées en aquariums extra plats et au moulage des galeries confirme le fait que l'espèce est capable de mouvements verticaux d'une amplitude supérieure à ce qui est généralement admis. L'étude du peuplement de *Capitella capitata* installé sous les cultures de moules a révélé une stratification des individus en fonction de leur taille et de leur âge : les individus juvéniles et de petite taille sont localisés entre 0 et 1 cm, ceux de grande taille (poids  $\geq 1,5$  mg) ont un maximum d'abondance entre 4 et 6 cm de profondeur. La méthode appliquée aux différentes classes de taille d'une population, devrait donc permettre de déterminer la zone d'ingestion maximale à l'échelle de la population ; de là, connaissant la distribution verticale dans le sédiment d'un certain nombre de macro et de micronutriments, il sera possible de mieux appréhender les besoins de l'espèce et l'évolution de ces besoins en fonction de l'âge des individus. De plus, chez les espèces dépositivores de subsurface qui évacuent leurs pelotes fécales à la surface du sédiment, le fait de connaître la proportion de sédiment ingéré à une profondeur donnée peut rendre plus aisée la détermination des taux de remaniement sédimentaire en limitant la récolte des pelotes fécales aux seuls éléments colorés ou après utilisation de techniques de traitement d'images.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été exécuté, pour l'une d'entre nous, dans le cadre du programme de bourses ERASMUS ; il a bénéficié du soutien du Groupement Scientifique CNRS Université d'Aix Marseille II. Société Nationale Elf Aquitaine : Cycles biogéochimiques. Devenir de la matière organique dans le milieu littoral marin.

## RÉFÉRENCES

ALONGI, D.M., 1985. — Microbes, meiofauna and bacterial productivity on tubes constructed by the polychaete *Capitella capitata*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **23** : 207-208.

AMINOT, A. & CHASSEPIED, M., 1983. — *Manuel des analyses chimiques en milieu marin*. C.N.E.X.O. Publ., Brest, 395 pp.

BAUDINET, D., ALLIOT, E., BERLAND, B., GRENZ, C., PLANTE CUNY, M.R., PLANTE, R. & SALEN PICARD, C., 1990. — Incidence of mussel culture on biogeochemical fluxes at the sediment water interface. *Hydrobiologia*, **207** : 187-196.

CAMMEN, L.M., 1980a. — A method for measuring ingestion rate of deposit feeders and its use with the polychaete *Nereis succinea*. *Estuaries*, **3** : 55-60.

CAMMEN, L.M., 1980b. — The significance of microbial carbon in the nutrition of the deposit feeding polychaete *Nereis succinea*. *Mar. Biol.*, **61** : 9-20.

CLAVIER, J., 1984. — Production due to regeneration by *Euclymene oerstedi* (Claparède) (Polychaeta: Maldanidae) in the maritim Basin of the Rance (Northern Britany). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **75** : 97-106.

DOBBS, F.C. & SCHOLLY, T.A., 1986. - Sediment processing and selective feeding by *Pectinaria koreni* (Polychaeta: Pectinariidae). *Mar. Ecol. progr. Ser.*, **29** : 165-176.

DOBBS, F.C. & WHITLATCH, R.B., 1982. — Aspects of deposit feeding by the polychaete *Clymenella torquata*. *Ophelia*, **21** : 159-166.

FAUCHALD, K. & JUMARS, P.A., 1979. — The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, **17** : 193-284.

FORBES, T.L. & LOPEZ, G.R., 1990. — Ontogenetic changes in individual growth and egestion rates in the deposit feeding polychaete *Capitella* sp. I. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **143** : 209-220.

GÉRINO, M., 1990. - The effects of bioturbation on particle redistribution in Mediterranean coastal sediment. Preliminary results. *Hydrobiologia*, **207** : 251-258.

GÉRINO, M., 1992. — *Étude expérimentale de la bioturbation en milieux littoral et profond. Quantification des structures de bioturbation et modélisation du remaniement biologique du sédiment*. Thèse Doct. Univ. Aix Marseille II, 207 pp.

GÉRINO, M. & STORA, G., 1991. — Analyse quantitative de la bioturbation induite par la polychète *Nereis diversicolor*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **313** : 489-494.

HAVEN, D.S. & MORALES ALAMO, R., 1966. — Use of fluorescent particles to trace oyster biodeposits in marine sediments. *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer.*, **30** : 267-269.

JACOBSEN, V.H., 1967. — The feeding of the lugworm *Arenicola marina* (L.). Quantitative studies. *Ophelia*, **4** : 91-109.

KEMP, W.M., SAMPOU, P., CAFFREY, J., MAYER, M., HENRIKSEN, K. & BOYNTON, W.R., 1990. — Ammonium recycling versus denitrification in Chesapeake Bay sediments. *Limnol. Oceanogr.*, **35** : 1545-1563.

KRISTENSEN, E. & ANDERSEN, F.O., 1987. — Determination of organic carbon in marine sediments ; a comparison of two CHN analyzer methods. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **109** : 15-23.

MAHAUT, M.L. & GRAF, G., 1987. — A luminophore tracer technique for bioturbation studies. *Oceanol. Acta*, **10** : 323-328.

MARSH, A.G., GREMARE, A. & TENORE, K.R., 1989. — Effect of food type and ration on growth of juvenile *Capitella* sp. I (Annelida: Polychaeta): macro and micronutrients. *Mar. Biol.*, **102** : 519-527.

PERVESLER, P. & DWORSCHAK, P.C., 1985. — Burrows of *Jaxea nocturna* Nardo in the gulf of Trieste. *Senckenbergiana marit.*, **17** : 33-53.

RHOADS, D.C. & BOYER, L.F., 1982. — The effects of marine benthos on physical properties of sediments. A successional perspective. In: P.L. Mc CALL & M.J.S. TEVESZ (eds), *Animal sediment relations*. Plenum N.Y. : 3-52.

RHOADS, D.C. & YOUNG, D.K., 1970. — The influence of deposit feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. mar. Res.*, **28** : 150-178.

RODHOUSE, P.G. & RODEN, C.M., 1987. — Carbon budget for a coastal inlet in relation to intensive cultivation of suspension feeding bivalve molluscs. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **36** : 225-236.

VAUGELAS, J. de & BUSCAIL, R., 1990. — Organic matter distribution in burrows of the thalassinid crustacean *Callichirus laurae*, Gulf of Aquaba (Red Sea). *Hydrobiologia*, **207** : 269-277.