

**IDENTIFICATION DES LARVES D'AMPHINOMIDAE
(ANNELIDES POLYCHETES)
RECUEILLIES PRÈS DE NOSY-BÉ (MADAGASCAR)
ET PROBLÈMES BIOLOGIQUES CONNEXES**

M. BHAUD

C.N.R.S. Laboratoire Arago, Banyuls s/mer

RÉSUMÉ

Des prélèvements planctoniques effectués sur le talus continental à l'ouest de Nosy-Bé (Madagascar) ont rapporté de nombreuses larves Rostraria. La description de ces larves est donnée; elle permet de les rapporter au genre Chloëia, SAVIGNY 1818, et plus précisément à l'espèce C. fusca.

Ces larves sont communes en haute mer et leur possibilité de flottaison n'est pas étrangère à ce caractère. A l'extérieur de la marge continentale, la richesse des niveaux supérieurs et le gradient numérique décroissant vers le large indiquent une origine localisée en province nérilique.

La très longue durée de vie planctonique permet de mettre en évidence une transformation morphologique graduelle, depuis les jeunes stades larvaires jusqu'aux stades juvéniles toujours planctoniques. Les différentes manifestations de la métamorphose sont échelonnées dans le temps et permettent de supposer une relative indépendance entre elles.

La durée de vie planctonique ne constitue pas une caractéristique spécifique fondamentale. Les circonstances, liées à la direction des courants, orientent les larves soit vers un cycle de vie planctonique court et localisé à la province nérilique soit vers un cycle plus long lorsque les larves dérivent vers la haute mer.

ABSTRACT

Numerous Rostraria larvae have been collected above the continental slope, west of Nosy-Bé (Madagascar). These larvae are described; they belong to the genus Chloëia, SAVIGNY 1818, and the species C. fusca.

These larvae are typical pelagic forms having an elaborate buoyancy mechanism. However beyond the continental shelf, they are most abundant in the upper layers and their number decreases towards the open sea; this shows that their origin is neritic.

The very long planktonic life supplies the evidence of a gradual morphological transformation from the earliest larval stages up to juvenile stages that are still planktonic. The different criteria to be considered under the term metamorphosis are separated in time.

The length of pelagic life is not an important specific feature. Whether the larvae have a short planktonic life limited to the neritic zone or a longer planktonic life cycle after drifting off shore mainly depends on current conditions.

1. INTRODUCTION.

Lors d'un séjour au Centre Océanographique de Nosy-Bé (Madagascar), nous avons eu la possibilité d'observer des prélèvements planctoniques effectués en dehors du plateau continental. Ces prélèvements réalisés en 1967 et 1968 par S. FRONTIER et L. LERESTE, ont été effectués avec un filet fermant de 70 cm de diamètre d'ouverture, et dont la partie filtrante était constituée par une gaze de nylon à bluter n° 8 correspondant à un vide de maille de 180 microns. Malgré le faible volume de filtration provenant de la traction verticale, les prélèvements ont permis de récolter quelques catégories larvaires peu fréquentes en province néritique et de faire des observations originales sur la dispersion des larves et leur métamorphose.

Les larves *Rostraria*, qui font l'objet de cette note, constituent dans l'ensemble de toutes les larves d'Annélides, un cas bien particulier et posent des problèmes biologiques d'un grand intérêt. Leur identification récente à la famille des Amphinomidae par MILEIKOVSKY remonte seulement à 1960 alors que la première description par AGASSIZ date de 1866. Après un bref rappel historique, nous décrivons et identifions les larves récoltées. Puis la répartition bathymétrique et topographique introduit les différentes questions relatives à l'origine des larves récoltées en haute mer, à la durée de vie pélagique, et au mécanisme de la métamorphose.

2. OBSERVATIONS ANTÉRIEURES.

AGASSIZ (1866, 1867) semble être le premier à signaler, sans la nommer, une larve de ce type. Il la rapproche des larves de *Polydora*, compte tenu de la forme de la tête et des tentacules. Cette larve, malgré son jeune âge, possède déjà un tube digestif en trois parties mais pas de soies propres à chaque segment, bien que chaque côté de la région antérieure, immédiatement en arrière d'un fort tentacule porte un faisceau de soies lisses deux fois plus longues que le corps. Le dernier segment postérieur est bordé de cils vibratiles et se termine en appendice en forme de spatule.

C'est HÆCKER (1898) qui crée le terme *Rostraria* pour caractériser un groupe de larves typiques du plancton océanique, en parallèle au terme *Mitraria* déjà créé par J. MULLER en 1851 (cf. J. MULLER, 1854, p. 88). Ces larves *Rostraria* se rattachent à quatre espèces : *R. galeata*, *R. biremis*, *R. platyrhina* et *R. oxyrhina*. La figure 1 indique les emplacements de récolte de ces différentes larves. A part ces quatre espèces principales, il décrit *R. irringensis* et *R. filamentosa*. Enfin à côté des formes *Rostraria* typiques, il en rencontre d'autres très voisines provenant de la province littorale d'Afrique Occidentale, que NOLTE, plus tard en 1941, baptisera *Kalymmaria monroviensis* et *K. lagostris*.

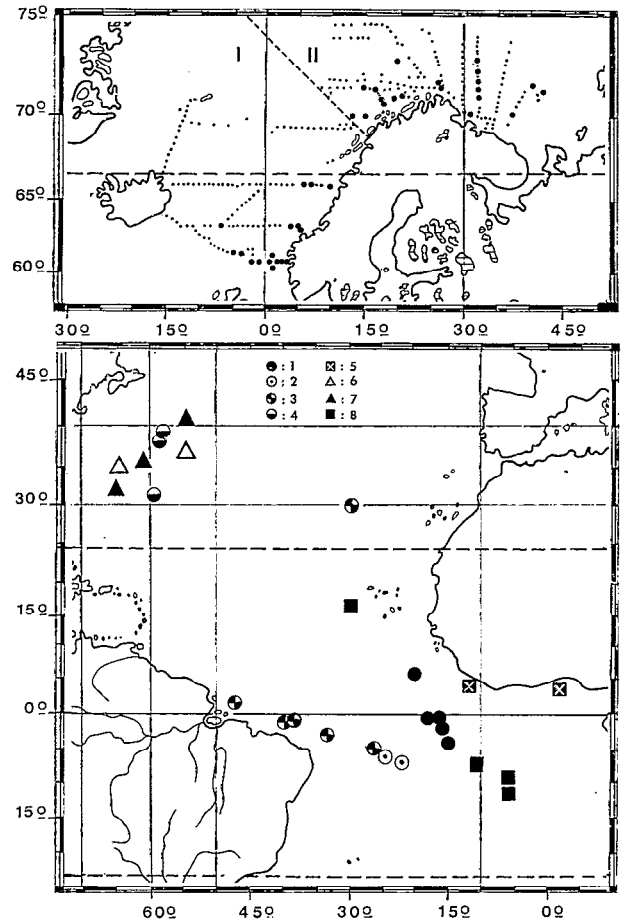


Fig. 1. — Indications bibliographiques du lieu de récolte des larves *Rostraria*. Haut. Points de récolte des *Rostraria* d'*Euphrosyne borealis* au sud de la mer de Norvège (mai 1959 : I); en mer de Barentz et au nord de la mer de Norvège (juin, juillet 1959 : II); les plus gros points représentent les stations positives (d'après MILEIKOVSKY, 1961). Bas. Lieux de récolte de *R. galeata* : 1; *R. oxyrhina* : 2; *R. platyrhina* : 3; *R. biremis* : 4; formes ouest-africaines : 5 (HÆCKER, 1898). Lieux de récolte de *Chloene atlantica* : 6 (37°45' N, 54°10' O, 24-V-1960, 6 exemplaires dans verticaux 100-50-35°03' N, 64°05' O, 7-VI-1960, 2 exemplaires dans verticaux 50-0 et 100-50) et d'*Amphinome pallasi* : 7 (40°25' N, 54°05' W, 23-V-1960, 1 exemplaire dans vertical 100-0; 32°30' N, 65°00' O, 6-VI-1960, 1 exemplaire dans vertical 50-25; 36°25' N, 62°02' O, 8-VI-1960, 1 exemplaire dans vertical 100-50) (MILEIKOVSKY, 1961). Lieux de récolte de *R. carunculata* : 8 : 12°11' S, 6°16' O, 4-IX-1903; 10°45' S, 6°23' O : 5-IX-1903; 8°43' S, 11°55' O : 10-IX-1903; 17°28' N, 29°42' O : 9-X-1903 (EHLERS, 1913).

En ce qui concerne les 4 premières espèces, leur récolte se situe en Atlantique entre le 40° parallèle Nord et le 10° Sud. Leur distribution géographique ne se chevauche pas. *R. biremis* est localisée au large des Iles Bermudes en direction de Terre Neuve; *R. platyrhina* au nord des côtes du Brésil; *R. galeata* approximativement sur l'axe vertical médian de

l'Atlantique. Une seule station entre les îles Ascension et Fernando de Noronha permet de récolter *R. oxyrhina*. Il semble tout à fait vraisemblable que ces quatre espèces constituent des stades ontogénétiques de représentants d'autant d'espèces différentes. HÆCKER propose de rattacher les *Rostraria* à la famille des *Disomidae* compte tenu des caractères communs suivants : bouche ventrale surmontée par un rostre dorsal, tentacules dorsaux aux bords lobés et très contractiles. Il remarque cependant des soies bifurquées mais les considère comme provisoires, bien qu'elles constituent un caractère essentiel des *Amphinomidae*, et que la forme particulière de la région antéro-dorsale des larves ouest-africaines rappelle la caroncule des *Amphinomidae*. HÆCKER est donc passé près de la vérité. influencé à tort par de SAINT-JOSEPH qui lui a indiqué oralement une ressemblance, dans la présence des branchies ramifiées, entre les formes littorales d'Afrique occidentale et les *Disomidae*.

EHLERS (1913) décrit un autre type de *Rostraria* : *R. carunculata* qui provient de l'Atlantique sud, par prélèvements de 400 m de profondeur. Cet auteur rattache sans hésitation ce type de larve à la famille des *Amphinomidae*. Malgré ces différentes observations, NOLTE (1941) montre bien que le lien n'est pas encore nettement établi entre les larves du type *Rostraria* et les familles des *Amphinomidae* et *Euphrosynidae*. Ces deux familles sont détachées des larves *Rostraria* qui constituent la famille des *Kalaminochaetidae*.

Par la suite, des exemplaires isolés sont recueillis en province néritique (HANNERZ, 1956 en Gullmar Fjord, et BHAUD, 1967 en Méditerranée). HANNERZ après étude détaillée des larves des *Disomidae*, repousse la suggestion d'HÆCKER et, suivant EHLERS, rattache les larves *Rostraria* aux *Amphinomidae* Savigny 1818 et *Euphrosynidae* Williams 1851.

C'est MILEIKOVSKY (1960, 1961) qui rapporte définitivement ces larves aux deux familles précédentes. Un premier groupe de larves est recueilli en Atlantique Nord en 12 stations au Sud-Est de l'île Jan Mayen, dans les eaux chaudes atlantiques. Ces larves sont recueillies par la suite en Mer de Norvège et Mer de Barentz. Elles appartiennent à l'espèce *Euphrosyne borealis*. La détermination générique est effectuée d'après l'observation des soies parapodiales et, en suivant FAUVEL (1923) le genre *Euphrosyne* est bien caractéristique à cet égard. L'identification spécifique est plus délicate et l'auteur, compte tenu du fait que les soies observées se distinguent assez bien des soies adultes de toutes les espèces de ce genre, s'oriente vers l'espèce la plus commune de l'Atlantique : *E. borealis*. La différence dans la morphologie des soies est ici très faible, en tout cas moins importante qu'en considérant *E. armadillo*, l'espèce la plus commune après *E. borealis*. Un autre groupe de larves est rattaché aux genres *Amphinome* et *Chloenea*, en utilisant essentiellement la morphologie des soies. La carte de répartition est donnée sur la figure 1.

3. OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Les exemplaires étudiés ici proviennent des eaux intertropicales malgaches. Ils ont été récoltés d'une part sur le plateau continental proche de Nosy-Bé,

d'autre part sur le talus continental à proximité de cette île, sur un fond de 500 m.

a MORPHOLOGIE DES LARVES ROSTRARIA.

1 Description des stades observés (fig. 2).

L'ensemble des stades pélagiques récoltés s'étend sur un registre de taille très large.

Les larves les plus petites n'ont le plus souvent que 6 à 8 segments et possèdent la structure du type *Rostraria* reconnaissable aux caractères suivants : deux palpes ou tentacules longs et plissés pouvant atteindre la longueur du corps; deux faisceaux antérieurs de soies provisoires, atteignant trois à quatre fois la longueur du corps; région antérieure conique en forme de capuchon portant dorsalement les palpes. Les marges externes et internes des palpes sont ciliées. Ce sont les seuls caractères visibles sur les plus jeunes stades pélagiques. Les soies de type adulte ne sont pas encore apparues.

D'autres stades, plus évolués, montrent 9 à 12 segments bien individualisés. Leur taille dépasse 1 mm. Les segments portent de chaque côté deux faisceaux de soies définitives. Chaque rame est accompagnée d'un cirre : le cirre dorsal long et effilé, le cirre ventral plus court. Il n'existe pas de branchies visibles en position dorsale, ni de troisième cirre. Les soies simples dorsales et ventrales sont bifurquées et à branches de longueur inégale. Les soies observées à ce stade sont toutes épineuses. Les soies provisoires sont, à leur base, trois à quatre fois plus larges que les soies définitives. Leur surface n'est pas épineuse mais porte de nombreuses rugosités qui se détachent peu du corps de la soie. La zone proximale est toujours lisse tandis que la partie distale porte les nombreuses aspérités très difficiles à observer. A la base des deux tentacules dorsaux une caroncule apparaît et porte une antenne impaire allongée.

Les stades les plus évolués quant à leur morphologie et toujours récoltés par pêche planctonique, n'ont plus la structure larvaire précédente. Ils ont perdu les soies provisoires et les deux tentacules dorsaux. Ces stades, dits juvéniles, possèdent seulement 12 à 15 segments, mais atteignent une dimension de 4 à 5 mm. Il est possible de les déterminer en tant qu'adultes.

Il est hautement vraisemblable que les stades d'âge divers décrits précédemment appartiennent à la même espèce. Il n'existe aucune différence morphologique entre des stades du même âge. La détermination systématique des individus les plus évolués aboutit toujours au même résultat. Enfin, malgré l'absence d'élevage, la présence d'un même type de soies définitives à la fois sur de jeunes individus et

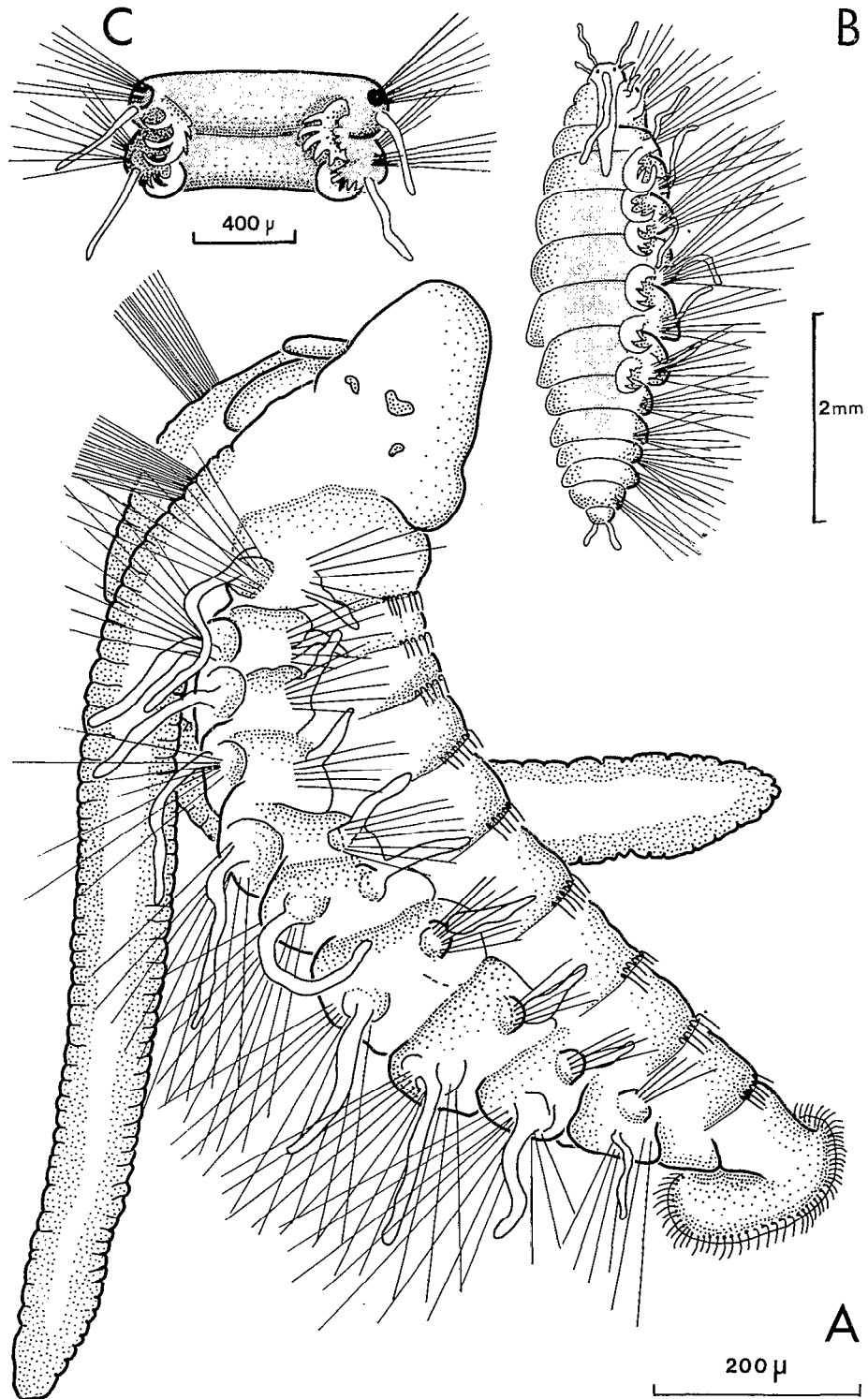


Fig. 2. — A. larve planctonique du type Rostraria ; individu très évolué possédant à la fois des caractères larvaires et adultes. Longueur du corps 1200 μ . B : individu juvénile encore planctonique ; les caractères morphologiques larvaires ont disparu, mais l'animal n'est pas encore benthique. Largeur totale/largeur du corps \simeq 3. C : segments moyens d'un individu adulte et benthique. Largeur totale/largeur du corps $<$ 2.

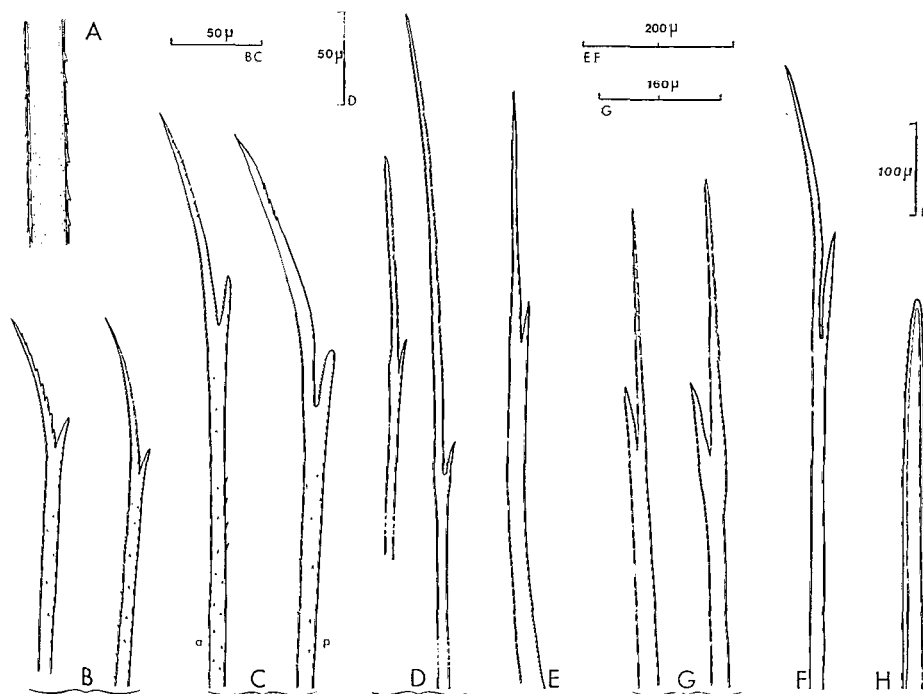


Fig. 3. — Extrémité des différentes catégories de soies. A : partie de soie provisoire ; B-C : soies intermédiaires observées sur des individus larvaires pélagiques (a : antérieure, p : postérieure) longueur des plus grandes soies = 400 μ ; D à H : soies observées sur des individus juvéniles ; D : rares soies bifurquées épineuses, proches des soies intermédiaires (longueur : 400 μ) ; E : soie ventrale lisse ; certaines soies de cette forme ont quelques rares dents (longueur : 1000 μ) ; F : soie dorsale lisse (longueur 1000 μ) ; G : soies dentelées en harpon (longueur : 600 à 800 μ) ; H : soie non bifurquée lisse, dorsale ou ventrale (longueur : 500 μ).

sur les individus juvéniles, indique le développement continu d'un même taxon.

L'observation des soies (fig. 3) et leur identification à des types précis et déjà reconnus sont très délicates. Sur des individus planctoniques âgés, les soies ont une morphologie différente de celle des soies des adultes ; de plus leur forme varie sensiblement selon la région du corps. Les soies provisoires propres aux jeunes stades larvaires constituent les deux faisceaux antérieurs. Elles sont simples, non bifurquées et rugueuses. Les soies intermédiaires, les plus fréquentes sur les jeunes formes larvaires, mais absentes ou très rares chez les individus adultes, sont bifides, leurs deux extrémités très inégales. La plus longue porte une série de dents sur sa face interne. Ces soies garnissent les rames dorsales et ventrales des jeunes stades larvaires. Les soies définitives répondent à une morphologie variée. Ce sont toutes des soies simples, bifurquées ou non.

Les soies simples bifurquées, dont les deux extrémités ont une longueur inégale, se divisent elles-mêmes en trois types : soies très élancées, lisses avec l'extrémité de la fourche la plus longue légèrement coudée ; le niveau de la bifurcation est renflé ; elles sont dorsales (fig. 3 F) ; soies aux deux pointes

courtes et lisses sans renflement au niveau de la bifurcation, elles sont ventrales (fig. 3 E) ; soies des deux types précédents avec des créneaux très prononcés sur la face externe de l'extrémité la plus longue, elles sont ventrales ou dorsales (fig. 3 G).

Les soies simples non bifurquées ont leur sommet obtus. Elles sont courtes et se rencontrent dans les deux rames (fig. 3 H).

2 Détermination des formes juvéniles pélagiques.

Elle est peu aisée, compte tenu du manque de caractéristiques spécifiques des soies définitives. On a donné une importance souvent exagérée à la présence ou à l'absence de denticulations sur les soies, sans tenir compte suffisamment de la variabilité de ce caractère et de la difficulté de le constater nettement quand les dents sont très fines ou quand les soies sont altérées (FAUVEL, 1923). Dans le cas présent, et à l'opposé de la méthode de MILEIKOVSKY, il faut exclure la possibilité de pouvoir déterminer les stades pélagiques uniquement à partir de la morphologie des soies.

Le principal caractère de la famille des Amphinomidae, bien qu'absent chez les genres *Spinther* et

Hipponoe, est la présence d'un bourrelet dorsal antérieur très saillant, la caroncule. Cet organe nuchal existe déjà chez les larves. De plus les soies sont toujours simples et le plus souvent bifurquées, mais l'importance relative des deux branches varie considérablement. Enfin, les sétigères antérieurs encadrent fortement la bouche et le nombre total de sétigères est souvent peu élevé, inférieur à 20.

La détermination générique demande une très fine observation des exemplaires juvéniles fixés. Les caractères utiles portent sur : la morphologie des branchies, la présence et la forme d'une caroncule, le nombre de cirres dorsaux, la position de l'anus, enfin la morphologie des soies qui souvent varie avec la région d'observation.

La présence d'une caroncule, de branchies pennatifides et d'un seul cirre dorsal à chaque rame conduit sans ambiguïté au genre *Chloeia*. L'absence d'un second cirre dorsal permet d'éliminer le genre *Chloenea*. Par ailleurs FAUVEL (1953) ne signale pas ce dernier genre dans la faune des Indes. L'absence de cette espèce dans la région étudiée a cependant peu de valeur et l'existence de ce critère ne serait pas suffisante pour accrédi-ter l'identité au genre *Chloenea*.

Une rapide description des stades juvéniles planctoniques apporte une confirmation utile et peut être résumée par la liste des caractères suivants qui ont été observés :

- corps ovale constitué de peu de segments : 12 à 15;
- prostomium arrondi, quatre yeux; caroncule très développée atteignant le quatrième sétigère, à partie terminale plus étroite; cette caroncule porte une antenne impaire très développée;
- parapodes hiramés, à rames écartées;
- chaque pied avec un seul cirre;
- branchies pennées;
- soies simples et bifurquées :
- (a) dorsales épineuses ou lisses antérieurement
- (b) ventrales lisses
- deux urites courts et cylindriques.

La détermination spécifique est plus incertaine. Depuis la création du genre par SAVIGNY en 1818, avec l'espèce *C. flava* (Pallas) 1766, de nombreux compléments ont été apportés. Pour se limiter à l'Océan Indien, il faut rappeler les trois espèces *C. longisetosa*, *C. maculata* et *C. rosea* créées par POTTS (1909) qui signale en outre *C. fusca* McIntosh. FAUVEL (1953) indique pour la faune des Indes six espèces, chacune étant caractérisée par la disposition de la coloration dorsale : *C. flava* Pallas, *C. parva* Baird, *C. violacea* Horst, *C. amphora* Horst, *C. rosea* Potts, *C. fusca* McIntosh.

En réalité, la forme des dessins dorsaux ne constitue pas un caractère spécifique comme l'ont montré FAUVEL et RULLIER (1957). Ce critère ne peut être de grande utilité ici. Les exemplaires n'ont aucune coloration dorsale mais la disposition des branchies et de la caroncule se rapproche de celle décrite par POTTS pour *C. fusca*. Cet auteur retient les caractères suivants qui ont été observés ici :

— les branchies sont enroulées en crosse : les pinnules opposées étant plus ou moins accolées et l'extrémité du rachis est dirigée, après enroulement, extérieurement et dorsalement;

— l'antenne impaire, très développée dépasse l'extrémité de la caroncule.

De plus FAUVEL indique pour cette espèce une couleur violet foncé des cirres dorsaux, caractère qui a été observé chez les animaux examinés, mais qui n'est pas d'une grande valeur, car il se retrouve aussi chez *Chloeia viridis* Schmarda (RULLIER, 1964).

En conclusion, les larves pélagiques du type Rostraria décrites précédemment appartiennent au genre *Chloeia* et vraisemblablement à l'espèce *C. fusca*

Ce genre est déjà signalé dans la région de Nosy-Bé (PLANTE, 1967) en des fonds situés à 47 m et constitué de sédiment formé de sable fin et compact et comportant souvent une fraction superficielle fine. CHABANNES et PLANTE (1969) signalent en une autre station plus côtière, constituée de sable et vase uniquement, deux genres de la même famille : *Pseudeurythoe* et *Eurythoe*. L'espèce *Chloeia fusca* est signalée par FAUVEL (1953) en Australie, aux îles Amirantes et en baie de Bengale. POTTS (1909) la signale aux Seychelles.

Selon FAUVEL (1953), *Chloeia longisetosa*, espèce décrite par POTTS (1909) représenterait le stade épitoque de *C. fusca*. Il est important pour la suite de l'exposé d'être certain de l'identité des stades juvéniles décrits précédemment. D'après la remarque de FAUVEL, ces individus récoltés dans le plancton peuvent représenter non une phase larvaire, mais la phase épitoque de la même espèce. La description de POTTS est cependant assez précise pour ne pas permettre une telle assimilation. *C. longisetosa* possède des soies extrêmement longues et épaisses; les cirres dorsaux témoignent aussi d'une très grande longueur et d'une coloration prononcée. Enfin le nombre de segments supérieur à 20 et sa taille supérieure à 1 cm finissent de la caractériser. De cette description se dégage la conclusion que les animaux récoltés à Nosy-Bé représentent bien la forme juvénile encore planctonique et non une forme épitoque.

b ÉCOLOGIE DES LARVES ROSTRARIA.

Pendant longtemps la récolte des larves Rostraria est localisée à la haute mer (HAECKER, 1898; EHLERS,

1913). Cependant quelques signalisations relatives à la province néritique sont effectuées très récemment par HANNERZ (1956) dans le Gullmar Fjord, BHAUD (1967) en Méditerranée occidentale, ainsi que GUÉRIN (communication personnelle) dans la même région. Ces signalisations ne concernent que de rares exemplaires. MILEIKOVSKY (1960, 1961) récolte ce type de larve en grande abondance dans la Mer de Barentz, la Mer de Norvège, entre les Iles Shetland et la Scandinavie. Nous donnons ici le résultat d'observations effectuées sur le plateau continental malgache et sur le talus continental. Il apparaît que ce type de larve n'est pas propre à la province pélagique. S'il est moins souvent observé en province néritique, c'est peut-être à cause d'une répartition des adultes fortement localisée. La dispersion en haute mer en entraînant une répartition plus homogène permet une plus grande chance de capture. Cependant, rien n'est moins sûr, et l'on peut aussi penser que les adultes d'Amphinomidae ne sont pas toujours localisés en province néritique.

En ce qui concerne la région malgache, plusieurs groupes de prélèvements sont examinés :

— série I (tableau I) comprenant une vingtaine

TABLEAU I

Résultats quantitatifs de la série I : nombre de larves d'Annélides en fonction du niveau de pêche et de la saison. Point L, fig. 4

Caractère du prélèvement	hauteur d'eau filtrée	nombre de prélèvements	nombre de larves	mois de la récolte
prélèvements atteignant la surface	50- 0	2	30	janv.
			38	janv.
	100- 0	1	16	fév.
			16	fév.
	300- 0	6	10	mai
			10	juin
3			juill.	
0			août	
300- 0	1	0	sept.	
		10	juill.	
prélèvements effectués à proximité des couches supérieures	100- 50	2	14	janv.
			16	janv.
prélèvements effectués en dessous de 100 m	300-100	7	1	fév.
			5	mai
			5	juin
			0	août
			0	sept.
			3	janv.
1	janv.			

de prélèvements effectués chaque mois sur le talus, au-dessus d'un fond de 500 m, entre février 1967 et janvier 1968, au point L de la carte fig. 4 (nomenclature NBV 258 à NBV 343 du centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé);

— série II (tableau II) comprenant des prélèvements répartis en une dizaine de points et effectués à des époques précises de l'année : points A à K occupés du 23 au 26 mars 1968 (nomenclature NBV 356 à NBV 386); points M à U occupés du 30 septembre au 2 octobre 1968 (nomenclature NBV 497 à NBV 523);

TABLEAU II

Richesse en larves d'Annélides selon le niveau de pêche, la station et l'époque de l'année. Série II, A : du 23 au 26 mars 1968; B : du 30 septembre au 2 octobre 1968

A

Station	Fond	Tranche d'eau échantillonnée		
		450-200	200-100	100-0
A.....	475	7*	11*	15*
B.....	600	4*	9*	17*
C.....	600	3	4	6
D.....	600	1	5	15*
E.....	680	0	3	6
F.....	700	2	2	19*
G.....	700	1	11*	9*
H.....	700	1	3	13*
I.....	43	—	—	5
J.....	2100	0	1	20*
K.....	1500	0	1	17*
Total....		19	50	142

B

M.....	500	0	0	3
N.....	700	2	2	7
O.....	700	0	0	2
P.....	700	1	4	0
Q.....	500	0	0	0
R.....	700	0	0	2
S.....	500	1	2	6*
T.....	500	0	5*	6*
U.....	1500	0	0	1
Total....		4	13	27

L'astérisque indique la présence de larves *Rostraria*.

— série III (tableau III) comprenant des prélèvements effectués au point L et se succédant toutes les 6 heures pendant 2 jours, soit en avril (NBV 393 à NBV 419) soit en octobre (NBV 524 à NBV 547).

TABLEAU III

Résultats numériques du comptage des larves d'Annélides de la série III : prélèvements effectués au point L et se succédant toutes les 6 heures pendant 2 jours. A : 9 au 11 avril ; B : 2 au 4 octobre. L'astérisque indique la présence de larves *Rostraria*

A. 9-11 avril 1968

Heure de début du prélèvement	Tranche d'eau échantillonnée		
	500-200	200-100	100-0
06,15.....	0	5	12*
13.....	0	8*	18*
18.....	3*	2	7*
0,15.....	2	0	12*
06.....	0	5	15*
13,30.....	15*	7*	15*
18,15.....	3*	9*	13*
0,15.....	1	3	28*
6,20.....	0	5	23*
Total.....	24	44	143

B. 2-4 octobre 1968

Heure de début du prélèvement	Tranche d'eau échantillonnée		
	500-200	200-100	100-0
09,30.....	1	0	4*
14.....	0	0	1*
18.....	1	2	1
00.....	0	1	2
06.....	0	1	2
12.....	2	0	2*
18.....	0	1	5*
00.....	0	0	1*
Total.....	4	5	18

1 Données générales.

Les résultats quantitatifs de la série I sont portés sur le tableau I. Cette série est répartie sur toute l'année et effectuée en un seul point.

La variation du nombre de larves d'Annélides avec l'horizon de pêche est claire. La majorité des larves est récoltée dans les horizons superficiels. Les prélèvements effectués dans les couches supérieures quel que soit le niveau de départ, sont toujours les plus riches. Au mois de janvier, 2 prélèvements verticaux sont réalisés à 3 emplacements de la colonne d'eau : de 50 m à 0 m ; de 100 m à 50 m ; et de 300 m à 100 m. Le nombre de larves récoltées est respectivement de 68, 30 et 4. Les prélèvements de 150 m à 0 m sont effectués systématiquement tout au long de l'année. Les plus pauvres sont ceux réalisés

pendant les mois de juillet, août et septembre. De même parmi les traits verticaux 300 m-100 m, les deux prélèvements négatifs proviennent des mois d'août et septembre. Les tableaux II et III confirment ce résultat. Les larves méroplanctoniques de Polychètes sont relativement plus nombreuses en mars et avril qu'en septembre et octobre. De plus le niveau d'échantillonnage le plus riche est toujours le plus superficiel. En se rappelant le cycle d'abondance saisonnière des larves en province néritique (BHAUD, 1972 b), il apparaît alors une correspondance étroite entre l'époque de présence des larves en province pélagique et l'époque de plus grande abondance en province néritique.

Sur le plan qualitatif, à partir de l'examen des larves, on peut conclure que les stades récoltés correspondent à un développement très avancé. Sur le plateau continental, c'est-à-dire en province néritique, il est exceptionnel de récolter des individus planctoniques si développés. Ainsi les représentants des Spionidae et Terebellidae ont la taille la plus grande jamais observée chez un stade larvaire récolté en province néritique. Cette observation laisse penser que la croissance et le développement se poursuivent en dehors de toute présence de substrat. Cette remarque est aussi valable pour d'autres groupes systématiques. Ainsi les larves bipinnaria de *Stellerides* récoltées dans les mêmes prélèvements, témoignent par la présence du disque de l'adulte nettement constitué, d'un stade de développement très avancé. Ces stades de développement représentent ce que THORSON qualifie de « pelagic bottom stage ».

2 Données concernant les larves *Rostraria*.

A partir de la série I, la répartition verticale numérique des larves *Rostraria* suit le modèle général donné précédemment. Tous les prélèvements atteignant la surface sont positifs. Par contre les prélèvements de 300 à 100 m sont beaucoup moins riches (tableau IV).

TABLEAU IV

Présence des larves *Rostraria* en fonction du niveau de pêche ; comparaison avec les autres éléments méroplanctoniques. Série I effectuée au point L de la fig. 4

Niveau de pêche verticale	Nombre total de prélèvements	Nombre de prélèvements avec des larves planctoniques	Nombre de prélèvements avec des larves <i>Rostraria</i>
atteignant 0 m	10	8	8
100- 50	2	2	2
300-100	7	5	2

Les séries II et III permettent les mêmes conclusions. Pendant l'époque de forte abondance, sur 10 prélèvements effectués entre 450 et 200 m puis 200 et 100 m; et enfin de 100 à 0 m, le nombre de prélèvements contenant des larves *Rostraria* est respectivement de 2, 3 et 8 (série II). Et sur les 9 prélèvements de la série III effectués dans les mêmes couches d'eau, le nombre de prélèvements avec larves *Rostraria* est de 3, 3 et 9.

Les stades de développement étudiés dans la partie morphologique s'étalent sur un registre de taille assez large, compris entre 6 et 16 dixièmes de millimètres. Mais les exemplaires ayant servi à l'étude morphologique, sont d'origine diverse : ils proviennent à la fois de la province néritique et de la province océanique voisine. Il est alors nécessaire de caractériser les larves provenant exclusivement de la zone du talus continental. Or l'examen fréquent des larves provenant de lieux de récolte très divers permet d'observer que celles pêchées en province pélagique, au moins lorsque la date de récolte est favorable, arrivent à un stade de développement plus avancé que celles de la province néritique. Ainsi les formes planctoniques juvéniles sont récoltées en haute mer, et très rarement en province néritique. En ce qui concerne les petites tailles, la différence est beaucoup moins nette selon les régions de récolte et il ne semble pas qu'elles soient uniquement localisées à la province néritique. L'examen de la série II fournit une réponse bien précise à cette question. Les récoltes de cette série sont localisées sur la marge continentale mais aussi en province nettement pélagique. Celles du 30 septembre au 4 octobre 1968 sont peu riches en larves méroplanctoniques, confirmant ainsi ce qui a été dit précédemment concernant le cycle saisonnier en haute mer, à proximité du talus continental. Les récoltes de mars et avril de la même année sont plus intéressantes. Les larves *Rostraria*, au nombre quelquefois d'une dizaine d'exemplaires sont toujours de très petite dimension, et la morphologie indique un stade de développement précoce. Il est donc possible de récolter en dehors de la marge continentale, des formes jeunes de larves *Rostraria*. Naturellement, ces mêmes stades sont aussi récoltés en province néritique. Il semble donc que la différence qualitative entre les deux zones de prélèvements porte sur les grandes tailles qui sont plus fréquentes en haute mer : malgré l'éloignement du substrat, le développement et la croissance se poursuivent en pleine eau; en province néritique, il est moins aisé de récolter de tels stades juvéniles pélagiques, la plus forte probabilité de rencontrer le substrat entraînant un arrêt de vie planctonique.

4. DISCUSSION ET CONCLUSION.

Dans cette dernière partie, nous attirons l'attention sur quelques problèmes biologiques posés par la récolte des larves en province pélagique.

a MÉTAMORPHOSE.

Le fait de rencontrer de nombreux stades à la fois pélagiques et juvéniles, donc ayant subi la métamorphose, permet de penser qu'il n'y a pas toujours opposition entre la continuation de la flottaison et l'apparition de la phase adulte. La durée de vie pélagique peut se prolonger encore très longtemps après la métamorphose et il semble raisonnable de supposer que la durée de vie pélagique de la phase juvénile est plus longue que celle de la phase larvaire. La présence d'individus juvéniles encore pélagiques indique une indépendance des différents critères de la métamorphose, en particulier indépendance entre les variations du milieu de vie et les variations morphologiques. La métamorphose est caractérisée classiquement par plusieurs types de transformations. Pendant longtemps, il semblait évident que l'aspect le plus remarquable de la métamorphose, c'est-à-dire la transformation d'ordre morphologique devait entraîner une modification étho-écologique, et réciproquement un changement de milieu de vie devait aller de pair avec une modification d'ordre morphologique. En fait, de nombreux exemples mettent en évidence une modification écologique sans modification morphologique. La famille des Amphinomidae par la récolte de stades planctoniques à morphologie adulte, fournit un exemple du cas inverse. Il semble donc que les différents critères de la métamorphose soient relativement indépendants les uns des autres.

b POSSIBILITÉS DE VIE PLANCTONIQUE.

L'observation des stades juvéniles pêchés au filet à plancton permet de comprendre les possibilités de flottaison et l'importante dispersion en haute mer. Les faisceaux de soies définitives, dorsaux et ventraux, sont très denses et la longueur des soies atteint la largeur du corps. Ce fourreau épineux sert à la fois de résistance à l'enfoncement par augmentation de la surface de sustentation et de protection vraisemblablement efficace contre certaines catégories de prédateurs. La jeune larve se trouve en équilibre dans le milieu marin mais par la suite, la croissance tend à rompre cet équilibre. L'augmentation de taille des individus par croissance des segments sétigères

ainsi que la croissance des soies d'abord rapide puis rapidement limitée, constituent deux facteurs qui tendent à diminuer les possibilités de flottaison de l'animal. Les plus jeunes stades pélagiques larvaires possèdent six à huit segments et atteignent 0,5 mm de longueur. Les stades juvéniles possèdent entre douze et quinze segments mais mesurent de 4 à 5 mm. Le nombre de segments est multiplié par deux et la taille par huit entre les phases larvaire et juvénile. La faible augmentation du nombre de segments empêche l'acquisition de soies. La comparaison des dimensions relatives des soies par rapport à celles du corps, pour les phases juvénile et adulte, montre que la croissance des soies est pratiquement nulle; corrélativement, le rôle de sustentation des soies diminue progressivement. C'est ce que met en évidence le rapport largeur totale/largeur du corps. Pour les individus juvéniles pélagiques, le rapport a une valeur de 3, tandis que pour les adultes il diminue nettement et devient inférieur à 2, ce qui indique une diminution relative de l'importance des soies. Il est plus difficile de calculer le même rapport sur les jeunes larves pélagiques; les soies des différents segments ne sont pas encore apparues; il n'existe que les deux faisceaux antérieurs de soies provisoires, mais leur importance relative apparaît, sans risque d'erreur, bien supérieure à celle des soies définitives des individus métamorphosés. Le pouvoir de flottaison semble donc régulièrement décroissant au fur et à mesure de la croissance des individus.

Pour ce qui concerne la protection vis-à-vis des prédateurs, nous avons à maintes reprises observé de nombreuses larves d'Amphinomidae fixées immédiatement après les prélèvements et une comparaison peut être tentée entre les larves « bien protégées » des Amphinomidae et celles des Chaetopteridae assez mal servies en ce domaine. Alors que ces dernières ont souvent été récoltées et fixées lors d'une attaque par divers prédateurs (Chaetognathes ou larves de Crustacés) les larves d'Amphinomidae sont toujours intactes.

C ORIGINE ET DEVENIR DES LARVES PÊCHÉES EN HAUTE MER.

Il est possible d'interpréter la présence de larves en province pélagique suivant deux directions. La première suppose que les larves ont une origine autochtone et proviennent de la reproduction d'adultes benthiques vivant en dessous de 200 m de profondeur. Pour la seconde direction d'interprétation, la récolte de telles larves n'est que le reflet de la biologie de la province néritique, et c'est la dispersion à partir de cette province qui entraîne leur capture en haute mer. De cette dernière hypothèse, une conséquence apparaît, qui a été soulignée par MILEIKOVSKY (1962) : les larves qui

gagnent ainsi la haute mer finissent par sombrer et rencontrer un substrat convenable à leur développement végétatif, mais les conditions de cet habitat empêchent la reproduction des adultes. Les individus vivant à de telles profondeurs, par exemple 800 ou 1.000 m, constituent une pseudopopulation renouvelée régulièrement à partir des larves apparues dans les niveaux benthiques superficiels. La variation de l'époque de récolte des larves et de leur état de développement selon le lieu d'observation, constitue pour MILEIKOVSKY un argument en faveur de l'existence des pseudopopulations constituées par un ensemble d'individus adultes stériles.

Si on considère que l'espèce étudiée *Euprosyne borealis* est une forme eurybathe, on peut s'attendre à ce que l'époque de reproduction soit la même pour la zone entière de distribution des Amphinomidae adultes et que la récolte des jeunes *Rostraria* s'effectue à la même époque. Mais un décalage très net dans l'époque d'apparition des larves est observé. En avril et mai la reproduction a lieu aux alentours des îles Shetland et Faeroes, sur un fond situé vers 150 m de profondeur. En septembre, des individus proches de la métamorphose sont localisés uniquement au-dessus des fonds plus importants, de l'ordre de 2.000 m, de la mer de Norvège. La différence d'âge des larves selon les lieux de récolte permet de supposer un transport d'un lieu d'observation à l'autre, mais ne permet pas de conclure à l'absence de reproduction des individus de l'étage bathyal. L'absence partielle de simultanéité des récoltes et l'ignorance d'une concordance entre l'influence des courants et la dérive des larves obligent à compléter les recherches. Quoi qu'il en soit, il est nécessaire de préciser que l'existence de pseudopopulations peut difficilement être confirmée par l'étude des larves, c'est précisément une telle étude de distribution qui permet la supposition précédente. La récolte d'individus benthiques accompagnée de l'indication de leur degré de maturité d'une part, les prélèvements planctoniques à proximité du fond et les caractéristiques qualitatives des larves récoltées d'autre part, permettront vraisemblablement de résoudre cette question.

En ce qui concerne l'origine des larves, le problème est un peu moins imprécis et plusieurs types d'arguments peuvent être avancés. Le premier se rapporte à la répartition saisonnière. Dans la région malgache, les récoltes de la série I étalée sur tous les mois de l'année fournissent des larves *Rostraria*, à l'exception de celles des mois d'août et septembre. Les prélèvements réalisés pendant ces deux mois d'hiver témoignent d'une très faible quantité de méroplancton dans la mer. Il semble que même à l'extérieur du plateau continental, la présence ou l'absence des larves reflète le cycle saisonnier au niveau de la province néritique. Dans cette province, la saison hivernale entre juillet et octobre correspond à une époque de pauvreté méroplanctonique. Il existe donc un rapport étroit entre les variations saisonnières du méroplancton au large du plateau continental et celles que subit la province néritique. Cette observation est un argument en faveur de l'origine néritique des larves en supposant toutefois

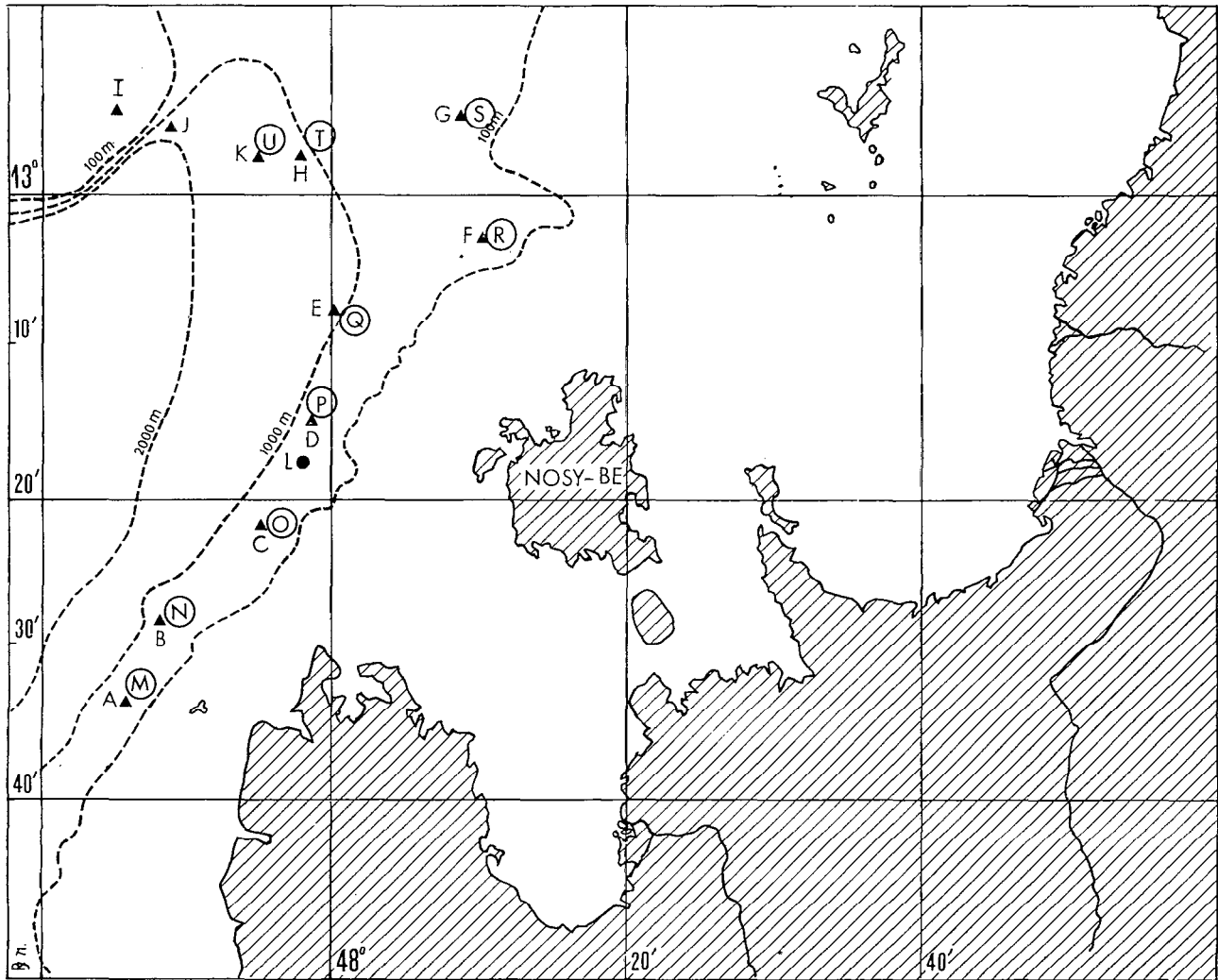


Fig. 4. — Localisation des points de prélèvement des larves d'Amphinomidae. Point L où sont réalisées la série I répartie sur toute l'année et la série III comprenant deux cycles nycthémeraux en avril et octobre. La série II est effectuée en une dizaine de points, à deux époques précises de l'année : du 23 au 26 mars 1968 pour les points A à K et du 30 septembre au 2 octobre 1968 pour les points M à U.

que les invertébrés adultes benthiques situés dans l'étage bathyal ne vivent pas avec un rythme saisonnier analogue à ceux des étages du système littoral. Il serait de plus nécessaire pour réfuter l'origine néritique des larves pêchées sur le talus continental, et pour prouver l'origine des larves aux niveaux bathymétriques de 800 ou 1000 m, qu'au moins quelques pêches permettent d'observer un gradient numérique croissant vers le fond, ce qui n'a jamais été le cas. Le second argument est relatif à la répartition spatiale. D'une part l'analyse de tous les niveaux de pêche montre que les prélèvements atteignant la surface de la mer sont toujours positifs

(sauf pendant 2 à 3 mois d'hiver). D'autre part, la variation quantitative observée entre les provinces néritique et pélagique, montre que les individus pêchés dans cette dernière représentent un résidu. Ce double gradient décroissant de la côte vers le large et de la surface en profondeur, constitue un argument sérieux indiquant la dispersion des larves à partir de la province néritique. Enfin un troisième argument est fourni par l'étude qualitative des larves. Elle met en évidence que même en dehors de la marge continentale, des stades larvaires très peu développés peuvent être capturés. On peut en principe conclure que leur origine est proche du lieu de

récolte. Mais, dans le cas des *Rostraria*, il n'y a pas de relation étroite entre l'âge et la morphologie. Bien que le développement complet d'individus de cette famille n'ait jamais été suivi au laboratoire, il semble que l'évolution morphologique des larves d'Amphinomidae soit très lente. De telles larves sont récoltées en haute mer, en des points éloignés de toute côte ou île. Une tentative d'élevage durant plus de deux mois n'a permis d'observer aucun changement morphologique. Il est donc permis de penser que même de petits individus peu développés, ont un certain âge et que leur origine n'est pas autochtone. De plus les larves de très petite dimension ont été rencontrées uniquement dans les prélèvements de surface ce qui retire beaucoup de vraisemblance à l'origine profonde ou bathyale des larves. Les larves *Rostraria* constituent donc un matériel peu favorable à l'étude de la faune benthique autochtone. Dans le cas des récoltes effectuées au large de Madagascar sur des fonds situés vers 1000 m de profondeur toujours à moins de 7 milles de l'isobathe des 100 m, et le plus souvent à 3 milles seulement, il semble vraisemblable d'admettre une dérive des larves à partir du plateau continental ou de la partie voisine du talus. Ce résultat ne doit vraisemblablement pas être généralisé et pour d'autres espèces et d'autres situations, l'origine bathyale des larves *Rostraria* sera sans aucun doute mise en évidence.

d RÉPARTITION DES ADULTES.

De nombreuses observations témoignent de la présence d'adultes d'Amphinomidae dans l'étage bathyal.

En Méditerranée, LAUBIER et PARIS (1962) signalent dans les vases bathyales du rech Lacaze-Duthiers et du rech du Cap vers 200 à 400 m de profondeur, l'espèce *Chloëia venusta* et sur les fonds de graviers organogènes, par 650 m de profondeur dans le rech Lacaze-Duthiers, l'espèce *Euphrosyne armadillo*, ces deux espèces appartenant à la famille des Amphinomidae telle qu'elle est définie par FAUVEL (1923). WESENBERG-LUND (1950) pour le nord-ouest de l'Océan Atlantique signale dans cette famille outre deux espèces du genre *Spinther*, les trois espèces suivantes du genre *Euphrosyne* : *E. borealis* récoltée entre 50 m et 1 400 m, *E. cirrata* de 200 m à 400 m et *E. armadillo* dont la répartition se situe vers 250 à 300 m. HARTMAN (1965) à partir de différents travaux, établit une liste d'Annélides Polychètes récoltées dans des échantillons du fond marin, provenant de radiales effectuées d'une part entre la Nouvelle Angleterre et les îles Bermudes, d'autre part au large des côtes septentrionales du Brésil, entre 7°S et 8°N. L'auteur signale trois genres et trois espèces dans la famille des Amphinomidae. *Paramphinome jeffreysii* (McIntosh, 1868) est particulièrement abondante sur la pente continentale entre 100 et 3 000 m, dans toute la partie septentrionale de l'Océan Atlantique. Les deux autres genres représentés chacun par une espèce : *Chloëia* sp. et *Notopygos*

megalops McIntosh, 1885 ne sont connus que par un unique exemplaire provenant de 770 à 805 m de profondeur dans le premier cas, et de 350 m dans le second.

Il est très remarquable que l'espèce *P. jeffreysii*, très répandue à l'état adulte, n'ait pas encore été signalée à l'état larvaire dans le plancton alors que les espèces dont les adultes sont plus rares ou même absents dans les dragages profonds (*Chloëia* sp., *Euphrosyne borealis*, *Amphinome pallasii*, *Chloëia atlantica*) ont des larves connues provenant de prélèvements planctoniques. Il apparaît ainsi une certaine coïncidence entre la répartition bathymétrique des espèces et l'existence ou l'absence dans leur cycle ontogénétique, d'une larve *Rostraria* : les espèces dont les larves sont connues semblent avoir une répartition bathymétrique moins profonde que celles dont les larves ne sont pas connues. Les observations sont cependant trop limitées pour une conclusion définitive. L'hypothèse précédente s'insère cependant dans un contexte biologique déjà bien défini par THORSON (1961) qui admet que la majorité des formes benthiques de profondeur n'ont pas de phase pélagique dans leur cycle ontogénétique, ou seulement une phase lécitotrophe. Il serait naturellement intéressant de préciser soit à l'échelle d'individus d'une même espèce eurybathe, soit entre espèces sténobathes d'un genre ou d'une famille, la variation biologique de la reproduction et l'échelle verticale d'observation nécessaire à une telle recherche.

e FLUCTUATION DE LA DURÉE DE VIE PLANCTONIQUE.

Il est intéressant, enfin, de confronter les résultats précédents avec ceux de THORSON (1961), de MILEIKOVSKY (1966, 1968 a, 1968 b), et SCHELTEMA (1971). Le problème évoqué par ces auteurs concerne le rapport entre la durée de vie pélagique des larves et les possibilités de franchir les grandes étendues océaniques. Pour THORSON, même lorsque la durée de vie pélagique est très longue, elle est encore trop courte pour permettre la traversée des grands océans. Ces résultats proviennent de la confrontation entre la durée de vie pélagique, le plus souvent connue par élevage, et la vitesse des courants océaniques. MILEIKOVSKY adopte pratiquement le même point de vue et précise pour les Mers de Norvège et de Barentz que la dérive des larves amène à la constitution de pseudo-populations, et que l'augmentation de l'aire de répartition ne se fait le plus souvent que par sauts successifs de faible amplitude. Pour SCHELTEMA la possibilité de traverser les grands océans ne fait aucun doute et cette conclusion s'appuie sur de nombreuses récoltes effectuées en haute mer sur le trajet des grands courants océaniques.

Ces différentes opinions qui reposent sur la notion

encore imprécise de durée de vie planctonique, ne sont pas nécessairement en opposition. Nous développerons ultérieurement l'idée que la durée de vie planctonique n'est pas caractéristique de l'espèce. La métamorphose ne se produit pas toujours au bout du même temps de vie pélagique. Bien au contraire, et par exemple pour le groupe des Chétopères, les résultats d'élevage au laboratoire (ALLEN et NELSON, 1911; CAZAUX, 1965; SCHELTEMA, 1971) ou d'études de populations dans leur milieu naturel (BHAUD, 1972 b) sont bien différents. La métamorphose ne se produit que lorsque certaines conditions se trouvent réunies et la présence de substrat joue un rôle essentiel. Lorsque les courants amènent les larves vers le large,

ces dernières ne peuvent rencontrer aucune des conditions nécessaires à la poursuite de leur développement. Il n'est pas surprenant alors de constater que la durée de vie pélagique déduite d'études effectuées en province néritique est très différente de celle exigée par les grandes traversées océaniques. L'exemple des Amphinomidae montre précisément que les individus récoltés en dehors de la province néritique sont toujours plus âgés et atteignent un développement plus poussé que les individus récoltés en province néritique.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 14 avril 1972.

BIBLIOGRAPHIE

- AGASSIZ (A.), 1867. — On the young stages of a few Annelids. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 3 (19) : 203-218 et 242-257 (Reprinted from the « Annals of the Lyceum of Natural History of New York » vol. 8, 1866).
- ALLEN (E. J.) et NELSON (E. W.), 1911. — On the artificial culture of marine organisms. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 8 : 421-474.
- BHAUD (M.), 1967. — Étude du développement de quelques larves d'Annélides Polychètes à Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 18 (3A) : 531-558.
- BHAUD (M.), 1972 a. — Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. *Mar. Biol.* (sous presse).
- BHAUD (M.), 1972 b. — Quelques données sur la biologie des Invertébrés benthiques en climat tropical. Étude parallèle des larves pélagiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* (sous presse).
- CAZAUX (C.), 1965. — Développement larvaire de *Chaetopterus variopedatus* (Renier). *Act. Soc. linn. Bordeaux*, 102 (1) : 1-15.
- CHABANNES (J.) et PLANTE (R.), 1969. — Les populations benthiques (endofaune, crevettes *Penaeides*, Poissons) d'une baie de la côte Nord-Ouest de Madagascar; écologie, biologie et pêche. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, 7 (1) : 41-71.
- EHLERS (E.), 1913. — Die Polychaeten-Sammlungen der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903*, 13 (4) : 397-598.
- FAUVEL (P.), 1923. — Faune de France. 5 : Polychètes errantes : 1-488, Paris.
- FAUVEL (P.), 1953. — The fauna of India : 1-513. The Indian Press, Allahabad.
- FAUVEL (P.) et RULLIER (F.), 1957. — Nouvelle contribution à la faune des Annélides Polychètes du Sénégal. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, 19 A (1) : 24-96.
- HAECKER (V.), 1898. — Die pelagischen Polychaeten-und Achaeten-Larven der Plankton Expedition. *Ergbn. Plankton Expedition*, 2 : 1-50.
- HANNERZ (L.), 1956. — Larval development of the Polychaeta families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil and Pöcillochaetidae n. Fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zool. Bidr. Upps.*, 31 : 1-204.
- HARTMAN (O.), 1965. — Deep-water benthic Polychaetous Annelids of New England to Bermuda and other north Atlantic areas. Allan Hancock Foundation Publications, Occasional Paper, 28 : 1-378.
- LAUBIER (L.) et PARIS (J.), 1962. — Faune marine des Pyrénées Orientales, 4. Annélides Polychètes : 1-82. Hermann, édit.
- MILEIKOVSKY (S. A.), 1960. — On the taxonomic position of the larval of the polychaeta of the Rostrarium type from the plankton of the Norwegian sea and Barentz sea, in the species *Euphrosyne borealis* Oersted 1943, and of the type of these larvae as a whole in the families Euphrosynidae and Amphinomidae (Polychaeta Errantia Amphinomorpha). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 134 (3) : 731-734. (en russe).
- MILEIKOVSKY (S. A.), 1961. — On the attribution of two Polychaet larvae of the Rostraria type from the plankton of the North-West Atlantic to species *Amphinome pallasi* Quatrefages 1865 and *Chloenea atlantica* Mc'Intosh 1885 (Polychaeta Errantia Amphinomorpha). *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 141 (3) : 554-557 (en russe).
- MILEIKOVSKY (S. A.), 1962. — Character and nature of deep-water populations of eurybathic benthic forms of

- invertebrates with pelagic larvae taking as an exemple the Polychaeta *Euphrosyne borealis* Oersted 1843, from the North Atlantic. *Deep Sea Res.*, **9** : 531-537 (en anglais) et *Okeanologiya* 1961, **1** (4) : 679-687 (en russe).
- MILEIKOVSKY (S. A.), 1966. — Range of dispersion of the pelagic larvae of benthic invertebrates by currents and the migratory role of this dispersion taking Gastropoda and Lamellibranchia as examples. *Okeanologiya*, **6** (3) : 482-492.
- MILEIKOVSKY (S. A.), 1968 a. — Some common features in the drift of pelagic larvae and juvenile stage of bottom invertebrates with marine currents in temperate regions. *Sarsia*, **34** : 209-216.
- MILEIKOVSKY (S. A.), 1968 b. — Distribution of pelagic larvae of bottom invertebrates of the Norwegian and Barentz Seas. *Mar. Biol.* **1** (3) : 161-167.
- MULLER (J.), 1854. — Ueber verschiedene Formen von seethieren. *Archiv für Anatomie und Physiologie* : 69-98.
- NOLTE (W.), 1941. — Annelidenlarven. *Nord. Plankt.*, **10** (25), : 183-369.
- PLANTE (R.), 1967. — Étude quantitative du benthos dans la région de Nosy-Bé : note préliminaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **5** (2) : 95-108.
- POTTS (F. A.), 1909. — Polychaeta of the Indian Ocean. Pt. I. Amphinomidae. *Trans. Linn. Soc. Lond.* ser. 2, **12** : 355-371.
- RULLIER (F.), 1964. — Contribution à la faune des Annélides Polychètes du Cameroun. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, **26** A (4) : 1071-1102.
- SCHELTEMA (R. S.), 1971. — The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. Fourth European marine biology symposium. D. J. CRISP, éd. : 7-28.
- THORSON (G.), 1961. — Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. *Oceanography*. Mary Sears ed. Amer. Assoc. Adv. Sci. n° 67, : 455-474.
- WESENBERG-LUND (E.), 1950. — Polychaeta. The Danish Ingolf-Expedition, IV (14) : 1-51.