

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE L'AMPHARETIDAE LAGUNAIRE *ALKMARIA ROMIJNI* HORST 1919

par

Claude Cazaux

Institut Universitaire de Biologie marine d'Arcachon, 33120 Arcachon.

Résumé

L'Ampharetidae des vases lagunaires mésopolyhalines *Alkmaria romijni* possède un développement larvaire benthique avec incubation partielle dans le tube de la femelle. Tous les stades sont décrits dans ce travail grâce à l'élevage de larves nées au laboratoire et à l'observation du développement larvaire dans le milieu naturel.

L'incubation dure une douzaine de jours avec les stades trochophore et métatrochophore. Le recrutement s'effectue au stade erpochète de 550 μm et 11 segments, stade marqué par la différenciation de la première paire de branchies.

La durée totale du développement larvaire est de trois mois. Lorsque le panache branchial caractéristique de l'espèce est développé, le jeune ver mesure plus de 2 mm et possède une trentaine de segments.

La croissance et la mise en place des branchies sont étudiées en détail.

L'ensemble de ces observations apporte des éclaircissements sur la morphogénèse de la région antérieure d'*Alkmaria romijni* et sur son type de développement larvaire considéré comme adapté aux conditions écologiques des milieux qu'occupe cette Polychète.

Introduction

La population de l'Ampharetidae *Alkmaria romijni* dont sont issues les larves décrites ici fut observée dans la vase de l'étage intertidal de la bordure Est du Bassin d'Arcachon. L'espèce fut retrouvée dans une zone mésopolyhaline (salinité 5 à 35 p. 1000) des lagunes de la même région (réservoirs à poissons de la localité de Certes). Les caractéristiques écologiques de ces milieux particuliers et complexes sont bien décrites par Amanieu (1967) et Labourg (1980).

La détermination de cette espèce nouvelle pour le Bassin d'Arcachon est due à Amoureux (1) (communication orale, 1981) qui souligne, par ailleurs, l'importance de cette découverte puisque *Alkmaria romijni* n'était connue jusqu'à présent que du Nord de l'Europe (Pays-Bas et Scandinavie) et de l'estuaire du Bou-Regreg, au Maroc (Amoureux et Elkaïm, 1972). Amoureux fait remarquer que l'existence de la population arcachonnaise d'*Alkmaria* confirme la distribution qu'il supposait exister entre les deux zones extrêmes citées plus haut.

(1) Le professeur L. Amoureux est ici remercié pour son aimable intervention et ses suggestions éclairées et utiles.

Ces deux auteurs donnent la bibliographie de l'espèce à laquelle on peut ajouter l'article de Day (1964) qui propose dans une révision de la famille des Ampharetidae une synonymie entre les genres *Alkmaria* et *Microsamyltha*.

Dans une communication orale, Labourg précise que la population d'*A. romijni* observée à Certes est, comme toutes les populations lagunaires, caractérisée par son inconstance ; les individus s'installent en hiver pour disparaître en été, au cours de crises dystrophiques du milieu (anoxie, dégagement d'hydrogène sulfuré). La colonisation s'effectue chaque hiver par les écluses de ces lagunes, au moment des fortes marées, durant des phases de remplissage en eau marine, à partir de la population qui existe en permanence dans la vase extérieure baignée par les eaux à salinité variable de la zone néritique interne du Bassin d'Arcachon. Dans les lagunes de Certes, la période d'abondance maximale se situe entre février et mai avec disparition brusque en juillet.

Méthodes

Les individus nécessaires aux observations furent récoltés au début du mois d'avril 1981. Un criblage soigneux du sédiment permit de séparer les adultes, dans leur tube de mucus et de vase ; ils étaient accompagnés, en particulier, par des *Pygospio elegans* et des *Streblospio dekhuyzeni* dont ils se distinguaient aisément par la grosseur de leur tube partiellement teinté de couleur rouille. Ils furent mis en élevage dans des cristallisoirs à fond plat, contenant de l'eau de leur biotope filtrée et maintenue à une température uniforme proche de celle du milieu naturel par un bain d'eau de mer courante fournie par l'installation du laboratoire. L'eau des élevages fut renouvelée tous les deux jours, les vers étant stabulés sans sédiment. Les températures moyennes mensuelles de la zone de prélèvement des échantillons sont les suivantes : février : 8°5 C, mars : 9°5, avril : 14°, mai : 17°1, juin : 20°5, juillet : 23°.

Tous les stades du développement de l'espèce purent être observés dans les échantillons de population prélevés, depuis l'ovocyte visible par transparence à travers le tégument maternel, jusqu'aux larves, incubées dans le tube de l'adulte, et aux jeunes vers établis dans le sédiment.

Trois séries d'élevage furent préparées :

des cristallisoirs contenant des adultes mûrs mâles et femelles dans leurs tubes ;

des cristallisoirs contenant séparément des femelles incubant les larves dans leur tube. Cette série est établie en fonction du stade des larves au moment de la récolte permettant des comparaisons de morphologie et de durée de développement avec les organismes de la série suivante ;

des cristallisoirs contenant des femelles dont la ponte fut effectuée au laboratoire et les différents stades suivis depuis l'œuf jusqu'à la fin de la métamorphose.

La nourriture de ces vers et des larves était constituée par une souche de *Phaeodactylum tricornutum* dont le dépôt sur le fond des récipients était consommé par les adultes et les jeunes vers.

Les larves furent dessinées sur le vivant, après anesthésie au chlorure de magnésium, au microscope muni d'une chambre claire.

DÉVELOPPEMENT

Le développement des Ampharetidae est mal connu. Thorson (1946) découvre en juillet une population d'*Alkmaria romijni* dans le Ringkobing Fjord (région du Sund au Danemark) lui permettant d'observer des adultes mûrs. Certains individus étaient accompagnés de larves fixées à l'embouchure de leur tube de vase. Il représente le stade correspondant mais ne peut préciser davantage le développement de l'espèce. Il estime que le ver pourrait être hermaphrodite protandre et conclut à un développement non pélagique. Thorson donne la liste des espèces de la famille des Ampharetidae communes dans le Sund. Il ne peut décrire cependant aucune larve à partir de ses échantillons de plancton et suppose que leur développement n'est pas pélagique.

Cette hypothèse est reprise par Rasmussen (1973) qui observe des femelles d'*Ampharete grubei*, décrit les œufs et estime que la ponte intervient en février-mars au Danemark. Les plus jeunes stades qu'il rencontre (avril) ont 2 mm de long. Il ne peut cependant pas non plus décrire le développement larvaire de cette espèce.

I. Phase d'incubation dans le tube de la femelle

1. Œuf (Fig. I, 1).

Les femelles mûres se distinguent nettement des mâles dont le tégument est tendu par les spermatozoïdes les rendant blanchâtres dans toute la partie fertile. Les ovocytes sont visibles par transparence ; de couleur ocre, ils confèrent aux femelles une couleur orangée. Leurs dimensions sont de 180 sur 130 μm .

Après la ponte, l'œuf est retenu dans l'espace délimité par le tégument de la femelle et la paroi interne de son tube. Il baigne dans un mucus fluide qui emplit cet espace au niveau de la zone moyenne qui a produit les ovocytes. Chaque femelle pond ses œufs en une seule fois bien que la ponte de l'ensemble de la population soit échelonnée sur quelques semaines.

2. Trochophore (Fig. I, 2).

24 : longueur 205 μm

Dès la différenciation des cils du prototroque, la larve se met en mouvement et entre dans une lente rotation dans l'espace d'incu-

bation. La trochophore se trouve baignée directement par l'eau de mer qui emplit le tube.

Encore peu allongée et de section circulaire, cette larve possède un prototroque polystiche formé de plusieurs rangées de cils courts et ténus, sans discontinuité. Le vitellus volumineux occupe la presque totalité de la cavité interne. Cette trochophore lécithotrophe et aveugle manifeste une faible capacité natatoire ; libérée dans l'eau ambiante, après extraction du tube, elle reste sur le fond du récipient d'élevage sans se déplacer.

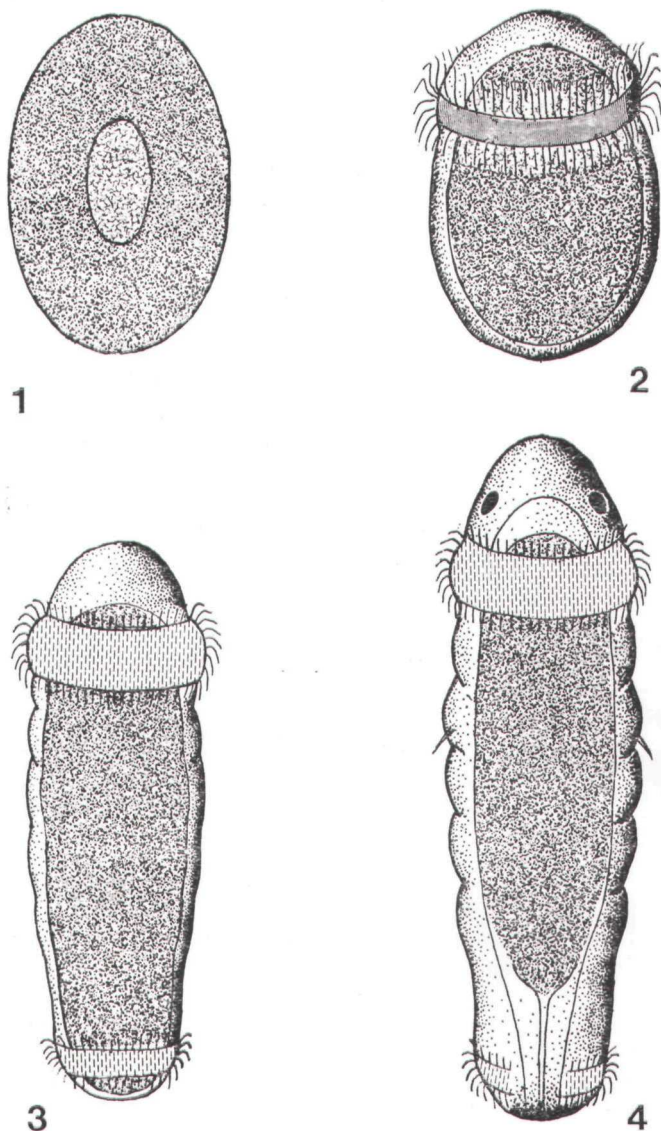


FIG. I

1 : œuf (longueur 180 μ m) ; 2 : trochophore de 24 heures (long. 205 μ m) ; 3 : métatrochophore de 4 jours (long. 300 μ m) ; 4 : métatrochophore de 6 jours (long. 325 μ m).

3. Métatrochophore

4 jours : longueur 300 μ m (Fig. I, 3)

L'hyposphère a subi un allongement mais la larve demeure massive, de section légèrement aplatie dorso-ventralement. Le prototroque s'est élargi, un télotroque polystiche complet limite la région pygidiale. Le vitellus est toujours abondant. La métamérisation se manifeste par l'apparition de quelques sillons transversaux délimitant deux ou trois métamères encore peu affirmés. Le prostomium ne porte pas trace d'yeux.

Malgré l'importance des surfaces ciliaires, la motilité de la larve est faible, elle se déplace très peu dans l'eau qui baigne la cavité du tube de la femelle.

6 jours : longueur 325 μ m (Fig. I, 4)

Le péristomium et quatre segments sont nettement différenciés. En arrière, une paire de soies fait légèrement saillie, latéralement, au niveau du deuxième bourrelet, ébauche du premier segment sétigère du ver. Le prostomium porte une paire d'yeux latéro-dorsaux de formation très récente. Une partie du télotroque s'est résorbée : il est interrompu sur la ligne médio-dorsale et inexistant ventralement.

L'organisation du tube digestif est devenue apparente ; les ébauches du pharynx et du rectum sont nettement visibles par transparence au travers du tégument. Le volume de la masse vitelline a légèrement régressé. L'aire buccale est déprimée et déjà largement ciliée.

9 jours : longueur 420 μ m (Fig. II, 1, 2, 3)

Les traits les plus remarquables de ce stade sont, d'une part l'accélération de la métamérisation aboutissant rapidement à la différenciation de neuf segments dont les quatre suivant le péristomium sont sétigères, d'autre part le rétrécissement des deux troques.

La réduction des structures ciliaires natatoires et l'augmentation de sa masse ne permettent plus à la larve de se déplacer en nageant lentement comme elle le faisait aux stades précédents dans l'eau du tube incubateur. Extraite du tube de la femelle, cette métatrochophore manifeste un comportement nettement benthique ; elle rampe très lentement sur le fond du récipient. Ce changement annonce le passage imminent au stade erpochète qui, abandonnant le tube maternel, pénètre définitivement dans le milieu environnant.

Des cils sensoriels sont apparus sur le prostomium. Les soies des quatre segments qui suivent le péristomium sont des soies capillaires dorsales, portées par des rames parapodiales nettement distinctes.

En avant de la bouche qui s'ouvre au centre d'une aire ciliée dont les battements créent des courants convergents, s'est développée l'ébauche d'un tentacule ventral subterminal, inséré sur la lèvre antérieure. Son allongement sera rapide.

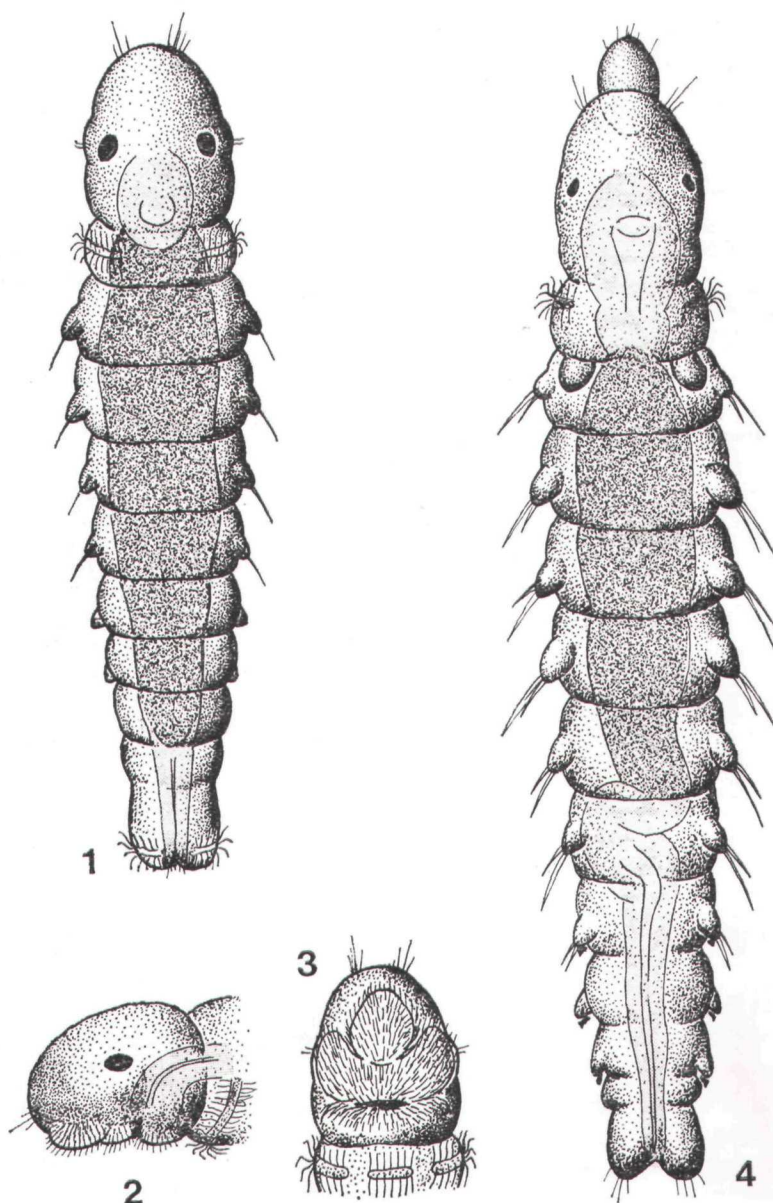


FIG. II

1 : métatrochophore de 9 jours (long. 420 μm) ; 2 : vue de profil de la région céphalique de la métatrochophore de 9 jours ; 3 : vue ventrale de l'aire buccale de la métatrochophore de 9 jours ; 4 : erpochète de 12 jours (long. 550 μm).

II. Phase libre benthique

Erpochète

12 jours : longueur 550 μm (Fig. II, 4)

Le tentacule antéro-ventral apparu au stade précédent fait saillie en avant du prostomium. Il est cilié sur sa face ventrale. Il peut être

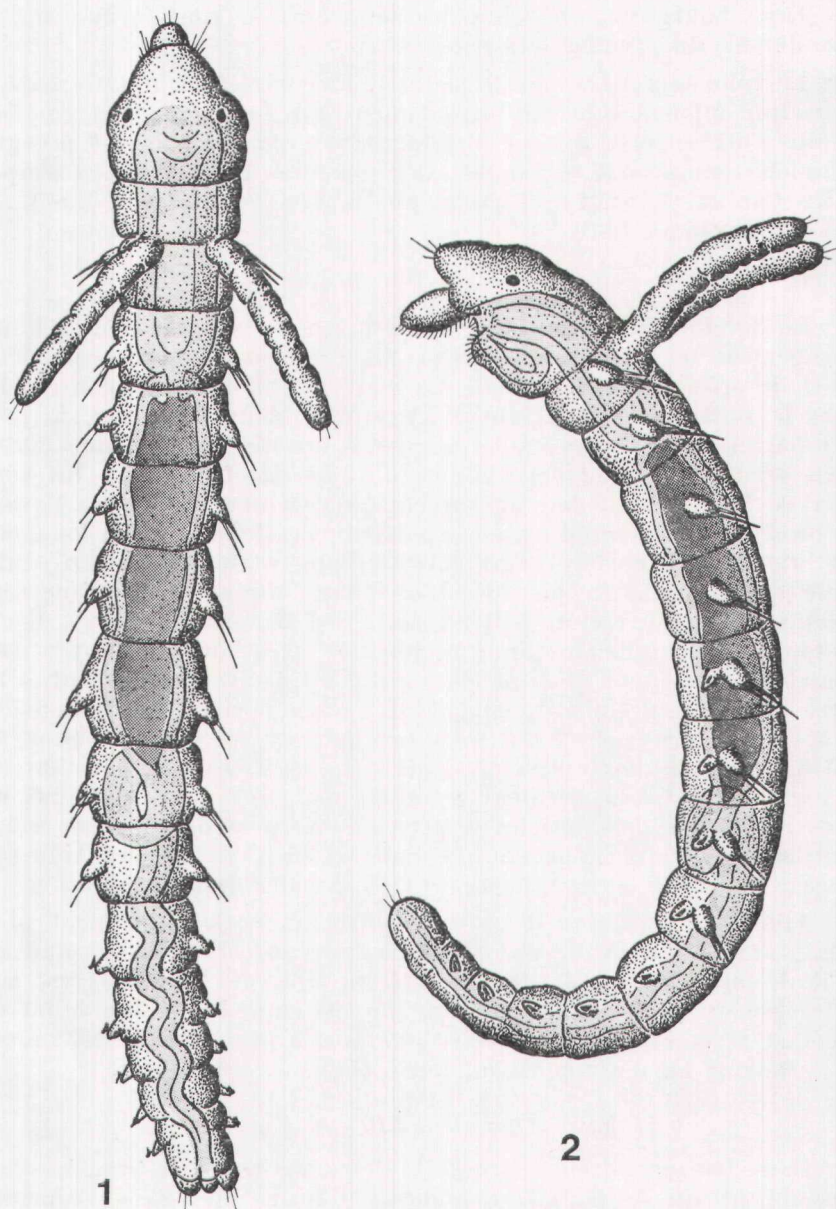


FIG. III

1 : erpochète de 20 jours (long. 720 μ m) ; 2 : vue de profil de l'erpochète de 20 jours.

rétracté par la bouche à l'intérieur d'une cavité située sous le pharynx quand le jeune ver est irrité.

Le télotroque a disparu : le prototroque est réduit à quelques îlots ciliaires qui auront disparu au stade suivant. Cette larve possède 11 segments dont 9 sétigères : 2 à 3 paires de soies capillaires aux rames dorsales des 7 premiers et une paire d'uncini aux rames ventrales à partir du cinquième segment sétigère.

Deux bourgeons, ébauches des branchies, se sont formés sur la face dorsale du premier sétigère.

Le tube digestif apparaît maintenant complètement différencié ; le rectum allongé subit un enroulement sur lui-même. Une lumière étroite s'est ouverte dans l'intestin moyen. Le vitellus est presque complètement résorbé. Ce stade est rampant et prend le nom d'erpochète (Cazaux, 1970). Ayant abandonné le tube de la femelle, il entame une vie benthique libre.

20 jours : longueur 720 μm (Fig. III, 1, 2)

Le développement du jeune ver est caractérisé à ce stade par un allongement accéléré. Les vestiges du prototroque encore présents au stade précédent ont disparu. La larve est maintenant bien établie dans le milieu, son tube muqueux, envasé dans la nature, la protège parfaitement. Dans les élevages, son intestin contient une masse brun verdâtre formée des cellules de *Phaeodactylum* qui lui sont offertes. Le tentacule buccal ébauché précédemment dépasse l'avant du prostomium lorsqu'il est en extension ; il atteint alors la longueur des branchies. Il porte un revêtement ciliaire ventral dense, en continuité avec la ciliature buccale. L'œsophage atteint le deuxième segment sétigère. Le rectum s'étend sur les 7 derniers sétigères. Il est contourné et enroulé en spire à sa jonction avec l'intestin moyen. Les branchies atteignent le bord postérieur du troisième segment sétigère. Les huit premiers segments sétigères portent des notopodes armés de faisceaux de 2 à 3 soies capillaires : les neuropodes ne se distinguent qu'à partir du cinquième sétigère, ils sont armés d'uncini (1 par rame). Les 5 derniers segments sétigères ne portent pas de soies capillaires dorsales, les 4 premiers ne possèdent pas de soies ventrales. Le vaisseau sanguin dorsal est bien visible par transparence ; il dirige deux ramifications vers la paire de branchies.

Thorson (1946) décrit et représente un stade légèrement plus jeune, avec 6 paires de notopodes à faisceaux de soies capillaires, qu'il découvre « fixé » à l'extrémité du tube de l'adulte. C'est sur cette observation et compte tenu du rapport entre le nombre de larves fixées et le nombre moyen d'ovocytes portés par les femelles mûres qu'il conclut au développement non pélagique de l'espèce.

45 jours : longueur 810 μm (Fig. IV)

Deux bourgeons, ébauches de la deuxième paire de branchies, se développent sur le deuxième segment sétigère. Ces deux segments sont alors séparés et individualisés avec des notopodes bien différenciés. Les branchies de la première paire atteignent en extension le bord postérieur du cinquième sétigère.

Trois tentacules buccaux se distinguent à l'avant, le tentacule médian étant aussi long que les branchies, les deux latéraux de longueur inégale inférieurs à la moitié de sa longueur. Lorsqu'ils sont rétractés dans la cavité sous-œsophagienne, ils sont visibles par transparence à travers le tégument de la larve.

Des neuropodes uncinigères se distinguent nettement à partir du cinquième segment sétigère de la larve. Ils sont armés de 1 uncinus pour les premiers et les derniers neuropodes, à 3 pour les neuropodes

moyens. On dénombre en outre, à ce stade, 14 notopodes à soies capillaires en faisceaux de 2 à 3 soies.

Le régime alimentaire détritivore est établi (*Phaeodactylum* en élevage) ; l'intestin est très opacifié par son contenu.

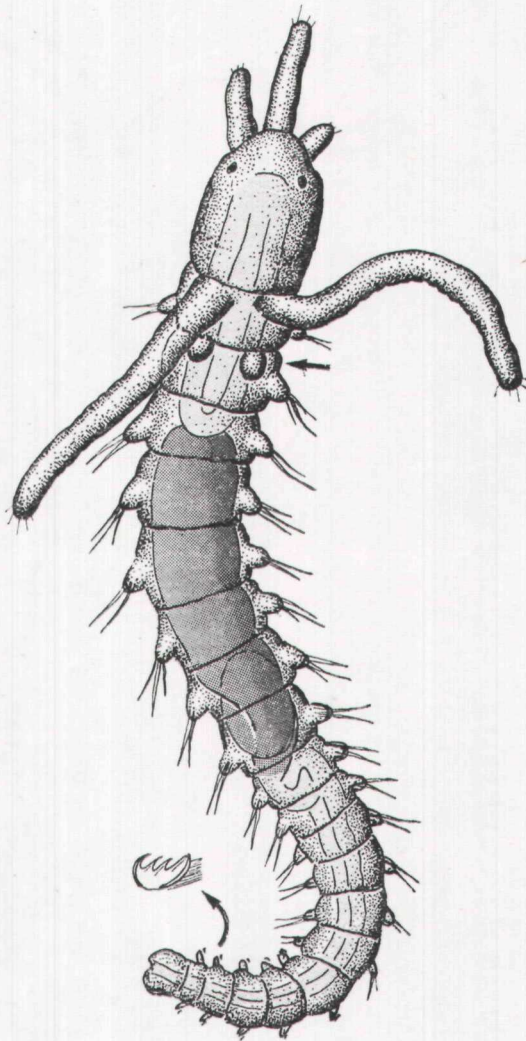


FIG. IV
Erpochète de 45 jours
à l'apparition
de la 2^e paire de branchies
(long. 810 μ m).

60 jours : longueur 950 μ m (Fig. V)

La larve s'est allongée de 5 segments supplémentaires avec un total de 24 segments. On dénombre à ce stade encore, 14 paires de notopodes à soies capillaires dont le nombre est passé à 4 au niveau des segments antérieurs.

En ce qui concerne les neuropodes dont une bonne partie s'est élargie en lamelles foliacées que l'on peut qualifier du nom de pinules, deux remarques sont à formuler. Leur nombre s'est accru avec l'allongement de la larve, les uncini se groupant par trois au

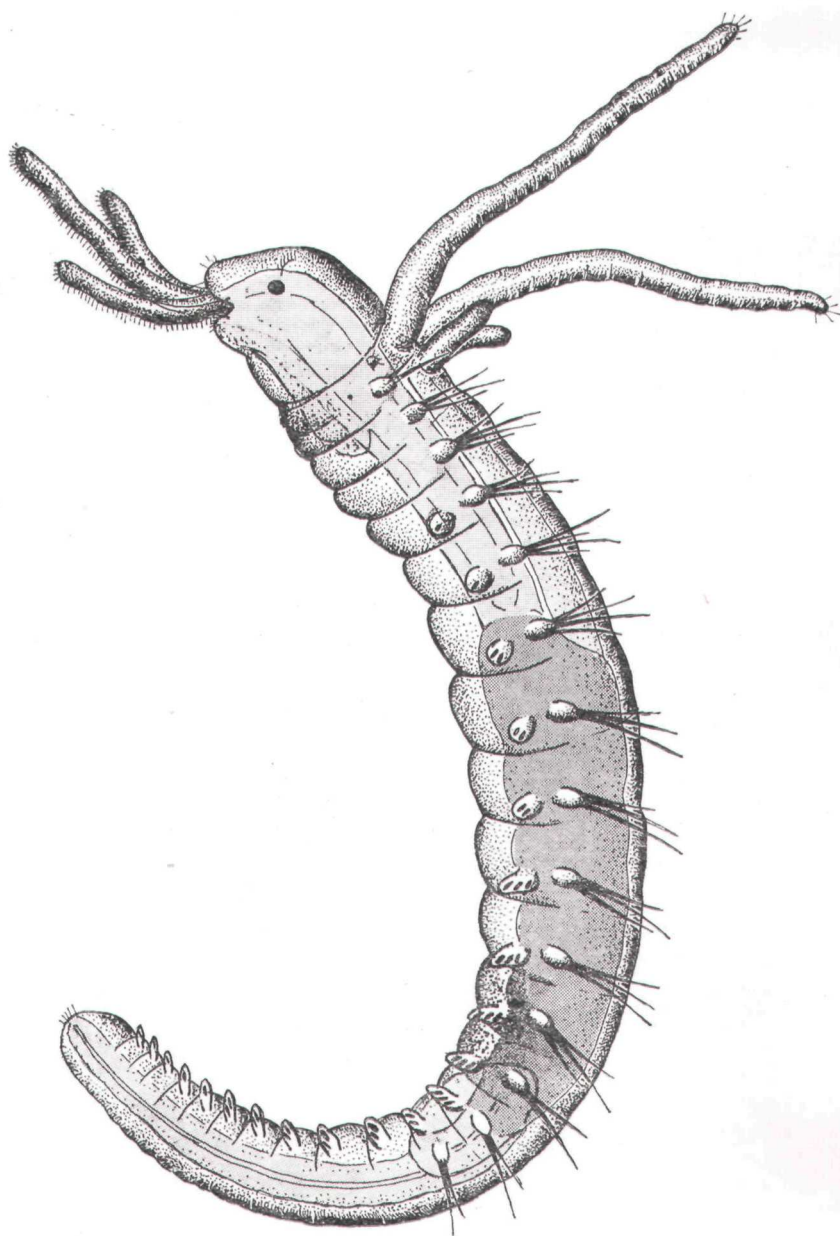


FIG. V

Erpochète de 60 jours (long. 950 μ m).

niveau des pinnules moyennes, et la position de la première paire a changé. A ce stade, elle se situe au niveau du quatrième segment sétigère. En effet, l'insertion de la deuxième paire de branchies, a progressé vers l'avant du corps du jeune ver, se rapprochant de la base des branchies antérieures. Les deux premiers segments sétigères ont fusionné ; une seule paire de notopodes à soies capillaires subsiste.

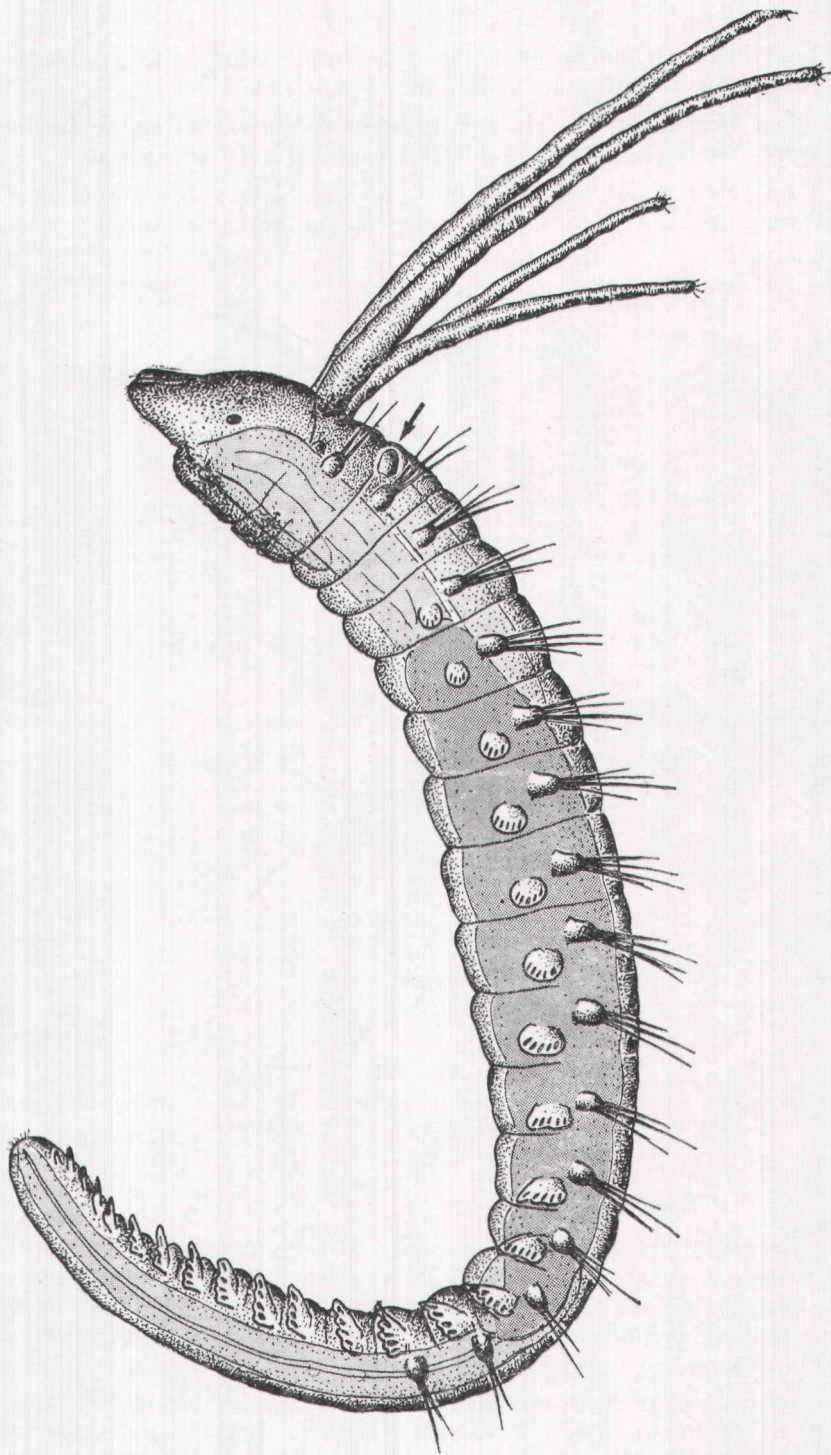


FIG. VI

Erpochète de 2 mois et demi (long. 1 675 μ m) à l'apparition de la 3^e paire de branchies. Les tentacules buccaux ne sont pas représentés.

La première paire initiale a disparu ; seul est visible à la base de chaque blanchie de la première paire un bouton cilié latéro-dorsal comme il en existe un près de chaque notopode.

Les branchies antérieures atteignent en extension le huitième sétigère, les branchies secondaires couvrant deux segments.

Le jeune stade vit dans un tube **déjà** long présentant dans la nature, à la taille près, le même aspect que celui de l'adulte.

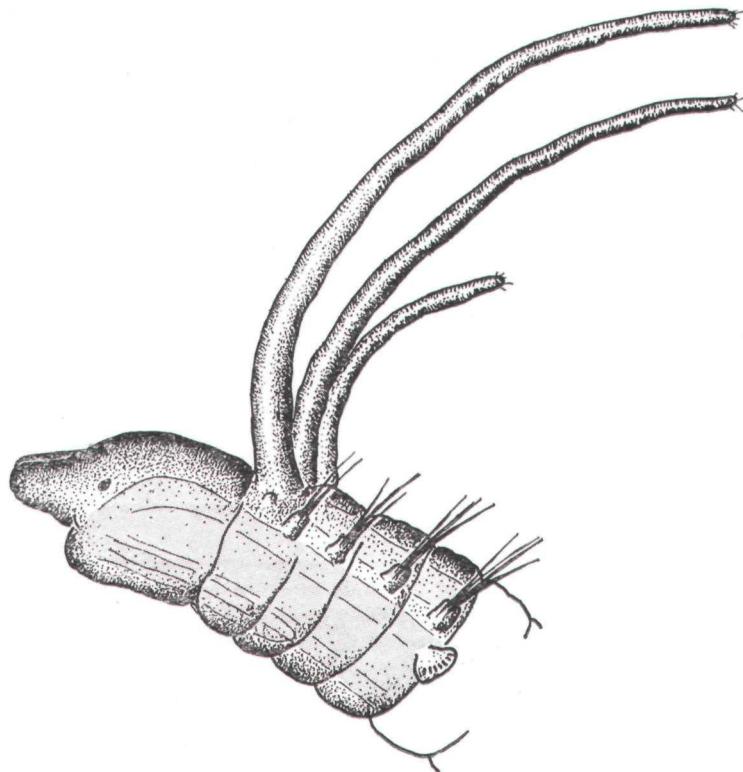


FIG. VII

Vue de profil de la région antérieure du jeune ver de 3 mois. (long. totale 2 250 μ m). Les tentacules buccaux ne sont pas représentés.

2 mois et demi : longueur 1 675 μ m (Fig. VI)

Le jeune ver possède à ce stade 27 segments sétigères dont les 16 premiers sont armés de soies capillaires. Les uncini passent au nombre de cinq sur les neuropodes des segments moyens. On distingue cinq tentacules buccaux qui peuvent, comme aux stades précédents, être en extension vers l'avant ou rétractés dans la bouche.

Le trait le plus remarquable manifesté par ce stade est l'apparition de l'ébauche de la troisième paire de branchies, dorsalement à l'avant du deuxième sétigère, tandis que la deuxième paire dont la longueur atteint les deux tiers de la première, est maintenant insérée à la base de celle-ci, légèrement en retrait, à l'avant du premier segment.

Comme chez l'adulte, on dénombre à ce stade 16 segments thoraciques sétigères dont 13 uncinigères. Les segments abdominaux sont encore incomplets puisque l'adulte en possède 15 à 19.

3 mois : longueur 2 250 μm (Fig. VII)

Ce stade possède 32 segments dont les 16 thoraciques et 15 abdominaux. Les pinnules uncinigères portent 8 uncini dans la région moyenne.

La mise en place de la troisième paire de branchies s'achève par une légère migration vers l'avant ; elle est insérée contre les deux paires initiales, légèrement vers la ligne médio-dorsale, sur la ligne des notopodes des premiers sétigères. L'allongement de ces branchies est rapide.

8 longs tentacules buccaux retractiles peuvent s'étendre vers l'avant pour la collecte de la nourriture. Le prostomium possède les deux carènes parallèles antérieures caractéristiques de l'espèce dont les premiers reliefs étaient apparus au stade précédent.

Dans le milieu naturel (vases des réservoirs et zone intertidale néritique interne du Bassin), les jeunes vers que l'on peut récolter à la fin de juin sont parvenus à l'un de ces deux derniers stades.

DISCUSSION

La compréhension de l'organisation morphologique de l'Ampharetidae *Alkmaria romijni*, particulièrement de sa région antérieure et de la disposition de ses branchies, est facilitée par l'étude du développement larvaire. Wollbaek (1912), Hessle (1917), Fauvel (1927), Ushakov (1957), s'intéressent à l'étude de la morphogenèse des Ampharetidae, mais leurs interprétations ne sont pas concordantes. Day (1964 et 1967) tranche cette question, Amoureux et Elkaïm (1972) donnent une description détaillée de la morphologie de cette espèce créée par Horst (1919) à partir d'individus récoltés par Romijn aux Pays-Bas, dans des eaux dessalées.

L'évolution morphologique de la région branchiale est en définitive la suivante :

— au stade erpochète de 550 μm (7 segments thoraciques et 4 abdominaux) apparaissent les bourgeons de la première paire de branchies insérées sur le bord antéro-dorsal du premier sétigère de ce stade, soit sur le deuxième segment, précédé par le péristomium;

— tandis que les segments se multiplient, les branchies s'allongent et, au stade de 810 μm , la région thoracique comprenant 14 segments sétigères, la deuxième paire de branchies se différencie sur le bord antéro-dorsal du deuxième sétigère de la larve, soit le segment n° 3. Les premières rames uncinigères se situent au niveau du cinquième sétigère de la larve à ce stade;

— au stade mesurant 950 μm se manifeste un raccourcissement de la région antérieure du thorax accompagné de la fusion des deux

premiers sétigères du stade précédent, soit des segments n° 2 et 3, avec rapprochement de la base d'insertion des branchies. Les premiers neuropodes uncinigères sont alors portés par le quatrième segment thoracique du stade;

— au stade de 1 675 μm , le nombre définitif de segments thoraciques est acquis. Les deux premières paires de branchies déjà longues sont insérées pratiquement sur la même ligne transversale, tandis que la troisième paire s'ébauche sous la forme de deux bourgeons sur le bord antérieur du deuxième sétigère du stade, soit du segment n° 4.

Le développement larvaire d'*Alkmaria romijni* correspond au type lécithotrophe benthique avec incubation dans le tube de l'adulte. Les capacités natatoires réduites des stades initiaux interdisent à l'espèce toute dispersion dans le milieu, à la différence de ce qui peut être observé chez les espèces à larves pélagiques qui peuvent elles-mêmes être classées en différents types de développement (Cazaux, 1981). Les Polychètes aux larves lécithotrophes possédant des structures natatoires inefficaces et dépourvues d'artifices de sustentation dans le milieu pélagique, sont caractérisées par un mode de vie benthique, la plupart du temps avec incubation par la femelle.

En règle générale, lors du développement larvaire, la manifestation de la lécithotrophie et de l'adaptation à la vie benthique surviennent chez les Polychètes lorsque les facteurs du milieu deviennent défavorables ou instables, comme dans le cas des eaux méso-polyhalines. La rétention des larves près de l'adulte et l'incubation dans le tube ou la galerie de la femelle contribuent à les préserver du stress physico-chimique qu'elles subiraient inévitablement en nageant hors de l'habitat parental souvent limité dans l'espace et très fluctuant au cours de l'année selon les conditions extérieures. A l'inverse des larves planctotrophes largement dispersées dans le milieu marin, les larves lécithotrophes émises par des espèces occupant un milieu hostile ne peuvent, sans conséquences létales, être libérées dans l'eau ambiante.

Les espèces accompagnant *Alkmaria romijni* dans les mêmes biotopes manifestent un degré de lécithotrophie caractéristique et connaissent une forte réduction, voire la suppression totale de leur présence pélagique.

Par exemple, *Capitella capitata* et *Pygospio elegans* qui se rencontrent dans le même habitat, possèdent des métatrochophores retenues jusqu'à un stade avancé dans la galerie de l'adulte. Les larves de *Nereis diversicolor* sont marquées par une réduction importante de la ciliature motrice larvaire de la plupart des Nereidae, corrélativement à l'accroissement du volume de la masse vitelline. Là aussi, le développement s'effectue dans la galerie et sur le fond, le mode de nutrition planctotrophe est impossible, la larve est donc lécithotrophe.

Le développement larvaire d'*Alkmaria romijni* répond au type de stratégie larvaire que l'on peut attendre dans un milieu instable et correspond à la seconde des deux tendances reproductives définies par Stearns (1976) : la première est celle qui, par des œufs nombreux et petits, conduit au type planctotrophe et la seconde est celle qui, par des œufs plus gros et moins nombreux, aboutit au type lécithotrophe qui apparaît comme la plus évoluée des deux tendances.

Summary

The Ampharetidae *Alkmaria romijni* which inhabit the muds of the meso-polyhaline lagoons have a benthic larval development which involves partial incubation within the tubes of the female.

For the present study larvae hatched and were reared in the laboratory and were also observed in their natural environment so that all of the developmental stages were available for investigation.

Incubation of the trochophore and metatrochophore stages lasts 12 days, recruitment occurs during the erpocheta stage, at 550 μ m and 11 segments, marked by the differentiation of the first pair of gills.

The total larval development lasts three months. When the characteristic branchial ridge is developed, the young worms measure more than 2 mm and have approximately thirty segments.

Growth and relative location of the gills were described in detail.

The observation suggests that the morphogenesis of the anterior region of *A. romijni*, and the type of larval development, reflect adaptations to the ecological conditions of the habitat of this polychaete.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMANIEU, M., 1967. — Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. *Thèse Fac. Sci. Bordeaux*, 270 pp.
- AMOUREUX, L. et ELKAÏM, B., 1972. — *Alkmaria romijni* Horst 1919, un Ampharetidae (Annelida Polychaeta) nouveau pour les côtes marocaines. *Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, 52, pp. 73-83.
- CAZAUX, C., 1970. — Recherches sur l'écologie et le développement larvaires des Polychètes de la région d'Arcachon. *Thèse Fac. Sci. Bordeaux*, 295, 455 pp. et 180 pp.
- CAZAUX, C., 1981. — Evolution et adaptation larvaires chez les Polychètes. *Oceanis*, 7 (1), pp. 43-77.
- DAY, J.H., 1964. — A review of the family Ampharetidae (Polychaeta). *Ann. S. Afr. Mus.*, 48 (4).
- DAY, J.H., 1967. — A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2. Sedentaria. *Trust. British Museum (nat. Hist.) London*, 656, pp. 459-878.
- FAUVEL, P., 1927. — Polychètes Sédentaires, *Faune de France*, 16, 494 pp.
- HESSLE, C., 1917. — Zur Kenntniss der Terebellomorphen Polychaeten. *Zool. Bidr. Uppsala*, 5, pp. 39-258.
- HORST, R., 1919. — Twee sedentario Polychaeten uit het brakke water van Nederland. *Zool. Meded. Leyden*, 5, pp. 110-111.
- LABOURG, P.J., 1980. — Structure et évolution de la macrofaune invertébrée des écosystèmes lagunaires aménagés du Bassin d'Arcachon. Application du concept de stratégie cénotique. *Act. Colloque d'Ecologie théorique, E.N.S. Paris*, mai 1978, *Rech. Ecol. théor.*, Maloine éd., Paris.
- HASMUSSEN, E., 1973. — Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11, 495 pp.
- STEARNS, S.C., 1976. — Life history tactics : a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.*, 51, pp. 3-47.
- THORSON, G., 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr. Komm. Fisk.-og Havienders. ser. Plankton*, (4) (1), 523 pp.
- USCHAKOV, P.V., 1957. — Bristleworms of the far eastern seas of U.S.S.R. (Polychaeta) (in russian). *Opred. Faune, USSR, Moscow*, 56, 445 pp.
- WOLLBAEK, A., 1912. — Nordeuropæiske Annulater Polychaeta. I. Ammocharidae, Amphictenidae, Ampharetidae, Terebellidae og Serpulidae. *Skr. Vidensk. Selsk. Christiana (Mat-naturv. Kl.)*, 1911 (18), 144 pp.