

## Dynamique et reproduction de *Nephtys hombergii* (Annélide Polychète) dans le bassin d'Arcachon.

Marie-Hélène Mathivat-Lallier et Claude Cazaux

Institut de Biologie Marine, Université de Bordeaux I,

33120 Arcachon France.

**Résumé :** Quatre populations intertidales de *Nephtys hombergii* du Bassin d'Arcachon (France) ont fait l'objet d'observations concernant la structure de population, le cycle de reproduction et le recrutement de l'espèce. Les populations en place, plus denses dans la zone océanique que vers l'intérieur du Bassin, sont constituées par cinq générations dont la première apparaît en juin-juillet avec un décalage selon les stations. Le stade du recrutement a été précisé. Le taux de croissance varie d'une station à l'autre. Le diamètre moyen des ovocytes évolue avec la maturation des individus ; les diminutions périodiques brusques de ce diamètre sont interprétées comme des phases de ponte. Les derniers ovocytes sont résorbés. Deux émissions principales annuelles, décalées dans le temps d'une station à l'autre sont enregistrées. Elles déterminent un recrutement qui s'effectue en deux cohortes successives de juvéniles dont la sédentarisation obéit également à un décalage dans le temps selon les stations. La deuxième cohorte est dans chaque cas la plus dense. Cette étude montre que l'étalement de la période de reproduction et de recrutement à l'intérieur d'une aire restreinte comme le Bassin d'Arcachon est dû à l'asynchronisme de l'ovogénèse des individus des populations séparées

**Abstract :** Four intertidal populations of *Nephtys hombergii* have been sampled from the Bay of Arcachon (France) for observations on their population structure, reproductive cycle and species recruitment. The settled populations, more dense near the oceanic than inland area of the Bay, comprise five generations, the first appearing in June-July, and subsequently at different time intervals depending on the station. The mean diameter of the oocytes reveals the degree of female maturation, while sudden periodic decreases in size were considered to indicate spawning phases. The last unspawned oocytes are resorbed. Two principal spawning phases, asynchronised between the stations, take place during the reproductive cycle. They are followed by the recruitment of two successive cohorts of juveniles whose settlement is staggered temporally from one station to another. The second cohort is always the more numerous. This study shows that the total duration of species reproduction and recruitment within a confined area like the Arcachon Bay, is due to an asynchronous oogenesis in different spatially-separate populations.

### INTRODUCTION

L'étude de la dynamique des communautés benthiques dépend de deux processus antagonistes qui sont, d'une part le flux larvaire, d'autre part la mortalité sous toutes ses formes (Mileikovsky, 1974). Si le flux larvaire constitue à priori un facteur déterminant des systèmes benthiques, le taux de survie des larves et des juvéniles n'est pas sans importance. Le recrutement benthique est donc un élément essentiel de la structure des populations.

*Nephtys hombergii* est une espèce dominante de la macrofaune endogée des sables fins envasés et des sables vaseux à faciès de Zostères et Arénicoles (Amanieu, 1969) et le nuage larvaire de cette espèce est présent sur toute la surface du Bassin (Cazaux, 1973). L'étude de la phase macrofaunique mais également du développement juvénile de *Nephtys hombergii* permet la mise en évidence des mécanismes qui assurent le maintien jusqu'à la phase adulte d'un stock d'individus suffisant pour permettre le renouvellement de la population.

Le travail présenté ici comprend trois parties concernant respectivement la structure de la population, la reproduction et la sédentarisation des juvéniles. Il représente un suivi couvrant deux années : 1986/1987.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le Bassin d'Arcachon ( $44^{\circ}10' \text{ N}$ ,  $1^{\circ}10' \text{ W}$ ) (Fig. 1) a une superficie de  $155 \text{ km}^2$  dont  $40 \text{ km}^2$  sont subtidaux. Cette baie communique avec l'océan par un système de passes permettant le transit des eaux océaniques ( $370$  millions de  $\text{m}^3$  en vive-eau) et vers l'intérieur

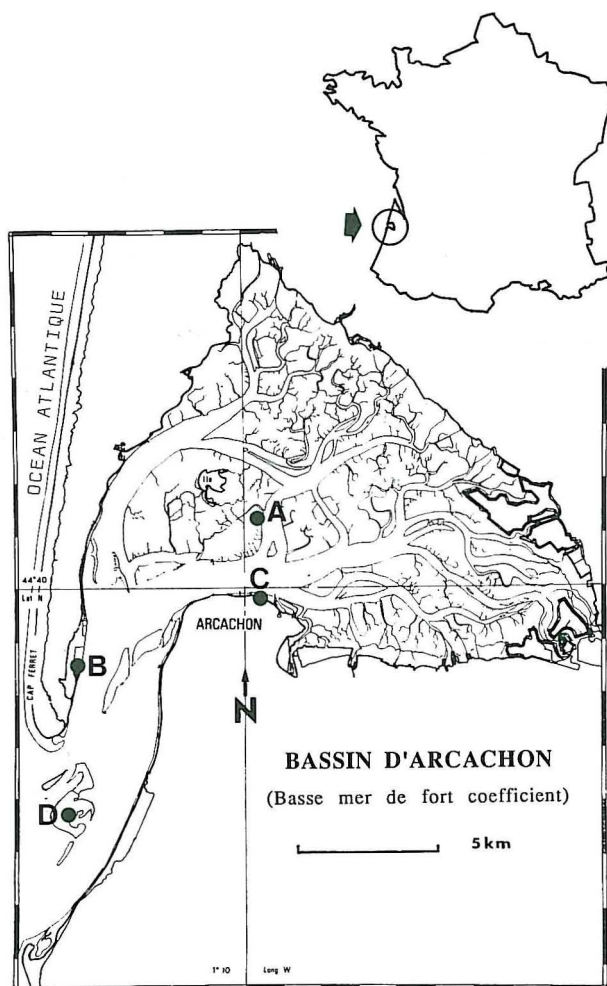


Fig. 1 : Carte du Bassin d'Arcachon ; stations d'échantillonnage.

reçoit de l'eau douce par la rivière Leyre au Sud-Est, le canal de Lège au Nord et le canal de Cazaux au Sud. Quatre stations benthiques appartenant au domaine intertidal ont été choisies en fonction de leur situation géographique et de leur caractère hydrologique, deux en 1986 et deux supplémentaires en 1987. La station A (Ile aux Oiseaux) se situe en bordure de deux chenaux (salinité moyenne = 28.5 ‰) à proximité de concessions ostréicoles et d'un herbier de *Zostera noltii*. La station B (Cap Ferret), à deux kilomètres des passes d'entrée (salinité moyenne = 30.6 ‰), en bordure de parcs ostréicoles également, est soumise à de forts courants (vitesse au jusant de vive-eau = 1.50 m/sec). La station C (plage d'Eyrac) est située sur une plage semi-abritée dont les caractéristiques hydrologiques sont similaires à celles de la station A. La station D (banc d'Arguin), à l'entrée du Bassin (salinité moyenne comprise entre 34 et 35 ‰), est située dans une anse abritée du banc, à l'écart des puissants courants de marée de ce secteur.

Deux types de prélèvements benthiques ont été effectués au niveau de ces stations:

Pour l'étude de la population adulte, quatre échantillons de 0.25 m<sup>2</sup> sur 10 cm de profondeur, étaient prélevés mensuellement (tous les quinze jours au moment de la reproduction). Les échantillons étaient tamisés sur place au travers d'un tamis de 1 mm de vide de maille. Les animaux ainsi récoltés étaient anesthésiés au chlorure de magnésium (7 %) pour faciliter les mesures de biométrie: largeur maximale des segments sétigères de la région antérieure, dorsalement, parapodes non compris; longueur totale et poids du corps essuyé; diamètre des ovocytes (100 par femelle).

En ce qui concerne l'étude du recrutement, aux abords de ces mêmes stations, trois échantillons de 0.04 m<sup>2</sup> furent prélevés avec la même fréquence que précédemment sur une profondeur de 1 cm et tamisés sur 200 µm de vide de maille. Après fixation (formol 10 %) le refus de tamis était coloré au rose bengale. Les observations ont porté sur la largeur et la longueur du corps ainsi que le nombre de segments sétigères.

## RÉSULTATS

### *Dynamique de population*

Le suivi réalisé en 1986-1987 a permis d'évaluer les densités moyennes annuelles de *Nephtys hombergii* aux différentes stations par 0.25 m<sup>2</sup> et de calculer les densités théoriques moyennes par m<sup>2</sup> (Tableau I). Il en ressort que la station la plus océanique (station D) se détache nettement des autres avec des densités atteignant 56 ind/m<sup>2</sup>.

L'observation de la distribution des densités de chaque station en fonction du temps (Fig. 2) permet de mettre en évidence l'évolution numérique de l'espèce. En 1986, les stations A et B révèlent l'apparition simultanée de trois pics de densité, présents respectivement en mars-avril, septembre et novembre. On note cependant une différence de densité entre la station A avec 23 ind/0.25 m<sup>2</sup> et la station B avec 9 ind/0.25 m<sup>2</sup>, en septembre. En 1987 (Fig. 2), les résultats sont très différents. En effet, dans l'ordre chronologique, un premier pic de densité faible est observé simultanément, en mars, aux stations les plus proches

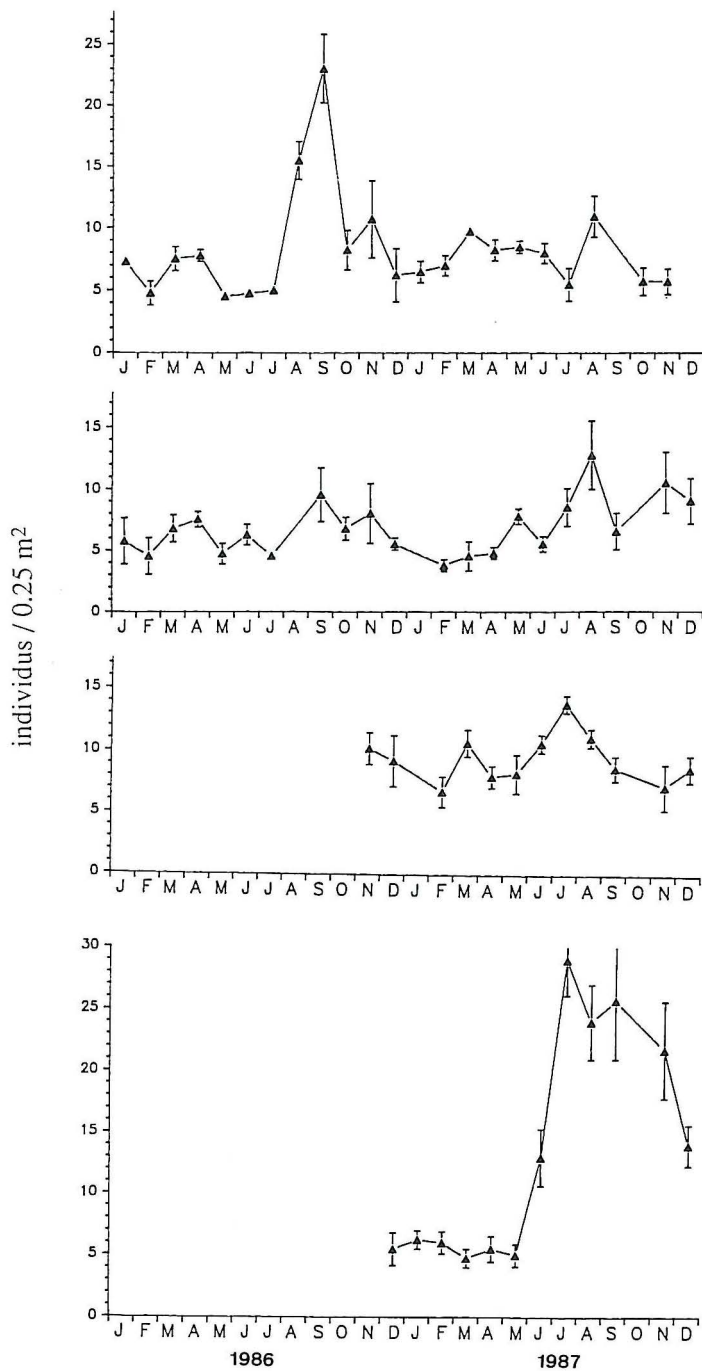


Fig. 2 : Évolution numérique (densité moyenne /0.25 m<sup>2</sup>) des populations de *Nephtys hombergii* aux stations A, B, C et D en 1986-1987.



géographiquement et hydrologiquement (station A et station C). Un second pic se situe à la station B, en mai, de densité inférieure (7.75 ind/0.25 m<sup>2</sup>) à celle correspondant aux troisièmes pics des stations C (14 ind/0.25 m<sup>2</sup>) et D (29 ind/0.25 m<sup>2</sup>) en juin. Simultanément, un quatrième pic apparaît aux stations A et B en août avec des effectifs inférieurs à 10 ind/0.25 m<sup>2</sup>. C'est en septembre et en novembre qu'apparaissent les derniers pics, respectivement à la station D (25.75 ind /0.25 m<sup>2</sup>) et à la station B (11 ind/0.25 m<sup>2</sup>).

TABLEAU I

Densités annuelles moyennes (ind/0.25 m<sup>2</sup>) des populations de *Nephtys hombergii* au niveau des stations A, B, C et D en 1986-1987 et équivalent par m<sup>2</sup> (Eq./m<sup>2</sup>).

Stations	année	ind/0.25 m <sup>2</sup>	± E.S.	Eq/m <sup>2</sup>
St A	1986	9.36	1.58	37
St A	1987	7.60	0.60	30
St B	1986	7.27	0.98	29
St B	1987	7.37	0.90	30
St C	1987	9.47	0.70	38
St D	1987	14.09	2.84	56

Globalement, 1986 est marquée par trois accroissements de densité simultanés aux stations A et B. En 1987, deux pics sont observés aux stations A, C, D et trois à la station B.

En accord avec différents auteurs (Olive, 1977; Guillou & Hily, 1983), des mesures de la largeur du corps des animaux ont permis de définir la structure de la population qui apparaît sur les histogrammes de fréquence de taille de la figure 3. L'utilisation de la méthode statistique de Harding révèle la présence de cinq classes d'âge au sein des populations de *Nephtys hombergii*. Il est intéressant de noter ici l'installation de la première génération, mais du fait même du choix de la maille de tamisage (1 mm), la date réelle de sédentarisation des juvéniles, qui est antérieure, ne peut être précisée. C'est la raison pour laquelle une étude supplémentaire sur une surface moindre (0.04 m<sup>2</sup>) avec utilisation d'une maille plus petite (200 µm) a été effectuée afin de définir le recrutement.

L'étude de la structure de la population s'appuie sur des critères de tailles. Bien qu'Olive (1977), Bachelet (1981) et Mathivat et Cazaux (1985) aient établi une relation linéaire entre la largeur (l) et la longueur (L) du corps, il a paru nécessaire de comparer ces paramètres en

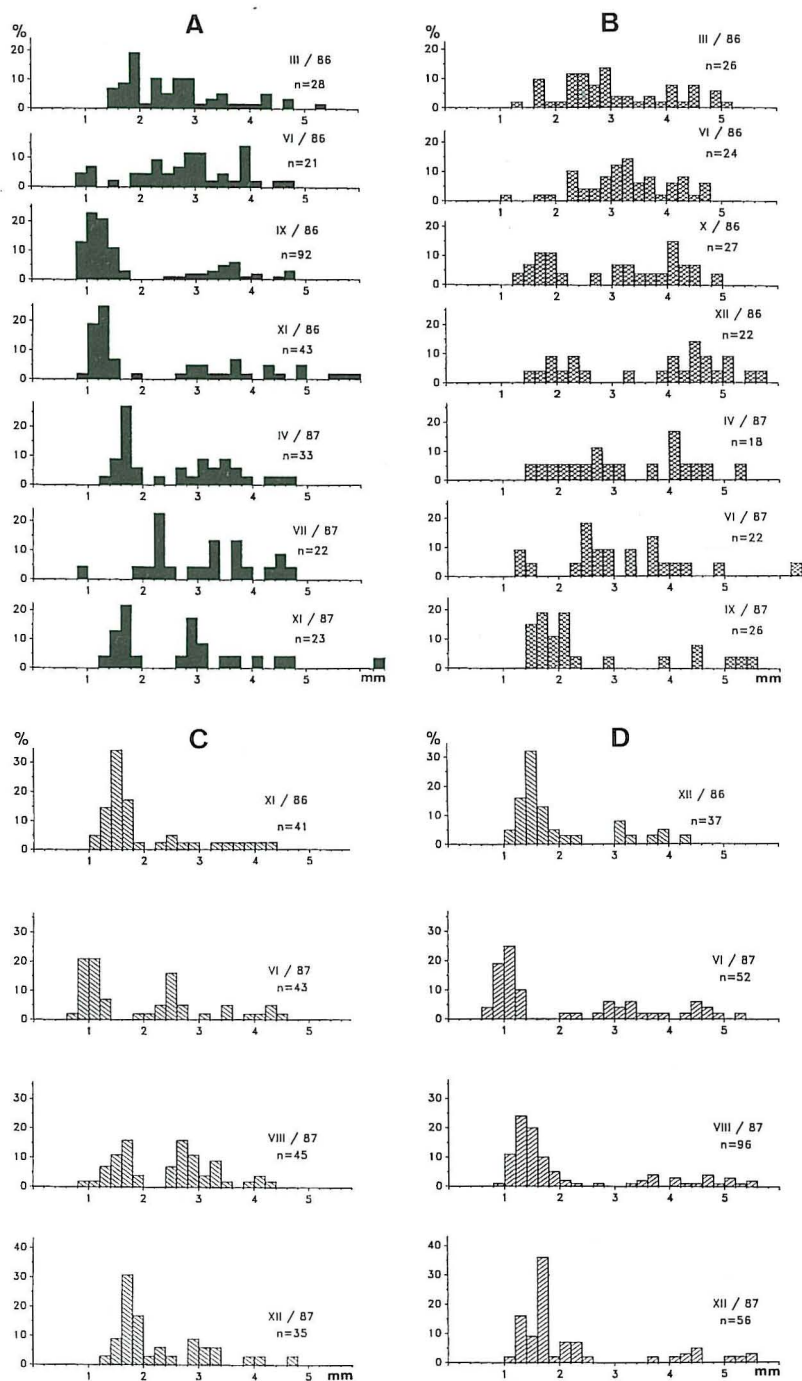


Fig. 3 : Histogrammes de fréquence de taille (largeur du corps au niveau des segments les plus grands) des populations de *Nephtys hombergii* aux stations A, B, C et D en 1986-1987.

fonction des différentes stations. Aucune différence ne s'est manifestée (Fig. 4). Les données se regroupent selon une équation linéaire dont les paramètres sont :

$$L \text{ (mm)} = 31.896 \times l \text{ (mm)} - 2.795 \quad (r = 0.965, n = 573)$$

En ce qui concerne la relation taille-poids essuyé, on obtient une relation isométrique unique du type:  $P = a$ . Elle est linéaire en coordonnées logarithmiques.

$$\ln(P.es) = 0.819 \ln(l) + 0.362 \quad (r = 0.964, n = 573)$$

où  $P.es$  représente le poids essuyé en g et  $l$  la largeur du corps en mm.

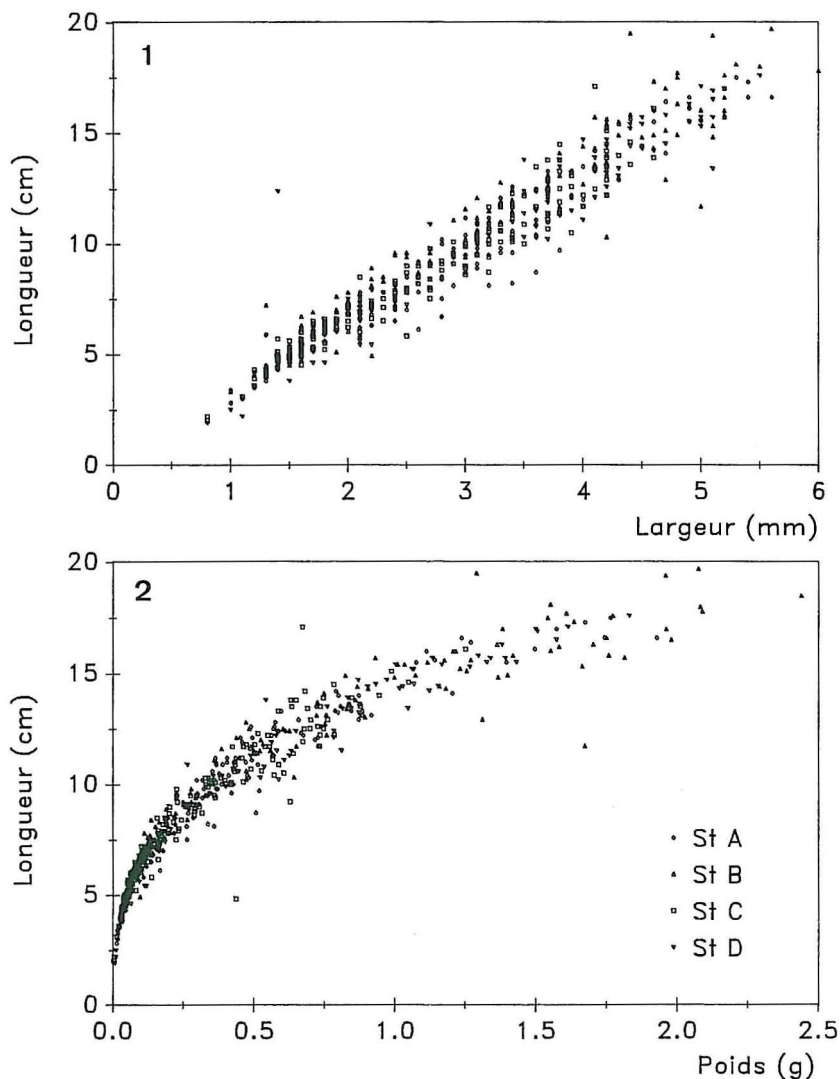


Fig. 4 : Relations d'allométrie :

1-relation entre la longueur et la largeur maximale du corps de *Nephtys hombergii*.

2-relation entre le poids essuyé et la largeur maximale de corps de *Nephtys hombergii*.

La croissance est un paramètre essentiel pour déterminer les éventuelles différences pouvant être dues aux quatre stations choisies dans lesquelles évoluent les populations de *Nephtys hombergii*. Les histogrammes de la première et de la seconde générations restant bien individualisés, il n'a pas été nécessaire de faire appel à une méthode statistique de décomposition des histogrammes de tailles. L'évolution de la moyenne géométrique des tailles a été représentée par une courbe de croissance en fonction de la largeur du corps (Fig. 5). En 1986, la croissance est rapide et varie en fonction des stations. Les juvéniles apparaissent dès le mois de juin à la station B avec une taille supérieure (1.28 mm) à celle des individus de la station A (1.91 mm). Puis, de janvier à avril, la croissance subit un net ralentissement puisque les individus ne prennent que 0.31 mm à la station A et 0.49 mm à la station B. Après ce ralentissement, la croissance des juvéniles reprend suivant une pente identique aux observations de départ. En 1987, une nouvelle génération de juvéniles apparaît entre juin et juillet. Un léger décalage dans la sédentarisation des recrues est alors observé et la croissance des individus se révèle différente selon les stations, avec une rapidité augmentant selon l'ordre A, D, C, B.

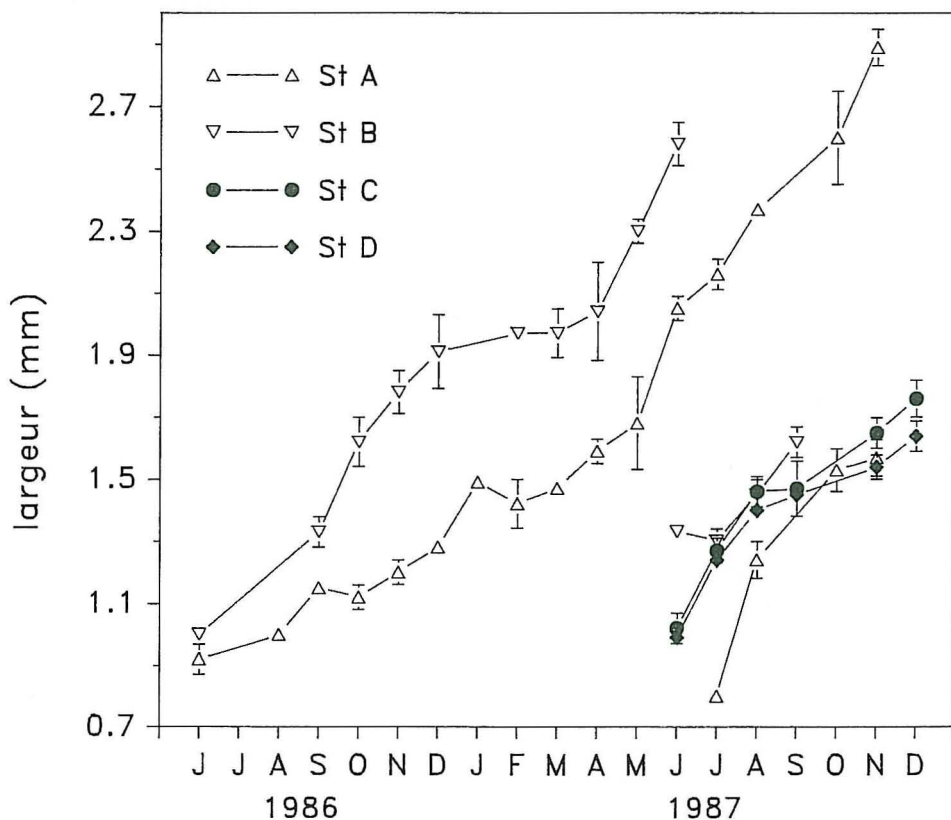


Fig. 5 : Croissance moyenne en taille des générations O et I de *Nephtys hombergii* identifiées par décomposition des histogrammes de fréquence de taille en 1986-1987.



### *Ponte*

Dans l'estuaire de la Rance, Retière (1976) indique que la maturation intervient chez des individus de un an ; à Arcachon, la majorité des individus se reproduit à l'âge de deux ans. La fécondité de *Nephtys hombergii* est de l'ordre de plusieurs milliers d'ovocytes (Olive, 1977). La croissance ovocytaire (Fig. 6) peut être révélée par l'étude de l'évolution du diamètre moyen des ovocytes de l'ensemble des femelles récoltées à des dates régulières ; chaque diminution de taille des ovocytes correspond à l'émission des plus gros gamètes. La présence des ovocytes dans le coelome des femelles, de novembre à juin, permet de définir la période de maturation des gamètes.

En 1986, trois pics se dessinent en février, mars-avril et mai, simultanément aux stations A et B (Fig. 6). Si la première émission semble synchrone entre les deux stations, les deux suivantes se trouvent décalées.

En 1987, le profil est identique pour les deux stations A et B, avec trois pics, le premier en décembre-janvier, le second en mars-avril et le dernier en mai-juin (Fig. 6). Si la première émission est synchrone, les autres sont décalées dans le temps. En ce qui concerne les stations C et D, seules deux émissions ovocytaires se manifestent en février-mars et mai-juin, mais l'étude de ces populations n'a pu être effectuée en janvier.

Ces observations prouvent que la ponte est composée de plusieurs émissions ovocytaires décalées dans le temps selon la localisation des populations étudiées dans les limites de l'aire définie pour ce travail. De plus, l'étude détaillée des ovocytes les plus tardifs a révélé la présence d'un phénomène d'atrésie déjà décrit par Olive (1978).

### *Recrutement*

Après la ponte, les ovocytes sont fécondés et donnent naissance à des larves pélagiques à développement microlécithe. Le développement larvaire pélagique de l'espèce passe par cinq stades successifs qui, après deux mois, aboutissent à une larve erpochète de 8 à 10 segments (Cazaux, 1970). C'est le début de la vie benthique.

La figure 7 révèle l'évolution du recrutement durant les deux années d'observation (1986-1987). En 1986, une certaine variabilité de densité est observée entre les populations des stations A et B. Malgré cette différence, leur sédentarisation s'effectue en mars avec des densités voisines pour les deux stations et une seconde cohorte apparaît en mai-juin avec un niveau de recrutement supérieur à la station A. Donc, pour ces deux stations, deux cohortes successives de recrues sont mises en évidence avec une densité plus importante à la station A.

En 1987, un schéma identique est observé à ces deux mêmes stations avec un pic en mars et un second en mai/juin. Les densités sont encore supérieures à la station A. Les profils obtenus pour les stations C et D sont aussi caractérisés par deux pics, respectivement en février et avril/mai pour la population de la station C, et mars et avril à la station D.

Pour chacune de ces stations, le recrutement s'effectue grâce à deux cohortes de juvéniles dont la sédentarisation est décalée dans le temps, la densité des juvéniles de la première

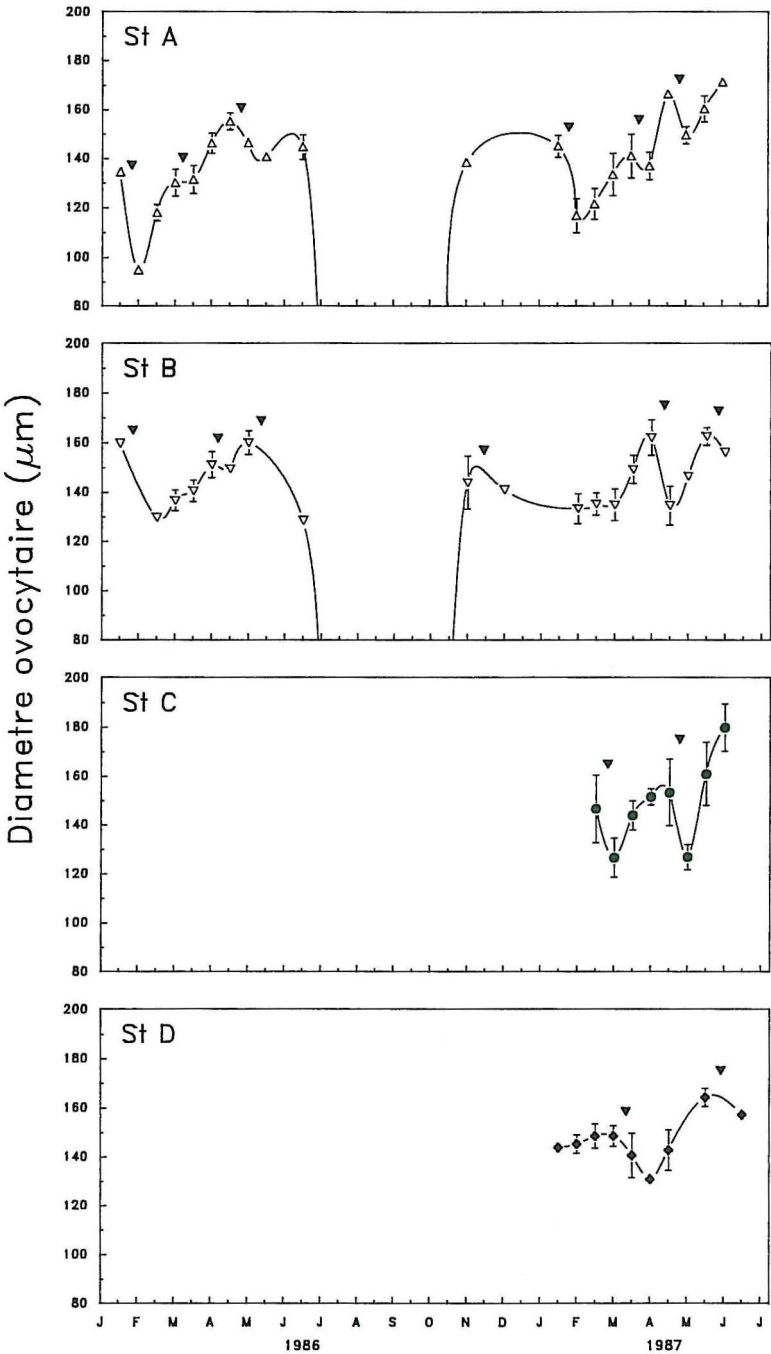


Fig. 6 : Croissance moyenne ovocyttaire de *Nephtys hombergii* aux stations A, B, C et D durant les années 1986-1987. Les flèches indiquent les émissions des ovocytes.

re cohorte étant partout inférieure à celle de la seconde. Des mesures de biométrie effectuées sur les recrues ont révélé que toutes les post-larves se sédentarisent à 8-9 segments ce qui correspond à une largeur de 0.2 mm, sauf pour la deuxième cohorte de la station B, composée d'individus de taille supérieure (40 segments et 0.6 mm). Il s'agit peut-être là d'une dispersion des juvéniles par les courants.

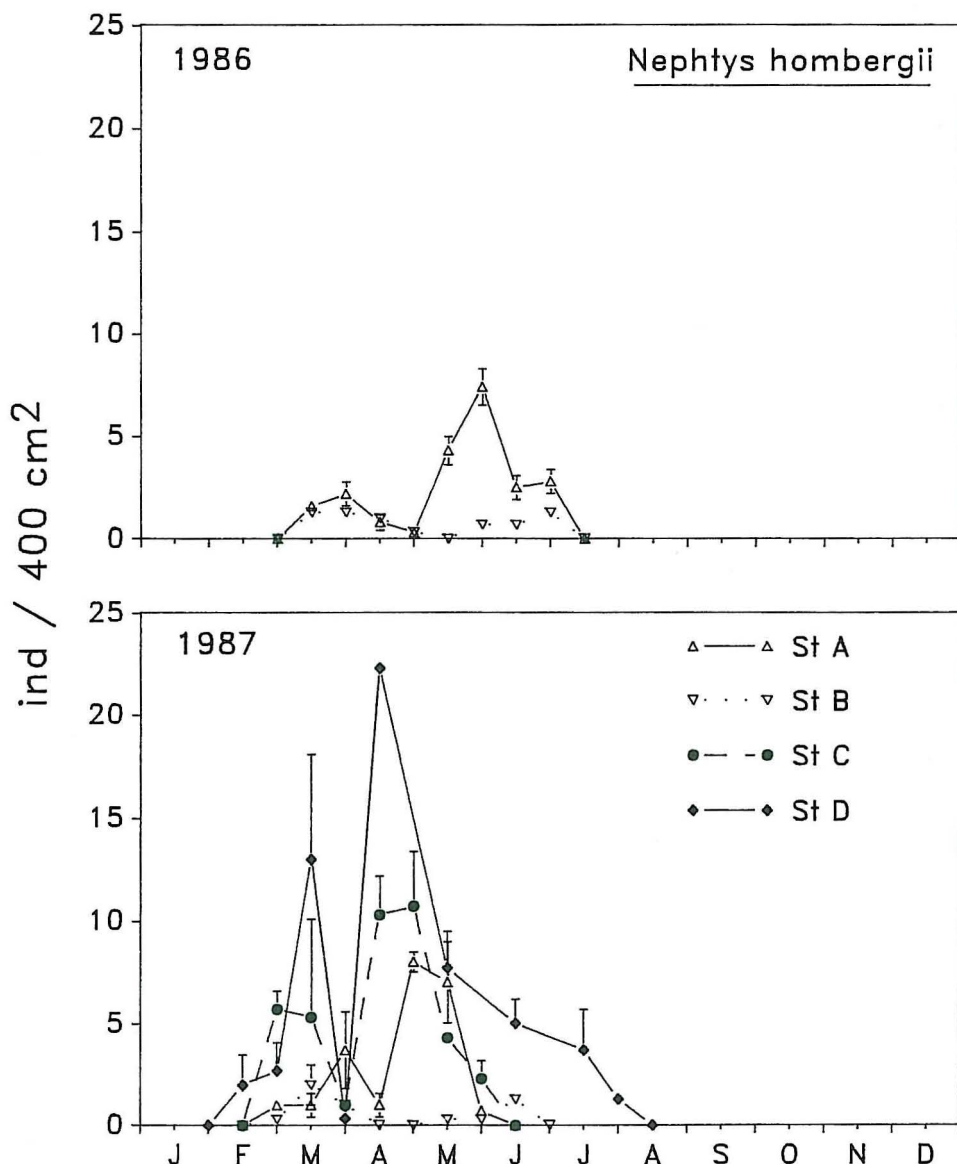


Fig. 7 : Évolution numérique (densité / 0.04 m<sup>2</sup>) des populations de *Nephtys hombergii* pour chacune des stations A, B, C et D en 1986-1987.

## DISCUSSION

Dans la plupart des travaux portant sur la dynamique des populations, seule la phase macrofaunique est prise en considération. C'est pourtant durant la phase juvénile et surtout le recrutement benthique qu'interviennent les phénomènes modulateurs de la structure de la population.

Le succès de la sédentarisation des juvéniles est meilleur à la station A qu'à la station B, avec cependant une importante variabilité entre 1986 et 1987. Cette différence est liée à l'évolution même de la station qui, bien abritée, a vu la superficie de l'herbier local s'accroître en 1987. Par ailleurs, une relative stabilité est observée à la station B entre 1986 et 1987, malgré l'important hydrodynamisme qui s'y manifeste et qui pourrait perturber le bon établissement des juvéniles. La comparaison de l'évolution des densités pour l'ensemble des stations révèle la présence de certains pics communs aux stations les plus internes (A et C) et d'autres aux stations les plus externes (B et D).

Les résultats concernant la biométrie opérée sur ces populations ont permis d'effectuer une comparaison avec ceux de la littérature. Pour une largeur du corps donnée (ici de 4 mm), la longueur varie selon les auteurs, atteignant respectivement les valeurs de 137.78 mm (Olive, 1977), 103.19 mm (Bachelet, 1981), 99.43 mm (Bachelet, 1987) et 124.80 mm (Mathivat-Lallier, 1988). Par conséquent, *Nephtys hombergii* atteint dans le Bassin d'Arcachon une taille qui se situe entre celle des populations de l'estuaire de la Gironde, les plus petites (Bachelet, 1981, 1987), et celles de l'Angleterre. L'étude de la croissance de la première génération n'a révélé aucun appariement des stations les plus océaniques ; par conséquent le facteur salinité n'influe pas sur la croissance. De plus, on note une croissance plus faible dans les stations où l'apport des recrues est le plus important, par exemple les stations A et D. Devant la limitation des ressources alimentaires, une compétition trophique s'installe, celle-ci pouvant s'étendre jusqu'au cannibalisme (Olive *et al.*, 1981), phénomènes observés deux fois dans le Bassin d'Arcachon à la station A. Cette compétition trophique influe sans nul doute sur la croissance des individus.

Les femelles survivent à la ponte qui débute dans la seconde année, contrairement à certaines espèces comme *Nereis virens* (Warwick & Price, 1975; Brafield & Chapman, 1967). L'étude de la reproduction de *Nephtys hombergii* a permis de mettre en évidence une période de ponte composée de plusieurs émissions ovocytaires décalées dans le temps, les unes par rapport aux autres selon les populations considérées. Olive (1978) avait déjà remarqué un certain asynchronisme de l'ovogénèse entre les individus et même entre les populations. Si les premières émissions sont effectives, les dernières révèlent en revanche la présence d'ovocytes atrésiques. Ces données confirment les observations effectuées par Olive (1978). En effet, le nombre d'ovocytes résorbés varie selon les individus. Chez certains, les derniers ovocytes ne subissent pas le phénomène d'atrésie mais restent intacts jusqu'au moment de la nouvelle génération d'ovocytes, l'année suivante. D'après Clark (1965) la résorption des gamètes résulte d'un manque de nourriture.

Un certain nombre de larves issues de cette ponte itérative, bien que subissant le phénomène de dispersion par les courants, réussissent pour une part d'entre elles à se sédentariser



au sein des populations adultes. Ce recrutement ne s'effectue pas de manière simultanée dans toutes les stations. En règle générale, il est corrélé aux résultats des mesures ovocytaires ce qui induit deux vagues de jeunes recrues décalées dans le temps et l'espace.

L'intensité du recrutement déterminée dans cette étude (Tableau II) est différente de celle rencontrée par Smidt (1951) au Danemark avec 1000 ind/m<sup>2</sup> ou Bachelet (1987) dans l'estuaire de la Gironde avec 1500 ind/m<sup>2</sup>. En revanche, les données des stations C et D se rapprochent de celles d'Olive (1977) avec 436 ind/m<sup>2</sup> et Kirkegaard (1978) avec 450 ind/m<sup>2</sup>.

Alors que Warwick & Price (1975), Olive (1977) et Bachelet (1987) observent la sédentarisation initiale des recrues en nurserie sous-tidale suivie d'une migration vers la population mère intertidale, ce phénomène n'a pas été observé dans les conditions du présent travail.

Dans le contexte biogéographique, il semble que les résultats obtenus pour *Nephtys hombergii* dans le Bassin d'Arcachon soient quelque peu particuliers. En effet, Wilson (1936), Olive (1977), Kirkegaard (1978) et Bachelet (1987) signalent une période de recrutement composée d'une seule vague de post-larves. Dans le cas présent, les émissions ovocytaires comme le recrutement s'opèrent en deux vagues successives.

TABLEAU II

Densités maximales des recrues en équivalent/m<sup>2</sup>.

Station	St A	St B	St C	St D
1986	185	32.5		
1987	92.5	50	257.5	557.5

#### REMERCIEMENTS

Ce travail est une partie du travail de thèse de M.H. Mathivat-Lallier et nous voudrions remercier, ici, M. Jean Desbats pour sa participation dans la récolte des échantillons.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., 1969. Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées de la région d'Arcachon. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 19 : 55-557.
- BACHELET, G., 1981. Étude d'impact des travaux de dragages sur le milieu biologique de l'embouchure de la Gironde (avril-octobre 1980). *Rapport contrat ADERA Port Autonome Bordeaux* : 1-59.



- BACHELET, G., 1987. Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. *Thèse Doct. Sci. Bordeaux* : 941 : 1-478.
- BRAFIELD, A.E. & C. CHAPMAN, 1967. Gametogenesis and breeding in a natural population of *Nereis virens*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 47 : 619-627.
- CAZAUX, C., 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des Polychètes d'Arcachon. *Thèse Doct. Sci. Bordeaux*, 295 : 1-395.
- CAZAUX, C., 1973. Cycle et distribution des larves de polychètes ; caractère du méroplancton des différents types de masses d'eau du Bassin d'Arcachon. *Bull. Ecol.*, 4 : 257-275.
- CLARK, R.B., 1965. Endocrinology and the reproductive biology of Polychaetes. *Oceanogr. mar. Biol.*, 3A : 211-255.
- GUILLLOU, M. & C. HILY, 1983. Dynamics and biological cycle of a *Melinna palmata* (Ampharetidae) population during the recolonisation of dredged area in the vicinity of the harbour of Brest (France). *Mar. Biol.*, 74 : 43-50.
- KIRKEGAARD, J.B., 1978. Settling, growth and life span of some common Polychaetes from Danish waters. *Meddr. Kommn Danm. Fisk. Havunders. N.S.*, 7 : 447-496.
- MATHIVAT, M.H. & C. CAZAUX, 1985. Recrutement benthique de l'Annélide Polychète *Nephtys hombergii*. *J. Rech. Oceanogr.*, 10 : 142-145.
- MATHIVAT-LALLIER, M.H., 1988. Processus de dissémination larvaire et recrutement benthique chez les Annélides Polychètes dans un écosystème côtier. *Thèse Doct. Sci Bordeaux*, 308 : 1-119.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1974. On predation of pelagic larvae and early juveniles of marine bottom invertebrates by adulte benthic invertebrates and their passing alive through their predators. *Mar. Biol.*, 26 : 303-311.
- OLIVE, J.P.W., 1977. The life-history and population structure of the Polychaetes *Nephtys caeca* and *Nephtys hombergii* with special reference to the growth rings in the teeth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57 : 133-150.
- OLIVE, J.P.W., 1978. Reproduction and annual gametogenic cycle in *Nephtys hombergii* and *Nephtys caeca* (Polychaeta : Nephtyidae). *Mar. Biol.*, 46 : 83-90.
- OLIVE, J.P.W., P.R. GARWOOD, & BENTLEY, M. G., 1981. Reproductive failure and oosorption in Polychaeta in relation to their reproductive strategies. *Bull. Soc. zool Fr.*, 106 : 263-268.
- RETIÈRE, C., 1976. Détermination des classes d'âge des populations de *Nephtys hombergii* (Annélides Polychètes) par lecture des mâchoires en microscopie électronique à balayage. Structure des populations de la Rance maritime. *CR Acad. Sci. Paris.*, 282 : 1553-1556.
- SMIDT, E.L.B., 1951. Animal production in the Danish Wadden sea. *Meddr. Kommn Danm. Fisk. Havunders. Kbh.*, 11 : 1-151.
- WARWICK, R.M. & R. PRICE, 1975. Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *J. mar. biol. Ass. UK.*, 55 : 1-18.
- WILSON, D.P., 1936. Notes on the early stages of two Polychaetes, *Nephtys hombergii* Lamarck and *Pectinaria koreni* Malmgren. *J. mar. biol. Ass. UK.*, 21 : 305-310.