

## Recrutement méiobenthique des principales espèces de Polychètes et de Mollusques Bivalves d'un peuplement subtidal de sédiments fins de la Manche occidentale.

Jean-Claude Dauvin

C.N.R.S. - LP 4601 et Univ. P. & M. Curie, Paris VI  
Station Biologique, B.P. 74  
29682 Roscoff (France)

**Résumé :** Une étude du méiobenthos temporaire comprenant les post-larves de la macrofaune du peuplement des sables fins de la Pierre Noire en Baie de Morlaix a été menée pendant une année en 1985-1986 à partir d'un échantillonnage bimensuel. Ces observations ont permis de déterminer le recrutement réel de 23 espèces principales à cycle benthopélagique. Chez la plupart des espèces, le recrutement est limité dans le temps et se déroule en une phase unique. Près de la moitié des espèces manifeste un recrutement strictement estival ; 20 espèces ont au moins une phase de recrutement estival ou automnal. Le délai entre le recrutement réel et la récolte des juvéniles sur un tamis de 1 mm de vide de maille varie considérablement d'une espèce à l'autre : quand il existe, le décalage peut atteindre un an. Plus de la moitié des espèces, dont celles à fortes densités, présentent un décalage inférieur à trois mois. Les différences entre les estimations des densités à partir de plusieurs tailles de tamisage (0,180, 0,5 et 1 mm) sont également très variables d'une espèce à l'autre ; elles varient en fonction de la taille des espèces à l'état adulte et du temps passé dans la phase méiobenthique.

**Abstract :** The temporary meiofauna of the Pierre Noire fine sand community from the Bay of Morlaix (Brittany, France), comprising post-larval specimens of macrofaunal species, was studied in 1985-1986 throughout a complete annual cycle with fortnightly sampling. The recruitment period of 23 main species with a benthopelagic cycle was deduced from this series of observations. Most of the species showed only one limited recruitment period. Half of the species recruited in summer ; 20 had a summer or autumn recruitment. The time lag between the settling of species and the sampling of juveniles on 1 mm sieve mesh varied from one species to another : from no delay to about one year. This time lag was lower than 3 months in a majority of dominant species. Difference between estimated densities of the macrofauna (1 mm sieve mesh) and temporary meiofauna (0,180 or 0,500 mm) varied significantly between the species in relation to the adult size and the length of the meiobenthic phase.

### INTRODUCTION

Les densités du macrobenthos sont le plus souvent évaluées à partir d'échantillons tamisés sur une maille de 1 mm. Cependant, l'utilisation d'une telle maille ne reflète que partiellement la densité réelle des espèces de la macrofaune d'un peuplement, celle-ci ne prenant pas en compte chez la plupart des espèces les post-larves et juvéniles qui appartiennent au méiobenthos temporaire (Bachelet, 1985). L'emploi de tamis à faible vide de maille (0,08 à 0,2 mm) accroît généralement de façon considérable le nombre de benthontes récoltés par capture des organismes du méiobenthos temporaire et s'avère nécessaire pour estimer avec précision et fiabilité les périodes de recrutement de la plus grande partie des espèces de la macrofaune (Muss, 1966 ; Gibbs, 1971 ; Farke, 1979 ; Lechapt, 1983 ; Cattaneo & Massé, 1983 ; Bachelet, 1985, 1987 ; Buchanan *et al*, 1986). L'échantillonnage du méiobenthos

temporaire (stades juvéniles du macrobenthos qui n'appartiennent que pour un temps relativement court à la méiofaune) est le plus souvent indispensable pour interpréter correctement la dynamique des espèces de la macrofaune : datation exacte du recrutement, densité réelle au moment de l'établissement des post-larves, mortalité et croissance lors des premiers stades benthiques, contribution à la production de la population.

Les résultats présentés ici s'inscrivent dans ce cadre de recherches ; ils permettent de déterminer la période et l'abondance du recrutement réel des principales espèces de Polychètes et de Mollusques Bivalves du peuplement des sables fins de la Pierre Noire à partir d'un suivi annuel (mars 1985-mars 1986) de sa méiofaune temporaire.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Site d'échantillonnage

Le peuplement des sédiments fins peu envasés à *Abra alba-Hyalinoecia bilineata* de la Pierre Noire est localisé dans la partie orientale de la baie de Morlaix où il forme une tache de sable fin thixotropique par 15-20 m de profondeur. Les mécanismes de sédimentation (Auffret & Douvillé, 1974), les caractéristiques physico-chimiques et les évolutions saisonnières et à long terme de la macrofaune et de la méiofaune permanente (Boucher, 1979, 1983 ; Boucher *et al*, 1984 ; Dauvin, 1984a ; Dauvin & Ibanez, 1986), et les conditions hydrologiques de ce peuplement sont maintenant bien connus.

Le point de prélèvement "Pierre Noire" se situe à 0,28 mille au sud-est de la balise de la Pierre Noire par 17 m de profondeur par rapport au zéro des cartes ; il se trouve dans la partie la plus riche du peuplement (Dauvin, 1984a).

Au cours du cycle annuel d'observation, la température de l'eau au fond a augmenté régulièrement de la fin de février 1985 (8,75°C) à la fin septembre (16,1°C) puis s'est abaissée jusqu'au début mars 1986 où la température a atteint une valeur anormalement basse (6,2°C) du fait de la rigueur de l'hiver. La salinité au fond est passée par un minimum de 34,36 à la fin d'avril 1985, s'est accrue régulièrement jusqu'à la mi-décembre où elle a atteint un maximum de 35,32 puis a décré jusqu'à la fin de l'hiver 1986 (Dauvin, 1989a). La médiane du sédiment a fluctué entre 0,152 et 0,181 mm sans saisonnalité (moyenne voisine de 0,160 mm) ; le pourcentage de particules fines inférieures à 0,063 mm dépasse en moyenne 1 %. La proportion de carbone organique dans le sédiment varie peu d'une saison à l'autre : minimum hivernal 0,52 % et maximum estival 0,87 % du poids sec de sédiment. La proportion de matière organique par rapport au poids sec de sédiment montre un cycle annuel marqué avec des minimums hivernaux (1,4 %) et des maximums estivaux (4,13 %) après un accroissement rapide en avril-mai.

## Échantillonnage

Les caractéristiques détaillées de l'échantillonnage sont décrites dans Dauvin (1989a) ; il en est fait ici un résumé.

L'étude a été menée pendant un cycle annuel, du 27 février 1985 au 3 mars 1986, à partir d'échantillonnages mensuels à la benne Smith McIntyre : 13 séries de 10 prélèvements unitaires de 0,1 m<sup>2</sup> pour une surface totale de 1 m<sup>2</sup> et tamisage sur deux tamis à ouverture circulaire de 0,5 et 1 mm de diamètre, et à partir d'échantillonnages bimensuels au carottier Reineck : 25 séries de 5 carottes de 0,016 m<sup>2</sup> pour une surface totale de 0,08 m<sup>2</sup>. Le tamisage de la strate de surface (0-2 cm) des carottes a été fait sur une colonne de cinq tamis dont deux à ouverture circulaire : 0,5 et 1 mm et trois à maille carrée : 0,180 ; 0,280 et 0,355 mm de côté ; le tamisage de la strate profonde (2-6 cm) a été réalisé sur 0,5 et 1 mm. L'ensemble des refus de tamis ont été fixés au formol neutre à 10 % ; le tamisage des carottes a été effectué après fixation. Les refus de 1 mm ont été triés deux fois à vue après coloration au rose Bengale. Après mise en suspension des organismes les plus légers et récupération par filtration, les Mollusques ont été extraits du sédiment par la technique au chlorure de zinc (Sellmer, 1956). L'ensemble des fractions fines de 0,180 à 0,5 mm a été trié à la loupe binoculaire.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### Caractéristiques générales de la faune échantillonnée

Une des particularités du peuplement des sables fins de la Pierre Noire est sa très grande richesse en espèces ; elle est de loin la plus élevée par rapport à toutes celles relevées ailleurs en Manche sur des peuplements comparables (Dauvin, 1984a). Plus de 300 espèces ou taxons ont été recensés dans les 13 relevés de 1 m<sup>2</sup> à la benne Smith-Mc-Intyre et plus de 200 dans les 25 relevés de 0,08 m<sup>2</sup> au carottier Reineck. 102 097 individus ont été récoltés en 130 prélèvements à la benne et 30 808 en 125 carottes. Les Polychètes de la méiofaune permanente, notamment des Syllidae et des Dorvilleidae, représentent près de 40 % de ce total. Les trois principaux groupes zoologiques, les Polychètes, les Amphipodes et les Bivalves, forment respectivement 68, 24 et 4 % des individus de la macrofaune et de la méiofaune temporaire. Pour l'ensemble des prélèvements au carottier, un tamis de 1 mm permet de retenir en moyenne 58 % de la faune recueillie sur 0,180 mm et un tamis de 0,5 mm en moyenne 84 % (Dauvin, 1989a).

Malgré le nombre important de benthontes échantillonnés, la plupart des espèces ont, même en tenant compte des jeunes stades, des densités faibles voire très faibles.

Chez les Amphipodes, les juvéniles de la plupart des espèces ont des tailles supérieures à 1 mm lors de leur libération du marsupium de leur mère et sont retenus sur une maille de 1 mm, ce qui permet la datation de leur recrutement ; cependant, l'utilisation de tamis à ouverture inférieure à 1 mm fournit des estimations plus précises de leur densité et de leur production (Dauvin, 1989a). Par exemple, la prise en considération des juvéniles récoltés



sur 0,5 mm dans le calcul de la production des *Ampelisca*, Amphipodes dominants sur le peuplement, par rapport au calcul effectué à partir des seuls individus recueillis sur 1 mm, accroît de façon modérée l'estimation de leur production : 1,5 % chez *A. sarsi*, 7 % chez *A. armoricana* et 12 % chez *A. typica*.

### Périodes de recrutement

Cette étude permet de préciser les périodes de recrutement et d'estimer l'abondance des juvéniles de 18 espèces de Polychètes et de 5 espèces de Bivalves.

## Annélides Polychètes

### Ampharetidae

#### *Ampharete acutifrons* (Malmgren)

*A. acutifrons* présente un recrutement printanier. les premiers juvéniles sont recueillis à la mi-avril, mais c'est en juin-juillet que leur nombre atteint un maximum (Fig. 1). Dès septembre, tous les individus sont récoltés au moins sur une maille de 0,5 mm. A la benne, la densité est maximale sur 1 mm au début octobre soit plus de trois mois après le début du recrutement.

Pour les mers nord-européennes, Clavier (1981) signale une période globale de reproduction étalée entre décembre et mars ; en Rance maritime, la ponte se déroule en deux vagues successives, la première en décembre et la seconde en mars (Clavier, 1981). En baie de Morlaix, la ponte a vraisemblablement lieu plus tard, de mars à mai ; les post-larves devenant presque immédiatement benthique ne sont récoltées en abondance qu'à la fin du printemps.

### Capitellidae

#### *Notomastus latericeus* (Sars)

La période de recrutement de *N. latericeus* est concentrée au début de l'été : juillet-début août. Sur 0,5 mm les densités sont immédiatement maximales au début d'août (Fig. 2) ; cependant sur 1 mm c'est au début de septembre qu'elles atteignent leur maximum. Sur les sables fins de la Pierre Noire, on observe chaque année une installation estivale de juvéniles, puis une phase automnale et hivernale de mortalité affecte pratiquement toute la population si bien que très peu d'individus subsistent après l'hiver (Fig. 2).

Les jeunes recrues estivales sont issues de pontes de la fin du printemps (des individus matures ont été observés en avril-mai dans les eaux roscovites, Cabioch *et al.*, 1968), les larves de très petite taille séjournent une dizaine de jours dans le plancton (Wilson, 1933).

### Cirratulidae

#### *Chaetozone setosa* (Malmgren)

Les juvéniles de *Chaetozone setosa* sont échantillonnés presque toute l'année entre 0,180 et 0,500 mm (Fig. 3) ; leur abondance est toutefois marquée pendant deux périodes :

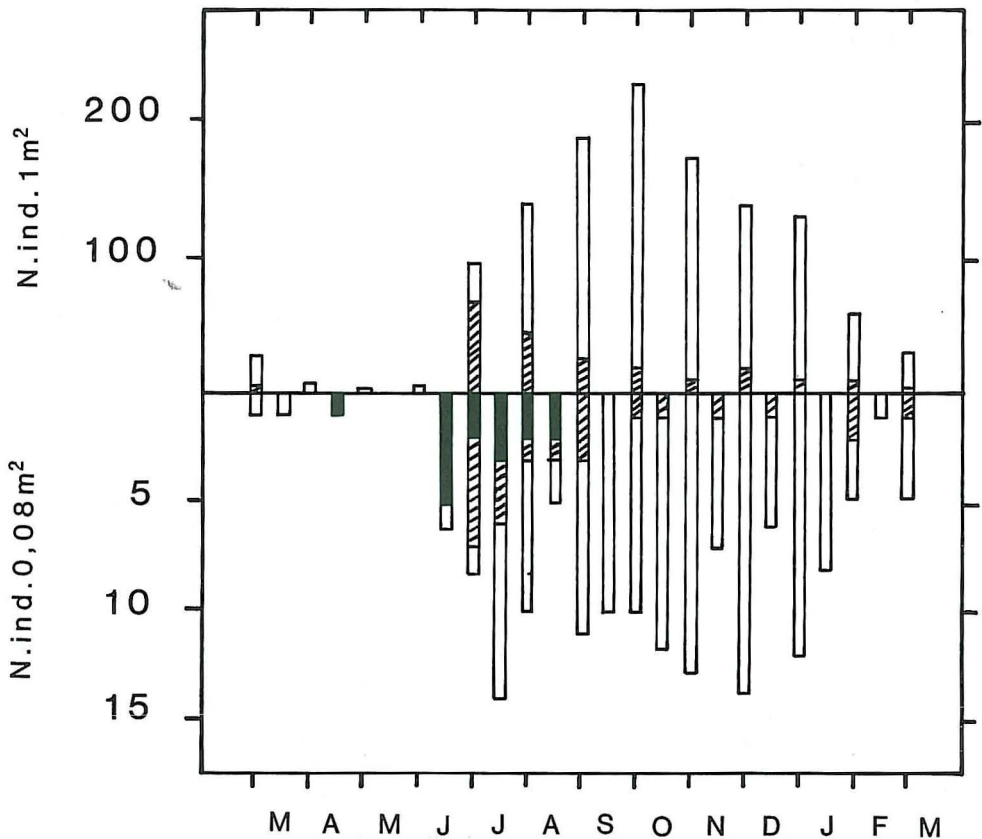


Fig. 1 : *Ampharete acutifrons* : évolution numérique des densités de mars 1985 à mars 1986. Partie supérieure : densités par  $m^2$  (échantillonnage à la benne Smith-Mc-Intyre), après tamisage sur maille de 0,5 mm ; partie inférieure : densités par  $0,08 m^2$  (échantillonnage au carottier Reineck), après tamisage sur maille de 0,180 mm ■ : individus récoltés sur maille de 1 mm ; ▨ : individus récoltés entre des mailles de tamisage de 0,5 et 1 mm ; □ : individus récoltés entre des mailles de tamisage de 0,5 et 0,180 mm.

Cette légende s'applique aux figures 2 à 14 suivantes.

en avril et de juillet à septembre. La densité des juvéniles récoltés entre 0,5 et 1 mm comme celle des individus recueillis sur 1 mm suivent un cycle annuel avec des valeurs minimales au printemps et des valeurs maximales au début de l'automne en octobre.

En Rance maritime, l'espèce se reproduit en été, de juin en septembre (Lechapt, 1983) ; sur maille de 0,150 mm, les jeunes individus, de 8 à 21 sétigères, presque immédiatement benthiques, sont échantillonnés à partir d'octobre. En Mer du Nord, au large du Northumberland, Buchanan & Warwick (1974) signalent une reproduction plus tardive de novembre à janvier et la récolte de juvéniles sur 0,5 mm au mois de septembre suivant ; toutefois Hartmann-Schroder (1971) a noté la présence de femelles matures de mai à juillet

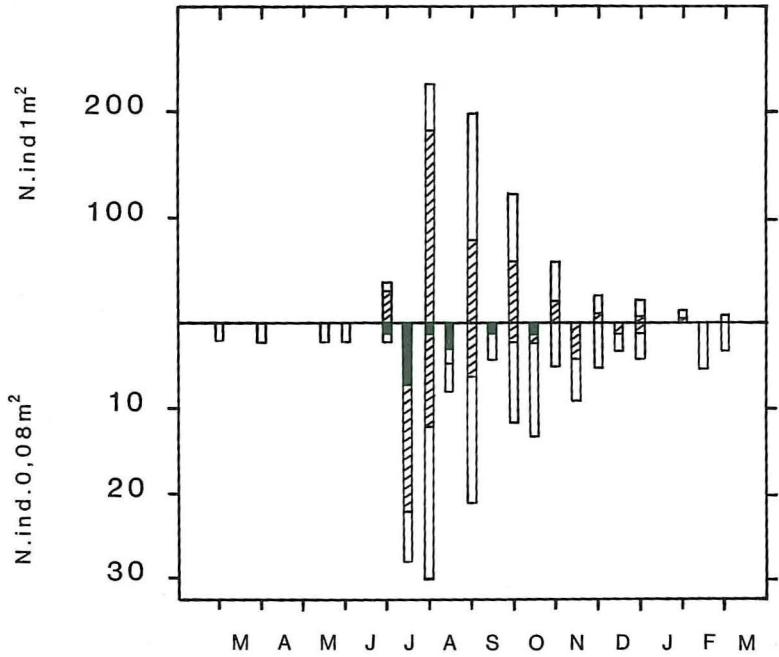


Fig. 2 : *Notomastus latericeus*

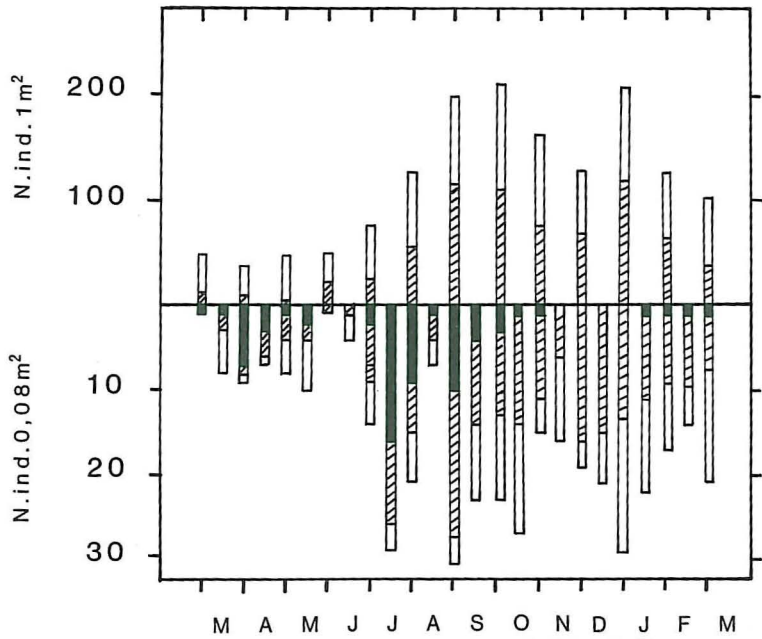


Fig. 3 : *Chaetozone setosa*

sur les côtes de l'Allemagne. Dans la baie de Disko au Groenland, la période de maturité sexuelle se situe également à l'automne. En Rade de Brest, *C. setosa* présente un polymorphisme démographique avec une grande variabilité spatio-temporelle de la dynamique de l'espèce d'une station à l'autre et d'une année à l'autre (Hily, 1987). De même, Christie (1985) signale des périodes de ponte différentes entre trois populations anglaises des côtes du Northumberland. La ponte se produit en mars-avril dans une population intertidale de Newton, et en novembre-décembre dans une autre population intertidale de l'Ile Holy ainsi que dans une population subtidale par 80 mètres de profondeur. En fait, ces différences pourraient être dues à l'existence d'espèces jumelles au sein du complexe cosmopolite *Chaetozone setosa* (Christie, 1985).

En baie de Morlaix, les résultats suggèrent une reproduction hiverno-printanière et une croissance relativement rapide puisque les recrues sont échantillonnées sur 1 mm dès l'automne de la même année.

#### Eunicidae

##### *Marphysa bellii* (Audouin & Milne-Edwards)

Le recrutement de *M. bellii* est estival (Fig. 4) ; les premiers juvéniles sont récoltés au début de juillet et leur densité est maximale dès août. Sur 0,5 mm, l'abondance atteint son maximum en automne. Les femelles sont mûres au moins à la fin avril-début mai (Cabioch *et al.*, 1968).

Pour *M. borradalei*, Pillai (1958) rapporte que les premiers stades de développement se déroulent dans un cocon. L'éclosion se fait au stade trochophore ; la vie larvaire pélagique est extrêmement courte, n'excédant pas 12 heures. Il est probable que *M. bellii* possède un développement comparable avec une larve pélagique à vie brève ; en effet, malgré l'importante densité de la population de la Pierre Noire, aucun individu n'a été récolté dans les nombreux collecteurs immergés de 15 à 115 cm au dessus du fond au cours d'expérimentations *in situ* menées sur plus d'un cycle annuel (Dauvin, 1984b).

#### Nephtyidae

##### *Nephtys hombergii* Audouin & Milne-Edwards

Les recrutements sont concentrés du début mai à la mi-juin. Le nombre des recrues est modéré : maximum équivalent à 50 individus par m<sup>2</sup> récoltés entre des mailles de 0,180 et 0,5 mm et à 100 individus par m<sup>2</sup> récoltés entre des mailles de 0,5 et 1 mm dans les échantillonnages au carottier de la mi-juillet et 20 individus par m<sup>2</sup> entre les mailles de 0,5 et 1 mm pour les échantillonnages à la benne au début d'août. La population adulte a décliné régulièrement de mars 1985 (200 individus par m<sup>2</sup>) à mars 1986 (80 individus par m<sup>2</sup>).

Compte tenu d'un temps de développement planctonique d'environ deux mois (Cazaux, 1970), la période de ponte se situerait de mars à mai. La maturité sexuelle a d'ailleurs été notée en mai-juin par Prenant (Cabioch *et al.*, 1968). La phase de reproduction intervient entre avril et août sur la plupart des côtes nord-européennes, tout comme le recrutement larvaire (Bachelet, 1987).

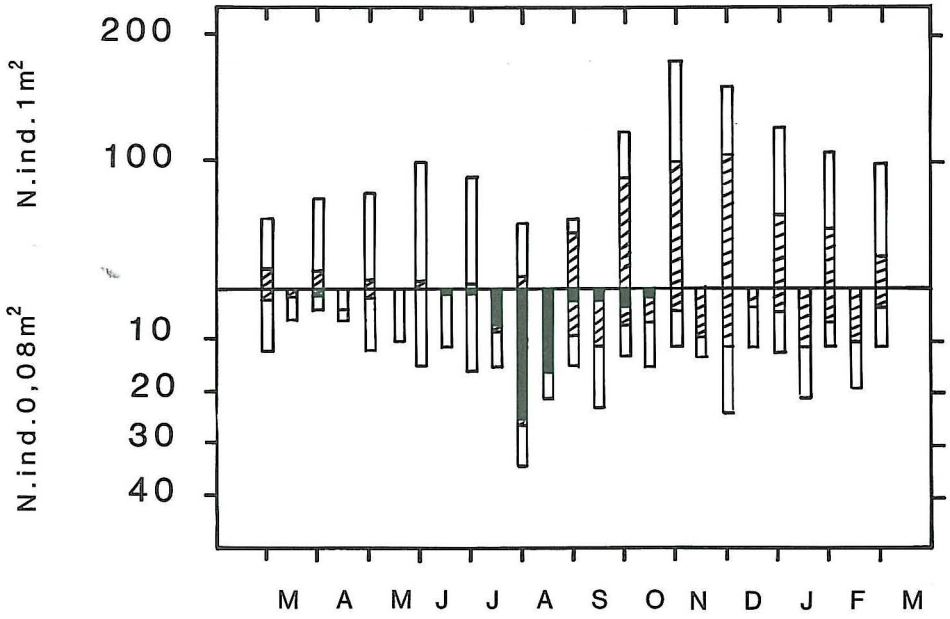


Fig. 4 : *Marphysa bellii*

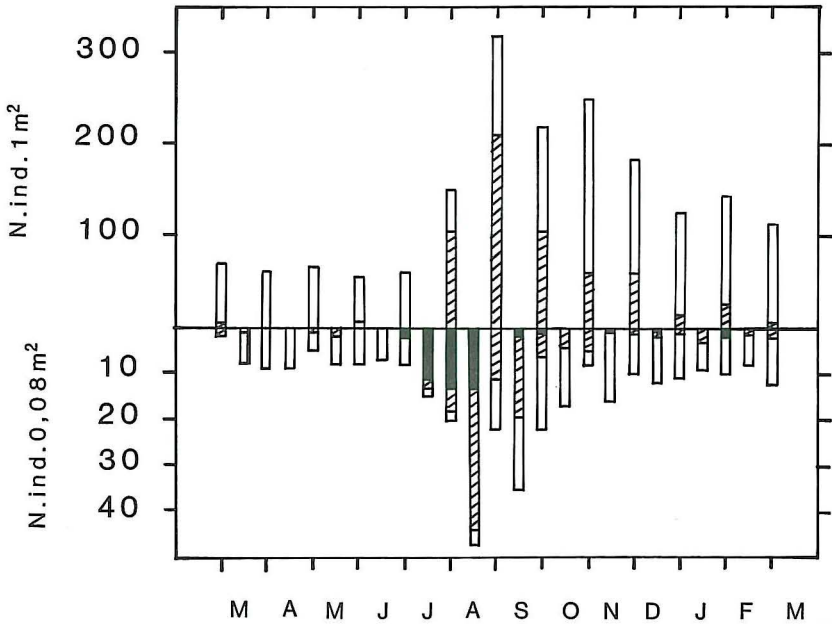


Fig. 5 : *Scoloplos armiger*



## Onuphidae

*Hyalinoecia bilineata* (Baird)

Le recrutement de *H. bilineata* est très limité dans le temps, en été entre la mi-août et la mi-septembre. Le nombre de jeunes recrues n'excède pas 25 individus par m<sup>2</sup> pour une population adulte comprise entre 10 et 40 individus par m<sup>2</sup>. Sur 1 mm, les juvéniles sont essentiellement récoltés en hiver, de janvier à mars (Dauvin, 1984c).

Chez *H. bilineata*, la vie larvaire pélagique est très courte : environ quatre jours (Rivain, 1983). En Rance, les individus sont mûrs et pondent en été de juin à septembre, cependant la ponte est surtout intense au début de la période de reproduction en juillet (Rivain, 1983).

En baie de Morlaix, les recrutements observés en août correspondent sans aucun doute à une ponte en juillet.

## Orbiniidae

*Scoloplos armiger* (Müller)

Le recrutement est estival : juillet-août (Fig. 5) ; la densité des recrues estimée entre 0,180 et 1 mm atteint 550 individus par m<sup>2</sup>. Sur 0,5 mm, les densités sont maximales en août-début septembre et sur 1 mm au début de novembre.

Les œufs sont pondus dans un cocon à raison d'un cocon par femelle ; les éclosions au stade trochophore ont lieu de 11 jours à 3 semaines après la ponte et les larves deviennent immédiatement benthiques (Gibbs, 1968). Dans la zone intertidale de la région de Roscoff, la période de reproduction a lieu de novembre à mars (Cabioch *et al*, 1968 ; Deroux, comm. pers.) ; plus au nord, elle se décale vers le printemps, ainsi, dans les eaux danoises, elle commence en mars et se termine en mai (Rasmussen, 1973).

Les observations réalisées entraînent quelques commentaires et hypothèses :

- la ponte serait plus tardive en subtidal ;
- les juvéniles récoltés en subtidal proviendraient de la zone intertidale après leur transport par les courants (Wolff, 1973). Les spécimens recueillis sur 0,180 mm comportaient 15 à 20 sétigères et 5 à 7 branchies, ce qui témoigne d'un état de développement avancé. En effet, le développement jusqu'à 3 branchies dure un peu plus d'un mois en hiver (Deroux, comm. pers.). Un délai de 5-6 mois entre l'éclosion et la récolte des juvéniles en zone subtidale est cependant peu probable, les juvéniles ayant une croissance rapide (Kirkegaard, 1978).

## Paraonidae

En raison de leur petite taille, les densités des Paraonidae sont sous-estimées dans les études sur le macrobenthos où une maille de tamisage de 1 mm est utilisée ; de ce fait, on ne trouve encore que quelques données éparées sur leur biologie et leur dynamique. Chez le genre *Aricidea* comme chez le genre *Paraonis*, le développement serait direct, sans phase pélagique (Gibbs, 1965 ; Wolff, 1973 ; Curtis, 1977). La description récente par Bhaud (1983) d'une larve planctonique de Paraonidae (sans doute du genre *Paraonis*) indique que le développement direct n'est pas un caractère biologique caractéristique de la famille. Bhaud estime même, d'après la morphologie des larves recueillies, que la vie larvaire pélagique de cette espèce pourrait durer 3 à 4 mois.

*Aricidea cerrutii* Laubier

La phase de recrutement apparaît très étalée depuis la fin de l'hiver (mars) jusqu'au début de l'été (Fig. 6). L'échantillonnage au carottier montre d'importantes fluctuations dans les estimations de la densité ; on observe deux périodes d'abondance plus marquée : en juin-juillet et de la mi-novembre à la mi-février. Toutefois, l'évolution des densités estimées sur 0,5 mm avec la benne montre une seule phase de recrutement au début de l'été. Les densités sur 1 mm sont maximales à la fin du mois d'octobre.

*Aricidea cf. fragilis* Webster

Les évolutions des densités estimées avec les deux engins (Fig. 7) suggèrent l'existence de deux phases annuelles de recrutement : la première au début du printemps (mars-avril) et la seconde à l'automne (novembre à la fin décembre). Les densités estimées sur 1 mm montrent également deux maximums, le premier en automne (issu du recrutement printanier) et le second au printemps en mai-juin (issu du recrutement automnal).

*Aricidea minuta* Southward

Des exemplaires de cette espèce de petite taille sont presque toujours présents entre 0,180 et 0,5 mm. On observe cependant une phase d'installation de juvéniles depuis la mi-août jusqu'en janvier (Fig. 8). C'est d'ailleurs au début de janvier que les densités estimées entre 0,180 et 0,5 mm atteignent leur maximum. Le maximum de densité sur 1 mm se produit au début de l'été soit plus de 10 mois après le début du recrutement réel.

Gibbs (1965) a observé chez *A. minuta* la présence de 20 segments génitaux avec 4 œufs par segment ; la ponte s'effectuerait entre octobre et janvier dans la région de Whitstable (baie de la Tamise). Mes observations concordent ainsi avec celle de Gibbs, la période de reproduction semble cependant commencer plus tôt dans la région de Roscoff.

*Paradoneis armata* Glémarec

L'abondance des juvéniles récoltées entre 0,180 et 0,5 mm est maximale au début de l'été (Fig. 9) ; la densité de ces jeunes dépasse 1 000 individus par m<sup>2</sup> à la mi-juillet. Les densités estimées avec une maille de 0,5 mm atteignent leur maximum au cours de l'automne et celles sur 1 mm au printemps, soit près d'un an après leur recrutement.

Dans la Ria de la Coruña (Galice, Espagne), la ponte se déroule au printemps en mai-juin, sur 0,5 mm les recrutements apparaissent au cours de l'automne à partir d'octobre (Lopez-Jamar *et al*, 1987). Ces seules données sur la biologie de *P. armata* s'accordent tout à fait avec celles observées en baie de Morlaix.

## Phyllodocidae

*Eulalia sanguinea* Oersted

*E. sanguinea* a un recrutement printanier et estival (Fig. 10) ; les recrues sont échantillonnées en abondance entre le début du mois de juin et la mi-août. Sur 1 mm les densités sont maximales au début du mois de septembre.

Dans la région de Roscoff, Cabioch *et al* (1968) signale la présence d'individus matures au moins pendant l'été de juillet à septembre ; la reproduction peut commencer plus tôt en Manche comme dans la région de Plymouth : mai à juillet (M.B.A., 1957). Plus au nord, la

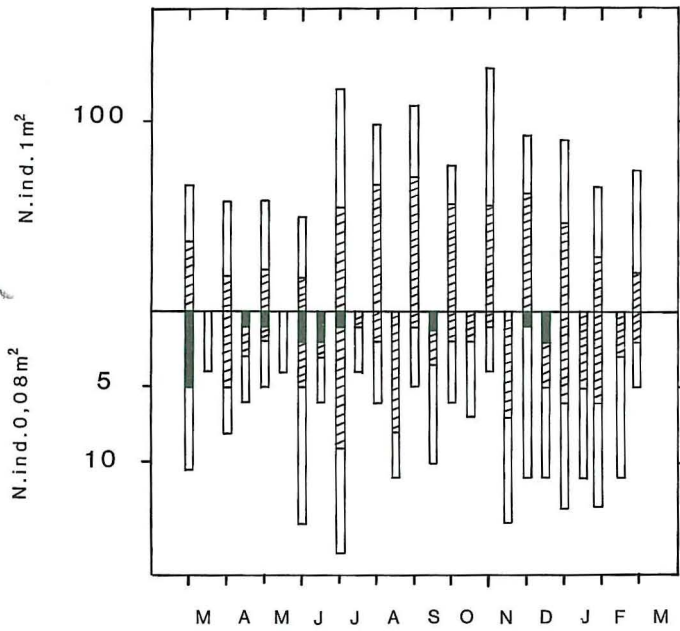


Fig. 6 : *Aricidea cerrutii*

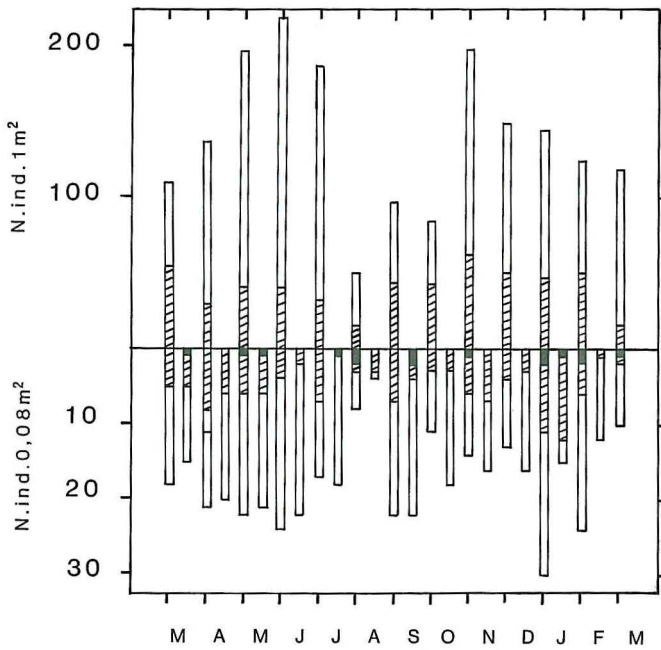
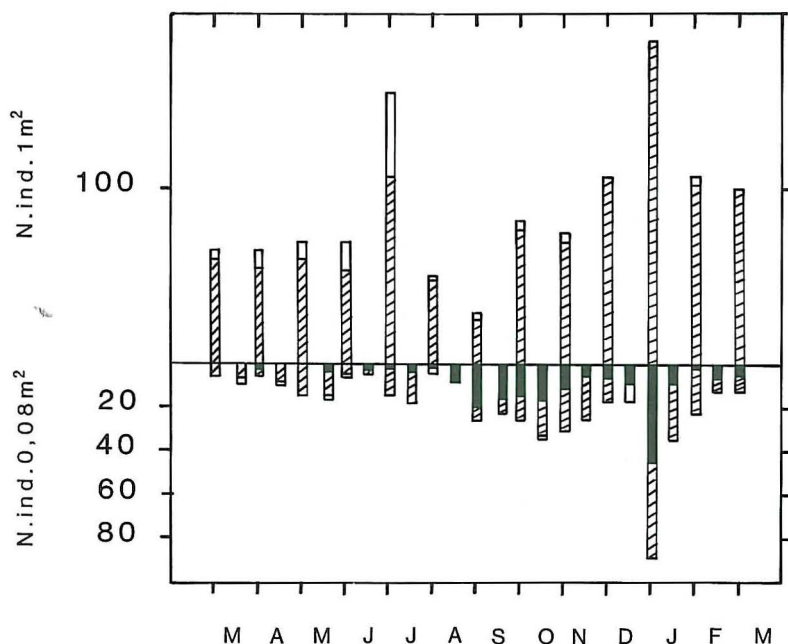


Fig. 7 : *Aricidea fragilis*

Fig. 8 : *Aricidea minuta*

reproduction est estivale : juillet dans les détroits danois (Thorson, 1946) et de juillet à septembre dans l'Isefjord (Rasmussen, 1973). Les premiers stades benthiques sont récoltés en juin-juillet dans les estuaires hollandais (Wolff, 1973). Les observations effectuées s'accordent avec ces différentes données.

#### *Phyllodoce groënlandica* Oersted

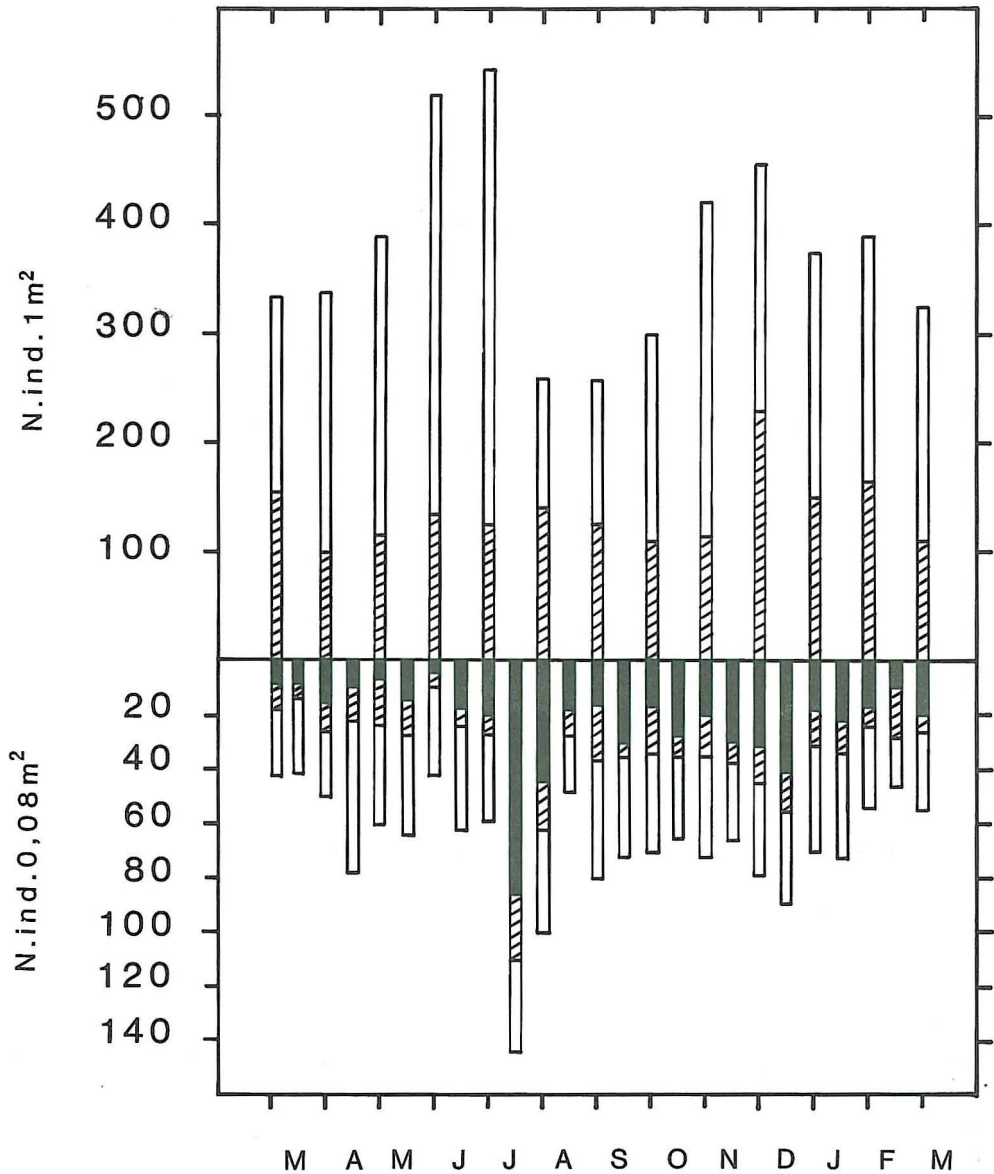
*P. groënlandica* présente un recrutement estival sur les sables fins ; les premières recrues sont échantillonnées au début du mois de juillet, la densité sur 0,5 mm est maximale au début d'août (15 individus par m²) et celle sur 1 mm en septembre (31 individus par m²). L'établissement estival des juvéniles se reproduit chaque année, avec de très fortes variations d'effectifs d'une année sur l'autre. Dès décembre, il ne subsiste que de très rares individus ; aucun spécimen ne vit au-delà de 9 mois.

#### Spionidae

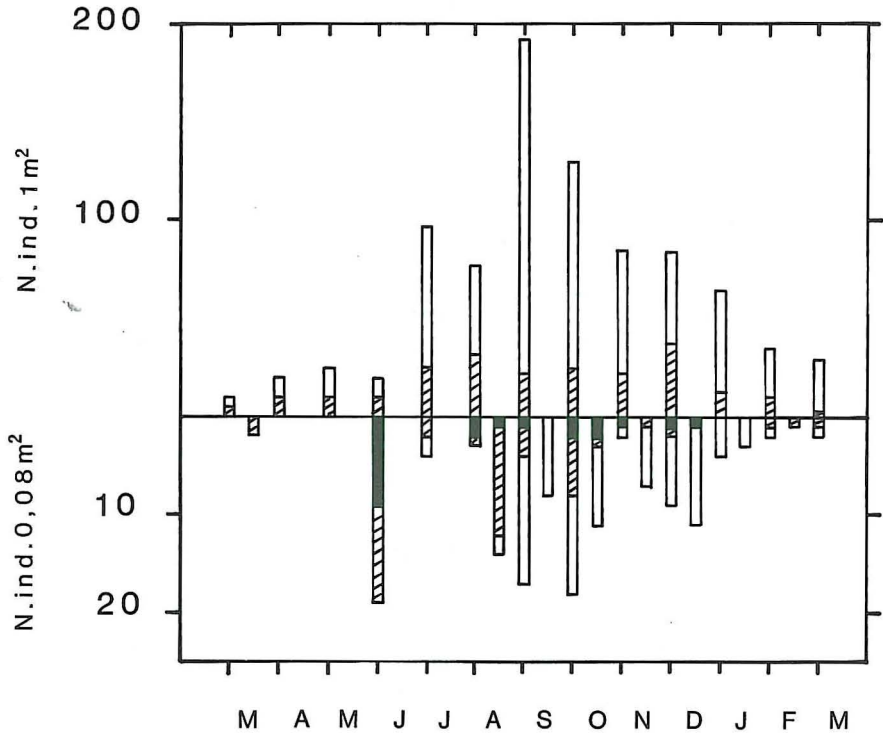
##### *Pseudopolydora pulchra* (Carazzi)

*P. pulchra* a un recrutement typiquement estival ; l'espèce apparaît en abondance de façon soudaine au début du mois d'août (Fig. 11). Les individus sont presque immédiatement retenus sur les mailles de 0,5 et 1 mm. Dès le mois de septembre, les effectifs se réduisent et l'espèce disparaît complètement des échantillonnages hivernaux et printaniers. L'installation estivale de *P. pulchra* se produit régulièrement chaque année avec toutefois



Fig. 9 : *Paradoneis armata*

des intensités très variables d'une année sur l'autre (Dauvin, 1984a). Au cours de l'été 1982, l'espèce a proliféré massivement sur l'ensemble des peuplements de sédiments fins de la baie de Morlaix ; ainsi, à la Pierre Noire, la densité a atteint 40 000 individus par  $m^2$  (Dauvin *et al*, 1983). Malgré son installation temporaire, *P. pulchra* occupe le premier rang du peuplement en abondance.

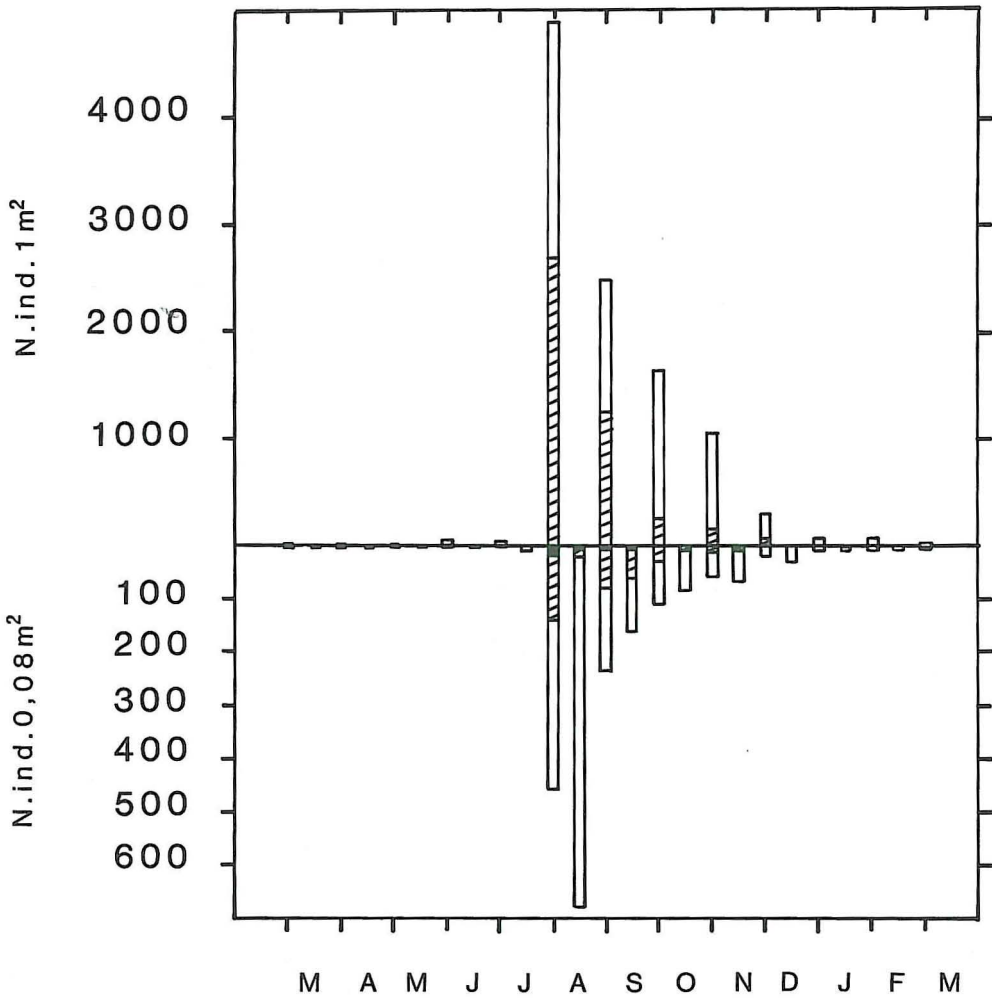
Fig. 10 : *Eulalia sanguinea*

Des individus matures sont présents du mois de juin à septembre et les larves sont présentes dans le plancton de juin à octobre, avec un maximum en juillet dans la région de Roscoff (Rullier, 1963). La reproduction est également printano-estivale dans la Gironde : mai à septembre (Bachelet, 1987) ; dans les eaux écossaises, Eleftheriou (1970) signale la présence d'individus matures toute l'année avec même un pourcentage plus élevé en automne et en hiver.

La longueur de la vie larvaire pélagique peut être évaluée à 2-3 semaines (Bachelet, 1987) ; la maturité sexuelle est acquise après seulement 3 mois de vie benthique (Rullier, 1963).

#### *Spio decoratus* Bobretzky

Longtemps confondue avec *S. filicornis* dans la région de Roscoff et en Manche (Dauvin, 1989b), *S. decoratus* est par ordre d'abondance la seconde espèce de polychète du peuplement. Son recrutement est relativement étalé dans le temps, les premières recrues de l'année sont récoltées à la mi-juin et leur abondance entre 0,180 et 0,5 mm est seulement maximale à la mi-novembre (Fig. 12). Les recrutements sur 1 mm débutent en septembre et se poursuivent tout l'automne ; les densités estimées sur 1 mm atteignent leur maximum au cours de l'hiver.

Fig. 11 : *Polydora pulchra*

Comme la plupart des Spionidae, *S.decoratus* possède deux types de développement (Guérin, 1972) : un développement à larves pélagiques et un développement à larves benthiques.

Ces deux types de développement sont classiques chez le genre *Spio* (Thorson, 1946 ; Curtis, 1977). Le développement à larves pélagiques a lieu au printemps et celui à larves benthiques au cours de l'été. La présence de larves benthiques dans les tubes des femelles au cours de l'été confirme cette périodicité chez *S. decoratus*.

#### *Microspio mecznikowianus* (Claparède)

C'est au cours de l'échantillonnage 1985-86 que l'espèce fut signalée pour la première fois pour la Faune marine de Roscoff (Dauvin, 1986). Espèce temporaire sur les sables fins,

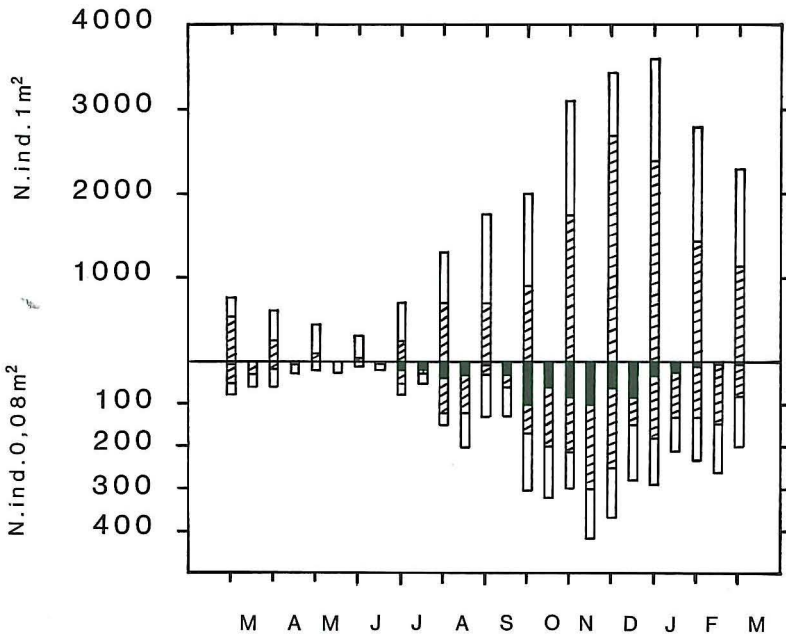


Fig. 12 : *Spio decoratus*

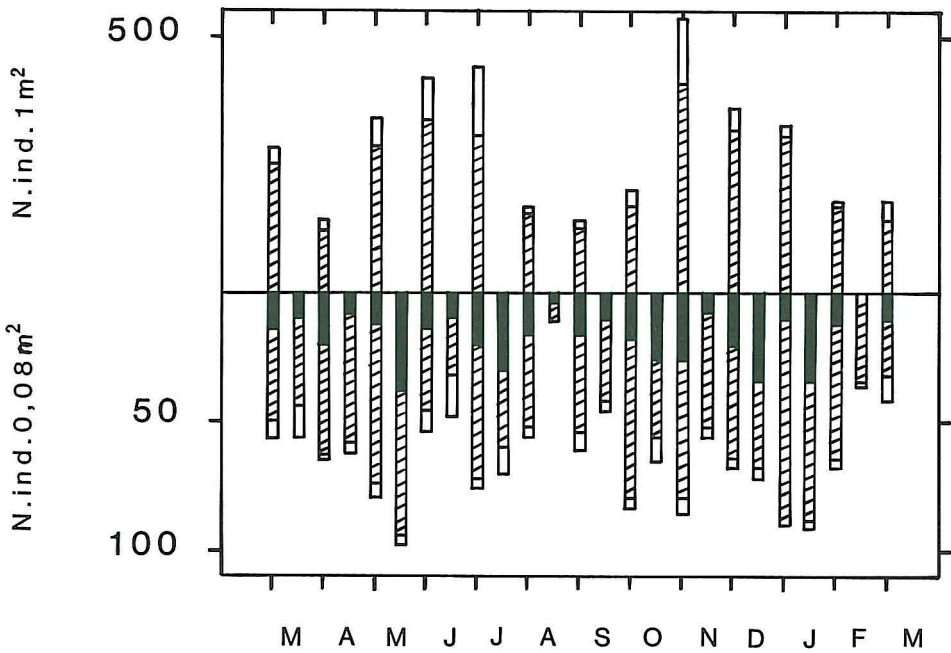
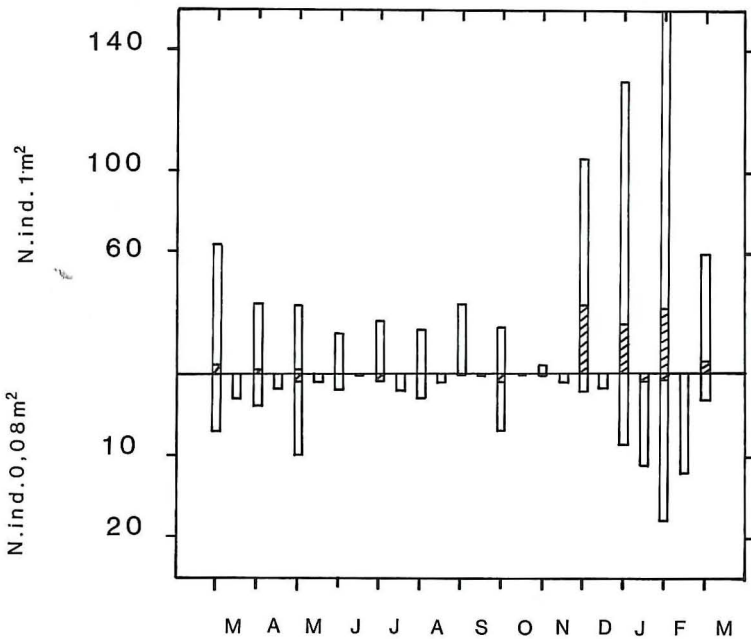


Fig. 13 : *Exogone hebes*



Fig. 14 : *Odontosyllis gibba*

elle s'installe régulièrement à la fin de l'été, au début de septembre. En 1985, les densités sur 1 mm ont dépassé 100 individus par  $m^2$  au début d'octobre, la mortalité est très rapide ; dès novembre, seuls quelques rares individus subsistent.

#### Syllidae

##### *Exogone hebes* (Webster & Benedict)

Cette espèce de petite taille n'est bien échantillonnée qu'avec un tamis à faible ouverture de maille ; ainsi, elle est presque toujours présente en quantité notable entre 0,180 et 0,5 mm. Toutefois, on observe deux périodes d'abondance plus soutenue de mai à juillet et de novembre à janvier (Fig. 13). Les abondances sur 0,5 mm révèlent également la présence de deux maximums en mai-juillet et de novembre à janvier.

Cette espèce vivipare porte, attachés à chaque parapode, deux œufs puis deux jeunes qui seront libérés au stade 5 sétigères ; à Terre-Neuve, la période de reproduction est étalée de mars à novembre, avec un maximum de femelles porteuses de larves en mai (Pocklington & Hutcheson, 1983).

##### *Odontosyllis gibba* Claparède

*O. gibba* présente un recrutement automnal (Fig. 14). Les premières recrues sont récoltées fin novembre ; les densités sur 1 mm dépassent 120 individus par  $m^2$  au début de février.

*O. gibba* a une reproduction directe sans phase pélagique (Fauvel, 1923) ; elle est mûre pendant le printemps et le début de l'été dans la région de Roscoff (Cabioch *et al*, 1968).

## Mollusques Bivalves

### Cardiidae

#### *Acanthocardia echinata* (L.)

Seuls quelques rares individus adultes sont récoltés sur le peuplement. Les juvéniles s'installent toutefois régulièrement en été (juin-juillet) ; leur densité sur 0,5 mm atteint 80 individus par m<sup>2</sup> au début de juillet et dépasse 20 ind. par m<sup>2</sup> au début d'août. La mortalité est quasi totale chez ces recrues et leur densité devient inférieure à 1 par m<sup>2</sup> à la fin de décembre.

### Lutrariidae

#### *Lutraria lutraria* (L.)

Les adultes de cette espèce vivent profondément enfouis dans le sédiment et leur récolte à la benne comme au carottier est inefficace. Les recrues apparaissent dans les prélèvements au début de juillet, leur densité sur 1 mm atteint 95 individus par m<sup>2</sup> au début du mois d'août, soit deux mois après le début de leur récolte sur 0,180 mm. La mortalité est très forte pendant l'automne, seuls quelques rares individus subsistent jusqu'au milieu de l'hiver.

### Mactridae

#### *Mactra corallina* (L.)

Malgré la quasi-absence d'adultes sur le peuplement, l'année 1985 a été marquée par la présence de recrues de *M. corallina* en juillet-août. La densité des juvéniles sur 0,5 mm dépasse 130 individus par m<sup>2</sup> au début du mois d'août et atteint 32 individus par m<sup>2</sup> sur 1 mm au début de septembre. La mortalité de ces recrues est quasi totale en automne.

### Tellinacea

#### *Abra alba* (Wood) et *Abra prismatica* (Montagu)

Une approche plus complète a été réalisée pour ces deux espèces (Dauvin & Gentil, 1989) :

- ponte à la fin de l'été, fixation en octobre-novembre et récolte sur 1 mm des individus au printemps chez *A. prismatica* ;
- fixation plus étalée chez *A. alba* avec deux principales phases : juillet (ponte en juin, recrutement sur 1 mm en septembre-octobre) et à la fin de l'automne (ponte de septembre à novembre, recrutement sur 1 mm au début du printemps).

Ces observations mettent ainsi en évidence un allongement de la vie méiobenthique chez les post-larves recrutées à l'automne.

## DISCUSSION GÉNÉRALE

Ces données sur le méiobenthos temporaire des sables fins de la Pierre Noire permettent de fournir avec précision les dates et les densités du recrutement réel des principales espèces de la macrofaune à cycle de développement benthopélagique. Elles complètent et affinent celles acquises auparavant après un tamisage sur 1 mm (Dauvin, 1984 a et c).

Sur les 23 espèces pour lesquelles le recrutement a pu être identifié, on en rencontre (Fig. 15) :

- une seule avec un recrutement hivernal : *A. cerrutii*,
- deux avec un recrutement printanier : *A. acutifrons* et *N. hombergii*,
- deux avec un recrutement printano-estival : *C. setosa* et *E. sanguinea*,
- deux avec une phase de recrutement printanière et une phase automnale : *A. fragilis* et *E. hebes*,
- 11 espèces, soit près de la moitié, avec une période de recrutement strictement estivale : *N. latericeus*, *M. bellii*, *S. armiger*, *P. groënlandica*, *P. armata*, *P. pulchra*, *H. bilineata*, *M. mecnikowianus*, *C. echinatum*, *L. lutraria* et *M. corallina*,
- trois espèces avec un recrutement estivo-automnal : *A. minuta*, *S. decoratus* et *A. alba*,
- deux espèces avec un recrutement automnal : *O. gibba* et *A. prismatica*.

On observe par conséquent une concentration des recrutements au cours de la période estivo-automnale pendant laquelle existent des conditions optimales de : température, matière organique dans le sédiment, production phytoplanctonique et un hydrodynamisme peu élevé. La majorité des espèces possède un recrutement limité dans le temps, s'effectuant en une seule fois ; seulement quatre espèces ont deux phases de recrutement : *A. fragilis*, *C. setosa*, *E. hebes* et *A. alba* et trois une phase de recrutement étalée sur plusieurs mois : *A. minuta*, *E. sanguinea* et *S. decoratus*. Cette situation en baie de Morlaix diffère ainsi de celle observée, en situation plus méridionale, par exemple en baie de Concarneau où de nombreuses espèces ont la possibilité de recruter deux fois dans l'année, généralement au printemps et en automne (Glémarec, 1978).

Le délai entre la période du recrutement réel (estimé sur une maille de 0,180 mm) et la période de récolte des juvéniles varie considérablement d'une espèce à l'autre : il est inférieur à 2 mois chez 11 espèces, compris entre 2 et 4 mois chez 5 espèces et supérieur à 4 mois chez 7 espèces (Fig. 15). Chez certaines espèces (Polychètes tubicoles), la récolte des juvéniles sur une maille de 1 mm est synchrone du recrutement réel : *P. pulchra*, *M. mecnikowianus* ; en revanche, chez d'autres (Polychètes de petite taille : Paraonidae), la récolte des juvéniles sur une maille de 1 mm n'intervient que plusieurs mois voire près d'un an après le recrutement réel : *A. fragilis*, *P. armata*. Un allongement de la phase méiobenthique peut être observé chez les recrutements automnaux de Bivalves. Le fait qu'une majorité d'espèces, notamment les espèces dominantes du peuplement comme *P. pulchra* et *S. decoratus*, manifeste un décalage court entre le recrutement réel estivo-automnal et la récolte des recrues sur maille de 1 mm, se traduit par une évolution annuelle des densités totales

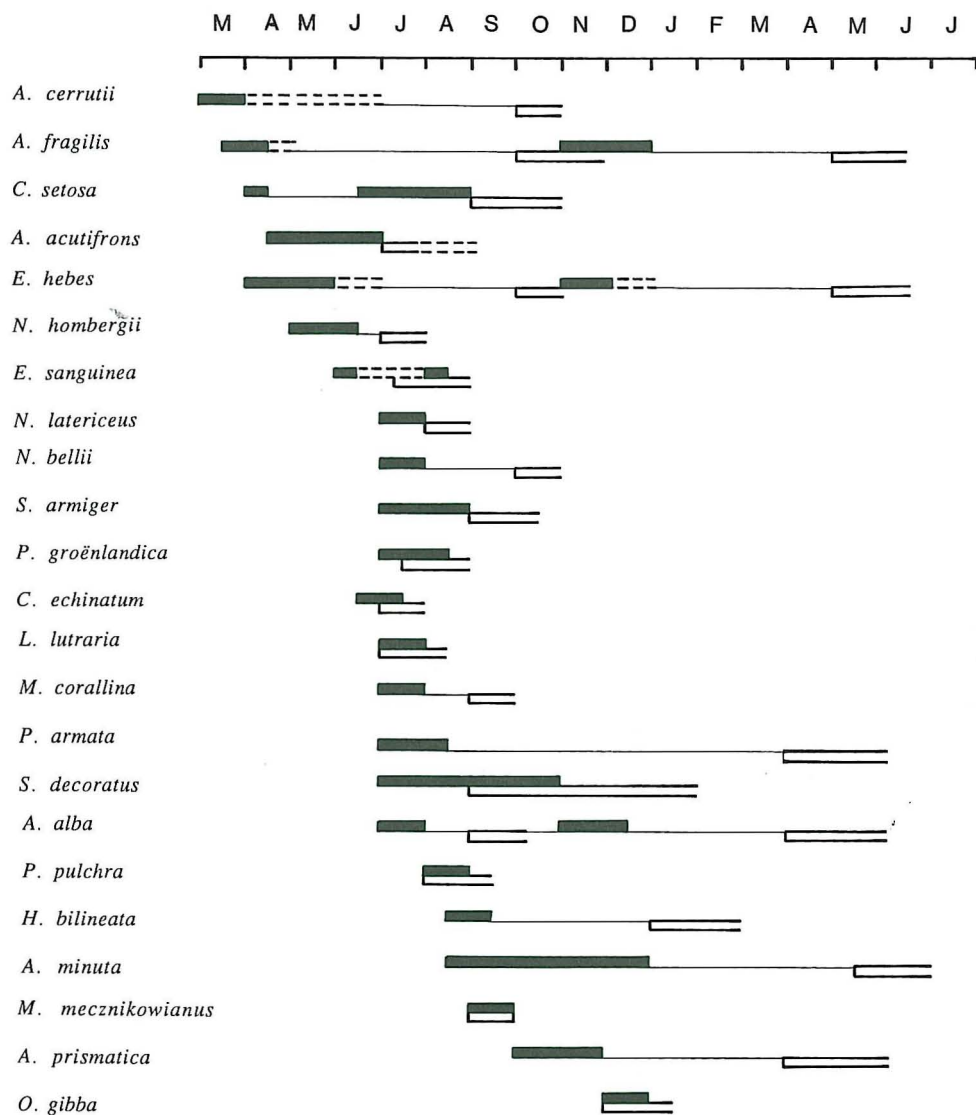


Fig. 15 : Schéma récapitulatif des périodes de recrutement réel évalué après tamisage sur une maille de 0,180 mm (■) et début de la période de récolte des juvéniles avec une maille de 1 mm (□) des 23 principales espèces à cycle benthopélagique du peuplement des sables fins de la Pierre Noire.

du peuplement marquée par des maximums en septembre-octobre et des minimums au printemps en mai-juin avant la phase de recrutement annuel.

Le tableau 1 fournit pour les deux engins de prélèvement les estimations des densités à partir des différentes mailles de tamisage. En règle générale, les estimations des densités



TABLEAU I

Dates et estimations numériques des valeurs maximales des densités des 23 espèces à partir de différents tamisages et à partir de deux engins de prélèvements en 1985 (\*1986)

	Faune comprise entre 0,180 et 0,5 mm		Faune retenue sur 0,180 mm		Faune retenue sur 0,5 mm				Faune retenue sur 1 mm	
					Carottier		Benne		Benne	
	Date	N.ind.m <sup>-2</sup>	Date	N.ind.m <sup>-2</sup>	Date	N.ind.m <sup>-2</sup>	Date	N.ind.m <sup>-2</sup>	Date	N.ind.m <sup>-2</sup>
Polychètes										
<i>A. acutifrons</i>	14.06	63	12.07	175	03.12	175	26.09	228	26.09	208
<i>N. latericeus</i>	12.07	88	29.07	375	29.07	362	29.07	231	04.09	124
<i>C. setosa</i>	29.07	113	04.09	388	04.09	325	26.09	211	26.09	99
<i>M. bellii</i>	29.07	313	19.07	425	03.12	300	28.10	180	28.10	81
<i>N. hombergii</i>	14.06	50	14.06	275	14.06	225	27.06	198	27.06	174
<i>H. bilineata</i>	13.08	13	16.12	125	16.12	125	26.09	38	26.09	33
<i>S. armiger</i>	29.07	163	13.08	588	13.08	425	04.09	318	28.10	188
<i>A. cerrutii</i>	27.02	63	27.06	200	27.06	188	28.10	130	28.10	75
<i>A. fragilis</i>	—	—	07.01*	375	07.01*	350	31.05	221	31.05	182
<i>A. minuta</i>	07.01*	1100	07.01*	1100	07.01*	563	07.01*	185	27.06	43
<i>P. armata</i>	12.07	1075	12.07	1800	12.07	725	27.06	544	27.06	420
<i>E. sanguinea</i>	31.05	113	31.05	238	04.09	200	04.09	192	04.09	170
<i>P. groenlandica</i>	—	—	26.09	75	26.09	75	04.09	35	04.09	31
<i>P. pulchra</i>	29.07	188	13.08	8525	13.08	8500	29.07	4871	29.07	2154
<i>S. decoratus</i>	26.09	1200	14.11	5225	14.11	4025	07.01*	3594	03.03*	1401
<i>M. meznikowianus</i>	—	—	26.09	113	26.09	113	26.09	106	26.09	96
<i>E. hebes</i>	14.05	475	14.05	1225	07.06	1000	28.10	544	28.10	133
<i>O. gibba</i>	—	—	30.01*	225	30.01*	225	30.01*	180	30.01*	147
Bivalves										
<i>C. echinatum</i>	29.07	12	12.07	50	12.07	50	27.06	77	29.07	23
<i>L. lutraria</i>	—	—	04.09	150	04.09	150	04.09	95	04.09	95
<i>M. corallina</i>	—	—	04.09	25	04.09	25	29.07	135	04.09	31
<i>A. alba</i>	30.01*	100	16.01*	138	16.01*	75	27.06	56	27.06	52
<i>A. prismatica</i>	30.01*	162	30.01*	188	30.01*	25	29.07	13	27.07	13

évaluées au moyen du carottier Reineck sont de 10 à 15 % plus élevées que celles effectuées avec la benne Smith-McIntyre (Dauvin, 1989a). Compte tenu de la faible surface échantillonnée avec le carottier, les densités sur 1 mm ne sont correctement évaluées qu'avec la benne. L'abondance des recrues est modérée ; elle est inférieure à la centaine d'individus par m<sup>2</sup> chez 12 espèces, comprise entre 100 et 500 individus par m<sup>2</sup> chez 8 espèces et supérieure à 1 000 individus par m<sup>2</sup> chez seulement trois espèces de Polychètes. Le rapport entre les valeurs maximales des densités estimées sur une maille de 1 mm et celles sur une maille de 0,180 mm varie entre 4 et 85 % : moyenne de 37 % ; celui entre une maille de 1 mm et une maille de 0,5 mm varie entre 23 et 100 % : moyenne de 66 %.

Les différents acquis sur le recrutement réel (période et quantification de la phase méio-benthique) des principales espèces du peuplement au cours d'un cycle annuel permettent ainsi d'avoir des estimations réalistes du méiobenthos temporaire avant toute tentative de modélisation de la dynamique d'une espèce ou de l'écosystème.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre du GDR Manche et de l'ATP Biologie des populations (soutien financier IFREMER). Je remercie l'équipage du N.O. Mysis pour son assistance lors des prélèvements, E. Abaziou, J. Appéré, L. Dauvin, L. Le Guillou et M. Joncourt pour leur assistance technique et F. Gentil pour la lecture critique du manuscrit.

#### RÉFÉRENCES

- AUFFRET, G.A. & J.L. DOUVILLE, 1974. Observations sur la dynamique des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Finistère, France). *Bull. B.R.G.M. Fr.*, 2 : 5-18.
- BACHELET, G., 1985. Influence de la maille de tamisage sur les estimations d'abondance des stades juvéniles du macrobenthos marin. *C.R. heb Acad. Sci.*, 301, série III : 795-798.
- 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 Doc. État, Sci. Nat., Univ. Bordeaux I, 478 pp.
- BHAUD, M., 1983. Premières observations de la larve planctonique récoltée en haute mer d'un représentant des Paraonidae (Annélide Polychète). *Vie Milieu*, 33 : 41-48.
- BOUCHER, G., 1979. Les Nématodes libres des sables fins infralittoraux. Thèse Doct. État, Sci. Nat., Univ. Paris Sud, 236 pp.
- BOUCHER, G., 1983. Évolution du peuplement de méiobenthos des sables fins sublittoraux de la baie de Morlaix. *Oceanol. Acta.*, n° sp., *Actes 17<sup>e</sup> Symp. Européen Biol. mar.*, Brest : 33-37.
- BOUCHER, G., S. CHAMROUX & C. RIAUX, 1984. Modifications des caractéristiques physicochimiques et biologiques d'un sable sublittoral pollué par hydrocarbures. *Mar. env. Res.*, 12 : 1-24.
- BUCHANAN, J.B. & R.M. WARWICK, 1974. An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland Coast. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54 : 197-222.
- BUCHANAN, J.B., R. BRACHI, G. CHRISTIE & J.J. MOORE, 1986. An analysis of a stable period in the Northumberland benthic fauna, 1973-80. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 66 : 659-670.
- CABIOCH, L., J.P. L'HARDY & F. RULLIER, 1968. Inventaire de la faune marine de Roscoff. *Trav. Stat. biol. Roscoff* 17 : 1-95.

- CATTANEO, M. & H. MASSE, 1983. Importance du recrutement de *Spisula subtruncata* (da Costa) sur la structure et les fluctuations d'un peuplement benthique. *Oceanol. Acta*, n° sp., Actes 17° Symp. Européen Biol. mar., Brest : 63-67.
- CAZAUX, C., 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des polychètes de la région d'Arcachon. Thèse Doct. État. Sci. Nat., Univ. de Bordeaux, 355 pp + annexes 180 pp.
- CLAVIER, J., 1981. Écologie descriptive et fonctionnelle du peuplement des sables fins vaseux dans le bassin maritime de la Rance. Thèse 3e cycle, Océanogr. Biol., Univ. P. & M. Curie, 232 pp.
- CHRISTIE, G., 1985. A comparative study of the reproductive cycles of three Northumberland populations of *Chaetozone setosa* (Polychaeta : Cirratulidae). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 65 : 239-254.
- CURTIS, M.A., 1977. Life cycles and population dynamics of marine benthic polychaetes from the Disko bay area of west Greenland. *Ophelia*, 16 : 9-58.
- DAUVIN, J.C., 1984a. Dynamique d'écosystèmes benthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse Doct. État. Sci. Nat., Univ. P. & M. Curie, 468 pp + annexes 193 pp.
- DAUVIN, J.C., 1984b. Revues des principales techniques utilisées pour l'étude expérimentale de l'établissement de peuplements macrobenthiques subtidaux de sédiment meuble. Premiers résultats des expérimentations réalisées en baie de Morlaix. *Océanis*, 10 : 237-258.
- DAUVIN, J.C., 1984c. Caractères du recrutement des principales espèces d'Annélides Polychètes des sédiments fins sublittoraux de la baie de Morlaix. *Océanis*, 10 : 747-760.
- DAUVIN, J.C., 1986. Nouvelles espèces pour l'inventaire de la faune marine de Roscoff. Crustacés Amphipodes : *Metaphoxus pectinatus* (Walker) et Annélides Polychètes : *Microspio meznikowianus* (Claparède) et *Myriochele heeri* (Malmgren). *Cah. Biol. mar.*, 27 : 243-246.
- DAUVIN, J.C., 1989a. La méiofaune temporaire d'un peuplement subtidal de sédiment fin de la Manche Occidentale. Échantillonnage, composition qualitative et quantitative. *Ann. Inst. océanogr.* 65 : 37-55.
- DAUVIN, J.C., 1989b. Sur la présence de *Spio decoratus* Bobretzky, 1871, en Manche et remarques sur *Spio martinensis* Mesnil, 1896 et *Spio filicornis* (O.F. Müller, 1776). *Cah. Biol. mar.*, 30, 167-180.
- DAUVIN, J.C., G. BOUCHER & Y. CRAIGNOU, 1983. Sur une prolifération de *Polydora antennata* var *pulchra* au cours de l'été 1982. *Trav. Stat. biol. Roscoff*, 29 : 9-11.
- DAUVIN, J.C. & F. IBANEZ, 1986. Variations à long terme (1977-1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche Occidentale) : analyse de l'évolution structurale. *Hydrobiologia*, 142 : 171-186.
- DAUVIN J.C. & F. GENTIL, 1989. Long-term changes in populations of subtidal bivalves (*Abra alba* and *Abra prismatica*) from the Bay of Morlaix (Western English Channel). *Mar. Biol.*, 103 : 63-73.
- ELEFTHERIOU, A., 1970. Notes on the polychaete *Pseudopolydora pulchra* (Carazzi) from british waters. *Cah. Biol. mar.*, 11 : 459-474.
- FARKE, H., 1979. Population dynamics, reproduction and early development of *Tharyx marioni* (Polychaeta, Cirratulidae) on tidal flats of the German Bight. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 18 : 69-99.
- FAUVEL, P., 1923. Polychètes errantes. *Faune de France*, 5 : 1-486.
- GIBBS, P.E., 1965. Recent additions to the marine fauna of Whitstable with a description of *Aricidea minuta* Southward (Annelida Polychaeta). *Ann. Mag. nat. Hist. sér.* 13, 8 : 33-36.
- GIBBS, P.E., 1968. Observations on the population of *Scoloplos armiger* at Whitstable. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 48 : 225-254.
- GIBBS, P.E., 1971. A comparative study of reproductive cycles in four polychaete species belonging to the family Cirratulidae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51 : 745-769.
- GLÉMAREC, M., 1978. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau. *Vie Milieu*, 28 : 1-20.
- GUÉRIN, J.P., 1972. Rapports taxonomiques et développement larvaire de *Spio decoratus* Bobretzky, 1871 (Annélide Polychète). *Cah. Biol. mar.*, 13 : 321-339.
- HARTMANN-SCHRODER, G., 1971. Annelida, Bortenwürmer, Polychaeta. *Tierwelt Dtl.*, 58 : 1-594.
- HILY, C., 1987. Spatio-temporal variability of *Chaetozone setosa* (Malmgren) populations on an organic gradient in the Bay of Brest, France. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 112 : 201-216.
- KIRKEGAARD, J.B., 1978. Settling, growth and life span of some common Polychaetes from Danish waters. *Meddr. Damm. Fisk. Havunders.*, n.s., 7 : 447-496.
- LECHAPT, J.P., 1983. Structure et dynamique d'une population de *Chaetozone setosa* (Polychaeta, Cirratulidae) en Rance maritime. *Bull. Soc. scient. Bretagne*, 55 : 15-24.
- LOPEZ-JAMAR, E., B. O'CONNOR & G. GONZALEZ, 1987. Demography and gametogenic cycle of *Paradoneis armata* Glémarec (Polychaeta, Paraonidae) in Ria de la Coruña, North-West Spain. *Ophelia*, 27 : 127-136.
- MARINE BIOLOGICAL ASSOCIATION, 1957. Plymouth Marine Fauna (3rd Edition). Plymouth, 457 pp.

- MUSS, K., 1966. A quantitative 3 year survey on the meiofauna of known macrofauna communities in the Oresund. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 2 : 289-292.
- PILLAI, T.G., 1958. Studies on a brackish-water polychaetes annelid *Marphysa borradalei* sp. n. from Ceylon. *Ceylon J. Sci. (Biol. Sci.)*, 1 : 94-106.
- POCKLINGTON, P. & M.S. HUTCHESON, 1983. New record of viviparity for the dominant benthic invertebrate *Exogone hebes* (Polychaeta : Syllidae) from the Grand Banks of Newfoundland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11 : 239-244.
- RASMUSSEN, E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11 : 1-507.
- RIVAIN, V., 1983. Contribution à l'étude dynamique et fonctionnelle des peuplements de sables fins du golfe normanno-breton. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Océanogr. Biol., Univ. P. & M. Curie, 166 pp.
- RULLIER, F., 1963. Développement de *Polydora (Carazzia) antennata*. Claparède var *pulchra* Carazzi. *Cah. Biol. mar.*, 4 : 233-250.
- SELLMER, G.P., 1956. A method for the separation of small bivalve molluscs from sediments. *Ecology*, 37 : 206.
- THORSON, D.P., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr. Danm. Fisk Havunders Ser. Plankton*, 4 : 1-523.
- WILSON, D.P., 1933. The larval stages of *Notomastus latericeus* Sars. *J. mar. biol. Ass., U.K.*, 18 : 511-518.
- WOLFF, W.J., 1973. The estuary as a habitat : an analysis of data on the soft bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Zool. Verh. Leiden*, 126 : 1-242.