



**HAL**  
open science

**DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET FIXATION CHEZ  
THELEPUS SETOSUS (ANNÉLIDE POLYCHÈTE) A  
KERGUELEN, PROVINCE SUBANTARCTIQUE**  
Larval development and fixation on the substrate in  
Thelepus setosus (Polychaete worm) at Kerguelen Island  
(Subantarctic Province)

Jean-Claude Duchêne

► **To cite this version:**

Jean-Claude Duchêne. DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET FIXATION CHEZ THELEPUS SETOSUS (ANNÉLIDE POLYCHÈTE) A KERGUELEN, PROVINCE SUBANTARCTIQUE Larval development and fixation on the substrate in Thelepus setosus (Polychaete worm) at Kerguelen Island (Subantarctic Province). Vie et Milieu / Life & Environment, 1983, 33, pp.65 - 77. hal-03012835

**HAL Id: hal-03012835**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03012835v1>

Submitted on 18 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET FIXATION CHEZ *THELEPUS SETOSUS* (ANNÉLIDE POLYCHÈTE) A KERGUELEN, PROVINCE SUBANTARCTIQUE

*Larval development and fixation on the substrate  
in Thelepus setosus (Polychaete worm)  
at Kerguelen Island (Subantarctic Province)*

Jean-Claude DUCHÊNE

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

ANNÉLIDE POLYCHÈTE  
TEREBELLIDAE  
DÉVELOPPEMENT LARVAIRE  
FIXATION

**RÉSUMÉ.** — *Thelepus setosus* est une Annélide Polychète de la famille des Terebellidae très abondante dans le Golfe du Morbihan (Archipel de Kerguelen, province subantarctique). La présence de cette espèce sur des substrats divers ainsi que l'aspect très varié du tube construit laisse supposer une tolérance très grande vis-à-vis du sédiment. Une description du développement larvaire, à partir de la ponte jusqu'aux stades juvéniles est donnée dans un premier temps, puis les conditions d'installation des larves sur le substrat en fonction de sa nature granulométrique sont vérifiées. Par ailleurs des observations *in situ* sur la population, portant sur des aspects particuliers de colonisation en milieu *a priori* défavorable, sont confrontées avec le type de développement et l'éthologie. La durée de vie larvaire libre réduite et le caractère cosmopolite de l'espèce entraînent une série de remarques sur les capacités de dispersion de l'espèce.

POLYCHAETE WORM  
TEREBELLIDAE  
LARVAL DEVELOPMENT  
SETTLEMENT

**ABSTRACT.** — *Thelepus setosus* is a Terebellid polychaetous Annelid very abundant in the Golfe du Morbihan (Kerguelen archipelago, subantarctic Province). This species is found on various substrates, builds different types of tubes according to the sediment and must be tolerant to this sediment. A description is given of larval development, from egg laying to juvenile stages. Then larval settling conditions on the substrate as a function of its granulometric structure are verified. On the other hand, *in situ* observations on the population, relating to peculiar aspects of colonization on *a priori* unfavourable sediment, are viewed together with developmental type and ethology. The reduced larval life and the cosmopolitan distribution lead to remarks about dispersal capacities of this species.

## I. INTRODUCTION

L'étude de la faune annélidienne de Kerguelen s'est développée avec, dans un premier temps, des inventaires (Mc Intosh, 1885; Grube, 1877; Ehlers, 1908; 1913; Monro, 1939; Fauvel, 1953; Rullier, 1966, 1973; Bellan, 1974), puis avec des études de bionomie axées sur le benthos (Arnaud, 1974) ou sur le seul groupe des Polychètes (Desbruyères, 1977; Desbruyères et Guille, 1973, 1977; Chardy, Des-

bryères et Laurec, 1976). Enfin l'étude de la biologie d'espèces caractéristiques ou très abondantes a été abordée (Desbruyères, 1976; Duchêne, 1979, 1980, 1982).

*Thelepus setosus* a une très large répartition : l'espèce peut être trouvée aussi bien dans les régions tempérées de l'hémisphère nord, que dans les zones australes. Elle est très commune dans l'archipel de Kerguelen. On la cite même dans des prélèvements provenant de zones antarctiques. Cette répartition

laisse supposer que l'espèce est susceptible de s'adapter à des conditions de vie diverses ou bien que la systématique n'a pas été assez fine.

Des études sur la reproduction et la croissance de *Thelepus setosus* à Kerguelen et en zone tempérée ont été réalisées (Duchêne, 1979, 1982). Ces études permettent de cerner les événements biologiques qui caractérisent et, dans une certaine mesure, semblent contrôler la mise en place des principales phases des cycles de reproduction. C'est ainsi que l'importance de la phase larvaire se dégage. Dans le présent travail, des observations en milieu naturel et des élevages nous renseignent sur la croissance larvaire et sur la fixation des larves, en relation avec les capacités de l'espèce à coloniser des substrats très variés.

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. Observations en milieu naturel

Une étude de population réalisée dans l'Archipel de Kerguelen (Duchêne, 1979) a permis de localiser la période de ponte, qui débute pendant le printemps austral, en novembre dans le Golfe du Morbihan. Les pontes se présentent sous la forme de gros cocons gélatineux et sont très abondantes sur le fond. Elles sont observées et prélevées en plongée sous-marine.

### 2. Croissance larvaire

Certaines pontes sont conservées dans des bacs thermostatés à 7 °C. A l'intérieur des pontes, les œufs n'ont pas le même stade car la fabrication de la ponte peut durer de nombreuses heures (la ponte contient de 10 000 à 20 000 œufs). Des fractions de ponte sont découpées et la croissance des œufs est suivie à l'aide de mesures de diamètre. Des larves sont élevées dans des enceintes climatiques Réalis. Les observations répétées permettent une description de toutes les phases larvaires. Par la suite, des prélèvements benthiques, en plongée, montrent des larves plus âgées ou des juvéniles fixés dans le sédiment. Des larves sont également observées sur le fond au cours de plongées.

### 3. Fixation des larves

Il semble que la nature du sédiment intervienne de façon sensible dans l'établissement des larves. Plusieurs stocks de trochophores sont constitués. Certains sont conservés dans une enceinte climatique Réalis à une température de 8 °C. D'autres sont placés dans des bacs spécialement aménagés, et en eau courante.

Dans la Réalis : certaines larves sont maintenues dans des boîtes de Petri vides dont l'eau est changée chaque jour à la même heure. D'autres sont placées dans des boîtes de Petri dont le couvercle percé laisse passer une micropipette amenant de l'air d'une rampe reliée à une pompe à air. Un réglage fin du débit de chaque boîte est possible. Dans les boîtes, du sédiment comportant du sable étuvé dont le diamètre des grains est compris entre 200 et 400 µm, est répandu en quantité variable. Deux boîtes ne contiennent aucun sédiment.

Dans les bacs d'eau courante : l'eau amenée par un tuyau terminé par une pipette, alimente des bacs intérieurs reliés au bac principal par des orifices. Devant ces orifices, de la soie à plancton de 200 µm de vide de maille limite la perte de larves. Le fond de ces bacs est couvert de boîtes de Petri contenant du sédiment provenant d'une station à *T. setosus*. Ce sédiment est fractionné sur colonne de tamis et les boîtes de Pétri contiennent des sédiments de granulométries diverses (taille des grains allant de 0 à 100, de 100 à 200, de 200 à 400, de 400 à 800, et au-dessus de 800 µm). Ces boîtes sont réparties au hasard sur le fond des bacs. Des trochophores provenant d'une même ponte sont alors libérées dans les bacs par agitation d'un cocon. Plusieurs milliers de larves sont alors aperçues, nageant dans chaque bac. La fixation des larves est suivie pendant plusieurs mois. Pendant la même période des transects sous-marins permettent de relever le nombre d'individus présents sur le fond.

### 4. Abondance dans un biotope caractéristique

Devant Port-aux-Français sur un fond où une population de *T. setosus* se développe, des mesures d'abondance d'individus par unité de surface sont réalisées. Au cours de plongées, des transects sont suivis avec comptage des individus et de leur tube, par unité de surface. Des comptages de pontes en période de reproduction sont également réalisés (les pontes sont présentes au début novembre et disparaissent à partir de la mi-novembre). Un grillage comportant des carreaux de 15 sur 25 cm, est utilisé. Une surface de 0,75 m<sup>2</sup> avec 20 carreaux est prospectée à chaque comptage. Des mesures sont effectuées en divers points de la côte, repérés en distance et en profondeur. Les transects vont de la côte jusqu'à l'intérieur de l'herbier. Les mesures s'arrêtent au sable qui borde la portion externe de l'herbier.

## III. RÉSULTATS

Il ressort des mesures d'abondance réalisées sur la population que les *Thelepus setosus* sont absents des 5 premiers m à partir de la plage car l'agitation de l'eau y est trop forte et le sédiment fin manque.

Vers les 2 m de profondeur, leur abondance est liée à la présence de gros blocs autour desquels les turbulences provoquent des dépôts de sédiment. Le transect passe par 2 corps morts immergés qui servent au repérage et au balisage. Protégés par ces masses, les animaux sont abondants. Dans une zone plus proche de l'herbier on observe les quantités maximales de *Thelepus*. Des blocs couverts de Rhodophycées leur servent alors de protection. Dans l'herbier, le transect est difficile à réaliser du fait du nombre important des pieds de *Macrocystis*. Néanmoins, les valeurs mesurées sont en moyenne élevées. La figure 1 représente deux de ces transects. Les valeurs sont souvent sous-estimées car certains tubes sont difficiles à trouver surtout lorsque l'animal est rétracté. Les chiffres inscrits tout le long du transect correspondent à des intervalles de 0,75 m. Pour chacune de ces surfaces, 20 rectangles de 25 sur 15 cm ont permis des calculs de paramètres de dispersion. Le coefficient de dispersion (Debauche, 1958; Greig-Smith, 1964) est ainsi calculé pour

chaque intervalle. Une valeur de ce coefficient inférieure à 1 indique une distribution spatiale régulière. Un coefficient supérieur à 1 indique une distribution en agrégats. Le type de répartition est indiqué par une croix. On note qu'en général, la répartition des *Thelepus* se fait en taches, en groupes. Cette répartition est due à la nature discontinue du fond. En effet, les individus se regroupent dans les cuvettes sédimentaires entre cailloux et blocs. Les corps morts jouent un rôle de protection contre une agitation trop forte sur le fond. Notons que le nombre des individus augmente avec la profondeur. C'est la partie la plus abritée et la plus profonde du chenal qui recèle le plus de *Thelepus*. Il faut sans doute en attribuer, en partie, la raison aux possibilités de développement des Diatomées benthiques, sources importantes de nourriture.

Dans l'herbier, le nombre oscille autour de 30 à 65 animaux/m<sup>2</sup>. La lumière y est plus faible et les crampons de *Macrocystis* occupent une surface importante du fond. Aussi est-ce la partie en bordure de l'herbier qui est la plus riche.

En novembre de nombreuses pontes couvrent le fond. Il est alors possible de récolter une grande quantité de larves, en plongée sous-marine.

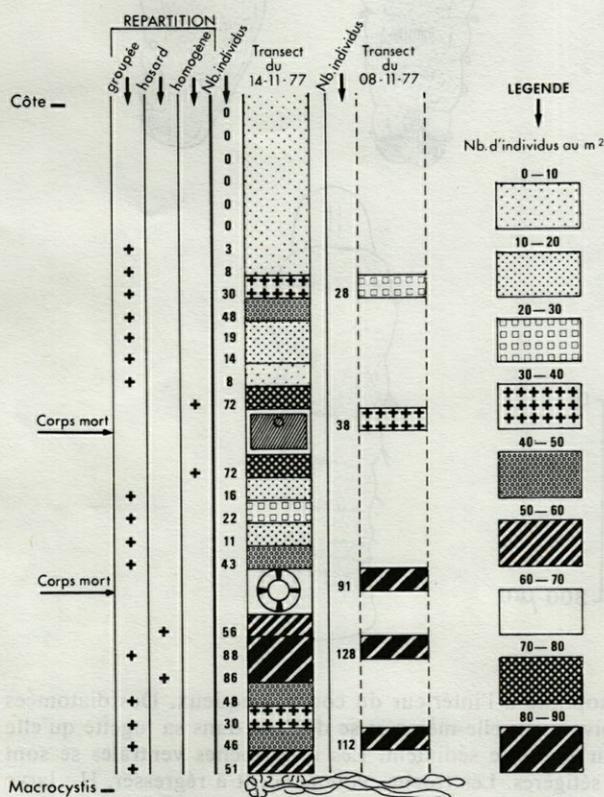


Fig. 1. — Transects effectués devant la station de Port-aux-Français. Les relevés sont réalisés en plongée sous-marine à l'aide de grilles de 1 m<sup>2</sup> de surface divisées en dix parties égales. Les comptages sont faits dans les prélèvements correspondants. La densité est maximale dans la zone du chenal la plus proche de l'herbier de *Macrocystis*.

*Transect realised in front of Port-aux-Français. SCUBA dive measurements are done with a 1 square meter quadrat divided into 10 equal parts. Density is maximum near the Macrocystis belt.*

### 1. Développement larvaire de *Thelepus setosus*

La taille des œufs au moment de la ponte est de 200-220 µm. L'œuf, sphérique, croît régulièrement en diamètre jusqu'à mesurer 245 µm, 130 h après la ponte. Il mesure 260 µm, 150 h après la ponte et commence alors à se déformer. On voit apparaître un grand axe et à 160 h, les œufs prennent des formes oblongues. Ils sont immobiles mais on voit nettement un intervalle entre leur paroi et la poche muqueuse où ils sont enfermés. Très vite une ciliature se forme (Fig. 2) et quelques heures après apparaissent par transparence, des trochophores qui tournent sur elles-mêmes dans la poche.

La poche dans laquelle les trochophores sont enfermées s'élargit. On distingue très nettement deux troches. La prototroche est très développée avec des cils très longs. La télotroche forme un mince anneau postérieur. Une touffe apicale assez longue est visible. Rapidement, la partie antérieure se gonfle aux dépens de la partie postérieure.

En plus de la rotation, les trochophores commencent à avancer et se déplacent donc en spirale tout le long de leur prison muqueuse qui ne cesse de s'élargir. Des segments apparaissent en même temps que deux ocelles rouges. La larve est très mobile mais toujours dans le cocon.

Au terme des 170 h, soit un peu plus de 7 j après la naissance, les premières trochophores à 3 anneaux achètes sont sorties. La ponte prend un aspect caractéristique avec son pourtour tout effilé. Les poches se vident de leur larve. On remarque de

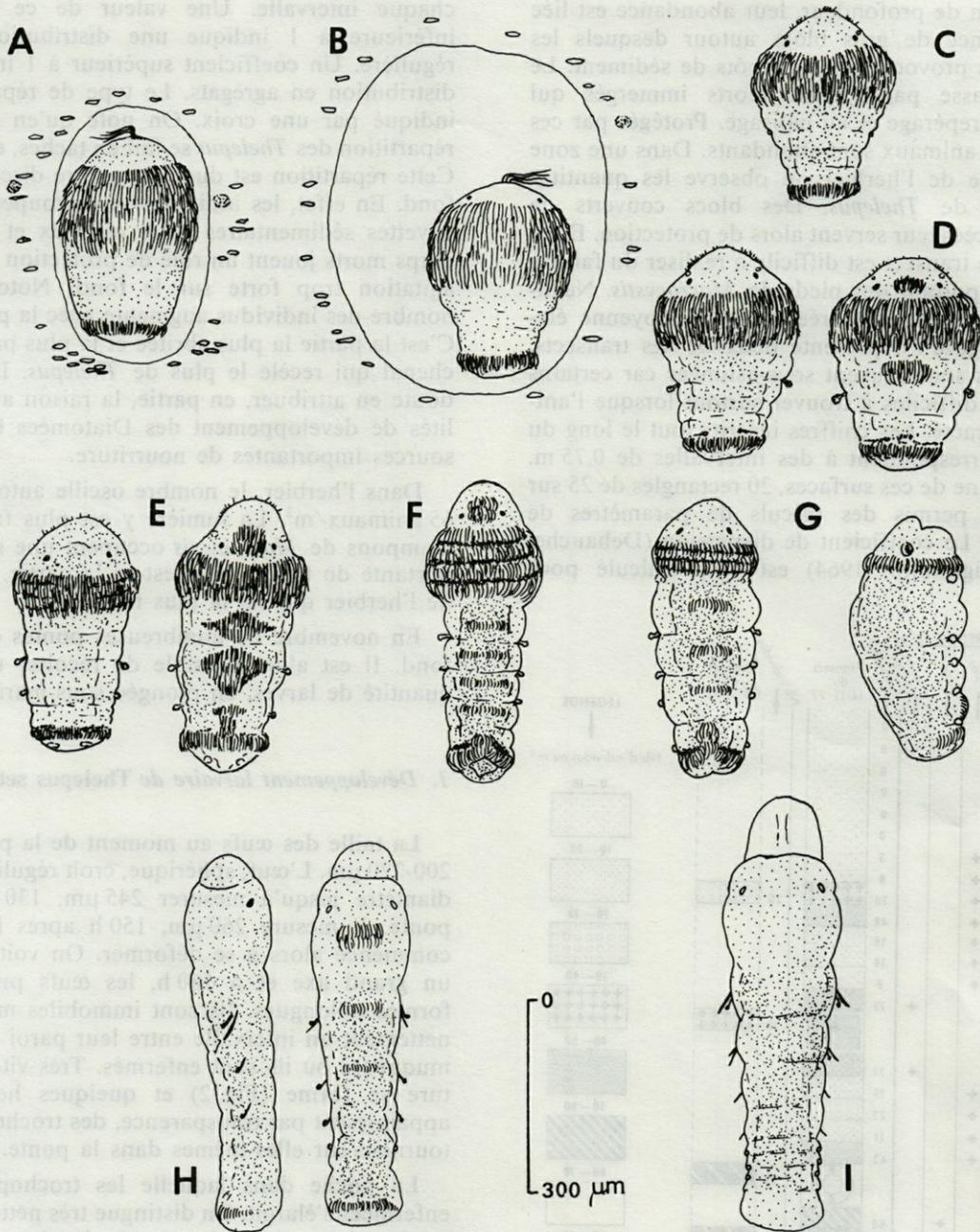


Fig. 2. — Développement larvaire de *Thelepus setosus*. A : trochophore à l'intérieur du cocon muqueux. Des diatomées benthiques sont incorporées dans le mucus. B : la trochophore pivote sur elle-même et se déplace dans sa logette qu'elle agrandit. C-D-E : larves à trois segments trouvées en pleine eau et sur le sédiment. Les métatroches ventrales se sont développées. F-G : métatrochophores à trois et quatre segments sétigères. Les troches commencent à régresser. H : larve benthique; seules des portions de métatroches ventrales subsistent. Elles favorisent les déplacements sur le fond. I : larve benthique à 8 sétigères; les troches ont disparu et les nouveaux segments créés ne possèdent plus la soie spatulée larvaire. Le tentacule primordial se développe.

Larval development of *Thelepus setosus*. A : trochophore inside the cocoon. Diatoms are incorporated in the mucus. B : the spinning trochophore moves around, enlarging the mucus chamber. C-D : 3 segment larvae found in free water and on the sediment. Ventral metatroches are developed. E-G : 3 and 4 segment metatrochophores. Troches are regressing. H : benthic larva. Parts of the metatroches are still used for moving on the bottom. I : 8 setiger benthic larvae, without troches. The new segments bear no more spatulate larval setae. The first tentacle appears.

Tabl. I. — Développement larvaire de *T. setosus* à Kerguelen : apparition des troches, des plaques ciliées, des soies et des uncini. Il existe deux types de soies : des soies spatulées (s) qui disparaissent chez les formes plus âgées; des soies lancéolées qui remplacent progressivement les soies spatulées. Les uncini apparaissent au moment de la formation du tube.

*Larval development of T. setosus at Kerguelen Islands : differentiation of troches, ciliated plates, setae and uncini. There are two types of setae : spatulate setae (s) which disappear in older animals; lance-shaped setae, which progressively replace the spatulate setae. The uncini appear at the time of tube formation.*

Segments	Prostonium	1	2	3	4	5	6	7	8	
Troches	0	1	0	0	0	1				Trochophore jeune 170 heures
Plaques ciliées	0	0	0	0	0	0				
Troches	0	1	0	0	0	1				Trochophore 175 heures
Plaques ciliées	1	0	1	0	0	0				
Troches	0	1	0	0	0	1				1 segment sétigère 200 heures
Plaques ciliées	1	0	1	1	0	0				
Soies	0	0	1s	0	0	0				
Troches	0	1	0	0	0	0	1			2 segments sétigères 220 heures
Plaques ciliées	1	0	1	1	1	0	0			
Soies	0	0	1s	1s	0	0	0			
Troches	0	1	0	0	0	0	0	1		3 segments sétigères 240 heures
Plaques ciliées	1	0	1	1	1	1	0	0		
Soies	0	0	1s	1s	1s	0	0	0		
Troches	0	0	0	0	0	0	0	0		4 segments sétigères jeune, tube 400 heures
Plaques ciliées	1	0	1	1	1	0	0	0	0	
Soies	0	0	1s+1	1s+1	1s+1	1s	0	0	0	
Uncini	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
Soies	0	0	2s	2s	1s	1s	0	0	0	4 segments sétigères, âgée 450 heures
Uncini	0	0	+1	+1	+1	+1	1	1	1	

jeunes trochophores qui serpentent dans la ponte en cherchant la sortie.

Après 8 j les larves sont trouvées en pleine eau. Elles nagent en spirale. Elles possèdent 2 taches oculaires rouges, 2 troches développées. La touffe apicale s'est considérablement réduite et à l'avant de la tête 3 touffes de poils courts semblent correspondre à des cils sensoriels. Deux statocystes réfringents sont visibles de part et d'autre des yeux. La première paire de soies apparaît à ce moment. Ce sont des soies larvaires spatulées qui disparaissent par la suite. La partie la plus large de la soie à son extrémité, au niveau de la palette, mesure 5 µm. Des taches pigmentées apparaissent au niveau de la télotroche. Puis, ce sont des plaques ciliées ventrales qui apparaissent. Elles vont d'ailleurs avoir une très grande importance par la suite. On en aperçoit une ventralement entre les yeux et une entre les 2 troches. Cela forme une métatroche incomplète élargie qui couvre souvent plusieurs segments consécutifs. Les cils sensoriels se répartissent en 2 groupes très clairsemés. Certains cils sont très rigides, dirigés vers l'avant.

#### Développement des segments sétigères

Après l'apparition de la première paire de soies, la larve qui peut toujours nager en spirale pour chercher le substrat correspondant le mieux à ses préférences, rampe sur le fond. Ses statocystes servent alors à son équilibration, de même que ses

yeux lui servent à se positionner. La larve rampe toujours les 2 yeux vers le haut mais nage en spirale. Des taches pigmentées, 4 principales reliées entre elles par des cordons pigmentés, forment un cercle brun au niveau de la télotroche. D'autres taches réfringentes apparaissent, correspondant à des statocystes. Lorsque la 2<sup>e</sup> paire de soies toujours spatulées apparaît, on peut voir 3 paires de statocystes, des cils sensoriels répartis uniformément sur l'avant de la tête et des plaques ciliées ventrales qui peuvent être réunies en ne formant qu'une grande plaque ventrale séparée pourtant de la télotroche. La soie antérieure mesure presque 7 µm au niveau de la spatule et 1,7 µm au niveau de la hampe. La suivante est plus petite.

Par la suite, on assiste à l'apparition d'une nouvelle paire de soies tandis que les 2 troches régressent sensiblement. Certaines larves sont observées, dans les boîtes dépourvues de sédiment, fixées sur le fond par le pygidium. Leur surface est couverte de mucus. Elles ne nagent plus du fait de la régression de leurs troches mais effectuent des sauts sur le fond et rampent dessus, le reste du temps. On voit les cils de la prototroche ralentir et même s'arrêter de battre tandis que la télotroche est toujours active.

Toujours au stade à 3 segments, on assiste alors à une modification importante observée sur des larves, conservées dans une enceinte climatique Réalis, dans du sédiment aéré. Cette modification

correspond à une transformation profonde de la larve avec apparition de structures au sein de la masse amorphe que constitue la partie centrale du corps.

Il faut d'abord noter un changement au niveau de l'épithélium. Les larves venant juste de mourir, ou venant d'être fixées présentent un décollement de certaines membranes.

Le stade avec 3 segments sétigères est assez long. On assiste très progressivement à la perte des troches. On peut se demander si l'invagination de l'épithélium avec isolement d'une plaque de téguments ciliés ne correspond pas totalement à un rejet de ces téguments. Ces invaginations apparaissent comme des points réfringents observés en bordure inférieure de la prototroche. La réfringence est due

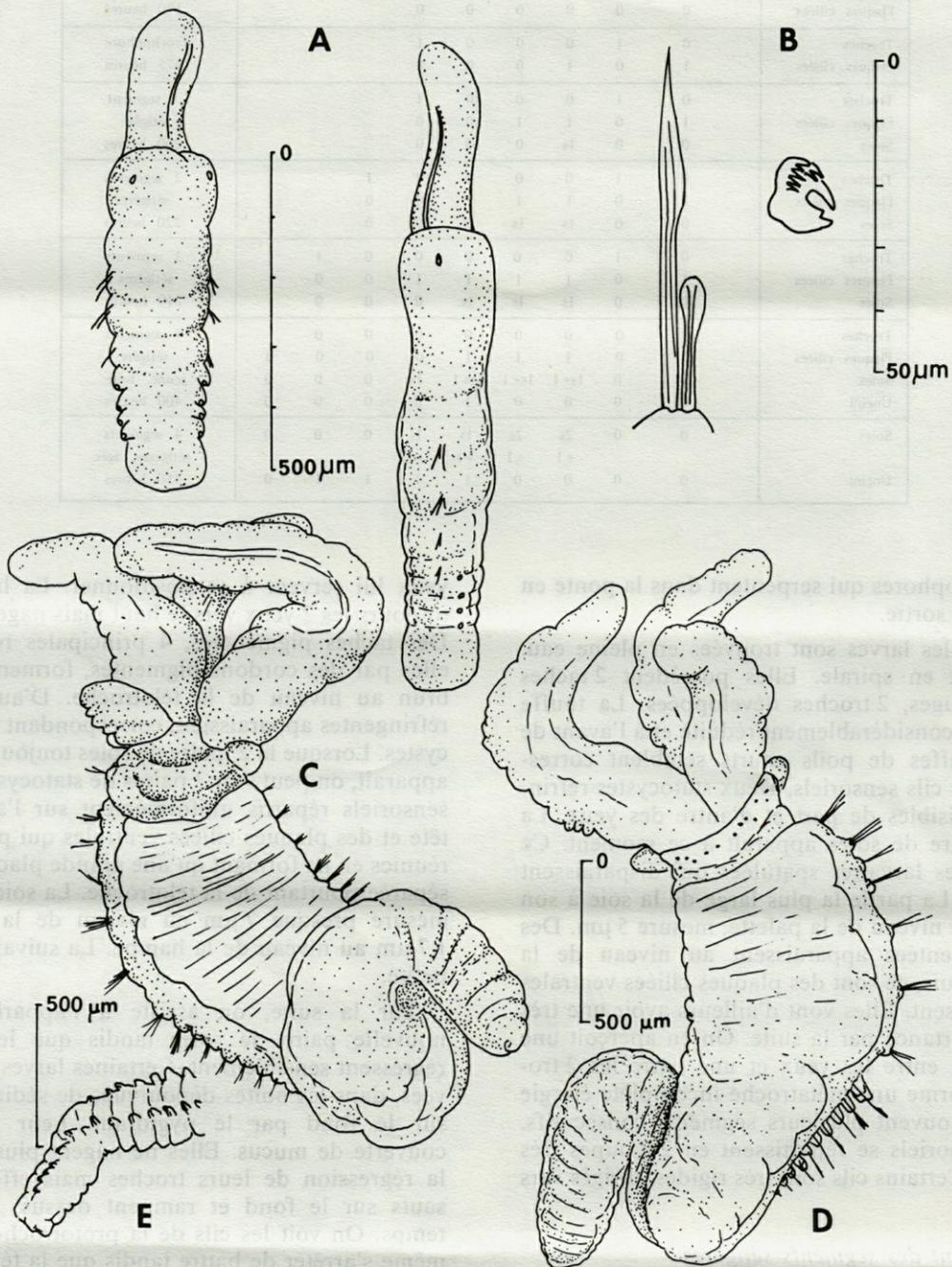


Fig. 3. — Croissance du jeune *Thelepus setosus*. A : jeune larve benthique. B : détail des soies larvaires des deux premiers segments sétigères. C-D : jeune individu en vue dorsale. E : Pygidium.

Growth of *T. setosus*. A : young benthic larva. B : detail of the larval setae on the two first setigers. C-D : young individuals. E : pygidial area.

à la présence des cils sur une surface presque hémisphérique.

Par ailleurs, on assiste à une structuration interne. Dans le stade à deux segments sétigères, des mouvements de cyclose sont visibles au sein des amas cellulaires des larves. Limités à certaines zones, apparaissant à certains moments puis disparaissant, ces mouvements prennent la forme de pulsations lentes et assez régulières.

Par la suite, des segments se forment au niveau d'une zone prépygidiale et un tentacule primordial s'individualise. Le jeune individu commence à s'alimenter alors que les bourgeons de plusieurs autres tentacules apparaissent (Fig. 3).

La Fig. 4 est un schéma récapitulatif des principales phases de la croissance larvaire. L'allure de la courbe est sigmoïde si l'on considère les 400 1<sup>re</sup> heures du développement. Cette allure se rencontre de façon assez classique chez les Annélides Polychètes et la croissance corporelle est accélérée entre 150 et 300 h. Le 1<sup>er</sup> palier correspond à la segmentation de l'œuf, le 2<sup>e</sup> à la métamorphose. Après ce dernier palier la croissance est assez constante, mais elle est encore inférieure d'un facteur 10 à la croissance calculée chez l'adulte. Il faut noter que la courbe de la figure 4 utilise la longueur corporelle, ce qui influe sur son aspect car il y a passage d'un œuf

sphérique à une larve annelée. La courbe correspondante utilisant le diamètre corporel est sensiblement différente avec une décroissance du diamètre pendant l'allongement de la larve. Une courbe de croissance pondérale serait également différente.

La larve fabrique son premier tube 400 h après la ponte, mais 200 h après sa sortie du cocon muqueux. La larve est donc susceptible de passer près d'une semaine dans le plancton. En fait, elle nage peu et effectue de nombreuses tentatives pour se fixer. Elle reste donc à proximité directe du fond et se déplace parmi les Algues qui le recouvrent. Elle se fixe par le pygidium et courbe son corps pour explorer le sédiment autour d'elle à l'aide de son prostomium. Elle commence à s'alimenter peu après la formation des 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> segments sétigères. Des exemples de développements similaires peuvent être trouvés chez d'autres Terebellidae (Milne-Edwards, 1845; Herpin, 1926; Thorson, 1946; Eckelbarger, 1974; Duchêne, 1980, 1982).

## 2. Fixation des larves et construction du tube

### a) Observations *in situ*

L'examen d'une station à *T. setosus* comme celle de Port-aux-Français, fait apparaître des limites

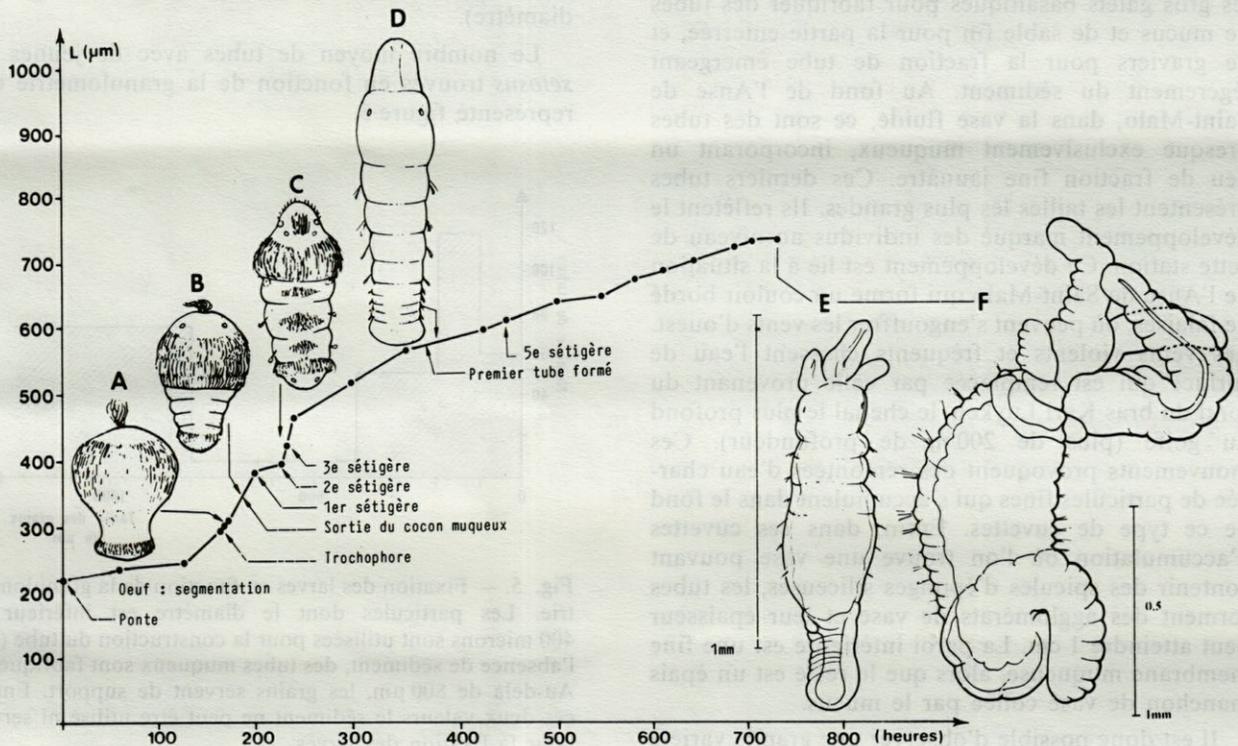


Fig. 4. — Les principales phases de la croissance larvaire chez *Thelepus setosus*. La longueur de la larve (en microns) est représentée en fonction du temps (en heures). Le temps initial correspond à la ponte. Deux individus plus âgés sont représentés en E et F. Le premier (E) est âgé de 800 heures, le second (F) de 2 mois.

Main phases of larval growth in *T. setosus*. Larval length (in microns) as a function of time (in hours). Initial time corresponds to egg laying. Two older individuals are shown in E and F. The first one is 800 hours old, the second one is two months old.

naturelles. Ainsi, toute la zone de l'herbier à *Macrocystis* et la zone des cailloutis ensablés constituant le chenal d'eau libre entre l'herbier et la côte, sont-elles abondamment colonisées. Vers la côte, les individus disparaissent avec la fraction sableuse et lorsque la taille des galets augmente. Vers le large, l'herbier cède la place à une zone de sable fin bien calibré qui s'envase progressivement lorsque la profondeur croît. Mais les *T. setosus* en sont totalement absents. Par contre, il est à nouveau possible d'en trouver plus bas, dans les cuvettes de sédimentation où la vase à spicules domine. Dans les fjords, des populations importantes se développent sur les fonds de vase fluide. Un véritable substrat artificiel, constitué par un lacis très dense de tubes, permet la fixation de larves de *T. setosus*, ainsi que l'établissement d'une faune associée caractéristique des herbiers de *Macrocystis*, alors que ces Algues ne peuvent se développer sur ces fonds vaseux.

Les tubes observés reflètent bien le type de sédiment. A la station de Port-aux-Français, c'est un mélange de sable fin et de fragments d'Algues. Au fond du Halage des Naufragés, après la Côte des Epaves, en milieu détritique, les tubes contiennent des fragments d'*Acoena adscendens*, une plante Rosacée très commune à Kerguelen et dont les fragments emportés par les vents puis les courants, s'accumulent dans le fond de ce golfe. Au Halage des Swains, les *T. setosus* utilisent le sable qui noie les gros galets basaltiques pour fabriquer des tubes de mucus et de sable fin pour la partie enterrée, et de graviers pour la fraction de tube émergeant légèrement du sédiment. Au fond de l'Anse de Saint-Malo, dans la vase fluide, ce sont des tubes presque exclusivement muqueux, incorporant un peu de fraction fine jaunâtre. Ces derniers tubes présentent les tailles les plus grandes. Ils reflètent le développement marqué des individus au niveau de cette station. Ce développement est lié à la situation de l'Anse de Saint-Malo qui forme un couloir bordé de falaises, où peuvent s'engouffrer les vents d'ouest. Les vents violents et fréquents chassent l'eau de surface qui est remplacée par celle provenant du fond du bras Karl Luyken, le chenal le plus profond du golfe (plus de 200 m de profondeur). Ces mouvements provoquent des remontées d'eau chargée de particules fines qui s'accumulent dans le fond de ce type de cuvettes. Enfin, dans ces cuvettes d'accumulation où l'on trouve une vase pouvant contenir des spicules d'éponges siliceuses, les tubes forment des agglomérats de vase et leur épaisseur peut atteindre 1 cm. La paroi intérieure est une fine membrane muqueuse, alors que le reste est un épais manchon de vase collée par le mucus.

Il est donc possible d'observer une grande variété dans la nature des tubes de *T. setosus*. On pourrait en conclure que la taille du sédiment n'intervient pas. De fait, cette taille n'intervient pas chez les jeunes et les adultes, mais elle joue un rôle pour la fixation des larves.

Devant la station de Port-aux-Français, il est étonnant de voir disparaître brutalement cette espèce quand on arrive au sable fin alors qu'au Halage des Swains, les tubes sont fabriqués dans du sable fin. En fait, la présence d'un point d'ancrage semble nécessaire pour qu'une population stable puisse s'installer.

## b) Observations au laboratoire

Une première constatation est que la présence du sédiment est importante pour les larves. Dans les bacs comportant du sédiment, les milliers de larves introduites se retrouvent sur le fond dans les heures suivant leur introduction. Dans les bacs sans sédiment, elles nagent encore 2 jours après. L'examen ultérieur des larves révèle que les plaques de cils situées ventralement servent aux déplacements de la larve sur le fond. Ces plaques de cils, différentes des métatroches, montrent que la larve, dans des conditions normales, se pose sur le fond moins de 30 h après sa sortie de la ponte. Or, lorsque le sédiment manque, des larves âgées à 3 paires de soies, sont toujours trouvées en pleine eau, nageant dans les bacs.

Les bacs sont maintenus 4 mois avec de fréquentes observations. La construction des tubes est suivie. Après cette période, les boîtes de Petri sont sorties des bacs pour comptage (boîtes de 5 cm de diamètre).

Le nombre moyen de tubes avec de jeunes *T. setosus* trouvés en fonction de la granulométrie est représenté figure 5.

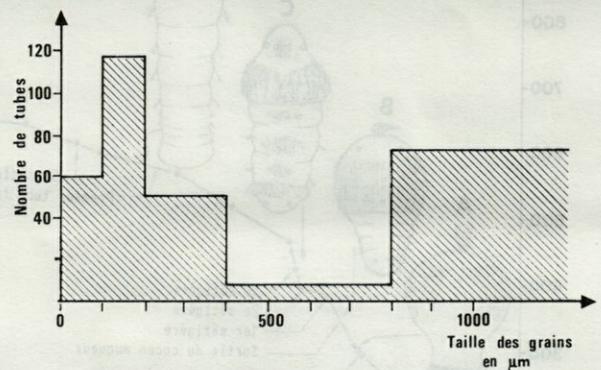


Fig. 5. — Fixation des larves en fonction de la granulométrie. Les particules dont le diamètre est inférieur à 400 microns sont utilisées pour la construction du tube (en l'absence de sédiment, des tubes muqueux sont fabriqués). Au-delà de 800 µm, les grains servent de support. Entre ces deux valeurs le sédiment ne peut être utilisé ni servir pour la fixation des larves.

*Larval settlement as a function of granulometry. Particles with a diameter smaller than 400 microns are used during tube construction (without sediment, mucus tubes are made). Over 800 µm, particles are used as support for settlement. Between these values sediment cannot be used for settlement.*

Les observations précédentes entraînent les remarques suivantes :

- des petites particules sont nécessaires aux larves. En l'absence de tout sédiment, elles récupèrent les matières en suspension et fabriquent un tube très fin et transparent. La limite supérieure de ces particules correspond à la taille maximale des grains que les jeunes larves peuvent déplacer et assembler pour former leur tube; elle est de l'ordre de 400 à 600  $\mu\text{m}$ .

- une fraction grossière est nécessaire aux larves. Cette fraction sert essentiellement de support. En son absence, les tubes sont construits à plat sur les boîtes de Petri. Lorsqu'il n'y a que cette fraction grossière, les tubes à parois très fines et transparentes sont fixés à la surface des grains.

- les particules dont la taille va de 400 à 800  $\mu\text{m}$  ne conviennent pas à l'établissement des larves. Les grains sont trop gros pour être déplacés par les jeunes larves commençant à construire leur tube et trop petits pour servir de support pour les tubes.

Ceci explique l'absence des *T. setosus* dans les sables fins bien calibrés en bordure de la colonie, ainsi que dans les galets du rivage. L'hydrodynamisme intervient : les jeunes animaux cherchent la protection des galets sur lesquels ils construisent leur tube à partir de la fraction fine présente. On peut noter que la densité maximum de *T. setosus* est trouvée au niveau des blocs formant une protection efficace contre la houle qui est déjà ralentie dans l'herbier de *Macrocystis*.

#### IV. DISCUSSION

##### *Croissance des larves*

Les modalités de croissance larvaire sont mises en évidence de deux façons : d'une part en suivant des individus appartenant à une classe d'âge échantillonnés régulièrement dans le milieu, et d'autre part en mesurant directement des stades larvaires d'âge connu obtenus en élevage. Nous avons utilisé les deux types de méthodes qui ont donné des résultats similaires. Des études réalisées sur la croissance larvaire montrent des paliers plus ou moins distincts (Korn, 1958; Anderson, 1959; Cazaux, 1964, 1965, 1970; Strelsov, 1966). Selon Bhaud (1971), les paliers observés dans une croissance linéaire correspondent à des grandes étapes du développement. Il y a superposition de paliers dus au développement (ontogenèse : essentiellement éclosion et métamorphose) et d'une croissance dont le rythme annuel peut varier en fonction des conditions du milieu. Un antagonisme existe donc entre développement et croissance.

La croissance corporelle n'est pas un phénomène qui se déroule à vitesse constante. Selon Bourlière (1980), elle représente la traduction morphologique

de certains rythmes biologiques, qui ont une origine endogène mais sont généralement « accordés » sur un synchroniseur externe. La synchronisation est assurée par un facteur environnemental dont la signification écologique est importante et dont le rôle est de permettre un ajustement des phases du cycle biologique aux périodes les plus favorables rencontrées dans le milieu. Une certaine plasticité est nécessaire car suivant les régions géographiques l'influence d'un facteur donné varie et le synchronisateur n'est pas le même.

Le développement observé chez *T. setosus* (protection de la progéniture et éclosion à un stade quasi benthique) correspond au type 4 de la classification de Chia (1974). Selon Chia, on passe du type planctotrophe au type lécitotrophe par limitation de l'énergie disponible pour les gonades, c'est-à-dire que la reproduction lécitotrophe coûte moins cher. Il est intéressant de remarquer que cette reproduction est particulièrement développée en zone froide, où le métabolisme est vraisemblablement un poste énergétique peu coûteux et certainement moins coûteux que sous climat tropical (Clarke, 1980). On voit alors qu'il n'y a pas de corrélation entre la distribution statistique du type de développement selon la latitude et les variations de métabolisme sur un même gradient.

##### *Choix du substrat*

Le cas de *T. setosus* a été suivi à Kerguelen. La nature du substrat peut influencer de façon marquante l'établissement d'une colonie. On voit sur la figure 5 que la granulométrie du sédiment intervient. Les jeunes larves sont à même de déplacer des petites particules (diamètre inférieur à 400  $\mu\text{m}$ ) et de les utiliser pour la construction de leur tube. Entre 400 et 800  $\mu\text{m}$  les particules sont trop grosses pour être déplacées de façon importante. Au-delà de 800  $\mu\text{m}$ , les grains de sédiment commencent à servir de support sur lequel se fixe la larve. Deux fractions sont donc importantes et la répartition des *Thelepus* observés dans le Golfe est liée à leur présence sur le fond. Le chenal d'herbier est une zone de fixation importante où la variabilité des types de particules est accrue par la consolidation du fond par les végétaux.

L'observation des larves renseigne sur la recherche d'un substrat qu'elles effectuent en vue d'une fixation. Des trochophores assez jeunes de *T. setosus*, capables de nage, font des bonds sur le fond et arrivent fréquemment au contact. La larve s'accroche alors au niveau du pygidium et se trouve placée verticalement par rapport au substrat (Fig. 6 A, B). Par des mouvements de torsion du corps, elle explore le sédiment autour d'elle. Il n'est pas impossible que la ciliature apicale du prostomium remplisse des fonctions de chémoréception en plus de la fonction de reconnaissance tactile. Une larve peut, après un certain temps de fixation, repartir en

nageant ou, 300 ou 400 h après la ponte, commencer à construire son tube. Ceci peut être observé lors d'une fixation prolongée. L'animal, fixé par le pygidium, fabrique un anneau muqueux autour de son abdomen puis ancre cet anneau de mucus au sédiment et construit un deuxième tore jointif qu'il ancre également. Le manchon formé est donc couché sur le sédiment. L'animal s'accroche alors dans l'embryon de tube par la partie pygidiale et allonge le tube vers l'avant (Fig. 6 C, D).

Une remarque est importante : il faut à la larve un support pour s'ancrer, ce qui élimine les fonds vaseux. Le tube pourrait y être fabriqué lors d'une période de très faible hydrodynamisme mais ne pourrait y subsister longtemps. Or dans les stations où *T. setosus* est fréquent, ou même abondant, on peut trouver des fonds vaseux. Ce sont les fonds de fjords, de baies encaissées, et les vases à spicules des cuvettes sédimentaires, fréquentes dans le Golfe du Morbihan. Les seuils rocheux d'origine glaciaire qui séparent ces cuvettes favorisent l'accumulation de vase fine parsemée de spicules siliceux d'Eponges. Or les prélèvements réalisés dans ces zones montrent clairement que chaque tube est associé à un point d'ancrage. Les bennes peuvent remonter des por-

tions de tubes arrachés ou découpés. Les plongées sur les fonds de vase à spicules (par 45 m de fond, au large de Port-Bizet et devant la Pointe Abélard) permettent de récupérer de gros tubes très épais, où le mucus agglomère une épaisseur de vase jaunâtre et de spicules pouvant atteindre 1 cm, terminés par un galet. Ces tubes proviennent du fond de la partie fluide de la vase et sont ancrés sur les galets basaltiques qui sont fréquemment accumulés sous les pentes vaseuses. L'origine de ces tubes peut être double. Tout d'abord la proximité des grands herbiers de *Macrocystis* autorise une colonisation par les adultes, dont les tubes fixés à des galets inclus dans des haptères de *Macrocystis* peuvent être dispersés lors de l'arrachage par des coups de mer de certains de ces pieds. Ensuite il y a possibilité de colonisation d'affleurements rocheux émergeant épisodiquement de la vase lors de tempêtes très fortes.

Dans les fonds de cuvettes abritées ou les fonds de fjords, l'établissement de colonies sur des fonds vaseux s'effectue en général à partir de la côte. Le recrutement des larves se fait autour d'une tête de pont, d'un tube émergeant de la vase, ancré en profondeur, et sur lequel les jeunes individus se fixent. L'exemple le plus marquant de ce type de

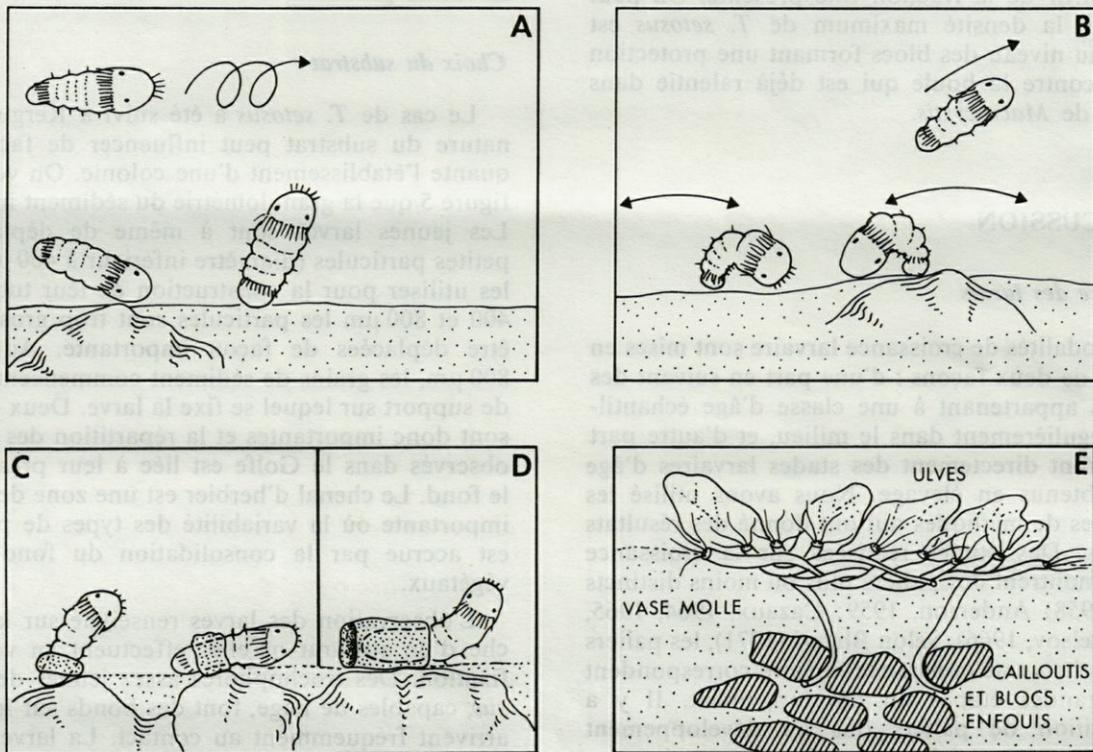


Fig. 6. — *Thelepus setosus* : fixation des larves. A,B,C,D : au moment de la fixation, les larves utilisent un substrat dur pour ancrer leur tube. Ce substrat peut être un tube d'adulte, un crampon d'algue ou un bloc. E, des colonies peuvent parfois être trouvées en milieu vaseux. Elles se développent à l'interface eau-vase et sont ancrées au fond de la vase. De jeunes larves se fixent sur les tubes des adultes et assurent la pérennité de la colonie.

*Larval settlement in Thelepus setosus. A,B,C,D : when settling larvae use a hard substrate to anchor their tube. This can be an adult tube or a block. E : colonies may be found sometimes in muddy areas. They grow on the interface between water and mud and are anchored deeply in the mud. Young larvae settle on the adult tube.*

colonisation d'un substrat peu favorable peut être trouvé dans l'Anse de Saint Malo. Dans ce fond de baie très venté, le fond est couvert d'une épaisse vase assez fluide en surface. Des courants parfois violents font circuler l'eau du large vers la côte. Le milieu est favorable à des filtreurs et des suspensivores, mais le substrat vaseux limite l'installation de colonies. Vers le milieu du fond de l'anse, il est possible d'observer d'importantes colonies de gros *Thelepus*. Elles forment des taches de tubes enchevêtrés, isolées les unes des autres (Fig. 6 E). Chacune de ces taches est ancrée sur le fond par un ou plusieurs tubes vides et la croissance de la colonie se fait par les bords, à l'interface eau-sédiment. Le recrutement se fait au niveau larvaire à partir des herbiers de la côte. Dans ce cas il est certain que seule la présence des tubes permet la fixation de nouvelles larves et donc le développement et l'extension de la colonie.

La colonisation aisée de substrats variés peut être rapprochée de la biologie des espèces. La présence de perturbations locales peut causer la formation de communautés structurées. Desbruyères et col. (1980), à partir de collecteurs profonds, obtiennent une colonisation rapide à base de 98 % d'Annélides Polychètes. Mais une espèce, *Prionospio* sp., représente 82 % des Annélides récoltés, et, ne se retrouve pas dans les prélèvements effectués sur le fond à proximité. Cette espèce opportuniste s'est fixée en abondance (densité de 4 870 individus/m<sup>2</sup>) sur un support qui correspondait à une perturbation vis-à-vis du milieu et ne présentait sans doute pas les mêmes caractéristiques. Ceci peut être rapproché du support constitué par les accumulations de tubes de *Thelepus* sur lesquels se développe une faune associée différente de celle trouvée dans les vases environnantes.

#### Développement larvaire et répartition géographique

Holthe (1978) effectue un classement biogéographique des Polychètes. Il en résulte qu'un pourcentage très faible des espèces cosmopolites présente une phase larvaire planctonique prolongée. Il ne faut pas limiter les capacités d'extension d'une espèce à la seule phase larvaire. La possibilité d'une colonisation à partir de phases jeunes ou adultes nous semble possible. L'introduction d'espèces provenant de la partie subantarctique de l'Amérique du Sud peut se faire à partir des Algues flottées et des épaves qui viennent fréquemment s'échouer sur les rivages de Kerguelen. Nous avons pu observer des bouées dérivant dans les courants d'ouest, vers Kerguelen, couvertes d'Anatifes entre les pieds desquels des espèces benthiques survivaient. A partir de tels supports (crampons d'Algues flottées, épaves) une colonisation par des adultes est réalisable.

Une liaison très frappante semble apparaître entre le caractère de la répartition et les capacités de dispersion à l'échelle d'une génération. Des auteurs

comme Mileikovskiy (1971) ou Scheltema (1972, 1974) voient un lien entre le caractère endémique de la répartition d'une espèce et l'absence de phase larvaire de dispersion, c'est-à-dire le caractère du type de développement. Ainsi dans le cas présent, il est naturel de poser la question du lien susceptible d'exister entre le caractère cosmopolite et les capacités de dispersion réduites mais existantes de *T. setosus*. Pour Bhaud (1981), cette liaison n'existe pas. Une distribution géographique réduite est liée à une sténopathie et le développement n'intervient pas. De même le caractère cosmopolite reflète une euryécie prononcée c'est-à-dire la capacité du génome à répondre, par un phénotype adapté, à un large spectre de conditions de vie, ces conditions étant liées autant aux paramètres du milieu qu'aux rapports inter-spécifiques.

En conséquence, l'utilisation des aires géographiques dans les comparaisons précédentes est justifiée dans la mesure où les aires de répartition prises en considération correspondent aux capacités totales des espèces, tous les stades de développement étant pris en compte.

#### V. CONCLUSIONS

Le milieu observé à Kerguelen ne peut être considéré comme un environnement imprévisible. Les fluctuations des paramètres climatiques constituent au contraire des conditions environnementales très stables.

Il semble que *Thelepus*, Annélide de relativement hauts niveaux, recherche des eaux modérément agitées avec un fond de cailloutis ou de blocs ensablés permettant un ancrage efficace de son tube. Il faut aussi une lumière suffisante bien que dans certains cas des populations importantes aient été observées vers 15-20 m sous un herbier très dense. L'animal disparaît des milieux trop battus. On peut le trouver également sur des plages de cailloutis ensablés à de hauts niveaux. Dans ces cas, les plages se situent dans des zones bien abritées. On le rencontre encore, dans des milieux rocheux comme c'est le cas devant l'île Antares. Un herbier très dense est fixé par 15-20 m sur un fond de gros blocs basaltiques. Un recouvrement animal dépassant souvent les 100% y est fréquent. *Thelepus* peut alors être trouvé en petites quantités dans les trous et intervalles laissés entre les autres animaux et aussi dans des cavités ensablées. On peut le trouver émergeant de trous dans des Eponges blanches.

Partout où un ensablement permet un dépôt de larves, *Thelepus* parvient à se fixer. Néanmoins, les populations les plus abondantes correspondent à l'herbier peu profond qui arrête le déferlement des vagues et transforme la grosse houle en déplacements latéraux assez lents bien que de grande amplitude.

La capacité de colonisation de substrats divers est peut être simplement liée, chez *Thelepus*, à la présence d'un support permettant la fixation larvaire. Les colonies se développent sur tous les points de la côte, supportent l'émersion, des dessalures très importantes et peuvent apparaître en milieu vaseux (un type de fond normalement défavorable) pour peu qu'un support, même temporaire, existe. La facilité d'établissement liée à des possibilités d'adaptation à des milieux variés, favorise le cosmopolitisme de cette espèce. Le nombre élevé d'œufs présents dans une ponte, de l'ordre de 10 000 à 20 000, et la rétention parfois longue des larves au sein des restes du cocon muqueux, favorisent la colonisation dans le voisinage du tube de l'adulte en même temps qu'ils permettent une dispersion considérable dans le Golfe du Morbihan.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, D.T., 1959. The embryology of the polychaete *Scoloplos armiger*. *Quart. J. micr. Sc.*, **100** : 89-166.
- ARNAUD, P.M., 1974. Contribution à la bionomie marine benthique des régions antarctiques et subantarctiques. *Téthys*, **6** (3) : 465-656.
- BELLAN, G., 1974. Polychètes des Terres australes et antarctiques françaises. 2. Récoltes J.C. HUREAU et P.M. ARNAUD aux îles Kerguelen. *Téthys*, **6** (4) : 779-798.
- BHAUD, M., 1971. Aspects systématiques et biogéographiques de l'étude des larves planctoniques d'Annélides Polychètes. Thèse Etat, Univ. P.M. Curie, Paris, 464 pp.
- BHAUD, M., 1981. Les larves planctoniques et le transfert énergétique au niveau de l'interface eau-sédiment. *Océanis*, **7** (1) : 23-41.
- BHAUD, M. et C. CAZAUX, 1982. Les larves de Polychètes des côtes de France. *Océanis*, **8** (2) : 57-160.
- BOURLIERE, F., 1980. La périodicité de la croissance dans le monde animal et son intérêt écologique. *Bull. Soc. Zool. France*, **105** (2) : 273-276.
- CAZAUX, C., 1964. Développement larvaire de *Sabellaria alveolata* (Linné). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **62** (1296), 15 p., 10 pls.
- CAZAUX, C., 1965. Développement larvaire de *Chaetopterus variopedatus* (Renier). *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, Sér. A, **102** (1) : 31 p.
- CAZAUX, C., 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des Polychètes de la région d'Arcahon. *Thèse Fac. Sci. Bordeaux*, 355 p.
- CHARDY, P., D. DESBRUYÈRES, et A. LAUREC, 1976. Bionomie benthique du plateau continental de l'archipel des îles Kerguelen. Macrofaune. (4). Analyse multivariable des taxocénoses annéliennes du Golfe du Morbihan. *C.N.F.R.A.*, **39** : 97-105.
- CHIA, F.S., 1974. Classification and adaptative significance of developmental patterns in marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, **10** : 121-130.
- CLARKE, A., 1980. A reappraisal of the concept of metabolic cold adaptation in polar marine invertebrates. *Biol. Jour. Linnean Soc.*, **14** (1) : 77-92.
- DEBAUCHE, H.R., 1958. Problèmes de biocénologie. *Revue Quest. Scient.*, **129** : 58-89.
- DESBRUYÈRES, D., 1976. Cycle biologique de quelques Annélides Polychètes en milieu subantarctique. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. P.M. Curie, Paris.
- DESBRUYÈRES, D., 1977. Bionomie benthique du plateau continental des îles Kerguelen. Macrofaune. 6. Evolution des populations de trois espèces d'Annélides Polychètes en milieu subantarctique. *C.N.F.R.A.*, **42** : 135-165.
- DESBRUYÈRES, D. et A. GUILLE, 1973. La faune benthique de l'Archipel de Kerguelen. Premières données quantitatives. *C.R. heb. Séanc. Acad. Sci. Paris, Sér. D.*, **276** : 633-636.
- DESBRUYÈRES, D. et A. GUILLE, 1977. Bionomie benthique du plateau continental des îles Kerguelen. 8. Variations spatiales et temporelles dans le peuplement des vases à spicules. 11th E.M.B.S. Biology of benthic organisms. Galway, oct. 76. Pergamon Press : 185-196.
- DESBRUYÈRES, D., J.Y. BERVAS et A. KHRIPOUNOFF, 1980. Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond. *Oceanologica Acta*, **3** (3) : 285-291.
- DUCHÊNE, J.C., 1979. Premières données sur la reproduction et la croissance de la Polychète *Thelepus setosus* en province subantarctique. *Annls Inst. océanogr.*, **55** (29) : 145-154.
- DUCHÊNE, J.C., 1980. Premières données sur la reproduction et la croissance de la Polychète *Neoleprea streptochaeta* en province subantarctique. *Annls Inst. océanogr.*, **56** (2) : 109-115.
- DUCHÊNE, J.C., 1982. Etudes comparées de la biologie d'Annélides Polychètes considérées en différentes zones climatiques. Thèse d'Etat, Univ. P.M. Curie, Paris.
- ECKELBARGER, K.J., 1974. Population biology and larval development of Terebellid Polychaete *Nicolea zostericola*. *Mar. Biol.*, **27** : 101-113.
- EHLERS, E., 1908. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia, 1898-1899. Vol. 16, Lief 1. Die Bodenässigen Anneliden aus dem Sammlungen des Deutschen Tiefsee-Expedition. Jena, G. Fischer, p. 1-168.
- EHLERS, E., 1913. Die Polychaeten Sammlung der deutschen südpolare Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar Exped.*, **13** (4) : 397-558.
- FAUVEL, P., 1953. The fauna of India Including Pakistan, Ceylan, Burma and Malaga. Annelida Polychaeta. Allahabad, **12**, 507 pp.
- GREIG-SMITH, P., 1964. Quantitative plant ecology. London, Butterworths, 256 pp.
- GRUBE, A.E., 1877. Die von der Gazelle mitgebrachten Anneliden, zu denen noch zwei von Dr. Buchholz gesammelte kommen. *Akad. Wiss. Berlin, Monatsber.*, pp. 509-554.
- HERPIN, R., 1926. Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. Thèse Doct., Fac. Sci. Paris.
- HOLTHE, T., 1978. The zoogeography of the Terebellomorpha (Polychaeta) of the northern european waters. *Sarsia*, **63** (3) : 191-198.
- KORN, H., 1958. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an *Harmothoe kinberg*, 1857 (Polychaeta, Annelida). Organogenese und neurosekretion. *Z. für Wissensch. Zool.*, **161** (3/4) : 346-443.
- MAC INTOSH, W.C., 1885. Annelida Polychaeta. Challenger Report, **12** : 1-544.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance : a reevaluation. *Mar. Biol.*, **10** : 193-23.

- MILE-EDWARDS, M., 1845. Observations sur le développement des Annélides. *Annales des Sciences Nat.*, 3 (3) : 145-182, Paris, Fortin et Masson Ed.
- MONRO, C.C.A., 1939. Polychaeta. Antarc. Res. Exped., 1929-1931. *Adelaide, Australia, Rep. Ser. B*, 4 (4) : 89-156.
- RULLIER, F., 1966. Quelques Annélides Polychètes des Iles Kerguelen. *C.N.F.R.A.*, 15 (3) : 17-28.
- RULLIER, F., 1973. Nouvelle contribution à l'étude des Annélides Polychètes des Iles Kerguelen. *C.N.F.R.A.*, 32 : 1-27.
- SHELTEMA, R.S., 1972. Reproduction and dispersal of bottom dwelling deep-sea invertebrates : a speculative summary. Barobiology and the experimental biology of the deep-sea. R.W. Braner Ed.
- SHELTEMA, R.S., 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, 10 : 263-296.
- STRELISOV, V.E., 1966. On the feeding biology of the carnivorous polychaete *Harmothoe imbricata* (L.) in the Dalnezelenetskaya Guba (Bay) of the Barentz Sea. *Trudy Murmansk. biol. inst.*, 11 (15) : 115-121.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom Invertebrates. *Meddr. Komm. Danm. Fisk. og Havunders.*, Ser. Plankton, 4 (1) : 1-523.

