



HAL
open science

**LA BIOLOGIE LARVAIRE CHEZ LES INVERTÉBRÉS
MARINS : UNE QUESTION D'ACTUALITÉ (Notes de
lecture et commentaires) Larval biology in marine
Invertebrates : a topical question (reading comments)**

M Bhaud

► **To cite this version:**

M Bhaud. LA BIOLOGIE LARVAIRE CHEZ LES INVERTÉBRÉS MARINS : UNE QUESTION D'ACTUALITÉ (Notes de lecture et commentaires) Larval biology in marine Invertebrates : a topical question (reading comments). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 1988, pp.19-24. hal-03031343

HAL Id: hal-03031343

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03031343v1>

Submitted on 30 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.

LA BIOLOGIE LARVAIRE CHEZ LES INVERTÉBRÉS MARINS : UNE QUESTION D'ACTUALITÉ (Notes de lecture et commentaires)

*Larval biology in marine Invertebrates :
a topical question (reading comments)*

M. BHAUD

Laboratoire Arago, U.A. C.N.R.S. 117,
Université P. et M. Curie,
66650 Banyuls-sur-mer

BIOLOGIE LARVAIRE
INVERTÉBRÉS MARINS
DISSEMINATION
EVOLUTION

RÉSUMÉ. — L'auteur rend compte 1) des travaux sur la biologie larvaire exposés au cours d'un atelier tenu aux Friday Harbors Laboratories en mars 1985 puis publiés dans une livraison du Bulletin of Marine Science (septembre 1986); 2) de travaux plus récents traitant en particulier de la dispersion larvaire. Il apparaît qu'il n'y a pas nécessairement parallélisme entre vie planctonique et dissémination. En outre la dissémination constitue un handicap pour le maintien d'ensembles d'individus géographiquement localisés, en conséquence de nombreuses espèces développent des moyens de lutte contre une telle dispersion.

LARVAL BIOLOGY
MARINE INVERTEBRATES
DISPERSAL
EVOLUTION

ABSTRACT. — This paper is a comment about 1) the Proceedings of the Invertebrate larval biology workshop held at Friday Harbor Laboratories (March 1985) and published in an issue of the Bulletin of Marine Science (September 1986); 2) more recent publications particularly dealing with larval dispersal. There is evidence for a decoupling between planktonic life and dispersal. Besides, in the literature cited, the idea is produced that dispersal is a handicap for maintaining a pool of individuals in a special localized area; accordingly numerous species improve means to prevent such a dispersal.

Après l'atelier sur la biologie des larves d'Invertébrés marins benthiques (I.M.B.) tenu du 26 au 30 mars 1985, aux Friday Harbor Laboratories (University of Washington), le « Bulletin of Marine Science » publie les actes dans son numéro de septembre 1986 (477p). Ces 37 publications représentent une réelle mise au point sur plusieurs thèmes importants. En outre d'autres travaux récemment parus (Bachelet 1987, Bouchet 1987, Butman 1987) ou en cours de parution (Sinclair 1988, Bhaud 1988, Bhaud et Lefèvre 1988) jettent sur la biologie larvaire de nouveaux regards. Un nombre limité de données ponctuelles glanées dans le volume du Bulletin of Marine Science sont d'abord exposées. Ensuite des thèmes plus généraux sont regroupés autour des points suivants : l'irréversibilité de l'évolution, la liaison entre la période larvaire et la présence de nourriture, la dispersion larvaire et les conditions de colonisation.

1) DONNÉES PONCTUELLES

Plusieurs études traitant directement de l'écologie larvaire méritent d'être signalées. Levin (A :224) (1) étudie l'influence de la marée sur la variation de la collecte des larves en zone peu profonde (7m). Durant le jour et sur la suite HM-BM-HM l'échantillonnage des larves de 4 espèces de Polychètes et des végétales de Bivalves met en évidence un schéma bimodal d'abondance correspondant aux HM. Un tel schéma joint aux données physiques acquises antérieurement suggère l'oscillation d'un large stock de larves avec rétention de ces larves à proximité de l'habitat des adultes. Ce mécanisme de transport passif, différent de ce qui est observé chez les

(1) Les références à l'atelier sont indiquées, entre parenthèses, par la lettre A suivie du n° de la première page de l'article, et les ouvrages indépendants par leur auteur et l'année de parution.

Crustacés par Cronin et Forward (A :192) est développé par Butman (1987) en reprenant l'ensemble de la littérature concernant les facteurs de fixation des larves d'I.M.B. sur fond meuble. Les conditions hydrodynamiques sont analysées en détail. La sélection active de l'habitat est certaine à l'échelle spatiale de 1 à 10 cm. En revanche la sélection passive qui ressort de la corrélation entre la nature du sédiment et la fixation des espèces, est connue à une échelle spatiale de la dizaine de m à la dizaine de km. Ces 2 catégories d'observations ne sont pas contradictoires. Une fois déposées passivement sur une large région, les postlarves sélectionnent activement leur habitat à une échelle spatiale plus réduite. Wethey (A :393) apporte une contribution intéressante à cette question. La fixation des cypris de 2 espèces de Balanes peut être prédite à partir des paramètres hydrodynamiques seuls. Les larves sélectionnent des sites de fixation dans des zones de faible tourbillon, en l'absence de tout facteur biologique. L'emploi de Balanes artificielles montre que les zones sélectionnées sont les mêmes que dans le cas des Balanes vivantes. Lorsque les Balanes artificielles sont placées dans un canal avec courant connu et présence de sable, les zones d'accumulation de ce dernier correspondent aux zones de fixation des cypris sur les Balanes artificielles placées en milieu naturel, ce qui suggère une prédominance des processus passifs de fixation.

Higsmith et Emler (A :347) observent la métamorphose retardée chez les Echinodermes Clypeasteroïda. La méthode permet de tester l'hypothèse selon laquelle l'utilisation des réserves énergétiques durant une période de compétence larvaire prolongée devrait réduire la survie des juvéniles et leur vitesse de croissance. Ainsi les juvéniles provenant de larves qui se sont métamorphosées très tôt, dès que leur stade de compétence est atteint, ont une vitesse de croissance plus élevée que les juvéniles provenant de larves métamorphosées longtemps après être entrées dans la période de compétence. Il en est de même lorsque les juvéniles sont nourris : la mortalité est corrélée avec le temps de retard de la métamorphose. D'autres résultats ne vont pas toujours dans ce sens et les conditions de mortalité semblent liées, en dehors de l'énergie disponible, à la prédation.

Pennington *et al* (A :234) testent au laboratoire l'action prédatrice d'une dizaine d'espèces planctivores, sur les larves de *Dendroaster excentricus* : l'action prédatrice sur les embryons et les blastules est nette avec *Pseudocalanus*, *Euphausia* et *Phialidium* parmi les Invertébrés prédateurs. En revanche les deux Poissons s'attaquent principalement aux plutei. Cette approche intéressante nécessite maintenant de connaître les conditions du milieu naturel.

Enfin quelques études intéressantes qui ne seront pas reprises au cours des paragraphes suivants, méritent d'être relevées : vitellogenèse et allocation d'énergie chez les larves de Polychètes par Eckelbar-

ger (A :426); rôle des phéromones sur la fixation grégaire des larves d'I.M.B. analysé par Burke (A :323); conditions de métamorphose des Sipunculien revues par Rice (A :362) et des Balanes revues par Rittschof *et al* (A :376).

2) IRRÉVERSIBILITÉ DE L'ÉVOLUTION

Beaucoup d'auteurs admettent que la perte d'un stade larvaire planctonique est irréversible. Selon Bouchet (1987) chez les Prosobranches, l'irréversibilité de la perte de la planctotrophie ne fait aucun doute. Pour cet auteur la plasticité évolutive du mode de développement pourrait en théorie fonctionner dans les deux directions. Mais tous les exemples qu'il examine lui paraissent peu convaincants. Il reconnaît cependant que le développement direct met en jeu des mécanismes variés dans l'alimentation de l'embryon. Il se produit en effet soit une augmentation des ressources propres de l'oeuf par croissance de la taille (lécithotrophie), soit une augmentation des ressources extérieures comme dans le cas de l'adelphophagie, soit encore un empêchement physique à la dissémination lorsqu'il y a encapsulation. Ces deux dernières possibilités se rejoignent souvent car les cas d'adelphophagie supposent l'encapsulation. Le caractère labile de ces mécanismes est plus ou moins prononcé et dans les deux derniers cas on peut concevoir un retour aisé aux conditions de développement pélagique. Strathman 1978 et (A :620) reconnaît l'ancienneté des formes larvaires planctotrophes et, en cas de perte, une forte probabilité de non retour. « Feeding larval forms originated long ago and have been very conservative. A feeding larval stage is often lost in a lineage but rarely reformed ». En réalité une autre réponse peut être apportée si l'on a soin de distinguer entre structure et fonction. La réversibilité de la fonction, en l'occurrence la vie planctonique, est possible mais par un nouveau processus. Donnons un exemple. Une phase pélagique caractérisait le cycle de vie des ancêtres de la majeure partie des Invertébrés actuels (Jagersten 1972). Ultérieurement certaines familles dont les Terebellidae ont acquis un développement holobenthique. L'évolution ne s'est pas arrêtée à un tel stade si bien qu'actuellement dans cette même famille les espèces *Lanice sp* et *Loimia sp* sont les seules à avoir acquis secondairement une vie larvaire pélagique de longue durée (Bhaud, 1988). L'adaptation à la vie planctonique de ces larves ne consiste nullement en un retour à une série trochophore-métatrochophore mais au développement d'un nouveau stade porteur d'un tube et à morphologie juvénile prononcée. Ainsi les I.M.B. qui retrouvent secondairement une adaptation à la vie planctonique l'acquièrent par des voies bien différentes de celles qui avaient produit l'adaptation primitive. La fonction est certainement réversible mais non la structure.

3) LIAISON ENTRE PÉRIODE DE PRÉSENCE LARVAIRE ET NOURRITURE DISPONIBLE

C'est la question de la concordance ou de la non-concordance entre la présence des larves d'Invertébrés et l'abondance de leur nourriture. Cette idée, longtemps défendue par Cushing à propos des larves de Poissons se trouve maintenant délaissée au profit de nouvelles hypothèses développées par Sinclair, telles que celle du vagabondage : « the member/vagrant hypothesis » (Sinclair 1988). Cette hypothèse insiste sur le fait que l'appartenance d'un individu à une population nécessite d'être à la bonne place à chaque phase du cycle de vie. Lorsque la larve quitte sa population, par vagabondage solitaire, elle n'a aucune chance de rentrer dans le processus de reproduction. Les cycles de vie sont considérés comme des discontinuités à l'intérieur d'aires géographiques précises. Ce sont des mécanismes inscrits dans un espace géographique déterminé et décrits à partir de 2 catégories de composantes : morphologiques et géographiques. La reproduction ne peut se dérouler correctement qu'entre membres d'une même population. Il est donc nécessaire pour les larves de lutter contre les forces de diffusion et d'advection de l'environnement marin. De telles contraintes sont à la source de l'étendue spatiale (pattern) et du nombre d'individus (richness) de la population. Selon cette hypothèse, l'existence de populations délimitées géographiquement est fonction de la localisation de zones de rétention larvaires. Le terme rétention suppose que les larves maintiennent activement une distribution discrète dans une aire géographique bien délimitée. Cette hypothèse est en premier lieu basée sur l'étude des larves de poissons. Qu'en est-il pour les larves d'Invertébrés ? En l'absence de travaux récents sur ce thème, dont on pourrait rendre compte, notre propre réponse attribue l'emplacement de la période larvaire spécifique, chez les Polychètes, à une combinaison de facteurs dont les plus importants sont la variation saisonnière des températures et l'emplacement de l'observation sur l'aire de répartition de l'espèce. Les conditions de nourriture n'interviennent pas (Bhaud 1972). Cameron (A :332) décrit chez les Echinodermes des Caraïbes des modèles saisonniers différents les uns des autres ce qui rend bien difficile en conséquence d'imaginer que ces modèles soient liés à des exigences larvaires particulières telles que la nutrition ou la défense.

4) DISPERSION LARVAIRE

Pour ce qui est de la dispersion qui représente un phénomène néfaste dans l'hypothèse de Sinclair, on peut faire les observations suivantes chez les Invertébrés. Les larves du plancton ont quatre qualités : elles sont représentées en grand nombre, elles sont

de petite taille, leur contenu énergétique est limité, elles se dispersent. Ces propriétés ne sont pas indépendantes. Ainsi la limitation des réserves est liée à une taille réduite des larves et à un développement dans le plancton avec exotrophie. La transformation morphologique de l'oeuf représente une phase nécessaire avant que la larve soit capable d'exploiter le sédiment pour s'y abriter ou s'en nourrir. Cette transformation demande un minimum de temps et ne peut se dérouler que dans le plancton qui est selon Strathman (A :616) « generally safer than the epibenthos for unprotected small animals and offers more food and oxygen than the interstitial benthos ». La dispersion existe seulement parce qu'une phase de développement s'effectue dans un milieu fluide. En d'autres termes la dispersion est le sous-produit d'une situation de vie dans l'écosystème planctonique. Sa nécessité est secondaire, d'autant plus secondaire que beaucoup d'I.M.B. développent des moyens de lutte contre cette dispersion ce qui a pour effet de découpler vie planctonique et dispersion géographique (Bhaud et Lefèvre, 1988). Cette lutte contre la dispersion utilise des processus physiques propres aux masses d'eau (ondes internes, rythmes des marées et des courants, fronts côtiers, gradient halin, stratification verticale) en combinaison avec un comportement spécifique (nage active avec composante ascensionnelle, chute passive, migrations nyctémérales, phototaxie, emplacement de la ponte dans le cycle de la marée). Ces moyens ont pour conséquence de réduire la portée de la dissémination. Ainsi Knowlton et Keller (A :213) mettent en évidence un recrutement très localisé d'une Crevette *Alpheidae*, malgré la forte capacité de nage des larves. D'un autre côté, Jackson (A :588) fournit la distribution des récifs de coraux de la province caribéenne. Deux catégories sont établies : espèces incubant ou dispersant leurs larves. Leur présence est contrôlée aux Bermudes et sur le littoral ouest africain, donc à deux distances de la source. Dans la première localisation 6 sur 9 espèces incubantes sont présentes et 4 sur 6 espèces dispersant leurs larves ; c'est donc la même proportion des 2 catégories. Dans la seconde localité, la plus éloignée du stock de base, 3 sur 9 espèces incubantes s'y retrouvent mais seulement 1/6 espèces dispersant leurs larves. L'auteur conclut que ces chiffres « are strongly against the often-stated notion that larval dispersal is the primary mode of long-distance colonization by corals ».

C'est dans un tel contexte que Scheltema (A :241) montre une nouvelle fois que les larves d'I.M.B. (particulièrement les Gastéropodes) ont une dispersion de grande amplitude qui leur permet de traverser l'Océan Atlantique ou de relier les îles du Pacifique Central. La dispersion souvent considérée comme la conséquence fondamentale du développement planctotrophe conduit à la prédiction d'un plus grand mélange génique, une échelle géographique plus large, une vie géologique plus longue. A

l'opposé les espèces non planctotrophes, à cause de leur structure de population en unités isolées, apparaissent et disparaissent plus rapidement et occupent des aires géographiques plus limitées. Ces idées restent encore du domaine de l'hypothèse et plusieurs critiques sont développées par Hedgecock (A : 550). Pour ce qui est des fossiles (utilisés pour la vérification des durées de vie des espèces) leur détermination repose sur les restes de la coquille. Or les études biochimiques révèlent l'existence fréquente d'espèces jumelles. De même chez certains Gastéropodes on a mis en évidence un dimorphisme de la coquille sous contrôle génétique simple, susceptible de varier en fonction de l'environnement; un tel dimorphisme observé pour une époque révolue, peut entraîner la prise en compte de deux espèces. De même Bouchet (1987) critique vivement Hansen (1980) qui pensait avoir démontré que les espèces à larves planctoniques avaient une vaste répartition, une grande longévité stratigraphique et un taux de spéciation réduit : selon Bouchet (1987 p 157) « Hansen utilise des listes taxonomiques qui traitent comme valides des espèces de Volutes éocènes dont l'aire de distribution serait de l'ordre de 100 km de long; je ne connais pas d'espèces modernes vivant le long d'un continent dont l'aire de distribution soit aussi restreinte, et je suspecte les « espèces » en question de n'être rien d'autre que des formes typologiques locales d'une espèce à plus large répartition ». Même si l'identification des fossiles était correcte, le principe d'une dichotomie du développement entraînant une structure génétique différente des populations adultes resterait encore sans l'aval des travaux néontologiques. La sélection diversifiante agit indépendamment de l'intensité du flux génique. Hedgecock (A :550) pose nettement la question « Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates ? » Sa réponse semble négative : « Differentiation of local, conspecific population, despite larval dispersal, appears to be the rule rather than the exception for such organisms... Long-term, evolutionary consequences are more difficult to evaluate. The hypothesis that distributions of planktotrophic versus lecithotrophic fossil molluscs differ because of high gene flow in the former and low gene flow in the latter is not supported by neontological population genetic evidence ». Quant à Burton (A :533) il conclue au terme d'une étude sur les conséquences d'un flux génique restreint : « Surveys of allozyme variation have made invaluable contributions to our understanding of gene flow among marine invertebrate populations ».

5) CONDITIONS DE COLONISATION

Au cours de l'extension de l'espèce, une faible contribution est accordée aux conditions écologi-

ques au profit des conditions de transport. Dans un tel cadre simplificateur, l'absence d'une espèce apparaît nécessairement liée à sa capacité de dispersion limitée (alors que cette dispersion peut être efficace mais l'implantation empêchée par les conditions de fixation ou de recrutement ou de concurrence) et sa présence est donnée comme la preuve que le transport est actuellement effectif (alors (qu'il peut remonter à un passé plus ou moins lointain). Dans une telle situation (présence commune d'une espèce en deux points géographiques éloignés) il est rarement prouvé que le transport soit réellement actuel. Sinclair (1988) développe même l'idée d'une autonomie relative des différentes populations localisées géographiquement d'une espèce unique. Les larves récoltées en plein océan représenteraient les vagabonds de Sinclair sans aucun avenir même si la vie benthique est atteinte. La continuité hydrologique n'entraîne pas nécessairement la continuité d'une espèce même à larves téléplaniques. Les conditions climatiques, hydrologiques doivent être prises en compte. Les conséquences de la dispersion constituent certes une possibilité intéressante mais il est néanmoins nécessaire de faire ensuite une étude plus précise sur les conditions d'établissement. Ainsi P.Bouchet (1987 p 157) a soin de prendre en compte les deux catégories de facteurs pour expliquer que seul un faible pourcentage des espèces à développement planctotrophe vivant dans l'Atlantique Nord, colonise effectivement la Mer de Norvège. « Sur 100 immigrants potentiellement capables de franchir le seuil de Wiwille Thomsom à l'état de larves, quelques-unes seulement forment des populations (ou des pseudopopulations) en Mer de Norvège. Qu'arrive-t-il aux autres ? » L'auteur émet l'hypothèse que les larves planctotrophes de tous les migrants potentiels franchissent effectivement le seuil par la dérive Nord-Atlantique mais que seuls les moins sténothermes sont effectivement capables de se métamorphoser dans l'eau de fond plus froide de la Mer de Norvège. Même lorsque les deux facteurs (conditions de dispersion, conditions d'établissement) sont pris en compte (comme dans l'exemple précédent) comment faire pour s'assurer de leur rôle respectif ? Un moyen existe : rechercher à partir de prélèvements planctoniques la présence de larves non concrétisée par l'installation correspondante des adultes. Ce n'est pas un projet théorique; des exemples d'une telle situation existent déjà et une situation supplémentaire est décrite au large d'Arcachon où les larves de *Mesochaetopterus minutus* sont récoltées en grande abondance alors que les adultes ne sont pas signalés dans les listes faunistiques locales (Bhaud en préparation). Une démonstration généralement convainquante des capacités et limites de colonisation est fournie par les archipels. Ainsi sur un ensemble d'îles (ici les Canaries) plus ou moins éloignées d'une zone source (le continent), certaines espèces sans aucune capacité de dispersion larvaire sont absentes (Bouchet 1987 p 119). En

revanche une introduction par l'homme s'avère positive ce qui, apparemment, prouve que l'absence naturelle est liée aux conditions de transport. Cette démonstration semble insuffisante si la nouvelle implantation reste localisée, non envahissante. De ce point de vue la signalisation d'une population isolée établie « au voisinage » du port de Las Palmas, Iles Canaries, est sans doute plus le reflet de sa faible capacité de colonisation que le résultat des conditions de transport. En outre il paraît troublant que d'autres espèces ayant le même type de développement mais des larves plus petites, soient présentes dans tout l'archipel (à moins d'être certain de l'équivalence entre plus petite taille et plus forte flottabilité). Enfin, il semble nécessaire de prendre en compte les paramètres courantologiques dans une région bien typée à cet égard.

6) CONCLUSION

La lecture de ces différents travaux montre que les études de biologie larvaire ne sont pas encore structurées autour d'une théorie unificatrice. Il apparaît cependant une évolution certaine des idées autour des points suivants : la dispersion des larves est loin d'être uniquement passive; la mortalité larvaire durant la phase planctonique a été probablement surévaluée; on s'en rend compte en étudiant la phase qui suit de près la fixation (Bachelet 1987); les classifications relatives aux types de développement (Thorson 1950) sont pratiques mais correspondent mal à la réalité : il existe de nombreux stades intermédiaires, d'où l'idée d'une continuité des stratégies reproductives; la distribution latitudinale des types larvaires apparaît plus complexe que le schéma d'origine : tandis que la fréquence du développement direct augmente vers les pôles, la planctotrophie ne diminue pas nécessairement dans la même direction, cf Pearse et Bosch (A :477). Selon Hines (A :518) les points suivants sont à retenir comme thèmes d'investigation future : le mode de développement des I.M.B. doit être analysé en termes de continuité plutôt qu'en fonction de catégories discontinues et limitées; une plus grande attention doit être portée à la flexibilité des cycles de vie. La rareté des tests d'héritabilité des caractères d'un cycle de vie doit être précisée à partir d'expériences de croisements contrôlés. L'aspect énergétique du développement appelle de nouvelles études portant sur l'effort de reproduction, le contenu calorifique des oeufs, les conséquences de la métamorphose retardée. Le peu de convergence des résultats indique que la compréhension des stratégies d'histoire de vie est dans une période de transition et manque d'une claire perspective (A :Hines 506). L'absence de suggestions méthodologiques est manifeste tant du point de vue approche

que du point de vue interprétation. D'une part rares sont les publications qui s'appuient sur la comparaison des stratégies de reproduction de plusieurs espèces sympatriques; nous en avons compté deux : Cameron (A :332) et Menge (A :467) dans la liste des travaux américains analysés. D'autre part les interprétations restent fortement classiques; malgré la mise à jour des vieilles idées thorsoniennes et la diminution d'impact de la sélection K-r, l'étude de la vie larvaire planctonique se focalise toujours fortement sur la dispersion autant pour les époques révolues : Valentine (A :607) que pour l'actuel : Scheltema (A :290). Il semble même qu'à cette propriété des larves planctoniques soit liée une forte valeur adaptative alors que quelques travaux préliminaires (Sinclair 1988) ne lui accordent qu'une importance limitée.

BIBLIOGRAPHIE

- 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 de Doctorat es Sciences Naturelles, soutenue le 25/9/1987; Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- BHAUD, M. 1972. Données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. *Mar. Biol.*, 17 (2) : 115-136.
- BHAUD, M. 1988. The two planktonic larval period of *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) : a peculiar example of the irreversibility of Evolution. *Ophelia* (sous presse).
- BHAUD, M. et M. LEFEVRE, 1988. Intégration des processus physiques et biologiques dans la dissémination et le recrutement des larves d'Invertébrés. Rapport Contrat Programme national sur le Déterminisme du Recrutement, Laboratoire Arago, Diff Res. 37pp.
- BOUCHET, P. 1987. La protoconque des Gastéropodes : aspects biologiques, taxonomiques et évolutifs. Thèse de Doctorat es Sciences Naturelles soutenue le 28/4/1987. Université P. et M. Curie, Paris. 181p.
- BUTMAN, C.A. 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates : the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 25 : 113-165
- CAMERON, R.A. co- Editor, 1986. Larval Invertebrate Workshop. *Bulletin of Marine Science*, 39 (2) : 145-622.
- HANSEN, T. 1980. Influence of larval dispersal and geographic distribution on species longevity in neogastropoda. *Paleobiology*, 6 : 193-207
- JAGERSTEN, G. 1972. Evolution of the metazoan life cycle. Academic Press, New York 282 pp.
- SINCLAIR, M. 1988. Marine Populations : an essay on population regulation and speciation in the oceans. (sous presse)
- STRATHMAN, R.R. 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marines invertebrates. *Evolution* 32 : 894-906.
- THORSON, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25 : 1-45.