

QUELQUES DONNÉES SUR LA BIOLOGIE DES INVERTÉBRÉS BENTHIQUES EN CLIMAT TROPICAL ÉTUDE PARALLÈLE DES LARVES PÉLAGIQUES

M. BHAUD

C.N.R.S. Laboratoire Arago, Banyuls s/mer.

RÉSUMÉ

1. — L'auteur étudie l'évolution quantitative et qualitative des larves planctoniques des Annélides Polychètes, benthiques à l'état adulte, en particulier de *Mesochaetopterus sagittarius* (*Chaetopteridae*) vivant sur le plateau continental malgache au sud-ouest de l'île de Nosy-Bé.

2. — La courbe des variations numériques ne montre qu'un seul maximum d'abondance. L'évolution qualitative à l'échelle spécifique ne permet pas de mettre en évidence (contrairement au cas de la Méditerranée occidentale) deux groupes d'espèces différant par leur époque de reproduction. Cette époque unique correspond à la saison estivale chaude et humide; pendant l'hiver ne subsiste qu'un faible nombre d'animaux en reproduction.

3. — Un test de répartition spatiale en cinq points de la province néritique ainsi que l'évolution saisonnière comparée en deux points, permettent de mettre en évidence le synchronisme, particulièrement marqué durant la saison estivale, de la biologie des adultes benthiques.

4. — Chaque série de prélèvements permet d'établir un diagramme de fréquence des tailles des larves. L'interprétation de ces diagrammes est donnée. L'évolution dans le temps de la structure d'âge est un moyen de préciser la durée de vie pélagique des larves et les modalités de croissance. Les résultats sont vérifiés par méthode d'observation directe.

5. — Les variations de nombre et de taille des larves en deux points de la province néritique ne présentent aucun point commun avec l'évolution hydrologique de la région. Le facteur dont les variations paraissent le mieux en accord avec l'époque de présence des larves semble être lié à l'abondance de phytoplancton. En outre, une très petite échelle d'observation permet de mettre en évidence des variations relativement importantes des cycles saisonniers, en particulier dans la durée des époques de reproduction et dans l'amplitude des variations mensuelles numériques.

6. — Les différents caractères du méroplancton larvaire sont rappelés. Cette étape ontogénique constitue un carrefour biologique en tant que témoin de la reproduction des adultes benthiques, lien entre deux éco-systèmes et élément de contrôle de l'aire de distribution spécifique; il constitue aussi un carrefour écologique en tant que réactif sensible aux caractères du milieu et mélange d'unités biogéographiques différentes.

ABSTRACT

1. The author studied quantitative and qualitative modifications in planktonic (benthic in adult stage) larvae of Annelida Polychaeta, particularly *Mesochaetopterus sagittarius*, that live in the south-west of Nosy-Be island, on the continental shelf next Madagascar.

2. — The graph expressing the abundance of variations presents only one peak period. The larvae are present abundantly only during the hot and humid summer season. The qualitative evolution at the specific level does not show the existence of two groups of benthic annelids differing by their breeding period (in the opposite case of western Mediterranean).

3. — A spatial distribution test related to 5 stations of the neritic province, also the comparison at two stations of the seasonal variations evidence the synchronism particularly striking during the summer season, of the biology of benthic adults.

4. — Commented frequency diagrams of the sizes of the larvae have been drawn for each group of samplings. The pelagic life time as well as the mode of growth of the larvae are known from the evolution in time of frequency diagrams. Our results have also been confirmed by the method of direct observations.

5. — The quantitative and the qualitative variations of larvae at the two points of the continental shelf do not seem to be related to the local hydrology. The closest correlation is found between the presence of larvae and phylal abundance. Small scale observation shows fairly important variations in seasonal cycles, particularly in the length of breeding season and in the animal amplitude of the numerical variations.

6. — The characteristics of larval meroplankton are reminded. This ontogenic stage constitutes a) an important biological crossroad 1-as a witness of the breeding of benthic adults; 2-as a link between two ecosystems (benthos-pelagos); 3-as a parameter of the specific distribution and b) also an ecological crossroad as an easily observable expression of 1) physical changes in the milieu; 2) mixing of different biogeographical units.

INTRODUCTION.

Un séjour au Laboratoire Océanographique du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé a été effectué de février 1967 à juin 1968, dans le cadre du Service National au titre de la Coopération Technique. Pendant ce séjour dans une ambiance de travail satisfaisante (1), il a été possible de continuer l'observation des larves planctoniques d'invertébrés marins, en particulier des Annélides Polychètes, commencée en Méditerranée occidentale au laboratoire Arago de Banyuls. De plus, en établissant le cycle de reproduction de ces animaux vivant sous climat tropical, d'intéressantes comparaisons de la biologie des invertébrés benthiques à larves pélagiques devenaient possibles. Enfin, la présence de certaines espèces d'Annélides, à la fois en Méditerranée et en Océan Indien contribuait à une meilleure connaissance du déterminisme écologique de leur reproduction.

A partir des récoltes régulières d'animaux planctoniques, deux types de recherches peuvent être envisagés. Dans un premier cas les prélèvements quantitatifs hebdomadaires ou mensuels permettent de définir l'époque de plus grande abondance des animaux, même si la valeur de l'effectif des individus est entachée d'une forte erreur de méthode. Bien que l'époque de présence des larves soit ainsi mal définie, les comparaisons, nécessairement effectuées à l'échelle annuelle, s'avèrent toujours possibles et les problèmes de méthodologie des prélèvements sont fortement circonscrits. Dans un second cas, la variation numérique établie sur une plus petite échelle de temps

est intéressante à connaître : ainsi, à l'intérieur de l'époque de reproduction des animaux à cycle ontogénique benthoplanctonique, de nombreux phénomènes biologiques nécessitent pour leur mise en évidence une fréquence élevée des prélèvements; c'est par exemple la durée de vie pélagique des larves, le nombre d'émissions larvaires pendant la saison de reproduction, le nombre de générations annuelles, la vitesse de croissance, le coefficient de mortalité... Les différents éléments de cette note se rapportent à ce double aspect des recherches qui vient d'être défini.

A Nosy-Bé, de nombreuses données concernant les variations mensuelles (c'est-à-dire d'un mois à l'autre) de l'abondance de nombreux éléments de l'holoplancton ont déjà été fournies par les auteurs. BINET et DESSIER (1968) établissent les variations saisonnières des principales espèces de Copépodes. FRONTIER (1963 et 1970) donne les variations numériques globales des Hétéropodes et Ptéropodes, Doliolés, Appendiculaires, Euphausiacées, Cladocères, Chaetognathes, Cténares, Siphonophores. Les travaux portant sur les larves d'invertébrés benthiques sont plus rares; citons ceux de FRONTIER (1970) sur les larves de Crustacés Décapodes, et les données de LE RESTE (1970 a et b) sur les larves et sur les adultes nectobenthoniques de l'espèce *Acetes erythraeus*, et les post-larves de deux Penaeidae : *Penaeus indicus* et *Parapenaeopsis acclivirostris*. De telles études sont le plus souvent étalées sur plus d'une année. Bien que reposant sur des variations numériques globales, à l'échelle du groupe, ces études apparaissent d'autant plus méritoires qu'elles repré-

(1) Je tiens à exprimer mon souvenir amical aux chercheurs du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé, qui ont bien voulu m'apporter leur expérience scientifique, leur amitié et surtout leurs critiques; ce dernier point constitue une méthode indispensable de progrès bien que peu pratiquée et souvent considérée comme discourtoise. J'ai une dette de reconnaissance envers MM. D. PETIT et L. LE RESTE sans qui une partie de ce travail n'aurait pas été possible; envers M. S. FRONTIER, Directeur de recherche et chef du groupe zooplancton au Centre O.R.S.T.O.M. qui, au cours de nombreuses conversations et correspondances, m'a permis de profiter de ses connaissances et d'apprécier sa liberté d'esprit.

sentent les premières données concernant le peuplement planctonique de la partie ouest de l'Océan Indien. En complément nous avons jugé utile d'établir le cycle des variations saisonnières concernant le méroplancton larvaire, groupe biologique intéressant à plus d'un titre : les larves d'Annélides Polychètes ont été choisies et plus précisément les variations numériques des larves de *Mesochaetopterus sagittarius* suivies en détail.

Après l'exposé des variations temporelles et spatiales, nous exploitons les diagrammes de fréquence des tailles correspondant à chaque récolte, ce qui permet d'obtenir des renseignements d'ordre biologique sur la croissance des larves et leur durée de vie pélagique. Compte tenu des variations connues chez les autres groupes d'animaux, nous essayons ensuite de préciser quelques caractères biologiques de la province néritique malgache. Enfin, une conclusion suggère succinctement comment les différentes qualités du méroplancton larvaire peuvent être utilisées en tant que moyen d'étude du benthos.

I. VARIATIONS AU COURS D'UNE ANNÉE DES LARVES DE *MESOCHAETOPTERUS SAGITTARIUS*

A Variations dans le temps

Nous donnons dans le tableau I, la variation numérique des larves récoltées en deux points du plateau continental malgache : point 1, correspondant à un fond d'une trentaine de mètres, point 2, correspondant à un fond d'une cinquantaine de mètres. L'emplacement exact de ces points ainsi que la carte de la région sont donnés dans une autre publication (BHAUD, 1972). En chaque point sont effectués plusieurs prélèvements horizontaux pour obtenir un bon échantillonnage de la colonne d'eau ; les trois prélèvements au point 1 (à 1 m, 10 m et 25 m) et les quatre prélèvements au point 2 (à 1 m, 10 m, 20 m et 40 m) sont réalisés à l'aide d'un filet fermant de 65 cm de diamètre d'ouverture et 190 cm de longueur. Le vide de maille est de 180 μ . Les précisions concernant l'utilisation et les performances de ce filet sont données par PETIT et col. (1969).

Le tableau I donne, outre les variations numériques, la valeur de la taille moyenne des larves récoltées. Bien que cette valeur soit calculée à partir de prélèvements horizontaux qui intègrent imparfaitement les variations de répartition verticale, elle s'avère cependant utile dans l'interprétation des variations quantitatives à l'échelle de 8 ou 10 jours.

B Variations dans l'espace

L'étude des variations saisonnières ou mensuelles présente une difficulté non négligeable lorsqu'il s'agit d'apprécier la valeur de la variation entre deux prélèvements (ou deux séries de prélèvements) consécutifs : la variation observée est-elle simplement liée à l'hétérogénéité de répartition ou bien est-elle significative de l'évolution biologique des popula-

TABLEAU I

Variation du nombre et de la taille des larves de *Mesochaetopterus sagittarius* en deux points de la province néritique proche de Nosy-Bé. Le nombre et la taille des larves sont calculés sur une série de trois ou quatre prélèvements horizontaux à des niveaux différents. L'emplacement exact des points 1 et 2 est donné dans une autre publication (BHAUD, 1972) ; il correspond respectivement aux points 10 et 11 de la carte donnée par FRONTIER (1970).

Date	Point 2		Point 1	
	Nombre compté	Taille moyenne	Nombre compté	Taille moyenne
3- 4	1040	10,3	520	11,2
14- 4	460	14,8	50	12,8
17- 4	1380	12,6	680	8,2
19- 4	340	11,6	250	9,4
2- 5	115	10,1	110	10,9
16- 5	90	9,6	160	12,3
22- 5	160	12,6	480	10,6
30- 5	40	15,4	260	12,3
5- 6	270	14,8	50	13,5
12- 6	80	13,7	110	11,6
19- 6	25	9,9	55	12,3
4- 7	230	9,3	25	10,3
10- 7	220	6,5	10	10,9
17- 7	45	9,8	10	12,7
24- 7	10	8,2	25	13,2
31- 7	250	10,2	25	12,8
7- 8	65	9,9	120	13,6
21- 8	80	6,2	40	10
28- 8	30	7,4	80	13
4- 9	0	—	20	12,3
11- 9	60	6,3	15	13,2
18- 9	65	8,9	15	12,8
25- 9	0	—	150	12,2
2-10	25	6,2	60	13
9-10	55	6,1	20	8,4
16-10	225	9,3	110	9,2
23-10	65	10,6	90	10
30-10	450	8,2	350	8,6
8-11	640	9,6	600	12,8
18-11	240	10,2	55	12
28-11	25	14,4	215	13,2
9-12	730	10,2	430	9,9
12- 1	160	13,4	110	11,3
19- 1	80	11,1	50	9,5
27- 1	340	9,1	850	10
6- 2	170	12,3	80	9,3
15- 2	460	7,5	250	7,9
23- 2	370	9,3	100	8,9
2- 3	330	10,8	100	10,7
11- 3	170	10,2	45	7,2
25- 3	120	10,8	105	8,9
3- 4	120	11,8	130	8
12- 4	280	9,7	80	11,5
17- 4	55	10,5	90	10,2
22- 4	20	8,3	30	8,8
2- 5	90	10,2	105	10,2
11- 5	410	13,7	140	8
21- 5	160	12,8	150	12,5
30- 5	50	8,2	30	10,3
8- 6	160	9,8	50	10,2
21- 6	180	13,6	100	12,8

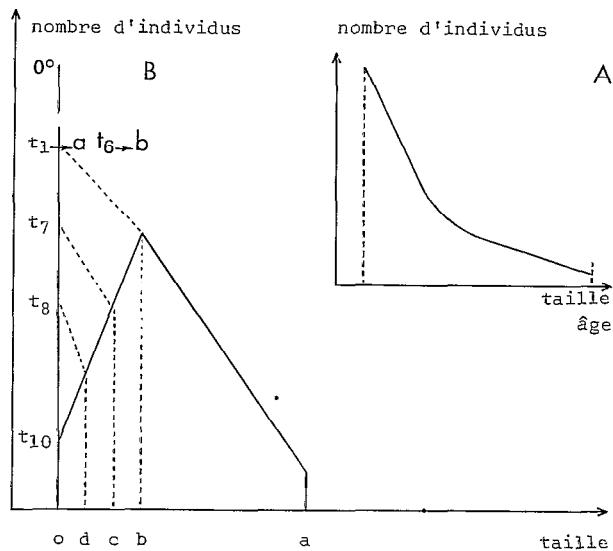


Fig. 1. — Interprétation des diagrammes en supposant la taille strictement proportionnelle à l'âge, et les pressions de prédation constantes. A. Schéma théorique de l'évolution du nombre d'individus en fonction de la taille et de l'âge, correspondant soit à une observation instantanée si la formation des jeunes stades est continue et de même intensité, soit à une série d'observations si l'émission est brève. B. Schéma théorique d'une observation : o - taille des plus jeunes stades observés à l'instance t_{10} de la pêche ; a - taille des plus vieux stades observés (émis en t_1) ; b - stade larvaire le plus fréquent au moment de l'observation, émis en t_6 . A partir de t_6 la formation des stades jeunes décroît fortement en t_7 , t_8 , t_9 , t_{10} ; c - stade larvaire plus jeune que b, émis en plus faible quantité au temps t_7 . L'axe vertical oo' porte très schématiquement les moments d'apparition des larves observées lors de la récolte, après la baisse d'intensité d'apparition.

tions? Pour tenter de résoudre ce problème, nous avons effectué une série de prélèvements limités dans le temps et étalés dans l'espace. L'ensemble des prélèvements étudiés s'échelonne dans un intervalle de temps de 20 heures. Le compte rendu précis de ce travail sera donné dans une publication ultérieure. Il suffit de dire pour l'instant que la variation numérique entre 6 points du plateau continental d'une série de quatre prélèvements horizontaux effectués à quatre niveaux différents est de l'ordre de 1 à 3. L'ensemble de ces points couvre approximativement la zone du plateau continental malgache située au sud-ouest de l'île de Nosy-Bé. Sur le plan qualitatif et pour l'ensemble des points étudiés, les prélèvements horizontaux donnent des échantillons de populations qui diffèrent significativement, tandis que les prélèvements obliques ne permettent pas de mettre en évidence une hétérogénéité spatiale qualitative. L'amplitude de variation de la moyenne de taille des larves calculée sur 6 points du plateau continental avec quatre prélève-

ments par point et deux types de pêche, à différentes heures de la journée, est de 1,82 dixième de millimètre en utilisant des prélèvements horizontaux et seulement 0,94 en utilisant des prélèvements obliques. Les prélèvements horizontaux peuvent cependant être utilisés pour des observations qualitatives si la variation due à l'erreur d'échantillonnage est inférieure à la variation observée entre deux prélèvements consécutifs.

En résumé, il n'apparaît pas de variations qualitatives appréciables entre les 6 points comparés au moins pendant l'époque étudiée : mars 1969. Mais, selon Bougris et al. (1968), des séries de pêches effectuées à chaque saison en rade de Villefranche-sur-Mer, montrent en été une forte dispersion des valeurs de biomasse du zooplancton et du phytoplancton. Elles mettent en évidence une variation notable de la valeur de l'échantillonnage suivant l'époque de prélèvement. Appliquant ces remarques à la présente étude, on peut penser qu'en région néritique tropicale, un seul test de distribution géographique est insuffisant. Afin d'étendre la comparaison, le graphique de variation du nombre d'individus et de la taille des larves en deux points du plateau continental (points 10 et 11 de la numérotation de FRONTIER, 1970 et points 1 et 2 du tableau I) a été établi à partir de prélèvements échelonnés sur plus d'une année. Ces graphiques constituent un argument non négligeable dans l'étude des paramètres écologiques sur la fixation de l'époque de reproduction et ont déjà été publiés (BHAUD, 1972). Il suffit d'en rappeler brièvement les résultats. Entre octobre 1967 et mars 1968, bien que les deux points soient éloignés l'un de l'autre, l'évolution numérique est la même (sauf pour une seule sortie). Cette ressemblance dans la variation quantitative, paraît *a priori*, surprenante et peut faire penser que les techniques de prélèvements sont en cause : de mauvaises conditions de mer entraînent aux deux stations en même temps une sous-estimation du nombre de larves. Cependant, un second graphique portant les moyennes de taille des larves donne (à deux exceptions près) le même type d'évolution et un même ordre de grandeur de la taille des larves. Il semble donc que les variations comparées entre plusieurs points soient indépendantes des conditions de récolte ; les populations larvaires et avant elles, les populations benthiques, au cours de la saison estivale, évoluent selon les mêmes modalités sur une étendue géographique relativement importante. Le même type de comparaison en saison hivernale (d'avril à septembre) n'apporte pas les mêmes résultats en raison du faible nombre de larves et les conclusions tirées des données numériques ne peuvent être que fragiles. Il apparaît cependant que les variations de taille des larves entre les deux points considérés sont relativement indépendantes.

Une brève remarque concernant la signification du parallélisme d'évolution des courbes numériques est ici nécessaire. Ce parallélisme correspondant à l'évolution analogue du nombre d'animaux récoltés en deux points du plateau continental peut recevoir plusieurs interprétations (1). FRONTIER (1970) pour de nombreux groupes holoplanctoniques mais plus particulièrement pour les Cténaies récoltés en zone néritique interne d'une part et en zone néritique externe d'autre part, observe un tel parallélisme, mais sans pouvoir en donner une explication satisfaisante. Cependant il est assez vraisemblable que la périodicité mensuelle des prélèvements, donc une large échelle d'observation, soit à l'origine d'un tel parallélisme. Une échelle d'observation très serrée dans le temps entraîne au contraire l'observation du moindre déphasage dans l'évolution numérique en deux points et supprime ainsi tout parallélisme des courbes. Inversement, et à la limite minimale de quatre séries de pêches annuelles en de nombreux points ou en un seul pendant plusieurs années, il est prévisible d'observer un parallélisme d'évolution. Ainsi FRANQUEVILLE (1971) établit à partir d'un échantillonnage saisonnier, un cycle d'abondance qui, pour de nombreuses catégories systématiques, montre des variations analogues d'une année à l'autre. Il est vraisemblable que ce périodisme régulier peut être encore amélioré et généralisé si les précautions d'échantillonnage sont accentuées. Ce problème est cependant loin d'être résolu. Il met en cause la relation entre répartition spatiale, répartition temporelle et échelle d'observation dans le temps et dans l'espace, et mérite une étude plus développée. Pour en revenir à l'évolution numérique des larves de *Mesochaetopterus sagittarius* l'interprétation est plus simple : elle repose au niveau des individus benthiques, sur le synchronisme de la ponte. Compte tenu que les prélèvements sont approximativement hebdomadaires, ce synchronisme est nettement prononcé, mais ne touche vraisemblablement qu'une partie des adultes, ce qui sera démontré ultérieurement.

Après cette brève description, il est intéressant de noter quelques caractéristiques de l'évolution des variations saisonnières à Nosy-Bé. Il n'existe qu'un maximum dans la courbe de variation quantitative des larves ; l'évolution qualitative ne permet pas, contrairement à la situation de Méditerranée occidentale, de mettre en évidence deux groupes d'invertébrés benthiques différents par leur époque de reproduction. L'époque de présence des larves dans le plancton correspond à la saison estivale chaude et humide et la courbe de variation durant

l'époque hivernale représente un reliquat, d'ordre qualitatif, des larves estivales, c'est-à-dire correspond à la reproduction d'une très faible partie de la population adulte benthique. Un test de répartition spatiale en cinq points du plateau continental malgache, ainsi que l'évolution saisonnière à la fois qualitative et quantitative comparée en deux points, permettent de mettre en évidence le synchronisme particulièrement marqué durant la saison estivale de la biologie des adultes benthiques. Cette situation diffère donc sensiblement de celle rencontrée en Méditerranée occidentale. Il est utile de rappeler (BHAUD, 1972) que sur le plateau continental proche de Banyuls, deux contingents d'invertébrés benthiques, caractérisés par une époque de reproduction différente ont été mis en évidence bien que le diagramme des variations numériques soit unimodal. Il existe une relation entre ces deux régions par la présence commune d'un certain nombre d'espèces dont l'affinité biogéographique est sub-tropicale. Ces espèces se reproduisent pendant l'été en Méditerranée occidentale, ainsi d'ailleurs que sur le plateau continental malgache. Nous avons déjà souligné (BHAUD, 1972) le caractère paradoxal d'une telle situation et son utilité pour essayer de préciser le déterminisme écologique de la reproduction. L'espèce *Mesochaetopterus sagittarius* dont il est question dans cette note, appartient précisément à ce contingent commun, ce que nous avons montré dans une publication antérieure (BHAUD, 1969 b) par l'étude des larves et des adultes des animaux récoltés en Méditerranée sous le nom de *Ranzanides sagittarius* (CLAPARÈDE, 1870) et en Océan Indien sous le nom de *Mesochaetopterus minutus* (PORTS, 1914).

II. LES DIAGRAMMES DE FRÉQUENCE

Outre les répartitions numériques dans l'espace et le temps des larves d'Annélides, en un ou plusieurs points, il est nécessaire de caractériser l'évolution qualitative des populations. Ce paragraphe se rapporte précisément à l'établissement puis à l'interprétation des diagrammes de fréquence des tailles. En plus de leur signification relative à la biologie des adultes, deux types de renseignements peuvent être établis, relatifs d'une part à la durée de la phase pélagique des animaux méroplanctoniques d'autre part à leur croissance. L'établissement de tels diagrammes de fréquence doit cependant être justifié, et le fait qu'il soit possible de les établir et de les interpréter semble en contradiction avec ce

(1) Nous entendons par « parallélisme » variations de même sens en deux points, ce qui ne signifie pas nécessairement l'existence d'un gradient constant entre deux points. Autrement dit, les courbes relatives aux deux points peuvent s'intersecter.

que l'on connaît du caractère hétérogène de la répartition des individus planctoniques en province néritique. Ainsi FRONTIER (1970) à partir d'une longue étude de la région, conclut que « l'hétérogénéité de la répartition horizontale est telle en milieu néritique qu'il est souvent impossible de distinguer dans des variations d'abondance en un point fixe, ce qui revient aux migrations verticales des organismes et aux déplacements latéraux de la masse d'eau ». S'il en est bien ainsi en ce qui concerne *Mesochaetopterus sagittarius*, qui a des possibilités de migration verticale nycthémerale importantes (BHAUD, 1969 a), il semble vain de vouloir interpréter et mettre en relation des données qualitatives à partir d'échantillons numériques consécutifs. En réalité, la remarque précédente ne peut se comprendre que si l'ensemble des prélèvements n'échantillonne qu'une partie de la colonne d'eau. C'est bien ce qui a lieu puisque les chiffres donnés par l'auteur se rapportent à la moyenne des valeurs numériques des niveaux de pêche à 2 et 10 m. Dans le cas présent, les variations d'abondance sont enregistrées par trait vertical complet allant du fond à la surface, aussi la composante de migration verticale éventuelle ne peut apparaître. Il en est de même lorsque plusieurs traits horizontaux convenablement répartis échantillonnent une coupe verticale. Cette dernière technique permet en considérant les répartitions par niveaux, d'apprécier à la fois les composantes des variations verticales et horizontales.

A Liaisons entre évolution qualitative et évolution quantitative.

L'observation du graphique des variations numériques hebdomadaires à Nosy-Bé, montre une alternance entre plusieurs prélèvements numériquement pauvres et d'autres plus riches. Cette succession de pics n'est pas très régulière mais permet cependant de supposer que la variation numérique des larves n'est pas quelconque. L'hypothèse suivante peut être faite. Une augmentation du nombre de larves s'interprète par une émission de cellules reproductrices qui donnent rapidement de jeunes stades larvaires. En conséquence, il est possible de supposer que l'augmentation du nombre de larves doit être corrélative d'une diminution de la moyenne d'âge. De plus la biologie des invertébrés benthiques est vraisemblablement fortement synchronisée. L'établissement pour chaque récolte, d'un diagramme de fréquence des tailles permet de vérifier ou non l'hypothèse tirée du graphique des variations quantitatives. Chaque série de quatre prises horizontales, est caractérisée par sa moyenne de taille, inscrite dans le graphique quantitatif. Afin de supprimer l'influence des variations nycthémerales,

les séries de prises sont effectuées au même moment de la journée entre 11 h. et 13 heures locales.

Le cycle annuel quantitatif se divise en deux parties à peu près égales : de mai à octobre d'une part : époque d'abondance réduite ou nulle ; de novembre à avril d'autre part : époque de forte abondance. Dans cette partie de l'année, se succèdent plusieurs séries de prélèvements dont la moyenne de taille d'abord très forte, diminue brusquement pour retrouver progressivement une valeur élevée. Cet ensemble de prélèvements forme une séquence. Ainsi, entre octobre et février, apparaissent trois séquences. Chacune représente l'évolution numérique et qualitative des larves. A une vieille population fortement réduite quantitativement, succède une population très jeune, puis l'effectif diminue en même temps que les individus vieillissent et grandissent. La fin de la séquence est marquée par un nombre réduit de larves de grande taille proches de la métamorphose. Ce schéma est d'autant mieux respecté que l'émission est intense et brève. Les caractéristiques quantitatives en fin de séquence diffèrent selon que l'émission est faible ou forte. En hiver, le nombre de larves formées est peu important ; elles disparaissent avant de pouvoir évoluer. Il n'est possible d'observer que des stades jeunes. Ainsi entre juin et septembre, la moyenne de taille au point 2 ne dépasse pas 1 millimètre. En été, au contraire, les larves sont plus nombreuses. Une certaine proportion échappe aux prédateurs, et arrive à un stade proche de la métamorphose ; la moyenne des tailles se situe entre 1,4 et 1,5 millimètres, les plus grandes tailles étant supérieures à 2 millimètres.

Cette première approche confirme bien que dans une certaine mesure, les variations quantitatives ne sont pas le fait du hasard, et qu'elles sont étroitement liées aux variations qualitatives de la population larvaire. Cependant nous montrerons ultérieurement que cette interprétation n'est pas toujours certaine.

B Interprétation des diagrammes de fréquence des tailles.

Ces diagrammes sont souvent utilisés au cours de ce travail, en particulier pour confirmer ou infirmer les conclusions tirées des variations quantitatives. Ils peuvent au moins en première approximation recevoir plusieurs interprétations. Leur forme schématique est donnée par la figure 1.

Les phénomènes d'échappement et d'évitement peuvent expliquer cette forme particulière. Les animaux de petite taille ne sont pas capturés mais lorsque la taille augmente la capture devient progressivement plus importante, jusqu'à la fréquence maximale, correspondant à une taille parti-

culière. Ensuite, les phénomènes d'évitement d'autant plus intenses que les animaux sont grands expliquent la partie descendante. Cependant, la zone du maximum de fréquence des tailles varie largement d'un diagramme à l'autre. Elle correspond à une taille toujours supérieure à 400 μ alors que le vide de maille du filet est de 180 μ . Dans l'hypothèse d'une sélection par échappement, le maximum de fréquence devrait correspondre à cette dernière valeur. Ce n'est pas ce qui est observé. Le sommet du diagramme ne correspond pas à une sélection de la pêche. Il ne semble donc pas que l'échappement explique la forme du diagramme, et d'après ce que l'on sait des possibilités de nage des Annélides, l'évitement est aussi difficile à admettre. La distribution des tailles représente ce qu'il y a réellement dans le milieu marin à un moment donné. De plus, la forme des diagrammes montre qu'il n'existe pas une apparition continue des stades larvaires car dans ce cas le diagramme correspondant à une observation instantanée devrait être régulièrement décroissant. Il semble que la meilleure interprétation consiste à admettre une apparition fortement groupée des stades larvaires qui ont alors approximativement le même âge malgré une dispersion des tailles assez prononcée.

Cette interprétation suppose une dispersion des tailles d'individus sensiblement du même âge autour d'une valeur moyenne; en d'autres termes les stades les plus grands ne sont pas strictement les plus âgés. Cette interprétation s'oppose à celle qui admet que les stades les plus jeunes sont aussi les plus petits. Admettons cependant cette dernière hypothèse appliquée au diagramme précédent; le maximum d'individus ne correspond pas aux stades les plus jeunes, mais à des stades relativement âgés, ce qui veut dire qu'à un moment donné, la formation des larves s'est fortement ralentie. Le moment d'observation correspond alors à une décroissance d'intensité dans l'apparition des jeunes stades. La partie descendante représente une décroissance numérique d'autant plus importante que les individus sont plus âgés; ce qui correspond, sur la figure 1 entre les temps t_1 et t_6 , à une émission constante de jeunes stades. À partir de t_6 , l'intensité d'apparition des larves diminue. Tous les diagrammes qui ont été établis, montrent donc que les prélèvements ne correspondent jamais à cette phase d'émission maximale et que le moment d'observation est toujours postérieur à ce maximum d'émission larvaire. Le fait de toujours effectuer les prélèvements en dehors de l'émission constante et maximale des jeunes stades est peu vraisemblable, d'autant plus que cette phase d'émission se prolonge sur une forte étendue de temps de t_1 à t_6 nécessaire à la croissance du stade « b » au stade « a ». Dans l'hypothèse selon laquelle les stades de petite taille sont strictement les plus jeunes, une

conjonction de circonstances peu probables est nécessaire pour observer les séries de diagrammes précédents. Les observations montrent cependant que dans la mesure où plusieurs diagrammes successifs relatifs à une même population biologique, sont significativement différents, la moyenne de taille pour chaque diagramme est ordonnée de telle sorte que les jeunes populations statistiques sont aussi composées des individus les plus petits. C'est donc à l'intérieur d'une suite de plusieurs échantillons d'une même population que les ensembles d'individus sont de taille d'autant plus grande (ou plus petite) qu'ils sont plus (ou moins) âgés. Enfin, d'une population biologique à la suivante, le nombre d'individus appartenant à un stade quelconque varie considérablement. Il ne semble pas justifié, dans le cas présent, de construire un schéma d'évolutions qualitative et quantitative à partir de pêches se rapportant à plusieurs générations. L'évolution qualitative donnée plus loin sera toujours établie à l'intérieur d'une série de diagrammes que l'on peut juger appartenir à une même population biologique; une telle série de diagrammes constitue une séquence. Aucune relation ne sera cherchée entre les diagrammes de populations biologiques différentes.

C Morphologie et signification des diagrammes de fréquence.

La figure 3 se rapporte à une série d'échantillons qui, à l'intérieur d'une séquence, appartiennent à la même population biologique saisie à des stades différents de son évolution. Mais chaque diagramme peut être caractérisé par différents paramètres statistiques et représente une seule population statistique. Les diagrammes de fréquence qui permettent d'interpréter l'évolution qualitative appartiennent à plusieurs types, chacun ayant une morphologie bien particulière. Généralement ces diagrammes ne sont pas symétriques, mais fortement prolongés vers les classes des tailles élevées. Cependant la normalité de cette distribution peut être testée sur coordonnées gaussiennes logarithmiques. Un exemple d'une telle distribution log-normale est donnée par la figure 2 et le tableau II. Ce type de distribution permet de penser que la population est en évolution. Un échantillon d'une population prise à un stade très jeune est normalement distribué. Puis la dispersion augmente et le diagramme s'allonge vers la droite, car la croissance absolue est d'autant plus grande que la taille de départ est grande, la croissance relative demeurant à peu près constante quelle que soit la taille considérée. À l'échelle individuelle, la croissance est d'autant plus importante que la taille est grande; en d'autres

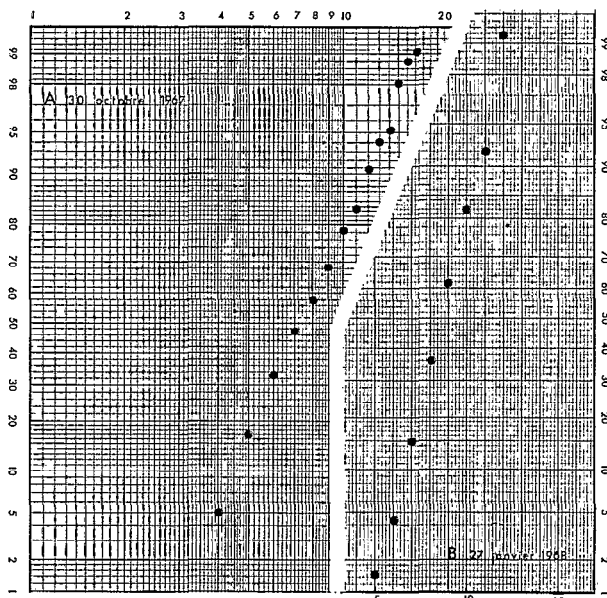


Fig. 2. — Test graphique de la normalité (B) et de la lognormalité (A) de deux distributions de fréquence des tailles. A correspond à une population biologique en cours d'évolution et B à une jeune population. On sait que lorsqu'une variable est distribuée normalement, les probabilités (ou les fréquences) cumulées sont distribuées selon une courbe en S, qui peut, par anamorphose de l'échelle des ordonnées, se transformer en droite. Ainsi, sur un graphique portant en ordonnées une échelle dite gaussienne, et en abscisses une échelle arithmétique (ou logarithmique), une distribution normale (ou lognormale) est représentée par une droite, dite de Henry. En début et en fin de séquence, la taille des individus est le plus souvent distribuée normalement. Mais en cours de croissance, la distribution est plus proche du caractère de log-normalité. Cette figure et le tableau II qui lui correspond illustrent quelques unes de ces différentes possibilités.

termes, elle est de type exponentiel; mais ce type de croissance est nécessairement limité dans le temps. Très rapidement la croissance ralentit et devient constante.

D Exemple détaillé d'étude qualitative.

L'interprétation des diagrammes est faite pour les prélèvements s'étalant entre octobre 1967 et mars 1968 au point 2 (fig. 3). La première séquence du 9 au 23 octobre est bien caractérisée. Entre le 30 octobre et le 8 novembre la variation n'est pas apparente et même contraire à l'interprétation donnée précédemment car entre ces deux dates, le nombre de larves et leur moyenne de taille augmentent. L'explication peut être de deux ordres : il n'y a pas apparition de stades nouveaux : c'est

TABEAU II

Répartition des tailles des larves de deux prélèvements correspondant chacun à un stade différent de l'évolution biologique

A Date : 30 octobre 1967			
Classes	Fréquence	%	Fréquence cumulée
4	28	6,0	6
5	52	11,55	17,55
6	70	15,55	33,10
7	71	15,77	48,87
8	42	9,33	58,20
9	45	10	68,20
10	48	10,66	78,86
11	22	4,88	83,74
12	33	7,33	91,07
13	14	3,11	94,18
14	5	1,11	95,29
15	14	3,11	98,40
16	2	0,44	98,84
17	1	0,22	99,06
18	3	0,66	99,72
($^{2}/_{10}$ mm)	450	99,72	

B Date : 27 janvier 1968			
Classes	Fréquence	%	Fréquence cumulée
5	5	1,47	1,47
6	10	2,94	4,41
7	30	9,70	14,11
8	75	22,0	36,11
9	90	26,47	62,58
10	65	19,11	81,69
11	35	10,20	91,89
12	25	7,35	99,24
13	5	1,47	100,71
($^{1}/_{10}$ mm)	340	100,71	

l'hétérogénéité spatio-temporelle qui provoque cette évolution; ou bien de nombreux stades jeunes apparaissent, entraînant l'augmentation du nombre de larves; ces jeunes stades sont cependant insuffisamment nombreux pour entraîner une baisse de la moyenne de taille. L'observation des diagrammes permet de choisir immédiatement la seconde interprétation. L'isolement très approximatif des individus « parasites » est tenté. Le cas inverse peut se produire : du 12 au 19 janvier, le nombre d'individus ainsi que leur moyenne diminue. Ce mode de variation s'explique par le fait qu'entre les deux échantillon-

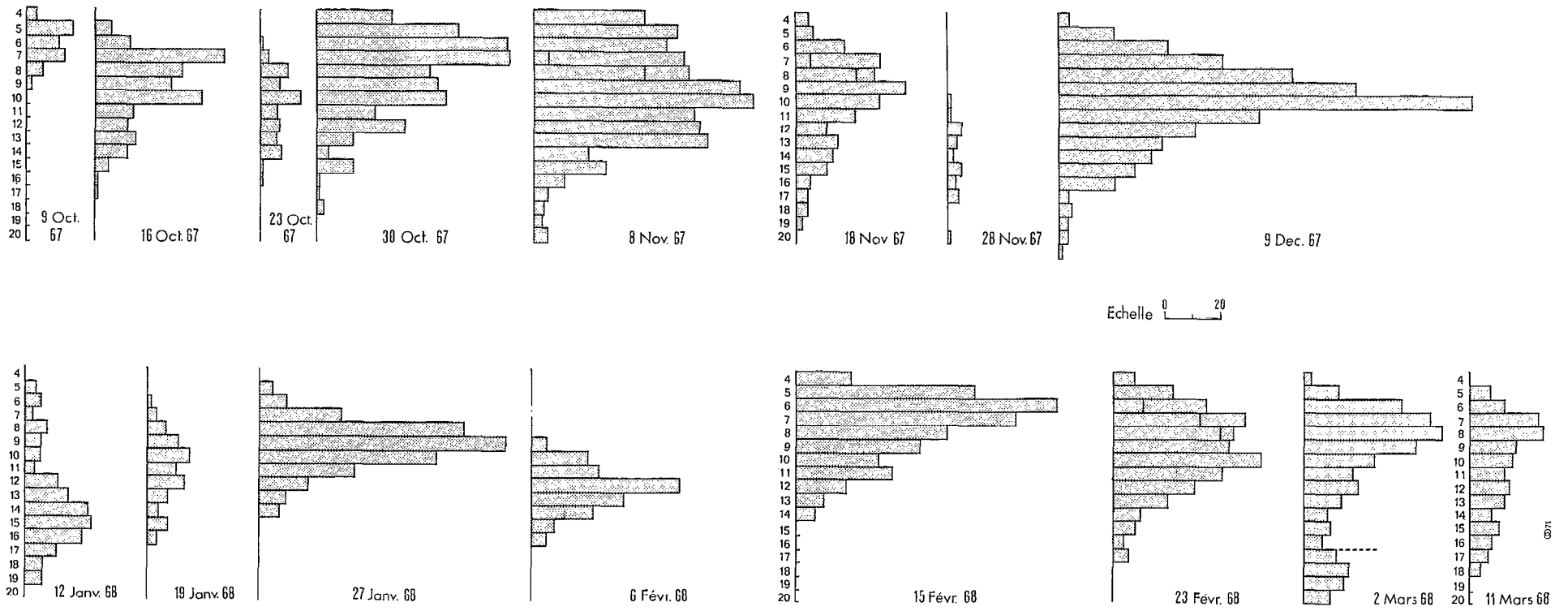


Fig. 3. — Diagrammes de fréquence des tailles des larves de *Mesochaetopterus* récoltées en 4 prélèvements au cours de l'année. Nosy-Bé. Point 2. (Emplacement du point donné par BИΛΟΥ, 1972.)

nages, il y a soit fin d'une séquence et apparition d'une autre, soit simplement disparition du groupe des grandes tailles. Le diagramme du 12 janvier doit donc être selon les hypothèses précédentes unimodal de fin de séquence ou bimodal avec prépondérance des classes de taille élevée qui disparaissent avant le 19 janvier. L'analyse qualitative des prélèvements du 12/1 montre effectivement un diagramme de ce type. Entre le 19 janvier et le 15 février, les variations sont importantes et du type classique. Le diagramme du 15 février correspond à une très jeune population dont la moyenne des tailles est 7 dixièmes de millimètre. Entre le 15 et le 23 février, apparaissent d'autres stades jeunes qui compensent la diminution rapide naturelle du nombre de larves. Bien que le diagramme du 23 février ne soit pas bimodal, il témoigne cependant de la superposition de deux populations. L'apparition de jeunes stades est montrée, non par le fait que la variation quantitative est faible, car elle peut ne pas être d'origine biologique, mais surtout parce que le diagramme présente un plateau prononcé, témoin de l'apparition de jeunes stades. Le diagramme du 2 mars présente deux classes modales et permet de calculer la répartition qualitative et quantitative des deux populations. La plus âgée ($m_2 = 18$) disparaît entre le 2 et le 11 mars. La plus jeune ($m_1 = 8,8$) se retrouve le 11 mars avec diminution numérique et augmentation de la moyenne des tailles. La présence simultanée de larves d'âge différent semble constante mais se manifeste plus ou moins. En février et mars, ce chevauchement est particulièrement bien marqué.

Il est nécessaire de préciser que les différentes conclusions apparaissent d'autant plus valables que les variations sont plus importantes. Mais une absence d'évolution numérique constitue aussi une information à ne pas négliger. On peut affirmer que les prélèvements des 15 février et 23 février et du 2 mars ne sont pas significativement différents au point de vue numérique mais ce fait ne préjuge en rien de l'évolution qualitative qui représente l'élément essentiel pour l'appréciation de la dynamique des populations larvaires et adultes. En dernière analyse, l'étude de l'évolution des populations s'affranchit de la variable quantifiée. Il faut préciser enfin que certains diagrammes présentent deux classes modales et, comme les précédents, sont aisément interprétables. Si les adultes benthiques entrent en période d'émission sexuelle pendant un temps très court, et si deux émissions successives sont suffisamment rapprochées, deux contingents de larves se trouvent alors réunis. Cependant ces conditions biologiques qui permettent la mise en évidence de diagrammes à deux classes modales sont rarement remplies. Deux exemples de bimodalité, en dehors de celui venant d'être signalé au point 2, sont donnés par le prélèvement du 9 décembre 1967,

effectué au point 1 et celui du 12 avril 1967 effectué au point 2.

TABLEAU III

Données numériques correspondant aux diagrammes de la figure 3. Évolution saisonnière des diagrammes de fréquence des tailles de *Mesochaetopterus sagittarius* (C = classe; T = total; m = moyenne). Pour certains prélèvements, visiblement hétérogènes, les deux distributions élémentaires sont indiquées. Les classes sont exprimées en 1/10 de millimètres.

C	9-10-67	16-10	23-10	30-10	8-11	18-11	28-11	9-12		
4	4			28	40	4		4		
5	17	6		52	52	6		20		
6	12	13	1	70	48	17		40		
7	14	47	3	71	54	5	25	5	60	
8	6	32	10	42	56	40	8	20	85	
9	2	28	7	45	75	75		39	108	
10		39	15	48	80	89		30	1	150
11		14	6	22	58	58		21	1	73
12		12	7	33	60	60		11	5	50
13		15	6	14	63	63		15	3	38
14		12	8	5	20	20		13	2	34
15		5	1	14	26	26		11	5	28
16		1	1	2	11	11		5	3	21
17		1		1	5	5		4	4	4
18				3	4	4		4	0	5
19					3	3		2	0	4
20					5	5				4
21										2
T	55	225	65	450	660	435	60	180	24	730
m	0,1	9,35	10,6	8,25	9,6	11,3	64	12,16	14,35	

C	12-1-68	19-1	27-1	6-2	15-2	23-2	2-3	11-3		
4					20	8	2			
5	4		5		65	17	5	12	7	
6	6	1	10		95	24	10	35	12	
7	3	3	30		80	11	37	45	24	
8	9	6	75		55	5	39	49	25	
9	6	11	90	5	45		42	40	16	
10	6	15	65	20	30		54	25	15	
11	4	10	35	24	35		40	17	1	
12	12	13	25	53	18		30	19	14	
13	16	7	5	33	10		20	13	12	
14	23	4		22	7		10	8	7	
15	24	7		8			8	9	10	
16	21	3		5			4		6	7
17	12						6		11	6
18	7								16	3
19	7								14	
20									9	
21										
T	160	80	340	170	460	65	305	274	56	170
m	13,4	11,1	9,1	12,3	7,6	5,8	10	8,8	18,1	10,2

TABLEAU IV

Dans certains cas, peu courants il est vrai, la distribution des tailles des larves permet de constituer des diagrammes bimodaux. Deux exemples sont donnés dans ce tableau

9.12.67	Point 1	12.4.67	Point 2
Classe	Fréquence	Classe	Fréquence
5	10	5	3
6	20	6	13
7	29	7	21
8	19	8	29
9	11	9	18
10	8	10	16
11	17	11	5
12	28	12	8
13	25	13	7
14	8	14	5
15	3	15	4
16	0	16	4
		17	3
		18	2
		19	2
		20	0

Les classes sont exprimées en 1/10 de millimètres

La forme du diagramme permet donc certaines conclusions relatives à la biologie de la population benthique. Le plus souvent les diagrammes sont unimodaux avec deux possibilités reflétant toujours un état biologique particulier. Dans un premier cas, la population larvaire, très jeune ou très évoluée, permet d'obtenir un diagramme symétrique; la distribution est normale ou gaussienne. Dans un second cas, la population larvaire en voie d'évolution permet d'établir un diagramme dissymétrique; la distribution relève de la loi dite de l'effet proportionnel ou de Galton-McAlister. Dans la plupart des cas, les diagrammes de fréquence ne montrent pas de bimodalité prononcée, la nouvelle population biologique étant beaucoup plus importante que la précédente. En conclusion de ce paragraphe, il faut retenir que la morphologie d'un diagramme de fréquence des tailles des larves constitue un test hautement significatif d'une activité biologique définie. L'étude qualitative des populations larvaires permet de préciser leur âge.

E Utilisation des diagrammes de fréquence.

1. DURÉE DE VIE PÉLAGIQUE.

Une application de l'étude de la succession des diagrammes précédents concerne la détermination de la durée de vie planctonique des stades larvaires. L'émission des produits sexuels et l'apparition des

larves ne sont pas continues mais se produisent à des moments éloignés les uns des autres. Ce n'est pas toujours ce qui a lieu et certaines séquences sont de peu d'utilité pour la détermination de la durée de vie pélagique. Entre le 30 octobre et le 28 novembre, le nombre de larves varie de 450 à 640 puis 240 et 25. Cette séquence se trouve artificiellement étendue sur un mois environ, du fait de l'apparition continue des jeunes stades. En réalité, la durée de vie pélagique est vraisemblablement plus courte. La séquence du mois d'octobre 1967 montre qu'en 15 jours se déroule la phase de vie pélagique. Une autre séquence particulièrement nette s'observe entre le 27.1.68 et le 6.2.68. Elle s'étale sur une quinzaine de jours. La séquence allant du 15.2.68 au 2.3.68 donne le même résultat.

Selon THORSON (1961), 80 % de tous les invertébrés benthiques passant par une phase de développement méroplanctonique ont des larves dont la durée de vie pélagique est inférieure à six semaines. Pour les Annélides Polychètes, la durée de vie pélagique s'étale de 1 à 18 semaines, mais les espèces ayant une durée de vie pélagique supérieure à 7 semaines sont rares, et sur 23 espèces, 8, environ 35 %, ont une durée de vie pélagique égale à 2 semaines (fig. 4).

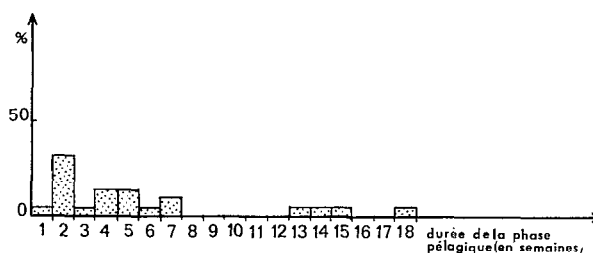


Fig. 4. — Répartition du nombre d'espèces d'Annélides selon la durée de vie pélagique des larves (d'après THORSON, 1961).

La durée de vie pélagique est estimée à une quinzaine de jours pour les larves de *Mesochaeloplerus sagittarius*. Cette valeur calculée empiriquement ne doit pas être confondue avec la longévité écologique moyenne qui correspond à une possibilité de survie de 50 % ou avec la longévité écologique maximum, âge correspondant à une probabilité de survie nulle. Plusieurs raisons empêchent de calculer précisément ces indices. Pour un âge donné, la taille varie dans une forte mesure. La population n'est pas stationnaire, sa taille moyenne et sa structure d'âge varient fortement dans le temps, et le coefficient d'apparition et de disparition des animaux n'est pas constant. L'existence de la partie ascendante des diagrammes de fréquence provient de la superposition de deux phénomènes : dispersion des tailles d'un âge donné

et observation en dehors du moment d'apparition maximum des larves. Selon l'importance relative donnée à chaque facteur, on peut caractériser graphiquement les résultats (DAPSON, 1971). En supposant d'une part que les petites tailles ont le même âge, elles peuvent être regroupées en une seule classe qui devient la plus abondante. A partir de là, l'établissement, en commençant par les plus petites tailles, d'une courbe de fréquence relative cumulée est aisée. La courbe obtenue est alors caractéristique d'une population en expansion. En supposant d'autre part, que les tailles sont strictement proportionnelles à l'âge, la même construction met en évidence une population en déclin non renouvelée. En fait, ces conclusions sont déjà contenues dans les prémisses antérieures et ce type de raisonnement est d'utilité très limitée.

2. CROISSANCE DES LARVES.

Pour compléter l'exposé des phénomènes liés au temps, nous précisons dans ce paragraphe, les modalités de croissance des larves. Elles sont mises en évidence de deux façons : d'une part en suivant dans la nature un ensemble d'individus de même âge, d'autre part en mesurant directement des stades larvaires d'âge connu obtenus en élevage :

(a) *Méthode indirecte: croissance d'un individu déduite de l'évolution d'une population.*

Au cours d'une séquence, les caractéristiques des populations statistiques larvaires varient fortement. La faible dispersion des tailles s'observe pour de très jeunes stades larvaires et pour des stades proches de la métamorphose, c'est-à-dire aux deux extrémités du spectre des tailles. La valeur de la dispersion, d'abord faible, augmente au cours du temps, traduisant la croissance différentielle des individus. Plus une larve est de grande dimension, plus au cours d'un espace de temps donné, son accroissement de taille sera grand. Mais ce mode de croissance est nécessairement limité dans le temps. Très rapidement, il se produit un ralentissement de la croissance de telle sorte que le groupement des tailles s'accroît. Lorsqu'un prélèvement est représenté par un faible nombre de classes des tailles, la moyenne de ces classes se situe à l'une ou l'autre des deux extrémités du registre des tailles (fig. 5). La courbe de croissance linéaire se déduit aisément des observations précédentes et montre que cette croissance est plus rapide au milieu de la séquence, lorsque les individus sont éloignés des deux phases importantes de leur développement : éclosion et métamorphose (fig. 6).

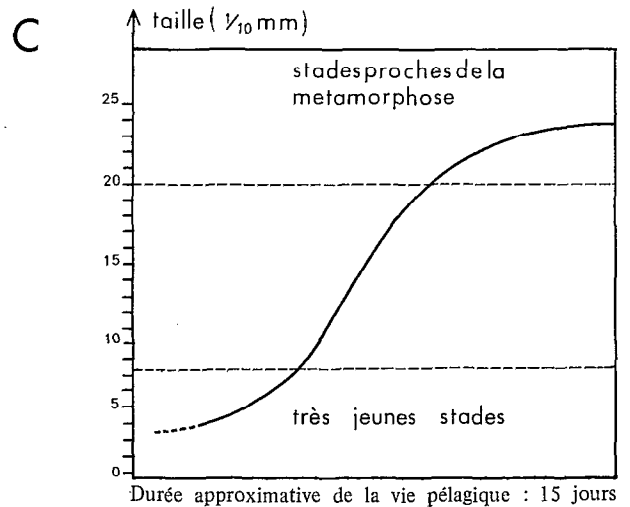
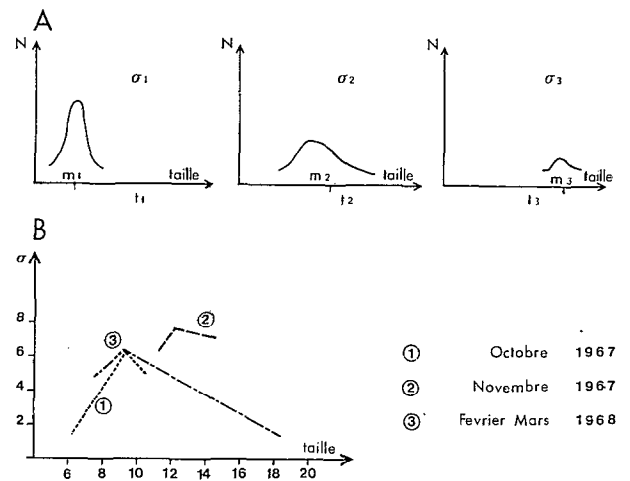


Fig. 5. — A. Évolution schématique des diagrammes de fréquence des tailles pour une même population biologique. B. Trois exemples d'évolution de la dispersion des tailles ; la valeur de l'écart type passe par un maximum bien visible. C. Évolution schématique de la croissance individuelle chez *Mesochoaopterus sagittarius*.

(b) *Méthode directe: croissance d'un individu déduite des mesures de taille.*

La courbe de croissance linéaire des larves de *Sabellaria alveolata*, *Chaetopterus variopedatus*, *Lepidonotus squamatus*, *Lepidonotus clava* a été établie à partir des travaux de CAZAUX (1970). Ces différents exemples mettent en évidence la forme sigmoïde de la courbe de croissance des individus et confirment ainsi l'interprétation précédente.

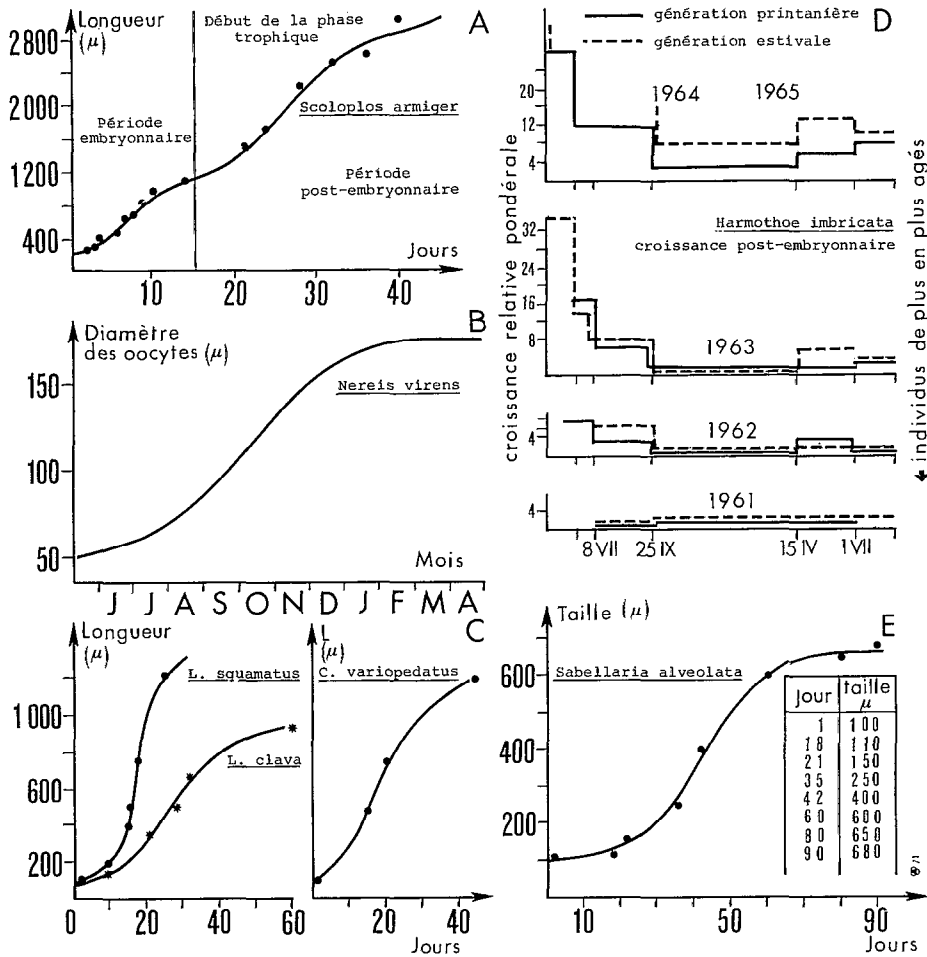


Fig. 6. — Quelques exemples de croissance linéaire. — A. Croissance de *Scoloplos armiger* (d'après D. T. ANDERSON, 1959). — B. Croissance des oocytes de *Nereis virens*, simplifié d'après BRAFIELD et CHAPMAN, 1967. — C. Croissance de deux Aphroditidae du genre *Lepidonotus* et de *Chaetopterus variopedatus* (d'après les valeurs numériques de CAZAUX, 1965). — D. Croissance relative pondérale selon les générations et les saisons de l'Aphroditidae : *Harmothoe imbricata* (d'après STRELTSOV, 1966). — E. Croissance de *Sabellaria alveolata* (d'après les valeurs numériques de CAZAUX, 1964).

(c) Autres études relatives à la croissance des Annélides.

ANDERSON (1959) décrit précisément le développement de *Scoloplos armiger*. La courbe de croissance répartie sur les phases embryonnaire et post-embryonnaire montre un palier correspondant au moment de la libération des embryons : les variations morphologiques et tissulaires sont fortement réduites, mais le changement de mode de vie est essentiel : c'est le début de la phase trophique.

KORN (1958) établit les modalités de croissance de quelques représentants du genre *Harmothoe* d'une part en élevage, d'autre part en milieu naturel. Les conclusions suivantes sont à retenir :

— il n'y a pas de différence importante entre le développement des larves en élevage et celui des larves vivant en liberté;

— généralement, les individus en liberté sont les plus grands, mais par moments, la taille des animaux d'élevage, qui ont une nourriture très abondante, peut dépasser celle des individus libres;

— la taille de chaque stade semble assez fluctuante d'un individu à l'autre de même que la vitesse de développement;

— l'aspect sigmoïde de la courbe de croissance peut être fortement modifiée, et si les mesures sont faites sur une échelle de temps suffisante, la croissance peut apparaître proportionnelle au temps.

Enfin, STRELTSOV (1966) met en évidence, en mer de Barentz pour l'espèce de *H. imbricata*, deux époques d'apparition de larves au cours de l'année : au printemps et en été. Les groupes d'âge peuvent être caractérisés par leur poids et leur taille.

TABLEAU V

Caractéristiques des groupes d'âge de l'espèce *H. imbricata*, récoltée en mai 1965 (d'après STRELTSOV, 1966)

Groupes d'âge	Poids moyen (mg)	Longueur moyenne (mm)
4 : été 1964.....	23	12,3
3 : printemps 1964.	99	17,1
2 : été 1963.....	219	24,3
1 : printemps 1963.	430	30,2

La variation de la croissance au cours du temps est intéressante à suivre pour les deux groupes d'âge d'une année donnée. Les Annélides de la génération printanière croissent avec la plus grande intensité à une température de 2° à 5°, c'est-à-dire jusqu'en juin, puis la croissance diminue jusqu'à la fin de l'hiver. La nouvelle accélération printanière coïncide avec l'élévation de température. Pour la génération estivale, le schéma général est le même mais la croissance se situe à un niveau plus élevé. La plus grande rapidité de croissance des vers de cette génération estivale se manifeste seulement au printemps de l'année suivante lorsque la métamorphose et la fixation sont effectuées. La différence entre les deux groupes est nette durant les deux premières années du développement. Il faut donc retenir l'influence de l'époque d'apparition des larves, donc du milieu de vie sur la croissance des individus jusqu'à la phase juvénile et la présence d'un rythme de croissance annuelle maximal en mai-juin, minimal en décembre-janvier. Il s'atténue au fur et à mesure du développement (fig. 6 D).

D'après les observations précédentes, on peut donc interpréter avec un large degré de confiance les diagrammes de fréquence des tailles d'une population et mettre en évidence les modalités de croissance individuelle. Les paliers de croissance linéaire correspondent à une « crise » subie par l'élément biologique mesuré : fécondation pour l'oocyte de *N. virens*, métamorphose pour la phase pélagique de nombreux Polychètes, éclosion ou modification du régime trophique dans le cas de *Scoloplos armiger* ou *Harmothoe imbricata*. Avec cette dernière espèce, STRELTSOV a montré qu'aux paliers de croissance correspondant aux grandes étapes du développement, se superpose un rythme annuel de croissance, ayant son origine dans la variation des conditions écolo-

giques. Les exemples cités précédemment semblent montrer un antagonisme net entre la croissance et le développement. Un palier, ou arrêt de croissance est souvent synchronique d'une phase majeure du développement. Inversement, lorsque la croissance est rapide, les larves se trouvent éloignées de deux phases importantes de leur ontogenèse : éclosion et métamorphose.

3. CONDITIONS ET LIMITES D'UTILISATION DES DIAGRAMMES DE FRÉQUENCE.

La possibilité d'observer un ensemble d'individus de même âge ou d'âge peu différent suppose que dans le secteur étudié, les ensembles benthiques d'adultes sont soumis aux mêmes conditions de milieu. Dans ce cas les adultes arrivent en même temps à maturité et l'apparition des larves a lieu au même moment. Le méroplancton est alors homogène. Il semble vraisemblable que dans les régions tempérées, la situation soit moins favorable à une telle étude, ne serait-ce qu'à cause des conditions hydrologiques fortement hétérogènes dans le temps et dans l'espace pendant une partie de l'année. En zone tempérée, un rythme de mesures hebdomadaires est insuffisant pour rendre compte des détails des fluctuations. En particulier l'évolution qualitative des animaux en région méditerranéenne ne peut être établie que par des prélèvements serrés dans le temps, et seulement si l'étendue prospectée est suffisamment homogène, ce qui suppose un certain synchronisme des animaux. Ainsi en baie de Banyuls, il n'est pas possible de suivre les mêmes larves pendant plus de trois ou quatre jours, et, sauf près de la côte, les prélèvements renseignent bien mal sur l'évolution qui s'effectue au niveau du benthos, compte tenu de l'apport provenant des zones périphériques au lieu d'observation. Les diagrammes de fréquence ne peuvent donc avoir une utilisation universelle. De plus, compte tenu de la fréquence des prélèvements, ils ne peuvent aider à identifier la cause de la disparition des larves par prédation, mort naturelle ou métamorphose. C'est cependant un point important à connaître lorsqu'on cherche à préciser le devenir de la matière organique entre les deux écosystèmes que constituent le plancton et le benthos. En résumé, pour mettre en évidence le sens de l'évolution de l'ensemble des larves, il est nécessaire de tenir compte de trois ordres de renseignements. Les premiers sont obtenus par la pêche elle-même; ce sont par ordre d'importance croissante : le nombre de larves dans le prélèvement, la taille moyenne des larves récoltées, enfin le diagramme de distribution des tailles. Un facteur trop souvent négligé se rapporte à la distribution spatio-temporelle qui n'est pratiquement jamais homogène. Enfin, il est nécessaire d'avoir en mémoire les possibilités offertes

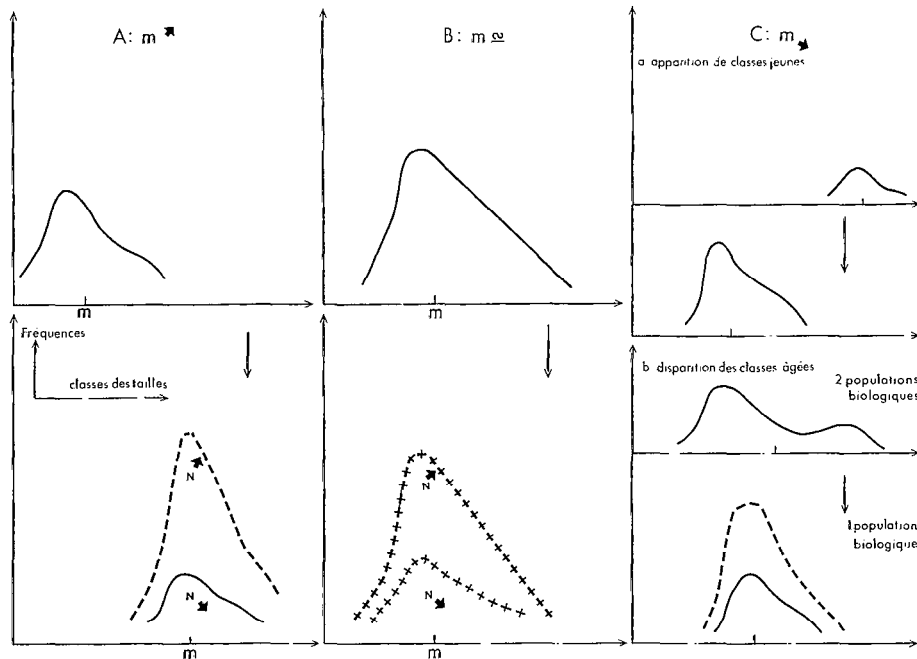


Fig. 7. — Interprétation des différents types d'évolution des populations biologiques. Sont pris en considération les paramètres suivants : N : nombre d'individus dans le prélèvement ; m : moyenne de taille des individus ; enfin forme des diagrammes. Les conclusions portent sur un vieillissement (A), un renouvellement continu (B) ou un changement brutal de population (C), et sur une hétérogénéité (trait pointillé) ou une homogénéité (trait continu) de distribution numérique. Dans le cas B (renouvellement continu) l'hétérogénéité biologique est poussée au maximum ; en conséquence l'homogénéité numérique dans le temps ou dans l'espace perd toute signification car on considère ici qu'elle ne peut s'appliquer qu'à une même génération de larves.

aux populations : vieillissement, remplacement par une jeune population, constance des caractères qualitatifs. Les deux premières supposent une formation des larves discontinue dans le temps, la troisième suppose l'équilibre entre les facteurs de recrutement et ceux de disparition par prédation mort naturelle ou métamorphose, avec apport continu de larves. La figure 7 schématise les conséquences, sur les histogrammes taille-fréquence, des phénomènes dynamiques qui viennent d'être rappelés.

III. QUELQUES CARACTÈRES DE LA BIOLOGIE NÉRITIQUE MALGACHE

A. Rappel.

La comparaison de l'évolution de la taille des larves en deux points du plateau continental, permet de conclure pendant la saison estivale à une forte homogénéité des conditions de vie et de développement des animaux benthiques. Cependant, la saison d'été correspond au maximum du gradient hydrologique vertical et c'est à cette saison que la

différence des conditions hydrologiques entre les deux points est la plus prononcée. Le même type de comparaison en hiver est plus difficile en raison du faible nombre de larves, cependant il n'apparaît pas de liaison nette dans l'évolution du nombre de larves ou de leur taille entre les deux points comparés. Cette observation confirme encore l'absence de liaison entre les phénomènes biologiques et les propriétés hydrologiques car en hiver, les deux points supportent des conditions hydrologiques très voisines. Un autre facteur doit être recherché qui rendrait homogènes les deux points pendant l'été austral et accuserait une différence plus ou moins prononcée en hiver. Le facteur trophique semble répondre à ces conditions. La quantité de nourriture, grossièrement le phytoplancton pour les animaux benthiques qui se nourrissent de particules en suspension, groupe auquel appartiennent les Annélides étudiés, est particulièrement abondante pendant la saison chaude. La quantité de sels minéraux apportée par les pluies pendant l'été semble largement suffisante pour établir une situation homogène sur la plus grande partie du plateau continental. Au contraire, en hiver, entre mai et septembre, cette quantité serait

insuffisante et la démarcation entre la zone trophique favorable et la zone déficitaire se situerait entre les 2 points étudiés. S'il en est ainsi, l'époque de nourriture favorable doit être plus courte au point éloigné de la côte et par le fait même aussi l'époque de récolte des larves. C'est bien ce qui est observé. En 1966, l'observation des prélèvements nocturnes effectués par D. PETIT, montre que l'absence des larves s'étend au point 2 éloigné de la côte du début juillet à la fin octobre, mais au point 1, côtier, seulement de août à septembre. Les larves peuvent donc être récoltées pendant plus longtemps au point côtier. Ces observations ne sont valables que si les adultes benthiques sont présents aux deux points comparés : dans ce cas les stades jeunes pélagiques ayant eu la possibilité d'un déplacement réduit avant leur capture, doivent être observés aux deux points. C'est bien ce qui a lieu et il n'est pas possible d'envisager une migration des larves de 1 en 2, migration qui rendrait cependant compte des mêmes faits. Le comptage approximatif des larves de Décapodes Brachyours et Anomoures (FRONTIER, 1966) en deux points 5 et 10, permet les mêmes conclusions. Le point 5 est situé sur un fond de 800 m mais à quelques milles seulement de l'isobathe de 50 m, et le point 10 est sur un fond d'une quinzaine de mètres à proximité de la côte. Il est certes peu vraisemblable de supposer une même richesse des communautés benthiques en espèces qui fournissent les larves récoltées. Cependant en considérant que la variation enregistrée au point 5 reflète celle de la limite du plateau continental, il n'est pas étonnant d'observer un maximum dans l'époque de reproduction plus long au point côtier. Précisons de plus, que la différence de richesse en animaux benthiques ne peut expliquer la différence de longueur du palier de reproduction. Il rend compte simplement de la situation de ce palier sur l'échelle d'abondance. La situation particulière du point du large entraîne une certaine « dilution » à partir du bord du plateau continental mais il est difficilement concevable que cette « dilution » ne soit pas proportionnelle à la richesse en larves au point d'émission.

Ces observations amènent donc à conclure que sur le plateau continental malgache, la durée de l'époque larvaire croît progressivement en allant de la province océanique à la province néritique interne. Il est cependant nécessaire de chercher quels facteurs physiques ou biologiques subissent la même variation.

B. Évolution de la transparence de l'eau.

Il est supposé admis dans ce paragraphe, que la plus ou moins grande transparence de l'eau est une conséquence de la biologie du milieu marin, et

qu'elle provient essentiellement aux deux points comparés, de la plus ou moins grande richesse du milieu en phytoplancton, bien qu'en certaines saisons les apports terrigènes contribuent aussi à la réduction de la transparence des eaux. La comparaison des données montre que la différence entre les points 1 et 2 dans la profondeur de disparition du disque de Secchi s'atténue en été (janvier et février) lorsque les deux stations appartiennent à la zone néritique interne. Pendant le reste de l'année, la différence est plus grande montrant que le point 1 reste sous un régime néritique très prononcé tandis que le point 2 appartient à la zone néritique externe. En définitive au point 2, l'époque de faible transparence des eaux est plus réduite qu'au point 1; il a été montré précédemment que l'époque de présence des larves suit le même modèle.

TABLEAU VI

Comparaison de la profondeur de disparition du disque de Secchi selon la distance à la côte (Nosy-Bé). Points 1 et 2. Au point côtier 1, la transparence est toujours plus faible qu'en 2. La différence de transparence entre ces deux stations est fortement réduite en janvier, février, mars et avril : les 2 points appartiennent à la province néritique interne. En dehors de ces mois, la différence est nette sauf épisodiquement, par exemple en août et octobre, lorsque les 2 stations appartiennent au domaine de la province néritique externe. En mai, juin, juillet, la transparence augmente plus rapidement en 2 qu'en 1, ce qui permet d'observer une valeur élevée de la différence. Cette mesure de la transparence recoupe les renseignements concernant l'abondance de phytoplancton et l'intensité de la production primaire

Date	1	2	Δ	Date	1	2	Δ
				9.12.67	18	24	6
				3. 1.68	14	16	2
				10. 1	13	14	1
5. 6.67	15	20	5	19. 1	13	13	0
12. 6	14	22	12	27. 1	16	18	2
19. 6	12	19	7	6. 2	15	15	0
24. 7	13	20	7	15. 2	17	20	3
31. 7	16	24	8	23. 2	16	21	5
7. 8	18	24	6	2. 3	13	17	4
21. 8	20	22	2	11. 3	8	13	5
28. 8	26	28	2	25. 3	17	18	1
4. 9	26	34	8	3. 4	16	18	2
11. 9	23	30	7	22. 4	16	19	3
18. 9	18	25	7	2. 5	18	20	2
25. 9	22	27	5	11. 5	16	19	3
2.10	22	24	2	21. 5	12	20	8
9.10	13	22	9	30. 5	16	24	8
16.10	12	20	8	8. 6	15	18	3
23.10	12	21	9	21. 6	15	23	8
30.10	15	20	5				
8.11	17	25	8				
18.11	19	27	8				
28.11	19	29	10				

C. Évolution de quelques paramètres biologiques.

Certains paramètres se rapportant à la production primaire et à l'abondance du phytoplancton constituent directement ou indirectement pour les populations benthiques les sources de variation du facteur nutritif, qui prend une importance considérable dans leur cycle de maturation.

ANGOT (1967) effectue ses observations en province néritique externe et océanique. La comparaison de trois points montre que l'amplitude annuelle ainsi que la valeur moyenne des paramètres hydrologiques, en particulier la température et les paramètres biologiques, diminuent fortement vers le large.

SOURNIA (1968) étudie deux points localisés en province néritique interne, dans la baie du Centre Océanographique de Nosy-Bé : point L, à l'ouverture de la baie et point A au fond de la baie, au voisinage de la mangrove. De cette étude, ressortent les points suivants : « le nanoplancton constitue tout au long de l'année l'essentiel de la biomasse; bien qu'évaluée approximativement l'abondance du nanoplancton paraît considérablement plus constante tout au long de l'année que celle du microplancton ». « Les teneurs en pigments et les valeurs de la production sont élevées et subissent des variations hebdomadaires très accidentées; les variations saisonnières de ces deux facteurs sont confuses. Enfin, « le rapport production/biomasse sous la forme assimilation de carbone in situ/chlorophylle *a* ne montre pas de variations saisonnières. »

Il existe donc un point commun entre la province néritique interne et la province océanique dans la faible amplitude annuelle des paramètres biologiques (compte non tenu d'un rythme dû à la marée, fortement prononcé tout près de la côte). Cependant, une différence essentielle subsiste dans le fait que la valeur moyenne de ces paramètres est bien différente : élevée en province néritique interne et très faible en province océanique. En définitive, on peut proposer les schémas de la figure 8 relatifs à la variation de l'amplitude et du niveau moyen de nombreux paramètres physico-chimiques en fonction de l'éloignement de la côte.

En province néritique tropicale malgache on peut s'attendre à ce que la température joue un rôle négligeable dans l'apparition des rythmes biologiques. Les pluies sur les terres proches et le matériel minéral d'accompagnement jouent un rôle essentiel (JONES et HAQ, 1963; RILEY, 1937; G. ANDERSON, 1964; COSTE et MINAS, 1967; JACQUES, 1967). La localisation de la source minérale entraîne, en allant de la côte vers le large, une décroissance régulière de plusieurs paramètres de la production primaire.

Cependant ce gradient n'explique pas l'existence d'un cycle saisonnier de reproduction des animaux benthiques. Il doit de plus se modifier au cours de l'année. L'augmentation ou la diminution plus ou moins rapide de ce gradient entraîne un véritable va et vient dans la disposition des zones précédemment reconnues et des populations holoplanctoniques qui les accompagnent. En conséquence, les invertébrés benthiques situés en un point donné sont soumis à des conditions écologiques très variables au cours d'une année. De plus, c'est en zone intermédiaire que l'amplitude de la variation mensuelle a le plus de chance d'être prononcée.

Cet exemple montre, s'il en est besoin, la liaison étroite qui existe entre variations spatiales et temporelles : des prélèvements localisés précisément enregistrent, au cours d'une année, les fluctuations spatiales se produisant de part et d'autre de leur point de localisation. En conséquence, les modifications éventuelles des caractéristiques d'un cycle biologique peuvent être alors observées sur une très petite échelle spatiale. Ainsi selon le lieu d'observation le cycle saisonnier ne témoigne d'aucune saison privilégiée, ou bien, à quelques milles de distance, peut présenter des amplitudes de l'ordre de celles observées en zone climatique tempérée. C'est un caractère de la province néritique malgache particulièrement intéressant. Il est encore nécessaire pour pouvoir apprécier ces différences spatiales, que les procédés de prélèvements soient adaptés au but poursuivi et qu'un minimum de méthode soit respecté.

L'époque de reproduction des invertébrés marins benthiques, et pas seulement celle des Annélides Polychètes, montre quant à son emplacement et sa durée, une forte corrélation avec les divers éléments phytoplanctoniques : quantité de chlorophylle, intensité de l'assimilation. Le rythme saisonnier de la reproduction des Annélides du contingent d'affinité subtropicale apparaît donc contrôlé par le facteur trophique. Par contre, ce même contingent en Méditerranée reste encore dépendant du cycle thermique. Il n'est cependant pas contradictoire d'accepter le rôle sur la fixation de l'époque de reproduction à un moment précis de l'année, d'un paramètre différent suivant les régions comparées. Souvent, un même groupe zoologique est représenté dans deux régions éloignées géographiquement par deux espèces voisines qui remplissent le même rôle écologique dans chacune des régions. Parallèlement, peut être établie la définition des facteurs écologiques vicariants. Ces facteurs, d'ordre climatique, diffèrent entre deux régions éloignées; cependant dans chacune ils remplissent le même rôle en déterminant la durée et la situation au cours de l'année du cycle de reproduction.

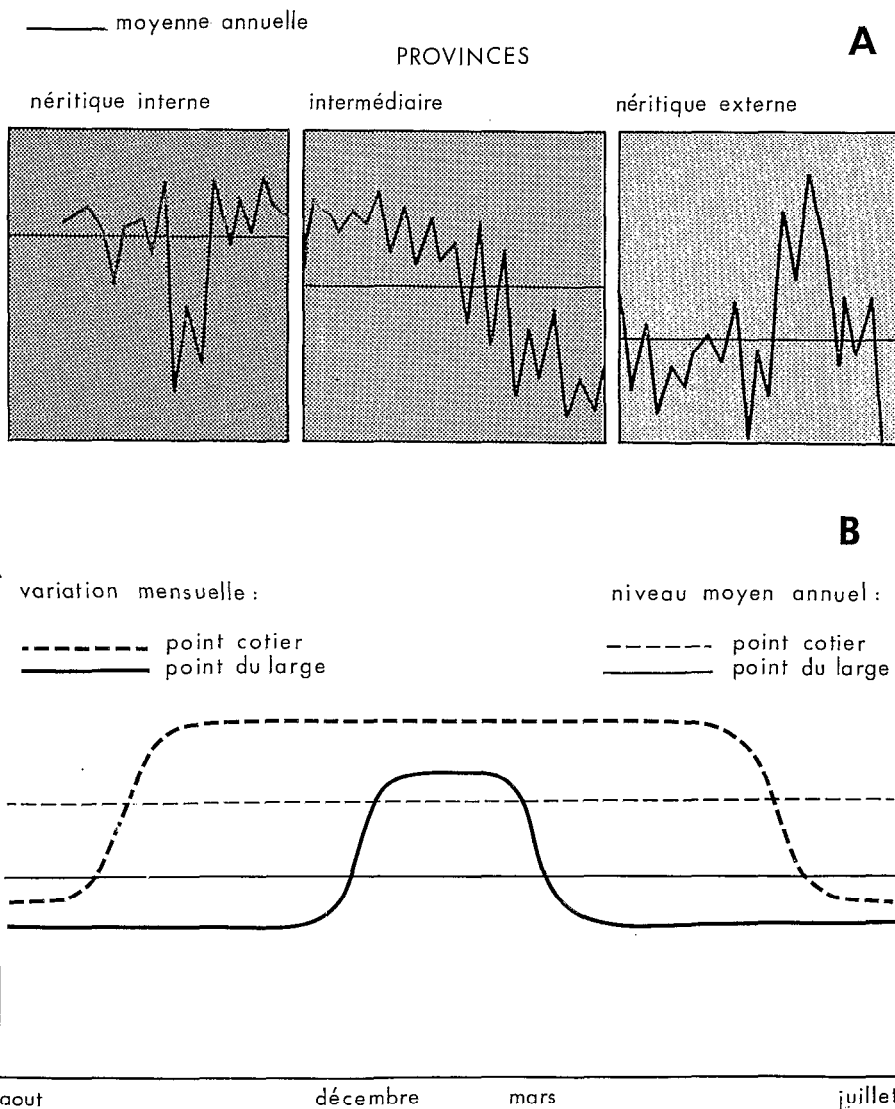


Fig. 8. — A. Variation schématique de l'amplitude annuelle et de la valeur moyenne de quelques paramètres hydro-biologiques en province néritique. Dans les deux parties extrêmes, la variation annuelle est plus faible (même en tenant compte d'irrégularités exceptionnelles et de courte durée) qu'en province intermédiaire. Deux exemples sont donnés. D'après SOURNIA (1968) la teneur moyenne annuelle en chlorophylle *a* (mg/m^3) en deux points : A (au fond d'une baie) et L (à l'ouverture d'une baie) de la province néritique interne, passe de 0,55 à 0,45 et la production nette ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$) de 2,63 à 1,34. La variation saisonnière est très marquée. ANGOR (1967) étudie trois points classés 1, 11 et 12 selon l'influence océanique croissante. L'amplitude annuelle est bien marquée aux points 1 et 11 puis diminue au point 12 et la valeur moyenne des paramètres va aussi en décroissant. Ainsi pour l'assimilation de carbone, l'amplitude annuelle de variation est successivement de 9,97 6,06 et 2,46 $\text{mgC}/\text{h}/\text{m}^3$ et pour la chlorophylle *a* de 1,07 0,42 et 0,28 $\text{mgC}/\text{h}/\text{m}^3$. Parallèlement, la valeur moyenne annuelle de carbone évolue de 2,40 à 2,26 puis 0,56 et celle de chlorophylle *a* de 0,32 à 0,24 puis 0,14. Le cas de la province intermédiaire montre que la variation qui dans certains cas peut paraître fortement désordonnée, provient vraisemblablement de la combinaison des variations caractérisant les deux provinces opposées qui alors occupent alternativement le point médian d'observation.

Fig. 8. — B. Comparaison schématique de l'évolution dans le temps en deux points du plateau continental éloignés l'un de l'autre, de plusieurs caractères hydrobiologiques. Il est bien évident que les variations ne sont pas aussi régulières que le montre ce schéma ; cependant l'intégration partielle des variations réellement enregistrées amène le plus souvent à ce résultat. La variation numérique des larves est analogue, à la différence près qu'il n'y a pas de gradient numérique croissant du large à la côte. La durée de présence des larves est en relation avec la valeur des paramètres précédents. Leur abondance est fonction de la richesse des adultes aux points considérés.

L'interprétation proposée par la figure 8 est vraisemblablement incomplète et les recherches ultérieures montreront sans aucun doute que les gradients décrits ici peuvent dans d'autres circonstances liées à l'échelle ou au lieu de comparaison, ne plus être respectés. Cela n'est pas le plus important et nous pensons, devant les nombreuses données relatives aux variations saisonnières et limitées le plus souvent à l'aspect descriptif, qu'il est préférable de ne pas hésiter à formuler une interprétation en tant que source d'hypothèses et par là moteur de recherche

D. Quelques données expérimentales sur le rôle du facteur trophique dans la reproduction.

Les recherches indirectes exposées précédemment ont abouti à accorder un rôle non négligeable au facteur de nutrition. Il est nécessaire maintenant de préciser ce qui est connu expérimentalement du rôle de ce facteur. Chez les Annélides Polychètes, parmi les différents processus biologiques qui ont été étudiés expérimentalement, les relations entre la reproduction et la croissance tiennent une bonne place. La croissance somatique et la gamétogenèse (en particulier l'oogenèse) sont deux processus qui nécessitent l'utilisation des réserves de l'animal, et en règle générale, ces deux manifestations ne sont pas simultanées mais semblent fortement antagonistes. En dehors de l'époque de reproduction, les réserves de nourriture (en particulier le glycogène) sont emmagasinées dans la paroi du corps, du tube digestif ou de l'épithélium coelomique. Ces réserves gagnent les oocytes pendant leur maturation (DALES, 1957). L'histolyse des muscles est aussi interprétée comme le transfert de matériel nutritif aux gamètes en cours de maturation (DURCHON et LAFON, 1951). Chez *Nephtys hombergii* (CLARK, M. E., 1964) une très courte période de jeûne est suivie par un retrait des réserves nutritives et par l'involution de la musculature, ce qui suggère que cette Annélide n'a qu'une très faible marge nutritionnelle positive pour assurer croissance et gamétogenèse. Ces observations expliquent pour une bonne part que l'oogenèse débute une fois la croissance somatique terminée. Ainsi chez *N. hombergii* et *N. cirrosa* la croissance commence par une prolifération rapide des segments mais une fois que la moitié du nombre moyen de l'adulte est apparue, leur vitesse de formation diminue et la croissance se fait principalement par augmentation de taille des segments existants. La maturation des oocytes et spermatocytes coïncide avec la période de très faible croissance somatique. Chez beaucoup de Nereidae, l'excès de nourriture est, à un moment déterminé, transféré de la croissance somatique à la gamétogenèse, et ce transfert est sous contrôle endocrinien.

En conclusion, les recherches expérimentales confirment la vraisemblance de l'action, en milieu naturel, de la nourriture sur la maturation des invertébrés benthiques et particulièrement des Annélides Polychètes.

CONCLUSION

Au cours des paragraphes précédents, il n'était pas souhaitable, sous peine d'altérer la suite logique des chapitres, de préciser les principaux caractères du méroplancton larvaire ou d'énumérer les différents thèmes de recherche qu'il favorise. Ce paragraphe en reprenant et complétant divers éléments déjà exposés tente de mieux cerner l'impact de l'étude du méroplancton larvaire sur la biologie marine.

Le méroplancton larvaire rassemble un grand nombre d'animaux qui proviennent d'horizons systématiques différents, mais qui convergent par leurs caractères étho-écologiques, assurant ainsi une grande homogénéité du groupe. Il y a beaucoup plus de différences entre la biologie du méroplancton et de l'holoplancton d'un même groupe systématique, qu'entre les représentants méroplanctoniques de deux catégories systématiques plus ou moins voisines. De même, les différences biologiques entre la phase larvaire et la phase benthique d'un même taxon apparaissent plus grandes qu'entre les phases larvaires de deux taxons différents. Ce caractère permet vraisemblablement d'expliquer le peu de différences observées dans l'emplacement de l'époque de reproduction des invertébrés benthiques à cycle de développement méroplanctonique. Nous savons (BHAUD, 1972) que pour de nombreuses espèces d'Annélides et d'autres groupes systématiques, l'époque de reproduction est centrée sur une même saison. Le méroplancton par rapport à l'holoplancton présente aussi l'avantage de la proximité de son origine, les stades récoltés du méroplancton sont toujours d'un plus jeune âge que les représentants de l'holoplancton. Lorsque l'existence d'une corrélation est démontrée entre un groupe holoplanctonique et une masse d'eau de caractéristiques données, il n'est pas aisé de savoir si la présence des animaux est liée à la masse d'eau ou si cette dernière, une fois qu'elle occupe le point étudié, détermine leur développement ou la poursuite de leur cycle. Au contraire, l'explication de la présence du méroplancton larvaire est à rechercher au niveau du benthos et à une profondeur bien déterminée. Dans une région présentant une forte instabilité des caractères hydrologiques, il est pratiquement très difficile de suivre un même ensemble holoplanctonique; l'instabilité spatio-temporelle n'a pas la même importance vis-à-vis du méroplancton car il

est toujours possible de montrer qu'en un lieu précis, les ensembles benthiques sont ou non en reproduction.

Le méroplancton larvaire constitue un carrefour biologique et les études afférentes tentent de combler une lacune souvent constatée dans les relations entre le benthos et le plancton. Intéressante en soi, l'étude des larves constitue aussi un test, un témoin de l'activité reproductrice des adultes benthiques. En conséquence, certains problèmes de biologie benthique sont abordés avantagement à partir du plancton. En premier lieu, le méroplancton constitue le reflet de la biologie benthique. Il est possible de préciser à l'aide d'une simple étude des variations numériques mensuelles ou hebdomadaires des larves les époques d'activité reproductrice au cours de l'année, les dates (plus ou moins nettes) des émissions de larves au cours des époques précédentes, enfin le nombre des émissions larvaires successives et dans certains cas, le nombre des générations annuelles. Les diagrammes qualitatifs (qui tiennent compte de l'âge des larves) sont un complément indispensable aux précédents. Ils indiquent pour le stade larvaire planctonique la durée moyenne de séjour dans le plancton, la modalité de croissance jusqu'à la métamorphose, en fait l'évolution des populations biologiques larvaires souvent superposées les unes aux autres. Ces deux types d'étude sont complémentaires. Les conclusions tirées de l'évolution numérique sont confirmées ou non par les diagrammes qualitatifs. Ils permettent de séparer ce qui est dû à la biologie des invertébrés benthiques et ce qui provient de l'hétérogénéité spatiale ou temporelle nécessairement présente. L'évolution annuelle du nombre d'espèces en reproduction permet de préciser l'attache biogéographique de l'ensemble des espèces présentes en une région donnée. Enfin, les comparaisons géographiques de renseignements analogues sont à l'origine des hypothèses liant les facteurs du milieu à la biologie des animaux benthiques. Le méroplancton réalise en second lieu, un lien unique dans le cycle de la matière organique. Dans le milieu marin, on peut distinguer un écosystème pélagique et un autre benthique. On entend par écosystème toute zone présentant une certaine autonomie par rapport aux zones voisines, les interactions entre les éléments d'un écosystème étant supérieures aux interactions avec les éléments d'écosystèmes voisins. Le cas du méroplancton montre que cette définition n'est pas absolue. Le plancton (par l'intermédiaire du méroplancton) est à la fois tributaire et fournisseur du benthos. Dans une première tentative pour définir ces liens on peut considérer que la fluctuation numérique prononcée de la phase adulte à cycle larvaire planctonique est le reflet des conditions de vie du milieu pélagique. Dans un second temps, il apparaît que les pertes énormes de larves constituent une source de nourriture, certes

pour d'autres animaux planctoniques, mais aussi pour les invertébrés benthiques filtreurs. Il serait intéressant de connaître, au profit de quel écosystème s'établit le bilan définitif, résultat de l'intégration du flux énergétique à double polarité qui s'établit entre plancton et benthos. Les relations entre les deux phases du cycle ontogénétique apparaissent multiples et mériteraient une étude fortement détaillée. En troisième lieu, enfin un autre mode de relations entre le plancton et le benthos provient du fait que le méroplancton constitue un élément de contrôle de la distribution spécifique. Les conditions qui règlent la distribution de l'espèce relèvent à la fois du domaine benthique et du domaine pélagique. Tout d'abord les stades les plus sensibles au cours d'un cycle individuel sont les stades larvaires pélagiques, en conséquence la répartition de l'espèce à l'échelle d'une biocénose dépend des conditions rencontrées par les larves. De plus, à l'intérieur de l'aire de distribution spécifique la présence des adultes est modulée par les facteurs benthiques en particulier sédimentologiques. Une restriction à l'utilisation de l'aire de répartition larvaire pour la détermination de l'aire spécifique, provient de l'influence plus ou moins constante des courants qui amènent dans certaines régions les larves d'animaux benthiques qui, une fois adultes, ne peuvent mûrir leurs produits sexuels : il apparaît ainsi des pseudo-populations dans des aires de distribution stériles. Ce dernier cas ne se produit pas toujours et la dissémination larvaire est souvent un facteur de propagation de l'espèce, dans la mesure où toute l'aire possible de répartition de l'espèce n'a pas encore été occupée. Ce lien entre plancton et benthos prend un relief bien particulier lorsque l'on cherche à cerner les conditions d'établissement d'une biocénose benthique. Ce problème par lui-même synthétique, d'une part résume vraisemblablement le mieux toutes les relations existant entre les invertébrés benthiques adultes et le milieu planctonique qui les surmonte, et d'autre part permet de suivre au cours d'un cycle ontogénique le devenir en milieu benthique des larves venant de terminer leur vie pélagique. Les conditions de fixation des larves méroplanctoniques sur un substrat quelconque constituent certes un premier point pour comprendre l'établissement et le développement d'une communauté benthique. Mais le recrutement n'est pas le seul facteur important et la phase pélagique elle-même constitue une potentialité énorme de transfert de matière organique et les conditions de vie planctonique sont telles que ce transfert n'est jamais assuré.

Le méroplancton constitue aussi un carrefour écologique et la manifestation des caractères biologiques des invertébrés adultes benthiques est en relation étroite avec les facteurs du milieu. Deux séries d'observations témoignent de cette corrélation,

selon l'échelle utilisée pour une telle étude. Les comparaisons effectuées localement montrent qu'il est possible d'utiliser la structure d'âge d'un ensemble d'animaux comme témoin de la ressemblance ou de la dissemblance des masses d'eau d'une même région. Ce résultat suppose que lorsque les animaux présentent une même structure d'âge sur une étendue donnée, il existe nécessairement une ressemblance des propriétés hydrologiques « efficaces », ayant un rôle dans la genèse et l'évolution de structures biologiques de la population considérée. Ainsi l'étude réalisée à Madagascar a montré que la zone néritique prospectée peut être représentée par une seule station. En d'autres termes, dans cette zone les adultes benthiques réagissent synchroniquement aux sollicitations du milieu externe. Les comparaisons effectuées sur une large étendue spatiale contribuent aussi à montrer que le méroplancton constitue un carrefour écologique dans le sens qu'en un même lieu, peuvent co-exister plusieurs contingents d'affinité biogéographique différente. D'après l'époque de présence des larves dans le plancton, deux contingents d'Annélides Polychètes apparaissent en Méditerranée : contingent biogéographique d'affinité tempérée (*Nerine*, *Spiophanes Sabellaria*) et contingent d'affinité subtropicale (*Mesochaetopterus*, *Nerine*, *Oxydromus*...). De même dans les zones nordiques (Oresund) s'individualisent, par leur époque de reproduction, les contingents d'affinité boréale et tempérée. De plus l'expérience naturelle constituée par la comparaison de l'époque de reproduction en des lieux éloignés permet de mettre en évidence l'interaction de deux éléments essentiels, d'une part l'amplitude de variation du facteur écologique, d'autre part l'aptitude de l'animal à réagir aux variations des paramètres extérieurs.

Ces considérations générales qui expriment comment on peut comprendre actuellement le rôle du méroplancton dans différents problèmes que traite l'océanographie biologique ne doivent pas dispenser de revenir de façon précise aux sujets abordés dans cette note. Le plus souvent, c'est l'étude de la variation saisonnière numérique d'un groupe quelconque qui est entreprise en premier lieu. Cette variation peut avoir une cause biologique mais aussi être sous la dépendance de l'hétérogénéité numérique du milieu et donc devenir fortement équivoque lors de l'interprétation biologique. Aussi les données numériques sont complétées par une étude qualitative précise qui supprime l'influence parasite du dernier facteur. La variation de la moyenne des tailles ne dépend que de la biologie des animaux, l'hétérogénéité numérique spatio-temporelle n'intervenant pas dans sa détermination. En définitive, pour caractériser le stade d'évolution d'une population, il est nécessaire et suffisant d'obtenir un

bon échantillonnage permettant l'exploitation biométrique. Il existe cependant dans toute tentative descriptive d'un quelconque caractère du plancton une relation entre les modalités de répartition de ce caractère dans l'espace et le temps. Une variation hebdomadaire dite significative, pouvant recevoir une interprétation en dehors de l'effet de hasard, dépend étroitement de la variation spatiale autour du point prospecté régulièrement. Il est à remarquer que très souvent les études de variations saisonnières ou mensuelles ne portent que sur un point bien localisé, sans avoir l'assurance que la série des stations étalées dans le temps et effectuées en un point précis reflète bien la variation considérée à une échelle d'étude plus large. Il est donc nécessaire de combiner, selon les possibilités matérielles, les études de répartition dans le temps et dans l'espace.

Une deuxième phase de travail caractérise la biologie des invertébrés de la région malgache. Les larves pélagiques constituent un moyen d'étude des cycles de reproduction des animaux benthiques. Les observations aussi différentes que celles portant sur l'hydrologie, la durée de présence des larves, les comparaisons à petite échelle géographique, l'expérimentation au laboratoire sur la maturation des individus adultes, permettent de conclure au rôle prépondérant de la nourriture dans l'apparition du périodisme de reproduction. Des précisions peuvent aussi être apportées sur le nombre de cycles gamétogénétiques à l'échelle de l'individu et de la population. L'étude quantitative réalisée à partir de deux points de prélèvements hebdomadaires montre que l'époque de présence des larves des populations benthiques s'étend d'octobre à avril, c'est-à-dire pendant la saison chaude. Cependant un petit nombre de larves peut être récolté tout au long de la saison froide. L'état de maturité est atteint pour l'ensemble de la population benthique pendant un temps restreint que nous définissons comme « époque de reproduction ». Durant la saison froide on peut considérer, compte tenu du faible nombre d'individus benthiques en état de reproduction, que l'ensemble de la population benthique est en repos. Cette étude quantitative met aussi en évidence une série de « séquences » chacune correspondant à l'émission des larves puis à leur décroissance numérique régulière (par prédation, mort ou métamorphose). Puis un nouveau pic apparaît sur les graphiques. Cette grande variation numérique peut témoigner, en saison de reproduction, de l'absence quasi complète des larves étudiées. Cette modalité d'évolution quantitative suppose un synchronisme du comportement biologique des populations benthiques.

L'observation d'un nombre donné de cycles gamétogénétiques au niveau de la population n'indique en rien l'évolution gamétogénétique au

niveau d'un individu : il n'est pas certain qu'un même animal soit responsable de plusieurs pontes successives et capable d'effectuer plusieurs cycles gamétogénétiques. Au contraire, il existe de sérieuses raisons pour penser à une origine parentale différente des larves de *Mesochaetopterus sagittarius* appartenant à 2 cycles gamétogénétiques successifs. Le temps qui s'écoule entre le début de chaque séquence varie de 8 jours à 1 mois. Il semble assez difficile de penser qu'un cycle gamétogénétique puisse s'effectuer en huit jours. Un ensemble d'individus benthiques est donc fortement hétérogène quant aux manifestations biologiques de sa reproduction. Cependant, le fait que des individus différents soient responsables de 2 séquences successives ne permet pas d'affirmer qu'il existe un cycle unique annuel par individu.

Enfin, une troisième phase du travail apparaît non développée ici et réservée à une autre publication (BHAUD, 1972) : elle constitue la synthèse d'observations réalisées dans des régions marines différentes

par leur cycle climatique. Il apparaît alors que les différents schémas proposés (ORTON, 1920) pour expliquer l'emplacement de l'époque de reproduction en un lieu donné n'ont plus une valeur générale contrairement à une opinion encore très répandue (MILEIKOVSKY, 1971). De telles règles basées sur l'emploi de la « température » se révèlent de moins en moins rigoureuses au fur et à mesure de l'augmentation de l'échelle d'observation et de la diversité des cas comparés. Ces résultats sont basés sur nos observations de Madagascar et les comparaisons effectuées avec la Méditerranée occidentale. Il n'est pas exclu que des observations précises réalisées sur le plateau continental méditerranéen, à une profondeur suffisante pour qu'au niveau du benthos les variations saisonnières de nombreux paramètres soient atténuées, amènent aux mêmes conclusions.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 14 mars 1972

ANNEXE

TABLEAU VII

DONNÉES HYDROLOGIQUES.

Les quelques renseignements qui suivent n'ont pas la prétention d'épuiser le sujet. Ils donnent un aperçu des variations saisonnières des principaux facteurs hydrologiques qui peuvent être mis en corrélation avec la biologie des animaux marins, bien que l'assurance d'une relation effective soit le plus souvent hypothétique. La figure 9 et le tableau VII correspondent aux données hydrologiques concernant le point 2, lieu d'enregistrement des variations numériques des larves de *Mesochaetopterus*. On reconnaît quelquefois dans cette région quatre saisons hydrologiques (BINET et DESSIER, 1968) mais en se reportant à la figure on peut voir que l'année hydrologique se divise en deux parties principales : de juin à octobre, saison relativement froide et sèche; de décembre à mai : saison relativement chaude et humide. Les époques intermédiaires, de courte durée, un mois et demi à deux mois, représentent le passage d'une saison à l'autre. Elles sont représentées sur les diagrammes par une ligne pratiquement droite indiquant un gradient constant de variation. Ces lignes sont verticales et leur localisation indique soit un réchauffement précédant la baisse de salinité soit un refroidissement qui la suit. On peut noter de plus que la saison hydrologique caractérisée par une faible salinité et une haute température apparaît très instable sur le diagramme T. S., alors que la stabilité verticale est la plus forte.

La figure 10 porte les diagrammes T. S. englobant les régions de Nosy-Bé et de Banyuls. Ils sont établis d'une part pour le niveau superficiel et d'autre part pour le fond. Les diagrammes de Nosy-Bé sont constitués par une donnée mensuelle; ceux de Banyuls par deux données mensuelles. Les numérotations suivent les mois de l'année. Dans le diagramme du bas, chaque point non numéroté constitue la seconde mesure mensuelle et se rattache à celui qui le précède. La morphologie des diagrammes de surface est fortement différente; dans un cas, la salinité témoigne d'une forte amplitude de variation et dans l'autre, c'est la température. Cette différence tend à disparaître au niveau du fond et l'on peut comprendre que les variations mensuelles de la température jouent un rôle très important en Méditerranée occidentale (BHAUD, 1972). Comme nous revenons à plusieurs reprises sur les comparaisons effectuées entre la Méditerranée occidentale et le plateau continental au nord-ouest de Madagascar, les tableaux VIII, IX et X précisent les données hydrologiques en ces deux régions.

Données hydrologiques concernant le point 2 (Nosy-Bé) entre avril 1967 et juin 1968. E' : stabilité verticale calculée selon

$$\text{la formule } E' = \frac{\Delta\sigma_t}{\Delta h} \times 10^4$$

N°	date	t 2m	t 40m	S 2m	S 40m	σ_t 2m	σ_t 40m	E'
1	5. 4.67	29,70	26,45	33,22	34,98	20,516	22,898	595
2	14. 4	29,80	27,05	33,70	34,83	20,841	22,595	438
3	19. 4	29,85	27,25	34,02	34,83	21,064	22,531	367
4	2. 5	30,00	28,75	33,27	34,63	20,451	21,891	360
5	16. 5	29,50	28,80	34,54	34,72	21,542	21,943	100
6	23. 5	29,30	28,20	34,59	34,81	21,677	22,208	133
7	30. 5	28,80	27,65	34,45	34,81	21,739	22,387	162
8	5. 6	28,40	27,40	34,63	34,85	22,007	22,498	123
9	12. 6	28,15	27,10	34,80	34,89	22,217	22,624	102
10	19. 6	27,85	27,20	34,86	34,86	22,360	22,570	53
11	4. 7	27,50	27,00	34,91	34,88	22,510	22,649	35
12	10. 7	27,20	26,60	34,95	34,93	22,637	22,813	44
13	17. 7	27,05	26,10	34,95	34,92	22,685	22,963	70
14	24. 7	27,10	26,15	34,95	34,95	22,669	22,969	75
15	31. 7	26,80	25,95	34,86	34,88	22,683	22,979	74
16	7. 8	26,65	25,52	34,94	34,89	22,805	23,119	79
17	21. 8	26,80	25,55	34,99	34,94	22,795	23,149	89
18	28. 8	26,35	25,30	34,98	34,90	22,930	23,196	67
19	4. 9	26,60	25,48	34,99	34,92	22,848	23,156	77
20	11. 9	26,40	25,45	35,00	34,88	22,929	23,225	74
21	18. 9	26,50	25,36	34,98	34,93	22,882	23,200	80
22	25. 9	26,35	25,45	34,97	34,93	22,922	23,182	65
23	2.10	26,90	25,40	35,03	34,95	22,793	23,203	103
24	9.10	27,12	25,68	35,03	35,00	22,723	23,154	108
25	16.10	27,60	25,80	35,04	35,00	22,576	23,117	135
26	23.10	27,87	25,80	35,05	35,00	22,495	23,117	156
27	30.10	28,25	25,60	35,10	35,00	22,409	23,179	193
28	8.11	28,50	25,60	34,99	35,00	22,244	23,179	234
29	18.11	28,70	25,55	34,95	35,01	22,148	23,201	263
30	28.11	28,75	27,00	34,50	34,87	21,794	22,641	212
31	9.12.67	29,09	26,52	34,16	34,98	21,425	22,879	364
32	10. 1.68	28,72	25,90	31,97	34,90	19,907	23,011	776
33	12. 1	28,48	25,60	32,73	34,92	20,555	23,118	641
34	19. 1	27,90	25,80	33,49	34,56	21,314	22,786	368
35	27. 1	27,80	26,05	34,06	34,56	22,151	22,707	139
36	6. 2	28,86	25,30	33,85	34,78	21,269	23,105	459
37	15. 2	28,90	25,55	31,84	34,80	19,750	23,043	823
38	23. 2	28,95	26,10	33,84	34,68	21,232	22,782	388
39	2. 3	28,90	26,55	32,25	34,64	20,057	22,611	639
40	11. 3	29,20	26,75	31,62	34,87	19,487	22,721	803
41	25. 3	29,60	26,43	26,59	34,67	15,600	22,670	1768
42	3. 4	28,90	26,75	31,77	34,37	19,698	22,345	662
43	12. 4	29,20	26,70	31,20	34,45	19,173	22,420	812
44	22. 4	29,30	27,10	32,44	34,50	20,065	22,331	567
45	2. 5	28,80	24,70	33,50	34,55	21,027	23,113	522
46	11. 5	28,80	26,45	34,20	34,60	21,552	22,612	265
47	21. 5	28,40	26,70	34,40	34,80	21,834	22,684	213
48	30. 5	27,80	27,20	34,55	34,85	22,143	22,562	105
49	8. 6	27,90	26,60	34,90	34,90	22,374	22,791	104
50	21. 6	27,20	26,40	34,90	34,88	22,600	22,839	60

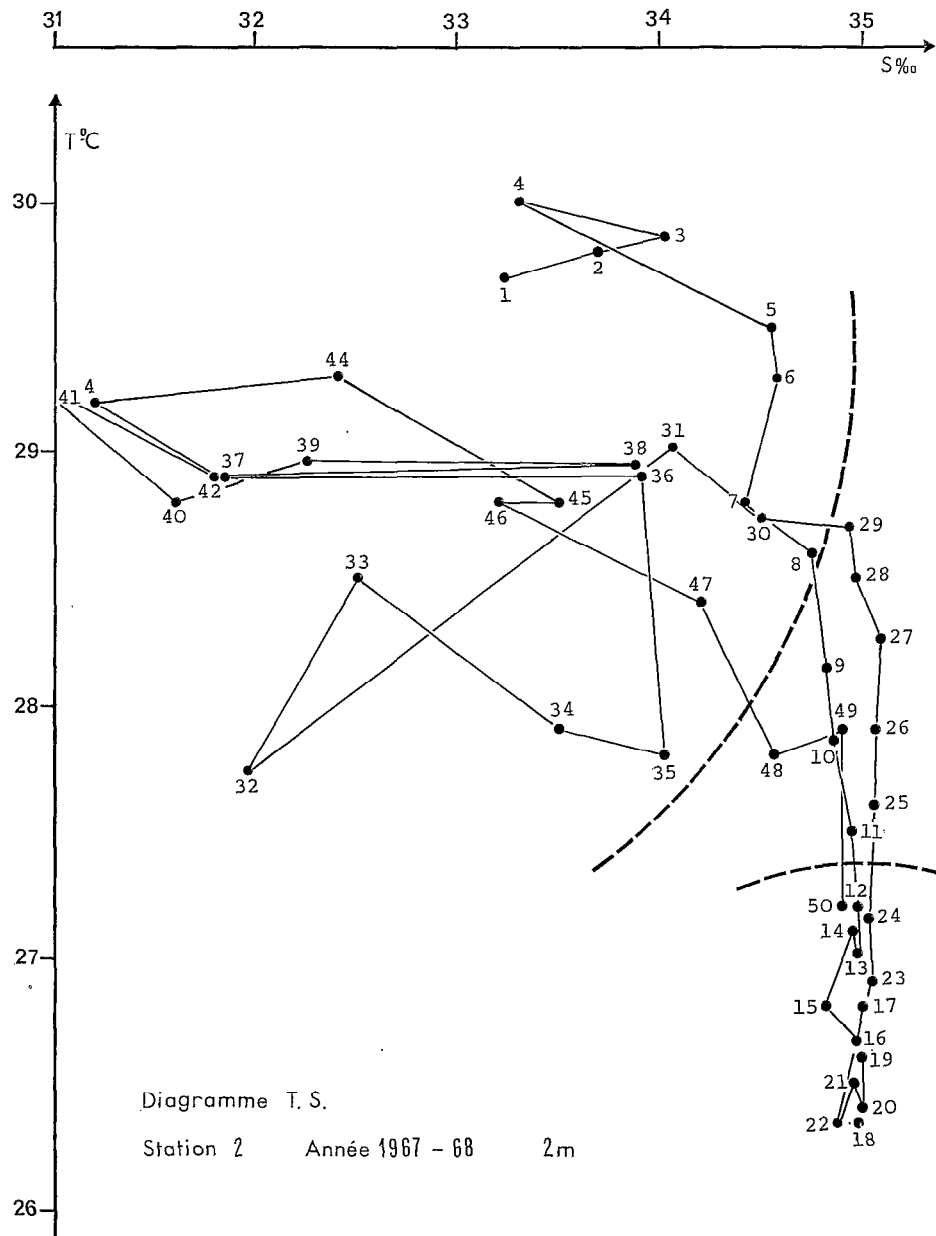


Fig. 9. — Diagramme T. S. correspondant au point 2 (Nosy-Bé). Année 1967-1968 - 2 m.

TABLEAU VIII

Moyennes mensuelles des températures et salinités établies sur deux années, au point 2. Nosy-Bé (l'emplacement de ce point est donné par BHAUD, 1972)

2 m. Température-Salinité		40 m. Température-Salinité	
Avril	29,46 32,73	26,88 34,66	
Mai	28,93 34,19	27,31 34,72	
Juin	27,90 34,82	26,94 34,88	
Juill.	27,13 34,92	26,36 34,91	
Août	26,60 34,97	25,46 34,91	
Sept.	26,46 34,99	25,44 34,92	
Oct.	27,55 35,05	25,66 34,99	
Nov.	28,65 34,81	26,05 34,96	
Déc.	29,09 34,16	26,52 34,98	
Jan.	28,23 33,06	25,84 34,74	
Fév.	28,90 33,18	25,65 34,75	
Mars	29,23 30,15	26,58 34,73	

TABLEAU IX

Moyennes par quinzaine des températures et salinités établies sur trois années (de 1965 à 1968) au point B situé en province néritique sur un fond de 55 mètres, région de Banyuls-sur-Mer (l'emplacement de ce point est donné par BHAUD et col., 1966)

	Salinité		Température	
	1 m	50 m	1 m	50 m
Juin	37,23 37,11	37,84 37,98	17,13 19,29	13,50 13,46
Juill.	37,08 37,68	37,97 38,06	20,66 20,98	13,72 13,69
Août	37,73 37,77	38,08 38,03	21,21 20,61	13,38 13,82
Sept.	37,83 34,47	37,93 38,04	19,44 18,88	14,42 14,75
Oct.	36,18 36,74	37,87 37,89	19,08 18,48	17,03 18,01
Nov.	36,69 37,26	37,98 37,92	16,56 15,00	16,10 15,21
Déc.	37,87 37,86	38,25 38,08	13,89 12,85	13,58 12,75
Jan.	37,78 37,86	38,03 37,88	12,12 11,42	12,08 11,05
Fév.	37,07 36,08	37,58 37,35	10,70 10,89	10,67 11,41
Mars	36,85 37,54	37,61 37,69	11,37 11,74	11,75 11,89
Avril	37,12 36,77	37,87 37,72	12,66 13,42	12,34 12,38
Mai	37,30 37,08	37,93 37,81	14,45 15,58	12,85 13,19

TABLEAU X

Moyennes par quinzaine des températures et salinités établies sur deux années (de 1966 à 1968) au point C situé en province néritique sur un fond de 90 mètres, région de Banyuls-sur-Mer (l'emplacement de ce point est donné par BHAUD et col., 1966)

	Salinité		Température	
	1 m	90 m	1 m	90 m
Juin	37,50 37,47	38,05 38,10	16,81 18,11	12,96 13,10
Juill.	37,58 37,64	38,11 38,19	20,35 22,61	13,09 13,16
Août	37,62 37,81	37,99 38,10	21,42 20,59	13,35 13,31
Sept.	37,80 37,74	38,14 38,02	20,53 19,57	13,25 13,77
Oct.	34,84 37,58	38,09 38,05	19,39 18,62	13,77 14,09
Nov.	37,91 37,91	38,15 38,00	16,30 15,19	13,53 14,26
Déc.	37,94 37,94	37,97 37,98	13,92 13,45	12,22 12,81
Jan.	37,99 38,00	38,01 38,04	12,29 12,03	12,04 10,90
Fév.	38,12 37,75	38,08 37,98	12,05 11,89	12,01 12,01
Mars	37,55 37,74	37,88 38,01	12,10 12,18	12,09 12,22
Avril	37,81 37,16	37,98 37,93	12,95 13,44	12,37 12,52
Mai	37,60 37,68	37,98 38,08	14,64 13,77	12,65 13,19

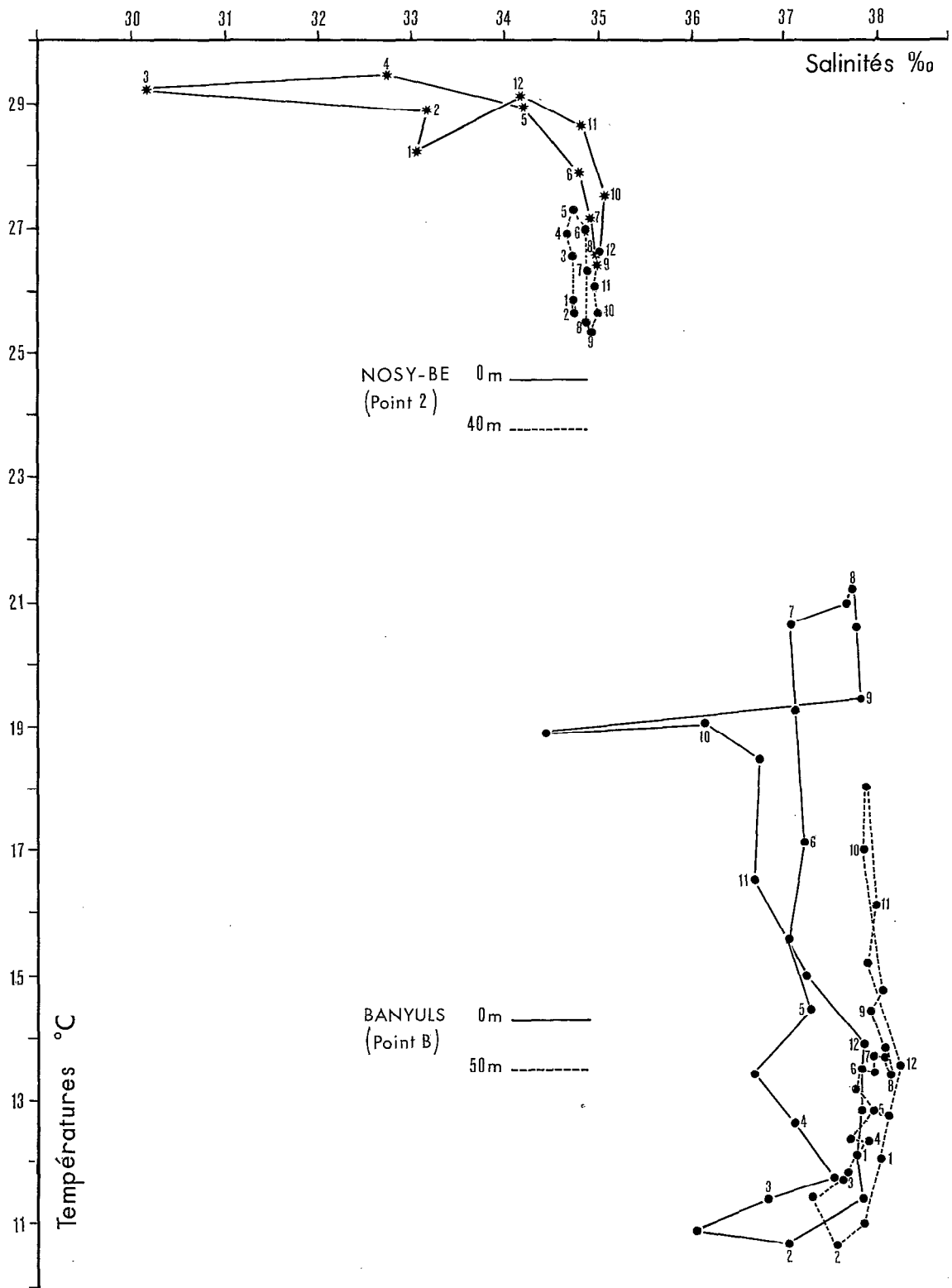


Fig. 10. — Diagramme T. S. intégrant les régions de Banyuls (Méditerranée occidentale) et Nosy-Bé (nord-ouest de Madagascar).

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (D. T.), 1959. — The embryology of the Polychaete *Scoloplos armiger*. *Q. Jl microsc. Sci.*, **100** : 89-166.
- ANDERSON (G.), 1964. — The seasonal and geographic distribution of primary productivity off the Washington and Oregon coast. *Limnol. Oceanogr.*, **9**, 3 : 284-302.
- ANGOT (M.), 1967. — Phytoplancton et production primaire en zone littorale tropicale à Nosy-Bé (Madagascar). *Thèse Doc., Fac. Sci. Univ., Paris* : 1-160.
- BHAUD (M.), JACQUES (G.) et RAZOULS (C.), 1966. — Données météorologiques et hydrologiques de la région de Banyuls-sur-Mer : année 1965-1966 (point côtier). *Vie Milieu*, **18**, 1 B : 435-437.
- BHAUD (M.), 1969 a. — Étude de la migration verticale quotidienne des larves de *Mesochaetopterus sagittarius* à Nosy-Bé (Madagascar). *Mar. Biol.*, **4**, 1 : 28-35.
- BHAUD (M.), 1969 b. — Remarques systématiques et biogéographiques sur le genre *Mesochaetopterus* Potts, 1914. *Vie Milieu*, **20**, 2 B : 325-332.
- BHAUD (M.), 1971. — Aspects systématiques et biogéographiques de l'étude des larves planctoniques d'Annélides Polychètes. *Thèse Doc. Fac. Sci. Univ. Paris* : 1-464.
- BHAUD (M.), 1972. — Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. *Mar. Biol.* (sous presse).
- BINET (D.) et DESSIER (A.), 1968. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. III. Premières données sur les Copépodes. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **6** : 3-16.
- BOUGIS (P.), NIVAL (P.) et NIVAL (S.), 1968. — Distribution quantitative comparée du phytoplancton et des Copépodes dans les eaux superficielles de la rade de Villefranche. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **2**, 3 : 239-251.
- GAZAUX (C.), 1970. — Recherches sur l'écologie et le développement larvaires des Polychètes de la région d'Arcachon. *Thèse Fac. Sc. Univ. Bordeaux* : 1-355.
- CLARK (M. E.), 1964. — Biochemical studies on the coelomic fluid of *Nephtys hombergi* (Polychaeta : Nephtyidae) with observations on changes during different physiological states. *Biol. Bull.*, **127** : 63-84.
- COSTE (B.) et MINAS (H. J.), 1967. — Premières observations sur la distribution des taux de productivité et de concentration de sels nutritifs des eaux de surface du golfe du Lion. *Cah. Océanogr.*, **19**, 5 : 417-429.
- DALES (R. P.), 1957. — Preliminary observations on the role of the coelomic cells in food storage and transport in certain polychaetes. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **36** : 91-110.
- DAPSON (R. W.), 1971. — Quantitative comparison of populations with different age structures. *Ann. Zool. Fennicae*, **8** : 75-79.
- DURCHON (M.) et LAFON (M.), 1951. — Quelques données biochimiques sur les Annélides. *Ann. Sc. nat., Zool. et Biol. an.*, **13** : 427-452.
- FRANQUEVILLE (C.), 1971. — Macroplancton profond (invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. *Telhus*, **III**, 1 : 11-56.
- FRONTIER (S.), 1963. — Hétéropodes et Ptéropodes du plancton de Nosy-Bé. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, **1**, 6 : 213-227.
- FRONTIER (S.), 1966. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. I. Programme des récoltes et techniques d'étude. II. Plancton de surface aux stations 5 et 10. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **4**, (3) : 3-37.
- FRONTIER (S.), 1969. — Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **3**, 1 : 18-26.
- FRONTIER (S.), 1970. — Zooplancton de la région de Nosy-Bé. IV. Plancton de surface aux stations 3, 4 et 11. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **8**, (2) : 3-17.
- JACQUES (G.), 1967. — Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). I. Pigments et populations phytoplanctoniques dans le Golfe du Lion en mars 1966. *Vie Milieu*, **18**, 2 B : 239-271.
- JONES (P. G.) et HAQ (S. M.), 1963. — The distribution of Phaeocystis in the eastern Irish sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **28**, 1 : 8-20.
- KORN (H.), 1958. — Zur Unterscheidung der larven von *Harmothoe kinberg* 1857. *Kieler Meeresforschungen*, **14**, 2 : 177-186.
- LE RESTE (L.), 1970. — Biologie de *Acetes erythraeus* (Sergestidae) dans une baie du N. W. de Madagascar (Baie d'Ambaro). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **8**, (2) : 35-56.
- LE RESTE (L.), 1970. — Contribution à l'étude du rythme d'activité nocturne de *Panaeus indicus* et *Parapenaeopsis acclivirostris* (Crustacea Decapoda Natantia). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **8** (3) : 3-10.
- MILEIKOVSKY (S. A.), 1970. — The relation between the breeding and the spawning of marine shallow shelf bottom invertebrates and the water temperature. (Russe, résumé anglais). *Trudy Inst. Okeanol.*, **88** : 113-149.
- ORTON (J. H.), 1920. — Sea temperature, breeding and distribution in marine animals. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **12** : 339-366.
- PETIT (D.) et al., 1969. — Le filet « Lucifer », filet à plancton horizontal fermant ; description, manœuvre, performances. Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé, Doc. n° 9 multigrad., 16 p.

- RILEY (G. A.), 1937. — The significance of the Mississippi River drainage for biological conditions in the northern Gulf of Mexico. *J. mar. Res.*, **1**, 1 : 60-74.
- SOURNIA (A.), 1968. — Variations saisonnières et nyctémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale, à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **53** : 1-76.
- STRELTSOV (V. E.), 1966. — Regularities in the post embryonic growth of the Polychaeta *Harmoihoë imbricata* L. (Polychaeta Errantia) on the littoral of the southern part of the Barentz sea. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, **169**, 6 : 1442-1445.
- THORSON (G.), 1936. — The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates. *Meddr Groenland*, **100**, 6 : 1-155.
- THORSON (G.), 1946. — Reproduction and larval development of Danish Marine bottom invertebrates. *Meddr Kommn Danm. Fisk.-og Havunders. S. Plankton*, Bd IV, 1 : 1-523.
- THORSON (G.), 1961. — Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. Oceanography. Mary Sears ed. *Amer. Assoc. Adv. Sci.*, n° 67 : 455-474.