Transport larvaire en Manche. Exemple de *Pectinaria koreni* (Malmgren), annélide polychète, en baie de Seine

Transport larvaire Vent Manche Pectinaria koreni Baie de Seine

Larval transport Wind English Channel Pectinaria koreni Seine Bay

Yvan LAGADEUC

Station Marine de Wimereux, URA CNRS 1363, BP 80, 62930 Wimereux, France.

Adresse actuelle : GIROQ, Université Laval, Faculté des Sciences et de Génie, Québec, Québec, G1K 7P4, Canada.

Reçu le 16/07/91, révisé le 5/06/92, accepté le 9/06/92.

RÉSUMÉ

L'objectif de cette étude est de comprendre l'influence sur le transport des larves des différents facteurs responsables de l'hydrodynamisme en Manche. Pour cela, nous avons sélectionné la population de l'annélide polychète *Pectinaria koreni* de la baie de Seine orientale, cette population et ce site étant particulièrement appropriés pour une telle étude.

Grâce à un échantillonnage intensif mené en 1987, différents schémas de transport ont été mis en évidence. Le premier correspond à celui de la circulation résiduelle moyenne dominée par la marée : les larves sont transportées principalement en direction du Nord, et il existe une rétention des larves dans le secteur proche de l'embouchure, en raison de l'interaction entre la répartition verticale des larves et la structure verticale des courants. Les autres schémas correspondent aux effets du vent. Les larves sont transportées en direction du Nord avec des vents d'Ouest, sans qu'il y ait de rétention des larves à proximité de l'embouchure. Avec des vents d'Est, les larves sont transportées en direction de l'Ouest, et la rétention peut être présente ou disparaître suivant l'intensité du vent. D'autre part, pour une même intensité de vent, ceux provenant de l'Est induisent un transport plus rapide.

Finalement, nos résultats montrent qu'à l'échelle de temps de vie d'une larve (une quinzaine de jours dans le cas présent), et en dépit du caractère mégatidal de la Manche, c'est le vent qui est probablement responsable de la plus grande variabilité dans le transport.

Oceanologica Acta, 1992. 15, 4, 383-395.

ABSTRACT

Larval transport in the English Channel. Example of the annelid polychaete, *Pectinaria koreni* (Malmgren), in the Seine Bay

The objective of this study is to understand the influence on larval transport of the different hydrodynamic factors present in the English Channel. A population of annelid polychaetes, *Pectinaria koreni*, and a site, the Seine Bay, were chosen as being particularly appropriate for such a study.

Different patterns of larval transport were observed during an intensive sampling season in 1987. The first pattern corresponds to the average residual transport

* Contribution au programme du GDR «Manche» et au PNDR.

which is dominated by tide: larvae are mainly transported northward, and a larval retention exists near the mouth of the estuary due to the interaction between the vertical current structure and the vertical distribution of larvae. The other patterns are wind-driven. Larvae are transported northward with westerly winds, without retention near the estuary. With easterly winds, larvae are transported westward, with or without retention. The speed with which the larvae are transported varies also with the wind direction : easterly winds cause a faster transport of larvae.

In conclusion, even though tides are very important in the English Channel, most the variability in larval transport is probably due to the winds.

Oceanologica Acta, 1992. 15, 4, 383-395.

INTRODUCTION

En Manche, le transport des masses d'eau s'effectue sous l'action conjointe de la marée, du vent et des champs de pression atmosphérique (Prandle, 1978 a et b). Toutefois il apparaît que la marée est le facteur hydrodynamique principal, son action représente environ la moitié du transport total (Pingree et Maddock, 1977; Prandle, 1978 a et b; Djenidi et al., 1986). D'autre part, en raison de son amplitude, la marée gouverne un grand nombre des caractéristiques de la Manche. Par exemple, son action a été reconnue sur la structure thermo-haline (Pingree et Maddock, 1977 ; Pingree et al., 1975; Agoumi et al., 1983; Brylinski et Lagadeuc, 1990), ou encore sur la répartition des éléments chimiques (Guéguéniat et al., 1988), des particules inertes ou vivantes (Thomas, 1986; Avoine et Larsonneur, 1987; Brylinski et Lagadeuc, 1988). Elle intervient également dans la répartition des sédiments et des communautés benthiques associées (Cabioch et al., 1977 ; Pingree et Maddock, 1977 ; Larsonneur et al., 1982) : les sédiments grossiers, qui dominent sur l'ensemble de la Manche, sont associés aux courants intenses, alors que les dépôts fins sont associés aux zones de faibles courants, et sont confinés dans les baies et estuaires. D'autre part, elle peut influencer directement la dynamique de ces communautés benthiques. En effet, un grand nombre d'invertébrés benthiques possède une phase larvaire pélagique (Thorson, 1950) qui est soumise à un transport par advection et diffusion (Scheltema, 1986). Un tel transport peut alors présenter des effets, avantageux ou non, sur le recrutement d'une population. Avantageux dans le sens où il peut permettre la communication entre des populations géographiquement distantes (Lagadeuc et Brylinski, 1987), ou encore permettre aux larves de coloniser des substrats vierges (Christie et Green, 1982 ; Green, 1983). Ce transport peut également nuire, lorsque par exemple les larves sont emmenées sur des sites impropres à leur recrutement, en raison, par exemple, d'une granulométrie inadéquate du sédiment (White et al., 1988).

En Manche, Lagadeuc et Brylinski (1987) ont montré que le transport des larves pouvait expliquer le maintien d'une population géographiquement isolée de l'annélide polychète *Polydora ciliata* (Johnston). En effet, une population de cette espèce localisée sur le littoral boulonnais (nord de la France) peut bénéficier d'un apport des larves émises par une autre population située 70 km plus au Sud. Toutefois, en raison de l'absence d'un suivi permanent du panache larvaire, le trajet des larves n'a pu être défini. Par conséquent, nous ne pouvons identifier quel est, ou quels sont les processus hydrodynamiques, parmi ceux identifiés en Manche, qui peuvent être source de variabilité dans le transport des larves, et ainsi influencer le recrutement. En effet, si la marée est responsable de la moitié du transport des masses d'eau, le vent, qui ne représente qu'environ un quart de la circulation résiduelle moyenne, peut jouer une part plus importante dans la variabilité de la circulation résiduelle à une échelle de temps inférieure au mois (Prandle, 1978 a et b).

L'objectif du présent travail est de définir le facteur hydrodynamique qui prédomine en Manche dans le transport des larves.

Sélection d'une population

L'observation permanente d'un panache larvaire est nécessaire pour une parfaite compréhension de l'influence de l'hydrodynamisme sur le transport des larves (Cameron, 1986; Boicourt, 1988). Cette nécessité s'oppose à un grand nombre de contraintes (Cameron, 1986 ; Scheltema, 1986 ; Tremblay et al., 1987 ; Carriker, 1988 ; Mann, 1988). Parmi celles-ci, les plus souvent évoquées sont l'effort intense d'échantillonnage et de dépouillement qu'engendre un suivi permanent d'un panache larvaire, ou encore la difficulté à reconnaître les larves depuis leur émission jusqu'au moment de leur recrutement. Toutefois, en effectuant un choix précis du site et de la population étudiée il est possible de limiter les contraintes et ainsi de pouvoir observer un panache larvaire depuis son émission jusqu'à son recrutement. Avant d'entreprendre notre étude, nous avons donc identifié un certain nombre de critères devant nous permettre de sélectionner une population dont l'étude du transport de la phase larvaire est alors envisageable. Ces critères portent à la fois sur l'espèce et la population. En tout premier lieu, les larves doivent être facilement identifiables depuis les premiers stades, jusqu'à la métamorphose. D'autre part, la période de ponte doit être brève afin que l'entrée des larves dans le système hydrodynamique soit la plus simultanée possible. Les abondances de larves doivent être élevées, afin d'éviter les problèmes liés à l'échantillonnage des faibles abondances. Enfin, la population de géniteurs doit présenter une répartition insulaire afin, d'une part de connaître précisément les lieux d'injection des larves dans le système hydrodynamique, d'autre part de limiter la possibilité de superposition du panache larvaire que nous observons avec celui d'une autre population. A partir des données de la littérature (Cabioch, 1968 ; Cabioch et Gentil, 1975 ; Cabioch et Glaçon, 1975 et 1977 ; Gentil, 1976 ; Cabioch *et al.*, 1977 ; Retière, 1979 ; Dauvin, 1984 ; Gentil *et al.*, 1986), nous avons sélectionné une population qui répondait au mieux à nos exigences, il s'agit de la population de l'annélide polychète *Pectinaria koreni* (Malmgren) du peuplement à *Abra alba-Pectinaria koreni* de la baie de Seine orientale.

Caractéristiques hydrodynamiques de la baie de Seine

Dans ce secteur de la Manche, la circulation résiduelle résulte de trois phénomènes simultanés (Le Hir *et al.*, 1986). En effet, outre la marée et les phénomènes météorologiques (vents locaux et champs de pression atmosphérique) qui agissent sur l'ensemble de la Manche, il existe une circulation résiduelle liée au gradient de densité généré par la Seine. Le schéma général de la circulation résiduelle moyenne est présenté à la figure 1.

Dans le secteur oriental de la baie, là où la population de P. koreni est localisée, la circulation résiduelle se caractérise dans le secteur proche de l'estuaire, en raison du gradient de densité, par un courant dirigé vers l'intérieur de l'embouchure au voisinage du fond, et vers l'extérieur de l'embouchure en surface. Deux tourbillons anticycloniques ont également été identifiés : au large du cap d'Antifer et au large de Ouistreham. Celui du cap d'Antifer favorise la sortie des eaux de la Seine par le nord-ouest, tout en les maintenant à proximité de la côte. La position géographique et l'intensité de ce phénomène étant peu précises, les auteurs ont positionné des points d'interrogation dans ce secteur. Enfin les secteurs côtiers, en raison des faibles profondeurs, sont les plus sensibles aux effets du vent; cependant ceux-ci n'agissent pas sur la circulation résiduelle à long terme comme le matérialise le 0 positionné au centre de la double flèche.

En raison de ces caractéristiques hydrodynamiques, les schémas de transport pourront correspondre, soit à celui de la circulation résiduelle moyenne dominée par l'effet de marée, soit à celui de la circulation induite par le vent, soit à celui des courants provoqués par le gradient de densité ou bien encore à une combinaison de ces différents schémas. Dans la situation d'une prédominance de la circulation résiduelle de marée, les larves subiront dans un premier temps un transport faible à proximité de l'embouchure en raison des vitesses résiduelles de marée faibles dans ce secteur (Salomon, 1986). Par la suite les larves seront transportées préférentiellement en direction du Nord, entre le cap de la Héve et le cap d'Antifer, et secondairement en direction de l'Ouest. Une telle image du transport a été observée avec les matières en suspension comme le montrent les données satellitaires de Thomas (1986). Si c'est l'influence du vent qui prédomine, les larves seront exclusivement transportées en direction du Nord avec des vents provenant de secteur Ouest (compris entre le Nord et le Sud), et en direction de l'Ouest avec des vents provenant de secteur Est [compris entre le Sud et le Nord (Le Hir et al., 1986)]. Enfin, la présence d'un gradient vertical de densité à proximité de l'embouchure devrait permettre d'accroître la rétention des larves dans le secteur proche de l'embouchure, en raison d'une localisation des larves sous l'halocline et de l'existence d'une migration ontogénique (Lagadeuc, 1992).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Caractéristiques de l'espèce et de la population

P. koreni est l'une des espèces dominantes du peuplement à *Abra alba-Pectinaria koreni* de la baie de Seine orientale. Les abondances varient entre 50 individus/m² en période hivernale, et 3 000 individus/m² en période estivale juste après le recrutement (Gentil *et al.*, 1986). Entre 1986 et 1988, les géniteurs ont été localisés dans un même secteur de la baie de Seine orientale [fig. 2 (Lagadeuc *et al.*, 1990; Lambert, 1991)]. Les abondances maximales sont situées au large du Havre. Cette espèce est également rencontrée, dans des densités moindres, au large du secteur de Cabourg, à mi-chemin entre le Havre et Antifer, et finalement dans le port d'Antifer (Elkaim et Irlinger, 1987; Lambert, 1991). Les populations de cette espèce les plus proches sont situées à environ 90 km en direction de



Figure 1

Schéma de la circulation résiduelle moyenne en baie de Seine (d'après Le Hir *et al.*, 1986).

Average residual circulation in the Seine Bay (from Le Hir et al., 1986).



Localisation de la population benthique de *Pectinaria koreni* en baie de Seine orientale (d'après Lagadeuc *et al.*, 1990, et Lambert, 1991), et trajet parcouru lors de l'échantillonnage planctonique.

Location of the benthic population of Pectinaria koreni in the eastern Seine Bay (from Lagadeuc et al., 1990 and Lambert, 1991), and plankton sampling design.

l'Ouest (en baie des Veys), ou à environ 60 km en direction du Nord-Est, face à Fécamp (Cabioch et Glaçon, 1977; Gentil, 1976). Ces distributions insulaires sont liées au fait que ce peuplement, qui est associé aux sables fins et envasés, est localisé, en Manche, dans les estuaires et les baies (Cabioch et Gentil, 1975; Larsonneur *et al.*, 1982).

Les individus ont une durée de vie de 15 à 18 mois, et ils ne se reproduisent qu'une fois (Elkaim et Irlinger, 1987 ; Irlinger *et al.*, 1991). Les observations benthiques indiquent que le nombre d'oeufs libéré par chaque femelle est élevé (entre 1.10^5 et 9.10^5 ; Brouazin, 1988), et que la ponte s'effectuerait en deux vagues annuelles, la plus importante entre mai et juillet, la seconde entre juillet et septembre (Elkaim et Irlinger, 1987; Irlinger *et al.*, 1991).

La phase larvaire a été décrite par divers auteurs (Wilson, 1936; Thorson, 1946; Rasmussen, 1973; Cazaux, 1981; Lagadeuc, 1990), et six stades différents ont été identifiés : deux stades trochophoriens (stades 1 et 2), trois stades métatrochophoriens (stades 3, 4 et 5) et un stade aulophore (Lagadeuc, 1990). En baie de Seine, la durée de vie de l'ensemble des stades strictement pélagiques a été estimée en 1987 entre 11 et 13 jours (tableau; Lagadeuc, 1990).

Stratégie d'échantillonnage et de dénombrement des échantillons

En fonction de la durée de vie des larves, nous avons retenu un pas temporel d'échantillonnage de deux jours ; toutefois, en raison des conditions climatiques, il n'a pas toujours été possible de conserver ce rythme. Ainsi, entre le 8 mai et le 5 juin 1987, douze campagnes ont été effectuées : 8, 10, 14, 17, 19, 23, 25, 27, 29, 31 mai et 2, 5 juin. Certaines campagnes (14, 17 et 19 juin) n'ont pas été exploitées car le nombre de larves présentes dans les échantillons était trop faible.

Les prélèvements ont été réalisés en continu à l'aide d'une pompe (pompe PCM Moineau d'un débit de 300 l/mn), à une profondeur de 3 m en raison d'une localisation des abondances maximales de larves à cette profondeur (Lagadeuc, 1990 ; 1992). Le trajet suivi (fig. 2) dérive d'observations préliminaires réalisées dans ce secteur, montrant une localisation des larves en grand nombre face à l'embouchure de la Seine, et en abondance moindre entre Le Havre et Antifer (Lagadeuc, 1990 ; Lagadeuc et al., 1990), et du schéma moyen de la circulation résiduelle (Le Hir et al., 1986). Cependant, après chaque campagne, un dépouillement partiel était effectué, afin de modifier le trajet si celui-ci ne nous permettait plus de circonscrire la quasi-totalité du panache larvaire (par exemple le 10 mai). Ce trajet, représentant une distance d'environ 55 milles, était parcouru en environ 9 heures. En dépit du déplacement des masses d'eau au cours du cycle de marée, Thiébaut (1990) montre, en utilisant un modèle numérique de marée, que l'échantillonnage n'est jamais réalisé deux fois dans la même masse d'eau, et que la distorsion du panache de larves est faible.

Chaque échantillon correspond à un pompage de 5 minutes (soit 1,5 m³), ce qui équivaut également à une distance parcourue d'environ un demi-mille marin. L'eau pompée était filtrée sur le navire dans des filets de 80 μ m de vide de maille [la taille du premier stade larvaire étant d'environ 110 μ m (Wilson, 1936)], puis les prélèvements étaient conservés dans une solution tamponnée d'eau de mer formolée à 5 %. Au début de chaque échantillon, la salinité et la température étaient mesurées (thermo-salino-mètre Beckman).

Le dénombrement des larves dans les échantillons est effectué suivant la méthode de fractionnement préconisée par Frontier (1969 ; 1972). Une fraction de l'échantillon (1/10, 1/20, 1/30..., selon l'abondance de la récolte) est prélevée au moyen d'une poire après homogénéisation par agitation. Nous procédons au comptage d'un deuxième réplicat lorsque le nombre de larves dénombrées est inférieure à 100 (Frontier, 1972).

Tableau

Age et durée de vie des différents stades larvaires de *P. koreni* en baie de Seine (d'après Lagadeuc, 1990).

Age and life span of the different larval stages of P. koreni in the Seine Bay (from Lagadeuc, 1990).

	TROCHOPHORE		Métatrochophore		
	Stade 1	Stade 2	Stade 3	Stade 4	Stade 5
Taille (µm)	110-150	150-230	230-580	580-77	700
Durée de vie (jours)	, 1	2-3	4-5	2	1
Age (jours)	1-2	2-5	4-10	8-12	11-13

Dans un premier temps, un échantillon sur deux a été analysé, puis, lorsque les variations d'abondance nous apparaissaient élevées entre les deux échantillons (entre plusieurs dizaines ou centaines de larves suivant l'abondance totale contenue dans le prélèvement), l'échantillon intermédiaire était dénombré.

Au cours de chaque dénombrement, afin de définir la structure démographique de la population larvaire, nous avons différencié les larves suivant les six stades présentés précédemment.

ANALYSE DES DONNÉES

Représentation de la répartition des larves

Afin de comparer les schémas de dispersion d'une campagne à l'autre, nous avons eu recours aux classes d'abondances. Pour chacune des campagnes, les abondances ont été divisées en un même nombre de classes (dix classes), afin que les variations d'abondance totale pouvant être observées entre deux campagnes ne dictent pas le nombre de classe, et de ce fait la représentation de la répartition des larves. Pour cela, après avoir transformé les abondances en $\log^2(x + 1)$ [Frontier, 1973], l'abondance maximale exprimée dans cette métrique (AMax) était divisée par 10 ; nous obtenions ainsi les limites de chacune des classes : la limite supérieure de la classe I étant égale à une fois AMax divisée par 10, celle de la classe II à deux fois AMax divisée par 10, etc. La limite inférieure de la classe I correspond toujours à un individu. Par la suite, lorsque nous observions, entre deux échantillons, un changement de classe d'abondance, nous portions sur la carte l'isoplèthe correspondante.

Analyse de la structure démographique

Pour déterminer la structure démographique et la répartition des différents stades, nous avons utilisé deux approches. La première consiste en l'élaboration d'une carte représentant la répartition d'un stade donné lorsque cela est possible (abondances suffisamment élevées), suivant la même procédure que pour l'ensemble des stades. La deuxième consiste à comparer, au moyen d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) et de l'analyse factorielle des correspondances (AFC), la structure démographique des différents échantillons. L'utilisation de ces deux techniques nous permet de regrouper les échantillons (CAH) et de les ordonner (AFC) suivant leur structure démographique. Pour la CAH, nous avons retenu la distance de Hellinger permettant une comparaison des échantillons sur la base de la proportion de chacun des stades (Amanieu *et al.*, 1981; Frontier, 1985):

$$D^{2}(i, j) = \sum [(P_{s, i})^{1/2} - (P_{s, i})^{1/2}]$$

où $P_{s, i}$ et $P_{s, j}$ sont les fréquences du stade s dans les prélèvements i et j. D² varie entre 0 et 2 ; il prend la valeur 0 lorsque les structures démographiques sont identiques et la valeur 2 lorsqu'elles sont totalement différentes.

Le groupement flexible combinatoire de Lance et Williams avec un β égal à 0,25 (Legendre et Legendre, 1984) a été utilisé.

L'analyse factorielle a porté sur les effectifs dénombrés de chacun des stades.

RÉSULTATS

Variation des facteurs hydrodynamiques

Au début du mois de mai (5 au 10 mai), les vents sont principalement de secteur Nord-Nord-Est (fig. 3 *a*). Nous retrouvons les mêmes conditions entre le 20 et le 24 mai (fig. 3 *a*). Par la suite, du 25 au 27 mai, il existe une période de transition entre des vents de secteur Est et des vents de secteur Ouest (Nord-Nord-Ouest à Sud-Sud-Ouest), qui s'établissent définitivement après le 27 mai.



Figure 3

a) vitesses et directions du vent ; b) débits de la Seine; c) coefficients de marée entre les 4 mai et 5 juin.

a) wind speeds and directions; b) flows of the Seine; c) tidal coefficients between 4 May and 5 June.



Répartition des larves de Pectinaria koreni, tous stades confondus, le 31 mai.

Larval distribution of Pectinaria koreni, all stages combined, on 31 May.

Le débit de la Seine (fig. 3 *b*) n'a varié que très peu entre le 10 mai et le 5 juin ($356 \pm 39 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$). Son action sera donc supposée constante.

Les intensités minimales et maximales de la marée pendant la période d'étude correspondent à des coefficients de 44 le 8 mai et de 94 le 14 mai (fig. 3 c). Toutefois, entre le 23 mai et le 5 juin, période durant laquelle les abondances de larves ont été les plus élevées, le coefficient de marée n'a varié qu'entre 45 et 78 (fig. 3 c).

Variation de la répartition des larves

Entre le 8 mai et le 5 juin, deux périodes de ponte ont été observées. Une première ponte a lieu début mai (présence de larves du stade 1 dans les prélèvements du 8 et 10 mai) ; cette première cohorte de larves sera présente dans le plancton jusqu'aux environs du 27 mai. Une seconde ponte est observée à partir du 23 mai, pour prendre fin aux environs du 29 mai. En effet les larves du stade 1 ne dépassent guère la centaine d'individus par 1,5 m³ le 23, alors que le 25 elles atteignent des abondances de 4 000 pour un même volume, et dès le 29 mai les larves de ce stade sont rares, pour être totalement absentes des prélèvements le 31 mai. Cette deuxième cohorte a pu être suivie jusqu'au 5 juin.

Suite à l'analyse de l'ensemble des campagnes, le transport des larves apparaît orienté soit en direction du Nord, soit en direction de l'Ouest depuis la zone de ponte localisée à proximité de l'embouchure.

La première de ces deux situations est parfaitement illustrée par la répartition des larves le 31 mai (fig. 4) ; elle a également été observé les 29 mai et 2 juin. Les abondances maximales de larves (classes IX et X) sont localisées face à l'embouchure, et le transport s'effectue préférentiellement en direction du Nord (classe IX et X au large du cap de la



Figure 5

Répartition des salinités les 31 (a) et 25 (b) mai.

Salinity distribution on 31 (a) and 25 (b) May.

Héve), et secondairement en direction de l'Ouest (classe V et VI au large de Ouistreham). Les abondances faibles des premiers prélèvements sont à rapprocher des faibles salinités (fig. 5 a), les larves étant alors localisées plus en profondeur sous l'halocline (Lagadeuc, 1992).

La structure démographique vient confirmer ce schéma de transport. La CAH met en évidence quatre sous-groupes à une distance voisine de 0,1 (SG1 à SG4) qui sont réunis par la suite (distance voisine de 0,2) en 2 groupes (G1 et G2; fig. 6), traduisant une assez forte homogénéité démographique à cette date. Ces sous-groupes sont ordonnés le long de la courbe matérialisée par la projection des stades dans le plan constitué par les axes I et II de l'AFC (fig. 7), permettant ainsi de caractériser un vieillissement progressif de la population entre le SG1 et le SG4. Le positionnement



Analyse factorielle des correspondances (projection dans le plan constitué par les axes I et II, représentant respectivement 58,2 et 18,5 % de l'inertie totale) réalisée sur les prélèvements du 31 mai 1987.

Factor correspondence analysis realized on the samples of 31 May 1987 (projection according to axes I an II, representing respectively 58.2 and 18.5 % of total inertia).

géographique des différents sous-groupes montre qu'il existe une homogénéité démographique suivant l'axe Nord-Sud et un vieillissement progressif de la population suivant un axe Est-Ouest, indiquant un transport plus rapide en direction du Nord (fig. 8).

La répartition des larves le 25 mai (fig. 9) permet de mettre en évidence le deuxième schéma de transport, qui correspond à un transport exclusif des larves en direction de l'Ouest. Les abondances maximales sont toujours situées face à l'embouchure, mais les larves sont absentes des prélèvements effectués au-delà du cap de la Héve.

Ces deux schémas de transport des larves correspondent à ceux des masses d'eau dessalées caractérisant les apports de la Seine (fig. 5) : le 31 mai (fig. 5 a), les masses d'eau dessalées sont transportées en direction du Nord, alors que le 25 mai (fig. 5 b) le transport est dirigé vers l'Ouest.

Répartition géographique des sous-groupes SG1 à SG4 mis en évidence par la CAH pour les prélèvement du 31 mai.

0'00

eham ...

0'10

0'20'W

Figure 8

dépouillé

Geographical distribution of the sub-groups SG1 to SG4 according to the cluster analysis for the samples of 31 May

D'autre part, au cours des campagnes des 10 mai et 5 juin, les larves sont transportées respectivement en direction de l'Ouest et du Nord, mais les abondances maximales de larves ne se situent plus dans le secteur proche de l'embouchure. Le 10 mai, les larves du stade trochophore (stades 1 et 2), dont l'âge est compris entre 1 et 4 jours, ont parcouru une distance d'environ 10 à 20 milles (fig. 10), ce qui met en cause une circulation résiduelle d'au-moins 10 cm.s⁻¹. Le 5 juin, les maxima d'abondance de larves sont localisés au nord de l'embouchure, face au cap de la Hève, alors que le 2 juin ils étaient toujours localisés devant l'embouchure (fig. 11), ce qui correspond à un déplacement d'environ 5 milles en direction du Nord.



Répartition des larves de *Pectinaria koreni*, tous stades confondus, le 25 mai 1987.

Larval distribution of Pectinaria koreni, all stages combined, 25 May.

existe une différenciation démographique marquée en direction de l'Ouest et une homogénéité de la structure démographique dans le sens Nord-Sud (fig. 15). Nous constatons alors que le noyau d'abondances maximales ne présente pas une structure démographique homogène. Une telle situation correspond en fait à l'intégration de différents schémas de transport suivant l'âge des larves. Les larves les plus jeunes, par exemple les larves du stade 1, qui sont âgées d'environ 24-48 heures (fig. 16 *a*), sont transportées principalement en direction du Nord-Nord-Est, alors que les larves plus âgées ont été transportées en direction de l'Ouest dans un premier temps, puis en direction du Nord au cours des 24-48 heures qui précèdent notre échantillonnage (fig. 16 *b*).

DISCUSSION-CONCLUSION

Grâce à la sélection d'un site, d'une espèce et d'un échantillonnage intensif différents schémas de transport, correspondant à des processus hydrodynamiques différents, ont été mis en évidence.



Enfin, outre les variations entre les campagnes, nous observons dans certaines situations une forte variation de la répartition géographique des larves en fonction de leur stade au cours d'une même campagne, traduisant ainsi une différence de transport entre les larves d'âges différents. Les prélèvements réalisés le 27 mai illustrent parfaitement bien cette situation. La répartition des maxima d'abondance de larves est étirée en direction de l'Ouest (fig. 12), ce qui semble indiquer que le transport s'effectue en direction de l'Ouest. Toutefois l'étude de la structure démographique indique une situation plus complexe.

Pour des distances voisines de 0,1 et 0,2 la CAH met en évidence sept groupes de stations démographiquement homogènes (fig. 13 ; le groupe 8 étant constitué par des échantillons dont la structure démographique est mal définie en raison des effectifs faibles). Le vieillissement de la population s'effectue du groupe 1 au groupe 7 (fig. 14). La répartition géographique de ces groupes montre alors qu'il Le premier correspond à celui de la circulation résiduelle moyenne (Le Hir *et al.*, 1986) qui est principalement dominée par la marée. Il s'agit de celui observé en particulier le 31 mai (transport dirigé principalement vers le Nord, secondairement vers l'Ouest et existence d'une zone de rétention dans le secteur proche de l'embouchure). La rétention est le résultat de l'action conjointe d'une circulation résiduelle faible et d'une interaction entre la structure verticale des courants et la répartition verticale des larves : localisation permanente sous l'halocline et migration ontogénique (Lagadeuc, 1992). Thiébaut *et al.* (1992) observent une situation analogue avec les larves de *Owenia fusiformis* sur ce même site.

Le deuxième schéma observé (25 mai), qui correspond à un transport des larves en direction de l'Ouest, est fonction de l'effet d'un vent de secteur Est (de Nord-Nord-Est à Sud-Sud-Est). Il ne peut en effet être lié à la variabilité de la circulation résiduelle de marée, car celle-ci ne varie que dans son intensité (Salomon, 1986). Dans le cas présent, avec



Répartition des larves de *Pectinaria koreni*, tous stades confondus, le 27 mai 1987.

Larval distribution of Pectinaria koreni, all stages combined, on 27 May 1987.

← Figure 11

Répartition des larves de *Pectinaria koreni*, tous stades confondus : a) le 5 juin ; b) le 2 juin 1987.

Larval distribution of Pectinaria koreni, all stages combined, on a) 5 June and b) 2 June 1987.

des vents soufflant entre 5 et 6 m.s⁻¹, la rétention des larves est toujours effective. En revanche, le 10 mai, avec des vents soufflant à environ 7 m.s⁻¹, nous observons une disparition de la rétention. Un phénomène analogue se produit le 5 juin, avec cependant des vents de secteur Ouest et un transport vers le Nord. La disparition de la rétention au voisinage de l'embouchure est la résultante d'une part d'un accroissement de la circulation résiduelle, d'autre part d'une homogénéisation verticale de la colonne d'eau, faisant ainsi disparaître le courant de densité. En effet, lorsque les vents soufflent à des vitesses voisines ou supérieures à 7 m.s⁻¹, il existe une homogénéisation complète de la masse d'eau et de la distribution des larves (Lagadeuc, 1992); par conséquent les larves ne bénéficient plus de la circulation résiduelle induite par le courant de densité qui favorisait leur rétention au voisinage de l'embouchure.

D'autre part les vents d'Est induisent un transport plus rapide des larves que les vents d'Ouest. En effet, des vents de secteur Est dont l'intensité est d'environ $7m.s^{-1}$ le 10 mai ont transporté des larves des stades trochophores à une distance d'environ 20 milles des lieux de ponte, mettant en cause une circulation résiduelle d'au-moins 10 cm.s⁻¹ (l'hypothèse d'une provenance de ces larves de la population située plus à l'Ouest (baie des Veys) est à écarter car la direction de transport serait contraire à la direction des vents). En revanche, lorsque les vents sont de secteur Ouest et qu'ils soufflent à une vitesse équivalente, ainsi que nous l'observons entre le 2 et le 5 juin, les abondances maximales de larves n'ont été transportées que de 5 milles vers le Nord, soit à une vitesse d'environ 5 cm.s⁻¹.

Enfin, la variabilité du transport, qui, comme nous venons de le voi,r dépend du vent, ne correspond pas à une situation stationnaire à long terme du régime des vents. Toutes les variations du vent sont très rapidement répercutées sur la répartition des larves. Ceci est particulièrement bien visible le 27 mai, date qui se situe à la charnière entre une période de vents de secteur Est et une période de vents de secteur Ouest. Les larves les plus âgées sont transportées en direction de l'Ouest, sous l'effet des vents de secteur Est, puis en direction du Nord, alors que les larves les plus jeunes sont transportées en direction du Nord.

La prédominance des effets du vent sur le transport des larves de *P. koreni* est liée à l'échelle temporelle des phénomènes, et elle n'est en rien contradictoire avec les caractéristiques physiques générales de la baie de Seine. En effet, à long terme le vent n'intervient pas dans la circulation résiduelle en baie de Seine, mais à court terme. Le Hir *et al.* (1986) montrent qu'il peut induire un transport des masses d'eau dont la vitesse atteint 10 à 30 cm.s⁻¹, contre 5 cm.s⁻¹ pour la circulation résiduelle moyenne. L'échelle temporelle du phénomène qui nous intéresse dans le cas présent correspond bien à celle du court terme, puisque les larves ne vivent pas plus de quinze jours. Comme le note Steele (1988), les processus physiques responsables de la variabi-



Analyse factorielle des correspondances (projection dans le plan constitué par les axes I et II, représentant respectivement 67,5 et 15,9 % de l'inertie totale) réalisée sur les prélèvements du 27 mai 1987.

Factor correspondence analysis realized on the samples of 27 May 1987 (projection according to axes I and II, representing respectively 67.5 and 15.9 % of total inertia).

lité dans les systèmes biologiques (ici par exemple la variabilité du transport des larves en relation avec le vent) peuvent correspondre à des phénomènes présents à des échelles spatio-temporelles différentes des processus responsables de l'état moyen du système biologique en question (par exemple distribution géographique des communautés en relation avec la distribution des courants instantanés et des sédiments associés).

L'effet du vent sur le transport des larves à déjà été reconnu par plusieurs auteurs. Dans la région de la Grande Barrière

Figure 13

Dendrogramme de la CAH réalisée sur les prélèvements du 27 mai.

Dendrogram of the cluster analysis realized on the samples of 27 May.



27 mai 1987

Figure 15

Répartition géographique des groupes G1 à G7 mis en évidence par la CAH pour les prélèvements du 27 mai.

ł

Geographical distribution of the groups G1 to G7 according to the cluster analysis for the samples of 27 May.

de Corail (Australie) Williams *et al.* (1984) mettent en évidence un caractère saisonnier de l'action du vent. Les vents forts qui soufflent en hiver réduisent le transport des larves vers le Sud que provoque la marée. Il n'existe toutefois pas de modification de la direction du transport d'une saison à





Répartition des larves de *Pectinaria koreni* : a) du stade 1 ; b) du stade 4, le 27 mai 1987.

Larval distribution of Pectinaria koreni: a) stage 1; b) stage 4, on 27 May 1987.

TRANSPORT LARVAIRE EN MANCHE

l'autre, car le phénomène de marée reste prédominant. En revanche, dans d'autres situations le vent est le facteur principal du transport des masses d'eau, et il correspond à un phénomène à grande échelle. Johnson (1985) montre, dans la région du «Middle Atlantic bight», que le vent est prédominant dans le transport des larves de *Callinectes sapidus* car la circulation des masses d'eau dans cette région est totalement conditionnée par le vent. Rothlisberg et Miller (1983) montrent pour leur part que le vent est responsable du transport des larves de *Pandalus jordani* par l'induction d'un upwelling le long des côtes de l'Oregon.

En baie de Seine, nous nous situons en quelque sorte dans une situation intermédiaire de celles décrites par ces auteurs. Le vent n'est pas le facteur hydrodynamique le plus important dans le déplacement des masses d'eau, comme c'est le cas le long des côtes de l'Oregon ou dans la région du «Middle Atlantic bight». Son action se superpose à l'action de la marée comme sur la Grande Barrière de Corail, mais en baie de Seine il est responsable de la variabilité dans le transport des larves, tant du point de vue intensité que du point de vue direction.

Pour obtenir les résultats que nous venons de présenter nous avons été amenés à sélectionner une espèce, et une population de cette espèce. Se pose alors le problème d'une généralisation de nos résultats à d'autres espèces et à l'ensemble de la Manche. En effet la sélection d'une population implique que l'observation réalisée va correspondre en fait à l'interaction entre les caractéristiques biologiques de l'espèce sélectionnée et les caractéristiques physiques du site. Une durée de vie des larves plus longue et une répartition verticale plus en profondeur peuvent réduire les effets du vents, ainsi que Thiébaut *et al.* (soumis) l'observent avec *O. fusiformis.* Toutefois le vent reste la source principale de variabilité dans le transport.

Du point de vue hydrodynamique, à l'exception du gradient de densité, la baie de Seine présente des caractéristiques identiques à celles rencontrées sur l'ensemble de la Manche. De plus, le gradient de densité qui pouvait favoriser le maintien des larves à proximité de l'embouchure, disparaît totalement sous l'effet du vent lorsque celui-ci atteint une vitesse voisine ou supérieure à 7 m.s⁻¹. De ce fait la variabilité du transport des larves en Manche est très probablement fonction de la variabilité du vent, ainsi que nous l'observons en baie de Seine.

Remerciements

Ce travail a été effectué dans le cadre du PNDR et du Greco «Manche». Il a bénéficié d'une subvention du CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique), et d'une bourse d'étude offerte à l'auteur par l'IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer). Je tiens à remercier les personnes qui ont participé aux différentes missions, les équipages des navires océanographiques du CNRS, *Pluteus* et *Côte de Normandie*. Nos remerciements vont également à C. Retière, L. Cabioch et S. Frontier, qui ont suivi l'évolution de ce travail, à J.J. Dodson et J.-M. Brylinski pour leur lecture critique du manuscrit, et à D. Menu pour sa collaboration iconographique.

RÉFÉRENCES

Agoumi A., M.J. Enderle et R.A. Gras (1983). Modélisation du régime thermique de la Manche. *Oceanologica Acta*, **6**, 4, 393-406.

Amanieu M., P.L. Gonzalez et O. Guelorget (1981). Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. *Acta oecol., Oecol. gen.*, **2**, 3, 265-286.

Avoine J. et C. Larsonneur (1987). Dynamics and behaviour of suspended sediments in macrotidal estuaries along the south coast of the English Channel. *Continent. Shelf Res.*, **7**, 1301-1305.

Boicourt W.C. (1988). Recruitement dependence on planktonic transport in coastal water. in : *Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*, B.J. Rothshild, éditeur. Kluwer Academic publishers, 183-202.

Brouazin B. (1988). Variabilité de populations d'invertébrés benthiques à larves pélagiques en régime mégatidal : cas de *Pectinaria koreni* (Malmgren), annélide polychète en baie de Seine. *DEA Biologie des populations et Écoéthologie, Université de Rennes*, 26 pp.

Brylinski J.-M. et Y. Lagadeuc (1988). Influence du coefficient de la marée sur la répartition côtes-large d'une espèce planctonique à affinités côtières : *Temora longicornis* (crustacé, copépode). C.-r. Acad. Sci., Paris, Sér. III, 307, 183-187.

Brylinski J.-M. et Y. Lagadeuc (1990). L'interface eaux côtières/eaux du large dans le Pas-de-Calais (côtes françaises) : une zone frontale. C.-r. Acad. Sci., Paris, Sér. II, 311, 35-540.

Cabioch L. (1968). Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. mar.*, **9**, 493-720.

Cabioch L. et F. Gentil (1975). Distribution des peuplements benthiques dans la partie orientale de la baie de Seine. C.-r. Acad.Sci., Paris, Sér. D, 280, 571-574.

Cabioch L. et R. Glaçon (1975). Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale de la baie de Somme au Pas-de-Calais. C.-r. Acad. Sci. Paris, Sér. D, 280, 491-494.

Cabioch L. et R. Glaçon (1977). Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale du cap d'Antifer à la baie de Somme. *C.-r. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, 285, 209-212.

Cabioch L., F. Gentil, R. Glaçon et C. Retière (1977). Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie. in : Biology of benthic organisms : 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, October 1976, Pergamon Press, 115-128.

Cameron R.A. (1986). Introduction to the invertebrate larval biology workshop: a brief background. *Bull. mar. Sci.*, **39**, **2**, 145-161.

Carriker M.R. (1988). Bivalve larval research, in transition : a commentary. J. Shellfish Res., 7, 1, 1-6.

Cazaux C. (1981). Évolution et adaptation larvaires chez les Polychètes. Oceanis, 7, 1, 43-77.

Christie H. et N.W. Green (1982). Changes in the sublittoral hard bottom benthos after a large reduction in pulp mill waste to Iddefjord, Norway, Sweden. *Neth. J. Sea Res.*, 16, 474-482.

Dauvin J.-C. (1984). Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco-cadiz. *Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 2 tomes,* 468 et 193 pp.

Djenidi S., J.C.J. Nihoul, F. Ronday et A. Garnier (1986). Modèles mathématiques des courants résiduels sur le plateau continental nord européen. in : *La Baie de Seine*, L. Cabioch, éditeur. Actes de Colloques CNRS-IFREMER, 4, 73-84.

Elkaim B. et J.P. Irlinger (1987). Contribution à l'étude de la dynamique des populations de *Pectinaria koreni* Malmgren (polychète) en baie de Seine orientale. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **107**, 171-197. Frontier S. (1969). Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. J. expl mar. Biol. Ecol., 3, 18-26.

Frontier S. (1972). Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. J. expl mar. Biol. Ecol., 8, 121-132.

Frontier S. (1973). Étude statistique de la dispersion du zooplancton. J. expl mar. Biol. Ecol., 12, 229-262.

Frontier S. (1985). Diversity and structure in aquatic ecosystems. Oceanogr. mar. Biol. a. Rev., 23, 253-312.

Gentil F. (1976). Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. *Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle. Océanographie biologique,* Université Pierre et Marie Curie, Paris, 70 pp.

Gentil F., J.P. Irlinger, B. Elkaim et F. Proniewski (1986). Premières données sur la dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés à *Abra alba* de la baie de Seine orientale. in : *La baie de Seine*, L. Cabioch, éditeur. Actes de Colloques CNRS-IFREMER, 4, 409-420.

Green N.W. (1983). Key colonization strategies in a pollution-perturbed environment. Actes du 17^{ème} Symposium Européen de Biologie marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, Oceanologica Acta, **vol. sp. n°4**, 93-97.

Guegueniat P., R. Gandon, Y. Baron, J.-C Salomon, J. Penthreat, J.-M. Brylinski et L. Cabioch (1988). Utilisation des radionucléides artificiels (¹²⁵Sb-¹³⁷Cs-¹³⁴Cs) pour l'observation (1983-1986) des déplacements de masses d'eau en Manche. in : *Radionucleides : a tool for oceanography*, J.-C. Guary, P. Guegueniat et J. Pentreath, éditeurs. Elsevier Applied Sciences Publisher, 260-270.

Irlinger J.P., F. Gentil et V. Quintino (1991). Reproductive biology of the polychaete *Pectinaria koreni* (Malmgren) in the Bay of Seine (English Channel). *Ophelia*, **15**, 343-350.

Johnson D.R. (1985). Wind-forced dispersion of blue crab larvae in the Middle Atlantic Bight. *Continent. Shelf Res.*, 4, 6, 733-745.

Lagadeuc Y. (1990). Processus hydrodynamiques, dispersion larvaire et recrutement en régime mégatidal. Exemple de *Pectinaria koreni* (annélide polychète) en baie de Seine (Manche). *Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques de Lille Flandres-Artois, France*, 279 pp.

Lagadeuc Y. (1992). Répartition verticale des larves de *Pectinaria koreni* en baie de Seine orientale : influence sur le transport et le recrutement. *Oceanologica Acta*, **15**, 1, 109-118.

Lagadeuc Y. et J.-M. Brylinski (1987). Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (annélide, polychète) sur le littoral boulonnais. *Cah. Biol. mar.*, 28, 537-550.

Lagadeuc Y., P. Conti, C. Retière, L. Cabioch et J.-C. Dauvin (1990). Processus hydrodynamiques et recrutement de *Pectinaria koreni*, annélide polychète à cycle bentho-pélagique, en baie de Seine orientale. *Océanis*, **16**, 3, 245-256.

Lambert R. (1991). Recrutement d'espèces benthiques à larves pélagiques en régime mégatidal. Cas de *Pectinaria koreni* (Malmgren), annélide polychète. *Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, France*, 176 pp.

Larsonneur C., P. Bouysse et J.-P. Auffret (1982). The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology*, 29, 851-864.

Legendre L. et P. Legendre (1984). Écologie numérique. 2 : La structure des données écologiques. Masson, Paris et les Presses de l'Université Laval, Québec. 2^{ème} édition, 335 pp.

Le Hir P., J.-C. Salomon, C. Le Provost, G. Chabert-D'Hiéres et J.-L. Mauvais (1986). Approche de la circulation résiduelle en baie de Seine. in : *La baie de Seine*, L. Cabioch, éditeur. Actes de colloques CNRS-IFREMER, 4, 63-72.

Mann R. (1988). Field studies of bivalve larvae and their recruitment to the benthos : a commentary. J. Shellfish Res., 7, 1, 7-10.

Pingree R.D. et L. Maddock (1977). Tidal residuals in the english channel. J. mar. biol. Ass. U.K., 57, 339-354.

Pingree R.D., L. Pennycuick et G.A.W. Battin (1975). A timevarying temperature model of mixing in the English Channel. J. mar. biol. Ass. U.K., 55, 975-992.

Prandle D. (1978 a). Monthly-mean residual flows through the Dover Strait, 1949-1972. J. mar. biol. Ass. U.K., 58, 965-973.

Prandle D. (1978 b). Residual flows and elevations in the southern North Sea. Proc. R. Soc. Lond., ser. A, 359, 189-228.

Rasmussen E. (1973). Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, **11**, 1-507.

Retière C.(1979). Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. *Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université de Rennes, France*, 431 pp.

Rothlisberg P.C. et C.B. Miller (1983). Factors affecting the distribution, abundance, and survival of *Pandalus jordani* (decapoda, pandalidae) larvae off the Oregon coast. *Fish. Bull.*, **81**, 3, 455-472.

Salomon J.-C. (1986). Courantologie calculée en baie de Seine. in : La baie de Seine, L Cabioch, éditeur. Actes de colloques CNRS-IFREMER, 4, 35-42.

Scheltema R.S. (1986). On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates : an eclectic overview and summary of problems. *Bull. mar. Sci.*, **39**, 2, 290-322.

Steele J.H. (1988). Scale selection for biodynamic theories. in : Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean, B.J. Rothshild, éditeur. Kluwer Academic publishers, 513-526. Thiébaut E. (1990). Interaction entre les processus hydrodynamiques et les processus biologiques dans la dissémination larvaire chez *Owenia fusiformis*, Delle Chiaje (annélide, polychète) en baie de Seine (Manche oreintale). *DEA d'Océanologie biologique, Université de Paris VI*, 46 pp.

Thiébaut E., J.-C. Dauvin et Y. Lagadeuc (1992). Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida polichaeta) in the Bay of Seine. I : Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical distribution. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **80**, 29-39.

Thomas Y.F. (1986). Étude des transports de matières en suspension en Manche par l'emploi de l'imagerie CZCS. in : *La baie de Seine*, L. Cabioch, éditeur. Actes de colloques CNRS-IFREMER, 4, 173-182.

Thorson G. (1946). Reproductive and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Meddr Komm. Hovund.Kbh., Ser. Plankton*, 4, 1, 523 pp.

Thorson G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25, 1, 1-45.

Tremblay M.J., L.D. Meade et G.V. Hurley (1987). Identification of planktonic sea scallop larvae (*Placopecten magellanicus*) (Gmelin). *Can. J. Fish aquat. Sci.*, **44**, 1361-1366.

White R.G., A.E. Hill et D.A. Jones (1988). Distribution of *Nephrops norvegicus* (L.) larvae in the western Irish Sea : an example of advective control on recruitement. J. Plankt. Res., 10, 4, 735-747.

Williams D.McB., E. Wolanski et J.C. Andrews (1984). Transport mechanism and the potentiel movement of planktonic larvae in the central region of the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, **3**, 229-236.

Wilson D.P. (1936). Notes on the early stages of two Polychaetes Nephtys hombergii Lamarck and Pectinaria koreni Malmgren. J. mar. biol. Ass., U.K., 21, 1, 305-310.