



Relations entre stratégies de reproduction et aire de répartition chez les annélides polychètes

Phase larvaire planctonique
Développement direct
Aire de répartition
Annélides polychètes

Planktonic larval phase
Direct development
Distributional range
Annelids polychaeta

M. Bhaud
CNRS, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

Reçu le 7/10/81, révisé le 12/5/81, accepté le 28/5/81.

RÉSUMÉ

Le but de ce travail est de préciser l'impact du type de développement, direct ou indirect, d'une espèce sur la grandeur de son aire de répartition. Une révision des données concernant la durée de vie planctonique et l'importance du cosmopolitisme chez les annélides polychètes conduit pour les situations examinées à montrer que la relation entre ces deux éléments n'est pas immédiate. Dans le cas d'une seule espèce, l'existence de populations stériles indique une forte différence entre la répartition des larves et celle des adultes capables de se reproduire. Lorsqu'un certain nombre d'espèces, voisines au plan systématique, possèdent un type de développement analogue, elles se répartissent dans plusieurs catégories biogéographiques d'importance inégale. L'établissement de cartes de répartition concernant aussi bien un groupe planctonique qu'un groupe benthique indique que les unités faunistiques mises en évidence ont une amplitude latitudinale voisine; chaque unité se trouve limitée non par un processus de dissémination mais par une caractéristique physiologique confrontée à un paramètre climatique. L'existence de nombreux facteurs de dissémination secondaires achève de rompre toute corrélation entre nature du cycle de vie et aire de distribution.

Au plan conceptuel deux exigences sont retenues : d'une part, séparer les conditions de vie larvaire en province néritique de celles qui prévalent en province océanique; d'autre part, établir deux modes de dispersion, à l'intérieur de l'aire spécifique et à sa frontière.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 4, 465-472.

ABSTRACT

Some observations concerning the relationship between reproductive strategy and distribution area in annelids polychaeta.

The purpose of this paper is to discuss the opinion according to which there is a correlation between reproductive strategy and the dimensions of the specific distributional area. A revision of data concerning the length of the planktonic phase and the degree of cosmopolitanism for polychaeta fails to indicate any immediate relationship between these two parameters. When several species of the same family have an analogous reproductive strategy, they always belong to several biogeographical units of different spatial range. The biogeographical distribution of a planktonic or a benthic group shows that faunal units have a similar latitudinal range. A unit is not limited by a dispersal process but by a particular value of a climatic parameter. Numerous secondary dispersal mechanism finally disrupt all correlation between the characteristics of the life cycle and the specific distributional area.

At the conceptual level, two prerequisites must be kept in mind : on the one hand, conditions of larval life in the neritic province must be separated from those prevailing in the oceanic province; and on the other, two dispersal patterns must be established : one inside the specific area and the other on the periphery.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 4, 465-472.

INTRODUCTION

Le but de ce travail est de rechercher, dans le cas des annélides polychètes, l'influence du type de développement, direct ou indirect, d'une espèce sur la grandeur de son aire de répartition. D'une part, la capacité de dispersion des larves planctoniques explique l'échelle de répartition géographique relativement large ainsi que la possibilité d'un flux génique, faible mais régulier, entre populations éloignées (Thorson, 1961; Mileikovski, 1971; Scheltema, 1971; 1974 a). D'autre part, le développement direct demeure lié au caractère endémique de la distribution et Clarke (1979) en utilisant les travaux de Dell (1972), peut écrire au sujet des espèces antarctiques « The high incidence of brooding and or viviparity will result in low dispersal rates and thus the high degree of endemism characteristic of the Antarctic marine fauna ». Cette association entre stade larvaire planctonique et cosmopolitisme, développement direct et endémisme n'est sans doute pas générale. Certains auteurs, pour des espèces à capacité de dispersion importante, n'hésitent pas à envisager des unités biogéographiques relativement réduites (Glover, 1961; Furnestin, 1979). Ce dernier auteur pose parfaitement le problème : « to speak of zoogeography in connection with plankton may seem odd. Is it possible that its components notwithstanding their floating character and in spite of the fact that they belong to a moving world, have a characteristic distribution, especially in an almost isolated, relatively small area as in the Mediterranean? We shall see that the answer to this question can be positive » (1979, p. 191). Ces deux courants de pensées qui apparaissent divergents obligent à l'analyse des facteurs qui contrôlent l'aire de répartition. Cette aire est limitée en latitude par une première catégorie de facteurs dont la température constitue le plus important (Hutchins, 1947; Hedgpeth, 1957), mais une espèce déterminée n'est pas uniformément présente à l'intérieur de cette limite : d'autres facteurs agissent pour l'éliminer, tels que la nature du sédiment, la profondeur, les variations saisonnières de la température.

L'impact des facteurs de dispersion peut agir vers l'extérieur en tendant à augmenter l'aire spécifique, ou à l'intérieur en permettant l'utilisation rapide de zones rendues nouvellement disponibles. C'est le premier point seulement qui est envisagé ici, en cherchant dans la mesure du possible à distinguer entre la formation ou la modification de cette limite et son état à un instant précis de son histoire.

Notre travail essaie de montrer, pour les espèces de la province néritique, qu'il n'y a pas de relation directe entre la stratégie de reproduction d'une espèce et la grandeur de son aire géographique, le caractère endémique ou cosmopolite d'une espèce obéissant à des facteurs autres que ceux qui caractérisent une ontogénèse.

L'importance d'une aire donnée à un moment particulier dépend du degré de résistance de l'espèce à un éventail de valeurs du milieu naturel. La dissémination par larves est certes importante pour éviter un arrêt de transfert génétique, mais il faut aussi tenir compte de

tous les autres moyens de transfert. Dans ces conditions, tant pour le maintien d'une aire stable que pour son accroissement, la capacité de dispersion des larves planctoniques semble exercer un faible effet différentiel par rapport à ce qui a lieu dans le cas d'un cycle de vie holobenthique.

RÉVISION DE QUELQUES DONNÉES DE BASE

Pour tenter de préciser le rôle du type de développement sur l'importance de la distribution, il est nécessaire d'examiner les deux facteurs en cause : la phase de dissémination et le degré de cosmopolitisme.

Durée de vie des larves planctoniques

Scheltema (1971) a bien montré que pour beaucoup d'annélides et autres invertébrés, la durée de vie larvaire en Atlantique est compatible avec le temps nécessaire à une traversée océanique calculée d'après les données courantologiques. Cette durée de vie larvaire est obtenue à partir d'observations au laboratoire relativement peu nombreuses pour ce qui concerne les Annélides (Allen, Nelson, 1910; Cazaux, 1970; 1981; Wilson, 1968). Les données acquises en milieu naturel sont encore moins nombreuses et la rareté de tels renseignements mérite un développement détaillé.

Chez *Mesochaetopterus* à Nosy-Bé, Madagascar (Bhaud, 1971), la ponte des adultes a lieu de septembre à mars. L'établissement de séries de diagrammes de fréquence des tailles permet d'estimer la durée de vie larvaire à moins de 6 semaines.

Pour *Harmothoe sarsi* en Baltique septentrionale, Sarvala (1971) observe une succession de pontes, et conclut que la durée de vie planctonique entre la trochophore et la métatrochophore est en moyenne supérieure à 1 mois. En baie de Kiel, le développement de *H. sarsi* semble plus rapide; entre le trochophore et le premier stade benthique métamorphosé, il s'écoule seulement une douzaine de jours (Korn, 1958).

Sur les côtes belges, Daro et Polk (1973) observent que la croissance de *Polydora ciliata* durant la phase planctonique est remarquablement rapide. Deux semaines s'écoulent entre le pic de libération des larves qui se produit dans la seconde moitié d'avril, et le moment du maximum de fixation durant la première moitié de mai.

En baie de Delaware, la succession des stades de développement de *Sabellaria vulgaris* indique que la durée de vie planctonique est d'environ 1 mois (Curtis, 1978).

Les valeurs acquises en milieu naturel sont des valeurs modales, et il existe par conséquent des valeurs plus fortes, même sous conditions naturelles. De plus, il peut y avoir continuité de ces valeurs avec celles obtenues au laboratoire. Il est même nécessaire de tenir compte de la zone climatique d'observation qui modifie sensiblement la durée de vie larvaire, faussant ainsi d'éventuelles comparaisons. Le rappel de tels chiffres obtenus en milieu naturel n'a pas pour but de douter de la possibilité d'une longue vie planctonique. Il permet

d'avancer que lorsque les larves quittent la province néritique, leur chance de métamorphose est retardée; elles deviennent des larves prolongées et leurs conditions de vie sont bien différentes. Pour ce qui est des données acquises en laboratoire, elles correspondent à des conditions précises et de ce point de vue gardent leur valeur. Cependant, un minimum de rigueur nous conduit à penser qu'il est préférable de laisser de côté les acquisitions de laboratoire, plutôt que de les utiliser pour corroborer l'existence d'une longue vie planctonique observée dans des conditions bien différentes. Nous préférons proposer un schéma qui distingue nettement les conditions de vie larvaire en province néritique de celles qui prévalent à l'extérieur de cette province; ainsi l'existence réelle de larves « prolongées » n'est pas affectée et les données de vie larvaire acquises en milieu naturel gardent leur entière signification. Il reste cependant à s'assurer d'une dernière condition pour que le transfert soit effectif : c'est, après localisation de l'origine et de l'arrivée des larves, la possibilité de la métamorphose au terme de la phase planctonique. Sur ce point, il ne semble pas possible d'établir, au moins en ce qui concerne les polychètes, une conclusion objective : tout échec de la métamorphose de larves pêchées en province océanique peut en effet être interprété en faisant appel à des conditions expérimentales non idéales. Il est simplement utile de préciser les points suivants :

- la spécificité temporelle d'une réponse à un agent est généralement bien reconnue au cours du développement (Wessells, 1982) et la nature du substrat constitue le plus souvent l'inducteur externe (Scheltema, 1974 b);
- pour s'assurer de la permanence des possibilités de métamorphose, une étude comparée fondée sur l'observation de larves prises au même stade morphologique et soumises aux mêmes conditions expérimentales, récoltées d'une part en province néritique, d'autre part en province océanique, est nécessaire.

Degré réel de cosmopolitisme

Le deuxième point sur lequel il est nécessaire de revenir concerne l'ampleur traditionnellement admise de la distribution des annélides polychètes, qui apparaît dans beaucoup de cas surestimée. Quatre types d'observations sont avancés. Le premier repose sur la morphologie des adultes. Ainsi Gitay (1969), après la révision du genre *Spiochaetopterus*, établit l'existence de 4 espèces allopatriques dont les aires de répartition sont relativement réduites, malgré la forte probabilité d'existence d'une phase planctonique dans le cycle de vie de chacune des espèces.

Le statut de *Magelona papillicornis* mérite d'être rappelé. En 1858, F. Muller décrit des côtes méridionales du Brésil des individus qui appartiennent au genre *Magelona*. Mc Intosh (1877) transfère la dénomination *Magelona* sur des animaux précédemment décrits par Johnston (1965) sous le nom de *Maea mirabilis*. Ainsi le nom originellement proposé pour une polychète brésilienne devient associé à une espèce européenne, et même une espèce à distribution quasi mondiale (Afrique occidentale, Afrique du Sud, Europe septentrio-

nale, Méditerranée, Atlantique Nord, Pacifique, Nouvelle-Zélande, Inde, Madagascar...). Une étude sur le site de Muller permet à Jones (1977) de créer un néotype de *M. papillicornis*. Les nombreuses descriptions européennes se retrouvent donc sans dénomination valable, mais puisqu'elles correspondent à celles de Mc Intosh (1978; 1915), il semble raisonnable de les considérer comme appartenant à l'espèce *Maea mirabilis* (Johnston). Ainsi par une analyse morphologique poussée, une espèce dite à large distribution voit son aire de répartition se restreindre, et bien que possédant un cycle de vie benthoplanctonique à longue durée larvaire, elle n'occupe pas les deux rives de l'Atlantique. Bellan (1977), Clark (1977) montrent les inconvénients et, dans certains cas les erreurs, liés aux déterminations exclusivement fondées sur des caractères morphologiques et, corrélativement, des considérations autres que morphologiques amènent des révisions taxonomiques importantes : dans le genre *Abarenicola* (Healy, Wells, 1959), le genre *Nerine* (Bellan, Lagardère, 1971), la famille des Dorvilleidae (Jumars, 1974).

La seconde série d'observations concerne la morphologie et la biologie larvaires. La morphologie larvaire est rarement utilisée dans les diagnoses systématiques. Jagersten (1972) souligne cependant l'importance des stades larvaires en taxonomie. Grâce à l'étude du développement larvaire, Hannerz (1956) montre que *Microspio atlantica* doit être définitivement considérée comme une espèce indépendante de *Microspio mecznikovianus*. La différence repose sur la présence de soies encapuchonnées ventrales apparaissant au 9^e sétigère, dans le premier cas, alors qu'elles apparaissent au 11^e sétigère dans le second. En outre, des caractères pigmentaires ainsi que des propriétés écologiques telles que l'époque de présence larvaire dans le plancton, confirment cette différence.

Les données physiologiques ont aussi leur importance, et bien que Fauvel (1959) constate qu'il n'existe pas pour les polychètes des « provinces géographiques tranchées ainsi qu'on en connaît pour les mollusques et les échinodermes », les périodes de reproduction, et plus précisément les périodes de présence larvaire permettent d'effectuer des classements géographiques. Ainsi en s'appuyant sur le gradient de température s'étalant de la Scandinavie méridionale (Gullmar Fjord, Öresund) à la Méditerranée occidentale (Golfe du Lion) et les époques de reproduction, il est possible de mettre en évidence trois groupes d'espèces (Bhaud, 1972).

Enfin la confrontation des données biogéographiques et écologiques est d'une aide considérable. De nombreux auteurs ont déjà mis en évidence le rapport étroit existant entre biogéographie et écologie (Mc Arthur, Wilson, 1963). Ce concept s'applique aux Annélides polychètes comme l'a précisé Laubier (1966, p. 242) : « il semble que le matériel annélidien puisse se soumettre à une véritable spéciation ayant pour origine des critères écologiques ou biogéographiques, ce qui revient au même à une échelle différente ». Dans la famille des Ophelliidae, Fauvel (1927) précise la distribution géographique d'*Ammotrypane aulogaster* : Mers Arctiques, Manche, Mer du Nord (côte belge), Atlantique (côte d'Irlande, Belle-Île). Selon Pérès (1959) une telle

distribution montre que cette espèce « d'affinité tempérée froide, doit être en Méditerranée exclusivement profonde ». Or Rullier (1972) la signale en Nouvelle-Calédonie. Alors se fait jour une opposition marquée entre l'ampleur de la distribution géographique et la répartition bathymétrique dans une zone localisée telle que la Méditerranée occidentale. En admettant que les caractères biogéographiques de l'espèce reflètent étroitement les caractères écologiques, il est permis de conclure que les individus de Nouvelle-Calédonie recourent des propriétés biologiques différentes et justifient leur appartenance, sinon à une nouvelle espèce, du moins à une sous-espèce.

De ces différentes observations, il apparaît nettement que le cosmopolitisme de beaucoup d'espèces d'annélides polychètes est moins prononcé qu'il n'était possible de le prévoir d'après l'analyse des listes faunistiques. Mais même si l'aire de répartition de certaines espèces se trouve réduite par une étude systématique approfondie, la question initiale demeure : le transfert de matériel génétique rendant compte de la progression des aires de répartition ou de leur état à un moment précis, est-il particulièrement favorisé par l'existence d'une longue phase larvaire planctonique?

ANALYSE DE QUELQUES EXEMPLES

Il est possible de tester l'hypothèse du rôle important attribué aux larves à vie planctonique longue par rapport à un développement direct dans l'explication du cosmopolitisme des espèces, d'une part en recherchant s'il existe toujours une correspondance entre la capacité de dispersion des larves et l'extension des adultes, d'autre part, en comparant la répartition d'espèces différenciant par leur stratégie de reproduction.

Mileikovski (1961) étudie la distribution des larves et des adultes de l'espèce *Euphrosyne borealis*, en Mer de Norvège. Les populations adultes, par 700 à 800 m de profondeur et au-delà, ne peuvent se reproduire pour des causes diverses; elles proviennent de l'arrivée régulière de larves planctoniques dont l'origine est située sur le plateau continental.

La limite climatique latitudinale peut être retrouvée sous la forme d'une limite bathymétrique saisonnière. Ainsi la répartition verticale de *Terebellides stroemi* est examinée au cours des saisons dans le secteur du Golfe du Lion (Bhaud *et al.*, 1978). Quatre niveaux sont explorés : A, B, C et D classés selon la profondeur croissante. Différents arguments indiquent que la limite bathymétrique supérieure dépend des variations saisonnières de température. Pour les niveaux A, B et C, le rapport entre le nombre d'individus comptés après et avant la ponte est particulièrement élevé, mais en D cette valeur, tout en étant deux fois plus faible qu'en B et C, se trouve proche de celle observée en des zones voisines (Duchêne, 1977) ou très éloignées (Curtis, 1977), pour lesquelles la dynamique numérique est bien connue. La valeur la plus forte en B et C du coefficient de recrutement semble être en relation non avec une fécondité différente et particulièrement élevée mais avec une présence saisonnière d'individus venant d'un

niveau plus profond. Ils ne supportent pas la température estivale et ont disparu à l'automne. Ainsi la frontière biogéographique ici transposée sur l'axe bathymétrique, entraîne au cours de ses fluctuations spatiales se produisant à une échelle inférieure à l'année, une fluctuation périodique dans la répartition d'espèces ne disposant pas de stade larvaire de dissémination.

Des observations analogues peuvent être poursuivies en confrontant au sein d'un groupe systématique précis, le type de répartition et la capacité de dispersion à chaque génération.

Ainsi Holthe (1973) établit pour les polychètes un classement biogéographique, dans lequel sur 14 espèces du groupe « réellement cosmopolite », deux seulement possèdent au cours de leur cycle de vie, une phase larvaire planctonique d'une durée appréciable, et pas plus de 3, une phase très courte. Il apparaît (tableau 1) que des espèces à cycle de vie holobenthique (*Terebellides stroemi*, *Thelepus cincinnatus*...) peuvent avoir une répartition géographique aussi importante que des espèces à cycle de vie benthoplanctonique (*Owenia fusiformis*).

D'autres données empruntées au même auteur (Holthe, 1978) permettent d'obtenir un résultat analogue lorsque deux familles à cycle de vie différent sont comparées. Il s'agit des *Terebellidae* et des *Amphictenidae*, les représentants de la première famille étant les seuls à bénéficier d'un développement direct, mis à part *L. conchilega*. Après avoir défini une série de types de distribution géographique, l'auteur répartit dans chacun de ces types les représentants de ces deux familles, et il apparaît que la distribution géographique n'est pas homogène d'une famille à l'autre. En d'autres termes, même lorsque plusieurs espèces possèdent un même type de développement, elles se répartissent au sein de plusieurs catégories biogéographiques (tableau 2).

De façon plus précise, la comparaison à l'intérieur des *Terebellidae*, de deux espèces à très large répartition : *L. conchilega* et *Eupolymnia nebulosa*, entraîne une interrogation certaine sur le rôle de la phase larvaire

Tableau 1

Nature du cycle de vie des espèces d'annélides polychètes du groupe « cosmopolite ». Il apparaît nettement que tous les types de développement se retrouvent dans ce groupe. La liste des espèces est empruntée à Holthe (1973).

Type of reproductive strategy for cosmopolitan species. It clearly appears that all strategies are represented in this group (listed species from Holthe, 1973).

Espèces réellement cosmopolites	Phase larvaire planctonique	
	— nettement développée +	— courte —
		0
<i>Typosyllis cornuta</i>	0	
<i>T. armillaris</i>	0	
<i>Nereis pelagica</i>	+	
<i>Nothria (onuphis) conchylega</i>	0	
<i>Scoloplos armiger</i>	—	
<i>Cirratulus cirratus</i>	—	
<i>Chaetozone setosa</i>	0	
<i>Flabelligera affinis</i>	0	
<i>Scalibregma inflatum</i>	0	
<i>Notomastus latericeus</i>	—	
<i>Maldane sarsi</i>	0	
<i>Owenia fusiformis</i>	+	
<i>Thelepus cincinnatus</i>	0	
<i>Terebellides stroemi</i>	0	

Tableau 2

Nombre d'espèces par unité biogéographique pour deux familles dont les représentants ont un cycle de vie différent. Données de base d'après Holthe (1978).

Number of species in each biogeographical unit for two families, representatives of which have different reproductive strategies (basic data from Holthe, 1978).

<i>Amphictenidae</i> (cycle de vie benthoplanctonique)		<i>Terebellidae</i> (cycle de vie holobenthique)	
Unité biogéographique	N	Unité biogéographique	N
atlantique boréale	2	atlantique boréale	8
amphiboréale arctique	2	boréo-arctique	5
amphiboréale	2	amphiboréale arctique	18
		amphiboréale arctique	6 1

planctonique de *L. conchilega* dans la constitution de son aire de répartition.

Lors de l'établissement de cartes biogéographiques concernant aussi bien un groupe benthique qu'un groupe planctonique, les unités faunistiques sont parallèles et de plus ont une amplitude latitudinale assez voisine, ce qui montre que chaque unité est limitée non par un processus de dissémination, mais par un processus physiologique. Pour les annélides polychètes benthiques les époques de reproduction observées sur un gradient latitudinal relativement court, permettent de mettre en évidence trois groupes (Bhaud, 1972) : un groupe boréal avec une époque de reproduction hivernale pour la Scandinavie; un groupe tempéré dont l'époque de reproduction peut être hivernale ou estivale selon le lieu d'observation; un groupe subtropical dont l'époque de reproduction est estivale pour la Méditerranée. Il est certain qu'une étude plus fine, en différenciant par exemple reproduction hivernale et printanière, ou printanière et estivale, aboutirait à un nombre plus élevé de groupes. De même, Sveshnikov (1959) établit pour la faune annélide de la Mer Blanche un certain nombre de catégories biogéographiques. Il est à remarquer que *T. stroemi* (cosmopolite) n'a pas de phase de dissémination larvaire; *Harmothoe imbricata*, *Nerine foliosa*, *Spiochaetopterus filicornis* en possèdent une, mais n'ont qu'une extension arctique boréale.

Enfin, un bref sondage parmi les espèces holoplanctoniques met en évidence une répartition géographique éloignée du cosmopolitisme intégral (Day, 1967). Ainsi dans la sous-famille des Lopadorhynchinae, *L. kroni* est présente dans toutes les mers chaudes et tempérées, tandis que *L. henseni* est récoltée dans l'Atlantique central et septentrional; enfin, *L. appendiculatus* est une espèce de l'Atlantique septentrional. Pour le genre Tomopteris la diversité biogéographique est aussi marquée : *T. carpenteri* est récoltée dans les régions subarctique et antarctique, mais *T. planktonis* dans l'Atlantique Nord jusqu'à l'Antarctique et dans la zone sub-arctique du Pacifique Nord.

Ces exemples constituent autant de démonstrations du rôle limité d'un stade de dispersion pour rendre compte de l'aire spécifique. Ils peuvent certainement être multipliés en dehors du groupe des polychètes.

Nous nous limitons au signalement des travaux de Allee (1923), Wells et Gray (1960), Blacker (1957), Wiebe et

Boyd (1978 *a et b*). Dans les deux premières références c'est à l'échelle d'une génération que se produit une disparité marquée de répartition entre larves et adultes. Le troisième exemple met en évidence, sur quelques générations, une modification géographique de la limite de répartition d'espèces à la suite de variations hydrologiques. Enfin, le quatrième exemple concerne une espèce holoplanctonique dont l'aire de répartition est limitée par rapport à ses capacités de dissémination.

Inversement, Amoureux (1977) montre que *Ophelia bicornis* Savigny et *O. radiata* (delle Chiaje) représentent des phénotypes d'une seule espèce, pouvant être rencontrée en une même station malgré le type de développement passant par une phase larvaire planctonique (Wilson, 1948). En dehors des annélides, Kraeuter (1974) montre que pour une espèce à larves planctoniques les possibilités de dissémination du stade larvaire ne sont pas suffisantes pour expliquer de façon satisfaisante l'extension de l'aire de présence.

Il semble difficile en conséquence de généraliser le rôle d'une phase larvaire de dissémination sur la dimension à un moment donné ou l'agrandissement de l'aire de répartition.

LES FACTEURS LIMITANT UNE AIRE DE RÉPARTITION

Si la durée de la phase de dissémination n'explique pas directement la formation de l'aire de répartition d'une espèce et son extension éventuelle, il est nécessaire de rechercher d'autres facteurs plus efficaces.

Remarquons tout d'abord que ce n'est pas uniquement la phase larvaire qui est véhiculée par les courants, et la distribution cosmopolite de certaines espèces peut s'expliquer par la possibilité que possèdent les adultes sédentaires de quitter leur tube et de mener momentanément une vie libre; c'est le cas pour de nombreux annélides de la famille des Sabellidae. En outre des animaux sans phase planctonique, possédant des stades benthiques lents à devenir endobenthiques, peuvent au moins en province néritique, être transportés par les courants. Le rôle des herbiers dérivants est aussi à signaler (Averintzev, 1980). L'utilisation d'un engin de prélèvement adéquat permet de récolter à proximité du fond, mais en pleine eau, des individus adultes ou juvéniles appartenant aussi bien à des espèces holobenthiques que benthoplanctoniques (Bhaud *et al.*, 1981). Ajoutons que les migrations nyctémérales, qui à l'aube ou au crépuscule amènent certains adultes à quitter les fonds et par conséquent à mener une vie planctonique ou nectonique, constituent une source efficace de dispersion. Il en est de même pour les migrations liées à la reproduction. Certes, personne ne nie l'existence de ces facteurs secondaires de dissémination, mais leur présence qui est constante et non saisonnière diminue d'autant l'importance relative de la dissémination par larves planctoniques.

Ensuite une précision s'impose : fort peu d'espèces sont strictement panmixtiques, c'est-à-dire formées d'une seule population mendélienne dans laquelle les chances d'union de deux individus quelconques sont égales. Il y a certes une relation entre l'aire de dissémination d'une espèce à l'échelle de la génération, que ce soit par larves

ou par un autre stade du cycle de vie, et la zone de panmixie. Mais rien n'indique qu'il y ait correspondance entre cette dernière et l'aire de répartition spécifique. En d'autres termes, il ne faut pas chercher à rendre compte de l'aire de répartition spécifique par un moyen de dissémination à l'échelle de cette aire. Au contraire, une espèce peut se maintenir à l'état polytypique, c'est-à-dire constitué d'un essaim de races, de populations mendéliennes aux pools géniques plus ou moins diversifiés. Il est en effet nécessaire de rappeler l'existence des phénomènes de régulation du génome, phénomènes certainement encore mal connus dans leur mécanisme mais bien réels (Mayr, 1974). Compte tenu de ces systèmes de régulation épigénétique et homéostasique, toute corrélation entre les facteurs de brassage des gènes, en fait les stades de dispersion, et l'importance spatiale de la répartition spécifique a des chances de ne pouvoir apparaître. C'est sans doute dans cette voie qu'il faut rechercher l'explication de l'existence d'aires de répartition de grande dimension, alors que les cycles de vie des espèces comparées sont bien différents. Ainsi chez les polychètes de la famille des Terebellidae, certaines espèces n'ont pas de phase de dissémination importante : *T. stroemi*, *Thelepus setosus*, *Polymnia nebulosa* (Duchêne, 1979). En revanche, *Lanice conchilega*, tout en bénéficiant d'une phase larvaire d'une soixantaine de jours (Heimler, 1981) n'a pas une aire de répartition sensiblement plus grande. Même si des études systématiques à venir réduisaient éventuellement les aires spécifiques de répartition, le problème demeurerait : la phase de dispersion à l'échelle individuelle ne rend pas aisément compte de l'aire de répartition. Les possibilités de mobilité ne sont vraisemblablement pas essentielles à la limitation d'une aire dans la mesure où la répartition d'une espèce observée à un moment donné n'est pas une affaire de dispersion lors d'une phase ou d'une autre de son cycle de vie. Les exemples cités antérieurement et d'autres (Hesse *et al.*, 1951; Cabioch *et al.*, 1977) permettent de concevoir l'existence d'une aire de répartition limitée localement, pour une espèce à cycle de vie benthoplanctonique, si l'un des stades de l'ontogénèse est soumis à des conditions de vie strictes, c'est-à-dire si l'espèce apparaît sténocé. A un moment précis d'observation, l'aire de répartition de l'espèce est le résultat de la confrontation entre facteurs saisonniers et divers stades de développement caractérisés chacun par des états physiologiques précis. Cette confrontation, qui se produit sur une échelle de temps considérable, a pour résultat certaines caractéristiques écologiques dont la distribution actuelle. L'important est de voir que chacun des stades de développement est susceptible de limiter la distribution de l'espèce. L'endémisme est lié à une sténotopie plus qu'à un développement direct; de même le cosmopolitisme reflète une eurytopie prononcée.

A titre d'exemple, dans la famille des Chaetopteridae, l'espèce *Chaetopterus variopedatus* témoigne d'un fort degré de cosmopolitisme. Hartmann (1959) ne regroupe pas moins de 24 espèces sous la dénomination précédente, et Scheltema (1974 a) justifie un tel regroupement par l'argument morphologique des systématiciens et l'existence d'une phase de vie planctonique particu-

lièrement longue, favorable au mélange de populations géographiquement éloignées, réduisant par conséquent toute discontinuité génétique. D'autres facteurs sont cependant nécessaires pour rendre compte d'une telle répartition et doivent être classés en position hiérarchique supérieure : c'est en particulier la capacité de l'espèce à répondre à un large éventail de conditions de vie, c'est-à-dire son caractère euryèce. Certes beaucoup de données physiologiques manquent, mais plusieurs éléments du large spectre des conditions du milieu naturel compatibles avec le maintien de l'espèce peuvent être retenus. Vis-à-vis du substrat, *C. variopedatus* est rencontrée par dragages côtiers sur fonds de sable ou de vase, le tube enfoncé dans le sable mélangé de gravier (Fauvel, 1927, p. 79), ou parmi « les Roches couvertes d'algues, d'herbiers à Posidonies, vases et sables côtiers..., dans les blocs coralligènes..., vase côtière..., dans les blocs à Microcosmes » (Laubier, Paris, 1962). Quant à la profondeur, l'espèce est signalée à basse mer et par dragages côtiers (Fauvel, 1927), dans les fonds détritiques circalittoraux (Bellan, 1964) et l'étage bathyal (Carpine, 1970). En outre, sa distribution est reconnue comme cosmopolite (Fauvel, 1927), et Day (1967) précise « cosmopolitan apart from the Arctic and Antarctic ». L'époque de récolte larvaire peut aussi être signalée entre février et novembre à Banyuls (Bhaud, 1966). Elle est quasi permanente à Arcachon avec cependant des pics prononcés (Cazaux, 1970). Enfin, elle se place en hiver (janvier-février) et en été (juillet-août) à Naples (Lo Bianco, 1899).

Mais inversement il est possible de citer des espèces dont le stade larvaire est de longue durée bien que la zone de vie des adultes soit limitée en latitude ou en profondeur. L'exemple d'*Euphrosyne borealis* met en évidence une population de base restreinte au plateau continental et particulièrement à l'étage sublittoral (Mileikovski, 1961).

Tout modèle a des implications et ce qui vient d'être dit, de même que les observations citées ne peuvent se comprendre qu'en admettant une aire au moins grossièrement constituée et deux types de dispersion. L'un se réalise à l'intérieur de l'aire géographique spécifique et l'autre à sa frontière. Cette distinction semble particulièrement importante au vu de ses conséquences heuristiques : les deux types de limites sont de nature bien différente mais il n'est pas toujours aisé de les séparer. Ainsi l'observation dans le passé d'une modification de répartition géographique doit-elle être mise en rapport avec la conquête d'une aire spécifique encore inachevée, ou avec la variation spatiale des facteurs limitant l'aire de répartition? Dans le premier cas, le stade larvaire planctonique est particulièrement efficace et dans le second, tous les types de développement sont équivalents. Cette distinction permet en outre de rendre compte de la diversité des points de vue qui peuvent se regrouper en deux tendances : la première est le fait de biogéographes intéressés principalement par la dispersion des espèces à l'intérieur d'une aire réalisée : c'est la distance qui est à vaincre; la seconde est celle des écologistes qui recherchent la confrontation de l'animal avec son milieu, confrontation particulièrement aiguë aux frontières de l'aire de répartition.

Pour ce qui est du problème initial de l'influence de la capacité de dispersion sur la grandeur de l'aire spécifique, une démarche théorique peut sans aucun doute établir une corrélation directe entre ces éléments : en concevant par exemple le caractère « généraliste » ou euryèce de l'espèce comme le résultat d'un brassage de sous-unités génétiques différentes. En dehors du fait que toute hypothèse doit répondre à certaines normes (Ball, 1976) il apparaît, au moins pour les annélides polychètes, que de nombreux facteurs secondaires troublent cette relation. C'est ce qui a été montré par étude comparée d'espèces à cycles de vie différents. Mais plus fondamentalement les comparaisons intra-spécifiques d'une fonction physiologique (Mangum, 1963) montrent l'action de nombreux mécanismes compensateurs qui agissent au plan phénotypique et qui jouent un rôle essentiel sur le niveau de cette fonction. En d'autres termes, il ne semble pas toujours nécessaire de faire appel à un brassage génétique intense pour rendre compte du caractère euryèce de l'espèce.

CONCLUSIONS

De nombreux travaux mettent en évidence le rôle privilégié du stade de dispersion larvaire sur la dimension d'une aire de répartition et sur ses possibilités d'accroissement. Ce point de vue traduit l'existence d'une distribution sans limites précises, jamais définitive ou achevée, et en conséquence ne rend pas compte de bon nombre d'observations, en particulier l'existence de populations stériles ou de limites correspondant à des frontières hydrologiques. Pour supprimer toute incertitude, il semble indispensable de séparer une dispersion s'effectuant à l'intérieur de l'aire géographique, réali-

sée ou potentielle, de celle agissant à sa frontière. Dans ces conditions le rôle dévolu à la phase de dispersion larvaire ne s'applique qu'à l'intérieur de l'aire et le processus de conquête d'une niche n'est jamais aussi perfectionné que chez les espèces à phase de dissémination larvaire. Dans le cas du processus d'extension de l'aire, les différents types de cycles de vie sont beaucoup moins dissemblables, le facteur limitant qui doit être combattu étant non pas de nature spatiale mais d'ordre physiologique.

Les différents éléments généralement utilisés pour faire fonctionner des modèles biogéographiques classiques : stratégie de la reproduction, unités topographiques de grande taille, facteurs de communication entre bassins, courants de surface ou migrations verticales, restent incomplets dans la mesure où la capacité de l'espèce à supporter une diversité écologique, une hétérogénéité physiographique, est négligée.

Enfin, au sujet de la durée de vie planctonique, nous suggérons d'éviter l'utilisation des données acquises en laboratoire pour éventuellement confirmer l'existence d'une vie planctonique longue. En différenciant les conditions de vie larvaire selon la province topographique considérée, l'existence des larves à longue vie planctonique n'est pas affectée et les données acquises en milieu naturel gardent leur entière signification.

Remerciements

L'auteur est heureux d'exprimer ses vifs remerciements à M. L. Laubier pour les nombreuses corrections et suggestions données après lecture des différentes étapes de la rédaction.

RÉFÉRENCES

- Allee W.C., 1923. Studies in marine ecology. IV- The effect of temperature in limiting the geographical range of invertebrates of the Woods Hole littoral, *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 4, 4, 341-354.
- Allen E.J., Nelson E.W., 1910. On the artificial culture of marine plankton organisms, *Q. J. Microsc. Sci.*, 55, 361-431.
- Amoureux L., 1977. *Ophelia bicornis* Savigny 1818, *Ophelia radiata* (Delle Chiaje) 1828, two phenotypical forms of the same species, in : *Essays on Polychaetous Annelids, in memory of Dr O. Hartman*, edited by D.J. Reish and K. Fauchald, 267-278.
- Averintzev V.G., 1980. Le rôle des herbiers dérivants sur la répartition des polychètes benthiques, *Biol. Mar. Vladivostok Sun*, 1, 80-83 (en russe).
- Ball I.R., 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses, *Syst. Zool.*, 24, 4, 407-430.
- Bellan G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des annélides polychètes de la Méditerranée, *Thèse Doct. État, Univ. Aix-Marseille; Rec. Trav. Stn Mar. Endoume*, 49, 33, 1-372.
- Bellan G., 1977. A discussion of the relationship between systematics and ecology in polychaetous annelids, in : *Essays on polychaetous annelids, in memory of Dr. O. Hartman*, edited by D.J. Reish and K. Fauchald, 449-460.
- Bellan G., Lagardère F., 1971. *Nerine mesnili* n. sp., spionidien méconnu des plages sableuses de la province lusitanienne, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 96, 571-579.
- Bhaud M., 1966. Étude du développement et de l'écologie de quelques Chaetopteridae (annélides polychètes), *Vie Milieu*, 18, 3A, 1087-1120.
- Bhaud M., 1971. Aspects systématiques et biogéographiques de l'étude des larves planctoniques d'annélides polychètes, *Thèse Doct. État, Univ. Paris*, 464 p.
- Bhaud M., 1972. Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des annélides polychètes, *Mar. Biol.*, 17, 2, 115-130.
- Bhaud M., Bognol C., Duchêne J.C., 1978. Observations sur la limite de répartition bathymétrique de la polychète sédentaire *Terebellides stroemi* (Terebellidae) dans le Golfe du Lion, *C.R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, 287, 947-950.
- Bhaud M., Duhamel G., Aubin D., 1981. Recrutement du substrat en larves d'invertébrés; rôle de l'hydrodynamisme, *Oceanis*, 7, 1, 97-113.
- Blacker R.W., 1957. Benthic animals as indicators of hydrographic conditions and climatic change in Swalbard waters, *Fish. Invest., ser. II*, 20, 10, 1-49.
- Cabioc'h L., Gentil F., Glaçon R., Retière C., 1977. Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie, in : *Biology of benthic organisms*, edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh et P.J.S. Boaden, Pergamon Press, 115-128.
- Carpine C., 1970. Écologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée occidentale, *Mem. Inst. Oceanogr.*, 2, 1-146.
- Cazaux C., 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des polychètes de la région d'Arcachon, *Thèse Doc. État, Univ. Bordeaux*, 1-355.

- Cazaux C., 1981. Évolution et adaptation larvaires chez les polychètes, *Oceanis*, 7, C, 49-78.
- Clark R.B., 1977. Reproduction, speciation and Polychaete taxonomy, in : *Essays on Polychaetous Annelids in memory of Dr. Olga Hartman*, edited by D.J. Reish and K. Faulchald, Univ. Southern California, 477-501.
- Clarke A., 1979. On living in cold water. K-strategies in Antarctic benthos, *Mar. Biol.*, 55, 2, 111-120.
- Curtis M.A., 1977. Life cycles and population dynamics of marine benthic Polychaetes from the Disko Bay area of West Greenland, *Ophelia*, 16, 1, 9-58.
- Curtis L.A., 1978. Aspects of the population dynamics of the Polychaete *Sabellaria vulgaris* Verrill, in the Delaware Bay, *Estuaries*, 1, 2, 73-84.
- Daro M.H., Polk P., 1973. The autecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast, *Neth. J. Sea Res.*, 6, 1-2, 130-140.
- Day J.H., 1967. *A monograph on the Polychaeta of South Africa. Part 2 : Sedentaria*, British Museum, London, 459-878.
- Dell R.K., 1972. Antarctic benthos, *Adv. Mar. Biol.*, 10, 1-216.
- Duchêne J.C., 1977. Données sur le cycle biologique de la polychète sédentaire *Terbellides stroemi* (Terebellidae) dans la région de Banyuls-sur-Mer, *C.R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, 284, 2543-2546.
- Duchêne J.C., 1979. Premières données sur la reproduction et la croissance de *Thelepus setosus* (Terebellidae) en province subantarctique, *Anal. Inst. Oceanogr.*, 55, 2, 145-154.
- Fauvel P., 1927. *Faune de France. Vol. 16. Polychètes sédentaires*, Office central de faunistique, 1-494.
- Fauvel P., 1959. Classe des annélides polychètes. Distribution géographique, in : *Traité de zoologie*, publié sous la direction de P.P. Grassé, Masson Éd. Paris, T.V., 1, 163-165.
- Furnestin M.L., 1979. Aspects of the zoogeography of the Mediterranean plankton, in : *Zoogeography and diversity in plankton*, Van der Spoel and Pierrot-Bults Ed., Bunge Scientific Publishers, Utrecht, 191-254.
- Gitay A., 1969. A contribution to the revision of *Spiochaetopterus* (Chaetopteridae, Polychaeta), *Sarsia*, 37, 9-20.
- Glover R.S., 1961. *Biogeographical boundaries : the shapes of distribution*, *Oceanography*, Am. Assoc. Adv. Sci., ed., 201-228.
- Hannerz L., 1956. Larval development of the Polychaete families *Spionidae* Sars, *Disomidae* Mesnil and *Poecilochaetidae* n.fam. in the Gullmar Fjord (Sweden), *Zool. Bidr. Uppsala*, 31, 1-204.
- Hartman O., 1959. *Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. Part I and II*, Allan Hancock Foundation Publications, Occasional Paper, 23, 1-628.
- Healy E.H., Wells G.P., 1959. Three new lugworms (Arenicolidae, Polychaeta) from the North Pacific area, *Proc. Zool. Soc. London*, 133, 315-335.
- Hedgpeth J.W., 1957. Marine biogeography, *Mem. Geol. Soc. Am.*, 67, 1, 359-382.
- Heimler V.W., 1981. Untersuchungen zur Larvalentwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas) 1766 (Polychaeta, Terebellomorpha), Teil I : Entwicklungsablauf, *Zool. Jb. Anat.*, 106, 12-45.
- Hesse R., Allee W.C., Schmidt K.P., 1951. *Ecological animal geography*, 2nd ed., Wiley, New York, 715 p.
- Holthe T., 1973. Borgenfjordens Polychaeta, Echiurida, Sipunculida, Phoronida og Enteropneusta, *Ph. D. Thesis, Univ. Trondheim*, 1-190.
- Holthe T., 1978. The zoogeography of the Terebellomorpha (Polychaeta) of the Northern European waters, *Sarsia*, 63, 3, 191-198.
- Hutchins L.W., 1947. The bases for temperature zonation in geographical distribution, *Ecol. Monogr.*, 17, 3, 325-335.
- Jägersten G., 1972. *Evolution of the Metazoan life cycle*, Academic Press, London, 282 p.
- Johnston G., 1865. A catalogue of the British nonparasitical worms in the collection of the British Museum, London, 1-366.
- Jones M.L., 1977. A redescription of *Magelona papillicornis*, F. Müller, in : *Essays on Polychaetous Annelids in memory of Dr. Olga Hartman*, edited by D.J. Reish and K. Fauchald, Univ. Southern California, 247-262.
- Jumars P., 1974. A generic revision of the Dorvilleidae (Polychaeta) with six new species from the deep North Pacific, *J. Linn. Soc. Zool.*, 54, 101-135.
- Korn H., 1958. Zur Unterscheidung der Larven von *Harmothoe* Kinberg 1857, *Kiel. Meeresforsch.*, 14, 2, 177-186.
- Kraeuter J.N., 1974. Offshore currents, larval transport, and establishment of southern populations of *Littorina littorea* Linné along the US Atlantic coast, *Thalassia Jugosl.*, 10, 1/2, 171-179.
- Laubier L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique, *Annal. Inst. Oceanogr.*, 43, 2, 137-316.
- Laubier L., Paris J., 1962. *Faune marine des Pyrénées-Orientales*, 4, *Annélides Polychètes*, Hermann éd., 1-82.
- Lo Bianco S., 1899. Notizie Biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli, *Mitt. Zool. Stn Neapel*, 13, 448-573.
- Mc Arthur R.H., Wilson E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography, *Evolution*, 17, 373-387.
- Mc Intosh W.C., 1877. On the structure of Magelona, *Proc. R. Soc. London*, 25, 559-564.
- Mc Intosh W.C., 1878. Beitrage zur Anatomie von Magelona, *Z. Wiss. Zool., Leipzig*, 31, 401-473.
- Mc Intosh W.C., 1915. *A monograph of the British marine Annelids : Polychaeta, Ophelidae to Ammocharidae*, The Ray Society, London, 3, 1-368.
- Mangum C.P., 1963. Studies on speciation in Maldanid Polychaetes of the North American Atlantic coast. III- Intraspecific and interspecific divergence in oxygen consumption, *Comp. Biochem. Physiol.*, 10, 335-349.
- Mayr E., 1974. *Population, espèces et évolution*, Hermann, Paris, 496 p.
- Mileikovski S.A., 1961. Character and nature of deep-water populations of eurybathic benthic forms of invertebrates with pelagic larvae taking as an example the Polychaeta *Euphrosyne borealis* Oersted 1843 from the North Atlantic, *Okeanologiya*, 1, 4, 679-687.
- Mileikovski S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological signification : a re-evaluation, *Mar. Biol.*, 10, 3, 193-213.
- Müller F., 1858. Einiges über die Annelidenfauna der Insel Santa Catherina and der brasilianischen Küste, *Arch. Naturg., Berlin*, 24, 1, 211-220.
- Péres J.M., 1959. Contribution à la connaissance des polychètes benthiques des profondeurs moyennes de la Méditerranée, *Rec. Trav. Stn Mar. Endoume*, 26, 16, 103-135.
- Rullier F., 1972. Annélides polychètes de Nouvelle-Calédonie, recueillis par Y. Plessis et B. Salvat, in : *Expédition française sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie*, Vol. 6, Fondation Singer-Polignac éd. 1-169.
- Sarvala J., 1971. Ecology of *Harmothoe sarsi* (Malmgren) (Polychaeta Polynoidea) in the northern Baltic area, *Ann. Zool. Fenn.*, 8, 231-309.
- Scheltema R.S., 1971. The dispersal of the larvae of shoal-water benthic invertebrate species over long distances by ocean currents, *Fourth European Marine Biology Symposium*, edited by D.J. Crisp, 7-28.
- Scheltema R.S., 1974 a. Relationship of dispersal to geographical distribution and morphological variation in the polychaete family chaetopteridae, *Thalassia Jugosl.*, 10, 1-2, 297-312.
- Scheltema R.S., 1974 b. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates, *Thalassia Jugosl.*, 10, 1-2, 263-296.
- Sveshnikov V.A., 1959. Types of reproduction and development of Polychaetous worms in connection with their geographical distribution, *Zool. Zh.*, 38, 6, 829-841.
- Thorson G., 1961. Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. Oceanography, Mary Sears ed., *Am. Assoc. Adv. Sci.*, 67, 455-474.
- Wells H.W., Gray I.E., 1960. The seasonal occurrence of *Mytilus edulis* on the Carolina coast as a result of transport around Cape Hatteras, *Biol. Bull.*, 119, 550-559.
- Wessells N.K., 1982. A catalogue of processes responsible for Metazoan Morphogenesis, in : *Evolution and development*, edited by J.T. Bonner, 115-154.
- Wiebe P.E., Boyd S.H., 1978 a. Limits of *Nematoscelis megalops* in the Northwestern Atlantic in relation to Gulf Stream coldring. I. Horizontal and vertical distribution, *J. Mar. Res.*, 36, 1, 119-142.
- Wiebe P.E., Boyd S.H., 1978 b. Physiological and biochemical effects of expatriation, *J. Mar. Res.*, 36, 1, 143-159.
- Wilson D.P., 1948. The larval development of *Ophelia bicornis* Savigny, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 27, 3, 540-553.
- Wilson D.P., 1968. Some aspects of the development of eggs and larvae of *Sabellaria alveolata* (L.), *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 48, 2, 367-386.