



**HAL**  
open science

**RAPPORTS ENTRE ÉPOQUE DE REPRODUCTION,  
BIOGÉOGRAPHIE ET RÉPARTITION VERTICALE. UN  
EXEMPLE PARTICULIER : SPIOCHAETOPTERUS  
COSTARUM (ANNELIDE POLYCHETE)**

Michel Bhaud

► **To cite this version:**

Michel Bhaud. RAPPORTS ENTRE ÉPOQUE DE REPRODUCTION, BIOGÉOGRAPHIE ET RÉPARTITION VERTICALE. UN EXEMPLE PARTICULIER : SPIOCHAETOPTERUS COSTARUM (ANNELIDE POLYCHETE). Vie et Milieu , 1975, XXV, pp.123 - 140. <hal-02988086>

**HAL Id: hal-02988086**

**<https://hal.science/hal-02988086v1>**

Submitted on 4 Nov 2020

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

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



HAL Authorization

## RAPPORTS ENTRE ÉPOQUE DE REPRODUCTION, BIOGÉOGRAPHIE ET RÉPARTITION VERTICALE.

### UN EXEMPLE PARTICULIER : *SPIOCHAETOPTERUS COSTARUM* (ANNELIDE POLYCHETE)

par Michel BHAUD  
Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer

#### ABSTRACT

1 — The determination of various characteristics of benthic adults namely Annelids breeding period, biogeography and bathymetric distribution, is illustrated by the example of *Spiochaetopterus costarum* (Chaetopteridae). These elements are shown to be linked. They are in fact dependant on the correlation between the thermal requirements of this species during vegetative life and the breeding period, and the maximum and minimum temperatures at any season.

2 — Consequently, certain predictions can be made concerning any of the following elements (geographical distribution, bathymetric range, or breeding period), and later compared with the available data. In this way, a comparison based on a review of the bibliographic data concerning the Mediterranean has allowed us to define more precisely the bathymetric distribution of the species. Furthermore, a precise morphological study induced the author to eliminate a few contradictions between the geographical distribution on one hand, and on the other hand the thermal limits compatible with the reproduction and the survival of the species.

## INTRODUCTION

Les travaux de biologie benthique peuvent actuellement être répartis entre deux grands courants. Certaines recherches se rapportent à la description des peuplements, à la définition des communautés ou des niveaux bionomiques et sont souvent rapportées à l'océanographie biologique; d'autres recherches tendent à préciser les caractères plus intimes des individus ou des populations et relèvent habituellement de la biologie marine. Cette distinction n'est certainement pas justifiée, ne serait-ce que par le fait que beaucoup de problèmes de la première catégorie ne trouvent leur solution que par les méthodes de la seconde. De plus, un lien réel existe entre les différents aspects de ces recherches : c'est ce que la présente note tend à démontrer sur l'exemple particulier de *Spiochaetopterus costarum* (Claparède, 1868), Annélide Polychète, Chaetopteridae.

Malgré la pêche régulière depuis plusieurs années des larves de cette espèce dans le plancton néritique proche de la côte catalane française (BHAUD, 1966), la récolte des adultes benthiques est beaucoup plus rare. Aussi la récente signalisation, dans la même région, d'adultes en définitive plus fréquents que ce que l'on pouvait espérer, permet de tenter de préciser la répartition verticale de l'espèce. Ensuite, la confrontation des données concernant l'époque de reproduction fortement localisée dans l'année, pratiquement aux mois de juillet, août et septembre, avec celles se rapportant à la répartition bathymétrique, limitée à des fonds d'une vingtaine de mètres, permet 1) de confirmer le rôle joué par la variation thermique mensuelle du milieu de vie sur l'emplacement de la période de reproduction ainsi que sur la répartition verticale, et 2) d'établir des prévisions concernant la distribution géographique de l'espèce.

### A. — TENTATIVE D'INTERPRÉTATION DE LA RÉPARTITION VERTICALE DE *SPIOCHAETOPTERUS COSTARUM*

Nous avons déjà attaché une grande importance aux modifications thermiques mensuelles pour interpréter l'emplacement dans l'année de l'époque larvaire de nombreuses espèces d'Annélides Polychètes (BHAUD, 1972). Au cours de ce paragraphe, nous voulons

montrer qu'il est aussi possible de rendre compte de la situation bathymétrique des adultes en partant de la structure thermique verticale du milieu marin et de son évolution au cours de l'année.

#### 1) LA TEMPÉRATURE, FACTEUR DÉTERMINANT MAIS NON UNIQUE DE LA REPRODUCTION.

Bien que l'évolution annuelle de la température au niveau du fond permette de rendre compte de la variation des époques larvaires lorsque le lieu d'observation varie, il est cependant nécessaire de bien replacer les résultats obtenus dans leur contexte et de ne pas oublier l'existence de plusieurs catégories de facteurs à l'origine des cycles de reproduction et les rapports hiérarchiques qui existent nécessairement entre ces catégories.

L'enchaînement des mécanismes qui constituent l'ensemble des phénomènes de reproduction peut s'expliquer de trois façons : par un processus ne mettant en jeu que les paramètres internes propres à l'animal comme la durée de chacune des phases de maturation, les paramètres génétiques ou endocriniens; par l'influence de paramètres écologiques très variés; ou, enfin, par la combinaison des deux facteurs précédents. La possibilité que la première série de paramètres soit importante n'a pas été bien étudiée. Le fait de poser comme idée préconçue, à l'origine de toute expérimentation, une autonomie des phénomènes biologiques par rapport aux événements extérieurs, supprime la plus grande partie des motivations des écologistes qui, dans leur recherche, supposent toujours un rôle plus ou moins prononcé des paramètres extérieurs. De plus, une série d'arguments a toujours favorisé l'importance du rôle des facteurs extérieurs. D'une part si le cycle de reproduction est uniquement réglé à partir de facteurs endogènes, son apparition et sa durée, déterminées par le temps pris pour que chaque phase du cycle s'accomplisse, doivent pour une même espèce se produire selon une période constante, quel que soit le lieu géographique d'observation. La plupart des études montre qu'il n'en est pas ainsi. D'autre part, la mise en évidence pour une espèce donnée d'un nombre variable de cycles gamétogénétiques d'une année à l'autre en une seule région, ou d'une région à une autre au cours d'une même année, confirme l'importance des facteurs externes dans l'établissement du cycle de reproduction. Si la littérature donne des exemples très divers et apparemment contradictoires sur le rôle respectif des facteurs de la reproduction, il ne faut pas perdre de vue que l'ensemble des coordonnées de l'expérience détermine une situation particulière et les conclusions dégagées ne sont valables que pour la situation analysée. Ainsi les comparaisons de

cycles saisonniers à différentes latitudes et les résultats correspondants (décalage de 6 mois entre les cycles extrêmes) amènent à supprimer tous les gradients en particulier thermiques ou lumineux, parmi les facteurs susceptibles d'influencer la reproduction des Annélides Polychètes à larves planctoniques. Mais dans des conditions expérimentales, on peut cependant mettre en évidence, sur *Platynereis dumerilii*, le rôle de la lumière par une variation brusque de 12 à 24 heures de l'éclairement quotidien (HAUENSCHILD, 1955). De nombreux faits analogues peuvent être cités. Ce n'est pas le lieu pour en rendre compte et pour ce qui concerne les relations entre l'endocrinologie des Polychètes et la biologie de la reproduction nous renvoyons à la récente mise au point de CLARK et OLIVE (1973).

## 2) FLUCTUATIONS ANNUELLES DE LA TEMPÉRATURE SELON LA PROFONDEUR.

En Méditerranée occidentale, les variations thermiques annuelles sont caractérisées par l'alternance de deux phases d'inégale durée : l'une estivale avec une thermocline généralement prononcée et l'autre, correspondant au reste de l'année, avec une structure verticale homogène (LAUBIER, 1966; JACQUES, RAZOULS et THIRIOT, 1969; GUILLE et SOYER, 1970). En juillet et août, la thermocline est située aux environs de 20 à 25 m de profondeur, rarement plus bas. Certes, il est fréquent d'observer la thermocline à une profondeur plus grande, par exemple vers 50 m lors de l'apparition de la phase homogène verticale en octobre, mais le décalage thermique reste bref. Ainsi vers 50 m de profondeur, la variation annuelle ne dépasse pas 4°. On peut donc admettre que c'est dans les 20 premiers mètres que l'eau subit le plus fort réchauffement estival. A 20 m de profondeur, l'amplitude annuelle correspond approximativement à 7°C, la température hivernale, homogène sur toute la colonne d'eau, étant de 10 à 11°C et la température estivale proche de 17 à 18° à la même profondeur.

Très près de la côte, le cycle thermique des eaux proches du fond se rapproche de celui des eaux superficielles. Par ailleurs il est bien démontré que la profondeur de la thermocline ne varie pas lorsque l'on se rapproche de la côte. Il n'existe donc plus de gradient lorsque le niveau du fond remonte suffisamment pour dépasser la thermocline.

### 3) QUELQUES NOTIONS PRÉVISIONNELLES SUR LA DISTRIBUTION DE *S. costarum*.

Ayant à l'esprit le schéma de variation de la structure thermique verticale, on peut se rappeler qu'en se basant sur la présence des larves dans le plancton, l'époque de maturation correspond approximativement à une température du milieu supérieure à 15-16°C. De plus il est maintenant bien connu que *Spiochaetopterus costarum* appartient à un groupe d'espèces ayant une affinité biogéographique subtropicale, et les conditions thermiques en Méditerranée occidentale correspondent à la limite septentrionale de son aire de répartition. Il est alors possible de prévoir que la répartition bathymétrique des adultes, pour permettre leur reproduction, doit correspondre approximativement à une tranche verticale qui chaque année subit un réchauffement prononcé. Cette tranche est vraisemblablement limitée aux 20 premiers mètres. La limite inférieure de répartition n'est connue que de façon approximative, ne serait-ce qu'à cause de la difficulté plus grande de prospection des fonds importants; cette borne acquiert cependant une importance considérable en permettant d'évaluer la température limite inférieure au-dessous de laquelle le cycle biologique n'est plus possible.

Il semble que ce raisonnement s'appuie sur une hypothèse encore toute gratuite, à savoir que seules les variations de température gouvernent la maturation sexuelle. Il n'en est pas ainsi et de nombreux facteurs sont en cause : ils n'agissent pas de façon synchrone mais se succèdent dans le temps. Aussi, à un moment précis, le cycle biologique peut se trouver limité par un seul facteur. De plus, les comparaisons géographiques en zone tempérée, à la source de nos résultats de 1972, ne s'interprètent de façon satisfaisante qu'en faisant appel aux variations mensuelles de la température.

Les prévisions précédentes, qui s'accordent assez mal, il faut le reconnaître, avec les données classiques concernant la répartition bathymétrique des Spiochétoptères, ont cependant été vérifiées. Nous avons découvert (BHAUD et AMOUROUX, 1974) un important gisement d'adultes de l'espèce considérée, situé entre 2 et 7 m de profondeur en zone très abritée, à l'entrée du port de Port-Vendres, et par conséquent à proximité de la zone de pêche régulière du Laboratoire Arago située au large du Cap Béar. C'est la même prévision que nous formulons pour une autre espèce de Chaetoptéridae : *Mesochaetopterus minutus*, connue dans la région de Banyuls, uniquement par les stades larvaires planctoniques.

Il n'est pas inutile de confronter ces prévisions avec les données bionomiques et biogéographiques concernant de nombreuses espèces

qui, au point de vue de l'époque de reproduction, sont classées dans des contingents différents (BHAUD, 1972). En ce qui concerne les animaux du contingent tempéré, leur reproduction a lieu lors de la phase d'homothermie verticale, et l'on peut considérer que la valeur de 15 °C correspond à la limite thermique supérieure au-dessus de laquelle la maturation n'est plus possible. Or, les températures inférieures à cette limite, c'est-à-dire les températures compatibles avec la reproduction, se rencontrent sur une très grande échelle bathymétrique, à partir des niveaux les plus superficiels. Le niveau inférieur de répartition verticale est donc mal marqué, contrairement à ce qui a lieu pour les animaux du contingent subtropical. Cependant les animaux du contingent tempéré peuvent apparaître limités bathymétriquement vers le haut. Ainsi ceux qui ne peuvent supporter les plus hautes températures estivales sont absents des niveaux les plus superficiels. En fait, cette influence thermique peut difficilement être mise en évidence car il s'y superpose l'action des facteurs édaphiques. Ainsi la répartition du sédiment qui varie souvent avec la bathymétrie peut paraître contrôler la répartition verticale des animaux. Il est nécessaire, pour éviter cet inconvénient, de se placer dans une situation telle que chaque niveau permette l'observation des différentes catégories de sédiments. C'est précisément la situation décrite par GLEMAREC (1969) qui met en évidence la limitation par le haut de la répartition verticale d'animaux dont la distribution géographique permet de leur attribuer une affinité biogéographique tempérée ou boréale.

#### B. — PRÉCISIONS SUR LA RÉPARTITION VERTICALE ET LA DISTRIBUTION BIOGÉOGRAPHIQUE DE *S. COSTARUM*

Les déductions précédentes supposent que *S. costarum* ne peut être présent que dans les niveaux superficiels. Il est nécessaire alors d'expliquer pourquoi cette espèce est signalée dans l'étage bathyal. Pour cela il paraît utile d'effectuer un rapport critique sur les signalisations des différentes espèces de Chaetopteridae souvent confondues. De plus, les données bathymétriques doivent être complétées par les données géographiques, ces dernières résultant aussi de l'évolution particulière du facteur thermique. Enfin, il est nécessaire d'avoir la certitude que les différentes signalisations se rapportent toujours à la même espèce, aussi une étude morphologique attentive s'avère dans certains cas nécessaire.

1) RÉPARTITION BATHYMÉTRIQUE DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE CHAETOPTERIDAE ET PARTICULIÈREMENT DE *S. costarum*.

GUILLE et LAUBIER (1966) signalent *S. typicus* à partir de prélèvements effectués dans le rech Lacaze-Duthiers par 400 mètres de profondeur; mais le nombre d'individus n'est pas précisé et l'on ne sait pas s'il s'agit de tubes vides ou pleins. C'est BELLAN qui fournit, en ce qui concerne la Méditerranée, le plus d'indications. En 1963, il classe cette espèce dans les « Polychètes caractéristiques exclusives de l'étage bathyal » et indique que les trois espèces *Spiochaetopterus typicus*, *Phyllochaetopterus solitarius* et *P. major*, qui possèdent des tubes solitaires, sont difficilement déterminables, car les individus sont rares et le plus souvent en mauvais état. L'année suivante, en 1964, le même auteur précise les lieux de récolte de cinq espèces de Chaetopteridae. Sous la rubrique *Spiochaetopterus typicus* Sars, 1856, il signale que les tubes de cette espèce semblent bien voisins de ceux de *Phyllochaetopterus solitarius*. Il rapporte à l'espèce *S. typicus* « quelques rares individus recueillis dans une vase grise profonde du détroit Siculo-Tunisien ». Cependant, au cours du compte rendu de la campagne correspondante (BELLAN, 1961 a, p. 58) l'auteur « rapporte avec toutes les précautions d'usage à *P. solitarius* des tubes vides dragués dans une vase profonde », vers 200 m de fond par 36° 24' N et 11° 27' 20" E. A partir d'observations dans le Golfe de Gênes, le même auteur (BELLAN, 1961 b) signale ensuite dans deux stations de vase profonde, un certain nombre de tubes vides pouvant appartenir à *P. solitarius*. Au cours de la Troisième Campagne du N.O. « Président Théodore Tissier », il signale la présence de *P. solitarius* par « de nombreux tubes, malheureusement vides à l'exception de deux d'entre eux, pouvant se rapporter à cette espèce, recueillis sur fonds de vase à d'assez grandes profondeurs » (BELLAN, 1962). On peut supposer que les deux animaux récoltés sont dans un état de conservation tel qu'il ne permet pas, par l'observation certaine de l'absence ou de la présence de deux tentacules antérieurs supplémentaires, de les rapporter de façon définitive à *S. typicus* ou à *P. solitarius*. Plus tard, en 1964, l'auteur pense avoir confondu *P. solitarius* avec *S. typicus*.

En définitive, il apparaît, au moins pour la Méditerranée, que la signalisation de *S. typicus* et *P. solitarius* est fortement imprécise. Les tubes sont vides ou lorsqu'ils contiennent un animal, ne permettent pas de choisir entre deux genres de Chaetopteridae, pourtant bien caractérisés par l'absence ou la présence de deux petits tentacules antérieurs supplémentaires. Ces observations montrent que l'espèce *S. typicus* n'a pas encore été précisément observée en Méditerranée et son report dans l'inventaire de RULLIER (1963)

s'appuie vraisemblablement sur les travaux cités précédemment. En conséquence, la notation de cette espèce dans l'« Index des additions récentes à la faune des Polychètes méditerranéennes » (HAMILTON, 1970) repose sur une base inexacte. Cette signalisation est d'autant moins justifiée qu'une année auparavant, en 1969, GITAY effectue une révision du genre *Spiochaetopterus*. Selon cet auteur, ce genre est bien présent en Méditerranée avec l'espèce *S. costarum*. Corrélativement, le genre *Telepsavus* est supprimé. En fait, dès 1966, nous-même avons récolté, à Banyuls, de nombreuses larves d'un Chaetopteridae qui par élevage se transforment en individus composés de trois régions distinctes. Ces animaux ont été rapportés à l'espèce *S. typicus*. Ce sont les premiers animaux vivants et en bon état observés sous ce nom en Méditerranée. GITAY (1969) a cependant observé deux exemplaires napolitains appartenant au British Museum. Il précise « both appeared to lack their hind parts, though in one of them I managed to recognize a few finger-like notopodia from the posterior region ».

Pour démontrer définitivement qu'il n'existe pas de Chaetopteridae entier possédant deux catégories de sétigères, donc pour supprimer le genre *Telepsavus* il était nécessaire d'effectuer des prélèvements topotypiques, c'est-à-dire en région napolitaine. Ils ont été réalisés en 1969 et nous en avons rendu compte ultérieurement (BHAUD, 1973). Ce séjour à Naples a permis d'effectuer des pêches sur les lieux mêmes des récoltes de COSTA, 1861, CLAPAREDE, 1868 et LO BIANCO, 1893; nous avons montré que l'existence du genre *Telepsavus* n'était pas fondée et que les Spiochaetoptères vivaient, en baie de Naples, dans la zone littorale vers 3 et 4 m de profondeur.

L'opinion selon laquelle les *Telepsavus* de CLAPAREDE doivent correspondre à des animaux incomplets n'est pas dénuée de tout fondement. Plusieurs remarques confirment ce point de vue.

L'observation de EHLERS (1912) concernant *Telepsavus vitrarius* se rapporte à un animal composé d'une partie antérieure, courte, dite thoracique, et d'une partie postérieure plus longue, abdominale. Mais l'auteur précise ensuite que la partie abdominale n'est pas homogène et peut être divisée en deux zones. Bien qu'ancienne, cette description se rapporte déjà à un animal du genre *Telepsavus* mais dont le corps est composé de trois parties. Plus tard, OKUDA (1935) récolte des Chaetoptères possédant trois catégories de sétigères qu'il rapporte aussi à l'espèce *Telepsavus costarum*. Donc pour ces deux auteurs, l'existence de deux régions du corps n'est pas un critère très important.

FAUVEL (1962, p. 311) et BELLAN (1964, p. 116) avaient raison de supposer que les *Telepsavus* pourraient bien être des Spiochae-

toptères ayant perdu leur région postérieure. Nous ne les suivrons pas cependant dans leur seconde supposition, à savoir que les *Spiochaetoptères* seraient des *Phyllochaetoptères* ayant perdu leur deuxième paire de tentacules. En acceptant cette hypothèse, on devrait donc avoir l'égalité : *Phyllochaetoptère* = *Telepsavus* + troisième catégorie de sétigères + seconde paire de tentacules antérieurs. La probabilité d'observer régulièrement des *Phyllochaetoptères* incomplets (sans région postérieure et sans seconde paire de tentacules) est véritablement trop faible pour accepter cette hypothèse. Nos observations de Naples et de Banyuls ne peuvent prêter, sur ce point, à aucun doute : le caractère systématique constitué par la présence ou l'absence de cette seconde paire de tentacules est fortement valable. Il s'en suit qu'il ne devrait y avoir aucune hésitation de détermination entre les genres *Spiochaetopterus* et *Phyllochaetopterus*. Lorsque le critère essentiel venant d'être défini ne peut être observé, la détermination n'est plus possible (1).

## 2) RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *S. costarum*.

Très récemment, plusieurs observations ont étendu l'aire de répartition de *S. costarum* en Méditerranée. Sur la côte catalane française, il n'est pas inutile de rappeler qu'AMOUROUX (1972) récolte pour la première fois un unique exemplaire tubicole de cette espèce, provenant des peuplements infralittoraux de la région de Canet. Puis un important gisement de *S. costarum* est découvert à proximité de Port-Vendres (BHAUD et AMOUROUX, 1974) entre 2 et 7 mètres de profondeur. L'échelle bathymétrique de répartition s'étend encore légèrement : des individus adultes très irrégulièrement répartis et peu nombreux, associés aux *Nephtys hombergii*, sont récoltés jusqu'à 20 mètres de profondeur.

Sur le littoral de l'Atlantique, CAZAUX (1970, 1973) signale dans le bassin d'Arcachon de très nombreuses larves de *Spiochaetopterus typicus* entre les mois de juin et de décembre (2). Il est à remarquer que si l'on applique à la situation d'Arcachon la conclusion établie à Banyuls (température limite inférieure de la reproduction située vers 15-16°), l'époque larvaire déduite du cycle thermique correspond parfaitement à ce qui est observé.

LAGARDÈRE (1972) signale de nombreux *Spiochaetopterus* (très vraisemblablement *S. costarum*) entre 30 et 35 m sur la côte occi-

(1) En fait, des caractères secondaires tels que morphologie et nombre des soies spécialisées du 4<sup>e</sup> sétigère peuvent aussi être utilisés.

(2) Nous avons eu l'occasion d'observer les adultes correspondants; il s'agit, en suivant la diagnose de GITAY (1969) de *S. costarum* (CLAPARÈDE, 1868); l'intégration des résultats de CAZAUX est donc possible.

dentale d'Oléron. Il est nécessaire de préciser que la situation topographique de cette récolte correspond au début de la présence de sédiments stabilisés. De plus, les données hydrographiques (VINCENT et KURG, 1969) permettent de préciser que le niveau de récolte est encore soumis à l'élévation estivale et automnale de la température, mais il est vraisemblable que cette localisation correspond à des conditions limites.

En dehors de la Méditerranée, *S. madeirensis* a été récoltée par LANGERHANS (1880) vers 49 à 50 mètres de profondeur, aux îles de Madère. En se référant à la description de LANGERHANS et à l'étude de GITAY, nous pensons que cette espèce est très proche de *S. costarum*, compte tenu en particulier du nombre de segments moyens. Plus près de nous, LONGHURST (1958) signale pour l'ouest Africain (Sénégal, Sierra Leone), *S. typicus* de 0 à 86 m dans les estuaires et la partie la plus relevée du plateau continental; DAY (1967) en Afrique du Sud met en synonymie *Spiochaetopterus costarum* et *Telepsavus costarum*. Il signale cette espèce uniquement en province néritique. Pour cet auteur, les espèces valables du genre sont : *S. typicus*, *S. vitrarius* et *S. costarum*, la différence étant basée sur le nombre de segments moyens. THOMASSIN (1969) semble adopter ce point de vue et, à Tulear (sud-ouest de Madagascar) il rapporte deux espèces : *S. costarum* et *S. typicus*. GIBBS (1971) signale pour les îles Salomon la sous-espèce *Spiochaetopterus costarum costarum* dans la zone littorale et enfin DAY (1973) à Ratnagiri, côte occidentale de l'Inde, récolte *S. costarum* dans la zone de balancement des marées. Il apparaît donc que les signalisations certaines des adultes de *S. costarum* sont relatives à des récoltes effectuées en zone littorale ou très peu profonde.

En considérant maintenant le stade larvaire, le lieu de récolte, au moins en Méditerranée, est localisé à la province néritique et si en Atlantique on signale de nombreuses larves de Chaetopteridae, en particulier de Spiochaetoptères, récoltées en province océanique, il est toujours supposé que ces larves sont originaires de la province néritique (SCHELTEMA, 1971, 1973).

Réciproquement, d'autres observations effectuées en grande profondeur ne signalent pas *Spiochaetopterus*, mais *Phyllochaetopterus*. Ainsi, HARTMAN (1965) à partir de 29 prélèvements benthiques profonds, ne signale en Atlantique, que le genre *Phyllochaetopterus* (dix exemplaires complets en quatre stations) entre 500 et 4 500 m. HARTMAN et FAUCHALD (1971) à partir de 67 prélèvements signalent de façon certaine le genre *Phyllochaetopterus* (20 exemplaires complets en six stations). Enfin FAUCHALD (1972) ne signale que *Phyllochaetopterus limicolus*.

Pour ce qui est de la Méditerranée, les observations dans l'étage bathyal (BELLAN, 1965; CARPINE, 1970) ne concernent ni le genre

*Spiochaetopterus*, ni le genre *Phyllochaetopterus*. Puis REYSS (1971) à la suite de l'étude des canyons sous-marins de la mer catalane, signale *Spiochaetopterus typicus* et *Phyllochaetopterus socialis* dans la vase profonde. Bien que la morphologie des animaux ne soit pas précisée, il s'agit vraisemblablement dans le premier cas de *S. costarum*.

A partir des pêches planctoniques, nous devons rappeler (BHAUD, 1966) la récolte d'une larve de *Phyllochaetopterus* sp. par trait planctonique vertical sur un fond d'une centaine de mètres, donc à la limite du plateau continental, ce qui confirme peut-être l'observation (GUILLE et LAUBIER, 1966) de l'espèce *P. socialis* dans le Rech du Cap par 220 m de profondeur. En réalité, depuis ces récoltes il a été possible d'observer et de décrire pour la première fois les larves de *Phyllochaetopterus socialis* (BHAUD, 1974). Elles sont bien différentes de celle rencontrée à la limite du plateau continental que l'on doit vraisemblablement rapporter à *Ph. gracilis*.

### 3) REMARQUES MORPHOLOGIQUES LIÉES A LA RÉPARTITION BIOGÉOGRAPHIQUE DE *S. costarum*.

De même que certaines observations sur la répartition verticale méritent d'être revues, les données relatives à la répartition géographique doivent aussi être vérifiées. Dans le cas de l'espèce *Spiochaetopterus costarum*, la répartition est localisée à la Méditerranée, l'Atlantique oriental, l'Océan Indien (GITAY, 1969; DAY, 1967). Il semble alors intéressant de noter la présence de *S. costarum* (Claparède) sous le nom de *Telepsavus costarum* Claparède dans la faune du Canada occidental (E. BERKELEY et C. BERKELEY, 1952), ainsi que sur la côte californienne (HARTMAN, 1961; REISH, 1968). En fait, on peut remarquer dans la description correspondante une forte différence portant sur la constitution des neuropodes postérieurs qui sur les exemplaires canadiens ne portent qu'un seul lobe uncinigère, alors qu'il en existe deux sur les exemplaires de Naples, Banyuls ou Arcachon. LIE (1968) notait déjà pour la région de Puget-Sound que les exemplaires récoltés ne pouvaient appartenir à *Spiochaetopterus costarum* (Claparède). Cette différence semble suffisante pour permettre à GITAY (1969) la création de sous-espèces : *S. costarum costarum* (Claparède, 1868) de Méditerranée et *S. costarum pottsi* (E. BERKELEY, 1927) des côtes canadiennes de l'Océan Pacifique.

## CONCLUSIONS

En comparant des données basées sur différentes méthodes de prospection et concernant l'époque de présence des larves dans le plancton, le niveau de récolte des adultes benthiques, l'aire de répartition de l'espèce, puis en confrontant ces données aux facteurs climatiques (variations thermiques saisonnières, importance et niveau de la thermocline estivale) aux facteurs édaphiques et hydrodynamiques, une certaine unité apparaît qui permet de définir les exigences de l'espèce étudiée.

En ce qui concerne sa répartition géographique, *Spiochaetopterus costarum* est localisée : 1) à l'Atlantique oriental (la limite septentrionale étant vers 46° L. N. et la limite sud atteignant vraisemblablement la zone tropicale), 2) à la Méditerranée (Banyuls-sur-Mer, Naples) et 3) l'Océan Indien, bien que les exemplaires provenant de cette région nécessitent un examen supplémentaire détaillé.

A partir de ces données on peut considérer que la Méditerranée occidentale et plus particulièrement le Golfe du Lion permet de définir les conditions au pôle septentrional de l'aire de répartition. En dépassant cette limite, il se produit à la fois une baisse de la température estivale ainsi qu'une baisse du minimum hivernal. L'extension vers le nord est limitée soit par l'impossibilité de la reproduction provenant d'une température estivale insuffisamment élevée, soit par l'impossibilité de la vie végétative provenant d'une température hivernale trop faible, soit pour les deux raisons. Si l'on tient compte des conditions de vie à Arcachon avec une température hivernale de 6-7°, on peut conclure qu'en Méditerranée, la limite est estivale et se rapporte aux conditions de reproduction, ce que confirme par ailleurs l'époque de reproduction fortement limitée dans le temps. Il est aussi possible de préciser plusieurs caractères secondaires mis en évidence dans des cas particuliers. La répartition bathymétrique varie avec le lieu d'observation, mais ne dépasse pas les limites du plateau continental. Dans le détail, elle est fonction des conditions thermiques et hydrodynamiques au niveau du substratum. Les populations d'adultes les moins profondes sont localisées dans des zones calmes et abritées. La nature du sédiment s'étend des sables fins à faible proportion de vase aux vases sableuses. Enfin, ces animaux peuvent supporter une période d'émersion.

En définitive, les différentes observations certainement très hétérogènes dans leurs paramètres mettent cependant en évidence

une liaison entre les trois éléments suivants : époque de reproduction, répartition verticale, aire de présence (1). Cette liaison provient de la confrontation des différentes caractéristiques thermiques propres aux animaux, de façon plus précise les limites de vie végétative et celles de reproduction, avec la valeur des minimum et maximum thermiques saisonniers. La méthode de confrontation employée tente de relier les données de répartition (verticale ou horizontale) d'ordre descriptif à des caractères biologiques d'ordre explicatif. C'était bien l'intention initiale de notre travail.

### RÉSUMÉ

1. Sur l'exemple précis de *Spiochaetopterus costarum*, l'auteur montre que différentes caractéristiques des individus adultes benthiques : époque de reproduction, appartenance biogéographique et situation bathymétrique ne sont pas des éléments isolés. Ils dépendent, en dernière analyse, de la confrontation des limites thermiques de la vie végétative et de la reproduction avec les minimum et maximum thermiques saisonniers.

2. En conséquence, certaines prévisions peuvent être effectuées concernant l'un des éléments suivants : distribution géographique ou répartition bathymétrique, époque de reproduction, puis confrontées avec les acquisitions antérieures. Ainsi, cette confrontation, par une revue des données bibliographiques en Méditerranée, permet de préciser et corriger la répartition bathymétrique de l'espèce. Par ailleurs, l'étude morphologique précise amène à supprimer quelques contradictions entre la répartition géographique d'une part, et d'autre part les limites thermiques compatibles avec la reproduction et la survie de l'espèce.

### ZUSAMMENFASSUNG

Am Beispiel von *Spiochaetopterus costarum* (Chaetopteridae) zeigt der Autor, dass verschiedene Merkmale von benthischen Adulttieren wie Fortpflanzungsperiode, biogeographische Zugehörigkeit

(1) Cette liaison est présentement valable uniquement pour *Spiochaetopterus costarum*; nous nous réservons, dans une publication ultérieure, d'élargir à un nombre plus grand d'espèces ce type de relation.

und bathymetrische Verteilung der Anneliden nicht für sich allein stehen. In letzter Analyse hängen sie zusammen und hängen ab von den thermischen Bedürfnissen dieser Art während der vegetativen Phase, der Fortpflanzungsperiode, sowie von den minimalen und maximalen Temperaturen irgend einer Jahreszeit. Aus dieser Erkenntnis können gewisse Voraussagen gemacht werden in bezug auf irgend eines der folgenden Merkmale: Geographische oder bathymetrische Verteilung und Fortpflanzungsperiode. Diese lassen sich dann mit früheren Daten vergleichen. So ermöglicht ein solcher Vergleich mit der Bibliographie über das Mittelmeer die bathymetrische Verteilung dieser Art präziser zu erfassen. Im weiteren konnten aufgrund einer detaillierten morphologischen Studie einige bisherige Widersprüchlichkeiten zwischen geographischer Verteilung einerseits und den thermischen Grenzen, innerhalb derer Fortpflanzung und Ueberleben der Art möglich ist, andererseits ausgemerzt werden.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMOUROUX, J. M., 1972. Données sur la structure et l'instabilité des peuplements infra-littoraux de la côte du Roussillon. *Thèse Doc. spéc., Univ. Paris*, 102 p.
- BELLAN, G., 1960. Résultats scientifiques de la Campagne du N.R.P. « Faial » (1957). 2 — Annélides Polychètes. Gabinete de Estudos das Peşcas, Lisboa : 1-31.
- BELLAN, G., 1961 a. Campagnes de la « Calypso » : seuil Siculo-Tunisien. 7 — Annélides Polychètes. *Annls Inst. oceanogr., Monaco*, 39 : 49-60.
- BELLAN, G., 1961 b. Campagnes de la « Calypso » dans le golfe de Gènes. 3 — Annélides Polychètes. *Annls Inst. oceanogr., Monaco*, 39 : 263-268.
- BELLAN, G., 1962. Troisième campagne méditerranéenne du N.O. « Président Théodore Tissier » de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches. Annélides Polychètes. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 25-39 : 23-37.
- BELLAN, G., 1963. Remarques au sujet de la faune annélienne bathyale de la Méditerranée. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, 17 (2) : 261-265.
- BELLAN, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 49 (33) : 1-371.
- BELLAN, G., 1965. Contribution à l'étude des Polychètes profondes des passages de Monaco et des côtes de la Corse. *Bull. Inst. oceanogr., Monaco*, 65 (1345) : 1-24.

- BERKELEY, E., 1927. A new genus of chaetopteridae from the north-east Pacific : with some remarks on allied genera. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1927 (1<sup>er</sup> P) : 441-445.
- BERKELEY, E. & C. BERKELEY, 1952. Canadian Pacific fauna. 9 : Annelida; 9 b (2) : Polychaeta sedentaria. Univ. Toronto Press.
- BHAUD, M., 1966. Etude du développement et de l'écologie de quelques larves de Chaetopteridae (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, 17 (3A) : 1087-1120.
- BHAUD, M., 1972. Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. *Mar. biol.*, 17 : 115-136.
- BHAUD, M., 1973. Contribution à l'étude systématique des Chaetopteridae : Annélides Polychètes. *Vie Milieu*, 23 (1A) : 141-156.
- BHAUD, M., 1974. La campagne Hydromed II du N.O. Jean Charcot. Première description de deux larves de Phyllochaetoptères (Annélides Polychètes). *Vie Milieu*, 24 (3A) : 453-470.
- BHAUD, M. & J.M. AMOUROUX, 1974. Sur la présence d'individus adultes de *Spiochaetopterus costarum* (Annélide Polychète) dans la région de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 23 (2A) : 371-373.
- CARPINE, C., 1970. Ecologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée occidentale. *Mém. Inst. océanogr., Monaco*, 2 : 1-147.
- CAZAUX, C., 1970. Recherches sur l'écologie et le développement larvaires des Polychètes de la région d'Arcachon. *Thèse Doc. Fac. Sci. Univ. Bordeaux*, 355 p.
- CAZAUX, C., 1973. Cycle et distribution des larves de Polychètes; caractères du méroplancton des différents types de masses d'eaux du bassin d'Arcachon. *Bull. Ecol.*, 4 (4) : 257-275.
- CLAPARÈDE, E., 1868. Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, 20 (1) : 1-209.
- CLARK, R.B. & J.W. OLIVE, 1973. Recent advances in Polychaete endocrinology and reproductive biology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 11 : 175-222.
- COSTA, O.G., 1861. Di un nuovo genere di Anellidi dell'ordine dei tubicolarii e della famiglia dei Chetopterini, scoperto nel mare di Napoli (*Telepsavus*). Omaggio al Re d'Italia Vittorio Emanuele dell'Accademia Pontaniana, Napoli, 1 (2) : 53-62.
- DAY, J.H., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2. Sedentaria. British Museum (Natural History) London, Edit., 459-878.
- DAY, J.H., 1973. Polychaeta collected by U.D. Gaidwad at Ratnagiri, south of Bombay. *J. Linn. Soc. ser. Zool.*, 52 (4) : 337-361.
- EHLERS, E., 1912. Die bodensässigen Anneliden aus den Sammlungen der deutschen Tiefsee-Expedition. *Deutsche Tiefsee-Expedition 1898-1899*, 16 : 1-168.
- FAUCHALD, K., 1972. Benthic Polychaetous Annelids from deep water off western Mexico and adjacent areas in the eastern Pacific Ocean. *All. Hanc. Monogr. Mar. Biol.*, 7 : 1-575.
- FAUVEL, P., 1926. Sur les Chetoptériens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 51 : 307-314.

- GIBBS, P.E., 1971. The Polychaete Fauna of the Solomon Islands. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, **21** (5) : 101-211.
- GITAY, A., 1969. A contribution to the revision of *Spiochaetopterus* (Chaetopteridae, Polychaeta). *Sarsia*, **37** : 9-20.
- GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental nord-Gascogne. *Thèse Doc. Fac. Sci. Univ. Paris*, 167 p.
- GUILLE, A. & L. LAUBIER, 1966. Additions à la faune des Annélides Polychètes de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, **17** (1B) : 259-282.
- GUILLE, A. & J. SOYER, 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. I. Physiographie. *Vie Milieu*, **21** (1B) : 137-148.
- HAMILTON, D.H., 1970. Index des additions récentes à la faune des Polychètes méditerranéennes. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, **69** (1404) : 1-23.
- HARTMAN, O., 1961. Polychaetous Annelids from California. *Allan Hancock Pacif. Exped.*, **25** : 1-226.
- HARTMAN, O., 1965. Deep-water benthic polychaetous Annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn*, **28** : 1-378.
- HARTMAN, O. & K. FAUCHALD, 1971. Deep-water benthic polychaetous Annelids off New England to Bermuda and other north-Atlantic areas. Part II. *All. Hanc. Monogr. Mar. Biol.*, **6** : 1-327.
- HAUENSCHILD, C., 1955. Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose. Rhythmus bei dem Polychaeten *Platynereis dumerili*. *Z. Naturf.*, **10** (B) : 658-662.
- JACQUES, G., C. RAZOULS & A. THIRIOT, 1969. Climat et hydrologie à Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion), 1965-1968. *Vie Milieu*, **20** (2 B) : 279-316.
- LAUBIER, L., 1966. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, **43** (2) : 1-316.
- LAGARDÈRE, F., 1972. Les Fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. Cartographie bionomique. III — Les peuplements benthiques. *Tethys*, **3** (3) : 507-538.
- LANGERHANS, P., 1880. Die wurmfaua von Madeira. *Z. wiss. Zool.*, **34** : 87-146.
- LIE, U., 1968. A quantitative study of benthic infauna in Puget Sound, Washington, U.S.A., in 1963-1964. *FiskDir. Skr.*, **14** (5) : 229-556.
- LO BIANCO, S., 1893. Gli Anellidi tubicoli trovati nel Golfo di Napoli. *Atti. R. Accad. Sci. fis. mat. Nap.*, ser 2, **5** (11) : 1-97.
- LONGHURST, A.R., 1958. An ecological survey of the west african marine benthos. Colonial office : Fish. Publ. n° 11, London : 4-102.
- OKUDA, S., 1935. Chaetopterids from Japanese waters. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser VI, **4** (2) : 87-102.
- REISH, D.J., 1968. A biological survey of Bahia de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. II — Benthic Polychaetous Annelids. *Trans. S Diego Soc. nat. Hist.*, **15** (7) : 67-107.

- REYSS, D., 1971. Les canyons sous-marins de la mer catalane, le rech du Cap et le rech Lacaze-Duthiers. III. Les peuplements de macrofaune benthique. *Vie Milieu*, **22** (3B) : 529-613.
- RULLIER, F., 1963. Les Annélides Polychètes du Bosphore, de la mer de Marmara et de la mer Noire, en relation avec celles de la Méditerranée. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.* **17** (2) : 161-260.
- SARS, M., 1856. Fauna littoralis Norvegiae. 2. Nye Annelider, Bergen, Fr. D. Beyer Edit., 1-24.
- SHELTEMA, 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, D. J. Crisp Edit., Cambridge University Press, 7-28.
- SHELTEMA, R. S., 1973. Relationship of long-distance dispersal to geographical distribution and morphological variation in the Polychaete family Chaetopteridae. Conference on marine Invertebrate larvae, Rovinj. *Thalassia Jugos.* (sous presse).
- THOMASSIN, B., 1969. Peuplements de deux biotopes de sables coralliens sur le grand récif de Tuléar, sud-ouest de Madagascar. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, suppl. n° 9 : 59-133.
- VINCENT, A. & G. KURG, 1969. Hydrologie et variations saisonnières de la situation thermique du Golfe de Gascogne en 1967. *Rev. Trav. Inst. (scient. tech.) Pêch. marit.*, **33** (1) : 79-96.

Reçu le 18 novembre 1974.