

Tegwyn Harris

**Ecoleg unigryw
Ophelia bicornis,
Savigny (Polychaeta).**

Gwerddon

CYFNODOLYN ACADEMAIDD CYMRAEG

Golygydd Yr Athro Ioan Williams

Ecoleg unigryw *Ophelia bicornis*, Savigny (Polychaeta).

Tegwyn Harris

1. Cyflwyniad i *Ophelia bicornis*.

Y mae'n aelod o Deulu'r Opheliidae *Ophelia* o fewn Dosbarth y Polychaeta (fel y mwyafrif o fwydod y môr). Mesur mwydyn aeddfed tua 5cm o hyd ac ymddengys o liw coch-golau, er fod y lliw, weithiau, yn anodd i'w weld am fod y cannoedd o wyau gwyrdd o fewn coelom corff y fenyw a'r cyflenwad o had gwyn o fewn coelom y gwryw yn ei guddio. Y mae rhan flaenaf y corff yn grwn mewn trawsdoriad ac yn culhau tua'r pen blaen – y prostomiwm, ac ar ochr isaf y rhan hon o'r corff y ceir y geg. Tua 14 pâr o degyll cul sy'n nodweddiadol o ran isaf y corff, ac ar derfyn yr abdomen (fel y'i gelwir), ceir pen-ôl ac anws cymhleth iawn.

Dioddefodd *Ophelia* driniaeth warthus yn y disgrifiad gwreiddiol ohono gan Ffrancwr o'r enw Savigny ym 1809. Trodd gorff y mwydyn wyneb-i-waered gan alw'r ochr uchaf



Llun 1: Darlun o *Ophelia bicornis* mewn cysylltiad â thywod o'r math arferol. Benyw aeddfed sydd yn y llun – profir hynny gan liw gwyrdd yr wyau a welir drwy'r croen coch-olau.

yn ochr isaf a'r isaf yn uchaf! Yn waeth na hynny, galwodd ben y mwydyn yn ben-ôl a'r pen-ôl yn ben. Y rheswm am enw rhywiogaethol *Ophelia bicornis* yw camddealltwriaeth ynglŷn â dwy o'r estyniadau sy'n amgylchynu'r anws. Gan iddo gamsynio mai ochr isaf y mwydyn oedd yr uchaf, tybiodd Savigny mai cyrn ar ben y mwydyn oedd y ddau bapila (neu cirrws).

Hyd y gellir darganfod, treulia *Ophelia* ei fywyd yn gyfan gwbl o dan wyneb y tywod. Yn wir, os cyfyngir ef ar wyneb y traeth a'i rwystro rhag gwneud ei ffordd yn ôl i'w gynefin, trengu fydd ei hanes mewn amser byr iawn. Y mae'r dibyniant llwyr hwn ar fodolaeth yn y tywod yn ymestyn i weithgareddau cenedlwl y mwydyn gan fod yr wyau a'r had yn cael eu gollwng yn syth i'r tywod – a'r cynrhon, hefyd, yn aros ymhlith y tywod wrth ddatblygu a thyfu.

2. Dosbarthiad daearyddol *Ophelia bicornis*.

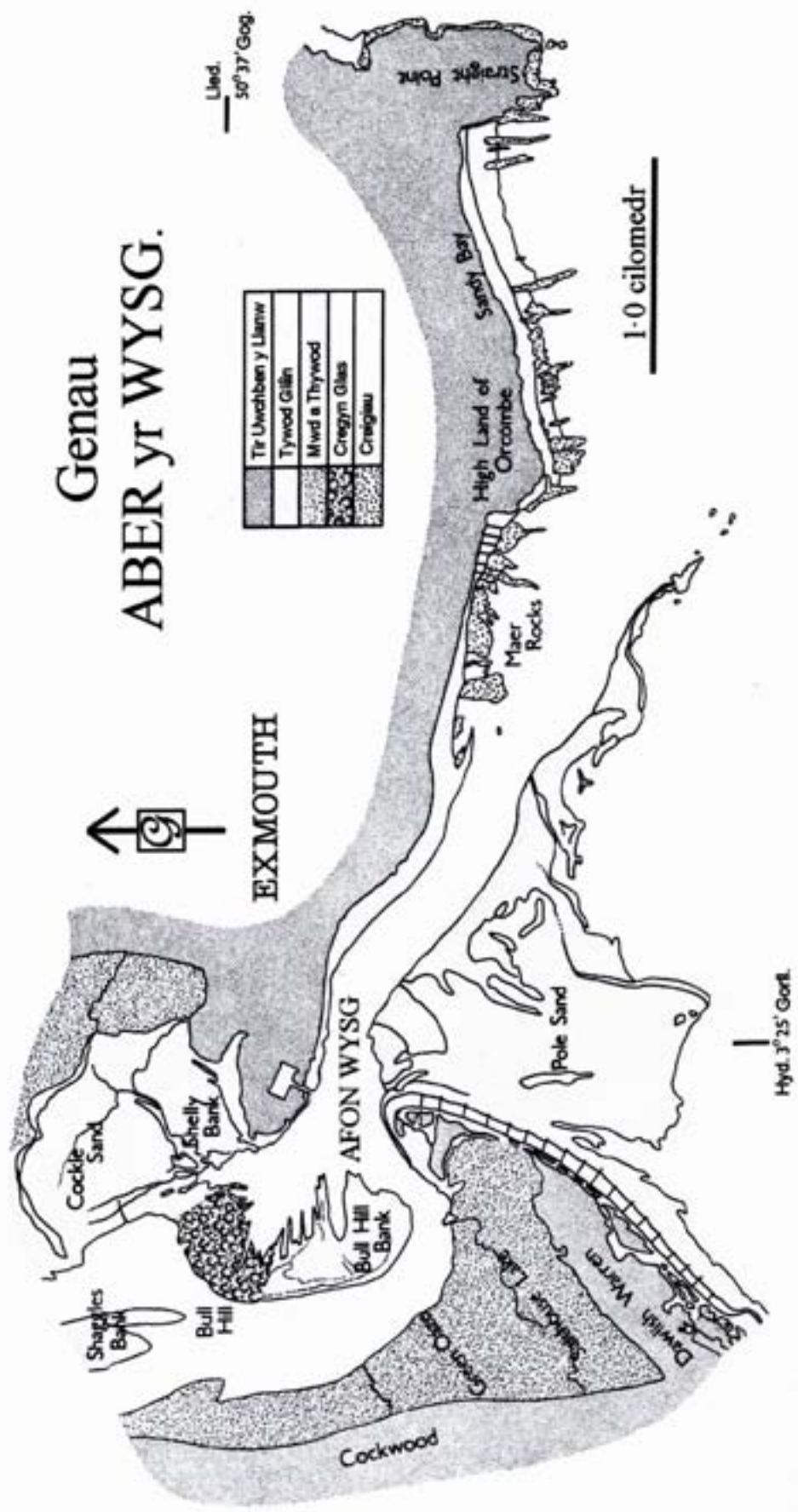
Y mae'n bur debyg mai Môr y Canoldir a fu'n grud esblygol i *Ophelia*. Gydag amser, gwasgarodd y poblogaethau gwreiddiol tua'r dwyrain nes cyrraedd y Môr Du, ac i'r gorllewin ar hyd arfordir Sbaen, Portiwgal a Ffrainc nes cyrraedd Llydaw (Amoureux, 1962, 1964, 1966; Britton-Davidian ac Amoureux, 1982; Fauvel, 1925; Harris, 1993; Pérès, 1967; Pérès a Picard, 1964; de Quatrefages, 1872; Rioja, 1917, 1923; Rullier a Cornet, 1951 a de Saint-Joseph, 1906). Ar ôl croesi'r sanel cyrhaeddodd arfordir deheuol Swydd Dyfnaint ac ymleoli yn aber afon Wysg gerllaw Exmouth (Allen a Todd, 1902; Harris, 1991a, 1991b, 1994a; Holme, 1949). Credid, hyd yn ddiweddar, mai dim ond yn aber yr Wysg yr oedd y rhywogaeth i'w chanfod ym Mhrydain Fawr – anghywir yw'r dyb hon.

Sylwyd, braidd yn arwynebol, ar bresenoldeb *Ophelia* yn aber yr Wysg tua dechrau'r ugeinfed ganrif, ac yna yn ystod y blynyddoedd yn dilyn yr Ail Ryfel Byd, yn fwy manwl a phendant gan ddau ymchwilydd o Labordy Astudiaethau'r Môr, Plymouth, Norman Holmes a D. P. Wilson (gweler y cyfeiriadau uchod). Yn ôl yr archwilwyr hyn, ysbeidiol oedd y mwydyn yn yr aber a'r boblogaeth yn gyfyngedig i ddau neu dri o fannau.

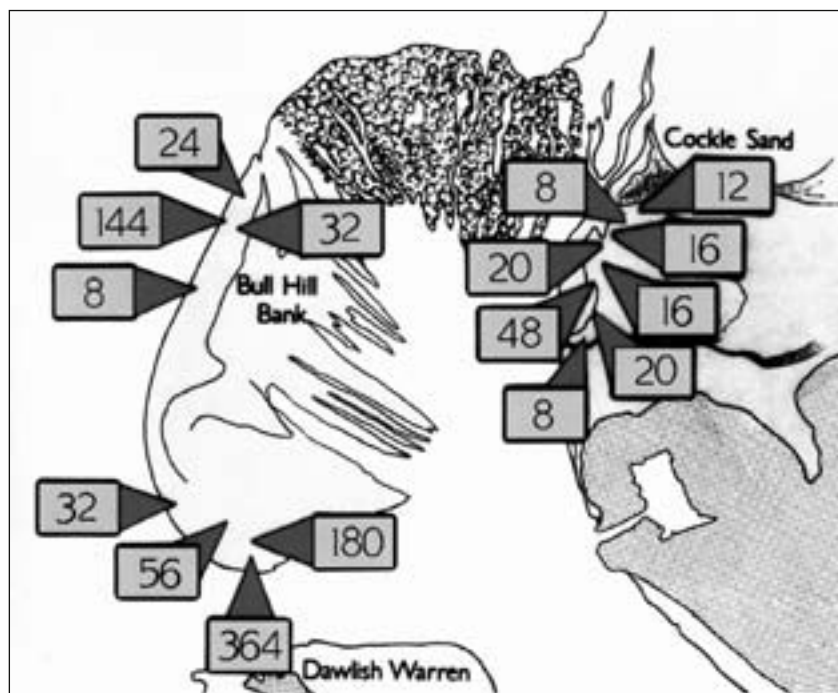
Fel ym mhob aber arall, y mae llif yr afon, llif dŵr y môr a'r llanw ei hun oddi mewn i aber yr Wysg yn gyfrifol am symudiad a dosbarthiad y mwd, y tywod ac unrhyw beth symudol arall. O ganlyniad, ceir traethau eang o dywod, yn enwedig mewn cysylltiad â'r ynys sylweddol, Bull Hill, o gregyn glas (*Mytilus edulis*), tua chanol yr aber. Pwysicach na'r dosbarthiadau cyffredinol yw'r dosbarthiadau arbennig a chymhleth a geir hyd ymylon y traethau mwyaf, oherwydd dyma lle ffynna *Ophelia*. Ceir rhai poblogaethau niferus iawn, yn enwedig ar hyd ymylon y traethau a elwir yn Bull Hill Bank a Cockle Sand.

Y mae llawer mwy o hynodrwydd yn perthyn i ddosbarthiad y mwydyn nag a awgrymir gan yr agwedd syml hon.

Ger Cockle Sand (Ffigwr 2), gweler nad yw'r tywod yn wastad. (Hwn, gyda llaw, yw un o'r manau lle y daethpwyd o hyd i'r mwydyn gan yr ymchwilwyr cynnar.) Y mae patrwm y mân gerrig a chregyn ar draws ochrau'r bryncyn isel (tua 1m o uchder uwchben y tywod gwastad) yn dangos yn eglur gyfeiriad a grym llif y dŵr dros wyneb y tywod. Os nodir presenoldeb y mwydyn yn ofalus, gwelir mai dim ond mewn un darn hir, cul ar lethr y bryncyn y mae'n byw. Darn cul o'r traeth ydyw â chysylltiad arbennig iawn gyda phatrwm y llanw yn yr aber.



Figwr 1: Map (wedi'i symleiddio) o aber afon Wysg, Swydd Dyfnaint.



Ffigwr 2: Map o ran ganolog aber yr Wysg yn dangos dosbarthiad *Ophelia* a maint y boblogaeth. Y mae'r rhifau o fewn y blychau yn cyfeirio at nifer y mwydod mewn 1m² o dywod wedi'i gloddio i ddyfnder o 15cm.



Llun 2: Darlun o un o safleoedd *Ophelia* yn aber yr Wysg. Sylwer bod y tywod ar y chwith yn codi'n dwmpath isel (tua 1m uwchben y tywod gwastad). Dengys y patrymau o gerrig mân a chregyn ar wyneb y twmpath gyfeiriad a grym llif y dŵr yn ystod llanw a thrai.



Llun 3: Darlun o'r un man ag a welir yn Llun 2, uchod. Y mae'r Stribed, a ddangosir yn y llun, yn dangos ffiniau'r boblogaeth o fwydod.

Y mae gwersi pwysig iawn i'w dysgu oddi wrth y sefyllfa ym Môr y Canoldir ynglŷn â rhan y llanw ym mywydeg ac ecoleg *Ophelia*. Y mae'n amlwg i unrhyw un sydd wedi bod ar wyliau ger Môr y Canoldir nad yw patrwm llanw a thrai yno yn debyg i'r hyn a geir yn gyffredin. Dim ond rhyw 10cm sydd, fel arfer, rhwng man isaf y trai a man uchaf y llanw (y mesuriadau hyn yn unionsyth, fel sy'n arferol wrth drin y llanw yn wyddonol). Traeth cul iawn, felly! Y rhyfeddod yw bod yr ychydig draeth hwn yn cynnal system ecolegol arbennig iawn. Astudiwyd y ffenomen hwn gan Arnoldi, 1948, Mokievskii, 1949, 1960, 1969, Pérès, 1967, Pérès a Picard, 1964 a Harris, 1993. Rhoddwyd enwau arbennig i'r system ecolegol gyfyng yn y traeth cul – *pseudolittoral* gan y Rwsiaid a *médiolittorale* gan y Ffrancwyr. Ar hyd traethau Môr y Canoldir, yr haenen gul a gedwir yn hanner gwlyb yn union uwchben man isaf y llanw yw lleoliad y *pseudolittoral*.

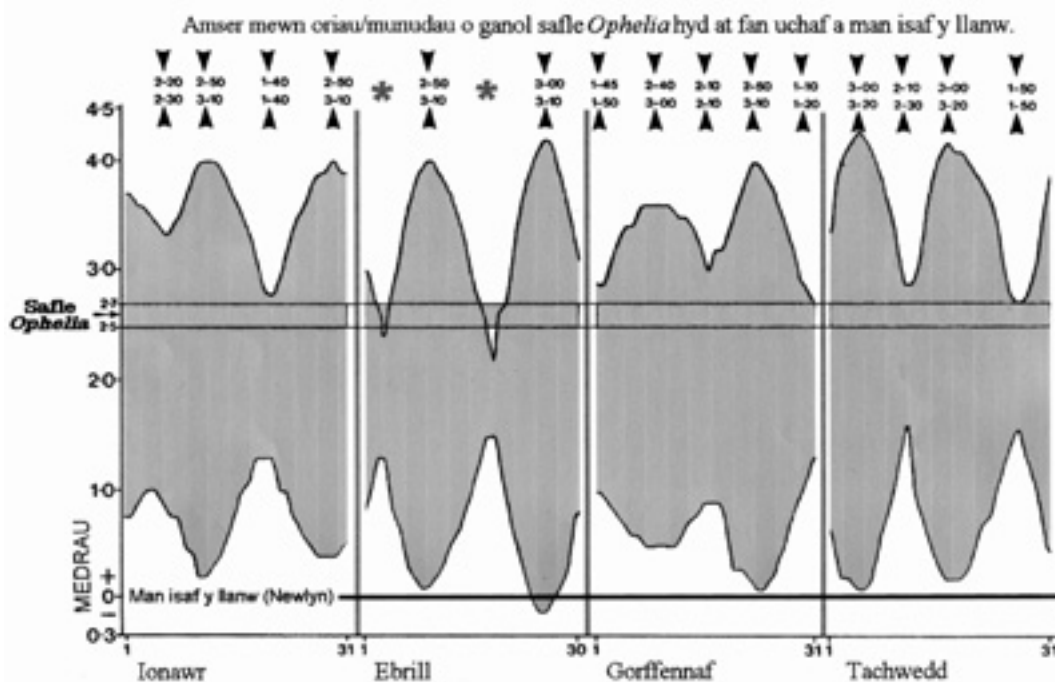
Beth bynnag am hynodrwydd yr enwau (yn enwedig *pseudolittoral*!), yr hyn sy'n bwysig yn astudiaethau'r gwyddonwyr hyn yw:

- 1) bod y tywod yn cael ei ysgwyd yn rheolaidd gan symudiadau grymus y dŵr cyfagos a hynny, yn ei dro, yn sicrhau cyflenwad da o ocsigen ymhlith y gronynnau;
- 2) nad yw llanw Môr y Canoldir yn debygol o godi llawer yn uwch na man isaf y trai yn ystod misoedd yr haf, gan adael y *pseudolittoral* yn hollol ddibynnol ar effeithiau ymylol ac ysbeidiol megis tonnau bychain a diferion o ddŵr yn tasgu;
- 3) mai *Ophelia* yw prif drigolyn y traeth.

3. Y cysylltiad agos rhwng *Ophelia* a'i amgylchedd.

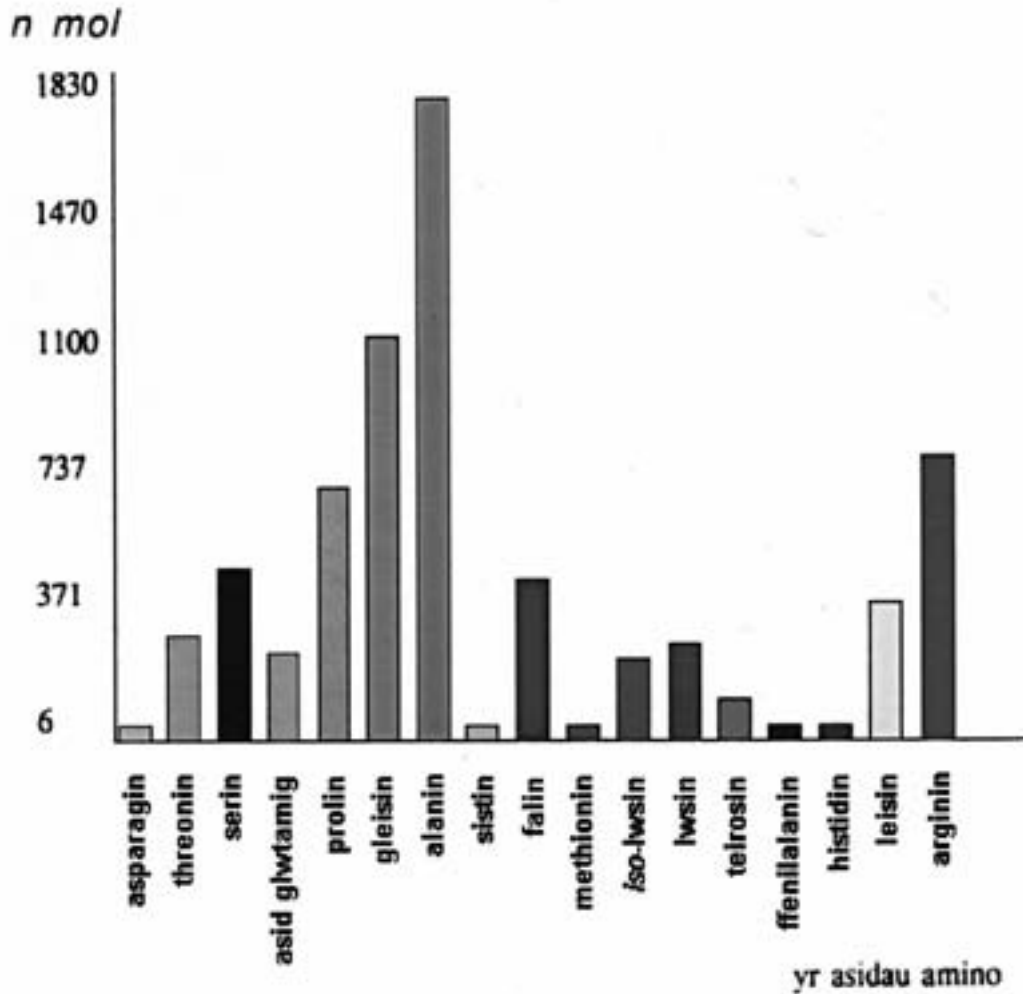
Cynnig astudiaethau a wnaed o fewn cyffiniau aber yr Wysg wybodaeth am y berthynas hon. Yn gyntaf, i ddangos hynodrwydd lleoliadau poblogaethau o *Ophelia* yn yr aber, mae'n angenrheidiol cysylltu lleoliad y rhannau cyfyng o'r traethau sy'n cynnal y mwydyn â phatrwm llanw a thrai cyffredinol yr aber.

Mae tywod yr *Ophelia* yn derbyn mesur byr o ddŵr yn gyson (Ffigwr 3) ac, ar ysbeidiau, y mae heb orchudd o ddŵr am ddyddiau ar y tro. Prin yw'r organebau sy'n dewis trigo mewn tywod o dan oruchwyliaeth amgylcheddol mor arw! Ni cheir ond un neu ddau o anifeiliaid gweladwy (un rhywogaeth o fwydyn ac un berthynas i'r corgimwch); ychydig iawn o anifeiliaid microscopig (y *meiofauna*), sydd, fel arfer, yn gyffredin iawn mewn tywod glan môr; ychydig iawn o facteria a bron dim detritws (ffrwyth pydredd sy'n cael ei ddefnyddio fel bwyd gan liaws o anifeiliaid di-asgwrn-cefn y môr). Gwna hyn aber yr Wysg yn hynod o debyg yn ecolegol i *pseudolittoral* Môr y Canoldir. Erys y cwestiwn, gan fod y tywod arbennig mor amddifad o bopeth sydd, fel arfer, yn cynrychioli lluniaeth anifail fel mwydyn, sut y llwydda *Ophelia* i gadw corff ac enaid ynghyd?



Ffigwr 3: Dangosiad diagramatig o safle *Ophelia* (fel y'i dangosir yn Llun 3, uchod), mewn perthynas â chodiad a gostyngiad y llanw yn yr aber yn ystod tri mis o'r flwyddyn. Sylwer ar y manau a nodir gan seren (*) sy'n dangos na wlychir yr *Ophelia* gan y llanw ar brydiau am ddyddiau ar y tro.

Dengys nifer o astudiaethau fod yna gynhwysiad yn nŵr y môr heblaw yr halwynau anorganig y gŵyr pawb amdanynt. Dangoswyd presenoldeb asidau amino yn wyneb-ddŵr y môr gan Tatsumoto et al. (1961), ac archwiliwyd fel y mae'r moleciwlau organig yn crynhoi yn y graean gan Erdman et al. (1956); Degens et al. (1961); Jørgensen (1976); Jørgensen et al. (1980) ac Allendorf (1981).



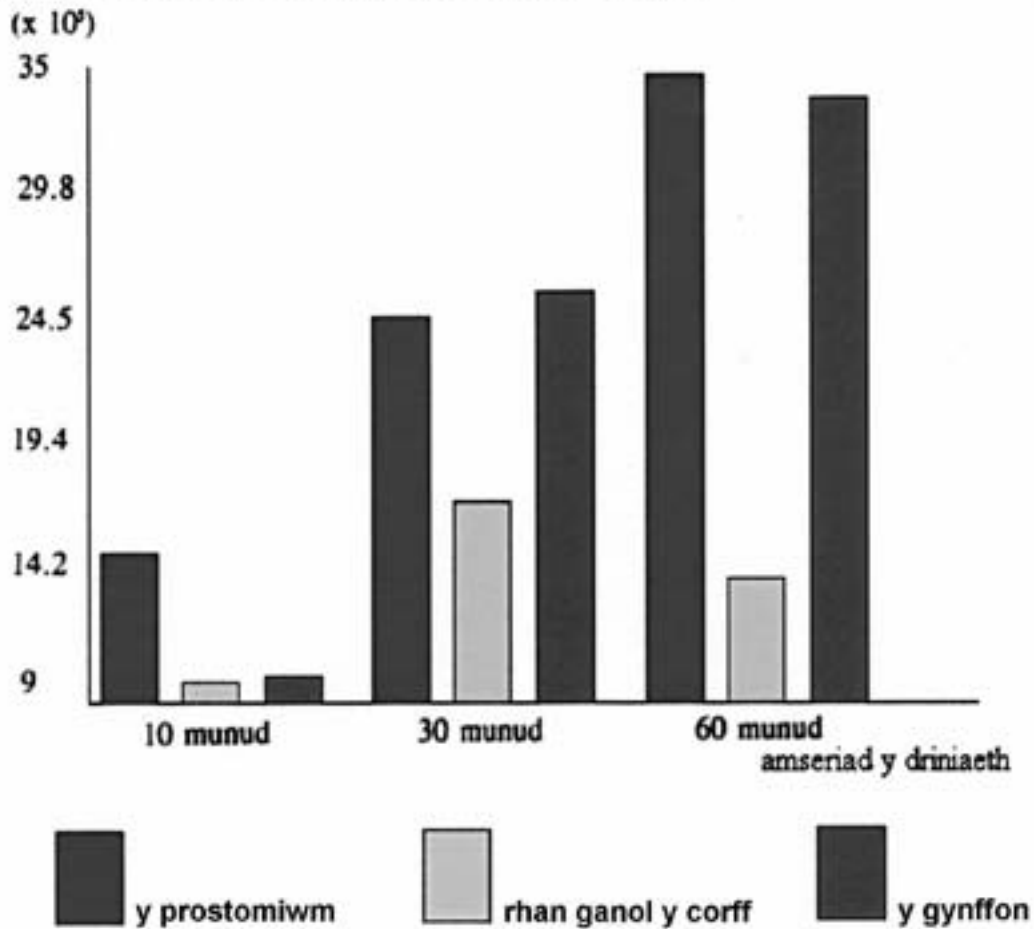
Ffigwr 4: Dangosiad darluniol o ddadansoddiad spectroscopig o'r asidau amino a gasglwyd o'r haenen ddŵr o amgylch gronynnau tywod un o safleoedd *Ophelia*.

Dengys dadansoddiadau cromatograffig o ddŵr y môr (gan gynnwys yr haenen o ddŵr o amgylch gronynnau o dywod) fodolaeth y cemegau hynny sy'n angenrheidiol i gynnal bywyd – megis carbohydrad, asidau amino a fitaminau. Deillia'r cyfan o bydredd dadelfeniad planhigion ac anifeiliaid marw. Cynnwys dŵr y môr fath o gawl tenau maethlon a defnyddia nifer fawr o drigolion y môr y bwyd-am-ddim hwn fel ychwanegiad i'r bwyd y mae'n rhaid gweithio amdano drwy chwys wyneb! Gan nad oes ymborth solet i'w gael yng nghyffiniau *Ophelia*, pur debyg fod y mwydyn yn dibynnu'n llwyr ar y cawl cemegol hwn.

Gellir profi dibyniaeth *Ophelia* ar y cawl hwn trwy roi tywod wedi'i lanhau'n gemegol a'i drin â dŵr môr artiffisial yn cynnwys asid amino (er enghraifft, gleisin) ymbelydrol i *Ophelia* yn y labordy. Bydd yr ymbelydredd yn crynhoi yng nghorff y mwydyn mewn amser byr iawn.

Ychydig iawn o fater organig sydd yn y dŵr a dim ond cyfran gymharol fechan ohono sy'n cynnwys y bwyd-am-ddim. Gellir dal i ofyn, felly, sut y gall anifail bywiog fel *Ophelia* (sy'n defnyddio cryn dipyn o ynni i dwrio drwy'r tywod hanner sych, heb sôn am gynnal ei brosesau ffisiologol arferol) ddibynnu'n gyfan gwbl ar yr hyn sydd i'w gael yn yr haenen denau o ddŵr o amgylch y gronynnau tywod?

[U-¹⁴C] gleisin yng nghorff *Ophelia bicornis* (MMM g⁻¹)



(MMM = Maluriadau Mesul Munud mewn cyfrifydd fflachennau)

Ffigur 5: Dangosiad darluniadol o ddadansoddiad a wnaed mewn cyfrifydd fflachennau o'r asidau amino ymbelydrol ((U-¹⁴C)gleisin) a amsugnwyd gan *Ophelia* mewn arbrawf labordy.

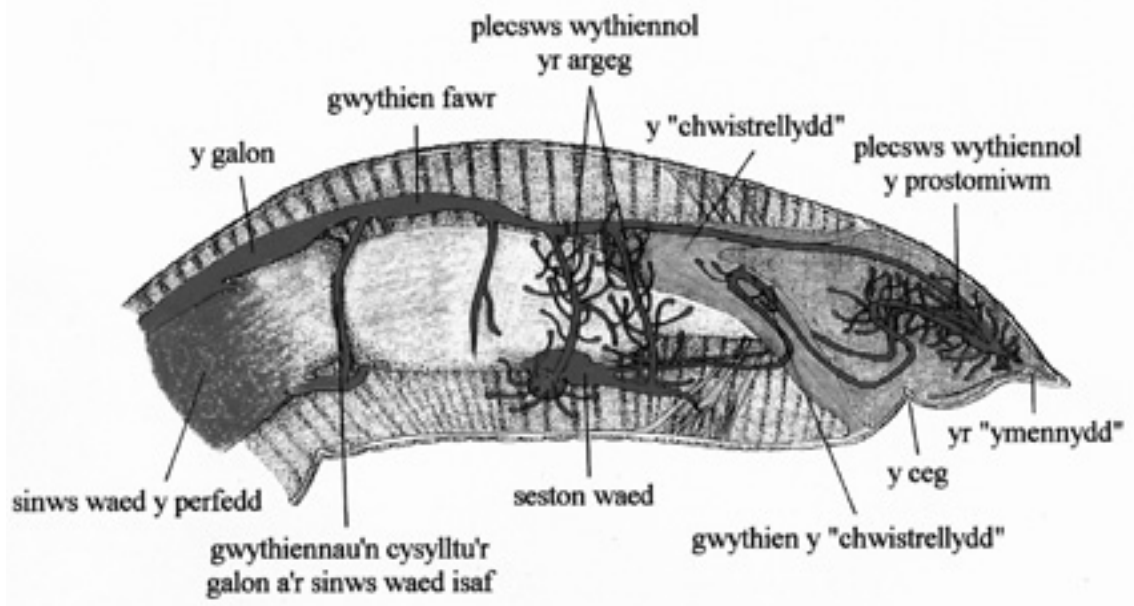
4. Y system waed, a rhannau pwysig eraill o anatomi *Ophelia*.

Ceir disgrifiad bras o anatomi mewnol *Ophelia* gan Claparède (1870). Yn ei ddisgrifiad, tynna'r awdur sylw at strwythur ym mhen blaen y mwydyn ar ffurf cornet hufen iâ, strwythur sy'n rhannu'r corff yn ddwy. Yr enw a roddwyd arni gan Claparède oedd *appareil injecteur*, chwistrellydd, gan dybio ei fod yn gyfrifol am chwistrellu neu wthio yn erbyn yr hylif sy'n llanw prostomiwm y mwydyn, gan ei chwyddo i raddau, a thrwy hynny yn ei wneud yn fwy pwrpasol i'w ddefnyddio fel math o swch i wthio drwy'r tywod. Gwyddom erbyn hyn, mai camddeall y sefyllfa a wnaeth Claparède gan nad yw'r chwistrellydd yn gweithredu fel hyn. Yn hytrach, wal gyhyrog, anystwyth ydyw sy'n ffurfio un siambr gaeedig y tu mewn i'r prostomiwm, siambr ag iddi gyflenwad sefydlog o hylif. Yr hyn sy'n peri i'r prostomiwm chwyddo ac ymgaledu yw codiad ym mhwsedd y gwaed ymhlith rhannau o'r system waed yn y siambr gaeedig (Harris, 1994b, 2007).

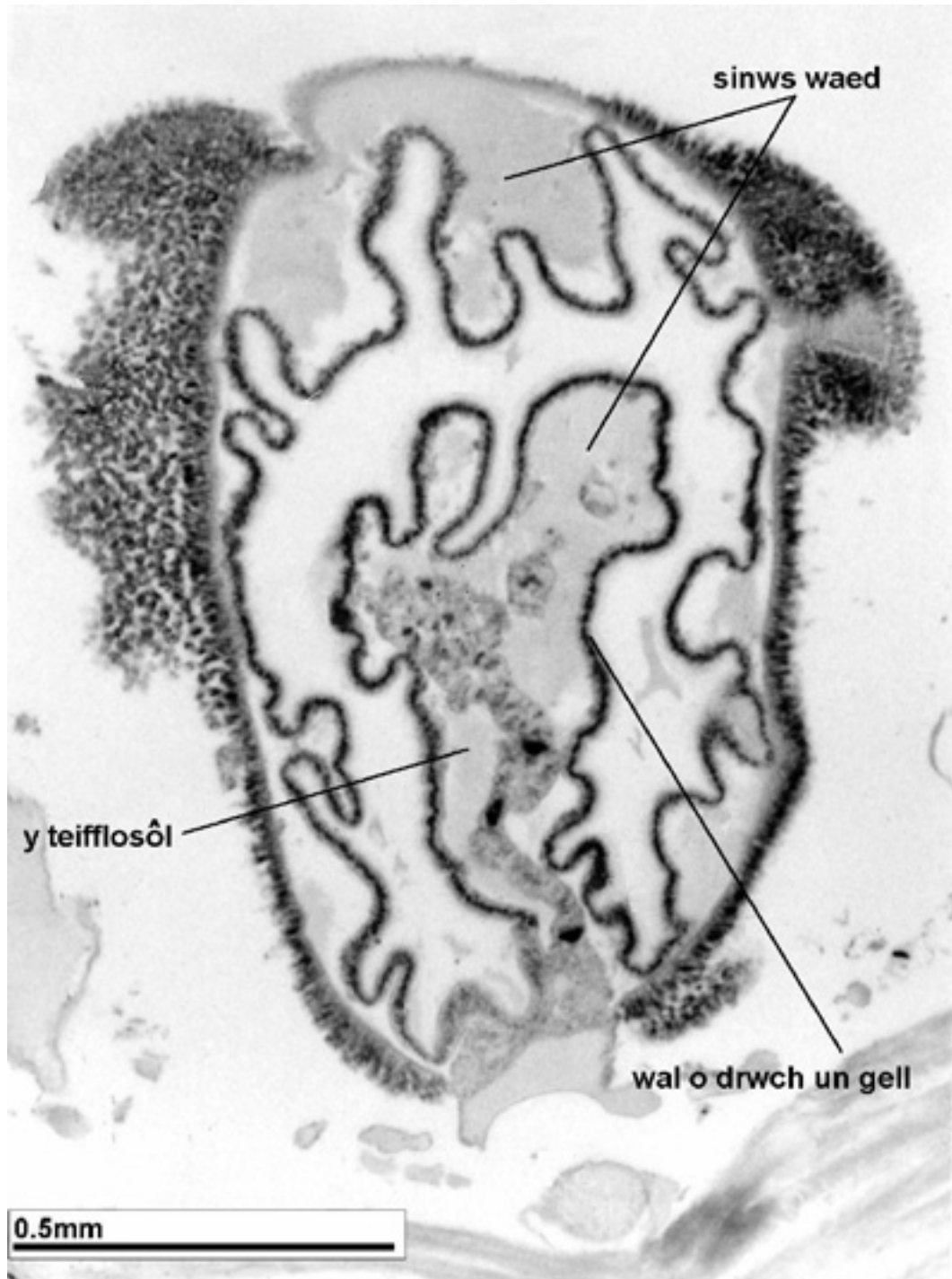
Nid yw system waed *Ophelia*'n hollol debyg i'r hyn a geir ymhlith mwydod eraill! Heblaw yr organau cyffredin o wythiennau a chalon, a falf i sicrhau rhediad unffordd y gwaed – y mae gan *Ophelia* ddau atodiad pwysig: 1) sinws waed **am** ac **o fewn** y perfedd; a 2) nifer o fân wythiennau canghennog sy'n terfynu'n gaeedig. Pan fydd y gwaed yn cael ei wthio i'r rhain, chwydda'r terfyniadau caeedig fel balŵn, gan godi pwysedd y gwaed yn gyffredinol yn hylif y ddau coelom, ond yn arbennig yn y coelom blaen. Hyn sy'n gyfrifol am y chwyddo a'r twrio.

Pwysicach fyth yw perthynas y gwaed â'r perfedd. Trwch un gell yn unig yw waliau'r perfedd a'r teifflosôl, strwythur cyffredin ymhlith y mwydod ar gyfer ehangu arwynebedd amsugol y cylla. Prin yw'r ymborth cemegol sydd yn nŵr y môr yn gyffredinol – ac yn enwedig felly yn yr ychydig sydd o amgylch y gronynnau tywod. Er hyn, gwyddom fod *Ophelia*'n llwyddo i grynhoi **digon** o fwyd i gyfarfod â'i ofynion.

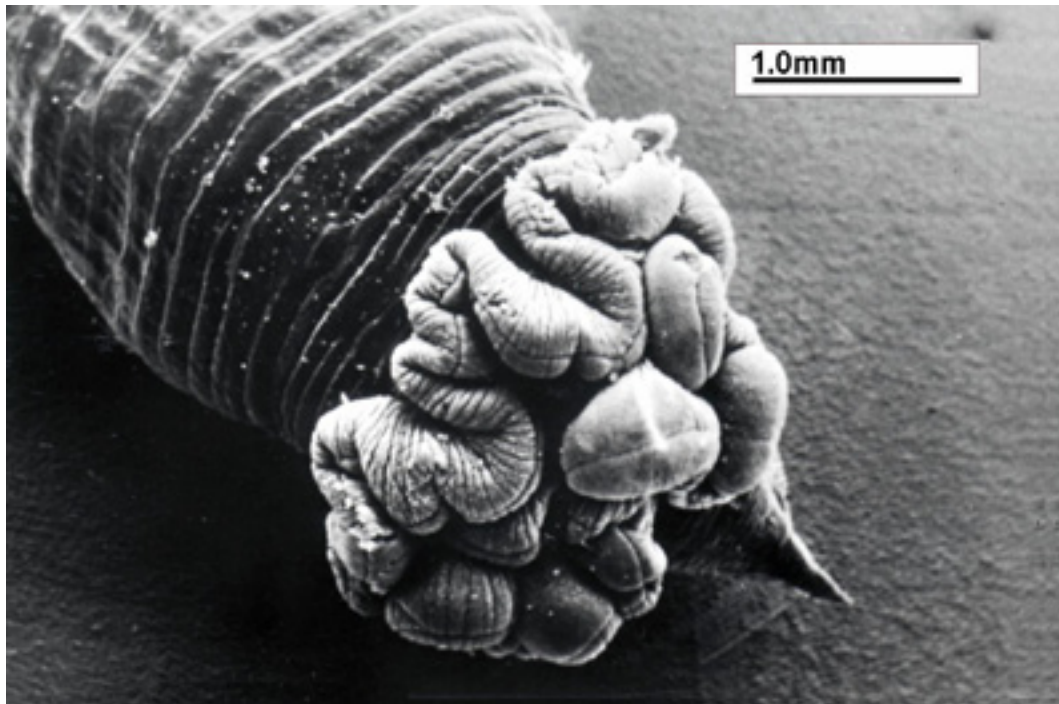
I ddechrau'r broses o grynhoi bwyd, y mae'n rhaid cael ffordd i dynnu'r tywod yn effeithiol i mewn i'r corff. Fel sydd yn arferol ymhlith mwydod y tywod, y mae gan *Ophelia* argeg gyhyrog sy'n medru ymestyn allan drwy'r geg i grynhoi dogn o dywod a'i drosglwyddo i'r perfedd. Yn arferol, pan fydd mwydyn yn cael bwyd ymhlith gronynnau o dywod, megis *Arenicola* (yr abwyd gwyrdd) er enghraifft, ceir ensymau yn y perfedd i dreulio'r bwyd sylweddol a lyncir gyda'r tywod. Gan nad oes bwyd sylweddol yn nhywod *Ophelia* ni chynhyrchir ensymau treulio-bwyd yn ei berfedd. Yn hytrach, o edrych ar drawsdorïad cymharol drwchus (tua 0.5mm) o berfedd *Ophelia* (Llun 6), gwelir bod waliau'r perfedd a'r teifflosôl wedi'u rhwymo mewn ffordd gymhleth iawn am y gronynnau tywod gan ymestyn y waliau tenau yn denuach fyth! Golyga hyn fod arwynebedd y gronynnau tywod yn hynod o agos at y gwaed yn y sinws a hyn sy'n galluogi'r cemegau angenrheidiol a hollbwysig i drosglwyddo mewn ffordd effeithiol. Y mae'n bur debyg hefyd fod y mân-wythiennau caeedig yn sicrhau dosbarthiad y bwyd moleciwlar drwy'r corff gan ddefnyddio'r un broses – a waliau'r gwythiennau'n teneuo'n arswydus wrth iddynt chwyddo.



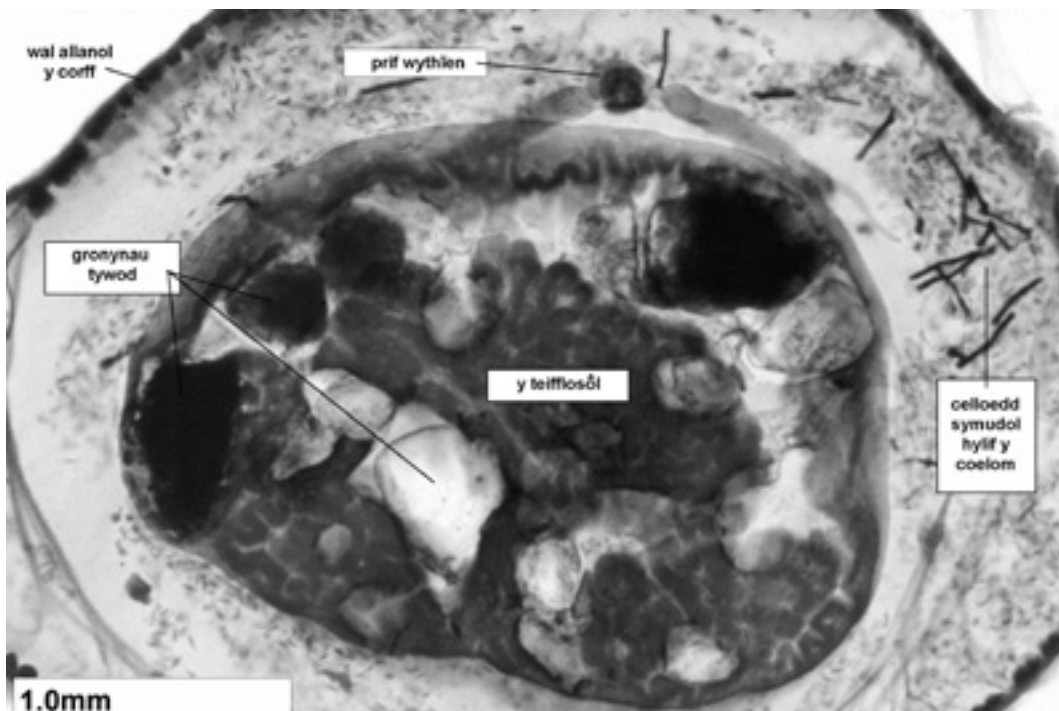
Figwr 6: Dyranïad o ran flaen *Ophelia* fel y'i gwelir drwy'r ystlys dde.



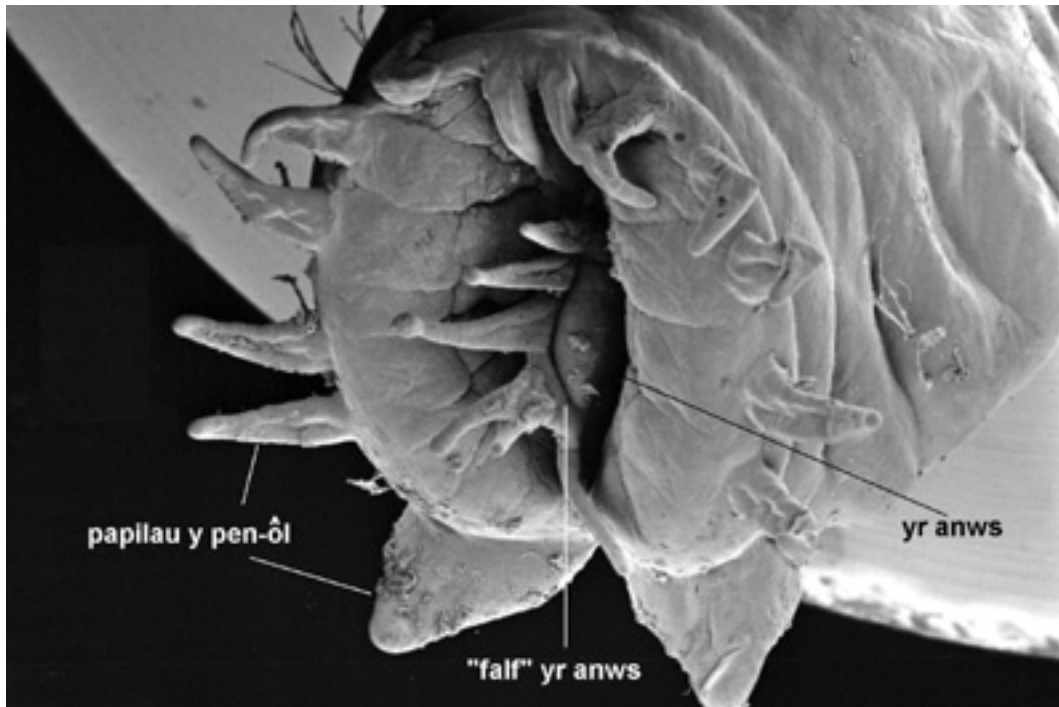
Llun 4: Trawsdoriad tenau drwy berfedd *Ophelia*, a hwnnw wedi'i lanhau oddi wrth y tywod cynwysedig.



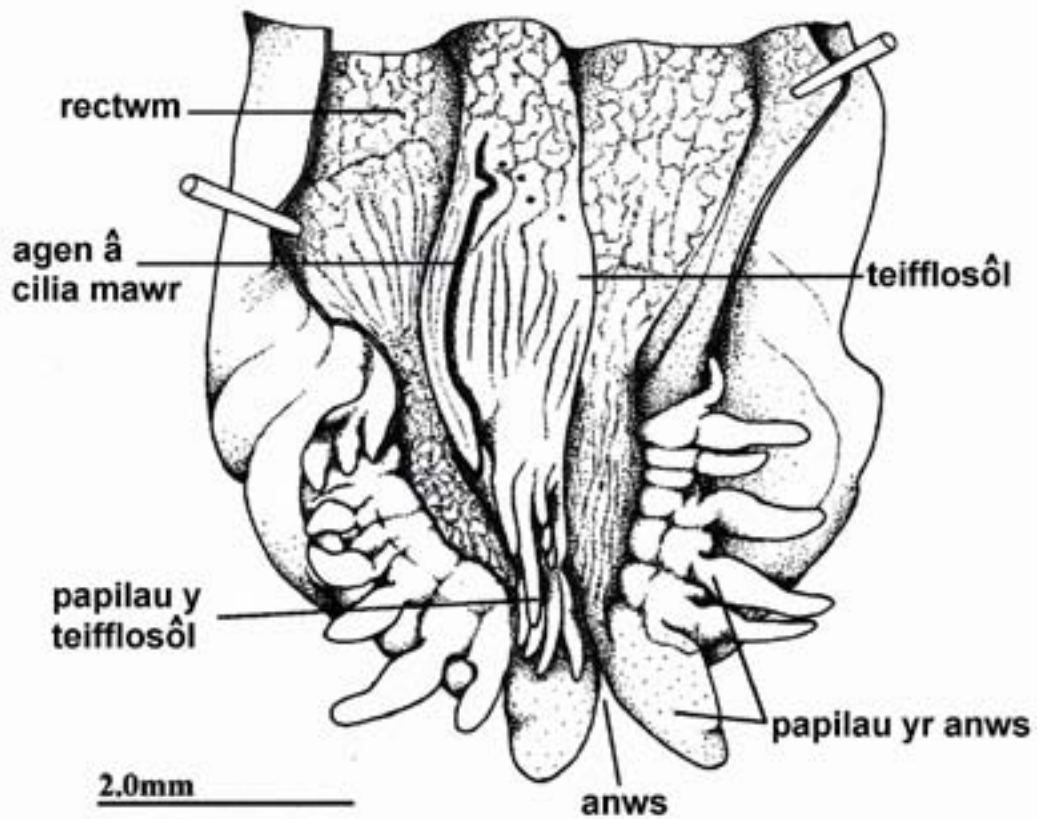
Llun 5: Darlun meicrosgop-sgano electronig o *Ophelia*'n gorwedd ar ei gefn gan ddangos yr argeg wedi'i wthio allan drwy'r geg fel a ddigwydd yn naturiol i gasglu tywod.



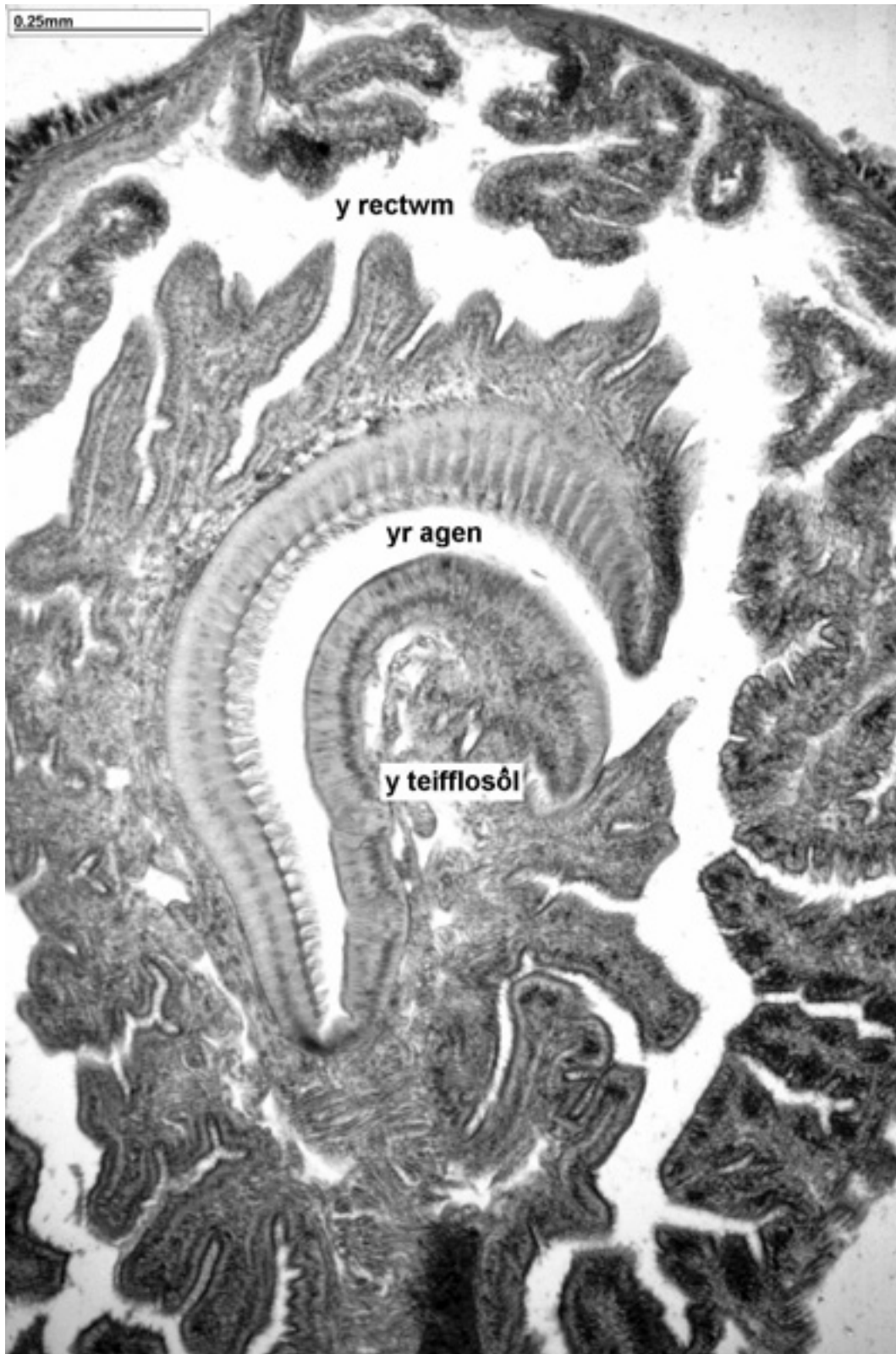
Llun 6: Trawsdoriad cymharol drwchus (tua 0.5mm) o berfedd *Ophelia*, a hwnnw'n llawn tywod. Sylwer fel y mae waliau'r berfedd a'r teifflosôl wedi'u rhwymo am y gronynau. Tua ochr dde y trawsdoriad gwelir nifer o gelloedd symudol hylif y coelom. Y mae'n debygol mai'r celloedd hyn sy'n dosbarthu ac, efallai, yn storio'r bwyd moleciwlar a amsugnir.



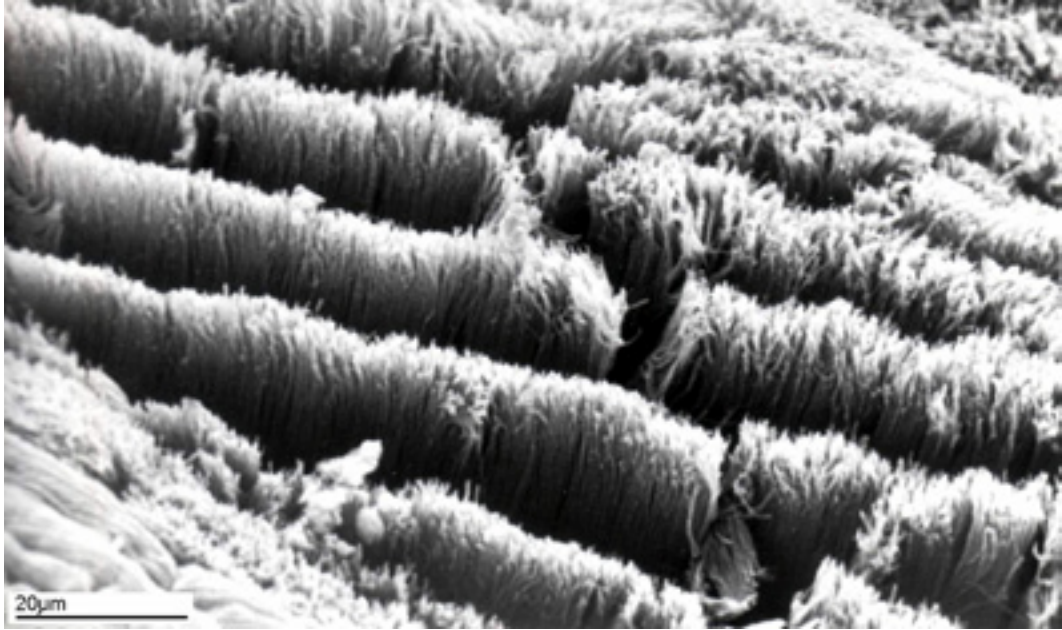
Llun 7: Pen-ôl *Ophelia bicornis* fel y'i gwelir gan y microsgop-sganio electronig. Sylwer ar y papilae (neu cirri) o amgylch yr anws, a'r strwythur tebyg i law y tu mewn i'r anws.



Ffigwr 7: Dyraniad o beigydiwm (adran y pen-ôl) *Ophelia* i ddangos yr anatomeg mewnol.



Llun 8: Trawsdoriad tenau drwy ran olaf teifflosôl Ophelia i ddangos natur mewnol yr agen. Sylwer ar drefniad y cilïa mewn rhesi llydan.



Llun 9: Rhan fechan o faes cilia agen y teifflosôl fel y'i gweler gan y meicrosgop-sganio electronig.

Er mwyn sicrhau digonedd o fwyd, sugna *Ophelia* dywod i'w berfedd drwy gydol yr amser. O ganlyniad, y mae perfedd *Ophelia* yn gyson yn orlawn o dywod a gall y cyflenwad tywod hwnnw fod mor sylweddol â chastell tywod plentyn ar y traeth! Cwyd hyn y posibilrwydd o rwymedd didrugaredd i *Ophelia* – rhwymedd hollol anfanteisiol i'r mwydyn oherwydd yr angen i drin cymaint o dywod er mwyn crynhoi digon o fwyd. Eto sicrhaodd addasiad esblygiadol symudiad cyson drwy'r perfedd.

Mae anws y mwydyn yn gymharol fawr o'i gymharu â maint y corff. Oddi amgylch iddo ceir cylch o cirri (math o dentaglau cyhyrog) – dau fawr (y ddau gorn a fu'n sail anghywir i'r enw *bicornis*) a nifer o rai llai. Swydd y cirri yw ysgwyd tywod allanol o'r pen-ôl i wneud lle i'r hyn sy'n dod allan drwy'r anws. Yn agoriad yr anws, ceir strwythur sydd, yn arwynebol, yn debyg i law â bysedd (rhagor o cirri).

Dengys dyraniad o'r rhan hon o gorff y mwydyn mai pen eithaf y teifflosôl yw'r llaw a hefyd fod yna agen amlwg gerllaw iddi yng nghnawd y teifflosôl. Dengys trawsdoriad tenau o deifflosôl y pen-ôl fod maes eang o cilia hir y tu mewn i'r agen a'u bod wedi'u trefnu mewn patrwm o resi llydain. Pan fydd *Ophelia* wrthi'n llyncu cymaint fyth ag y medr o dywod, y mae agen teifflosôl y pen-ôl yn hanner-agor fel bod y cilia'n medru ysgwyd y castell tywod a rhyddhau'r gronynau i'r fath raddau fel bo'r llaw yn medru cydio ynddynt a'u taflu allan! (Harris, 1991c). Y mae'r system rhyfedd a chymhleth hon yn sicrhau bod y tywod a lyncir yn medru teithio drwy'r perfedd o fewn tua 15 munud – amser sy'n ddigonol i alluogi'r broses o amsugno'r cemegau maethlon o'r tywod ac yn syth i'r gwaed.

Hwyrach mai gwireb o'r fath waethaf fyddai awgrymu bod llwyddiant ecolegol unrhyw beth byw yn ddibynnol ar gydweithrediad nifer o bethau, gan gynnwys bywydeg, ffisioleg ac amgylchedd. Nid oes amheuaeth nad yw llwyddiant ecolegol *Ophelia bicornis* yn ddibynnol ar gydweithrediad nifer o ofynion sy'n fwy manwl, cymhleth a thrafferthus na'r rhai arferol!

Ers y 1960au, darganfuwyd poblogaethau o *Ophelia bicornis* mewn mannau eraill heblaw aber yr Wysg. Y mae poblogaethau yn Nhraeth Sidan yn Sir Gâr, er enghraifft a hefyd ym Mae y Tri Pegwn ym Mro Gŵyr. Yn y ddau le, y mae'r sefyllfa ecolegol yr un fath ag ym mhob man arall lle ceir y mwydyn rhyfedd hwn.

Llyfryddiaeth

Allen, E. J. a Todd, R. A. (1902), 'The fauna of the Exe Estuary', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 6, tt. 295-335.

Allendorf, P. (1981), 'Experiments to determine the relevance of dissolved amino acids for the nutrition of benthic animals', *Keiler Meeresforschungen*, 5, tt. 557-65.

Amoureux, L. (1962), 'Une nouvelle station d'*Ophelia bicornis* Savigny. Considérations écologiques', *Cahiers de Biologie Marine*, 3, tt. 91-101.

Amoureux, L. (1964), 'Deux stations nouvelles du polychète *Ophelia bicornis* Savigny sur les côtes de Bretagne', *Bulletin du Laboratoire Maritime de Dinard*, 49-50, tt. 96-8.

Amoureux, L. (1966), 'Étude bionomique et écologique de quelques annélides polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France', *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 107, tt. 12-18.

Arnoldi, L. V. (1948), 'O litorali v chernom more', *Trudy Sevastopolskoi Biologicheskoi Stantsii, Akademyia Nauk SSSR*, 6, tt. 353-9.

Bellan, G. (1964), 'Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des annélides polychètes de la Méditerranée', *Récueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 49 (33), tt. 13-71.

Britton-Davidian, J. ac Amoureux, L. (1982), 'Biomechanical systematics of two sibling species of polychaete annelids: *Ophelia bicornis* and *O. radiata*', *Biochemical Systematics and Ecology*, 10, tt. 351-4.

Claparède, E. (1890), 'Les annélides chétopodes du golfe de Naples, seconde partie', *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, 20, tt. 1-225.

Degens, E. T., Prashnowsky, A., Emery, K. O. a Pimenta, J. (1961), 'Organic materials in recent and ancient sediments. Part II. Amino acids in marine sediments of Santa Barbara Basin, California', *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 8, tt. 413-26.

De Quatrefages, A., (1872), 'Note sur quelques animaux invertébrés du bassin d'Arcachon', *Compte rendu de l'association française pour l'avancement des sciences*, 1: 652-656

Erdman, J. G., Marlett, E. M. a Hanson, W. E. (1956), 'Survival of amino acids in marine sediments', *Science*, 124, tt. 1026.

Fauvel, P. (1925), 'Sur les ophéliens des Côtes de France', *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 50, tt. 77-88.

Harris, T. (1980), 'Invertebrate community structure on, and near Bull Hill in the Exe Estuary', *Essays on the Exe Estuary, Devonshire Association, Cyfrol Arbennig*, 2, tt. 135-58.

- Harris, T. (1991a), 'The occurrence of *Ophelia bicornis* (Polychaeta) in and near the estuary of the River Exe, Devon', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71, tt. 391-402.
- Harris, T. (1991b), 'Some aspects of the specific habitat requirements of *Ophelia bicornis* (Polychaeta)', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 71, tt. 771-86.
- Harris, T. (1991c), 'The rectal organ of *Ophelia bicornis* Savigny (Polychaeta): a device for efficient defaecation', *Zoological Journal of the Linnean Society*, 103, tt. 197-206.
- Harris, T. (1993), 'A survey of *Ophelia bicornis* (*O. radiata* form A) distribution along a mediterranean shore, (Sète, Hérault, France)', *Oebalia*, 19, tt. 47-56.
- Harris, T. (1994a), 'Localisation of *Ophelia bicornis* Savigny in non-estuarine sandy shores in Devon, UK', *Polychaete Research*, 16, tt. 41-3.
- Harris, T. (1994b), 'The functional significance of blood plexuses in the ecology of *Ophelia bicornis* Savigny', *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 162, tt. 57-63.
- Harris, T. (2007), 'Rhyfeddod o Fwydyn', *Y Naturiaethwr*, 21, tt. 4-13.
- Holme, N. A. (1949), 'The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe Estuary', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 28, tt. 189-237.
- Jørgensen, C. B. (1976), 'August Pütter, August Krogh, and modern ideas on the use of dissolved organic matter in aquatic environments', *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 51, tt. 291-328.
- Jørgensen, N. O. G., Mopper, K. a Lindroth, P. (1980), 'Occurrence, origin and assimilation of free amino acids in an estuarine environment', *Ophelia*, Suppl. 1, tt. 179-92.
- Mokievskii, O. B. (1949), 'Fauna rykhiyk gruntov litorali zapadnykh beregov Kryma', *Trudy Instituta Okeanologii. Akademya Nauk SSSR*, 4, tt. 124-59.
- Mokievskii, O. B. (1960), 'Geographical zonation of marine littoral types. Limnology and Oceanography', 5, tt. 389-96.
- Mokievskii, O. B. (1969), 'The biogeocoenotic systems of the marine littoral zone', *Okeanologiya, Moscow*, 9, tt. 211-22.
- Pérès, J. M. (1967), 'The Mediterranean benthos', *Oceanography and Marine Biology. Annual Review*, 5, tt. 449-533.
- Pérès, J. M. a Picard, J. (1964), 'Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée, Édition revue et augmentée', *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 47 (31), tt. 4-137.
- Rioja, E. (1917), 'Datos para el conocimiento de la fauna de anélidos poliquetos del Cantábrico'. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Serie Zoológica*, No.29: 5-111.
- Rioja, E. (1923), 'Algunas especies de anélidos poliquetos de las costas de Galicia', *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 23, tt. 333-45.
- Rullier, F. a Cornet, R. (1951), 'Inventaire de la faune marine de Roscoff. Annélides', *Travaux de la Station Biologique de Roscoff, Suppl.* 3, tt. 1-63.

Savigny, M. J. C. (1809), 'Système des Annélides, principalement de celles des côtes de l'Égypte et de la Syrie, offrant les caractères tout distinctifs que naturels des Ordres, Familles et Genres, avec la description des Espèces', yn *Descriptions de l'Égypte ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Égypte pendant l'expédition de l'armée française, publié par les ordres de sa Majesté l'Empereur Napoléon le Grand. Histoire Naturelle*, 1 (3) (Paris: Imprimerie Impériale), tt. 1-128.

Tatsumoto, M., Williams, W. T., Prescott, J. M. a Hood, D. W. (1961), 'Amino acids in samples of surface sea water', *Journal of Marine Research*, 19, tt. 89-95.

Wilson, D. P. (1948), 'The larval development of *Ophelia bicornis* Savigny', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 27, tt. 540-53.

Wilson, D. P. (1948), 'The relationship of the substratum to the metamorphosis of *Ophelia* larvae', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 27, tt. 723-60.