

REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DU SYLLIDAE *SYLLIS VARIEGATA* GRUBE, 1860 (ANNELIDE, POLYCHETE)

par

C. Cazaux

Institut Universitaire de Biologie marine de Bordeaux,
33120 Arcachon*

Résumé

Des adultes en phase de scissiparité et des stolons à différentes phases de maturation ont été récoltés dans le Bassin d'Arcachon.

La description détaillée des stolons mûrs a pu être effectuée. La ponte a été obtenue spontanément et a donné naissance à des larves viables qui ont pu être élevées efficacement jusqu'aux stades post-larvaires. L'élevage des stades juvéniles a été abandonné à partir du moment où les caractères spécifiques furent établis nettement.

L'émission des gamètes est produite par des stolons de type architomique sans production d'un sac incubateur.

La trochophore est pélagique. Dotée d'une prototroque polystique étroite, elle acquiert très rapidement une paire d'yeux et mène une vie pélagique lécithotrophe.

La métatrochophore achète, monotroque, devient rapidement benthique (erpochète) avant l'apparition du premier segment sétigère.

Après 2 semaines apparaît le premier segment sétigère tandis qu'un régime détritivore dominant s'établit et persistera jusqu'à la fin du développement. La larve adhère très fortement au substrat par la face ventrale de la pointe terminale du pygidium ; ce caractère se retrouve chez d'autres espèces des Syllinae.

La croissance de la larve est rapide, elle dure 4 semaines.

Les différents segments sétigères apparaissent tandis que se différencient les divers appendices céphaliques et somatiques, dans une chronologie décrite avec précision dans cet article.

Un tableau comparatif des larves actuellement connues chez les Syllinae a été établi. Une comparaison morphologique et éthologique plus générale des larves de la sous-famille des Syllinae et de celle des Autolytinae est proposée.

Introduction

La reproduction des Syllidae a fait l'objet de nombreuses observations notamment sur la schizogamie, les caractères sexuels du stolon, ainsi que les phénomènes de régénération dans la manifestation de la scissiparité (Malaquin, 1893; Potts, 1913; Okada, 1937; Durchon, 1952 et 1967; Berrill, 1952; Gidholm, 1966; Shiedges, 1979).

Les travaux relatifs au développement larvaire sont moins abondants, ils concernent plutôt les espèces qui incubent leurs larves

* I.U.B.M.B. 2, rue du Professeur-Jolyet, 33120 Arcachon, France.

dans une poche protectrice, les espèces vivipares ou les espèces germiphores. Les données sur les espèces à larves pélagiques sont moins abondantes.

Dans la sous-famille des Syllinae, le développement de *Syllis hyalina* est décrit par Malaquin (1893) et celui de *S. amica* par Herpin (1925); des stades isolés sont connus par des articles disséminés dans la littérature concernant chaque fois de jeunes stades appartenant à des espèces variées. La pauvreté de ces données s'explique par la difficulté pour récolter les stades initiaux pélagiques, de petite taille et à durée pélagique courte, et les stades benthiques qui adhèrent très fortement au substrat et sont aussi de taille très réduite, ce qui ne favorise pas leur isolement ou leur mise en évidence.

L'élevage de ces larves est d'autre part délicat, du fait de leur adhérence au substrat et de leur relative immobilité qui les rendent sensibles aux attaques des bactéries et des ciliés en espace confiné.

Syllis variegata est une espèce bien représentée dans le Bassin d'Arcachon; on la rencontre dans les chenaux à fonds coquilliers (Amanieu et Cazaux, 1965) et dans la zone de balancement des marées, sur les substrats durs (rochers, parois de béton et bois immergés).

Matériel et méthodes

A Arcachon, la maturation de l'espèce intervient au début de l'été, il est possible, dès le mois de juin, de récolter sur les substrats durs de la frange exondable de l'étage infralittoral (au-dessous de la limite des basses mers de coefficient 60), dans la partie néritique moyenne du Bassin d'Arcachon (Plage d'Eyrac), des individus mûrs, à différents stades de scissiparité, ainsi que des stolons proches de l'émission des gamètes. Ces stolons sont fréquents dans les anfractuosités et les interstices entre les organismes fixés dans cette zone (Balanes, Eponges, Ascidies, Moules).

Les stolons mâles (polybostrichus) sont blancs, les stolons femelles (sacconereis) sont beige-verdâtre clair.

Pour l'obtention des œufs, les stolons mûrs mâles et femelles sont disposés ensemble, après un rinçage préalable qui les débarrasse des impuretés, dans des boîtes de Pétri contenant de l'eau de mer filtrée prélevée dans le milieu d'origine des vers.

Le lendemain de cette opération, de nombreux œufs produits par les stolons les plus mûrs couvrent le fond des boîtes, il suffit de les prélever à la pipette et de les placer en élevage.

La méthode d'élevage des œufs et des larves est simple. Elle doit permettre une surveillance quotidienne de tous les individus. En effet, malgré les soins apportés, une mortalité importante se manifeste pendant le développement *in vitro* particulièrement au début de la phase benthique, avant l'apparition des premières soies; la forte adhérence de la larve au verre des récipients la rend très sensible à l'action rapide des bactéries et des ciliés. L'usage de

réipients de faible capacité favorise cette surveillance quotidienne sous la loupe binoculaire et permet des changements fréquents de milieu. Ces réipients sont constitués par des coupelles de verre de 30 cm³ de contenance dont le fond est immergé dans un bain d'eau de mer courante pour le maintien d'une température constante identique à celle du milieu naturel. Ils sont remplis d'eau de mer filtrée et couverts par des plaques de verre pour éviter l'évaporation.

Quelques centaines d'œufs sont déposés dans une série de coupelles. Chaque jour, les œufs, puis les larves, sont transférés à la pipette sous la loupe dans une autre série de coupelles contenant l'eau de renouvellement.

La nourriture des stades âgés est composée de quelques gouttes d'une souche de *Phaeodactylum tricornutum* et d'une suspension de vase prélevée dans le biotope des adultes.

1. Morphologie du stolon et ponte

La stolonisation chez les Syllidae est bien connue actuellement par Malaquin (1893, 1896), Potts (1913), Okada (1937), Durchon (1952, 1967), Schiedges (1979) notamment.

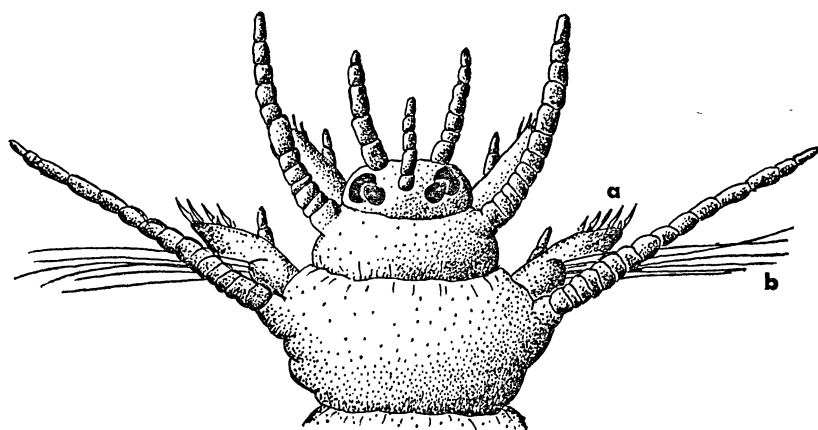


FIG. 1

Région antérieure du stolon mûr.

Le stolon de *S. variegata* est d'origine architomique, la tête se formant après la séparation de la souche (Durchon, 1967). Aucune différence morphologique ne peut être mise en évidence entre la tête du polybostrichus et celle du sacconereis. Les appendices céphaliques sont au nombre de 3 : une antenne médiane dorsale courte, aux articles peu distincts, et deux antennes latérales plus longues, de 5 à 6 articles. Deux paires latéro-dorsales de gros yeux brun-orangé complètent la région céphalique (Fig. 1).

Le premier sétigère, un peu plus large que la tête, porte une paire de cirres dorsaux d'une douzaine d'articles, deux fois plus longs

que les antennes, et une paire de cirres ventraux. Ses parapodes présentent les soies composées observées habituellement chez l'adulte atoque.

Les segments fertiles, à partir du deuxième segment sétigère, très renflés par leur contenu qui leur confère une couleur caractéristique selon le sexe, sont natatoires.

Ils portent en plus des soies composées (une dizaine par rame) (Fig. 1, a), 15 à 20 soies capillaires longues (Fig. 1, b) implantées sur un petit mamelon dorsal à la base des parapodes. Les cirres dorsaux des segments fertiles sont longs et moniliformes.

Les stolons polybostrichus comprennent 30 à 35 segments, les sacconereis en ont 26 à 31.

La ponte s'effectue librement dans le milieu ambiant, sans sécrétion d'un sac incubateur comme on en observe chez les Autolytinae (Schiedges, 1979). L'absence d'incubation est l'une des causes de la difficulté d'observation des jeunes stades en mer où les œufs et les trochophores sont immédiatement dispersés.

L'œuf opage, beige clair, est sphérique; son diamètre est de $75\text{ }\mu\text{m}$ ($70\text{ }\mu\text{m}$ chez *S. amica* selon Herpin, 1925).

En laboratoire, dans les conditions précisées plus haut, dans une eau à $21\text{ }^{\circ}\text{C}$, les premières trochophores commencent à nager 12 h environ après l'émission des gamètes.

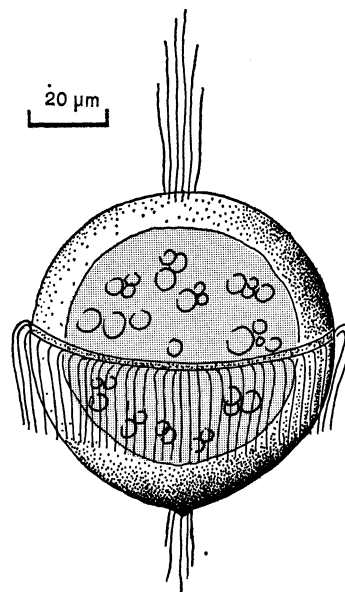


FIG. 2

Jeune trochophore pélagique de 20 heures (Diam. $80\text{ }\mu\text{m}$).

2. Développement larvaire

Phase pélagique

Trochophore

20 heures (Fig. 2).

C'est une larve sphérique, dont l'hyposphère est légèrement oblongue, son diamètre est de $80\text{ }\mu\text{m}$. Le contenu vitellin qui l'opacifie lui confère une couleur beige-verdâtre clair.

Il s'agit d'un stade pélagique dont la nage rapide est due à l'action des longs cils ($25\text{ }\mu\text{m}$) à battements en crochet d'une proto-troque polystique (plusieurs rangées de cils) formant une couronne complète dans la zone équatoriale du corps de la larve.

Une touffe apicale ténue mais bien apparente est dressée au pôle antérieur; la longueur des flagelles atteint le rayon de la sphère. Une seconde touffe de flagelles plus courts marque le pôle postérieur.

30 heures (Fig. 3).

L'hyposphère devient conique; cet allongement correspond au début de la métamérisation qui se manifeste par la formation d'un bourrelet annulaire.

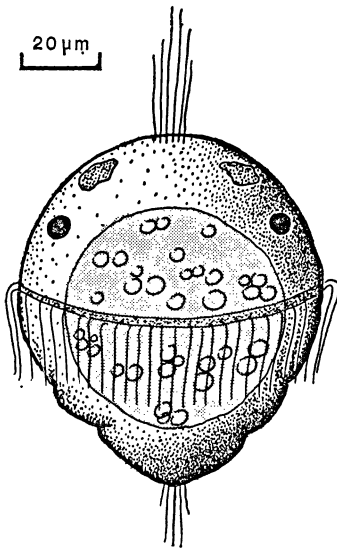


FIG. 3

Trochophore pélagique de 30 heures
(Diam. 80 μ m).

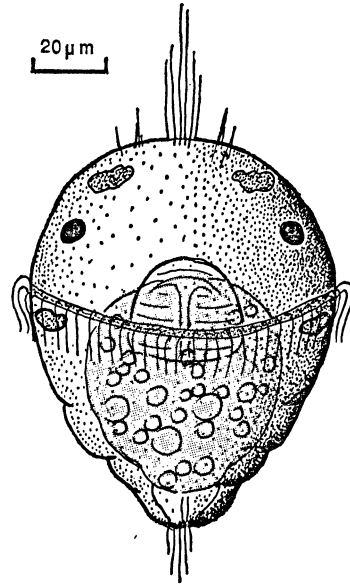


FIG. 4

Trochophore de 36 heures (Long. 165 μ m).

L'épisphère demeure sphérique et porte une paire d'yeux brun-rouge latéro-dorsaux; à l'avant des yeux, deux chromatophores blancs caractérisent cette larve devenue phototactique, animée par une nage très active. Le vitellus se résorbe légèrement; on ne distingue pas les ébauches du stomodéum ni du proctodéum.

36 heures (Fig. 4).

L'allongement du corps de la larve s'est accentué et la métamérisation s'affirme. Ce stade mesure 105 μ m. Le pharynx (stade monopharyngien) et le rectum sont différenciés, ils apparaissent par transparence à travers le tégument. La région de l'intestin moyen est toujours marquée par la persistance du vitellus qui contient de nombreuses sphérules lipidiques. Deux chromatophores blancs supplémentaires soulignent latéralement la prototroque.

L'aire buccale comporte un revêtement ciliaire court et ténu. La touffe apicale est bordée de quelques flagelles courts encore peu nombreux dont certains s'associent en petites touffes étroites, les faisceaux spiniformes, identiques à ceux rencontrés aux stades équivalents chez d'autres espèces (Malaquin, 1893; Herpin, 1925; Okada, 1930; Allen, 1964). Ces faisceaux spiniformes deviendront plus nombreux avec les stades suivants.

La larve a pris une forme en goutte et connaît un léger aplatissement dorso-ventral au niveau de l'hyposphère.

Les déplacements de la trochophore, alourdie par sa croissance, sont plus lents car la ciliature de la prototroque perd de son efficacité.

Métatrochophore

48 heures; longueur 120 μm (Fig. 5).

La larve mène à ce stade une activité pélagique encore dominante. Elle interrompt cependant ses déplacements en pleine eau

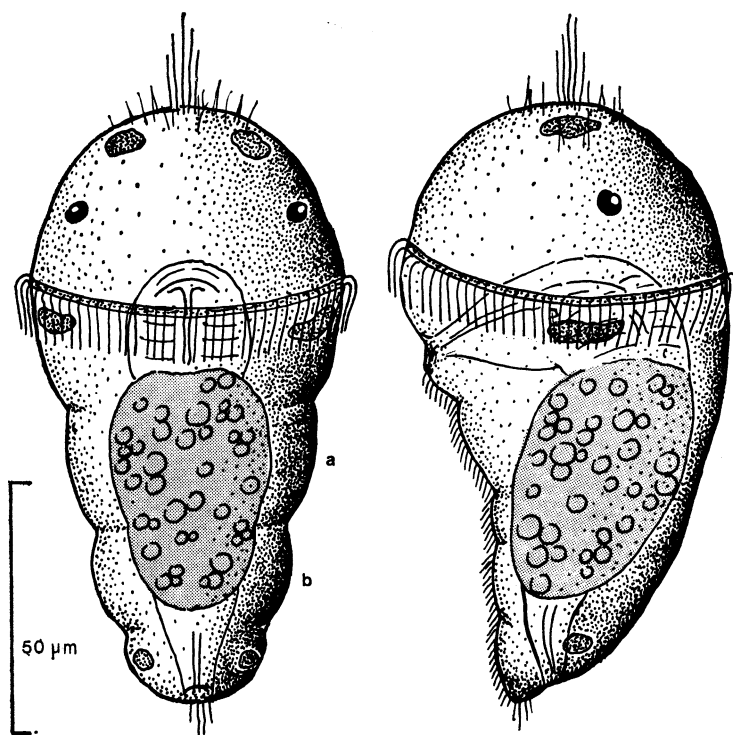


FIG. 5

Métatrochophore de 48 heures; vue dorsale et profil (Long. 120 μm).

pour s'arrêter sur le fond des coupelles d'élevage où elle rampe lentement, mue par les battements d'une bande ciliaire très ténue et étroite, la neurotroque, qui prolonge l'aire ciliaire buccale jusqu'au pygidium.

La métamérisation est maintenant bien définie par des étranglements qui déterminent les saillies des deux premiers segments (a et b) encore dépourvus de soies et de cirres.

Le pharynx et le rectum sont bien différenciés, nettement visibles par transparence. Le contenu intestinal possède toujours la couleur beige clair du vitellus, la larve n'ayant pas commencé à s'alimenter.

Une seule paire d'yeux caractérise la métatrochophore de cet âge. Ils sont pourvus d'une lentille. La pigmentation déjà décrite chez la trochophore est accompagnée d'une paire de chromatophores supplémentaires, en position latérale sur le pygidium. De couleur argentée, ces deux taches sont brillantes et très visibles même à un faible grossissement à la loupe binoculaire.

L'aplatissement dorso-ventral de l'hyosphère s'est accentué et confère à la larve lorsqu'elle nage une forme arquée à concavité ventrale.

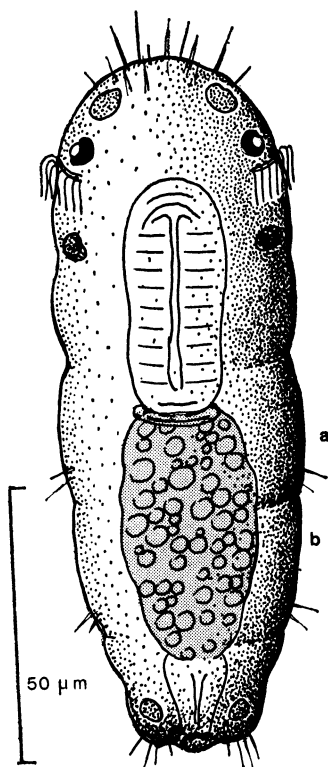


FIG. 6

Métatrochophore en fin de vie pélagique
(Long. 135 μ m).

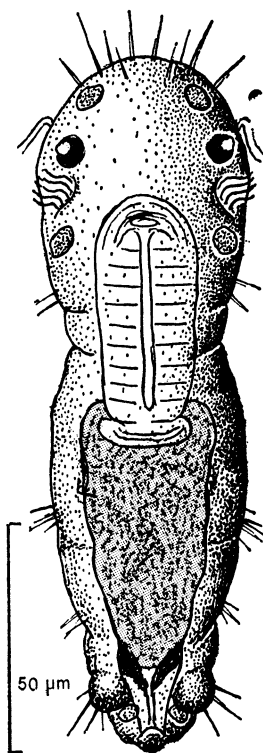


FIG. 7

Métatrochophore de 10 jours
(Long. 150 μ m).

La phase pélagique s'achève avec ce stade qui, quatre à cinq jours après la ponte, reste définitivement sur le fond. Les larves adhèrent au substrat, au point qu'il devient difficile de les décoller.

Herpin (1925) décrit déjà ce phénomène en détail pour la larve de *S. amica*. Il constate que, l'extrémité du pygidium, qu'il qualifie d'urite impair, est caractérisée par la capacité d'adhérence de sa face ventrale, permettant à la larve d'explorer le milieu en tous sens sans quitter son point de fixation postérieur. De la même manière chez *S. variegata*, la larve adhère solidement au substrat par la face ventrale de la pointe du pygidium.

Phase benthique**Métatrochophore**

6 jours; longueur 135 μ m (Fig. 6).

La fin de la phase pélagique est marquée par la régression de la prototroque devenue une ceinture incomplète interrompue sur la face dorsale; les battements ciliaires persistants ne permettent plus à la larve de quitter le fond.

A ce stade l'allongement du corps s'accompagne d'un rétrécissement de la région antérieure. La moitié postérieure demeure aplatie dorso-ventralement. Le pharynx allongé s'étend jusqu'à la mi-longueur du corps. Dans une zone étroite, entre le pharynx et l'intestin moyen, prend naissance le proventricule. L'intestin moyen résorbe les dernières réserves vitellines.

Encore dépourvue de soies la métatrochophore benthique présente latéralement au niveau des segments, comme sur le prostomium, des faisceaux spiniformes de flagelles sensoriels comparables à ceux, déjà signalés chez les larves de Syllidae (Herpin, 1925; Schiedges, 1979). La touffe apicale a disparu complètement.

Deux bourgeons terminaux, ébauches des cirres anaux, font saillie de part et d'autres de l'anوس subterminal légèrement dorsal. Les deux chromatophores pygidiaux sont très vivement soulignés par le reflet de la lumière.

10 jours; longueur 150 μ m (Fig. 7).

Un étranglement affecte le tiers antérieur du corps de la larve. Il sépare le prostomium de la région postérieure élargie sous l'effet d'une augmentation de volume de l'intestin moyen. De couleur plus sombre, ce dernier contient des algues unicellulaires et des débris organiques rencontrés sur le fond car la larve a commencé à se nourrir. Le péristaltisme du pharynx témoigne de ce phénomène.

La prototroque est réduite à une frange ciliaire latéro-ventrale bordant l'aire de cils buccaux.

En arrière des yeux une paire de fossettes ciliées, dont les cils battent lentement dans un plan parallèle au plan sagittal est apparue; elle subsistera jusqu'à la fin de la vie larvaire.

Les ébauches des cirres anaux se sont allongées; on ne distingue pas d'autres appendices.

La pigmentation est caractérisée par le reflet brillant des deux paires de chromatophores latéro-dorsaux (en arrière des yeux et sur le pygidium) très visibles sur la larve vivante.

La motricité de la larve est assurée par la neurotroque dont on distingue nettement le battement en plaçant la métatrochophore de profil.

Erpochète

14 jours; longueur 215 μ m (Fig. 8).

Le caractère le plus marquant de ce stade est déterminé par l'apparition des premières soies, au niveau du 2^e segment, soit le premier segment sétigère.

La larve a acquis une forme sagittée avec trois régions principales :

— La région antérieure, avec le prostomium arrondi légèrement aplati dorso-ventralement, séparée de la région moyenne par un étranglement correspondant au péristomium, segment achète encore sans appendices.

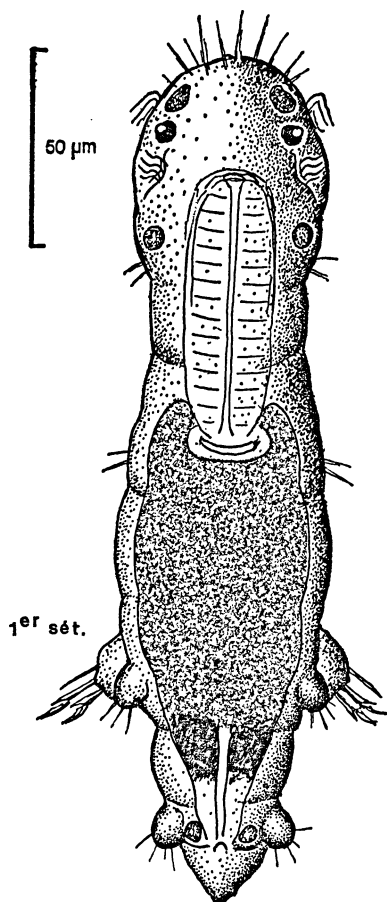


FIG. 8
Erpochète de 14 jours
(Long. 215 µm).

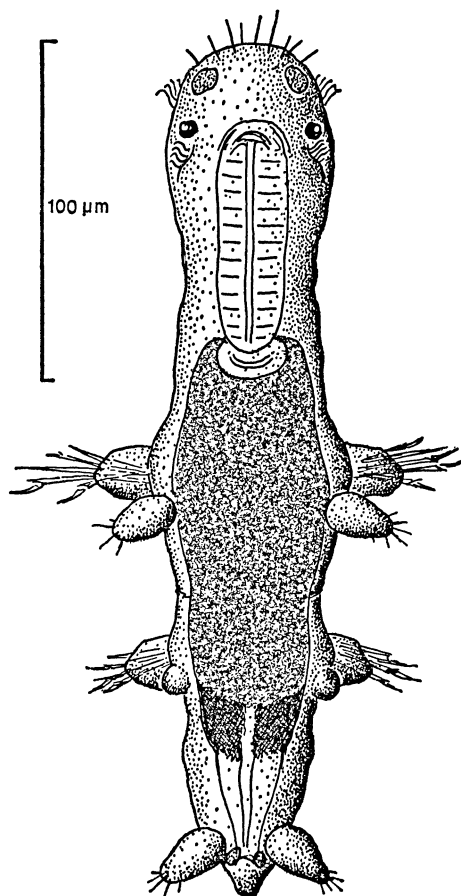


FIG. 9
Erpochète de 16 jours (Long. 250 µm),
2 segments sétigères.

— La région moyenne renflée, dilatée par le contenu intestinal dont le volume peut varier selon la quantité de nourriture ingérée.

— La région postérieure terminée en pointe et portant les cirres anaux subterminaux.

Les parapodes du segment sétigère armés d'un faisceau de trois soies (1 soie lisse et 2 soies composées) portent à la base l'ébauche du cirre dorsal, on ne distingue pas encore le cirre ventral.

La paroi du rectum, dans sa partie antérieure, est pigmentée

de blanc opaque; ce caractère est très apparent et s'ajoute à la pigmentation due aux chromatophores déjà décrits aux stades précédents.

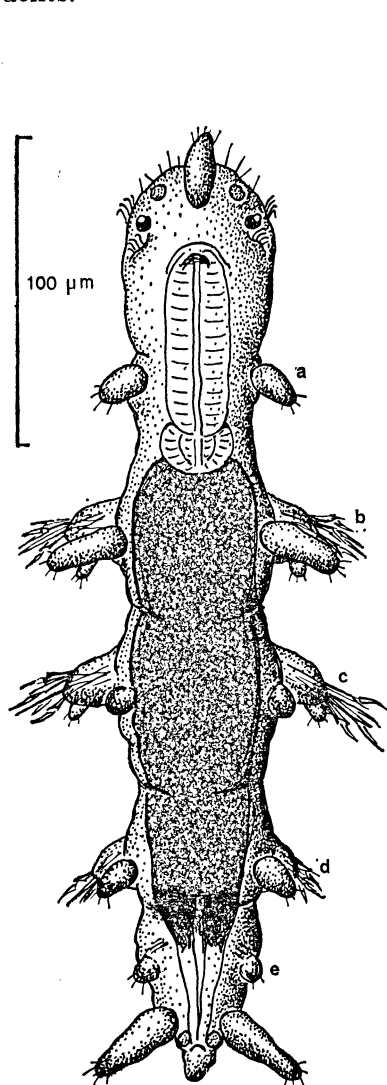


FIG. 10
Erpochète de 19 jours
(Long. 300 μ m),
3 segments sétigères.

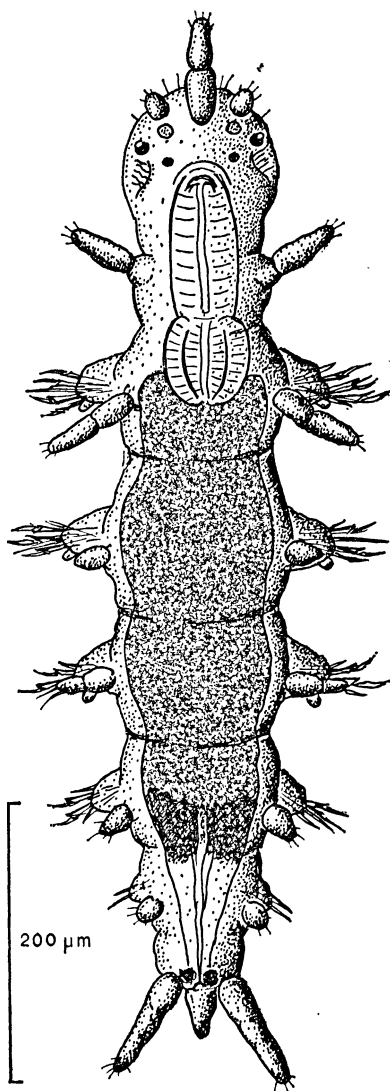


FIG. 11
Erpochète de 21 jours
(Long. 680 μ m),
4 segments sétigères.

16 jours; longueur 250 μ m; 2 segments sétigères (Fig. 9).

Un deuxième segment sétigère s'est développé. Le parapode est porteur d'un faisceau de soies (2 soies composées, et une soie lisse) et de l'ébauche du cirre dorsal. Le cirre dorsal du premier segment sétigère possède la même longueur que les cirres anaux; les parapodes de ce même segment sont armés de 5 soies.

La pointe terminale du pygidium est allongée, acuminée, elle représente la région la plus adhésive du corps de la larve. Ce stade monopharyngien possède la même ciliature que le stade précédent avec une pigmentation qui a peu varié. La paire de chromatophores qui était située à la base du prostomium, en arrière des yeux, a cependant disparu.

19 jours; longueur 300 μ m; 3 segments sétigères (Fig. 10).

Trois segments sétigères sont développés (b, c, d), un quatrième est en formation (e). L'antenne médiane est apparue ainsi que la paire dorsale des cirres tentaculaires du premier segment achète (a).

Ces trois appendices ont la même longueur que les cirres dorsaux du troisième segment sétigère. Les cirres dorsaux du premier sétigère, deux fois plus longs, sont de la même longueur que les cirres anaux.

Les cirres dorsaux du deuxième segment sétigère et ceux du quatrième en formation ont l'aspect de bourgeons arrondis.

L'extrémité du pygidium, conique et parfois très allongée lorsque la larve est active, peut prendre l'aspect d'un cirre, elle permet à l'organisme une très forte adhérence au substrat; on ne peut la détacher du fond des coupelles d'élevage que par une vive projection d'eau à la pipette.

Les parapodes des deux premiers sétigères portent également un cirre ventral encore court, ce cirre est à peine ébauché au troisième segment.

On dénombre 5 soies aux parapodes du premier segment sétigère (1 soie lisse dorsale, 4 soies composées ventrales), 6 au second (1 lisse et 5 composées), à nouveau 5 au troisième; les soies du quatrième sont encore internes et seulement visibles par transparence à travers le tégument de la larve.

21 jours; longueur 680 μ m; 4 segments sétigères (Fig. 11).

La croissance de la larve s'accélère. La formation des nouveaux segments sétigères est rapide : quatre sont développés, un cinquième est en formation. L'évolution morphologique est marquée notamment par l'allongement des cirres ébauchés aux stades précédents et l'apparition de nouveaux appendices. L'antenne céphalique médiane possède deux articles, elle est bordée par les ébauches des antennes latérales. Les cirres dorsaux au premier et au troisième sétigères sont biarticulés, ceux du deuxième segment sétigère sont demeurés courts.

Une deuxième paire d'yeux est apparue, en arrière de la paire initiale.

La longueur du proventricule s'est accrue, il prend lentement la forme d'un barillet musculeux. Le contenu intestinal volumineux confère au jeune ver une couleur brune dans toute la partie moyenne de son corps.

25 jours; longueur 975 μ m; 7 segments sétigères (Fig. 12).

Les palpes commencent à faire saillie à l'avant du prostomium, ils se présentent sous la forme de deux lobes arrondis, visibles en vue dorsale également.

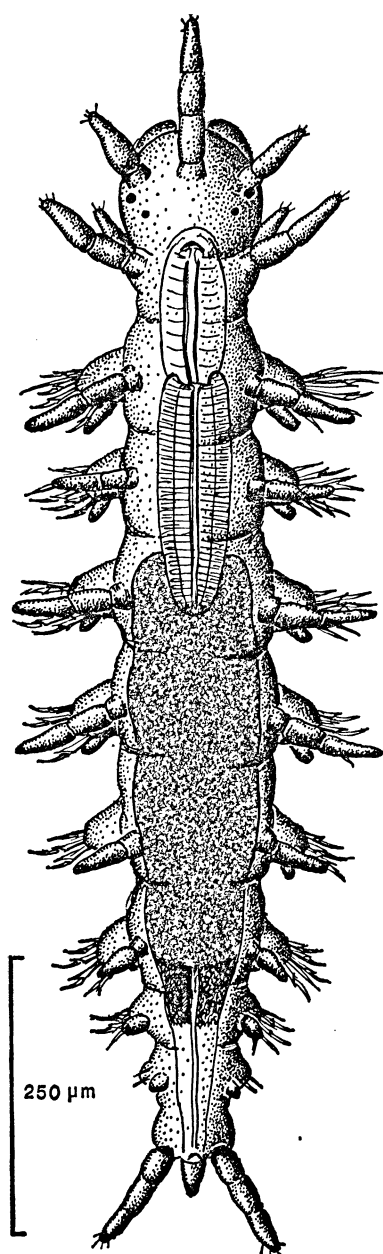


FIG. 12
Erpochète de 25 jours
(Long. 975 µm),
7 segments sétigères.

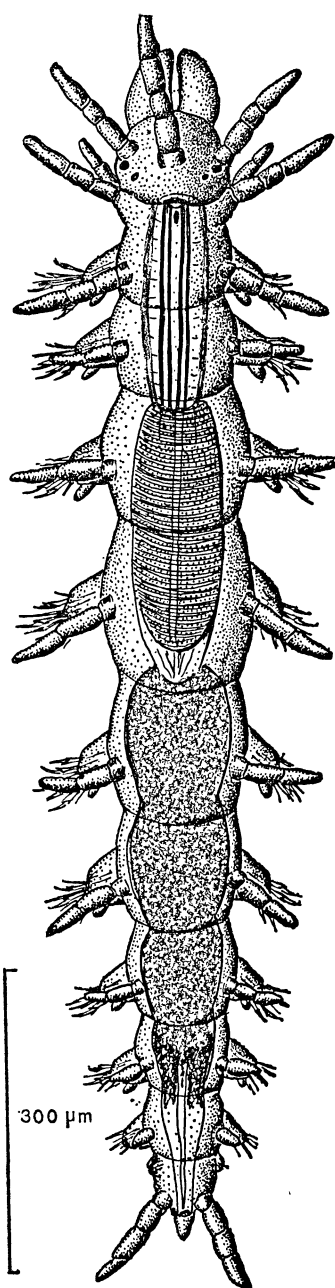


FIG. 13
Erpochète de 4 semaines
(Long. 1 200 µm), 9 segments sétigères.

Le proventricule s'étend du 1^{er} segment sétigère à la moitié du 3^e. La paroi du pharynx est nettement plus contrastée qu'aux stades précédents. L'intestin moyen couvre 4 segments; le rectum toujours

blanc opaque dans sa partie antérieure, s'étend sur les deux derniers segments.

Les cirres ventraux du premier segment achète sont formés.

L'antenne médiane comporte 3 articles; les antennes latérales deux. Les tentacules dorsaux du premier segment sont biarticulés. Les cirres dorsaux sont formés de deux articles, du premier au quatrième sétigère. Ceux des derniers segments en possèdent un seul. Les cirres anaux trois.

Les faisceaux de soies comprennent 7 à 8 soies composées dans les segments moyens.

4 semaines; longueur 1.200 μ m; 9 segments sétigères (Fig. 13).

Tous les caractères de l'espèce sont acquis. Le jeune ver possède des palpes allongés non soudés, de forme conique. Dorsalement les cirres sont alternativement dressés ou horizontaux. Dressés aux premier, quatrième, sixième et neuvième sétigères et horizontaux au niveau des deuxième, troisième, cinquième, septième et huitième sétigères. Les cirres dorsaux du dernier sétigère sont encore plus courts que ceux des segments voisins.

Le pharynx s'étend sur deux segments; une gaine peu contrastée de muscles entoure le tube interne chitineux armé à l'avant d'une dent caractéristique chez *S. variegata*. Le bord du pharynx est lisse, sans trépan. Le proventricule occupe les troisième et quatrième segments sétigères, sa masse musculaire est opaque, blanche, finement striée transversalement, il s'ouvre dans l'intestin moyen par l'intermédiaire d'une nouvelle poche transparente, le ventricule. L'intestin moyen est limité à la moitié postérieure du corps. Ce stade peut être considéré comme marquant la fin du développement larvaire.

DISCUSSION

Les caractères morphologiques des développements larvaires actuellement connus pour le genre *Syllis* sont rassemblés dans le tableau suivant (Tab. 1).

TABLEAU 1

Apparition :	<i>Syllis variegata</i> Cazaux	<i>Syllis amica</i> (Herpin, 1925)	<i>Syllis hyalina</i> (Malaquin, 1893)
de la 2 ^e paire d'yeux	au stade à 4 segments sétigères	au stade à 4 segments sétigères	au stade à 2 segments sétigères
des antennes latérales	au stade à 3 segments sétigères	après le stade à 3 sétigères	après le stade à 3 sétigères
des cirres dorsaux du 2 ^e sétigère	au stade à 4 segments sétigères	après le stade à 3 sétigères	au stade à 2 sétigères
des cirres ventraux	au stade à 3 segments sétigères	au stade à 5-6 sétigères	

Les différentes descriptions concernant le développement larvaire des Autolytinae sont encore peu nombreuses malheureusement (Agassiz, 1862; Okada, 1930; Dales, 1951; Allen, 1964, Schiedges, 1979). Malgré le détail de la plupart de ces observations, la détermination immédiate des larves échantillonnées dans le milieu demeure difficile. Le développement des Autolytinae est en effet très stéréotypé.

On peut cependant mettre en évidence dès à présent de nombreuses différences parmi les caractères des larves des deux sous-familles, le tableau suivant en apporte le témoignage (Tab. 2).

TABLEAU 2

Caractères	SYLLINAE Cazaux, Malaquin (1893), Herpin (1925)	AUTOLYTINAE Agassiz (1862), Okada (1930), Allen (1964), Schiedges (1979)
Ponte		Sac incubateur. Incubation : 3 à 7 jours.
Phase pélagique	Stolon et larve libre.	Stolon et sac incubateur puis larve libre de courte durée.
Phase benthique	Dès le stade à 2 métamères achètes.	Après le stade à 3 métamères achètes.
Oeuf	Diamètre : 70-80 μ m.	Diamètre : 100 μ m.
Jeune trochophore	Libre et pélagique. 1 paire d'yeux précoce.	Incubée. Pas d'yeux.
Jeune métatrochophore	Pélagique, Monotroque.	Incubée. Prototroque et téléotroque. Apparition de la 1 ^{re} paire d'yeux.
Métatrochophore en fin de phase pélagique	2 métamères achètes. 6 à 7 jours. Moins de 200 μ m. Prototroque en désagrégation.	3 métamères achètes. 3 à 7 jours. Long. : 300 μ m. Polytroque (4 troques). Apparition de la 2 ^e paire d'yeux.
Erpochète à 1 sétigère	Prototroque résiduelle. 1 seule paire d'yeux.	Larve polytroque. 2 paires d'yeux.
2 sétigères	Pas d'antennes. Ebauches des cirres dorsaux et anaux.	Ebauches des antennes latérales. Pas de cirres dorsaux ni anaux.
3 sétigères	Apparition de l'antenne médiane seule.	Trois antennes ébauchées.
4-5 sétigères	Apparition de la 2 ^e paire d'yeux. Formation du proventricule.	Apparition des cirres dorsaux et des cirres anaux. Pas de proventricule (apparition à 10-11 sétigères).
6-7 sétigères	Apparition de la 2 ^e paire de cirres péristomiaux. Pas de troques.	Des troques à chaque segment.

La comparaison de ces résultats avec les données plus générales concernant l'étude de l'évolution larvaire chez les Polychètes (Cazaux, 1981) confirme le caractère du développement des deux sous-familles, Autolytinae et Syllinae, développement de type mixte à trois stades avec l'existence d'une phase pélagique lécithotrophe de courte durée et d'une phase benthique détrivore plus longue.

La trochophore et la jeune métatrochophore sont dotées de capacités nataoires ciliaires identiques à celles connues chez les espèces à longue période larvaire pélagique constituant la majeure partie des Polychètes errantes (Aphroditidae, Phyllodocidae, Nephtyidae, Glyceridae). Cette ciliature est composée d'une ceinture polysitique étroite de longs cils à battements en crochet très actifs, conférant à la larve une nage puissante et rapide. En outre chez ces Syllidae les yeux apparaissent très tôt, caractère que l'on rencontre habituellement dans le cas d'une bonne adaptation à la vie pélagique. Cependant, la lécithotrophie initiale n'aboutit pas dans le cas présent au régime planctotrophe strict que l'on voit s'installer dès la métatrochophore pour persister jusqu'à la phase du recrutement (Nephtyidae par exemple).

Il est bien établi que la persistance du caractère lécithotrophe aboutit à l'établissement d'une éthologie benthique et au raccourcissement de la durée du développement larvaire, particulièrement au niveau des espèces sédentaires, accompagné d'une diminution du nombre de stades larvaires.

Chez les Syllidae les durées moyennes de stades établies pour les deux sous-familles sont les suivants (Cazaux, 1981) :

Trochophore pélagique : 24 heures

Métatrochophore : 3 jours

Erpochète : 55 jours.

Pour *S. variegata*, on note au niveau des durées de stades des proportions comparables :

Trochophore : 36 heures

Métatrochophore : 3 jours

Erpochète : 28 jours.

Le raccourcissement de la période larvaire pélagique est cependant compensé par l'existence du stolon nageur dont les capacités de maintien en pleine eau, persistent pendant plusieurs jours, durant l'achèvement de la maturation des gamètes jusqu'à leur émission.

Dans des conditions d'élevage identiques à celles réalisées pour l'étude des stades précédents, la progression ultérieure du développement est traduite par les données suivantes :

à 31 jours le jeune ver possède 11 segments sétigères
et mesure 1 600 μ m

à 33 jours le jeune ver possède 12 segments sétigères

à 34 jours le jeune ver possède 13 segments sétigères

à 36 jours le jeune ver possède 15 segments sétigères

à 41 jours le jeune ver possède 16 segments sétigères

A la même période que celle des observations au laboratoire, soit vers la fin du mois de juillet, des jeunes individus récoltés dans l'habitat d'où provenaient les adultes et les stolons utilisés pour ce travail mesuraient 2,7 mm et comportaient 23 segments sétigères.

Summary

Reproduction and larval development of the Syllinae *Syllis variegata*, Grube, 1860.

Adults in the phase of scissiparity and stolons at different maturation stages were collected from the Arcachon Bay.

A detailed description of the mature stolons was made. The egg-laying occurred spontaneously and yielded viable larvae which could be reared until the post-larval stages. The rearing of the juveniles was discontinued as soon as the specific characteristics had been clearly established.

The emission of gametes proceeds from stolons of the architomic type without production of a hatching sac.

The trochophore stage is pelagic. Provided with a narrow polystic prototroch, the larva soon gets paired eyes and leads a pelagic lecithotropic life.

The achaetous and monotroch metatrochophore becomes rapidly benthic (erpochaeta) before the appearance of the first setigerous segment.

After 2 weeks the first setigerous segment appears while a detritivorous regime takes place and will persist until the end of development. The larva adheres strongly to the sediment by the ventral side of the terminal tip of the pygidium; this characteristic is found in other species of Syllinae as well.

The larval growth is rapid; it is completed in 4 weeks. The different setigerous segments appear while the various cephalic and somatic appendages are differentiating according to a precise chronology which is described in this paper.

This work has established a comparative table of the present known larvae of Syllinae. More generally, a comparison of the morphology and the ethology of the larvae belonging to the subfamilies Syllinae and Autolytinae is proposed.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ, A., 1862. — On alternate generation in Annelids, and the embryology of *Autolytus cornutus*. *Boston J. nat. Hist.*, pp. 384-409.
- ALLEN, J., 1964. — Embryological development of the Syllid *Autolytus fasciatus* (Bose) (Class Polychaeta). *Biol. Bull. Woods Hole*, 127, pp. 186-205.
- AMANIEU, M. et CAZAUX, C., 1965. — Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. *Act. Soc. linn. Bordeaux, Sér. A*, 102, 12 p.
- BERRILL, N.J., 1952. — Regeneration and budding in worms. *Biol. Rev.*, 27 pp. 401-438.
- CAZAUX, C., 1981. — Evolution et adaptation larvaires chez les Polychètes. *Oceanis*, 7 (1), pp. 43-77.
- DALES, R.P., 1951. — Observations on the structure and life history of *Autolytus prolifer* (O.F. Müller). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 30, pp. 119-128.
- DURCHON, M., 1952. — Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes : l'épitoquie et la stolonisation. *Annls Sci. nat. (Sér. 11)*, 14, pp. 119-206.
- DURCHON, M., 1967. — L'endocrinologie des vers et des mollusques. *Coll. « Les grands problèmes de la biologie »*. Masson et Cie Ed. Paris, 241 p.
- GIDHOLM, L., 1966. — A revision of Autolytinae with special reference to scandinavian species, and with notes on external and internal morphology, reproduction and ecology. *Ark. Zool. (Sér. 2)*, 19, pp. 157-212.
- HERPIN, R., 1925. — Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest Fr.*, 5, pp. 1-250.

- MALAGUIN, A., 1893. — Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. *Mem. Soc. Sc. Agric. Arts, Lille, Sér. 4*, 18, pp. 1-477.
- MALAGUIN, A., 1896. — Epigamie et shizogamie chez les Annélides. *Zool. Anz.*, 19, pp. 420-423.
- OKADA, Y.K., 1930. — Remark on the constitution of larval Syllids. *J. Mar. Biol. Ass.*, 16, pp. 479-487.
- OKADA, Y.K., 1937. — La stolonisation et les caractères sexuels du stolon chez les Syllidiens Polychètes (Etudes sur les Syllidiens III). *Japan. J. Zool.*, 7, pp. 441-490.
- POTTS, F.A., 1913. — Methods of reproduction in the Syllids. *Ergebn. Fortschr. Zool.*, 3, pp. 1-72.
- SCHIEDGES, K.L., 1979. — Reproductive biology and ontogenesis in the Polychaete genus *Autolytus* (Annelida : Syllidae) : Observations on Laboratory cultured individuals. *Mar. Biol.*, 54, pp. 239-250.