

REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE *PHYLLODOCE LAMINOSA* SAVIGNY 1818 (ANNÉLIDE POLYCHÈTE)

par

Claude Cazaux

Institut Universitaire de Biologie marine, 33120 Arcachon.

Résumé

Les larves de Phyllodocidae sont mal connues et peu représentées dans la littérature. Les observations concernant le développement larvaire de *Phyllodoce laminosa* dans le Bassin d'Arcachon sont exposées dans cet article. Chaque stade larvaire a été étudié.

La période de reproduction de l'espèce s'étend de juillet à février, avec un maximum en août et septembre. Les larves apparaissent dans la zone du Bassin soumise aux influences océaniques.

La trochophore et les autres stades se distinguent aisément au sein du mero-plancton grâce à une pigmentation particulière rose orangé. Mue par une ciliature très active, la trochophore est animée d'un phototactisme positif très marqué. Elle est lécithotrophe.

La métamorphisation provoque l'allongement immédiat du métastomium ; il n'y a pas de métamorphose endolarvaire comme chez d'autres espèces du genre *Phyllodoce*. A la fin de la métamorphose, lorsque la phase pélagique s'achève, le régime change en même temps que le mode de vie ; le jeune ver devient prédateur, la trompe ayant achevé son développement, et s'enfouit dans le sédiment où il creuse une galerie. Certains caractères anatomiques et morphologiques spécifiques permettant la détermination sûre du ver se manifestent dès le premier stade post-larvaire.

I. - INTRODUCTION

Malgré leur taille relativement importante, leur excellente adaptation à la vie pélagique et leur période larvaire longue, les larves de Phyllodocidae et, notamment, les espèces du genre *Phyllodoce* ont été peu étudiées. Quelques stades seulement, souvent les plus jeunes, figurent en effet d'une manière éparses dans la littérature ; ces larves sont rarement identifiées ou sont quelquefois déterminées sans certitude, les auteurs les rapportant souvent par déduction aux espèces dont les adultes apparaissent dans des populations présentes sur

les lieux de récolte du plancton dans lequel elles ont été rencontrées. Les espèces dont certains stades ont été identifiés sont *Phyllodoce maculala* (Agassiz, 1867 ; Mc Intosh, 1869 ; Thorson, 1946), *P. ponticensis* (Claparède et Mecznikow, 1869), *P. helderensis* (Horst, 1881), *P. neapolitana* (Hacker, 1897). Nolte (1938) décrit différentes larves qu'il attribue à 14 espèces différentes. Enfin, pour les larves indéterminées, on peut citer les observations de Greef (1879) et Leschke (1903). Il faut remarquer que la certitude de détermination d'une espèce à l'état larvaire ne peut être acquise que par deux méthodes, lorsque les larves sont étudiées pour la première fois (Cazaux, 1970) :

— la fécondation artificielle ou la ponte en élevages à partir des adultes ; les larves sont ensuite suivies tout au long de leur développement ;

— l'élevage des larves récoltées dans la nature et maintenues au laboratoire jusqu'à la manifestation, après la métamorphose, des caractères anatomiques et morphologiques permettant la détermination sûre des individus âgés.

Les espèces dont le développement larvaire entier a été décrit sont peu nombreuses actuellement ; on peut citer *Phyllodoce groenlandica* (Thorson, 1946) et *Phyllodoce mucosa* (Cazaux, 1969).

Le présent article a pour objet la description des larves de *Phyllodoce laminosa*, depuis la trochophore jusqu'aux stades post-larvaires, et la définition de la période de reproduction, dans le Bassin d'Arcachon, de cette espèce dont les adultes ont été signalés dans le Bassin même par Boisseau (1962) et, au large, sur des fonds de 50 m, devant l'ouverture des « passes » arcachonnaises, par Amoureaux (1971).

Des récoltes de larves de *Phyllodoce laminosa*, effectuées à plusieurs reprises dans le plancton du Bassin d'Arcachon, avaient été étudiées dans un travail antérieur (Cazaux, 1973) ; alors que leur identification spécifique n'était pas encore possible, elles furent désignées sous le nom de *Phyllodoce* sp. dans une étude écologique du méroplancton du Bassin.

Matériel et méthodes

La reproduction n'ayant pu être obtenue au laboratoire, c'est l'usage de la deuxième méthode indiquée plus haut qui permit l'étude de ce développement larvaire.

Les larves de Phyllodocidae ont été récoltées dans le plancton du Bassin d'Arcachon en une zone où elles apparaissent saisonnièrement chaque année. Cette zone correspond au chenal principal qui met en communication le Bassin lui-même avec l'Océan (entre Arcachon et les Passes). Elle est baignée par des eaux que Bouchet (1968) qualifie d'eaux nérithiques externes et dont les qualités physico-chimiques relativement stables sont proches de celles de l'Océan (température durant la période des observations : 21° ; salinité : 34 p. 1000) ; les courants de marée y sont forts.

Les pêches de plancton furent effectuées à profondeur constante (4 m de la surface), à la même heure de la journée pour des coeffi-

cents voisins et à haute mer. Le filet utilisé, du type Nansen, était constitué de trois mailles (N° 4, 10 et 15). Toutes les larves recueillies furent placées en élevage et réparties par stades dans des coupelles à fond plat de 30 cm³, couvertes et maintenues à température constante, égale à celle du milieu naturel dont provenaient les récoltes ; chaque coupelle contenait cinq larves. L'eau des élevages fut renouvelée chaque jour ; le fond des récipients d'élevage des larves proches de la fin de la métamorphose était couvert d'une couche de sable favorisant l'enfouissement des stades devenus benthiques.

Période larvaire spécifique

L'étude de l'évolution du nombre moyen mensuel de larves, pour un trait de pêche de 10 minutes effectué dans les conditions exposées précédemment, permet de fixer les limites de la durée de la période larvaire planctonique de *Phyllodoce laminosa* ainsi que la période de reproduction. Les premières trochophores apparaissent en juillet, les larves se rencontrant tout au long de l'été et en hiver.

L'abondance moyenne mensuelle (nombre moyen mensuel de larves pour un trait de 10 minutes) évolue de la manière suivante : juillet : 4 larves, août : 24, septembre : 13, octobre : 1, novembre : 0, décembre : 1, janvier : 9, février : 2.

La reproduction de cette espèce est donc caractérisée à Arcachon par l'existence de deux maximums se manifestant en août-septembre et en janvier. La période larvaire spécifique dure 9 mois.

II. - DÉVELOPPEMENT

A. - Phase pélagique

Trochophore. Longueur 535 µ (Fig. I, 1, 2 et 3).

Le stade étudié ici correspond à la plus jeune larve de l'espèce récoltée dans le méroplancton d'Arcachon. Son âge est inconnu, puisque la reproduction n'a pu être réalisée directement au laboratoire, mais peut être estimé par comparaison avec les stades larvaires pélagiques de *Phyllodoce mucosa* (Cazaux, 1969).

Le corps de cette trochophore a la forme d'un double tronc de cône, l'épiphore étant arrondie vers l'avant. La nage, rapide, est produite par un prototroque très actif qui fait tourner la larve sur son axe longitudinal. C'est un prototroque polystiche (à plusieurs rangées de cils) formé de trois ceintures ciliaires complètes ; la ceinture moyenne, qui est la plus large, est composée de cils longs à battement en crochet ; elle est bordée par deux autres plus étroites et portant des cils plus courts à mouvement pendulaire. Un télotroque interrompu dorsalement souligne la base du pygidium. La ciliature

sensorielle est comparable à celle des autres trochophores de Phyllodocidae. Le pôle antérieur et le pygidium sont couverts de petits îlots épars de cils ténus et courts. L'aire subapicale ventrale présente un méniscotroque, structure ciliaire remarquable des trochophores de Phyllodocidae, accompagné sur la ligne médio-ventrale d'un long faisceau de flagelles accolés, pointu et falciforme, qui dépasse l'avant de l'épisphere ; ce faisceau de flagelles est représenté avec les trochophores de *Phyllococe maculata* (Mc Intosh, 1869), *P. ponticensis* (Claparède et Mecznikow, 1869), *P. helderensis* (Horst, 1881), *P. neapolitana* (Hacker, 1897), ainsi que celles de *Eulalia* (Hornell, 1891) et de *Mystides* (Gravely, 1909). On remarque une paire latéro-ventrale d'îlots ciliaires para-oculaires. La ciliature buccale est prolongée sur la ligne médio-ventrale de l'hyposphère par le neurotrochoïde qui s'étend jusqu'au télotroque.

En arrière du prototroque, on peut remarquer latéralement les ébauches de trois paires de cirres tentaculaires dont l'apparition accompagne le début de la métamérisation de l'hyposphère.

Le tube digestif, volumineux, comprend un sac intestinal dilaté, assimilant les réserves vitellines ; la larve n'est pas planctotrophe comme les trochophores de *Phyllococe mucosa*.

Deux gros yeux brun rouge à lentilles marquent l'épisphere. La pigmentation particulière de cette larve permet de la distinguer aisément au sein du méroplancton ; le tégument apical est doré ; six gros chromatophores rose vif bordent le prototroque, deux autres sont disposés en paire dorsale dans la région postérieure de l'hyposphère ; la paroi postérieure de l'intestin est brun violacé, son contenu est verdâtre.

Cette larve manifeste un phototactisme positif très accusé.

Métatrochophore. Longueur 1 170 μ (Fig. I, 4).

La métamérisation a entraîné un allongement important du métastomium. La larve possède un aspect massif, une silhouette cylindrique ; le prostomium est devenu hémisphérique. Vingt segments sétigères se sont développés ; les soies commencent à faire saillie à l'extrémité des parapodes. Les cirres tentaculaires ébauchés au stade précédent atteignent le deuxième segment sétigère. La ciliature larvaire évoquée pour la trochophore se retrouve à ce stade. Elle est complétée par des nototroques formés chacun de quatre îlots ciliaires elliptiques sur chaque segment. Le sac intestinal a suivi l'allongement du corps, la larve demeure lécithotrophe.

La pigmentation spécifique caractéristique demeure. Elle s'est accrue de plusieurs paires de chromatophores roses disposés régulièrement sur la face dorsale. Le pygidium présente la même pigmentation dorée que le prostomium, la coloration brun violacé de la paroi postérieure de l'intestin est accentuée.

La métatrochophore nage plus lourdement que la trochophore au sein du plancton, manifestant un phototactisme très net. Elle gagne périodiquement le fond sur lequel, au contact des grains de sable, elle s'immobilise quelques instants pour reprendre ses mouvements nataires en pleine eau.

On ne retrouve dans aucune phase de la métamorphose de cette espèce le caractère endolarvaire qui se manifeste au cours de l'ontogenèse de *Phyllodoce mucosa* (Cazaux, 1969), rencontré également chez *Phyllodoce maculata* (Agassiz, 1867), *P. neapolitana* (Nolte, 1938) et

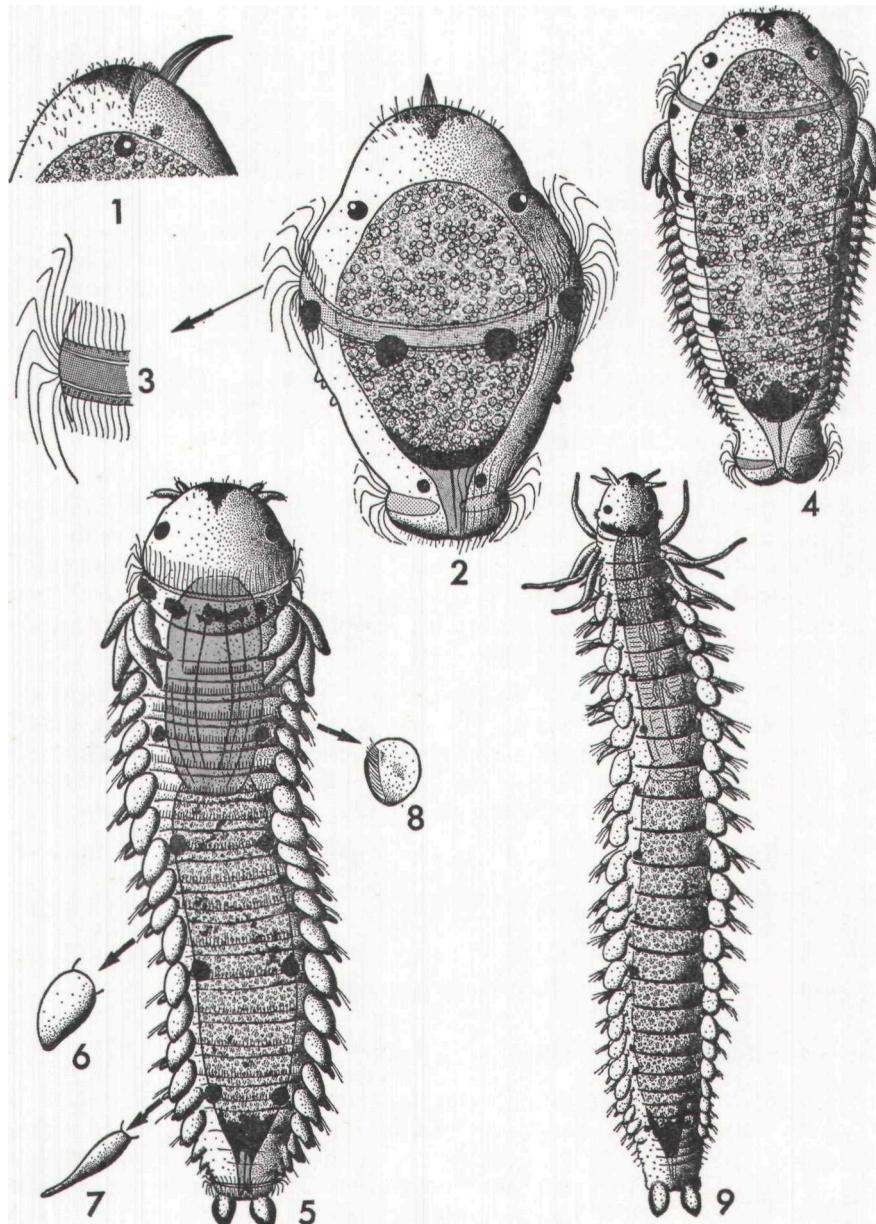


FIG. I
Phyllodoce laminosa

1 : pôle antérieur de la trochophore (vue latérale) ; 2. trophophore de 535μ (vue dorsale) ; 3: détail grossi du prototroque; 4: métatrophophore de 1.170μ (vue dorsale) ; 5 : nectochète de 1.500μ (vue dorsale) ; 6 et 7 : cirres dorsaux de la région postérieure ; 8 : face ventrale d'un cirre dorsal antérieur ; 9 : jeune ver de 3 mm (vue dorsale).

P. ponticensis (Claparède et Mecznikow, 1869). *Phyllodoce laminosa* possède un développement direct, sans différenciation de la formation dorsale que les auteurs précédents nomment le manteau.

Nectochète. Longueur 1 500 μ (Fig. I, 5, 6, 7 et 8).

Le métastomium s'est aplati, le prostomium restant hémisphérique. La ciliature larvaire locomotrice est encore en place mais a perdu toute efficacité pour les déplacements de la nectochète dont la masse trop importante ne peut être entraînée dans le plancton que par des mouvements transversaux d'ondulation du corps qui prend appui sur l'eau à l'aide des soies parapodiales disposées par faisceaux de trois à quatre à chaque parapode. Chaque métamère possède un nototroque en bande continue ainsi qu'un gastrotoque. Le développement de quatre antennes subégales caractérise l'achèvement de la métamorphose dans la région céphalique. Les cirres tentaculaires péristomiaux sont plus effilés et atteignent le troisième segment sétigère. Chaque parapode porte un cirre dorsal ovale, cilié sur le bord interne de sa face inférieure, ainsi qu'un cirre ventral acuminé qui dépasse l'extrémité parapodiale. Deux cirres anaux arrondis se sont également différenciés.

Un pharynx allongé, atteignant le sixième segment sétigère, se développe ; l'intestin demeure incolore car le régime larvaire est toujours lécithotrophe. La pigmentation n'a pas subi de changement par rapport aux stades précédents. Le pigment rose orangé peut s'étaler en larges plaques étoilées qui gagnent la base des parapodes et la surface des cirres dorsaux.

Cette larve évolue peu en pleine eau dans les conditions de stagnation de l'eau des élevages. Il faut remarquer cependant qu'elle peut être récoltée fréquemment dans le meroplancton arcachonnais où sa sustentation est facilitée par les remous et courants violents qui règnent dans la zone du Bassin où elle est rencontrée.

Ce stade marque la fin de la phase pélagique du développement de l'espèce.

B. - Phase benthique

Jeune ver de 29 segments sétigères. Longueur 3 mm (Fig. 1,9).

Un certain nombre de caractères permettant la détermination de l'espèce sont apparus, notamment en ce qui concerne la trompe dont la base est couverte de papilles denses disposées sans ordre et dont l'extrémité distale présente une couronne de 19 papilles rondes et brunes (Fauvel, 1923). Le prostomium devient cordiforme ; il a subi un aplatissement dorso-ventral accentué et présente des appendices céphaliques bien différenciés (antennes acuminées). Les cirres péristomiaux, longs, atteignent le quatrième segment sétigère. La trompe, par sa morphologie, indique le changement de régime du jeune ver qui, de lécithotrophe, est devenu carnivore ; ce changement accompagne le passage à la vie benthique qui marque la fin de la métamor-

phose. L'individu ayant résorbé ses réserves commence à capturer proies et fragments de chair d'invertébrés qui lui sont offerts dans les élevages. La trompe au repos atteint le dixième segment sétigère ; on distingue bien par transparence les papilles caractéristiques de la région proximale déjà très musculeuse.

Les cirres dorsaux n'ont pas encore la forme caractéristique de l'espèce ; ils sont elliptiques pour les antérieurs et les postérieurs et rhomboïdaux pour les moyens. La ciliature larvaire a disparu ; le ver ne nage plus, il s'enfouit dans le sédiment déposé sur le fond des récipients d'élevage et circule dans un réseau de petites galeries qu'il a aménagées.

La pigmentation larvaire typique (chromatophores rose orangé) s'estompe un peu ; seuls sont encore colorés le bord postérieur du prostomium, la base des parapodes et la racine des cirres dorsaux. Le tégument incolore et transparent laisse apparaître la teinte rosée de la trompe, la couleur verdâtre de l'intestin et surtout la pigmentation vive, brun violacé, de la paroi du rectum.

La rencontre de ce stade dans le plancton n'est pas fréquente dans le Bassin d'Arcachon mais peut se produire principalement lorsque, lors des marées de fort coefficient, le courant met en suspension la pellicule sédimentaire de surface du fond des chenaux.

Principaux caractères distinctifs des larves de *Phyllodoce laminosa* et *P. mucosa* (Cazaux, 1969). Deux espèces du plancton arcachonnais.

| | <i>Phyllodoce laminosa</i> | <i>Phyllodoce mucosa</i> |
|-------------------------------------|---|---|
| Trochophore avant la métamérisation | Longueur 535 μ . Un télotroque. Un faisceau falciforme simple. Une paire d'yeux. Intestin transparent verdâtre. Paroi postérieure de l'intestin brun violacé. Chromatophores rose orangé. | Longueur 255 μ (25 j.). Pas de télotroque. Trois faisceaux falciformes. Deux paires d'yeux. Intestin opaque vert foncé. Paroi postérieure de l'intestin incolore. Chromatophores jaune vif. |
| Méta-trochophore | Longueur 1.170 μ . Métamorphose directe. Plus de méniscotroque. Une paire d'yeux. Intestin incolore et transparent. Paroi postérieure de l'intestin brun violacé. Chromatophores rose orangé. | Longueur 550 μ . Métamorphose endolarvaire. Un méniscotroque. Deux paires d'yeux. Intestin contenant des diatomées. Paroi postérieure de l'intestin incolore. Chromatophores jaune vif. |
| Nectochète | Long. 1.500 μ , 20 métamères. Trompe ébauchée. Une paire d'yeux. Intestin incolore. Paroi du rectum brun violacé. Chromatophores rose orangé. | Long. 1.450 μ , 11 métamères. Trompe différenciée. Deux paires d'yeux. Intestin contenant des diatomées. Paroi du rectum incolore. Chromatophore jaune vif. |

Summary

Reproduction and larval development of *Phyllodoce laminosa* Savigny 1818 (Annelida, Polychaeta).

The Phyllodocidae larvae are not well known and few information is available in the literature. This paper describes the larval development of *Phyllodoce laminosa* in the bay of Arcachon. Each larval stage has been studied.

For this species, the reproduction period extends from July to February, with a maximum in August and September. Larvae appear in water masses which are under oceanic influences.

Trochophora and other stades are easily distinguishable among the meroplankton because of a typical pink-orange pigmentation.

Pelagic lecithotrophic larvae possess very active ciliature and they display a clear positive phototaxis.

The metamerisation induces the immediate elongation of the metastomium; there is no endolarval metamorphosis as in other species of the same genus *Phyllodoce*. At the end of the metamorphosis, when the pelagic stage is over, changes in the diet and in the mode of life have been noted; the young Annelid is now predator and as the trumpet is fully developed, the animal penetrates further into the sediment and lives in a burrow. Some of the specific diagnostic characters are visible from the first post-larval stage.

Zusammenfassung

Die Phyllodocidae Larven sind in der Literatur nicht sehr bekannt und selten aufgeführt.

Die Beobachtungen betreffen die Entwicklung der larve *Phyllodoce laminosa* im Arcachon Becken, die in diesem Artikel aufgeführt werden. Jedes Larven-Stadium wird beschrieben.

Die Fortpflanzungsperiode dieser Art liegt zwischen Juli und Februar, mit einem Maximum im August und September. Die Larven treten besonders im Bereich des Beckens auf, welches auf die ozeanischen Einflüsse zurückzuführen ist.

Die Trochophora und die anderen Stadien sind vom Meroplancton leicht zu unterscheiden, dank ihrer besonderen rosa-orangen Färbung.

Die Trochophora bewegt sich durch eine sehr aktive Wimperung, angezogen durch eine bemerkenswerte positive Phototaxis. Sie ist lecithotrophe. Die Segmentierung bewirkt eine sofortige Verlängerung des metastomium; es exstiert keine endolarvalaire Metamorphose wie bei anderen *Phyllodoce* Arten. Am Ende der Metamorphose, nach seiner pelagischen Phase, wechselt zur gleichen Zeit seine Ernährungsart sowie seine Lebensweise.

Der junge Wurm wird zum Räuber, der Rüssel hat nun seine Entwicklung vollendet und er vergräbt sich weiter in den Boden, wo er einen Gang baut. Schon im ersten, Stadium erscheinen eigenartige anatomische und morphologische. Charaktere, welche eine sichere Bestimmung des Wurmes erlauben.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ, A., 1867. — On the young stages of a few Annelids. *Ann. Lyc. nat. Hist. New York*, 8, pp. 303-342.
- AMOUREUX, L., 1971. — Annélides capturées au large de la côte d'Arcachon. Inventaire taxonomique. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 1 (7), pp. 147-164.
- BOISSEAU, J.-P., 1962. — Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. *P.V. Soc. linn. Bordeaux*, 99, pp. 113-126.
- BOUCHET, J.-M., 1968. — Etudes océanographiques des chenaux du Bassin d'Arcachon. Thèse Fac. Sci. Bordeaux, 306 pp.
- CAZAUX, C., 1969. — Etude morphologique du développement larvaire d'Annélides Polychètes (Bassin d'Arcachon). II : Phyllodocidae, Syllidae, Nereidae. *Arch. Zool. exp. gén.*, 110 (2), pp. 145-202.

- CAZAUX, C., 1970. — Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des Polychètes de la région d'Arcachon. Thèse Fac. Sci. Bordeaux, 355 pp.
- CAZAUX, C., 1973. — Cycle et distribution des larves de Polychètes ; caractères du meroplancton des différents types de masses d'eaux du Bassin d'Arcachon. *Bull. Ecol.*, 4 (4), pp. 257-275.
- CLAPARÈDE, E. et MECZNIKOW, E., 1869. — Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Chaetopoden. *Z. wiss. Zool.*, 19, pp. 163-205.
- FAUVEL, P., 1923. — Polychètes errantes. *Faune France*, 5, pp. 1-488.
- GRAVELY, F.H., 1909. — Polychaet from the July Planckton of Port Erin Bay. *LM.B.C. Mem.*, 23, pp. 575-653.
- GREEF, R., 1879. — Ueber pelagischer Anneliden von der Kuste der canarische Inseln. *Zeitschr. wiss. Zool.*, 32, pp. 238-283.
- HACKER, V., 1897. — Pelagische Polychaeten Larven. Zur Kenntnis des Neapler Früh jahrs-Auftriebs. *Z. wiss. Zool.*, 62, pp. 74-168.
- HORNELL, J., 1891. — Report on the Polychaetous Annelids of the L.M.B.C. District. *Proc. Trans. Lpool. biol. Soc.*, 5, pp. 223-268.
- HORST, R., 1881. — Bijdrage tot de Kennis der Annelider an onze Kust. *Tijdschr. ned. dierk. Vereen.*, pp. 120-130.
- LESCHKE, M., 1903. — Beiträge zur Kenntnis der Polychaeten Larven der kieler Föhrde. *Wiss. Meeresunstern.*, 7, pp. 113-132.
- MC INTOSH, W.C., 1869. — Early Stages in the Development of *Phyllodoce maculaia*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 4 (4), pp. 104-108.
- NOLTE, W., 1938. — Annelidenlarven. *Nordisches Plankton*, 10 (24), pp. 171-182.
- THORSON, G., 1946. — Reproduction and larval Development of Danish marine bottom invertebrates. *Mcddr. Kommn Danm. Fisk.-og Havunders.*, ser. *Plankton*, 4 (1), p. 1523.