HAL
open science

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT ET DE L'ÉCOLOGIE DE QUELQUES LARVES DE CHAETOPTERIDAE (ANNÉLIDES POLYCHÈTES) (1) par Michel BHAUD Laboratoire Arago, 66 -Banyuls-sur-Mer SOMMAIRE

Michel Bhaud

To cite this version:

Michel Bhaud. ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT ET DE L'ÉCOLOGIE DE QUELQUES LARVES DE CHAETOPTERIDAE (ANNÉLIDES POLYCHÈTES) (1) par Michel BHAUD Laboratoire Arago, 66 -Banyuls-sur-Mer SOMMAIRE. Vie et Milieu , 1966, pp.1087-1120. hal-02947261

HAL Id: hal-02947261

https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02947261

Submitted on 23 Sep 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.

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT ET DE L'ÉCOLOGIE DE QUELQUES LARVES DE *CHAETOPTERIDAE* (ANNÉLIDES POLYCHÈTES)[1]

par Michel BHAUD
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

L'auteur a étudié expérimentalement le développement complet, depuis les premiers stades pélagiques jusqu'aux stades benthiques, de quatre espèces d'Annélides Polychètes de la famille des *Chaetopteridae : Ranzanides sagittaria, Spiochaetopterus typicus, Phyllochaetopterus* sp. et *Chaetopterus variopedatus*. L'observation continue des animaux en élevage a permis de définir un certain nombre de caractéristiques morphologiques de cette famille de Polychètes. La distribution saisonnière des larves dans la région de Banyuls-sur-Mer a été également envisagée au cours de cette étude.

INTRODUCTION

Avant d'aborder l'étude du développement des larves de *Chaetopteridae* rencontrées dans le plancton de la région de Banyuls, je rappelle brièvement la distribution des adultes en Méditerranée.

RULLIER (1963) indique pour la Méditerranée les genres *Chaetopterus* Cuvier, 1827, *Spiochaetopterus* Sars, 1856 et *Phyllochaetopterus* Grube, 1863, Claparède char. emend.

(1) Ce travail est extrait d'un mémoire présenté à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris le 25 octobre 1966 pour l'obtention du titre de Docteur en Océanographie biologique.

BELLAN (1964) signale pour Marseille les mêmes genres que RULLIER, bien que FAUVEL (1927) ait également mentionné les genres *Ranzania* Claparède, 1870 et *Telepsavus* Costa, Claparède emend. qui ne semblent pas avoir été retrouvés en Méditerranée depuis les observations originales de CLAPARÈDE (1870), LO BIANCO (1893) et FAUVEL (1914).

A Banyuls, LAUBIER et PARIS (1962) signalent *Chaetopterus variopedatus* très commun dans les herbiers à Posidonies, les blocs coralligènes, la vase côtière et *Phyllochaetopterus gracilis*, rare (un seul exemplaire récolté). Enfin, LAUBIER (1965) a récolté *Phyllochaetopterus socialis* Claparède, 1868, non encore signalé à Banyuls.

Les auteurs modernes s'accordent pour reconnaître que la systématique de la famille n'est pas très claire. Ainsi, les genres *Telepsavus*, *Spiochaetopterus* et *Phyllochaetopterus* sont très voisins. Selon BELLAN (1964, p. 116) « les *Spiochaetopterus* pourraient bien n'être que des *Phyllochaetopterus* ayant perdu leur deuxième paire de tentacules, et les *Telepsavus* des *Spiochaetopterus* ayant perdu leur région postérieure à parapodes cylindriques et à soies en lancette ».

L'étude du développement larvaire apportera des précisions sur cette question systématique.

MÉTHODE

Beaucoup d'espèces de *Chaetopteridae* dont j'ai rencontré les larves ne sont pas connues à l'état adulte dans la région de Banyuls, ou bien y sont très rares. Je n'ai donc pas étudié le développement à partir de la fécondation, mais sur le matériel provenant de pêches planctoniques effectuées sur des fonds ne dépassant pas 60 m de profondeur, et à faible distance du fond. De plus, ce travail s'intégrant dans une étude plus générale du méroplancton, il était naturel de partir des prélèvements planctoniques pour récolter les différents stades ontogéniques.

Les animaux sont isolés et élevés dans des boîtes de Pétri contenant une eau de mer non courante recueillie en surface, au large de la côte, et renouvelée chaque semaine. La température a une influence prépondérante; ainsi les larves de Chaetoptères, récoltées en mars — donc pendant la période froide de l'année — doivent être élevées à une température proche de 12°. Ces larves sont nourries à partir de cultures de *Phaeodactylum tricornutum*, diatomée pennée ou de *Platymonas*, Chlorophycée unicellulaire, flagellée, du groupe des Volvocales.

Bien que les plus jeunes stades étudiés aient été élevés avec succès jusqu'à la métamorphose, je ne fournirai pas d'indication précise concernant la durée de développement : les conditions d'élevage, même lorsqu'elles donnent entière satisfaction qualitativement, sont très éloignées

des conditions du milieu naturel et accroissent la durée du développement. Ainsi peut-on conserver des larves planctoniques en élevage, bien après leur disparition du milieu naturel.

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE LA LARVE DE *RANZANIDES SAGITTARIA* (Claparède, 1870)

Ranzania sagittaria Claparède, 1870

Ce Chaetoptère a d'abord été décrit par CLAPARÈDE en 1870, sous le nom générique de *Ranzania* qui s'appliquait déjà à deux animaux. Il est donc correct d'utiliser le nom générique *Ranzanides* créé par CHAMBERLIN en 1919.

I. DESCRIPTION DES PRINCIPAUX STADES

A) *Jeune stade à une seule couronne ciliaire* (Fig. 1 A)

La larve la plus jeune, récoltée une seule fois, mesure 800 μ de longueur, possède une seule troche très puissante, 6 yeux disposés en 3 paires : deux latérales, une médiane surmontée d'un cil; il n'y a pas trace des sétigères thoraciques, on remarque seulement l'emplacement futur de la seconde troche, précédant 2 à 3 segments postérieurs, et la papille anale.

Un lobe céphalique, en capuchon, limite antérieurement l'orifice buccal, et postérieurement une lèvre bilobée s'applique étroitement sur la face ventrale.

Un sillon cilié prolonge la région médiane de la lèvre jusqu'à la papille anale, en interrompant la troche. Aucun tentacule n'est visible. Il n'existe aucune pigmentation sauf celle des yeux.

B) *Stade à deux couronnes ciliaires* (Fig. 1 B et 2 A)

Ce stade postérieur au précédent, qui possède deux troches puissantes est le plus fréquemment récolté dans le plancton.

La larve conserve toujours six taches oculaires rouges. Le gros cil médian n'est plus visible. Les deux troches très développées forment le principal appareil de propulsion. Continues dorsalement, elles s'interrompent ventralement au niveau du sillon cilié longitudinal. Une ligne très étroite, noire, indique la base des cils.

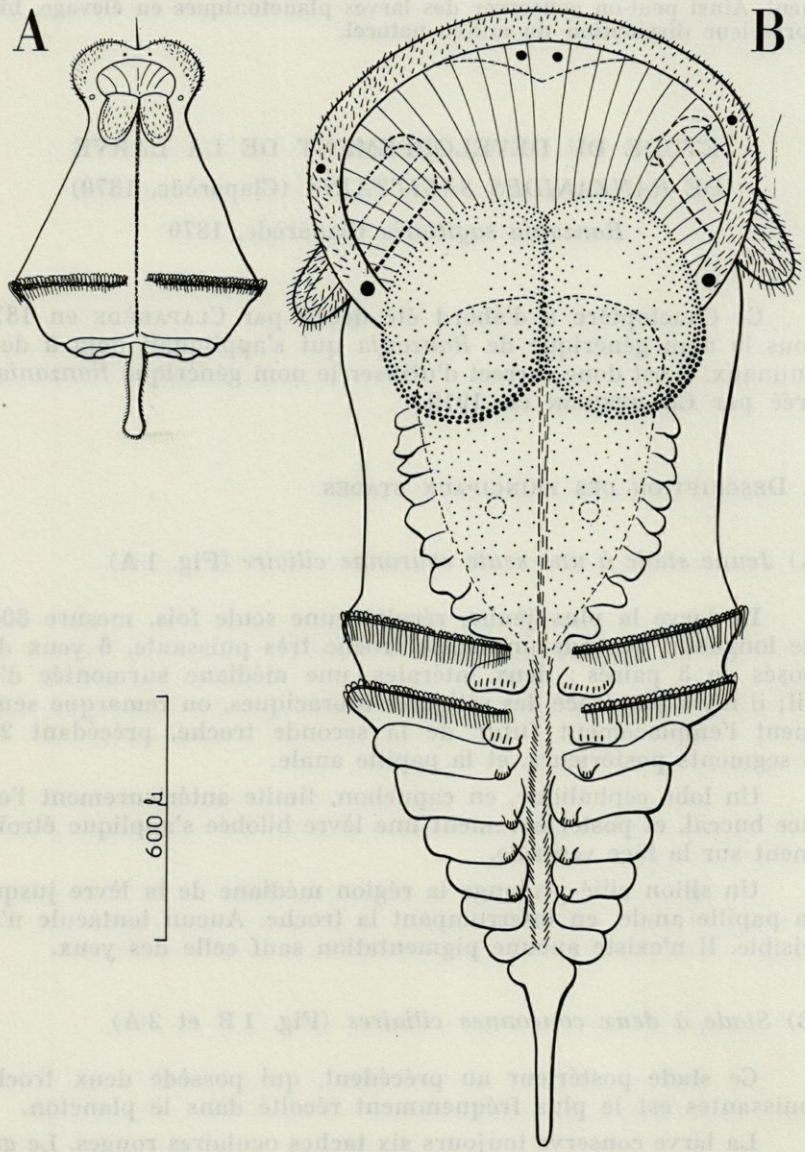

FIG. 1. — *Ranzanides sagittaria :* A, très jeune larve planctonique à une seule troche, longueur 0,8 mm; B, stade le plus fréquent dans le plancton, à deux couronnes ciliaires, vue ventrale, longueur 2,4 mm.

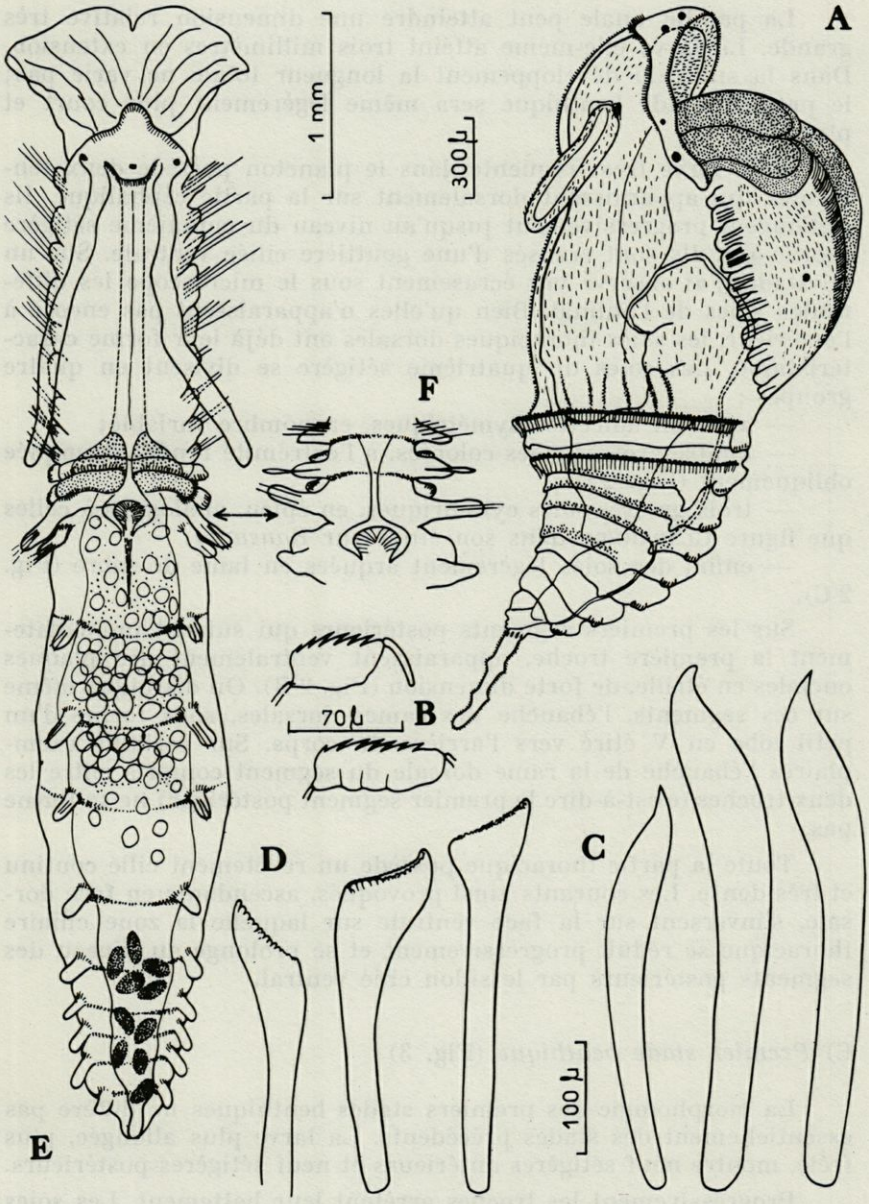

FIG. 2. — *Ranzanides sagittaria :* A, stade le plus fréquent dans le plancton, à deux couronnes ciliaires, vue de profil, longueur 2,4 mm; B, uncini des rames ventrales abdominales; C, soies en sabre du 4e sétigère; D, soies fortes du 4e sétigère; E, stade juvénile très avancé (longueur 6 mm); F, région moyenne d'un stade juvénile avec les rames dorsales complètes.

La papille anale peut atteindre une dimension relative très grande. La larve elle-même atteint trois millimètres en extension. Dans la suite du développement la longueur totale ne varie pas; le premier stade benthique sera même légèrement plus court et plus mince.

Cette larve très fréquente dans le plancton possède deux tentacules qui apparaissent dorsalement sur la partie céphalique. Ils s'allongent progressivement jusqu'au niveau du cinquième sétigère thoracique. Ils sont creusés d'une gouttière ciliée ventrale. Sur un tel stade, j'ai observé par écrasement sous le microscope les différentes soies de l'animal. Bien qu'elles n'apparaissent pas encore à l'extérieur, les soies thoraciques dorsales ont déjà leur forme caractéristique. Les soies du quatrième sétigère se divisent en quatre groupes :

— soies en lancette asymétriques, en nombre variable;

— quatre grosses soies colorées, à l'extrémité renflée, tronquée obliquement (Fig. 2 D);

— trois grosses soies cylindriques, en épieu, analogues à celles que figure CLAPARÈDE dans son étude sur *Ranzania;*

— enfin, des soies légèrement arquées en lame de sabre (Fig. 2 C).

Sur les premiers segments postérieurs qui suivent immédiatement la première troche, apparaissent ventralement des plaques onciales en étrille, de forte dimension (Fig. 2 B). On distingue même sur ces segments, l'ébauche des rames dorsales, sous forme d'un petit lobe en V étiré vers l'arrière du corps. Sur certains exemplaires l'ébauche de la rame dorsale du segment compris entre les deux troches (c'est-à-dire le premier segment postérieur) ne se forme pas.

Toute la partie thoracique possède un revêtement cilié continu et très dense. Les courants ainsi provoqués, ascendants en face dorsale, s'inversent sur la face ventrale sur laquelle la zone ciliaire thoracique se réduit progressivement et se prolonge au niveau des segments postérieurs par le sillon cilié ventral.

C) *Premier stade benthique* (Fig. 3)

La morphologie des premiers stades benthiques ne diffère pas essentiellement des stades précédents. La larve plus allongée, plus frêle, montre neuf sétigères antérieurs et neuf sétigères postérieurs.

Progressivement les troches arrêtent leur battement. Les soies thoraciques deviennent externes, les lobes uncinigères ventraux apparaissent maintenant sur tous les segments postérieurs. Le lobe buccal inférieur jusque-là appliqué sur la paroi ventrale du corps

se redresse et forme ainsi l'entonnoir buccal qui montre sur la face externe de nombreux plis. Les taches oculaires disparaissent sauf les latérales inférieures.

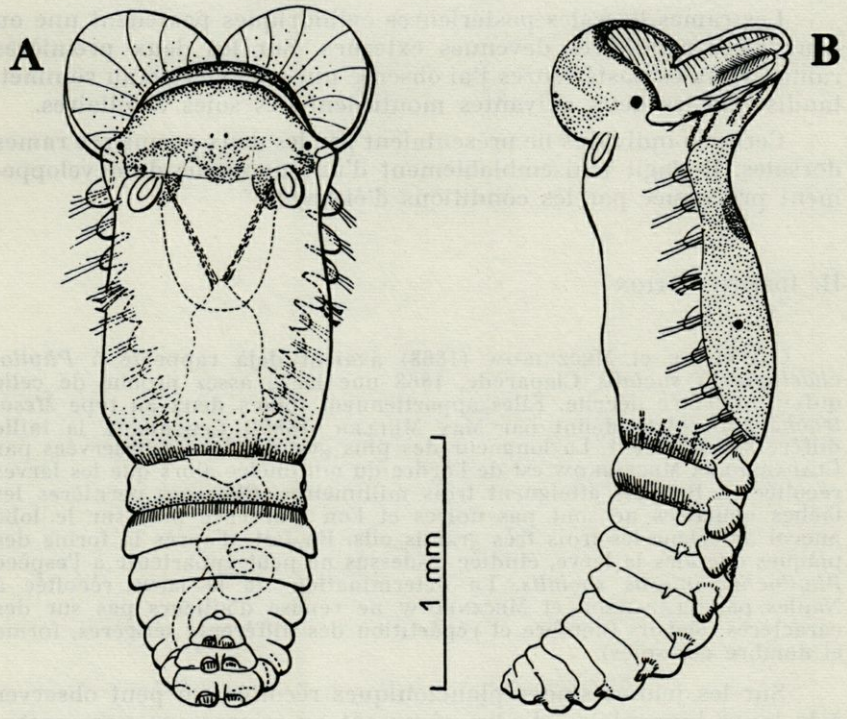

Fig. 3. — *Ranzanides sagittaria :* vue dorsale et latérale du premier stade benthique, longueur 2,8 mm.

Le lobe dorsal du vestibule buccal acquiert deux zones brunes disposées en croissant, entre les deux taches oculaires latérales et les deux tentacules. Une zone pigmentaire brune précède chacune des deux troches. La partie ventrale thoracique présente une couleur gris-bleuâtre différente de celle du reste du corps, traduisant une structure vraisemblablement glandulaire.

D) *Stade juvénile* (Fig. 2 E, F)

La transformation très rapide du premier stade benthique donne en quarante-huit heures un individu mesurant plus de dix millimètres.

Les deux tentacules atteignent les premiers segments postérieurs. Le lobe du vestibule buccal et le lobe ventral qui dépasse largement le précédent, forment un entonnoir au fond duquel s'ouvre la bouche.

Les rames dorsales postérieures cylindriques possèdent une ou deux soies capillaires devenues externes. Sur les deux premières rames dorsales postérieures j'ai observé une soie élargie au sommet, tandis que les deux suivantes montraient des soies capillaires.

Certains individus ne présentaient pas les deux premières rames dorsales. Il s'agit vraisemblablement d'une anomalie de développement provoquée par les conditions d'élevage.

II. Identification

Claparède et Mecznikow (1868) avaient déjà rapporté à *Phyllochaetopterus socialis* Claparède, 1868 une larve assez proche de celle qui vient d'être décrite. Elles appartiennent toutes deux au type *Mesotrocha sexoculata* défini par Max Müller (1885). Cependant, la taille diffère sensiblement. La longueur des plus grandes larves observées par Claparède et Mecznikow est de l'ordre du millimètre alors que les larves récoltées à Banyuls atteignent trois millimètres. Chez ces dernières les taches oculaires ne sont pas noires et l'on n'observe pas, sur le lobe buccal antérieur les trois très grands cils. En fait, d'après la forme des plaques onciales la larve, étudiée ci-dessus ne peut appartenir à l'espèce *Phyllochaetopterus socialis*. La détermination de la larve récoltée à Naples par Claparède et Mecznikow ne repose d'ailleurs pas sur des caractères décisifs (nombre et répartition des différents sétigères, forme et nombre des soies).

Sur les jeunes stades planctoniques récoltés, on peut observer à la loupe binoculaire et plus sûrement au microscope par écrasement, au quatrième sétigère, plusieurs grosses soies colorées à l'extrémité renflée (Fig. 2 D). Or, deux espèces seulement de *Chaetopteridae* méditerranéens possèdent plusieurs grosses soies au quatrième sétigère thoracique (compte non tenu de *Chaetopterus variopedatus* dont la larve est bien connue). Ce sont *Phyllochaetopterus gracilis* Grube, 1863 et *Ranzanides sagittaria* (Clap., 1870).

L'étude des grosses soies du quatrième sétigère des larves étudiées montre une différence importante par rapport à celles de *Phyllochaetopterus gracilis :* les soies ne sont ni obtuses à l'extrémité distale, ni d'un diamètre régulier, comme chez cette espèce, mais renflées à l'extrémité, tronquées et creusées d'une dépression à bords crénelés. Cette description correspond à celle des soies de *Ranzanides sagittaria*.

Cette observation conduit donc à identifier les larves que je viens de décrire à *R. sagittaria*.

Les élevages ont permis d'obtenir de jeunes animaux adultes dont l'étude confirme cette hypothèse.

Un stade benthique analogue à celui représenté (Fig. 2 E) montre deux régions :

— une région antérieure avec neuf sétigères uniramés dont le quatrième porte quatre à cinq grosses soies jaune paille.

— une région postérieure biramée de douze sétigères. Les deux premiers segments de cette région diffèrent des suivants. Le premier porte dorsalement une rame allongée avec une soie élargie en palette.

La rame dorsale du deuxième segment postérieur porte plusieurs soies capillaires. (Sur un seul exemplaire, la rame dorsale du premier segment postérieur ne s'est jamais formée). Ces caractères sont ceux du genre *Ranzanides*. Après les neuf segments thoraciques antérieurs, il n'y a ni rames dorsales cordiformes foliacées, bilobées, ciliées, ni deux tentacules supplémentaires comme chez *Phyllochaetopterus*, bien que les stades considérés soient assez évolués et de grande taille. Il faut donc admettre que les larves étudiées appartiennent à l'espèce *Ranzanides sagittaria*.

Cependant, je dois préciser que certains caractères observés ne sont pas en accord avec la description de *Ranzanides*, donnée par Claparède. La région thoracique ne possède que neuf sétigères, au lieu de douze, et la morphologie des soies en cimeterre diffère de celle donnée dans la description originale. En fait, il ne s'agit pas de caractères essentiels. Le nombre de segments d'une région donnée, chez les *Chaetopteridae*, varie notablement, et il ne faut pas s'attacher à un tel critère pour une étude systématique. De plus, selon Fauvel la forme des soies est variable et ne fournit pas non plus de caractères décisifs.

ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT DE LA LARVE DE *SPIOCHAETOPTERUS TYPICUS* Sars, 1856

I. Description des principaux stades

A) *Jeune stade planctonique* (Fig. 4 A)

Le stade le plus jeune récolté dans le plancton atteint environ un quart de millimètre. Une seule couronne ciliaire très puissante entoure la larve au niveau du tiers postérieur et lui permet de nager facilement. Cette troche partage le corps en deux parties : une partie antérieure qui plus tard deviendra la région thoracique, et une partie postérieure préfigurant les deux autres régions, moyenne et postérieure, de l'adulte.

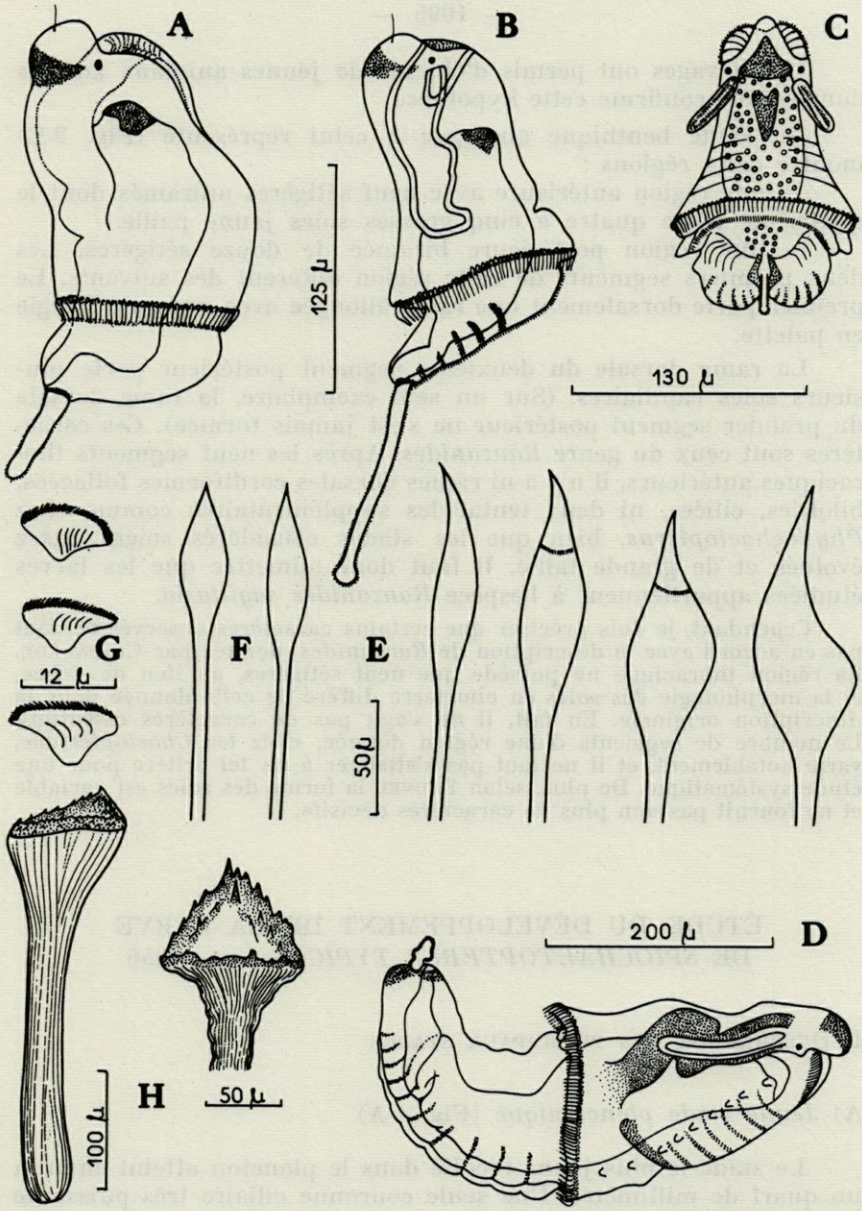

FIG. 4. — *Spiochaetopterus typicus :* A, B, C, D, stades successifs du développement; A, stade planctonique sans tentacules; B, C, stade planctonique à deux tentacules; D, stade benthique. E, soies lancéolées asymétriques des sétigères thoraciques; F, soies dorsales en lancette de la région postérieure; G, plaques onciales des rames ventrales abdominales; H, soie géante du 4e sétigère thoracique.

Il n'y a pas de tentacules à ce stade. Par contre, existent deux taches oculaires orange ou rouge brique. Quelquefois, les taches oculaires ne sont pas uniques mais au nombre de deux ou trois sur chaque côté. La bouche est constituée par une ouverture triangulaire : base transversale au niveau des yeux, pointe en direction postérieure, se poursuivant par un sillon cilié longitudinal ventral qui interrompt la troche, au niveau de l'intersection. La zone la plus antérieure de la larve porte, dorsalement, par rapport à la bouche, un long cil, souvent recourbé, et en ce cas, difficilement visible.

La larve possède une coloration générale blanchâtre, avec une pigmentation jaune très nette entre les deux taches oculaires, autour de la papille anale, puis plus tard au niveau des segments postérieurs. A ce stade la papille anale d'une longueur démesurée, atteignant celle du corps, constitue l'extrême région postérieure. L'extension de la papille anale s'accompagne souvent d'une immobilité larvaire. En position de nage la papille se raccourcit fortement et rejoint ventralement le niveau de la couronne ciliée, par recourbement de toute la région postérieure larvaire.

B) *Stade planctonique avec deux tentacules* (Fig. 4 B et C).

Dans un stade ultérieur les tentacules apparaissent sous la forme de petites papilles ciliées, immédiatement sous les taches oculaires. Sur la face ventrale de la larve, se forme une gouttière transversale très caractéristique, préfigurant la zone glandulaire des adultes.

Le tube digestif comprend :

— un grand pharynx musclé, aux parois épaisses, dans toute la partie antérieure de la cavité du corps;

— un estomac allongé qui déborde dorsalement le pharynx. Il occupe postérieurement à la troche une forte partie de la cavité du corps;

— un intestin, d'abord simple rétrécissement qui prolonge l'estomac; il s'allonge ensuite et se courbe en plusieurs anses. L'anus s'ouvre à la base de la papille anale et dorsalement.

C) *Premier stade benthique* (Fig. 4 D)

Progressivement, la larve se courbe et prend une forme en croissant. Ses deux tentacules atteignent le quart de la longueur du corps. A ce stade apparaissent les ébauches des pieds thoraciques dorsaux sous la forme de faibles protubérances. Une ligne transversale de pigments jaunâtres souligne chaque sétigère thoracique.

L'incision dorsale se situe transversalement, entre les sétigères sept et huit. La paroi antérieure de cette profonde incision se remarque par une teinte violette et annonce la zone glandulaire de l'adulte. Bien que la troche soit toujours visible, les cils ne battent plus, la larve gagne le fond. C'est la fin de la vie planctonique.

Postérieurement à la troche, un premier segment s'individualise : il montre deux lobes en formation sur chaque partie latérale, avec une ciliature puissante entre chacune de ces deux paires de lobes. Sur le reste du corps les segments s'annoncent simplement par des bandes ventrales pigmentées. Très rapidement les soies thoraciques percent le tégument et dans la seconde partie du corps les plaques onciales apparaissent ventralement.

D) *Jeune adulte benthique* (Fig. 5)

Le stade benthique tel qu'il est représenté apparaît tardivement. La forme générale est toujours arquée avec une région ventrale convexe et une région dorsale concave. Les lobes ciliés dorsaux se montrent sur cinq segments, puis viennent les rames cylindriques dorsales avec soies en palette.

Ce stade juvénile comprend donc trois régions bien caractéristiques :

— une région antérieure ou thoracique avec neuf sétigères uniramés;

— une région moyenne portant cinq parapodes biramés avec des rames dorsales foliacées, lobées, ciliées et des uncini ventraux;

— une région postérieure aussi biramée, avec des rames dorsales allongées et sétigères, et des rames ventrales uncinigères.

II. Identification

Claparède et Mecznikow (1868) ont décrit une larve de *Chaetopteridae* qui montre trop de ressemblance avec celle qui vient d'être étudiée, pour ne pas conclure à l'identité des deux larves. D'après l'étude des stades les plus évolués, Claparède et Mecznikow ont cru pouvoir rapporter cette larve à *Telepsavus costarum*. Ces stades semblent cependant trop jeunes pour permettre une identification certaine. La présence et la forme des branchies ne constituent pas des critères absolus. En fait, d'après la description originale de Claparède et Mecznikow la larve peut être rapportée à plusieurs genres : *Phyllochaetopterus, Telepsavus, Spiochaetopterus*.

Fewkes (1883) récolte quelques années plus tard, une larve qu'il rattache à celle décrite par Claparède et Mecznikow (1868) et identifiée par eux à *Telepsavus*. Le stade le plus évolué, étudié par Fewkes est encore bien antérieur à ceux décrits par les auteurs précédents et l'iden-

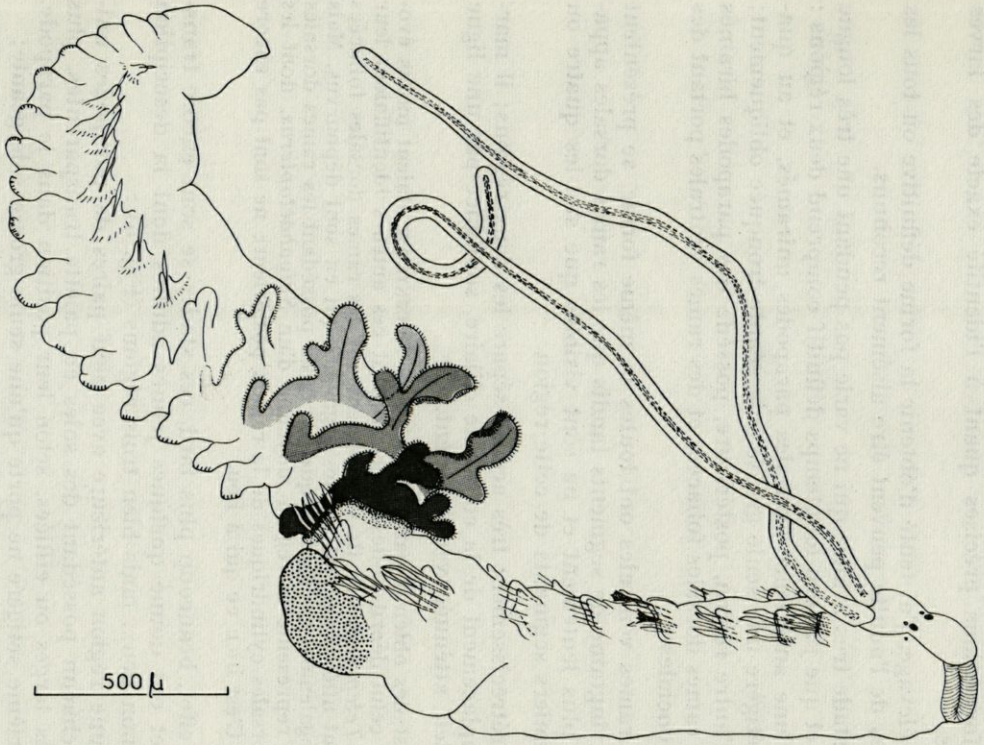

FIG. 5. — *Spiochaetopterus typicus :* stade juvénile benthique, longueur 3 mm.

tification de FEWKES repose uniquement sur les conclusions des mêmes auteurs. Cependant, FEWKES doute beaucoup de la validité de l'identification des larves de CLAPARÈDE et MECZNIKOW avec le genre *Telepsavus*. Il fait allusion au genre voisin *Spiochaetopterus* auquel E.B. WILSON (1882) rapporte une larve très proche de celle décrite par FEWKES.

En fait, les observations de ces différents auteurs ne donnent pas d'informations précises quant à l'identité exacte des larves observées.

Par élevage, j'ai tenté d'obtenir la forme définitive où tous les caractères de l'adulte peuvent être aisément reconnus.

Un stade très avancé qui ne varie pas pendant une très longue période, et que j'ai cru longtemps définitif comprend deux régions :

— l'une antérieure avec des parapodes uniramés, et au quatrième sétigère une seule grosse soie géante tronquée obliquement;

— l'autre région, postérieure, possède des parapodes biramés avec des rames dorsales foliacées et des rames ventrales portant des plaques onciales.

Les rames ventrales ont toutes la même forme, se présentent sur une vingtaine de segments tandis que les rames dorsales apparaissent plus lentement et ne sont visibles que sur les quatre ou cinq premiers segments de cette région.

Un rétrécissement très accusé sépare les deux régions; il marque l'emplacement de la couronne ciliaire, soulignée par une ligne bleu-violet, atténuée ventralement.

Les stades obtenus par CLAPARÈDE et MECZNIKOW étaient moins évolués que celui décrit ci-dessus; cependant ces auteurs identifiaient leur larve au *Telepsavus* car ils supposaient que les rames dorsales foliacées se forment ultérieurement sur les segments qui en sont dépourvus. Mais on peut également considérer que la région possédant les rames dorsales foliacées représente la région moyenne d'un *Spiochaetopterus*, dont les rames dorsales cylindriques de la région postérieure ne sont pas encore formées. C'est bien ce qui a lieu.

En effet, beaucoup plus tard, ces stades se sont encore transformés et ont donné quelques jeunes adultes dont la description montre non deux, mais bien trois régions (Fig. 5) :

— une région antérieure avec neuf paires de parapodes uniramés; chacun possédant des soies en palette transparentes, plus ou moins larges ou effilées, selon leur position dans le parapode. Le quatrième sétigère ne porte qu'une seule grosse soie géante;

— une région moyenne à cinq parapodes biramés, aux rames dorsales foliacées découpées en deux lobes ciliés, dressés sur le dos, et aux rames ventrales unicinigères;

— enfin, une région postérieure, aux rames dorsales cylindriques et des soies en lancette; ces rames remplacent les rames dor-

sales foliacées de la région précédente. Les rames ventrales sont analogues à celles de la région moyenne.

Cette description correspond à celle de *Spiochaetopterus typicus*. J'ai donc obtenu d'une façon certaine de jeunes adultes de *Spiochaetopterus typicus*, à partir de larves très proches de celles que CLAPARÈDE et MECZNIKOW attribuaient à *Telepsavus costarum*. Il semble donc que ces auteurs aient procédé à une identification douteuse, parce que faite d'après des animaux trop jeunes, à moins que la larve de *Telepsavus* ne ressemble beaucoup à celle du *Spiochaetopterus*. Même en ce cas la détermination des auteurs ne repose pas sur des critères irréfutables.

Il faut cependant souligner que sur les exemplaires étudiés, certains caractères ne correspondent pas à la description du *Spiochaetopterus* donnée par les auteurs (exemple FAUVEL, 1927, p. 82-84). Ainsi la soie géante du quatrième sétigère diffère des dessins donnés dans la Faune de France. De même la place des écussons glandulaires n'est pas exactement conforme aux descriptions antérieures. Il existe un croissant blanc grisâtre à cheval sur les sétigères six et sept; une légère dépression entre les sétigères sept et huit sépare cette première zone glandulaire d'une zone violette, renflée, sur les deux derniers segments thoraciques. Mais il n'y a aucune partie glandulaire visible au sétigère cinq comme l'indique FAUVEL.

Il faut donc conclure de cette étude que la plus grande prudence est nécessaire dans la détermination des larves. Dans le cas particulier de *Spiochaetopterus*, il paraissait a priori irrecevable que sur les individus d'une trentaine de segments, il n'y ait pas encore de région postérieure complète et bien caractérisée, alors qu'elle apparaît très tôt chez *Chaetopterus variopedatus*. C'est cependant ce qui a lieu, et ce qui rend la détermination certaine après obtention d'un jeune adulte benthique. Sur les derniers stades benthiques fortement évolués, avec seulement deux tentacules, il est maintenant très improbable que deux autres tentacules puissent encore apparaître.

LA LARVE DE *CHAETOPTERUS VARIOPEDATUS* (Renier, 1804) (1)

Cette larve actuellement bien connue, a été décrite pour la première fois sous le nom de *Mesotrocha sexoculata* par M. MÜLLER (1885). Des études de développement ont été ensuite entreprises par BERANECK (1894), ENDERS (1909), MAC'INTOSH (1927), THORSON (1946).

(1) La présente note était sous presse lorsque j'ai eu communication de l'excellent travail de C. CAZAUX (Arcachon) auquel je renvoie pour tout ce qui concerne les variations morphologiques au cours du développement de *Chaetopterus variopedatus*. C. CAZAUX. Développement larvaire de *Chaetopterus variopedatus*. Actes Soc. Lin. Bordeaux, 1965, tome 102, n° 1.

Le stade le plus fréquemment rencontré dans le plancton (Fig. 6) comprend trois régions : antérieure, moyenne, postérieure, qui préfigurent déjà les mêmes régions de l'adulte.

La région antérieure s'étend jusqu'à la première couronne ciliaire et montre déjà l'ébauche des segments thoraciques dont le nombre sur un stade avancé ne dépasse jamais 9. La région moyenne comprend les

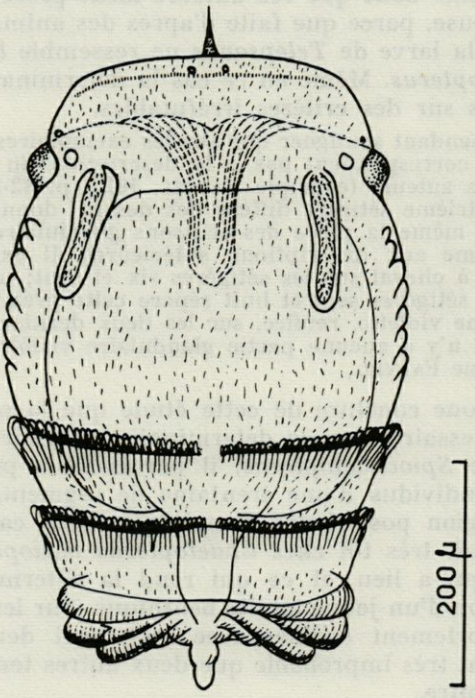

FIG. 6. — *Chaetopterus variopedatus :* jeune planctonique (longueur 1 mm).

deux couronnes ciliaires et la zone immédiatement postérieure qui montre l'ébauche de trois segments; le dernier est très proche de l'anus et fortement inséré dans le précédent.

La région postérieure très peu développée, est constituée à ce stade par un segment anal très court, qui se remarque bientôt par deux expansions latérales.

Les différents stades larvaires ont été bien figurés, mais l'interprétation de chacune des parties a donné lieu à quelques erreurs. Ainsi BERANECK limite la région moyenne à celle qu'encadrent les deux troches, en réservant à la région postérieure les segments qui viennent ensuite et qui possèdent des expansions latérales. En réalité, les troches n'ont pas la signification que BERANECK leur donne. Elles encadrent toujours le premier segment de la région moyenne. Une fois le stade benthique

atteint, la structure de l'adulte demande un certain temps à se réaliser. L'animal qui rampait s'immobilise. Puis les 5 segments moyens apparaissent très rapidement dans la région post-trochale. Ils étaient déjà formés, mais non visibles, emboîtés les uns dans les autres. Enfin, les premiers segments de la région postérieure apparaissent.

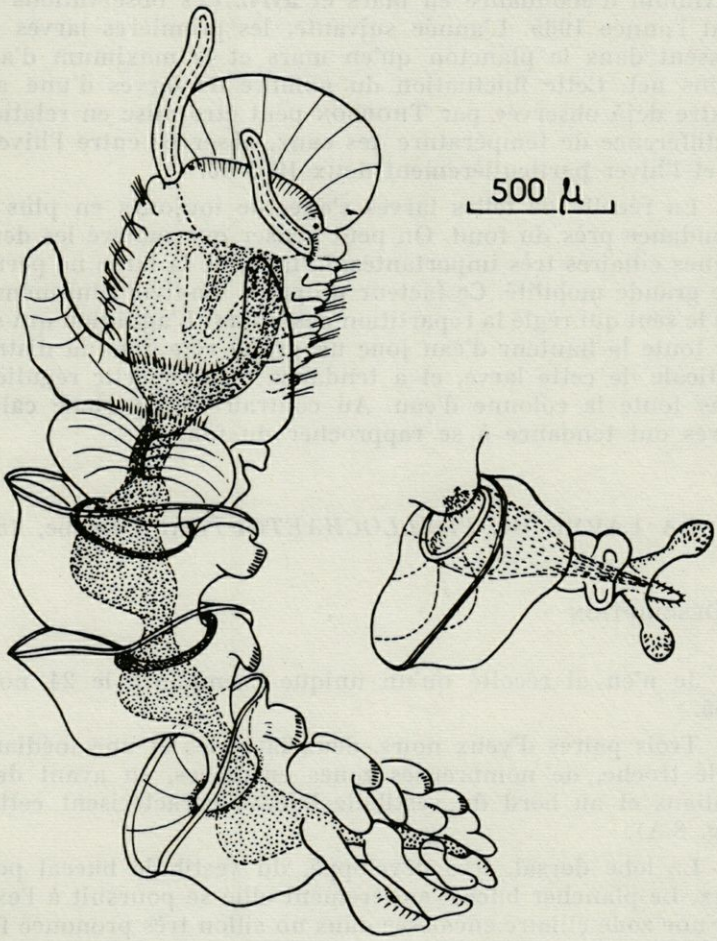

FIG. 7. — *Chaetopterus variopedatus :* larve stade benthique (longueur 2,8 mm).

J'ai représenté (Fig. 7) un stade postérieur à la métamorphose qui possède déjà tous les caractères de l'adulte. Il faut remarquer, que chez cette espèce, les segments postérieurs sont très tôt reconnaissables et caractéristiques avec des rames ventrales bilobées, et des rames dorsales, épaisses, coniques. Le développement du genre

voisin *Spiochaetopterus* a montré que ce n'est pas toujours ce qui se produit.

Dans la région de Banyuls, c'est la plus fréquente des larves de *Chaetopteridae*. Elle est présente de février à décembre, avec un maximum d'abondance en mars et avril. Ces observations concernent l'année 1965. L'année suivante, les premières larves n'apparaissent dans le plancton qu'en mars et le maximum d'avril est moins net. Cette fluctuation du nombre de larves d'une année à l'autre déjà observée par THORSON peut être mise en relation avec la différence de température des eaux, observée entre l'hiver 1964-65 et l'hiver particulièrement doux 1965-66.

La récolte de telles larves s'effectue toujours en plus grande abondance près du fond. On peut penser que malgré les deux couronnes ciliaires très importantes, la taille de la larve ne permet pas une grande mobilité. Ce facteur propre à l'individu lui-même, n'est pas le seul qui règle la répartition des larves. L'agitation qui s'exerce sur toute la hauteur d'eau joue un grand rôle dans la distribution verticale de cette larve, et a tendance à la répartir régulièrement dans toute la colonne d'eau. Au contraire, en période calme, les larves ont tendance à se rapprocher du fond.

LA LARVE DE *PHYLLOCHAETOPTERUS* Grube, 1863

I. DESCRIPTION

Je n'en ai récolté qu'un unique exemplaire le 24 novembre 1965.

Trois paires d'yeux noirs, deux latérales et une médiane, une seule troche, de nombreuses zones enfumées, en avant des yeux médians et au bord du vestibule buccal, caractérisent cette larve (Fig. 8 A).

Le lobe dorsal, très développé, du vestibule buccal porte les yeux. Le plancher buccal entièrement cilié se poursuit à l'extérieur par une zone ciliaire encaissée dans un sillon très prononcé formant ainsi deux lèvres latérales. Ces deux lèvres se rejoignent au niveau de la troche qui ceinture le corps dans la région médiane. La zone ciliée ventrale se prolonge sur les segments post-trochaux jusqu'à la papille anale. Une semaine plus tard (Fig. 8 B) deux tentacules apparaissent dans la région antérodorsale. Les soies thoraciques sont visibles mais internes, sur sept puis neuf segments très nets. Il existe toujours une seule troche. Cinq sur sept segments postérieurs à la troche portent ventralement des plaques onciales.

II. Identification

J'ai observé des plaques onciales pectiniformes, et à part les genres *Ranzanides* et *Chaetopterus* dont les larves ont été étudiées ci-dessus, de telles plaques ne s'observent que chez le genre *Phyllochaetopterus*. Il s'agit donc de la larve d'un phyllochaetoptère. Il faut retenir *Phyllochaetopterus major* et *gracilis* qui, seuls, possèdent des plaques onciales pectinées, bien que *P. socialis* soit signalé dans la région (Laubier, 1965, p. 153). Parmi les deux espèces retenues, la seconde a seule été récoltée à l'état adulte dans la région (Laubier et Paris, 1962) mais ce fait ne constitue pas un argument suffisant pour rattacher la larve à cette espèce. Seule l'étude du développement assure une identification rigoureuse.

Il faut signaler enfin, que Claparède et Mecznikow (1868) ont décrit une larve qu'ils rattachent à *Phyllochaetopterus socialis;* cette détermination n'est pas rigoureuse et repose sur le fait que, dans la région étudiée, *Phyllochaetopterus socialis* est le seul *Chaetopteridae* dont la larve soit encore inconnue à l'époque de Claparède et Mecznikow.

Cette larve, comme celle récoltée à Banyuls, possède des taches oculaires noires, mais s'en éloigne par la présence de deux troches. L'unique exemplaire de cette larve n'a pas permis malheureusement l'étude complète du développement jusqu'à un stade identifiable d'une manière certaine.

CONCLUSION DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

L'étude du développement des différentes larves rencontrées : *Chaetopterus variopedatus, Spiochaetopterus typicus, Ranzanides sagittaria, Phyllochaetopterus* permet de dégager plusieurs caractères constants :

— le premier caractère concerne la présence fondamentale de neuf segments sétigères pour la région thoracique, bien que d'après Fauvel (1927) ces espèces possèdent pour cette région, un nombre de segments souvent différent. Ainsi *Ranzanides* a douze sétigères, *Spiochaetopterus* neuf, parfois dix segments. Gravier (1909) écrit que pour *Chaetopterus :* « Le nombre normal des sétigères de la région antérieure du corps est de 9 de chaque côté, il est parfois de 10, plus rarement de 11, très exceptionnellement de 12 ».

Cette variabilité du nombre de sétigères provient vraisemblablement des processus de régénération après autotomie, qui ne reforment pas le nombre initial de segments.

« D'après Potts (1914) qui a étudié cette autotomie reproductrice, la rupture se produit dans la région moyenne et tandis que la région antérieure et la région postérieure se régénèrent facilement, de nouveaux segments moyens ne se reformeraient que rarement. Suivant le segment où se fait l'autotomie, les individus ainsi produits par scissiparité auront donc un nombre plus ou moins grand de segments moyens. Les individus en voie de régénération ont aussi naturellement une région

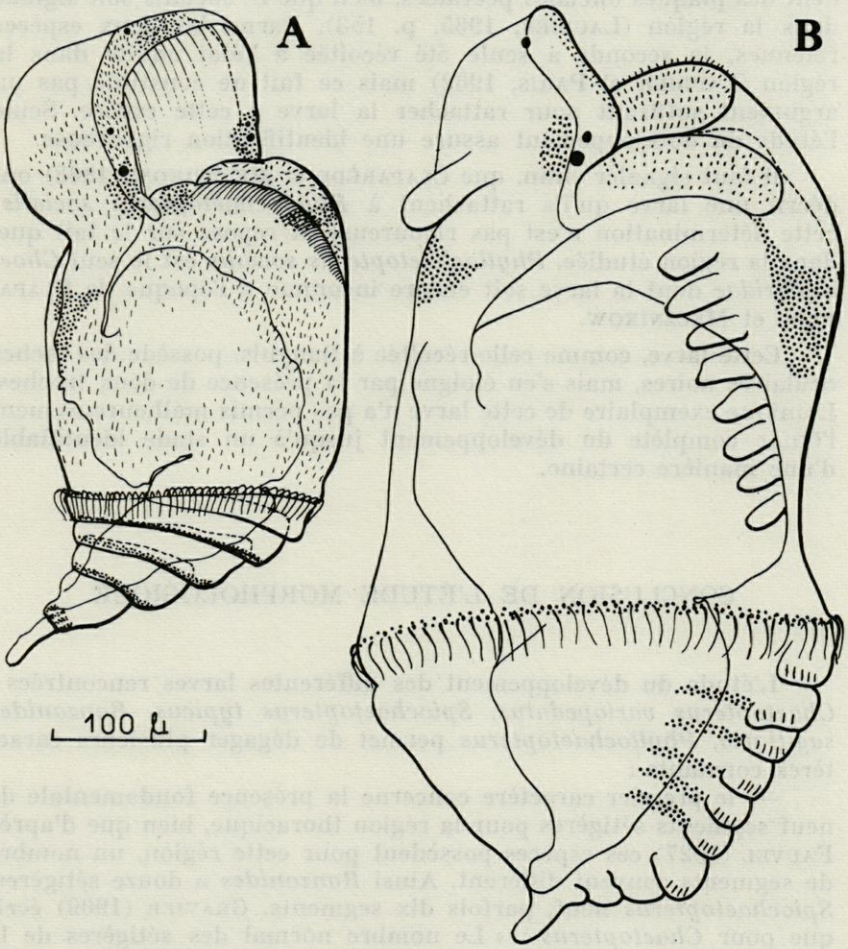

Fig. 8. — *Phyllochaetopterus :* A, stade planctonique sans tentacules, longueur 0,5 mm; A, stade planctonique avec deux tentacules, longueur 0,7 mm.

antérieure ou une région postérieure plus ou moins développée, suivant l'état d'avancement de la rédintégration » (FAUVEL, 1926, p. 311). GRAVIER dès 1909 avait pensé que la régénération était la cause d'un nombre anormal de segments dans les différentes régions du corps des Chaetoptères. Il remarque sur un exemplaire qui a régénéré la région antérieure, le nombre maximum de 12 segments et constate « que la partie régénérée est plus développée ou plus complexe que celle qu'elle remplace ». C'est d'ailleurs un fait général constaté chez divers groupes d'animaux.

Les conditions particulières d'élevage ne permettent pas d'observer d'autotomie, mais favorisent au contraire l'apparition des caractères fondamentaux de la famille;

— le second caractère fondamental concerne la disposition caractéristique des troches sur les stades larvaires : la première troche appartient au premier segment moyen, et la seconde quand elle existe, sépare le premier segment moyen du segment suivant. Sur les premiers stades de développement, seul le premier segment est individualisé et les troches semblent le limiter.

— En troisième lieu, tous les genres de Chaetoptères à l'exception de *Telepsavus,* sur lequel je reviendrai, présentent trois catégories de sétigères. Même le genre *Ranzanides* possède une région moyenne constituée par deux segments assez différents des suivants : le premier à rames dorsales cylindriques à soies en palette, le second à rame dorsale triangulaire, à soies capillaires.

Cette étude ontogénique conduit également à envisager les rapports entre les trois genres : *Spiochaetopterus, Phyllochaetopterus* et *Telepsavus.*

Les études précédentes de développement montrent l'individualité certaine du genre *Spiochaetopterus.* Tout en reconnaissant que seule l'absence de deux petits tentacules antérieurs différencie *Spiochaetopterus* de certains *Phyllochaetopterus (P. socialis),* je considère cette différence comme essentielle. En réalité, il existe aussi des différences secondaires dans la morphologie des grosses soies du quatrième sétigère, le nombre des soies lancéolées postérieures et la forme des rames dorsales postérieures.

Dans la Faune de France (FAUVEL, 1927) la description du genre *Telepsavus* peut sembler aberrante, comparée à celle des autres *Chaetopteridae.* Les individus décrits (très peu nombreux) appartenant à ce genre, ne montrent que deux catégories de sétigères, ce qui constitue une exception dans la famille. Même le genre *Ranzanides* qui a, selon les auteurs, deux régions distinctes, présente cependant une modification des deux premiers sétigères postérieurs, ce qui donne trois catégories de segments.

Dans les genres dont les représentants portent des rames dorsales foliacées bilobées, ces rames constituent toujours une région moyenne et non postérieure. Chez *Telepsavus* fide FAUVEL, 1927, ce type de rame est porté par les segments de la région postérieure.

En fait, plusieurs auteurs ont, par la suite observé des *Telepsavus* possédant trois régions, avec des rames dorsales foliacées dans la région moyenne. MONRO (1933) décrit un *Telepsavus* ainsi composé :

a) une région antérieure de neuf sétigères;

b) une région moyenne avec un nombre variable de segments (jusqu'à cinquante).

— Les notopodes sont divisés en deux lobes ciliés, dressés verticalement sur le dos avec un lobe branchial latéral;

— les neuropodes sont bilobés et pourvus de petits uncini triangulaires;

c) une région postérieure avec des notopodes non bilobés mais cylindriques, à l'extrémité dilatée et portant deux à trois délicates soies. Bien que E. BERKELEY (1927) ait observé des représentants du genre *Telepsavus*, avec trois régions distinctes, c'est MONRO qui établit une nouvelle diagnose du genre et qui le premier, émende sur ce point, la diagnose de CLAPARÈDE.

Telepsavus devient ainsi un type morphologique qui s'intègre mieux aux genres déjà connus. Auparavant, ce genre était le seul à posséder uniquement deux catégories de sétigères.

Il est encore nécessaire de montrer qu'il est différent du genre *Spiochaetopterus*. En effet, la description donnée par MONRO, du genre *Telepsavus* correspond aussi à celle de *Spiochaetopterus* donnée par FAUVEL; et MONRO ne signale pas le genre *Spiochaetopterus* dans la région qu'il étudie.

Plus récemment, BERKELEY et BERKELEY (1952) citent aussi un Chaetoptère, répondant à la diagnose de MONRO qu'ils rapportent donc au genre *Telepsavus* (1). Ces auteurs décrivent les soies et les parapodes d'une façon plus précise que MONRO. Les notopodes postérieurs, non bilobés mais cylindriques, à l'extrémité dilatée, comprennent deux ou trois soies capillaires (2). De plus le dessin d'un parapode postérieur ne peut prêter à confusion. Il s'agit ici de soies capillaires et non de soies en lancette, élargies à l'extrémité, analogues à celles que j'ai observées sur les jeunes *Spiochaetopterus*.

Donc, le genre *Telepsavus* possède 3 régions comme *Spiochaetopterus*. Les rames dorsales postérieures du premier sont capillaires, celles du second, lancéolées.

(1) Cette forme avait été considérée à tort par E. BERKELEY (1927) comme devant constituer un genre nouveau, *Leptochaetopterus*.

(2) La phrase exacte de BERKELEY et BERKELEY est celle-ci : « Posterior notopodia consist of single elongated processes with expanded ends, carried dorsally, with two or three delicate capillary setae » (1952, p. 63).

TABLEAU DES CARACTÈRES PRINCIPAUX
DES GENRES *Telepsavus, Spiochaetopterus, Phyllochaetopterus*
CHEZ L'ADULTE

	Caractères communs	Nombre de tentacules antérieurs	Soies fortes du 4e sétigère	Rames postérieures dorsales	Plaques onciales
Telepsavus	3 régions : - antérieure : 9 seg.	2	1	Cylindriques à l'extrémité dilatée, *soies capillaires.*	triangulaires à dents fines.
Spiochaetopterus	- moyenne : à rames dorsales foliacées, lobées, ciliées.	2	1	Cylindriques renflées au sommet, *soies lancéolées.*	triangulaires à dents fines.
Phyllochaetopterus	- postérieure : à soies dorsales de morphologie variable.	4	1 ou plusieurs selon les espèces	Soies lancéolées.	à dents fines ou pectiniformes.

RÉSUMÉ DES CARACTÈRES PRINCIPAUX DES LARVES ÉTUDIÉES

J'ai dit précédemment, que la détermination des larves décrites par CLAPARÈDE et MECZNIKOW était fausse pour la première (*Telepsavus costarum*) et assez douteuse pour la seconde (*Phyllochaetopterus socialis*).

Les larves connues d'une manière certaine se rapportent donc à :

Chaetopterus variopedatus (Renier)
Spiochaetopterus typicus Sars
Ranzanides sagittaria (Claparède)
Phyllochaetopterus Grube.

On peut alors établir la clé de détermination suivante (en conservant avec quelques réserves, la larve de *Phyllochaetopterus socialis* décrite par CLAPARÈDE et MECZNIKOW).

+ Quel que soit le stade larvaire :
  — 2 taches oculaires rouge brique. *Spiochaetopterus typicus*
  — 6 taches oculaires noires ..... *Phyllochaetopterus* sp.
+ acquisition rapide de 2 troches
  6 taches oculaires
  — taille de 0,5 à 1 mm
    couleur générale rosée à rouge brique,
    forme en tonnelet
    plusieurs grosses soies au quatrième sétigère; un cil frontal.. *Chaetopterus variopedatus*
  — taille supérieure à 2 mm
    couleur générale très claire,
    pigmentation très faible
    région thoracique proéminente
    une grosse soie au quatrième sétigère ..... *Ranzanides sagittaria*
  — ? taille inférieure à 1 mm
    6 taches oculaires noires,
    3 cils frontaux ..... *Phyllochaetopterus socialis* (?)

ÉCOLOGIE DES DIFFÉRENTES LARVES DE *CHAETOPTERIDAE*

I. — DISTRIBUTION SAISONNIÈRE

Au cours de l'année, la période de présence des différentes larves de *Chaetopteridae* étudiés, varie dans de larges mesures d'une espèce à l'autre.

A — *Chaetopterus variopedatus*

— Observations antérieures

a) Région danoise :

La larve de *Chaetopterus variopedatus* a été identifiée par THORSON dans le NW du Kattegat où elle est très commune en juillet. En outre, il en récolte pendant les mois d'août et septembre.

b) Manche :

Pour ALLEN (1915) à Plymouth, la récolte des mêmes larves a lieu de juillet à octobre.

A Roscoff, selon F. Bodo (1965) les larves de *Chaetopterus* sont très peu abondantes et réunies avec d'autres larves peu fréquentes, en un groupe dont l'importance qualitative et quantitative au cours de l'année est très faible.

c) En Méditerranée :

A Naples, Lo Bianco (1899) récolte des animaux matures en mai et septembre, et des larves de janvier à septembre.

A Marseille, L. Casanova (1953) précise que les larves de *Chaetopterus* sont accidentelles.

A Villefranche, E. Sentz (1964) sans donner les noms des genres rencontrés, note que les larves de *Chaetopteridae* sont trouvées rarement en été comme en hiver.

— Observations personnelles

A Banyuls, les larves de *Chaetopterus* sont bien représentées au cours de l'année, et particulièrement durant les mois de mars et avril.

En dehors de cette période, les larves se récoltent irrégulièrement et toujours en faible nombre; elles disparaissent entre les mois de novembre et février. Le tableau ci-dessous groupe mes résultats avec les données de Thorson et Lo Bianco concernant la période d'apparition des larves dans le plancton, pour deux régions très éloignées latitudinalement : Mer du Nord et Méditerranée.

Tableau 1

Présence des larves au cours de l'année, en Mer du Nord et en Méditerranée

Zone des observations.	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Mer du Nord (Thorson)							+	+	+	+		
Méditerranée :			←			animaux matures			→			
Naples (Lo Bianco)	+	+				+	+	+	+			
Banyuls (Bhaud)		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Cette espèce de *Chaetopteridae* dont les adultes ont une grande répartition latitudinale, des régions nordiques (Mer du Nord, Baltique) aux régions subtropicales de l'Atlantique ou de l'Océan Indien, apparaît cosmopolite. Les exigences thermiques pour la reproduction ne semblent pas très importantes et il paraît difficile de mettre en évidence une zone géographique plus favorable qu'une autre au point de vue thermique. Cependant, il est possible de conclure, d'après le tableau ci-dessus, que dans les régions septentrionales la période de récolte des larves pélagiques est plus courte qu'en Méditerranée. De plus dans les premières régions, la collecte de telles larves a lieu en fin d'été et en automne, alors qu'en Méditerranée le maximum de l'émission de larves s'effectue en hiver.

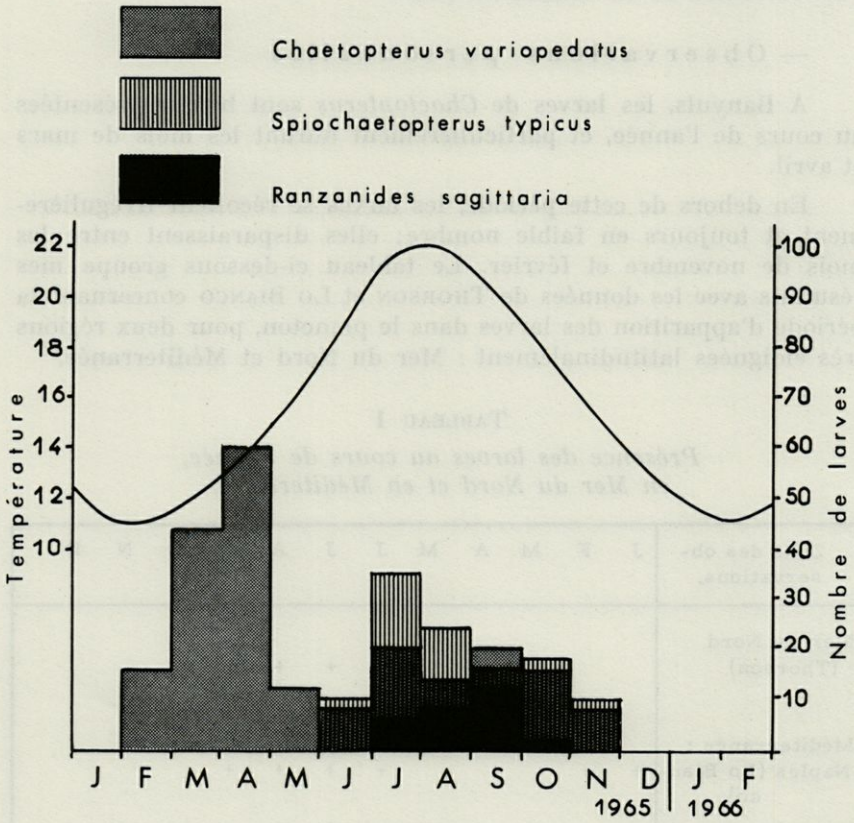

FIG. 9. — Diagramme de répartition saisonnière de *Chaetopterus variopedatus, Ranzanides sagittaria, Spiochaetopterus typicus.*

B — En ce qui concerne les larves des autres genres de la famille, la littérature ne donne que de faibles indications.

Tous les auteurs qui ont étudié les larves de Polychètes, n'ont rencontré que *Chaetopterus variopedatus*. Cependant, il faut signaler deux types de larves rapportées par CLAPARÈDE et MECZNIKOW à *Telepsavus costarum* et *Phyllochaetopterus socialis*, et un autre type signalé par ENDERS (1909) rapporté au genre *Spiochaetopterus*.

A Banyuls, les récoltes régulières ont permis de préciser que les larves de *Spiochaetopterus typicus* se rencontrent de juin à octobre. Les larves de *Ranzanides* ont encore une distribution plus réduite dans le temps, et ne se rencontrent que de juillet à septembre. Le tableau I et le diagramme correspondant résument la répartition quantitative au cours de l'année des trois larves récoltées à Banyuls (Fig. 9, Tableau n° 2).

TABLEAU 2

Nombre de larves calculé pour 4 prises mensuelles à la station du cap Béar à 50 m de profondeur

Mois		Nombre de larves		
		Chaetopterus variopedatus	Spiochaetopterus typicus	Ranzanides sagittaria
	F	16		
	M	44		
	A	60		
	M	12		
	J	8	10	
	J	20	35	6
	A	12	24	8
	S	20	16	12
	O	16	18	
	N	8	10	
1965	D	0		
1966	J	0		
	F	0		

Ces diverses distributions montrent qu'il existe ici deux extrêmes biogéographiques :

— avec les larves de *Ranzanides* rattachées à la province tempérée chaude et récoltées en été,

— et les larves de *Chaetopterus* rattachées à la province tempérée froide, récoltées en Méditerranée pendant la période froide.

II. — Facteurs de la métamorphose

Sur les larves de *Chaetopterus variopedatus* (très résistantes en élevage et bien représentées dans le plancton), il était intéressant de chercher l'influence de quelques facteurs sur la rapidité de la métamorphose.

Influence de la température

Quatre séries de larves de *Chaetopterus* sont mises en élevage à des températures différentes : 6°, 12°, 18° et 22 °C. Une semaine plus tard, quelques différences apparaissent dans l'état de développement, différences très nettes trois semaines plus tard :

1. 6° : Dépérissement des larves, dépigmentation et mort.
2. 12° : Développement le plus avancé : la métamorphose est achevée.
3. 18° : Les larves sont toujours vivantes, actives mais leur état de développement n'a pas varié.
4. 22° : Les larves s'immobilisent, sont peu vigoureuses, se défendent mal contre l'invasion microbienne et meurent.

En élevant aussi des larves de *Spiochaetopterus* à différentes températures, on observe que ces larves (récoltées abondamment en juillet-août) exigent une température plus proche de 18° que de 12° (température à laquelle ces larves subsistent sans se développer).

Ces expériences montrent que le développement larvaire est favorisé par une température optimale et qu'une élévation de température n'entraîne pas nécessairement un raccourcissement de la durée de séjour dans le plancton, c'est-à-dire une accélération du développement.

De plus, il existe un accord étroit entre l'optimum de température et la période de reproduction au cours de l'année.

Le diagramme de répartition des larves de *Chaetopterus variopedatus* montre que cette espèce est abondante en fin d'hiver et au

printemps (donc pendant des périodes de température relativement basse). Cette espèce, malgré son caractère cosmopolite, semble donc se rattacher à la province tempérée froide, et dans notre région sa période de reproduction coïncide avec une température basse de l'eau.

Des larves se récoltent cependant à la fin du printemps et en été, mais il est intéressant de remarquer que les larves élevées à la température de leur milieu naturel, se métamorphosent très rapidement en hiver (4 jours), alors qu'en été la métamorphose demande 3 à 4 fois plus de temps. En été, la température de l'eau se trouve éloignée de la température optimale de développement, ce qui explique un retard de la métamorphose.

Il n'est pas exact qu'une élévation de température raccourcit la durée de séjour dans le plancton. Pour les Chaetoptères qui vivent dans une eau à 14°, une élévation de température augmente au contraire la durée de séjour dans le plancton, éloignant la larve de la température optimale (12°). La durée de vie pélagique, et la période de reproduction dépendent avant tout de la position relative de l'optimum de température de la région considérée. Cette dernière remarque explique, au moins en partie, les différences observées d'une année à l'autre, sur le cycle quantitatif du nombre de larves de *Chaetopterus variopedatus*.

Ainsi, en 1966, les premières larves n'apparaissent qu'en fin mars et sont très peu nombreuses. En avril, il n'existe pas de maximum d'abondance. Ce retard est à mettre vraisemblablement en corrélation avec la température relativement douce du début de l'année 1966.

En réalité, l'explication de la fluctuation du nombre de larves d'une année à l'autre n'est pas simple. Il est très difficile en effet de préciser sur quel stade du développement agit une variation de température : elle peut avoir une influence sur la maturité génitale des adultes, l'émission des produits sexuels ou le développement des jeunes stades.

Enfin, j'ai aussi cherché à savoir quelle était la résistance de larves privées de nourriture. De telles larves *(Chaetopterus variopedatus)* subsistent très longtemps (plus de deux mois) et finissent par mourir. Ainsi, au moins pour ces larves, dans le milieu naturel, des conditions défavorables n'existent jamais. De telles conditions ont, cependant, pour conséquence une prolongation de la vie planctonique et, par ce fait, une augmentation des chances de capture par d'éventuels prédateurs.

III. — Importance de la métamorphose des *Chaetopteridae*

Il n'y a pas au sens strict de grandes transformations anatomiques lors de cette métamorphose. Il n'existe pratiquement pas de phénomène régressif. Les soies provisoires sont absentes; les premières qui apparaissent se retrouvent chez l'adulte. Seules les troches deviennent non fonctionnelles puis disparaissent. Cela entraîne alors un changement très important dans le mode de vie. La transformation d'une larve pélagique en un individu benthique constitue l'aspect le plus spectaculaire de la métamorphose. Tout le développement larvaire conduit à la constitution de l'adulte sans former d'organes propres à la larve. Malgré ce changement de la nature de l'environnement, le mode de nourriture se conserve. Les mêmes mécanismes ciliaires aident à la capture des proies. La larve comme l'adulte est microphage, mais les supports ciliaires sont différents (Barnes, 1965).

Les *Chaetopteridae* montrent donc un mode de développement simple et régulier conduisant progressivement à l'adulte, mode de développement qui s'oppose par exemple à celui très tourmenté et relativement complexe des larves mitraria des *Oweniidae*.

RÉSUMÉ

Dans une première partie l'auteur décrit les larves de quatre espèces de *Chaetopteridae* (Annélides Polychètes) : *Ranzanides sagittaria, Spiochaetopterus typicus, Phyllochaetopterus* sp., *Chaetopterus variopedatus,* et montre le développement détaillé des deux premières espèces, du stade pélagique jusqu'au stade benthique.

Cette étude a été possible en élevant au Laboratoire les larves récoltées au cours des pêches planctoniques. L'étude du développement des larves en laboratoire a mis en évidence plusieurs caractères fondamentaux de la famille des *Chaetopteridae :* 3 catégories de sétigères correspondant chacune à une région du corps, 9 segments sétigères dans la région thoracique, 1 ou 2 troches toujours situées sur le premier segment de la région moyenne. L'étude du développement de *Spiochaetopterus typicus* a permis de corriger la détermination inexacte de larves, effectuée par plusieurs auteurs anciens.

La comparaison des différents genres *Spiochaetopterus, Phyllochaetopterus, Telepsavus* a montré l'individualité de chacun de ces genres.

L'auteur rappelle la nouvelle diagnose, établie par MONRO, du genre *Telepsavus*. Ce genre possède non 2 mais 3 catégories de sétigères et s'intègre ainsi aux autres *Chaetopteridae*.

Enfin, ce travail donne la distribution saisonnière des larves dans le plancton de la région de Banyuls et quelques caractères relatifs à la larve de *Chaetopterus variopedatus*.

SUMMARY

The investigations have been carried out in the area of Banyuls, on the West coast of the french Mediterranean.

In a first part, the author describes the larva of four species of *Chaetopteridae* (Polychaeta Annelida) : *Ranzanides sagittaria, Spiochaetopterus typicus, Phyllochaetopterus* sp., *Chaetopterus variopedatus,* and shows, for the two first species, the detailed rearing from the pelagic larvae to the young benthonic stages.

To carry out this work, the larvae have been reared in small glass dishes until the metamorphosis was obtained.

All the examined larvae have been obtained from plankton. Horizontal nettings have been carried out, the individuals of every species counted, to study the occurrence of these species during different seasons.

This investigation shows several fundamental characteristics about this family :

— 3 kinds of chaetigerous segments, each of them corresponding with a part of the body.

— 9 chaetigerous segments in the fore part.

— 1 or 2 mesotrochs, always carried by the first segment of the median part. The rearing of *Spiochaetopterus typicus* let to emend the non correct determinations achieved by previous authors.

The comparison of the genera *Spiochaetopterus, Phyllochaetopterus, Telepsavus* has shown that each of them is really existing; these three genera are not synonymous.

At last, the author states precisely the seasonal occurrence of the pelagic larvae during the year, and gives some ecological features for *Chaetopterus variopedatus*.

ZUSAMMENFASSUNG

In einem ersten Teil beschreibt der Autor die Larven von vier Arten der Familie *Chaetopteridae* (Annelida-Polychaeta) : *Ranzanides sagittaria, Spiochaetopterus typicus, Phyllochaetopterus* sp., *Chaetopterus variopedatus* und schildert dann im Detail die Entwicklung der beiden ersten Arten vom Larvenstadium (pelagisch) bis zum Jugendstadium (benthisch).

Diese Untersuchung ist dadurch möglich geworden, dass die bei verschiedenen Planktonfängen gefundenen Larven im Laboratorium aufgezogen werden konnten. Die Untersuchung der Larvenentwicklung im Labor hat mehrere typische Merkmale der *Chaetopteriden*-Familie deutlich hervorgehoben :

— 3 Arten von borstentragenden Segmenten, deren jede einem Körperabschnitt entspricht.

— 9 borstentragende Segmente im Thoracalteil.

— 1 oder 2 Wimperkränze, die stets auf den ersten Segmenten des Mittelabschnittes liegen.

Die Untersuchung der Entwicklung von *Spiochaetopterus typicus* hat es ermöglicht, die von mehreren älteren Autoren gegebene ungenaue Bestimmung von Larven richtigzustellen. Dass jede der Gattungen *Spiochaetopterus, Phyllochaetopterus, Telepsavus* eigenständig und unverwechselbar ist, hat ihr Vergleich gezeigt.

Der Verfasser erinnert daran, dass Monro als erster darauf hingewiesen hat, dass die Gattung *Telepsavus* nicht 2, sondern 3 Sorten von borstentragenden Segmenten besitzt. Damit ordnet sich diese Gattung den anderen *Chaetopteriden* ein.

Zum Schluss macht der Autor genaue Angaben über die jahreszeitliche Verteilung der Larven im Plankton der Region von Banyuls-sur-Mer (Pyr.-Or., Frankreich) und nennt einige ökologische Merkmale der Larve von *Chaetopterus variopedatus*.

BIBLIOGRAPHIE

Abeloos, M., 1956. Les métamorphoses. E. Colin, Paris : 1-208.

Allen, E.J., 1915. Polychaeta of Plymouth and the South Devon coast. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **10** : 417-439.

Barnes, R.D., 1965. Tube building and feeding in chaetopterid Polychaetes. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole,* **129** (2) : 217-233.

Bellan, G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume,* 49-33.

BERANECK, E., 1894. Quelques stades larvaires d'un Chaetoptère. *Rev. suisse Zool.*, **II** : 377-402.

BERKELEY, E., 1927. A new genus of *Chaetopteridae* from the NE Pacific with some remarks on allied genera. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 1927 (2): 441-445.

BERKELEY, E. et C. BERKELEY, 1942. North Pacific Polychaeta, chiefly from the west coast of Vancouver Island, Alaska and Bering sea. *Can. J. Res.*, **20** : 183-208.

BERKELEY, E. et C. BERKELEY, 1952. Canadian Pacific Fauna. 9 b (2) Polychaeta Sedentaria, 1-139, Toronto.

BODO, F., C. RAZOULS et A. THIRIOT, 1965. Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, **6** : 219-254.

BOISSEAU, J.P., 1962. Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. I. Annélides. *Bull. Stn biol. Arcachon*, N.S. n° 16 et *P.V. Soc. Linnéenne de Bordeaux*, 99.

CASANOVA, L., 1953. Les annélides du plancton dans le golfe de Marseille. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, **8-3** : 29-36.

CAULLERY, M., 1914. Sur les formes larvaires des annélides de la famille des Sabellariens (Hermelliens). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **39** : 168-176.

CHAMBERLIN, R.V., 1919. The Annelida Polychaeta (Rep. Sci. Res. Exped. U.S. Fish. St " Albatross "). *Mem. Mus. comp. Zool. Harvard*, **48** : 1-514.

CLAPARÈDE, E., 1868-1870. Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. de Genève*, tomes 19-20.

CLAPARÈDE, E. und E. MECZNIKOW, 1868. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. *Zeits. wiss. Zool.*, **19** : 163-205.

ENDERS, H.E., 1909. A study of the life history and habits of *Chaetopterus variopedatus* Ren. et Clap. *J. Morph.*, **20** : 479-531.

FAUVEL, P., 1914. Annélides polychètes non pélagiques provenant des campagnes de l'Hirondelle et de la Princesse-Alice. *Res. sci. des Campagnes du Prince Albert Ier de Monaco*, **46** : 1-432.

FAUVEL, P., 1926. Sur les Chétopteriens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **51** : 307-314.

FAUVEL, P., 1927. Faune de France, vol. 16. Polychètes sédentaires : 1-494.

FEWKES, J.N., 1883. On the development of certain worm larvae. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, **11** : 167-208.

GRAVELY, F.H., 1909. Polychaete larvae of Port Erin. *Proc. Trans. Lpool biol. Soc.*, 19, **23** : 575-653.

GRAVELY, F.H., 1909. Studies on polychaete larvae. *Q. Jl microsc. Sci.*, N.S., **53** : 597-627.

GRAVIER, Ch., 1909. Contribution à l'étude de la régénération de la partie antérieure du corps chez les annélides polychètes. *Annls Sci. nat.*, s. 9, **IX** : 129-155.

LAUBIER, L., 1965. Le coralligène des Albères. Monographie biocénotique. Thèse Paris Fac. Sciences : 1-413.

LAUBIER, L. et J. PARIS, 1962. Faune marine des Pyrénées-Orientales, 4. Annélides Polychètes : 1-82.

LO BIANCO, S., 1893. Gli anellidi tubicoli trovati nel Golfo di Napoli. *Atti. R. Accad. Sci. fisic. e math. Naples*, ser. 2, **5** (11) : 1-97.

LO BIANCO, S., 1899. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn Neapel*, **13** : 448-573.

LUBET, P., 1953. Variations saisonnières du zooplancton de la région du Bassin d'Arcachon. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **78** : 204-216.

MAC'INTOSH, W.C., 1908-1923. The british Annelids Polychaeta. II, III, IV, Ray Society London.

MAC'INTOSH, W.C., 1927. Additions to the marine fauna of St. Andrews since 1874. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 9, **19** : 49-94.

MONRO, C.C.A., 1933. The Polychaeta Sedentaria collected by Dr. C. Crossland at Colon in the Panama region and the Galapagos Islands during the expedition of the S.Y. St George. *Proc. zool. Soc. Lond.*, pt 4 : 1039-1092.

MÜLLER, M., 1885. Ueber die weitere Entwickelung von *Mesotrocha sexoculata. Arch. Anat. Physiol. Leipzig.*

POTTS, F.A., 1914. Polychaeta from the N.E. Pacific : the *Chaetopteridae. Proc. Zool. Soc. Lond. :* 955-994.

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.

SENTZ, E., 1964. Données écologiques sur quelques groupes de larves planctoniques de la rade de Villefranche-sur-Mer. *Vie Milieu*, **15** (3) : 503-545.

THIRIOT, A., 1965. Variations annuelles de la température de l'eau côtière superficielle de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu* (sous presse).

THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish Marine bottom invertebrates. *Meddr. Kommn Danm Fisk. -og Havunders. S. Plankton.* Bd IV (1) : 1-523.

THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of Marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, **25** : 1-45.

WILSON, D.P., 1956. Some problems in larval ecology related to the localized distribution of bottom animals. Perspectives in marine biology. *Symp. Scrips. Inst. Ocean. Univ. Calif. :* 87-103.

WILSON, E.B., 1882. The early developmental stages of some polychaetous annelids. *Studies Biol. Lab. Johns Hopkins Univ. Baltimore*, **2** : 271-299.

YONGE, C.M., 1928. Feeding mechanisms in the Invertebrates. *Biol. Rev.*. **3** : 21-76.

Manuscrit reçu le 25 juillet 1966.