

ÉTUDE AU MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE A BALAYAGE DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE *POLYDORA CILIATA* (JOHNSTON)

par

A. Delcour et J.C. Meurice

Laboratoire de Biologie Marine,
Université de Liège (Belgique)

Résumé

L'étude morphologique du développement larvaire de *Polydora ciliata* (Johnston) a été réalisée au moyen du microscope électronique à balayage. La métamorphose a été observée sur les individus de 12 à 15 métamères, avec une attention particulière à l'individualisation des parapodes. L'ultrastructure des cils et des soies a été examinée au cours du développement ; la morphologie des soies des larves de plus de 15 segments a été comparée à celle des soies des adultes.

Introduction

Dès le siècle dernier, le développement larvaire de *Polydora ciliata* a fait l'objet d'une littérature abondante : Hannerz (1956) rappelle qu'Orsted (1843) a décrit la larve pélagique de *Polydora ciliata* sous le nom de *Leucodorum ciliatum* Johnston et que Metschnikoff (1865) en a étudié les capsules ovulaires. Il faut également mentionner les travaux de Mesnil (1896) sur les Spionidae des côtes de la Manche, de Leschke (1903) et de Söderström (1920). Ce dernier auteur s'est particulièrement intéressé à la fixation des larves sur le substrat, suggérant que le forage du terrier dans la coquille des Mollusques résulte d'une double action chimique et mécanique.

Le travail le plus complet sur le développement de *Polydora ciliata* a été réalisé par Wilson (1928), le premier à prélever des œufs et à élever les jeunes larves. Dans son mémoire, Hannerz (1956) a fait la synthèse de ses informations et de celles des auteurs précédents sur la famille des Spionidae et établi une clé dichotomique des genres et des espèces de cette famille.

La biologie de la reproduction de *Polydora ciliata* a été particulièrement bien étudiée par Dorsett (1961). A maturité, les gamètes sont expulsés par les néphridies. Les œufs sont déposés par groupes de 15 à 20 dans des capsules transparentes qui s'accolent et sont fixées à la paroi interne du tube. La fertilisation des œufs prend place par la pénétration des spermatozoïdes dans la capsule pendant ou après sa formation. Les larves se développent dans ces capsules jus-

qu'au stade de métatrochophore à 3 segments. Ensuite, elles sont libérées dans le plancton qu'elles quitteront normalement au stade de 17 segments.

Ces vers Spionidae sont également connus pour leur importance dans les processus de sédimentation des boues, dans la colonisation des substrats rocheux et la compétition interspécifique au sein des communautés benthiques. Ces animaux ont, de plus, sur les coquilles de Mollusques, une action perforante qui peut être désastreuse. L'impact de la présence de ces vers sur les élevages commerciaux de Moules et d'Huîtres a conduit les biologistes actuels à s'intéresser de plus en plus, non seulement aux processus de forage mais aussi à la morphologie à l'écologie et au développement de ces Annélides. Il s'avérait donc intéressant de revoir le développement larvaire de *Polydora ciliata* de façon continue à l'aide de techniques nouvelles. Le microscope électronique à balayage est un outil adéquat pour une étude morphologique détaillée des stades larvaires planctoniques de *Polydora ciliata*. La première partie de ce travail concerne l'aspect général de la morphologie externe. La seconde est consacrée à l'ultrastructure des cils et des soies des différents stades larvaires.

Matériel et méthodes

Les larves de *Polydora ciliata* proviennent d'échantillons formolés de plancton prélevés en Mer du Nord en 1972 et 1974 et du plancton frais récolté au Bassin de Chasse d'Ostende les 5 et 19 mai 1980. Ces deux derniers prélèvements ont fourni des animaux de toutes les classes d'âge.

Les larves fixées au formol ont été déshydratées, après deux lavages de 24 heures à l'eau distillée et bidistillée, par la série des alcools jusqu'à l'acétate d'amyle, avant d'être soumises à une déshydratation plus poussée par la méthode du « point critique ». Les spécimens, montés sur porte-objets, ont été ombrés au carbone et à l'or-palladium dans un appareil Balzers Bae 301.

Les animaux ont été observés à l'aide d'un microscope électronique à balayage Cambridge Mark 2A Stereoscan, sous une tension de 10 KV. L'étude ultrastructurale des cils et des soies a été réalisée au moyen d'un microscope Siemens Autoscan, sous une tension de 20 KV, après ombrage dans un appareil de type « sputtering ».

OBSERVATIONS PERSONNELLES

A. Développement larvaire

1) Stade à 3 segments

La larve (250 am) est entièrement transparente, car l'intestin n'est plus granuleux et s'est creusé d'une lumière. Elle possède deux paires d'yeux, dont les latéraux se fondent dans les taches de pigment noir qui les entourent.

Le prostomium a la forme d'un mufle. Sa région apicale porte quatre touffes de cils, à rôle sans doute sensoriel. Il est séparé du métasome par une prototroque puissante, mais incomplète dorsalement. La bouche s'ouvre ventralement à l'extrémité postérieure du vestibule, gouttière fortement ciliée qui se referme par le rapprochement sur la ligne médiane de deux joues latérales et mobiles. Ces joues se présentent sous la forme de deux protubérances renflées et arrondies, en continuité avec les bords de la gouttière, et où viennent s'arrêter les deux demi-couronnes ciliées constituant la prototroque (Planche I, Fig. 2). Elles portent en outre deux taches de chromatophores. Lorsqu'elles sont rapprochées, ces deux joues ne laissent qu'une ouverture circulaire antérieure par où l'eau peut entrer dans le vestibule. En effet, toute cette région ventrale fortement ciliée est le siège de courants d'eau importants intervenant dans le processus de nutrition.

Le corps comprend trois segments sétigères. Les parapodes ne sont pas encore formés. Les soies, dont celles de la première paire sont extrêmement longues, émergent en faisceau d'un bourrelet arrondi latéro-dorsal. La face dorsale présente au niveau du troisième segment une nototroque, qui est progressivement doublée d'une rangée transversale de chromatophores. La télotroque, incomplète sur la face dorsale, sépare le pygidium du métasome.

2) Stades de 4 à 11 segments (300µm à 800µm)

La larve s'allonge par adjonction de nouveaux segments. Chacun d'eux acquiert successivement une nototroque, une bande transversale de pigment noir et, enfin, des soies. Ces dernières, très allongées, émergent de lobes sétigères proéminents. Leur ultrastructure sera examinée plus loin.

On assigne généralement deux fonctions à ces longues soies : elles sont organes de suspension et organes de protection. Lorsque l'animal nage grâce aux mouvements ciliaires des troques, le corps est étendu vers l'avant et les soies rabattues le long du corps. Wilson (1928) mentionne, en outre, l'existence de cils particuliers, les « grasping cilia », situés aux extrémités de chaque nototroque, cils qui s'enrouleraient autour des soies des segments antérieurs rabattues et les maintiendraient le long du corps. La rigidité du corps serait dès lors accrue grâce aux soies de tous les segments maintenues serrées le long du corps en un faisceau dense par les « grasping cilia ». Cette plus grande rigidité du corps augmenterait l'efficacité du battement ciliaire des troques et faciliterait la nage. L'examen des troques au microscope électronique à balayage a révélé qu'elles sont constituées de touffes jointives de cils généralement capités. A partir du sixième segment, chaque nototroque est effectivement bordée latéralement et un peu en avant par une touffe de cils courts. Ces derniers ne présentent cependant aucune morphologie particulière leur permettant d'immobiliser les soies rabattues le long du corps.

Quelques touffes de cils capités apparaissent également sur la face ventrale des segments n° 3, 5, 7 et 10.

La région céphalique conserve l'aspect acquis dès le stade de métatrochophore à trois segments.

3) Stades de 12 à 15 segments (Planche I, Fig. 3)

Les individus possédant douze à quinze métamères se trouvent dans une phase de métamorphose qui se manifeste essentiellement par :

- la disparition progressive des longues soies larvaires qui, dans l'ensemble, paraît débiter à l'arrière mais sans suivre un schéma de base fixe : on trouve des aspects très variables chez différents individus au même stade de développement ;
l'individualisation des parapodes, ventralement par rapport à l'insertion des soies larvaires originelles ;
- la croissance simultanée des faisceaux dorsal et ventral des soies, dont certaines sont caractéristiques de l'adulte ;
- la spécialisation du cinquième segment ;
- la croissance des premières branchies sur les segments n° 7, 8 et 9 ;
- la régression des gastrotroques des segments n° 3 et n° 5 ;
- le remplacement des cils capités par de longs cils simples au niveau des troques ;
- la croissance des tentacules, sur les bords latéraux du prostomium, en arrière de la prototroque.

Cette métamorphose se déroule selon un schéma général amenant tous les individus à la même organisation, celle du dernier stade larvaire pélagique (17 segments), mais elle est sujette à des variations individuelles dans l'ordre d'apparition des nouvelles structures.

Les parapodes montrent le même plan d'organisation fondamental au niveau de tous les segments (Planche II, Fig. 4). De la face dorsale vers la face ventrale se rencontrent successivement :

- un faisceau important de soies ;
- un lobe conique, émergeant ventralement et postérieurement à l'insertion des soies dorsales ;
- un groupe de quelques soies ventrales ;
- un lobe ventral arrondi.

Des différences ont été observées au niveau des soies des segments successifs ; elles seront décrites plus loin.

Le cinquième segment passe par un stade d'organisation identique à celle des segments antérieurs : longues soies larvaires, lobe conique dorsal, une ou deux soies ventrales courtes, bourrelet ventral.

PLANCHE I

FIG. 1

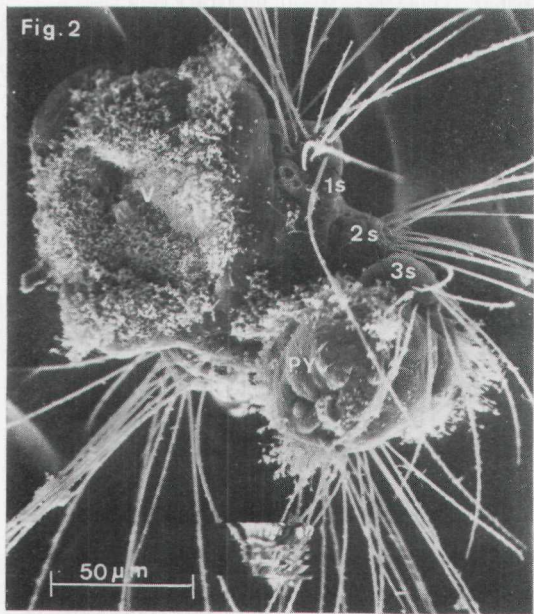
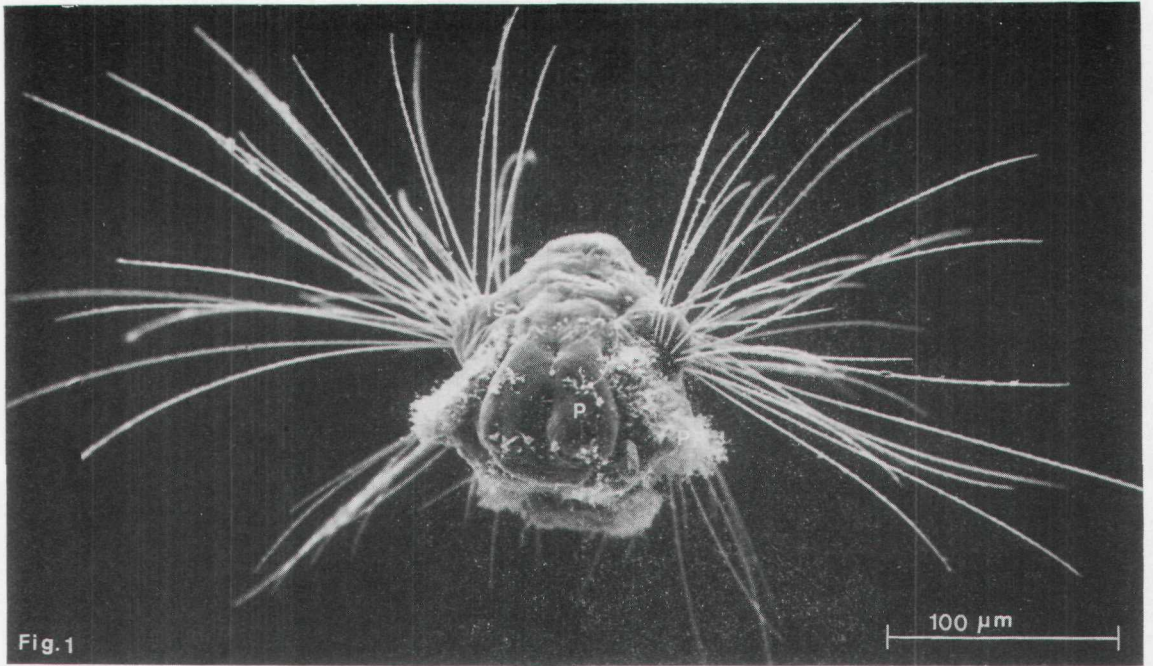
Vue apicale d'une larve à 3 segments sétigères. P, prostomium; PR, prototroque; 1S, premier segment.

FIG. 2

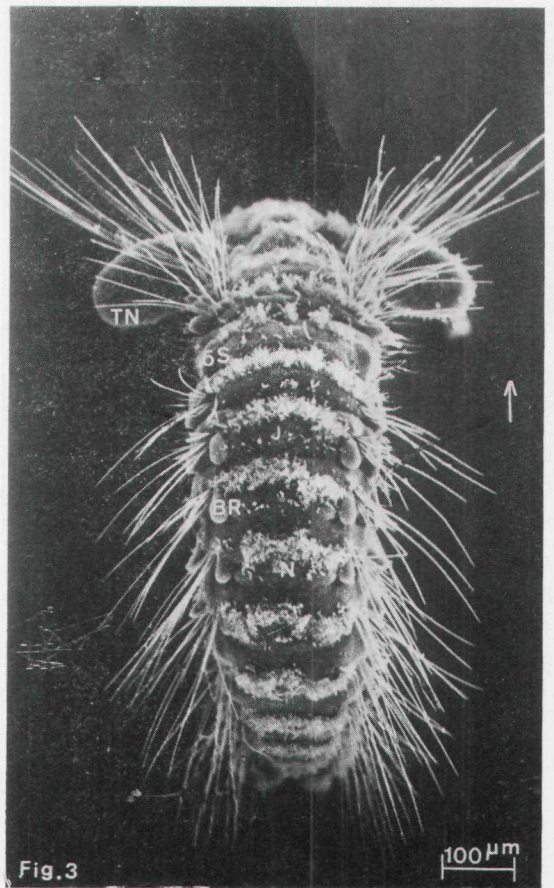
Vue ventrale d'une larve à 3 segments, pr, prototroque; py, pygidium; v. vestibule; 1s, 2s, 3s, 1^{er}, 2^e, 3^e segments.

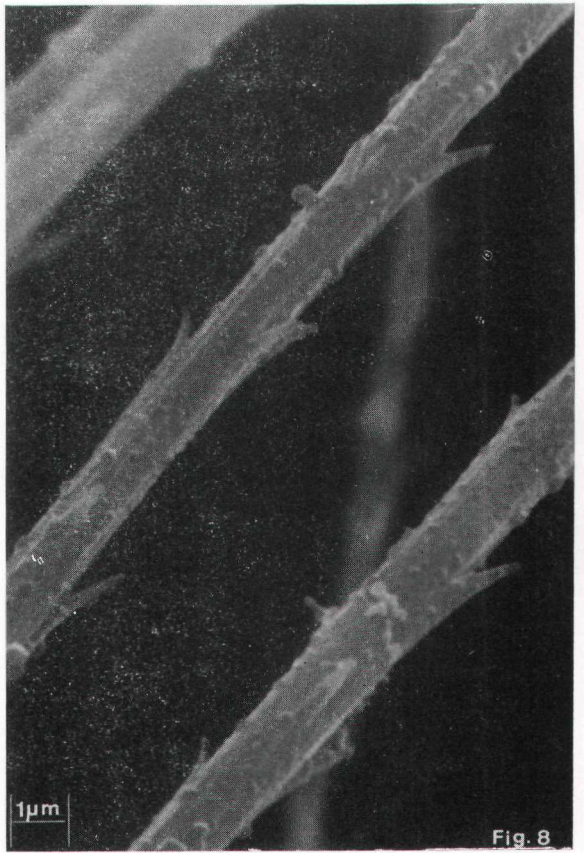
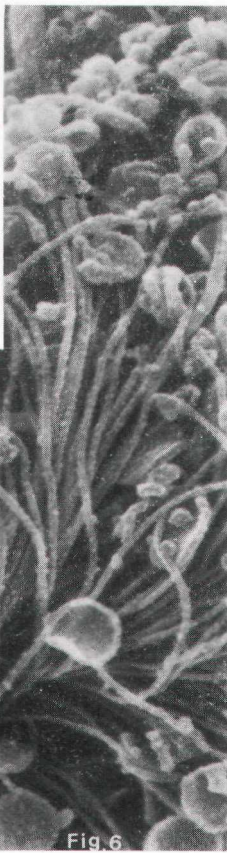
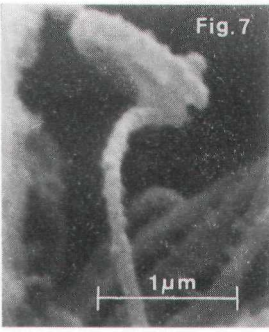
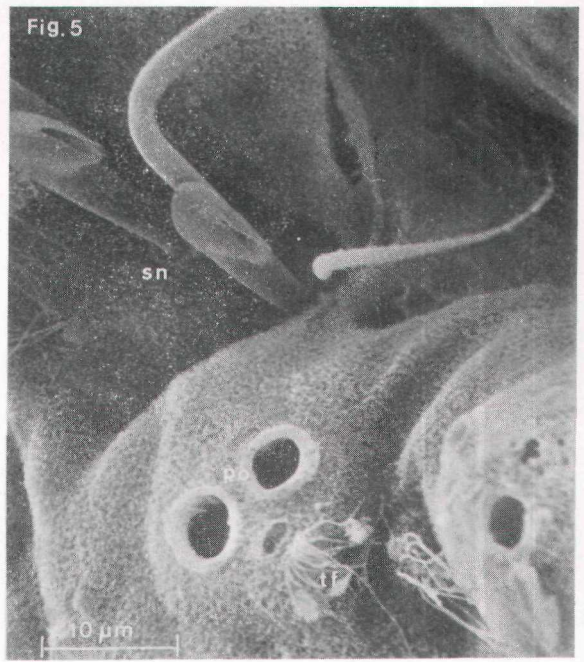
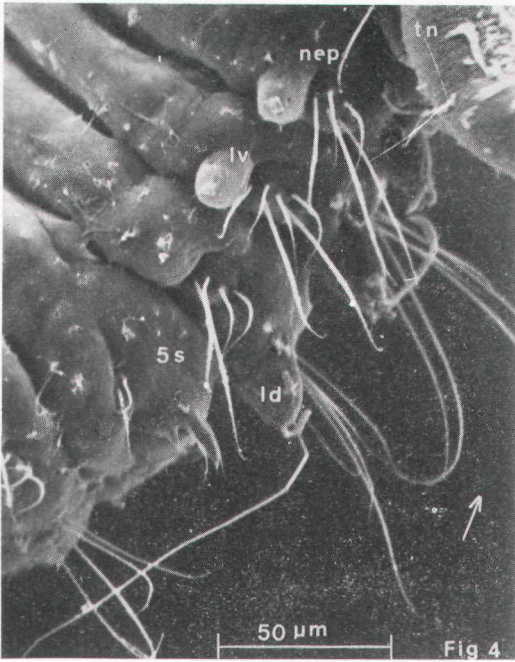
FIG. 3

Vue dorsale d'une larve à 15 segments, br, branchie; n, nototroque; tn, tentacule; 5s, cinquième segment; → vers l'avant.



A. DELCOUR et J.C. MEURICE





A. DELCOUR et J.C. MEURICE

Le faisceau dorsal de soies larvaires disparaît ensuite complètement. Puis, se différencient des soies dorsales modifiées en griffes puissantes, caractéristiques du genre *Polydora*. Elles sont insérées sur un lobe qui, au cours de la croissance, émerge progressivement d'une profonde dépression creusée dans le flanc du segment. Ventralement, deux soies courtes en forme de lancette émergent d'une dépression cachée derrière le lobe ventral arrondi.

Tous les segments à partir du troisième portent une nototroque puissante doublée de taches de pigment noir. Celle du cinquième segment montre une tendance à la régression. Des gastrotroques sont présentes sur les métamères n° 7, 10, 13.

4) Derniers stades larvaires (1mm)

La larve poursuit normalement sa croissance dans le plancton jusqu'au stade de 17 segments. Elle peut alors se fixer ou non sur le fond et se métamorphoser en adulte, selon que le substrat convenable pour le jeune stade benthique est présent ou non (Thorson, 1946). Si elle ne le trouve pas, la larve est capable de postposer sa fixation de plusieurs semaines (Hannerz, 1956). C'est pourquoi certains individus prélevés en Mer du Nord en 1972 comptaient une vingtaine de segments.

a. Région céphalique

Le prostomium s'est allongé vers l'avant et présente un aspect bilobé. La région apicale porte des touffes éparses de cils, à rôle sensoriel. Le prostomium se prolonge au-dessus du premier segment par une crête médiodorsale qui s'arrête au bord antérieur du deuxième. De part et d'autre de cette crête, émergent deux longs tentacules annelés latéraux ; ils portent des rangées longitudinales de pores et de papilles et une gouttière médiodorsale fortement ciliée.

La prototroque conserve la disposition décrite aux stades précédents, mais elle est constituée, comme la ciliature ventrale péribuccale, de longs cils vibratiles simples.

b. Métasome

— *Parapodes* : les deux rames des parapodes sont bien individualisées.

PLANCHE II

FIG. 4

Vue ventro-latérale de la région antérieure d'une larve à 15 segments, gt, gastrotoque; ld, lobe conique dorsal; lv, lobe ventral; nep, neuropode; tn, tentacule; 5s, cinquième segment; → vers l'avant.

FIG. 5

Neuropode du 18^e sétigère d'une larve à 20 segments, po, pores; sn, soies neuropodiales, tf, touffes de cils.

FIG. 6

Cils capités d'une troque d'une larve à 8 segments.

FIG. 7

Détail d'un cil capité.

FIG. 8

Soies dorsales de type larvaire d'une larve à 8 segments.

Du notopode de tous les segments, à l'exception du cinquième, émerge un faisceau de longues soies larvaires (300 μm), auxquelles se mêlent quelques soies plus courtes et plus larges. Chez certains individus, les longues soies larvaires font totalement défaut aux segments postérieurs.

Le neuropode des quatre premiers métamères est constitué d'un bulbe sétigère portant deux rangées de soies courtes et d'un lobe ventral arrondi. Celui du sixième segment comporte uniquement un bulbe sétigère en forme de palette d'où émergent deux rangées de soies courtes. A partir du septième segment, le neuropode présente un bourrelet allongé latéralement en avant duquel est insérée une rangée de soies en crochet caractéristiques des adultes. Intercalées entre ces soies, apparaissent progressivement des soies plus longues à base large et extrémité effilée. Le nombre de soies en crochet diminue de l'avant vers l'arrière. L'ultrastructure de ces différents types de soies sera examinée plus loin.

Les parapodes des segments postérieurs au septième présentent un grand nombre de pores dont la plupart semblent disposés de façon anarchique. Cependant, on retrouve de manière régulière une paire de grands pores (4 μm) située sur deux lobes saillants entre les rames parapodiales. A ces pores sont parfois associés un pore plus petit (2 μm) et une touffe de cils (Planche II, Fig. 5). Une étude au microscope électronique à transmission permettrait de mettre en évidence une relation éventuelle entre ces pores et des cellules glandulaires sous-jacentes.

Des expansions tégumentaires coniques, sans structure particulière, fréquemment appliquées sur la face dorsale du corps et disposées segmentairement en avant du lobe dorsal arrondi, sont visibles sur tous les segments postérieurs au septième ; elles occupent l'emplacement des branchies de l'adulte.

— *Le cinquième segment* est complètement différencié à ce stade. Il se distingue très nettement des autres par sa section élargie, la régression de la nototroque, la présence de deux fortes rames latérales dirigées vers le haut et vers l'arrière, et terminées par une rangée de cinq griffes qui apparaissent successivement. La griffe antérieure est plus grande et plus forte que les autres. Son bord externe présente une large cannelure qui s'arrête au milieu de la longueur. Les autres griffes, petites et plus trappues, portent une dent latéropostérieure. Toutes sont terminées par une pointe acérée. La forme générale de la rame évoque une patte antérieure de taupe, ce qui a suggéré à de nombreux auteurs l'intervention de ces soies modifiées dans le forage du terrier lors de la fixation du jeune adulte. De plus, ces griffes semblent s'user très rapidement. Comme le signalent aussi Mesnil (1896) et Michaelis (1978), les griffes des adultes montrent une érosion marquée qui se traduit par une réduction de taille et un aspect fortement émoussé de l'extrémité, particulièrement celle de la griffe la plus antérieure.

Cependant, il semblerait que ces soies transformées n'interviennent qu'au moment de la formation du tube muqueux, en lui faisant garder un diamètre constant sur toute sa longueur (Daro et Polk, 1973; Zottoli et Carriker, 1974). On peut aussi avancer l'hypo-

thèse que ce parapode assure, grâce aux soies modifiées qu'il porte, la fixation de l'animal au tube, par exemple lorsque la partie antérieure du corps émerge au cours des activités de nutrition ou de construction.

A la base de la rame supportant les griffes et ventralement, se situe un groupe de trois ou quatre soies à base élargie et extrémité effilée ; une ou deux autres soies très fines sont aussi insérées dorsalement et antérieurement par rapport à la rangée de griffes.

Au stade adulte, chaque griffe est accompagnée d'une soie dite « en lancette ». Nous n'avons pas observé de telles soies chez la plupart de nos larves. Quelques individus présentaient cependant, intercalée entre deux griffes, une petite soie en croissance.

Il reste assez difficile de préciser les homologies entre ce parapode modifié du cinquième segment et le parapode type. Söderström (1920) et Rasmussen (1973), cités par Michaelis (1978), suggèrent une homologie entre :

- les fines soies dorsales et le faisceau notopodial antérieur ;
- les griffes et le faisceau notopodial postérieur ;
- les soies intercalaires en forme de lancette, accompagnées des soies ventrales, et le faisceau neuropodial.

Michaelis établit une autre classification : faisceau dorsal antérieur, faisceau dorsal postérieur (griffes et soies en lancette), faisceau ventral.

Il semble bien que les fines soies dorsales et ventrales correspondent aux faisceaux notopodial et neuropodial. La position très dorsale des griffes suggère de les associer au notopode. L'étude plus détaillée de la structure des soies intercalaires en lancette au moyen du microscope électronique à balayage permettra de préciser leur origine, par comparaison avec les soies des autres segments.

— *Les troques* : des nototroques sont présentes sur tous les segments à partir du troisième, sauf sur le cinquième sétigère. Les gastrotroques s'observent sur les segments n° 7, 10, 13, 15, 17, ... Toutes les troques sont constituées de longs cils grêles enchevêtrés.

c. Pygidium

Il se différencie en une ventouse anale à échancrure dorsale, entièrement bordée par la télotroque. La zone périphérique est occupée par un grand nombre de papilles et de pores. Au centre, l'anus est encadré de dix plaques triangulaires disposées de façon radiaire.

B. ULTRASTRUCTURE DES CILS ET DES SOIES

1) Stades larvaires de 3 à 15 segments

a. *Cils* : les cils des troques ont une taille de l'ordre de 15 μ m. Ils sont constitués d'une hampe grêle terminée par un disque de forme variable, ovale, cordiforme, ou arrondie (Planche II, Fig. 6 et 7). Certains cils ont une extrémité à peine renflée, d'autres paraissent simplement recourbés sur eux-mêmes. Les cils capités sont cependant

res plus nombreux. Toutefois, il est possible que deux populations de cils morphologiquement différents coexistent (Planche II, Fig. 6).

b. *Soies* : les soies sont du même type sur tous les segments. Il s'agit de longues soies, d'une taille de l'ordre de 300 μm et d'un diamètre sensiblement constant sur toute la longueur. Sur les deux tiers distaux, la soie présente de courtes épines disposées en spirale. Sous un angle convenable, on voit les épines faire saillie par rapport à la hampe de la soie, ce qui confère à cette dernière un aspect denticulé (Planche II, Fig. 8).

2) Stades larvaires de 15 à 17 segments

a. *Cils* : les cils des troques ne présentent plus la même structure qu'aux stades précédents : ce sont de longs filaments grêles, sans extrémité capitée et dont la longueur est difficile à estimer en raison de leur enchevêtrement.

b. *Soies* : elles présentent une configuration variable selon les segments considérés.

Segments 1 à 4

— Notopode : il est composé d'un faisceau de grandes soies du type décrit aux stades précédents d'où émergent d'autres soies, de taille variable selon leur état de développement, mais toutes nettement plus courtes. Les plus grandes ont une longueur de l'ordre de 150 μm . Elles se distinguent aussi des longues soies des stades de 3 à 15 segments par leur portion médiane légèrement élargie et leur extrémité effilée. Elles portent, sur une seule face à partir du quart de leur longueur, des séries d'épines qui ne semblent pas disposées de façon régulière. Ces épines paraissent très fragiles et il est fréquent d'observer, sur la hampe de la soie, des traces qui pourraient répondre à des cicatrices. Il est dès lors possible que cet aspect épineux soit, en fait, le résultat de la détérioration d'un revêtement de type écailleux, tel qu'on l'observe de façon imprécise sur des soies dorsales plus courtes ou très nettement sur les soies adultes correspondantes. Il reste cependant difficile d'assurer une identité parfaite entre ces soies larvaires et celles de l'adulte. Le premier segment sétigère ne porte pas de soies dorsales.

— Neuropode : les soies neuropodiales ont aussi une taille variable selon l'état de développement. Les plus grandes ont une longueur de 40 μm . Elles semblent beaucoup plus souples que les soies dor-

PLANCHE III

FIG. 9

Soies neuropodiales du troisième segment d'une larve à 17 segments.

Fro. 10

Soies dorsales du septième segment d'une larve à 17 segments.

FIG. 11

Soies encapuchonnées d'un adulte.

FIG. 12

Soie encapuchonnée.

FIG. 13

Vue ventrale d'une soie encapuchonnée d'un adulte.

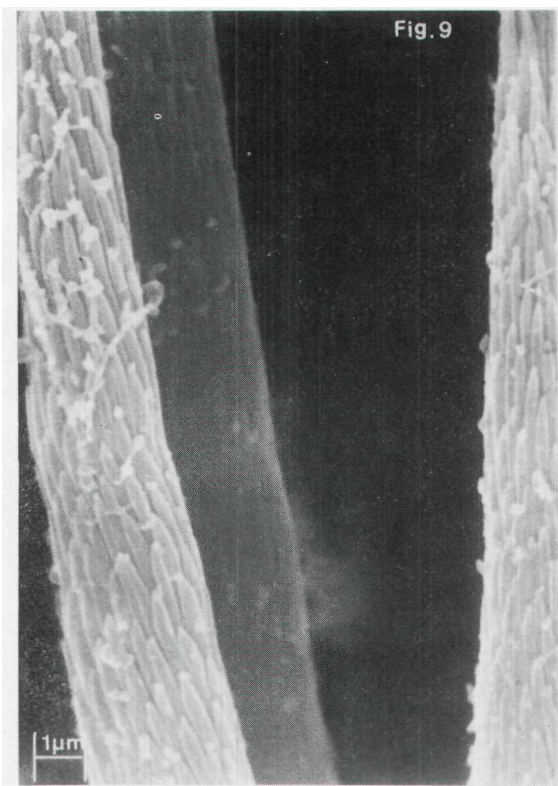


Fig. 9

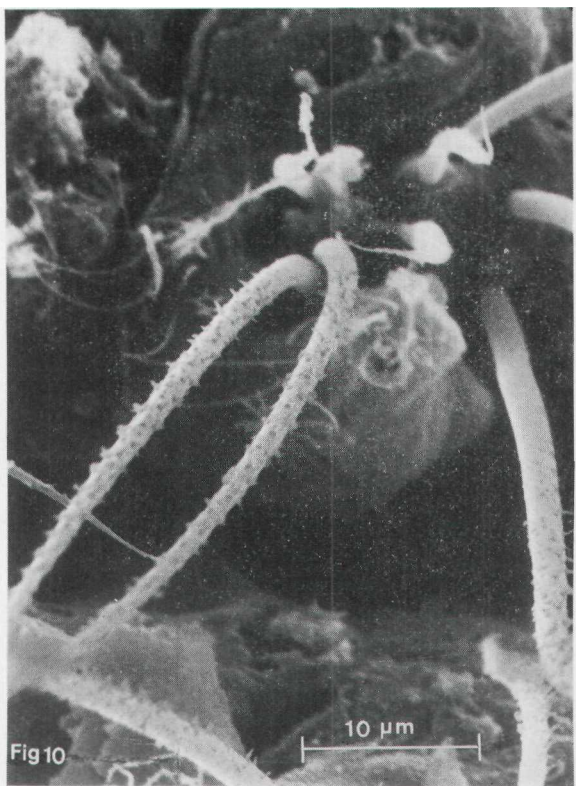


Fig 10

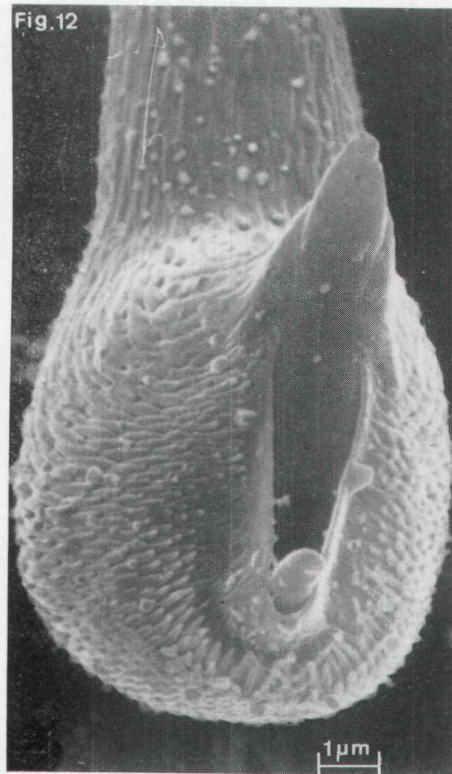


Fig.12

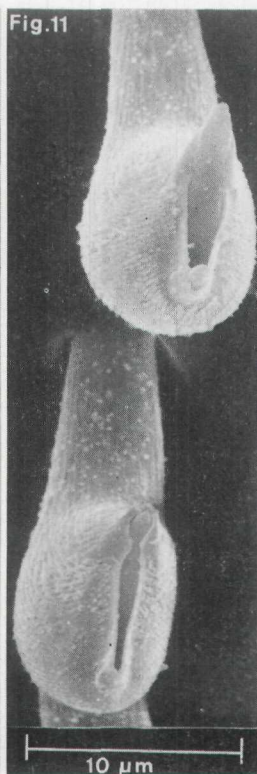


Fig.11

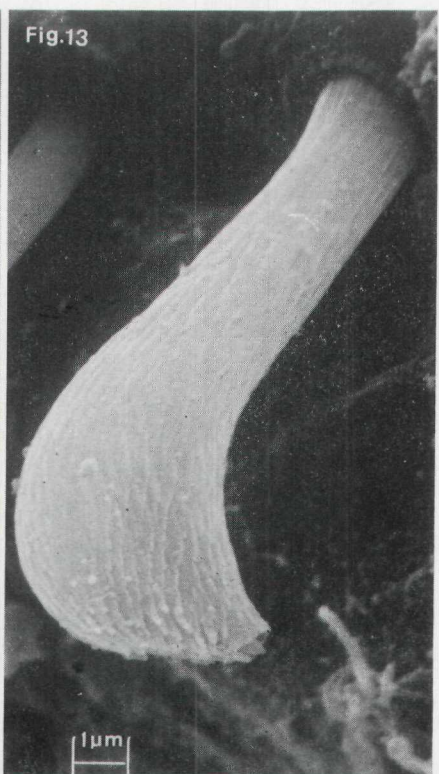


Fig.13

A. DELCOUR et J.C. MEURICE

sales, car elles sont fréquemment recourbées vers l'arrière. Leur hampe est lisse sur une petite portion proche de l'insertion, puis devient rugueuse sur le reste de la longueur. L'ornementation consiste en un revêtement de petites lames pointues imbriquées comme des écailles, sur la face antérieure de la soie (Planche III, Fig. 9). Ce type de soie se retrouve chez les adultes, au niveau des notopodes et neuropodes des segments 1 à 4, et du faisceau ventral du cinquième segment.

Cinquième segment

Les soies modifiées en griffes ne présentent pas d'autre détail qu'une forte cannelure sur la face externe de la première. Les soies « en lancette » intercalaires n'ont pu être examinées chez nos larves, en raison de leur état de développement peu avancé.

Les soies ventrales semblent du même type que les soies neuropodiales des segments précédents.

Sixième segment

— Notopode : il porte un faisceau de longues soies de type larvaire (cfr. *supra*). Ventralement, et un peu en arrière, sont insérées deux rangées de soies plus courtes. La rangée antérieure comprend des soies très petites qui percent juste la cuticule. La rangée postérieure est constituée de soies plus longues (100 μm). A leur base, la hampe est lisse sur une faible longueur. Ensuite, elle devient rugueuse et hérissée de rangées de fortes épines dressées vers l'extérieur et insérées sur tout le pourtour de la soie (Planche III, Fig. 10).

— Neuropode : il a la forme d'un bourrelet portant deux rangées de soies du même type que les soies neuropodiales antérieures (rangées d'écailles imbriquées sur une seule face).

Segments 7 à 15

— Notopode : il présente la même organisation et les mêmes types de soies que ceux décrits pour le sixième segment : soies larvaires à petites épines et soies plus courtes à fortes épines saillantes.

— Neuropode : il porte une rangée de soies de deux types alternés.

a) Petites soies trapues, d'une taille maximale de l'ordre de 18 μm et dont l'extrémité, de diamètre fortement élargi, est recourbée en crochet. Ce type de soie est appelé, dans la littérature, « soie encapuchonnée bidentée ». En effet, le corps de la soie semble « emballé » dans un revêtement cuticulaire qui épouse la hampe dans sa partie rectiligne mais s'en détache au niveau du coude formant le crochet. A ce niveau, le revêtement s'interrompt des deux côtés du crochet, ce qui forme une sorte de fente apicale, prolongée par un pore situé à la pointe du crochet (Planche III, Fig. 11, 12 et 13). Une petite dent émerge de cette ouverture. Le revêtement semble constitué de plaquettes imbriquées et alignées en files longitudinales convergeant vers la fente apicale. Ces soies sont identiques aux soies adultes situées au niveau des mêmes segments. Au stade adulte, on voit nettement une dent pointer hors de l'ouverture ménagée à l'extrémité du crochet, ainsi qu'une petite dent pousser à la base de la fente apicale, d'où l'aspect bidenté signalé par les Auteurs.

b) Soies de plus grande taille (50 μm), à diamètre sensiblement constant sur la plus grande longueur mais dont l'extrémité est effilée. Ces soies rappellent les soies ventrales des segments précédents : leur face antérieure porte des écailles dont l'extrémité libre fait parfois saillie, ce qui donne à la soie un aspect extrêmement frangé. Ces soies disparaissent complètement chez les adultes.

Tableau récapitulatif des types de soies chez les larves et adultes de

Types de soies	Larves de 15 à 17 segments	Adultes
Soies à épines disposées en spirale (Planche II, Fig. 8)	Tous les segments	
Soies à rangées d'épines sur une seule face	Notopode des segments n° 1 à n° 4 (?)	
Soies écailleuses à lames imbriquées (Planche III, Fig. 9)	Neuropode des segments n° 1 à 4, et n° 6 et suivants	Xotopode et neuropode des segments n° 1 à n° 4
Griffes	Soies ventrales du cinquième segment Soies transformées caractéristiques du cinquième segment	Soies ventrales du cinquième segment Soies transformées, caractéristiques du cinquième segment
Soies à grosses épines saillantes (Planche III, Fig. 10)	Xotopode des segments n° 6 et suivants	
Soies « encapuchonnées » (Planche III, Fig. 11, 12, 13)	Neuropode des segments n° 7 et suivants	Xeuropode des segments n° 7 et suivants

CONCLUSION

Les larves de *Polydora ciliata* sont libérées dans le plancton au stade de trois segments. A ce moment, le vestibule est déjà fonctionnel. Les forts grossissements du microscope électronique à balayage ont révélé que cette structure antéro-ventrale et les troques sont constituées de cils capités. Les parapodes ne sont pas encore formés. De longues soies larvaires, finement dentées, émergent d'un bourrelet arrondi latéro-dorsal.

Les animaux grandissent par adjonction de segments nouveaux, acquérant successivement une nototroque, puis une bande dorsale de chromatophores et, enfin, des soies.

La métamorphose survient entre les stades de 12 à 15 segments. Elle se caractérise par la croissance des tentacules, la spécialisation du cinquième segment et l'individualisation des parapodes. Les nouvelles soies sont portées par un lobe dorsal et par un lobe ventral qui émergent progressivement d'une dépression creusée dans le flanc du segment. Au niveau du cinquième segment, se différencient des soies dorsales modifiées en griffes puissantes et des soies courtes en forme de lancette, disposées en deux faisceaux dorsal et ventral

Les derniers stades larvaires ont une morphologie comparable à celle de l'adulte. Au niveau de la région antérieure, des segments et de la ventouse anale, le microscope à balayage a révélé la présence de pores et de touffes ciliaires, probablement responsables d'une sécrétion muqueuse, mais dont le rôle devrait être confirmé par une étude au microscope électronique à transmission.

L'ultrastructure des soies des larves de plus de 15 segments a été examinée en détail et comparée à celle des soies adultes. Quelques types de soies caractéristiques des adultes sont déjà présents à ce stade : les soies à lames imbriquées, les griffes du cinquième segment et les soies « encapuchonnées ». Les cils capités sont remplacés à tous les niveaux par de longs cils grêles.

Les auteurs remercient Mme Ch. De Ridder-Breur, premier technicien, pour son assistance dans la préparation des planches.

Summary

The larval development of the Polychaete *Polydora ciliata* (Johnston) has been studied in detail by means of a scanning electron microscope. The metamorphosis has been observed on larvae with 12 to 15 segments; a particular attention was paid to the parapodial growth.

The modifications of the ultrastructure of both the cilia and the bristles during the development are described. The morphology of the bristles of larvae with more than 15 segments has been compared with that of the adult ones.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DARO, M.H., and POLK, PH., 1973. — The Autecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast. *Netherlands J. Sea Research*, 6 (1-2), pp. 130-140.
- DORSETT, D.A., 1961 a. — The reproduction and maintenance of *Polydora ciliata* (Johnston 1838), at Whitstable. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 41 (2), pp. 383-396.
- DORSETT, n.A., 1961 b. — The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.) Tube-building and burrowing. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 41, pp. 577-590.
- FAUVEL, s., 1927. — Polychètes sédentaires. Addenda aux Errantes, Archiannélides, Mysostomaires. Faune de France, 16, pp. 1-494. (P. Lechevalier, éd. Paris).
- HANNERZ, L., 1956. — Larval development of the Polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil and Poecilochaetidae n. Fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zoologiska Bidrag (Uppsala)*, 31, pp. 1-204.
- KESSEL, H.G., and SHIH, C.Y., 1974. — Scanning electron Microscopy in Biology (Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York).
- LESCHKE, M., 1903. — Beiträge zur Kenntnis der pelagischen Polychaeten-larven der Kieler Förhrde. *Wiss. Meeresunters., X.F., Abt. Kiel*, 7, pp. 113-134.
- MESNIL, F., 1896. — Etudes de morphologie externe chez les Annélides. Les Spionidiens des côtes de la Manche. *Bull. scient. France Belgique*, 29 (8), pp. 110-287.
- METSCHNIKOFF, F., 1865. — Beiträge zur Kenntnis der Chaetopoden. *Ztschr. wiss. Zool.*, 15, pp. 328-341.
- MICHAELIS, H., 1978. — Zur Morphologie und Oekologie von *Polydora ciliata* und *Polydora ligni* (Polychaeta, Spionidae). *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 31 (1-2), pp. 102-116.
- ORSTED, A.S., 1843. — Annulatorum danicorum conspectus. *Maricolac*, 1, pp. 1-52.
- HASML-SSEN, E., 1973. — Systematics and ecology of the I se fjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11, pp. 1-507.
- SÖDERSTRÖM, A., 1920. — Studien über die Polychaetenfamilie Spionidae. Inaug. Diss. Uppsala, pp. 1-286. (Cité par Hannerz, 1956.)

- THORSOX, G., 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom Invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). *Meddr. Komm. Danm. Fiskeri og Havundersøgelser (Ser. Plankton)*, 4 (1), pp. 1-523.
- WILSON, D.P., 1928. — The larvae of *Polydora ciliata* and *Polydora hoplura*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 15, pp. 567-589.
- ZOTTOLI, R.R. and CABBIKER, M.R., 1974. — Burrow morphology, tube formation, and micro-architecture of shell dissolution by the Spionid Polychaete *Polydora websteri*. *Mar. Biol.*, 27 (4), pp. 307-316. "