

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES LARVES
DE *SPIRORBIS VITREUS* (FABRICIUS)
ET *SPIRORBIS MALARDI* (CAULLERY ET MESNIL)
(ANN. POLYCHÈTES).

par

Catherine Quiévreux

Faculté des Sciences, Strasbourg.

Résumé

L'auteur décrit dans cette note, la morphologie et l'histologie des larves de *Spirorbis vitreus* (Fabricius) et *Spirorbis malardi* (Caullery et Mesnil), Serpulidés à 4 segments thoraciques.

Les Polychètes Serpulidés du genre *Spirorbis* sont répandus sur les côtes de France, dans les zones littorales et intercotidales. Fauvel (1927), dans la Faune de France, y décrit 16 espèces et dans l'Inventaire de la Faune de Roscoff, Rullier (1951) signale 7 espèces, dont les plus fréquentes sont *Spirorbis pagenstecheri* (Quatrefages), *Spirorbis borealis* Daudin et sa variété *Spirorbis tridentatus*. Toutes ces espèces dont on connaît les larves, appartiennent aux sous-genres *Dexiospira* et *Laeospira*, caractérisés par trois segments thoraciques. Il était intéressant de connaître les larves de *Spirorbis vitreus* (Fabricius) et *Spirorbis malardi* (Caullery et Mesnil), espèces à 4 segments thoraciques. Leur étude fera l'objet de cette note.

Spirorbis vitreus (Fabricius) est la seule espèce française du sous-genre *Paradexiospira*, caractérisée par l'enroulement dextre de son tube et les 4 segments thoraciques. Nous l'avons trouvée à Roscoff, fixée sur des cailloux, dans la zone des Laminaires, découverte aux marées de vive eau ; plus précisément à l'Ouest de l'Île Verte et sur le rebord Nord-Ouest de Bloscon, dans le fond des criques. A cet endroit, *Spirorbis vitreus* est l'espèce la plus fréquente, mais *Spirorbis borealis* Daudin et *Spirorbis pagenstecheri* (Quatrefages) sont en plus grand nombre à l'Île Verte, dans le même biotope.

S. vitreus et *S. malardi* diffèrent non seulement par le sens de l'enroulement de leurs tubes, mais aussi par la forme et la couleur de ce tube, par la forme de l'opercule et la teinte de l'animal. Le tube de *S. vitreus* est translucide, à carènes longitudinales bien marquées, surtout chez les plus âgés. Son corps est orangé vif, l'opercule est en

entonnoir, à plaque calcaire concave. Le talon de l'opercule disparaît chez les adultes, il est remplacé par une membrane orange. Chez *S. malardi*, le tube est blanc opaque, avec une seule carène en son milieu. Le corps de l'animal est jaune, son opercule est en entonnoir très régulier, la plaque calcaire est à peu près plane et le talon calcaire est conique et très visible.

S. vitreus et *S. malardi* incubent leurs larves dans le tube. Ces larves sont disposées en chaînons qu'on trouve entre le corps de l'animal et la paroi du tube calcaire ; chaque larve est entourée par sa membrane périviembryonnaire et par une membrane commune qui enveloppe les chaînons.

Nous décrirons les larves libres nageantes, au moment où elles se libèrent, après avoir déchiré les membranes grâce au mouvement de leurs soies thoraciques. Ces larves nagent quelques heures avant la métamorphose. Leur nage est très irrégulière et complexe. Elles décrivent des cercles tout en effectuant une rotation autour de leur axe longitudinal, changent brusquement de direction ou bien rampent sur le substrat à l'aide de leur ciliature ventrale.

MORPHOLOGIE

I. — La larve libre de *S. vitreus* (Fabricius) (Fig. 1 et 2) mesure environ 350 μ . Jaune orangé, son corps mince et allongé comprend trois parties : tête, thorax et abdomen.

a) La tête.

La tête est plus large que longue ; légèrement aplatie au sommet, elle porte une touffe de poils dont la longueur égale presque la moitié de la longueur de la tête. On y observe encore deux paires d'yeux, une paire ventrolatérale, composée de deux taches rouges de surface inégale, et une autre, latérodorsale, d'yeux plus petits et plus rouges. L'ébauche de l'opercule occupe le quart dorso-postérieur droit de la tête et les traces des bourgeons tentaculaires se trouvent à gauche sous les yeux. A la limite de la tête et du thorax, la prototroche fait légèrement saillie. Elle est formée de trois assises de cils, l'une médiane, haute et fine, entourée des deux autres plus petites. Les cils latéraux sont plus forts.

b) Le thorax.

La bouche, ventrale et très légèrement postérieure à la prototroche, est entourée d'un large champ ciliaire triangulaire. Une bande ciliaire transverse postorale relie les régions latérales de la prototroche. La collerette, mince lame ectodermique, enveloppe la moitié antérieure du thorax, déborde un peu des deux côtés et embrasse la partie dorsale du thorax sous la prototroche. Deux légers rétrécissements thoraciques esquisSENT la segmentation thoracique. Une bande

ciliaire ventrale s'étend sur le troisième segment qui est suivi d'un petit segment bien marqué qui donnera naissance à la partie achète de l'adulte. Le thorax possède trois paires de soies dont la première

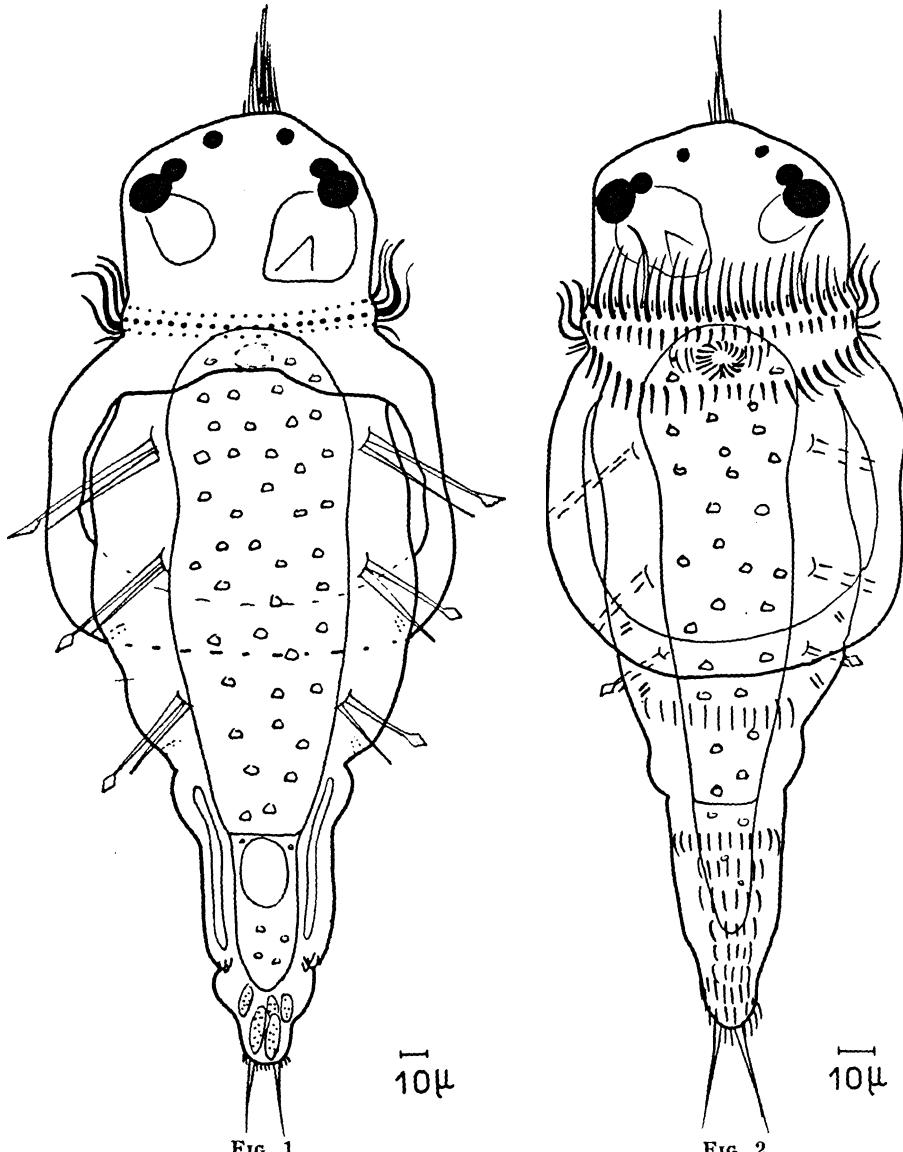


FIG. 1.

FIG. 2.

FIG. 1. — Vue dorsale d'une larve de *Spirorbis vitreus*.
 FIG. 2. — Vue ventrale d'une larve de *Spirorbis vitreus*.

est toujours masquée par la collerette, alors que les deux autres font saillie lorsque l'animal remue. En écrasant légèrement une larve entre lame et lamelle, on en distingue plus aisément les détails. La première paire de soies thoraciques est composée, de chaque côté, d'une soie effilée simple et d'une autre, plus grande, terminée en

palette finement dentelée. Les deux autres paires ont une soie simple et une soie styliforme. Il existe deux paires d'uncini thoraciques sous les deux dernières paires de soies. Les uncini sont groupés deux par deux dans le deuxième segment, mais ils peuvent être isolés ou groupés par deux, de part et d'autre du troisième segment.

Le tube digestif traverse le thorax. Rectiligne dès la région antérieure il ne présente qu'un léger rétrécissement après la bouche. Dans sa partie postérieure, on remarque des globules de vitellus assez nombreux.

c) L'abdomen.

L'abdomen, plus mince et plus cylindrique que le thorax, s'étend en arrière du dernier bourrelet thoracique. Sa partie terminale se rétrécit fortement et se prolonge par deux longs poils, séparés par une touffe de cils ; une hémicouronne ciliaire ventrale traverse sa partie antérieure et une bande ciliaire longitudinale relie cette hémicouronne à la région anale. Une forte invagination latérale des parois correspond au niveau des uncini abdominaux dorsaux, plus arrondis et plus larges que les uncini thoraciques. Lors de l'éclosion de la larve il y a trois ou quatre uncini de chaque côté. Des uncini abdominaux à l'extrémité postérieure, l'abdomen est rempli de glandes anales allongées et à contenu granuleux. Le tube digestif se prolonge dans l'abdomen jusqu'au niveau des uncini. Il est difficile de localiser l'anus sur le vivant. A la limite thorax-abdomen, une cloison divise le tube digestif en tube digestif antérieur et tube digestif abdominal : celui-ci est clair et transparent en son milieu. On peut apercevoir deux petites bandes longitudinales blanches des deux côtés, entre le tube digestif et l'ectoderme.

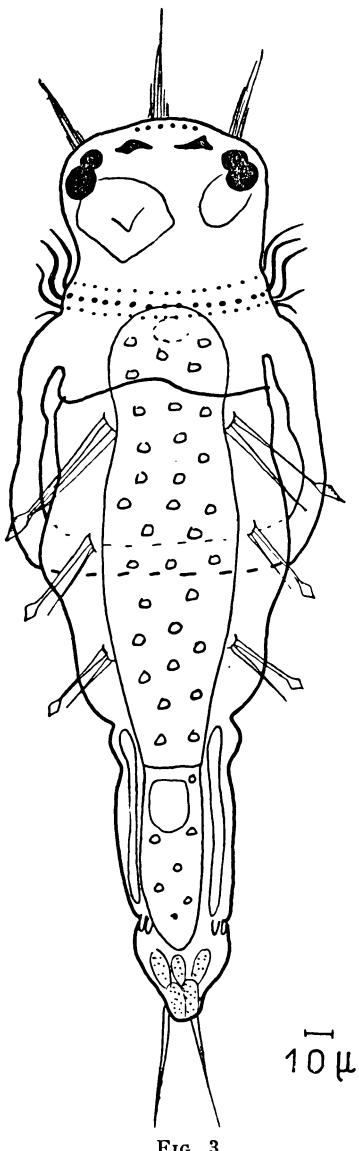


FIG. 3.

Vue dorsale d'une larve de *Spirorbis malardi*.

300 μ environ. Elle est aussi plus mince et plus transparente, de couleur plus jaune. La morphologie du thorax et de l'abdomen est semblable à celle de *S. vitreus*, sauf en ce qui concerne le nombre des uncini thoraciques : un dans le troisième segment, et des uncini abdominaux :

II. — La larve libre de *S. malardi* (Caullery et Mesnil) (Fig. 3) est plus petite que celle de *S. vitreus* et mesure

deux de chaque côté. Mais la tête est fort différente. On y observe trois groupes d'yeux : une paire latéro-ventrale, composée de deux taches rouges inégales, une paire plus antérieure et dorsale allongée et, tout à fait à l'apex, des taches oculiformes rouges. Trois touffes de longs poils ornent la tête, l'une au sommet, les deux autres plus latérales. En vue dorsale, l'ébauche de l'opercule occupe le quart postérieur gauche de la tête et le bourgeon tentaculaire est à droite, sous les yeux, ce qui correspond à l'enroulement senestre futur du corps. Les larves à l'éclosion de *S. malardi* et de *S. vitreus*, présentent de légères variations ; ainsi l'opercule et les bourgeons tentaculaires peuvent déjà faire saillie sur la tête et le nombre des uncini n'est pas constant. Les transformations de la larve à ce stade sont extrêmement rapides : la fixation et la métamorphose peuvent se produire une à deux heures seulement après l'éclosion.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Salensky (1882) étudie l'histologie de *Pileolaria* sp. (Claparède), espèce proche de *Pileolaria militaris*, désignée plus tard sous le nom de *Spirorbis militaris* ; c'est la seule étude histologique des larves de Spirorbinae. Hors de cette famille, la meilleure description nous est donnée par Segrove (1941) et concerne *Pomatoceros triqueter*, de la famille des Serpulinae. L'histologie des larves de *S. vitreus* et *S. malardi* est identique à quelques détails près. Nous les décrirons donc simultanément (Fig. 4, 5 et 6).

a) L'ectoderme.

Tout le corps de l'animal est entouré d'une cuticule qui s'épaissit sur l'abdomen. L'animal étant normalement disposé la face dorsale contre le substrat, la face ventrale supérieure, nous étudierons les différentes structures de la face ventrale vers la face dorsale.

— L'ectoderme céphalique ventral est constitué de glandes monocellulaires. Au sommet de la tête, la plaque syncyptiale qui porte la touffe de poils apicaux se trouve entre ces cellules glandulaires. Le système nerveux céphalique qui se compose de deux ganglions céphaliques fusionnés, est placé sous cette couche glandulaire. Les noyaux périphériques des cellules nerveuses, entourent la « substance ponctuée » de Salensky, formée par les fibres nerveuses. A ce niveau on peut souvent observer les cupules pigmentaires oculaires.

L'ectoderme céphalique dorsal est formé de cellules épithéliales nombreuses et serrées. Une zone de noyaux denses, radiaires, limitée par la cuticule, occupe un quart postérieur de la tête : gauche chez *S. vitreus* et droit chez *S. malardi* : c'est l'ébauche de l'opercule qui fait plus ou moins saillie selon le degré d'évolution de la larve. Les ébauches des bourgeons tentaculaires, qui occupent l'autre moitié de la tête sont composées d'ectoderme de même nature.

La collerette est formée de deux feuillets ectodermiques minces

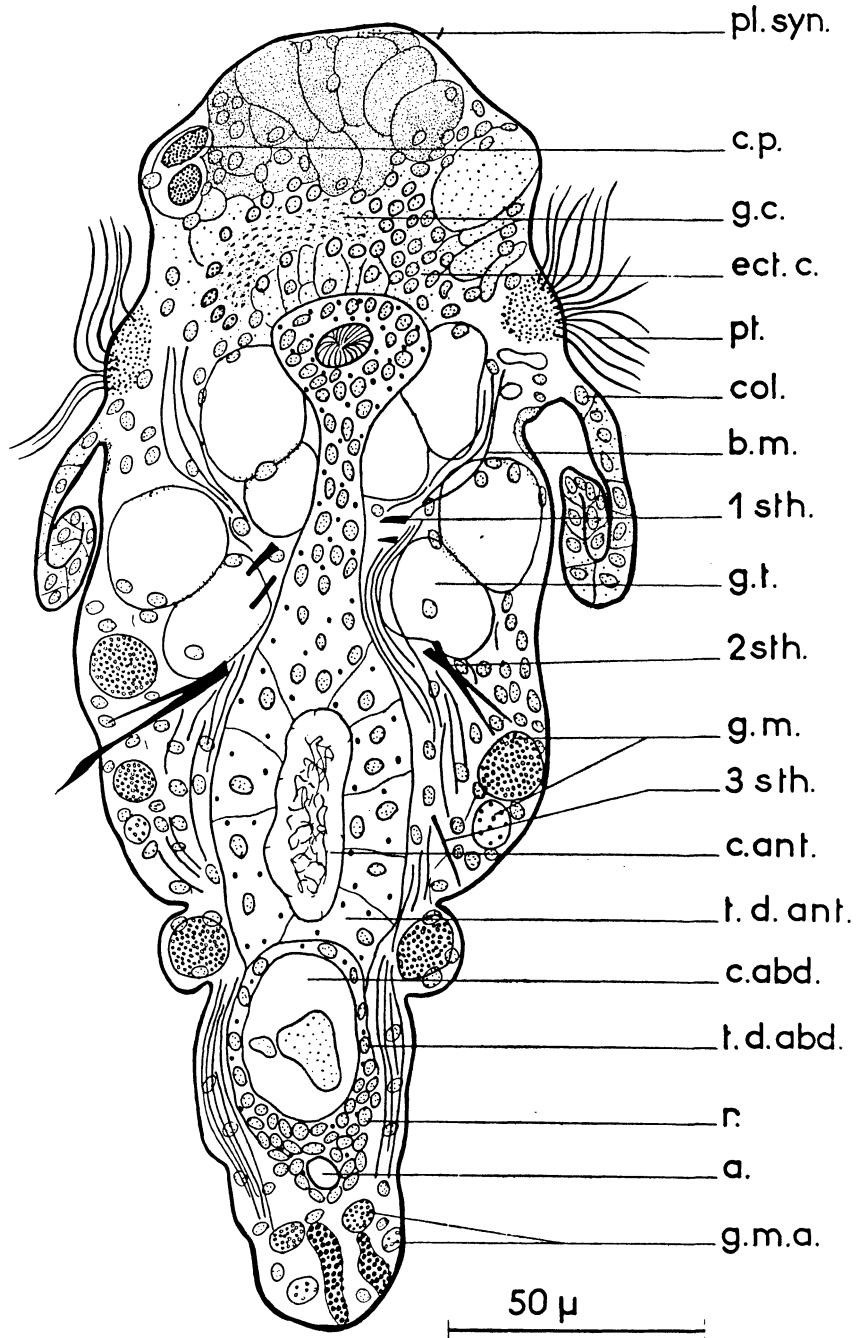


FIG. 4.

Coupe longitudinale ventrale d'une larve de *Spirorbis* (la moitié droite légèrement inclinée vers le bas).

a., anus. - b., bouche - bc abd., bande ciliée abdominale - b.m., bandelette musculaire - b.op., bourgeon operculaire - b.th. v., bouclier thoracique ventral - c. abd., cavité digestive abdominale - c. ant., cavité digestive antérieure - c.g., cellules glandulaires - c.m., cellules médullaires - c.n., cellules nerveuses - c.p., cupule pigmentaire - col., collarette - cut., cuticule - ect., c., ectoderme céphallique - ect. abd., ectoderme abdominal - g.a., glandes anales - g.m., glandes mucoïdes - g.m.a., glandes mucoides anales - 1 g.n., premier ganglion nerveux - 2 g.n.,

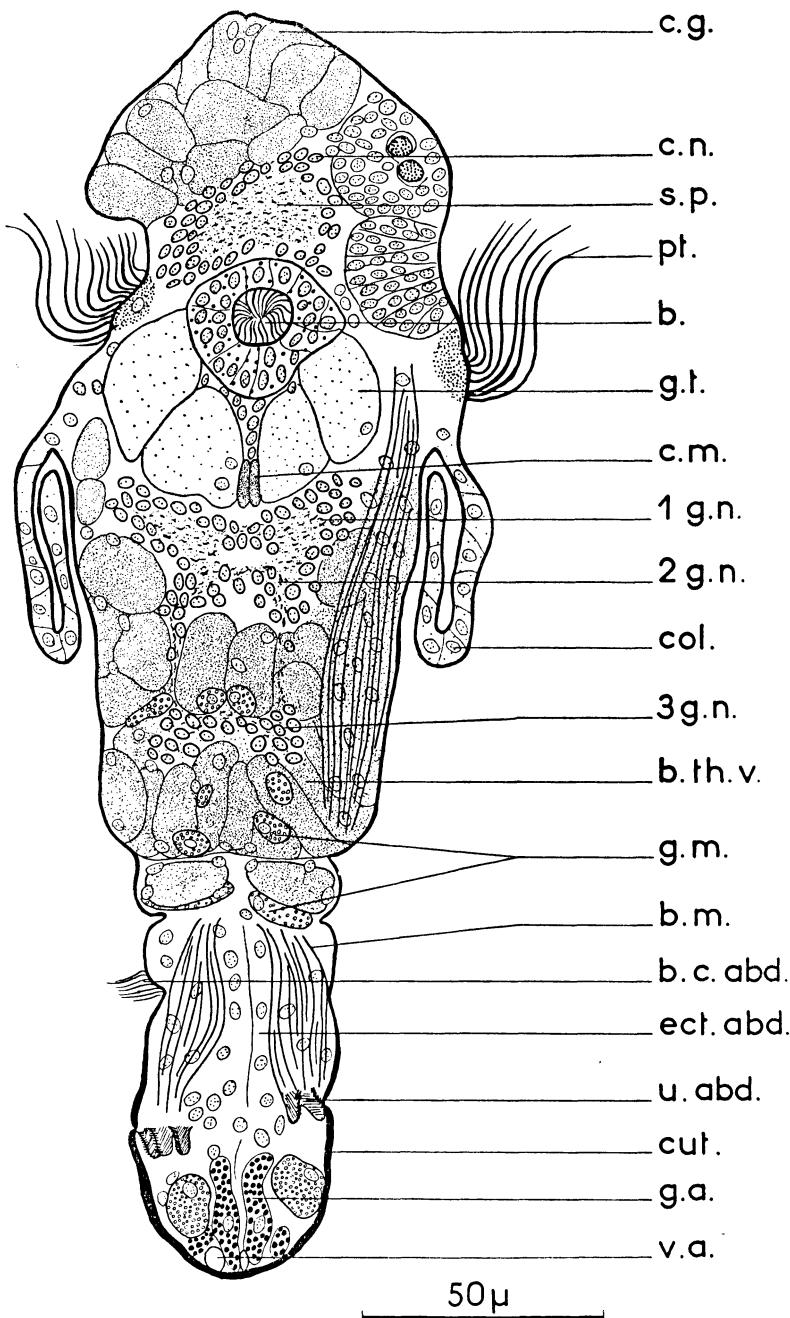


FIG. 5.

Coupe longitudinale dorsale d'une larve de *Spirorbis vitreus* (la partie antérieure légèrement plus ventrale).

deuxième ganglion nerveux - 3 g.n., troisième ganglion nerveux - g.t., glandes thoraciques - pt., prototroche - p. sync., plaque syncyptiale - r., rectum - sp., substance punctuée - 1 s. th., première soie thoracique - 2 sth., deuxième soie thoracique - 2 s. th., troisième soie thoracique - td. abd., tube digestif abdominal - td. ant., tube digestif antérieur - u. abd., uncini abdominal - v.a., vésicules anales.

séparés par un léger espace. Dans l'ectoderme thoracique ventral, des cellules glandulaires un peu plus grandes que celles de l'ectoderme céphalique ventral constituent le bouclier thoracique ventral. Deux

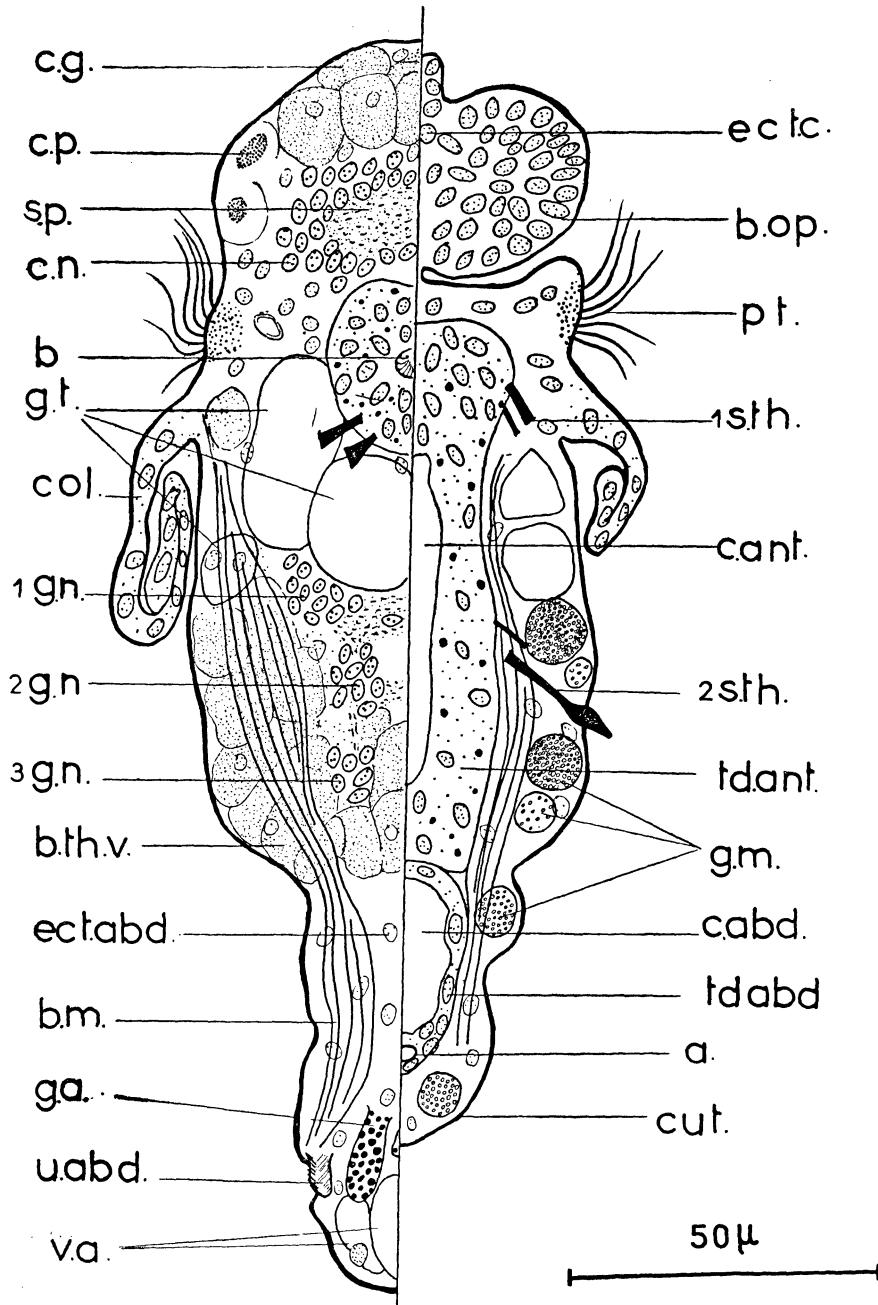


FIG. 6.

Moitié gauche : coupe longitudinale ventrale de *Spirorbis malardi*.
 Moitié droite : coupe longitudinale dorsale de *Spirorbis malardi*.
 Légende pp. 6-7.

longues cellules médio-ventrales, aplatis (sur des coupes transversales à ce niveau, on constate que ces cellules bordent une ciliature en gouttière appelée « gouttière médullaire » par Salensky) représentent la « plaque médullaire » de Salensky. On remarque autour de l'ouverture buccale et sous la plaque médullaire une couronne de quatre énormes glandes pluricellulaires, à protoplasme hyalin et dont les noyaux sont repoussés à la périphérie. (Ces glandes sont colorées en vert, après fixation au formol-alcool — 9 vol. alcool pour 1 vol. formol — et coloration au vert lumière ; fixé au Bouin, et coloré au vert lumière, le protoplasme ne prend pas la coloration. Le Bouin semblerait donc dissoudre le contenu de ces glandes).

Plus dorsalement et latéralement par rapport au tube digestif, au niveau du premier segment thoracique, nous retrouvons de chaque côté une paire de grosses glandes identiques bordées par une mince zone mucoïde près de la collerette. Sous cet ectoderme thoracique ventral très glandulaire s'étend le système nerveux ganglionnaire ventral. On distingue sous la couronne de cellules glandulaires, deux amas de cellules nerveuses qui entourent une substance ponctuée, transverse et médiane et qui correspondent aux premiers ganglions. Deux cordons nerveux unissent cette première paire de ganglions à deux autres paires postérieures. La deuxième paire est identique à la première, mais les deux ganglions de la troisième paire sont plus écartés. Le système nerveux céphalique et le système nerveux ganglionnaire ne sont pas réunis.

L'ectoderme thoracique dorsal est formé de cellules épithéliales aplatis. On y trouve des glandes à mucus très localisées : deux paires très latérales, au niveau du deuxième segment thoracique. (Après coloration au bleu de toluidine, la sécrétion de la paire antérieure est bleu-roi, celle de la paire postérieure bleu-gris). La même disposition se retrouve sur le troisième segment thoracique.

L'ectoderme de la partie thoracique achète est simple ; deux grosses glandes mucoïdes pluricellulaires sont situées de part et d'autre du tube digestif.

L'ectoderme abdominal dorsal est de même nature que l'ectoderme thoracique dorsal. Deux paires de glandes mucoïdes bordent les parois, l'une dans la partie antérieure, l'autre près de l'anus. La partie terminale de l'abdomen est remplie de glandes : les unes correspondent aux glandes anales visibles sur le vivant, d'autres plus en profondeur, ont une sécrétion différente. On observe enfin, tout à fait à l'extrémité du corps, les vésicules anales qui sont de très petite taille chez *S. vitreus* (environ 5 μ) et trois à quatre fois plus grandes, chez *S. malardi* (environ 15 μ).

b) Le mésoderme.

Depuis la prototroche jusqu'aux uncini abdominaux, des bandlettes musculaires puissantes s'étendent de part et d'autre du tube digestif. En coupe transversale, on observe quatre faisceaux musculaires autour du tube digestif. À part ces muscles, la fraction mésodermique de la larve est très difficile à reconnaître. Salensky a décrit chez *Pileolaria* sp. des plaques latérales dans le mésoderme qui donneraient naissance aux sacs sétigères et aux muscles latéraux du

thorax. Le coelome dériverait aussi de ces plaques, mais Salensky note : « s'il existe chez la larve, le coelome doit être si restreint qu'il n'est pas visible à la coupe ».

Chez *S. vitreus* et *S. malardi* on peut parfois observer de petits espaces d'apparence coelomique, mais on ne peut en déduire l'existence de coelome car leur localisation est trop variable d'une larve à l'autre.

c) L'endoderme.

L'ouverture buccale est entourée de cellules petites et serrées. Dans le tube digestif thoracique, de hautes et larges cellules ciliées entourent la cavité digestive antérieure. Elles ont un protoplasme granuleux et sont parsemées de nombreux grains de vitellus. Une cloison sépare le tube digestif antérieur et le tube digestif abdominal. La cavité du tube digestif abdominal est large et bordée par une mince couche de cellules dont le noyau emplit à lui seul, presque toute la cellule. A l'intérieur de la cavité abdominale on remarque une substance colorée, limitée par une membrane à structure homogène ou réticulée selon les coupes. Le tube digestif se continue par un court rectum jusqu'au niveau des uncini abdominaux. L'anus, dorsal, est entouré d'un épithélium muqueux.

La morphologie des larves de *Spirorbis vitreus* et *Spirorbis malardi* est voisine de celle des autres espèces. La couleur, la taille et surtout les structures céphaliques (yeux et poils) différencient ces larves. Il est impossible de reconnaître à ce stade les espèces à trois ou quatre segments thoraciques. La différenciation apparaîtra chez l'adulte lors du développement des uncini ventraux du quatrième segment sétigère. Caullery et Mesnil avaient déjà observé l'apparition tardive de ce quatrième segment chez les jeunes des espèces du sous-genre *Paralaeospira*, et Borg, chez celles de *Paradexiospira*. Borg explique ainsi cette formation tardive : « Wenn ein Organ in Begriff der Rudimentierung ist, tritt es bekanntlich in vielen Fällen ontogenisch später auf ».

Höglund (1952) et les auteurs antérieurs ont observé dans les larves de certains Spirorbés, des « glandes tubipares ». Pagenstecher (1863) les décrit comme deux gouttelettes graisseuses de part et d'autre du tube digestif chez *S. pagenstecheri* (Quatrefages). Chez *S. tridentatus*, Höglund observe une tache blanchâtre dorsale sur le milieu de l'abdomen qu'il nomme « shell gland », et constate, à la métamorphose, que cette glande se vide au moment de la formation du tube muqueux primaire. Ni chez *S. vitreus*, ni chez *S. malardi* nous n'avons pu observer de telles formations. Le léger espace plus clair décrit au milieu du tube digestif abdominal peut difficilement être comparé à la glande de *S. tridentatus*, toujours très visible. Une étude histologique de toutes les espèces nous renseignerait sur l'existence et le contenu de ces glandes. La substance décrite dans la cavité abdominale de *S. vitreus* et *S. malardi* est encore énigmatique ; il est nécessaire d'observer sa formation et de vérifier son existence chez les autres espèces.

Représentant le tableau comparatif de Höglund sur les larves de Spirorbis, nous pouvons le compléter ainsi :

ESPÈCES	AUTEURS	GLANDE tubipare	MODE d'incubation	NOMBRE d'yeux	NOMBRE de segments thoraciques
<i>S. vitreus</i> (Fabricius)	Höglund	?	tube	2 paires	4
<i>S. spirillum</i> (Linné)		?	tube	2 paires	3
<i>S. corrugatus</i> (Montagu)		1 paire de glandes thoraciques	opercule	2 paires	3
<i>S. pagenstecheri</i> (Quatrefages)		1 paire de glandes thoraciques	opercule	2 paires	3
<i>S. pusilla</i> (Rathke) .		1 paire de glandes thoraciques	opercule	2 paires	3
<i>S. malardi</i> (Caullery-Mesnil)	Kiseleva	?	tube	2 paires + taches oculiformes	4
<i>S. borealis</i> (Daudin)		1 glande abdominale	tube	2 paires	3
<i>S. tridentatus</i>		1 glande abdominale	tube	1 paire	3
<i>S. militaris</i> (Claparède)		1 glande abdominale	opercule	1 paire	3
<i>S. granulatus</i> (Linnaeus)		1 glande abdominale	opercule	1 paire	3
<i>Pileolaria</i> sp.	Salensky	1 paire de glandes thoraciques	opercule		3

Abstract

Larvae of *Spirorbis vitreus* (Fabricius) et *Spirorbis malardi* (Caullery et Mesnil) are described. They are Serpulidae with four thoracic segments. *Spirorbis vitreus* (F.) is dextral ; *Spirorbis malardi* (C. et M.), sinistral.

Their morphology and histology are very similar.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ, A., 1867. — Young stages of a few Annelids. *Ann. Lyc. Nat. Hist.* New York.
BORG, F., 1917. — Über die Spirorbisarten Schwedens. *Zool. Bidrag. Uppsala.* 5, pp. 15-38.

- CASANOVA, L., 1954. — Développement de *Spirorbis corrugatus* (Montagu). *Recueil des Travaux de la St. Mar. d'Endoume*.
- CLAPARÈDE, E. et MECZNIKOFF, E., 1869. — Beitrage zur Kentniss der Entwicklungsgesch. der Chaetopoden. *Zeitsch. für Wiss. Zool.* 19.
- DRASCHE, R. von, 1884. — Entwicklung der Polychaeten. I. *Pomatoceros triqueter* L. Wien.
- ESLER, E., 1907. — Deckel und Brutpflege bei *Spirorbis*. *Zeitschrift Wiss. Zool.* 87, pp. 603-642.
- FAUVEL, P., 1927. — Polychètes sédentaires. *Faune de France*. 16, pp. 1-494.
- FEWKES, J.W., 1885. — On the larval forms of *Spirorbis borealis*. *Amer. Nat.* 19, pp. 247-257.
- HÖGLUND, L., 1952. — Notes on the morphology and biology of some *Spirorbis* larvae. *Zool. Bidrag*. 29.
- KISELEVA, M.H., 1957. — Pelagiske lisuiki Mnogo etinkovi. *Trudi Sebastopoliskove Biol. Statsie*. IX. pp. 100-104.
- PAGENSTECHER, A., 1863. — Seethiere aus Cette. VII. Entwicklungsgesch. und Brutpflege von *Spirorbis spirillum*. *Zeitschr. für Wiss. Zool.* 12. pp. 486-496.
- RULLIER, F. et CORNET, R., 1951. — Inventaire de la Faune des Annélides de Roscoff.
- SALENSKY, W., 1883. — Etude sur le développement des Annélides. III - Pileolaria. *Arch. Biol.* IV.
- SCHIVELY, M.A., 1897. — The anatomy and development of *Spirorbis borealis*. *Proc. Acad. Nat. Sc. Phil.* LXIX.
- SEGROVE, F., 1941. — The development of the Serpulid *Pomatoceros triqueter*. *Quart. Journ. Micr. Sc.* 82, part. III.