

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES D'UNE POPULATION DE *NEREIS DIVERSICOLOR* DES EAUX SAUMÂTRES DE LIVOURNE.

par

Anna-Maria Cognetti Varriale

Centro interuniversitario di Biologia marina di Livorno.

Résumé

Dans les eaux saumâtres de Livourne, a été étudiée une population de *Nereis diversicolor* qui semble différer des autres par la forte variabilité morphologique du nombre des paragnathes du pharynx et par sa localisation en substrats différents suivant l'âge des individus. Ce comportement peut être considéré comme un caractère racial, dû à des exigences écologiques particulières. La variabilité du pharynx, au sein de la population, est en rapport avec les conditions écologiques des eaux. En effet, le nombre des paragnathes tend à se modifier de l'embouchure vers l'amont. Tandis que l'action du milieu, dans les zones les plus proches de la mer, favorise les formes à nombre inférieur de paragnathes, dans les zones situées en amont il permet l'affirmation de phénotypes à nombre plus grand de paragnathes qui supplantent le phénotype à un et deux paragnathes en position I. C'est donc l'expression de la variabilité qui change et non son ampleur.

Dans les canaux saumâtres au Nord de Livourne, on trouve de nombreux individus du Polychète *Nereis diversicolor*, espèce qui, on le sait, s'adapte à des milieux extrêmement variables. Les animaux se distribuent à partir d'un kilomètre environ du bord de mer jusqu'à près de six kilomètres en amont, dans des eaux dont les caractéristiques physicochimiques varient dans des limites assez larges. Ces variations sont en rapport avec la distance du rivage marin. Par ailleurs, le fond où vivent ces Polychètes est lui aussi de nature très différente.

Le but des recherches exposées ici est de connaître les modalités de la reproduction des individus qui occupent diverses aires écologiques et de savoir s'il existe des différences de nature génétique en rapport avec leurs diverses adaptations.

CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES DU CANAL DES « NAVICELLI »

Les *Nereis diversicolor* ont été récoltées dans le canal des « Navicelli » qui, de la mer, se poursuit jusqu'à Pise, recueillant les eaux de ruissellement de la campagne environnante et celles des autres canaux communiquant avec l'Arno. Quatre lieux de récolte ont été

choisis, le premier à un kilomètre de la mer, le dernier à six kilomètres en amont. Ces points sont distants environ d'un kilomètre et, comme il a été signalé plus haut, les caractéristiques physicochimiques varient notablement de l'un à l'autre.

Nous fournirons ici, à titre purement indicatif, les données relatives à quelques prélèvements faits aux diverses périodes de l'année dans les quatre stations de récolte. Le détail des conditions écolo-

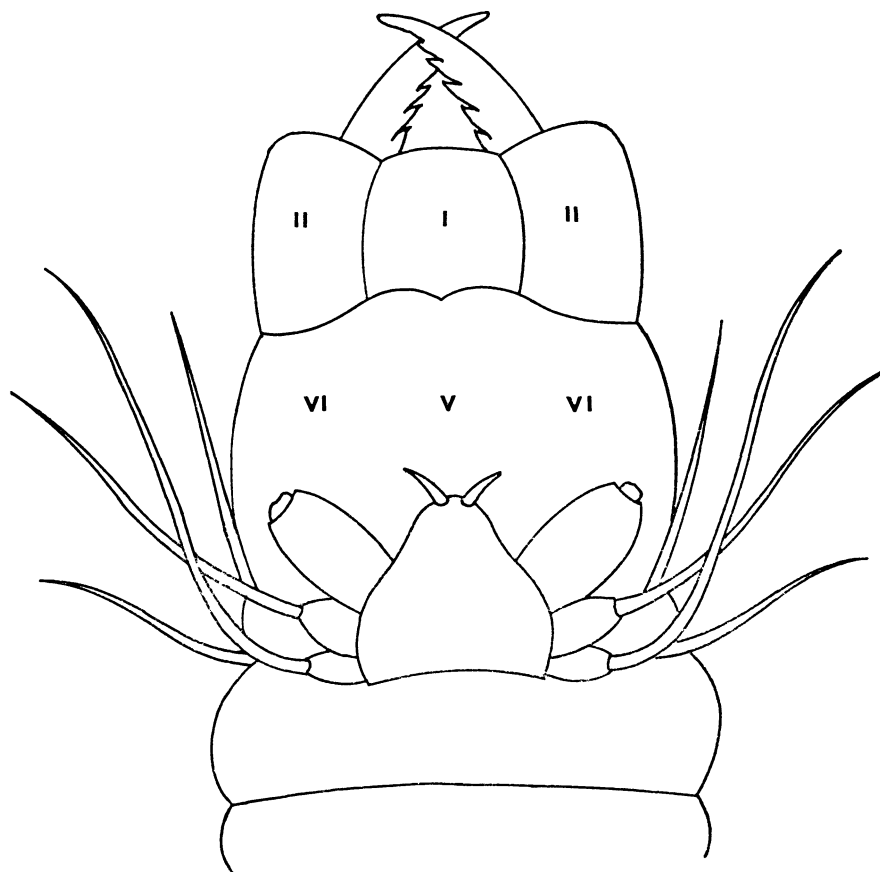


FIG. 1

Face dorsale du pharynx de *Nereis diversicolor*

giques des canaux est en cours de rédaction et fera l'objet d'une publication ultérieure. Des premières constatations, il résulte que le taux de salinité, très variable, est fonction des marées, des vents, des pluies et qu'il oscille entre des limites plus étroites quand il s'agit des stations 3 et 4 et qu'on compare ce taux à celui des premières stations. Les limites sont de 37 à 16 p. 1000, à proximité de l'embouchure, tandis que, vers l'intérieur des terres, il descend entre 5 et 16 p. 1000. La teneur en oxygène subit aussi de fortes variations.

Dans les zones les plus proches de la mer, elle est comprise entre 3 et 5 cc par litre, tandis qu'à l'intérieur elle n'est plus que de 2 à 3 cc. Les taux de nitrates, de phosphates et de nitrites, de même que le pH, sont très différents suivant qu'il s'agit des zones de l'intérieur ou de celles qui se trouvent près de l'embouchure. En outre, dans les premières, on note une forte proportion de nitrates et de phosphates.

Nereis diversicolor abonde tout le long du canal jusqu'à la der-

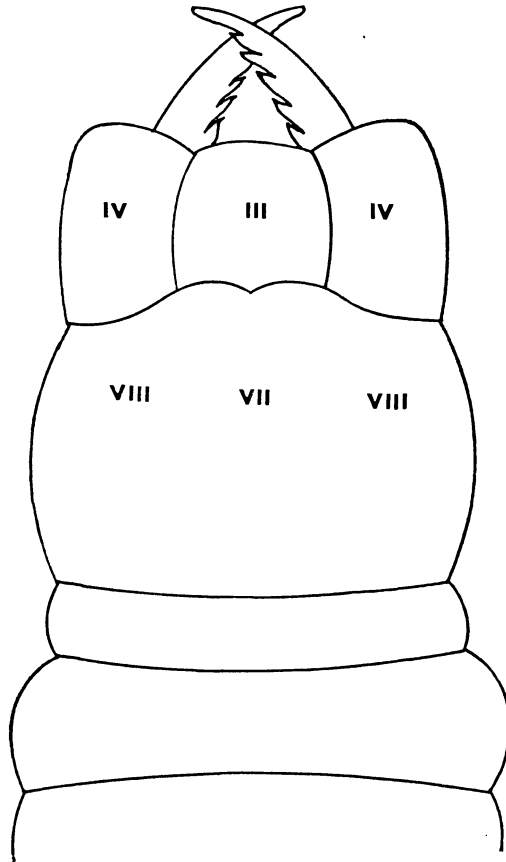


FIG. 2

Face ventrale du pharynx de *Nereis diversicolor*

nière station et doit ainsi s'adapter à des conditions de milieu extrêmement différentes, en dépit du fait que la distance ne dépasse pas quelques kilomètres. La nature du fond présente également une grande diversité suivant les stations. Ainsi, au niveau de la première et de la deuxième dominent les argiles, au point 3, la vase, au point 4 essentiellement le sable. Enfin, *Nereis diversicolor* se rencontre aussi bien dans les fonds meubles que sur les fonds durs, comme ceux des bordures en ciment à biocénose de *Balanus*.

Dans les deux premières stations, avec *Nereis diversicolor*, on trouve *Polydora ciliata*, *Mercierella enigmatica*, *Nereis succinea*, *Pigospio elegans*. Par contre, à l'intérieur, tous les autres Polychètes sont absents, sauf *Mercierella enigmatica*.

CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DU PHARYNX DE *NEREIS DIVERSICOLOR*

Le pharynx, comme celui de tous les Néréides, est dévaginable ; il se termine par deux mâchoires cornées et porte à sa surface un grand nombre de petites dents, cornées elles aussi. Ces dents, ou paragnathes, sont distribuées en huit groupes ou secteurs distincts, sur deux anneaux, oral et maxillaire. La distribution de ces paragnathes sur le pharynx est un des critères morphologiques fondamentaux de la classification des Néréides. Chaque secteur du pharynx est désigné par un chiffre romain ; il existe ainsi, dorsalement, les secteurs I, II, V, VI (Fig. 1) et, ventralement, III, IV, VII, VIII (Fig. 2).

Chez *Nereis diversicolor*, les paragnathes de la partie ventrale sont constamment distribués sur plusieurs files en position III, en groupes distribués obliquement en position IV tandis que, dans les positions VII et VIII, ils sont placés sur deux files, formant une ceinture irrégulière. Dans la région dorsale, la position II est toujours caractérisée par des paragnathes disposés en trapèze ; la position IV présente des groupes à nombre de paragnathes variant de 4 à 8 ; enfin, la position V ne montre jamais de paragnathes. Suivant les divers auteurs (Saint-Joseph, 1898 ; Malmgren, 1867), le secteur I des populations atlantiques présente toujours 1 ou 2 paragnathes.

VARIABILITÉ NUMÉRIQUE DES PARAGNATHES DANS LES POPULATIONS LIVOURNAISES

Les caractéristiques de la distribution des paragnathes dans les divers secteurs sont celles qui se rencontrent dans les autres populations, qu'elles soient de l'Atlantique ou de la Méditerranée, à l'exception du secteur I où, comme on l'a déjà signalé (Fauvel, 1923), il y a 0, 1 ou 2 paragnathes. Seul, Dales admet la présence d'un nombre plus élevé de paragnathes à ce niveau, comme il l'a rencontré accidentellement dans les populations de l'estuaire de la Tamise.

Un examen très approfondi de plus de 1 000 exemplaires récoltés dans les quatre stations du canal des « Navicelli » a permis de montrer qu'il existe, dans la population, huit phénotypes distincts montrant un nombre de paragnathes du secteur I s'étendant de 0 à 7 (Fig. 3). Un tel nombre n'est pas en rapport avec l'âge des individus, mais avec le lieu où ils vivent.

Ainsi, tandis qu'à proximité de l'embouchure dominant les phénotypes à 1 et 2 paragnathes — avec un pourcentage faible de phéno-

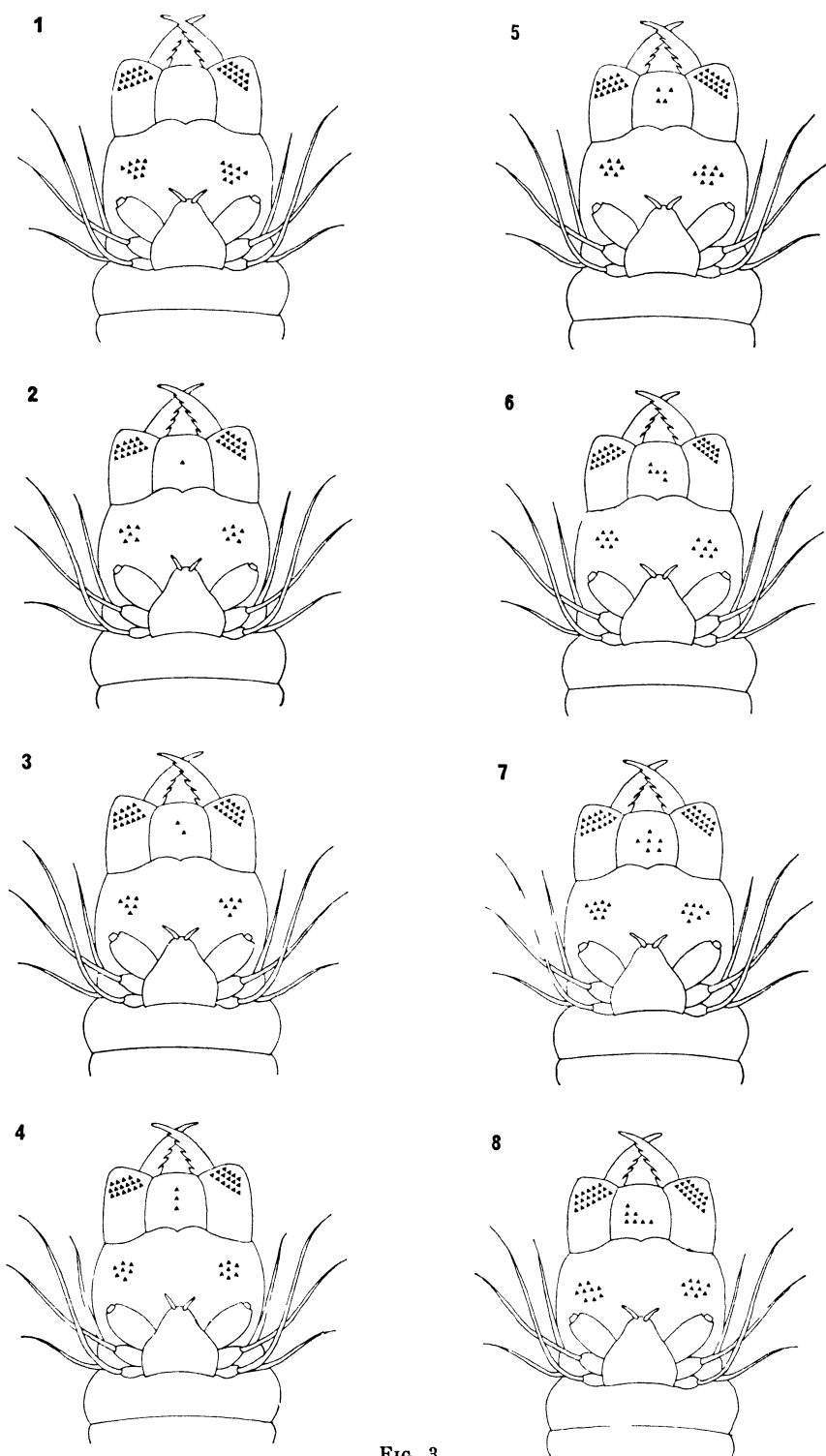


FIG. 3
Nereis diversicolor
 Les huit phénotypes distincts montrant 0 à 7 paragnathes

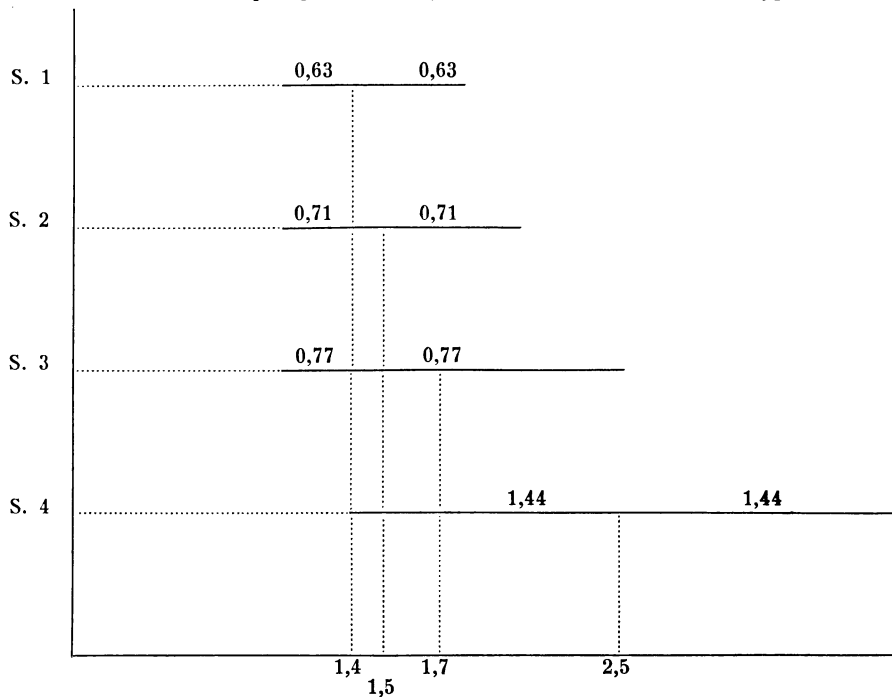
types à 0 paragnathe —, dans les stations en amont les phénotypes à 0 paragnathe disparaissent et la dominance passe aux autres phénotypes, absents ou très rares dans la partie la plus basse du canal. Par contre, la fréquence des individus porteurs des phénotypes à 1 ou 2 paragnathes tend à diminuer.

TABLEAU 1

Variabilité chez *Nereis diversicolor* du nombre des paragnathes en position I
la seconde ligne indique le pourcentage

Canal des Navicelli	Nombre d'individus	0	1	2	3	4	5	6	7	Moyenne du nombre des paragnathes	Ecart type
Station 1 Idrovora 3 km de la mer	254	10 4	129 51	109 43	4 1,5	1 0,3	1 0,3	—	—	1,4	0,63
Station 2 4 km de la mer	115	4 3	54 47	47 41	10 9	—	—	—	—	1,5	0,71
Station 3 5 km de la mer	196	—	86 44	75 38	29 15	6 3	—	—	—	1,7	0,77
Station 4 Base U.S.A. 6 km de la mer	478	—	124 26	167 35	86 18	53 11	24 5	14 3	10 2	2,5	1,44

Nombre des paragnathes (moyenne) estimation de l'écart type



Sur le tableau 1 apparaît le nombre des individus récoltés dans chaque station et, pour chacune, le nombre et le pourcentage des divers phénotypes, compte tenu du nombre des paragnathes. En outre, pour chaque station sont portées la moyenne du nombre des paragnathes et l'estimation de l'écart type.

L'étude des données de ce tableau fait apparaître à l'évidence l'augmentation de la variabilité morphologique du pharynx au fur et à mesure que l'on passe de la zone la plus voisine de la mer à celle qui en est la plus éloignée. Une telle variabilité, qui se manifeste par l'apparition d'individus possédant un plus grand nombre de paragnathes en position I, augmente là où les facteurs externes, surtout la température, l'oxygénation, la salinité et le pH présentent des variations plus étendues qu'au voisinage de l'embouchure. Il suffit d'évoquer la forte diminution de la salinité et de la teneur en oxygène dans la station la plus éloignée de la mer.

La variabilité numérique des paragnathes du secteur I est totalement indépendante de leur nombre dans les autres secteurs, lequel se maintient à une valeur constante.

REPRODUCTION

Les données concernant le cycle biologique de *Nereis diversicolor* sont surtout dues à Dales. D'après les recherches de cet auteur (1950-1951) sur des populations de l'estuaire de la Tamise, la durée de vie de ces Néréides est d'un an environ, avec un accroissement de taille de 1 à 2 cm par mois. Les larves ne présentent pas de phase pélagique et se métamorphosent sur le fond boueux. La longueur maximale des individus les plus âgés est de 20 cm.

A Livourne, dans le canal des « Navicelli », la maturation des gamètes chez *Nereis diversicolor* commence en février. Les individus les plus petits présentant les premiers signes de gamétogenèse sont localisés, dans toutes les stations, sur des supports solides (ouvrages de

TABLEAU 2

Longueur	Nombre d'individus substrat dur	Nombre d'individus substrat meuble
de 1 mm à 1 cm	37	0
de 1 à 2 cm	20	0
de 2 à 3 cm	24	10
de 3 à 4 cm	4	12
de 4 à 5 cm	0	18
de 5 à 6 cm		22
de 6 à 7 cm		29
de 7 à 8 cm		15
de 8 à 9 cm		12
de 9 à 10 cm		8
de 10 à 11 cm		4
de 11 à 12 cm		3
de 12 à 13 cm		1
de 14 à 15 cm		1
de 15 à 16 cm		2
de 16 à 17 cm		1

maçonnerie, pilotis de bois, etc.), parmi les Balanes et les tubes de *Mercierella enigmatica*, tandis que les individus les plus grands vivent sur le fond même. En avril et mai, pour 211 animaux examinés, on peut observer que, sur fond dur, on ne récolte que de petits exemplaires de 3 à 4 mm de long, tandis que sur fond meuble, les exemplaires dépassent toujours 3 cm. Les proportions concernant ces divers animaux sont indiqués sur le tableau 2.

La distribution de *Nereis diversicolor* sur ces fonds de nature variée est ainsi en rapport direct avec l'âge des individus. Il est évident que la trochophore se métamorphose sur fond solide et que les premiers animaux, immédiatement après la métamorphose, se déplacent donc sur ce fond où ils grandissent jusqu'au début de la gamétogenèse qui survient lorsqu'ils ont atteint 4 à 5 cm de long. Leur déplacement se déroule alors sur le fond meuble où ils s'enfoncent et achèvent leur existence.

Ce déplacement qui paraît très différent — tout au moins si l'on s'appuie sur les données bibliographiques — de celui des autres populations de la même espèce, n'est pas influencé par les conditions de milieu, comme on a pu le vérifier pour l'ensemble des stations de récolte.

Les recherches de Dales sur les populations de *Nereis diversicolor* de l'estuaire de la Tamise ne permettent pas de savoir s'il existe un tel changement de substrat avec l'âge des individus et nous manquons ainsi de données sur ce sujet, même pour d'autres Polychètes.

CONCLUSIONS

Comme on le sait, une caractéristique des espèces d'eaux saumâtres est de se fragmenter en de nombreuses sous-espèces bien discernables surtout grâce à leurs caractères morphologiques particuliers. La population de *Nereis diversicolor* du canal des « Navicelli » semble différer de celles décrites par les divers auteurs (Dales, Smith, Pettibone) par une plus grande variabilité morphologique et par ses caractères écologiques. La localisation des individus sur des substrats différents suivant l'âge peut être retenue comme due à des exigences écologiques particulières auxquelles il est difficile, pour l'instant, de trouver une explication.

La variabilité du pharynx au sein de la population est en rapport avec les conditions écologiques des eaux. Malheureusement, la bibliographie ne fournit aucune donnée précise sur les caractéristiques physicochimiques des eaux d'autres régions peuplées de *Nereis diversicolor*. Il ne m'a donc pas été possible d'établir des comparaisons avec mes propres données concernant le canal des « Navicelli ». En tout état de cause, cependant, alors que les individus qui vivent près de l'embouchure du canal paraissent comparables à ceux des autres populations décrites par les divers auteurs, ceux des zones situées en amont présentent des phénotypes à plus grand nombre de paragnathes, phénotypes absents dans les populations des autres localités, ou simplement accidentels.

En ce qui concerne la *Nereis diversicolor* du canal des « Navicelli », la variabilité de sa population tend à se modifier de l'embouchure vers l'intérieur. Suivant une ligne qui s'étend précisément de la mer vers l'amont, on note, en concordance avec les modifications physicochimiques des eaux, une diminution progressive des phénotypes à 0, 1 ou 2 paragnathes qui prédominent à l'embouchure, tandis qu'augmentent les phénotypes à plus grand nombre de paragnathes et que disparaît le phénotype 0. On voit ainsi que l'action du milieu, dans les eaux voisines de la mer, favorise les formes à paragnathes peu nombreux alors que, dans les zones de l'intérieur des terres, elle permet la prédominance des phénotypes à plus grand nombre de paragnathes et cette action est telle qu'elle défavorise nettement les phénotypes à 0 ou 1 paragnathe. Par conséquent, le polymorphisme des populations à l'embouchure et en amont du canal reste élevé, bien que des phénotypes différents soient favorisés dans les deux zones les plus externes. Ainsi, seule change l'expression de la variabilité, mais pas son ampleur.

Summary

Studies have been carried out on a population of *N. diversicolor* living in the salty canals of Livorno. It appears to differ from other populations in that it presents a greater morphological variation in the number of paragnaths of the pharynx and is found in different substrates according to the age of the individual. This pattern may be regarded as a racial characteristic due to local ecological requirements. The pharyngeal diversity observed in different individuals of the same population depends on the ecological conditions on the waters, correlating as it does with the distance of the given habitat from the mouth of the canal. The forms with the lowest number of paragnaths are found in habitats near the sea while those with the highest number are found inland in areas which are distinctly unfavourable to the phenotype with 0 and 1 paragnath in position I. Therefore the expression of variability changes but not its amplitude.

Riassunto

Nei canali salmastri di Livorno è stata studiata una popolazione di *N. diversicolor* che appare differire da altre popolazioni per una maggiore variabilità morfologica riguardante il numero dei paragnati del faringe e per presentare una localizzazione in substrati differenti in rapporto all'età dell'individuo. Tale comportamento può ritenersi un carattere razziale dovuto a particolari esigenze ecologiche. La variabilità del faringe nell'ambito della popolazione è in rapporto alle condizioni ecologiche delle acque. Il numero dei paragnati infatti tende a modificarsi dalla foce verso l'interno. Mentre l'azione dell'ambiente nelle zone più vicine al mare favorisce le forme con minor numero di paragnati nelle zone più interne permette l'affermazione di fenotipi con maggior numero di paragnati sfavorendo nettamente il fenotipo con 0 e 1 paragnati in posizione I. Cambia quindi l'espressione della variabilità ma non la sua ampiezza.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DALES, R.P., 1950. — The riproduction and larval development of *N. diversicolor* O.F. Müller, 24, pp. 321-360.
 DALES, R.P., 1951. — An annual history of a population of *N. diversicolor* O.F. Müller. *Biol. Woods Hole*, 101, pp. 113-137.
 FAUVEL, P., 1923. — Faune de France, 5, Polychètes Errantes, p. 344.

- MALMGREN, A., 1867. — Annulata Polychaeta Spitzbergiae, Groenlandiae, Islandiae, et Scandinaviae, *Ofv. Kgl. Svenska Vetenskapsad. Forhandl. Stockholm*, 4, p. 51.
- PETTIBONE, M., 1963. — Marine Polychaete, Worms of the New England Region, pp. 174-179.
- SAINT JOSEPH (Baron de), 1898. — Annélides Polychètes des côtes de France, Manche et Océan, *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 8^e sér., 3, p. 209.
- SMITH, R., 1955. — On the distribution of *Nereis diversicolor* in relation to salinity in the vicinity of Tvarminne, Finland, and the Isefyord, Denmark, *Biol. Bull. Woods Hole*, 108, pp. 326-345.