

REDESCRIPTION DES ADULTES ET COMPARAISON DES DIVERS STADES ONTOGÉNIQUES DES POPULATIONS MÉDITERRANÉENNES ET ATLANTIQUES DE *SCOLELEPIS FULIGINOSA* CLAPARÈDE (ANNÉLIDE POLYCHÈTE).

par

J.-P. Guérin

Laboratoire d'Hydrobiologie marine, Centre universitaire de Luminy, 13288 Marseille et
Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille.

Résumé

L'élevage au laboratoire de représentants de *Scolecipis fuliginosa* en provenance des côtes françaises de l'Océan Atlantique et de la Méditerranée a permis de préciser la morphologie des uncini des individus appartenant aux deux populations. Bien que les adultes des deux aires considérées soient morphologiquement semblables, l'étude du cycle ontogénique a permis de mettre en évidence des différences notables entre les deux populations. Ces différences concernent le comportement reproducteur, la morphologie des gamètes et celle des larves. La localisation des *S. fuliginosa* de Méditerranée dans des zones très polluées où les eaux, pauvres en oxygène, ne sont pas soumises à des courants de marée, est probablement responsable de ces modifications qui pouvaient être regardées primitivement comme une simple adaptation au milieu. Cependant, la comparaison des observations effectuées sur les représentants des deux populations étudiées avec les données bibliographiques concernant la famille des Spionidés permet d'affirmer que les *S. fuliginosa* de Méditerranée et d'Atlantique appartiennent à deux espèces différentes. Toutefois, comme il est impossible actuellement de faire une discrimination morphologique entre les adultes des deux populations (sauf par l'examen des gamètes), il semble injustifié de créer une nouvelle espèce pour les individus atlantiques.

Introduction

Les recherches entreprises sur le méroplancton du Golfe de Marseille (Guérin, 1973 a) et l'élevage en cycle complet au laboratoire (Guérin, 1971) des individus méditerranéens de *Scolecipis fuliginosa*, ont permis de faire deux constatations :

— les adultes méditerranéens, qu'ils soient issus des élevages ou récoltés dans le milieu naturel, ne correspondent pas exactement à la description originale de Claparède (1869) effectuée sur du matériel provenant de la région de Naples ;

— les larves méditerranéennes, issues des élevages ou récoltées dans le plancton, ne correspondent pas exactement à la description de Day (1934) d'après du matériel originaire de la Manche.

Ces deux points pouvaient permettre de penser a priori que les individus méditerranéens et atlantiques de *Scolecipis fuliginosa* Claparède

n'appartenaient pas à la même espèce, bien que portant le même nom, contrairement à l'opinion de Mesnil (1896).

L'élevage d'individus en provenance de l'Atlantique a permis de comparer les stades ontogéniques des populations méditerranéennes et atlantiques. Cette comparaison met en évidence des points de convergence morphologique entre les adultes des deux populations mais aussi un certain nombre de divergences en ce qui concerne l'éthologie de la reproduction, la morphologie et la biologie des larves.

Le présent travail passe en revue ces différents points : redescription des individus méditerranéens et comparaison avec les individus atlantiques ; comparaison des modalités de la reproduction et de la morphologie des larves pour les deux populations.

Matériel et méthodes

Une partie des adultes méditerranéens étudiés provient de la zone de Cortiou où Bellan (1967) situe des populations très denses de *S. fuliginosa*. Les autres individus méditerranéens étudiés sont issus des nombreuses générations obtenues en élevage au laboratoire depuis 1970.

Les adultes atlantiques proviennent de plusieurs localités : Roscoff, Ile d'Oléron et région vendéenne ; des animaux vivants de ces deux dernières régions ont permis d'obtenir des pontes et des larves fournissant une génération F₁.

Les élevages des adultes provenant des deux mers se déroulent à la température constante de 18,5 °C, selon les techniques décrites précédemment (Guérin, 1971). Si l'obtention de pontes régulières ne pose pas de problèmes pour les individus méditerranéens, il n'en est pas de même pour les individus atlantiques qui exigent, pour libérer leurs produits génitaux, des conditions d'agitation et d'oxygénation bien précises.

La technique d'élevage des larves est également différente selon que celles-ci proviennent des individus méditerranéens ou atlantiques. Dans le premier cas, un élevage en eau stagnante réussit parfaitement ; dans le second cas, une aération permanente ou semi-permanente est obligatoire. Ces techniques d'élevage des larves, actuellement bien au point, feront l'objet d'une publication ultérieure.

RÉSULTATS

1. Redescription des individus méditerranéens.

Scolecopsis (Malacoceros) fuliginosa Claparède, 1869.

Diagnose.

Prostomium portant deux cornes frontales, quatre yeux disposés en trapèze. Branchies à partir du premier sétigère, présentes sur tout le corps sauf sur les tout derniers segments. Lamelle dorsale non échantonnée, soudée à la branchie. Soies dorsales toutes capillaires ; soies ventrales capillaires accompagnées d'uncini tridentés à partir du 35-40^e sétigère. Pygidium avec huit cirres.

Description.

Corps long de 4 à 5 cm, large de 1,2 à 1,5 mm ; 100 à 120 sétigères. Prostomium (Fig. 1 A) avec deux cornes frontales disposées en V ; il

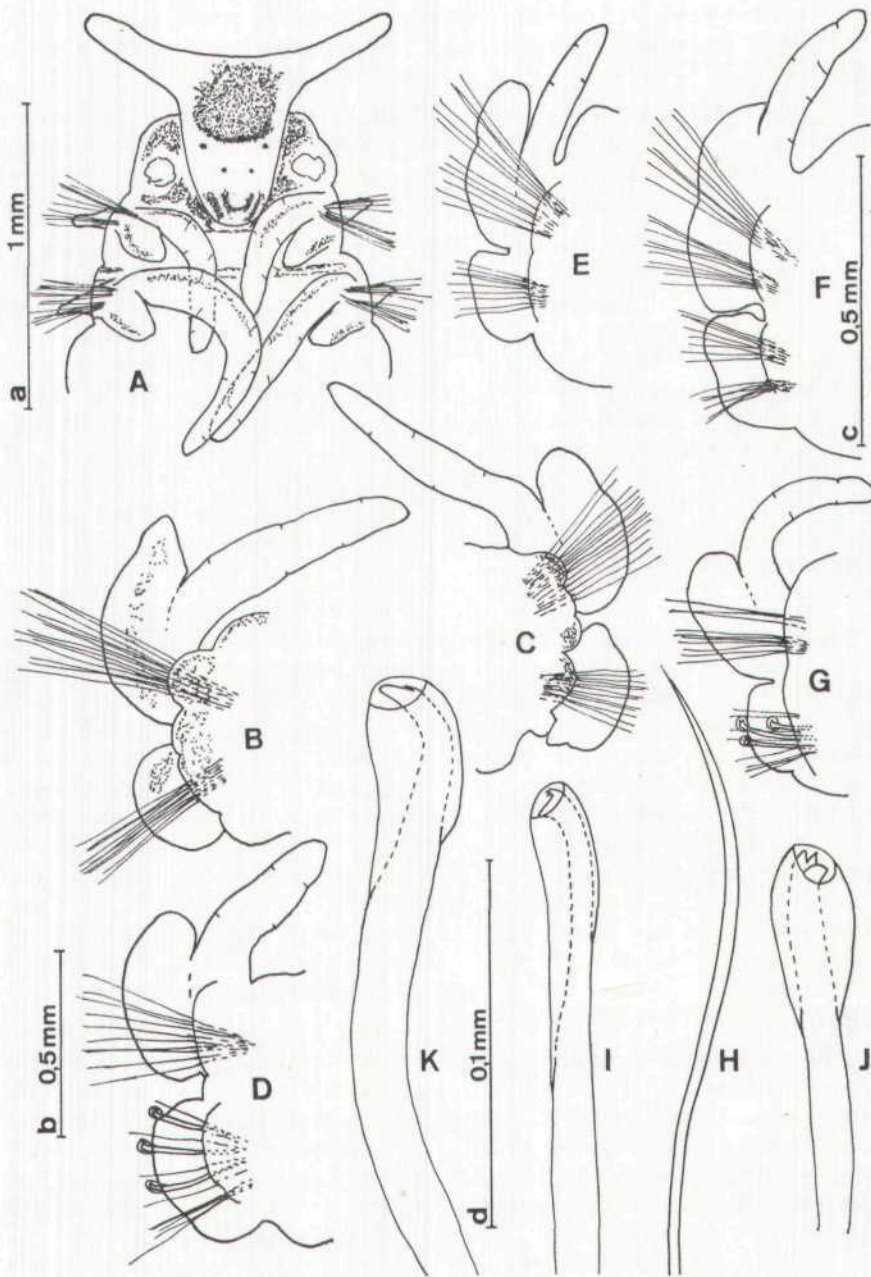


FIG. 1

Redescription des adultes de *Scolelepis fuliginosa*

A : vue dorsale de la région antérieure d'un individu méditerranéen de taille moyenne (les palpes sont ôtées); B, C et D : respectivement 4^e, 11^e et 80^e sétigères d'un individu méditerranéen (Cortiou); E, F et G : respectivement 4^e, 11^e et 80^e sétigères d'un individu atlantique (Roscoff); H : soie capillaire d'un individu méditerranéen; I : soie encapuchonnée d'un individu méditerranéen; J : soie encapuchonnée d'un jeune individu atlantique (génération F₁ obtenue au laboratoire); K : soie encapuchonnée d'un individu atlantique adulte (Roscoff).

Echelles : a : A. - b : B, C, D. - c : E, F, G. - d : H, I, J, K.

porte quatre yeux en trapèze, les deux antérieurs, parfois réniformes, étant les plus écartés ; il est encadré par deux palpes flexueux à gouttière ciliée.

En vue latérale, le prostomium présente deux saillies arrondies disposées sur la ligne médiane : une première saillie qui se termine juste en avant des deux yeux les plus antérieurs, une seconde, correspondant aux organes nucaux.

Les branchies apparaissent sur le premier sétigère et sont présentes jusqu'aux derniers sétigères. La première paire est un peu plus courte que les suivantes qui, repliées deux à deux sur le dos, se croisent largement. La lamelle dorsale est soudée à la branchie sur une petite partie de sa longueur (Fig. 1, B, C et D). Cette lamelle, peu développée au premier sétigère, s'allonge jusqu'au troisième, reste constante, puis diminue petit à petit de taille à partir du 40-50^e sétigère. La lamelle ventrale, petite sur les tout premiers sétigères, est ensuite bien développée, au point que sa partie supérieure vient le plus souvent affronter la partie inférieure de la lamelle dorsale. Il faut noter la présence de lamelles pré-sétales bien visibles, car elles sont pigmentées de noir.

Les soies sont disposées sur deux rangées. Les dorsales sont toutes capillaires ; on peut en distinguer trois types : les dorsales supérieures (4 dans les premiers sétigères, 2 ensuite) sont faiblement limbées et longues (Fig. 1, H) ; les dorsales inférieures, très nombreuses, sont elles aussi limbées mais un peu plus courtes ; enfin, mêlés respectivement aux deux autres groupes, existent deux faisceaux de soies capillaires très effilées qui ne dépassent pas le niveau de la lamelle et sont probablement des soies de remplacement. La rame ventrale des premiers sétigères ne possède que des soies capillaires limbées, à peu près identiques aux dorsales inférieures, et également quelques soies capillaires effilées très courtes. Les uncini apparaissent à la rame ventrale à partir du 35-40^e sétigère. Ces uncini, tridentés, présentent une grosse dent surmontant deux petites dents accolées l'une à l'autre pour former un pied de biche (Fig. 1, I) : ce caractère n'avait apparemment jamais été signalé.

Le nombre de ces diverses soies varie beaucoup d'un animal à l'autre (suivant la taille) et sur les diverses parties du corps d'un même animal. Le premier sétigère porte un nombre réduit de soies qui augmente ensuite, le maximum se situant entre le 5^e et le 15-20^e sétigère, puis diminue considérablement. Les uncini sont aussi en nombre variable ; on en dénombre au maximum 4 par rame, mais il peut n'y en avoir qu'un seul et cela jusqu'à l'extrémité postérieure. Le pygidium (non représenté), précédé d'une zone segmentée achète, porte 8 cirres dont deux sont de taille plus importante que les autres.

La pigmentation est uniquement présente sur les premiers sétigères. Le pigment noir dessine des figures géométriques sur la partie dorsale de chacun des 12 premiers sétigères et il est également présent sur le prostomium ; au-dessous du point d'insertion des palpes non pigmentés, se trouve parfois un gros chromatophore blanc visible sur le matériel vivant. Parfois, quelques chromatophores blancs peuvent également être observés sur la partie dorsale de quelques sétigères antérieurs.

Discussion.

La diagnose de Claparède (1869) doit donc être modifiée puisque les uncini, décrits bidentés, sont en fait tridentés. D'autres exemples peuvent être cités dans le genre *Scolecopsis* (*Malacoceros*) : *S. ciliata* présente des uncini également tridentés (Guérin, 1973) ; *M. indicus*, redécrit par Foster (1971), a des uncini tri- ou quadridentés.

2. Comparaison morphologique des individus méditerranéens du milieu naturel et des individus obtenus en élevage.

Aucune modification morphologique ne semble être apparue sur les animaux issus de nombreuses générations obtenues depuis plus de quatre ans au laboratoire. Tout au plus observe-t-on que le nombre d'uncini atteint trois ou quatre par rame ventrale, tandis que, dans le milieu naturel, il n'y a qu'une soie encapuchonnée par rame. Ce fait est peut-être dû au mode de vie, plus sédentaire dans les élevages que dans le milieu naturel.

La température ne semble pas affecter la morphologie des soies comme dans le cas d'un Polynoidae cité par Hillger et Reish (1970) ; en effet, des *Scolecopsis* élevés à 27 °C ne présentent aucune modification morphologique par rapport aux individus issus du milieu naturel.

3. Morphologie comparée des individus adultes atlantiques et méditerranéens.

Les individus des côtes atlantiques françaises ont été décrits d'une manière très détaillée par Mesnil (1896) qui montre la variabilité de l'espèce en fonction des conditions de milieu. Il n'est pas utile de revenir sur cette description, sauf pour signaler d'une part, que les palpes ne sont jamais striés de noir comme l'indique Mesnil suivi par Fauvel (1927), d'autre part, que les uncini sont, dans ce cas également, tridentés. On observe toutefois une certaine variabilité dans la morphologie de ces uncini dont la dent principale est parfois très recourbée chez les individus de grande taille, ce qui rend l'observation précise des deux dents qui l'accompagnent très délicate, sinon impossible (Fig. 1, K), tandis que celle-ci est très aisée chez les individus jeunes (Fig. 1, J). Il ne fait aucun doute que les populations atlantiques de *S. fuliginosa* possèdent des uncini tridentés, tout comme les individus méditerranéens.

Par rapport aux adultes méditerranéens, ces individus atlantiques sont plus longs et plus gros avec, bien entendu, un nombre de sétigères plus important et des soies capillaires plus nombreuses, mais celles-ci sont très semblables à celles des individus méditerranéens ; les uncini sont, en général, au nombre de 4 par rame ; les lamelles présétales sont très peu marquées chez les individus atlantiques et toujours dépourvues de pigment. Enfin, bien que ce caractère soit probablement peu important, il faut noter que la pigmentation des individus atlantiques, qu'ils soient fixés ou observés vivants, est bien plus discrète que celle des individus de Méditerranée et assez souvent inexistante.

Les *Scolecopsis* d'Atlantique élevés en cycle complet au laboratoire

atteignent également une plus grande taille que les individus méditerranéens, bien qu'élevés dans les mêmes conditions d'éclairement, température et salinité : actuellement plusieurs individus, nés au laboratoire de parents provenant de l'Océan et âgés de 10 mois, mesurent plus de 8 cm ; leur croissance est également plus lente.

En conclusion à cette étude morphologique on peut dire que, dans l'état actuel des observations, aucun critère morphologique ne permet de faire une discrimination nette entre les représentants des deux populations. Il n'en est pas de même en ce qui concerne l'éthologie de la reproduction.

4. Comparaison du comportement reproducteur des représentants des deux populations.

Comme cela a déjà été signalé (Guérin, 1973 b), l'obtention de pontes régulières et fréquentes ne pose aucun problème avec les *S. fuliginosa* de Méditerranée. Ceux-ci sont élevés dans de petits récipients d'une contenance de 200 cc d'eau renouvelée tous les 15-20 jours. Les œufs sont agglomérés dans du mucus, ce qui permet à la ponte de flotter et de trouver, en élevage comme dans le milieu naturel, une teneur en oxygène dissous suffisante pour permettre le développement larvaire (Guérin, sous presse).

Il était du plus haut intérêt d'étudier la reproduction des *S. fuliginosa* d'Atlantique, d'autant que, si de nombreux auteurs décrivent les larves, aucun ne signale avoir observé de pontes, pas même Day (1934), qui a cependant étudié à Plymouth le développement larvaire d'une manière très détaillée, ni Thorson (1946) qui fait la synthèse des observations effectuées par divers auteurs dans l'aire de répartition de l'espèce, mêlant ainsi les observations faites sur les populations méditerranéennes aux observations faites dans les autres mers et océans.

Les individus provenant de Vendée et de l'île d'Oléron, élevés dans de l'eau du Golfe de Marseille, et à une température de 18,5 °C, ont permis d'obtenir quelques pontes, dans des conditions bien précises. Lorsque les individus atlantiques sont laissés dans les cristallisoirs de faible contenance dont les individus méditerranéens se contentent, on peut observer de temps à autre la libération d'œufs, non suivie de développement ; les œufs sont alors libérés dans le cristallisoir sans être englobés dans un mucus, ce qui ne s'observe jamais avec les individus méditerranéens. Pour obtenir, à partir des individus atlantiques, des pontes viables, il est nécessaire de maintenir un couple d'animaux dans une quantité d'eau agitée et aérée, relativement importante (plusieurs litres). On observe alors, le lendemain, des trochophores libres. Des pontes ont ainsi pu être induites tous les 10 jours à partir d'un couple ; mais d'autres couples, bien que possédant de grandes quantités de gamètes, plongés dans une eau prélevée en même temps que celle dans laquelle des pontes ont été obtenues, n'ont jamais déposé de pontes.

Les représentants des deux populations montrent donc des différences nettes en ce qui concerne les modalités de la reproduction ;

les individus méditerranéens pondent très facilement, le déterminisme de la ponte étant largement indépendant des conditions physico-chimiques (température, oxygène, agitation, produits d'excrétion dans les bacs d'élevage) ; ils soustraient leurs œufs au milieu pollué grâce à la sécrétion de mucus qui flotte à la surface de l'eau. Les individus atlantiques ne sécrètent pas de mucus et exigent des conditions précises pour libérer leurs produits sexuels ; les embryons sont soumis aux mêmes conditions que les adultes, leurs œufs étant émis sur le fond sans protection. Il semble que le régime de mer sans marée soit à l'origine de cette adaptation des individus méditerranéens (Guérin, sous presse).

Cette différence fondamentale dans l'éthologie de la reproduction semble responsable d'une autre différence au niveau de la morphologie des œufs, comme le montre l'étude du développement larvaire.

5. Développement larvaire **des** individus méditerranéens.

Spermatozoïde (Planche I, A).

Sa longueur totale est d'un peu moins de 40 μ , dont 7 μ pour la tête, étroite et allongée. Les spermatozoïdes sont du type « aberrant » de Franzén (1956).

Ovocyte et **œuf** (Fig. 2, A).

Il est possible d'obtenir des ovocytes à partir de femelles mûres en les plaçant dans une solution de clométhiazole dosée à 0,5 g/l. Le clométhiazole est un anesthésique (Ehrhardt et al., 1970) envers lequel les *Scolecopsis* femelles réagissent d'une manière particulière ; en effet, après un séjour de 1 à 2 minutes dans la solution, les ovocytes sont émis en chapelets à partir des orifices néphridiens. La moindre agitation sépare entre eux les ovocytes ; il n'y a pas de sécrétion de mucus dans ces conditions expérimentales. Toutes les tentatives qui ont été faites pour provoquer la fécondation des ovocytes ainsi obtenus ont échoué.

Ces ovocytes de forme variable, car fortement comprimés dans le corps de la femelle avant leur émission, prennent, après la fécondation, une forme ovoïde (longueur : 150 μ environ) ; ils sont enveloppés dans une coque (chorion) de 5 μ d'épaisseur, absolument lisse, aussi bien sur du matériel vivant que fixé. L'observation de la surface de la coque de certains œufs abortifs où le cytoplasme est rétracté permet cependant de percevoir de très légers épaissements à la surface externe ; l'emploi d'un microscope à balayage serait nécessaire pour étudier correctement cette surface.

Trochophore de 18 h, longueur 160 μ (Fig. 2, B).

La trochophore ovoïde, contenue dans la coque de l'œuf dont la surface extérieure est toujours presque lisse, reste emprisonnée dans le mucus qui agglomère la ponte lors du dépôt de celle-ci par les deux conjoints. Elle se déplace cependant en tournant sur elle-même, mue

par une télotroche et une prototroche ; cette dernière est constituée par une douzaine de groupes de cils irrégulièrement disposés sur la périphérie de l'animal, puisqu'il y a une discontinuité dans la zone dorsale. Le pôle apical est surmonté d'une touffe de flagelles assez courts. En avant de la prototroche, apparaissent déjà deux minuscules yeux rouges. La trochophore est de la même couleur que l'œuf.

Trochophore de 36 h, longueur 200 μ (Fig. 2, C).

La larve s'est allongée et semble être comprimée dans sa coque, toujours bien visible. Un premier segment, en cours de formation, possède déjà deux soies fines qui font saillie à l'extérieur de chaque côté, mais les sacs sétigères ne sont pas encore visibles. La prototroche s'est déjà un peu renforcée, de même que la télotroche. Les yeux du stade précédent ont grandi et sont devenus bruns : ce sont les futurs yeux composés. Le pygidium comporte quatre glandes anales.

Métatrochophore de 48 h, longueur 220 μ (Fig. 2, D).

La prototroche se limite maintenant, du côté dorsal, aux épaulettes péristomiales mais persiste intégralement sur la face ventrale. La coque est encore distincte mais l'espace clair qu'elle déterminait autour de la larve est devenu moins important. Tandis que les yeux du stade précédent ont pris leur forme définitive, une autre paire a fait son apparition sur le prostomium ; ces nouveaux yeux, très petits, sont rouges. Les sacs sétigères sont maintenant bien formés sur deux segments. Les soies sont fines, très légèrement barbelées et dépassent la partie postérieure du corps qui ne comporte toujours que quatre glandes anales. La bouche est en cours de différenciation et commence à devenir fonctionnelle : la larve ingère le mucus qui l'emprisonne.

Métatrochophore de 3 sétigères, 3 jours, 240 μ (Fig. 2, E).

Les larves se libèrent, pour la plupart, à ce stade : en effet, le mucus est en grande partie ingéré et seules quelques bribes, activement dévorées par les larves, subsistent. La conséquence de cette ingestion est la présence, chez un grand nombre de larves, d'une tache noirâtre volumineuse dans l'intestin. Les larves sont maintenant pélagiques ; la segmentation commence à apparaître ; la coque de l'œuf s'est intégrée à la cuticule de la larve. Prostomium et péristomium présentent maintenant leur forme définitive, caractéristique des larves de *Scolecopsis*. Une troisième paire d'yeux a commencé à faire son apparition. C'est à ce stade qu'il convient de commencer à nourrir les larves.

Métatrochophore de 3 sétigères, 3,5 jours, 270 μ (Fig. 2, F).

La conséquence de la résorption de la coque est un allongement rapide de ces larves qui viennent également d'acquies leur première pigmentation ; celle-ci est très discrète et ne se distingue que sur des animaux soumis à un intense éclairage en lumière incidente. Cette pigmentation se compose uniquement de chromatophores blanc bril-

lant : deux sur les épaulettes du péristomium, deux sur les parties latérales du pygidium. De plus, l'orifice du vestibule buccal est souligné par deux bandes pigmentaires très étroites ; il est entouré par une zone ciliée très étendue.

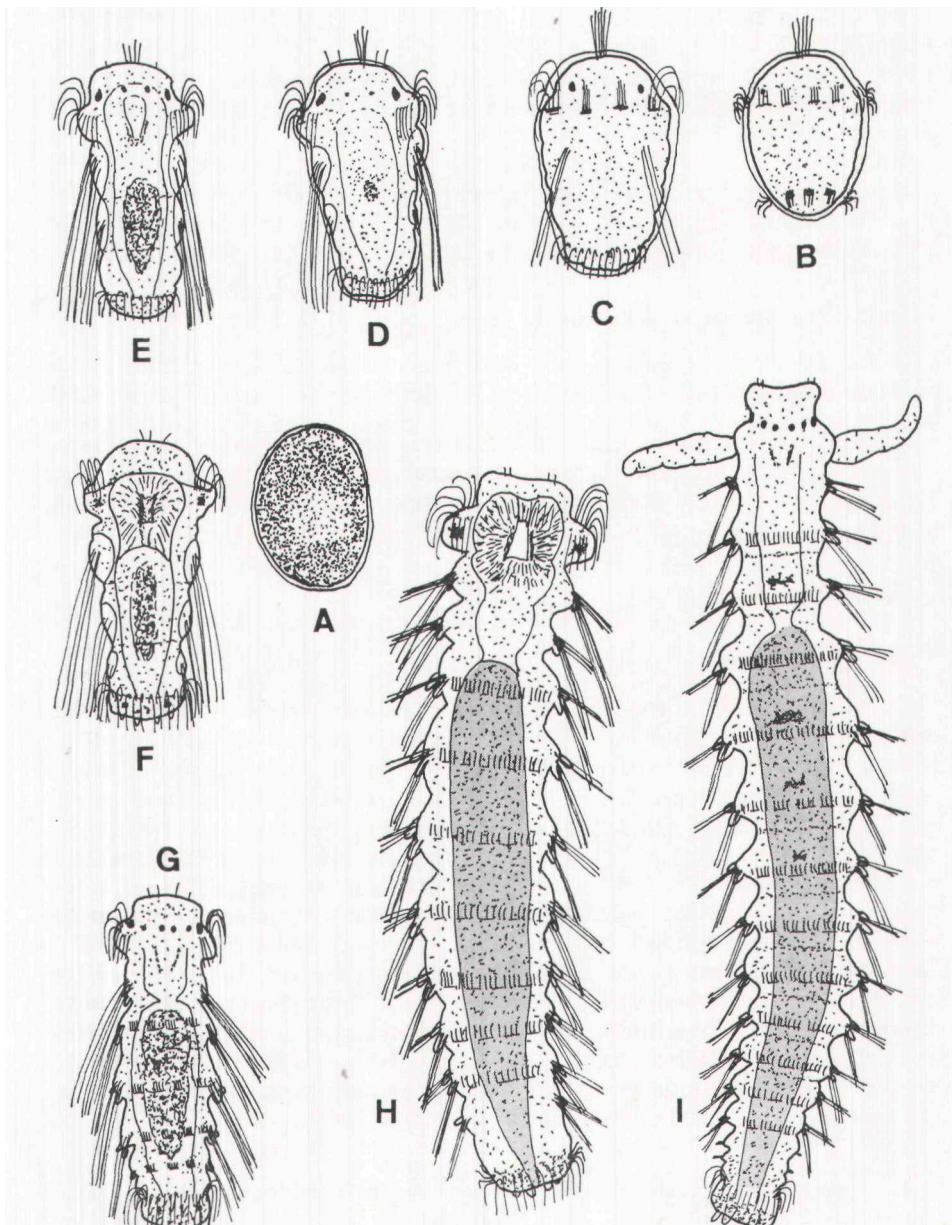


FIG. 2
Description du développement larvaire des individus méditerranéens
de *Scolelepis fuliginosa*

A : ovocyte ; B : trochophore de 18 h, en vue dorsale ; C : trochophore de 36 h, en vue dorsale ; D : métatrochophore de 48 h, en vue dorsale ; E : métatrochophore de 3 jours, en vue dorsale ; F : métatrochophore de 3,5 jours, en vue ventrale ; G : métatrochophore de 6 jours, en vue dorsale ; H : métatrochophore de 11 jours, en vue ventrale ; I : larve prête à se métamorphoser, de 14 jours, en vue dorsale.

Métatrochophore **de 5 sétigères, 6 jours, 510 μ** (Fig. 2, G).

Le prostomium, proéminent, surmonte légèrement la partie antérieure du péristomium. Les larves possèdent maintenant trois paires d'yeux de la taille définitive. Les palpes sont ébauchés en arrière des épaulettes. Les soies dorsales, toutes barbelées, s'insèrent sur des sétigères pourvus de cirres dorsaux. Les soies ventrales sont lisses et peu nombreuses. Le troisième sétigère est de taille sensiblement plus importante que les autres. Les larves présentent la même pigmentation que le stade précédent ; elle est cependant un peu plus visible ; il s'y ajoute une paire de chromatophores sur le troisième sétigère et quelques taches de mélanine peu importantes sur le prostomium. Le pygidium présente maintenant de très nombreuses glandes anales.

Métatrochophore **de 10 sétigères, 11 jours, 1 mm** (Fig. 2, H).

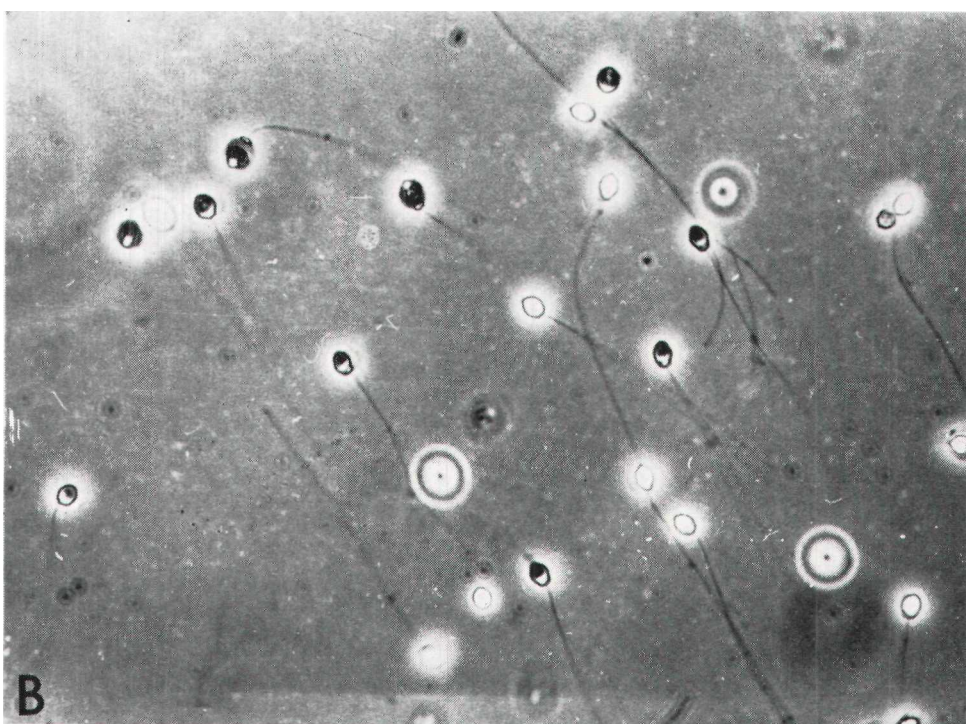
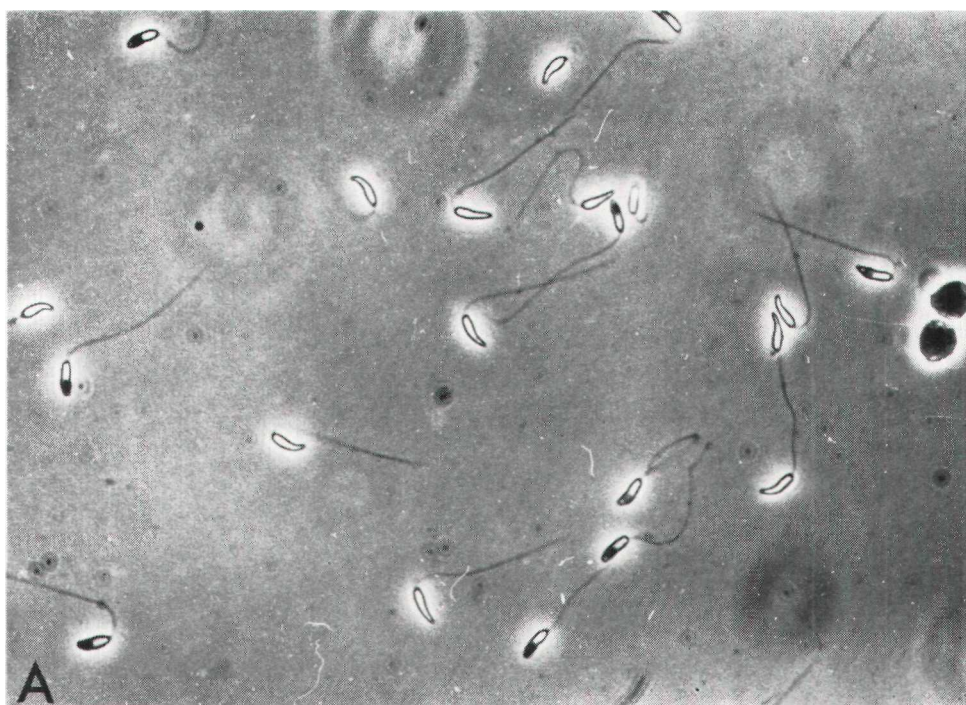
La structure générale ne s'est pas modifiée. Les cirres parapodiaux sont un peu plus visibles ; les deux derniers sétigères portent à leur rame ventrale une unique soie encapuchonnée ; le pygidium a acquis deux cirres dorsaux. La pigmentation de la face dorsale s'est un peu précisée, avec l'apparition d'une paire de chromatophores sur les quatrième et cinquième sétigères. Très souvent, cependant, l'un des deux chromatophores de la paire manque. Sur la face ventrale les gastrotroches ont fait leur apparition : elles sont présentes sur tous les sétigères.

Larve prête **à se métamorphoser**: 13-14 sétigères, 14 jours, 1,4 mm (Fig. 2, I).

Le prostomium montre deux excroissances antéro-latérales qui sont les ébauches des cornes frontales. Les palpes se sont développés ; en général tenus en position latérale lorsque la larve nage, ils atteignent le niveau du quatrième sétigère. Les soies larvaires sont peu à peu remplacées par des soies définitives plus courtes. Les cirres parapodiaux s'aplatissent et se transforment en lamelles. Les branchies sont encore absentes. Les uncini sont présents sur les sétigères nouvellement formés, au nombre de deux ou trois. Sur la face dorsale sont apparues des bandes pigmentées noires transversales, situées à la partie postérieure des sétigères, à partir du second, juste en arrière des bandes ciliées dorsales. La pigmentation (blanche ou noire), reste faible et n'est perceptible qu'en lumière incidente. Le corps des larves est pratiquement transparent, excepté au niveau de l'intestin pigmenté par la nourriture ingérée et du pygidium glandulaire, de teinte brune.

6. Comparaison du développement larvaire des individus méditerranéens et atlantiques.

En ce qui concerne le développement larvaire des populations atlantiques, suivi également au laboratoire, il n'y a rien à ajouter à la très complète description de Day (1934). On peut cependant regretter que cet auteur ne donne pas la température à laquelle étaient maintenus ses élevages : à 18,5 °C, il nous a été possible d'obtenir les



J.-P. GUÉRIN

PLANCHE I

Spermatozoïdes de *Scolelepis fuliginosa*, en contraste de phase

A: populations méditerranéennes (longueur totale: 40 μ); B: populations atlantiques (longueur totale : 60 μ).

premières métamorphoses d'individus atlantiques 20 jours après l'émission des œufs. Les points de divergence observés entre les larves des deux populations, réunis dans le tableau 1, sont passés en revue ci-après.

a) Morphologie des spermatozoïdes. Le tableau 1 indique que les spermatozoïdes des deux populations sont extrêmement différents (Planche I, B). Ceux des individus atlantiques sont, en effet, du type « primitif » de Franzén, 1956 : ils ont une tête de 5 µ, pour une longueur totale d'environ 60 µ, et sont donc plus longs que les spermatozoïdes des individus méditerranéens mais avec une tête plus petite. Leur réfringence, en contraste de phase, est également plus importante.

TABLEAU 1
Caractères biologiques et écologiques des divers stades ontogéniques des individus appartenant aux populations atlantiques et méditerranéennes de *Scolecopsis fuliginosa*.

Caractères	Populations	
	atlantiques	méditerranéennes
a. Spermatozoïdes	type « primitif » longueur : 60 µ	type « aberrant » longueur : 40 µ
b. Coque des ovocytes	en nid d'abeille	presque lisse
c. Ponte	sur le sédiment, sans mucus	flottante, englobée dans du mucus
d. Cirre ventral du 3 ^e sétigère	pigmenté	non pigmenté
e. Chromatophores dorsaux	Day : bien visibles Elevages à Marseille : discrets	discrets, parfois absents
f. Bandes pigmentaires dorsales	absentes	présentes, mais peu visibles
g. Gastrotroches	sur 3 ^e , 5 ^e , 7 ^e , 9 ^e	sur tous les sétigères, à partir du 3 ^e
h. Durée du développement larvaire à 18,5 °C et S : 39 p. 1000	18 à 20 jours	12 à 14 jours
i. Exigences pour dépôt de ponte et développement larvaire	aération et agitation	ni aération ni agitation

b et c) Day signale et représente à Plymouth, une membrane externe de l'ovocyte avec une structure en nid d'abeille bien nette ; les individus méditerranéens ont des ovocytes pratiquement lisses. Cette structure de la membrane des ovocytes atlantiques doit leur conférer une résistance assez notable à l'écrasement, résistance qui apparaît nécessaire pour deux raisons : — les œufs sont émis librement, donc au contact du sédiment et dans une zone agitée périodiquement par des courants de marée ; — lors de leur émission, les œufs sont susceptibles d'être roulés par le déferlement sur des grains de sable ; les œufs doivent donc résister à deux actions complémentaires : usure et surtout chocs.

La présence de mucus autour des œufs méditerranéens les soustrait à toute action mécanique : la membrane de l'œuf est moins

résistante. C'est là encore une adaptation aux conditions de vie dans une mer sans marée.

On peut même ajouter que la présence de mucus autour des pontes des individus atlantiques serait probablement défavorable, les pontes risquant alors d'être entraînées vers le rivage et déposées par les vagues sur le sable dans des zones immergées par intermittence, ou laissées à sec lors de la marée descendante.

d) Présence d'un cirre ventral plus volumineux et pigmenté chez les individus atlantiques. Ce caractère bien visible sur les larves obtenues au laboratoire, est conforme à la description de Day (1934). Il est absent chez les larves méditerranéennes : ce point de divergence est assez important car la présence de ce cirre permet de différencier avec certitude, dans le plancton d'origine océanique, les larves de *S. fuliginosa* des larves des deux autres espèces signalées sur les côtes françaises. Cette possibilité de discrimination n'existe pas en Méditerranée.

e) Chromatophores dorsaux. Day les signale comme « dense pigment spots », donc bien visibles a priori ; je ne les ai cependant jamais nettement observés sur les larves nées au laboratoire à partir d'individus atlantiques, ni en éclairage réfléchi, ni en éclairage incident. Cette absence est peut-être due aux conditions d'élevage. En tout état de cause, la pigmentation est un mauvais critère de discrimination qui apparaît, une fois de plus, sujet à caution. Il faut cependant faire remarquer que c'est le seul critère utilisable pour distinguer les larves de *S. fuliginosa* et *S. ciliata* de Méditerranée.

Sur les larves méditerranéennes de *S. fuliginosa*, ces chromatophores dorsaux sont très discrets, parfois absents. Les individus métamorphosés présentent parfois un chromatophore blanc jaunâtre, bien visible en arrière du prostomium, et qui peut persister chez l'adulte.

f) Ces bandes pigmentaires, visibles uniquement sur les individus méditerranéens, permettent de distinguer avec certitude les larves des deux populations.

g) La présence de gastrotroches sur tous les sétigères des larves méditerranéennes est un caractère original qui ne s'observe pas chez les larves atlantiques ni chez les larves méditerranéennes de *S. ciliata*. Il semble que l'on puisse voir là une autre adaptation à la vie pélagique en eau polluée et pauvre en oxygène dissous, puisque ces gastrotroches supplémentaires permettent une sustentation meilleure, donc rendent plus aisé le maintien très près de la surface, dans les eaux les plus riches en oxygène. D'autre part, le nombre plus important de cils permet un renouvellement plus important de l'eau sur la surface du corps, ce qui facilite la respiration cutanée, les larves ne possédant pas encore de branchies. Sur les côtes atlantiques, le brassage occasionné par les marées assure en permanence une saturation de l'eau en oxygène.

h) Durée du développement larvaire. Dans les mêmes conditions expérimentales, on enregistre un délai supplémentaire d'une semaine entre la ponte et l'obtention des premières métamorphoses pour les individus atlantiques par rapport aux individus méditerranéens. La

cause de cet allongement de la durée de vie larvaire est peut-être à attribuer au fait que les très jeunes stades atlantiques n'ont pas de mucus à leur disposition pour se nourrir, comme c'est le cas pour les individus méditerranéens, chez lesquels il a été possible de mettre en évidence le rôle nutritionnel du mucus (Guérin, 1974). Signalons que les individus méditerranéens de *S. ciliata*, libérés également sans mucus, ont une durée de vie larvaire minimale de 18 jours au laboratoire.

i) Les larves méditerranéennes et les adultes de *S. fuliginosa* paraissent nettement plus tolérants vis-à-vis des faibles teneurs en oxygène dissous que les larves et les adultes atlantiques, comme le montre la nécessité presque absolue d'élever les larves atlantiques dans une eau aérée et agitée. Des mesures de consommation d'oxygène seront entreprises ultérieurement avec les représentants des deux populations.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les observations précédentes mettent en évidence une nette différence dans la physiologie de la reproduction de deux populations d'une même espèce, séparées géographiquement. Au point de vue morphologique, il n'a pas été encore possible de déceler une quelconque différence entre les adultes des deux populations, mais de notables différences interviennent au cours du cycle ontogénique, au niveau des gamètes et des larves. Si l'on considère l'ensemble du cycle ontogénique des représentants des deux populations, il ne fait aucun doute que l'on puisse distinguer deux races, sinon deux espèces ; si l'on se cantonne dans la comparaison morphologique des adultes, aucune discrimination n'est actuellement possible.

Des différences physiologiques entre populations séparées géographiquement ont déjà été signalées chez les Spionidae. C'est ainsi que Dean et Blake (1966) montrent que des larves de *Boccardia hamata*, provenant respectivement des côtes E et W des Etats-Unis, présentent un comportement bien différent lors de la métamorphose. Guérin (1972) signale, pour *Spio decoratus*, un développement pélagique dans le Golfe de Marseille et un développement benthique dans une baie fermée à Antibes, localité située à moins de 200 km.

Parfois même, divers modes de reproduction coexistent au sein d'une même population. Simon (1968) signale, pour *Spio setosa*, l'existence de deux types de développement larvaire, l'un benthique, l'autre pélagique.

Un cas complexe est celui de *Pygospio elegans* à qui certains auteurs (Thorson, 1946 ; Smidt, 1951) n'hésitent pas à attribuer trois types de larves pélagiques ; selon Söderström (1920) cette espèce serait susceptible de présenter également deux types de développement, benthique et pélagique. Selon Hannerz (1956) il n'y aurait qu'un seul type morphologique de larves : celles-ci seraient susceptibles de rester plus ou moins longtemps dans leur cocon. Cependant, le polymor-

phisme semble être réel, puisque les types A et C de Thorson (1946) sont retrouvés respectivement par Cazaux (1970) à Arcachon et Hannerz (1956) dans le Gullmar Fjord. Enfin, à côté de la reproduction sexuée, Söderström (1920) puis Rasmussen (1953, 1973) mettent en évidence un mode de reproduction asexuée.

Pour *Spio martinensis*, présent sur les côtes atlantiques, Mesnil et Caullery (1917) signalent deux types de pontes, Hannerz deux types de larves, qui sont toutes deux à l'origine de jeunes stades benthiques morphologiquement semblables. Un jeune stade benthique identique à celui que décrit Hannerz est également obtenu en Méditerranée à partir des larves de *Spio decoratus* (Guérin, 1970).

Tous ces exemples ne permettent cependant pas de comprendre exactement l'importance des différences morphologiques et physiologiques observées entre les deux populations de *S. fuliginosa* étudiées. Ces différences ne prennent toute leur valeur que si l'on considère l'ensemble de la famille des Spionidés.

Dès 1920, Söderström propose de classer les Spionidés en deux groupes, en utilisant comme critère la morphologie des gamètes et le mode de reproduction. Le groupe 1 comprend les genres *Nerinides*, *Nerine*, *Aonides*, *Laonice*, *Spiophanes*, *Prionospio* et *Scolecopsis*. Dans ce groupe, les œufs sont pondus librement ; ils sont protégés par une coque épaisse et les spermatozoïdes sont du type « primitif » (Franzén, 1956), à tête courte. Le groupe 2, défini par Söderström, comprend les genres *Spio*, *Microspio*, *Pygospio* et *Polydora* : les ovocytes ont des coques fines ; les spermatozoïdes, à tête longue (type « aberrant » de Franzén), sont émis dans des spermatophores, ou transférés dans les réceptacles séminaux de la femelle lors d'une « copulation » (ce point, assez hypothétique dans certains cas, mériterait d'être approfondi).

En se basant sur la morphologie larvaire, Hannerz (1956) estime qu'il faut séparer le genre *Scolecopsis* du groupe 1 de Söderström car les larves de ce genre possèdent des caractères propres aux deux groupes. Le genre *Scolecopsis* a ainsi une position « charnière », mais restait jusqu'à présent plus proche du groupe 1 que du groupe 2.

Les observations effectuées sur les *S. fuliginosa* de Méditerranée confirment la relation entre la morphologie des spermatozoïdes, des ovocytes et le mode de fécondation, établie par Söderström (1920), confirmée par Hannerz (1956) et Franzén (1956) ; dans ce contexte, la masse de mucus joue un rôle équivalent au cocon, bien que ce soient les deux conjoints qui la sécrètent et non la femelle seule. Ces observations confirment également la position intermédiaire du genre *Scolecopsis* entre les deux groupes de Spionidae mais rompt l'unité de ce genre en opposant les populations méditerranéennes de *S. fuliginosa* aux populations atlantiques. En effet, la présence de gastrotriches à tous les sétigères (caractère du groupe 1 de Söderström, complété par Hannerz) rapproche les larves méditerranéennes de *S. fuliginosa* — et elles seules dans le genre *Scolecopsis*, dans l'état actuel de nos connaissances — du groupe 1. Par contre, la morphologie des gamètes et le mode de reproduction des populations méditerranéennes rapprochent ces individus — et eux seuls dans le genre *Scolecopsis* — du groupe 2 de Söderström-Hannerz.

Les *S. fuliginosa* de Méditerranée paraissent ainsi beaucoup plus

proches, en ce qui concerne la morphologie des gamètes et le mode de reproduction, des genres *Spio*, *Microspio*, *Pygospio* et *Polydora* que des autres espèces du genre *Scoelelepis*.

Dans ce contexte, les modifications survenues au niveau des populations méditerranéennes de *S. fuliginosa* qui dérivent probablement des populations atlantiques, sont replacées dans la lignée évolutive des Spionidés.

De ce point de vue, il semble logique d'opposer les genres appartenant au groupe 1 de Söderström où la fécondation est externe, au groupe 2 où l'acquisition, hypothétique dans certains cas, de la fécondation interne, est suivie d'un dépôt de ponte dans un cocon à l'abri duquel le développement se poursuivra plus ou moins longtemps suivant les réserves de l'œuf ou le nombre de cellules nourricières. De plus, la possibilité d'un développement limité probablement aux époques où la nourriture est abondante, permet d'obtenir de nouveaux individus qui occupent la place disponible dès leur éclosion : ces espèces seront donc susceptibles de prospérer rapidement.

Les *S. fuliginosa* de Méditerranée présentent, en quelque sorte, un compromis entre ces deux modes de reproduction. La sécrétion d'une masse de mucus lors d'une pseudocopulation limite un gaspillage éventuel de gamètes et assure — au moins dans les élevages — la fécondation de tous les œufs. L'aptitude à sécréter du mucus qui a permis aux adultes issus des larves provenant de l'Océan de se reproduire et d'implanter une population, apparaissant conjointement avec une modification morphologique des gamètes, est un phénomène de microévolution, déterminé par les conditions ambiantes. Ce qui, à l'origine, apparaît comme un phénomène purement local peut et doit, selon Allee et al. (1949), déboucher sur une spéciation. Ultérieurement, une souche ayant acquis le caractère qui permet à la population de se développer, d'autres modifications interviendront, qui pourront intéresser d'autres caractères. Le phénotype des adultes des deux populations étudiées n'a pas encore subi de modifications, sans doute parce qu'il est adapté sous sa forme actuelle aux conditions ambiantes ; aussi le processus de spéciation apparaît-il moins poussé dans le cas qui nous intéresse que dans le cas des espèces, probablement sympatriques, *Spio martinensis*-*Spio decoratus*. Malgré l'impossibilité actuelle de faire une discrimination entre les adultes (sauf par l'examen des gamètes), il ne fait plus de doute que les populations méditerranéennes et atlantiques de *S. fuliginosa* appartiennent à deux espèces distinctes. Toutefois, cette impossibilité de discrimination rend injustifiée une éventuelle création d'espèce pour les individus atlantiques (rappelons que le nom spécifique a été attribué par Claparède à des individus récoltés à Naples ; il y a donc antériorité pour les individus méditerranéens).

Il serait souhaitable qu'une révision des genres *Scoelelepis* (*Malacoceros*) et *Rhynchospio* intervînt rapidement et que cette révision fût basée sur un examen précis des uncini (qui se révèlent assez fréquemment tridentés) et, également, un examen des gamètes. Il y aurait peut-être lieu, à cette occasion, de placer dans un genre nouveau les espèces (ou peut-être l'unique espèce méditerranéenne *S. fuliginosa* Claparède) dont les gamètes femelles ont une coque fine, pour bien

marquer ainsi leur rapprochement avec le groupe 2 de Spionidae défini par Söderström (1920) — le troisième groupe de Hannerz, 1956 — et leur opposition aux autres espèces de *Scolecopsis*.

Je remercie très sincèrement le Dr J. Picard qui m'a très aimablement fourni des individus de Roscoff, J.P. Lagardère ainsi que Y. Gruet qui m'ont envoyé des exemplaires vivants respectivement de l'Île d'Oléron et de Vendée, ainsi que J. Le Campion, qui a réalisé les photographies.

Summary

Redescription of adults and comparison of different ontogenic stages between mediterranean and atlantic populations of *Scolecopsis fuliginosa* Claparède (Annelida, Polychaeta).

The rearing in laboratory culture of some specimens from the french coast of Atlantic Ocean and Mediterranean Sea enables to go into details regarding the morphology of uncini in these distinct populations. Though adults from both of the populations would be morphologically identical, the study of the ontogenic cycle shows noticeable differences between them. These differences concern reproductive behaviour, morphology of sexual products and larval morphology. On the Mediterranean coast of France, where no important tidal range occurs, *Scolecopsis fuliginosa* lives in polluted areas, under waters the oxygen content of which is depleted. These conditions were regarded as responsible for the biological modifications described. Nevertheless, comparison between observations on animals of both of the populations and literature data about the whole family of Spionidae suggest that the observed differences are very important; so it appears likely that both the populations belong to two distinct species, but the morphological similarity between adults does not allow to any discrimination. So it seems unjustified to denominate differently these populations until further information should be available.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEE, W.C., EMERSON, A.E., PARK, o., PARK, T. and SCHMIDT, K.P., 1949. — Principles of animal ecology. Saunders: 837 pp.
- BELLAN, G., 1967. — Pollution et peuplements benthiques sur substrat meuble dans la région de Marseille. Première partie. Le secteur de Cortiou. *Rev. Intern. Océanogr. Méd.*, 8, pp. 51-95.
- CAZAUX, C., 1970. — Recherches sur l'écologie et le développement larvaire des Polychètes de la région d'Arcachon. Thèse Univ. Bordeaux : 355 pp.
- CLAPARÈDE, E., 1869. — Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. *M2m. Soc. PhYs. Hist. nat. Genève*, 20 (1), pp. 1-225.
- CLAPARÈDE, E. und MECZNIKOV, E., 1869. — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungs-geschichte der Chaetopoden. *Zeiss. wiss. Zool.*, 19, pp. 163-205.
- DAY, J.H., 1934. — Development of *Scolecopsis fuliginosa* (Claparède). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 19 (2), pp. 633-654.
- DEAN, D. and BLAKE, J.A., 1966. — Life history of *Boccardia hamata* on the East and West Coasts of North America. *Biol. Bull.*, 130, pp. 316-330.
- EHRHARDT, J.P., WISSOCQ, J.C. et NIAUSSAT, p., 1970. — Le clométhiazole, un nouvel anesthésique pour les animaux marins. *C.R. Soc. Biol.*, 104 (10), pp. 1984-1988.
- FAUVEL, p., 1927. — Polychètes Sédentaires. *Faune de France*. Paris, Lechevalier, 16, 494 pp.
- FOSTER, N.M., 1971. — Redescription of the Spionid Polychaete *Malacoceros* (*Malacoceros*) *indicus* (Fauvel 1928). *J. Fish. Res. Board Canada*, 28 (10), pp. 1454-1456.
- FRANZEN, A., 1956. — On spermiogenesis morphology of the spermatozoon, and biology of fertilization among invertebrates. *Zool. Bidrag Uppsala*, 31, pp. 355-482.
- GUÉRIN, J.P., 1971. — Utilisation de nourritures artificielles pour l'élevage de jeunes stades d'invertébrés benthiques. *Téthys*, 2 (3), 1970, pp. 557-566.

- GUÉBIN, J.P., 1972. — Rapports taxonomiques et développement larvaire de *Spio decoratus* Bobretzky 1871 (Annélide Polychète). *Cah. Biol. Mar.*, 13, pp. 321-339.
- GUÉBIN, J.P., 1973 a. — Contribution à l'étude systématique, biologique et écologique des larves méroplanctoniques de Polychètes et de Mollusques du Golfe de Marseille. I. - Le cycle des larves de Polychètes. *Téthys*, 4 (4), 1972, pp. 859-880.
- GUÉBIN, J.P., 1973 b. — Premières données sur la longévité, le rythme de ponte et la fécondité de *Scoelepis* cf. *fuliginosa* (Polychète Spionidé) et élevage. *Mar. Biol.*, 19 (1), pp. 27-40.
- GUÉBIN, J.P., 1974. — Rôle du mucus entourant la ponte dans la survie des embryons et la vitesse de croissance des larves de *Scoelepis fuliginosa* Claparède (Annélide, Polychète). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 279 (4). Série D, pp. 363-366.
- HANNERZ, L., 1956. — Larval development of the Polychaete families Spionidae Sars, Disomidae Mesnil and Poecilochaetidae, n. fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zool. Bidrag Uppsala*, 31, pp. 1-204.
- HILLGER, K.A. and REISH, D.J., 1970. — The effect of temperature on the setal characteristics in Polynoidae (Annelidae, Polychaeta). *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, 69 (2), pp. 87-99.
- MESNIL, F., 1896. — Etudes de morphologie externe chez les Annélides. Les Spionidiens de la côte de la Manche. *Bull. Sc. France-Belgique* (sér. 4), 29 (8), pp. 110-287.
- MESNIL, F. et CAULLERY, M., 1917. — Un nouveau type de dimorphisme évolutif chez une Annélide Polychète (*Spio martinensis* Mesnil). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 165, pp. 646-648.
- RASMUSSEN, E., 1953. — Asexual reproduction in *Pygospio elegans* Claparède (Polychaeta sedentaria). *Nature*, 171, p. 1161.
- RASMUSSEN, E., 1973. — Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11, pp. 1-507.
- SIMON, J.L., 1968. — Occurrence of pelagic larvae in *Spio setosa* Verrill 1873 (Polychaeta Spionidae). *Biol. Bull.*, 134 (3), pp. 503-515.
- SMIDT, E.L.B., 1951. — Animal production in the Danish Waddensea. *Meddr. Komm. Danm. Fisk. Havunders* (Ser. Fisk.), 11 (6), pp. 1-151.
- SÖDERSTRÖM, A., 1920. — Studien über die Polychaeten familie Spionidae. Inaug. Diss. Uppsala, Almqvist and Wicksells, 266 pp.
- THORSON, G., 1946. — Reproduction and larval ecology of Danish marine invertebrates. *Meddr. Komm. Danm. Fisk. Havunders* (Ser. Plankton), 4 (1), pp. 1-523.