

PREMIÈRES OBSERVATIONS SUR LA MORPHOGENÈSE  
DE LA COQUILLE LARVAIRE  
DE *SPISULA SUBTRUNCATA* (DA COSTA)  
EN ÉLEVAGE EXPÉRIMENTAL.

par

**Marcel Le Pennec**

Laboratoire de Zoologie, Aquaculture et Pollutions marines  
Faculté des Sciences et Techniques, Brest.

**Résumé**

L'élevage expérimental de *Spisula subtruncata* permet de suivre en détail la morphogenèse de la coquille et surtout de la charnière qui représente le principal caractère de détermination des jeunes larves. En outre, l'analyse des données obtenues par l'ontogenèse de la charnière permet d'établir un parallèle avec la phylogénie et d'apprécier le degré d'évolution de cette espèce.

**Introduction**

*Spisula subtruncata* est un hôte fréquent des plages sablo-vaseuses des côtes atlantiques **européennes**. Bien que cette espèce ait une préférence pour la zone intertidale, on la rencontre encore jusque vers 40 m **de** profondeur (Tebble, 1966).

La coquille blanchâtre est recouverte d'un périostracum brun et déliquescent. Elle est triangulaire et légèrement inéquilatérale. En raison de sa taille inférieure à 3 cm, c'est un bivalve sans valeur commerciale.

Il n'existe que peu de **publications** scientifiques traitant de cette espèce. Les seules descriptions attribuées à la larve de *Spisula subtruncata* sont celles de Kändler (1926) et Jorgensen (1946), mais les larves ainsi étudiées ayant une taille à la métamorphose de 310 % selon Kändler et 410  $\mu$  ou plus selon Jorgensen, cela laisse penser que la dénomination spécifique des larves est erronée. En revanche, *Spisula solidissima* des côtes américaines a fait l'objet de nombreux travaux et son élevage au laboratoire a été réalisé par plusieurs chercheurs dont Loosanoff *et al.* (1966), Chanley et Andrews (1971), Cable (1974). La même remarque s'impose pour *Macira sachalinensis* des côtes japonaises **qui** a été élevé dès 1953 par Imai *et al.*

### Matériel et méthodes

Les adultes sexuellement mûrs ont été récoltés lors des basses mers de vives eaux sur la grève de l'anse du Roz, située au fond de la rade de Brest.

Les gamètes ont été obtenus par stimulation thermique des géniteurs (température maximale : 25 °C ; minimale : 15°C).

Le développement embryonnaire et l'élevage des larves ont été réalisés dans des béciers contenant 2 litres d'eau de mer. La méthode utilisée a été décrite par Lucas *et al.* (1976).

Afin de limiter la population bactérienne, nous avons ajouté du chloramphénicol à l'eau d'élevage, à raison de 8 mg/l.

L'élevage a été réalisé à la température du laboratoire, soit  $18^{\circ}5 \pm 1^{\circ}C$ .

## RÉSULTATS

### 1. Cycle sexuel

Le cycle de reproduction a été étudié pour la première fois par Cahour (1968), à partir de 100 individus récoltés chaque mois lors des grandes marées. En 1973, nous avons suivi mensuellement l'évolution de la gonade, ce qui nous a permis de confirmer les résultats de cet auteur (Fig. 1). Les différents stades de maturité ont été définis selon l'échelle pratique de Lucas (1965) qui comprend trois divisions : A, il n'y a pas d'éléments sexuels mûrs ; B, les éléments mûrs sont peu nombreux ; C, les produits sexuels s'écoulent lors de la section de la gonade.

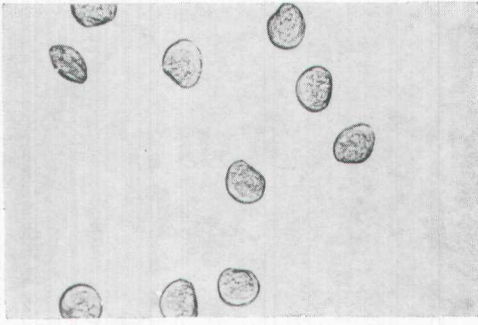
Comme pour la majorité des bivalves des côtes de Bretagne, la maturité survient en mai et juin. Signalons cependant que, chez les animaux prélevés par dragages en racle de Brest, la maturité sexuelle s'étale sur une plus grande partie de l'année, de mai à novembre.

Au stade C, la glande génitale est colorée. Chez le mâle, elle est jaune crème et chez la femelle rouge vif. Le parasitage de la glande par les cercaires de Trématodes provoque une coloration intense, orangée chez le mâle et rouge vif chez la femelle.

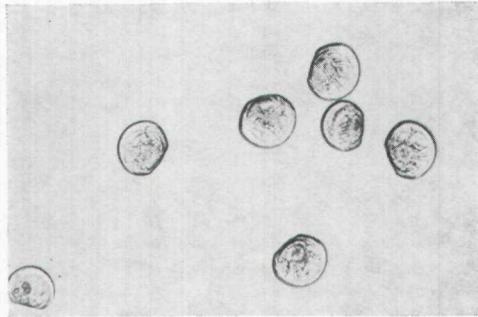
### 2. Morphogenèse de la coquille

A  $18^{\circ}5 C$ , les premières larves 1) sont visibles 48 heures après la fécondation. Elles possèdent une prodissoconque I ayant la forme D typique (Planche I, 1). Leurs mensurations sont de  $80 \mu \times 70 \mu$  (longueur  $\times$  hauteur), mais il est fréquent de trouver des exemplaires de plus petite taille :  $70 \mu \times 60 \mu$ .

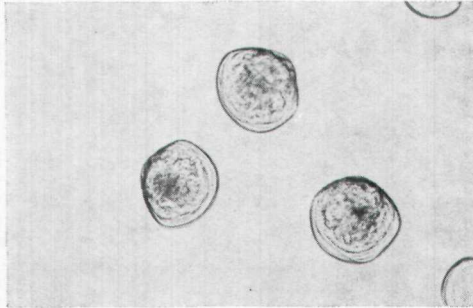
Dès la fin de la première semaine d'élevage, la forme D s'altère. Tandis que le bord dorsal reste droit, les bords dorsolatéral anté-



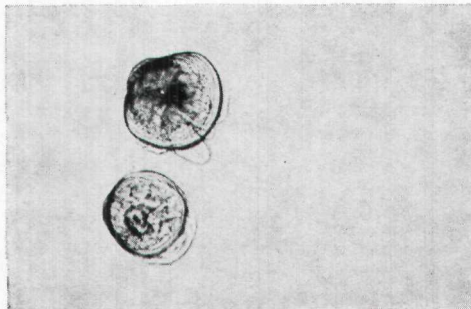
**1\_ Larves 0**



**2\_ Veligères de 8 jours**



**3\_ Larves umbonées**



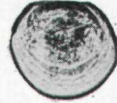
**4\_ Pédivéligère**



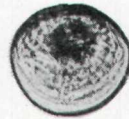
**80 X 70**



**90 X 80**



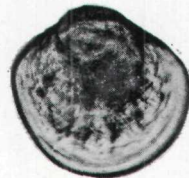
**130 X 120**



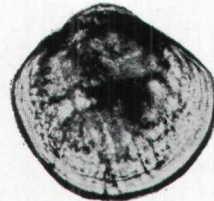
**150 X 130**



**180 X 160**



**220 X 200**

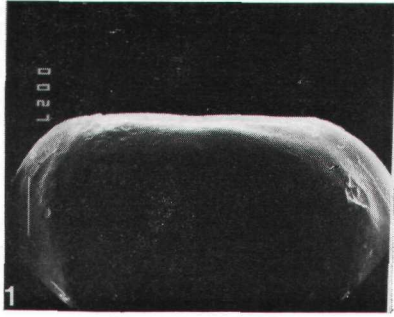


**250 X 230**

MARCEL LE PENNEC

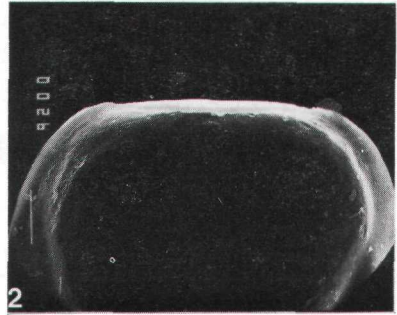
PLANCE I

Morphogenèse de la coquille de *Spisula subtruncata* au cours du premier mois d'élevage.

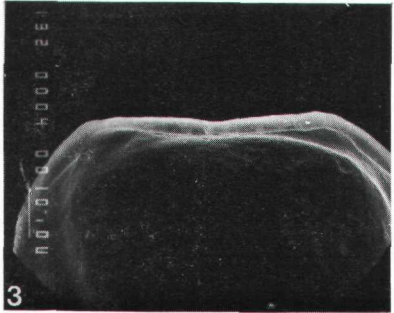


X1300

75 X 60

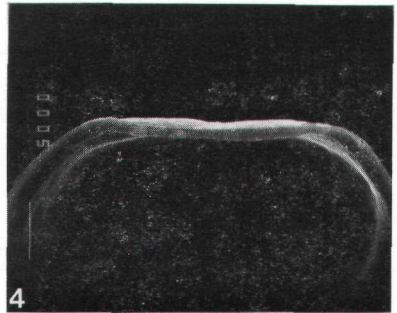


75 X 60

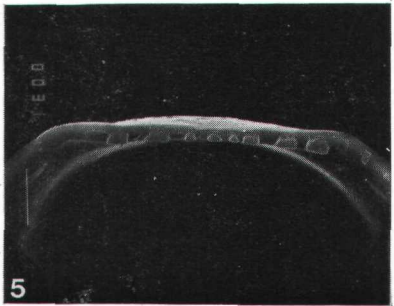


X1300

80 X 70

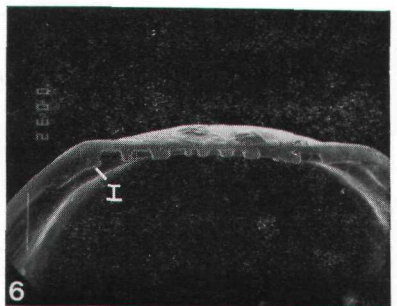


80 X 70

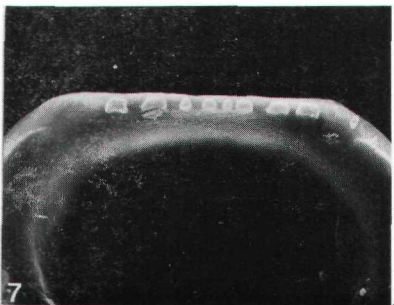


X1300

90 X 80

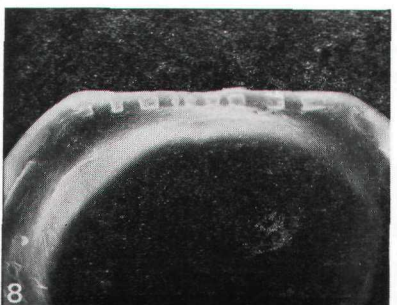


90 X 80



X1300

90 X 80



90 X 80

MARCEL LE PENNEC

PLANCHE II

Naissance des denticules chez la prodissoconque II.

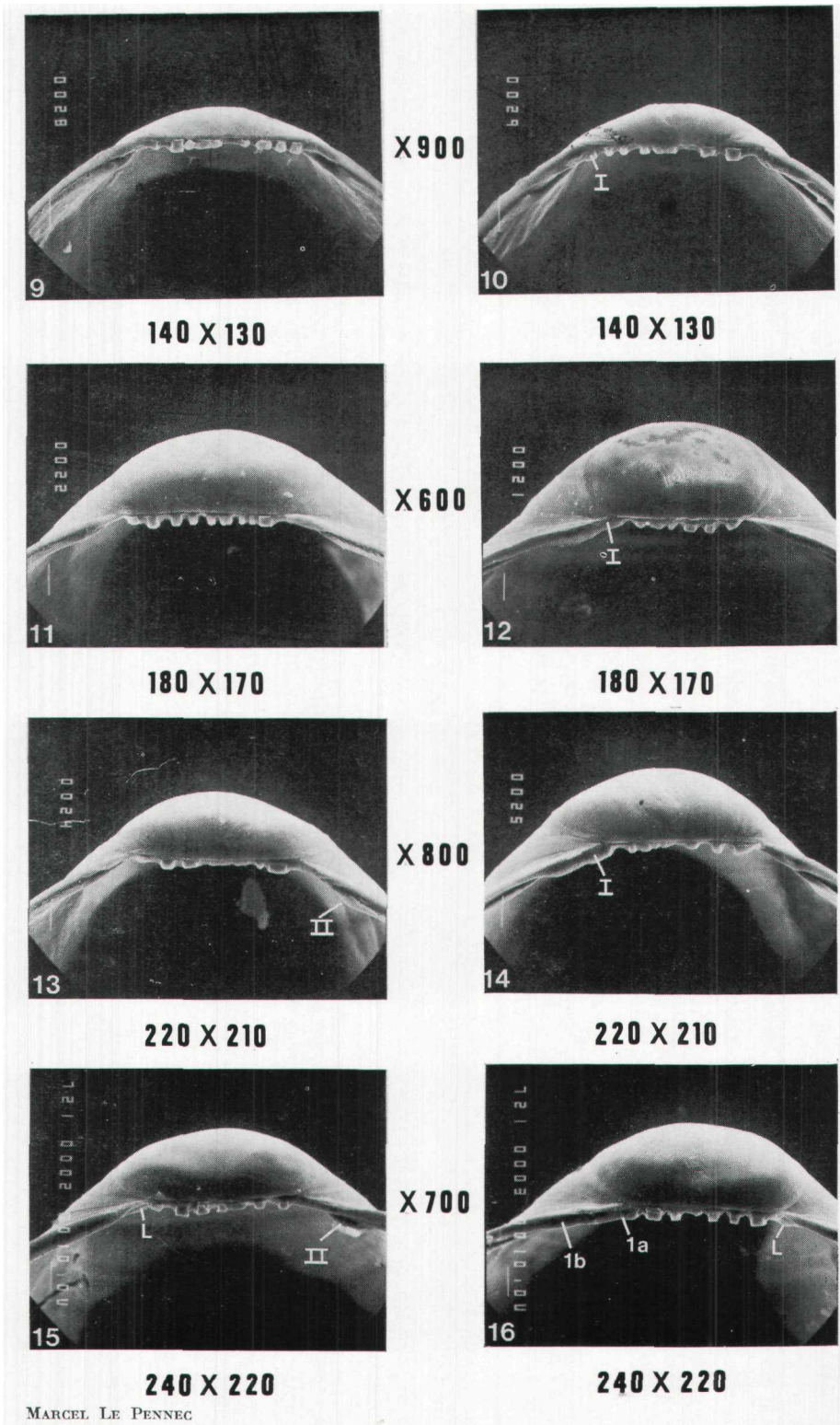


PLANCHE III

Epanouissement des denticules et leur régression. Formation des premières dent cardinales.

rier et dorsolatéral postérieur deviennent progressivement rectilignes tout en conservant un angle de 45° avec le bord dorsal. Ils constituent ainsi les épaules. L'épaule antérieure étant plus longue que la postérieure, cela provoque une dissymétrie d'allure qui permet d'orienter aisément la jeune larve (Planche I, 2).

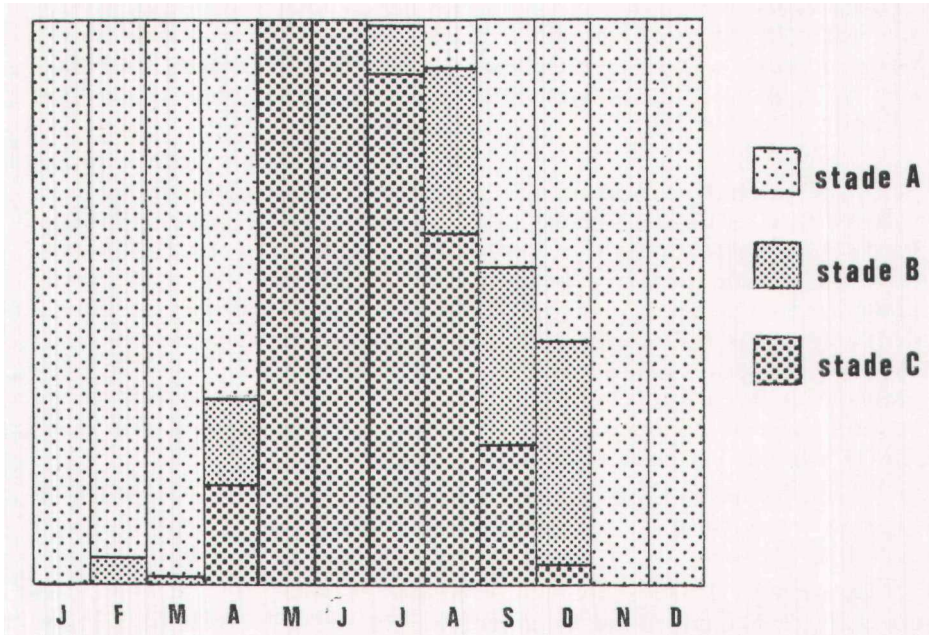


FIG. 1

Cycle sexuel de *Spisula subtruncata* (d'après Cahour, 1998).

C'est à la fin de la première semaine que se forme Tumbo. Présent sur les deux valves de la prodissoconque II, il devient nettement visible sur les coquilles de 100  $\mu$ . x 90  $\mu$ . Ce n'est cependant qu'au cours de la deuxième semaine qu'il dépasse le bord dorsal.

A 15 jours, les dimensions moyennes des larves sont de 150  $\mu$  x 130  $\mu$ . La morphologie de la prodissoconque II s'est encore modifiée. Toute la région dorsale s'est soulevée et la coquille est désormais presque circulaire, seules les épaules sont légèrement en retrait (Planche I, 3).

On y observe les premières pédivéligères 25 jours après la fécondation (Planche I, 4). La métamorphose survient entre le 25<sup>e</sup> et le 30<sup>e</sup> jour. Les dimensions moyennes des coquilles sont alors de 220  $\mu$  x 200  $\mu$ , mais on peut trouver des pédivéligères de 160  $\mu$  x 150  $\mu$  et des larves métamorphosées de 180  $\mu$ . x 170  $\mu$ . Au-delà de la métamorphose, la région ventrale de la dissoconque reste semi-circulaire, tandis que dans la région dorsale, Tumbo devient fort proéminent et reste en position médiane. De part et d'autre les épaules, nettement déprimées, restent de longueur inégale. La forme des dissoconques est alors voisine de celle des Veneridae du même âge.

### 3. Morphogenèse de la charnière

Le bord dorsal de la prodissoconque I est mince et dépourvu de denticules (Planche II, 1, 2).

La charnière larvaire se constitue dès la formation de la prodissoconque II. Le bord dorsal s'épaissit sur les trois quarts de sa longueur pour se terminer en biseau à l'extrémité postérieure (Planche II, 3, 4). Cet épaississement est l'ébauche du plateau cardinal primitif.

L'observation de la larve de 90  $\mu$  au microscope électronique à balayage, permet de constater la présence de denticules sur les deux valves (Planche II, 5, 6). Chez la larve de cinq jours, ils ont acquis une forme géométrique régulière, rectangulaire ou carrée. La région centrale du provinculum est occupée par 3 ou 4 denticules de petite taille tandis que les régions antérieure et postérieure portent 1 ou 2 denticules plus volumineux. Ils sont séparés par des fossettes qui épousent la forme des denticules de la valve opposée. Leur nombre varie de 8 à 10 sur chaque valve. Une observation latérale de la coquille permet de mieux voir le volume occupé par ces denticules sur le plateau cardinal primitif (Planche II, 7, 8).

A partir de 90  $\mu$  on observe, à l'intersection du bord dorsal avec l'épaule antérieure, la formation d'une éminence triangulaire qui constitue l'ébauche de la dent cardinale ou dent I (Planche II, 6).

Au cours de la deuxième semaine, la formation des épaules empêche rallongement du provinculum. En revanche, celui-ci s'épaissit et le volume des denticules augmente (Planche II, 9, 10).

La métamorphose survient lors de la troisième semaine. Ce processus marque l'arrêt du développement de la charnière larvaire. Les formations cardinales postlarvaires vont progressivement se substituer au provinculum selon le modèle que nous avons trouvé chez plusieurs espèces de bivalves et notamment chez les Veneridae (Le Pennéc, 1978).

Durant la dernière semaine de la phase pélagique, la dent I de la valve droite s'allonge tandis que le plateau cardinal primitif se modifie. Les fossettes situées entre les denticules s'engorgent de calcaire et ceux-ci perdent peu à peu leur identité. La fossette ligamentaire prend naissance dans l'angle formé par la rencontre du bord dorsal avec l'épaule postérieure. Ce n'est cependant qu'après la métamorphose que le ligament sera suffisamment développé pour résister aux diverses manipulations nécessaires à l'observation au microscope électronique à balayage, et sera visible sur les photographies (Planche III, 15, 1(5)). La valve gauche ne possède encore aucune ébauche de dent cardinale ; celle-ci se forme vers 170  $\mu$  et constitue la dent II. Lors de la métamorphose, elle a l'aspect d'une lame mince et triangulaire, prenant naissance en dehors du provinculum larvaire, au tiers supérieur de l'épaule antérieure, du côté interne. Sur la valve droite, la dent I progresse en direction des denticules antérieurs qu'elle va faire disparaître (Planche III, 13, 14).

Une semaine après la métamorphose, le nombre de denticules larvaires a diminué et leur forme s'est considérablement altérée. La

dent cardinale II se développe perpendiculairement à l'épaule antérieure. La dent I se modifie pour constituer les ébauches la et lb des deux dents cardinales de la charnière adulte. Le ligament est désormais visible (Planche III, 15, 16).

### CONCLUSIONS

Chez la majorité des bivalves, la première coquille larvaire a une forme D typique. La prodissoconque I de *Spisula subtruncata* n'échappe pas à cette règle et il faut attendre le développement de la prodissoconque II pour trouver des caractères permettant de la différencier des autres véligères de bivalves. Ces traits particuliers de la morphologie sont à la fois externes et internes.

La morphologie externe de la prodissoconque II est surtout marquée par les épaules (de dimensions inégales) et par le développement rapide de l'umbo qui bouleverse la physionomie de la région dorsale mais c'est surtout sur le plan de la charnière que les caractéristiques de *Spisula subtruncata* sont les plus évidentes. Formée en même temps que la prodissoconque II, la charnière larvaire présente, dès les premiers instants du développement, des particularités qui s'affirment au cours de l'achèvement de la coquille de la larve pélagique.

Il s'agit essentiellement :

- de la constitution d'un provinculum portant des (lenticules différenciés dès 90  $\mu$  ;
- de la formation de la fossette ligamentaire avant la métamorphose ;
- de la naissance de la première dent cardinale sur la valve droite dès 90  $\mu$ .

Cette dernière observation montre qu'il y a formation simultanée de la charnière primitive et de la charnière définitive. C'est un fait capital qu'il faut prendre en compte dans toute étude sur la phylogénie des Bivalves.

En définitive, tous les principaux caractères de la prodissoconque II que nous venons d'énumérer se retrouvent, avec des variations minimales, mais constantes et spécifiques, chez les véligères de Veneridae. Ils confirment la position systématique des Mactridae dans la classification, au voisinage immédiat des Veneridae et notamment des *Venerupis* et des *Ruditapes*. Enfin, ils permettent de situer les Mactridae parmi les Bivalves actuels les plus évolués.

### Summary

Laboratory rearing of *Spisula subtruncata* has provided the opportunity for a detailed study of shell and hinge morphogenesis, a useful basis for the determination of young larvae. Furthermore, the analysis of the data obtained from ontogenesis of the hinge, allowed to compare the phylogeny of different species and to know the evolution of this species.

## Abstracto

El cultivo experimental de *Spisula subtruncata* permite seguir en detalle la morfogenesis de la concha y sobre todo de la charnela, que representa el caracter principal de determinacion de las jovenes larvas. Por otra parte, el analisis de los resultados obtenidos por la ontogenia de la charnela permite establecer un paralelo con la filogenia y apreciar el grado de evolucion de esta especie.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CABLE, W.O., 1974. — Development of eggs and embryos of the surf clam, *Spisula solidissima* in synthetic seawater. *Fish. Bull.*, 72, 1, pp. 247-249.
- CHANLEY, P. and ANDREWS, J.D., 1971. — Aids for identification of Bivalve larvae of Virginia. *Malacologia*, 11, 1, p.p. 45-119.
- IMAI, T., HATANAKA, M., SATO, R., and SAKAI, S., 1953. — Tank breeding of the Japanese surf clam, *Macra saehalinensis* Schrenk. *Sci. Rep. Inst. Tohoku Univ.*, 4, pp. 121-131.
- JORGENSEN, C.B., 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. (Lamellibranchia). *Medd. Kom. Danmarks. Fish. Havunders.*, Ser. Plankton, 4, 1, pp. 277-311.
- KANDLER, R., 1926. — Muschellarven aus dem helgölander Plankton. Bestimmung ihrer Artzugehörigkeit durch Aufzucht. *Wiss. Meeresuntersuch. N.K., Abt. Helgoland*, 16, 4, pp. 1-8.
- LE PENNEC, M., 1978. — Genèse de la coquille larvaire et postlarvaire chez divers Bivalves marins. *Thèse d'Etat, U.B.O., Brest*, 229 pp., 108 pl.
- LOOSANOFF, V.L., DAVIS, H.C., and CHANLEY, P.E., 1966. — Dimensions and shapes of larvae of some marine Bivalve Mollusks. *Malacologia*, pp. 1-25.
- LUCAS, A., 1965. — Recherche sur la sexualité des Mollusques Bivalves. *Thèse d'Etat, Rennes*, 135 pp.
- LUCAS, A., LE PENNEC, M., PRIEUR, I., LE ROUX, S., 1976. — Elevages expérimentaux de larves de Mollusques marins. *Lab. Zoo. U.B.O., Brest*, pp. 1-25.
- TEBBLE, N., 1966. — British Bivalve Seashells. *Br. Mus. (Nat. Hist.)*, pp. 1-212.