

RAPPORTS TAXONOMIQUES  
ET DÉVELOPPEMENT LARVAIRE  
DE *SPIO DECORATUS* BOBRETZKY 1871  
(ANNÉLIDE POLYCHÈTE).

par

J.P. Guérin

Université d'Aix-Marseille, Station marine d'Endoume  
et Centre d'Océanographie, 13 - Marseille-7<sup>e</sup>

Résumé

Des prélèvements de méroplancton ont permis la récolte de larves de *Spio decoratus* présentant un polymorphisme notable ; certaines d'entre elles correspondent exactement à l'un des deux types de larves antérieurement décrites par divers auteurs, sous le nom de *Spio martinensis*. Des expériences d'élevage, poussées aussi loin que possible, des récoltes de pontes, d'autres récoltes de méroplancton, ont permis d'établir l'existence, pour *Spio decoratus*, de deux modalités de développement, l'un benthique, l'autre pélagique, en fonction des facteurs ambiants. Il existerait un seul type de larves pélagiques dans le golfe de Marseille mais elles seraient susceptibles de présenter des caractères assez différents suivant la durée de leur vie pélagique. Enfin, *Spio decoratus* et *Spio martinensis* semblent très proches l'un de l'autre puisque, apparemment, le jeune stade benthique est identique pour les deux espèces.

Introduction

Au cours d'une étude sur les larves méroplanctoniques de Polychètes, effectuée depuis 1966, des larves de *Spio decoratus* ont été récoltées en nombre considérable, ce qui a permis de faire, à leur sujet, un certain nombre d'observations. Il a été rapidement constaté un très net polymorphisme dans ce lot de larves pélagiques, certaines d'entre elles étant exactement semblables aux larves que Hannerz (1956) décrit sous le nom de *Spio martinensis* 2, tandis que les autres sont bien différentes. J'ai alors récolté des pontes à la plage du Prado à Marseille, ainsi que dans l'anse Saint-Roch à Antibes (Alpes-Maritimes). Elles ont permis de confirmer l'existence (que m'avait déjà signalée personnellement H. Massé) de deux types d'adultes morphologiquement différents de *Spio decoratus*. Deux sortes de pontes ont également été trouvées, conduisant l'une à un développement benthique, l'autre à un développement pélagique, mais, contrairement à ce que l'on serait en droit d'attendre, les adultes obtenus à partir de ces pontes sont tous d'un seul et même type.

Ainsi, avant d'entreprendre la description du développement, est-il indispensable de donner quelques indications sur la morphologie des adultes et le polymorphisme des larves pélagiques récoltées dans le golfe de Marseille.

### Matériel et méthodes

Les pêches planctoniques ont été assurées régulièrement de juin 1966 à janvier 1968, en divers points du golfe de Marseille, en particulier au large de la plage du Prado qui abrite d'importantes populations de *Spio decoratus* (Massé, 1968, 1971 ; Giordanella, 1969). D'autres récoltes ont été effectuées ultérieurement, en différents points qui seront précisés par ailleurs.

Les pontes ont été recueillies en plongée à Marseille, les individus vivant à une profondeur de 1,5 à 2 m au moins. A Antibes, la population était cantonnée à une profondeur beaucoup plus faible, entre 0,30 et 0,50 m.

Les techniques que j'ai utilisées sont de deux types : d'une part, élevage en eau non circulante dans de simples cristallisoirs, d'autre part, élevage en eau courante dans des cristallisoirs aménagés pour le passage de l'eau, tout en retenant les larves. Cette dernière technique a été la plus fructueuse pour l'obtention de jeunes adultes. La nourriture consistait en cellules algales diverses provenant de cultures maintenues au laboratoire.

Tous les dessins ont été effectués à la chambre claire, sur animaux anesthésiés au sulfate de nickel (concentration 7 g/l), pour les individus pélagiques ; sur matériel fixé, pour les individus benthiques d'Antibes.

## PREMIÈRE PARTIE

### REMARQUES SUR LES ADULTES ET LES LARVES DE *SPIO DECORATUS*

#### I. - Observations antérieures sur les individus adultes.

Je rappellerai les conclusions du travail effectué par E. Giordanella (1969), qui fournit l'historique de cette espèce.

Tous les individus méditerranéens étudiés par cet auteur, de provenances diverses (Marseille, Naples — y compris le *Microspio* provenant de cette localité et déterminé par Fauvel —, Mer Noire, Banyuls), présentent des caractères permettant de les attribuer à l'espèce *Spio decoratus* Bobretzky, 1871. De ces caractères, je ne retiendrai que la taille (10-15 mm), le niveau d'apparition des soies uncinées (11° sétigère), le nombre de ces soies (5 à 7 par sétigère), la morphologie de ces soies (tridentées).

Tous les individus d'Atlantique qui ont été étudiés par Giordanella, exception faite des individus d'Arcachon formant le groupe « B », peuvent être attribués à l'espèce *Spio martinensis* Mesnil, 1896. Ils sont caractérisés, entre autres, par la taille (20-25 mm), le niveau d'apparition des soies uncinées (14° sétigère), le nombre de ces soies (7 à 9 par sétigère), la morphologie des soies (bidentées).

Les individus d'Arcachon, groupe « B », sont très proches des individus de Marseille, étudiés en 1966 ; ils possèdent des soies uncinées tridentées, mais apparaissant au 13<sup>e</sup> sétigère.

## 2. - Observations complémentaires.

A Antibes, j'ai eu la possibilité de prélever, dans l'anse Saint-Roch, des quantités parfois considérables (notamment en juin 1969 : plusieurs centaines d'individus pour 2 l de sédiment) de Polychètes correspondant exactement à la description que donne Giordanella de *Spio decoratus* ; j'aurai l'occasion de revenir sur ces prélèvements.

Par ailleurs, H. Massé me signalait récemment qu'il avait constaté dans des prélèvements datant de l'automne 1968, à la plage du Prado, la présence de Polychètes ayant, à la fois, des caractères de *Spio decoratus* et de *Spio martinensis*. Les caractéristiques de ces individus sont : la taille (20-25 mm), le niveau d'apparition des soies uncinées (14<sup>e</sup> sétigère), le nombre de ces soies (8 à 9 par sétigère), la morphologie de ces soies (nettement tridentées). Les trois premiers points les rapprochent de l'espèce *Spio martinensis* Mesnil ; le dernier appartient exclusivement dans le genre *Spio*, à l'espèce *S. decoratus* Bobretzky.

Au cours de nouveaux prélèvements effectués en plongée par Massé et moi-même, en octobre-novembre 1969, le tamisage se faisant sous l'eau (cette technique permet la récolte d'individus complets et, éventuellement, de pontes), nous n'avons ramené que ce dernier type d'individus. Les prélèvements ont été réalisés à proximité des stations étudiées par Giordanella et nous n'avons pas, pourtant, retrouvé en ce point et à cette époque de l'année, d'individus correspondant à la description de l'auteur. On est donc conduit à envisager que les individus récoltés par Giordanella puissent donner les individus découverts par Massé : il suffit pour cela que la croissance se poursuive, entraînant une taille plus importante, un nombre de soies plus élevé, un recul du niveau d'apparition des uncini du 11<sup>e</sup> au 14<sup>e</sup> sétigère, ces uncini restant tridentés. Il suffirait que ces uncini devinssent bidentés pour que l'on obtînt des individus très proches, sinon identiques, à l'espèce *Spio martinensis*. Or, une telle réduction du nombre de dents au vertex des uncini est suggérée par Fauvel (1927) dans le cas de *Spio filicornis* et a été observée par Hannerz (1956), au cours du développement de *Spio martinensis*, comme nous allons le voir.

## 3. - Observations antérieures sur les larves.

Seul, le développement de *Spio martinensis* a été étudié. Mesnil et Caullery ont décrit, en 1917, pour *S. martinensis*, deux types de pontes aboutissant probablement, selon ces auteurs, l'une à un développement pélagique (les larves étant libérées à trois sétigères), l'autre, à un développement benthique (les larves naissant à 15 sétigères). Toutefois, ces développements n'ont pas été suivis et c'est là une lacune regrettable ; il aurait été du plus haut intérêt de savoir ce que devenaient les larves libérées à 15 sétigères. Hannerz (1956) indique le développement de *S. martinensis* ; dans son historique, il

signale que les larves ont été décrites avant lui, sous des noms divers, par un certain nombre d'auteurs. Quant à lui, il en décrit deux types, pélagiques, pour cette seule espèce : les types 1 et 2.

— Type 1 : larves pélagiques de taille variable (entre 0,58 et 2,19 mm), donnant, après la métamorphose, un jeune stade benthique à soies tridentées, devenant ultérieurement bidentées. Ce résultat est identique à celui de Mesnil (1896) lors de l'observation d'une larve finalement attribuée, en 1925, à *S. martinensis*. Mesnil affirme, sans avoir, semble-t-il, observé le fait, que des soies tridentées peuvent perdre leur troisième dent (en fait, il doit y avoir remplacement de la soie) et devenir ainsi bidentées. Hannerz a obtenu, en élevage, à partir de jeunes stades benthiques à soies uncinées tridentées, des adultes à soies bidentées.

— Type 2 : larves également pélagiques, mais dont le plus petit stade récolté possède 15 sétigères, pour une taille de 1,42 mm, le plus grand accusant 3,12 mm pour 27 sétigères. Le jeune stade benthique obtenu est strictement identique à celui que fournissent les larves de type 1.

Parmi les autres représentants du genre *Spio* dont le développement est connu, je retiendrai l'espèce *S. setosa*, à propos de laquelle Simon (1968) signale un nouveau cas de pœcilogonie, une même population produisant des larves benthiques au printemps et des larves pélagiques en automne.

#### 4. - Observations personnelles sur les larves de *Spio decoratus*.

##### A. - OBSERVATIONS SUR LES LARVES PÉLAGIQUES.

Dès le début de mes recherches j'ai obtenu, en élevage, la métamorphose de larves pélagiques en jeunes stades benthiques que Giordanella attribua à *Spio decoratus*.

##### a) Morphologie des larves.

Il semblait tout d'abord possible de rapporter ces larves à deux types : types A et B.

— Type A : larves très nombreuses, pratiquement constantes dans le plancton, présentant un nombre de sétigères variant entre 3 et 15-17. En élevage, elles se métamorphosent en moyenne vers le stade à 16 sétigères, mais avec une marge de variation considérable, la métamorphose pouvant survenir au cours des heures suivant la capture, pour des larves possédant 10-11 sétigères ; le jeune stade obtenu dans ces conditions ne survit en général que peu de temps.

Le jeune stade benthique, de même que la larve pélagique, présente des soies encapuchonnées tridentées qui apparaissent en général au huitième sétigère ; lorsque l'animal s'accroît, elles disparaissent des sétigères 8 à 10 ; elles sont toujours présentes au 11<sup>e</sup>, chez les individus que j'ai élevés, même après plusieurs mois ; elles sont toujours tridentées (la troisième dent peut disparaître — accidentellement car le nombre de dents rendues ainsi bidentées est très faible — ; on peut voir, d'ailleurs, en général, « l'assise » brisée de la troisième dent). Ces larves ne correspondent que d'assez loin à celles

décrites par Hannerz sous le nom de *S. martinensis* type 1 : en particulier, les glandes bacillaires dorsales ne sont pas visibles sur mes exemplaires. Au contraire, le jeune stade benthique qu'elles fournissent est très semblable à celui figuré par Hannerz. Il est instructif, à ce propos, de comparer la figure 28 publiée par Hannerz avec la figure 1 c de Giordanella : sauf en ce qui concerne la taille, les deux individus représentés sont identiques.

— Type B : les larves de ce type sont beaucoup moins fréquentes et semblent disparaître presque totalement des eaux en été : ce point est important, comme on le verra par la suite. Elles sont exactement semblables à celles décrites par Hannerz sous le nom de *S. martinensis* 2, n'en différant que par la taille, légèrement inférieure pour mes individus, puisqu'en général je n'observe que 18 à 22 sétigères (l'individu le plus grand mesure 1,7 mm pour 22 sétigères). La métamorphose, parfois très longue à obtenir, donne un individu identique, à la taille près, à ceux obtenus avec les larves de type A et, par conséquent, identique à la description de l'individu métamorphosé de Hannerz. Toutes les expériences d'élevage que j'ai pu faire (en nombre réduit avec ce type qui est moins fréquent que l'autre) ne m'ont jamais permis d'observer un recul du niveau d'apparition des uncini, ni le passage d'uncini tridentés à des uncini bidentés.

Ainsi donc Hannerz décrit deux types de larves qui donnent un seul et même type d'individus benthiques. La situation est identique à Marseille : le stade benthique est exactement le même, mais les larves pélagiques présentent, tout au moins pour certaines d'entre elles, des différences assez notables. On peut donc se demander si on peut maintenir deux types distincts de larves pélagiques.

b) *Validité de la séparation des larves pélagiques en deux groupes.*

La découverte récente, et déjà mentionnée, d'un deuxième type d'adultes, pourrait permettre d'étayer et de justifier cette séparation : les « petites » larves de type A donnant les « petits » adultes, les larves de type B, de plus grande taille, donnant des adultes de plus grande taille. Ce serait logique et appuyé par le fait qu'en élevage les larves de type A ne donnent pas de larves de type B. Par contre, je rappelle qu'en élevage, il n'a pas encore été possible d'observer le passage d'un stade benthique obtenu à partir de larves de type B, en adultes à soies tridentées apparaissant au 14<sup>e</sup> sétigère. Ces deux derniers résultats, négatifs, ne constituent pas une preuve.

Une autre hypothèse consiste à admettre, à l'image des résultats de Hannerz pour *S. martinensis*, que certaines pontes fournissent des larves pélagiques libérées précocement, d'autres donnant lieu à un développement benthique, les larves devenant ensuite pélagiques, avec une taille d'environ 15 sétigères. Je ne suis pas en demeure d'éliminer cette possibilité pour *Spio decoratus*, mais je ferai remarquer combien elle est peu satisfaisante pour l'esprit ; en effet, on conçoit mal pourquoi un développement, benthique jusqu'à un stade où la métamorphose est possible, déboucherait ensuite sur un développement pélagique.

Par contre, trois arguments permettent de remettre en cause la validité de cette séparation des larves en deux groupes : existence de formes intermédiaires ; distribution bien particulière des deux types

de larves, à la fois dans l'espace et dans le temps ; découverte d'un deuxième mode de développement, qui paraît totalement benthique. Les deux premiers arguments doivent être considérés maintenant, le troisième le sera ultérieurement.

1) Existence de formes intermédiaires.

Un nombre considérable de larves ont été montées de façon permanente entre lame et lamelle, dans de la gélatine glycéinée. L'examen de ces montages permet, à la rigueur, d'arriver à séparer, dès les plus jeunes stades, deux types de larves. Mais le critère de séparation, en l'occurrence la pigmentation, est sujet à variation et son appréciation est subjective. D'autre part, il reste toujours un certain nombre d'intermédiaires qu'il est délicat de rattacher à l'un ou l'autre type.

2) Distribution des deux types de larves.

En prenant les deux lots précédemment séparés, j'ai fait un nouveau tri permettant de séparer les larves suivant les stations où elles ont été pêchées. On remarque alors que les larves de type A proviennent de stations côtières, plus rarement des stations situées plus loin des côtes bordées de fonds peu importants ; on peut donc dire qu'il y a appauvrissement en larves de type A à mesure que l'on s'éloigne du biotope où vivent les adultes, à savoir les sables fins de haut niveau, situés principalement devant la plage du Prado et de la Pointe Rouge et, en principe, inexistantes ou très réduites dans les parages de l'île de Pomègues. Inversement, à mesure que les prélèvements s'appauvrissent en type A, ils s'enrichissent en larves de type B.

Une confirmation assez démonstrative a été obtenue voici peu de temps : en effet, à deux jours d'intervalle, des prélèvements de plancton ont eu lieu devant la plage du Prado et dans le port de Pomègues où j'effectue quelques expériences de peuplement de substrat meuble (Guérin, 1970).

Au Prado, le plancton a été prélevé en plongée, au ras du fond : le nombre de larves de *Spio decoratus* récoltées fut très important ; de tailles diverses, comportant de 3 à 17 sétigères, elles étaient toutes comparables au type A.

A Pomègues, les pêches ont été faites du bateau, « en surface », c'est-à-dire, en fait, dans une couche d'eau située à 30-40 cm de la surface et en pleine eau (la profondeur de la zone prospectée varie entre 3 et 7 m). Seuls, les prélèvements dans la masse de l'eau ont permis la récolte de quelques *Spio decoratus* de type B (moins d'une dizaine). Aucune larve jeune de *S. decoratus* ne fut récoltée.

Enfin, un autre argument peut être tiré du fait que les larves de type B sont plus rares en été qu'en hiver, c'est-à-dire pendant une période où, en général, la mer est assez calme.

c) *Discussion.*

Grâce aux observations qui précèdent, je suis en mesure d'émettre l'hypothèse suivante : il n'y a qu'un seul type de larves pélagiques référables à l'espèce *S. decoratus*.

Si ces larves restent dans les eaux baignant le biotope où vivent les adultes, leur évolution est rapide, la métamorphose intervenant

vers 16 sétigères. Cette évolution est d'autant plus rapide qu'il est fort probable, comme des expériences d'élevage l'ont montré, que ces larves se nourrissent, à la fois, d'éléments planctoniques et très certainement d'éléments benthiques, car elles sont toujours très attirées par les grains de sable qu'on leur fournit (surtout si ceux-ci sont prélevés depuis peu) et qu'elles viennent râcler avec le vestibule buccal. Inversement, si ces larves sont entraînées loin de ce biotope, notamment l'hiver, un certain nombre d'entre elles sont susceptibles de survivre, très certainement pendant une longue période. La nutrition à partir d'éléments benthiques devenant plus problématique, la croissance est altérée, ce qui se traduit par des modifications morphologiques, non pas de caractères fixes et héréditaires comme les soies, mais de caractères sujets à variation comme la taille et la pigmentation.

On peut concevoir une explication pour l'existence d'une gamme d'individus diversement pigmentés : les individus très jeunes seront tous identiques ; les différences apparaîtront et s'accroîtront avec la taille entre les populations soumises à des conditions de milieu très différentes, ce qui peut laisser penser qu'il y a deux types de larves ; les larves les plus grandes, enfin, sont toutes semblables, ce sont celles qui, faute d'un biotope pour se métamorphoser, ont poursuivi leur vie pélagique.

## B. - OBSERVATIONS SUR LES PONTES.

### a) *Individus d'Antibes.*

Je rappelle que tous les individus adultes récoltés à Antibes correspondent à la description de Giordanella. De nombreuses tentatives ont été faites pour recueillir des pontes, avec des résultats divers. Il n'a jamais été possible de ramener des œufs et des larves en bon état au laboratoire afin de suivre leur développement. Du matériel fixé en juin 1969, aussitôt après sa récolte, m'a fourni des pontes contenant divers stades de développement entre l'œuf et des larves (benthiques) de 11 sétigères. Depuis cette époque, des travaux effectués dans l'anse Saint-Roch pour l'implantation d'un port, ne m'ont pas permis de reprendre mes observations.

### b) *Individus de Marseille.*

Je rappelle qu'à côté des individus décrits par Giordanella, Massé a découvert des adultes sensiblement différents.

Massé m'a fourni, à diverses reprises, des pontes provenant de la plage du Prado, sans qu'il soit possible de savoir si ces pontes avaient été déposées par les individus de *Spio decoratus* conformes à la description de Bobretzky, ou par des individus de plus grande taille. Quoi qu'il en soit, l'examen de ces pontes n'a toujours permis que l'observation de stades embryonnaires. Il est intéressant de noter que ce fut encore le cas pour les pontes récoltées par cet auteur le 8 juillet 1969, soit à une époque où, à Antibes, le développement était benthique (au moins jusqu'à 11 sétigères).

Le 11 octobre 1969, nous devons recueillir, Massé et moi-même, des pontes dans des tubes habités par des adultes de grande taille (c'est-à-dire les adultes non conformes à la description de Giorda-

nella) ; il s'est révélé extrêmement difficile d'extraire ces pontes des tubes de sable — contrairement à ce qui se passe avec le matériel d'Antibes — sans les léser. Mises en élevage, seules les pontes les plus évoluées survécurent. Huit jours plus tard, j'ai ainsi obtenu 14 larves pélagiques exactement semblables aux larves recueillies dans le plancton, à cela près qu'à leur éclosion elles possédaient déjà huit sétigères, alors qu'il est possible de recueillir des larves planctoniques de trois sétigères.

Quelques jours plus tard, elles avaient acquis deux à trois sétigères supplémentaires et huit d'entre elles se métamorphosèrent, avec donc 10-11 sétigères. Elles possédaient des soies à uncini dès le huitième sétigère. Ces soies sont si petites que je ne puis affirmer qu'elles possèdent bien trois dents au vertex. Deux autres larves moururent sans se métamorphoser dans les jours qui suivirent. Les quatre dernières, maintenues dans le même bac d'élevage que les individus métamorphosés, survécurent deux mois sans évoluer. Quant aux individus métamorphosés, je n'ai pas réussi à les garder en vie plus de quelques semaines, au cours desquelles leur croissance fut très lente.

### c) *Interprétation.*

Il apparaît donc, mais cela n'est pas encore entièrement confirmé, que *Spio decoratus* peut présenter deux types de développement, l'un benthique, l'autre pélagique. La présence à Marseille d'une deuxième forme d'adultes qui, dans l'état actuel des observations, semble ne se reproduire que par larves pélagiques naissant à huit sétigères, complique évidemment l'interprétation. Faisant, pour l'instant, abstraction de cette deuxième forme adulte dont le développement n'est pas connu d'une manière satisfaisante, on reste donc en présence de larves pélagiques, pour la région de Marseille, et de larves benthiques, pour celle d'Antibes. Il s'agit d'expliquer ces différences.

Pour Antibes, les raisons semblent simples. La zone où vivaient les Spionidés est très limitée, peu profonde et calme, car bien abritée. Le seul facteur d'agitation est le vent d'Est qui ne peut que rejeter les larves à la côte. De toute manière, une dispersion ne serait d'aucune utilité car la plus grande partie de l'anse est occupée par des vases fines, ne convenant pas à la construction du tube où vivent ces animaux. Dans ces conditions, un développement benthique, permettant d'éviter les aléas de la vie pélagique, paraît plus favorable au maintien de la population.

A Marseille, les phénomènes sont tout autres ; la dispersion est si bien assurée que l'on retrouve des larves à plusieurs kilomètres des principales populations d'adultes. En fait, de nombreuses taches de sable fin, dans diverses zones du golfe, sont susceptibles d'abriter des populations adultes de *Spio decoratus*. De toute façon, il règne, par mauvais temps, un hydrodynamisme considérable à la plage du Prado. Les résultats de Massé (communication personnelle) semblent montrer qu'il n'y a pas de forte diminution des populations adultes après les coups de mer. Il est cependant concevable que les remaniements détruisent, en partie, les tubes et, si ces tubes abritent des pontes, il est fort probable que celles-ci pourraient être ou détruites ou enfouies. Une reproduction à partir de larves pélagiques semblerait, dans ce cas, beaucoup plus favorable à l'espèce qu'une reproduction à développement direct.



5. - Comparaison entre les espèces *Spio martinensis* et *Spio decoratus*.

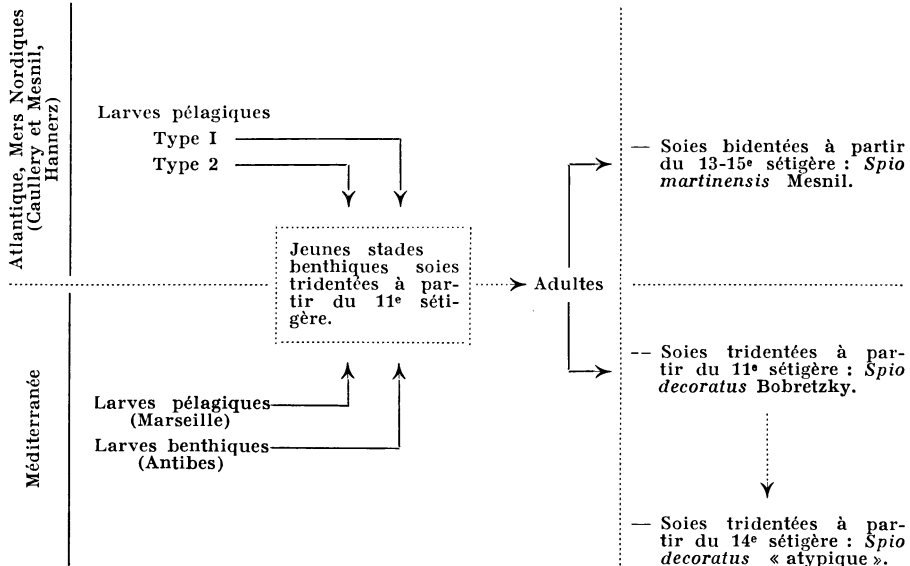
J'ai fait très fréquemment allusion, ci-dessus, à l'espèce *S. martinensis*. Les similitudes entre les diverses formes sous lesquelles existent ces deux espèces au cours de leur cycle vital sont vraiment frappantes.

**Adultes.** Si les adultes de *S. decoratus* Bobretzky s'éloignent, par de nombreux caractères, de ceux de *S. martinensis* Mesnil, il n'en est pas de même de cette seconde espèce et des *S. decoratus* « atypiques », puisque la principale différence réside dans la morphologie des soies uncinées, bidentées dans un cas, tridentées dans l'autre.

**Larves.** D'après Caullery et Mesnil, il y a deux types de pontes, donc de développement, pour *S. martinensis*. Elles fournissent deux types de larves pélagiques, selon Hannerz. *S. decoratus* présente également deux types de développement, l'un pélagique avec des larves pouvant prendre deux aspects différents suivant la durée de leur vie dans le plancton, l'autre benthique jusqu'au stade de 11 sétigères et, probablement, au-delà.

**Jeune stade benthique.** C'est lui qui, en quelque sorte, représente la charnière entre les deux espèces : il est le point commun par lequel semblent passer toutes les larves pendant leur développement. Pour Hannerz, ce jeune stade, au cours de sa croissance, remplace des uncini tridentés par des uncini bidentés et fournit un adulte correspondant à la diagnose de *S. martinensis*. En Méditerranée, les uncini restent tridentés, l'adulte obtenu appartenant à l'espèce *S. decoratus*.

En résumé, on obtient le schéma ci-dessous :



On peut logiquement se demander si l'on doit maintenir la séparation de *S. martinensis* et *S. decoratus* en deux espèces distinctes ou si, tirant argument de la similitude des cycles vitaux, on peut proposer de n'en faire que deux sous-espèces. A mon sens, la première

possibilité est la plus conforme aux faits. Si, en effet, *S. decoratus* est inféodé au bassin méditerranéen et *S. martinensis* au domaine nordique et atlantique, il ne faut pas oublier que deux types d'adultes sont, en quelque sorte, intermédiaires : les adultes méditerranéens de *S. decoratus* « atypique » — qui, si l'on ne tient pas compte de la pigmentation, ne sont en fait que des *S. martinensis* à soies uncinées tridentées avec, dans certaines conditions, des soies bidentées — et les individus d'Arcachon, désignés par Giordanella sous le nom d'« individus du groupe B » à soies intermédiaires entre celles de *S. decoratus* et celles de *S. martinensis* et qui sont, à peu de chose près, identiques à cette dernière.

Il n'est pas hasardeux de supposer que les deux espèces dérivent d'un ancêtre commun et que la spéciation est en cours aujourd'hui. Cette hypothèse explique l'existence du point commun que représente le jeune stade benthique et celle d'adultes présentant à la fois des caractères des deux espèces. Cette évolution ne peut que séparer de plus en plus nettement les deux types d'individus qui doivent ainsi être maintenus en tant qu'espèces distinctes.

## SECONDE PARTIE

### DESCRIPTION DES DEUX TYPES DE DÉVELOPPEMENT

#### I. Les œufs et les larves des individus d'Antibes : le développement benthique.

##### A. - LES ŒUFS ET LES PONTES.

Les œufs sont groupés dans de petits sacs membraneux transparents, fusiformes, de 6 à 7 mm sur un peu moins d'un mm ; les deux extrémités sont effilées et se terminent par des filaments également transparents, servant probablement à fixer la ponte à l'intérieur du tube sablo-muqueux où vit l'adulte. J'ai dénombré au maximum 150 œufs dans une ponte. Ils ne semblent pas disposés de manière définie mais, avant l'examen, les pontes avaient subi plusieurs manipulations, perturbant peut-être l'agencement des œufs. Ceux-ci sont entourés d'une membrane transparente qui ménage un espace autour de l'œuf : l'ensemble, de 150  $\mu$  de diamètre environ, est grossièrement circulaire (Fig. 1, A). Au cours du développement qui n'a pu être suivi, du matériel provenant sans doute d'œufs impropres au développement s'accumule dans la ponte, parmi les larves.

##### B. - LA LARVE NON SEGMENTÉE (Fig. 1, B).

Elle mesure 400  $\mu$  ; ses réserves vitellines, considérables, déterminent une boursofflure dorsale de 300  $\mu$  environ. Elle possède six yeux, une prototroche, quelques soies au premier sétigère. D'autres soies sont visibles sur la partie dorsale. Sur l'animal fixé, il est impossible de distinguer d'autres couronnes ciliées. La métamérisation, elle aussi, est indiscernable.

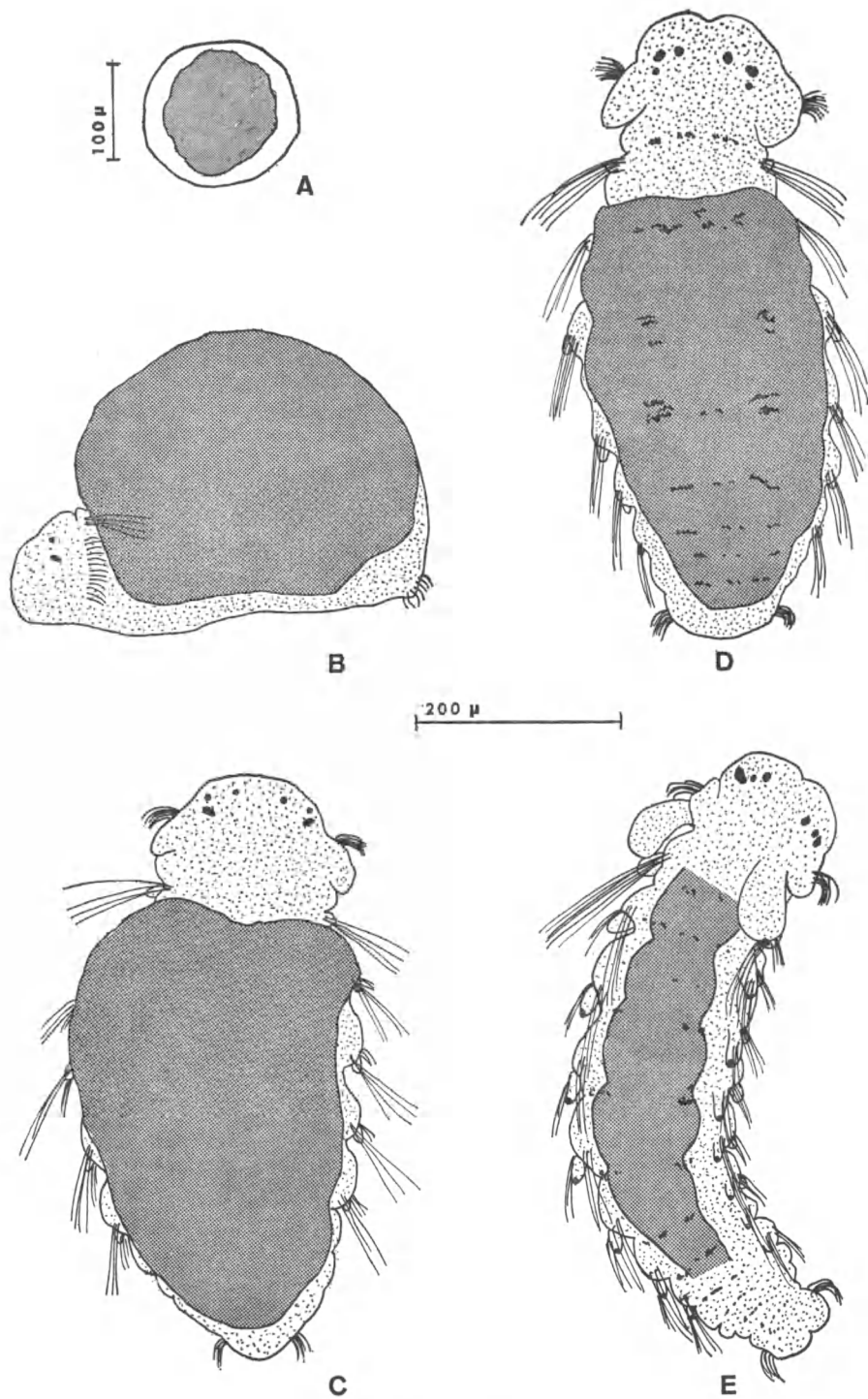


FIG. 1

Développement benthique.

A : œuf ; B : larve non segmentée ; C : larve de cinq sétigères ; D : larve de six à huit sétigères ; E : larve de huit à dix sétigères.

## C. - LA LARVE DE CINQ SÉTIGÈRES (Fig. 1, C).

La larve s'est allongée et mesure maintenant  $550\ \mu$  ; elle est toujours déformée par ses réserves vitellines, mais la métamérisation est devenue visible ; le premier sétigère porte un faisceau de soies bien développées, lisses, très légèrement plus longues que les soies des sétigères suivants ; chaque sétigère est souligné par un petit cirre, avec une tache pigmentaire à son extrémité. Le prostomium porte six yeux assez pâles (les yeux composés étant légèrement plus pigmentés). La prototroche surmonte l'ébauche des palpes. La présence de vitellus gêne l'observation d'éventuelles taches pigmentaires sur la partie dorsale de l'individu.

## D. - LA LARVE DE SIX A HUIT SÉTIGÈRES (Fig. 1, D).

Elle s'est peu transformée depuis le stade précédent. Légèrement allongée, les modifications les plus notables sont la présence d'une télotroche sans doute complète (mais l'observation d'animaux fixés ne permet de voir que deux touffes latérales de cils) et l'apparition de la pigmentation. Assez faible, celle-ci est discrète ; quelques taches sur le premier sétigère, des amas plus importants de part et d'autre de la ligne médiane sur les sétigères suivants.

## E. - LA LARVE DE HUIT A DIX SÉTIGÈRES (Fig. 1, E).

La larve ne s'est pratiquement pas allongée ; les structures précédentes se sont précisées : allongement des palpes, des soies, celles du premier sétigère n'étant pas cependant plus longues que celles des autres ; la pigmentation s'est un peu accentuée, mais de manière variable suivant les individus.

C'est là le stade le plus évolué que j'ai pu obtenir, sans que sa détermination soit d'ailleurs absolument confirmée ; en effet, les derniers sétigères portent déjà des soies uncinées, mais si petites qu'il est impossible de vérifier si elles ont trois dents au vertex.

## 2. Les œufs et les pontes des individus « atypiques » de Marseille, caractérisés par des soies uncinées tridentées, apparaissant au 14<sup>e</sup> sétigère.

Les observations sont encore très incomplètes. Parmi les pontes fixées que m'a procurées Massé, aucun développement n'a dépassé les stades embryonnaires. Ces pontes sont de taille comparable à celles d'Antibes et aussi transparentes ; elles semblent contenir un nombre d'œufs plus élevé. En outre, très généralement, elles se détachent moins bien du tube de sable que celles des individus provenant d'Antibes et, très souvent, des grains de sable restent agglomérés autour.

Les pontes recueillies ensuite et gardées vivantes, en petit nombre, ont permis l'obtention rapide de larves pélagiques. Les quelques observations que j'ai pu faire sur le développement, permettent de constater une très nette réduction des réserves par rapport au cas précédent ; il est également intéressant de noter que 14 larves seulement furent obtenues à partir d'une ponte intacte.

Enfin, j'ai pu observer que des individus récoltés le 4 novembre et mis en élevage, ont déposé, le 10 novembre, des structures que j'ai assimilées à des spermatophores : un long pédoncule, fixé à une extrémité à la paroi du bac d'élevage, supporte un sac membraneux très fin et transparent de  $150 \times 500 \mu$ , à l'intérieur duquel se trouve une masse agglomérée de spermatozoïdes, tandis que d'autres sont disposés librement à la base du sac. On voyait sept de ces spermatophores à côté d'un individu dont la paroi du corps était déchirée. Si ce sont bien des spermatophores, ils sont très différents des structures décrites par Cerruti (1908) pour l'animal qu'il considère comme étant *Spio mecznikovianus* et qui, selon Giordanella, serait *Spio decoratus*.

### 3. Les larves pélagiques récoltées dans le golfe de Marseille.

#### A. - LARVES A VIE PÉLAGIQUE COURTE.

##### a) *Stade de trois sétigères* (Fig. 2, A).

Le prostomium, non échancré, porte six yeux ; il possède, dorsalement, sur la partie médiane antérieure, un amas de pigment noir plus ou moins net selon les individus, et deux petites taches en avant des yeux. Sa masse est faiblement pigmentée en brun-rouge. Ventralement, l'ouverture de la bouche est soulignée par deux séries de taches noires. Ce prostomium est muni d'une prototroche, portant à sa base deux chromatophores qui, selon l'éclairage, sont noirs ou jaunes. Les palpes n'apparaissent pas encore. Les sétigères portent des soies larvaires finement barbelées, très longues, les plus longues étant celles du premier sétigère qui dépassent le niveau du pygidium. La pigmentation, très faible sur les deux premiers sétigères, est importante sur le troisième, sous forme de deux gros chromatophores à zone centrale jaune. Les sétigères 4 et 5 sont déjà ébauchés et matérialisés par des amas pigmentaires. Le pygidium porte une télotroche complète. Le tube digestif est assez nettement coloré, mais insuffisamment pour gêner l'observation de la pigmentation dorsale. On peut parfois observer des formations dorsales assimilables à des glandes bacillaires, mais le fait est exceptionnel.

##### b) *Stade de six sétigères* (Fig. 2, B).

Les structures précédentes se sont précisées ; les palpes sont apparus en arrière de la prototroche, tandis que le premier sétigère s'est nettement allongé. Chaque sétigère présente maintenant deux cirres ventraux et dorsaux, mais il semble qu'il n'y ait encore que des soies larvaires. Les cirres dorsaux présentent, à leur extrémité, une petite tache pigmentaire noire, plus ou moins marquée. La pigmentation dorsale s'est précisée, les amas de pigment ayant des formes très irrégulières. En général, on constate la présence de deux amas longitudinaux sur les deux premiers sétigères, de part et d'autre de la ligne médiane. Ces amas sont souvent réunis sur le deuxième sétigère par une masse de pigment, disposée transversalement. Sur la partie antérieure du troisième sétigère, existent deux chromatophores de couleur jaune en lumière incidente, tandis que la partie postérieure porte du pigment plus ou moins diffus. A partir du quatrième sétigère, la disposition du pigment s'inverse, le pigment diffus (mélanine) étant présent

sur la partie antérieure du sétigère et les chromatophores occupant la partie postérieure. Sur certains exemplaires, le pigment déborde d'un sétigère à l'autre, mais leur limite est toujours matérialisée par un fin liseré blanc. Dans les derniers sétigères, courts et moins larges que les précédents, les taches de pigment deviennent rectangulaires

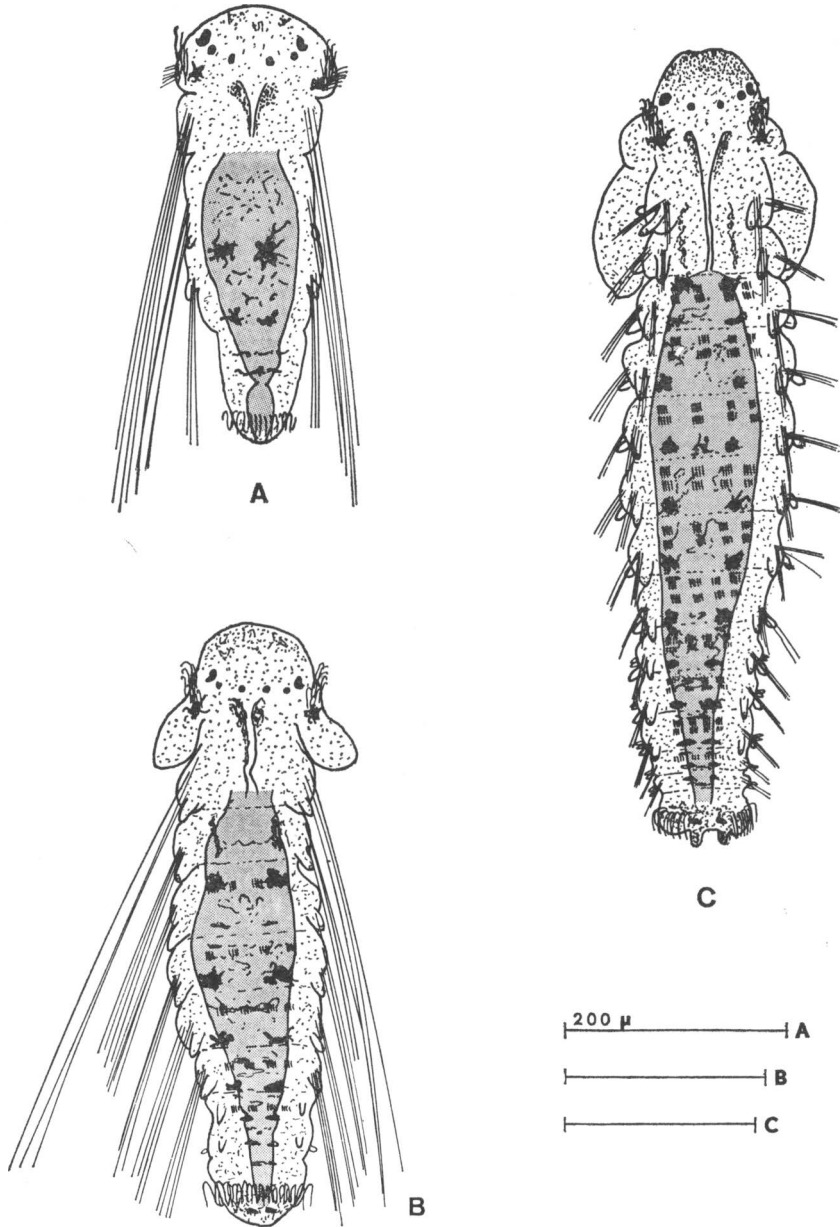


FIG. 2

Larves à vie pélagique courte.

A : stade de trois sétigères ; B : stade de six sétigères ; C : stade de 12 à 13 sétigères.

et coalescentes. Enfin, le tube digestif, qui détermine un renflement sur la face ventrale de l'animal, au niveau des segments 2-5, est intensément pigmenté. Chaque sétigère, sauf les deux premiers, porte dorsalement une nototroche, tandis que les sétigères 3 et 5 sont pourvus d'une gastrotroche. Le pygidium a acquis deux chromatophores qui, suivant l'éclairage, paraissent noirs ou jaunes.

c) *Stade de 12-13 sétigères* (Fig. 2, C).

Le prostomium, toujours arrondi en avant, est légèrement échancré. Une crête dorsale le domine ; elle se prolonge, en arrière, en crête nucale peu accentuée. Les palpes, restés petits, n'atteignent que le niveau du deuxième sétigère. A leur base, la prototroche est insérée sur un petit renflement. Il faut noter l'apparition des soies encapuchonnées à la rame ventrale du neuvième sétigère (parfois au huitième). Ces soies, peu nombreuses (en général, une ou deux au neuvième sétigère, deux au dixième, trois au onzième) sont tridentées. A partir du troisième, tous les sétigères présentent une nototroche double, les troisième, cinquième, septième, neuvième et onzième portant chacun une gastrotroche assez forte.

L'aspect de la pigmentation varie considérablement avec les méthodes d'observation.

Sur le vivant, en lumière incidente, le prostomium apparaît brun-rouge, la crête nucale étant soulignée par une discrète pigmentation noire. La partie sétigère est, par elle-même, soit claire, soit d'une couleur assez soutenue gris-rougeâtre. La pigmentation externe est très régulière, sous forme de deux petits amas brun-noir, nettement séparés sur les premiers sétigères, de plus en plus rapprochés sur le pygidium.

Sur le vivant, en lumière réfléchie, le prostomium apparaît toujours légèrement rougeâtre, mais également couvert d'un réseau de pigmentation jaune. A la base des palpes, ventralement, se trouve une grosse tache jaune, ramifiée. Sur les sétigères, le pigment jaune est, le plus souvent, limité à une tache au centre des chromatophores. Le pygidium présente deux taches jaunes, elles aussi ramifiées.

Sur du matériel fixé, il devient impossible de faire la discrimination entre les deux types de pigments. On se rend compte, alors, qu'en plus des chromatophores, une pigmentation en réseau plus ou moins marquée se répartit sur deux sétigères consécutifs.

d) *Métamorphose et jeune stade benthique.*

La métamorphose intervient à des tailles très diverses : exceptionnellement, j'ai même obtenu un jeune stade benthique de neuf sétigères. Mais il est à remarquer que les individus qui se métamorphosent précocement ne survivent que fort peu de temps. Le plus souvent, la métamorphose intervient entre 15 et 17 sétigères et, en général, peu de temps après que quatre cirres de taille inégale d'ailleurs, mais toujours petits, aient fait leur apparition au pygidium.

Le jeune stade benthique est en tous points semblable au dessin de la figure 28 d'Hannerz et à la description que donne Giordanella des individus adultes, excepté en ce qui concerne le nombre de branchies et le niveau d'apparition des soies uncinées, provisoirement présentes dès le 8-9<sup>e</sup> sétigère. Il n'apparaît donc pas nécessaire de s'étendre plus longuement sur la description de cet individu.

## B. - LARVES A VIE PÉLAGIQUE LONGUE.

Ces larves sont capturées avec un nombre de sétigères variant de 14 à 22. Elles sont parfois de très grande taille : j'en ai récolté une de 22 sétigères qui, fixée, mesure près de 2 mm.

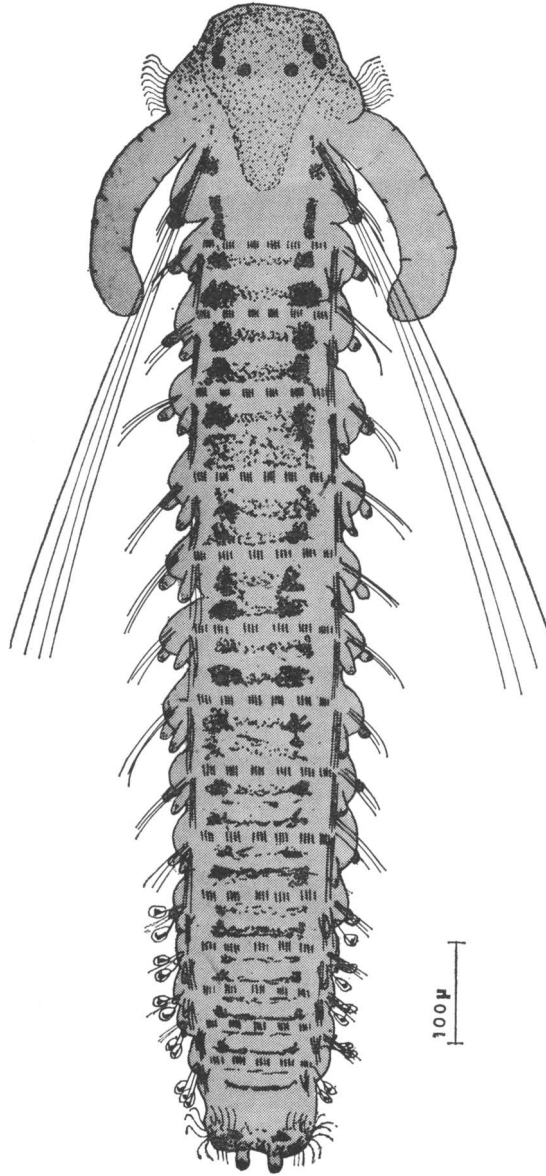


FIG. 3  
Larves de vie pélagique longue.  
Stage de 15 sétigères.

Le prostomium, nettement surmonté d'une crête dorsale (Fig. 3), est intensément coloré en rouge brique, avec des taches noires. La crête nucale, bien visible, est soulignée par une pigmentatoin noire.



La pigmentation sur les sétigères est très marquée et dense. Il y en a peu sur le premier sétigère, un peu plus sur le second, mais c'est, ici aussi, le troisième sétigère qui est le plus pigmenté : il possède, en effet, deux bandes pigmentaires longitudinales, à limites imprécises, réunies par des amas transversaux. Les sétigères suivants présentent une pigmentation semblable, mais moins marquée ; on voit quatre amas pigmentaires par sétigère, les deux antérieurs plus importants que les deux postérieurs ; ils sont réunis transversalement par de petits liserés irréguliers. Tout ce pigment est noir sur des individus fixés mais, sur le matériel frais, il est possible de constater que le pigment jaune est très répandu ; sur certains exemplaires et, sans doute dans des conditions bien précises, il se ramifie et peut s'étendre jusqu'à la face ventrale de l'animal. En plus de ce pigment, localisé dans des chromatophores plus ou moins étendus, les téguments eux-mêmes sont intensément colorés en brun. Le pygidium, quant à lui, est de la même teinte rougeâtre que le prostomium.

En élevage, les soies larvaires sont peu à peu remplacées par des soies définitives. Assez fréquemment, la rame dorsale de certains sétigères porte encore, parmi les soies courtes, quelques soies longues, tandis que, sur les autres sétigères, ces soies ont disparu. Le premier sétigère garde très longtemps ses soies provisoires. Les soies uncinées sont présentes à partir du onzième sétigère, rarement au dixième, et uniquement à la face ventrale : elles sont tridentées et au nombre de trois ou quatre. Le pygidium porte toujours des cirres bien développés : deux ventraux longs et fins, deux dorsaux plus courts mais plus gros.

Comme la figure 3 permet de le constater, les différences entre cette larve et celle que désigne Hannerz sous le nom de *S. martinensis* type 2 sont faibles. Je n'ai jamais pu observer les structures ciliées dorsales que signale Hannerz, mais les soies de la partie postérieure du corps sont identiques à celles de la figure 27 e de cet auteur. Ce point important permet d'affirmer que les animaux capturés à Marseille sont les mêmes que ceux de Hannerz. Mais, les adultes obtenus à partir de ces larves présenteront des caractères distincts.

## CONCLUSION

Bien qu'un certain nombre de points restent obscurs et que des observations ultérieures puissent sans doute venir provoquer des changements mineurs dans l'interprétation des faits, il semble possible actuellement de retenir les points suivants.

1. Pour l'espèce *Spio decoratus* Bobretzky, il existe deux types de développement :

a) un développement à larves pélagiques, pouvant prendre deux aspects sensiblement différents et apparemment aptes à poursuivre leur croissance dans le plancton si elles sont entraînées loin des zones qui permettent leur métamorphose ;

b) un développement à larves benthiques, au moins jusqu'au stade à 11 sétigères.

Ces deux modes de développement sont sous le contrôle des facteurs ambiants, le développement pélagique se réalisant dans des zones où la dispersion est assurée, le développement benthique intervenant dans des zones calmes où la superficie, susceptible de recevoir les larves et de leur permettre de se métamorphoser, est assez restreinte.

2. A côté des adultes typiques, existe une autre forme adulte sensiblement différente ; les critères séparant ces deux formes permettent d'envisager la possibilité d'obtenir la seconde à partir de la première, par augmentation de taille et recul du niveau d'apparition des soies uncinées. Les larves récoltées dans les tubes habités par la forme adulte « grande » se métamorphosent précocement en élevage. Un résultat identique est obtenu avec un type de larves pélagiques dont il est impossible de connaître les parents.

3. Les expériences d'élevage n'ont jamais permis que l'obtention d'individus métamorphosés présentant uniquement les caractères de l'espèce *Spio decoratus* ; jamais aucune ébauche d'évolution vers le second type d'adultes n'a pu être décelée.

4. Les deux types de pontes recueillis donnant deux types de développement, les variations morphologiques des larves pélagiques rappellent de très près les observations de Caullery et Mesnil, ainsi que celles de Hannerz, sur *Spio martinensis*. Il est envisagé que les deux espèces *S. decoratus* et *S. martinensis*, qui doivent toujours être considérées comme des espèces distinctes, dérivent d'un ancêtre commun et sont, à l'époque actuelle, en cours de spéciation, ce qui pourrait expliquer la présence de deux formes adultes en Méditerranée.

### Summary

Pelagic larvae of *Spio decoratus* were collected. Their morphology appears varied, a part of them being identical to some larvae of *Spio martinensis*. The rearing in laboratory culture through juvenile stages, the research of spawnings, some additional samplings of meroplankton, lead up to the following conclusions: —two developmental patterns occurred in *Spio decoratus*, one is benthic, the other one pelagic; —in the Gulf of Marseilles, all the pelagic larvae collected are of the same type; polymorphism depends on the duration of planktonic life; —*Spio decoratus* and *Spio martinensis* are two distinct species, but the difference between them is very small: so an identical young benthic stage occurs in their development.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOBRETZKY, N., 1871. — On the fauna of the Black Sea. (En russe.) *Kiev Odohestava estest. Zapisky*, 1, pp. 188-276.
- CAULLERY, M. et MESNIL, F., 1918. — Dimorphisme évolutif chez les Annélides. *C.R. Soc. Biol.*, 81, pp. 707-709.
- CERRUTI, A., 1908. — Ricerche sull'anatomia e la biologia del *Microspio mecznikovianus* Clprd. con speciale riguardo dei nefridi. *Acad. Sc. Napoli Rend.*, 2 (13), pp. 1-38.
- GIORDANELLA, E., 1969. — Contribution à l'étude de quelques *Spionidae*. *Rec. Trav. St. Endoume*, 45 (61), pp. 325-349.
- GUÉRIN, J.P., 1970. — Etude expérimentale de l'établissement d'un peuplement de substrat meuble à partir de larves méroplanctoniques. *Cah. Biol. Mar.*, 11, pp. 167-185.

- HANNERZ, L., 1956. — Larval development of the polychaete families *Spionidae* Sars, *Disomidae* Mesnil and *Poecilochaetidae* N. Fam. in the Gullmar Fjord (Sweden). *Zool. Bidr. Uppsala*, 31, pp. 1-204.
- MASSÉ, H., 1971. — Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements de sables fins intralittoraux des côtes de Provence. 2. La baie du Prado. *Téthys*, 3 (1), pp. 113-158.
- MESNIL, F., 1916. — Sur la ponte d'une Annélide Polychète, *Spio martinensis* Mesnil. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 41, pp. 32-35.
- MESNIL, F., 1925. — Classification, affinités et systématique des Spionidiens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 49, pp. 672-680.
- 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.
- SIMON, J.L., 1968. — Occurrence of pelagic larvae in *Spio setosa* Verrill 1873 (*Polychaeta: Spionidae*). *Biol. Bull.*, 134 (3), pp. 503-515.