

MISE EN EVIDENCE DE DIFFERENTES FORMES DANS LE COMPLEXE  
MALACOCEROS FULIGINOSUS CLAPAREDE (ANNELIDE, POLYCHETE)

Jean-Pierre GUERIN et Pierre KERAMBRUN

*Laboratoire d'Hydrobiologie Marine*  
*Faculté des Sciences de Luminy*  
13288 MARSEILLE CEDEX 9

La discrimination morphologique entre différents types adultes de *Spionidés* n'est pas toujours très aisée. Lorsque, par exemple, les individus diffèrent seulement par la taille et par le niveau d'apparition des crochets, on est tenté d'estimer que les plus petits représentent la forme jeune des plus grands. D'autres recherches sont alors nécessaires pour préciser la position systématique des formes concernées. La récolte des pontes, limitée aux espèces qui produisent des cocons, l'étude des larves et de leur développement peuvent parfois permettre de préciser la systématique des formes adultes. C'est ainsi que HANNERZ (1956) a pu séparer *Pseudopolydora antennata* et *P. pulchra*, cette dernière étant auparavant considérée seulement comme une variété de la première. Cependant l'étude des larves débouche parfois sur une complexité supplémentaire. Ainsi HANNERZ (1956) récolte-t-il deux types de larves qui ne fournissent, après leur métamorphose, qu'un seul type morphologique correspondant à *Spio martinensis*. Dans ces conditions, il est possible que deux espèces très proches morphologiquement, coexistant dans la même zone, ne puissent être séparées qu'après une étude biologique poussée ou des études biochimiques.

En ce qui concerne le genre *Malacoceros*, nous avons pu mettre en évidence, par l'application des ces différentes méthodes, que la dénomination spécifique "*fuliginosus*" recouvrait plusieurs types morphologiquement très proches. Nos recherches portent essentiellement sur des populations provenant de la région de Nantes et de l'Ile d'Oléron (côte Atlantique) et de la région de Marseille (côte méditerranéenne). L'élevage en cycle complet de représentants de ces différentes populations a permis de constater l'existence de deux groupes distincts en ce qui concerne le comportement au moment de la reproduction (GUERIN, 1975), et d'entreprendre la comparaison, sur le plan morphologique, des différents stades ontogéniques.

Du point de vue de la reproduction, on constate que tous les individus des différentes populations étudiées se reproduisent par larves pélagiques. Cependant il convient de faire la distinction entre un premier mode de reproduction qui consiste à libérer directement les gamètes sur le fond, et un second selon lequel les gamètes sont emprisonnés dans une masse de mucus.

Dans le premier cas, la ponte ne peut être obtenue, au laboratoire, que dans des conditions bien précises d'oxygénation (GUERIN, 1982), conditions qui doivent être maintenues pendant toute la durée du développement embryonnaire. On trouve des *Malacoceros fuliginosus* qui se reproduisent de cette manière à la fois en Atlantique et en Méditerranée. Ces animaux possèdent des ovocytes à coques épaisses, de même que les autres espèces de Spionidae qui libèrent directement leurs gamètes, tandis que les spermatozoïdes sont de type primitif (FRANZEN, 1956). Ces populations, isolées géographiquement, et qui se reproduisent selon des modalités identiques, peuvent cependant être séparées au niveau des adultes et au niveau des larves par quelques détails morphologiques.

Chez les adultes, la distinction peut se faire grâce à la pigmentation du prostomium et la morphologie des uncini. Ainsi, la pigmentation du prostomium des animaux adultes provenant de l'Atlantique est assez variable, puisque, à côté d'individus totalement dépourvus de pigment on rencontre des individus dont le prostomium comporte une tache triangulaire de pigment noir plus ou moins intense. Par contre, les animaux méditerranéens qui libèrent leurs oeufs directement dans le milieu présentent tous, apparemment sans exception, une tache pigmentaire ovale d'un noir très intense. La morphologie des soies encapuchonnées des animaux atlantiques est assez variable et souvent difficile à examiner d'une manière détaillée. En effet, si certaines soies apparaissent nettement bidentées, il est parfois difficile, sinon impossible, de voir si la grosse dent, qui forme un angle plus ou moins aigu avec la hampe, est accompagnée ou non par une ou même deux autres petites dents. L'apex des crochets des individus méditerranéens qui libèrent leurs oeufs directement dans le milieu présente exactement la même variabilité que celui des crochets des individus d'Atlantique, avec des soies qui peuvent être tridentées, bidentées ou même unidentées.

Chez les larves, la distinction est plus facile à faire. Les larves des individus d'Atlantique ont été décrites par DAY (1934) sur du matériel de la région de Plymouth. Ces larves ont une particularité au niveau du cirre ventral du 3e sétigère qui est plus long et plus pigmenté que les autres. Ces larves possèdent six yeux noirs. Les larves des *M. fuliginosus* qui libèrent leurs oeufs directement dans le milieu ne présentent aucune différenciation au niveau des cirres mais ont une particularité au niveau des yeux puisque, sur six yeux, quatre sont rouges et deux sont noirs. Il convient de rappeler qu'en ce qui concerne les larves de Spionidés, on peut distinguer deux groupes en fonction du nombre et de la couleur des yeux. Il y a ainsi des genres dont les larves possèdent six yeux noirs et des genres dont les larves ont quatre yeux rouges (à l'exception de *Prionospio malmgreni*). Cependant un mélange yeux noirs - yeux rouges n'avait jamais été signalé : c'est donc un caractère tout à fait original.

Il apparaît donc possible de distinguer deux formes parmi les *M. fuliginosus* qui se reproduisent en libérant leurs gamètes sur le fond. Toutefois cette distinction n'est pas particulièrement aisée, ce qui explique qu'elle n'ait pas été faite jusqu'à présent.

Dans le second cas, gamètes emprisonnés dans une masse de mucus, les pontes sont obtenues spontanément en captivité. Elles sont déposées lors d'une pseudocopulation dans le ménisque de capillarité des bacs d'élevage, c'est à dire dans une zone exposée à une forte tension en oxygène dissous, indispensable pour que le développement embryonnaire puisse se réaliser. Les ovocytes ont des coques fines comme les ovocytes des autres espèces de Spionidés qui pondent dans un cocon, tandis que les spermatozoïdes sont de type aberrant (FRANZEN, 1956). La masse de mucus peut donc être considérée comme étant l'équivalent du cocon. Toutefois cette ponte n'est pas incubée par la femelle et les larves ne sont libérées que 36 h à 48 h après la ponte (GUERIN, 1974) ; pour cela elles commencent à ingérer le mucus dès que l'organogénèse du tube digestif est terminée. Ce mode de reproduction est tout à fait original et apparaît intermédiaire entre l'absence totale de soins vis-à-vis de la progéniture (gamètes libérés sur le fond) et l'incubation pendant plusieurs jours, les larves se nourrissant d'oeufs abortifs (production de cocons). Deux populations de *M. fuliginosus* se reproduisent de cette manière ; l'une a été récoltée dans un milieu saumâtre (claires à Huîtres de la région de Marennes-Oléron), l'autre est présente devant l'émissaire des égouts et dans les ports de Marseille. Aucun critère morphologique ne permet de faire la discrimination entre les représentants de ces deux populations isolées géographiquement. Tous les adultes ont un prostomium uniformément grisé, donc pratiquement non pigmenté ; les soies encapuchonnées apparaissent toujours tridentées (une grosse dent accompagnée de deux petites dents disposées côte à côte) ; les larves ont six yeux noirs. L'énumération de ces caractères permet cependant de séparer ces populations qui pondent dans du mucus des deux autres définies précédemment et ce, aussi bien au niveau des adultes que des larves. Il convenait cependant de vérifier expérimentalement le bien fondé de cette discrimination grâce à des expériences d'hybridation.

Entre les formes qui se reproduisent selon des modalités différentes, aucune hybridation n'apparaît possible, l'éthologie de la reproduction et la morphologie des gamètes étant trop différentes. Entre les formes atlantiques et méditerranéennes qui libèrent leurs gamètes sur le fond, des expériences de fécondation artificielle croisée ont été entreprises. La fécondation se déroule normalement, mais il semble qu'il y ait de nombreuses segmentations anormales. Sur les oeufs qui poursuivent leur développement, on constate souvent la présence de boursouflures sous le tégument ; enfin, le stade trochophore est souvent difforme et seules quelques larves ont pu être élevées jusqu'à 4-5 sétigères. L'hybridation n'apparaît donc que partielle entre les deux formes à reproduction directe et d'autres expériences seront nécessaires pour savoir si des adultes hybrides féconds peuvent être obtenus.

Les expériences d'hybridation entre des représentants des deux populations atlantiques et méditerranéennes qui pondent dans du mucus se sont toujours révélées positives (pontes spontanées) et les individus obtenus ne se distinguent en rien des adultes des deux populations. L'identité entre ces populations isolées géographiquement est donc parfaite.

Enfin, l'utilisation de techniques biochimiques a apporté des éléments complémentaires de discrimination. Ces techniques avaient déjà permis de mettre en évidence l'hétérogénéité des populations méditerranéennes (KERAMBRUN et GUERIN, 1978). Des protéinogrammes et des enzymogrammes obtenus par électrophorèse sur gel de polyacrylamide ont permis d'acquérir un certain nombre d'indications sur la variabilité du complexe *M. fuliginosus* et de caractériser les différentes populations atlantiques et méditerranéennes.

L'étude des modalités de la reproduction, l'étude morphologique, les expériences d'hybridation, les données biochimiques permettent donc d'estimer que l'appellation *Malacoceros fuliginosus* recouvre en fait probablement deux ou même trois espèces.

Les deux premières, dont le statut spécifique n'est pas encore rigoureusement établi par les expériences d'hybridation, mais que les autres critères permettent de distinguer, ont une reproduction directe :

- l'une est atlantique, récoltée à Nantes et Oléron, mais les exemplaires récoltés à Roscoff, Plymouth, Oban et Edimbourg sont apparemment tous identiques ;
- la seconde est méditerranéenne et seuls des exemplaires provenant de la région de Marseille ont été pris en considération jusqu'à présent.

La troisième espèce, qui se reproduit en emprisonnant ses oeufs dans une masse de mucus, est commune à la Méditerranée (région de Marseille) et à la zone margino-littorale de la région de Marennes-Oléron (claires à Huîtres).

#### BIBLIOGRAPHIE

- DAY J.H., 1934.- Development of *Scolecopsis fuliginosa* (Claparède). *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 19 : 633-654.
- FRANZEN A., 1956.- On spermiogenesis morphology of the spermatozoon, and biology of fertilization among invertebrates. *Zool. Bidrag Uppsala*, 31 : 355-482.
- GUERIN J.P., 1974.- Rôle du mucus contenant la ponte dans la survie des embryons et la vitesse de croissance des larves de *Scolecopsis fuliginosa* Claparède (Annélide, Polychète). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 279 ser. D. : 363-366.
- GUERIN J.P., 1975.- Redescription des adultes et comparaison des divers stades ontogéniques des populations méditerranéennes et atlantiques de *Scolecopsis fuliginosa* Claparède (Annélide Polychète). *Cah. Biol. mar.*, 16 : 21-37.
- GUERIN J.P., 1982.- Modalités et conditions de la reproduction chez les Spionidés (Annélides polychètes). *Bull. Soc. Ecoфизиол.*, 7 (1) : 73-77.
- 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 : 1-204.
- KERAMBRUN P. et J.P. GUERIN, 1978.- Mise en évidence, par électrofocalisation, de l'hétérogénéité de la population de *Scolecopsis* (*Malacoceros*) *fuliginosa* de Cortiou (Bouches-du-Rhône). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 286(D) : 1207-1110.