

Dimorphisme operculaire et variabilité chez
Spirorbis (Laeospira) militaris (Claparède) 1870
(*Polychaeta Serpulidae*)

par

HELMUT ZIBROWIUS

(Station Marine d'Endoume - Marseille)

Une collection d'Annélides Polychètes récoltées dans le Golfe de Tarente par le Professeur PARENZAN, et dont l'étude des *Serpulidae* m'a été confiée par G. BELLAN, contient des stades immatures et des stades incubants de l'espèce *Spirorbis (Laeospira) militaris*. L'espèce en question doit conserver le nom spécifique de *S. militaris* que CLAPAREDE (1870) a donné son stade incubant. Les descriptions des stades non incubants, sous des noms divers, sont plus récentes (MARION et BOBRETZKY, (1875); MARION, 1879; BUSH, 1910). Le *S. cornuarietis* de MARION et BOBRETZKY (1875) n'est apparemment pas identique au *S. cornuarietis* de PHILIPPI (1844) qui, de surcroît, est une forme insuffisamment décrite. Par ailleurs, il ne serait pas rationnel de désigner une espèce sous le nom spécifique qui a été donné à un stade immature et insuffisamment décrit lorsqu'il existe une description précise, sous un autre nom plus récent, du stade définitif de l'espèce en question. L'examen de ce matériel m'a permis de compléter les observations sur la variabilité, chez cette espèce, du dimorphisme operculaire, phénomène sur lequel j'avais déjà attiré l'attention (ZIBROWIUS, 1966).

Parmi les espèces méditerranéennes de *Spirorbis*, *S. militaris* se reconnaît facilement par son pigment hépatique rouge brique du côté concave de la zone achète et par son tube sénestre, blanc, rond et lisse, sans carènes, souvent de grande taille (diamètre de la spirale jusqu'à 3 mm), dont la partie distale est dressée et légèrement évasée à l'orifice. Chez les animaux fixés,

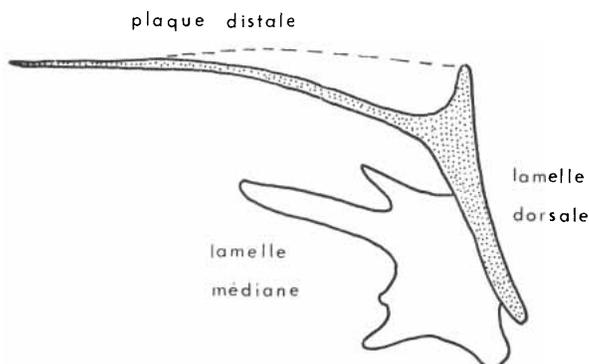
le pigment hépatique devient noir, il persiste même après un séjour de plusieurs années dans l'alcool ou dans le formol et permet ainsi d'identifier des fragments de *S. militaris* ayant perdu l'opercule (ceci étant valable au moins pour les espèces méditerranéennes, dont aucune autre ne montre une pigmentation semblable à l'état fixé).

Les soies de *S. militaris* ne se distinguent, de celles de nombreuses autres espèces sénestres à 3 sétigères thoraciques, que par leur taille plus grande et leur nombre plus élevé par faisceau. Les soies spéciales du 1er sétigère comportent un limbe distal et un aileron proximal à fortes dents, ces deux pièces étant séparées par une encoche. Le 3ème sétigère porte des soies en faucille limbées (« soies d'*Apomatus* »). Les soies abdominales sont géciculées avec une lame triangulaire à denticulation obtuse.

Le panache branchial est composé de 9 ou 10 filaments, le 2ème filament dorsal du côté gauche fonctionnant comme pédoncule operculaire.

L'opercule primaire des individus immatures est très variable. En général, il a l'aspect d'une plaque subcirculaire et légèrement concave, portant des excroissances lamelleuses à la base du bord dorsal. A l'origine, la face inférieure de la plaque et les excroissances basales sont revêtues de tissus operculaires dont l'épiderme est responsable de la sécrétion du calcaire. L'opercule primaire étant un organe éphémère, les tissus operculaires perdent leur fonction après l'élaboration du calcaire; il ne reste, souvent, que l'opercule calcaire attaché, par sa base, au pédoncule operculaire.

Dans l'opercule primaire on reconnaît normalement 3 pièces construites dans 3 plans différents: une plaque distale, une excroissance lamelleuse fixée au bord dorsal de cette plaque et formant un angle obtus avec celle-ci, et une excroissance médiane inférieure, également lamelleuse et orthogonale aussi bien à la plaque principale qu'à la lamelle dorsale, mais attachée seulement à cette dernière. En général, la plaque principale est très mince et transparente, les excroissances basales (lamelle dorsal et lamelle ventrale), plus épaisses, sont opaques et blanches.



Opercule primaire de S. militaris (forme beneti) vu de profil; plaque distale et lamelle dorsale en coupe, lamelle médiane de face.

L'opercule primaire le plus simple se présente comme une plaque presque plate, à peine concave, avec une lamelle dorsale très courte et, fixée à celle-ci, une lamelle médiane simple (fig. 1). La grande variabilité de l'opercule primaire est due à la variabilité de chacune des 3 pièces et à la complexité de leur combinaison. On ne trouve pratiquement pas deux opercules identiques. On peut ainsi distinguer 3 séries selon la pièce qu'on considère.

Variabilité de la plaque distale: Le plus souvent presque plate, la plaque distale devient parfois nettement concave (fig. 2, 3, 6, 9).

Variabilité de la lamelle dorsale: La lamelle dorsale peut être attachée au bord dorsal de la plaque principale sur toute sa largeur; elle est alors courte et ses bords latéraux et inférieur sont entiers et presque droits (fig. 1, 4, 5, 14). Chez d'autres exemplaires la zone d'insertion de la lamelle dorsale sur le bord de la plaque principale est réduite. La lamelle est alors en général plus longue et possède des bords irréguliers parfois dentelés (fig. 7, 11, 12, 13). Chez d'autres exemplaires encore il existe, au contraire, une tendance nette à la réduction de la taille de la lamelle dorsale (fig. 2, 9).

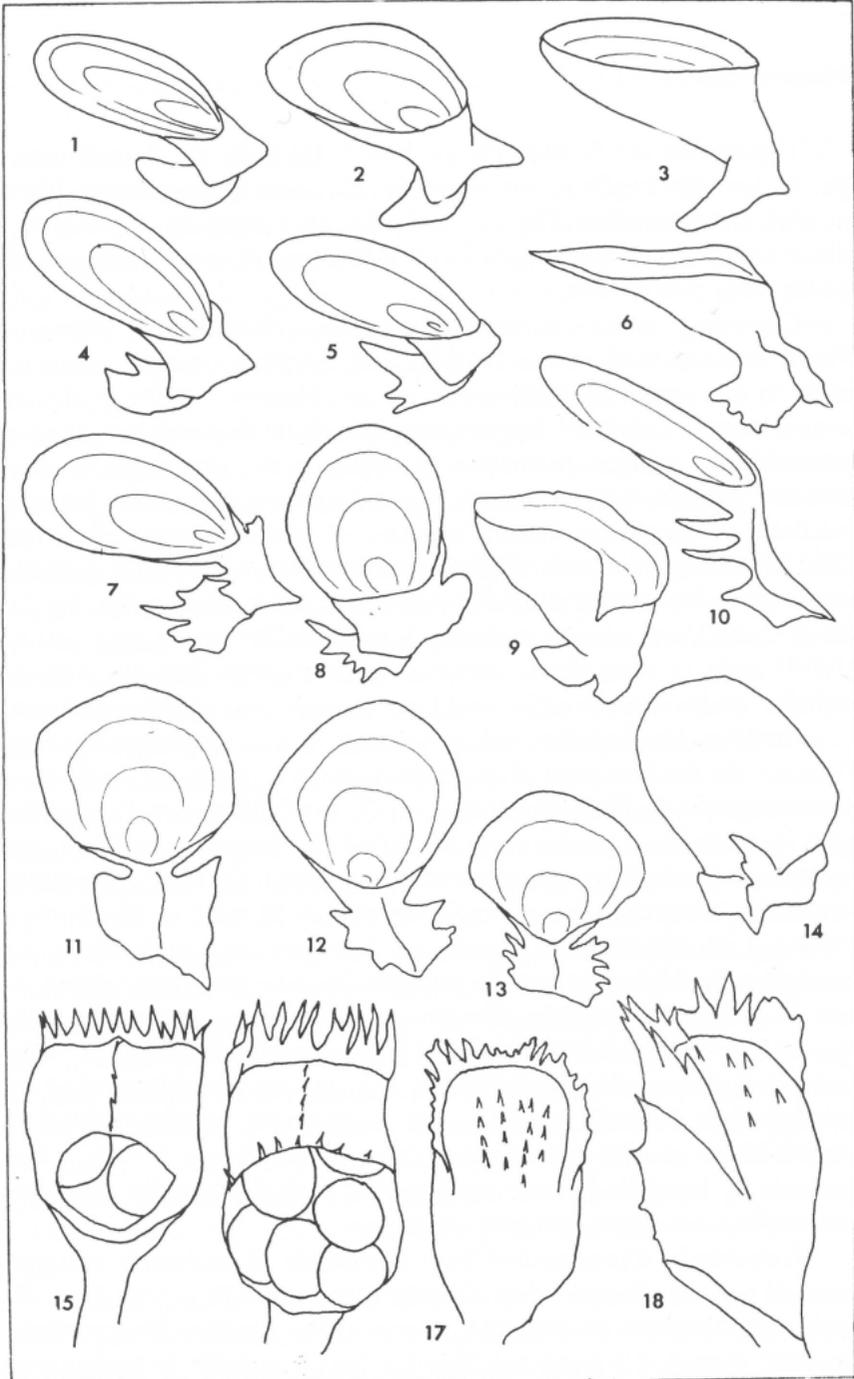


Fig. 1 à 14 opercules primaires, vus plus ou moins obliquement (1 à 9), du côté dorsal (11 à 13), par la face inférieure (14).

Fig. 15 à 18 opercules d'incubation, vus par la face ventrale (15, 16), par la face dorsale (17), obliquement de côté (18).

Variabilité de la lamelle médiane: Dans le cas le plus simple, la lamelle médiane est allongée, arrondie à l'extrémité libre et sans structuration (fig. 1, 2, 3). Le plus souvent, cependant, elle est divisée en plusieurs lobes ou même en dents longues et grèles (fig. 4 à 8, 10).

Certaines de ces formes d'opercule primaire qui viennent d'être caractérisées, avaient déjà été décrites comme appartenant à des espèces différentes. Ainsi MARION (1879) a décrit sous le nom *S. beneti* des exemplaires dont l'opercule primaire possède une plaque principale presque plate, une lamelle dorsale de grande taille, rétrécie à son insertion, et une lamelle médiane à plusieurs dents longues et grèles (comp. fig. 10). Chez *S. cornuarietis* de MARION et BOBRETZKY (1875) la lamelle médiane et la lamelle dorsale sont peu structurées (comp. fig. 2), la dernière est plutôt réduite. L'exemplaire figuré par BUSH (1910) sous le nom de *S. serratus* présente une lamelle dorsale réduite mais une lamelle médiane divisée en plusieurs dents.

Suivant les populations examinées, il y a prédominance de l'un ou de l'autre type d'opercule primaire. Chez les individus provenant du Golfede Tarante (St. 27, prof. 33m, sur *Cystoseira* sp.) la lamelle dorsale est réduite et la lamelle médiane est entière ou seulement peu structurée en lobes. Ce type d'opercule ressemble ainsi à la forme *cornuarietis* de MARION et BOBRETZKY (1875). Les exemplaires provenant des grottes sousmarines de la région de Marseille ont la lamelle dorsale fortement développée et la lamelle médiane divisée en dents longues et grèles. Ces opercules correspondent ainsi à la forme *beneti* de MARION (1879). Les exemplaires des populations des pierres infralittorales de la région de Marseille sont, pour la plupart, intermédiaires et ressemblent plutôt à la forme *serratus* de BUSH (1910). Chez ceux-ci, la lamelle dorsale est courte, mais la lamelle médiane est divisée en dents longues et grèles.

L'opercule d'incubation bien connu de *S. militaris* est globuleux ou cylindrique. Son diamètre atteint 480 μ . Sa face distale est bombée et entourée d'une crête dentelée interrompue du côté dorsal. La zone calcifiée (ce qu'on appelle le « casque ») est plus étendue du côté dorsal que du côté ventral de l'oper-

cule. A la base, le « casque » peut être largement ouvert (fig. 16) ou au contraire avoir une ouverture retrécie (fig. 15).

La crête dentelée entourant la face distale du « casque » varie suivant les individus. Il y a tantôt des dents de scie régulières et uniformes (fig. 15), tantôt des dents irrégulières et inégales (fig. 17, 18). La face distale entre les crêtes peut porter plusieurs rangées de dents isolées, plus ou moins fortes suivant les cas (fig. 17, 18). Il y a des opercules dont le « casque » possède une série de dents disposées en ligne médiane sur la face ventrale (fig. 15) et d'autres où une série de dents existe au bord ventral de l'ouverture basale; parfois les deux séries de dents sont présentes (fig. 16).

Chez les opercules à « casque » largement ouvert en bas, la ponte incubée est parfois bien visible dans un grand sac bombé qui fait saillie (fig. 16). Il semble que les larves sont libérées par une déchirure de cette zone.

Etant donné la structure de l'opercule des formes *cornuarietis* et *beneti*, il est compréhensible que FAUVEL (1927) les ait considérées comme des espèces incubant dans le tube. Toutefois, dans les anciennes descriptions de ces formes (MARION et BOBRETZKY, 1875; MARION, 1879) on ne trouve aucune indication sur l'incubation qui, comme on le verra plus loin, n'a pas pu être observée chez les formes en question. Malgré l'abondance du matériel examiné récemment, provenant du Golfe de Tarente et surtout de la côte provençale, aucun exemplaire de *beneti* ou de *cornuarietis* ou des formes intermédiaires n'a été observé avec une ponte incubée, dans le tube. Par contre, on les a toujours trouvés accompagnés de *S. militaris*, forme qui incube dans l'opercule et dont *beneti* et *cornuarietis* ne se distinguent par aucun autre critère morphologique. STERZINGER (1910) a déjà remarqué la grande ressemblance morphologique entre les formes *S. militaris* et *S. cornuarietis* ainsi que leurs populations mixtes.

Seule différence: la taille des formes *cornuarietis* et *beneti* et de leurs intermédiaires est en général inférieure à celle des exemplaires incubants de *S. militaris*. Tout au moins, on constate qu'il n'existe pas de *S. militaris* d'une aussi petite taille

que les exemplaires les plus petits des formes *cornuarietis*, *beneti* et intermédiaires. Le matériel provenant du Golfe de Tarente (St. 27) comprend ainsi une dizaine d'exemplaires incubants de *S. militaris* dont la spirale du tube mesure environ 2 mm, et une dizaine d'exemplaires de la forme *cornuarietis* dont seulement 2 atteignent la taille des *militaris* incubants, tandis que la spirale du tube des autres spécimens mesure seulement 500 mm.

L'examen récent du matériel abondant récolté sur le côté provençal a permis de trancher le problème de *S. militaris* et des formes non incubantes qui l'accompagnent constamment et qui morphologiquement sont identiques, à part l'opercule. En extrayant des centaines d'exemplaires de leurs tubes (d'après le tube, il est d'abord impossible de savoir s'il renferme un *S. militaris* incubant ou un spécimen *cornuarietis* ou *beneti*), on a trouvé de rares exemplaires chez lesquels un opercule de type *beneti* ou *cornuarietis* ou de type intermédiaire adhère à un opercule globuleux en cours de développement, opercule qui peut déjà montrer certains caractères de l'opercule « typique » de *S. militaris*. A l'origine de cet opercule d'incubation il y a une calotte calcaire recouverte de tissu qui se forme en dessous de l'opercule primaire. Cette partie, la plus ancienne de l'opercule secondaire, correspond à la zone distale et dorsale de la partie calcaire de la chambre incubatrice, c'est à dire, du « casque ».

Le phénomène du dimorphisme operculaire est connu chez plusieurs espèces de *Spirorbis* sénestres à 3 sétigères thoraciques qui ont les mêmes types de soies que *S. militaris*. Il est le mieux connu chez *S. heteropoma* ZIBROWIUS 1966, espèce décrite récemment de la Méditerranée et qui possède un opercule primaire qui est seulement une simple plaque avec un talon styliforme, et un opercule d'incubation globuleux avec une petite excroissance obtuse. Une espèce voisine avec un opercule primaire semblable, mais apparemment distincte de *S. heteropoma* par la forme de son opercule d'incubation, vient d'être découverte parmi le matériel provenant du récif de Tuléar (Madagascar). Pour *S. granulatus* (L.), GEE (1964) et NELSON-SMITH and GEE (1966) ont décrit la formation d'un opercule d'incubation après

le rejet d'un opercule primaire composé d'une plaque et d'un talon dilaté à son extrémité libre. Il semble qu'il s'agit, chez cette espèce, de structures homologues à celles de *S. militaris* et *S. heteropoma*.

L'incubation, chez les espèces énumérées, dans un opercule formé secondairement après le rejet d'un opercule primaire d'une structure bien différente, doit être interprétée comme une preuve de l'origine monophylétique de ce groupe d'espèces.

RÉSUMÉ

L'opercule globuleux d'incubation de *Spirorbis (Laeospira) militaris* se développe secondairement après la chute de l'opercule primaire formé d'une plaque calcaire avec des excroissances basales. L'opercule primaire est de forme très variable. Certaines formes avaient été décrites comme des espèces différentes. Un dimorphisme operculaire homologue existe chez certaines autres espèces de *Laeospira*.

RIASSUNTO

L'opercolo globulare incubatorio di *Spirorbis (Laeospira) militaris* si sviluppa dopo la caduta dell'opercolo primitivo, costituito d'una lamina calcarea con escrescenze basali. La forma dell'opercolo primitivo è variabilissima. Alcune forme sono state descritte come specie diverse. Un dimorfismo opercolare omologo esiste in alcune altre specie di *Laeospira*.

ZUSAMMENFASSUNG

Das kugelige Brutoperkulum von *Spirorbis (Laeospira) militaris* entwickelt sich sekundär nach Abwurf des aus einer Kalkplatte mit basalen Auswüchsen bestehenden Primäroperkulums. Die Form des Primäroperkulums variiert stark. Einige Formen waren als eigene Arten beschrieben worden. Homologe Operkulumdimorphie kommt bei einigen weiteren *Laeospira*-Arten vor.

TRAVAUX CITÉS

- Bush J. K. (1910) - Description of new Serpulids from Bermuda with notes on known forms from adjacent regions. *Proc. Acad. nat. Sci. Philodelphia*, vol. 62, pp. 490-501, pl. 36.
- Claparede E. (1870) - Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. II. *Mem. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, vol. 20, pp. 1-225, 365-542, pls. 1-31.
- Fauvel P. (1927) - Polychètes Sédentaires. *Faune de France, Paris*, vol. 16, 494 pp.
- Gee J. M. (1964) - The British *Spirorbinae* (*Polychaeta: Serpulidae*) with a description of *Spirorbis cuneatus n.s.p.* and a review of the genus *Spirorbis*. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 143 (3), pp. 405-441.
- Marion A. F. (1879) - Dragages au large de Marseille. *Ann. Sci. nat. Paris*, sér. 6 (Zool. Paléont.), vol. 8, pp. 1-48, pls. 15, 16.
- Marion A. F. et Bobretzky N. (1875) - Etude des Annélides du Golfe de Marseille. *Ann. Sci. nat. Paris*, sér. 6 (Zool. Paléont.), vol. 2, pp. 1-106, 12 pls.
- Nelson-Smith A. and Gee J. M. (1966) - Serpulid tubeworms (*Polychaeta Serpulidae*) around Dale, Pembrokeshire. *Field Studies*, vol. 2, no. 3, pp. 331-357.
- Philippi L. (1844) - Einige Bemerkungen über die Gattung *Serpula*, nebst Aufzählung der von mir im Mittelmeer mit dem Thier beobachteten Arten. *Arch. Naturgesch. Berlin*, vol. 10 (1), pp. 186-198, pl. 6.
- Sterzinger I. (1910) - Über die *Spirorbis*-Arten der nördlichen Adria. *Abh. zool.-bot. Ges. Wien*, vol. 5, pp. 1-13.
- Zibrowius H. (1966) - Etude morphologique, systématique et écologique des *Serpulidae* (*Annelida Polychaeta*) de la région de Marseille. *Thèse Fac. Sci. Marseille; Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume* (sous presse).