

SUR UNE LARVE PLANCTONIQUE DE LA FAMILLE DES NEREIDAE RÉCOLTÉE DANS LA RÉGION DE NOSY-BÉ (Madagascar)

M. BHAUD

Océanographe biologiste au C.N.R.S. Laboratoire Arago. Banyuls-sur-Mer

RÉSUMÉ

A partir de pêches planctoniques effectuées dans la région de Nosy-Bé (nord-ouest de Madagascar) l'auteur décrit une nouvelle larve de la famille des Nereidae, rapportée au genre Micronereides, Day 1963. La très longue durée de vie planctonique ainsi qu'une transformation morphologique graduelle montrent que les différentes manifestations de la métamorphose ne sont pas simultanées.

ABSTRACT

The author describes a hitherto unknown larva belonging to the Nereidae (Annelida Polychaeta) captured in the area of Nosy-Bé (N-W Madagascar); it is placed in the genus Micronereides, Day 1963. The very long planktonic life and the gradual morphological transformation observed show that the different features of metamorphosis are not synchronized.

A. MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les méthodes de prélèvement du plancton utilisées au Centre Océanographique de l'O.R.S.T.O.M., à Nosy-Bé, ont été définies dans une précédente note (PETIT *et col.*, 1969). L'époque de présence des larves dans le plancton et les données générales concernant le cycle de vie des invertébrés marins tropicaux à cycle benthoplanctonique ont également été précisées antérieurement (BHAUD, 1972 a et b).

Nous nous limitons ici à décrire une larve d'Annélide Polychète non encore signalée, abondante dans le plancton néritique de la région de Nosy-Bé (nord-ouest de Madagascar) entre les mois de janvier et mars.

B. MORPHOLOGIE (fig. 1, A, B, C, D)

La taille des individus récoltés s'étale sur une échelle importante. Les plus petits exemplaires

possèdent 6 segments sétigères et atteignent 1 mm de longueur. Les plus grands ont 12 segments sétigères complets et 2 à 4 segments postérieurs mal délimités; leur taille dépasse 2 mm de longueur. La description qui suit se rapporte aux individus les plus âgés.

Le prostomium (fig. 1 C) porte 2 antennes, 2 palpes et 4 yeux. Sur les parties latérales du peristomium s'insèrent 4 paires de cirres tentaculaires. La trompe exsertile possède 2 mâchoires cornées mais aucun espace libre entre la limite postérieure dorsale du prostomium et le premier segment sétigère, aussi les cirres tentaculaires semblent s'insérer au niveau du prostomium. Sur de plus jeunes individus, il est important de noter la présence de quelques rares soies au niveau des cirres tentaculaires postérieurs. Les deux premiers sétigères sont biramés avec cependant une forte inégalité entre les rames dorsale et ventrale, portant sur le nombre des soies, la longueur

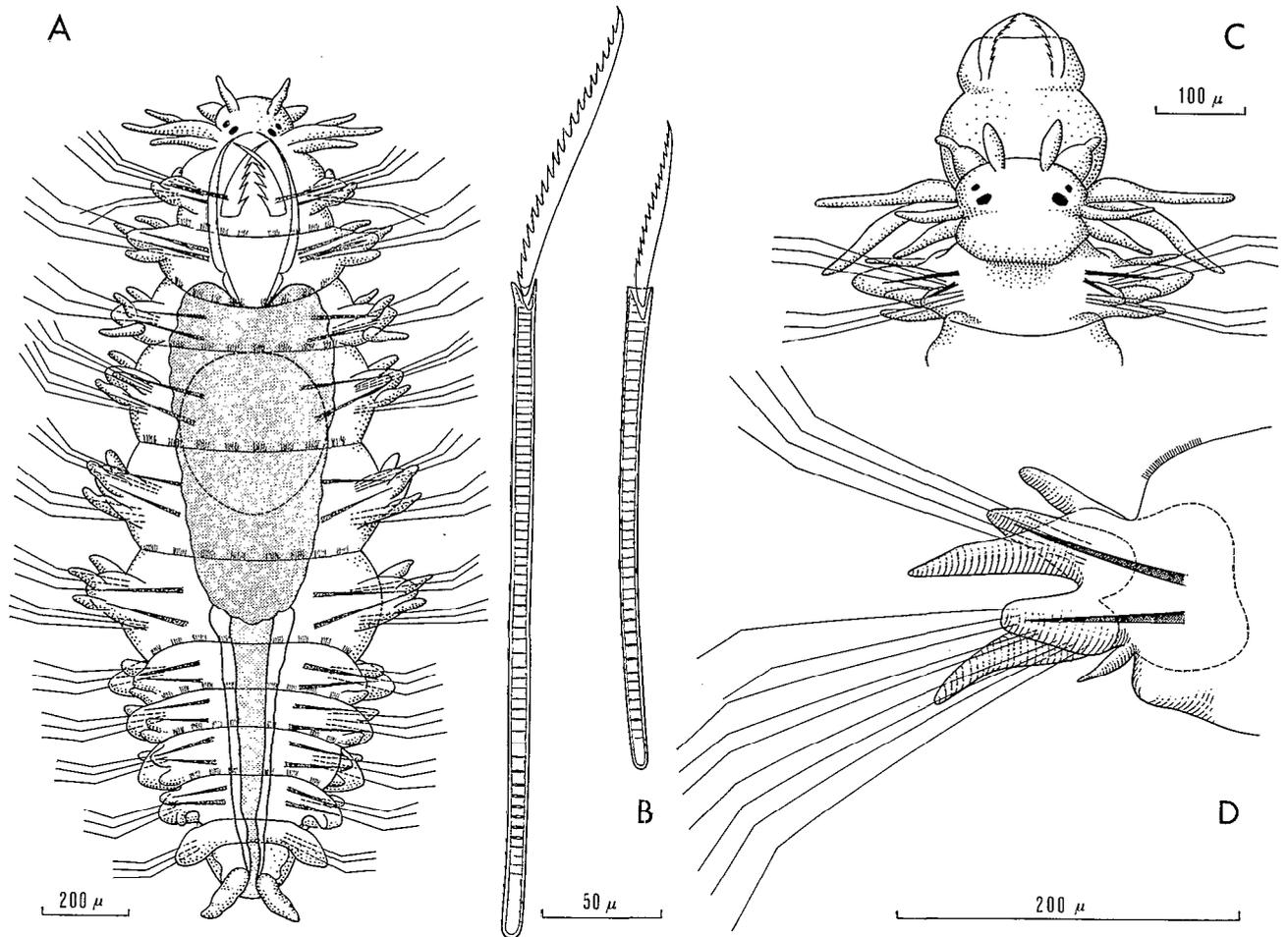


Fig. 1. — *Micronereides capensis*. A : stade planctonique ayant la morphologie d'un jeune néreïdien benthique, en vue dorsale ; longueur : 2 mm. La quatrième paire de cirres tentaculaires n'est pas visible ici. B : soies homogomphes en arête ; sur aucun des individus examinés, il n'a été possible d'observer les soies en serpe typiques de certains Nereïdiens ; malgré une nette variation de la longueur des arêtes, les soies portant les petites arêtes ne peuvent être assimilées à des soies en serpe. C : détail de la région antérieure d'un individu de 11 segments sétigères à trompe dévaginée. D : structure d'un parapode de la région moyenne du corps.

des acicules et des cirres ; c'est la rame dorsale qui est la plus réduite. Les autres segments ont les rames des parapodes également développées. Les cirres dorsaux et ventraux sont courts et coniques (fig. 1, D). Les soies dorsales et ventrales sont toutes en arête homogompe (fig. 1, B) ; les soies ventrales étant sensiblement plus longues que les dorsales. Le parapode supporte en outre 2 languettes dorsales et une ventrale. Enfin le corps de l'animal se termine par le pygidium qui porte 2 cirres anaux.

Cette rapide description montre que les animaux étudiés correspondent à une forme juvénile ayant dépassé la phase post-embryonnaire ou larvaire, bien que certaines structures morphologiques permettent encore la nage en pleine eau. Ainsi les parapodes sont

bien séparés du corps et constituent des rames efficaces. La longueur des soies combinée à une importante largeur du corps permet une bonne sustentation. Enfin la face dorsale de chaque segment porte 8 zones ciliaires (fig. 1 A).

La présence simultanée de 2 antennes, 2 palpes, 4 yeux sur un prostomium bien individualisé, de 4 paires de cirres tentaculaires, d'une seule paire de mâchoires dentelées, enfin de parapodes biramés et de soies composées conduit à la famille des Nereidae. Une identification précise est beaucoup moins simple.

C. IDENTIFICATION

La détermination spécifique de formes larvaires ou post-larvaires, fixées immédiatement après la

récolte a pour inconvénient majeur de prêter souvent à discussion. Généralement les caractères observés sont considérés comme définitifs. De plus, les études ontogénétiques effectuées par fécondation artificielle et élevage permettent encore imparfaitement de savoir à quel âge apparaissent les caractères adultes utilisés en systématique (1). Ainsi, malgré les nombreuses études de développement portant sur les *Nereidae*, il n'est pas aisé de dire à quel âge les 2 premiers segments deviennent uniramés et à quel âge apparaissent les paragnathes de la trompe.

A partir de la description donnée précédemment on peut cependant retenir quelques caractères qui semblent importants : absence de paragnathes sur la trompe, soies toutes en arête homogomphes, présence de parapodes biramés, de 2 antennes et de 2 palpes sur le prostomium et d'un segment buccal avec parapodes et soies. Bien que ces caractères ne prêtent pas à discussion chez les stades observés, il est nécessaire de s'assurer de leur valeur permanente ou provisoire. Pour cela une rapide revue des études antérieures permet une meilleure appréciation.

L'absence de paragnathes sur la trompe d'un individu de 12 à 15 segments sétigères n'est peut-être pas définitive. Ainsi DALES (1950) note que chez *Nereis diversicolor* les paragnathes ne se développent que bien après le stade à 18 segments. Chez *Nereis virens*, BASS et BRAFIELD (1972) observent un seul paragnathe en position centro-dorsale sur le stade à 13 segments. L'armature ne devient complète qu'au stade de 40 sétigères. Il semble donc prudent de ne pas tenir compte de ce caractère lors de l'identification. Il n'est pas sans intérêt cependant, de signaler que REISH (1957) observe déjà sur un individu de 14 segments, appartenant à l'espèce *Neanthes caudata*, des paragnathes bien visibles sur l'anneau maxillaire de la trompe.

Ce que nous savons du développement des représentants du genre *Nereis*, montre que le stade à 4 cirres tentaculaires apparaît tardivement : au bout de 9 semaines après la fécondation et l'élevage au laboratoire pour *N. diversicolor* et *N. irrorata* ou de 5 semaines pour *Perinereis cultrifera* et *Platynereis dumerilii*, ce qui correspond à 10 sétigères pour la première et la dernière espèce, ou à 11 sétigères pour les deuxième et troisième espèces précédemment citées (CAZAUX, 1969). Chez *Nereis (Neanthes) succinea*, un stade de 13 segments ne possède que 3 cirres tentaculaires (BANSE, 1954). *Nereis virens*, au stade de 9 segments, possède déjà 4 cirres tenta-

culaires (BASS et BRAFIELD, 1972). Ces observations montrent que les stades les plus âgés observés dans le plancton en région malgache correspondent vraisemblablement, avec leurs 4 cirres tentaculaires bien développés et une quinzaine de sétigères, à un stade juvénile du développement.

La présence de rares soies au niveau des cirres tentaculaires postérieurs des jeunes individus malgaches montre que ces deux paires de cirres proviennent de la transformation des cirres dorsaux et ventraux d'un segment sétigère regressé. Les travaux de HEMPELMANN (1911) puis ceux de DALES (1950), HAUENSCHILD (1951), HAUENSCHILD et FISHER (1969) mettent en évidence la transformation d'un premier segment sétigère en un segment porteur de deux paires de cirres tentaculaires. Ces cirres tentaculaires postérieurs se forment à partir des cirres dorsaux et ventraux d'un segment d'abord sétigère dont les deux parapodes se transforment en gros cirrophores tandis que les soies disparaissent. CAZAUX (1969) a généralisé ces observations par l'étude du développement des représentants des genres *Neanthes*, *Nereis*, *Platynereis* et *Perinereis*.

Chez tous les adultes de la famille des *Nereidae*, les deux premiers segments sétigères sont uniramés. Nous avons déjà noté dans le cas présent que les deux premiers segments portent des parapodes biramés. Peu d'auteurs donnent des indications précises sur le moment d'apparition de la structure définitive des premiers segments sétigères. Mais la forte réduction des rames dorsales, dans le nombre des soies, la grandeur des acicules et des cirres, annonce la constitution caractéristique de la famille.

Les soies, selon WILSON (1932) pour *Nereis pelagica* et selon DALES (1950) pour *N. diversicolor* varient dans leur morphologie au cours de l'ontogénèse. Sur un stade à 18 segments de l'espèce *N. diversicolor*, les soies hétérogomphes en serpe prédominent sur les premiers parapodes mais les plus postérieurs portent des soies homogomphes encore nombreuses. Chez *N. pelagica*, les premières soies hétérogomphes apparaissent sur les neuropodes au stade de 3 segments sétigères. BASS et BRAFIELD (1972) observent chez *N. virens* les premières soies hétérogomphes falcigères au stade de 7 segments. Chez *Nereis succinea*, les premières soies hétérogomphes sont déjà présentes au stade de 5 segments sétigères (BANSE, 1954). On peut alors difficilement envisager que les soies observées sur les exemplaires malgaches aient un caractère provisoire. Il est nécessaire de remarquer

(1) Ceci provient du fait que l'observateur s'attache surtout aux caractères spectaculaires du développement morphologique qui n'ont pas nécessairement une valeur systématique. En outre, une clé de détermination de jeunes stades, établie à partir de l'observation des stades de développement obtenus par fécondation artificielle, n'est utile, pour l'identification de matériel récolté en mer, que lorsqu'elle englobe toutes les espèces d'un même genre.

que la forme des soies est homogène quelle que soit la situation du parapode observé. Compte tenu de la description par DAY (1963) d'un animal adulte de la famille des Nereidae ayant 30 à 40 segments possédant des soies en arête homogomphes à tous les parapodes, il est raisonnable de conclure que la présence de soies homogomphes ne correspond pas toujours à un stade précoce du développement. Dans le cas présent, l'existence de telles soies constitue un caractère permanent qui peut être utilisé pour une orientation systématique précise à l'intérieur de la famille.

L'existence du premier segment, postérieur au prostomium, avec pieds et soies, constitue un caractère utile dans la mesure où il peut être considéré comme définitif. Les études antérieures apportent une preuve indirecte de ce fait. Un jeune individu de 10 segments sétigères du genre *Platynereis*, dont les représentants adultes ont un segment antérieur apode et achète, montre déjà ce caractère. De même, chez *Perinereis cultrifera*, un stade de 5 segments sétigères montre nettement une séparation entre la troisième paire de cirres tentaculaires, qui est la plus postérieure, et le premier parapode. Ce caractère s'accroît au cours du développement (CAZAUX, 1969). Dans le cas inverse, il est vraisemblable que l'existence d'un segment buccal sétigère sur un stade post-larvaire d'une quinzaine de segments, peut être considérée comme définitive.

Pour l'identification, nous nous référons à FAUVEL (1923) et DAY (1967). Dans la famille des Nereidae, les représentants de 3 genres seulement *Dendronereis*, *Micronereis*, *Micronereides* possèdent des soies d'un seul type, composées homogomphes à article terminal en arête. Cependant les représentants du genre *Dendronereis* qui possèdent un prostomium profondément échancré et un segment antérieur apode, ne peuvent être retenus. Les caractères relevés au cours de la description précédente conduisent, en suivant FAUVEL (1923) au genre *Micronereis*, malgré la présence de 2 antennes et 2 palpes sur les jeunes animaux malgaches. E. et C. BERKELEY (1953) reprenant la définition du genre *Micronereis*, maintiennent aussi comme caractère la présence de 4 paires de cirres tentaculaires et l'absence d'antennes et de palpes. Plus récemment, DAY (1963) propose la création d'un nouveau genre *Micronereides* avec l'espèce *M. capensis*. La différence principale avec le genre précédent porte précisément sur la présence de 2 antennes et 2 palpes. Notre description s'accorde alors parfaitement avec celle du genre *Micronereides*. Cependant DAY (1963) note que les 2 premiers segments sétigères sont uniramés : les lobes dorsaux et les soies dorsales de ces 2 segments disparaissent mais les cirres dorsaux persistent. Dans le cas présent, nous avons déjà remarqué que les 2 premiers segments sétigères montrent une nette inégalité dans

l'importance des 2 rames, annonçant la disparition prochaine d'une partie du parapode. Les soies des autres parapodes sont toutes homogomphes, terminées par une longue arête (fig. 1 B). La constitution définitive des segments sétigères antérieurs semble apparaître tardivement. Même les auteurs ayant suivi un cycle de vie complet donnent peu d'indications ; d'après les observations de BASS et BRAFIELD (1972) on peut penser que les parapodes antérieurs acquièrent leur constitution définitive très tardivement.

DAY (1963) définit ce nouveau genre et cette espèce nouvelle : *Micronereides capensis* à partir d'un seul exemplaire récolté dans la région du Cap sur l'Agulhas Bank par 183 m de fond. Ce genre nouveau est certes très proche du genre *Micronereis* Claparède 1863 qui comprend selon HARTMANN (1959) 3 espèces. Pour DAY il semble justifié de conserver, comme caractéristique principale du genre *Micronereis*, l'absence d'antenne sur le prostomium, et par conséquent d'inclure dans un nouveau genre la forme qu'il a récoltée.

Nous pensons pouvoir conclure que les individus encore planctoniques de la famille des Nereidae, récoltés dans la province néritique malgache, appartiennent très vraisemblablement au genre *Micronereides*. Compte tenu cependant de la récolte d'un seul exemplaire adulte à l'origine de la création de ce genre, et malgré la pêche de jeunes individus planctoniques relativement nombreux, l'existence de ce genre mériterait d'être confirmée par de nouvelles récoltes au niveau de la faune benthique.

D. ÉCOLOGIE

Dans la famille des Nereidae, le développement bien connu des genres *Nereis*, *Platynereis*, *Perinereis* montre que la durée de la vie planctonique est très courte ou inexistante. Ainsi, celle de *Neanthes diversicolor* se termine au stade de 3 sétigères correspondant à une longueur de 410 μ ; pour *Nereis irrorata*, la vie planctonique s'achève au stade nectochaete de 4 sétigères d'une longueur de 420 μ ; chez *Perinereis cultrifera*, la nectochaete de 4 sétigères ne nage plus (CAZAUX, 1970). Chez *Nereis pelagica* (WILSON, 1932), 5 jours après l'éclosion, les jeunes larves possèdent 3 segments sétigères et nagent vigoureusement au moyen d'une prototroche, d'une acrotroche et de 3 paratroches mais les cils disparaissent progressivement et à la fin du stade à 3 sétigères (18 jours après l'éclosion), la nage n'est plus possible et l'animal se déplace en rampant. Les larves de Nereidae récoltées par THORSON (1946) ont peu de segments et une petite taille. Durant 4 années de recherches, cet auteur n'a rencontré que 2 larves qui peuvent être rapportées à l'espèce *N.*

pelagica. Les formes « nereidogènes » ou lécitotrophes sont plus communes mais n'ont pas plus de 4 sétigères. Selon RASMUSSEN (1956), les larves les plus âgées de *N. pelagica* récoltées dans le plancton à proximité du port de Copenhague, possèdent 5 segments sétigères. Chez *N. fucata*, la céphalisation du premier parapode, la perte des cils et des longues soies larvaires, se produisent entre les stades 6 et 7 sétigères (GILPIN-BROWN, 1959). Les larves de *N. succinea* (BANSE, 1954; KINNE, 1954) sont planctoniques. En élevage, les larves de *N. succinea* gagnent le fond au stade de 4 segments (KINNE, 1954) bien que BANSE (1954) signale, pour la même espèce, la récolte dans le plancton d'individus ayant 13 segments et une longueur de 1,4 mm. C'est la seule signalisation de larves planctoniques de Nereidae ayant un développement avancé.

Dans le cas présent, les plus grands stades de développement recueillis par pêche planctonique, atteignent 2 000 μ et sont composés de 12 sétigères bien individualisés et de 3 à 4 sétigères postérieurs en cours de formation, ce qui indique une durée de vie planctonique encore plus longue que dans le dernier exemple signalé. La zone de récolte inter-tropicale n'est peut-être pas étrangère à cette longue phase de vie planctonique (THORSON, 1950). Il faut cependant éviter de généraliser; rappelons que REISH (1957) par une revue complète du développement des différentes espèces de la famille met

en évidence un mode de reproduction et de développement très varié.

E. CONCLUSION

Les individus planctoniques récoltés dans la province néritique malgache ont un nombre de segments bien supérieur à celui habituellement observé chez les formes planctoniques de la même famille. Le substrat reçoit des individus constitués d'une quinzaine de segments. C'est, à notre connaissance, le premier exemple de développement planctonique si prononcé, connu dans la famille des Nereidae. En outre, cet exemple montre que la fin de la vie planctonique, à l'échelle de la famille, n'a pas de rapport strict avec le stade de développement morphologique mais dépend beaucoup plus de l'efficacité des structures de nage. Pendant longtemps on a lié le changement du milieu de vie à une variation morphologique prononcée. Dans ces conditions, les changements écologiques, aisés à mettre en évidence, constituaient le signe de modifications plus profondes d'ordre morphologique. La multiplication des exemples de développement montre, bien au contraire, qu'à l'échelle de l'espèce (BHAUD, 1972 c) ou de la famille, comme dans le cas présent, la relation entre ces deux critères est très lâche; en particulier leur simultanéité est fortement contestable.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 22 janvier 1973.

BIBLIOGRAPHIE

- BANSE (K.), 1954. — Über Morphologie und Larvelentwicklung von *Nereis (Neanthes) succinea* (Leuckart, 1847), Polychaeta, Errantia. *Zool. Jb.*, vol. II, n° 74 : 160-171.
- BASS (N. R.), BRAFIELD (A. E.), 1972. — The life-cycle of the Polychaete *Nereis virens*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, n° 52 : 701-726.
- BERKELEY (E. and C.), 1953. — *Micronereis nanaimoensis* sp. n., with some notes on its life-history. *J. Fish. Res. Bd Can.*, vol. X, n° 2 : 85-95.
- BHAUD (M.), 1972 a. — Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides Polychètes. *Mar. Biol.*, vol. 17, n° 2 : 115-136.
- BHAUD (M.), 1972 b. — Quelques données sur la biologie des invertébrés benthiques en climat tropical. Étude parallèle des larves pélagiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, n° 2 : 161-188.
- BHAUD (M.), 1972 c. — Identification des larves d'Amphino-midae (Annélides Polychètes) recueillies près de Nosy-Bé (Madagascar) et problèmes biologiques connexes. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, n° 2 : 203-216.
- CAZAUX (C.), 1969. — Étude morphologique du développement larvaire d'Annélides Polychètes (Bassin d'Arcachon). II : Phyllodocidae, Syllidae, Nereidae. *Archs Zool. exp. gen.*, vol. CX, n° 2 : 145-202.
- DALES (R. P.), 1950. — The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O.F. Müller. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, n° 23 : 321-360.
- DAY (J. H.), 1963. — The polychaete fauna of South Africa. Part 8. New species and records from grab samples and dredgings. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (D)*, vol. X, n° 7 : 383-445.

- DAY (J. H.), 1967. — A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part I : Errantia. London, British Museum, 458 p.
- FAUVEL (P.), 1923. — Faune de France. 5 : Polychètes errantes ; Paris, Lechevalier, 488 p.
- GILPIN-BROWN (J. B.), 1959. — The reproduction and larval development of *Nereis fucata*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, n° 38 : 65-80.
- HARTMAN (O.), 1959. — Catalogue of the Polychaetous Annelids of the world. Part I. *Occ. Pap. Allan Hancock Fdn*, n° 23 : 1-353.
- HAUENSCHILD (C.), 1951. — Nachweis der sogenannten Atoken Geschlechtsform des Polychaeten *Platynereis dumerilii* Aud. et M.-Edw. als eigene Art auf Grund von Zuch-Fversuchen. *Zool. Jb.*, n° 63 : 107-127.
- HAUENSCHILD (C.), FISCHER (A.), 1969. — *Platynereis dumerilii*. Grosses Zoologisches Praktikum. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 55 p.
- HEMPELMANN (F.), 1911. — Zur Naturgeschichte von *Nereis dumerilii* Aud. et M.-Edw. *Zoologica, Stuttg.*, n° 25 : 1-135.
- KINNE (O.), 1954. — Über das Schwäsmen und die larvalentwicklung von *Nereis succinea* Leuckart (Polychaeta). *Zool. Anz.*, n° 153 : 114-126.
- PETIT (D.) *et col.*, 1969. — Le filet « Lucifer ». Description, manœuvre, performances. *O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé, Océanographie, Document* n° 3, 10 p. multigr.
- RASMUSSEN (E.), 1956. — Faunistic and biological notes on marine invertebrates. III : The reproduction and larval development of some Polychaetes from the Isefjord, with some faunistic notes. *Biol. Meddr.*, vol. XXIII, n° 1 : 1-84.
- REISH (D. J.), 1957. — The life history of the polychaetous annelid *Neanthes caudata* (delle Chiaje) including a summary of development in the family Nereidae. *Pacif. Sci.*, vol. XI, n° 2 : 216-228.
- THORSON (G.), 1946. — Reproduction and larval development of Danish Marine bottom Invertebrates. *Meddr Kommn Danm. Fisk.-og Havunders*, ser. Plankton, vol. IV, n° 1 : 1-523.
- THORSON (G.), 1950. — Reproduction and larval ecology of Marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, n° 25 : 1-45.
- WILSON (D. P.), 1932. — The development of *Nereis pelagica* Linnaeus. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, n° 18 : 203-217.

ERRATA

Dans un article précédent intitulé « Identification des larves d'Amphinomidae (Annélides Polychètes) recueillies près de Nosy-Bé (Madagascar) et problèmes biologiques connexes », paru ici-même (vol. X n° 2, pp. 203-216), en page 215 l'absence de plusieurs enchaînements entraîne une modification du sens général qu'il est nécessaire de rétablir ainsi :

La métamorphose ne se produit pas toujours au bout du même temps de vie planctonique et, par exemple pour le groupe des Chétopères, les résultats d'élevages au laboratoire (ALLEN et NELSON, 1911 ; CAZAUX, 1965 ; SCHELTEMA, 1971) ou d'études de populations dans leur milieu naturel (BHAUD, 1972 b) sont bien différents. Même dans ce dernier cas, les résultats sont très divers. On admet généralement que la métamorphose ne peut se produire que lorsque

certaines conditions se trouvent réunies : la présence de substrat en particulier joue un rôle essentiel. Ainsi lorsque les courants entraînent les larves vers le large, elles ne peuvent rencontrer aucune des conditions nécessaires à la poursuite de leur développement : il n'est pas surprenant alors de constater que la durée de vie planctonique déduite d'études effectuées en province néritique est très différente de celle tirée des longues traversées océaniques. Cependant, la dérive des larves en province océanique, si elle prolonge la durée de vie planctonique, ne s'accompagne pas de l'arrêt du développement et l'exemple des Amphinomidae montre précisément que les individus récoltés en dehors de la province néritique sont toujours plus âgés et atteignent un développement plus poussé que les individus récoltés en province néritique.