

N° d'enregistrement

au C.N.R.S. : A.O. 43. H

THESE DE DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

à la Faculté des Sciences de Paris

par

Mademoiselle Claude JOUIN

pour obtenir

le grade de Docteur ès Sciences

Sujet de la Thèse . "RECHERCHES SUR DES ARCHIANNELIDES INTERSTITIELLES :
SYSTEMATIQUE, ANATOMIE ET DEVELOPPEMENT DES
PROTODRILIDAE ET DES NERILLIDAE."

Soutenue le 14 mai 1970 devant la Commission d'Examen :

Président		Professeur G. TEISSIER
Examineurs	(Professeur P. DRACH
	(Dr. B. SWEDMARK
Membre Invité		Professeur Cl. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE

N° d'enregistrement

au C.N.R.S. : A.O. 43.75

THESE DE DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

à la Faculté des Sciences de Paris

par

Mademoiselle Claude JOUIN

pour obtenir

le grade de Docteur ès Sciences

Sujet de la Thèse . "RECHERCHES SUR DES ARCHIANNELIDES INTERSTITIELLES :
SYSTEMATIQUE, ANATOMIE ET DEVELOPPEMENT DES
PROTODRILIDAE ET DES NERILLIDAE."

Soutenue le 16 mai 1970 devant la Commission d'Examen :

Président		Professeur G. TEISSIER
Examineurs	(Professeur P. DRACH
	(Dr. B. SWEDMARK
Membre Invité		Professeur Cl. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE

Je remercie Monsieur le Professeur TEISSIER de l'honneur qu'il me fait en acceptant de présider le jury de cette Thèse et de l'aimable accueil qu'il m'a toujours réservé lors de mes nombreux séjours à la Station Biologique de Roscoff; il m'a souvent encouragée dans ce travail touchant à la faune interstitielle dont il a favorisé l'étude à Roscoff.

Tous mes remerciements vont aussi aux amis et au personnel de la Station Biologique de Roscoff, tout particulièrement aux marins qui m'ont toujours aidée avec tant d'efficacité et de gentillesse.

Je suis reconnaissante à Monsieur le Professeur DRACH de m'avoir toujours apporté son appui; je le remercie de sa bienveillance, de la confiance qu'il m'a sans cesse témoignée et de son accueil à Banyuls où, grâce à l'aide efficace d'A. GUILLE et de D. REYSS, ainsi que de M. PAULI, j'ai pu prospecter d'intéressantes localités.

Je dois au Dr. B. SWEDMARK de m'être orientée vers l'étude de la faune interstitielle; je le remercie chaleureusement pour le soutien et l'intérêt constants qu'il a portés à mon travail, pour sa générosité et son efficacité dans la collaboration scientifique, enfin pour son accueil si cordial à la Station Biologique de Kristineberg.

Je remercie Monsieur le Professeur DELAMARE-DEBOUTTEVILLE d'avoir accepté de participer au jury de cette Thèse et d'avoir favorisé notre mission de prospection de la faune hypogée dans l'est de la France; l'intérêt très vif qu'il porte aux recherches sur la faune interstitielle a toujours été pour moi un encouragement précieux.

J'ai été heureuse de trouver auprès de Mme RENAUD-MORNANT un enthousiasme communicatif dans le travail, une aide toujours offerte pour la discussion approfondie d'un problème. Je la remercie d'avoir rendu possible notre mission d'étude dans l'Est et d'avoir collaboré avec ardeur à la recherche de Troglochaetus. MMelles N. GOURBAULT et F. LESCHER-MOUTOUE ont, par leurs connaissances des problèmes posés, rendu cette mission positive; je les en remercie bien sincèrement.

Je ne saurais oublier l'aide si précieuse de Melle M. BOURACHOT, MMmes J. CORRE et A. DORME grâce auxquelles la présentation de ce mémoire a été assurée; je les remercie chaleureusement ainsi que les amis du Laboratoire.

RECHERCHES SUR DES ARCHIANNELIDES INTERSTITIELLES :

SYSTEMATIQUE, ANATOMIE ET DEVELOPPEMENT DES

PROTODRILIDAE ET DES NERILLIDAE

S O M M A I R E

	Pages
INTRODUCTION	1
PLAN DU TRAVAIL	5
MATERIEL ET METHODES	7
1. Les récoltes	7
2. L'extraction de la faune	8
3. Les méthodes d'étude	9
<u>PREMIERE PARTIE. ETUDE DES PROTODRILIDAE</u>	10
HISTORIQUE	11
RAPPEL DES CARACTERES GENERAUX DES DEUX GENRES	14
<u>I. Morphologie et systématique des espèces du genre Protodrilus.</u>	16
<u>Protodrilus leuckarti</u> Hatschek 1880	16
Diagnose	23
<u>Protodrilus ciliatus</u> Jägersten 1952	24
Diagnose	25
<u>Protodrilus affinis</u> Jouin 1968	26
Diagnose	30
<u>Protodrilus oculifer</u> Pierantoni 1908	30
Diagnose	35
<u>Protodrilus purpureus</u> (Schneider) 1868	36
Diagnose	37
<u>Protodrilus hatscheki</u> Pierantoni 1908	38
Diagnose	40
<u>Protodrilus brevis</u> n. sp.	41
Diagnose	53
<u>Protodrilus albicans</u> n. sp.	53
Diagnose	59
<u>Protodrilus hypoleucus</u> Armenante 1903	60
<u>Protodrilus hypoleucus</u> forma <u>tenuis</u> Jouin 1968	60
Diagnoses	74
<u>Protodrilus adhaerens</u> Jägersten 1952	75
<u>Protodrilus adhaerens</u> forma <u>gracilis</u> Jouin 1968	77
<u>Protodrilus adhaerens</u> forma <u>major</u>	78
Diagnoses	80

	II
<u>Protodrilus similis</u> n. sp.	81
Diagnose	86
- Répartition des espèces et granulométrie des sédiments ...	88
- Résumé et conclusions	97
<u>II. Morphologie et anatomie comparée des deux espèces du genre</u>	
<u>Protodriloides</u> (JOUIN, 1966, Tiré à part)	
- Répartition des deux espèces de <u>Protodriloides</u> et granulométrie des sédiments	102
<u>III. Anatomie comparée des genres Protodrilus et Protodriloides</u>	104
A. Caractères généraux de la paroi du corps chez les deux genres	105
1. La disposition des glandes épidermiques	105
2. Les muscles obliques	107
3. Les cordons nerveux ventraux	108
B. Morphologie du cerveau	109
1. Chez <u>Protodrilus</u>	110
2. Chez <u>Protodriloides</u>	110
-- Les organes sensoriels chez <u>Protodriloides</u>	111
C. Etude des bulbes pharyngiens	112
1. Etude du bulbe pharyngien de <u>Protodrilus</u>	113
- Organisation du bulbe pharyngien chez <u>P. hypo-</u> <u>leucus</u>	113
- Structure des différents éléments	114
a. Le muscle bulbaire	115
b. Le muscle sagittal	116
c. L'épithélium de l'invagination	116
d. La pièce masticatrice	117
2. Etude du bulbe pharyngien de <u>Protodriloides</u>	120
- Le bulbe pharyngien de <u>P. chaetifer</u>	120
a. Le muscle bulbaire	121
b. Le muscle "sagittal"	122
- Comparaison avec le bulbe pharyngien de <u>Sacco-</u> <u>cirrus krusadensis</u>	122
- Le bulbe pharyngien de <u>P. symbioticus</u>	124
a. Le muscle d'enveloppe	124
b. Le massif cellulaire interne	125

D. Etude des néphridies et des gonoductes	126
1. Les néphridies de <u>Protodrilus</u>	126
2. Les néphridies de <u>Protodriloides</u>	129
3. Les gonoductes chez <u>Protodrilus</u>	130
4. Les gonoductes chez <u>Protodriloides</u>	131
E. Etude des individus sexuellement mûrs; évolution des gamètes	132
1. Chez <u>Protodrilus</u>	132
2. Chez <u>Protodriloides</u>	133
- Conclusions	137
<u>IV. Le développement larvaire des Protodrilidae</u>	143
- Introduction	143
- Genre <u>Protodrilus</u>	146
A. Morphologie des jeunes trochophores	146
1. La jeune trochophore de <u>P. brevis</u>	146
2. La jeune trochophore de <u>P. albicans</u>	148
3. La jeune trochophore de <u>P. ciliatus</u>	149
4. La jeune trochophore de <u>P. affinis</u>	149
5. La jeune trochophore de <u>P. leuckarti</u>	150
6. La jeune trochophore de <u>P. hypoleucus</u>	151
7. La jeune trochophore de <u>P. oculifer</u>	153
8. La jeune trochophore de <u>P. purpureus</u>	154
- Discussion	156
B. Morphologie des larves âgées de <u>Protodrilus</u>	158
1. L'évolution de la larve de <u>P. ciliatus</u>	158
2. La larve mûre de <u>P. leuckarti</u>	160
3. Les larves "immatures" et "mûres" de <u>P. oculifer</u>	162
4. La larve "immature" de <u>P. albicans</u>	163
5. remarques sur les larves "immatures" et "mûres" de <u>P. adhaerens</u>	164
6. Remarques sur les individus juvéniles de quelques espèces	165
- Discussion	167
- Genre <u>Protodriloides</u>	168
- Fécondation et développement larvaire	168
A. La formation des pronuclei chez <u>P. symbioticus</u> ...	168
B. Le développement larvaire de <u>P. chaetifer</u>	170
- Discussion	172
<u>Discussion générale de la Première Partie</u>	175

DEUXIEME PARTIE. ETUDE DES NERILLIDAE	178
INTRODUCTION	179
Clé de détermination des genres	180
Liste chronologique des genres et des espèces	181
Remarques sur <u>Micronerilla cirrata</u> (Swedmark) 1959	182
Répartition géographique et habitat	183
JOUIN ET SWEDMARK, 1965 (tiré à part)	
JOUIN, 1967 (tiré à part)	
JOUIN, 1968 (tiré à part)	
<u>I. Morphologie et anatomie comparée</u>	184
A. La morphologie du parapode des Nerillidae	184
- Discussion	184
B. Le bulbe pharyngien des Nerillidae	185
1. Le bulbe pharyngien de <u>Mesonerilla biantennata</u>	186
a. Le muscle bulbaire	186
b. Le muscle d'enveloppe	187
c. L'épithélium	187
2. Le bulbe pharyngien de <u>Nerilla antennata</u>	187
a. Le muscle bulbaire	187
b. Le muscle d'enveloppe	187
c. L'épithélium	187
3. Le bulbe pharyngien de <u>Mesonerilla roscovita</u>	188
a. Le muscle bulbaire	188
b. Le muscle d'enveloppe	189
C. Gonoductes, néphridies et entéronéphridies	190
1. Les caractères sexuels des Nerillidae	190
a. Disposition des gonoductes chez <u>Micro-</u> <u>nerilla cirrata</u>	191
b. Disposition des gonoductes chez <u>Troglo-</u> <u>chaetus beranecki</u>	191
2. Les néphridies et entéronéphridies	192
<u>II. Biologie de la reproduction</u>	193
A. Gonades et évolution des ovocytes chez les espèces interstitielles	193
B. La gestation externe	194

C. Ponte et fécondation chez <u>Nerilla antennata</u> et <u>Paranerilla limicola</u>	195
1. <u>Nerilla antennata</u>	196
2. <u>Paranerilla limicola</u>	197
D. Modalités du développement larvaire	197
- Discussion	199
RESUME ET CONCLUSIONS	199
<u>CONCLUSIONS GENERALES</u>	202
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	

I N T R O D U C T I O N

La notion d'Archiannelide est née à une époque où les problèmes de phylogénie des Invertébrés étaient passionnément discutés. HATSCHEK utilise le premier ce terme en 1878 dans un mémoire sur le développement des Annélides. Les recherches sur les développements larvaires visaient à élucider les parentés phylogéniques, beaucoup d'auteurs considérant avec HAECKEL que "l'ontogénie est la récapitulation abrégée et rapide de la phylogénie". La reconstitution des types ancestraux hypothétiques, la recherche des caractères primitifs chez les organismes tentaient d'établir des liens entre embranchements. Les premières Archiannelides connues, dépourvues de parapodes et de soies (Polygordius et Protodrilus) et d'aspect franchement néoténique (Dinophilus) ont donc suscité à cette époque l'intérêt de nombreux zoologistes.

HATSCHEK (1880) distingue les Archiannelides dépourvues de soies (Protodrilus, Polygordius) des Archichétopodes sétigères (Saccocirrus Bobretzky 1871 et quelques genres de la famille des Opheliidae); dans ce schéma, les Archichétopodes établiraient le lien entre les Chétopodes et les Archiannelides. Dans sa monographie de Polygordius, FRAIPONT (1887) reprend l'interprétation de HATSCHEK : il établit d'autre part que deux types de métamorphose se rencontrent chez Polygordius : une métamorphose progressive où toutes les parties larvaires s'incorporent à la forme adulte et une métamorphose "catastrophique" où se produit un rejet des organes larvaires.

Les deux auteurs reconnaissent en Protodrilus un genre plus primitif que Polygordius, l'existence d'une gouttière ciliée ventrale le long du corps, d'une ciliature métamérique, d'un système nerveux simple et lié à l'épiderme, apparaissant comme autant de caractères primitifs.

Le genre Dinophilus Schmidt 1848, de très petite taille, d'abord rattaché aux Turbellariés, puis rapproché des Rotifères, fût ensuite regardé comme une Annélide néoténique. Le rapprochement avec

les Archiannélides suggéré par plusieurs auteurs a été établi par HARMER (1889) sur les bases d'une étude anatomique.

GOODRICH, en 1901, remarque la présence d'ampoules tentaculaires céphaliques chez Saccocirrus et Protodrilus et suggère une parenté entre ces deux genres; l'absence de soies chez Protodrilus est due, selon GOODRICH, à une régression secondaire. Au contraire, SALENSKY (1907) pense que la simplicité d'organisation de Polygordius et de Protodrilus, est primitive tandis que celle de Dinophilus, secondairement acquise, fait de ce genre un Polychète dégénéré.

En 1908, paraît la monographie de PIERANTONI sur Protodrilus. Comme GOODRICH, l'auteur voit une parenté étroite entre Saccocirrus et Protodrilus et considère l'absence de soies chez Protodrilus comme le résultat d'une régression. Pour PIERANTONI, la complexité d'organisation de Protodrilus ne permet pas de l'interpréter comme un genre primitif; par ailleurs, l'auteur juge illogique et non naturel le groupe des Archiannélides.

GOODRICH (1912); dans un travail approfondi consacré à Nerilla antennata Schmidt 1848; décide d'inclure ce genre, considéré jusqu'alors comme un Polychète aberrant, dans le groupe des Archiannélides; il s'appuie pour cela sur plusieurs caractères anatomiques communs à Nerilla, Protodrilus et Dinophilus, notamment la présence d'une bande ciliée ventrale et d'un bulbe pharyngien musculéux, caractères que de BEAUCHAMP (1911) avait déjà soulignés.

GOODRICH voit dans l'ensemble des Archiannélides trois séries régressives dérivant d'un ancêtre "chaetopode" commun :

- Chaetogordius ⁽¹⁾ et Polygordius
- Saccocirrus et Protodrilus
- Nerilla, Dinophilus et Histriobdella ⁽²⁾

HEIDER (1922), dans une mise au point sur les Archiannélides, reprend le même schéma, reconnaissant dans ce groupe trois familles :

- (1) Chaetogordius Moore 1904 : genre hypothétique qui n'a jamais été retrouvé.
- (2) Histriobdella Van Beneden : petite forme ectoparasite actuellement rattachée aux Eunicien (Mesnil et Caullery, 1922).

Polygordiidae, Saccocirridae et Nerillidae. A cet auteur revient le mérite d'avoir rapproché du genre Nerilla une très petite annélide d'eau douce, cavernicole : Troglochaetus Delachaux 1921.

Un an plus tard, REMANE entreprend l'étude de la faune interstitielle des sables marins et découvre plusieurs espèces et genres nouveaux d'Archiannélides.

L'intérêt de l'auteur, d'abord centré sur la morphologie, la systématique et l'écologie, s'oriente dans les années qui suivent vers une synthèse des faits découverts sur la faune mésopsammique. De l'ensemble de ses observations, REMANE (1933 et 1952) dégage les caractères adaptatifs de cette faune en s'appuyant sur de nombreux exemples souvent puisés parmi les Archiannélides.

Ce groupe est alors composé de cinq familles (HEMPELMANN, 1931 et REMANE, 1932) : Polygordiidae, Saccocirridae, Protodrilidae, Nerillidae et Dinophilidae, les deux dernières comprenant désormais chacune, grâce aux récentes découvertes de REMANE, plusieurs genres distincts. D'après cet auteur, les Archiannélides sont un ensemble artificiel de familles non pas primitives, mais plutôt secondairement régressées.

JÄGERSTEN (1947) compare la structure des bulbes pharyngiens chez Dinophilus, Protodrilus et Nerilla : l'homologie de certaines dispositions des muscles du bulbe pharyngien laisse entrevoir une parenté entre les Dinophilidae, Saccocirridae* et Nerillidae, qui auraient, selon lui, une origine commune sans pour autant former un groupe monophylétique homogène.

L'élément de base qui constitue le muscle bulbaire est une cellule musculaire discoïdale avec des fibrilles distribuées en deux systèmes croisés et fonctionnant indépendamment l'un de l'autre.

JÄGERSTEN décrit d'autre part des cellules myoépithéliales dans le bulbe pharyngien de Protodrilus.

OHM (1963) a contribué à l'étude des bulbes pharyngiens des Archiannélides en examinant d'autres genres de Dinophilidae et a confirmé l'existence de muscles d'origine épithéliale chez quatre espèces de Dinophilidae.

En 1952, JÄGERSTEN publie un important travail sur la morphologie, le développement larvaire et la biologie de Protodrilus, basé sur l'étude de quatre espèces nouvelles du Gullmar-Fjord. L'auteur

* famille réunissant selon certains auteurs Saccocirrus et Protodrilus.

met en évidence l'importance des caractères sexuels des individus mâles dans la systématique de ce genre, mais ne reprend pas l'étude des néphridies pour lesquelles, les observations et les conclusions de GOODRICH (1931) divergent fortement de celles de PIERANTONI (1908).

Récemment, par une étude d'anatomie comparée de Polygordius et d'Armandia (Opheliidae), C. HERMANS (1969) renforce l'hypothèse émise par les anciens auteurs, Mac INTOSH, GIARD et FRAIPONT, d'une parenté entre les Polygordiidae et les Opheliidae. HERMANS (1969) cependant renonce à trancher cette délicate question et souligne que les affinités de Polygordius ne sont pas plus fortes avec les Opheliidae qu'avec les Protodrilidae. Selon HERMANS, le groupe des Archiannélides composé de cinq familles forme, en dépit de différences morphologiques importantes, une unité taxonomique valable et doit être considéré comme un ordre dans la classe des Polychètes.

Ainsi, c'est essentiellement aux mémoires précités que sont limitées nos connaissances sur l'anatomie comparée des Archiannélides. Elles ne permettent pas, à l'heure actuelle, d'élucider ni l'origine, ni les liens phylétiques de ces familles dont certaines sont très adaptées à la vie interstitielle.

Cependant, plusieurs auteurs spéculent encore sur la position et l'origine de ce groupe. DALES (1969) tente de réorganiser la classification des Polychètes en utilisant comme critères la morphologie du pharynx et des néphridies; pour cet auteur, les Archiannélides formant un ensemble hétérogène, peuvent néanmoins être considérés comme des survivants spécialisés d'une souche annélidienne ancestrale, en raison de leur bulbe pharyngien ventral.

Pour REMANE (1963), au contraire, certaines formes simples actuelles, telles que les Archiannélides, sont des formes régressées et non primitives.

Selon HERMANS (op. cit.) ~~cependant~~, les caractères dits primitifs chez les Archiannélides, correspondent en fait à des adaptations; pour cet auteur, les Archiannélides ne sont ni primitives, ni régressées mais sont des Polychètes primitivement adaptées à la vie interstitielle.

Il faut souligner surtout que ces discussions ne sont pas basées à l'heure actuelle sur des études d'anatomie comparée suffisamment approfondies et que les conclusions des auteurs sont souvent trop générales et hâtives.

P L A N D U T R A V A I L

Au cours de recherches sur la faune interstitielle de la zone intertidale à Roscoff, SWEDMARK (1954), étudiant le développement larvaire de P. symbioticus, découvre chez cette espèce un développement benthique tout à fait différent de ce qui était connu alors chez Protodrilus. L'hypothèse que, dans ce genre, les espèces pouvaient être adaptées dans leur développement larvaire, aux conditions particulières de la zone des marées, fut le point de départ de mon travail.

Parallèlement à l'étude des développements larvaires des Protodrilidae, j'ai été amenée à réviser l'ensemble des espèces et à entreprendre pour cela une étude morphologique approfondie.

La découverte, à Roscoff, de P. chaetifer Remane 1926 fut un élément particulièrement intéressant : l'étude de cette espèce, la seule à posséder des soies, m'a amenée à l'isoler, avec P. symbioticus, des autres espèces du genre et à créer pour elles un genre nouveau : Protodriloides Jouin 1966.

En plus des caractères morphologiques et anatomiques, le développement benthique des larves issues de gros ovocytes sont des particularités propres à ce genre nouveau.

Au contraire, les espèces du genre Protodrilus ont toutes un développement pélagique et loin d'être particulières à la zone des marées, les différentes espèces de Protodrilus présentes à Roscoff, se sont révélées semblables à celles de Méditerranée ou du Gullmar-Fjord; leur répartition géographique relativement large, a pu être confirmée lors de séjours dans ces deux régions.

Une révision des espèces s'est alors imposée, afin de rétablir les données anatomiques souvent erronées dans la monographie de PIERANTONI (1908) et de révéler éventuellement des synonymies entre espèces décrites de régions géographiquement éloignées.

Par ailleurs, une étude d'anatomie comparée portant notamment sur les bulbes pharyngiens, a été envisagée chez les deux genres Protodrilus et Protodriloides.

La première partie de ce travail sur les Protodrilidae comprendra donc quatre chapitres : le premier est consacré à une étude morphologique et systématique de onze espèces du genre Protodrilus; le deuxième consacré au genre Protodriloides correspond à l'étude qui en a été publiée (JOUIN, 1966); les troisième et quatrième chapitres sont consacrés respectivement à l'anatomie comparée et aux développements larvaires des deux genres.

La deuxième partie de ce travail porte sur une autre famille d'Archiannélides, les Nerillidae, famille homogène et bien diversifiée qui compte aujourd'hui 10 genres et 26 espèces.

Cette famille est née avec les recherches sur la faune interstitielle puisqu'avant les travaux de REMANE, seul le genre Nerilla Schmidt 1848 était connu; cependant, DELACHAUX (1921) avait trouvé dans les sables d'une grotte en Suisse, une très petite Annélide d'eau douce : Troglochaetus que HEIDER (1922) a, par la suite, adjoint à Nerilla dans la même famille. En 1926, REMANE découvrait le genre Nerillidium, le troisième de la famille : elle en compte actuellement 10, la majorité d'entre eux étant de découverte récente puisque 4 genres nouveaux et 10 espèces ont été décrits depuis 1960.

Toutes les observations consacrées à ces formes de petite taille ne dépassaient pas l'étape purement morphologique et systématique, bien que le genre Nerilla ait fait l'objet, dès 1912, d'une étude anatomique approfondie.

C'est au cours d'un travail fait en collaboration avec B. SWEDMARK sur un nouveau genre récolté dans la vase profonde à Kristineberg, que les Nerillidae nous sont apparues comme un matériel très favorable à l'observation de l'anatomie interne sur le vivant.

J'ai alors entrepris une étude comparée des différents genres : chez ces formes de très petite taille (350 μ à 1,5mm), la simple observation de l'organisation interne sur le vivant m'a permis de préciser plusieurs points concernant l'anatomie et la biologie de la reproduction.

Sept des neuf genres marins ont ainsi pu être étudiés; restait le genre Troglochaetus forme hypogée dont beaucoup d'auteurs s'accordent à reconnaître l'origine marine et dont l'isolement dans les eaux continentales remonterait au début du Tertiaire.

Une mission d'étude accomplie en équipe dans l'est de la France m'a permis récemment d'étudier, vivant, ce genre et de compléter l'étude comparée entreprise sur les Nerillidae.

Les trois principaux travaux publiés sur cette famille (JOUIN, 1965, 1967, 1968) sont inclus dans cette deuxième partie, qui comportera par ailleurs un chapitre consacré à l'anatomie des bulbes pharyngiens. Les nouvelles données acquises récemment sur Troglochaetus et Microne-
rilla seront incorporés à l'ensemble.

M A T E R I E L E T M E T H O D E S

Les Protodrilidae et les Nerillidae marins étudiés dans ce travail ont été récoltés dans la Manche à Roscoff, dans le Skagerrak (Gullmar-Fjord) à Kristineberg-Fiskebäckskil et en Méditerranée, à Naples et à Banyuls principalement.

Les représentants de ces deux familles sont tous inféodés au milieu mésopsammique, sauf une Nerillidae, Paranerilla, qui vit dans la vase profonde du Gulmar-Fjord.

Le genre Troglochaetus a été recherché dans le cours souterrain (1) des rivières de l'est de la France (réseaux hydrographiques de la Moselle et de la Saône).

1. LES RECOLTES.

Dans chacune des régions marines précitées, les sables immergés ont été récoltés par dragages à des profondeurs allant de 5 à 60 m. Dans la région de Roscoff, j'ai également récolté les sables de plusieurs localités de l'intertidal; aux environs de Banyuls, j'ai récolté sur certaines plages, les sables situés en arrière de la zone de déferlement, immergés sous 30 à 60 cm. d'eau, et les sables de la zone souterraine littorale.

Ayant orienté mon travail vers l'étude de la morphologie et du développement des espèces, le but des récoltes était d'obtenir le plus grand nombre possible d'individus. Dans la zone des marées à Roscoff, les meilleurs résultats étaient acquis en prélevant le sédiment de

(1) Pour atteindre le cours d'eau qui double en profondeur le lit des rivières, des pompages ont été effectués dans les rivières à travers le sédiment, à l'aide d'un tube d'acier, jusqu'à des profondeurs de 80 cm. à 1 m.

surface (immergé sous quelques cm. d'eau ou émergé) sur 2 à 5 cm. d'épaisseur, en certains points de la zone intertidale, établis après prospection.

La récolte des larves de Protodrilus : dans les mers sans marées, il est possible d'obtenir les larves âgées de Protodrilus par des pêches de plancton tout à fait littoral. A Banyuls, j'ai ainsi récolté à l'aide d'un petit filet à phytoplancton traîné le long du rivage, les larves des espèces inféodées aux sables de cette zone. Cette méthode utilisée à l'Etang de Salses par exemple, m'a fourni une très grande quantité de larves plus ou moins proches de la métamorphose.

2. L'EXTRACTION DE LA FAUNE.

a. Pour être triée et étudiée vivante, cette faune interstitielle, souvent très adhésive, doit être séparée du sédiment après une anesthésie douce de quelques minutes : un mélange à parties égales de solution de chlorure de magnésium à 7% et d'eau de mer suffit à endormir momentanément la faune qui, perdant alors toute faculté adhésive, se laisse entraîner dans le mélange liquide par un brassage modéré du sédiment (1). On filtre le liquide contenant la faune en suspension sur une soie à bluter; celle-ci aussitôt retournée dans l'eau de mer d'une boîte de Pétri libère la faune qui se réveille en quelques secondes. Les animaux sont alors en parfait état et prêts à être triés à la loupe binoculaire.

b. Pour obtenir des individus mâles et femelles destinés à être mis en élevage, j'ai procédé comme ci-dessus, mais en opérant un brassage dans l'eau de mer pure sans aucune trace de chlorure de magnésium. Pour les sables très riches, on peut aussi simplement trier à la loupe le sédiment avec sa faune. La méthode de UHLIG (1964) (méthode à la glace), permet également d'obtenir des spécimens en bon état.

c. Ces méthodes classiques ont été inefficaces pour une espèce F. chaetifer, en raison de son comportement particulier : longue et mince, vivant dans un sédiment moyen, plutôt fin, cette espèce ne se détache que lentement et difficilement des grains de sable autour desquels le corps s'enroule, lors d'un brassage du sédiment. J'ai utilisé une autre méthode de tri basée sur le comportement de l'espèce :

Au fond d'une cuvette d'eau de mer, 100 cc de sable à trier environ sont déposés sur une soie à bluter à maille de 0,5 mm. Par tamisage dans l'eau, on recueille sur la soie les grains les plus gros et les individus recherchés enroulés sur eux-mêmes et agglomérés à plusieurs grains de sable. Le tri à la loupe est ensuite facilité, la majorité des grains ayant été éliminée.

(1) Il importe de ne pas brasser en une fois un trop grand volume de sable dans un volume liquide insuffisant : une égale proportion est mauvaise et provoque l'écrasement des animaux entre les grains. Il faut un volume liquide au moins double de celui du sédiment pour extraire les Archiannélides (et autres animaux fragiles comme par exemple les Microparasellides) en parfait état.

3. LES METHODES D'ETUDE.

Pour l'étude de cette faune, les meilleurs résultats sont donnés par l'examen sur le vivant : 1) à la loupe : le comportement des différentes espèces (notamment des Protodrilidae) fournit des données précieuses; 2) au microscope : ciliature, néphridies et coelomoductes notamment ne peuvent être étudiés que sur le vivant.

Pour l'étude histologique, les fixateurs classiques ont été utilisés : Bouin, Halmi, Zenker, Helly et Fleming.

Les montages in toto, après coloration par le bleu de toluidine ou le carmin aluné, sont également utiles; notamment dans l'étude, chez Protodrilus, de la répartition des glandes épidermiques et des glandes salivaires, ces dernières n'étant pas toujours visibles sur le vivant. Pour les Nerillidae, les colorations in toto ont permis de préciser certaines étapes de l'ovogenèse.

P R E M I E R E P A R T I E

E T U D E D E S P R O T O D R I L I D A E

HISTORIQUE.

Le genre Protodrilus a été créé par HATSCHEK en 1880 pour une nouvelle espèce récoltée près de Messine dans une lagune saumâtre : P. leuckarti. Ce genre compte d'emblée trois espèces, car HATSCHEK lui attribue, à juste titre, deux espèces rangées jusqu'alors dans le genre Polygordius : P. flavocapitatus (Uljanin) 1877 décrite de la baie de Sébastopol et P. schneideri (Langerhans) 1880 décrite de Madère.

Ce n'est que beaucoup plus tard que deux autres espèces nouvelles sont décrites : P. hypoleucus Armenante 1903 vivant dans le sable à Amphioxus de la baie de Naples et P. spongioides Pierantoni 1903 trouvée dans un aquarium d'eau douce à Naples et dont l'origine est demeurée inconnue jusqu'à nos jours.

En 1904, GIARD décrit P. symbioticus découverte dans les sables de la zone des marées à Ambleteuse.

PIERANTONI (1906) découvre chez Protodrilus l'existence de glandes salivaires, accolées à la partie antérieure du tube digestif et confondues jusque là avec les ovaires. En 1908, cet auteur publie une monographie très complète sur ce genre : dix espèces au total sont recensées, dont trois nouvelles, dans ce travail accompli à Naples.

REMANE, en 1926, découvre dans la baie de Kiel, P. chaetifer, espèce nouvelle extrêmement intéressante car la seule du genre à posséder des soies; l'auteur signale également quatre espèces déjà connues de la Méditerranée et de la Mer Noire.

Onze espèces de Protodrilus sont citées par FAUVEL en 1927 dans la Faune de France.

Etudiant les néphridies, les conduits génitaux et la reproduction de P. flavocapitatus, GOODRICH (1931) affirme que ce genre n'est pas hermaphrodite comme le pensait PIERANTONI : les individus interprétés comme tels ne sont que des femelles fécondées. Bien qu'il n'y ait pas d'organes copulateurs, GOODRICH pense qu'il y a un processus de copulation chez P. flavocapitatus, dans lequel interviendraient certaines glandes dorsales des femelles.

En 1940, JÄGERSTEN décrit une nouvelle espèce : P. rubropharyngeus très voisine de P. flavocapitatus; l'auteur étudie la morphologie des larves au cours du développement et s'intéresse au déterminisme de la métamorphose. Il démontre qu'un facteur inconnu, présent sur les grains de sable où vit la population adulte, induit la métamorphose des larves "mûres".

Les Archiannélides sont découvertes en 1944 dans l'Océan Indien, à Madras, par AIYAR et ALIKUNHI qui décrivent deux espèces nouvelles de Protodrilus vivant dans la zone intertidale : P. pierantonii et P. indicus.

Sur les côtes du Brésil, une nouvelle espèce est décrite : P. corderoi Du Bois REYMOND MARCUS (1948).

JÄGERSTEN (1952) publie un travail sur la morphologie, le développement larvaire et la biologie de Protodrilus où quatre espèces nouvelles de la côte atlantique de la Suède sont décrites et où l'importance systématique des caractères sexuels des individus mâles est soulignée. L'auteur découvre l'existence de spermatophores et le processus de transmission du sperme chez P. rubropharyngeus, et donne d'autre part une étude détaillée de la larve pélagique très spécialisée de Protodrilus.

En 1953, GERLACH décrit une nouvelle espèce de la zone souterraine littorale de la Méditerranée : P. pardii, tandis que WIESER (1957) retrouve P. chaetifer dans les plages de la côte pacifique de l'Amérique du Nord et décrit une nouvelle espèce : P. flabelliger.

En 1954, SWEDMARK étudie à Roscoff Protodrilus symbioticus et découvre un développement totalement benthique chez cette espèce pourvue de gros ovocytes. Il suppose que ce type de développement sans phase larvaire pélagique favorise le maintien de cette espèce à des niveaux relativement élevés de la zone intertidale.

Un développement de même type est décrit chez P. chaetifer (JOUIN, 1962); l'étroite parenté et l'originalité de ces deux espèces sont établies par une étude morphologique comparée et justifient la création d'un deuxième genre : Protodriloides Jouin 1966.

Récemment, GRAY (1965, 1966, 1967), dans une série de publications, donne les résultats d'études expérimentales précises sur l'influence des différents facteurs écologiques sur les individus adultes de Protodrilus. L'auteur a en particulier démontré l'influence attractive du film bactérien présent sur les grains de sable.

KIRSTEUER (1966) crée P. minutus, nouvelle espèce de la Mer Rouge, ce qui porte alors à 20 le nombre total d'espèces décrites jusqu'ici dans le genre Protodrilus.

La liste chronologique des espèces s'établit ainsi au début de ce travail :

- * P. leuckarti Hatschek 1880 génotype
- * P. purpureus (Schneider) 1868
- P. flavocapitatus (Uljanin) 1877
- P. schneideri (Langerhans) 1880
- * P. hypoleucus Armenante 1903
- P. spongioides Pierantoni 1903
- * P. symbioticus Giard 1904 --> transféré dans le genre Protodriloides Jouin 1966
- * P. oculifer Pierantoni 1908
- * P. hatscheki Pierantoni 1908
- * P. sphaerulatus Pierantoni 1908
- * P. chaetifer Remane 1926 --> transféré dans le genre Protodriloides Jouin 1966
- P. rubropharyngeus Jägersten 1940
- P. pierantonii Aiyar et Alikunhi 1944
- P. indicus Aiyar et Alikunhi 1944
- P. corderoi Marcus d. B.R. 1948
- * P. adhaerens Jägersten 1952
- * P. ciliatus Jägersten 1952
- * P. bahusiensis Jägersten 1952
- P. robustus Jägersten 1952
- * P. pardii Gerlach 1953
- P. flabelliger Wieser 1957
- P. minutus Kirsteuer 1966

* espèces qui sont revues dans le présent travail.

Il y a donc, dans l'histoire des travaux sur Protodrilus, plusieurs orientations de recherche qui reflètent en partie l'esprit et les préoccupations de la recherche zoologique de leur temps. Dans une toute première période, la phylogénie de ces formes aberrantes fût envisagée à travers les premières études morphologiques et systématiques. Puis REMANE, traitant de l'ensemble de la faune interstitielle, démontra

pour de nombreux groupes les diverses adaptations biologiques au milieu. JÄGERSTEN (1940) se pencha le premier sur le problème du déterminisme de la métamorphose des larves de Protodrilus et démontra l'existence, dans la nature, d'un facteur attractif inconnu, présent sur les grains de sable. GRAY (op. cit.), reprenant récemment cette idée, réussit à préciser expérimentalement l'influence de divers facteurs écologiques et prouva le rôle attractif du film bactérien présent sur les grains de sable. Il semble d'autre part (GRAY, 1963b) que le grégarisme observé soit dû à l'attraction exercée sur les individus d'une population par leurs propres sécrétions déposées dans le sédiment.

Les recherches morphologiques, systématiques et anatomiques sont de tout temps indispensables : le genre Protodrilus est cosmopolite et depuis que des travaux sur la faune interstitielle ont été entrepris un peu partout dans le monde, de nombreuses espèces ont été décrites malheureusement souvent d'une façon incomplète, ce qui encombre la littérature d'espèces incertaines. Il était nécessaire de faire une révision du plus grand nombre possible d'espèces en apportant des précisions sur les espèces incomplètement décrites et en relevant les éventuelles synonymies.

D'autre part, les données anatomiques nouvelles, ainsi que l'étude des développements larvaires, pourront aider à une meilleure compréhension de l'évolution ^{et} des affinités de cette famille.

RAPPEL DES CARACTERES GENERAUX DES DEUX GENRES.

La famille des Protodrilidae comprend actuellement deux genres dont voici les principaux caractères :

Genre Protodrilus.

Corps cylindrique, filiforme, sans parapodes ni soies, généralement dépigmenté et de petite taille : 2 à 15 mm. de long pour une largeur variant selon les espèces de 70 à 300 μ . Le nombre de segments compris entre tête et pygidium varie entre 20 et 70 selon les espèces. La tête porte antérieurement deux tentacules céphaliques, pourvus chacun d'un canal interne, généralement deux statocystes et parfois deux yeux, ainsi que deux organes nucaux. L'extrémité pygidiale se termine par deux ou trois lobes adhésifs. La locomotion s'effectue principalement par glissement sur la bande ciliée médio-ventrale.

Dans la partie postérieure de la cavité buccale, avance un bulbe pharyngien musculeux pourvu d'une pièce masticatrice située en face des débouchés de glandes salivaires; celles-ci bordent l'intestin antérieur sur plusieurs segments. L'oesophage ne dépasse pas le premier segment. Les sexes sont séparés : les individus mâles possèdent une à cinq paires de spermiductes, qui débouchent dans des sillons épidermiques latéraux, ciliés et bordés de glandes (organes latéraux). Les spermatozoïdes sont flagellés et pénètrent à travers le tégument des femelles jusqu'au coelome : la fécondation est interne. Les oeufs, peu volumineux, donnent des larves trochophores pélagiques qui, parvenues au terme de leur croissance, se métamorphosent au contact du sédiment en jeunes, rampants.

Genre Protodriloides.

Corps filiforme, aplati ventralement, atteignant 2 à 13 mm. de long pour 80 à 140 μ de large. Le nombre de segments compris entre tête et pygidium varie entre 20 et 50. L'épiderme, recouvert d'une cuticule relativement épaisse, est riche en cellules vacuolaires hyalines souvent colorées en jaune-vert. La tête, effilée à l'avant, se prolonge par deux tentacules céphaliques pleins. Il n'y a pas d'yeux pigmentaires, pas de statocystes; les organes nucaux sont peu développés. L'extrémité pygidiale se termine par deux lobes adhésifs. La locomotion s'effectue par glissement sur une bande ciliée médio-ventrale, mais surtout par élongations et contractions successives de la musculature longitudinale.

Le bulbe pharyngien, saillant dans la cavité buccale, est peu développé et ne possède pas de pièce masticatrice; il n'y a pas de glandes salivaires. L'oesophage s'étend sur plusieurs segments. Les sexes sont séparés : les mâles possèdent autant de spermiductes qu'il y a de segments fertiles; il n'y a pas d'organes latéraux et les spermatozoïdes sont dépourvus de flagelles. La fécondation est externe; les femelles pondent des oeufs volumineux qu'elles enveloppent dans un cocon transparent. Le développement est benthique et les jeunes qui sortent du cocon sont déjà très semblables aux adultes.

I. MORPHOLOGIE ET SYSTEMATIQUE DES ESPECES DU GENRE PROTODRILUS.

Protodrilus leuckarti Hatschek 1880.

Localité type : Méditerranée (Messine) : rivage du Lac salé de Pantano (Hatschek 1880).

Autres localités : - Côte atlantique de l'Amérique du Nord : intertidal de Branford (Ruebush 1939) - incertain - (1)

- Méditerranée (Banyuls) : étang de Salses et Grau Saint Ange (Gerlach 1953), étang de Canet (PETIT ^{de} Faune marine des Pyrénées Orientales, Annélides Polychètes, 1963).

(Naples) : Porto Paone (P.J.S. Boaden, 1965) (1)

Introduction.

Depuis le travail approfondi par lequel HATSCHEK (1880) crée à la fois cette espèce et le genre Protodrilus, quelques précisions anatomiques ont été fournies sur P. leuckarti par PIERANTONI (1908) d'après une étude des spécimens immatures provenant de la localité type. Il n'ajoute que peu de choses à l'étude détaillée de HATSCHEK, corrigeant essentiellement la confusion faite par ce dernier, entre gonades et glandes salivaires.

Bien que cette espèce ait été la première du genre à être morphologiquement bien connue, les individus sexuellement mûrs n'étaient pas décrits jusqu'ici et je me suis attachée à combler cette lacune.

P. leuckarti, par l'ensemble de sa morphologie et par sa ciliature, s'apparente si étroitement à P. ciliatus Jägersten 1952, que seuls les caractères spécifiques des animaux sexuellement mûrs pouvaient confirmer la validité de ces deux espèces. L'étude qui en a été faite démontre a posteriori que ces espèces sont effectivement distinctes et que JÄGERSTEN a créé à juste titre l'espèce P. ciliatus.

(1) P. leuckarti est probablement une espèce d'eaux saumâtres; il me paraît vraisemblable que RUEBUSCH et BOADEN ont eu à faire plutôt à l'espèce P. ciliatus Jägersten 1952, espèce morphologiquement très semblable à P. leuckarti (cf. page 24).

Les observations qui suivent ont été effectuées sur des spécimens récoltés au sud de l'étang de Salses (Point 1 Aviation de la carte, voir AX 1956, p. 169), au mois d'avril. Dans le sable moyen qui se trouve à une dizaine de mètres de la digue, sous 40 cm d'eau environ, P. leuckarti forme à cette époque de l'année des populations denses dans lesquelles tous les stades du cycle vital de l'espèce sont présents. En effet, dans le sédiment vivent les adultes mâles et femelles, les individus immatures et les jeunes depuis le stade qui suit la métamorphose; dans l'eau, on peut récolter, à l'aide d'un filet à plancton, les larves âgées, plus ou moins proches de la métamorphose. La salinité de l'eau de cet étang varie de 16 à 12‰ (AX, 1956). La courbe granulométrique du sédiment est indiquée dans la figure 19.

Morphologie externe.

Forme générale et dimensions du corps : les animaux mûrs récoltés à l'étang de Salses mesurent environ 4 à 5 mm et comptent alors environ 35 segments; cependant, la croissance de ces spécimens n'est pas terminée, la zone de croissance prépygidiale étant visiblement active. La largeur maximum du corps est de 0,15 mm.

Ces dimensions sont donc légèrement supérieures à celles que donnent HATSCHEK et PIERANTONI (3 à 4 mm de long et 0,11 à 0,12 mm de large).

Les animaux sont dépigmentés; seule la région du bulbe pharyngien montre une légère teinte rose.

La segmentation n'est pas très marquée et le dénombrement des segments est malaisé, sauf dans la région fertile des individus mâles, où la disposition des faisceaux de spermatozoïdes indique nettement les limites des différents segments.

L'aspect général du corps et les dimensions rappellent P. ciliatus Jägersten (op. cit.) et P. affinis Jouin (1968) : comme chez ces deux espèces, des couronnes ciliées métamériques sont visibles sur les animaux vivants observés à la loupe.

La région antérieure, dépourvue d'yeux et de taches pigmentaires, est tout à fait conforme à la description de HATSCHEK ; en particulier, sous l'épiderme dorsal, à l'avant du cerveau, les statocystes paraissent souvent morcelés (fig. 1 A).

Les tentacules céphaliques, moyennement longs, atteignent environ 550µ de long, c'est-à-dire la fin du 2ème segment lorsqu'ils sont rabattus vers l'arrière.

La ciliature générale est bien développée et assez semblable à celle de P. ciliatus : la ciliature segmentaire compte deux couronnes transversales, plus fournies ici ventralement que dorsalement où elles sont interrompues. Les deux couronnes sont situées, dans chaque segment, à peu près au milieu des moitiés antérieure et postérieure. Des touffes de cils sensoriels, paires, sont présentes sur chaque segment, notamment latéralement au niveau de la deuxième couronne. De plus, chez les mâles, sur la face dorsale des 7 premiers segments du corps, on observe deux groupes symétriques de très longs cils sensoriels (75µ environ) agglutinés entre eux.

Les glandes épidermiques : les glandes bacillaires sont nombreuses mais beaucoup moins abondantes cependant que chez P. ciliatus. Eparses dans l'épiderme, elles semblent plus denses le long d'une ligne médio-dorsale; sur les côtés du corps et vers la face ventrale, des glandes à petits granules, semblables aux glandes muqueuses décrites par JÄGERSTEN, prédominent nettement.

Les deux lobes pygidiaux ne présentent pas de particularités notables et sont conformes à la description de l'auteur.

Morphologie interne.

En arrière de la cavité buccale et du bulbe pharyngien, l'oesophage se termine à la limite des segments 1 et 2. Les glandes salivaires bordent l'intestin dans les 8 ou 9 premiers segments, comme le signale PIERANTONI. Les dissépiments sont difficiles à voir dans la région antérieure et le dénombrement des segments ne peut se faire que grâce à la ciliature segmentaire externe ou mieux, grâce aux néphridies. Celles-ci sont, chez P. leuckarti, relativement volumineuses (fig. 2 A) : ce sont des protonéphridies dont l'ampoule initiale, plongeant dans le

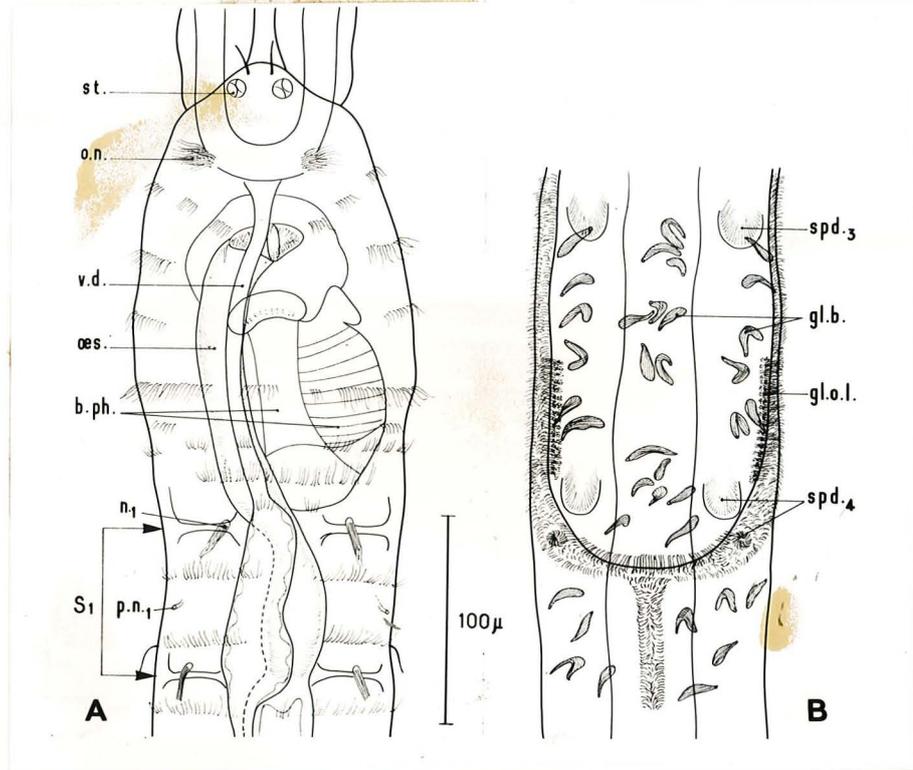


Fig. 1 : *P. leuckarti* : -A: vue dorsale de la région antérieure (glandes épidermiques non représentées) ; -B: vue dorsale des segments 14 à 17 chez un ♂. Table des légendes p. 87.

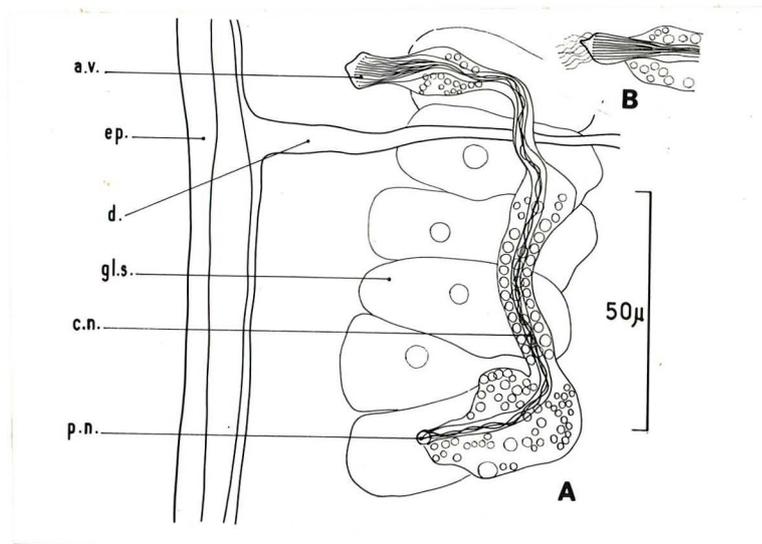


Fig. 2 : *P. leuckarti* : néphridies dessinées sur le vivant ; en B: un aspect peu courant de l'ampoule vibratile. Table des légendes p. 87.

coelome, est ici assez large et pourvue d'une vingtaine de cils au moins formant vers l'arrière une flamme vibratile ⁽¹⁾. En arrière de l'ampoule initiale, un cytoplasme chargé de grosses inclusions entoure le début du canal néphridien. Plus loin, dans sa partie moyenne, le canal est enveloppé d'un cytoplasme transparent contenant de grosses vacuoles claires qui peuvent se dilater et se contracter. De nombreuses inclusions jaune-vert entourent la partie terminale du canal néphridien. Le pore néphridien s'ouvre à l'extérieur latéralement à peu près au milieu du segment, entre les deux couronnes ciliées segmentaires. Les néphridies sont donc différentes de la description qu'en donne HATSCHEK qui mentionne des néphridies ouvertes dans le coelome et pourvues d'un court flagelle vibratile.

Les animaux sexuellement mûrs.

La période de reproduction de cette espèce semble effectivement limitée au printemps comme le signalent HATSCHEK et PIERANTONI. Au cours de l'été (août-septembre), je n'ai rencontré à Salses aucun spécimen mûr.

Les individus mâles : le premier segment fertile rempli de spermatozoïdes est le 12ème segment. En avant de celui-ci, le coelome des segments 9 à 11 contient de gros granules de nature indéterminée.

Les mâles de P. leuckarti sont très caractéristiques et présentent une particularité remarquable dans la disposition des organes latéraux.

C'est au milieu du segment 9, juste après les pores néphridiens de la 9ème paire de néphridies, que débutent les sillons épidermiques ciliés et glandulaires, qui s'étendent latéralement sans interruption sur les segments suivants jusqu'au 16ème segment : à ce niveau, les deux sillons ciliés latéraux remontent dorsalement où ils se rejoignent (fig.1B). Cet arc cilié s'accompagne d'un épaissement dorsal de l'épiderme sur le 16ème segment, très visible même à un faible grossissement. Après cette boucle dorsale, la ciliature se prolonge sur

(1) J'ai observé sur une néphridie quelques fins prolongements (probablement des cils) insérés sur l'ampoule initiale et plongeant directement dans le coelome (fig. 2 B).

le début du segment 17 en une petite bande ciliée médio-dorsale.

Cette disposition originale n'a, jusqu'ici, jamais été observée chez Protodrilus.

Dans les sillons ciliés des segments 9 à 12, on observe des bordures glandulaires discontinues d'un segment à l'autre : de nombreuses petites glandes serrées les unes contre les autres et alignées sur trois rangées parallèles, débouchent perpendiculairement à l'épiderme dans le fond des sillons ciliés. Ces glandes sont moins abondantes dans les segments 13 à 16 et manquent totalement au niveau de la bande ciliée dorsale du segment 17.

Il y a quatre paires de spermiductes dont les entonnoirs coelomiques sont situés dans les segments 12 à 15; il arrive qu'il y ait une paire de spermiductes supplémentaire dans le segment 11. Le débouché externe de la dernière paire de spermiductes est bien visible sur le segment 16. En avant des spermiductes, on compte douze paires de néphridies; elles réapparaissent dès le 16ème segment et sont régulièrement présentes jusqu'à la fin du corps, sauf dans les 4 derniers segments.

Les individus femelles sont également bien caractérisés chez cette espèce. Chez les femelles, les glandes salivaires occupent les 8 premiers segments; le coelome des segments 9, 10 et 11 contient, comme chez les mâles, de grosses granulations. Le premier segment fertile est également le 12ème : il y a, par segment fertile, environ huit à dix oeufs mesurant à peu près 50 μ de diamètre.

Il existe toujours, chez les femelles de P. leuckarti, de petites fossettes ciliées latérales et paires sur les segments 10 ou 11 jusqu'au segment 15. Les sillons ciliés sont d'abord très courts et discontinus sur les segments 10 à 12, puis deviennent contigus sur les segments 13 à 15 (fig. 3). Ces sillons ressemblent aux organes latéraux des mâles mais ils sont dépourvus de bordure glandulaire et aucun oviducte n'a pu être discerné dans les segments intéressés; sans doute sont-ils, comme chez les mâles, des différenciations épidermiques liées à l'apparition de la sexualité.

Ces sillons manquent habituellement chez les femelles de Protodrilus; cependant, j'ai noté à Roscoff, sur certains spécimens femelles de P. ciliatus, la présence de fossettes ciliées latérales, sur les segments 8 à 14, tout à fait comparables à ceux des femelles de P. leuckarti. Mais alors que ce caractère paraît être exceptionnel chez P. ciliatus, il est constant chez P. leuckarti (fig.3).

Pour le moment, aucun fait ne permet de préciser le rôle des sillons latéraux des femelles de P. leuckarti. Ils ne paraissent pas comparables aux "organes dorsaux" décrits en premier chez les femelles de P. flavocapitatus par SALENSKY (1907) et PIERANTONI (op. cit.) et retrouvés chez P. rubropharyngeus par JÄGERSTEN (op. cit.). Les organes dorsaux des femelles de ces deux espèces sont en effet des organes ciliés et glandulaires ⁽¹⁾ impairs, situés sur la face dorsale de chaque segment fertile (seuls les 3 à 5 premiers segments fertiles n'en ont pas); ils récoltent les spermatozoïdes qui se fixent à leur niveau et se vident ensuite de leur contenu dans le coelome. Ces organes glandulaires dorsaux n'existent pas chez les autres espèces du genre et on admet que les paquets de spermatozoïdes déposés sur les grains de sable, pénètrent dans le corps des femelles par la peau et gagnent la cavité coelomique la plus proche en traversant l'épiderme, la couche de muscles longitudinaux et la pariéto-pleure. Ainsi, chez la plupart des espèces de Protodrilus, il n'y a pas, à la surface du corps des femelles, de point préférentiel pour la pénétration des spermatozoïdes.

Chez P. leuckarti, comme chez toutes les espèces de Protodrilus, la fécondation est donc interne et on voit toujours des paquets de spermatozoïdes groupés en faisceaux, ou au contraire éparés, dans le coelome des segments fertiles des individus femelles.

Dans les différents segments fertiles, un grand nombre d'ovocytes de même taille est au même stade de maturation; chez les femelles prêtes à pondre, on distingue nettement dans les oeufs les deux pronuclei côte à côte.

(1) D'après PIERANTONI, les organes dorsaux ne sont pas ciliés. D'après GOODRICH (1931) et JÄGERSTEN (op.cit.), ils seraient à la fois ciliés et glandulaires.

En résumé, les individus sexuellement mûrs de cette espèce présentent des caractères tout à fait originaux : les mâles possèdent un sillon cilié dorsal reliant l'extrémité des sillons ciliés latéraux, caractère que l'on ne retrouve chez aucune autre espèce actuellement connue. Il est probable qu'une telle disposition est en relation avec un processus particulier d'émission et de transfert du sperme, mais cela n'a pas encore pu être observé. La présence d'organes latéraux ciliés, chez les femelles de P. leuckarti, est également un caractère original; il peut se manifester occasionnellement chez P. ciliatus. Ainsi, l'examen des caractères des individus sexuellement mûrs confirme que ces deux espèces sont distinctes mais cependant réellement affines.

Un diagramme (fig. 3) regroupe les caractères essentiels des individus sexuellement mûrs des trois espèces : P. leuckarti, P. ciliatus et P. affinis.

Comportement et locomotion.

Les individus de P. leuckarti semblent très grégaires : placés dans une boîte de Pétri, adultes et jeunes restent groupés et presque immobiles, à l'abri d'une lumière trop vive, sous quelques grains de sable. Par ailleurs, la locomotion ne diffère pas de celle des autres espèces de dimensions voisines.

Diagnose de P. leuckarti.

Longueur : 4 à 5 mm; largeur : 0,15 mm; nombre de segments : 35 environ. Corps légèrement rose au niveau du bulbe pharyngien, incolore par ailleurs. Tentacules céphaliques de longueur moyenne, atteignant vers l'arrière le 2ème segment. A l'avant du prostomium, deux statocystes assez rapprochés l'un de l'autre et souvent morcelés. Pygidium terminé par deux lobes adhésifs. Ciliature segmentaire bien développée : deux couronnes transversales par segment, interrompues dorsalement. Les glandes salivaires occupent les 8 premiers segments chez les femelles et les 9 premiers chez les mâles. La région fertile débute au niveau du 12ème segment. Chez les mâles, quatre paires de

spermiductes dont les coelomostomes sont dans les segments 12 à 15; les organes latéraux s'étendent sur les segments 9 à 16, se rejoignent dorsalement sur ce segment et se prolongent en une bande ciliée médio-dorsale jusqu'au milieu du segment 17. Chez les femelles, il existe des fossettes ciliées latérales sur les segments 10 à 15. Il y a huit à dix oeufs par segment. Maturité sexuelle en avril.

Protodrilus ciliatus Jägersten 1952.

Localité type : Shagerrak, Gullmar-Fjord (Fiskebäckskil) : Bonden (-3 à -5m) (Jägersten 1952).

Autres localités : - Gullmar-Fjord (Fiskebäckskil) : Kramkistesund (-1 à -2 m) et "Bondhålet" (-1 m) (Jägersten 1952).

- Manche (Roscoff) : médio-littoral inférieur du chenal de l'Île Verte et de l'Île Callot (Jouin 1968).

- Méditerranée (Naples) : Cinito (-5 m), Cap Posillipo - Pietra Salata (-10m), Porto Paone (-5m).

Remarques.

Cette espèce, décrite des sables du Gullmar-Fjord, est abondante dans des sables terrigènes grossiers de la zone intertidale de Roscoff (courbe granulométrique du sédiment ; figure ²⁰ 10) ainsi qu'à Naples où, bien qu'abondante dans certaines localités, elle n'a pas été signalée jusqu'ici; cette espèce est donc nouvelle pour la Méditerranée.

Cependant, BOADEN (1965) signale en cinq points de la Baie de Porto Paone l'espèce P. leuckarti ; or si l'on en juge seulement par les caractères généraux de la morphologie externe, ces deux espèces peuvent être aisément confondues et seuls les caractères spécifiques des animaux sexuellement mûrs permettent une détermination exacte (voir fig. 3). De plus, P. leuckarti semble être inféodée aux eaux saumâtres. Dans les sables dragués à Porto Paone et dans la région de Naples, je n'ai rencontré que P. ciliatus et P. affinis Jouin 1968 : il me semble donc possible que les spécimens récoltés par BOADEN appartiennent à l'une de ces deux dernières espèces et non à P. leuckarti.

Dans les divers points de sa répartition géographique, P. ciliatus, caractérisée par l'abondance des glandes bacillaires dans l'épiderme et par sa ciliature, est conforme à la description de JÄGERSTEN (1). Les animaux sexuellement mûrs se rencontrent toute l'année à Roscoff; ils étaient présents à Naples lors des récoltes (mars-avril). Les glandes salivaires, étendues, atteignent les segments fertiles et coexistent dans plusieurs segments avec les gonades : chez les femelles, les glandes salivaires occupent le plus souvent les 19 premiers segments, les ovaires apparaissant dès le segment 12. Chez les mâles, elles ne s'étendent que dans les 10 ou 12 premiers segments, le premier segment fertile étant le 11ème.

Chez les mâles, les néphridies des segments 12 à 15 sont remplacées par quatre paires de spermiductes, disposition signalée par JÄGERSTEN; les organes latéraux sont également conformes à la description de l'auteur.

Diagnose de P. ciliatus.

Longueur : 5 à 7 mm; largeur : 0,15 à 0,17 mm; nombre de segments : 45 à 50. Corps teinté de rouge clair au niveau du bulbe pharyngien, incolore par ailleurs. Tentacules céphaliques atteignant vers l'arrière le 3ème segment. A l'avant du prostomium, deux statocystes assez rapprochés l'un de l'autre, non morcelés. Deux lobes pygidiaux adhésifs. Ciliature segmentaire bien développée : sur chaque segment, deux couronnes transversales et une troisième postérieure et discontinue. L'épiderme contient de très nombreuses glandes bacillaires. Les glandes salivaires peuvent occuper les 10-12 premiers segments chez les mâles et les 18-20 premiers chez les femelles. La région fertile débute au 11ème segment chez les ♂ et au 12ème chez les ♀. Chez les mâles, il y a quatre paires de spermiductes dans les segments 11 à 14; les organes latéraux s'étendent sur les segments 7 à 15. Les femelles ont généralement six à huit oeufs par segment fertile. Maturité sexuelle : toute l'année à Roscoff.

(1) Il faut cependant souligner qu'il y a chez cette espèce, en plus des deux couronnes ciliées transversales décrites par JÄGERSTEN sur chaque segment, une troisième couronne postérieure, petite et discontinue il est vrai, mais plus nette que ne le dit JÄGERSTEN (1952 p. 441) qui mentionne seulement des touffes ciliées ventro-latérales.

Protodrilus affinis Jouin 1968 (1)

Localité type : Manche (Roscoff) : Bloscon (- 10m) (Jouin 1968).

Autres localités : - Manche (Roscoff) : Terenez (- 5m).
- Gullmar-Fjord (Fiskebäckskil) : Gunnarskär (- 13m).
- Méditerranée (Naples) : Cinito (- 5m) et Porto
Paone (- 5m).

Cette espèce ressemble beaucoup à première vue à P. ciliatus Jägersten; elle en diffère cependant par plusieurs caractères morphologiques dont le plus apparent concerne l'aspect des glandes épidermiques. D'autre part, la période de reproduction à Roscoff est, pour P. affinis, limitée à quelques mois (février à avril) alors que pour P. ciliatus elle s'étend sur toute l'année. Enfin, contrairement à P. ciliatus, cette espèce ne colonise pas la zone intertidale à Roscoff.

Morphologie externe.

Forme générale et dimensions du corps : cette espèce mesure 4-5 mm de long pour un nombre total de segments dépassant rarement 36. L'extrémité antérieure, élargie au niveau du bulbe pharyngien, atteint en largeur 0,16 mm; le reste du corps mesure dans la région stérile 0,12 mm et dans la région fertile 0,16 mm de large.

La forme générale de la tête rappelle P. ciliatus : les organes nucaux sont arrondis, largement ciliés et moins latéraux que ceux de P. ciliatus; des glandes épidermiques ayant une pigmentation jaune sont associées à leur ciliature.

Deux statocystes ronds, peu éloignés l'un de l'autre, sont logés dans l'extrémité antérieure de la tête entre les deux tentacules céphaliques; ceux-ci sont longs, atteignant, lorsqu'ils sont dirigés

(1) Diagnose préliminaire dans la Faune marine de Roscoff "Annélides", 1968, p. 10.

vers l'arrière, la fin du 5ème segment, soit une longueur de 900µ environ. Il n'y a pas d'yeux. Les animaux présentent une légère coloration rose dans la région du bulbe pharyngien.

La ciliature est bien développée sur l'ensemble du corps, notamment la ciliature segmentaire qui, en vue dorsale, est ici formée de deux couronnes transversales, l'une située près du dissépinement antérieur, l'autre un peu en arrière du milieu du segment; ainsi les couronnes ciliées sont toutes à peu près équidistantes entre elles, le long du corps. Sur la face ventrale, la ciliature est formée de nombreuses petites touffes éparses sur toute la longueur d'un segment (fig.4).

La face dorsale de la tête porte plusieurs bandes ciliées discontinues : juste en arrière des organes nucaux se trouvent plusieurs cils sensoriels robustes, puis dans la région du bulbe pharyngien plusieurs couronnes, généralement trois, dont la plus postérieure seule paraît continue.

Les glandes épidermiques sont très abondantes dans le tégument de cette espèce et appartiennent à quatre catégories différentes (fig. 4) :

- les plus apparentes et les plus nombreuses sont des glandes de forme irrégulière, remplies de grains ovoïdes. Elles débouchent à la surface de l'épiderme et sont souvent disposées en rangées transversales sur la face dorsale des différents segments. Elles s'étendent jusque sur les lobes pygidiaux. Les grains de sécrétion ressemblent à ceux des glandes du cocon des femelles de P. adhaerens et de Protodriloides mais ici ces glandes sont présentes même dans l'épiderme des mâles et les femelles ne forment pas de cocon autour de leur ponte; elles ne sont donc pas identiques aux glandes du cocon. Par contre, elles sont probablement identiques à une catégorie de glandes signalée chez P. robustus (JÄGERSTEN 1952, p. 449).

- Les glandes bacillaires sont peu abondantes et de forme souvent allongée.

- Une troisième catégorie de cellules glandulaires paraît correspondre, par sa forme irrégulière et boursouflée et son aspect vacuolaire, à des cellules glandulaires vidées de leur sécrétion.

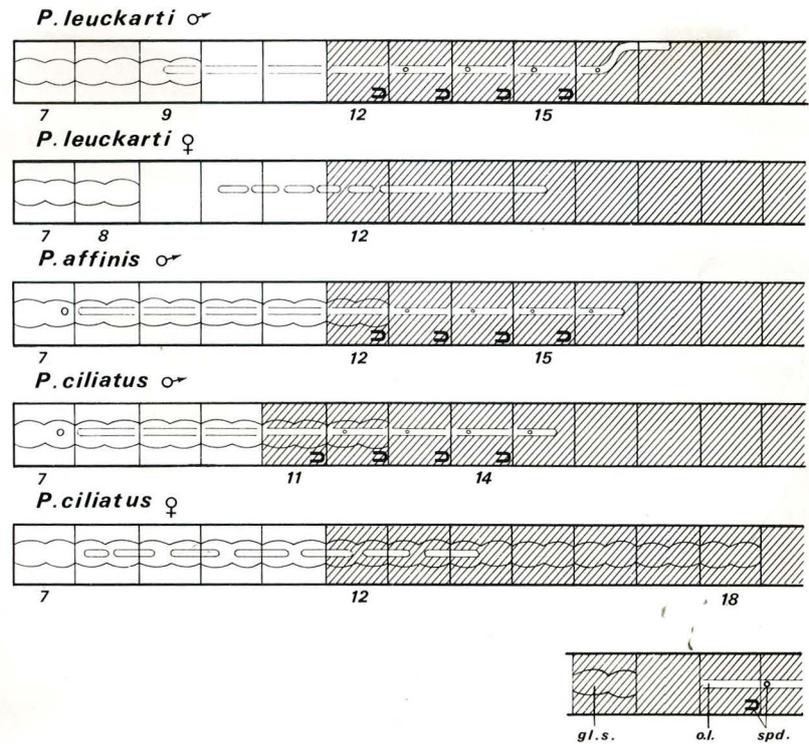


Fig. 3 : Diagrammes résumant les caractères sexuels (organes latéraux et spermiductes chez les ♂), l'extension des glandes salivaires et celle de la région fertile du corps. Organes latéraux et spermiductes ne sont représentés que du côté gauche. Table des légendes p. 87.

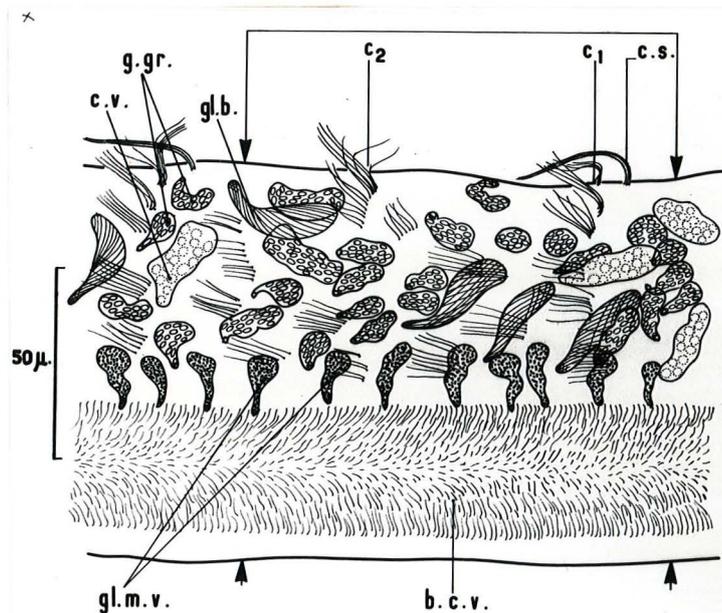


Fig. 4 : Glandes épidermiques et ciliature de *P. affinis* (dessin sur le vivant) ; vue latéro-ventrale d'un segment (limité par les flèches). Table des légendes p. 87.

- Enfin, sur la face ventrale du corps, et en particulier le long du sillon ventral, il existe, comme chez toutes les espèces, des glandes muqueuses à contenu granuleux : elles sont souvent plus denses dans les 10 premiers segments du corps.

Ainsi, P. affinis diffère nettement de P. ciliatus par les glandes épidermiques : les glandes les plus abondantes sont ici les glandes à gros granules ovoïdes alors que chez P. ciliatus, ce sont les glandes bacillaires.

Les deux lobes pygidiaux adhésifs portent plusieurs cils sensoriels raides.

Morphologie interne.

Comme chez P. ciliatus et P. leuckarti, les dissépiments et les glandes salivaires sont difficiles à discerner dans la région antérieure. Les glandes salivaires s'étendent le plus souvent jusqu'au segment 17, mais s'arrêtent parfois au 12ème segment; de toute façon, elles peuvent coexister dans quelques segments (deux à cinq) avec les gonades, chez les animaux sexuellement mûrs.

Les néphridies sont semblables à celles de P. ciliatus et P. leuckarti.

Les animaux sexuellement mûrs.

Les mâles : la région fertile débute au segment 12.

Les organes latéraux s'étendent sur les segments 8 à 16 sous forme de sillons ciliés continus bordés de glandes et précédés dans le segment 7 par une petite fossette ciliée isolée, arrondie et bordée de glandes. Il y a quatre paires de spermiductes dont les coelomostomes sont visibles dans les segments 12 à 15.

L'aspect des organes latéraux et le nombre de spermiductes sont semblables chez P. ciliatus et P. affinis; il y a cependant un décalage d'un segment vers l'arrière dans l'emplacement de la gonade et la position des quatre paires de spermiductes chez P. affinis, comme d'ailleurs chez P. leuckarti. Ces observations sont résumées dans la figure n°3.

Les femelles : la région fertile débute au 10ème ou 12ème segment. Les trois derniers segments sont stériles comme chez les mâles. Les ovocytes, au nombre de six à huit par segment, mesurent, à l'approche de la ponte, environ 50 à 55 μ de diamètre. Pas plus que chez les deux espèces voisines, P. ciliatus et P. leuckarti, on ne distingue d'oviductes et d'organes dorsaux semblables à ceux que JÄGERSTEN décrit pour P. rubropharyngeus.

Diagnose de P. affinis.

Longueur : 4-5 mm; largeur : 0,12 à 0,14 mm; nombre de segments : 30-36. Corps teinté de rose au niveau du bulbe pharyngien. Pigmentation jaune au niveau des organes nucaux. Tentacules céphaliques longs atteignant la fin du segment 5. A l'avant, du prostomium, deux statocystes assez rapprochés l'un de l'autre. Ciliature segmentaire bien développée : deux couronnes ciliées par segment. Glandes épidermiques abondantes, comprenant principalement des glandes à gros grains ovoïdes et des glandes bacillaires. Les glandes salivaires occupent les 12 ou 17 premiers segments. La région fertile débute généralement au 12ème segment dans les deux sexes. Il y a quatre paires de spermiductes chez les mâles, dans les segments 12 à 15. Les organes latéraux s'étendent sur les segments 7 à 16. Les femelles ont six à huit oeufs par segment fertile. Maturité sexuelle : février à avril à Roscoff.

Protodrilus oculifer Pierantoni 1908. Synonyme : P. bahusiensis Jägersten 1952.

Localité type : Méditerranée (Naples) : sable à Amphioxus de Posillipo (Pierantoni 1908).

Autres localités : - Gullmar-Fjord (Lysekil) : Hallö (- 15-20 m) et Bonden : sable à Amphioxus (Jägersten 1952); Gunnarskär (-13m).
- Manche (Roscoff) : Bloscon (- 10m) et Terenez (-5m)

Ile Callot : horizon inférieur de la zone intertidale (Jouin 1968).

- Méditerranée : 1) Naples : sable à Amphioxus de Casamicciola (- 10m); Pietra Salata (- 10m);
2) Villefranche : sable à Amphioxus de la Baie (- 9m); 3) Banyuls : Le Racou (- 4m), sable à Amphioxus; également dans les sables toujours immergés de certaines plages à quelques mètres du rivage en arrière du ressac : Argelès, Le Canet, Le Troc.

Cette espèce est caractéristique des sables grossiers généralement toujours immergés.

Pour l'étude et l'identification de cette espèce, je me suis appuyée bien plus sur le travail de JÄGERSTEN (1952) qui donne de P. bahusiensis une description complète, que sur celui de PIERANTONI (1908) entaché d'erreurs en ce qui concerne l'anatomie des mâles de P. oculifer.

J'ai mentionné cette espèce sous le nom de P. bahusiensis Jägersten 1952 dans le fascicule "Annélides" de la Faune de Roscoff, 1968, l'analyse nécessaire à l'établissement de la synonymie n'étant pas achevée et l'étude de JÄGERSTEN étant alors la seule correcte.

Discussion et établissement de la synonymie.

En conclusion de l'étude de P. bahusiensis, JÄGERSTEN (1952) mentionne sa ressemblance avec P. oculifer Pierantoni 1908, mais bien que les caractères de morphologie externe soient identiques chez ces deux espèces, JÄGERSTEN se fonde sur certaines différences dans l'anatomie des individus mâles, pour justifier la création d'une nouvelle espèce. Cette question doit cependant être revue; en effet, les spécimens que j'ai rencontrés en Méditerranée ont toujours été identiques aux spécimens de P. bahusiensis récoltés aussi bien à Roscoff que dans les localités du Gullmar-Fjord; je n'ai jamais retrouvé sur les spécimens méditerranéens les caractères des individus mâles tels que PIERANTONI les donne pour P. oculifer.

JÄGERSTEN n'ayant pas examiné de spécimens méditerranéens ne pouvait identifier l'espèce à P. oculifer étant donné l'écart entre ses données et celles de PIERANTONI (voir tableau ci-dessous).

	<u>P. oculifer</u> Pier.	<u>P. bahusiensis</u> Jäg.
Longueur	4 à 5 mm	4 à 5 mm
Largeur	0,15 mm	0,18 mm
Nombre de segments	/	30
Segments à glandes salivaires	1 à 6	1 à 5
Premier segment fertile	8	10 ou 11
Segments à organes latéraux	9 à 12	7 à 15
Segments à spermiductes	8 à 11	11 à 14

PIERANTONI a cependant eu le mérite de découvrir l'existence de spermiductes s'ouvrant à l'extérieur dans de petits sillons épidermiques latéraux chez les Protodrilus mâles; mais dans sa monographie, l'auteur fait correspondre de façon stricte les nombres de sillons latéraux et de spermiductes (PIERANTONI op. cit., p. 120) ce qui n'est le cas, semble-t-il, d'aucune espèce. Il a aussi révélé l'existence de glandes salivaires et ^{et} remarqué qu'elles se situent dans les segments antérieurs dépourvus de gonades. Mais là encore, PIERANTONI a schématisé les faits et a décrit pour plusieurs espèces une succession parfaite des segments à glandes salivaires et des segments fertiles.

Ces deux principes anatomiques qu'il pose sont à l'origine d'erreurs qui se répètent pour plusieurs espèces dans sa monographie et que des diagrammes inspirés de ceux de JÄGERSTEN (op. cit., p. 503) permettent de mettre clairement en évidence (fig. 5).

Ainsi, pour P. oculifer, un seul segment s'intercale, d'après PIERANTONI, entre la région fertile et les segments pourvus de glandes salivaires; il y en a, en réalité, cinq. Les erreurs de PIERANTONI concernant la correspondance étroite entre organes latéraux et spermiductes, apparaissent clairement sur le diagramme. Les caractéristiques de l'espèce, sont bien celles que JÄGERSTEN donne pour P. bahusiensis :

- les glandes salivaires n'occupent que les 5 premiers segments;

P. oculifer Pierantoni 1908 (= *P. bahusiensis* Jägersten 1952)

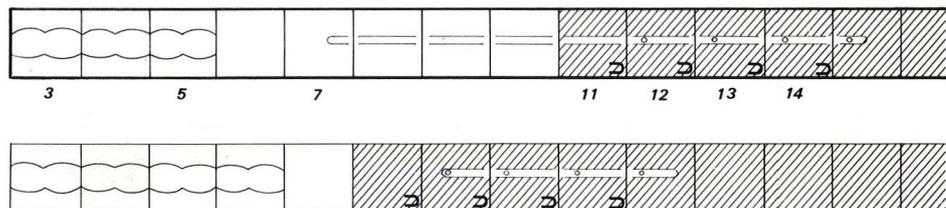


Fig. 5: Diagramme des principaux caractères systématiques des individus mâles de *P. oculifer* : le premier diagramme (traits forts) indique les données actuelles, le second les données caduques de Pierantoni. Organes latéraux et spermiductes ne sont représentés que du côté gauche. Mêmes conventions que dans la fig. 3.

- le premier segment fertile est généralement le 11ème;
- il y a quatre paires de spermiductes (coelomostomes dans les segments 11 à 14) et les organes latéraux s'étendent sur les segments 7 à 15.

Les individus femelles.

JÄGERSTEN ne fournit que peu de renseignements sur les femelles de cette espèce qu'il a peu étudiées. Quant à PIERANTONI, il signale le début de la région fertile du corps au niveau des segments 7 ou 8, c'est-à-dire immédiatement en arrière des segments salivaires, ce qui est, ici encore, inexact.

J'ai noté que la région fertile débutait chez les femelles au niveau des segments 11 à 13. Les ovocytes mesurent environ 50 μ de diamètre à l'approche de la ponte et sont alors au nombre de cinq à huit environ par segment.

Les 5 derniers segments sont stériles, comme chez les mâles. Il n'y a ni oviductes, ni organes dorsaux, ni glandes du cocon.

Les spécimens rencontrés sont généralement de dimensions plus modestes que ceux étudiés par JÄGERSTEN et atteignent environ 3 mm de long, une largeur de 0,12 à 0,14 mm et 30 à 35 segments.

La période de reproduction s'étend sur toute l'année à Roscoff; il en est probablement de même en Méditerranée où des spécimens mûrs ont été rencontrés en février, mars, avril et septembre. A Kristineberg, les animaux étaient sexuellement mûrs au moment des récoltes (juin à septembre).

Les spécimens étudiés à Banyuls, Roscoff et Kristineberg possédant les mêmes caractères spécifiques, on peut affirmer que P. bahusiensis et P. oculifer sont deux espèces synonymes. Les caractères des individus mâles que donne PIERANTONI sont faux car l'auteur a posé deux principes d'organisation anatomique ⁽¹⁾ qu'il a voulu respecter au maximum en décrivant les espèces dans sa monographie;

- (1) a) aux segments possédant des glandes salivaires succèdent des segments fertiles pourvus de gonades.
- b) aux spermiductes internes correspondent des sillons ciliés externes en nombre égal et situés au niveau de leurs orifices externes.

la source de ses erreurs étant élucidée, les caractères anatomiques qu'il donne peuvent être aisément réajustés.

La morphologie générale de P. oculifer étant, de plus, bien étudiée dans la monographie de PIERANTONI, je propose de conserver ce nom d'espèce antérieur et plus approprié, bien que seule la description de JÄGERSTEN soit entièrement correcte.

REMANE a créé une sous-espèce, P. oculifer borealis, pour des spécimens rencontrés à Helgoland et différant de l'espèce type par la forme générale de la tête, à bords plus rectilignes, par des organes nucaux plus étendus dorsalement, par la ciliature formée de deux anneaux ciliés par segment. Ces caractères sont encore insuffisants, à mon avis, pour distinguer une sous-espèce.

Diagnose de P. oculifer.

Longueur : 4 à 5 mm; largeur : 0,12 à 0,15 mm; nombre de segments : 30 à 35. Tentacules céphaliques atteignant vers l'arrière le 3ème segment. A l'avant du prostomium, deux statocystes assez rapprochés l'un de l'autre et deux yeux dorsaux rouge sombre, situés en arrière des statocystes. Pygidium terminé par deux lobes adhésifs allongés et étroits. Pas de couronnes ciliées segmentaires. Les glandes salivaires occupent les 5 premiers segments. La région fertile débute pour les deux sexes dans les segments 10 à 12. Chez les mâles, il y a quatre paires de spermiductes ; coelomostomes dans les segments 11 à 14. Les organes latéraux s'étendent sur les segments 7 à 15. Les femelles ont cinq à huit oeufs par segment fertile en général. Maturation sexuelle toute l'année à Roscoff.

Protodrilus purpureus (Schneider) 1868.

Localité type : Mer du Nord : Helgoland (Schneider 1868 et Remane 1926 et 1932).

Autres localités : - Mer Noire : Sébastopol (Uljanin 1877).

- Atlantique : Le Croisic (Ferronière 1898).

- Méditerranée (Naples) : Posillipo - Cinito (- 3m) (Pierantoni 1908); Cinito (- 5m).

- Manche (Roscoff) : Bloscon (- 10m), Terenez (- 5m) et Primel (- 20m) (Jouin 1968).

- Gullmar-Fjord (Fiskebäckskil) : Hamnerö (- 18m), Bonden (- 20m), Gunnarskär (- 13m).

Cette espèce se reconnaît immédiatement à la belle coloration rouge du corps. PIERANTONI (1908) a donné une étude morphologique et anatomique des spécimens sexuellement mûrs qui n'est pas rigoureusement exacte : je reprendrai donc brièvement sur quelques points fondamentaux l'étude de cette espèce.

Tous les caractères de morphologie externe ont été correctement décrits : notamment la coloration rouge du corps, l'ornementation de la cuticule, l'absence d'yeux et de statocystes et les trois lobes adhésifs du pygidium.

Cette espèce, de grande taille, peut atteindre 50 segments au total, soit une longueur de 8-12 mm et une largeur de 180-300 μ pour la région moyenne du corps. PIERANTONI signale l'absence de couronnes ciliées segmentaires ce qui est exact; il existe cependant de petites touffes de cils éparses sur tout l'épiderme. Les glandes bacillaires sont longues et minces, de forme très contournée surtout sur les 8 premiers segments du corps.

Les néphridies n'ont pas été étudiées en détail mais ne sont pas conformes à la description qu'en donne PIERANTONI (brachynéphridies à entonnoir largement ouvert dans le coelome).

Les glandes salivaires occupent parfois les 4 premiers segments mais s'étendent le plus souvent sur les 8 premiers.

Les individus sexuellement mârs.

Le premier segment fertile chez les mâles comme chez les femelles est le 9ème. Chez les mâles, les organes latéraux s'étendent sur les segments 6 à 12; on distingue une paire de fossettes rondes, ciliées et bordées de glandes et six paires de sillons allongés et ciliés, tous bordés de glandes sauf la dernière paire (sur le 12ème segment).

A la partie postérieure des segments 9, 10 et 11, on distingue les entonnoirs coelomiques des spermiductes : sur les spécimens récoltés en Méditerranée, à Roscoff ou à Kristineberg, j'ai toujours observé trois paires de spermiductes et non cinq paires comme le signale PIERANTONI dans la diagnose de l'espèce (p. 159).

Chez les femelles, bien que la région fertile commence au 9ème segment (parfois au 10ème), le nombre d'ovocytes est plus important à partir du segment 14 : il y a alors environ seize oeufs par segments, mesurant à l'approche de la ponte 60-65µ.

Révision des caractères systématiques de P. purpureus (cf. fig. 6).

	Données de PIERANTONI (1908)	Données présentes
Longueur	8 - 15 mm	8 - 12 mm
Largeur	0,25 mm	0,25 mm
Nombre total de segments	/	50
Segments à glandes salivaires	1 à 7-8	1 à 8
Premier segment fertile	8 (♂) ou 9 (♀)	9 (♂ et ♀)
Segments à organes latéraux	7 à 12	6 à 12
Segments à spermiductes	8 à 12	9 à 11
Nombre d'oeufs par segment	20	16
Taille de l'oeuf un peu avant ponte	55µ	65µ

Diagnose de P. purpureus.

Longueur : 8 à 12 mm; largeur : 0,25 mm; nombre approximatif de segments : 50. Le corps a une belle coloration rouge caractéristique. Tentacules céphaliques atteignant vers l'arrière le 2ème segment. Il n'y a ni yeux, ni statocystes. Le pygidium se termine par trois lobes

adhésifs. La cuticule ornementée est peu transparente; il n'y a pas de couronnes ciliées segmentaires. Les glandes bacillaires, relativement peu abondantes, sont minces, allongées et de forme contournée. Les glandes salivaires occupent les 4 ou 8 premiers segments. La région fertile débute au niveau du 9ème segment dans les deux sexes. Trois paires de spermiductes chez les mâles dans les segments 9 à 11; les organes latéraux s'étendent sur les segments 7 à 12. Les femelles peuvent avoir seize oeufs par segment fertile. Maturité sexuelle en hiver à Roscoff et en Méditerranée; des individus mûrs en été dans le Gullmar-Fjord.

Protodrilus hatscheki Pierantoni 1908.

Localité type ; Méditerranée (Naples) : Cinito (Pierantoni 1908).

Autres localités : - Méditerranée (Naples) : Casamicciola (- 10m);

Banyuls ; Le Racou (- 4m), sable à Amphioxus.

- Manche (Roscoff) : Primel (- 20m), Trezen ar Skoden (- 60m), Terenez (- 5m).

- Gullmar-Fjord (Fiskebäckskil) : Gunnarskär (- 13m).

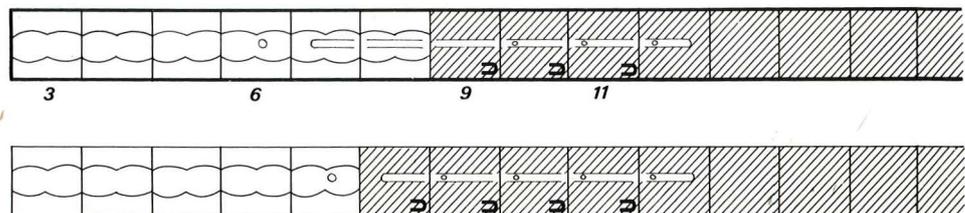
Cette espèce n'avait jusqu'ici, pas été retrouvée depuis sa description. Dans les différentes localités précitées, je ne l'ai jamais trouvée abondante : je n'ai jamais pu observer les femelles et elle paraît être une des espèces les plus rares du genre.

Les spécimens rencontrés ont des dimensions inférieures à celles que donne PIERANTONI et le nombre maximum de segments observé est de 35-40.

Les tentacules céphaliques sont très longs, atteignant la fin du 6ème segment. Les deux statocystes bien visibles sont accolés l'un à l'autre à l'avant de la tête.

On remarque la présence dans l'épiderme de nombreuses glandes bacillaires comme chez P. ciliatus : elles sont ici très minces et plus ou moins groupées en zones longitudinales sur le corps.

***P. purpureus* (Schneider) 1868**



***P. hatscheki* Pierantoni 1908**

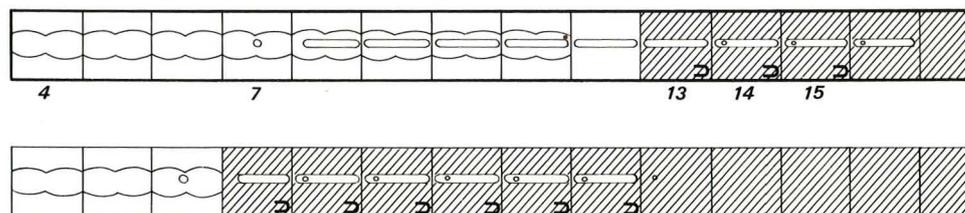


Fig. 6: Diagrammes des principaux caractères systématiques des individus mâles pour deux espèces révisées. Pour chaque espèce le premier diagramme (traits forts) indique les données actuelles, le second les données caduques de Pierantoni. Organes latéraux et spermiductes ne sont représentés que du côté gauche. Mêmes conventions que dans la figure 3.

La ciliature générale est bien développée : on observe de nombreuses touffes ciliées sur les différents segments, tandis que sur la face ventrale de la tête, la ciliature péribuccale est très fournie.

Les différents segments se comptent bien chez cette espèce et tous les dissépiments semblent présents dans la région antérieure.

Les glandes salivaires occupent les 11 premiers segments.

Le premier segment fertile est le 12ème ou le 13ème chez les mâles.

Les organes latéraux sont formés d'une paire de fossettes rondes dans le segment 7, suivies de neuf paires de sillons ciliés allongés et discontinus bordés de glandes dans les segments 8 à 13. Il y a trois paires de spermiductes dans la partie postérieure des segments 13, 14 et 15 (et parfois une paire supplémentaire dans le segment 12).

Je n'ai pu faire d'observations sur les femelles. Les données qui précèdent fournissent les éléments d'une mise au point sur les caractères systématiques fondamentaux des individus mâles de cette espèce et sont résumés dans le tableau suivant et la figure 6, avec les données caduques de PIERANTONI.

	Données de PIERANTONI	Données présentes
Longueur	11 à 12 mm	8 mm
Largeur	0,25 mm	0,18 - 0,20mm
Nombre de segments	/	35 - 40
Segments à glandes salivaires	1 à 6	1 à 6 11
Premier segment fertile	7	13
Segments à organes latéraux	6 à 12	7 à 16
Segments à spermiductes	7 à 12	13 à 15

Diagnose de P. hatscheki.

Longueur : 8 mm; largeur : 0,18 mm; nombre de segments : 35 à 40. Tentacules céphaliques longs atteignant la fin du 6ème segment. Tout à fait à l'avant du prostomium, deux statocystes accolés l'un à l'autre sur la ligne médiane. Deux lobes pygidiaux adhésifs bien

développés. Ciliature épidermique bien développée, notamment la ciliature péribuccale; glandes bacillaires abondantes. Les glandes salivaires occupent les 11 premiers segments. La région fertile débute au 12ème ou au 13ème segment chez les mâles. Il y a trois paires de spermiductes dans les segments 13 à 15. Les organes latéraux s'étendent sur les segments 7 à 16. Individus mâles récoltés en été à Roscoff et dans le Gullmar-Fjord, en mars-avril à Naples.

Protodrilus brevis n. sp.

Localité type : Gullmar-Fjord (Fiskebäckskil) : Gunnarskär (-13m).

Autres localités : - Hamnerö -Väderöarna

- Méditerranée (Naples) : Cinito (-6m) : un seul spécimen (♀), incomplet, rencontré.

Cette espèce a été rencontrée pour la première fois en juillet 1960 dans un sable très grossier dragué à la profondeur de 18 m à Hamnerö-Väderöarna; elle a été retrouvée au cours de l'été 1964 à la même localité ainsi que dans un sable coquillier moins grossier dragué à Gunnarskär par 13 m de profondeur. Le sédiment de cette dernière localité, constitué essentiellement de débris coquilliers, contient une microfaune particulièrement riche (voir SWEDMARK et TEISSIER 1967) et de nombreux individus juvéniles de plusieurs espèces de Protodrilus.

P. brevis n'est représenté dans ces sables que par quelques spécimens et non par de véritables populations, autant que l'on puisse en juger d'après ces prélèvements faits par dragages.

Morphologie externe.

Les dimensions du corps : cette espèce, courte et trapue, mesure environ 2 à 3 mm de long pour une largeur atteignant 160 et même 200µ. Le nombre total de segments est couramment de 21 et ne semble pas dépasser 23 entre la tête et les lobes pygidiaux (fig. 7).

L'épiderme est dépigmenté; l'intestin, coloré par les nombreuses granulations jaune-vert qu'il contient, est nettement visible à travers le tégument. Chez les mâles, on observe vers le milieu du corps une couleur irisée bleu-vert, due à l'accumulation de larges faisceaux de spermatozoïdes dans les segments fertiles, notamment au voisinage des spermiductes. Le corps, court et de section ronde, s'amincit vers la partie postérieure et se termine par deux petits lobes pygidiaux.

La région antérieure ne porte pas d'yeux, mais des taches pigmentaires brun-rouge sont groupées en position médiane dans l'épiderme dorsal de la tête entre les deux tentacules (fig. 9). Deux statocystes volumineux et bien visibles sont situés juste en avant des taches pigmentaires; accolés l'un à l'autre, ils sont immédiatement sous-jacents à l'épiderme dorsal et présentent une légère teinte rose. Il n'est pas rare qu'il y ait un troisième statocyste accolé aux deux autres.

Les tentacules céphaliques sont proportionnellement très longs : lorsqu'ils sont dirigés vers l'arrière, ils atteignent la fin du 6ème segment, mesurant ainsi jusqu'à 1200 μ de long. Ils possèdent deux franges ciliées continues, de nombreux cils sensoriels raides et deux bordures glandulaires formées par des glandes bacillaires volumineuses (14 μ de long) régulièrement alignées dans l'épiderme (fig. 7)

L'observation à la loupe de spécimens vivants se déplaçant librement, permet de voir à une courte distance de l'extrémité de chaque tentacule, une petite touffe ciliée, brillante et épanouie en forme d'entonnoir vibratile; elle est formée de cils robustes (parfois disposés en deux mèches) de longueurs inégales : 65 à 75 μ (fig. 8B). Je n'ai pu discerner exactement le mouvement de battement de cils, car lors de l'observation au microscope entre lame et lamelle, les cils s'immobilisent et s'accolent les uns aux autres.

Chez les animaux légèrement anesthésiés au chlorure de magnésium, les tentacules se rabattent généralement vers l'avant en se recourbant l'un vers l'autre de sorte que les deux touffes ciliées se rapprochent de la tête de l'animal : ceci suggère que les tentacules et leurs touffes ciliées joueraient un rôle dans la collecte des microparticules alimentaires.

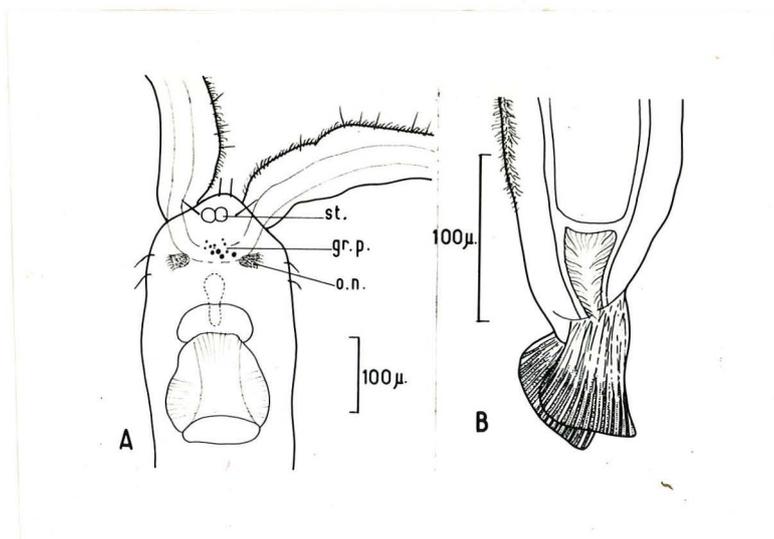
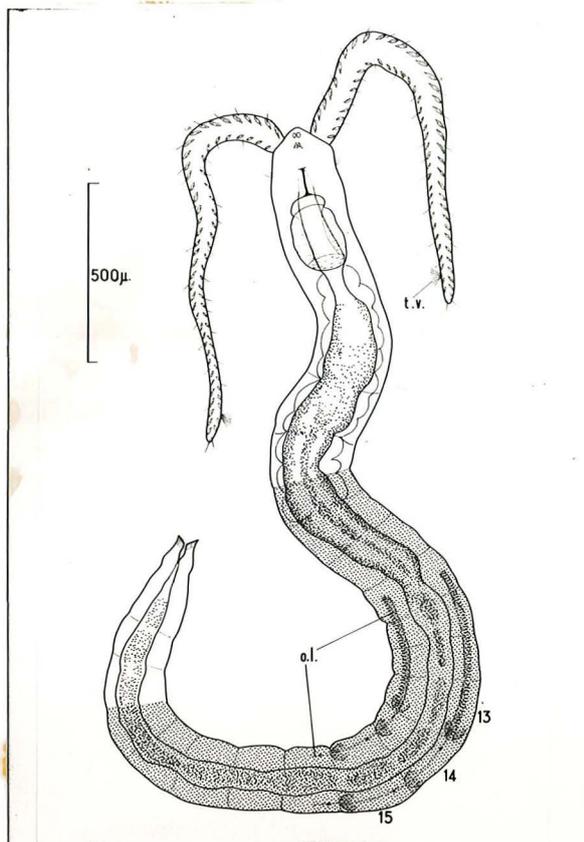


Fig. 7: *P. brevis* n. sp. : un individu ♂ dessiné sur le vivant (la région fertile du corps est en grisé). Détails de la région antérieure en A (vue dorsale) et des lobes pygidiaux en B (vue latérale).
Table des légendes p. 87.

Sur la face dorsale de la tête, les organes nucaux ne sont pas particulièrement développés.

La ciliature ventrale est, par contre, très fournie : chez P. brevis, la face ventrale est pour ainsi dire entièrement ciliée alors que chez la plupart des espèces de Protodrilus, on observe une bande ciliée ventrale et longitudinale plus ou moins large selon les espèces. Chez P. brevis, la ciliature occupe à peu près toute la largeur de la face ventrale et ne disparaît que sur les côtés du corps, après être devenue progressivement moins dense; vers la partie postérieure du corps, elle s'atténue progressivement en largeur. Comme chez les autres espèces, il y a un sillon cilié profond, large d'environ 8 à 10 μ , au milieu de la face ventrale.

Le lobe antérieur préoral (fig. 8A) est entièrement revêtu de cils fins. En avant de la bouche, se trouve une bande transversale de cils plus forts, dirigés vers elle; latéralement à la bouche, deux zones pourvues de cils puissants et longs attirent immédiatement l'attention. Agglutinés entre eux, formant ainsi des sortes de "cirres", ils atteignent 40 à 50 μ de long et sont disposés obliquement, leurs extrémités recourbées faisant saillie sur les côtés de la tête. Par leurs mouvements latéraux, de l'extérieur vers l'axe de symétrie de l'animal, ils créent probablement un courant favorisant l'acheminement des microparticules vers la face ventrale de la région préorale où tous les mouvements ciliaires convergent vers la bouche.

Sur la face dorsale du corps, la ciliature est assez peu fournie ; sur chaque segment, il y a de petites touffes de cils fins disposées transversalement à peu près au milieu du segment. Les cils sensoriels raides, longs de 25 à 30 μ , sont présents un peu partout à la surface de l'épiderme.

Les glandes épidermiques : l'épiderme, comme chez les autres espèces, est riche en glandes appartenant ici à trois catégories différentes.

Les glandes bacillaires, minces et généralement courbes sur le corps, sont abondantes et éparses dans tout l'épiderme. Sur les tentacules céphaliques, elles sont toutes fusiformes et régulièrement alignées en deux bordures longitudinales très nettes.

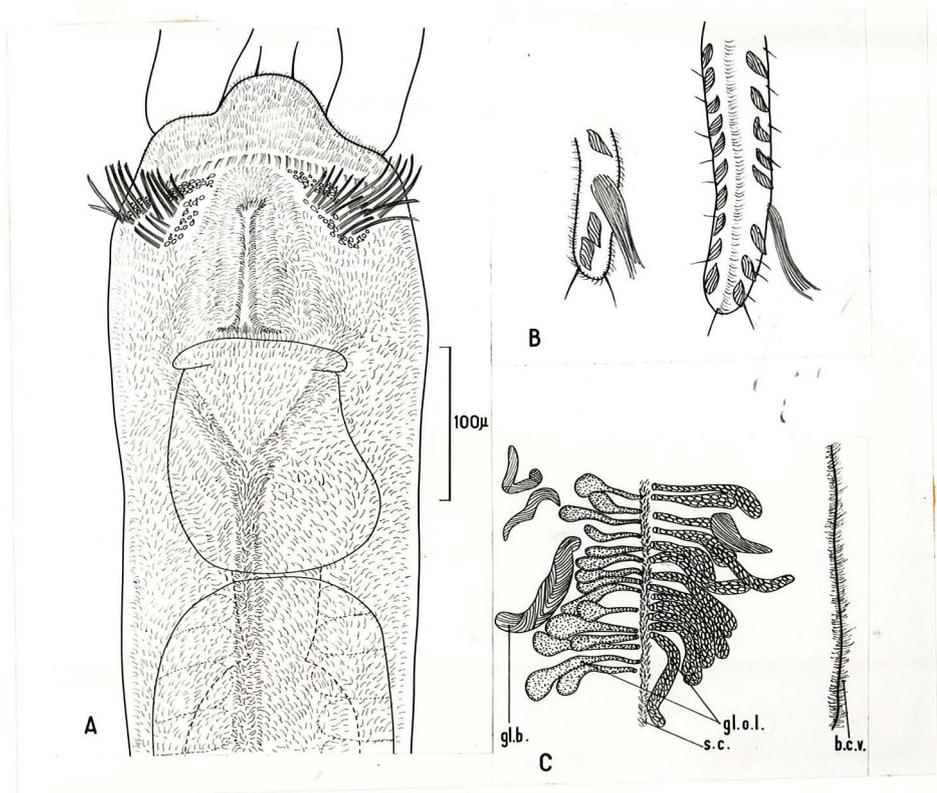


Fig. 8: *P. brevis* n. sp. : -A: vue ventrale de l'extrémité antérieure montrant le grand développement de la ciliature et les cirres buccaux ; -B: extrémité d'un tentacule céphalique portant une touffe de cils vibratiles ; -C: glandes épidermiques de l'organe latéral. Table des légendes p. 87.

Une autre catégorie de glandes montre un contenu cellulaire formé de grains ovoïdes; ces glandes sont probablement identiques à celles que JÄGERSTEN (1959) décrit chez P. robustus ("unknown glands").

Les glandes muqueuses sont abondantes, notamment au niveau de la ciliature de la face ventrale; sur la tête, elles sont très abondantes juste en avant de la bouche et latéralement au niveau des longs cils buccaux (fig.8A).

Les glandes épidermiques sont abondantes au niveau des organes latéraux chez les mâles : dans certains segments, le 12ème par exemple, de chaque côté du corps, le sillon cilié de l'organe latéral est bordé ventralement de glandes à gros grains ovoïdes et dorsalement de glandes à petits granules (fig.8C).

Il n'existe pas de glandes adhésives segmentaires chez cette espèce; chez les femelles, il n'y a ni glandes du cocon, ni organes dorsaux.

Les lobes pygidiaux sont assez différents de ceux des autres espèces. En vue dorsale, ils ont une forme étroite et leur partie adhésive ne s'élargit pas dans le plan frontal mais dans un plan oblique presque sagittal. La figure 7 représente les lobes adhésifs vus de profil : ils sont pourvus de glandes adhésives très allongées (environ 30 μ de long). Ils sont souvent recourbés vers la face ventrale, de sorte que les deux crêtes adhésives terminales peuvent adhérer au substrat sur lequel glisse l'animal.

Morphologie interne.

Le bulbe pharyngien est relativement volumineux chez cette espèce. A l'oesophage fait suite l'intestin moyen dont la paroi contient de nombreuses granulations qui lui donnent une coloration vert-sombre.

Les glandes salivaires bordent l'oesophage et l'intestin moyen jusqu'au niveau du 7ème segment. L'intestin moyen devient moins large et sa paroi moins riche en granulations dans la moitié postérieure du corps.

Les dissépiments sont difficiles à distinguer dans la région antérieure. Le premier dissépiment, accolé habituellement à la partie postérieure du bulbe pharyngien, n'est pas visible ici. Les dissépiments 2, 3 et 5 ont généralement disparu et dans cette région, les différents segments ne peuvent en fait être dénombrés que grâce aux néphridies. Le premier dissépiment visible est donc traversé par la quatrième néphridie, le deuxième par la sixième; ensuite, les dissépiments sont régulièrement présents et limitent les différents métamères (fig. 7).

Les néphridies sont assez bien visibles chez cette espèce et sont un repère commode pour le dénombrement des segments. La première se trouve immédiatement en arrière du bulbe pharyngien (fig. 9A); son extrémité antérieure, en forme d'ampoule fermée dans le coelome, pointe vers l'avant et vers la région dorsale. Appuyé contre les glandes salivaires, le canal néphridien se dirige vers l'arrière en longeant la paroi coelomique (~~pleure~~^{somato}pleure) puis se recourbe pour se diriger vers le pore néphridien externe, situé dorsalement sur le premier segment. Plusieurs granules jaunes sont contenus dans le cytoplasme qui entoure le canal néphridien; la partie initiale de la néphridie est incolore. Les trois premières paires de néphridies sont assez rapprochées les unes des autres : la distance qui sépare le pore externe de l'une et l'ampoule vibratile de la suivante est environ la moitié de la longueur totale d'une néphridie. Le canal néphridien de la troisième néphridie (fig. 9B) décrit une boucle qui n'existe que rarement sur les deux premières; sa portion terminale remonte nettement vers la face dorsale et vers l'avant. Les néphridies sont régulièrement présentes dans les différents segments (sauf dans les segments porteurs de spermiductes). Elles manquent, comme chez toutes les espèces, dans les 3-4 derniers segments du corps.

Les animaux sexuellement mûrs.

Chez les mâles, le premier segment fertile est généralement celui qui suit les glandes salivaires, c'est-à-dire le 8ème segment (quelquefois le 9ème). Toute la partie postérieure du corps est fertile, excepté les 2 ou 3 derniers segments.

Les organes latéraux débutent au niveau du pore néphridien de la 10ème néphridie (ou de la 11ème); les sillons ciliés s'étendent sur les segments 10 à 16 et sont contigus d'un segment à l'autre dès leur apparition : il n'y a pas ici de petite fossette ronde isolée, au début de l'organe latéral. Les sillons ciliés sont bordés de glandes dans les segments 10 à 13, puis cette bordure glandulaire s'arrête à la fin du segment 13 et manque totalement sur les trois segments suivants où les sillons sont simplement ciliés (figure 10).

Les spermiductes sont au nombre de trois paires chez cette espèce; leurs coelomostomes sont situés dans les segments 13, 14 et 15; et ils s'ouvrent à l'extérieur dans les organes latéraux des segments 14, 15 et 16 ⁽¹⁾. Comme chez toutes les espèces du genre, ce sont de simples coelomoductes non associés aux néphridies qui disparaissent dans les segments où ils se forment. La paire de néphridies du segment 12, qui précède la première paire de spermiductes, disparaît également. En arrière des spermiductes, les néphridies sont à nouveau régulièrement présentes dès le segment 16.

Il y a formation de spermatophores chez cette espèce : l'émission d'un spermatophore resté accolé à la paroi du corps d'un mâle au niveau des organes latéraux, a été vue une fois. Il est probable que la très mince membrane qui enveloppe le spermatophore, est sécrétée par les glandes de l'organe latéral : celles-ci débouchent dans le sillon cilié et appartiennent à deux catégories, comme cela a été vu précédemment (p. 46).

Chez les femelles, le premier segment fertile est le 8ème. Les oeufs sont petits (45 μ de diamètre environ) et nombreux dans chaque segment fertile. Comme chez les mâles, les trois derniers segments du corps sont stériles. Il n'y a pas ici d'organes glandulaires dorsaux comme chez P. rubropharyngeus ou P. flavocapitatus.

(1) Quelquefois, les coelomostomes des spermiductes sont situés dans les segments 12, 13 et 14. Dans ce cas, la néphridie qui précède le premier spermiducte n'est pas visible dans le segment 11.

Les oviductes : les femelles de P. brevis possèdent dix paires d'oviductes associés aux néphridies, disposition jusqu'ici unique chez Protodrillus (figure 10).

Les huit premières paires de néphridies sont visibles dans les premiers segments du corps, occupés par les glandes salivaires et le début de l'intestin moyen. La neuvième néphridie dont l'ampoule initiale est légèrement saillante dans le coelome, est accompagnée d'une couronne plurilobée, pourvue de nombreux cils courts régulièrement alignés : cet organe représente le coelomostome d'un premier oviducte (1). On observe chez cette espèce dix paires de coelomostomes ainsi associés aux néphridies dans les segments 8 à 18 (ou 9 à 19 suivant les cas). Dans chacun de ces segments, la protonéphridie toujours présente est entourée d'une dizaine de replis pourvus d'une courte ciliature dressée (Fig 9C). La protonéphridie semble située au centre de ce pavillon génital; elle n'est pas réduite et la flamme néphridienne se prolonge dans le canal assez court (oviducte) qui débouche à l'extérieur latéralement. Je n'ai pu discerner les rapports exacts entre le début du canal néphridien et le coelomostome qui est probablement greffé latéralement sur lui.

Les oviductes n'étaient connus jusqu'ici, dans le genre Protodrillus, que chez P. rubropharyngeus : dans les derniers segments fertiles, JÄGERSTEN (1952) a décrit deux paires d'oviductes dont les coelomostomes sont pourvus de très longs cils dirigés vers l'avant dans la cavité coelomique. Une ciliature comparable existe d'ailleurs sur les dissépiments des différents segments fertiles des mêmes individus, ce que GOODRICH (1931) avait déjà remarqué et décrit chez P. flavocapitatus (2). Les cils, très longs, battent lentement dans le coelome et agitent les oeufs. GOODRICH qui n'avait pas vu d'oviductes dans les deux derniers segments du corps pensait alors que cette ciliature représentait un reliquat de coelomostome.

(1) Quelquefois, il y a neuf néphridies antérieures et c'est la dixième qui est associée au coelomostome d'un oviducte.

(2) P. flavocapitatus et P. rubropharyngeus sont probablement deux espèces synonymes, mais ceci ne peut être établi pour l'instant.

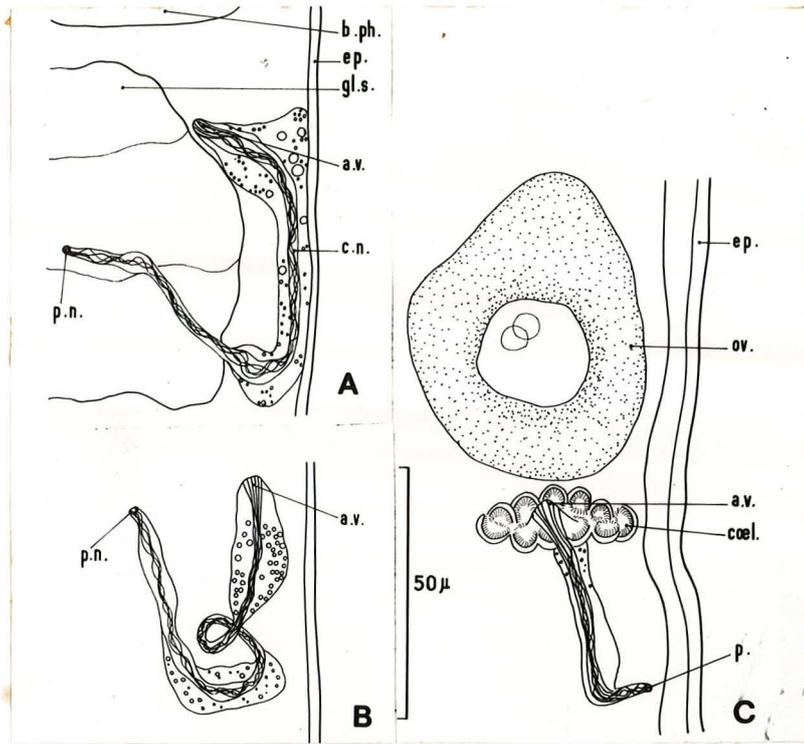


Fig. 9: *P. brevis* n. sp.: A et B : 1ère et 2ème néphridies ; C: oviducte associé à la néphridie (dessins sur le vivant). Table des légendes p. 87.

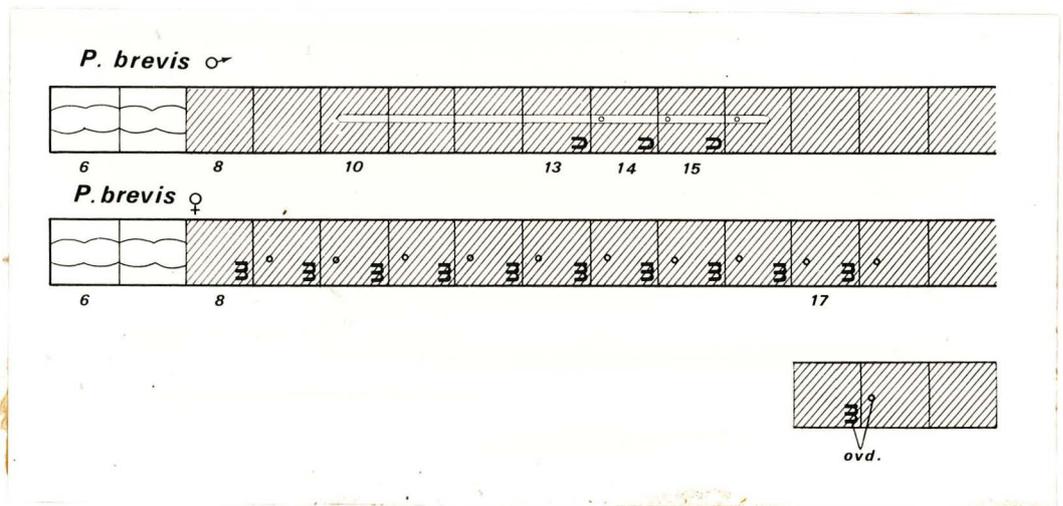


Fig. 10: Diagrammes résumant l'emplacement des organes latéraux, des spermiductes et des oviductes chez *P. brevis*. Organes latéraux, spermiductes et oviductes ne sont représentés que du côté gauche. Mêmes conventions que dans les diagrammes précédents. Table des légendes p. 87.

JÄGERSTEN (op. cit. p. 430) signale que les néphridies ont disparu chez P. rubropharyngeus dans les segments pourvus de gonoductes : les oviductes de P. rubropharyngeus sont donc, comme les spermiductes, de simples coelomoductes.

D'un type différent, les oviductes de P. brevis ont un coelomostome, associé à la protonéphridie et pourvu d'une ciliature courte ordonnée selon plusieurs replis; ces organes mixtes correspondent à ce que GOODRICH (1945) a appelé "protonephromixium".

Une pareille association existe chez les individus mâles de Paranerilla limicola (Archiannélides, Nerillidae) : le coelomostome du spermiducte est greffé sur le canal de la protonéphridie (JOUIN et SWEDMARK 1965).

Une disposition des organes segmentaires comparable se rencontre aussi chez les Phyllodocidae et chez les Pisionidae, familles de Polychètes où les néphridies sont closes dans le coelome et pourvues de solénocytes (GOODRICH op. cit., PAGE 1906, ^{ALIKUNHI} ~~ANDERSON~~ 1941 et 1947) : lors de l'apparition de la maturité sexuelle, un pavillon génital, né de l'épithélium coelomique, se développe à côté de la néphridie et se greffe sur le canal néphridien.

Chez les mâles par contre, les néphridies disparaissent là où se forment les spermiductes, chez Protodrilus brevis comme chez toutes les autres espèces du genre.

Comportement et locomotion.

Il est remarquable qu'une espèce d'aussi petite taille (en longueur) habite un sédiment grossier où les interstices sont grands. La section ronde du corps, la large surface ciliée ventrale, les longs tentacules céphaliques indiquent une éthologie particulière. En effet, ces animaux s'abritent volontiers dans des coquilles vides de petits Gastéropodes et peuvent y rester cachés pendant plusieurs heures; ils se détournent très lentement à l'intérieur de la coquille par exemple lorsqu'un rayon lumineux les atteint. Grâce à la large ciliature ventrale, la locomotion est rapide lorsque l'animal se déplace librement entre les grains de sable; les tentacules sont très mobiles et se rabattent fréquemment l'un vers l'autre ou au contraire vers l'arrière.

Ainsi, il est très probable que chez P. brevis, la ciliature ventrale très développée, les touffes ciliées de l'extrémité des tentacules et les gros cils péribuccaux, ainsi que la forme des lobes pygidiaux, sont des caractères adaptatifs à un milieu interstitiel formé de grandes lacunes, dans lesquelles cette espèce aurait tendance à adopter un mode de vie semi-sédentaire.

Discussion.

Cette espèce rappelle P. hatscheki avec laquelle ses affinités sont à peu près certaines. Les données manquent encore malheureusement sur les individus femelles de cette dernière espèce; cependant, les caractères suivants peuvent être soulignés comme caractères communs aux deux espèces :

- présence de deux statocystes accolés et médians;
- ciliature ventrale largement développée, particulièrement la ciliature péribuccale;
- trois paires de spermiductes dans les segments 13, 14 et 15, au niveau desquels les organes latéraux sont uniquement ciliés.

Mais alors que P. hatscheki est une espèce interstitielle très mobile, P. brevis est une forme spécialisée dans un mode de vie qui paraît semi-sédentaire : la forme courte et trapue du corps de section ronde, la forte ciliature péribuccale et surtout la spécialisation des tentacules céphaliques pourvus de petites touffes ciliées vibratiles, la forme très particulière des lobes pygidiaux dont l'aplatissement est perpendiculaire à celui que l'on observe habituellement dans le genre, sont autant de caractères liés à un mode de vie très différent de celui des espèces de Protodrilus connues jusqu'ici.

La présence d'oviductes dans tous les segments du corps est probablement un des caractères adaptatifs de cette espèce : les oviductes correspondraient à une acquisition récente, indispensable à l'évacuation des oeufs, pour cette espèce plus sédentaire que les autres. Associés aux néphridies, ils sont différents de ceux de P. rubropharyngeus qui sont, comme les spermiductes de toutes les espèces, de simples coelomoductes : ce fait renforce l'hypothèse que les oviductes seraient, chez P. brevis, une néoformation.

Diagnose de P. brevis.

Longueur : 2 à 3 mm; largeur : 0,16 à 0,20 mm; nombre de segments : 23 au maximum. Corps trapu et de section ronde. Tentacules céphaliques très longs atteignant la fin du 6ème segment et pourvus chacun à leur extrémité d'une touffe ciliée vibratile. A l'avant de la tête, deux statocystes (parfois trois) accolés l'un à l'autre, suivis de taches pigmentaires médio-dorsales. Lobes pygidiaux étroits, aplatis dans un plan sagittal. Ciliature ventrale très développée : en avant de la bouche, deux zones ciliées pourvues de longs cils agglutinés entre eux et formant des sortes de "cirres". Les glandes salivaires occupent les sept premiers segments. La région fertile débute au 8ème segment; il y a trois paires de spermiductes chez les mâles, dans les segments 13 à 15. Les organes latéraux s'étendent sur les segments 10 à 16. Les femelles sont pourvues de dix paires d'oviductes dans les segments 8 à 17. Les oeufs sont de petite taille (45 μ) et nombreux dans chaque segment fertile. Individus sexuellement mârs récoltés en juillet-septembre dans le Gullmar-Fjord, en avril en Méditerranée.

Protodrilus albicans n. sp.

Localité type : Méditerranée (Banyuls) : plage du Troc.

Cette espèce de grande taille vit dans le sédiment très grossier de la plage du Troc au-dessous de la zone de déferlement, sous 40 cm d'eau environ; on la trouve alors parfois associée à P. oculifer. La courbe granulométrique du sédiment est indiquée dans la figure 19.

La période de reproduction de cette espèce est limitée au printemps, période pendant laquelle on récolte les individus de plus grande taille.

Morphologie externe.

En avril-mai, les individus les plus grands, sexuellement mûrs, mesurent 12 mm de long, 0,25 à 0,30 mm de large et comptent alors jusqu'à 77 segments : cette espèce est une des plus grandes espèces rencontrées. La forme générale est robuste, le corps est très légèrement aplati ventralement; la segmentation externe est assez bien marquée.

L'épiderme est dépigmenté et les animaux sont blancs; observés à la loupe, ils paraissent brillants et cet aspect est dû à la présence de très nombreuses glandes bacillaires formant un revêtement presque continu dans la couche épidermique.

La région antérieure ne porte ni yeux ni taches pigmentaires; elle est légèrement élargie au niveau des organes nucaux et atteint environ 0,27 mm de large. Les statocystes, très antérieurs, sont assez rapprochés l'un de l'autre et logés dans un lobe dorsal du prostomium qui fait saillie entre les deux tentacules. Ceux-ci sont assez larges; ils atteignent en longueur 830 μ , c'est-à-dire le niveau du 4ème segment lorsqu'ils sont rabattus vers l'arrière.

Chez cette espèce, on observe en plus de la bande ciliée ventrale caractéristique, une fine ciliature éparse sur tout l'épiderme ventral comme chez P. brevis. Cette ciliature est cependant beaucoup moins dense ici. La ciliature segmentaire est réduite dorsalement : il n'y a que quelques touffes ciliées éparsees sur les différents segments et non de véritables couronnes.

Les glandes bacillaires sont extrêmement abondantes dans l'épiderme et présentent différents aspects dus à une évolution de la sécrétion : le stade ultime de l'évolution d'une cellule glandulaire est représenté par des vacuoles à contenu réticulé. Vers la face ventrale, il existe en plus des glandes à granules ovoïdes (glandes muqueuses de Jägersten). Les deux lobes pygidiaux n'offrent rien de particulier .

Morphologie interne.

En arrière de la bouche et du bulbe pharyngien, l'oesophage s'étend jusque dans le 2ème segment. L'intestin moyen lui fait suite et les glandes salivaires bordent latéralement cette portion antérieure du tube digestif jusque dans les 10 ou 11 premiers segments du corps.

Les dissépiments ne sont pas tous régulièrement présents dans la région antérieure. Le premier dissépiment accolé au bulbe pharyngien est présent, il est traversé par la première néphridie.

La néphridie est formée d'une ampoule initiale fermée (protonéphridie) de forme allongée faisant nettement saillie dans la cavité coelomique en avant du dissépiment qu'elle traverse (fig. 11). Cette protonéphridie n'est pas accolée à la somatopleure et peut au contraire être assez proche de la paroi du tube digestif. Le canal néphridien est long, enveloppé d'un cytoplasme vacuolaire. Le pore néphridien est situé latéralement.

Les animaux sexuellement mârs.

Les individus mâles : le premier segment fertile est le douzième; les organes latéraux s'étendent sous forme de sillons ciliés continus et bordés de glandes dans les segments 8 à 16 tandis qu'une paire de petites fossettes est visible dans le 7ème segment. Il y a quatre paires de spermiductes dont les entonnoirs coelomiques occupent les segments 12 à 15.

Il y a, chez cette espèce, émission de spermatophores : mis en élevage, les mâles en déposent un peu partout sur les grains de sable ou parfois sous le film de surface de l'eau. De forme ovoïde, ils mesurent 150 μ environ dans leur plus grand diamètre et sont attachés par une extrémité au substrat.

Les femelles : comme chez les mâles, le premier segment fertile est le douzième. Les ovaires contiennent de nombreux ovocytes jeunes, liés les uns aux autres dans la gonade au début de l'ovogenèse; comme chez les autres espèces, ils tombent ensuite dans la cavité coelomique où ils achèvent leur croissance. Chez P. albicans, les oeufs, au nombre d'une vingtaine dans chaque segment fertile, sont de très petite taille, n'atteignant que 30 μ de diamètre (fig. 12).

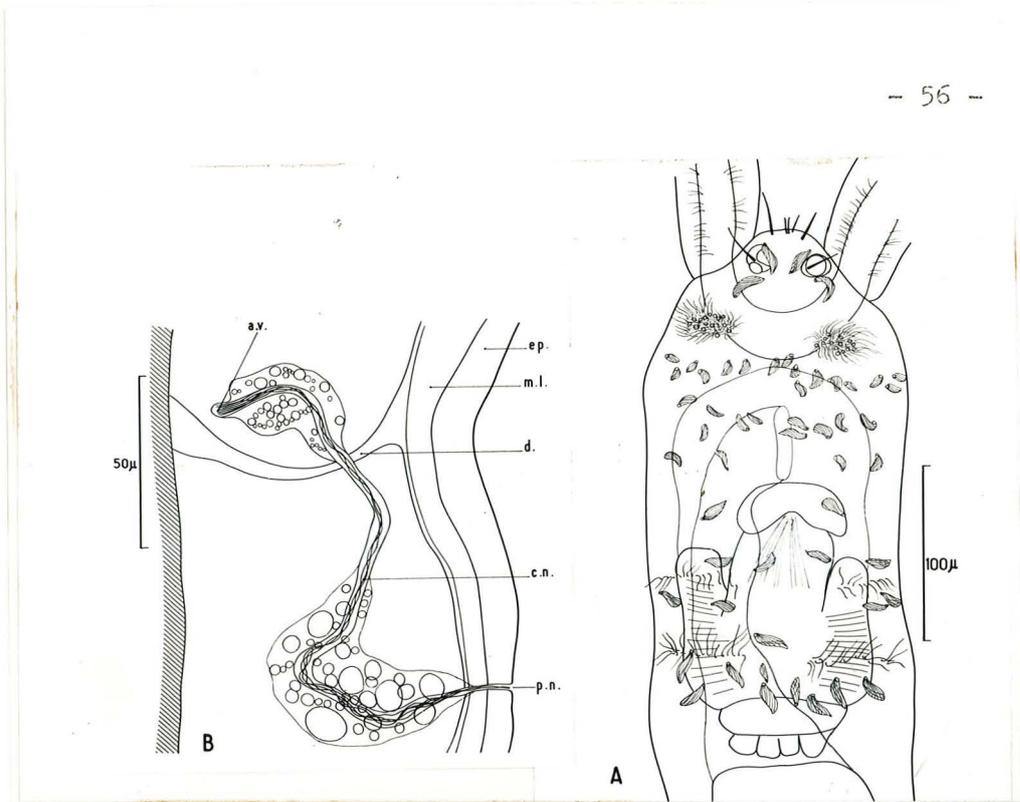


Fig. 11 : *P. albicans* n. sp. : -A: vue dorsale de l'extrémité antérieure
-B: néphridie. Table des légendes p. 87.

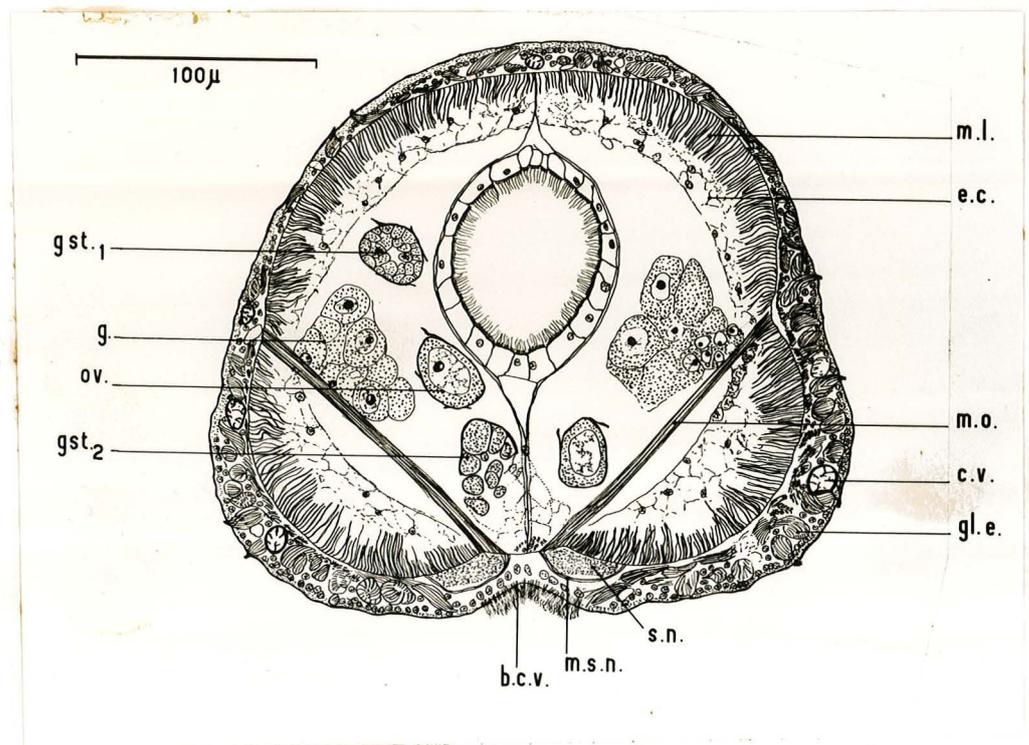


Fig. 12 : *P. albicans* n. sp. : coupe transversale d'une femelle. Les embryons
sont quelquefois ouverts dans la cavité coelomique (gst. 2) .
Table des légendes p. 87.

Les divisions de maturation et la fécondation s'effectuent dans la cavité coelomique comme chez les autres espèces, mais ici, un phénomène unique dans le genre se produit : l'évolution des oeufs se poursuit et la segmentation s'effectue dans le coelome avant la ponte. Les petites gastrulas ont, comme les oeufs, 30 μ de diamètre. Les jeunes larves sont les plus petites larves connues : elles ne mesurent que 40 μ dans leur plus grand diamètre.

Locomotion et comportement.

Comme chez tous les Protodrilus, la locomotion s'effectue par glissement sur la bande ciliée ventrale, mais le comportement de défense de cette espèce est remarquable et unique pour le genre : quand on veut prélever les animaux à la pipette, ils réagissent vivement et fuient en nageant en pleine eau, s'échappant au moindre contact. Ils ne peuvent nager longtemps mais cette aptitude est néanmoins remarquable dans le genre Protodrilus.

En effet, la réaction de défense des espèces de Protodrilus consiste le plus souvent à adhérer plus fortement au substrat par la sécrétion des glandes adhésives pygidiales et par celle des glandes muqueuses de toute la face ventrale du corps ou des glandes adhésives segmentaires chez P. adhaerens; parfois, le corps n'adhère que par les lobes pygidiaux et s'enroule sur lui-même en une spirale serrée (P. hypoleucus). La réaction d'adhésivité au substrat existe aussi chez P. albicans et se manifeste lors d'une faible perturbation du milieu.

Ainsi, en règle générale, les espèces de Protodrilus sont totalement incapables de nager et restent toujours au sein du sédiment.

L'aptitude à la nage de P. albicans est probablement avantageuse dans ce sédiment grossier perpétuellement brassé par les vagues en arrière de la zone de déferlement. Elle permettrait aux animaux d'échapper aux chocs des graviers qui retombent et s'éboulent périodiquement.

Il faut souligner ici un caractère anatomique particulier à cette espèce : l'examen d'une coupe transversale (fig. 12.) permet de distinguer des petits muscles transversaux séparant la chaîne nerveuse

de l'épiderme : ces muscles n'existent chez aucune autre espèce et sont peut-être en relation avec l'aptitude particulière à la nage que possède P. albicans.

Discussion.

Par plusieurs caractères morphologiques, P. albicans rappelle P. spongioides Pierantoni 1908, espèce découverte dans un aquarium d'eau douce à Naples : son origine n'a jamais pu être expliquée par PIERANTONI qui l'a, en vain, recherchée dans la nature.

Les caractères communs aux deux espèces sont :

- les dimensions très grandes : celles de P. spongioides sont supérieures à celles que j'ai observées, soit 20 mm de long et 0,3 mm de large au lieu de 12 mm et 0,25-0,30 mm;
- la coloration blanche du corps et l'aspect de l'épiderme riche en glandes et en vacuoles (d'où le nom d'espèce donné par PIERANTONI);
- l'emplacement des statocystes;
- l'extension des glandes salivaires dans les 10 premiers segments du corps.

Cependant, il existe, chez P. albicans, entre les deux tentacules, un petit lobe antérieur contenant les statocystes qui n'est pas signalé chez P. spongioides par PIERANTONI; d'autre part, cet auteur n'a eu que quatre spécimens à sa disposition et n'a pas décrit les animaux sexuellement mûrs.

J'ai noté sur les spécimens de Banyuls une très grande euryhalinité; les animaux supportent une dessalure progressive importante, ce qui permet de ne pas rejeter l'hypothèse de l'identité possible des deux espèces.

P. albicans, qui est une des plus grandes espèces rencontrées, vit dans le gravier de la plage du Troc : ce sédiment dont le diamètre moyen est de 1,860 μ , est très bien classé (indice de triage = 1,45) et cette espèce y trouve donc des espaces logeables convenant à ses dimensions. Le développement d'une ciliature ventrale étendue s'observe ici, comme chez P. brevis, et ce caractère pourrait être lié à la

présence d'espaces lacunaires assez grands dans le biotope; à l'opposé, les espèces minces habitant les sédiments fins à espaces interstitiels petits ont une bande ciliée médiane étroite et bien limitée. Les très nombreuses glandes épidermiques réparties dans tout le tégument ont un rôle protecteur certain.

La possibilité de nage en pleine eau de P. albicans mérite à nouveau d'être soulignée : c'est la seule espèce capable de quitter le sédiment et cette aptitude est certainement avantageuse dans un sédiment perpétuellement brassé par les vagues.

Un autre caractère remarquable chez cette espèce est la segmentation précoce des oeufs dans le coelome : de très petite taille (30 μ), les embryons sont libérés au stade gastrula et sont probablement d'emblée nageants.

Diagnose de P. albicans n. sp.

Une des plus grandes espèces rencontrées. Longueur : 12 mm; largeur : 0,30 mm; nombre de segments : jusqu'à 77. Le corps est blanc, brillant, à cause de la présence de très nombreuses glandes bacillaires dans l'épiderme. A l'avant du prostomium, deux statocystes assez rapprochés l'un de l'autre; pas d'yeux. Les tentacules céphaliques sont longs et atteignent le 4ème segment. Les glandes salivaires occupent les 10 ou 11 premiers segments. La région fertile débute au 12ème segment dans les deux sexes. Quatre paires de spermiductes chez les mâles dans les segments 12 à 15. Les organes latéraux s'étendent sur les segments 8 à 16. Les femelles produisent de nombreux oeufs de petite taille qui évoluent dans le coelome après la fécondation jusqu'au stade gastrula.

Protodrilus hypoleucus Armenante 1903.

Localité type : Méditerranée (Naples) : sable à Amphioxus (Armenante 1903).

Autres localités : - Méditerranée (Naples) : sable à Amphioxus de Posillipo et Cinito (Pierantoni 1908), Cinito (-6m et -3m); (Banyuls) : sable à Amphioxus du Racou (-4m).

- Manche (Roscoff) : Bloscon (-10 m), de Terenez (-5 m); également à la Basse Plate (-10 m). Médio-littoral inférieur : chenal de l'Ile Verte et sables situés à l'est de l'Ile Verte.

- Gullmar-Fjord (Fiskebäckskil) : Gunnarskär (-13m), Bonden (-27 m) et Hamnerö (-18 m).

Protodrilus hypoleucus forma tenuis Jouin 1968.

Localités : Manche (Roscoff) : médio-littoral inférieur : bancs de sable au nord de la pointe de Perarhidic. Médio-littoral inférieur, également à Penpoull et Brignogan.

Introduction.

Je me suis heurtée dans l'identification de cette espèce commune à Roscoff comme à Kristineberg, Naples et Banyuls, à plusieurs difficultés :

- a) d'une part, tous les spécimens observés dans ces différentes localités géographiques, présentent des caractères intermédiaires entre ceux de P. hypoleucus Armenante 1903 et ceux de P. sphaerulatus Pierantoni 1908, espèces décrites toutes deux de Naples.

- b) D'autre part, dans certains sables plutôt fins (à Roscoff comme dans les autres localités), les spécimens ne sont pas typiques et une forme, P. hypoleucus forma tenuis a du être distinguée : une diagnose en a été donnée dans le fascicule Annélides de la Faune de Roscoff 1968. Les courbes granulométriques des sédiments où vivent la forme type et la forme tenuis sont indiquées dans les figures 20 et 21).

- c) Enfin, à Naples où j'ai examiné les spécimens des localités types signalées par PIERANTONI pour P. hypoleucus et P. sphaerulatus, je n'ai jamais pu discerner deux espèces mais seulement des individus appartenant à l'espèce type ou à la forme tenuis.

Il est donc probable que PIERANTONI a cru pouvoir distinguer deux espèces dans ces deux types d'individus : à mon avis, P. hypoleucus et P. sphaerulatus sont synonymes.

En raison de l'antériorité du nom et surtout à cause de l'aspect particulier de la cuticule qui donne à cette espèce son aspect blanc mat, je conserverai le nom d'espèce P. hypoleucus, P. sphaerulatus tombant en synonymie.

Afin de supprimer toute confusion, la redescription de cette espèce est nécessaire. Les caractères morphologiques de l'espèce type P. hypoleucus seront donc revus, complétés et confrontés avec les données originales relatives aux deux espèces synonymes. Les caractères de la forme tenuis seront donnés parallèlement au cours de cette étude.

Morphologie externe de P. hypoleucus Armenante 1903.

Forme générale et dimensions du corps : cette espèce se distingue d'emblée de toutes les autres espèces connues par un revêtement cuticulaire ornementé, qui recouvre tout le corps et lui donne un aspect blanc et opaque, très caractéristique. Comme l'ont observé ARMENANTE et PIERANTONI, ce revêtement est formé de petites plages de formes irrégulières paraissant constituées de granules réfringents serrés les uns contre les autres; cette ornementation cuticulaire s'interrompt au niveau des dissépiments et manque généralement là où une ciliature apparaît (bande ciliée ventrale et organes nucaux par exemple).

Cette cuticule peu transparente chez les spécimens types, empêche l'observation de certains organes internes (néphridies en particulier) et même celle des glandes épidermiques.

P. hypoleucus atteint couramment 8 mm de long et compte alors, après le bulbe pharyngien, environ 45 à 50 segments. La "tête" (comprenant comme toujours : région préorale, bouche et région pharyngienne)

est à peine plus large que les segments suivants : elle mesure environ 0,14 mm alors que le reste du corps mesure environ 0,13 mm. Ces dimensions sont en accord avec les données de PIERANTONI concernant P. hypoleucus et P. sphaerulatus.

L'extrémité antérieure est assez plate entre les deux tentacules qui, relativement courts, atteignent, lorsqu'ils sont dirigés vers l'arrière, le milieu du premier segment. Deux statocystes ovoïdes relativement volumineux et peu visibles sur le vivant, sont disposés obliquement au niveau du bord interne de chaque tentacule. Il n'y a pas d'yeux. Les organes nucaux ont l'aspect de deux petits mamelons ciliés, arrondis, faisant saillie sur la face dorsale de la tête; leur diamètre est équivalent au cinquième de la largeur totale de la tête. Les organes nucaux sont donc tout à fait comparables à la description qu'en donne PIERANTONI pour P. sphaerulatus.

La ciliature générale de P. hypoleucus est réduite : il n'y a pas de couronnes ciliées segmentaires. La bande ciliée ventrale, étroite le long du corps, s'élargit et bifurque au niveau de la bouche qu'elle entoure complètement. En avant de la bouche, existe une bande ciliée transversale. La face dorsale de la tête porte, en arrière des organes nucaux et jusqu'au niveau de la région pharyngienne, plusieurs petites touffes ciliées (fig.13) alignées transversalement. Des cils sensoriels sont visibles sur la région antérieure : il y en a entre les tentacules et au niveau des statocystes. D'autres cils sensoriels plus courts existent sur les bords latéraux de la tête et tout le long du corps.

Les lobes pygidiaux (fig. 13) montrent une bordure adhésive bien développée et largement étalée; il existe dorsalement un petit lobe médian qui termine le pygidium : ce lobe est signalé par PIERANTONI chez P. sphaerulatus.

Les glandes épidermiques sont peu apparentes et en fait assez peu nombreuses; des glandes bacillaires existent tout le long du corps, localisées préférentiellement sur une ligne médio-dorsale, deux lignes latérales et deux lignes latéro-ventrales. Un groupe médian de cinq à six glandes bacillaires existe toujours à la partie antérieure, dorsalement entre les deux statocystes.

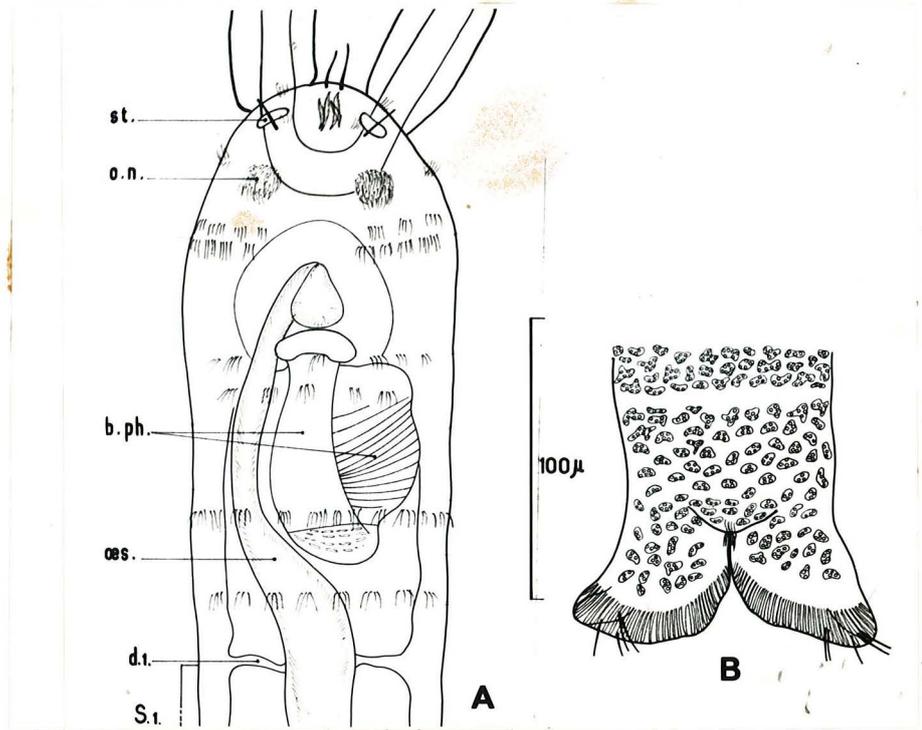


Fig. 13: *P. hypoleucus* : vue dorsale -A: de l'extrémité antérieure ; -B: des lobes pygidiaux ; les ornements cuticulaires ne sont représentés qu'en B. Table des légendes p. 87.

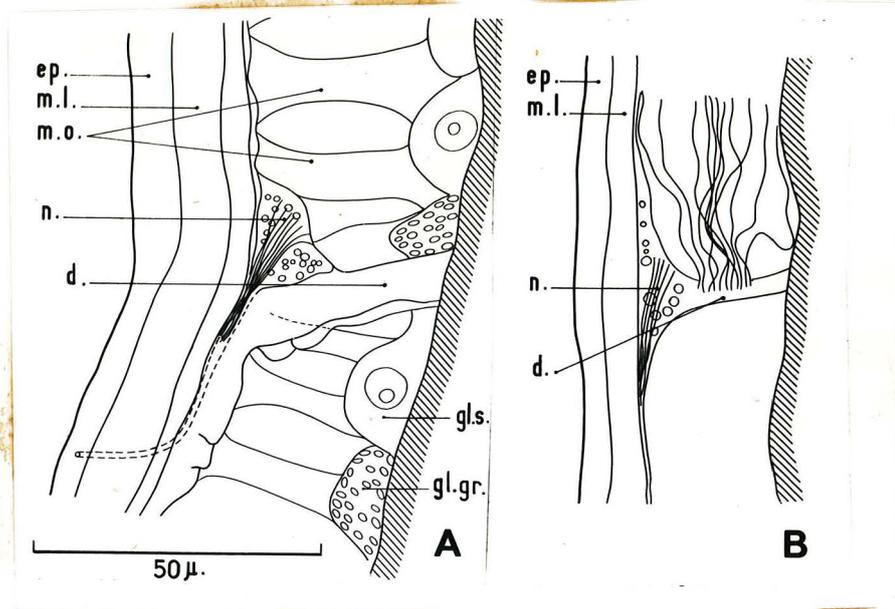


Fig. 14: *P. hypoleucus* : -A: néphridie ; -B: ciliature portée par les dissipations. Table des légendes p. 87.

Des glandes muqueuses nombreuses et bien visibles débouchent sur les bords du sillon cilié ventral tout le long de celui-ci.

Morphologie externe de P. hypoleucus forma tenuis.

C'est toujours dans des sédiments plutôt fins que P. hypoleucus est représentée par des individus appartenant à la forme tenuis, caractérisés par leur extrême minceur et leur fragilité. Dans certains sables de la zone intertidale de Roscoff, par exemple dans les sables qui sont à l'est de l'île Verte, on peut trouver les deux formes mélangées.

Forme générale et dimensions du corps : les spécimens peuvent atteindre 7 mm de long pour un nombre de segments de 45 environ, la largeur du corps n'atteignant que 0,08 à 0,10 mm. La cuticule a presque totalement perdu son ornementation; celle-ci subsiste cependant mais elle n'est jamais aussi dense que chez les spécimens de la forme type et varie selon les individus et selon les régions du corps.

La forme de la tête, arrondie vers l'avant, est un peu différente de celle des spécimens type, mais la ciliature générale réduite est identique. Les lobes pygidiaux sont généralement moins développés et le petit lobe médian n'existe pas.

Morphologie interne.

La morphologie interne a été étudiée sur la forme tenuis n^o transparente : l'opacité de l'épiderme chez les spécimens de la forme type rend en effet très difficile l'examen des organes internes. Cependant, l'organisation interne paraît identique chez les deux formes.

Le tube digestif : il débute par un oesophage fortement cilié qui se termine dans le premier segment, un peu en arrière du premier dissépiment (1). Après l'oesophage, l'intestin reste étroit jusqu'au

(1) Le premier dissépiment chez cette espèce est nettement écarté du bulbe pharyngien (fig. 13), ce que l'on peut voir également, dans la monographie de PIERANTONI, planche III, figure 4.

5ème segment environ; dans ces premiers segments, on distingue ventralement au tube digestif, des glandes contenant de gros grains ovoïdes qui sont particulières à cette espèce; sur le vivant, ces glandes prédominent nettement et les glandes salivaires n'apparaissent clairement que vers le 6ème segment, tandis que le tube digestif s'élargit. Mais des colorations in toto au carmin aluné permettent de mettre en évidence les glandes salivaires dès le premier segment, immédiatement après l'oesophage, comme chez toutes les autres espèces. Les glandes salivaires sont, chez P. hypoleucus, réduites à deux bourrelets ventro-latéraux peu volumineux, mais qui s'étendent jusqu'au 18ème ou 20ème segment. Les glandes à gros grains ovoïdes les accompagnent sur tout leur parcours : celles-ci n'ont jamais été vues chez d'autres espèces de Protodrillus (voir fig. 14 A).

Ces deux catégories de glandes ont des contenus sécrétoires très différents : les glandes salivaires sont, comme chez toutes les espèces du genre, de volumineuses cellules pourvues d'un gros noyau à nucléole bien visible; leur cytoplasme est nettement basophile et contient une fine sécrétion granuleuse qui s'écoule ventralement au tube digestif et remonte le long de celui-ci jusqu'à la cavité buccale.

Les cellules à gros grains ovoïdes ne sont pas basophiles : les grains de sécrétions sont bleus à l'Azan (les glandes salivaires sont rouges comme les noyaux), colorés en rose pâle par l'APS, incolores au bleu alcian.

Vers le 20ème segment, la disparition des glandes salivaires s'accompagne d'un changement d'aspect de l'intestin qui s'élargit nettement en même temps que sa paroi devient plus mince; sur le vivant, l'intestin est à ce niveau souvent coloré en brun-clair par un abondant contenu digestif riche en frustules de Diatomées.

L'intestin postérieur, de diamètre plus petit, est fortement cilié dans sa portion terminale et débouche à l'extérieur sous le lobe médian dorsal du pygidium.

PIERANTONI signale que les glandes salivaires s'étendent chez P. sphaerulatus, du 3ème au 20ème segment et chez P. hypoleucus, du 3ème au 17ème environ. Il ne mentionne pas la présence de cellules à gros granules associées aux cellules salivaires typiques.

Les néphridies : elles sont très petites chez cette espèce et ne possèdent pas d'ampoule initiale saillante dans le coelome en avant du dissépiment qu'elles traversent (fig. 14).

Elles se situent dans chaque segment, à l'angle que forment le dissépiment et la paroi du corps et elles sont ventrales par rapport aux muscles obliques. Le canal néphridien, étroit et court, est difficile à voir et en fait, seule la partie initiale de la néphridie, accolée à la face antérieure du dissépiment, est visible : à ce niveau, une dizaine de cils apparaissent dans un cytoplasme contenant de petites vacuoles. Les cils étant, pour la plupart, ordonnés et dirigés vers l'arrière, paraissent liés au cytoplasme de la néphridie; cependant, il peut arriver qu'un ou deux cils se retournent et battent librement dans le coelome. Ce fait permet de supposer que les cils ne sont peut-être pas inclus dans la masse cytoplasmique mais seulement en bordure de celle-ci, formant ainsi un néphrostome.

Selon PIERANTONI, les néphridies sont très petites chez P. hypoleucus et P. sphaerulatus : elles appartiennent au type "brachynéphridies" dont il donne une description en partie inexacte. En effet, selon cet auteur, les "brachynéphridies" se trouvent accolées à la paroi du corps, ce qui est exact, mais elles seraient pourvues d'un néphrostome relativement large selon les figures qu'il donne (PIERANTONI op. cit. planche 3, fig. 4) : or il n'existe rien de semblable chez P. hypoleucus.

Le dénombrement des segments antérieurs : comme chez P. adhaerens (JÄGERSTEN 1952 et JOUIN 1970), certains dissépiments antérieurs disparaissent chez P. hypoleucus, ce qui rend très difficile le dénombrement exact des segments.

La première néphridie visible chez P. hypoleucus traverse le premier dissépiment situé nettement en arrière du bulbe pharyngien chez cette espèce (fig. 13A). Le premier segment très long ici, correspond le plus souvent à l'association de deux segments dont le dissépiment limitant a disparu.

Les néphridies ont elles aussi disparu et la deuxième paire visible traverse le ~~troisième~~ ^{suivant} dissépiment, anormalement éloigné du premier. En conséquence, si le premier segment allongé correspond à deux segments réunis, il faut appeler le suivant, troisième segment.

Il arrive qu'il y ait trois segments associés entre les deux premiers dissépiments visibles, et ce n'est qu'à l'aide de mesures que l'on peut évaluer le nombre de segments antérieurs ainsi fusionnés; quelquefois, les dissépiments n'ont disparu que d'un seul côté du tube digestif, ce qui facilite le dénombrement des segments (voir fig. 15).

Les individus sexuellement mârs.

A Roscoff, la période de reproduction de cette espèce est limitée à quelques mois d'hiver : les premiers individus fertiles apparaissent en novembre-décembre et on en rencontre jusqu'en mars, comme en Méditerranée. A Kristineberg, j'ai trouvé plusieurs individus mâles en juillet.

Les mâles : évolution des caractères sexuels au cours de la période de reproduction.

A l'inverse de ce que l'on constate en général chez les autres espèces de Protodrillus, il y a, chez P. hypoleucus, une variation dans le nombre de spermiductes (une à trois paires) au cours de la période de reproduction. De plus, selon les individus, la première paire de spermiductes ne semble pas occuper toujours le même segment et on l'observe tantôt dans le segment 5, tantôt dans le segment 4. Or cette variation n'est probablement qu'apparente et résulte seulement de la difficulté que l'on a à compter les segments de la région antérieure. En effet, il arrive que le dissépiment 3, normalement visible chez les individus stériles, soit invisible ou disparu lorsque les animaux sont pleins de spermatozoïdes. Quant aux néphridies, seuls organes segmentaires pouvant permettre un dénombrement précis des métamères, elles sont très petites chez cette espèce et indiscernables lorsque les spermatozoïdes ont envahi le coelome.

Il est très probable que ce sont de telles variations apparentes dans l'emplacement des spermiductes, qui ont conduit PIERANTONI à créer une espèce nouvelle tout en conservant celle d'ARMENANTE.

L'apparition des organes latéraux et des spermiductes a pu être étudiée sur des spécimens appartenant à la forme tenuis, récoltés toujours à la même localité à Roscoff (bancs de sable entre la pointe de Perarhidic et l'Ile Ledanet.

1°/ Vers la mi-novembre, on ne trouve encore que 8% d'individus sexuellement mûrs (1) : tous sont des mâles et les organes latéraux ne sont que de simples sillons ciliés apparus en premier sur le segment 5 (S5), puis s'étendant sur les segments 6 et 7 (fig. 15 A). La première paire de spermiductes formée prend la place de la néphridie 6 (2). A ce stade, la spermatogenèse débute à peine : les gonades sont présentes sous forme de bourrelets dans le coelome des segments postérieurs fertiles (à partir du segment 22 environ), mais il n'y a encore ni spermatides, ni spermatozoïdes libres dans le coelome.

Un fait nouveau, qui se produit probablement aussi chez les autres espèces, a pu être noté ici : on constate, chez ces individus où la spermatogenèse débute à peine, que tous les dissépiments, depuis le deuxième jusqu'à ceux des derniers segments fertiles, sont pourvus, sur leur face antérieure, d'une longue et souple ciliature, comparable à celle qui est décrite par GOODRICH (1931) et JÄGERSTEN (1952) chez les femelles de P. flavocapitatus et de P. rubropharyngeus. Cette longue ciliature a probablement pour rôle de faire circuler le liquide coelomique autour des gonades et de brasser les cellules germinales lorsque celles-ci sont libérées dans les cavités coelomiques (fig. 14b).

2°/ Les glandes épidermiques apparaissent sur le bord de l'organe latéral cilié du segment 5. Une deuxième paire de spermiductes apparaît à la place de la néphridie 7 (fig. 15 B), c'est-à-dire dans le segment 6.

(1) Observations de l'année 1968-1969.

(2) La néphridie 2, bien que disparue, est comptée.

3°/ A la fin novembre, on rencontre déjà quelques individus tout à fait mûrs ayant trois paires de spermiductes (emplacement des néphridies 6, 7 et 8. Les organes latéraux sont des sillons ciliés continus de S5 à S8 (fig. 15 D) et bordés de glandes d'une manière discontinue. Il n'y a pas, chez P. hypoleucus, de petite fossette glandulaire ronde au début de l'organe latéral.

En pleine période de reproduction (février-mars), les mâles de P. hypoleucus sont donc pourvus de trois paires de spermiductes dont les coelomostomes sont situés dans les segments 5, 6 et 7.

A ce moment-là, chez la forme type comme chez la forme tenuis, les spermatozoïdes très nombreux ont envahi toute la région antérieure et masquent les dissépiments; il arrive très souvent que le dissépiment 3, habituellement visible, disparaisse et si l'on ne prend pas garde aux longueurs des segments, on compte alors les spermiductes dans les segments 4, 5 et 6, c'est-à-dire qu'il semble qu'une paire de spermiductes se soit différenciée en avant de la première.

Cela est peu probable et il semble bien que les nouveaux spermiductes se forment toujours en arrière de la première paire formée.

4°/ A la fin de la période de reproduction, une différence apparaît entre les deux catégories d'individus en ce qui concerne notamment l'extension des organes latéraux, les spécimens "type" montrant des caractères plus constants que ceux observés chez la forme tenuis.

Chez les spécimens de la forme type, les organes latéraux s'étendent en effet sur les segments 5 à 8 sous forme de sillons ciliés continus, pourvus d'une bordure glandulaire discontinue (fig. 15 D).

Les spécimens de la forme tenuis montrent, par contre, une extension considérable des organes latéraux qui se prolongent jusqu'au 13ème ou 17ème segment. Ces sillons ciliés sont bordés de glandes, comme chez la forme type, dans les segments 5 à 8 et sont moins riches en glandes sur les segments 9 à 17 où les sillons ciliés sont discontinus (fig. 15 C).

D'autre part, quelques individus possèdent quatre paires de spermiductes, la paire supplémentaire étant immédiatement postérieure

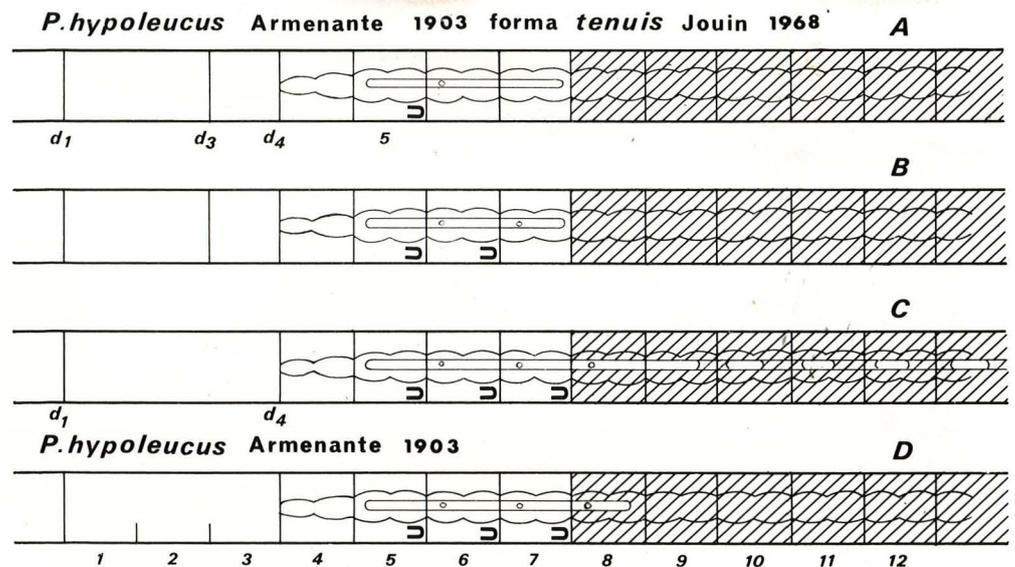


Fig. 15: Diagrammes résumant en A, B et C l'apparition progressive des spermiductes au cours de la période de reproduction ; en C: extension anormale des organes latéraux chez la forme *tenuis*, à la fin de la période de reproduction ; en D: les caractères de la forme type au même moment.

aux trois paires caractéristiques de l'espèce. Chez d'autres individus, on observe, au niveau des pores néphridiens N_9 et N_{10} dilatés et abondamment ciliés, l'ébauche de nouveaux spermiductes, sans que cependant les coelomostomes correspondants soient quelque peu différenciés.

En résumé, les faits observés montrent que :

- 1) les spécimens type ont des caractères sexuels bien établis et constants;
- 2) les spécimens "tenuis" au contraire présentent une certaine instabilité de ces caractères : il semble qu'il y ait un gradient antéro-postérieur dans la différenciation des spermiductes et des organes latéraux et que ces spécimens soient plus sensibles que ceux de la forme type à l'influence de la gamétogenèse. Ainsi s'expliquerait l'extension anormale des organes latéraux et la tendance à la différenciation des spermiductes supplémentaires.

Localisation des gonades : PIERANTONI (op. cit.) mentionne que les segments fertiles succèdent aux segments salivaires : la région fertile débute donc, selon cet auteur, pour les mâles comme pour les femelles, vers les 20-22èmes segments.

Des colorations in toto, effectuées sur des individus mâles au début de la période de reproduction, révèlent la présence de massifs de spermatogonies et de spermatocytes à partir des segments 6 et 7, jusqu'au 4ème segment avant la fin du corps. Mais plusieurs observations montrent que les gonades s'épuisent rapidement dans les segments antérieurs du corps (segments "salivaires") alors que dans la moitié postérieure du corps les produits génitaux sont élaborés pendant toute la période de reproduction. Les spermatozoïdes migrent vers l'avant jusqu'aux spermiductes; il est même fréquent qu'ils traversent le premier dissépinement et envahissent la tête.

Chez de très jeunes mâles, alors qu'il n'y a encore qu'une seule paire de spermiductes, on constate quelquefois la présence de faisceaux de spermatides alignés et immobiles dans le coelome de ce segment (S5); à ce stade, les segments qui suivent sont le plus souvent dépourvus de cellules germinales et ce n'est que vers le 15ème segment que l'on observe dans quelques segments de petits bouquets de jeunes spermatides à courts flagelles. A partir du segment 23, les longs faisceaux de spermatides occupent entièrement les segments de la région postérieure du corps, qui apparaît donc comme la véritable région fertile.

A la fin du mois de mars, les proportions sont les suivantes : 69% d'individus redevenus stériles, 13% de mâles et 18% de femelles. La plupart des mâles ont à cette époque trois paires de spermiductes mais la régression du nombre de spermiductes a pu être notée chez quelques spécimens et il semble bien que ce soit la première paire formée qui subsiste le plus longtemps et disparaisse en dernier. Les glandes épidermiques des organes latéraux disparaissent avant la ciliature.

Les femelles se reconnaissent immédiatement au contraste que forme avec la partie stérile, la moitié postérieure du corps rendue opaque et légèrement dilatée par la présence des ovocytes.

Dans la majorité des cas, la gonade apparaît vers le 21ème segment; mais cela varie avec le nombre total de segments des individus. En règle générale, cependant, les ovaires ne se développent pas dans les segments pourvus de glandes salivaires.

Les ovocytes sont alignés le long de l'intestin dans les cavités coelomiques dorsales et mesurent 40 à 50 μ de diamètre quelques jours avant la ponte. Leur nombre varie de quatre à huit par segment.

Il n'y a ni glandes du cocon, ni organes dorsaux chez les femelles de P. hypoleucus; je n'ai jamais discerné d'oviductes.

La période de maturité sexuelle est limitée à quelques mois d'hiver à Roscoff. Contrairement à ce que l'on observe chez les mâles, les gonades ne se développent jamais dans les segments antérieurs, même au début de la période de reproduction et la région fertile paraît ici nettement limitée par l'extension considérable des glandes salivaires.

Locomotion et comportement.

Rien de particulier dans la locomotion de cette espèce qui, comme la plupart des Protodrilus, glisse régulièrement en serpentant entre les grains de sable; elle présente par contre une "réaction de défense" très caractéristique. PIERANTONI signale chez P. hypoleucus et P. sphaerulatus une faculté d'enroulement en spirale : ce comportement intervient en effet lors d'une forte perturbation et il est tout à fait

particulier à cette espèce. Les lobes pygidiaux adhésifs s'ancrent sur le substrat et tout le corps s'enroule sur lui-même en une spirale verticale serrée. L'animal peut rester ainsi contracté plusieurs minutes, offrant un minimum de surface exposée aux courants ou aux chocs, en même temps qu'une certaine élasticité : il ne se déroule que lorsque toute perturbation a cessé.

Une autre caractéristique importante de l'espèce est la forte odeur iodée que dégage un individu blessé. Grâce à cette odeur, on peut déceler la présence de cette espèce sur le terrain, au moment même de la récolte, en pressant à la main une poignée de sable. Cette odeur est une caractéristique constante de l'espèce, dans les divers points de sa répartition géographique.

Parasites.

Une autre particularité distingue la forme tenuis : c'est la présence dans le coelome de grosses formations blanches à allure d'ovocytes, pourvues d'un noyau et comprimées dans la cavité coelomique du segment qu'elles occupent ; elles peuvent atteindre 90 μ dans leur plus grand diamètre.

Ces grosses cellules sont des parasites encore indéterminés : il s'agirait, selon le Dr. POLJANSKY (communication orale), soit d'une Grégarine coelomique, soit d'un Eucoccidium, voisin d'Eucoccidium dinophilii dont le cycle a été décrit par K.G. GRELL chez Dinophilus girociliatus.

La présence de ces parasites a été notée aussi bien à Roscoff qu'à Naples ; à Roscoff, on les rencontre toute l'année, même pendant la période de reproduction dans les segments fertiles, et même dans les segments pourvus de spermiductes chez les individus mâles. Ils n'influencent donc pas sur la sexualité de leur hôte.

Les spécimens de la forme type que l'on rencontre dans la zone des marées sont eux aussi parasités ; mais ce volumineux stade coelomique ne semble pas s'y développer. Il existe en effet un autre stade où les parasites sont accolés à la splanchnopleure contre l'intestin, toujours dans la région moyenne du corps (dans les derniers segments à glandes salivaires et les quelques segments qui suivent). Ces parasites peuvent passer dans la lumière intestinale où ils sont alors enveloppés d'une membrane épaisse.

ARMENANTE (1903) et PIERANTONI (1908) ont dans leurs diagnoses des espèces hypoleucus et sphaerulatus, signalé la présence pendant toute l'année de "gros ovocytes isolés" ayant comme origine certaines cellules péritonéales éparses susceptibles d'évoluer dans n'importe quel segment du corps en cellules sexuelles.

Je n'ai jamais observé de formation d'ovocytes chez P. hypoleucus en dehors de la période de reproduction limitée aux mois d'hiver (décembre à mars) et il est certain que les formations décrites comme "ovocytes isolés" par les anciens auteurs correspondent à ce parasite.

Il est intéressant de rapprocher de ces faits certaines observations de E. Du BOIS REYMOND MARCUS (1948) qui signale, au cours de la description d'une espèce nouvelle des côtes du Brésil, P. corderoi, l'existence d'ovocytes isolés susceptibles de passer dans la lumière intestinale; cette espèce semble elle aussi fertile pendant les mois d'hiver (septembre) alors que les individus porteurs de quelques gros ovocytes isolés se rencontrent toute l'année.

L'auteur signale qu'en janvier la plupart des femelles âgées (elle appelle ainsi les spécimens porteurs de quelques "ovocytes isolés") ne sont pas fécondées : on peut déduire de ces observations, d'une part qu'il n'y a pas d'individus mâles à cette époque, donc que la période de reproduction est limitée aux mois d'hiver, comme chez P. hypoleucus, d'autre part que ces ovocytes isolés, passant dans la lumière intestinale, sont des parasites.

P. corderoi est encore trop peu connue (les individus sexuellement mârs ne sont pas décrits), pour que l'analogie entre les deux espèces envisagées ici soit poussée plus loin.

Diagnose de P. hypoleucus.

Longueur : 8 mm; largeur : 0,13 mm; nombre de segments : 45 à 50. Tentacules céphaliques assez courts atteignant vers l'arrière le milieu du premier segment. Statocystes écartés l'un de l'autre et peu visibles. Pas d'yeux. Organes nucaux de forme ronde très caractéristique. Corps recouvert d'une cuticule ornementée lui donnant une coloration blanche. Ciliature épidermique réduite. Pygidium formé de

deux lobes adhésifs courts et larges et d'un petit lobe médio-dorsal rudimentaire dépourvu de glandes adhésives. Glandes salivaires très réduites dans les 5 premiers segments et s'étendant vers l'arrière jusqu'au 18ème segment. Les gonades sont présentes chez les mâles dès le 6ème segment mais atteignent leur développement normal seulement vers le segment 20. Il y a trois paires de spermiductes dans les segments 5, 6 et 7; les organes latéraux s'étendent sous forme de sillons ciliés continus dans les segments 5 à 8. Chez les femelles, la région fertile débute au segment 20. Maturité sexuelle en hiver (décembre à mars), sur les côtes de la Manche et de la Méditerranée. Espèce fréquemment parasitée.

Caractères particuliers à la forme tenuis :

Corps très mince n'atteignant que 0,08 à 0,10 mm de large. Cuticule moins ornementée et plus transparente. A la fin de la période de reproduction, les organes latéraux s'étendent du segment 5 au segment 17 (les 3 paires de spermiductes ont le même emplacement que chez l'espèce type). Chez cette forme, les parasites se développent dans le coelome sous forme de grosses formations blanches (qui ont été interprétées par plusieurs auteurs comme étant les ovocytes de l'espèce).

Protodrilus adhaerens Jägersten 1952

Localité type : Gullmar-Fjord (Fiskebäckskil) : "Bondhalet" (-0,5 à -1 m) (Jägersten 1952)

Autres localités : - Gullmar-Fjord : Hallö et Sälö (-16 m) (Jägersten 1952);

- Méditerranée (Banyuls) : sous le nom de P. pardi⁽¹⁾ Gerlach 1953, étang de Salses et eaux souterraines littorales à St Cyprien et au Canet (Gerlach 1953).

(région de Naples) : plage de Positano (eaux souterraines littorales);

- Mer d'Irlande (Anglesey) : zone intertidale à Treath Bychan (Boaden 1963);

(1) Espèce que j'ai mise en synonymie avec P. adhaerens (Renaud-Mornant et Jouin, 1966).

- Atlantique (Arcachon) : sable à Amphioxus de Graveyron (Renaud-Mornant et Jouin 1965);

- Manche (Roscoff) : zone intertidale au nord de l'île Verte, sables moyens au niveau des basses mers de vive eau et Terenez (-5 m) (Jouin 1968).

Les spécimens rencontrés à Roscoff et en Méditerranée sont tout à fait identiques à l'espèce type, dont JÄGERSTEN a donné une étude très complète. Les seuls points à signaler concernent la période de reproduction de l'espèce : selon JÄGERSTEN, cette période débute dans le Gullmar-Fjord à la fin de l'hiver et dure tout l'été. A Roscoff, elle s'étend sur toute l'année et en Méditerranée, il en est probablement de même, l'espèce étant mûre lors des récoltes en février, mars, septembre et octobre.

A Roscoff et en Méditerranée, comme dans la localité type, les femelles pourvues de glandes épidermiques particulières appelées glandes du cocon par JÄGERSTEN, enveloppent leur ponte dans un cocon transparent où les larves demeurent quelques jours. Malgré cette adaptation que l'on retrouve chez Protodriloides et qui pourrait permettre à la ponte de résister à une éventuelle émergence prolongée du sédiment, cette espèce n'a été récoltée à Roscoff qu'aux niveaux inférieurs de l'intertidal; d'autres facteurs écologiques commandent donc sa répartition. En Méditerranée cependant, P. adhaerens a colonisé le domaine souterrain littoral et la formation d'un cocon autour de la ponte représente probablement un réel avantage dans un tel milieu.

Dans l'étude qu'il donne de P. adhaerens, JÄGERSTEN n'a mentionné pour les dimensions du corps que la longueur totale, mais ni le nombre total de segments, ni la largeur du corps. Or, ces deux données sont importantes car on observe des spécimens plus ou moins minces.

En effet, les spécimens types mesurent 125 μ de large dans la région fertile et ont environ 4 mm de long pour un nombre total de 45 segments, alors que d'autres spécimens aussi longs que les précédents et ayant un nombre de segments égal ont une largeur maximum de 85-90 μ dans la région fertile.

En règle générale, on observe ici, comme chez P. hypoleucus, que les spécimens vivants dans les sables plutôt fins sont plus minces et plus transparents. Ces faits ont justifié à mes yeux la création d'une forme P. adhaerens forma gracilis Jouin 1968.

D'autre part, j'ai trouvé dans les sables à Amphioxus de Méditerranée (Naples et Banyuls), des spécimens au contraire plus robustes et plus opaques que les spécimens types; j'ai également distingué pour eux une forme nouvelle : P. adhaerens forma major. Ces deux formes seront décrites successivement.

Protodrilus adhaerens forma gracilis Jouin 1968.

Localité type : Manche (Roscoff) : Basse Plate (-10 m).

Autres localités : - Manche (Roscoff) : Duslen (-2 m)

- Gullmar-Fjord (Fiskebäckskil) : Hallö (-5 m),
sable fin.

- Méditerranée (Naples) : Forio d'Ischia (-10 m).

Les principaux caractères de cette forme sont :

1) la transparence extrême du tégument qui contient cependant des glandes bacillaires comme l'espèce type;

2) la minceur du corps : 70 μ de large et 90 μ dans la région fertile (au lieu de 100 et 125 μ pour les spécimens types);

3) la réduction des organes adhésifs segmentaires : chaque organe est réduit à une seule glande sur les 4 premiers segments du corps et à quatre ou cinq glandes sur le reste du corps (il y a environ douze glandes par organe adhésif segmentaire chez l'espèce type);

4) les glandes salivaires occupent comme chez l'espèce type les 5 premiers segments;

5) il y a deux paires de spermiductes mais ils sont décalés d'un segment vers l'avant par rapport aux spécimens types (coelomostomes dans les segments 10 et 11), de même que les organes latéraux qui occupent les segments 6 à 12. Les sillons ciliés des organes latéraux sont de forme plus allongée que ceux des spécimens types;

6) chez les femelles, la diminution de l'espace coelomique consécutive à l'amincissement du corps n'influe pas sur la taille des ovocytes mais sur leur nombre : il n'y a qu'un ou deux oeufs par segment fertile chez la forme gracilis alors qu'il y en a quatre à huit chez l'espèce type.

Protodrilus adhaerens forma major.

Localité type : Méditerranée (Naples - Ischia) : sable à Amphioxus de Casamicciola (-8 m).

Autres localités : Méditerranée (Banyuls) : sable à Amphioxus du Racou (-4 m).

Les principaux caractères de cette forme sont les suivants :

1) la cuticule ornementée ressemble beaucoup à celle de P. hypo-leucus et confère à cette forme un aspect blanchâtre et opaque. Dans l'épiderme les glandes bacillaires sont nombreuses et fréquemment de forme plus contournée que chez l'espèce type.

2) Les dimensions du corps sont supérieures à celles des spécimens types : le nombre total de segments est de 60-70; la largeur au niveau de la tête est de 140-150 μ et, au niveau de la région fertile, chez le mâle 160-175 μ et chez la femelle environ 200 μ .

3) Les glandes adhésives segmentaires sont absentes de la région antérieure et n'apparaissent le plus souvent que vers le 10ème segment; il y a environ 10-15 glandes à chaque organe adhésif (ils ont donc à peu près la même importance que chez les spécimens types). Mais chez cette forme, on remarque en plus, sur la moitié antérieure ventrale de chaque segment, des glandes à petits grains, serrées les unes contre les autres de part et d'autre de la bande ciliée ventrale (fig. 16).

4) Les glandes salivaires s'étendent comme chez l'espèce type, sur les 5 premiers segments (parfois sur les 4 premiers seulement). A partir du 6ème segment, le tube digestif s'élargit et sa paroi se montre très riche en granules de réserves.

5) Chez les mâles, les fossettes de l'organe latéral sont plus allongées et presque contiguës d'un segment à l'autre; elles se trouvent dans les segments 7 à 13. Il y a deux paires de spermiductes dont les coelomostomes sont situés dans les segments 11 et 12.

La période de reproduction ne peut être précisée : les spécimens étaient fertiles au moment des récoltes (mars-avril). Je ne peux malheureusement préciser le nombre d'oeufs par segment fertile, ni leur taille.

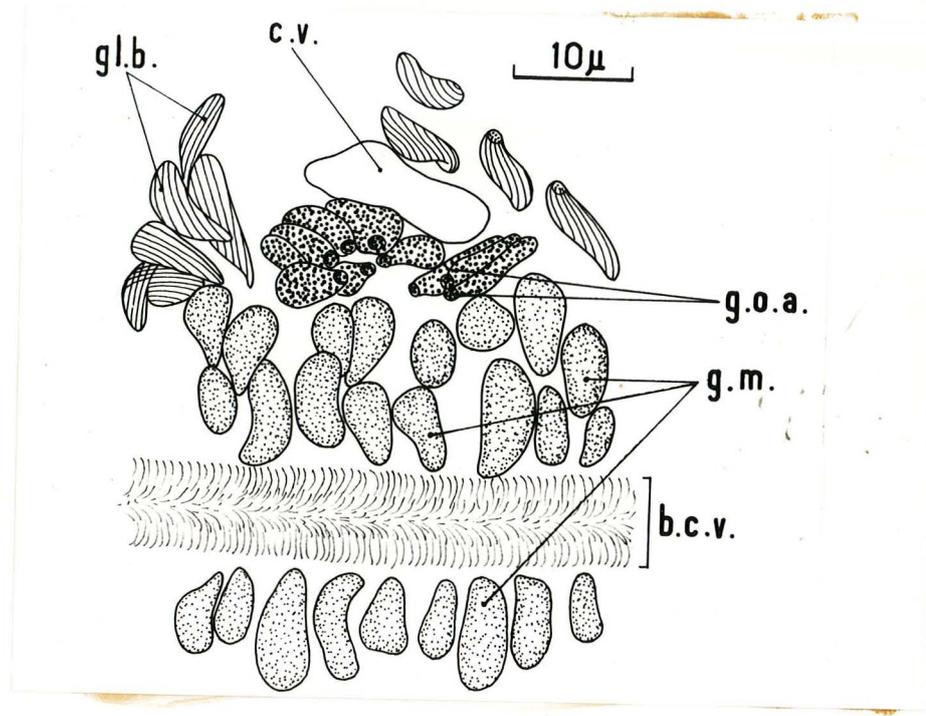


Fig. 16 : P. adhaerens f. major : glandes épidermiques de la face ventrale d'un segment. Table des légendes p. 87.

Dans leur morphologie générale, en dehors des dimensions, les spécimens de la forme major montrent tous les caractères de l'espèce: il est donc raisonnable de les considérer comme une forme adaptée à un milieu différent de celui où vit l'espèce type. Le sable à Amphioxus est en effet beaucoup plus grossier et probablement plus exposé aux courants; les glandes épidermiques abondantes chez cette forme ainsi que la cuticule ornementée ont probablement une signification adaptative; elles assureraient une meilleure protection contre les chocs dans ce sédiment grossier souvent remanié. Quant à la robustesse du corps, elle paraît être un phénomène équivalent et en quelque sorte symétrique de l'amincissement du corps de la forme gracilis; dans les deux cas, les dimensions du corps et notamment son diamètre, paraissent liés à la granulométrie du sédiment et à la dimension des espaces habitables.

P. adhaerens et P. hypoleucus présentant à l'inverse des autres espèces des formes différentes des formes type, apparaissent comme des espèces très plastiques, capables de coloniser des sédiments relativement variés.

Diagnose de P. adhaerens.

Longueur : 3 à 4 mm ; largeur : 0,10 à 0,125 mm; nombre de segments : 45. Tentacules céphaliques atteignant vers l'arrière le milieu du premier segment. Statocystes écartés l'un de l'autre et peu visibles. Pas d'yeux. Pas de couronnes ciliées segmentaires mais de nombreux poils sensoriels raides notamment sur les côtés du corps. Deux lobes pygidiaux adhésifs bien développés. Ventralement, sur chaque segment, il existe une paire d'organes adhésifs formés chacun d'une douzaine de glandes. Les glandes bacillaires sont disposées en liserés longitudinaux le long du corps. Les glandes salivaires occupent les 5 premiers segments. Les gonades débutent chez les mâles au niveau du 11^{ème} segment; il y a deux paires de spermiductes dans les segments 11 et 12 et les organes latéraux s'étendent sur les segments 7 à 13. Chez la femelle, la région fertile débute au segment 11 ; il y a environ 6 à 8 oeufs par segment fertile et l'épiderme ~~contient~~ contient des glandes du cocon. Maturité sexuelle : toute l'année à Roscoff et en Méditerranée.

Caractères particuliers à la forme gracilis :

Corps transparent et mince n'atteignant que 0,07 à 0,09 mm; les organes adhésifs segmentaires sont réduits (4 à 5 glandes chacun en moyenne); chez les mâles, les organes latéraux (segments 6 à 12) et les spermiductes (segments 10 et 11) sont déplacés d'un segment vers l'avant par rapport à l'espèce type. Chez les femelles, il n'y a que 1 ou 2 oeufs par segment fertile.

Caractères particuliers à la forme major :

Cuticule ornementée et opaque; le corps est de grande taille : 60 à 70 segments; 0,15 à 0,18 mm de large; les glandes adhésives segmentaires sont réduites sur les 10 premiers segments; ailleurs elles ont à peu près le même développement que chez l'espèce type.

Protodrilus similis n.sp.

Localité type : Méditerranée (Tunisie) : plage de Gammarth.

Autres localités : Atlantique (Arcachon) : zone intertidale à Eyrac.

En juillet 1969, j'ai eu l'occasion d'examiner de très nombreux spécimens sexuellement mûrs de cette espèce, récoltée par le Dr WESTHEIDE à la plage de Gammarth en Tunisie. Pourvus d'organes adhésifs segmentaires, les spécimens de cette espèce ont un comportement assez semblable à ceux de P. adhaerens. Cependant, plusieurs caractères, dont ceux des individus sexuellement mûrs, montrent qu'il s'agit bien d'une espèce nouvelle.

P. similis vit également à Arcachon : elle a été attribuée à tort par RENAUD-DEBYSER (1963) à l'espèce P. pardii Gerlach 1953 (1).

Morphologie externe :

Les dimensions sont les suivantes : longueur : environ 2 mm; largeur : 0,065 mm; nombre de segments : 35 à 40.

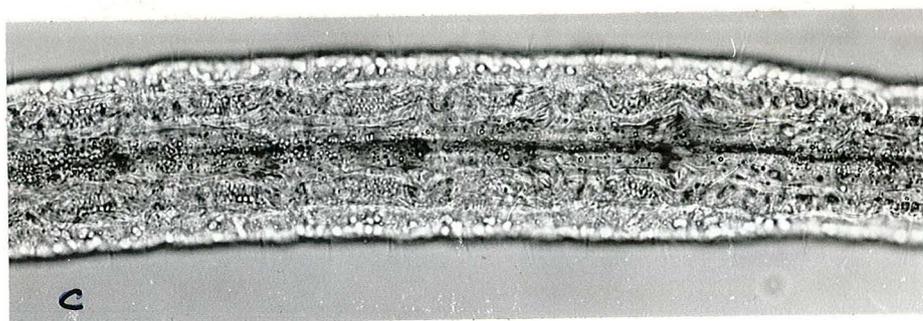
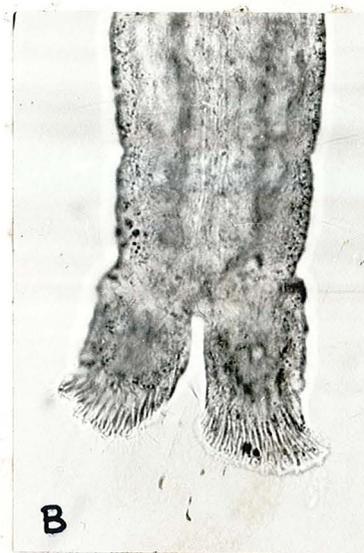
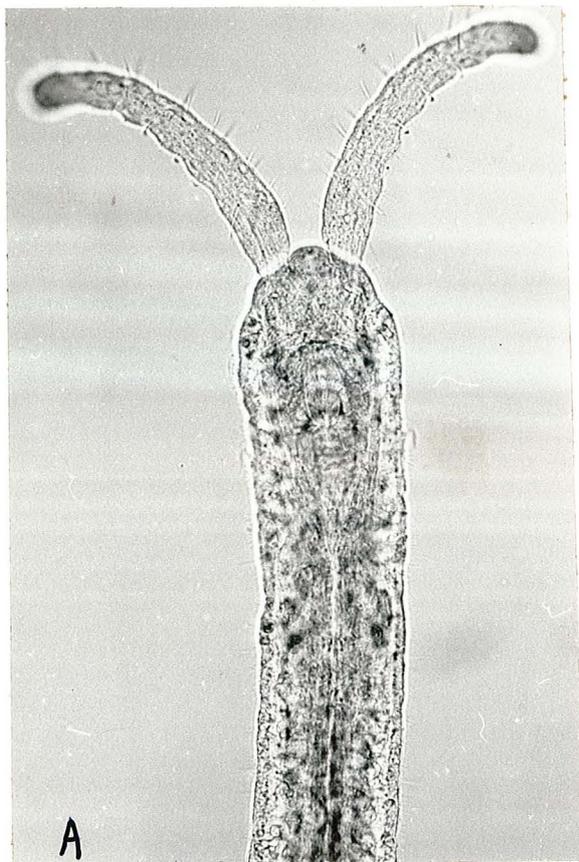
(1) Espèce que j'ai mise en synonymie avec P. adhaerens après examen des spécimens récoltés sur les lieux (étang de Salses) où GERLACH signale son espèce. (Renaud-Mornant et Jouin, 1965).

La forme générale est semblable à celle des spécimens de P. adhaerens de petite taille : le corps est cependant moins long que chez la forme gracilis de cette espèce.

La région antérieure ne porte pas d'yeux et les statocystes semblent manquer totalement. Les tentacules céphaliques sont remarquablement courts : ils mesurent 170 μ de long, c'est-à-dire qu'ils atteignent vers l'arrière le niveau du premier dissépiment. Les organes nucaux sont très petits (~~très petits~~). La ciliature générale est peu développée et il y a peu de cils sensoriels sur le corps, contrairement à ce que l'on observe chez P. adhaerens. L'épiderme est relativement opaque bien que la cuticule ne soit pas ornementée comme chez P. hypoleucus. Les glandes bacillaires sont courtes et trapues; les organes adhésifs segmentaires sont situés, comme chez P. adhaerens, au début de chaque segment sur la face ventrale : dans les 12 premiers segments, les organes adhésifs ne comptent que quatre glandes; à partir du 12ème segment, ils sont plus importants, possédant 6 à 8 glandes chacun. Les lobes pygidiaux sont très bien développés : de forme allongée, ils se terminent en une bordure adhésive élargie assez semblable à celle que l'on observe chez P. adhaerens. La segmentation est difficile à discerner : extérieurement, elle est peu marquée et dans le coelome, les dissépiments sont le plus souvent invisibles notamment dans la région antérieure. Comme chez P. adhaerens et P. hypoleucus, le premier segment apparaît plus long que les segments suivants et correspond en réalité à deux segments (le dissépiment 2 ayant disparu).

Morphologie interne.

Le bulbe pharyngien est extrêmement petit chez cette espèce; il possède cependant tous les éléments caractéristiques du bulbe de Protodrilus : muscle bulbaire, muscle sagittal et pièce masticatrice. Les glandes salivaires sont très difficiles à voir sur le vivant : leur emplacement a pu être précisé grâce à des colorations in toto : elles sont très peu développées dans l'ensemble et ce n'est qu'à très fort grossissement qu'on peut les discerner dès la fin du 2ème segment. Elles s'étendent chez les femelles jusqu'aux segments 10 ou 12 et chez les



P. similis n. sp.

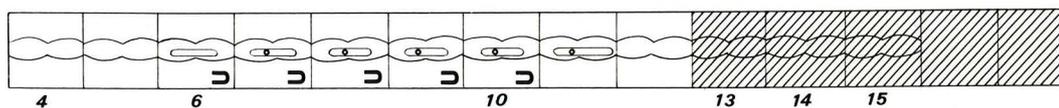


Fig. 17: *P. similis n. sp.* : -A: région antérieure ; -B: lobes pygidiaux ;
-C: segments portant spermiductes et organes latéraux chez un mâle.
(Microphotographies du Dr. W. Westheide) ; -D: diagramme des
caractères ♂ particuliers à cette espèce.

mâles jusqu'au segment 15. Dans les premiers segments, elles sont souvent réduites à deux ou quatre cellules glandulaires et il est impossible de préciser si elles existent dans les segments à organes latéraux des mâles.

Les individus sexuellement mûrs.

Chez les mâles, les gonades sont visibles à partir des segments 13 ou 14, jusqu'à la fin corps, sauf dans les deux derniers segments qui sont stériles. Les organes latéraux, en forme de fossettes ciliées et glandulaires se situent dans les segments 6 à 11. Il n'y a pas de petite fossette ronde dans le segment 5 au début de l'organe latéral.

On distingue nettement chez cette espèce cinq paires de spermiductes en forme d'entonnoirs étroits, accolés au tube digestif, dans les segments 6 à 10; on peut voir de plus que les dissépiments des cinq segments suivants portent une longue ciliature (segments 11 à 15).

Chez les femelles, la région fertile débute au segment 6 ou 7; on observe le plus souvent quatre ovocytes âgés par segment mais il peut y en avoir six : ils mesurent environ 30 μ de diamètre. Je n'ai pas distingué d'oviductes chez les femelles et les glandes du cocon semblent manquer.

Discussion.

P. similis se rapproche de plusieurs espèces de petite taille qui sont : P. adhaerens forma gracilis, P. minutus Kirsteuer 1966, P. pierantonii Aiyar et Alikunhi 1944. Les caractères communs avec P. adhaerens sont essentiellement la présence d'organes adhésifs segmentaires ventraux et avec P. minutus, ce sont surtout les dimensions du corps et l'absence de statocystes. L'extension des glandes salivaires jusqu'au 16ème segment, la présence de cinq paires de spermiductes sont des caractères que cette espèce partage avec P. pierantonii et qui sont de grande importance. Le tableau suivant résume les principaux caractères de ces espèces voisines. Il est certain que c'est de P. pierantonii que P. similis se rapproche le plus. Elle en diffère cependant par : 1) sa cuticule qui n'est pas ornementée alors que celle de P. pierantonii très ornementée ressemble à celle de P. hypoleucus; 2) l'absence de statocystes chez P. similis; 3) l'emplacement des organes nucaux dorsaux chez P. similis.

Espèces	<u>P. adhaerens</u> Jägersten 1952	<u>P. adhaerens</u> <u>f. gracilis</u> Jouin 1968	<u>P. indicus</u> Aiyar & Alikunki 1944	<u>P. pierantonii</u> Aiyar & Alikunhi 1944	<u>P. similis</u> n. sp.	<u>P. minutus</u> Kirsteuer 1966
Caractères						
Longueur	3 mm	3 mm	2-3 mm	3-5 mm	2 mm	1,6 mm
Largeur	100-125 μ	70 - 90 μ	80 - 85 μ	75 - 80 μ	60 - 65 μ	60 μ
Nombre de segments	45	45	25 - 30	30 - 40	35 - 40	22 - 23
Statocystes :						
présents : +	+	+	+	+	..	-
absents : -						
Longueur tentacules	260 μ	260 μ	250 μ	180 - 190 μ	180 μ	180 μ
Segments salivaires	1 - 5	1 - 5	1 - 5	1 - 16	2 - 15	1 - 5
Organes adhésifs	++	+	?	?	+	?
Segments à spermiductes	11 et 12	10 et 11	11 et 12	7,8,9,10 et 11	6,7,8,9,10	?

Diagnose de P. similis.

Longueur : 2 mm; largeur : 0,065 mm; nombre de segments : 35 à 40. Corps incolore légèrement aplati ventralement. Pas de statocystes ni d'yeux, lobes pygidiaux adhésifs très bien développés; présence d'organes adhésifs segmentaires. La ciliature générale est peu développée. Le bulbe pharyngien est très petit; les glandes salivaires sont peu abondantes mais étendues jusqu'aux segments 12 ou 15. Chez les mâles, les gonades sont présentes à partir des segments 13-14; les organes latéraux s'étendent sur les segments 6 à 11 et il y a cinq paires de spermiductes (S6 à S10). Chez les femelles, la gonade débute au 7ème segment et il y a 4 à 6 oeufs par segment fertile; il n'y a pas de glandes du cocon. Espèce sexuellement mûre en juillet.

Après ce travail, la liste des espèces s'établit ainsi :

- P. leuckarti Hatschek 1880 génotype
P. purpureus (Schneider) 1868
P. flavocapitatus(Uljanin) 1877
P. schneideri (Langerhans) 1880
P. hypoleucus Armenante 1903 (synonyme: P. sphaerulatus Pierantoni
1908)
P. hypoleucus forma tenuis Jouin 1968
P. spongioides Pierantoni 1903
P. oculifer Pierantoni 1908 (synonyme : P. bahusiensis Jägersten
1952)
P. hatscheki Pierantoni 1908
P. rubropharyngeus Jägersten 1940
P. pierantonii Aiyar et Alikunhi 1944
P. indicus Aiyar et Alikunhi 1944
P. corderoi Marcus d. B.R. 1948
P. adhaerens Jägersten 1952 (synonyme : P. pardii Gerlach 1953)
P. adhaerens forma gracilis Jouin 1968
P. adhaerens forma major
P. ciliatus Jägersten 1952
P. robustus Jägersten 1952
P. flabelliger Wieser 1957
P. minutus Kirsteuer 1966
P. affinis Jouin 1968
P. brevis n. sp.
P. albicans n. sp.
P. similis n. sp.

TABLE DES LEGENDES

=====

a. v.	: ampoule vibratile
b. c. v.	: bande ciliée ventrale
b. ph.	: bulbe pharyngien
c1, c2	: 1ère et 2ème couronnes ciliées
c. n.	: canal néphridien
coel.	: coelomostome
c. s.	: cil sensoriel
c. v.	: cellule vacuolaire
d.	: dissépiment
e. c.	: épithélium coelomique
ep.	: épiderme
g.	: gonade
g. gr.	: glandes à grains ovoïdes
g. m.	: glandes muqueuses
g. o. a.	: glandes de l'organe adhésif
gl. b.	: glandes bacillaires
gl. e.	: glandes épidermiques
gl. gr.	: glandes à grains associées aux glandes salivaires
gl. m. v.	: glandes muqueuses ventrales
gl. o. l.	: glandes de l'organe latéral
gl. s.	: glandes salivaires
gr. p.	: granules pigmentaires
gst.	: gastrula
m. l.	: muscles longitudinaux
m. o.	: muscles obliques
m. s. n.	: muscles séparant les cordons nerveux de l'épiderme
n.	: néphridie
oes.	: oesophage
o. l.	: organe latéral
o. n.	: organe nucal
ov.	: ovocyte
ovd.	: oviducte
p.	: orifice commun à l'oviducte et à la néphridie
p. n.	: pore néphridien
s1	: limites du 1er segment
s. c.	: sillon cilié de l'organe latéral
s. n.	: chaîne nerveuse
spd.	: spermiducte
st.	: statocyste
t. v.	: touffe de cils vibratiles
v. d.	: vaisseau dorsal

REPARTITION DES ESPECES ET GRANULOMETRIE DES SEDIMENTS

Les travaux morphologiques et systématiques sur les formes interstitielles ne comportent généralement pas d'indications précises sur les caractéristiques des sédiments étudiés : il m'a paru utile de donner les caractéristiques granulométriques de quelques localités particulièrement riches en Protodrilidae.

Les différentes espèces de Protodrilus semblent en effet inféodées à des sédiments de granulométrie définie : la dimension des espaces habitables pour une grande part dépendante de la taille des grains paraît être un facteur essentiel dans leur répartition.

Je n'ai pas abordé l'étude de la porosité ni du tassement du sédiment. La dimension des espaces habitables, peut-être calculée à partir d'une évaluation du volume des vides mais nécessite que l'on puisse assimiler les grains de sable à des sphères de diamètre égal à celui du diamètre moyen du sédiment. Etant donné l'irrégularité de la forme des grains dans la plupart des sédiments étudiés une telle assimilation était impossible. Je me suis donc limitée à l'analyse granulométrique des différents sédiments : elle fournit quelques unes de leurs caractéristiques dont la plus intéressante ici est le diamètre moyen.

L'analyse granulométrique a été effectuée selon les méthodes classiques en utilisant une série de 18 tamis (série AFNOR). Les résultats sont présentés à la fois sous forme d'histogrammes de fréquence pondérale et sous forme de courbes cumulatives pour lesquelles à l'ordonnée de chaque tamis est porté le poids de sédiment l'ayant traversé. Ces courbes donnent la valeur du diamètre moyen : diamètre égal ou supérieur à celui de la moitié pondérale des grains.

Le premier quartile Q1 est le diamètre égal ou supérieur à celui de 25% des grains ; le troisième quartile Q3 est le diamètre égal ou supérieur à celui de 75% des grains.

L'indice de triage $\sqrt{\frac{Q3}{Q1}}$ peut alors être calculé.

Les sables des localités de Salses et de Gunnarskär avec des indices de triages de 1,54 et 1,51 entrent dans la catégorie des sables bien classés. Tous les autres sédiments analysés sont très bien classés avec des indices de triage compris entre 1 et 1,50.

1. Cinq espèces sont caractéristiques des sables immergés du type "sable à Amphioxus" (voir tableau suivant p. 96) ; mais deux d'entre elles peuvent également occuper des sables de la zone intertidale (P. hypoleucus), ou peu profonds en arrière de la zone de ressac en Méditerranée (P. oculifer)

Ces espèces ont des dimensions voisines qui varient de 180 à 130 μ de large. Les sédiments dans lesquels on les rencontre ont des diamètres moyens de 725 μ (Le Racou et Bloscon), 1175 μ (Terenez), 1480 μ (Gunnarskär) (Fig. 18).

Remarques :

a) -Ces courbes mettent en évidence une grande similitude entre les sables du Racou et de Bloscon : même diamètre moyen et indices de triage comparables. Pourtant ces sédiments sont formés l'un de grains relativement sphériques (Le Racou), l'autre de débris de coquilles (Bloscon). De plus dans le **sable du Racou** il y a une importante portion fine qui n'apparaît pas sur le graphique. Malgré ces différences, les conditions environnantes (courants, profondeur ...) et les conditions internes du sédiment (porosité, dimension des espaces habitables) sont probablement comparables puisque plusieurs espèces sont communes aux deux localités.

b) -Pour le sable de Gunnarskär, l'analyse granulométrique n'a en réalité pas beaucoup de signification étant donné que ce sédiment est formé presque entièrement de débris de coquilles de petits Gastéropodes et de Lamellibranches ainsi que de tubes de Serpulidae. Ces coquilles creuses sont assimilées dans l'analyse granulométrique à des grains pleins : en fait, si certaines coquilles peuvent être effectivement colmatées par des éléments plus fins, d'autres ménagent des cavités relativement larges qui comptent dans l'espace habitable. P. brevis adopte dans ce sédiment coquillier un mode de vie semisédentaire qui se traduit par plusieurs adaptations morphologiques originales : corps trapu et court, lobes pygidiaux de forme modifiée, face ventrale entièrement ciliée (caractères probablement liés au déplacement dans de grands espaces lacunaires), tentacules céphaliques longs et pourvus à leur extrémité de touffes ciliées vibratiles, gros "cirres" peribuccaux amenant les particules alimentaires à la bouche.

Par ailleurs, plusieurs espèces vivent dans ce sédiment qui, probablement à l'abri des courants, semble propice à la métamorphose des larves : les individus juvéniles y sont en effet particulièrement abondants.

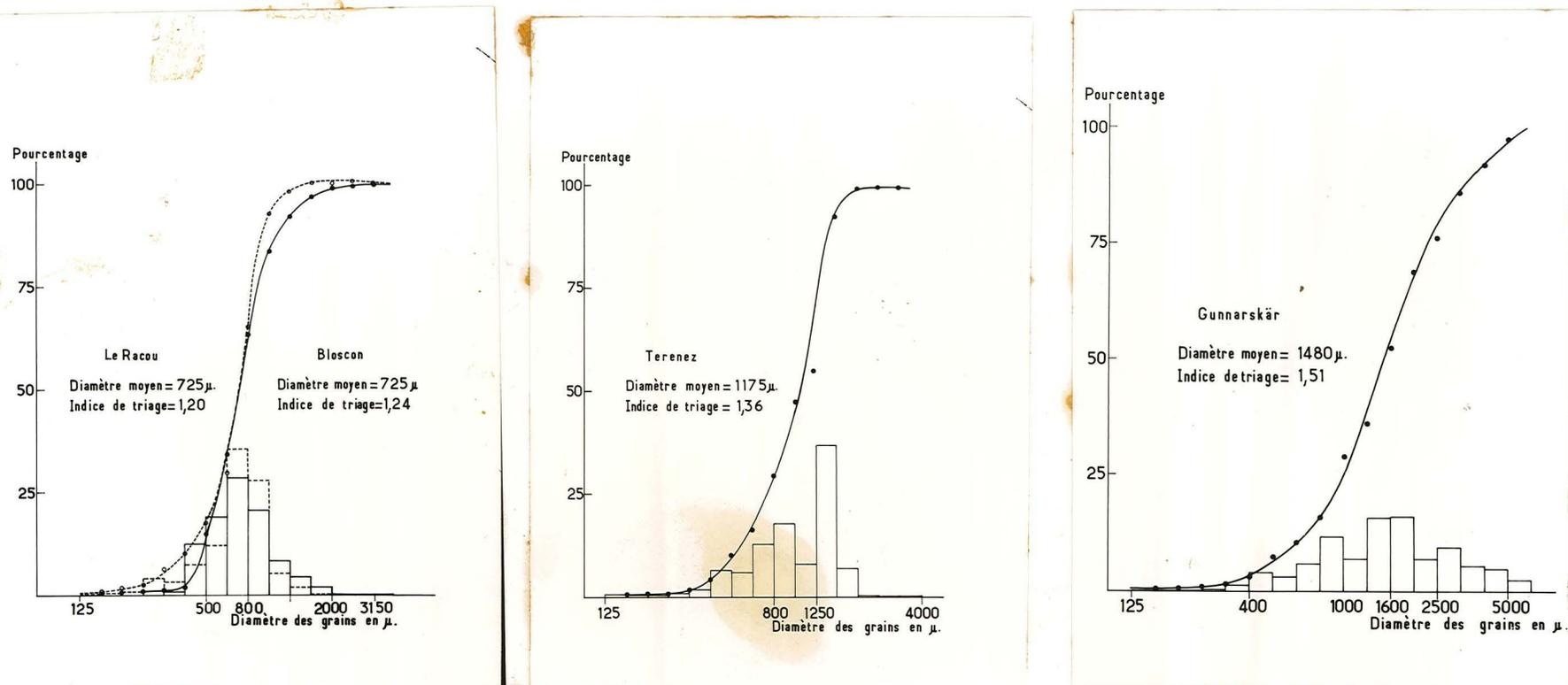


Figure 18 : Courbes granulométriques ; histogrammes de fréquence pondérale et courbes cumulatives des sédiments des localités indiquées.

2. Le sédiment le plus grossier étudié, celui de la plage du Troc (diamètre moyen = 1860μ) (Fig. 19) héberge une des espèces les plus grandes: P. albicans qui atteint 12 mm. de long et 300μ de large. Dans ce sédiment perpétuellement remanié par les vagues cette espèce montre plusieurs caractères adaptatifs remarquables qui sont :

- L'abondance des glandes épidermiques formant un revêtement continu (Fig. 12).
- L'aptitude à la nage, caractère que ne présente aucune autre espèce, et que l'on peut mettre en parallèle avec un développement particulier de la musculature (Fig. 12).
- Le développement interne des embryons: nombreux et petits ils sont émis au stade gastrula et sont probablement nageants dès leur émission.

Il faut souligner ici que deux espèces, P. rubropharyngeus et P. flavocapitatus occupent dans le Gullmar-Fjord d'une part, en Méditerranée et Mer Noire d'autre part, des biotopes semblables à celui où vit P. albicans: c'est-à-dire le sédiment remanié de la zone de ressac. Ni JÄGERSTEN, ni PIERANTONI ne donnent d'indications précises sur les sédiments où vivent ces espèces mais GRAY (1967) a étudié les préférences granulométriques de P. rubropharyngeus : elles correspondent à des diamètres de grains de 500 à 1000μ .

Ces espèces de dimensions voisines, sont avec P. albicans les plus grandes du genre mais possèdent, paradoxalement, les oeufs les plus petits produits en très grand nombre dans chacun des segments fertiles : JÄGERSTEN n'en précise pas le nombre chez P. rubropharyngeus mais d'après des photos qu'il donne on peut l'évaluer à 60-80 par segment fertile. Chez cette espèce comme chez P. flavocapitatus les oeufs bien que petits et pauvres en vitellus ne se segmentent pas dans le coelome de la femelle comme chez P. albicans.

3. En ce qui concerne les deux espèces "polytypiques" P. hypoleucus et P. adhaerens, la relation entre les dimensions du corps et les caractéristiques granulométriques sont claires :

a) -La forme type de P. hypoleucus (130μ de large) se rencontre dans des sédiments de diamètres moyens de 725μ ou 815μ (sable de Blocon, Fig. 18, et du Chenal de l'Ile Verte, Fig. 20), alors que la forme tenuis

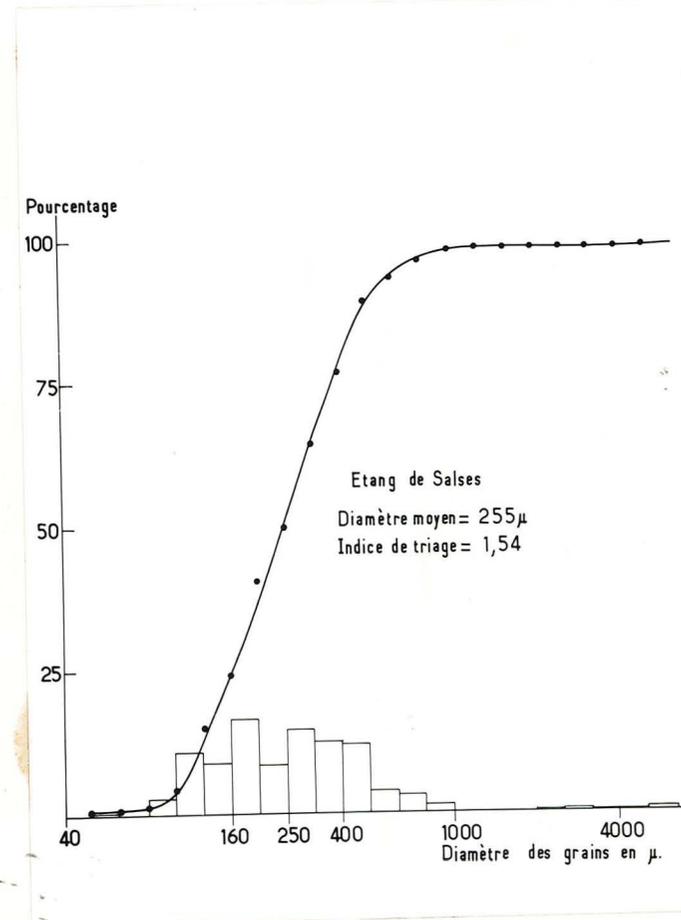
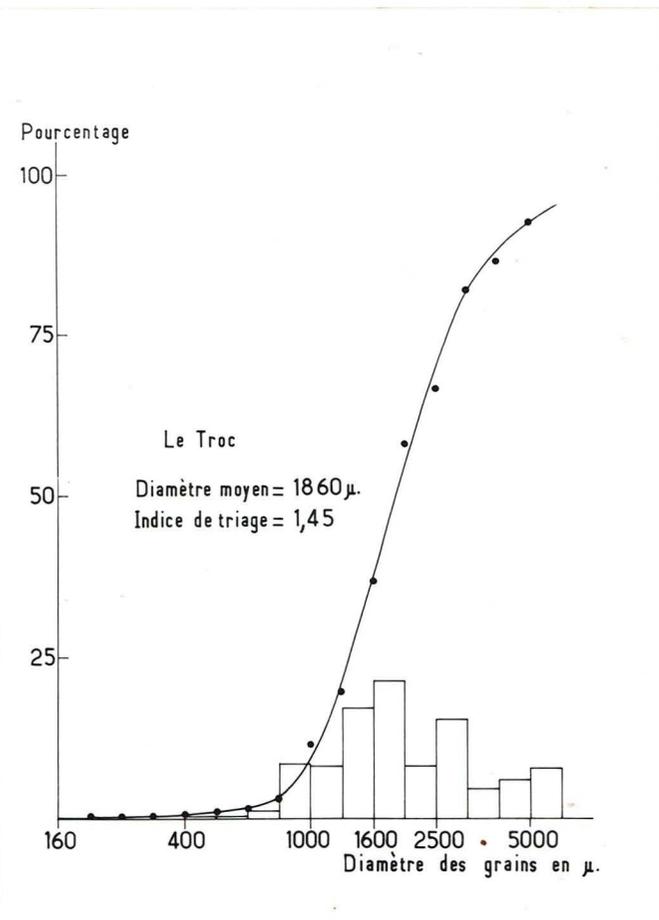


Figure 19 : Courbes granulométriques ; histogrammes de fréquence pondérale et courbes cumulatives des sédiments des localités indiquées.

beaucoup plus mince (90μ de large) vit dans un sédiment d'un diamètre moyen de 370μ (Bancs de sable Perarhidic Fig. 20).

b) -En ce qui concerne P. adhaerens la forme type et la forme gracilis se trouvent mêlées dans certaines localités (Salses, Duslen par exemple), de sorte qu'aucun sédiment contenant exclusivement la forme type n'a pu être analysé.

Cependant des indications sont fournies par BOADEN, (1962), qui dans des expériences de repeuplement naturel de sables tamisés, précise que P. adhaerens ne colonise pas les sables de diamètre de grains inférieur à 500μ .

Si l'on admet que l'auteur, qui a opéré dans la zone intertidale à Anglesey, a eu affaire à la forme type, les spécimens rencontrés en très grand nombre à la Basse plate (diamètre moyen du sédiment : 300μ) et appartenant tous à la forme gracilis (largeur du corps 80μ), démontrent à la fois la plasticité de cette espèce et l'importance de la granulométrie du sédiment. L'existence de spécimens appartenant à la forme major, renforce la validité de ces deux remarques ; plus gros que ceux de l'espèce type, ces spécimens (largeur du corps 170μ), vivent dans des sables grossiers (sable à Amphioxus du Racou) de diamètre moyen égal à 725μ .

4. Enfin, il faut souligner que la plus petite espèce connue, également la plus mince, P. similis (65μ de large) se rencontre dans un sédiment fin de diamètre moyen, égal à 295μ à Eyrac (RENAUD-DEBYSER 1963).

Les sédiments marins de la Basse Plate (Fig. 21) et d'Arcachon avec des diamètres moyens de 300μ et 295μ hébergent des espèces très minces (80μ et 65μ de large).

5. Les résultats obtenus sur l'Etang de Salses ne sont pas conformes à ceux des autres localités étudiées, toutes marines.

L'espèce P. leuckarti, assez robuste (150μ de large) vit à Salses dans un sédiment dont le diamètre moyen est faible : 255μ .

Il est certain que la granulométrie n'est pas seule responsable de la distribution de P. leuckarti, espèce inféodée aux eaux saumâtres. De plus la localité de l'Etang de Salses est abritée : le sédiment est probablement peu remanié et la faune qu'il héberge semble n'occuper en surface qu'une faible épaisseur.

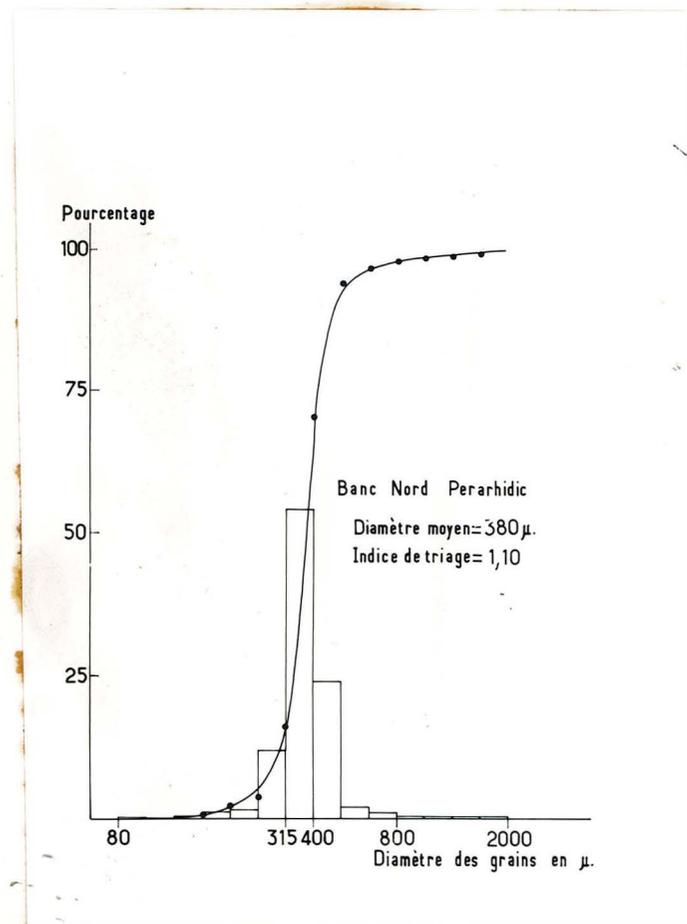
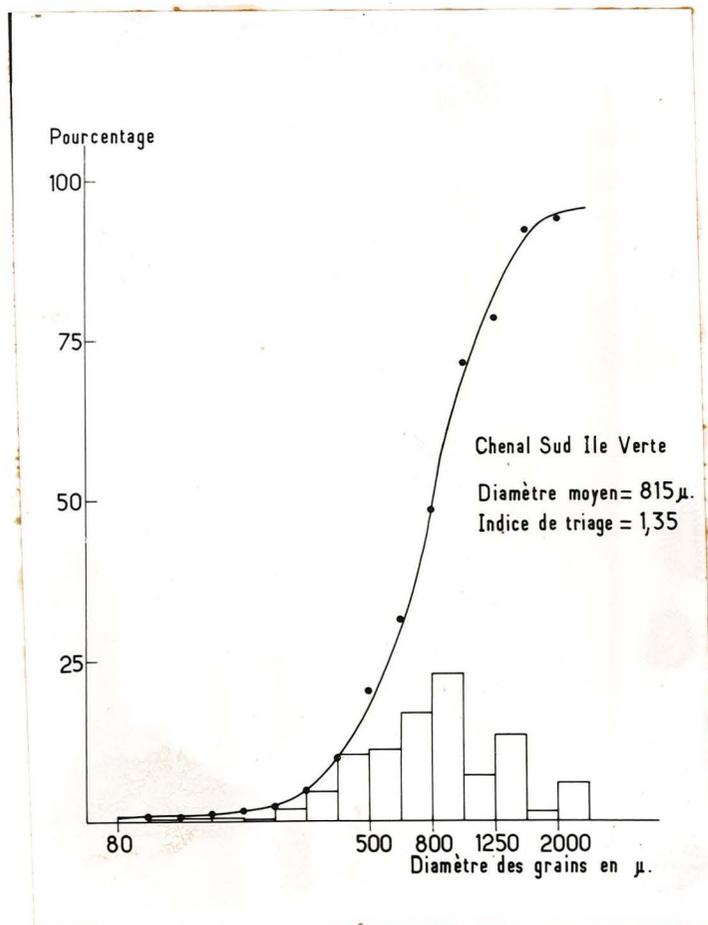


Figure 20 : Courbes granulométriques ; histogrammes de fréquence pondérale et courbes cumulatives des sédiments des localités indiquées.

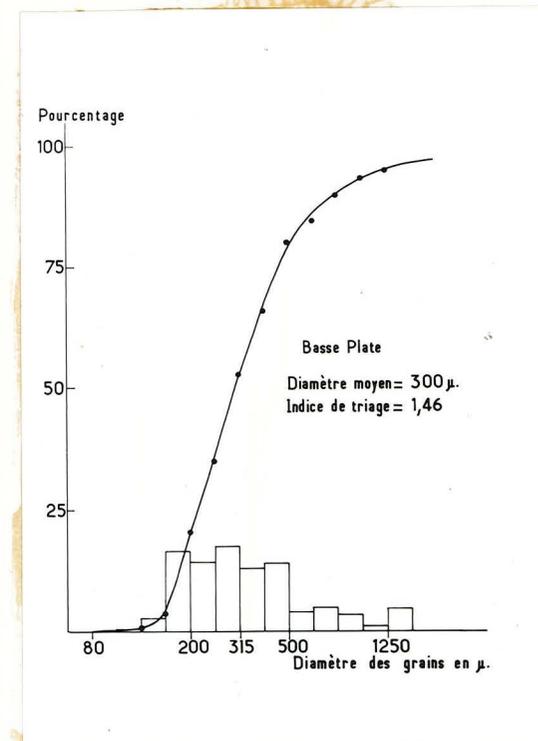
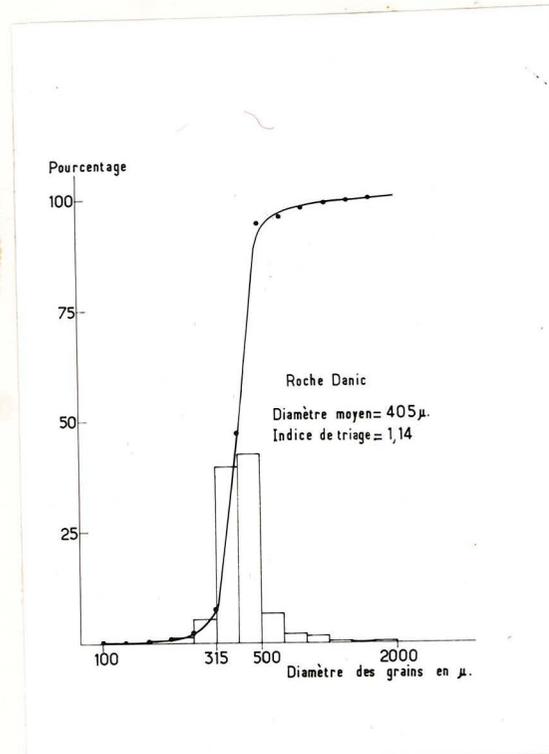
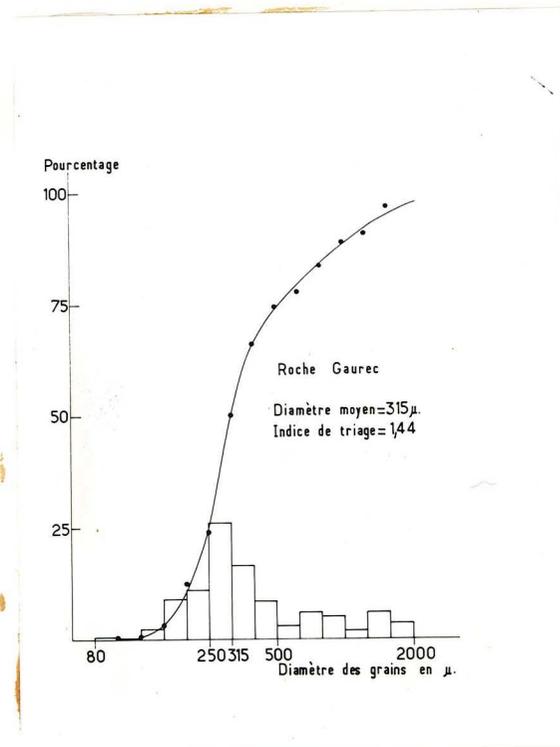


Figure 21 : Courbes granulométriques ; histogrammes de fréquence pondérale et courbes cumulatives des sédiments des localités indiquées.

Ces conditions sont donc très différentes de celles qui règnent dans les localités marines : les sédiments de diamètre moyen comparable à celui de Salses, comme par exemple celui de la Basse Plate (Fig. 21) ou celui d'Eyrac (Arcachon) sont remaniés par les courants et hébergent des espèces réellement interstitielles qui vivent au sein du sédiment et pour lesquelles la dimension des espaces habitables est un facteur déterminant.

Dans le tableau suivant, les diamètres moyens, donnés par les courbes cumulatives des différents sédiments (Fig. 18, 19, 20, 21), sont reportés avec le diamètre du corps des espèces hébergées.

<u>Localités</u>	<u>Diamètre moyen du sédiment</u>	<u>Espèces</u>	<u>Diamètre du corps</u>
Le Troc (Plage)	1860 μ	<u>P. albicans</u>	250-300 μ
Gunnarskär (-13m)	1480 μ -----	(<u>P. brevis</u>	140-180 μ
Terenez (-5m)	1175 μ ---	(<u>P. hatscheki</u>	180 μ
		(<u>P. purpureus</u>	150-180 μ
		(<u>P. hypoleucus</u>	130 μ
		(<u>P. oculifer</u>	120-140 μ
		(<u>P. affinis</u>	120-140 μ
Le Racou (-4m)	725 μ -----	(<u>P. adhaerens</u> f. <u>major</u>	150-180 μ
Bloscon (-10m)	725 μ ---	(<u>P. hatscheki</u>	180 μ
		(<u>P. purpureus</u>	150-180 μ
		(<u>P. hypoleucus</u>	130 μ
		(<u>P. oculifer</u>	120-140 μ
		(<u>P. affinis</u>	120-140 μ
Chenal de l'Ile Verte (intertidal)	815 μ	<u>P. ciliatus</u> <u>P. hypoleucus</u> f. type	150-170 μ 130 μ
Pointe de Perarhidic (intertidal)	380 μ	<u>P. hypoleucus</u> f. <u>temis</u>	80-100 μ
Basse Plate (-10m)	300 μ	<u>P. adhaerens</u> f. <u>gracilis</u>	70- 90 μ
Eyrac (1) (intertidal)	295 μ	<u>P. similis</u>	65 μ
Salses (étang)	255 μ	<u>P. leuckarti</u>	150 μ

(1) diamètre moyen du sédiment d'après les données de RENAUD-DEBYSER (1963).

RESUME ET CONCLUSIONS

En résumé, l'étude morphologique et systématique qui précède comprend :

1. la redescription de quatre espèces incomplètement ou mal décrites dans les travaux anciens : P. leuckarti, P. purpureus, P. hatscheki, P. hypoleucus.
2. La mise en synonymie de trois espèces au profit des espèces suivantes : P. oculifer (synonyme P. bahusiensis) P. hypoleucus (synonyme P. sphaerulatus) P. adhaerens (synonyme P. pardii, synonymie établie dans un travail antérieur).
3. la description de quatre espèces nouvelles : trois d'entre elles sont cosmopolites : P. affinis (Kristineberg, Roscoff et Naples), P. brevis (Kristineberg et Naples), P. similis (Tunis et Arcachon), tandis que la quatrième P. albicans n'a été trouvée jusqu'ici qu'à Banyuls (Plage du Troc) faute d'avoir été recherchée dans d'autres localités à gravier comparable.

D'un point de vue morphologique et systématique, les conclusions que l'on peut tirer de cette étude concernent en premier les caractères sexuels et plus particulièrement ceux des mâles.

1. la présence d'organes latéraux et de spermiductes en nombre limité (une à cinq paires) caractérise toutes les espèces du genre Protodrilus (les genres Protodriloides, Saccocirrus et Polygordius sont dépourvus d'organes latéraux et possèdent en général autant de spermiductes que de segments fertiles. Ces caractères apparaissent avec la maturité sexuelle ; chez les espèces à période de reproduction limitée, (P. hypoleucus par exemple) ils disparaissent à la fin de cette période.

2. Pour chaque espèce la région fertile du corps a une certaine étendue, "complémentaire" d'une région stérile antérieure occupée généralement par les glandes salivaires. Pour PIERANTONI, les faits sont simples : les segments contenant les glandes salivaires n'ont pas de gonades et celles-ci se développent dans les segments où ne pénètrent pas les glandes salivaires.

JÄGERSTEN a montré pour 4 espèces que cela n'était pas rigoureusement vrai. Les données nouvelles acquises sur 8 espèces⁽¹⁾ et regroupées dans la figure 22, montrent en effet que chez quelques unes, glandes salivaires et

(1) parmi les onze espèces étudiées, trois (P. ciliatus, P. bahusiensis, P. adhaerens) étaient déjà bien connues (JÄGERSTEN 1952).

gonades coexistent dans certains segments.

Cependant pour l'espèce P. hypoleucus où les glandes salivaires sont très étendues (jusqu'aux segments 18-20), les gonades ♂ apparues au début de la maturité sexuelle dans les segments 8 à 18, s'épuisent relativement vite dans ces segments ; la véritable région fertile se situe en fait pendant la période de reproduction dans les segments postérieurs dépourvus de glandes salivaires.

C'est la raison pour laquelle, dans la figure 22, la région momentanément fertile est représentée chez P. hypoleucus par un grisé différent de celui des autres espèces.

Chez les femelles de P. hypoleucus, il n'y a d'ovocytes qu'à partir du 20^{ème} segment, c'est-à-dire en arrière des segments occupés par les glandes salivaires. Il semble donc possible que celles-ci aient un rôle inhibiteur sur le développement des gonades chez certaines espèces : ce point nécessiterait une étude particulière.

3. La Figure 22 montre que les spermiductes se situent dans la plupart des cas dans les premiers segments fertiles, ce qui concorde avec les observations de JÄGERSTEN (1952 p. 502), qui doutait des faits décrits par PIERANTONI chez P. hypoleucus et P. sphaerulatus. Or chez toutes les espèces, les spermatozoïdes élaborés dans les différents segments fertiles migrent vers l'avant jusqu'aux spermiductes pour être évacués : rien d'étonnant alors, dans la disposition particulière à P. hypoleucus où la région véritablement fertile du corps se trouve séparée des spermiductes par 12 segments dépourvus de gonades .

4. En ce qui concerne la localisation des organes latéraux par rapport aux spermiductes on peut voir que :

-a) dans tous les cas (sauf chez P. hypoleucus forma tenuis), la dernière paire de spermiductes débouche à la fin de l'organe latéral, qui est à ce niveau un simple sillon cilié dépourvu de bordure glandulaire (1).

(1) Dans les diagrammes, les sillons épidermiques ciliés et glandulaires formant les organes latéraux, sont représentés par un trait ininterrompu, lorsque la ciliature est continue du début à la fin de l'organe latéral, au contraire par des traits interrompus lorsque les sillons sont courts et bien limités sur chaque segment (cas de P. adhaerens, P. rubropharyngeus, P. hatscheki). Les bordures glandulaires qui sont elles aussi très caractéristiques de chaque espèce ne sont pas représentées dans ces diagrammes. Comparer par exemple le diagramme concernant P. brevis et la figure 7 -habitus).

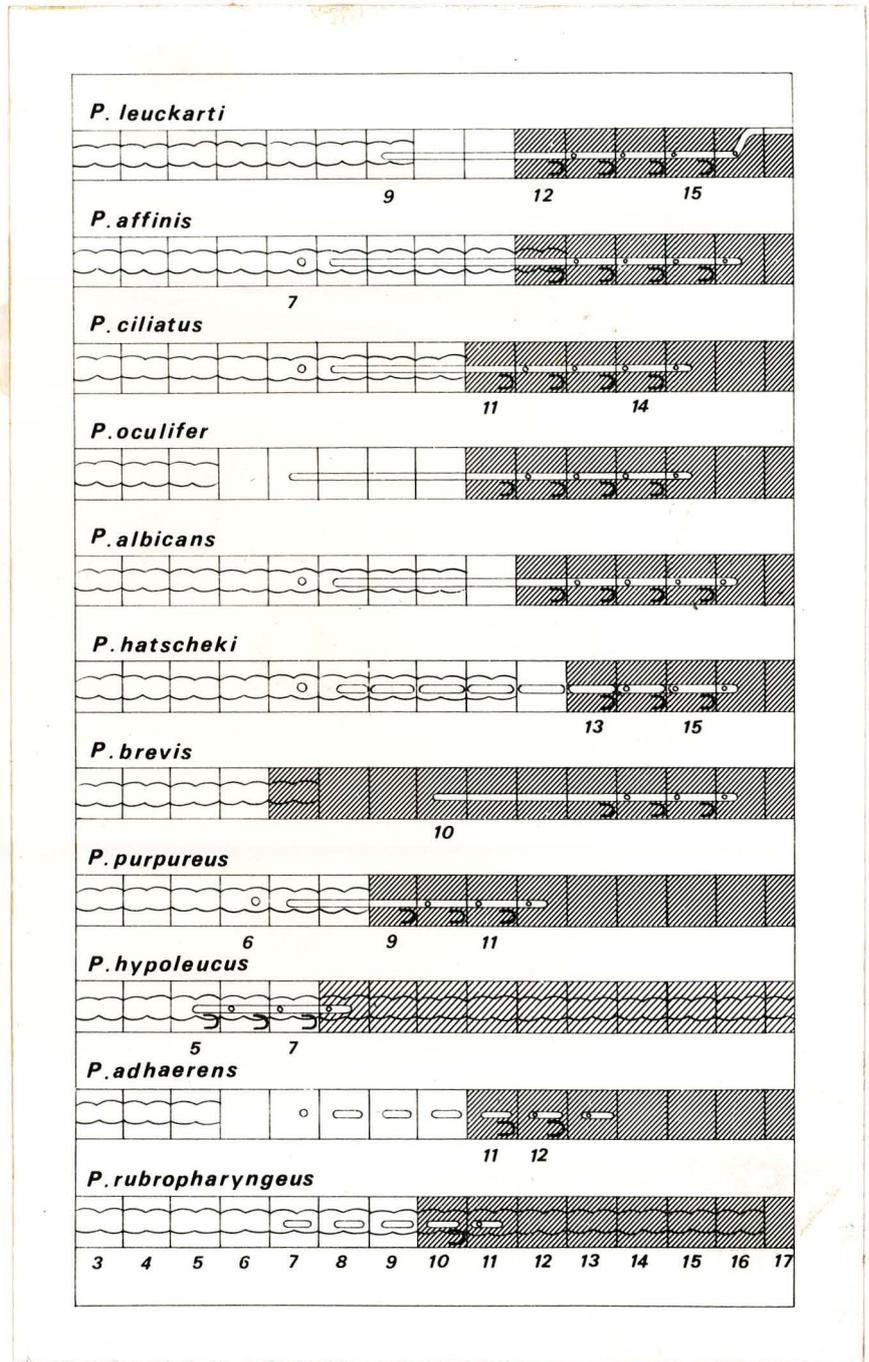


Figure 22: Diagrammes groupant les caractères systématiques observables sur certains segments (numérotés) chez les individus mâles du genre *Protodrilus* ; organes latéraux et spermiductes ne sont représentés que du côté gauche. Mêmes conventions que dans la figure 3.

-b) les organes latéraux sont présents dans les 3 à 6 segments qui précèdent la 1ère paire de spermiductes ; cependant deux espèces font exception: P. hypoleucus et P. similis ⁽²⁾ où organes latéraux et spermiductes ont la même extension.

5. Il n'existe généralement pas d'oviductes chez les femelles de Protodrillus. Cependant, ces organes connus jusqu'ici uniquement chez P. rubropharyngeus (1 seule paire) ont été découverts chez P. brevis (qui en possède 10 paires) et chez P. purpureus. ⁽³⁾

Chez les autres espèces apparemment dépourvues d'oviductes, les oeufs ne sont pas émis à la suite d'une déchirure de la paroi du corps mais probablement par le canal néphridien (3).

D'un point de vue écologique, cette étude montre que les espèces du genre Protodrillus sont cosmopolites et peuvent coloniser des sédiments variés, allant des sables relativement fins (diamètre moyen = 295-300 μ) aux graviers (diamètre moyen = 1860 μ); ce genre n'a pas encore été trouvé dans la vase.

Les conditions internes des sédiments n'ont pas été étudiées : cependant il est clair que dans certains sables, les espèces sont plus interstitielles que dans d'autres.

1. Les espèces véritablement interstitielles vivent dans des sédiments remaniés où elles migrent verticalement (ex: P. similis et P. adhaerens).

L'amincissement du corps, le faible développement de la ciliature, la tendance à une disposition ordonnée en liserés longitudinaux des glandes épidermiques, l'apparition des glandes adhésives segmentaires ventrales le long du corps et les lobes pygidiaux adhésifs largement étalés, sont des caractères liés à cette vie interstitielle mobile.

2. Dans d'autres gisements, les espèces n'occupent qu'une faible épaisseur de sédiment et ne semblent vivre que dans les quelques centimètres de surface (ex. : P. leuckarti, à l'étang de Salses).

Deux autres conditions de gisement encore différentes et ayant conduit à d'intéressantes adaptations, doivent être rappelées :

(2) Cette espèce n'est pas incorporée à la figure 22. Voir p. 83 fig. 17.

(3) voir plus loin chapitre concernant les néphridies et les gonoductes.

3. Les sédiments coquilliers qui ménagent de grands espaces lacunaires abritent plusieurs espèces : l'une d'entre elles, P. brevis y adopte un mode de vie semi-sédentaire qui s'accompagne d'un ensemble de caractères morphologiques opposés à ceux qui caractérisent les espèces interstitielles :

Le corps a une section ronde, il est court et trapu, la ciliature est extrêmement développée surtout ventralement et autour de la bouche, les glandes épidermiques sont éparses dans le tégument, les lobes pygidiaux sont étroits et aplatis dans le plan sagittal.

4. En Méditerranée, le gravier de la plage du Troc sans cesse remanié en arrière de la zone de ressac abrite une espèce très grande, apte à nager en pleine eau et incubant ses embryons jusqu'au stade gastrula (deux aptitudes que ne montrent aucune autre espèce).

Deux remarques s'imposent à la fin de cette étude :

. Les caractères sexuels des individus mâles sont de très bons critères spécifiques, les seuls qui permettent de **distinguer** clairement des espèces morphologiquement très voisines comme par exemple le groupe d'espèces P. leuckarti, P. ciliatus, P. affinis ou le groupe P. adhaerens et P. similis.

Les caractères fournis par les femelles, tels que la taille des oeufs et leur nombre par segments fertiles sont également précieux.

Il s'en suit que toute description basée sur des individus immatures est incomplète et presque totalement inutilisable : six espèces sont encore actuellement dans ce cas (P. schneideri Langerhans 1880, P. spongioides PIERANTONI 1903, P. corderoi MARCUS 1948, P. robustus JÄGERSTEN 1952, P. flabelliger WIESER 1957 et P. minutus KIRSTEYER 1966).

. Les caractéristiques granulométriques concernant le sédiment dans lequel vit une espèce devraient toujours accompagner son étude systématique. Ces données représentent un complément d'information très utile pour les autres chercheurs, qu'ils soient écologistes ou systématiciens.

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE
DE *PROTODRILUS CHAETIFER* REMANE
ET *PROTODRILUS SYMBIOTICUS* GIARD ;
CRÉATION DU NOUVEAU GENRE *PROTODRILOIDES*.
(ARCHIANNÉLIDES)

par

Claude Jouin

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Paris.

Résumé

Ce travail est une redescription de *Protodrilus chaetifer* dont l'étude morphologique est envisagée ici en comparaison avec *Protodrilus symbioticus*. Les nombreuses glandes épidermiques formant des bandes glandulaires longitudinales chez *P. chaetifer* sont décrites. Les particularités de l'organisation interne de *P. chaetifer* et de *P. symbioticus*, ainsi que leurs spermatogenèses atypiques, isolent ces deux espèces à l'intérieur du genre *Protodrilus* et justifient la création pour elles du nouveau genre *Protodriloides*.

INTRODUCTION

Protodrilus chaetifer a été découvert dans la baie de Kiel en 1924 par Remane qui en publie en 1926 une brève description morphologique, au cours de laquelle il signale une certaine parenté entre *P. symbioticus* Giard et *P. chaetifer*, cette dernière espèce se distinguant cependant des autres espèces connues par la présence de soies segmentaires.

En 1957, Wieser retrouve *P. chaetifer* à Richmond Beach près de Seattle dans les sables des niveaux supérieurs et moyens ; il signale brièvement une différence avec l'espèce type de Remane dans la forme des lobes pygidiaux. Boaden (1962) étudie les préférences granulométriques de cette espèce qu'il trouve à différents niveaux dans les sables de plusieurs plages du Nord du Pays de Galles (Boaden, 1963). Renaud-Debyser et Salvat (1963) signalent *P. chaetifer* dans leurs listes faunistiques en deux stations de mode semi-abrité du mésolittoral inférieur de la région d'Arcachon et Renaud-Debyser (1964) souligne l'euryhalinité de cette espèce. Bellan (1964) mentionne *P. chaetifer* dans le sable à *Amphioxus* en Méditerranée.

J'ai retrouvé *P. chaetifer* près de Roscoff (Jouin, 1962) dans un sable aéré, bien irrigué et fortement mobilisé par les courants de marées (mode semi-abrité) un peu au-dessous du niveau des basses-

REPARTITION DES DEUX ESPECES DE PROTODRILOIDES ET GRANULOMETRIE DES SEDIMENTS

Le genre Protodriloides ne compte actuellement que deux espèces ; Protodriloides chaetifer (REMANE) a une vaste répartition géographique (JOUTIN 1966 p. 139) : Mer du Nord, Gullmar-Fjord, Manche, Atlantique, Méditerranée, Pacifique Nord (USA), Océan Indien (Afrique du Sud), répartition d'autant plus remarquable que l'espèce ne possède pas de stade larvaire planctonique.

Protodriloides symbioticus (GIARD) n'est connu actuellement que de la Manche (GIARD 1904, SWEDMARK 1954), la Mer du Nord (REMANE 1926), l'Atlantique (Arcachon, RENAUD-DEBYSER 1964) et la Méditerranée (FIZE, non publié).

Les deux espèces de ce genre ne montrent pas de différences de taille aussi remarquables que celles du genre Protodrilus plus diversifié. La longueur du corps peut atteindre il est vrai 13 mm chez P. chaetifer, alors que P. symbioticus ne dépasse pas 2 mm. et semble avoir contrairement à l'autre espèce une croissance somatique limitée ; mais les valeurs des diamètres du corps ne sont pas très éloignées d'une espèce à l'autre. Le tableau suivant regroupe les diamètres moyens des sédiments, donnés par les courbes de la Fig. 21 (p. 95) et les diamètres du corps des espèces.

<u>Localités</u>	<u>Diamètre moyen du sédiment</u>	<u>Espèces</u>	<u>Diamètre du corps</u>
Roche Gaurec (zone intertidale)	315 μ	<u>P. symbioticus</u>	80 - 90 μ
Roche Danic (zone intertidale)	405 μ	<u>P. chaetifer</u>	130 μ
Basse plate (-10m)	300 μ	<u>P. chaetifer</u> ⁽¹⁾ <u>P. adhaerens</u> <u>f. gracilis</u>	90 μ 80 μ

Dans l'ensemble les valeurs des diamètres moyens des sédiments et des diamètres corporels des espèces, montrent une relation comparable à celle observée pour les espèces de Protodrilus, sauf pour la localité de la Roche Danic : les spécimens de P. chaetifer relativement larges vivent là dans un sédiment de diamètre moyen de 405 μ , alors que les espèces de Protodrilus de

(1) Les spécimens récoltés dans cette localité n'atteignaient pas les dimensions de ceux de la localité de la Roche Danic ; il s'agissait au moment où ces mesures ont été faites d'individus plus jeunes où les spécimens mûrs étaient rares.

même diamètre (130 μ) se rencontrent dans des sables de diamètre moyen de 725, 815 μ et même davantage.

La valeur du diamètre du corps peut être considérée comme constante chez Protodrilus mais pas chez Protodriloides : chez Protodrilus en effet, la section du corps à peu près ronde, ne change pratiquement pas de forme au cours de la locomotion essentiellement ciliaire. Chez Protodriloides (1) dont le corps est aplati ventralement, le diamètre du corps varie constamment au cours de la locomotion qui se fait par élongations et contractions longitudinales successives. La mesure la plus significative serait celle de la largeur du corps en phase d'élongation, phase où s'opère la pénétration dans les interstices du sédiment. Une telle possibilité d'étirement explique que l'on puisse trouver P. chaetifer dans des sables de diamètre moyen de 300 à 400 μ .

L'aptitude de cette espèce à pénétrer dans des interstices étroits est d'ailleurs évidente dans les expériences de BOADEN (1962) : étudiant dans la nature, le repeuplement des sables tamisés, l'auteur retrouve P. chaetifer dans des sables de diamètres compris entre 210 et 150 μ , de préférence à des sables plus grossiers.

De telles expériences de repeuplement avec choix entre différentes tailles de grains, fournissent des données précises sur les exigences des espèces et sur leurs possibilités et pourraient permettre le calcul des espaces habitables puisque les échantillons de sable ont une granulométrie homogène. Ces données sont donc beaucoup plus significatives que celles du diamètre moyen du sédiment "total".

En ce qui concerne P. symbioticus, il faut souligner que cette espèce a fait l'objet d'études écologiques très poussées par J. GRAY (1965, 1966 a, b, c, d) : les préférences de cette espèce vont à une taille de grains de 200 à 300 μ , à une température de 15°, à une tension d'oxygène élevée et à une illumination modérée qui se trouve réalisée entre 2,8 et 5,1 mm sous la surface du sédiment par plein soleil. L'existence d'un film produit à la surface des grains de sable, par certaines bactéries favorables intervient aussi dans la distribution de l'espèce en rendant la sable attractif.

- (1) la mesure du diamètre du corps a été faite comme toujours sur des animaux anesthésiés, et en extension moyenne ; cette mesure correspond au diamètre le plus grand (paroi gauche à paroi droite du corps) et non au diamètre dorso-ventral.

III. ANATOMIE COMPAREE DES GENRES PROTODRILUS ET PROTODRILOIDES

Les genres Protodrilus et Protodriloides, actuellement réunis dans la même famille, diffèrent l'un de l'autre par plusieurs caractères fondamentaux signalés dans les deux diagnoses génériques (JOUIN 1966, p. 153-154).

Cependant trois caractères les unissent et les distinguent des deux genres d'Archiannélides habituellement considérés comme les plus proches, Saccocirrus et Polygordius, ce sont :

- La présence d'une bande ciliée ventrale tout le long du corps. Cette ciliature externe est absente chez Polygordius et chez Saccocirrus ; néanmoins dans ce genre, la dernière espèce décrite, S. eroticus GRAY (1969), possède une petite bande ciliée ventrale sur quelques segments de la région antérieure (segments 1 à 7).

- L'absence de parapodes (Saccocirrus en possède) et l'existence d'organes adhésifs glandulaires segmentaires, à rôle identique chez Protodriloides symbioticus et chez Protodrilus adhaerens.

- l'existence chez les femelles des deux espèces de Protodriloides et de Protodrilus adhaerens de glandes épidermiques identiques sécrétant le cocon qui enveloppe les oeufs à la ponte.

Par les autres caractères morphologiques et anatomiques, ces deux genres ne sont pas plus proches entre eux qu'ils ne le sont du genre Saccocirrus, de sorte que le nombre de caractères par lesquels ces genres diffèrent est de beaucoup supérieur au nombre de caractères qui les rapprochent.

Une étude anatomique est donc nécessaire pour justifier le maintien de la famille des Protodrilidae et pour tenter d'élucider ses affinités.

Le genre Protodrilus a fait l'objet d'études anatomiques détaillées (SALENSKY 1907, PIERANTONI, 1908) ; par la suite GOODRICH (1931) a repris l'examen des néphridies et des gonoductes d'une seule espèce, tandis que JÄGERSTEN (1947) révélait des similitudes dans l'organisation des bulbes pharyngiens de Dinophilus, Protodrilus, Saccocirrus et Nerilla.

Etant donnée l'importance attachée par JÄGERSTEN (1947), OHM (1963), DALES (1963) et HERMANS (1969) à la structure des bulbes pharyngiens des Archiannélides, j'ai envisagé une étude détaillée de cet organe chez Protodrilus, Protodriloides, Saccocirrus ainsi que chez les Nerillidae (dans la II ème partie de ce travail).

La morphologie des néphridies sera également revue, particulièrement chez Protodrilus où ces organes offrent d'importantes variations de taille.

Afin d'avoir un aperçu plus complet des particularités anatomiques des deux genres, les caractères de l'épiderme, de la musculature et du système nerveux seront brièvement mentionnés. Pour saisir d'emblée ces différents caractères je commencerai cette étude comparée par l'examen des coupes transversales.

A) Caractères généraux de la paroi du corps chez les deux genres :

La figure 23 regroupe les coupes transversales de plusieurs espèces de Protodrilus et illustre la variation de taille que l'on rencontre dans le genre.

1) La disposition des glandes épidermiques :

Chez Protodrilus elle est généralement éparse, les glandes se répartissant dans tout l'épiderme ; cependant il y a deux niveaux où, chez toutes les espèces, les glandes épidermiques sont présentes avec une grande fréquence : c'est d'une part les côtés du corps au niveau où les muscles obliques s'attachent sur l'épiderme (on y observe des glandes bacillaires), d'autre part les bords de la bande ciliée ventrale où débouchent des glandes muqueuses.

Chez P. albicans (Fig. 23 A), les glandes épidermiques bien que plus abondantes dans l'épiderme ventral sont présentes partout. Les glandes bacillaires sont particulièrement abondantes et font saillie à la surface de l'épiderme comme chez les autres espèces. Elles ont un rythme sécrétoire : une coloration à l'APS ou au bleu de toluidine montre que toutes les glandes ne réagissent pas de la même manière et présentent en outre des changements d'aspect de la sécrétion. Pour les glandes bacillaires, la sécrétion d'abord formée de fibres serrées et denses, évolue vers un aspect plus lâche ; le stade ultime de l'évolution de ces glandes unicellulaires est marqué par l'apparition de larges vacuoles presque vides (Fig. 23 A).

Il faut noter que, contrairement aux autres espèces, P. albicans paraît avoir un épiderme pluristratifié, ce qui serait tout à fait exceptionnel chez les Polychètes et les Invertébrés en général. Cet aspect est probablement dû au fait que les cellules sont très nombreuses et petites chez cette espèce de grande taille ; elles sont de même dimension mais peu nombreuses chez les espèces plus petites. Il est intéressant de souligner que ce caractère s'étend aux cellules germinales et que P. albicans possède des oeufs très petits et nombreux (comparer Fig. 23 A et B).

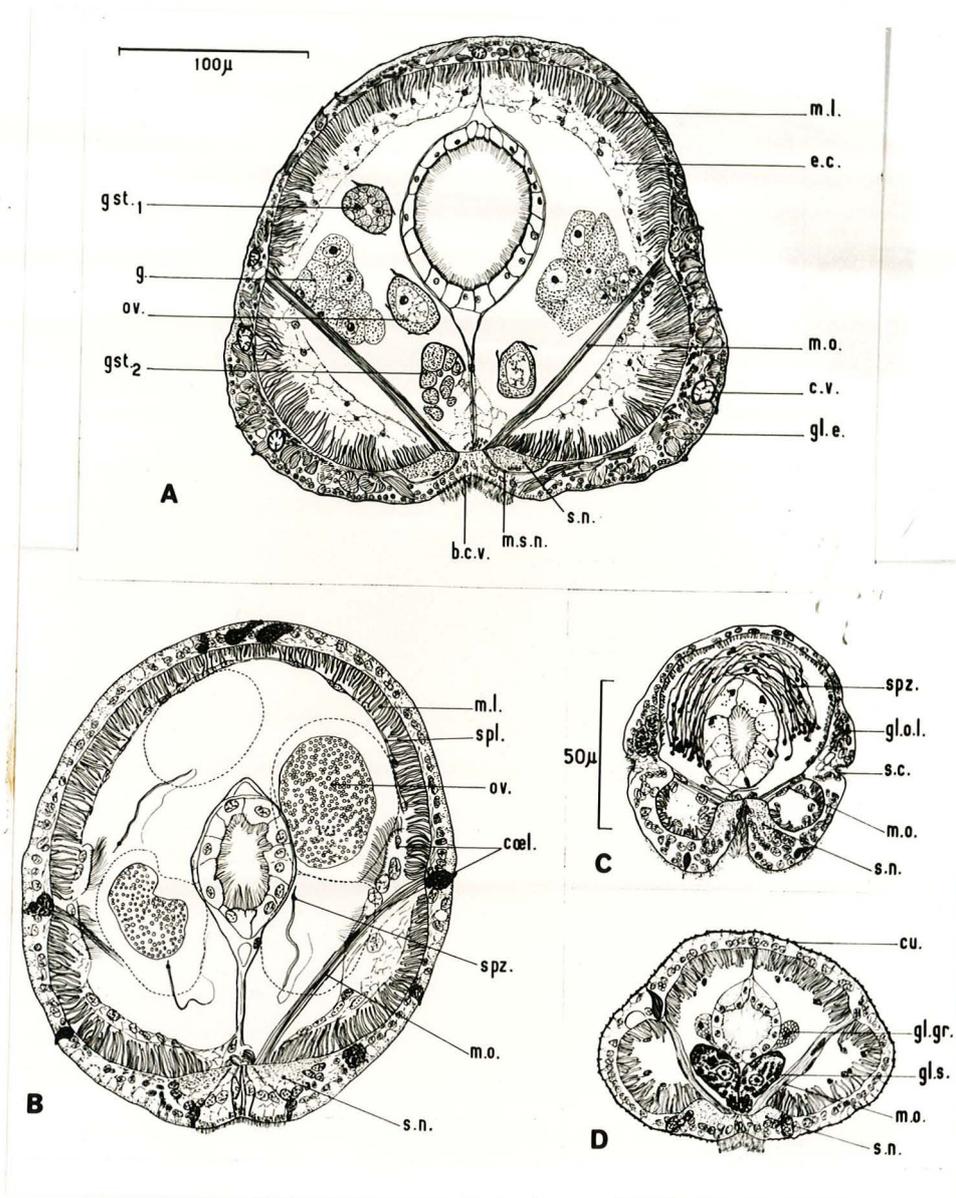


Fig. 23. Coupes transversales de différentes espèces de *Protodrillus*.
 A: *P. albicans* ♀ ; B: *P. purpureus* ♀ , coupe au niveau des coelomostomes d'une paire d'oviductes. Deux ovocytes sont coupés tangentiellement; en pointillé, le volume qu'ils occupent dans la cavité coelomique à un autre niveau. C: *P. brevis* ♂ : coupe au niveau des organes latéraux. D: *P. hypoleucus*: coupe au niveau des glandes salivaires. Même échelle pour les figures B, C et D.
 Table des légendes p. 142.

Chez P. adhaerens de forme mince et longue, une tendance au groupement des glandes épidermiques se manifeste : les femelles sont pourvues de glandes du cocon disposées en cinq liserés longitudinaux (un dorsal impair, deux latéraux, deux latéro-ventraux). En outre, chez cette espèce comme chez P. similis, des glandes adhésives sont réparties en des points précis de la face ventrale de chaque segment, formant des organes adhésifs.

La disposition ordonnée des glandes épidermiques en liserés longitudinaux paraît liée à un mode de vie plus interstitiel.

Chez Protodriloides : les glandes épidermiques sont éparses dans l'épiderme de P. symbioticus tandis que chez P. chaetifer elles sont alignées en liserés longitudinaux très nets (JOUIN 1966, fig. 5). Cette espèce de forme très allongée est capable de migrations verticales dans le sédiment où elle manifeste des possibilités de pénétration supérieures à celles de P. symbioticus. Il semble qu'ici aussi, la disposition des glandes épidermiques en liserés longitudinaux soit liée à un mode de vie nettement interstitiel (avec migrations verticales dans le sédiment).

L'épiderme riche en glandes se distingue nettement sur le vivant, de celui de Protodrilus, par la présence d'inclusions pigmentées (ici en jaune-vert), semblables à celles que l'on observe chez les Ctenodrilinae (Ctenodrilus et Raphidrilus par exemple) ainsi que chez les Oligochètes de la famille des Aelosomatidae. La présence d'une cuticule relativement épaisse (4 μ) est également très caractéristique du genre Protodriloides.

Les cellules à inclusions vertes, si évidentes sur les animaux vivants, ne sont représentées sur coupes histologiques que par des vacuoles sans contenu colorable. Ce type d'épiderme vacuolaire a été mis en évidence par P. AX(1966) chez plusieurs espèces interstitielles appartenant à différents groupes : Annélides, Gastrotriches et Turbellariés ; l'auteur voit dans ce tissu vacuolaire et probablement turgescent qu'il appelle "chordoïde", une couche de soutien et de protection représentant un véritable caractère adaptatif de la faune interstitielle.

Comme cela est signalé au sujet de Protodrilus albicans, les vacuoles correspondent ici aussi au terme ultime de l'évolution des glandes épidermiques. Chez Protodriloides les glandes épidermiques à sécrétion fibreuse, proches des glandes bacillaires de Protodrilus sont très abondantes dans l'épiderme et montrent aussi une évolution du contenu sécrétoire : les fibres serrées les unes contre les autres dans les cellules glandulaires jeunes, ont un aspect "éclaté" ou en réseau dans des cellules plus âgées, qui évoluent vers un aspect vacuolaire.

Ainsi dans les deux genres, les espèces les moins interstitielles ont un revêtement glandulaire régulier (ex.: Protodrilus albicans, P. purpureus etc. et Protodriloides symbioticus) tandis que les espèces les plus interstitielles ont des glandes épidermiques groupées au sein de liserés glandulaires longitudinaux (Protodrilus adhaerens et Protodriloides chaetifer). Les glandes épidermiques ont probablement un rôle protecteur et dans les deux genres le stade ultime de l'évolution des glandes semble correspondre à la formation de vacuoles, incolores chez Protodrilus, pigmentées de jaune-vert chez Protodriloides.

A côté des particularités de l'épiderme, des différences dans le développement de la musculature oblique et dans l'emplacement des cordons nerveux ventraux apparaissent clairement entre les deux genres (Fig. 23 et 24).

2) Les muscles obliques

Chez Protodrilus, les bandelettes de muscles obliques bien développées sont tendues dans les cavités coelomiques entre la paroi ventrale où elles s'attachent sur la membrane basale au-dessus des cordons nerveux ventraux et les parois latérales du corps où elles s'insèrent sur la membrane basale de l'épiderme (Fig. 23).

Chez Protodriloides (Fig. 24), les muscles obliques sont très réduits et la forme aplatie que présente la face ventrale est probablement due à cette régression.

De minces cloisons obliques sont formées par l'accolement de lames qui prennent naissance, au niveau de la membrane basale, de part et d'autre de chaque cordon nerveux et rejoignent latéralement la membrane basale de l'épiderme glandulaire des liserés latéro-dorsaux.

Ces cloisons obliques qui paraissent être de simples prolongements de la membrane basale de l'épiderme, mais correspondent en réalité à des muscles obliques rudimentaires, séparent ainsi la cavité générale en trois chambres.

La réduction des muscles obliques chez Protodriloides est remarquable et paraît être en relation avec le type de locomotion, principalement "ciliaire"

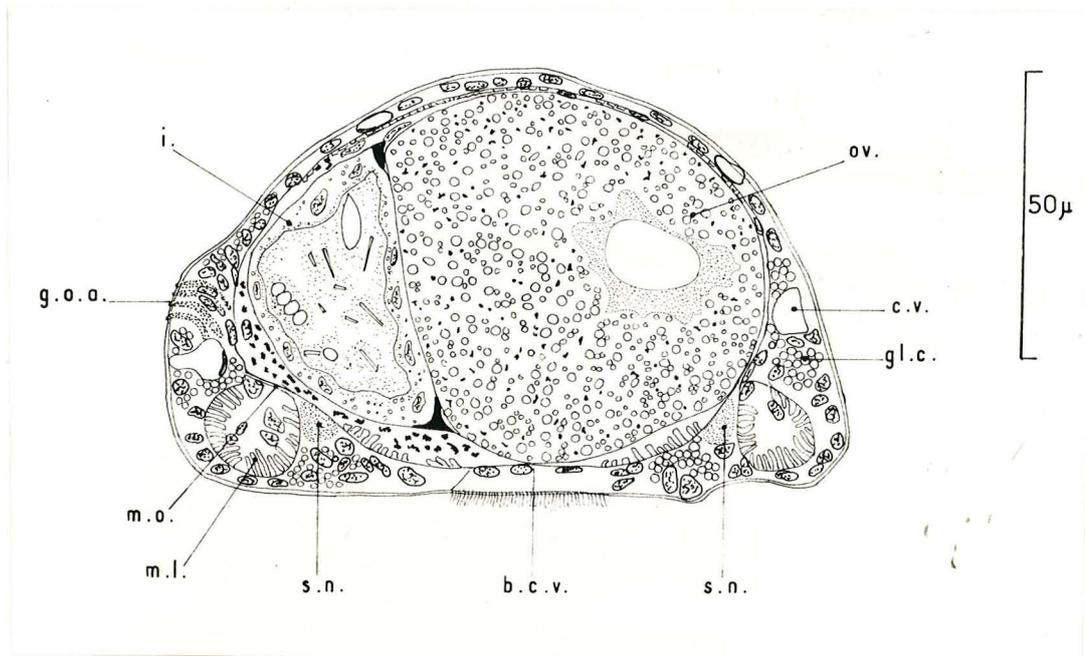


Fig. 24 : Coupe transversale de Protodriloides symbioticus ♀ , montrant le volume occupé par un ovocyte . Table des légendes p. 142.

chez Protodrilus, la locomotion se fait chez Protodriloides par élongations et contractions successives de la musculature longitudinale. Chez Protodrilus, la musculature oblique qui cloisonne les cavités coelomiques tout le long du corps s'oppose à une telle souplesse de la paroi du corps et interdit ces mouvements d'élongation longitudinale : les muscles obliques soutiennent les parois du corps et agissent en quelque sorte comme antagonistes de la musculature longitudinale.

Chez Protodriloides, les muscles obliques réduits à de minces cloisons ne jouent plus ce rôle antagoniste de la musculature longitudinale devenue prédominante.

La regression de la musculature oblique s'accompagne chez Protodriloides d'un aplatissement de la face ventrale. L'écartement des deux cordons nerveux ventraux paraît en être aussi une conséquence.

Remarques sur la paroi musculaire :

La couche de muscles circulaires manque totalement chez Protodrilus comme chez Protodriloides. La musculature longitudinale est formée chez les deux genres par des lamelles musculaires insérées sur la membrane basale de l'épiderme et dressées perpendiculairement à lui. Elles forment un revêtement continu, interrompu seulement par les muscles obliques. Sur les coupes transversales, chaque lamelle musculaire montre une série de fibrilles superposées les unes sur les autres et coupées transversalement ; les mêmes lamelles musculaires observées à plat sur des montages in toto ou des coupes longitudinales montrent une double striation oblique : elles sont donc formées de deux demi-lamelles ayant chacune des fibrilles toutes parallèles mais croisées avec celles de la demi-lamelle associée. Ces lamelles correspondent aux fibres à double striation oblique décrites par A. PRENANT (1929) chez les Polychètes. Sur les coupes transversales on distingue la coupe de ces fibrilles sous l'aspect d'un trait transversal unique au lieu de deux points.

Les mêmes lamelles sont visibles dans la musculature longitudinale de Saccocirrus.

3) Les cordons nerveux ventraux,

chez tous les Archiannélides sont intimement liés à l'épiderme.

Chez Protodrilus, ils ont une structure uniforme tout le long du corps et ne présentent pas de concentrations ganglionnaires ni de commissures segmentaires, caractères qui sont généralement considérés comme primitifs (Fig. 23 B, C, D).

Notons que ces caractères se retrouvent chez des Polychètes de petite taille comme Tomopteris (ÅKESSON, 1963); une position épithéliale du système nerveux se rencontre également chez certains Spionidae, Syllidae, Ophelidae, Maldanidae (BULLOCK et HORRIDGE 1965).

Par ailleurs chez P. albicans (Fig. 23 A), forme relativement grande, les cordons nerveux ventraux sont séparés de l'épiderme par une mince couche de muscles "transversaux", muscles dont on ne trouve aucune trace chez les autres espèces de Protodrilus, ni même chez les autres genres d'Archiannélides de taille comparable à celle de cette espèce (Saccocirrus et Polygordius par exemple).

Ce fait revêt une certaine importance et montre que la position épithéliale du système nerveux pourrait être une simple conséquence de la petite taille de ces formes et des régressions que cela entraîne ; on peut supposer que les cordons nerveux ventraux se trouvent au contact de l'épiderme par suite de la disparition de la musculature circulaire : chez P. albicans, forme de grande taille à cellules très nombreuses, les deux muscles qui séparent les cordons nerveux de l'épiderme peuvent être considérés soit comme des néoformations liées aux modes de locomotion, plus variés chez cette espèce (elle peut quitter le sédiment et nager par instants en pleine eau), soit comme un reste de musculature circulaire si l'on admet l'hypothèse que les Protodrilidae dérivent de Polychètes de plus grande taille.

Chez Protodriloides, les cordons nerveux liés à l'épiderme sont situés plus profondément que chez Protodrilus ; ils sont largement écartés l'un de l'autre et situés au-dessus de deux liserés glandulaires longitudinaux qui bordent la bande ciliée ventrale (Fig. 24).

La disposition des cordons nerveux est donc très différente chez Protodrilus, où ils sont rapprochés l'un de l'autre (notamment chez P. brevis, Fig. 23 C) et chez Protodriloides où ils sont largement écartés. Ces dispositions sont probablement liées à la forme de la section transversale (ronde chez Protodrilus, aplatie ventralement chez Protodriloides) elle-même dépendante de l'importance variable de la musculature oblique, véritable élément de maintien de la forme circulaire du corps chez Protodrilus.

Une autre différence anatomique fondamentale entre les deux genres concerne la morphologie de la région préorale et plus particulièrement de celle du cerveau.

B) Morphologie du cerveau

Je n'indiquerai ici que la topographie générale des structures observées, sans pouvoir préciser leurs connexions, n'ayant pas appliqué les méthodes particulières à l'étude du tissu nerveux.

1) Chez Protodrilus : le cerveau est logé tout à fait à l'avant de la tête et, à première vue, est limité postérieurement par l'anse que forment dans la tête les deux canaux tentaculaires (Fig. 26 A).

Il comprend une masse de neuropiles à peu près sphériques recouverte antérieurement par les noyaux des cellules nerveuses, confondus avec les noyaux épidermiques. La microscopie optique ne permet pas de distinguer de membrane basale séparant l'épithélium, des noyaux des cellules nerveuses.

Ventralement aux canaux tentaculaires, le neuropile s'étend un peu plus vers l'arrière ; il donne latéralement, les deux cordons nerveux periesophagiens. Prolongeant la calotte antérieure de cellules nerveuses, deux rangées de noyaux accompagnent latéralement les cordons nerveux periesophagiens. Ils longent l'épiderme dans les régions buccale et pharyngienne et se rapprochent l'un de l'autre dans le premier segment : à ce niveau, il existe un renflement ganglionnaire pair très net, mais tout le long du corps les cordons nerveux ventraux, liés à l'épiderme, ont une structure uniforme.

Système nerveux stomatogastrique : PIERANTONI (1908) a décrit deux nerfs stomatogastriques partant de la partie postérieure du cerveau vers l'oesophage. Des coupes frontales faites à un niveau assez dorsal permettent en effet de voir les deux cordons nerveux longeant l'épiderme ; accompagnés de nombreux noyaux les deux nerfs se réunissent par une commissure transversale post-oesophagienne, juste au niveau de la pièce masticatrice du bulbe pharyngien (voir Fig. 27).

Les organes sensoriels céphaliques sont les statocystes et les organes nucaux (quelques espèces possèdent en plus des taches oculaires). Les statocystes situés à l'avant de la tête se logent au sein des cellules ganglionnaires tandis que les organes nucaux sont innervés par la partie postérieure du cerveau ; chez P. hypoleucus, une coupe parasagittale passant par l'organe nucal et le statocyste montre également, à l'avant du cerveau, le départ du nerf tentaculaire et son prolongement dans le tentacule, du côté interne de celui-ci, juste sous l'épiderme.

2) Chez Protodriloides : observée sur les animaux vivants (Fig. 25), l'extrémité antérieure est tout à fait différente de celle de Protodrilus, du fait de l'absence de canaux tentaculaires. Les tentacules pleins chez Protodriloides, prolongent la tête vers l'avant ; ils ne se détachent pas facilement comme ceux de Protodrilus réunis à la tête par une base plus fragile.

Le cerveau s'étend davantage vers l'arrière chez Protodriloides (Fig. 26 B) et a un aspect plus complexe que celui de Protodrilus. Vu dorsalement, le

cerveau a l'aspect d'une masse de forme triangulaire, étroite à l'avant, plus large à l'arrière. De nombreux noyaux sont visibles à l'avant tandis que le neuropile occupe le centre et la base du triangle.

Deux nerfs partent du neuropile vers l'avant et se prolongent dans les tentacules dont ils longent la face interne, comme chez Protodrilus.

En arrière de la masse cérébroïde principale, on distingue des formations paires contenant de nombreux noyaux que l'on peut qualifier de ganglions : je ne peux indiquer ici que la topographie générale de ces ganglions sans indiquer leurs connexions.

Chez P. chaetifer, comme chez P. symbioticus, une masse ganglionnaire bilobée est accolée dorsalement à la partie postérieure du cerveau : elle est volumineuse et formée de deux ganglions symétriques (gg I) délimitant entre eux un espace lacunaire médian. Toujours dorsalement, deux autres petits ganglions sphériques (gg II) sont visibles à l'arrière des précédents, près de l'axe de symétrie (Fig. 25 et 26 B).

D'autre part, on distingue latéralement deux paires de ganglions au sein desquels se trouvent des organes sensoriels (O.S.1. et O.S.2.) qui n'ont jamais été décrits jusqu'ici. Ces ganglions sont logés dans les espaces latéraux laissés par les deux gros ganglions annexes, sur les bords antérieurs et postérieurs de ceux-ci.

Les organes sensoriels de Protodriloides :

P. chaetifer et P. symbioticus sont dépourvus d'yeux pigmentaires ; REMANE (1926) avait mentionné la présence de statocystes chez P. chaetifer sans toutefois préciser leur emplacement, tandis que PIERANTONI (1908) les représentait immédiatement en avant du cerveau chez P. symbioticus. N'ayant pas trouvé trace de pareils organes, je signalais l'absence d'yeux et de statocystes chez les deux espèces de Protodriloides (JOUIN 1966).

Depuis, l'examen de nombreux specimens m'a permis de repérer deux paires d'organes sensoriels d'aspect identique chez les deux espèces et occupant par rapport au cerveau exactement les mêmes positions (Fig. 25 et 26 B). Ces organes, observés sur le vivant, sont constitués par un corps apparemment anhiste enroulé en spirale sur lui-même et ayant deux extrémités libres. L'observation au plus fort grossissement permet de voir que l'une des extrémités s'élargit en un renflement portant une fine striation. Cette même structure se retrouve chez les deux espèces.

Bien qu'ils ne possèdent pas de cupule pigmentaire, ces organes sont probablement photorécepteurs. Des cellules photoréceptrices assez comparables ont été décrites par CLARK (1956) chez Nephtys ; situées dans la partie

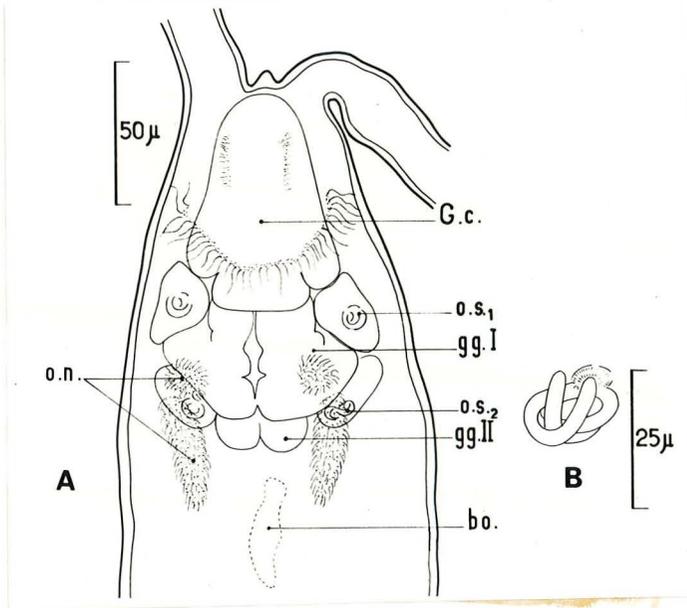


Fig. 25: Protodriloides chaetifer , A: vue dorsale de la tête d'après un animal vivant, montrant l'emplacement des deux paires d'organes sensoriels. B: aspect de l'un de ces organes, comprimé et vu à un plus fort grossissement.

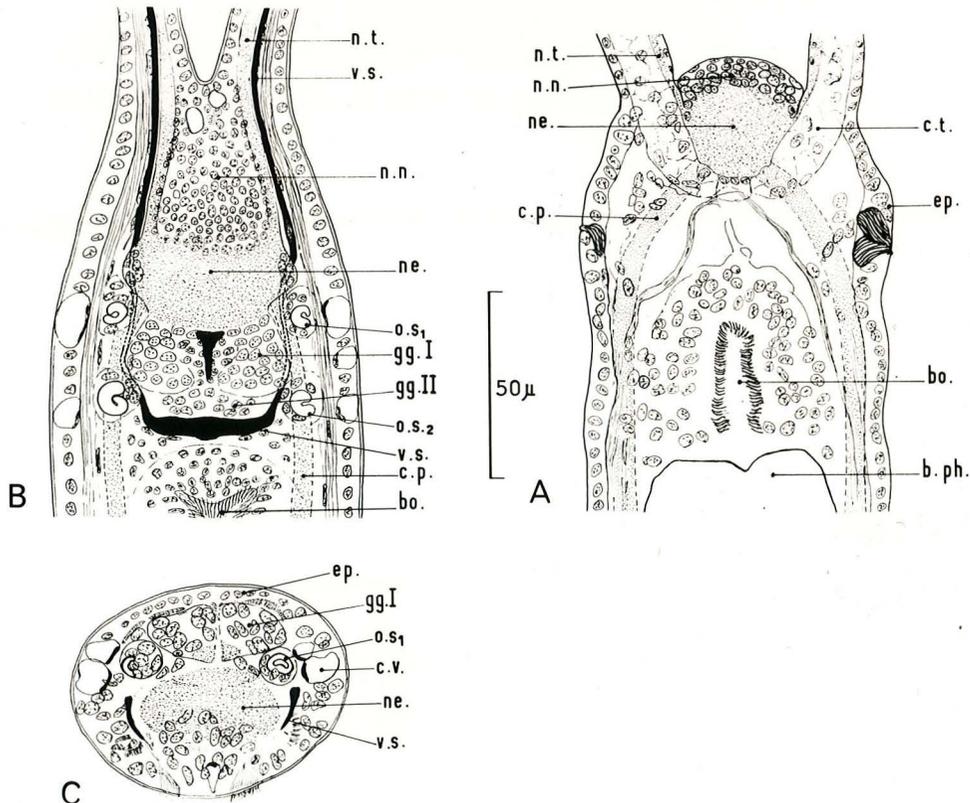


Fig. 26: A: coupe frontale de la tête de Protodrilus hypoleucus . B: coupe frontale de la tête de Protodriloides symbioticus. C: coupe transversale de la tête de P. symbioticus au niveau de la première paire

antérieure du prostomium, en dehors du cerveau ces cellules sont également dépourvues de cupule pigmentaire.

L'existence de tels photorécepteurs dépourvus de cupules pigmentaires chez Protodriloides serait à l'origine du comportement de P. symbioticus observé par GRAY (1966) dans des expériences sur l'influence de la lumière. Placé à la frontière d'une zone lumineuse et d'une zone d'ombre, l'animal n'est pas capable d'un choix rapide, à l'inverse de Nerilla antennata, espèce qui, pourvue d'yeux à cupule pigmentaire et à cristallin, fuit la lumière en se dirigeant à l'opposé de la source lumineuse ; P. symbioticus hésite et cherche à s'orienter vers la zone d'ombre par des mouvements de tête oscillants et exploratoires.

Les organes sensoriels sont situés chacun dans la partie la plus interne de leur ganglion respectif (Fig. 26 C). Il serait nécessaire de faire des colorations spécifiques du système nerveux pour voir quelles sont les relations de ces ganglions avec le cerveau.

La disposition générale du cerveau et des ganglions annexes est la même chez les deux espèces du genre Protodriloides ; chez la plus petite des deux espèces, P. symbioticus, ces structures ne montrent pas de régression contrairement à certaines autres (bulbe pharyngien notamment).

C) Etude des bulbes pharyngiens

JÄGERSTEN au cours d'études consacrées à Dinophilus et à Protodrilus rubropharyngeus s'est intéressé à la morphologie et à la structure des bulbes pharyngiens. Son étude porte essentiellement sur les bulbes pharyngiens de Dinophilus et de Protodrilus (JÄGERSTEN 1947) ; elle ne s'appuie que sur les travaux antérieurs (SALENSKY, 1907, PIERANTONI, 1908, GOODRICH, 1901 et 1912) en ce qui concerne Saccocirrus et Nerilla. Néanmoins, JÄGERSTEN rassemblant toutes ces données, relève des similitudes de structures entre les bulbes pharyngiens des quatre genres précités : sur ces bases il envisage une origine commune des Saccocirridae (famille réunissant selon certains auteurs Saccocirrus et Protodrilus), Dinophilidae et Nerillidae ; la famille des Polygordiidae, dépourvue de toute trace de bulbe pharyngien s'écarte des trois autres. Cela n'implique pas, précise l'auteur que ces trois familles forment à l'heure actuelle un groupe monophylétique homogène.

OHM (1963), comme JÄGERSTEN, souligne l'intérêt que présente une étude des bulbes pharyngiens dans la recherche des parentés entre famille d'Archianéélides et de Polychètes et approfondit l'étude de cet organe chez différents genres de Dinophilidae ; certains de ses résultats infirment ceux de JÄGERSTEN.

Etant donné l'importance attachée par plusieurs auteurs à la structure des bulbes pharyngiens dans les discussions phylogéniques, j'ai examiné cet organe chez Protodrilus, Protodriloides et Saccocirrus ainsi que chez différents genres de la famille des Nerillidae (dans la 2ème partie de ce travail sur les Archiannelides).

1) Etude du bulbe pharyngien de Protodrilus

JÄGERSTEN (1947) distingue dans le bulbe pharyngien de Protodrilus trois parties : le muscle bulbaire ("muscle transversal" de SALENSKY), le muscle sagittal et la pièce masticatrice ("Kiefferplatte" de SALENSKY, "corpo jolino" de PIERANTONI ou "Jaw plate" de JÄGERSTEN). Selon lui, seul le muscle bulbaire de Protodrilus serait l'homologue de tout le bulbe pharyngien de Dinophilus : il serait formé de cellules musculaires discoïdales, chaque cellule possédant des fibrilles orientées dans deux directions croisées, comme celles qu'il décrit chez Dinophilus. JÄGERSTEN souligne cependant que l'organisation du muscle bulbaire de Protodrilus n'est pas aussi simple que chez Dinophilus et reconnaît que, ni lui, ni ses prédécesseurs n'ont pu élucider vraiment sa structure.

Cette structure est difficile à comprendre chez la plupart des espèces où le bulbe est volumineux : dans ce cas il est en effet pourvu d'un grand nombre de fibres musculaires entre lesquelles s'intercalent des éléments conjonctifs qui rendent sa structure très complexe.

Comme nous l'avons vu, la variation de taille c'est-à-dire la variation du nombre des cellules est importante chez Protodrilus ; la diminution du nombre des cellules entraîne au niveau du bulbe pharyngien une simplification de la structure générale sans que disparaissent les éléments fondamentaux qui constituent l'organe. Ainsi le bulbe pharyngien extrêmement régressé chez P. similis, comprend néanmoins les trois éléments essentiels : muscle bulbaire, muscle sagittal et pièce masticatrice.

L'organisation du bulbe pharyngien a donc été étudiée chez une espèce de petite taille, P. hypoleucus, où il présente une structure plus simple, les lamelles musculaires étant assez peu nombreuses.

- Organisation du bulbe pharyngien chez P. hypoleucus

Le bulbe pharyngien est un ensemble musculaire et glandulaire formé autour d'une invagination de la paroi postérieure de la

cavité buccale : il comprend deux muscles et un système masticateur (Fig. 27).

Les muscles : le plus interne est le muscle bulbaire (m. b.) situé tout entier ventralement à l'invagination stomodéale, le plus externe est le muscle sagittal (m. s.) qui, sous la forme d'une bande médiane étroite, enveloppe le muscle bulbaire ; il finit dorsalement à l'invagination stomodéale où il supporte un troisième élément : le système masticateur ("Jaw prominence" de JÄGERSTEN). Le système masticateur comprend lui-même trois parties : la pièce masticatrice proprement dite (p. m.), le massif cellulaire sécréteur (m. s. s.) qui la surmonte et les muscles capables de la mouvoir.

L'épithélium de l'invagination stomodéale montre un liseré cuticulaire et a perdu toute ciliature; il présente en outre un aspect très modifié avec de fortes fibrilles de soutien.

La disposition topographique des divers éléments qui constituent le bulbe pharyngien chez les différentes espèces de Protodrilus, est conforme à ce plan et en accord avec les données de JÄGERSTEN; cet auteur cependant, ne mentionne pas le massif cellulaire sécréteur logé entre les muscles de la pièce masticatrice.

- Structure des différents éléments

OHM (1963) a établi qu'il existe chez Dinophilus et Trilobodrilus (Dinophilidae) un muscle bulbaire formé de lamelles accolées deux à deux, chaque lamelle ou cellule musculaire ayant des fibrilles, toutes parallèles, à direction croisée avec celles de la lamelle associée. Ces lamelles accolées se séparent par endroits et montrent au minimum deux noyaux: selon OHM il y a donc deux lamelles musculaires et non une seule, comme le pensait JÄGERSTEN, dans l'élément musculaire discoïdal à striation croisée.

Ces auteurs n'ont pas rattaché les faits observés chez les Archiannélides à ce que l'on sait de la structure des muscles chez les Polychètes. A. PRENANT (1929) a décrit la disposition des lamelles musculaires dans la musculature longitudinale de plusieurs Polychètes et leur structure : chaque lamelle se dédouble en deux demi-lamelles dont les fibrilles se croisent. Ce type de lamelle musculaire dite à double striation oblique est répandu chez les Polychètes. Ces lamelles sont plongées dans un sarcoplasme nucléé et les noyaux, sauf rares exceptions, sont toujours extérieurs aux lamelles.

BOULIGAND (1966) a démontré que ces fibres à double striation oblique, que l'on croyait jusqu'alors lisses chez les Polychètes, sont en réalité striées : les stries obliques de la double striation correspondent non pas à des myofibrilles, mais aux bandes sombres A (ensemble des filaments épais) des sarcomères disposées obliquement. Il précise dans son travail que le

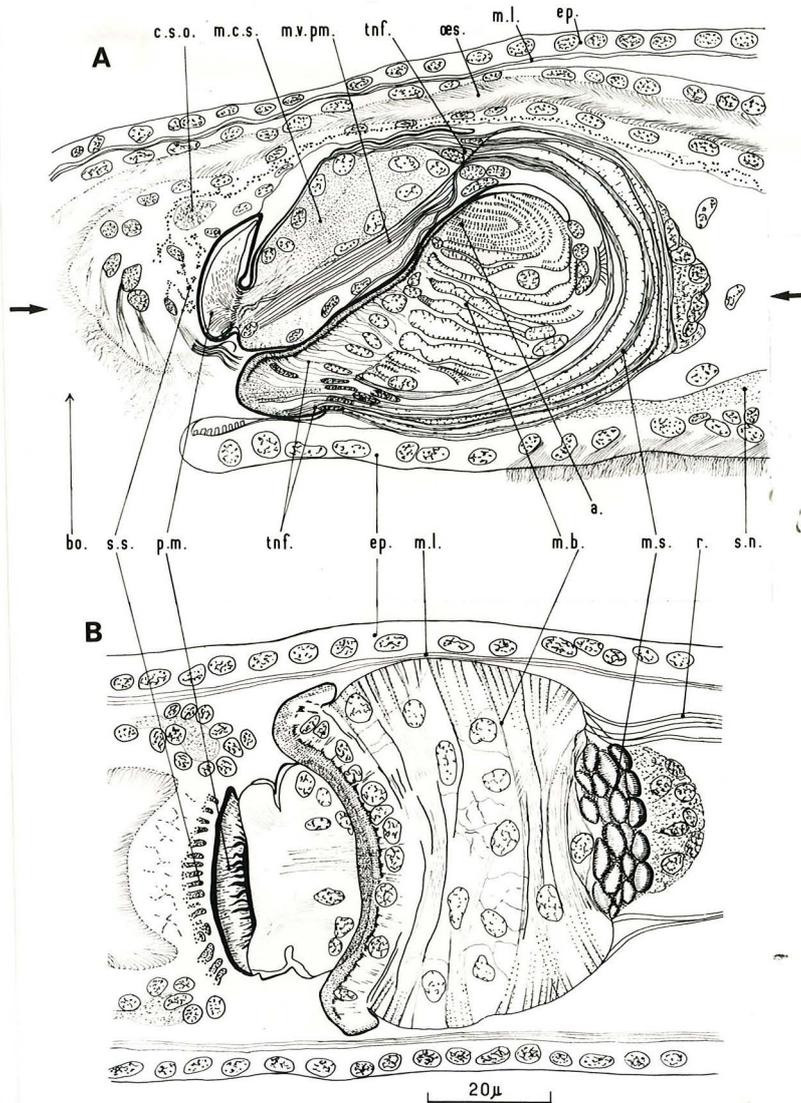


Fig. 27: Bulbe pharyngien de *Protodrilus hypoleucus* ; A: coupe sagittale ; B: coupe frontale faite au niveau indiqué en A par deux flèches. Même échelle pour les deux dessins. Table des légendes p. 442.

terme de "myofibrille" doit donc être mis entre guillemets.

Mon travail n'ayant pas dépassé l'étape de l'optique photonique je n'ai pas la preuve que, dans les muscles de Protodrilus, les fibrilles observées correspondent à des bandes A de sarcomères ; j'utiliserai donc ce terme sans guillemets bien qu'il soit probablement impropre.

L'examen du bulbe de P. hypoleucus en microscopie photonique montre que les muscles qui constituent cet organe ne diffèrent pas dans leur structure des muscles de la paroi du corps (muscles longitudinaux) où l'on peut observer la double striation oblique au sein d'une lamelle musculaire.

a) le muscle bulbaire :

Sur une coupe sagittale ce muscle (m. b.) apparaît formé de lamelles musculaires empilées les unes sur les autres et limitées vers l'avant et dorsalement par l'épithélium de l'invagination stomodéale dont elles sont séparées par une membrane basale peu nette ; vers l'arrière et ventralement, elles sont limitées par le muscle sagittal.

Au niveau le plus dorsal du muscle bulbaire, (plus précisément en a, Fig. 27 A), les lamelles sont courtes et montrent chacune deux rangées de myofibrilles coupées transversalement et séparées par un espace très mince : ces lamelles serrées les unes contre les autres à ce niveau, correspondent aux lamelles musculaires décrites par PRENANT (op. cit.) chez les Polychètes.

Sur la coupe sagittale (Fig. 27 A) les lamelles ont un trajet arqué de plus en plus ouvert à mesure que l'on s'éloigne du point a. Non seulement elles deviennent de plus en plus longues vers la face ventrale, mais elles semblent aussi devenir de plus en plus lâches et s'accolent les unes aux autres par deux. Elles présentent cet aspect vers le milieu du muscle où elles suivent un trajet à peu près horizontal.

Les fibrilles sont moins nombreuses à ce niveau ; les espaces visibles correspondent à l'écartement des deux demi lamelles comme l'indiquent les fibrilles éparses qui tapissent les parois des espaces vides.

L'aspect des lamelles musculaires au niveau (a) suggère qu'elles sont plus jeunes à ce niveau et que probablement elles y prennent naissance ; il n'y a apparemment pas de noyaux au niveau des lamelles "jeunes" mais on les observe plus bas au niveau où les lamelles se disjoignent et il semble qu'ils puissent être à l'intérieur de la lamelle.

Les lamelles musculaires sont plaquées antérieurement contre l'épiderme de l'invagination stomodéale, tandis que, à l'autre extrémité, elles remontent le long du muscle sagittal qui enveloppe à l'arrière le muscle bulbaire. Les noyaux sont épars et se trouvent soit au milieu du muscle bulbaire (niveau des lamelles accolées et disjointes) soit vers le muscle sagittal.

Des coupes frontales (Fig. 27 B) révèlent le trajet oblique et croisé des fibrilles ; cet aspect a été décrit chez les Dinophilidae et chez Protodrilus par JÄGERSTEN (1949) qui voyait la striation double au sein d'une même cellule et par OHM (1963) pour qui deux cellules accolées constituent cet élément à double striation chez les Dinophilidae.

La coupe frontale (Fig. 27 B) montrerait, si elle passait par une seule lamelle (ce qui est impossible, les lamelles n'étant pas planes), la double striation oblique sur toute la surface du muscle bulbaire ; on n'aperçoit cette double striation que par endroits. Les points que l'on voit le long des fibrilles sur les bords du muscle bulbaire correspondent à autant de fibrilles coupées.

b) le muscle sagittal :

Ce muscle (m. s.) forme autour du muscle bulbaire une enveloppe fermée à l'arrière qui se rabat vers l'avant au-dessus de l'invagination stomodéale.

Le muscle sagittal est formé de fibres musculaires en forme de tubes plus ou moins aplatis. Sur la face interne des tubes sont alignées les fibrilles musculaires.

Une coupe frontale dans le muscle au niveau le plus ventral montre la double striation oblique des fibrilles (en disposition hélicoïdale en réalité).

En fait il est difficile de dire si le muscle sagittal est formé de fibres tubulaires hélicoïdales ou de fibres à double striation oblique : coupé transversalement, ce muscle, montre tantôt des fibres tubulaires individualisées tantôt des tubes aplatis communiquant entre eux.

Mais comme la fait remarquer BOULIGAND (1966) "il n'y a pas de différence fondamentale entre ces deux types de fibres que l'on distingue seulement par la forme plus ou moins allongée de leur section transversale". D'après la figure 27 B la section transversale du muscle sagittal montre qu'il semble formé de fibres hélicoïdales.

Le muscle sagittal a une largeur et une épaisseur définies ; il ne s'étend jamais sur toute la largeur du bulbe pharyngien et chez P. hypoleucus, il occupe en largeur un peu plus du tiers du bulbe, ce qui correspond à la juxtaposition d'environ six fibres musculaires. En épaisseur on compte environ 4 rangées de fibres superposées et concentriques (Fig. 27 A et B).

c) l'épithélium de l'invagination :

Au niveau le plus ventral l'épithélium auquel s'attache le muscle sagittal présente un aspect très modifié (Fig. 27 A) : les cellules sont très allongées et pourvues de fortes fibrilles (t. n. f.). Selon JÄGERSTEN il se pourrait que chez P. rubropharyngeus ces cellules donnent naissance au

muscle sagittal ; l'auteur se garde cependant d'être affirmatif étant donné qu'il a distingué dans le bulbe pharyngien d'une autre espèce une membrane basale, séparant l'épithélium, du muscle sagittal.

Chez toutes les espèces que j'ai examinées une membrane basale, difficile à voir sur coupes mais très nette sur montages in toto, sépare toujours le muscle sagittal, des cellules de l'épiderme invaginé et il ne peut être question de cellules myoépithéliales à ce niveau. JÄGERSTEN avait déjà noté que selon les espèces la membrane basale était plus ou moins nette ; en conséquence, il avait interprété les fibrilles de l'épithélium comme des fibrilles de soutien. Par contre, au niveau du muscle ventral de la pièce masticatrice JÄGERSTEN a décrit des cellules myoépithéliales chez Protodrillus, données qui sont actuellement encore reprises par différents auteurs.

d) La pièce masticatrice :

C'est un élément très caractéristique du bulbe de Protodrillus, ne se retrouvant ni chez Protodriloides, ni chez Saccocirrus ni chez les Nerillidae et les Dinophilidae. C'est une petite pièce anhiste (p. m.), prenant les mêmes colorations que la cuticule, en face de laquelle perle la sécrétion salivaire (s. s.). Celle-ci provient des glandes salivaires situées le long du tube digestif dans un certain nombre de segments antérieurs. Chaque glande possède probablement un fin canal dans lequel la sécrétion chemine vers l'avant jusque dans la bouche. La présence de la pièce masticatrice paraît liée à celle des glandes salivaires chez Protodrillus. Chez Protodriloides et Saccocirrus où ces glandes n'existent pas la pièce masticatrice est également absente ; par contre, les Nerillidae et les Dinophilidae sont pourvus de glandes salivaires qui débouchent dans la cavité buccale, mais leur bulbe pharyngien ne porte pas de pièce masticatrice comparable à celle de Protodrillus.

A première vue le muscle sagittal semble se diviser dorsalement en deux faisceaux musculaires enchassant ^{le} un massif cellulaire ^{secréteur} interne ; ces deux parties correspondent aux muscles que JÄGERSTEN a appelés muscles antérieur et postérieur de la pièce masticatrice, terme que je préfère remplacer par muscle ventral et dorsal de la pièce masticatrice.

En réalité il existe une cloison nette (Fig. 27 A) qui coupe le muscle sagittal en biseau et le sépare ainsi des fibres du "muscle dorsal" de la pièce masticatrice, insérées de l'autre côté de la cloison.

- Ce "muscle dorsal" est constitué par quelques longues cellules à fortes fibrilles (t. n. f.) et dont les noyaux se situent au voisinage de la cloison oblique.

Cela diffère des observations de JÄGERSTEN qui dans son schéma du bulbe de P. rubropharyngeus, représente les noyaux des cellules du muscle dorsal de la pièce masticatrice en bordure de l'épithélium.

Chez P. hypoleucus, P. purpureus et P. adhaerens je les ai toujours observés près de la cloison oblique sur laquelle s'attache le muscle sagittal. L'aspect de ces cellules ne correspond pas à celui de lamelles musculaires mais à celui de cellules épithéliales allongées et pourvues de fortes fibrilles: on ne peut donc parler de muscle à ce niveau. La présence d'un liseré cuticulaire bordant dorsalement cette région prouve d'ailleurs qu'il s'agit de cellules épidermiques; le fait que cette cuticule soit plissée semble indiquer que toute cette partie dorsale à la pièce masticatrice est mobile. La nature des fibrilles qui parcourent ces cellules (à mon avis fibrilles de soutien) ne peut cependant pas être tranchée par le seul examen en microscopie photonique.

- Le muscle ventral de la pièce masticatrice (m. v. p. m.) est bien développé; une partie des lamelles du muscle sagittal (les plus internes) se prolonge dans ce muscle qui s'attache sur l'épiderme à la base de la pièce masticatrice. Ce muscle est pourvu de quelques noyaux; on ne peut parler de cellules myoépithéliales à ce niveau.

Chez P. purpureus ce muscle ventral s'attache sur des cellules étroites et allongées à noyaux bien visibles situés sous la pièce masticatrice (Fig. 28). Elles correspondent très nettement chacune, à l'insertion d'un faisceau de fibres musculaires: le muscle postérieur de la pièce masticatrice se délamine en plusieurs groupes de fibres et se termine en quelque sorte en éventail au niveau de ces cellules épithéliales allongées; celles-ci sont orientées perpendiculairement à la pièce masticatrice qu'elles paraissent maintenir.

Ces cellules correspondent à celles que JÄGERSTEN a décrites comme cellules myoépithéliales: à mon avis elles ne constituent pas le muscle (qui possède d'ailleurs plusieurs noyaux), mais indiquent ses différents points d'attache sur l'assise épidermique.

- Le massif cellulaire sécréteur n'a pas été mentionné par JÄGERSTEN; PIERANTONI (1908) a supposé qu'il sécrétait la pièce masticatrice.

Le cytoplasme de ces cellules montre un contenu sécrétoire s'écoulant sous forme de petits grains vers la pièce masticatrice formée d'une substance non granuleuse. La sécrétion granuleuse fait place à une substance fibrillaire au contact de la pièce masticatrice. Celle-ci prend les colorations de la cuticule alors que la substance fibrillaire est le plus souvent incolore. Les grains de sécrétion, comme la pièce masticatrice et la cuticule se colorent à la fuschine paraldéhyde et sont bleus à l'Azan ; à l'A P S ils ont une teinte rose pâle alors que la pièce masticatrice est rose vif comme la cuticule.

En résumé : cette étude histologique a permis de préciser quelques points concernant la structure des différents muscles dans le bulbe pharyngien de P. hypoleucus :

- 1) le muscle bulbaire est formé de lamelles à double striation oblique, disposées transversalement.
- 2) le muscle sagittal est formé de longues fibres musculaires tubulaires à fibrilles hélicoïdales, ayant toutes une direction longitudinale.
- 3) la pièce masticatrice est surmontée par un massif cellulaire sécréteur: il est probable que la sécrétion de ces cellules d'abord granuleuse puis fibrillaire pénètre dans la pièce masticatrice qui se renouvelle ainsi par cette sécrétion continue.

Plusieurs points restent à préciser :

- 1) la question des cellules myoépithéliales doit être réexaminée, et ne peut pas être tranchée avec certitude d'après l'examen de coupes en microscopie photonique. Cependant d'après l'étude faite sur P. hypoleucus et P. purpureus on peut dire que :

- a) en face du muscle bulbaire et du muscle sagittal les fibrilles de l'épithélium de revêtement sont des fibrilles de soutien ; une membrane basale existe entre cet épithélium et les muscles.

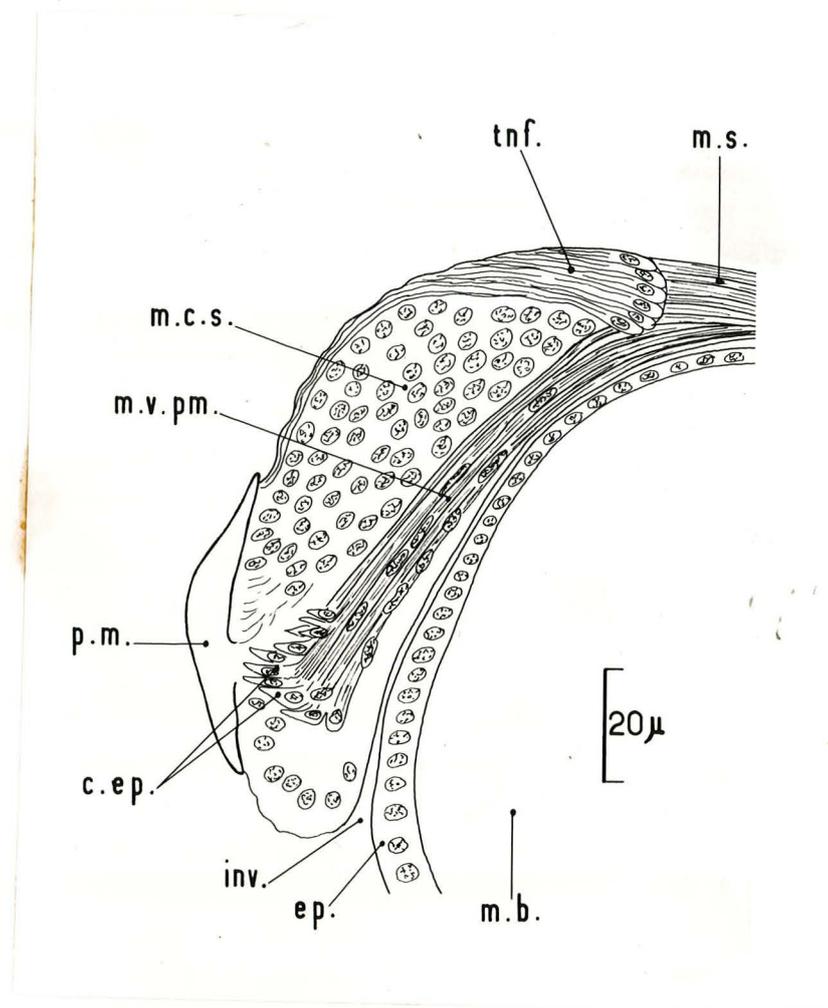


Fig. 28: Muscles de la pièce masticatrice du bulbe pharyngien de Protodrilus purpureus (d'après une préparation in toto) , montrant l'insertion du muscle ventral de la pièce masticatrice sur les cellules (c.ep.) de l'assise épidermique. Table des légendes p. 142.

b) le muscle ventral de la pièce masticatrice est un véritable muscle et n'est pas formé de cellules myoépithéliales. Chez P. purpureus les cellules épidermiques ventrales à la pièce masticatrice sur lesquelles le muscle s'attache sont étirées en longueur : elles correspondent aux points d'attache du muscle et ne sont pas des cellules myoépithéliales étirées en longueur et constituant le muscle comme JÄGERSTEN le décrit chez P. rubro-pharyngeus.

-2) L'origine du muscle bulbaire n'est pas élucidée, la disposition des lamelles musculaires les plus petites donne l'impression qu'elles prennent naissance au niveau le plus dorsal du muscle bulbaire et qu'elles se déplacent ventralement en s'allongeant considérablement ; elles entrent en contact avec le muscle sagittal et la cohésion est certainement très forte entre ces deux muscles.

-3) Il faut souligner encore ceci : sur une coupe sagittale le passage du muscle bulbaire au muscle sagittal est graduel dans la partie ventrale du bulbe et on ne peut tracer de frontière précise entre ces deux muscles étroitement liés.

2) Etude du bulbe pharyngien de Protodriloides

Comme chez Protodrilus, un bulbe pharyngien fait saillie dans la cavité buccale et se loge ventralement à l'oesophage.

Le bulbe pharyngien de Protodriloides est différent de celui de Protodrilus : il est en effet dépourvu de pièce masticatrice.

PIERANTONI (1908) a le premier remarqué la simplicité d'organisation du bulbe pharyngien chez P. symbioticus et l'absence de pièce masticatrice, fait qu'il a mis en relation avec le faible développement des glandes salivaires chez cette espèce (en réalité, les glandes salivaires n'existent pas chez Protodriloides JOUIN 1966 p. 148).

Le bulbe pharyngien est différent chez les deux espèces du genre Protodriloides et je l'étudierai en premier chez P. chaetifer.

- Le bulbe pharyngien de P. chaetifer :

Observé sur une coupe sagittale (Fig. 29 A), il comprend à première vue un muscle formant enveloppe (m. e.) comme le muscle sagittal de Protodrilus et un muscle logé à l'intérieur de cette enveloppe : le muscle bulbaire (m. b.). L'ensemble du bulbe pharyngien, comme chez Protodrilus est

formé au contact d'une invagination épidermique de la paroi postérieure de la cavité buccale (inv.). L'épiderme, dépourvu de ciliature, est visible le long de cette invagination profonde, soulignée par un liseré cuticulaire, mince au fond de l'invagination et plus épais vers la cavité buccale. L'épiderme invaginé présente de nombreux noyaux aux formes amœboïdes caractéristiques.

Ce pli épidermique sépare le bulbe en deux parties : l'une dorsale, située immédiatement sous l'oesophage, est relativement mince et entièrement formée par le cours dorsal du muscle "sagittal", tandis que l'autre ventrale, plus épaisse, contient le muscle bulbaire logé entre l'épiderme invaginé et le cours ventral du muscle "sagittal".

a) le muscle bulbaire (Fig. 29 A, m.b.)

Sur une coupe sagittale il apparaît comme chez Protodrilus formé de lamelles musculaires à fibrilles transversales. Mais la disposition et l'aspect de ces lamelles sont ici très différents :

- les lamelles sont disposées perpendiculairement à l'épiderme de l'invagination et conservent cette orientation dans toute l'épaisseur du muscle bulbaire.

- elles sont séparées les unes des autres par des cloisons nettes qui compartimentent ainsi le muscle bulbaire sur toute son étendue.

La microscopie photonique ne permet pas d'interpréter ces structures ; on peut simplement admettre, provisoirement, que les cloisons représentent les parois accolées des différentes lamelles musculaires : en effet ces cloisons suivent la disposition des lamelles, elles sont plus nombreuses au contact de l'invagination stomodéale que plus ventralement. Ainsi chaque cloison "primaire" se ramifie vers la partie la plus dorsale du muscle bulbaire en plusieurs cloisons secondaires et à chaque série de cloisons correspond une série de fibrilles musculaires.

Chaque lamelle, limitée par deux cloisons, montre la coupe transversale de fibrilles, visibles ici sous l'aspect d'une série de traits transversaux.

Les lamelles musculaires ont donc un aspect très différent de celles de Protodrilus et sont difficiles à interpréter. Il se peut qu'il y ait ici aussi une double striation oblique, les doubles rangées de fibrilles très rapprochées apparaissant fusionnées (traits transversaux) ; cependant il est évident que la structure fine du muscle bulbaire est différente de celle du muscle bulbaire de Protodrilus et que ce point demande une étude particulière.

b) le muscle "sagittal"

s'attache dorsalement au niveau d'une plaque épidermique épaisse bordée de cuticule, puis entoure le muscle bulbaire à l'arrière et se replie ventralement vers l'avant, où il se termine au niveau de l'épiderme ventral.

Alors que chez Protodrilus le muscle sagittal est étroit et forme une bande sagittale bien limitée, chez Protodriloides le muscle "sagittal" est large et enveloppe totalement le muscle bulbaire ; le terme de sagittal est donc impropre ici et il faut appeler ce muscle muscle d'enveloppe.

Il n'est pas formé comme chez Protodrilus de fibres musculaires hélicoïdales mais de fibres aplaties, semblables à celles du muscle bulbaire, à fibrilles bien visibles ; la double striation oblique n'a pas pu être mise en évidence.

Il n'y a pas de membrane basale visible entre les fibres de ce muscle et les noyaux de la plaque épidermique dorsale. L'épiderme au niveau de cette plaque, comme celui qui lui fait face le long de l'invagination, contient de nombreux noyaux aux formes amaéboïdes caractéristiques, mais on ne peut distinguer de membranes cellulaires. Cet épiderme dont les noyaux sont extrêmement serrés, contient de petits fibrilles de soutien très discrètes et d'aspect bien différent de celui des fortes fibrilles de l'épithélium qui borde le bulbe pharyngien chez Protodrilus.

Chez ces deux genres cette partie du bulbe bordée de cuticule est probablement utilisée par l'animal pour arracher les Diatomées situées à la surface des grains de sable.

Bien qu'il n'y ait pas de membrane basale très nette entre les cellules épidermiques de la plaque dorsale et les fibres du muscle sagittal il est probable que le muscle sagittal est un muscle véritable, d'origine mésodermique et qu'il n'y a pas de cellules myoépithéliales dans la constitution du bulbe pharyngien.

On remarque d'autre part, grâce à des préparations in toto, que la musculature longitudinale du corps se raccorde à la partie tout à fait ventrale du bulbe pharyngien et que certaines fibres musculaires longitudinales se recourbent et s'incorporent à la musculature du bulbe.

- Comparaison avec le bulbe pharyngien de Saccocirrus krusadensis

Avant d'aborder l'étude du bulbe pharyngien de P. symbioticus, il faut souligner ici l'identité d'organisation et de structure des bulbes pharyngiens de P. chaetifer et de Saccocirrus krusadensis (famille des Saccocirridae

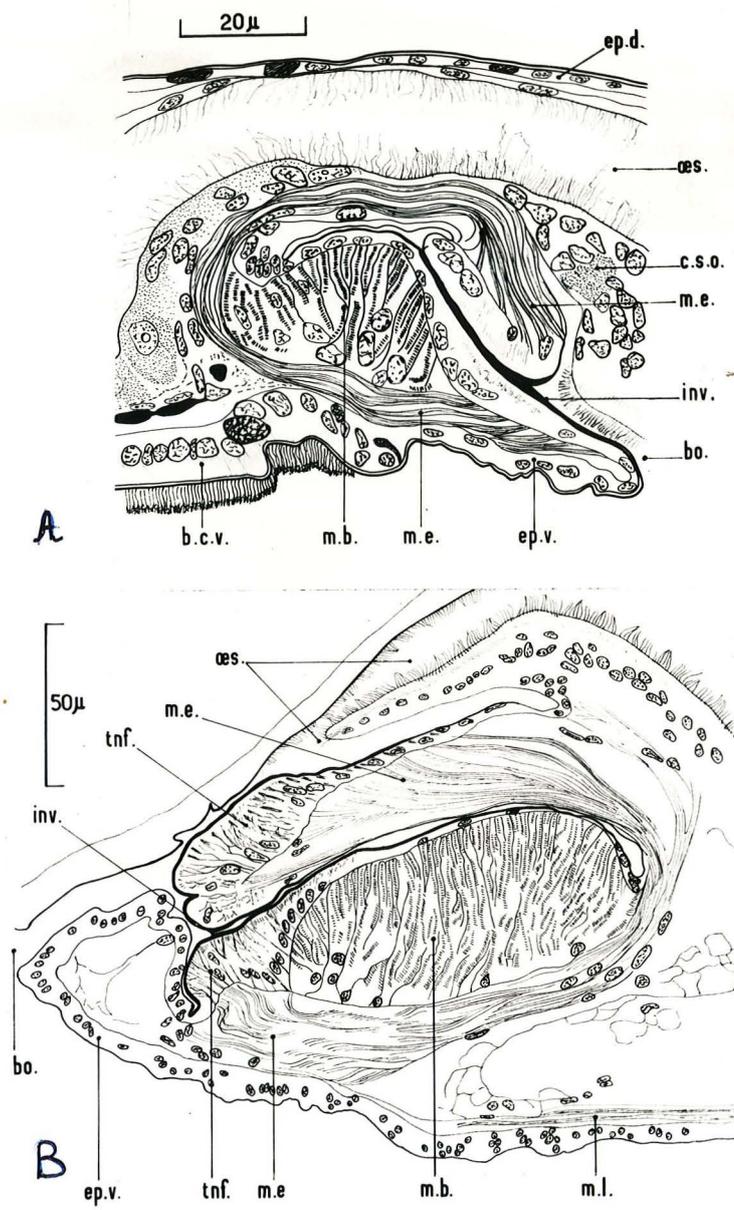


Fig. 29 : A: Coupe sagittale du bulbe pharyngien de *Protodriloides chaetifer*;
B: Coupe sagittale du bulbe pharyngien de *Saccocirrus krusadensis*.
Table des légendes p. 142.

Archiannélides).

Une figure représentant une coupe sagittale de la tête, donnée par GOODRICH (1901) dans un travail sur l'anatomie et les affinités du genre Saccocirrus ~~ALIKHUNI~~, m'a incitée à réexaminer la structure du bulbe pharyngien, organe qui dans ce genre, peut être présent ou manquer totalement.

Cette étude a été faite sur des spécimens récoltés à Naples en Mars 1967: je les ai attribués à S. krusadensis (espèce qui serait ainsi nouvelle pour la Méditerranée) bien que les soies diffèrent légèrement de celles de l'espèce type décrite de l'Océan Indien par ~~ALIKHUNI~~ ALIKHUNI (1948). Cette espèce vit à Naples dans le même sédiment que S. papillocercus dont elle a les dimensions; il est à peu près certain que l'étude de GOODRICH, faite à Naples, porte sur deux espèces qu'il a confondues sous le nom de la seule espèce alors connue : S. papillocercus. Le genre Saccocirrus comprend actuellement 11 espèces parmi lesquelles 6 (dont S. krusadensis) sont pourvues d'un bulbe pharyngien tandis que 5 (dont S. papillocercus) en sont totalement dépourvues.

Que dans le même genre, un organe aussi complexe puisse être ou non présent est un fait qui n'était pas connu jusqu'ici; JÄGERSTEN s'est appuyé uniquement sur le travail de GOODRICH pour affirmer l'existence d'un bulbe pharyngien chez Saccocirrus, et a considéré, comme les autres auteurs, que lorsque le bulbe pharyngien manquait, c'était parce-que l'animal l'avait perdu sous l'effet d'un traumatisme quelconque.

La figure 29 B représente une coupe sagittale du bulbe pharyngien chez S. krusadensis. On y voit : un muscle bulbaire (m. b.), ayant exactement la structure de celui de P. chaetifer c'est-à-dire formé de lamelles musculaires transversales isolées les unes des autres par des cloisons nettes et un muscle d'enveloppe (m. e.) se rattachant ventralement et dorsalement à l'invagination pharyngienne. L'épithélium contient des fibrilles de soutien qui paraissent ici plus fortes que chez P. chaetifer; dans l'ensemble le bulbe est d'ailleurs beaucoup plus développé chez Saccocirrus comme l'atteste le plus grand nombre de lamelles musculaires qui constituent le muscle bulbaire.

La structure des lamelles musculaires semble identique chez P. chaetifer et S. krusadensis. Ainsi du point de vue de la structure du bulbe pharyngien, Saccocirrus se rapproche non pas de Protodrilus comme le pensait JÄGERSTEN mais de Protodriloides.

Les différences fondamentales dans les deux types de bulbe pharyngien sont :

1) la présence d'une pièce masticatrice chez Protodrilus, paraissant liée à l'existence de glandes salivaires; il n'y a ni glandes salivaires, ni pièce masticatrice, chez Protodriloides et Saccocirrus.

2) le muscle bulbaire est constitué chez Protodrilus par des lamelles à double striation oblique, plus serrées au niveau le plus dorsal du muscle bulbaire ; il semble qu'il y ait là une zone précise où prennent naissance de nouvelles lamelles musculaires (point a). Chez Protodriloides et Saccocirrus le muscle bulbaire est formé de lamelles musculaires disposées verticalement et possédant de nombreuses fibrilles ; elles sont limitées par des cloisons (représentant sans doute les membranes sarcoplasmiques). Il semble que la croissance se fasse par dédoublement des lamelles et des cloisons.

3) le muscle sagittal formé de fibres tubulaires hélicoïdales est bien limité en largeur chez Protodrilus et supporte la pièce masticatrice ; chez Protodriloides et Saccocirrus au contraire, il y a une enveloppe musculaire continue formée de fibres longitudinales qui relie la partie dorsale de l'invagination épidermique à la partie ventrale. Sa structure paraît identique à celle du muscle bulbaire.

Dans les deux cas le fonctionnement de ce muscle "sagittal" permet le glissement des deux moitiés de l'invagination épidermique l'une sur l'autre.

- Le bulbe pharyngien de Protodrilus^{oides} symbioticus (Fig. 30)

Le bulbe pharyngien de petite taille et de forme arrondie chez P. symbioticus est également formé autour d'une invagination, ici très peu profonde, de la paroi postérieure de la cavité buccale. L'épiderme invaginé dépourvu de cils et bordé de cuticule sépare le bulbe en deux parties à peu près égales.

Le bulbe pharyngien est simplement formé de quelques lamelles musculaires constituant une enveloppe fermée autour d'un massif cellulaire interne peu volumineux : il n'y a pas de muscle bulbaire chez P. symbioticus.

a) Le muscle d'enveloppe :

Les lamelles musculaires forment une **enveloppe** fermée à l'arrière et sont superposées en 4 à 5 couches concentriques.

Une coupe sagittale (Fig. 30 A) révèle les lamelles sagittales continues depuis la paroi dorsale de l'invagination stomodéale jusqu'à la paroi ventrale. Une coupe horizontale (Fig. 30 B) révèle le trajet des lamelles fermant latéralement le bulbe : elles sont continues comme les lamelles sagittales.

La coupe sagittale montre aussi, dans la partie postérieure de l'enveloppe musculaire, la section transversale des fibrilles des bords latéraux du bulbe. Ainsi une coupe transversale passant au niveau postérieur du muscle d'enveloppe montre deux séries de fibrilles perpendiculaires (des fibrilles sagittales

et des fibrilles transversales).

Au niveau dorsal du bulbe les fibrilles n'aboutissent pas à une plaque épidermique aussi bien délimitée que chez P. chaetifer : elles se relient simplement à la face interne de l'épiderme ; des tonofibrilles s'insinuent entre les cellules épidermiques enfoncées parmi les fibrilles musculaires.

Au niveau ventral du bulbe, comme au niveau dorsal, les fibrilles musculaires se rattachent à l'épiderme qui présente là une petite invagination.

Sur une coupe transversale (Fig. 30 D) on distingue les lamelles musculaires concentriques formées par l'accolement des fibrilles longitudinales coupées, ici toutes transversalement ; on peut voir quelques noyaux entre les lamelles musculaires.

b) Le massif cellulaire interne :

Il n'y a pas de muscle bulbaire chez P. symbioticus : plusieurs gros noyaux sont rassemblés autour de l'invagination et occupent toute la moitié ventrale du bulbe et une partie de la moitié dorsale.

Dans ce massif cellulaire interne on distingue de fortes cloisons le long desquelles s'alignent quelques séries de fibrilles coupées transversalement (Fig. 30 A).

Discussion

L'étude du bulbe pharyngien de P. symbioticus permet de saisir un niveau de structure de cet organe particulièrement simple. Les deux espèces du genre Protodriloides ont dans l'ensemble une organisation anatomique semblable (en particulier les ganglions cérébroïdes et les organes sensoriels sont identiques) ; la différence de taille importante entre les deux espèces s'accompagne néanmoins d'un certain nombre de régressions chez la plus petite. Ainsi la simplicité du bulbe de P. symbioticus semble être le résultat d'une évolution régressive et non une simplicité primitive.

La simplification du bulbe pharyngien porte sur le muscle bulbaire : le massif cellulaire interne n'est pas organisé et contenant un petit nombre de cellules, semble rester en quelque sorte à un état larvaire.

P. symbioticus a une petite taille, un nombre peu élevé de cellules et sa croissance somatique s'arrête lorsque l'animal a atteint environ 15 segments ; cette espèce apparaît comme une forme néoténique par rapport à P. chaetifer où la croissance somatique se poursuit pendant toute la vie de l'animal, et où les individus les plus grands rencontrés ont environ 50 segments.

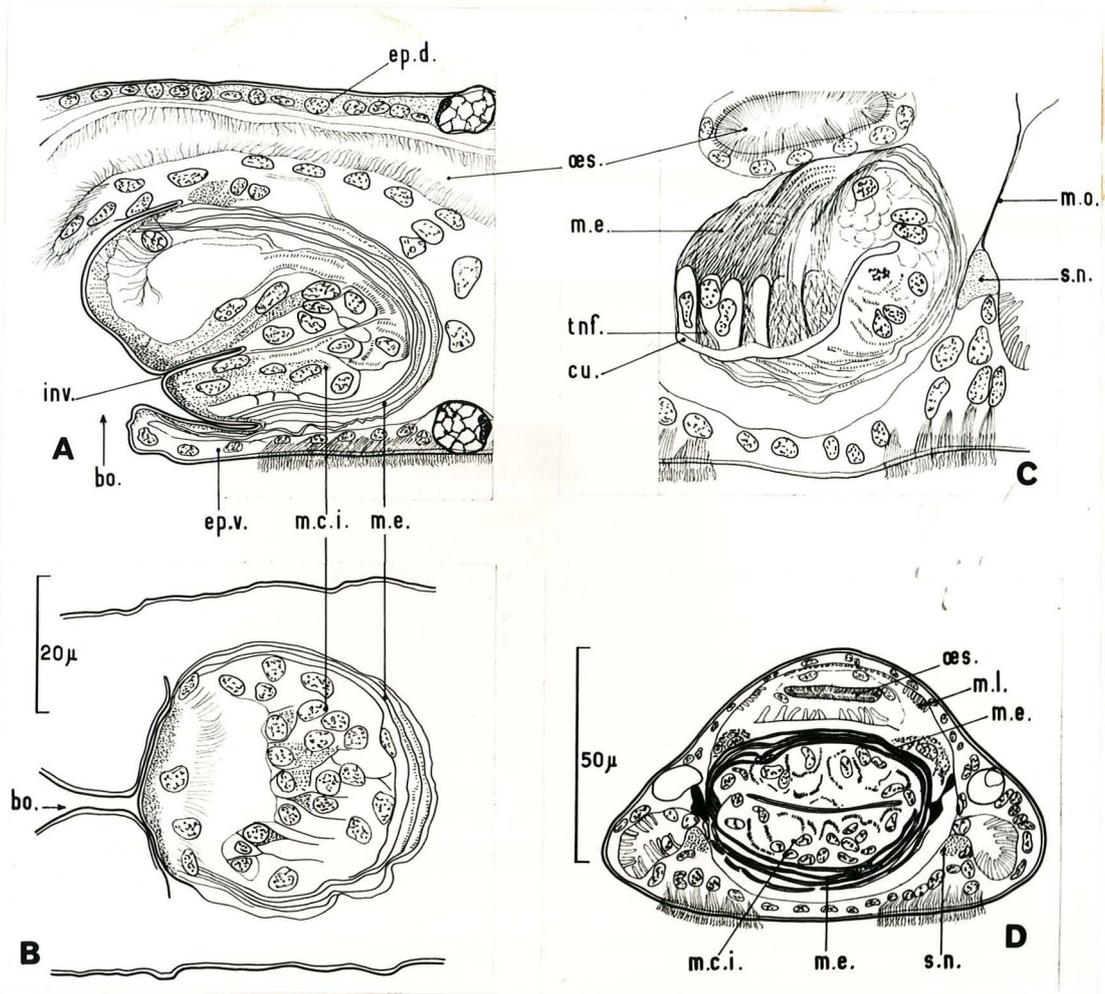


Fig. 30: Bulbe pharyngien de *Protodriloides symbioticus*. A: Coupe sagittale ; B: coupe frontale ; C: coupe oblique au niveau où le muscle d'enveloppe se rattache à l'épithélium de l'invagination ; D: coupe transversale. Même échelle pour les dessins A, B, C. Table des légendes p. 142.

Un exemple parallèle à celui des deux espèces de Protodriloides est illustré par les deux espèces Psammodrilus balanoglossoides, de grande taille et Psammodriloides fauveli, de taille réduite et portant dans son organisation anatomique la marque de nombreuses régressions (SWEDMARK 1955 et 1958).

D) Etude des néphridies et des gonoductes :

1) Les Néphridies de Protodrilus sont des néphridies à flamme vibratile enfermée dans une ampoule plus ou moins saillante dans le coelome. PIERANTONI (1908) a le premier souligné que malgré l'uniformité du plan d'organisation du genre Protodrilus, la forme et les dimensions des organes excréteurs variaient beaucoup selon les espèces. Dans le chapitre qui leur est consacré, PIERANTONI distingue deux types de néphridies : les macronéphridies et les brachynéphridies toutes deux pourvues d'un néphros-tome ouvert dans le coelome.

Les macronéphridies sont selon cet auteur des néphridies de grande taille faisant saillie loin de la somatopleure dans la cavité coelomique et pouvant toucher la splanchopleure. Le canal néphridien décrit deux boucles et, en situation intracellulaire, traverse une rangée de cellules accolées les unes aux autres. D'après PIERANTONI ces "macronéphridies" sont présentes chez P. flavocapitatus, P. spongioides, P. schneideri.

Opposées à ce type et toujours selon PIERANTONI, les "Brachynéphridies" de petite taille sont adossées à la somatopleure, le canal néphridien allant en ligne droite vers le pore externe. Bordé par plusieurs cellules riches en vacuoles ce canal est intercellulaire. Ces néphridies sont présentes chez presque toutes les espèces de Protodrilus (P. purpureus, P. hypoleucus, P. sphaerulatus, P. hatscheki, P. leuckarti).

P. oculifer paraît avoir un type de néphridies intermédiaire, se rapprochant cependant davantage des macronéphridies.

Par la suite, GOODRICH (1931) a redécrit la néphridie de P. flavocapitatus, jusque là mal interprétée. Bien qu'il n'ait étudié que cette espèce, il généralise ses observations et critique les données de PIERANTONI concernant les deux types de néphridies ; dépassant l'interprétation de cet auteur, il identifie à tort les brachynéphridies avec les coelomoductes, ce que les figures données par PIERANTONI (1908, par ex. planche 3 fig. 10) pouvaient effectivement laisser penser.

Depuis ce travail de GOODRICH, la question n'a pas été reprise. Je n'ai pas fait d'étude histologique de ces organes mais l'examen sur le vivant fournit quelques détails permettant une mise au point partielle sur la morphologie de ces organes chez différentes espèces.

En fait, et contrairement à l'opinion de GOODRICH, il y a véritablement

selon les espèces des différences de taille considérables dans les néphridies, ce qui pourrait justifier le maintien des deux termes "brachynéphridies" et "macronéphridies". Cependant il ne semble pas qu'il faille admettre les différences de structures fondamentales distinguées par PIERANTONI dans ces deux types.

Je décrirai ici brièvement quatre types de néphridies qui ont été rencontrées chez les ~~quatre~~^{dix} espèces étudiées.

Le premier type est représenté par la néphridie de grande taille de P. rubropharyngeus (Fig. 31). Je n'ai observé ce type de néphridie que chez cette espèce très probablement synonyme de P. flavocapitatus : en effet les observations que j'ai pu faire sur ces néphridies sont conformes à celles de GOODRICH sur P. flavocapitatus (1931). Ces néphridies sont remarquables par la taille de l'ampoule initiale qui fait saillie en avant du dissépiment et plonge dans la cavité coelomique. Sur cette ampoule s'attachent successivement au moins ~~sept~~^{sept} rangées de cils formant vers l'arrière la flamme vibratile. Le canal néphridien qui suit est large et s'enroule deux fois sur lui-même. GOODRICH précise que l'on ne peut savoir si la partie initiale de la néphridie fermée sur l'une de ses faces par une mince lame cytoplasmique est ouverte ou non sur son autre face où les rangées successives de cils s'attachent sur de minces travées cytoplasmiques transversales. Le microscope photonique ne permet pas en effet de trancher cette question. GOODRICH admet que cette néphridie est ouverte (c'est donc une métanéphridie) mais que si une lame cytoplasmique fermait la partie initiale, ce serait une protonéphridie.

Le deuxième type est le plus répandu : ces néphridies comprennent une ampoule initiale fermée dans le coelome, plus ou moins saillante en avant du dissépiment et dans laquelle prend naissance la flamme vibratile (Fig. 32). Les cils s'attachent sur une seule rangée à la différence de la néphridie de P. rubropharyngeus. L'ampoule initiale est plus ou moins éloignée de la somatopleure et s'accôle souvent dans la région des glandes salivaires à celles-ci. Le canal néphridien qui suit est plus ou moins contourné, enveloppé d'un cytoplasme vacuolaire et riche en granules d'excrétion colorés (en jaune), surtout vers la partie terminale du canal, près du pore néphridien.

On trouve ces néphridies chez P. leuckarti (Fig. 32 A, B), P. ciliatus, P. affinis, P. oculifer (Fig. 32 C, D), P. albicans (Fig. 11 B, p. 56), P. brevis (Fig. 9 A, B p. 50).

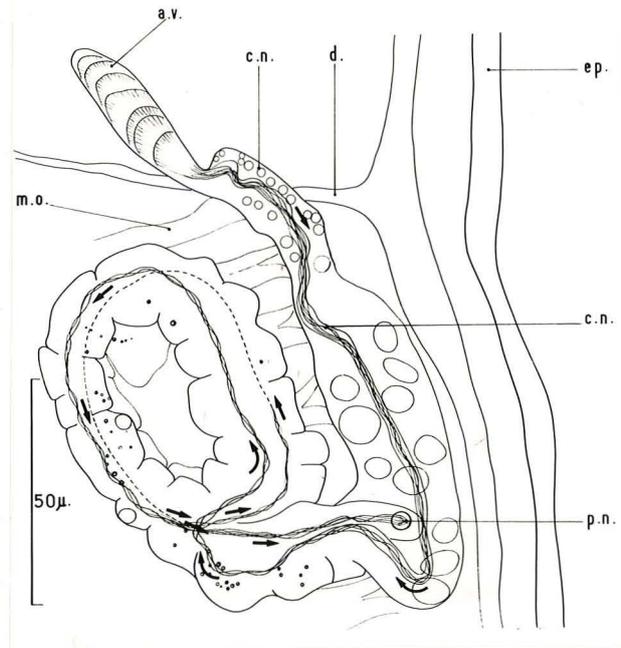


Fig. 31: Néphridie de Protodrilus rubropharyngeus (dessinée sur le vivant)
Table des légendes p. 142.

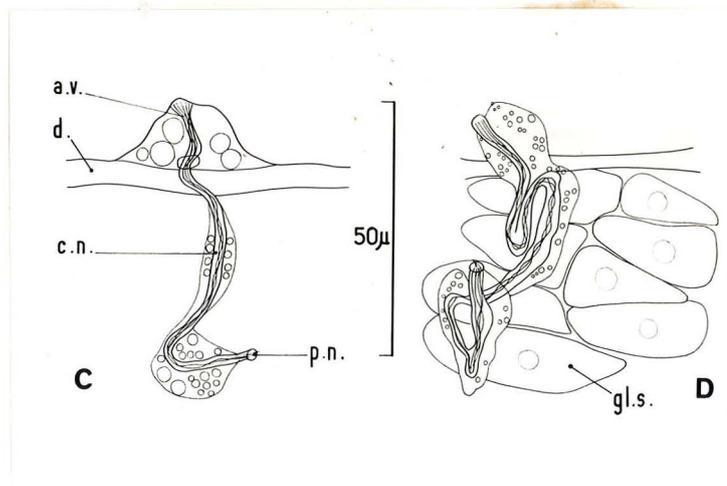
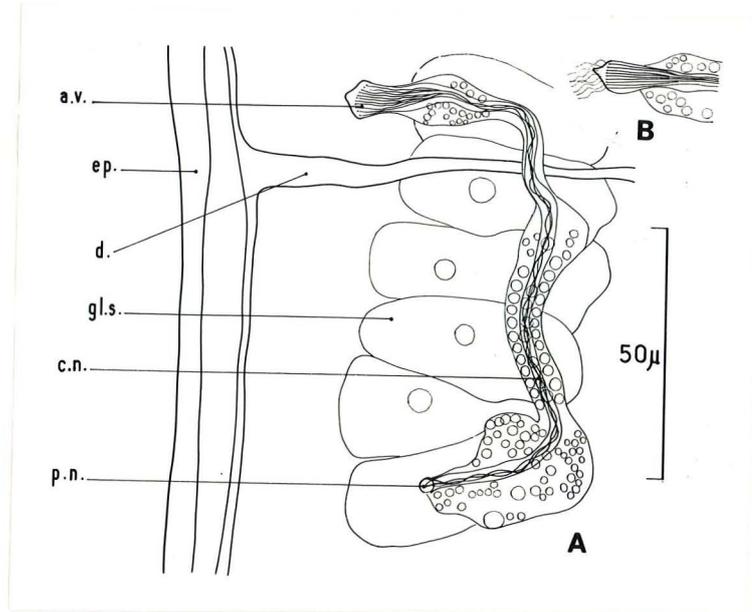


Fig. 32: A: néphridie de Protodrilus leuckarti ; B: aspect que peut présenter l'ampoule vibratile (dessins sur le vivant).
C: néphridie d'un segment fertile chez une femelle de P. oculifer.
D: néphridie d'un segment antérieur (contenant des glandes salivaires) chez la même espèce. Table des légendes p. 142.

La néphridie de P. leuckarti a été décrite par HATSCHEK comme ayant un néphrostome ouvert dans la cavité coelomique, données qui sont reprises par PIERANTONI ; cette erreur doit être corrigée et il n'y a pas de néphrostome ouvert comme on en rencontre par exemple chez Polygordius.

Sur quelques néphridies de P. leuckarti on observe parfois quelques cils courts à la surface externe de l'ampoule vibratile (Fig. 32 B) ; la flamme vibratile prend néanmoins toujours naissance à partir de cils insérés à l'intérieur de l'ampoule initiale, qui m'a toujours paru fermée de tous côtés.

Le troisième type de néphridies se rencontre chez P. adhaerens. La néphridie est à peine saillante en avant du dissépiment mais les cils sont encore enfermés dans une ampoule close, plaquée contre la somatopleure. Le canal néphridien est court et ne décrit pas de boucle (Fig. 33 A).

Le quatrième type se rencontre chez P. hypoleucus : les néphridies se situent chez cette espèce dans chaque segment, à l'angle que forme le dissépiment et la paroi du corps et elles sont ventrales aux muscles obliques. Le canal néphridien étroit et assez court, plaqué contre la paroi coelomique (somatopleure) est difficile à voir et en fait, seule la partie initiale de la néphridie accolée à la face antérieure du dissépiment est visible : à ce niveau, une dizaine de cils apparaissent dans un cytoplasme contenant de petites vacuoles (Fig. 34 A).

Il est possible que la partie initiale de la néphridie ne soit pas close chez cette espèce où j'ai pu voir de petits granules coelomiques s'engager sous la partie initiale ciliée sans toutefois pouvoir pénétrer dans le canal néphridien.

Selon PIERANTONI les néphridies sont très petites chez P. sphaerulatus et P. hypoleucus : elles appartiennent au type qu'il appelle brachynéphridies et dont il donne une description en partie inexacte. En effet selon cet auteur, les brachynéphridies se trouvent accolées à la paroi du corps, ce qui est exact, mais elles seraient pourvues d'un néphrostome ouvert et relativement large selon les figures qu'il donne : or il n'existe rien de semblable au niveau des néphridies de P. hypoleucus et ces figures représentent incontestablement, non pas des néphridies, mais des spermiductes.

Le canal néphridien paraît être intracellulaire chez toutes les espèces, de sorte que la distinction faite par PIERANTONI entre les deux types de néphridies (à canal intracellulaire ou intercellulaire) n'a sans doute pas lieu d'être faite.

Les variations portent essentiellement sur le développement très variable de l'ampoule vibratile : de grande taille chez les grandes espèces, très réduite chez les espèces les plus minces.

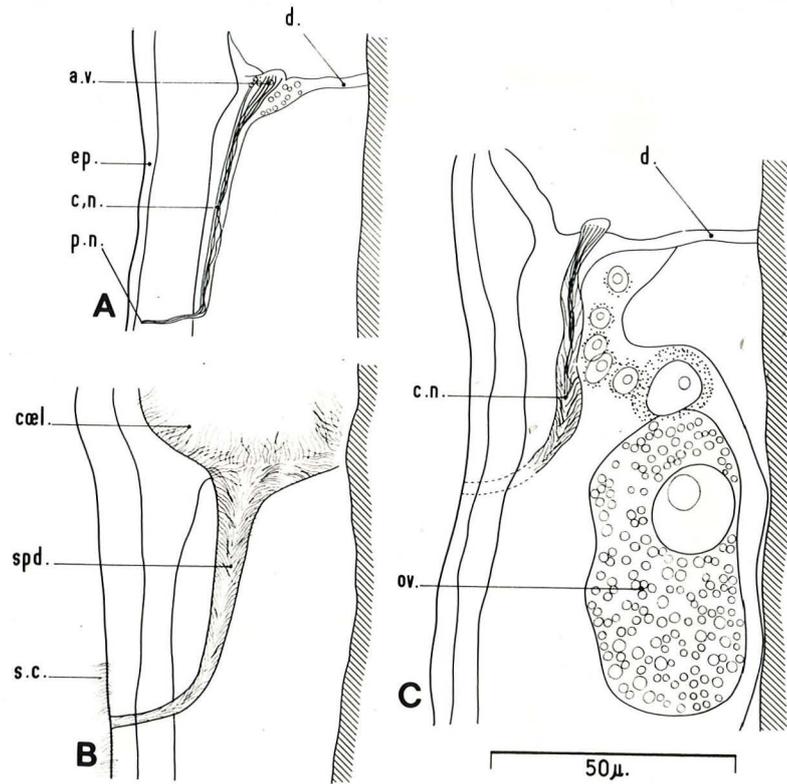


Fig. 33: *Protodrilus adhaerens* : A: néphridie d'un segment stérile chez un mâle ; B: un spermiducte ; C: néphridie de la région fertile chez une femelle. (En hachures : la paroi de l'intestin). Table des légendes p. 142.

On peut évaluer la variation de taille des ampoules coelomiques en mesurant d'une part la partie initiale de la néphridie, située en avant du dissépiement (ampoule et début du canal néphridien), d'autre part la taille de l'ampoule initiale seule.

Chez P. rubropharyngeus (Fig. 31), toute la partie située en avant du dissépiement mesure 30 à 35 μ et l'ampoule mesure à elle seule 30 μ environ.

Il est fort possible que les néphridies volumineuses de P. rubropharyngeus jouent un rôle important dans l'osmorégulation chez cette espèce qui vit en Suède dans une eau de salinité faible.

Chez P. albicans (Fig. 11 B p. 56) les parties équivalentes sont de 50 μ dont seulement 6 μ pour l'ampoule vibratile. Chez P. leuckarti (Fig. 32 A), 45 μ dont 10 à 15 μ pour l'ampoule vibratile ; chez P. oculifer (Fig. 32 C, D) 15 μ dont 1,5 à 2 μ pour l'ampoule vibratile.

Chez P. hypoleucus et P. adhaerens enfin les néphridies ne dépassent que de quelques microns vers l'avant du dissépiement et les ampoules initiales ne sont pas saillantes.

Le canal néphridien qui suit peut faire une boucle ou pas (chez un même individu on peut observer les deux cas dans des segments voisins). Les néphridies les plus petites se rencontrent chez les espèces les plus minces (P. hypoleucus et P. adhaerens qui n'ont que 80 à 100 μ de large).

Il semble bien que ces organes aient subi une évolution régressive chez ces petites espèces ; on peut considérer l'état de développement normal des néphridies comme étant celui qui est le plus répandu : ampoule initiale bien développée à une seule rangée de cils. L'apparition précoce de telles néphridies a pu être observée sur des larves âgées de P. leuckarti, proches de la métamorphose, mais encore nageantes ; les néphridies semblent donc avoir réellement une structure primitive chez Protodrilus.

2) Les néphridies de Protodriloides

Les néphridies sont régulièrement présentes dans les segments du corps, depuis le premier segment sétigère chez P. chaetifer et le premier segment adhésif chez P. symbioticus ; elles manquent cependant dans les trois ou quatre derniers segments. Les néphridies, semblables chez les deux espèces, sont d'observation délicate étant pourvues d'une flamme vibratile très mince. On peut cependant les repérer grâce aux anses sanguines segmentaires auxquelles elles sont accolées (Fig. 35).

Chez P. chaetifer, la néphridie est formée d'une mince flamme vibratile assez longue : à leur point de départ, les cils, au nombre d'une dizaine environ, paraissent insérés sur une ampoule sanguine provenant de l'anse métamérique. Le fin canal dans lequel les cils battent, s'oriente vers l'arrière, longe latéralement la couche musculaire et débouche à l'extérieur par un pore latéral situé un peu en avant des soies. A la différence de Protodrilus, ce canal ne présente pas ici de parois à cellules vacuolaires.

Les néphridies ne sont pas toutes de même taille chez P. chaetifer : elles sont de petite taille dans les cinq premiers segments, deviennent plus grosses surtout au début de la moitié postérieure du corps, puis diminuent de taille dans la région postérieure.

Les néphridies de Protodriloides sont d'un type que l'on ne rencontre pas chez Protodrilus où l'on observe pas de connexion semblable entre l'anse vasculaire segmentaire et la néphridie : il n'y a pas ici d'ampoule vibratile fermée baignant dans la cavité coelomique comme chez plusieurs espèces du genre Protodrilus, ni de néphrostome ouvert dans le coelome. Le contact étroit de la flamme vibratile initiale avec l'anse segmentaire, dilatée et prolongée en ampoule sanguine terminée en cul-de-sac dans le coelome, semble indiquer que chez Protodriloides la néphridie retire les déchets directement du sang et non du liquide coelomique.

3) Les gonoductes : chez Protodrilus les mâles de toutes les espèces possèdent des spermiductes en nombre constant et à emplacement caractéristique de chacune d'elles (Voir figure 22). Chez les femelles il n'y a généralement pas d'oviductes. Lors de l'apparition de la maturité sexuelle les néphridies de certains segments disparaissent chez les mâles et font place à des spermiductes destinés à l'évacuation du sperme. Le coelomostome large et abondamment cilié se développe à partir du dissépiment. L'apparition successive des spermiductes a pu être suivie chez P. hypoleucus (voir p. 68).

Chez toutes les espèces les spermiductes sont toujours de simples coelomoductes sans association avec des néphridies (Fig. 33 B).

JÄGERSTEN (1952) a décrit le premier les oviductes chez P. rubropharyngeus; avant lui GOODRICH (1931) n'avait pu les mettre en évidence chez P. flavocapitatus, et avait seulement remarqué la ciliature des dissépiments postérieurs des segments fertiles, ciliature que j'ai noté également chez les individus mâles de P. hypoleucus et de P. similis.

Chez P. rubropharyngeus, les oviductes sont situés dans les deux derniers segments du corps, de sorte que les oeufs doivent progresser à travers les différents segments fertiles jusqu'à eux, pour être évacués.

Chez P. brevis, j'ai observé chez les femelles une paire d'oviductes dans chaque segment fertile, soit au total 10 paires (voir p. 49). Il faut souligner que, chez cette espèce, la néphridie est toujours présente au centre de la couronne plurilobée qui constitue l'entonnoir coelomique de l'oviducte (fig. 9 C, p. 50) : cette disposition correspond aux organes que GOODRICH appelle "protonephromixia".

Les oviductes existent aussi chez P. purpureus (fig. 23 B) : ils ont été discernés sur coupes histologiques et non sur le vivant et leur nombre exact ne peut être précisé (il y en a plusieurs paires). Ils sont formés comme chez P. rubropharyngeus, par un large entonnoir cilié sans association avec une néphridie (coelomoducte simple).

Chez les autres espèces de Protodrilus, les oviductes manquent; il faut admettre que les oeufs sont émis par le canal et le pore néphridiens puisqu'il n'y a pas de déchirure du tégument et que les femelles engendrent plusieurs pontes successives au cours de leur existence. Chez P. adhaerens, on peut voir que le canal néphridien des femelles est plus large dans les segments fertiles que dans les autres segments (fig. 33 C), ce qui confirme l'hypothèse précédente; il n'y a pas de coelomostome et cependant le canal néphridien dilaté joue le rôle d'oviducte chez cette espèce, comme chez toutes les autres probablement.

4) Les gonoductes chez Protodriloides : dans tous les segments fertiles des animaux sexuellement mûrs, ils occupent l'emplacement des néphridies. Il y a chez les mâles autant de paires de spermiductes qu'il y a de segments fertiles, ce qui représente une disposition plus primitive que chez Protodrilus où les spermiductes, en nombre limité, se trouvent dans les segments spécialisés dans l'émission des spermatozoïdes et des spermatophores.

Chez Protodriloides, le coelomostome d'un spermiducte, accolé à une ampoule sanguine comme une néphridie, est largement ouvert à la face postérieure du segment fertile : ce pavillon coelomique à paroi mince, pourvu d'une ciliature courte, se prolonge par un mince canal (spermiducte) plus large cependant qu'un canal néphridien, et débouche à l'extérieur au même emplacement qu'un pore néphridien chez P. chaetifer. Chez P. symbioticus, les orifices externes des spermiductes sont placés ventralement entre la bande ciliée médiane et les organes adhésifs ventraux.

Chez les femelles, des oviductes occupent également l'emplacement des néphridies dans les segments fertiles; je n'ai jamais pu distinguer les coelomostomes des oviductes, probablement à cause de la compression des organes due à la présence de très gros ovocytes dans le coelome. Le canal cilié de l'oviducte, plus large que le spermiducte, est visible en arrière du dissépinement : il débouche latéralement à hauteur de l'organe adhésif ventral chez P. symbioticus.

E) Les individus sexuellement mûrs; évolution des gamètes.

1) Chez Protodrilus.

Les principaux caractères des individus sexuellement mûrs ont été donnés pour onze espèces dans le premier chapitre de ce travail.

Il est connu, depuis PIERANTONI (1908), que la fécondation a lieu, chez Protodrilus, dans les cavités coelomiques des femelles fécondées (individus que PIERANTONI appelait "hermaphrodites" par opposition aux "mâles complémentaires"). GOODRICH (1931) a révélé que Protodrilus est un genre gonochorique et que le sperme pénètre par un processus inconnu jusqu'au coelome des femelles, où se fait la fécondation. JAGERSTEN (1952) a montré que les mâles de P. rubropharyngeus déposent sur les grains de sable de petits spermatophores qui sont captés par les femelles grâce à des organes glandulaires dorsaux; chez les autres espèces où les femelles ne possèdent pas d'organes dorsaux, l'auteur suppose que les mâles ne forment pas de spermatophores mais libèrent leur sperme dans l'eau de mer au voisinage immédiat des femelles.

J'ai observé des spermatophores chez P. albicans ainsi que chez P. brevis; je ne les ai pas vus chez les autres espèces, mais il est probable qu'ils existent aussi. La fine enveloppe des spermatophores pourrait être sécrétée par les glandes des organes latéraux, dont les mâles de toutes les espèces sont pourvus.

Chez toutes les espèces de Protodrilus, les femelles et même parfois les individus immatures montrent de très nombreux spermatozoïdes dans leurs cavités coelomiques: groupés en faisceaux réguliers lorsqu'ils sont près de leur point de pénétration, les spermatozoïdes apparaissent dispersés ensuite dans les différents segments du corps. Ainsi, la fécondation des ovocytes est interne chez toutes les espèces; les différentes étapes de ces phénomènes ont déjà été décrits par PIERANTONI. La pénétration du spermatozoïde déclenche les divisions de maturation de l'ovocyte et les femelles prêtes à pondre montrent un grand nombre d'oeufs avec deux pronuclei côte à côte. PIERANTONI précise que chez P. purpureus, les oeufs sont pondus après la fusion des deux pronuclei.

Il est curieux que chez P. albicans, les phénomènes se poursuivent et que la segmentation des oeufs ait lieu dans le coelome. Je n'ai pas étudié un grand nombre de femelles de cette espèce (une dizaine) mais chez toutes, j'ai noté la présence d'oeufs en segmentation (fig. 36); il ne semble donc pas que ces phénomènes correspondent à des anomalies de développement. Cette question cependant doit être réétudiée.

GRAY (1969) a observé un phénomène comparable chez Saccocirrus eroticus mais considère que la rétention d'oeufs segmentés est atypique. En effet, il est admis que chez Saccocirrus, la fécondation des oeufs a lieu au moment de la ponte, les spermatozoïdes emmagasinés jusque là dans les spermathèques étant alors libérés (ALIKUNHI, 1948). Néanmoins, HEMPELMANN (1906) et PIERANTONI (1907) mentionnent la présence de spermatozoïdes dans le coelome des femelles de Saccocirrus major; il est donc probable que la fécondation interne existe dans ce genre chez certaines espèces.

2) Chez Protodriloides.

Les phénomènes relatifs à la gamétogenèse et à la fécondation sont tout à faits différents de ceux de Protodrilus. En effet, chez Protodriloides, les spermatozoïdes non flagellés ne pénètrent jamais dans le coelome des femelles. La spermatogenèse conduisant à la formation de spermatozoïdes apparemment aberrants, a été rapidement décrite (JOUIN, 1966). Par une étude histologique, j'ai pu vérifier que, malgré leur aspect atypique, ces spermatozoïdes sont fonctionnels et fécondent les ovocytes dans le cocon, lors de la ponte (voir. p. 168).

a) Les femelles.

Chez les deux espèces du genre, les femelles produisent des ovocytes très riches en vitellus, atteignant au terme de leur croissance environ 150 μ de diamètre chez P. chaetifer et 100 μ chez P. symbioticus (fig. 24). Vu leur grande taille, il n'y en a généralement qu'un seul par segment (rarement deux, un de chaque côté du tube digestif).

Chez P. symbioticus dont le nombre total de segments est au maximum de 15 ou 17, les ovocytes se développent dans les segments 5 à 11; il peut y avoir jusqu'à 7 ovocytes à la fois. Chez P. chaetifer, la région fertile se situe dans les segments 10 à 13 chez les individus de petite taille (N = 15 segments) ne produisant que 4 ovocytes à la fois et dans les segments 20 à 40 chez les individus plus âgés de grande taille (N = environ 50 segments) produisant jusqu'à 17 ovocytes.

J'ai déjà mentionné cette différence remarquable entre les deux espèces : la croissance somatique se poursuit chez P. chaetifer pendant toute la vie de l'animal (et n'est pas arrêtée par l'apparition de la maturité sexuelle) alors que chez P. symbioticus, la croissance somatique s'arrête lorsque 15 segments environ sont formés.

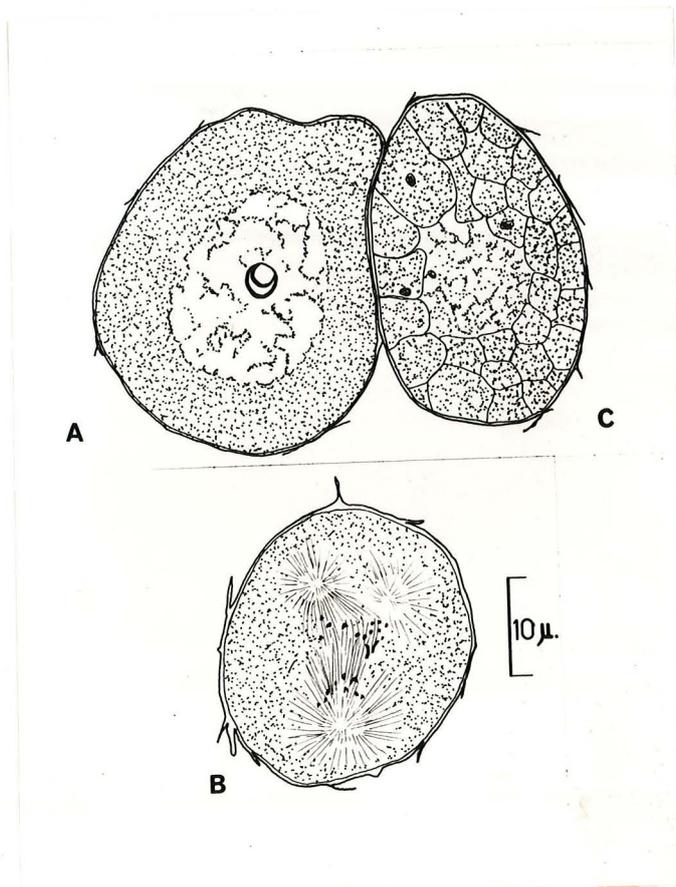


Fig. 36 : Ovocytes et embryons vus dans le coelome des femelles de *P. albicans* ; A: ovocyte non fécondé ; B: première division de segmentation (l'origine du troisième aster n'est pas élucidée) ; C: embryon. au stade gastrula.

Les ovogonies prennent naissance, à l'avant de chaque segment, dans les chambres coelomiques latérales, passent ensuite à travers les minces cloisons obliques et parviennent dans le coelome médian. Les ovogonies peu nombreuses évoluent en ovocytes qui repoussent le tissu réticulé du coelome au cours de leur croissance. Dans chaque segment fertile, on distingue, généralement en arrière des ovogonies, deux ovocytes jeunes et un gros ovocyte, celui-ci en vitellogenèse.

Une petite partie de la surface antérieure du gros ovocyte se trouve au contact de l'ovocyte plus jeune qui le précède : à ce niveau, il y a dans le gros ovocyte, un cytoplasme particulier dépourvu de vitellus.

La vitellogenèse est longue et dure plusieurs mois chez les deux espèces. Pendant toute la croissance de l'ovocyte, la vésicule germinative, où les chromosomes sont indiscernables, est pourvue d'un gros nucléole. A la fin de la vitellogenèse, la vésicule germinative disparaît et fait place aux chromosomes disposés sur le fuseau de maturation; il est très probable que l'ovocyte est pondu, alors que le noyau est ainsi bloqué en métaphase de première division méiotique.

b) Les mâles.

Pour chacune des deux espèces, l'extension de la région fertile est identique chez les mâles et chez les femelles.

L'examen des animaux vivants au plus fort grossissement révèle chez les deux espèces de Protodriloides, un grand nombre de cellules de petite taille, arrondies, immobiles et sans flagelles, serrées les unes contre les autres dans la partie postérieure de chaque segment fertile, au voisinage des coelomostomes des spermiductes.

Je n'ai pas fait d'étude cytologique de la spermatogenèse. L'examen des coupes histologiques révèle que les spermatogonies prennent naissance, comme les ovogonies, dans les chambres coelomiques latérales et passent ensuite dans la cavité coelomique médiane où elles sont beaucoup plus nombreuses que les ovogonies. Les cellules germinales refoulent le tissu réticulé et envahissent tout le coelome. Les étapes de la gamétogenèse peuvent être suivies sur des coupes longitudinales et sur des colorations in toto; les figures de méiose, fréquentes chez P. symbioticus, sont très rares chez P. chaetifer.

-- Chez P. symbioticus, les spermatides qui suivent les spermatocytes en division méiotique, présentent des noyaux réticulés et sont enveloppées de petites gouttelettes cytoplasmiques. Les contours cellulaires sont polygonaux comme ceux des stades antérieurs (fig. 37 A).

Le stade qui suit les spermatides à noyaux réticulés est le dernier stade observé dans le coelome des mâles : les nombreuses cellules tassées les unes contre les autres au voisinage des ouvertures coelomiques des spermiductes sont formées d'un noyau central enveloppé de gouttelettes cytoplasmiques. Il n'y a pas trace de flagelle ni d'acrosome. Ce stade correspond soit à des spermatides âgées, soit à des spermatozoïdes : il est probable cependant que la maturation finale de ceux-ci ne s'opère que plus tard, après leur émission au dehors.

-- Chez P. chaetifer comme chez P. symbioticus, les spermatozoïdes sont dépourvus de flagelles mais il semble que la spermatogenèse ne se déroule pas de façon identique dans tous les segments fertiles. On peut distinguer deux évolutions différentes des cellules germinales mâles :

- dans certains segments, l'évolution est comparable à celle qui se déroule chez P. symbioticus, le dernier stade observé étant celui de noyaux enveloppés de gouttelettes cytoplasmiques.
- Une évolution différente se produit dans d'autres segments (fig. 37 B) : de nombreux noyaux réticulés sont visibles en arrière des gros spermatocytes et correspondent probablement à des spermatides. Les limites cellulaires sont de forme polygonale et à chaque noyau est accolé une seule grosse goutte cytoplasmique. Immédiatement après ces cellules, on observe de nombreux noyaux en forme de calotte tassés les uns contre les autres et fortement positifs à la réaction de Feulgen; la sphère cytoplasmique de chaque cellule est, à ce stade, incluse dans la calotte chromatinienne. Aucun flagelle n'est visible dans ces cellules serrées les unes contre les autres et enveloppées d'une membrane cellulaire de forme polygonale comme celles des cellules précédentes.

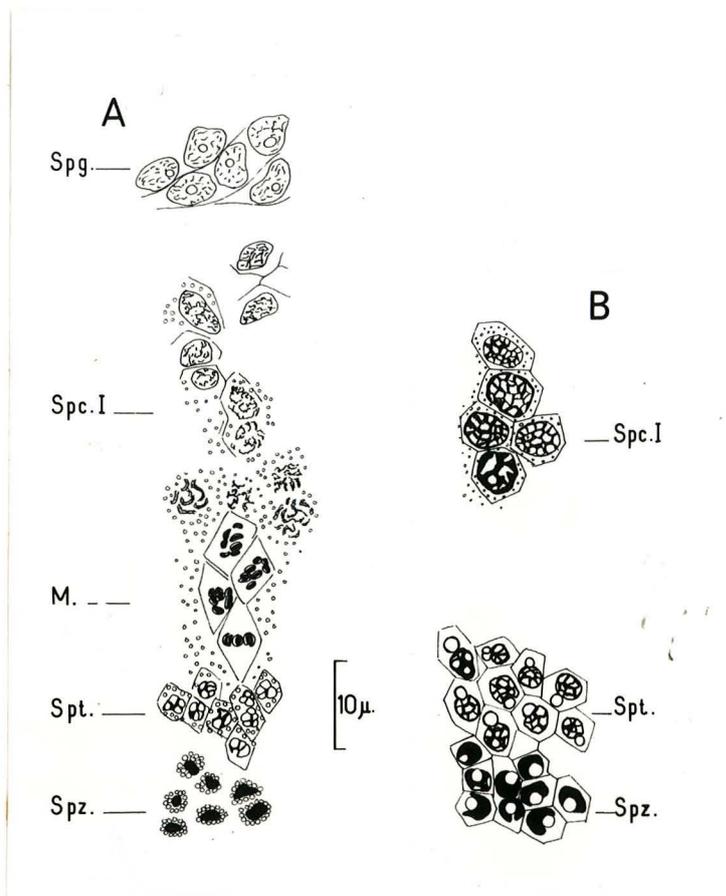


Fig. 37 : A: spermatogénèse chez Protodriloides symbioticus ;
B: spermatogénèse chez Protodriloides chaetifer : le stade
final est représenté par des cellules à chromatine en
calotte.

Une telle évolution des spermatides n'a jamais été observée chez P. symbioticus. Ce dernier stade correspondrait soit à des spermatides âgées, soit à des spermatozoïdes. Les cellules tassées les unes contre les autres au voisinage des spermiductes sont de taille et de forme régulière et ne paraissent pas être des cellules en dégénérescence. Une alternance entre ces deux types de spermatogenèse peut exister chez un même individu mâle dans les segments de la région fertile : quatre ou cinq segments montrent une spermatogenèse du premier type alors que dans les quatre ou cinq segments suivants, elle est du deuxième type, l'alternance se poursuivant vers la région postérieure. C'est dans les trois ou quatre derniers segments du corps que l'on rencontre le plus souvent les noyaux en forme de calotte tassés les uns contre les autres.

FRANZEN (1956) a montré qu'une relation existe entre la morphologie du spermatozoïde et la biologie de la fécondation : le type primitif de spermatozoïde existe en effet dans divers embranchements chez les espèces qui ont un mode de fécondation primitif, où la libération des produits génitaux et la fécondation ont lieu dans l'eau de mer. Chez les espèces où le transfert du sperme se fait au moyen de spermatophores ou d'organes copulateurs, la morphologie du spermatozoïde est altérée.

D'après l'auteur, chez les Archiannelides, seul le genre Polygordius possède un spermatozoïde de type primitif, ceci en relation avec une fécondation externe. Chez les genres Protodrillus et Dinophilus, où la fécondation est interne, les spermatozoïdes sont modifiés et de type semblable, tandis que chez Nerilla, Nerillidium et Diurodrillus dont les modalités de fécondation sont inconnues, les spermatozoïdes sont également très modifiés mais différents des précédents (FRANZEN, 1956).

Les spermatozoïdes de Protodriloides dépourvus de flagelle, sont certainement plus aberrants encore que ceux de Protodrilus toujours flagellés et pourvus d'un acrosome et d'une pièce intermédiaire allongés.

Il est probable que chez Protodriloides la maturation des spermatozoïdes s'achève après leur émission au dehors; il est possible que la sécrétion des nombreuses glandes épidermiques qui entourent toute la région fertile des mâles intervienne au moment de l'émission des spermatozoïdes qui seraient ainsi enrobés d'une sécrétion muqueuse. En effet, la fécondation est externe chez Protodriloides, mais les spermatozoïdes non flagellés ne sont certainement pas libérés en pleine eau, mais au contact des grains de sable où la femelle dépose sa ponte rapidement enveloppée d'un cocon. Il y a certainement une émission provoquée des gamètes des deux sexes, puisque des spermatozoïdes enveloppés de cytoplasme ont été observés à la surface des ovocytes dans le cocon de ponte (voir p. 168).

CONCLUSIONS.

La famille des Protodrilidae comprend actuellement deux genres dont l'étude approfondie révèle le manque d'affinités. Cette famille peut cependant être maintenue, car la possession d'une bande ciliée ventrale et l'absence de parapodes sont deux caractères qui, associés, distinguent ces deux genres de toutes les autres Archiannelides.

Protodriloides est incontestablement le plus évolué des deux dans l'adaptation à la vie interstitielle; Protodrilus offre en effet une grande diversité d'espèces adaptées à des conditions et à des sédiments variés. Ce genre a ~~néanmoins~~ colonisé, comme Protodriloides, des sédiments moyens ou fins, et présente, chez certaines espèces, plusieurs caractères liés à la conquête des espaces interstitiels les plus petits; c'est par les espèces adaptées à des conditions de vie identique que ces deux genres semblent apparentés.

Trois points principaux se dégagent de l'étude anatomique entreprise sur les Protodrilidae :

1) les deux genres sont profondément différents l'un de l'autre : les caractères de l'épiderme, de la musculature, du système nerveux, des néphridies, des gonoductes et des gamètes, sont particuliers à chacun d'eux.

L'étude des bulbes pharyngiens, organes sur lesquels beaucoup d'auteurs pensent pouvoir s'appuyer pour établir des parentés entre différents genres, a révélé les faits suivants :

Chez Protodriloides comme chez Saccocirrus, les bulbes pharyngiens ont une structure qui semble comparable à celle des bulbes de certaines Polychètes comme par exemple Terebella lapidaria, forme chez laquelle le muscle transversal du bulbe pharyngien (muscle équivalent au muscle bulbaire des Archiannelides) est également cloisonné par des septes verticaux (SUTTON 1957). Le bulbe pharyngien de Protodrilus est construit sur un modèle différent et plus original : son originalité réside surtout dans la possession d'une pièce masticatrice complexe et dans la disposition du muscle d'enveloppe ici uniquement sagittal et supportant la pièce masticatrice. Par ces deux particularités, le bulbe pharyngien de Protodrilus apparaît plus complexe et plus spécialisé que celui des autres Archiannelides.

Le bulbe pharyngien a donc une organisation et une structure très différentes chez les deux genres de Protodrilidae et pas plus que les autres organes, il ne révèle de parenté entre eux.

2) Certaines espèces de Protodrilus (P. adhaerens, P. similis) présentent cependant quelques points communs avec Protodriloides symbioticus. Ces caractères communs sont : la présence d'organes adhésifs segmentaires identiques et, chez les femelles de P. adhaerens, la présence de glandes épidermiques sécrétant le cocon lors de la ponte comme chez Protodriloides.

Protodrilus similis, P. adhaerens et les deux espèces de Protodriloides sont des formes qui vivent dans les sédiments plutôt fins de diamètre moyen, égal à 300 μ environ. La petite taille et la forme effilée du corps, la possession d'organes adhésifs segmentaires, la concentration des glandes épidermiques au sein de liserés longitudinaux, la petite taille des tentacules céphaliques, la réduction du nombre d'ovocytes consécutive à la diminution de volume de l'espace coelomique et la formation d'un cocon autour de la ponte, sont des caractères liés à la conquête des espaces interstitiels les plus étroits.

On ne peut établir de liens de parenté entre les deux genres en se basant sur les caractères communs précités, alors que les caractères anatomiques sont si différents; les caractères communs que présentent certaines espèces des deux genres, seraient des caractères de convergence.

3) Une évolution régressive se manifeste chez les deux genres :

-- Chez Protodriloides, la plus petite espèce, P. symbioticus, présente plusieurs caractères régressés par rapport à P. chaetifer :

a) la croissance est limitée et le nombre de segments peu élevé (environ 15);

b) le bulbe pharyngien est essentiellement formé par le muscle d'enveloppe; à la place du muscle bulbaire se trouve un massif cellulaire parcouru par quelques fibrilles;

c) cette espèce ne possède pas de soies.

Ces trois caractères s'opposent à ceux de P. chaetifer qui possède une croissance somatique continue (jusqu'à 50 segments), un bulbe pharyngien bien développé et deux paires de soies en crochet à chaque segment.

Le nombre de cellules est plus faible chez P. symbioticus mais la taille des noyaux est à peu près identique chez les deux espèces. Les ovocytes sont aussi d'une taille comparable chez P. chaetifer et P. symbioticus et les deux espèces ont un développement larvaire semblable : ces faits témoignent d'adaptations à des conditions de vie très voisines.

-- Chez Protodrilus, la diversité des adaptations morphologiques et biologiques est grande du fait que ce genre a colonisé des sédiments très variés. La différence dans le nombre de cellules est importante lorsqu'on compare des espèces de grande taille comme P. albicans, à des espèces de petite taille comme P. hypoleucus et P. adhaerens.

a) Une simple comparaison de l'épiderme de ces espèces révèle que P. albicans, de grande taille, a de très nombreuses cellules à très petits noyaux, tandis que les deux autres espèces, de petite taille, possèdent moins de cellules, mais ont des noyaux plus volumineux (fig. 38). Les ovocytes (comme les spermatozoïdes) suivent la même règle et sont de plus petite taille chez l'espèce la plus grande; ils mesurent 30 μ chez P. albicans et 55 à 60 μ chez les deux autres espèces.

Un fait comparable est signalé par PIERANTONI (1907) chez deux espèces de Saccocirrus : S. major, espèce de grande taille, a des oeufs plus petits (65 μ) que ceux de S. papillocercus (90 μ) pourtant deux fois plus petite.

Chez Protodrilus, l'évolution régressive porte donc sur le nombre de cellules et non sur leur taille qui semble au contraire varier en sens inverse.

Une semblable évolution régressive se manifeste parfois au sein même d'une espèce : P. adhaerens, par exemple, est une espèce polytypique représentée dans certains sédiments par des individus plus minces que ceux de l'

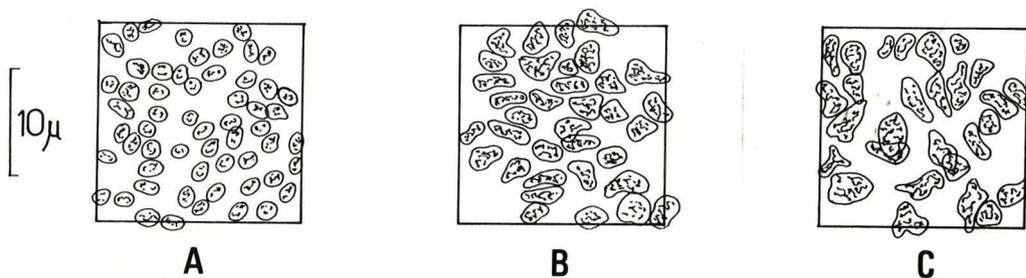


Fig. 38 : tailles et nombres comparés des noyaux épidermiques chez quelques espèces de Protodrilus ; A: Protodrilus albicans ; B: Protodrilus hypoleucus ; C: P. adhaerens forma gracilis.

espèce type : rappelons que P. adhaerens f. gracilis ne mesure que 80 μ de large (l'espèce type 130 μ) et que l'on n'observe que deux ovocytes en vitellogenèse à la fois dans chaque segment au lieu de six chez l'espèce type. La diminution de volume de l'espace coelomique entraîne une réduction du nombre d'ovocytes mais leur taille, qui est une caractéristique de l'espèce, ne varie pas.

b) Bien que la majorité des espèces de Protodrilus ait un nombre assez élevé de segments (environ 50) et une longueur de 7-8 mm, il semble que l'évolution régressive porte aussi sur ce nombre et sur la longueur du corps : l'espèce P. similis, probablement la plus régressée du genre, n'a pas plus de 35-40 segments et 2 mm de long, P. hypoleucus, 45-50 segments et 7 mm de long, alors que P. albicans peut avoir 77 segments et mesure environ 12 à 15 mm.

c) Les néphridies sont des organes dont les dimensions varient beaucoup selon les espèces; elles sont de petite taille chez les formes minces, les plus interstitielles. Par contre, la régression n'affecte pas le nombre des spermiductes présents chez les mâles de toutes les espèces : il y en a cinq paires chez P. similis, la plus petite espèce du genre, et respectivement une paire et quatre paires chez P. rubropharyngeus et P. albicans, les plus grandes espèces du genre.

d) Un point intéressant doit être souligné : le bulbe pharyngien de Protodrilus ne subit pas de régressions poussées comme cela se produit chez Protodriloides symbioticus. Le nombre de lamelles musculaires est réduit chez les espèces où cet organe est de petite taille (P. hypoleucus, P. similis) mais aucun des éléments qui le constituent ne disparaît; son organisation à partir de trois éléments fondamentaux : muscle bulbaire, muscle sagittal et pièce masticatrice, est remarquablement constante dans le genre. Les glandes salivaires, bien que parfois très réduites, sont toujours présentes.

L'évolution régressive se manifeste donc d'une manière différente chez les deux genres : elle affecte des espèces qui ont colonisé les espaces capillaires étroits et qui présentent de ce fait plusieurs adaptations morphologiques convergentes (organes adhésifs segmentaires, glandes épidermiques groupées en liserés longitudinaux, glandes du cocon chez les femelles). D'une manière plus générale, il apparaît que les caractères communs que l'on peut mettre en évidence chez des formes interstitielles, correspondent souvent à des caractères de convergence.

La présence d'un bulbe pharyngien ventral caractérise beaucoup de formes qui se nourrissent en broutant les Diatomées et le film bactérien présent à la surface des grains de sable : telles sont les Protodrilidae, Nerillidae, Dinophilidae et aussi les Ctenodrilidae (Polychètes), les Aelosomatidae et Potamodrilidae (Oligochètes) (BUNKE, 1967). Les bulbes pharyngiens chez ces différentes familles ne sont probablement comparables que dans les grandes lignes : ce sont toujours des ensembles musculaires formés autour d'une invagination de la paroi buccale. L'étude détaillée de cet organe chez quelques Archiannélides montre qu'il diffère profondément d'un genre à l'autre par la topographie et la structure des différents muscles, ce qui contredit les observations de JAGERSTEIN (1947).

L'évolution régressive affecte singulièrement le bulbe pharyngien de P. symbioticus : cette régression poussée montre que l'on ne peut raisonnablement se baser sur la structure de cet organe pour établir des liens de parenté entre différents genres. Le cas de Saccocirrus est, à cet égard, encore plus édifiant : qu'un organe aussi complexe que le bulbe pharyngien puisse être présent ou non selon les espèces est un fait particulièrement étonnant, ignoré des auteurs jusqu'à présent, sans doute en raison de la dispersion tant chronologique que géographique, des recherches faites sur ce genre.

Il faut donc tenir compte de l'anatomie dans son ensemble et non se baser sur un ou deux caractères pour démontrer des liens de parenté entre différents genres. D'autre part, il est certain que c'est des espèces les moins interstitielles, généralement de plus grande taille et dont les organes sont moins régressés, que l'on peut espérer obtenir des indices de parenté avec d'autres Polychètes.

TABLE DES LEGENDES

=====

a.s.	: ampoule sanguine	m.e.	: muscle d'enveloppe
a.v.	: ampoule vibratile	m.l.	: muscles longitudinaux
b.c.v.	: bande ciliée ventrale	m.o.	: muscles obliques
bo.	: bouche	m.s.	: muscle sagittal
b.ph.	: bulbe pharyngien	m.s.n.	: muscles séparant les cordons nerveux de l'épiderme
c.n.	: canal néphridien	m.v.pm.	: muscle ventral de la pièce masticatrice
coel.	: coelomostome	n.	: néphridies
c.p.	: collier périoesophagien	ne.	: neuropile
c.s.o.	: commissure stomatogastrique oesophagienne	n.n.	: cellules nerveuses
c.t.	: canal tentaculaire	n.t.	: nerf du tentacule
cu.	: cuticule	oes.	: oesophage
c.v.	: cellule vacuolaire	o.n.	: organe nucal
d.	: dissépiment	o.s.	: organe sensoriel
e.c.	: épithélium coelomique	ov.	: ovocyte
ep.	: épiderme	p.m.	: pièce masticatrice
ep. d.	: épiderme dorsal	p.n.	: pore néphridien
ep. v.	: épiderme ventral	r.	: muscle rétracteur
g.	: gonade	s.c.	: sillon cilié
g. c.	: ganglion cérébroïde	s.n.	: cordons nerveux
gg.	: ganglion	spc.	: spermatocystes
gl. c.	: glandes du cocon	spd.	: spermiducte
gl. e.	: glandes épidermiques	spg.	: spermatogonies
gl. gr.	: glandes à grains associées aux glandes salivaires	spl.	: somatopleure
gl. s.	: glandes salivaires	spt.	: spermatides
g.o.a.	: glande de l'organe adhésif	spz.	: spermatozoïdes
gst.	: gastrula	s.s.	: sécrétion salivaire
i.	: intestin	st.	: statocyste
inv.	: invagination	tnf.	: tonofibrilles
M.	: noyaux en division méiotique	v.g.	: vésicule germinative
m.b.	: muscle bulbaire	v.s.	: vaisseau sanguin
m.c.i.	: massif cellulaire interne		
m.c.s.	: massif cellulaire sécréteur		

IM. LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE DES PROTODRILIDAE.

INTRODUCTION.

Les premières observations sur les larves de Protodrilus sont celles de REPIACHOFF (1882) et METSCHNIKOFF (1882) qui, la même année, publient quelques données sur la jeune larve de P. flavocapitatus : les deux auteurs cependant, interprètent de façon différente la morphologie de cette curieuse trochophore.

SCHULTZ (1937) étudie le processus de la ponte et la jeune larve de P. flavocapitatus sans parvenir à interpréter l'organisation de la jeune trochophore; avant lui pourtant, PIERANTONI (1908) avait correctement décrit la cavité digestive et la large ouverture buccale de la larve de P. purpureus.

JÄGERSTEN (1940) décrit les différentes étapes du développement larvaire de P. rubropharyngeus et s'intéresse au déterminisme de la métamorphose; c'est en 1952 seulement que JÄGERSTEN, grâce à une étude comparée étendue aux jeunes trochophores de deux autres espèces (P. ciliatus et P. adhaerens), parvient à interpréter l'organisation de l'étonnante larve de P. rubropharyngeus où l'ouverture buccale est tout à fait postérieure.

S'appuyant principalement sur les développements larvaires de P. rubropharyngeus et de P. adhaerens, JÄGERSTEN donne les caractéristiques des principales étapes de la vie larvaire. La jeune trochophore de Protodrilus est très bien adaptée à la vie pélagique : elle est pourvue d'un stomodeum évaginable qui peut se déployer à l'extérieur lorsque la larve cherche à se nourrir ou, au contraire, se rétracter complètement à l'intérieur du corps, lorsque la larve nage rapidement. La vie pélagique dure en moyenne un mois, permet une croissance rapide et l'accumulation de réserves et prépare ainsi la larve âgée à une phase critique : celle de la recherche du sédiment. A ce stade, la larve, que JÄGERSTEN appelle larve "mûre", présente un ensemble de caractères constants chez les différentes espèces étudiées : l'entonnoir buccal.

est à jamais rétracté, la larve ne s'alimente plus tandis que la bouche définitive se forme, l'intestin est plein de granules de réserves et la moitié postérieure du corps, allongée, montre un début de segmentation (selon les espèces, 5 à 14 métamères y sont formés).

La larve "mûre" recherche le sédiment au contact duquel elle se métamorphose; la zone de croissance prépygidiale entre alors en activité chez ce jeune stade rampant.

A Roscoff, SWEDMARK (1954) décrit chez P. symbioticus un développement direct très différent de ce que les travaux de JAGERSTEN (op. cit.) avaient révélé ; ce développement apparaît comme une adaptation, avantageuse pour cette espèce, aux conditions sévères de la zone intertidale (exposition aux courants, aux émerisions prolongées de la basse mer, etc...).

Les Protodrilidae n'ayant été que peu étudiés dans les mers à marées, le problème de leur adaptation aux conditions de la zone intertidale se trouvait posé : les développements larvaires demandaient une étude particulière à laquelle je me suis attachée.

Dès le départ cependant, l'examen des quelques espèces habitant la zone des marées à Roscoff révéla leur cosmopolitisme : les espèces de la zone intertidale vivent également dans les mers sans marées et possèdent le développement larvaire pélagique, typique du genre Protodrilus.

Par contre, l'observation de P. chaetifer (sa ressemblance avec P. symbioticus et la présence de très gros ovocytes dans le corps des femelles) permettait de supposer un type de développement larvaire benthique. Son étude, délicate en raison des difficultés de récolte des spécimens femelles et de la durée de l'ovogenèse, révéla que le développement larvaire est direct et s'effectue, comme chez P. symbioticus, dans un cocon de ponte (JOUIN, 1962).

Le genre Protodriloides, créé pour ces deux espèces aberrantes, paraît mieux adapté que Protodrilus aux conditions qui règnent dans la zone intertidale. Cependant, cette conception doit être nuancée : en effet, d'une part Protodriloides chaetifer vit également dans les sables dunaires profonds (10-20 m) et la répartition de l'espèce paraît beaucoup plus liée à la granulométrie et aux conditions hydrodynamiques

des sables dunaires qu'aux facteurs dus aux niveaux; d'autre part, deux espèces de Protodrilus : P. hypoleucus et P. ciliatus, ayant un développement larvaire pélagique, prospèrent à Roscoff aux mêmes niveaux que Protodriloides.

Ainsi, même dans une région où les courants de marée sont puissants, les larves mûres de Protodrilus parviennent à la fin de la vie planctonique à regagner les sédiments où vivent les populations adultes.

Cependant, à Roscoff, les populations de P. ciliatus par exemple, paraissent constituées tout le long de l'année par des individus tous adultes et de même taille : les individus jeunes y sont rares, alors qu'on en récolte aisément dans les régions plus abritées (Baie de la Forêt, sud-Finistère). Il est évident que la sélection est très forte dans la zone intertidale à Roscoff et qu'un grand nombre de larves est perdu, probablement sous l'effet des courants. La réussite de quelques-unes suffit à maintenir les populations de ces espèces dont le cycle vital semble voisin de celui de P. rubropharyngeus : deux ans au moins (JÄGERSTEN, 1952).

Dans la zone intertidale à Roscoff, l'une des espèces, P. ciliatus, a une période de reproduction étendue à toute l'année, ce qui explique que les populations puissent se maintenir et que la proportion de jeunes individus soit faible. L'autre espèce, P. hypoleucus, a une période de reproduction limitée à quelques mois d'hiver; l'aptitude que présente cette espèce à la régénération, aussi bien antérieure que postérieure, expliquerait peut-être, en partie, la densité de ses populations.

Ces aspects biologiques n'ont pas été approfondis pour l'instant et je me suis surtout orientée vers une étude morphologique des larves.

En ce qui concerne le genre Protodrilus, je présenterai donc en premier une étude morphologique des jeunes larves de sept espèces en les regroupant par type d'organisation. Puis je donnerai quelques observations sur la suite du développement et sur les larves "mûres" de certaines espèces.

En ce qui concerne le genre Protodriloides, le développement larvaire de P. chaetifer a pu être entièrement suivi et comparé à celui de P. symbioticus. L'aspect aberrant des spermatozoïdes non flagellés et leur absence constante du coelome des femelles (alors que chez Protodrilus, les femelles sont toujours fécondées), m'ont incitée à l'étude des phénomènes qui se déroulent dès le dépôt des oeufs et la formation du cocon de ponte : la fécondation externe a été démontrée chez Protodriloides et son étude sera présentée au début du chapitre consacré au développement de ce genre.

GENRE PROTODRILUS

A. Morphologie des jeunes trochophores

JÄGERSTEN, étudiant les jeunes larves de trois espèces de Protodrilus découvre trois types morphologiques qu'il ordonne en une série évolutive allant de la larve de P. adhaerens, proche d'une trochophore typique (stomodeum antérieur, juste après le prototroque), à la trochophore modifiée de P. rubropharyngeus (stomodeum tout à fait postérieur).

J'ai pu étudier les larves de sept autres espèces : plusieurs d'entre elles sont semblables à la larve de P. ciliatus, qui représente selon JÄGERSTEN, un type intermédiaire, entre la larve de P. adhaerens voisine de la trochophore type et la larve de P. rubropharyngeus au contraire très modifiée.

Les différentes larves seront décrites ici en commençant par celles qui se rapprochent le plus de la larve de P. rubropharyngeus et dérivent de petits oeufs (P. brevis et P. albicans) et en finissant par celles qui proviennent d'oeufs plus volumineux (P. purpureus).

1) La jeune trochophore de Protodrilus brevis :

L'étude des jeunes larves a été faite à Kristineberg en août, d'après des spécimens provenant de la localité de Gunnarskär. L'aspect de la ponte ne peut être précisé car la seule femelle mise en élevage (en raison de la rareté des spécimens) a déposé sa ponte au fond d'un fragment de coquille.

Environ deux jours après la ponte, les jeunes larves nageantes sont de petites trochophores atteignant un peu plus de 50 μ dans leur plus grande dimension. Elles sont morphologiquement proches de celles de P. rubropharyngeus et P. flavocapitatus ⁽¹⁾, ayant comme celles-ci une large cavité buccale ouverte à l'arrière du corps. Il n'y a qu'une seule tache oculaire, du côté droit (Fig. 39 A.).

A l'avant de la larve, la touffe apicale compte quelques cils. Le prototroque comprend deux couronnes ciliées principales bien fournies (environ 4 rangées de cils chacune) en avant desquelles se trouve une couronne d'une seule rangée de cils peu abondants. En arrière des couronnes

(1) La larve de P. flavocapitatus étudiée par SCHULTZ (1937) est identique à celle de P. rubropharyngeus, décrite par JÄGERSTEN, mais l'auteur n'a pas su interpréter les trois parties de la cavité digestive : il a supposé que la cavité postérieure (qui est le stomodeum) était l'anus, et la petite cavité dorsale (proctodeum) la bouche.

précédentes du côté ventral seulement, on distingue une rangée de cils peu nombreux. Deux glandes volumineuses latérales, contenant de gros granules, font légèrement saillie à la surface de l'épiderme, en avant du prototroque (Fig. 39 A.).

La région postérieure de la larve est occupée à ce stade par la large ouverture buccale dont le pourtour est abondamment cilié ; le stomodeum occupe donc ici la même position postérieure que chez P. flavocapitatus et P. rubropharyngeus. Cilié intérieurement, il s'ouvre dans l'intestin par un orifice oesophagien contractile portant une touffe de cils groupés entre eux : l'ensemble, orifice et touffe ciliée, est appelé "ring-valv" par JÄGERSTEN, terme que je traduirai par valvule oesophagienne. L'intestin moyen est cilié et sa paroi est dépourvue de granules de réserves.

Sur le côté gauche et dorsal de la larve, à l'arrière du corps, se trouve un orifice relativement large pourvu de nombreux cils dirigés vers l'extérieur et représentant l'anus et l'ébauche de l'invagination ectodermique de l'intestin terminal (proctodeum) ; la jonction de cette partie terminale avec l'intestin moyen n'est pas encore faite à ce stade. Les protonéphridies ne sont pas encore formées.

Cette jeune trochophore ressemble beaucoup par la position postérieure du stomodeum à celle de P. flavocapitatus et de P. rubropharyngeus. Elle en diffère cependant par plusieurs caractères :

- Le prototroque se situe ici presque au milieu du corps (il est plus antérieur chez les deux autres larves) ;
- Il existe une mince couronne ciliée supplémentaire en avant des deux couronnes principales du prototroque ; la demi-couronne ciliée ventrale en arrière du prototroque est moins postérieure ici ;
- L'ouverture anale et l'ébauche de l'intestin terminal situées sur le côté gauche sont nettement ciliées. Chez les deux autres espèces, la petite cavité de l'intestin postérieur est située dorsalement et son ouverture externe difficile à voir selon JÄGERSTEN, n'est pas ciliée.

La figure 39 B représente une larve âgée de 6 jours, mais l'évolution ultérieure de la larve n'a pas pu être suivie ; au cours du développement, l'oesophage se déplace ventralement et vers l'avant, chez P. rubropharyngeus, car la zone qui entoure l'anus croît plus rapidement que le reste du corps de la larve (JÄGERSTEN, 1952, p. 483) de sorte que le stomodeum tend à occuper une position identique à celle qu'il présente d'emblée

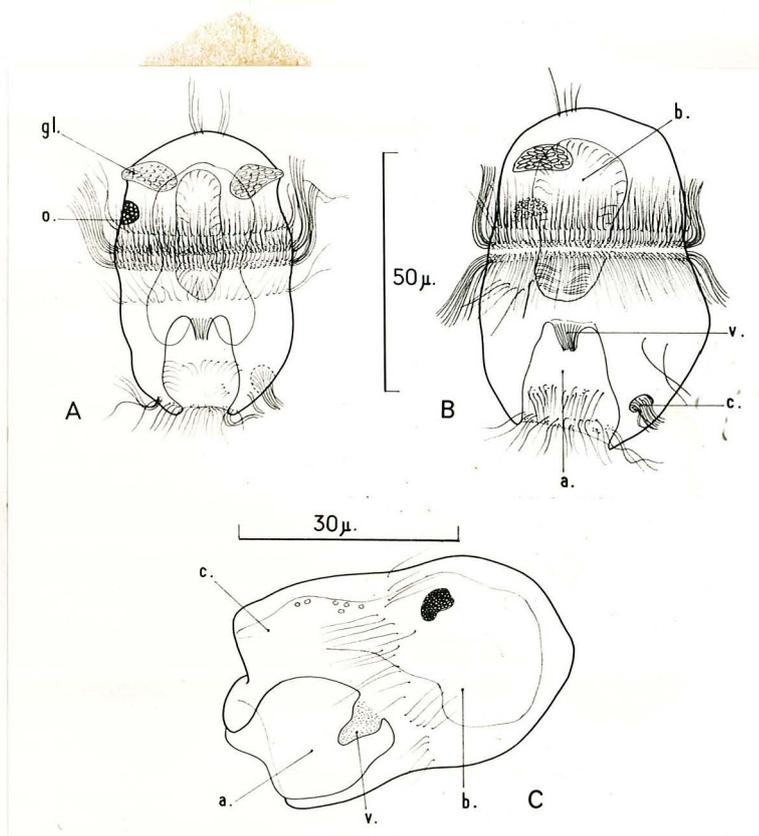


Fig. 39 : A: jeune trochophore de Protodrilus brevis , âgée de deux jours, vue ventrale; B: vue latérale gauche d'une larve âgée de six jours C: jeune trochophore de P. albicans (préparation comprimée).
Table des légendes p. 174.

chez les larves de P. ciliatus et de P. adhaerens, position classique entre prototroque et télotroque.

Il serait donc logique de considérer les larves à stomodeum postérieur comme représentant un type larvaire moins avancé dans le développement que le type larvaire à stomodeum médio-ventral ; JÄGERSTEN les considère comme les larves les plus modifiées par rapport à la trochophore type alors qu'elles réalisent en fait un stade de développement antérieur.

De plus, ce type morphologique semble caractériser les larves petites et pauvres en réserves vitellines . Il est vrai, comme le souligne JÄGERSTEN, que la taille des oeufs, leur richesse en vitellus varient faiblement selon les espèces de Protodrilus, mais ces différences mêmes faibles, retentissent sur la morphologie de la très jeune trochophore ; seule l'étude des développements embryonnaires pourra expliquer la morphologie des jeunes larves.

2) La jeune trochophore de P. albicans

La segmentation précoce des oeufs dans le coelome des femelles est un caractère très particulier à P. albicans.

Les petites gastrulas que j'ai observées dans le coelome des femelles ne m'ont pas parues ciliées, mais il est fort probable que lorsque les embryons sont émis, ils sont ciliés et n'adhèrent pas au substrat comme cela se produit pour les oeufs lors de la ponte des autres espèces ; l'émission d'embryons nageants représenterait une adaptation avantageuse de l'espèce, à ce milieu fortement brassé par les vagues.

La jeune larve observée est de petite taille (40 μ environ), et représente la plus petite larve jamais rencontrée (Fig. 39 C).

Le prototroque est très peu fourni et situé à peu près au milieu du corps ; il n'y a pas de télotroque ni de touffe apicale, il n'y a qu'une tache oculaire du côté droit. Le stomodeum est ventral mais dirigé vers l'arrière. Une protubérance cytoplasmique est visible au niveau de l'orifice oesophagien sans que des cils y aient été discernés. Cette larve très petite, dérive d'un ovocyte pauvre en vitellus : il n'y a en effet que quelques granules de réserve dans la paroi de l'intestin. Malgré sa petite taille, cette larve réalise un stade de développement plus avancé que la jeune larve de P. brevis, où le stomodeum est tout à fait postérieur dans les premiers jours de la vie larvaire. Je n'ai que peu de données sur cette larve dont quelques spécimens seulement ont été examinés ; cette

étude doit être reprise.

3) La jeune trochophore de P. ciliatus

Les femelles de P. ciliatus mises en élevage déposent leur ponte sur la paroi des godets (ce que JÄGERSTEN a déjà signalé). La ponte, groupée et adhésive, évolue assez rapidement : 24 heures après la ponte, les petites trochophores ciliées sont déjà pourvues d'un oeil (le droit) et encore attachées au support par leur extrémité pygidiale. JÄGERSTEN a décrit la jeune larve âgée de 4 jours : les observations que j'ai pu faire sur les larves de même âge, issues des spécimens récoltés à Roscoff ou à Naples, sont conformes à celles de cet auteur.

A 7 jours (Fig. 40 A) la larve est déjà différente : en effet, il y a deux yeux et l'entonnoir stomodéal se replie sur lui-même pendant la nage rapide, fait que JÄGERSTEN n'avait pas pu observer sur la larve plus jeune ; il se déploie perpendiculairement au corps de la larve quand celle-ci ralentit sa nage et cherche à se nourrir. L'intestin moyen et l'intestin postérieur sont ciliés. D'autre part, il existe latéralement, à peu près au milieu du corps, une paire de petites protonéphridies : elles sont formées d'une ampoule fermée dans laquelle on distingue plusieurs cils, deux ou trois d'entre eux battant en même temps dans la lumière du canal néphridien qui se dirige vers l'arrière et un peu dorsalement (Fig. 40 A.). Le développement ultérieur de la larve a pu être suivi grâce à des récoltes de plancton faites dans la Baie de la Forêt (Sud-Finistère). Les conditions abritées de cette baie sont favorables aussi bien à la récolte des larves dans le plancton, qu'à celle des individus très jeunes dans le sédiment, en certains points de la côte.

Le but de ce chapitre consacré à la morphologie des jeunes trochophores étant de dégager les principaux types morphologiques rencontrés chez les très jeunes larves de Protodrilus, le développement ultérieur de la larve de P. ciliatus sera présenté au début du chapitre consacré à l'étude des stades larvaires âgés.

4) La jeune trochophore de P. affinis

La ponte n'a pas pu être observée chez P. affinis. La jeune larve âgée de 2 jours (1) mesure environ 55 μ de long ; un oeil est formé et deux

- (1) La date de la ponte est déduite de l'observation quotidienne des femelles mises en élevage ; son aspect ne peut évidemment pas être précisé lorsqu'elle est déposée au fond de fragments de coquilles.

glandes à gros granules ovoïdes sont visibles à l'avant de la larve. Le prototroque comprend trois rangées ciliées principales, la plus antérieure étant plus mince que les deux autres ; il existe quelques touffes ciliées éparses, dorsalement et latéralement, au milieu du corps. L'entonnoir buccal est encore peu développé et dirigé obliquement vers l'arrière.

A cinq jours (Fig. 40 B), la larve possède un prototroque formé de quatre couronnes, les deux principales de quatre à cinq rangées de cils, chacune étant précédées et suivies de deux couronnes mince d'une seule rangée de cils ; la dernière est interrompue ventralement. Il existe quelques cils sensoriels raides à l'extrémité pygidiale. Le télotroque est formé et bien fourni (4 rangées de cils).

Deux grosses glandes contenant de gros granules ovoïdes sont visibles à l'avant sous l'oeil et une paire de glandes bacillaires existe latéralement. Le tube digestif montre une paroi remplie de granules de réserves abondants et de coloration jaune-vert. L'entonnoir buccal est bien développé : il est pourvu d'une ciliature externe et interne abondante et d'une lèvre postérieure épaisse et légèrement allongée. Lorsqu'il est évaginé, il est tout à fait perpendiculaire à la larve. L'orifice oesophagien porte une touffe de cils groupés comme chez P. ciliatus.

Outre les glandes bacillaires, l'épiderme contient des granules pigmentés de couleur rouge-orange.

5. La jeune trochophore de P. leuckarti

La ponte déposée par la femelle sur la paroi du godet d'élevage présente un aspect gélatineux très différent de celui qu'on observe chez les deux espèces voisines étudiées précédemment. Les oeufs sont enrobés dans une substance tout à fait transparente. Chez les deux espèces voisines, P. ciliatus et P. affinis, il n'y a rien de tel et les oeufs sont attachés individuellement au support.

Le développement embryonnaire semble plus lent que chez les autres espèces : alors que chez P. ciliatus, 24h. après la ponte, les trochophores encore attachés au support par leur pygidium sont déjà ciliés et pourvus d'un oeil, ici 34h. après le stade à quatre blastomères, les larves sont de petites gastrulas à peine mobiles : il y a une couronne ciliée circulaire, pas d'oeil et l'invagination buccale est à peine formée.

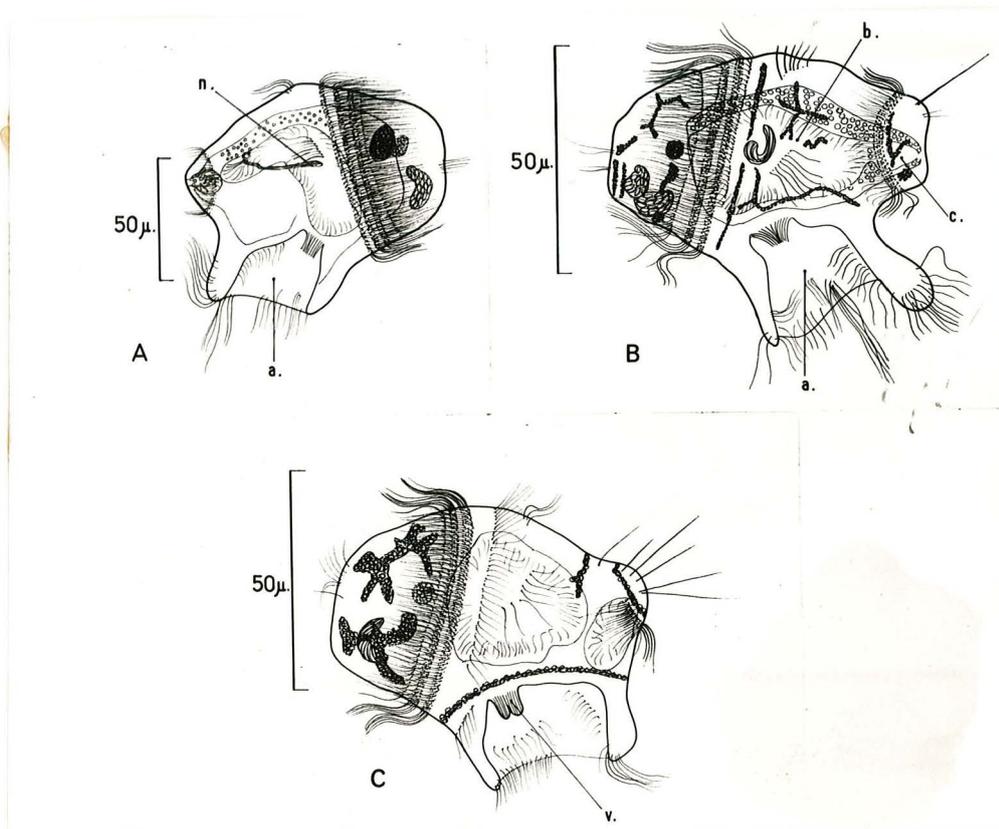


Fig. 40 : A: Trochophore de Protodrilus ciliatus, âgée de sept jours ;
B: trochophore de P. affinis, âgée de cinq jours; C: trochophore de P. leuckarti, âgée de trois jours. Les granules pigmentaires de l'épiderme ne sont représentés qu'en B et C.

La larve à l'éclosion mesure environ 55 μ de long ; l'invagination buccale est encore peu développée et il n'y a pas encore d'entonnoir stomodéal évaginable ; celui-ci est bien formé deux jours plus tard (Fig. 40 C) , et la jeune larve ressemble alors beaucoup à celle de P. ciliatus et P. affinis.

A l'avant du corps, la touffe apicale est formée de cils courts. Le prototroque compte quatre couronnes ciliées dont les trois premières sont très rapprochées tandis que la quatrième, peu fournie et interrompue ventralement, se situe presque au milieu du corps. Ce sont les deux couronnes ciliées médianes du prototroque qui sont les plus fournies, avec environ 5 rangées de cils chacune. Le télotroque n'est pas complet à ce stade et seule sa moitié ventrale est formée. Vers le milieu du corps, quelques touffes ciliées sont visibles latéralement et dorsalement ; de longs cils sensoriels raides sont implantés sur la partie postérieure de la larve.

Il n'y a à ce stade qu'une seule tache oculaire du côté droit ; l'épiderme contient des granules pigmentaires brun clair ainsi qu'une paire de grosses glandes bacillaires ventralement en avant du prototroque.

Le tube digestif débute par un stomodeum évaginable cilié, situé ventralement entre le prototroque et le télotroque ; il communique avec l'intestin moyen par une valvule dont les cils s'agglomèrent en deux masses distinctes (Fig. 40 C). La cavité de l'intestin moyen est large et ciliée ; elle est séparée de celle de l'intestin postérieur par un diaphragme. Je n'ai pas distingué de protonéphridie sur cette jeune larve.

6. La trochophore de P. hypoleucus

La ponte n'a pas pu être observée chez cette espèce. La plus jeune trochophore observée (âgée d'un jour environ) est de forme ovoïde et mesure un peu plus de 50 μ de long (Fig. 41 A).

Le prototroque ne compte que deux couronnes ; un peu en arrière de la bouche se trouve une demi-couronne dorsale. Le télotroque est discontinu et peu fourni au début (une seule rangée de cils). Il n'y a pas d'yeux chez cette larve et ils n'apparaîtront pas dans les jours qui suivent.

L'invagination stomodéale ventrale est située vers le milieu du corps. La bouche est visible ventralement et ses bords sont ciliés. Elle se prolonge à l'intérieur du corps en une cavité ciliée peu profonde, qui va s'agrandir dans les jours qui suivent et devenir le futur entonnoir

stomodéal .. évaginable. Dans le massif cellulaire endodermique de nombreuses granulations jaunes sont regroupées dorsalement dans la moitié postérieure du corps. L'épiderme n'est pas encore pigmenté.

Quatre jours plus tard (Fig. 41 B), la pigmentation épidermique est nette : la larve a acquis une coloration rouge violacé, due à de nombreux granules accolés les uns aux autres en larges plages pigmentaires. Il n'y a pas de tache oculaire. Le prototroque comprenant deux couronnes ciliées est suivi d'une demi-couronne dorsale ; le télotroque est bien fourni.

L'entonnoir buccal assez court, s'évagine facilement : il est perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur de la larve, dépigmenté et abondamment cilié notamment sur le pourtour de son ouverture légèrement resserrée.

L'orifice oesophagien est pourvu d'une protubérance cytoplasmique susceptible de faire plus ou moins saillie dans l'entonnoir buccal. Une semblable formation a déjà été décrite par JÄGERSTEN chez P. adhaerens sous le nom de "amaeboid protubérance" en raison des mouvements qu'elle manifeste.

Chez P. hypoleucus, j'ai pu discerner une zone plus claire à la base de cette valvule oesophagienne : l'examen en contraste de phase y révèle la base d'une rangée de cils dont les extrémités noyées dans la masse cytoplasmique restent indiscernables (Fig. 41 C). Ce sont les cils qui déterminent les mouvements constants de cette valvule cytoplasmique. Au repos, elle est relativement étalée au niveau de l'orifice (non visible) qui sépare le stomodéal^u de l'intestin moyen ; lorsque l'orifice se ferme (sans doute y-a-t-il un diaphragme qui se contracte), elle fait saillie dans la cavité stomodéale et change alors de forme activement. De l'autre côté du stomodeum, l'intestin moyen, abondamment cilié, participe probablement à la déglutition en créant un appel et un courant d'eau.

Chez P. adhaerens, comme chez P. hypoleucus, les mouvements de cette petite protubérance sont en fait d'origine ciliaire : en effet un examen attentif au contraste de phase, m'a permis de voir des cils au sein de la masse cytoplasmique chez la jeune trochophore de P. adhaerens. JÄGERSTEN ne les ayant pas clairement distingués suppose un fonctionnement amœboïde de cette valvule différent de la simple introversion de la valvule ciliée que porte l'orifice oesophagien chez d'autres espèces.

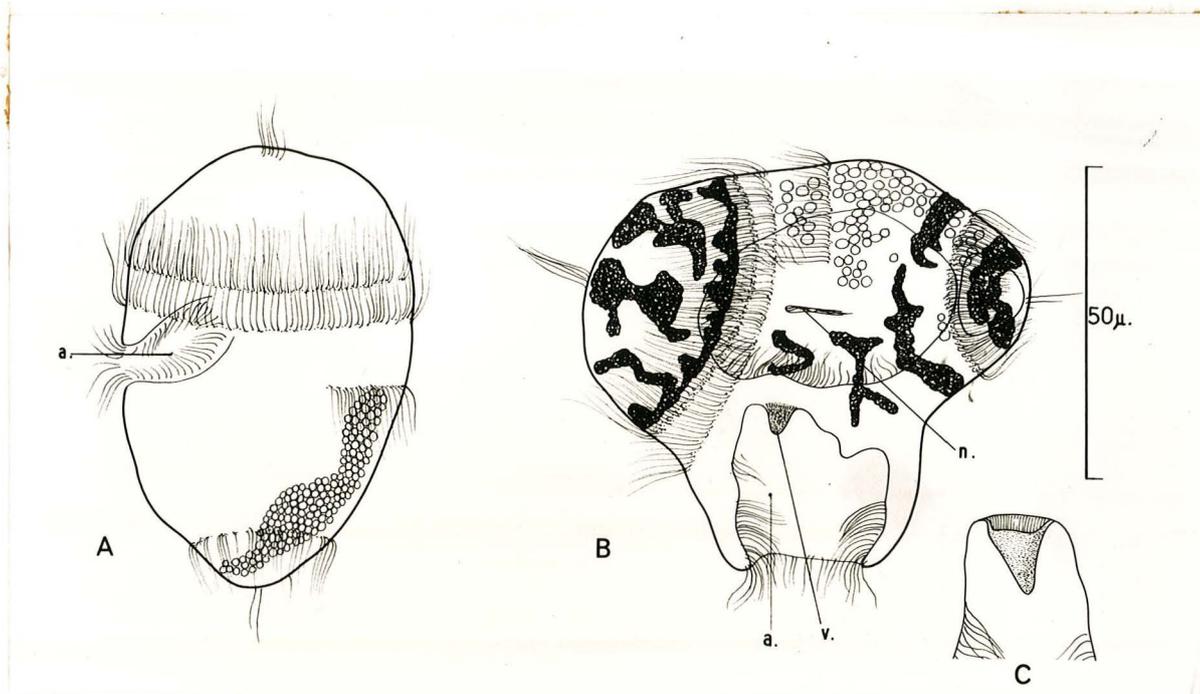


Fig. 41 : Trochophore de Protodrilus hypoleucus vue laterale gauche ; A: jeune larve agée de un jour ; B: trochophore pigmentée agée de cinq jours ; C: détail de la valvule oesophagienne cytoplasmique, montrant la base des cils , dont l'extrémité est noyée dans le cytoplasme.

Dans la paroi de l'intestin moyen, les grosses inclusions jaunes sont visibles vers le milieu du corps, dorsalement, alors qu'elles étaient auparavant concentrées dans la région postérieure du corps ; une paire de protonéphridies a été discernée sur la larve de six jours.

Cette larve diffère des larves étudiées précédemment par plusieurs caractères :

- son entonnoir stomodéal peu développé, à ouverture relativement étroite ; l'orifice oesophagien pourvu d'une valvule à la fois ciliaire et cytoplasmique (ce sont les cils qui déterminent les mouvements de cette formation).

- l'absence de tache oculaire

- le pigment épidermique très développé, de teinte rouge violacé

- la présence de nombreuses inclusions de réserves dans la paroi de l'intestin moyen (inclusions d'origine vitelline).

7. La jeune trochophore de P. oculifer

Chez cette espèce, la ponte est groupée et adhère à la paroi du godet d'élevage.

La jeune larve nageante, âgée de quatre jours (Fig. 42' A), mesure environ 60 μ de long ; elle est pourvue d'un prototroque formé de trois couronnes ciliées (la plus antérieure d'une seule rangée de cils et les deux autres de trois rangées chacune) et d'un télotroque de cils nombreux et plus longs que ceux du prototroque. Il n'y a qu'un seul oeil (le droit) et l'épiderme contient des granules rougeâtres groupés en larges plages. Il existe de chaque côté une glande bacillaire ventrale à l'avant de la larve et deux glandes latéro-dorsales en avant du télotroque. Des cils sensoriels sont présents aux deux extrémités de la larve.

L'entonnoir buccal membraneux est situé ventralement à peu près au milieu du corps de la larve ; relativement volumineux, il est pourvu, comme chez P. adhaerens, d'un prolongement digitiforme qui est ici postérieur alors qu'il est antérieur chez la larve de P. adhaerens. Ce prolongement porte une longue ciliature sur son bord interne et à son extrémité. Lorsque la larve replie son entonnoir buccal, le doigt postérieur est rétracté en premier à l'intérieur de la cavité buccale : une invagination postérieure à l'entonnoir se forme et le doigt se rétracte verticalement en se raccourcissant, puis il se rabat vers l'avant tandis que la paroi

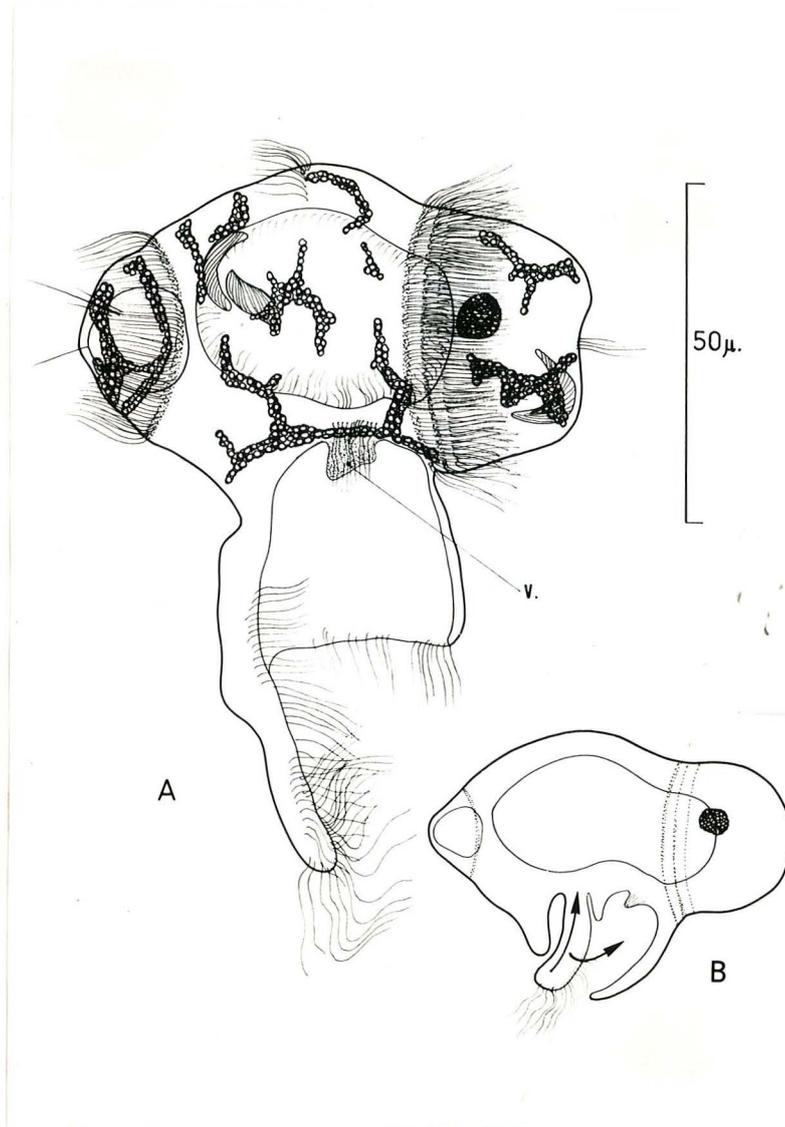


Fig. 12 : A: Trochophore de Protodrillus oculifer , âgée de quatre jours, entonnoir buccal déployé ; vue latérale droite. B: schéma montrant la rétraction de l'entonnoir buccal pendant la nage : le prolongement de l'entonnoir est rétracté vers le haut , puis rabattu vers l'avant, tandis que la paroi antérieure de l'entonnoir referme la cavité.

antérieure de l'entonnoir se rabat vers l'arrière fermant ainsi le stomodeum (Fig. 42 B).

Au fond de l'entonnoir, la valvule oesophagienne est formée de cils noyés dans une protubérance cytoplasmique : l'extrémité des cils dépasse nettement de la masse cytoplasmique contrairement à ce que l'on observe chez P. adhaerens et P. hypoleucus ; leurs mouvements provoquent le déplacement de la protubérance cytoplasmique comme chez les deux autres espèces.

L'intestin moyen qui fait suite à la valvule oesophagienne, est cilié et sa paroi contient des granules de réserves jaunes. L'intestin postérieur s'ouvre au dehors par l'anus. Les néphridies n'ont pas été discernées à ce stade.

Cette larve présente quelques analogies avec la larve de P. adhaerens ; l'entonnoir buccal est pourvu d'un prolongement digitiforme et la valvule oesophagienne est formée par une masse cytoplasmique, traversée de cils, plus longs ici que chez P. adhaerens.

Cependant je n'ai pas distingué chez P. oculifer, de sécrétion granuleuse dans la paroi de l'entonnoir oesophagien, comparables à ce que JÄGERSTEN signale chez P. adhaerens.

8. La jeune trochophore de P. purpureus

Dans sa monographie de Protodrilus, PIERANTONI (1908) a étudié le développement de Protodrilus purpureus qu'il a pris comme type de développement larvaire pour le genre. Mais comparées aux larves des autres espèces maintenant connues, les larves de P. purpureus montrent d'après ce travail, plusieurs caractères particuliers qu'il convenait de vérifier. J'ai pu observer les premiers stades larvaires de cette espèce à Kristineberg au mois d'août : ces observations ne sont que fragmentaires et l'étude du développement embryonnaire et larvaire sera repris ultérieurement.

Les oeufs nombreux, sont parmi les plus volumineux. La jeune larve est libre à un stade précoce : en effet, environ un jour et demi après la ponte, les jeunes gastrulas mesurant 64μ de diamètre nagent librement ; il y a, à ce stade, trois couronnes ciliées occupant la moitié antérieure de la larve (Fig. 43 A) ; elles sont peu fournies (deux ou trois rangées de cils pour la plus antérieure qui est aussi la plus dense). Il n'y a ni télotroque, ni tache oculaire, ni invagination stomodéale

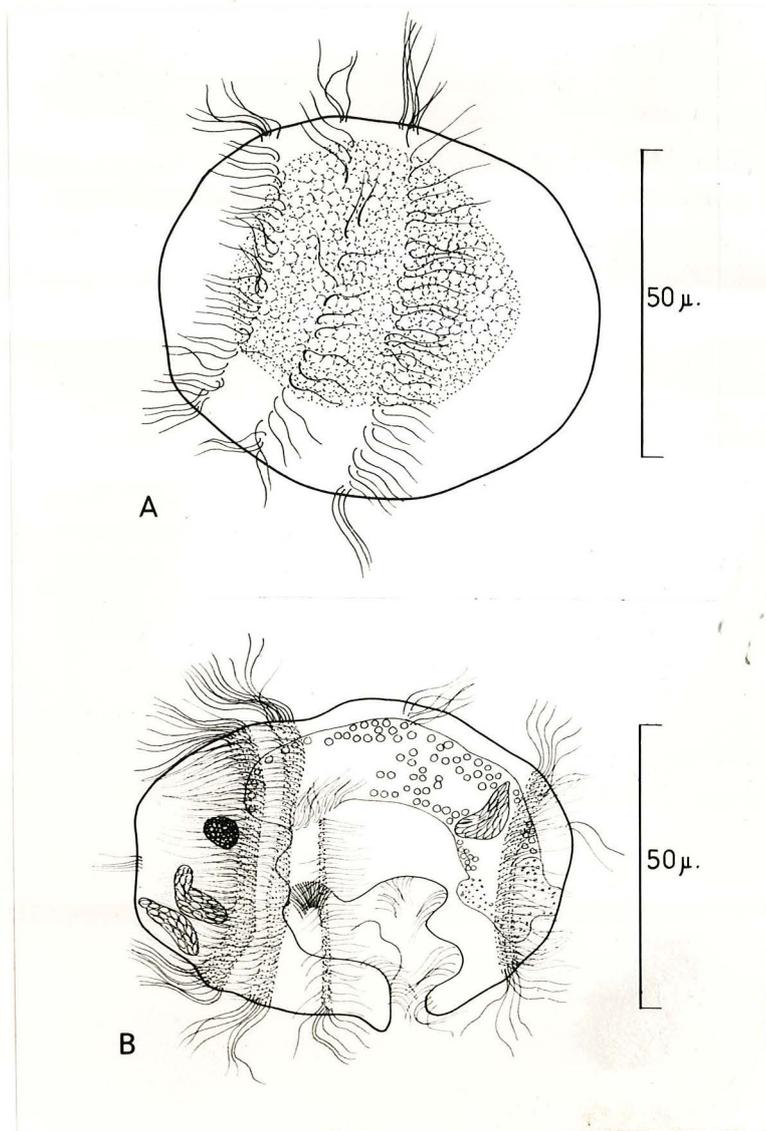


Fig. 43 : A: gastrule nageante de Protodrilus purpureus ; B: trochophore de la même espèce âgée de cinq jours; vue latérale gauche, entonnoir buccal rétracté.

A cinq jours (Fig. 43 B), la larve a atteint 76μ de long. Les trois couronnes du prototroque sont maintenant bien fournies ; elles sont écartées les unes des autres et la troisième est interrompue dorsalement. Le télotroque est formé et bien fourni. Il n'y a qu'une seule tache oculaire (du côté droit) au-dessous de laquelle on distingue deux glandes à grosses fibres ; il y a une paire de glandes bacillaires symétriques latéralement en avant du télotroque.

Sur la figure 43B, l'entonnoir buccal est rétracté; évaginé, il est perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps de la larve. Il est abondamment cilié et dépourvu de prolongement digitiforme. La paroi de l'intestin moyen est chargée de nombreux granules de réserve colorés en jaune.

Je n'ai pas distingué de néphridie sur cette larve, dont je n'ai pas pu suivre le développement ultérieur.

Les caractères de la ciliature observés sur ces deux stades larvaires ne correspondent pas à ce que signale PIERANTONI :

Selon cet auteur l'embryon libre, nageant âgé de 48 à 60 heures est une gastrula entièrement ciliée. A quatre-cinq jours la ciliature se répartit sur une large zone antérieure et une zone postérieure entièrement ciliée et à six jours le stomodéum se forme, l'oeil droit apparaît et il y a alors trois couronnes ciliées (une antérieure, une médiane et une postérieure) sur le corps ; les larves qui mesurent 55 à 60μ possèdent déjà les ébauches de deux petits lobes pygidiaux.

En réalité d'après les observations faites à Kristineberg, les gastrules nageantes ne sont pas entièrement ciliées mais possèdent d'emblée trois couronnes ciliées peu fournies (future prototroque). A cinq jours la larve ressemble aux larves des autres espèces de Protodrilus ayant un prototroque (de trois couronnes), un télotroque et un oeil du côté droit ; l'entonnoir stomodéal évaginable est situé à peu près au milieu de la face ventrale. Il n'y a évidemment pas d'ébauches de lobes pygidiaux à ce stade.

D'autre part, PIERANTONI signale l'apparition de tentacules céphaliques chez des larves âgées de 15 jours, ce qui est improbable. En effet chez toutes les espèces étudiées jusqu'ici, ce n'est qu'après la métamorphose (environ un mois après l'éclosion) que les tentacules apparaissent sur la région antérieure des jeunes individus benthiques.

DISCUSSION

Toutes ~~Toutes~~ les espèces de Protodrilus étudiées ~~possèdent~~ ^{ont} une larve trochophore pélagique caractérisée par la possession d'un stomodeum évaginable qui se développe de plus en plus au cours de la vie pélagique et se rétracte définitivement à la fin de la vie larvaire.

Les jeunes trochophores de Protodrilus présentent plusieurs points communs mais également des caractéristiques spécifiques, la plus remarquable étant l'emplacement variable de la cavité stomodéale : elle peut être tout à fait postérieure (P. rubropharyngeus, P. flavocapitatus, P. brevis), orientée vers l'arrière mais ventrale (P. ciliatus, P. affinis, P. albicans), enfin en position médio-ventrale (P. hypoleucus, P. oculifer, P. adhaerens, P. purpureus).

La position plus ou moins ventrale du stomodeum est certainement en relation avec un matériel ectodermique plus ou moins abondant : il est probable qu'il n'y a pas d'ébauche de pygidium au niveau de l'anus chez la larve à stomodeum postérieur et que la croissance ultérieure des tissus à ce niveau repousse la cavité stomodéale ventralement et vers l'avant. Une étude embryologique seule permettra d'expliquer la morphologie des jeunes larves. Les différences dans la quantité de réserves vitellines de l'intestin moyen peuvent être appréciées chez les jeunes larves : les larves à stomodeum postérieur sont pauvres en réserves vitellines ; les larves à stomodeum ventral en ont davantage.

La cavité buccale finit toujours par occuper la position ventrale classique entre prototroque et télotroque. L'entonnoir membraneux qui se développe est un véritable stomodeum évaginable. Sa forme et sa ciliature varient selon les espèces ; chez P. adhaerens et P. oculifer, il présente un prolongement digitiforme abondamment cilié, antérieur chez P. adhaerens, postérieur chez P. oculifer. D'autres variations portent également sur la valvule oesophagienne qui simplement ciliée chez la plupart des espèces, peut s'enrichir d'un cytoplasme fluide chez P. adhaerens, P. oculifer, P. hypoleucus. L'observation de ces espèces, en révélant la présence de cils dans ce type de valvule (appelée à tort "amaeoid protuberance" par JÄGERSTEN), permet d'affirmer que les mouvements des cils et ceux de la masse cytoplasmique sont liés.

Les mouvements de déglutition ne sont sans doute pas fondamentalement différents de ceux que JÄGERSTEN décrit chez P. rubropharyngeus : la valvule ciliée de cette espèce se retourne à l'intérieur de la cavité intestinale et projette ainsi les particules alimentaires parvenues à son contact.

à son tour.

Chez P. adhaerens, P. hypoleucus et P. oculifer, la protubérance cytoplasmique ne semble pas pouvoir se retourner dans le mésenteron, mais on observe qu'elle peut faire plus ou moins saillie dans l'entonnoir oesophagien selon que l'orifice oesophagien est fermé ou ouvert (il y a probablement un muscle annulaire autour de l'orifice). La protubérance cytoplasmique, s'étale et s'amincit lorsque l'orifice oesophagien s'ouvre (ce qui correspondrait à un début de retournement) : elle ménagerait ainsi un passage central, que les microparticules poussées par les mouvements ciliaires, pourraient traverser.

La ponte n'a pas toujours pu être observée ; cependant, il semble que la plupart des espèces de Protodrilus dépose des oeufs qui adhèrent au substrat pendant la durée du développement embryonnaire. Chez P. ciliatus, les jeunes trochophores prêtes à éclore sont attachées au substrat par leur pygidium.

P. leuckarti se distingue par la production d'une substance gélatineuse qui enveloppe tous les oeufs ; P. adhaerens forme un cocon membraneux transparent (JÄGERSTEN 1952), (sécrété par des glandes épidermiques spéciales de la femelle comme chez les deux espèces du genre Protodriloides).

Il faut souligner que P. leuckarti et P. adhaerens sont les seules espèces jusqu'ici rencontrées dans les eaux saumâtres et que la production d'enveloppes autour des oeufs est peut-être indispensable au maintien des espèces dans ce milieu particulier (salinité 16%).

P. albicans enfin, se distingue de toutes les autres espèces par l'incubation de petites gastrules dans le coelome des femelles ; sans doute sont-elles nageantes dès leur émission.

Chez P. purpureus, les embryons ne restent pas longtemps adhésifs au substrat et les gastrules sont libres et nageantes ; le même fait est signalé par SCHULTZ chez P. flavocapitatus.

Il semble que les particularités des espèces soient plus marquées au tout début de la vie larvaire et que ce soit dans les modalités de ponte, dans le développement embryonnaire et la manière dont il est protégé qu'il faille rechercher les particularités adaptatives des espèces.

B. Morphologie des larves âgées de Protodrilus

Quelques observations concernant les larves âgées de P. purpureus et de P. flavocapitatus sont fournies respectivement par PIERANTONI (1908) et SCHULTZ (1934), mais c'est surtout à JÄGERSTEN (1952) que l'on doit une étude précise de ce stade larvaire chez P. rubropharyngeus et P. adhaerens. L'auteur décrit plus brièvement les larves de trois espèces indéterminées (larves A, B et C) récoltées dans le plancton.

JÄGERSTEN établit que les stades larvaires âgés des différentes espèces de Protodrilus montrent plusieurs caractères morphologiques communs que l'on peut énumérer ainsi :

- quatre couronnes ciliées dont une préorale et une bande ciliée ventrale longitudinale.
- deux yeux sur la région antérieure
- deux lobes pygidiaux adhésifs
- un épiderme généralement pigmenté
- un tube digestif plein de granules de réserves généralement pigmentés
- un certain nombre de métamères, ébauchés dans la moitié postérieure du corps.

J'ai étudié les larves âgées "immatures" (pas encore prêtes à la métamorphose) et "mûres" de quatre espèces : P. ciliatus, P. leuckarti, P. oculifer et P. albicans.

Ces observations sont en accord avec celles de JÄGERSTEN et révèlent un plan d'organisation constant chez les larves âgées ; cependant, l'emplacement de la première paire de néphridies définitives n'est pas identique chez les espèces que j'ai étudiées et chez P. rubropharyngeus.

Je n'ai pu suivre le développement larvaire que chez P. ciliatus grâce à des pêches planctoniques dans la Baie de la Forêt (sud Finistère); les différentes étapes de ce développement seront exposées en premier.

1) L'évolution de la larve de P. ciliatus

Lorsque la larve atteint 90 μ environ, la forme générale est peu changée par rapport à la jeune larve (60 μ). Les couronnes ciliées sont bien développées. Des cils sensoriels raides existent sur la partie postérieure de la larve (Fig. 44).

L'épiderme contient des granules pigmentaires de teinte brun clair et des glandes bacillaires ; la paire de glandes bacillaires située à l'avant

de la larve persiste et une autre paire est visible latéralement au milieu du corps. L'entonnoir buccal cilié présente une pigmentation rouge-orange au niveau de sa paroi postérieure. Au fond de l'entonnoir, la valvule ciliée assure la déglutition des particules alimentaires (algues unicellulaires) projetées dans la cavité ciliée de l'intestin moyen. L'épithélium intestinal à ce stade commence à se charger de granules de réserve. Deux protonéphridies sont présentes latéralement vers le milieu du corps.

Les transformations ultérieures de la larve sont liées à la croissance générale et plus particulièrement à l'allongement qui se produit dans la région postérieure, et au développement du stomodeum.

Lorsque la larve atteint 140μ de long, le volume de l'entonnoir stomodéal replié d'une manière complexe sur lui-même, paraît encore plus important (fig. 44 B). Une couronne ciliée transversale est en formation vers le milieu du corps : une vue latérale montre juste au-dessus du bord postérieur de l'entonnoir buccal une rangée ciliée transversale qui remonte vers une rangée transversale plus dorsale.

Lorsque la larve atteint 210 à 240μ elle montre un allongement très net de la moitié postérieure du corps. Il y a maintenant trois couronnes ciliées principales : une couronne ciliée encore discontinue est intercalée entre le prototroque et le télotroque. L'entonnoir buccal peut encore se déployer totalement et se replier sur lui-même dans le corps de la larve ; la bande ciliée medio-ventrale est apparue à ce stade dans la moitié postérieure du corps entre le stomodeum et le télotroque (Fig. 45).

Les néphridies n'ont pas été étudiées sur ces larves.

La figure 45 montre comment la paroi antérieure de l'entonnoir se referme sur la paroi postérieure rétractée à l'intérieur de la cavité orale. La rétraction active de la paroi postérieure, plus épaisse, pigmentée et fortement ciliée, s'effectue en premier, la paroi antérieure se replie ensuite lentement pour fermer la cavité buccale. Lors de l'ouverture, c'est elle qui se déplie en premier vers l'avant tandis que la paroi postérieure se déploie ensuite lentement.

La capture des particules alimentaires n'a pas pu être observée : tout l'intérieur de l'entonnoir est richement cilié, et il semble que la paroi postérieure, pourvue d'une longue ciliature et susceptible de forts mouvements de rétraction, joue un rôle prépondérant dans la récolte des microparticules. Ainsi, au cours du développement larvaire, l'entonnoir buccal se développe et se spécialise : sa paroi postérieure pigmentée, ciliée et rétractile semble de plus en plus efficace dans la capture des microparticules alimentaires

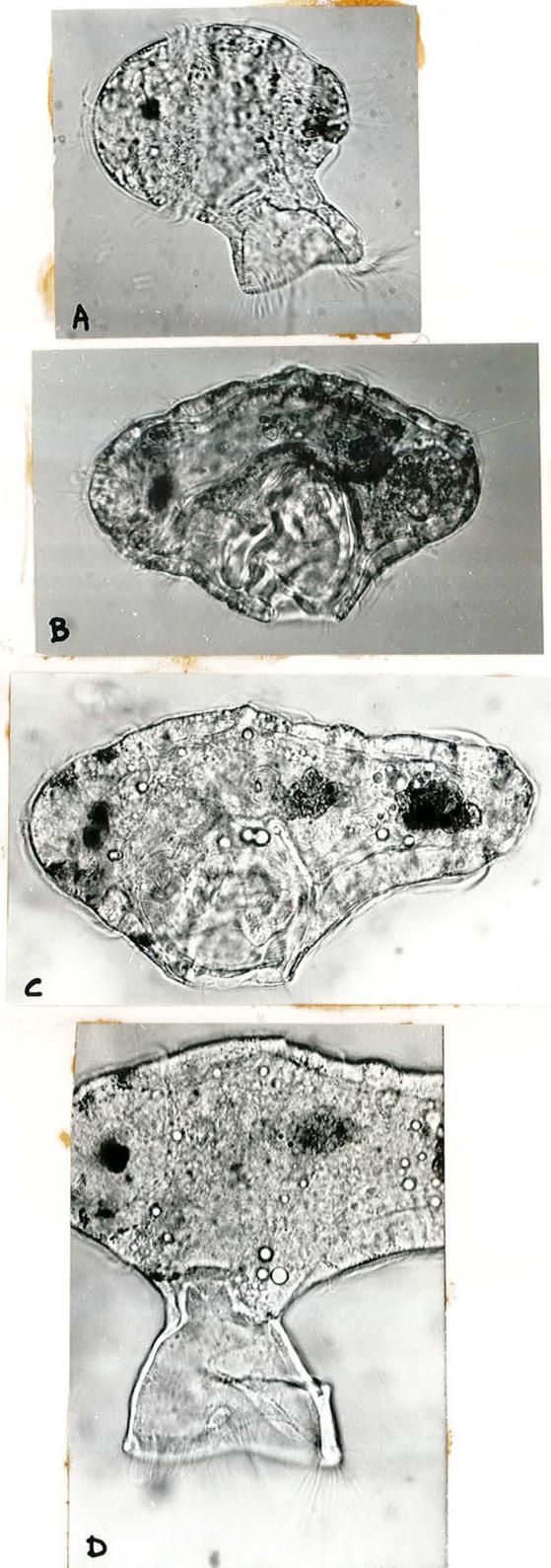


Fig. 44: évolution de la larve de *Protodrilus ciliatus* (vue latérale gauche). A: trochophore de 90μ de long ; B: trochophore mesurant 140μ de long ; C: trochophore mesurant 210μ de long , entonnoir buccal replié comme en B ; D: même larve qu'en C , entonnoir buccal déployé.

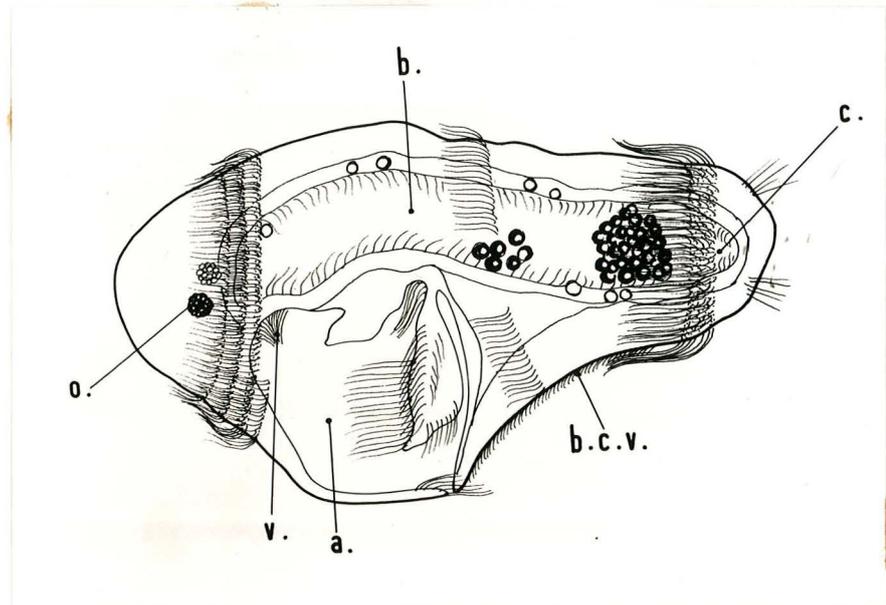


Fig. 45: Protodrillus ciliatus: trochophore âgée mesurant 210 μ de long; noter la couronne ciliée transversale entre prototroque et télotroque et la bande ciliée médio-ventrale, en arrière de l'entonnoir buccal.

Lorsque la larve a atteint 385μ de long et 160μ dans sa plus grande largeur, elle a acquis les quatre couronnes ciliées transversales caractéristiques des larves âgées. Sur la face ventrale, la bande ciliée médiane est divisée à l'avant en deux branches qui entourent la bouche ; vers l'arrière, elle n'atteint pas le télotroque. La larve est pigmentée de brun clair surtout dans les régions préorales et pygidiales. Les glandes bacillaires sont nombreuses dans l'épiderme ; il y a toujours deux yeux à l'avant et aucune trace de lobes pygidiaux adhésifs. La larve mène encore une vie pélagique et il est probable que la paroi buccale est encore évaginable comme cela est le cas chez les larves âgées de P. adhaerens mesurant 500μ de long (voir figure 48 p. 164a).

Chez P. ciliatus, les granules de réserve contenus dans l'épithélium intestinal sont assez peu abondants à ce stade. On ne distingue pas encore de segmentation mésodermique mais des bandes transversales de granules pigmentaires indiquent la métamérie externe et permettent de dénombrer en arrière de la région orale 6 segments précédant le pygidium. Jé n'ai pas pu étudier la larve mûre c'est-à-dire la larve prête à la métamorphose.

Le déroulement du développement larvaire de P. ciliatus ne diffère pas fondamentalement de ce que JÄGERSTEN a décrit chez P. adhaerens, et conduit à la réalisation d'une larve âgée caractéristique.

Cependant chez P. ciliatus, la bande ciliée ventrale apparaît chez la larve pourvue de 3 couronnes ciliées (210μ de long), avant que la 4ème couronne ne soit formée. C'est l'inverse chez P. adhaerens et la 4ème couronne ciliée apparaît précocement chez cette espèce (larve de 160μ).

Les lobes pygidiaux adhésifs apparaissent encore plus précocement chez P. adhaerens (larve de 70μ de long), alors que chez P. ciliatus, la larve âgée immature (380μ) n'en possède pas encore ; il en est de même chez P. rubropharyngeus où ils n'apparaissent que chez la larve âgée, mûre (275μ).

Nous verrons plus loin que les larves âgées des différentes espèces, malgré un plan d'organisation identique se distinguent les unes des autres par leur forme générale, la pigmentation de l'épiderme et celle des granules de réserves du tube digestif (voir page 166 et Fig. 48).

2) La larve "mûre" de P. leuckarti

A la fin de la vie larvaire, la larve mûre nageante mesure 500μ de long et 125μ de largeur maximum (Fig. 46 A). Elle est pourvue de deux petits lobes pygidiaux ventraux. La pigmentation de l'épiderme est peu

abondante, le tube digestif par contre donne à cette larve une coloration brun-rouge : l'intestin est en effet rempli de grosses granulations de réserve incolores entourées de grains pigmentés, l'ensemble ayant une coloration brun-rougeâtre. La moitié postérieure de l'intestin, plus étroite, est claire et presque totalement dépourvue de granules de réserves.

A l'extrémité antérieure de la larve, on distingue deux taches pigmentaires brun-rouge, plus ventrales que les deux masses hyalines qui leur sont accolées et que JÄGERSTEN a interprétées chez P. rubropharyngeus comme étant les ébauches de statocystes.

Par des colorations in toto, j'ai pu discerner les statocystes : de petite taille, ils sont plus rapprochés l'un de l'autre que ne le sont les yeux situés ventralement. Les formations ovoïdes hyalines volumineuses et accolées aux cupules pigmentaires, sont situées au-dessous de l'épiderme dorsal de la tête dont elles peuvent être séparées par des glandes bacillaires.

Ces formations hyalines situées au voisinage des yeux ne correspondent donc pas à l'ébauche des statocystes comme le pensait JÄGERSTEN, mais paraissent associées aux taches pigmentaires dans la fonction visuelle. L'étude histologique qui devrait apporter des précisions sur ce point n'a pas encore été faite.

La ciliature comprend quatre couronnes principales auxquelles s'ajoute la bande ciliée ventrale. Chez P. leuckarti, il existe en plus, ventralement, en avant du prototroque, une bande ciliée transversale au niveau des ébauches de tentacules qui apparaissent à ce stade sous la forme de deux petits renflements latéraux. L'entonnoir buccal replié, occupe ventralement à peu près tout l'espace compris entre les deux couronnes antérieures.

Cinq paires de néphridies ont été discernées dans les régions moyenne et postérieure du corps (Fig. 46 A). La première paire se situe au niveau de la troisième couronne ciliée : or, JÄGERSTEN signale à cet emplacement, une paire de néphridies larvaires chez la larve âgée immature de P. rubropharyngeus.

L'auteur distingue chez cette larve 2 paires de néphridies larvaires, ainsi nommées parce que l'on assiste à leur régression ; elles traversent les couronnes ciliées 2 et 3 et disparaissent chez la larve mûre. Les néphridies définitives apparaissent alors, en arrière de la 3ème couronne ciliée, dans la région métamérisée du tronc.

Je n'ai pas étudié de larve immature de P. leuckarti et je n'ai donc aucune donnée sur la présence éventuelle de néphridies larvaires chez cette

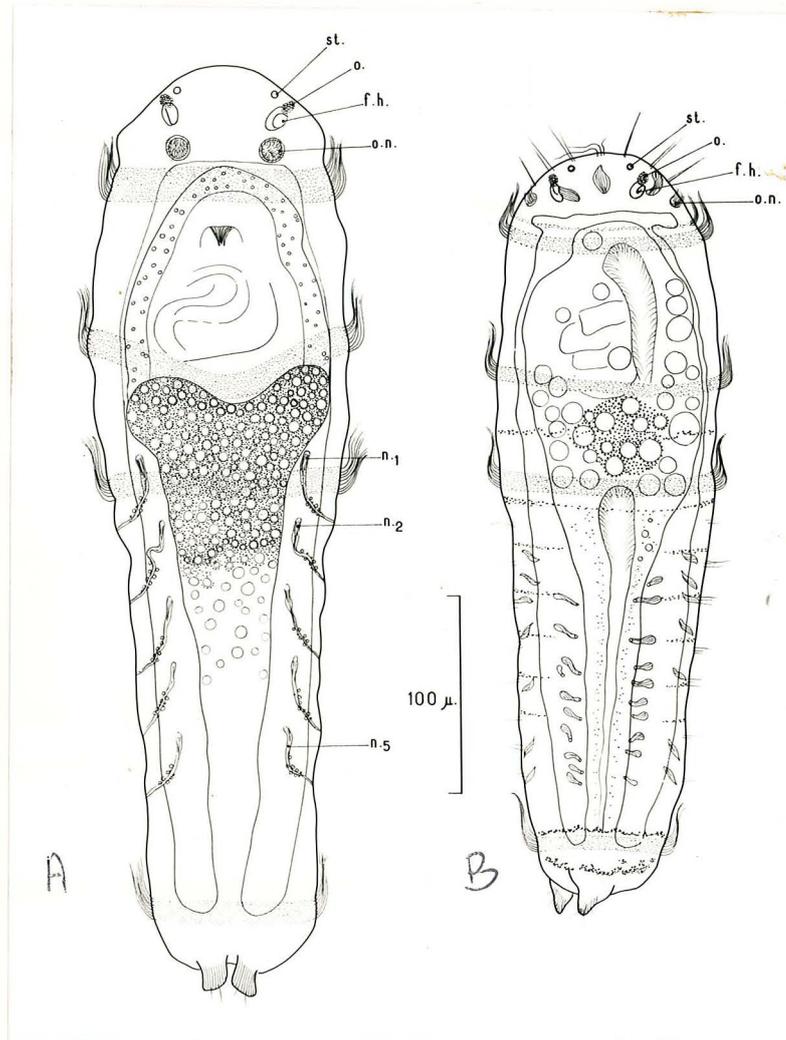


Fig. 46: A: larve "mûre" de Protodrilus leuckarti , vue dorsale.
B: larve "immature " de Protodrilus albicans , vue dorsale.

espèce. Chez la larve mûre de P. leuckarti les cinq paires de néphridies observées sont toutes identiques et paraissent correspondre aux cinq premières paires de néphridies de l'adulte. Ce sont des protonéphrédies tout à fait comparables à celles de l'adulte : une ampoule initiale fermée dans la cavité coelomique abrite la flamme vibratile qui bat dans la canal néphridien.

Il semble donc que le premier dissépinement de l'adulte traversé par la première néphridie se situe au niveau de la 3ème couronne ciliée chez P. leuckarti ; d'après JÄGERSTEN il ne se formerait pas de néphridie définitive à ce niveau chez P. rubropharyngeus.

3) Les larves "immatures" et "mûres" de P. oculifer.

Quelques larves âgées immatures et mûres appartenant probablement à P. oculifer⁽¹⁾ ont été récoltées dans l'eau au niveau de la zone de ressac de la plage du Racou (Pyr. Or.).

La larve immature mesure 500 μ de long environ ; l'épiderme est largement pigmenté de rouge et le tube digestif contenant de grosses granulations de réserves a une teinte générale légèrement verte. Les deux lobes pygidiaux adhésifs sont formés.

Deux taches pigmentaires sont visibles à l'avant de la larve ; elles sont assez éloignées des formations hyalines qui leur sont associées. Les statocystes n'ont pas pu être mis en évidence sur les larves fixées.

Sur cette larve, quatre paires de néphridies ont été discernées. La première paire se situe au niveau de la troisième couronne ciliée et les 3 paires suivantes sont tassées les unes contre les autres dans le sens longitudinal (Fig. 47 A).

Ces néphridies relativement volumineuses, possèdent une ampoule initiale contenant 12 à 15 cils formant vers l'arrière une flamme vibratile. Le canal néphridien est étonnamment long et décrit au moins deux boucles sur lui-même. Le pore externe n'a pas pu être discerné. Ces organes sont accolés à la paroi intestinale. La larve mûre de forme beaucoup plus allongée (725 μ de long)

(1) Les individus adultes récoltés dans le sédiment de cette plage appartiennent à cette espèce ; de plus la pigmentation épidermique et celle du tube digestif sont conformes à celles que j'ai observées sur des individus juvéniles (voir tableau p. 166).

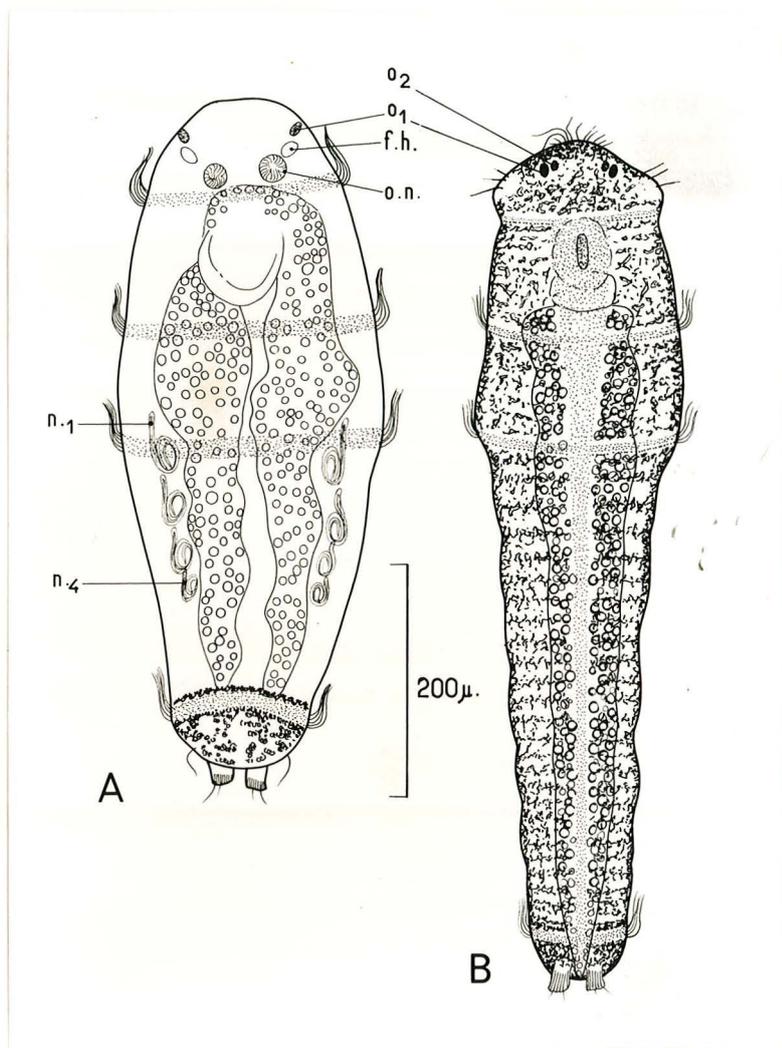


Fig. 47 : A: larve "immature" de Protodrillus oculifer, vue dorsale (dessin d'après une larve vivante comprimée); la pigmentation épidermique n'est représentée que sur le pygidium. B: larve "mûre", vue ventralement, appartenant à la même espèce.

n'a pas été examinée d'une manière approfondie, et les néphridies n'ont pas été étudiées. Cette larve montre sept segments entre la troisième couronne ciliée et le pygidium. (Fig. 47 B).

Bien que par la longueur remarquable du canal néphridien, les néphridies observées sur la larve immature ne ressemblent pas à celles de l'adulte, il est probable qu'elles correspondent aux quatre premières paires de néphridies définitives ; en effet elles ont le même emplacement que les néphridies observées sur la larve mûre de P. leuckarti, c'est-à-dire que la première paire se situe au niveau de la 3ème couronne ciliée.

Les conditions seraient donc différentes de celles que JÄGERSTEN mentionne pour P. rubropharyngeus où la larve immature ne possède que deux paires de néphridies larvaires situées, l'une au niveau de la 3ème couronne ciliée, l'autre en avant de la précédente ; les néphridies définitives ne se forment que chez la larve mûre lorsque les néphridies larvaires ont disparu *d'après Jägersten*

4) La larve "immature" de P. albicans (Fig. 46 B).

Elle mesure environ 450 μ de long ; elle est transparente car il n'y a que peu de pigment dans l'épiderme : quelques granules noirs sont éparés sur les régions préorale et pygidiale, tandis qu'ils sont alignés en liserés transversaux dans la moitié postérieure du corps où s'ébauche une dizaine de segments. Il y a deux yeux brun-rouge plutôt ventraux auxquels sont accolées plus dorsalement deux masses hyalines ovoïdes. Les statocystes très bien visibles sur les larves fixées se situent en avant des yeux et dans le même plan qu'eux ; ils ne sont pas encore rapprochés comme ils le sont chez la forme adulte. Il y a de nombreux cils sensoriels raides à la surface de l'épiderme, à l'avant de la tête et latéralement au niveau des différents segments.

Les lobes pygidiaux sont petits et moins développés que chez les autres espèces.

Le tube digestif est plein de gros granules de réserve incolores qui déterminent une sorte de renflement ventral dans la moitié antérieure du corps ; entre les gros granules, quelques petits grains pigmentés de brun donnent à cette région antérieure, une légère teinte brun clair.

Je n'ai distingué chez cette espèce qu'une seule paire de néphridies traversant la troisième couronne ciliée : par analogie avec les néphridies observées chez les deux espèces précédentes, elle correspondrait par son emplacement à la 1ère néphridie de l'adulte.

5) Remarques sur les larves "immatures" et "mûres" de *P. adhaerens*

J'ai récolté ces larves, près de la Station Zoologique à Kristineberg dans l'eau calme du rivage de la plage, également à l'étang de Salses (Pyrénées Orientales) où l'espèce vit à quelques mètres de *P. leuckarti*, enfin par des pêches planctoniques dans la baie de la Forêt (Sud-Finistère).

Dans ces différentes localités, les larves âgées de *P. adhaerens*, immatures ou mûres sont caractérisées par l'absence de pigmentation de l'épiderme qui contient outre les glandes bacillaires, des granules chromophiles incolores ; le tube digestif est rempli de grosses inclusions incolores et présente le plus souvent une teinte générale vert pâle quelquefois orange clair (à Kristineberg). Chez la larve mûre qui atteint 650 μ de long la forme générale du corps est mince et longue et dix segments sont formés entre les couronnes ciliées 3 et 4. Au deux yeux sont associées comme chez les autres espèces, deux formations hyalines ; je n'ai pas distingué de statocystes chez cette espèce.

Quelques organes adhésifs segmentaires, caractéristiques de l'espèce sont déjà présents chez cette larve. La valvule oesophagienne est uniquement ciliée à ce stade : la substance cytoplasmique qui enveloppait les cils, chez la jeune larve, a disparu. Je n'ai pas distingué de néphridies.

Les observations qui précèdent diffèrent de celles de JÄGERSTEN sur quelques points qu'il convient de signaler :

1) JÄGERSTEN mentionne une coloration brune des réserves du tube digestif ; toutes les larves que j'ai rencontrées étaient au contraire caractérisées par une coloration très claire du tube digestif rempli essentiellement de grosses granulations incolores (Fig. 48 B et C).

2) Selon JÄGERSTEN 13 ou 14 segments sont formés chez la larve mûre de *P. adhaerens* (550 μ de long) ; j'ai observé 10 ou 11 segments chez des larves de 650 μ de long.

3) Dans l'ensemble, les caractères des larves de *P. adhaerens* sont identiques à ceux que JÄGERSTEN signale chez une larve non identifiée appelée larve A, dont il note la ressemblance avec la larve de *P. adhaerens*. La larve A appartient, à mon avis aussi à l'espèce *P. adhaerens*. La coloration claire du tube digestif contenant de volumineuses inclusions concentrées surtout dans la partie antérieure de l'intestin et l'épiderme dépigmenté contenant des groupes de granules chromophiles incolores sont deux bons critères



Fig. 48: larves âgées de Protodrillus ; A: larve de P. ciliatus (longueur 380 μ , localit : Cap Coz); B: larve de P. adhaerens (longueur 430 μ , localit : Cap Coz); C: larve de P. adhaerens , vue lat rale gauche (longueur 510 μ , localit : Kristineberg); D: larve de P. albicans, (longueur 450 μ , localit : plage du Troc); E: larve de P. leuckarti (longueur 500 μ , localit : Etang de Salses).

spécifiques des larves et des individus juvéniles de P. adhaerens.

6) Remarques sur les individus juvéniles de quelques espèces.

Au cours des nombreuses récoltes effectuées ces dernières années, j'ai noté les caractères des individus juvéniles rencontrés dans certains sédiments profonds comme par exemple celui de Gunnarskär en Suède (riche en espèces variées) et celui de Duslen à Roscoff (qui contient de jeunes P. adhaerens). Certaines plages sont également favorables à l'échouage et à la métamorphose des larves âgées : c'est le cas des sédiments de l'étang de Salses par exemple et de quelques dépôts sableux peu abondants de la pointe du Cap Coz (Baie de la Forêt).

Dans cette localité j'ai fréquemment récolté dans le même sédiment, de très jeunes individus de P. ciliatus et de P. adhaerens. Mais les populations adultes de ces deux espèces ne sont pas installées au même endroit : le sable est déposé en couche mince sur un fond sablo-vaseux très colmaté et ces deux espèces ne peuvent y trouver des conditions propices à une implantation durable.

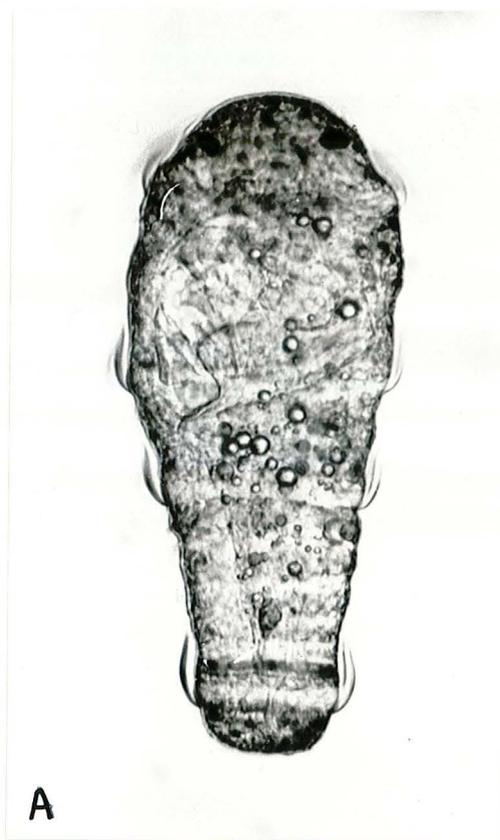
Je n'ai pu prospecter suffisamment cette région pour découvrir le foyer de prospérité des deux espèces : mais il est évident avec cet exemple que l'on ne peut soutenir avec rigueur l'idée émise par GRAY (1967) que les larves d'une espèce ne se métamorphosent qu'au contact d'un sédiment rendu attractif par la présence d'une population adulte de son espèce.

Immédiatement après la métamorphose, les jeunes individus rampants possèdent encore un certain nombre de caractères larvaires comme la pigmentation épidermique et les deux yeux, qui subsistent pendant plusieurs jours. Par ailleurs, dès que la métamorphose est faite, c'est-à-dire que les jeunes ne quittent plus le sédiment, les tentacules céphaliques se développent, la bouche s'ouvre et redevient fonctionnelle, la croissance prépygidiale débute : les nouveaux segments formés se reconnaissent à la transparence de leur épiderme dépourvu de tout pigment.

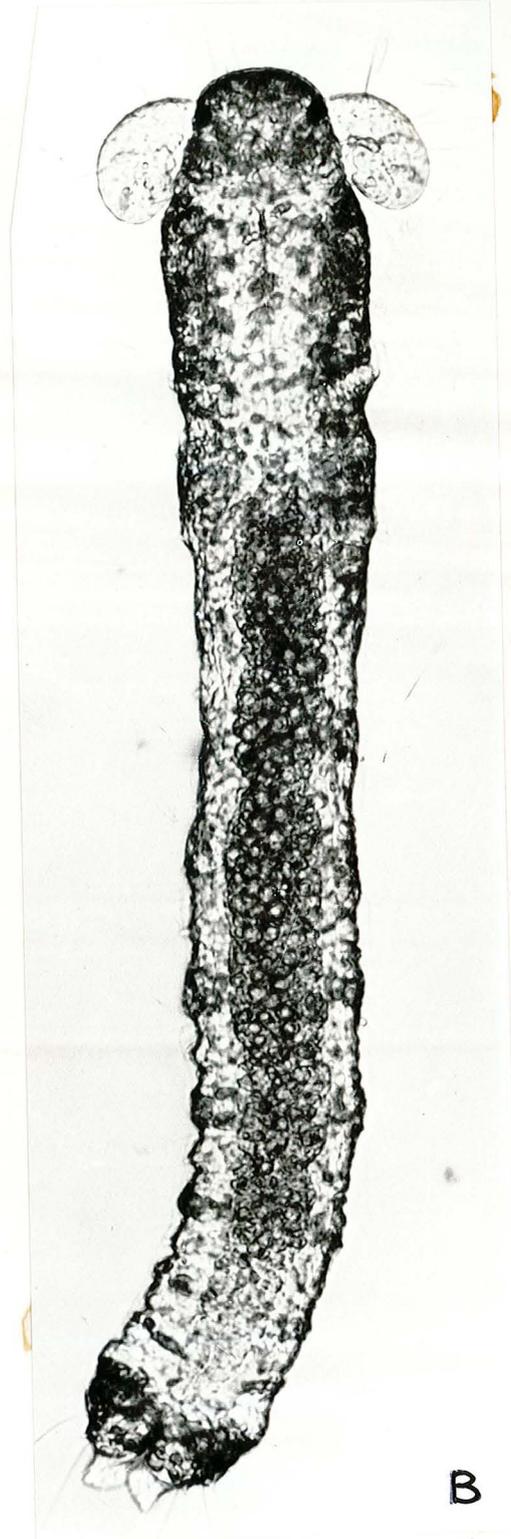
Les individus très jeunes peu de temps après la métamorphose possèdent donc encore des caractères larvaires spécifiques : lorsque ceux-ci ont disparu les jeunes individus sont beaucoup plus difficiles à identifier, sauf quelques exceptions comme P. adhaerens qui se reconnaît à ses organes adhésifs segmentaires ou P. brevis dont la ciliature ventrale très développée est déjà formée chez les très jeunes individus.

Quelques critères systématiques, communs aux larves mûres et aux jeunes individus métamorphosés, sont indiqués dans le tableau suivant pour sept espèces. La figure 49 montre l'aspect d'un individu très jeune, quelques jours après la métamorphose, appartenant à l'espèce P. ciliatus.

	<u>P. ciliatus</u> jeune	<u>P. adhaerens</u> jeune	<u>P. leuckarti</u> larve âgée	<u>P. oculifer</u> larve âgée (Médit.) jeune (Gullm.F)		<u>P. hypoleucus</u> jeune	<u>P. brevis</u> jeune	<u>P. albicans</u> larve âgée
Longueur	700 μ	700 μ	500 μ	725 μ			770 μ	450 μ
Nombre de segments "larvaires"	9	9-10	7-8	7	9	10	8	8-10
Coloration de l'épiderme + pigment abondant - pigment peu abondant	brun-rouge +	incolore	brun-rouge -	rouge +	rouge violacé +	cuticule ornementée incolore	rouge -	noir -
Coloration du tube digestif	brun-rouge	vert-pale ou orange clair	brun-rouge	vert clair	clair	rouge violacé	clair	blanc brun-clair
Yeux : + présents - absents ++ > 2	+	+	+	+	++	-	++	+



A



B

Fig. 49: Protodrillus ciliatus ; A: larve âgée "immature" (longueur 380 μ environ) B: individu juvénile de la même espèce quelques jours après la métamorphose (longueur 750 μ environ).

DISCUSSION

Cette étude confirme dans l'ensemble les données de JÄGERSTEN sur l'évolution des caractères morphologiques des larves et les transformations qui se produisent avant et après la métamorphose.

Peu de temps avant la métamorphose, les larves des différentes espèces étudiées se distinguent par leur coloration (pigmentation de l'épiderme et des granules de réserve de l'intestin) et par le nombre de segments formés ; ces caractères sont indiqués dans un tableau pour sept espèces.

Les statocystes, particulièrement bien visibles chez la larve mûre de P. albicans, ont été distingués en avant des yeux et des formations hyalines ; celles-ci accolées aux taches pigmentaires oculaires chez les différentes espèces ont probablement un rôle dans la fonction visuelle et ne correspondent pas aux statocystes comme le croyait JÄGERSTEN. Ces formations hyalines sont des caractères larvaires qui disparaissent chez l'adulte (même chez les espèces pourvues d'yeux) ; elles ressemblent aux organes sensoriels découverts récemment chez les deux espèces du genre Protodriloides (voir page 111).

La disposition des néphridies chez les larves âgées fournit des indications précieuses concernant la segmentation ; en effet chez ce genre dépourvu de soies, les néphridies sont les seuls organes métamériques décelables sur le vivant. Pour les espèces étudiées ici, la première paire de néphridies définitives apparues chez la larve âgée avant la métamorphose, se situe au niveau de la 3ème couronne ciliée qui représenterait donc le niveau du 1er dissépiment de l'adulte. La région antérieure à la troisième couronne ciliée formera la tête de l'adulte comprenant la région préorale et la région postorale occupée par le bulbe pharyngien.

JÄGERSTEN n'aborde pas la question de l'hétéronomie des segments mais précise que la croissance prépygidiale ne démarre qu'après la métamorphose chez le jeune stade rampant. Selon les espèces il y aurait donc chez la larve mûre, 8 à 14 segments larvaires.

Cependant, il semble bien que la croissance prépygidiale débute avant la métamorphose et que le nombre de segments larvaires -s'il y en a- soit inférieur au nombre de segments que possèdent les larves mûres.

En effet, l'examen des larves immatures de P. oculifer montre que quatre paires de néphridies sont formées, indiquant l'existence des quatre premiers segments du tronc. Chez la larve mûre, la partie postérieure du corps s'est allongée et on peut dénombrer sept segments au total, l'origine des trois derniers segments étant probablement prépygidiale. Mais une étude histologique

est indispensable pour établir avec certitude l'origine des différents segments du tronc et le nombre de segments larvaires.

De même en ce qui concerne la région antérieure à la troisième couronne ciliée : elle semble présegmentaire (puisque la première néphridie définitive se situe à sa limite postérieure), mais cela ne peut être affirmé sans l'appui d'une étude histologique. Il se peut en effet que seules les régions préorale et orale soient présegmentaires et qu'un segment pharyngien fusionne très tôt avec elles.

GENRE PROTODRILOIDES

Fécondation et développement larvaire

L'étude histologique des individus femelles a permis de préciser que chez Protodriloides symbioticus la vésicule germinative de l'ovocyte fait place à la fin de la vitellogenèse, au fuseau de maturation sur lequel les chromosomes se disposent et se bloquent en plaque métaphasique. Les spermatozoïdes, non flagellés chez les deux espèces de Protodriloides, étant toujours absents du coelome des femelles, le problème de la fécondation des ovocytes était posé.

Grâce à l'abondance des individus sexuellement mûrs de P. symbioticus, j'ai pu aborder l'étude de ce point particulier ; au contraire les difficultés de récoltes de P. chaetifer n'ont pas encore permis d'étude comparable chez cette espèce.

Des femelles de P. symbioticus ayant été mises en élevage avec des mâles, j'ai pu fixer les cocons et les oeufs quelques heures après la ponte et suivre l'évolution des ovocytes par une étude histologique.

A. La formation des pronuclei chez P. symbioticus

=====

a) le premier fait observé à l'intérieur des cocons quelques heures après la ponte est la présence à la surface des ovocytes de petites cellules piriformes, non flagellées (Fig. 50A) ; accolées aux ovocytes, elles sont pourvues d'un noyau positif à la réaction de Feulgen et correspondent aux spermatozoïdes. Ces cellules mesurent environ 6μ dans leur plus grand diamètre et le cytoplasme qui enveloppe le noyau contient quelques granulations colorées en brun par le tetroxyde d'osmium. Bien que la taille de leurs noyaux soit sensiblement la même, ces cellules sont donc assez différentes des derniers stades observés dans le coelome des mâles : cela confirme l'hypothèse que la maturation des spermatozoïdes a lieu après leur émission dans le milieu extérieur.

b) dans le même cocon, sur des oeufs voisins, le noyau du spermatozoïde (Feulgen positif) est visible dans le vitellus, non loin de la surface de l'ovocyte (Fig. 50 B). Il faut noter que le cytoplasme du spermatozoïde est abandonné à la surface de l'ovocyte et que seul le noyau y pénètre ; il possède dans le vitellus une mince enveloppe claire. Dans l'ovocyte, les chromosomes sont toujours disposés sur le fuseau de maturation en métaphase de première division méiotique.

c) ce n'est que plus tard que les divisions de maturation se déclenchent : le fuseau de division s'est approché de la surface de l'ovocyte où le premier globule polaire est émis tandis que le noyau spermatique, toujours de même taille, fortement Feulgen positif, apparaît alors au milieu d'un large aster spermatique qui occupe le centre de l'oeuf (Fig. 50 C).

d) la méiose se termine avec l'émission du deuxième globule polaire : le noyau femelle se reconstitue ensuite, tandis que la trace de sa rétraction de la surface est visible dans le vitellus (Fig. 50 D).

e) les deux pronuclei volumineux et proches l'un de l'autre, ont un aspect vésiculeux presque identique ; le pronucleus mâle est cependant plus petit et légèrement plus dense. Ils sont incolores au Feulgen, très finement réticulés, et ne sont bien visibles qu'au contraste de phase (Fig. 50 E).

La caryogamie n'a pas encore pu être observée et les durées des différentes étapes sont encore mal connues dans le détail.

Cette étude a révélé que les spermatozoïdes de P. symbioticus, bien que très aberrants, sont fonctionnels et que leur pénétration dans les ovocytes y déclenche les divisions de maturation. Des coupes effectuées sur plusieurs ovocytes ont démontré ces processus qui aboutissent à la formation de deux pronuclei, dont l'image de conjugaison n'a pas encore pu être saisie.

Ces faits n'étaient pas connus chez P. symbioticus ; étant donné les similitudes très grandes entre les deux espèces de Protodriloides et en particulier la forme aberrante des spermatozoïdes également chez P. chaetifer, il est vraisemblable que les phénomènes qui viennent d'être décrits chez P. symbioticus sont caractéristiques du genre.

Je n'ai jamais pu discerner de spermatophores au voisinage des cocons chez P. symbioticus ; les spermatozoïdes seraient donc émis librement. Non flagellés et apparemment dépourvus d'acrosome, ils sont probablement déposés

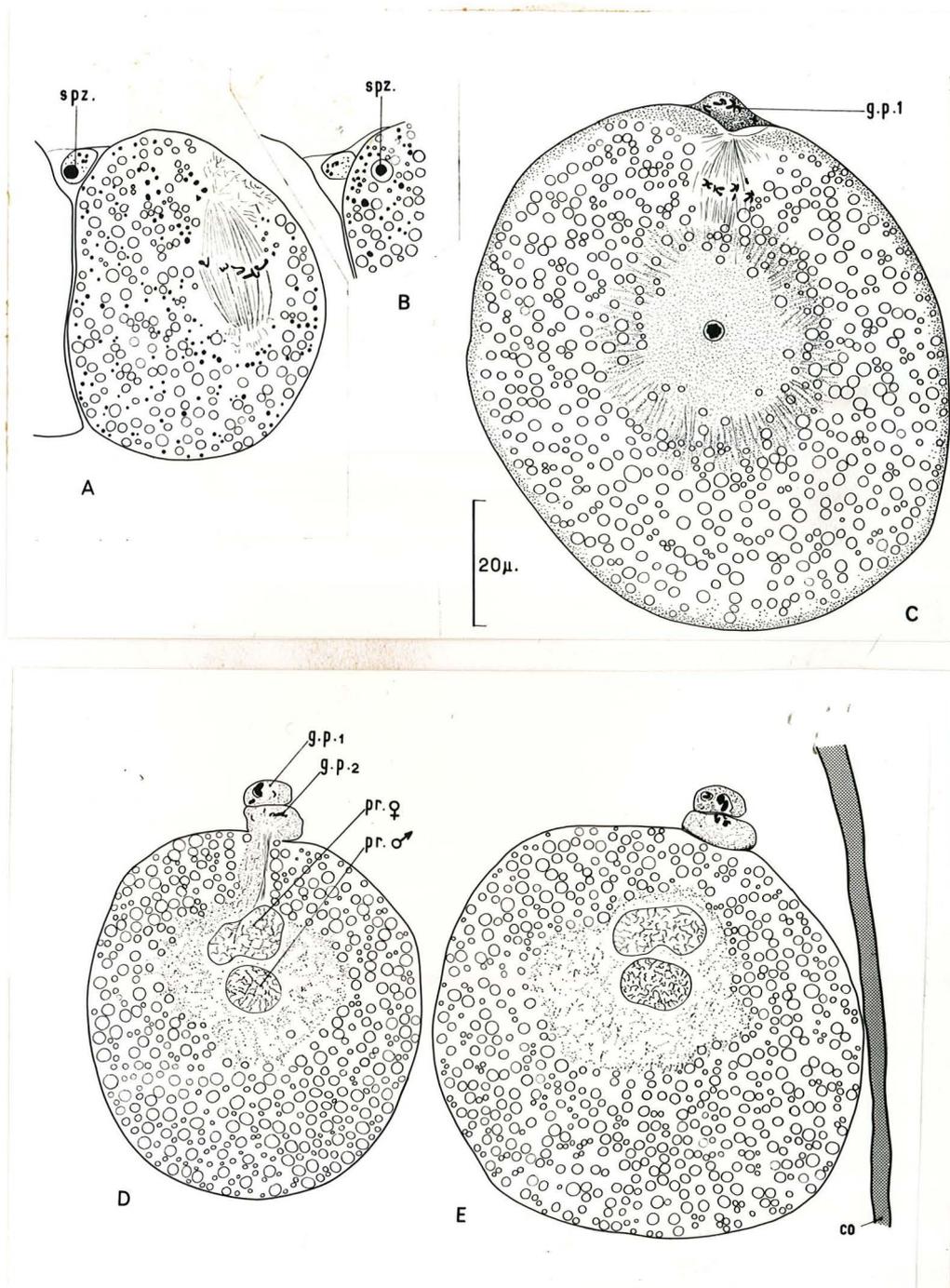


Fig. 50 : Formation des pronuclei , après la ponte, chez Protodriloides symbioticus .

A : spermatozoïde à la surface de l'ovocyte dont le noyau est bloqué en métaphase de première division méiotique.

B : noyau du spermatozoïde dans l'ovocyte .

C : noyau et aster spermatiques au centre de l'ovocyte ; premier globule polaire émis et deuxième division de maturation en cours.

D et E : formation des deux pronuclei.

par les mâles au moment où la femelle pond ses oeufs et avant la sécrétion du cocon. La manière dont les spermatozoïdes se déplacent est encore tout à fait inconnue : il faut admettre soit un dépôt direct sur les ovocytes au moment de la ponte, soit un cheminement amiboïde des spermatozoïdes jusqu'à la surface des ovocytes, s'ils sont émis autour de la ponte,

B. Le développement larvaire de Protodriloides chaetifer

Des cocons de ponte ont été obtenus en élevage à partir d'individus sexuellement mûrs isolés : collés à quelques grains de sable (Fig. 51), ils sont transparents, incolores et se caractérisent par la présence d'un prolongement effilé, creux et relativement long ; ils mesurent dans leur partie ovoïde pleine environ 0,7 X 0,4 mm, mais leur taille peut varier selon le nombre d'oeufs qu'ils contiennent. Les cocons trouvés dans la nature diffèrent des cocons d'élevage par leur forme plus irrégulière, contournée entre les grains de sable et par une légère teinte brun rouge ; le prolongement effilé, par contre, semble être une caractéristique constante. Les oeufs, dispersés à l'intérieur du cocon, sont opaques et d'un blanc pur ; ils atteignent 140 à 150 μ de diamètre et leur nombre varie le plus souvent entre 10 et 17.

Le développement larvaire a été suivi à une température voisine de 15° : 4 jours après la ponte, les embryons ciliés tournent lentement dans le cocon ; on peut distinguer une face dorsale et une face ventrale où une petite dépression arquée est visible. Les larves blanches et opaques, très riches en vitellus, s'allongent progressivement pendant les jours qui suivent et continuent à tourner lentement à l'intérieur du cocon.

A 13 jours, elles atteignent environ 350 μ de long ; une fine ciliature est visible sur la face dorsale de la région antérieure ainsi que ventralement où un sillon médian est formé. La masse vitelline est volumineuse ventralement et fait saillie au niveau de la bouche.

A l'avant de la larve et dorsalement une sorte d'ampoule ectodermique translucide coiffe la masse vitelline qui n'est pas encore entièrement interne.

Deux jours plus tard, les tentacules céphaliques apparaissent à l'extrémité antérieure sous forme de petits bourgeons latéraux. Les lobes pygidiaux portent quelques glandes adhésives déjà efficaces sur la paroi du cocon. Le vitellus est interne et emplit l'intérieur du corps ; la bouche et l'anus sont formés. Dès ce stade, la jeune larve peut poursuivre son développement sans protection dans le milieu extérieur ; expulsée du cocon, elle se contorsionne faiblement et recherche le contact des grains de sable contre lesquels elle demeure alors à peu près immobile.

Chez la jeune larve de 18 jours (Fig. 51 B), les ébauches de tentacules portent une frange de cils fins et courts, et sur la face dorsale de la région antérieure, les différentes zones ciliées ont déjà la disposition qu'elles auront chez l'adulte ; des inclusions jaune-vert sont visibles notamment entre les tentacules céphaliques et sur les lobes pygidiaux. Une mince cuticule recouvre tout l'épiderme ; la segmentation du corps est à peine ébauchée. A 20 jours (Fig. 51 C), la segmentation du corps est marquée par six constriction : en arrière de la région préorale, nettement séparée du reste du corps, on distingue six segments larvaires et les lobes pygidiaux portant chacun deux groupes de glandes adhésives. L'oesophage commence à se différencier, mais la masse vitelline occupe encore largement l'intérieur du corps. Dans l'épiderme, les inclusions vertes sont maintenant nombreuses.

Le premier stade juvénile est réalisé au 25^{ème} jour (Fig. 51 D). Le jeune Pr. chaetifer atteint alors environ 0,8 mm. La région préorale porte deux tentacules allongés et rapprochés l'un de l'autre comme chez l'adulte. Le segment qui suit, débarrassé des réserves vitellines, correspond aux régions oesophagienne et pharyngienne en pleine différenciation : dès ce stade, ce segment tend à se fusionner à la région préorale pour former la tête. En arrière de celle-ci, on compte cinq segments et l'ébauche d'un sixième dans la zone prépygidiale.

Les premières soies apparaissent alors : il n'y a d'abord qu'un seul segment sétigère, qui est le troisième segment postoral. Deux paires de soies y sont visibles (Fig. 51 D), les soies dorso-latérales étant plus précoces que les ventro-latérales ; une fois achevées, les soies seront identiques à celles de l'adulte. La morphologie générale du jeune à ce stade et son comportement sont très comparables à ceux de l'adulte : la musculature longitudinale bien développée permet un allongement remarquable du corps dans la locomotion ou au contraire une rétraction et un enroulement rapide lorsque l'animal est inquiété.

Six jours après ce premier stade juvénile, la constriction séparant la région préorale de la région pharyngienne s'est atténuée, de sorte que dès maintenant la tête est formée telle qu'elle apparaît chez l'adulte : le premier segment larvaire postoral correspond au segment pharyngien, le deuxième segment dépourvu de soies et plus court qu'un segment sétigère normal s'incorpore incomplètement à la région pharyngienne (JOUIN 1966, Fig. 1 et p. 143-144). Le troisième segment larvaire correspond au premier segment sétigère du tronc ; à ce stade (31 jours) le segment suivant est aussi devenu sétigère. Un segment post-larvaire né de la zone de croissance

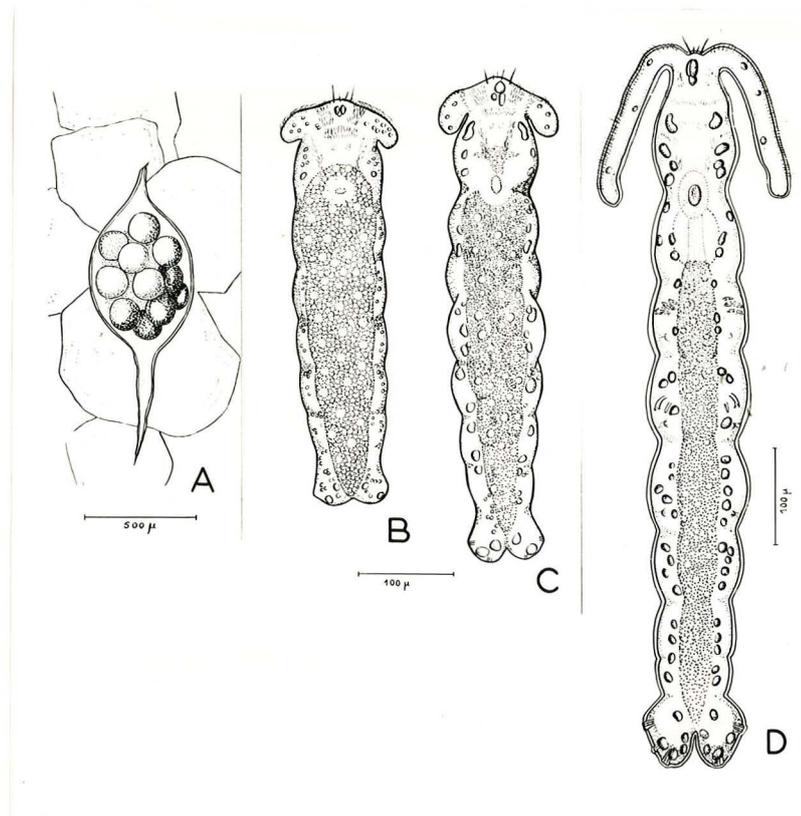


Fig. 51 : Développement larvaire de Protodriloides chaetifer ;
A : cocon de ponte collé à quelques grains de sable ;
B : larve âgée de 18 jours ;
C : larve âgée de 20 jours ;
D : jeune âgé de 25 jours ; le développement s'effectue dans le
cocon jusqu'à ce stade et même plus longtemps dans les conditions
d'élevage.

prépygidiale est formé en arrière des segments larvaires.

Ainsi dès que le premier stade juvénile est réalisé (à 25 jours), c'est-à-dire dès que le jeune a acquis les principales caractéristiques de l'adulte et en particulier les premières soies, la zone prépygidiale produit de nouveaux segments qui à une certaine distance de cette zone de bourgeonnement deviendront sétigères.

DISCUSSION

Le développement de P. chaetifer se rapproche beaucoup de celui de P. symbioticus. Cependant une différence dans la taille des ovocytes (150 μ chez P. chaetifer, 110 μ chez P. symbioticus) a pour conséquence un nombre de segments larvaires inférieur chez P. symbioticus : en effet d'après l'étude de SWEDMARK (1954), on peut considérer que le premier stade juvénile ne compte que quatre segments larvaires en arrière de la région préorale (au lieu de six chez P. chaetifer), les deux premiers étant le segment pharyngien et le segment post-pharyngien, les deux suivants pourvus d'organes adhésifs étant les deux premiers segments du tronc. Il n'y a pas encore d'ébauche de segment post-larvaire dans la zone de croissance prépygidiale à ce stade chez P. symbioticus.

Une autre différence apparaît entre les deux espèces : les tentacules céphaliques se forment plus tôt chez P. chaetifer. Ils apparaissent chez la jeune larve alors que la segmentation du corps est à peine marquée ; au contraire chez P. symbioticus, il n'y a aucune ébauche de tentacules au stade correspondant et ce n'est qu'après l'apparition non seulement de la segmentation mais aussi des organes adhésifs segmentaires, c'est-à-dire chez le jeune qui a déjà quitté le cocon, qu'ils se forment.

Ce développement larvaire direct est profondément différent de celui du genre Protodrilus. Cependant ces deux genres étant pour l'instant réunis dans la même famille, une comparaison des stades larvaires réalisés chez Protodrilus et chez Protodriloides s'impose.

1) L'origine des segments du tronc n'a pas pu être tranchée chez Protodrilus et il n'est pas certain qu'ils soient hétéronomes. Le corps de la trochophore s'allonge par suite d'une croissance active de la région prépygidiale : le mode de formation des segments avant la métamorphose et après celle-ci semble donc uniforme et la distinction entre segments larvaires et segments post-larvaires ne peut être faite à première vue.

Au contraire chez Protodriloides l'oeuf donne une larve allongée dans laquelle, six segments larvaires sont délimités simultanément chez P. chaetifer et quatre chez P. symbioticus, lorsque la segmentation apparaît.

Les segments qui se forment ensuite naissent de la zone de prolifération prépygidiale et sont post-larvaires : on peut donc considérer que l'hétéronomie existe chez Protodriloides.

2) Chez Protodrilus aucun segment du tronc n'est céphalisé : la région pharyngienne (entre les couronnes 2 et 3) semble être une région pré-segmentaire chez la larve âgée. Le premier segment formé en arrière de la 3ème couronne ciliée est le premier segment du tronc et il ne s'incorpore pas à la région pharyngienne.

Chez Protodriloides au contraire, le premier segment larvaire post-oral correspond à la région pharyngienne de l'adulte et le 2ème segment n'acquiert pas de soies chez P. chaetifer ni d'organes adhésifs chez P. symbioticus : ce segment qui correspond au premier segment du tronc s'incorpore à la région pharyngienne chez Protodriloides.

TABLE DES LEGENDES

=====

a.	:	stomodeum
b.	:	mésentéron
b.c.v.	:	bande ciliée ventrale
c.	:	proctodeum
co.	:	paroi du cocon
f.h.	:	formation hyaline
gl.	:	glande épidermique
g.p.	:	globule polaire
n.	:	néphridie
o.	:	oeil (o1 = oeil larvaire (o2 = oeil définitif
o.n.	:	organe nucal
pr.	:	pronucleus
spz.	:	spermatozoïde
st.	:	statocyste
v.	:	valvule oesophagienne

CONCLUSIONS DE LA PREMIERE PARTIE.

Une mise au point systématique nécessaire en raison de l'inégalité des travaux antérieurs, a été faite sur les Protodrilidae. Un nouveau genre, Protodriloides, a été créé pour deux espèces. En ce qui concerne le genre Protodrilus, les caractères des individus sexuellement mûrs, indispensables à la détermination spécifique, sont donnés pour huit espèces dont quatre nouvelles, et quatre redécrites.

Le nombre d'espèces de ce genre s'élève actuellement à 21; les données sur les individus mûrs manquant encore pour six espèces et il est souligné que les auteurs devraient s'abstenir de nos jours de publier des descriptions qui, basées sur des individus immatures, demeurent la plupart du temps inutilisables et encombrant la littérature d'espèces incertaines.

La diversité morphologique des espèces de Protodrilus est grande et en relation avec une grande diversité dans les types de sédiments colonisés.

Du point de vue dimensionnel, les deux cas extrêmes sont d'une part celui de P. albicans, espèce de grande taille (12 mm de long et 300 μ de large) qui vit dans les graviers (1860 μ de diamètre moyen), d'autre part celui de certaines espèces qui, comme P. similis (2 mm de long et 65 μ de large), vivent dans les sables fins (300 μ de diamètre moyen).

L'éventail des adaptations morphologiques et biologiques est large chez Protodrilus et on peut en dégager trois exemples particulièrement remarquables, illustrés par les espèces suivantes :

1. Protodrilus albicans : cette espèce est adaptée à des conditions de vie dans un sédiment très grossier, remanié par les vagues; de grande taille, le corps a une section ronde et une ciliature ventrale bien développée; les cellules sont de petite taille, mais très nombreuses; la fécondation est interne, les oeufs petits (35 μ) sont incubés pendant le début du développement embryonnaire; les statocystes sont bien développés et l'espèce qui glisse dans les interstices du sédiment se montre capable de nager de courts instants en pleine eau.

2. Protodrilus brevis : cette espèce courte et trapue vit dans un sédiment formé essentiellement de débris de coquilles de Gastéropodes, offrant de larges espaces lacunaires. L'espèce semble adopter un mode de vie semi-sédentaire dans ces coquilles : les tentacules céphaliques, très longs, sont pourvus de touffes vibratiles sub-terminales, la face ventrale est entièrement ciliée, les lobes pygidiaux sont transformés, les statocystes sont bien développés; la présence de dix paires d'oviductes chez les femelles apparaît également comme une adaptation à ce mode de vie particulier. La fécondation est interne et la larve pélagique; cette espèce se déplace en glissant dans de larges lacunes interstitielles.

3. Protodrilus adhaerens et P. similis : ces espèces sont véritablement interstitielles et effectuent des migrations verticales dans le sédiment fin qu'elles occupent. Le corps est très mince, aplati ventralement, pourvu d'organes adhésifs segmentaires; la bande ciliée ventrale est peu large; les statocystes sont réduits, la fécondation est interne. Chez P. adhaerens, la ponte est déposée dans un cocon où se déroule le développement embryonnaire et le début de la vie larvaire. La larve est ensuite pélagique comme chez toutes les espèces.

Le genre Protodriloides se rapproche de ces dernières espèces dont il peut partager le biotope. A la diversité des adaptations de Protodrilus, s'oppose l'uniformité morphologique et biologique des deux espèces de Protodriloides qui colonisant toutes deux des sédiments relativement fins ($\frac{300-400}{\text{de } \varnothing_{\text{moyen}} \mu}$), se montrent beaucoup plus adaptées à la vie interstitielle que Protodrilus. La locomotion se fait davantage par le jeu de la musculature longitudinale que par la bande ciliée ventrale qui tend à régresser; organes adhésifs et soies interviennent également dans les déplacements. Les oeufs sont peu nombreux et très riches en vitellus. La fécondation est externe, les spermatozoïdes non flagellés sont déposés (dans une sécrétion muqueuse ?) au voisinage ou à l'intérieur du cocon sécrété par la femelle, à la ponte. Le développement est direct dans le cocon : le jeune à l'éclosion présente les principaux caractères de l'espèce.

L'étude anatomique des deux genres Protodrilus et Protodriloides prouve qu'ils ne sont pas apparentés et que les caractères qui les rapprochent chez certaines espèces sont des caractères de convergence.

L'étude des bulbes pharyngiens montre qu'il est arbitraire de se baser sur la structure d'un tel organe pour établir des liens de parenté entre différents genres, puisque dans un même genre, cet organe peut présenter un développement variable : tel est le cas de Protodriloides symbioticus dont le bulbe pharyngien est régressé par rapport à celui de P. chaetifer, ou encore du genre Saccocirrus, où certaines espèces ont un bulbe pharyngien, tandis que d'autres (qui sont parmi les plus grandes espèces du genre) en sont dépourvues. Il faut remarquer cependant que, chez Protodrilus, le bulbe pharyngien présente une organisation constante malgré une variation de volume importante. Aucun élément fondamental ne disparaît chez les plus petites espèces : le muscle bulbaire, le muscle sagittal et la pièce masticatrice sont toujours présents quoique formés par un très petit nombre de cellules. La ressemblance qui apparaît entre les bulbes pharyngiens de Protodriloides chaetifer et de Saccocirrus krusadensis est un résultat surprenant : cette organisation du bulbe pharyngien est peut être d'un type banal chez les Polychètes et il est peu probable qu'elle représente un indice de parenté entre ces deux genres fort dissemblables par ailleurs : Saccocirrus possède à chaque segment une paire de faisceaux de soies et, dans la région fertile du corps, un appareil génital complexe dans les deux sexes (avec vésicules séminales et pénis chez les mâles, spermathèques chez les femelles), autant de caractères qui manquent chez les Protodrilidae.

Tous les auteurs admettent, depuis GOODRICH (1901), que Saccocirrus et Protodrilus sont proches parents, en raison de la présence de canaux dans les tentacules, se rejoignant en arrière du cerveau. Ce caractère est insuffisant à lui seul, pour justifier ce point de vue et il est plus raisonnable de considérer Saccocirrus, Protodrilus et Protodriloides comme trois genres distincts, actuellement sans parenté établie.

DEUXIEME PARTIE

ETUDE DES NERILLIDAE

INTRODUCTION.

Les Nerillidae sont des Polychètes de très petite taille dont la longueur varie de 350 μ à 1,5 mm; elles ne comptent que sept à neuf segments qui portent des parapodes simples à deux faisceaux de soies, séparés par un cirre plus ou moins développé. Les soies sont, selon les genres, capillaires et denticulées ou composées avec un article en arête. Le premier segment (segment pharyngien) peut être sétigère ou non. La tête porte exceptionnellement des yeux, généralement des antennes (3, 2 ou pas du tout) et toujours deux palpes et deux organes nucaux. Le pygidium porte généralement deux urites de forme souvent allongée.

Cette famille comprend actuellement dix genres dont quatre ont été décrits depuis 1960; il y a au total 25 espèces.

Toutes ces espèces n'ont été examinées par les différents auteurs que d'un point de vue systématique, les observations se limitant à l'étude des caractères morphologiques indispensables; l'anatomie interne n'était connue que chez l'espèce type de la famille, Nerilla antennata Schmidt 1848, dont GOODRICH avait donné, dès 1912, une étude très complète, portant en particulier sur les gonades et les conduits génitaux.

Plusieurs particularités biologiques avaient pourtant été mentionnées et laissaient apparaître la nécessité et l'intérêt d'études plus approfondies; c'est ainsi que la ponte et le développement larvaire direct de Nerilla antennata ont été signalés entre autres par PEREYASLAWZEWA (1896), GOODRICH (1912), MARCUS (1947) et MAGAGNINI (1964) mais que le transfert du sperme et les modalités de la fécondation demeuraient inconnus. La gestation externe rappelant celle des Syllidae a été mentionnée en premier par WILKE (1953) chez Mesonerilla intermedia Wilke 1953 et Nerillidium mediterraneum Remane 1928, puis par SWEDMARK (1959) chez Nerillidium troglodytes Remane 1925 et N. simplex Lévi 1953, mais la disposition des gonades et des conduits génitaux n'avait pas été étudiée.

Intéressée par la biologie de la reproduction chez cette famille, j'ai entrepris une étude anatomique centrée sur l'examen des gonades et des gonoductes. Les résultats de ces recherches, portant sur 13 espèces, font l'objet de trois publications incorporées à ce travail (JOUIN et SWEDMARK, 1965, JOUIN, 1967, 1968).

Les observations ont été étendues depuis à deux autres genres : Troglochaetus beranecki Delachaux 1921, seul Nerillidae hypogée, isolé dans les eaux souterraines continentales et Micronerilla cirrata (Swedmark) 1959, petite forme marine présentant plusieurs caractères originaux.

Les genres Thalassochaetus Ax 1954 et Psammoriedlia Kirsteuer 1966 n'ont pas pu être récoltés et ce sont les deux seuls genres sur lesquels les données concernant les caractères sexuels, manquent.

Afin de donner un aperçu de l'unité de cette famille, et du nombre de genres et d'espèces qui la composent, une clé des genres est présentée, suivie d'une simple liste chronologique des espèces.

Clé de détermination des genres

- | | | |
|---|---|--|
| 1.- Corps comprenant neuf segments, segment pharyngien inclus | 2 | |
| - Corps comprenant moins de neuf segments | 4 | |
| 2.- Soies capillaires | 3 | |
| - Soies composées | | <u>Mesonerilla</u>
Remane 1949 |
| 3.- 3 antennes, 2 palpes | | <u>Nerilla</u> Schmidt
1848 |
| - 1 antenne ou pas, 2 grands palpes | | <u>Meganerilla</u>
Boaden 1961 |
| 4.- 8 segments, segment pharyngien inclus | 5 | |
| - 7 segments, segment pharyngien inclus | 9 | |
| 5.- Les différents segments portent tous les mêmes soies | 6 | |
| - Les différents segments ne portent pas tous les mêmes
soies : soies capillaires : S1, S5 à S8
soies composées : S2 à S4 | | <u>Nerillidopsis</u>
Jouin 1966 |
| 6.- Soies composées | 7 | |
| - Soies capillaires | 8 | |
| 7.- Cirres parapodiaux absents, pas d'antennes, 2 palpes ... | | <u>Thalassochaetus</u>
Ax 1954 |
| - Cirres parapodiaux très développés, souvent doubles,
3 antennes, 2 palpes | | <u>Micronerilla</u> *
(Swedmark) 1959 |
| 8.- Segment buccal sétigère, 2 antennes ou pas, 2 palpes | | <u>Nerillidium</u>
Remane 1925 |
| - Segment buccal achète, pas d'antennes, 2 palpes, forme
d'eau douce, hypogée | | <u>Troglochaetus</u>
Delachaux 1921 |

* voir page 180.

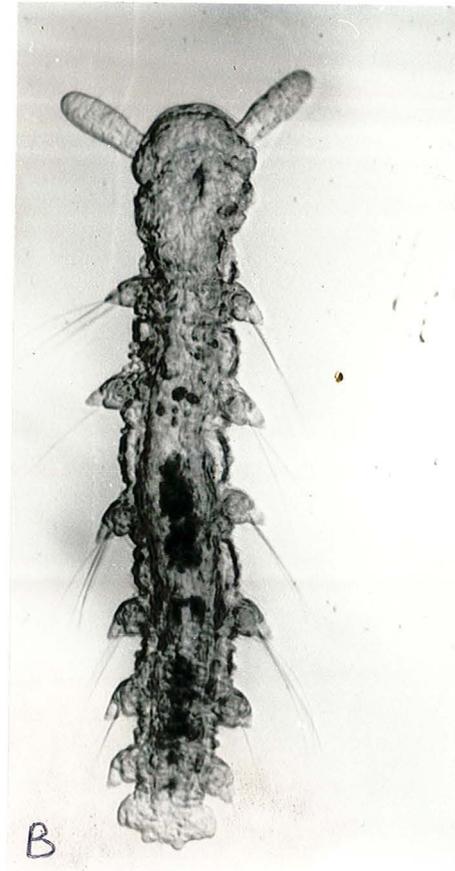
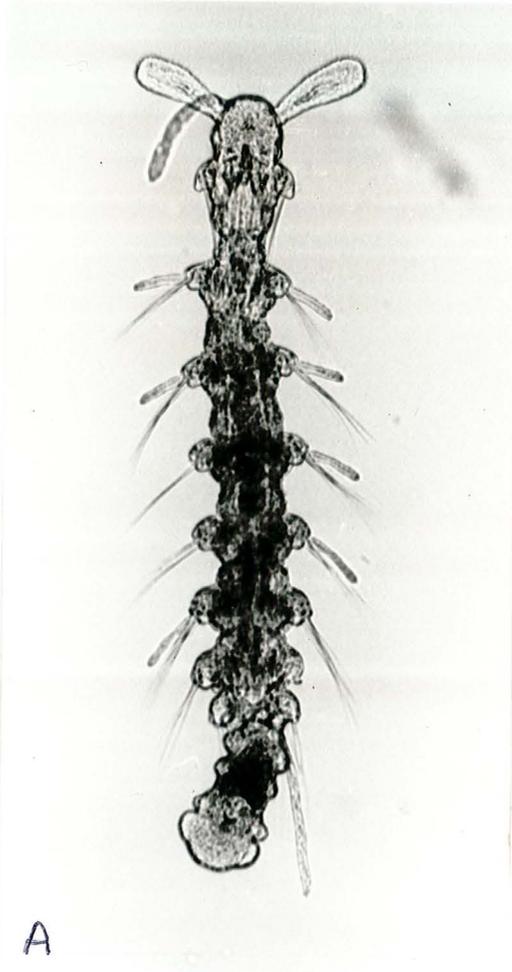
- 9.- Soies composées; ni antennes ni palpes ni cirres
parapodiaux; ciliature externe très développée;
limicole Paranerilla
Jouin et
Swedmark 1965
- Soies capillaires; pas d'antennes, 2 palpes, des cirres
parapodiaux sauf au dernier parapode; mésopsammique.....Psammoriedlia
Kirsteuer 1966

Liste chronologique des genres et des espèces

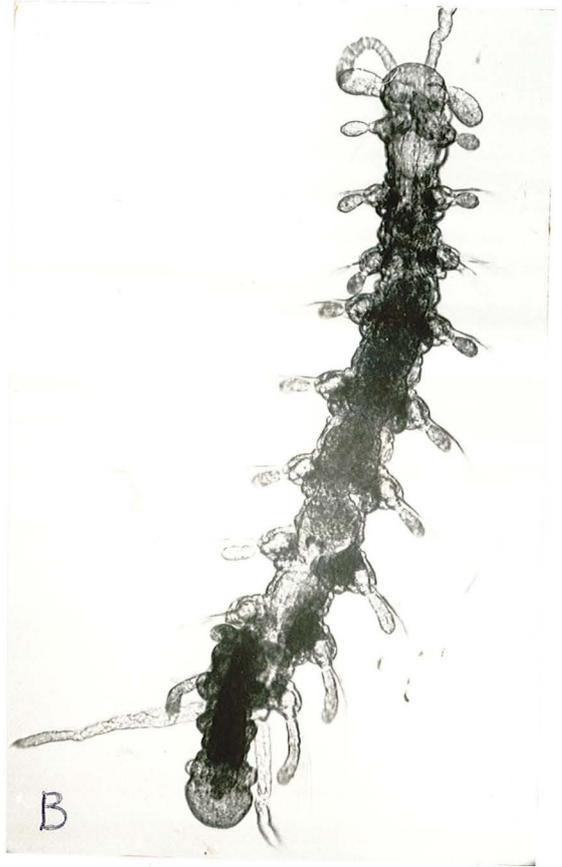
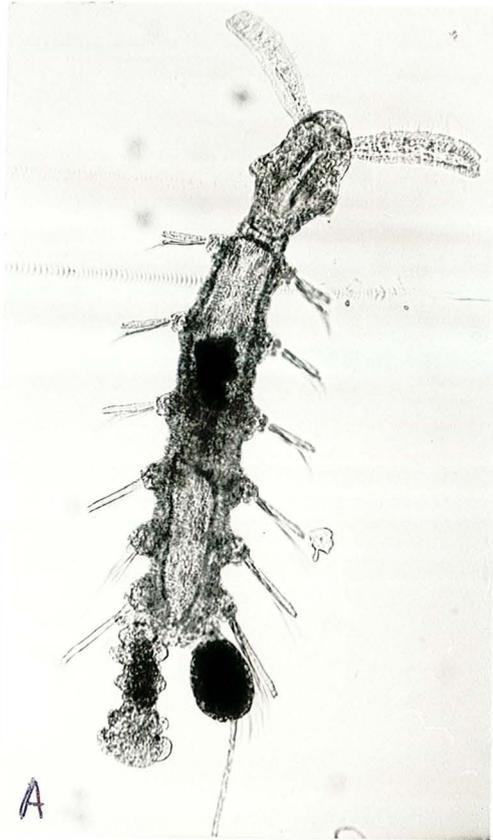
- Nerilla antennata Schmidt 1848
 - mediterranea Schlieper 1925
 - australis Willis 1950
 - digitata Wieser 1957
 - stygicola Ax 1957
 - inopinata Gray 1968
- Troglochaetus beranecki Delachaux 1921
- Nerillidium gracile Remane 1925
 - troglochaetoides Remane 1925
 - mediterraneum Remane 1928
 - simplex Lévi 1953
 - macropharyngeum Jouin 1970
 - renaudae Jouin 1970
- Mesonerilla luderitzi Remane 1949
 - intermedia Wilke 1953
 - roscovita Lévi 1953
 - armoricana Swedmark 1959
 - fagei Swedmark 1959
 - biantennata biantennata Jouin 1963
 - biantennata pacifica Jouin 1970
- Thalassochaetus palpifoliaceus Ax 1954
- Micronerilla cirrata (Swedmark) 1959 *
- Meganerilla swedmarki Boaden 1961
 - " clavata Magagnini 1966
- Paranerilla limicola Jouin et Swedmark 1965
- Psammoriedlia rupertii Kirsteuer 1966
- Nerillidopsis hyalina Jouin 1967

Minuta
(connection de
25-02-2008)

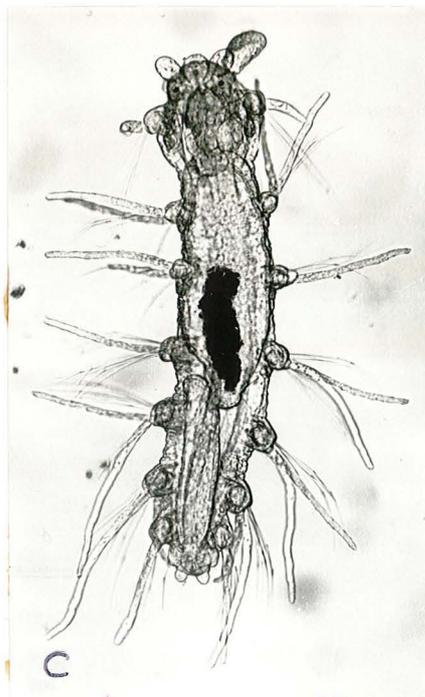
* voir page 180



Famille des Nerillidae: A: Nerillidium troglochaetoides; B: Troglochaetus beranecki.



300μ



Famille des Nerillidae : A: Nerillidopsis hyalina ; B: Mesonerilla biantennata ; C: Micronerilla cirrata.

Minuta ^{corrigé le 25.02.2008}
Remarques sur *Micronerilla cirrata* (Swedmark) 1959 syn. *Mesonerilla minuta*

En accord avec B. SWEDMARK, un nouveau nom est attribué à cette espèce : bien que le nombre de segments (8) ne soit pas conforme à celui de ce genre (9), l'auteur l'avait placée provisoirement dans le genre Mesonerilla en raison de la présence de soies composées.

La présence d'yeux pigmentaires (comme chez Nerilla) et de cirres très allongés et parfois doubles sont parmi les caractères les plus originaux de cette espèce. Il faut y ajouter un caractère qu'elle ne partage avec aucune autre : la possession de ce que l'on peut interpréter comme des poches à bactéries. Ces bactéries symbiotes sont concentrées sur la face ventrale du corps de l'animal, dans des sillons de forme bien définie et constante sur tous les spécimens, déterminant une ornementation symétrique de part et d'autre de la bande ciliée ventrale, sur les segments 4 à 8. Les individus très jeunes (5 segments) ont déjà des poches à bactéries occupant l'emplacement définitif sur les segments 4 et 5. Il semble que les bactéries soient situées entre l'épiderme et la cuticule car on les voit glisser les unes sur les autres comme si elles étaient externes, mais sans se libérer de leur hôte.

Les caractères que présente cette espèce sont regroupés dans la diagnose suivante :

Diagnose de *Micronerilla cirrata* (Swedmark) 1959.

Nerillidae comprenant 8 segments entre prostomium et pygidium. La longueur du corps atteint 520-550 μ et 90 μ de large (sans les parapodes). Tous les segments y compris le segment pharyngien sont sétigères; les soies sont composées. Cirres parapodiaux présents à tous les segments sauf S1 et S8; chez certains spécimens, les cirres sont doubles à chaque parapode dans les segments 2 à 6 et le segment pharyngien est alors pourvu d'un cirre.

Le prostomium porte trois antennes longues et plissées; deux palpes et deux yeux. Le bulbe pharyngien est pourvu de deux stylets; les glandes salivaires sont très développées et s'étendent jusqu'au début du 4ème segment. Les sexes sont séparés; les femelles ont une paire d'oviductes s'ouvrant ventralement sur le 8ème segment, et les mâles, deux paires de spermiductes dont les coelomostomes se situent en arrière des parapodes S6 et S7.

Entre la cuticule et l'épiderme de la face ventrale, quatre paires de sillons symétriques, convergents sur le pygidium, rassemblent de nombreux granules ovoïdes et semblent correspondre à des amas de bactéries symbiotes.

Répartition géographique et habitat.

La famille des Nerillidae est cosmopolite : ses représentants sont signalés de toutes les côtes où des recherches sur la faune interstitielle ont été entreprises (Atlantique Nord et Sud, Mer du Nord, Méditerranée, Adriatique, Indo-Pacifique).

Nerilla antennata, peu exigeante vis-à-vis du substrat, se trouve aussi bien dans les sables moyens que dans les aquariums ou tout endroit où se produit une arrivée continue d'eau de mer (LEVI, 1953, SWEDMARK, 1959).

La plupart des espèces paraît cependant liée aux sédiments sableux marins : elles appartiennent aux genres Mesonerilla, Meganerilla, Nerillidium, Nerillidopsis, Thalassochaetus, Micronerilla et Psammoriedlia.

Une espèce vit dans la vase : Paranerilla limicola. Elle est cependant moins étroitement liée à ce sédiment qu'on ne le pensait puisqu'elle vient d'être découverte dans des sables coquilliers contenant une importante proportion d'éléments fins (échantillons fixés et triés par Mme J. RENAUD-MORNANT au cours de la mission CHARCOT 1969, dans l'Atlantique Nord).

Troglochaetus beranecki enfin, a colonisé les eaux douces continentales : cette espèce vit dans les sables du cours souterrain de certaines rivières.

Primitivement décrite d'une grotte de la région de Neuchâtel, cette espèce a ensuite été retrouvée dans les eaux souterraines en plusieurs points en Allemagne, en Silésie, en Hongrie et en France, dans le Haut-Rhin et dans le bassin supérieur de la Vesouze (système hydrographique de la Moselle, PICARD 1962); au cours d'une mission effectuée récemment, en collaboration avec J. RENAUD-MORNANT, N. GOURBAULT et F. LESCHER-MONTOUE, nous l'avons retrouvée dans la localité indiquée par PICARD (op. cit.) ainsi que dans le Rahin, rivière appartenant au système hydrographique de la Saône.

Les recherches entreprises sur les Nerillidae ont donné lieu à plusieurs publications qui sont jointes au présent mémoire.

L'exposé qui suit constitue une synthèse des observations déjà publiées à laquelle s'ajoutent des données acquises plus récemment; il comprend deux parties, l'une traitant de la morphologie et de l'anatomie des Nerillidae, l'autre de la biologie de la reproduction.

**PARANERILLA LIMICOLA N. G., N. SP.,
ARCHIANNÉLIDE NERILLIDAE DU BENTHOS VASEUX MARIN.**

par

Claude Jouin et Bertil Swedmark

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Paris
et Kristinebergs Zoologiska Station, Fiskebäckskil, Suède.

Résumé

Les auteurs décrivent une Nerillidae nouvelle de la vase. Ce genre nouveau présente des particularités adaptatives : réduction extrême des appendices céphaliques et des cirres segmentaires et grand développement de la ciliature externe. Les œufs, de petite taille, sont pondus librement et donnent directement, en 7 jours environ, de jeunes larves nageantes pourvues de 3 segments sétigères larvaires. Un tableau des principaux caractères des 7 genres de la famille des Nerillidae est donné.

Notre connaissance de la famille des Nerillidae est basée surtout sur les travaux de Goodrich (1912) qui donne une étude anatomique détaillée de *Nerilla antennata*, espèce cosmopolite connue depuis 1848 et décrite alors par O. Schmidt.

La famille comprenait jusqu'ici 6 genres, tous liés au milieu psammique interstitiel : *Nerilla*, *Troglochaetus*, *Nerillidium*, *Mesonerilla*, *Thalassochaetus* et *Meganerilla*. Le genre *Troglochaetus* représenté par une seule espèce est une forme d'eau douce, tous les autres genres sont marins.

Une Nerillidae nouvelle a été étudiée au cours de l'été 1964 à la Station Zoologique de Kristineberg. L'étude morphologique et anatomique de cette Nerillidae nous a amenés à créer un nouveau genre : *Paranerilla* n. g. avec une seule espèce connue : *Paranerilla limicola* n. g., n. sp. Les individus étudiés proviennent tous d'une localité du Gullmar-fjord, située à 500 m environ au nord de Rödbergsskär, non loin du laboratoire de Kristineberg. Le sédiment vaseux est récolté à l'aide de la drague d'Ockelmann (Ockelmann, 1964) par 50 à 70 mètres de profondeur. La température de l'eau de mer y varie de 7 à 12° C environ au cours de l'année et la salinité est d'environ 34,5 p. 1.000.

Paranerilla limicola est abondante dans ce sédiment, par ailleurs riche en espèces variées ; notre connaissance de la faune associée est incomplète et nous ne citerons que quelques espèces parmi les plus typiques :

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE
DE *NERILLIDOPSIS HYALINA* JOUIN
ET DE QUELQUES *NERILLIDIUM* REMANE
(ARCHIANNÉLIDES NERILLIDAE)

par

Claude JOUIN

Laboratoire de Zoologie
Faculté des Sciences, Paris



RÉSUMÉ

Les caractères morphologiques de *Nerillidopsis hyalina* Jouin sont décrits et comparés à ceux de quatre espèces du genre voisin *Nerillidium* Remane. *N. hyalina* possède à la fois des soies composées et des soies simples capillaires denticulées; ces dernières sont des soies juvéniles chez les Nerillidae. *Nerillidopsis* comme *Nerillidium* est hermaphrodite. Une figure regroupe pour les cinq espèces étudiées deux importants caractères systématiques : les stylets pharyngiens (et leurs variations chez certaines espèces) et la disposition des spermiductes.

SUMMARY

The morphological characters of *Nerillidopsis hyalina* Jouin are described and compared to the same characters in four species belonging to the related genus *Nerillidium* Remane. *N. hyalina* has both compound setae and simple capillary setae with denticulation; these are typical for a juvenile stage in the family Nerillidae. *Nerillidopsis* as well as *Nerillidium* are hermaphrodite. For the five species investigated two important taxonomic characteristics are schematically figured : buccal pieces (and their variation in some species), and morphology of the spermiducts.

SEXUALITÉ ET BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION CHEZ *MESONERILLA* REMANE ET *MEGANERILLA* BOADEN (ARCHIANNÉLIDES NERILLIDAE).

par

Claude Jouin

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Paris.

Résumé

Parmi les cinq espèces de *Mesonerilla* Remane étudiées, trois sont hermaphrodites : *Mesonerilla roscovita* Lévi, *M. armoricana* Swedmark et *M. fagei* Swedmark. Les néphridies et les gonoductes sont décrits et offrent une disposition identique chez ces trois espèces. Les deux autres espèces, *M. intermedia* Wilke et *M. biantennata* Jouin, sont gonochoriques, mais elles diffèrent par de nombreux caractères anatomiques ; *M. biantennata* paraît proche du genre *Nerillidium* Remane. Chez toutes les *Mesonerilla* comme chez *Nerillidium* et *Nerillidopsis* Jouin, le huitième segment porte les orifices de ponte.

Les ovocytes, à la fin de la vitellogenèse, se bloquent en métaphase ou en début d'anaphase et les divisions de maturation ne semblent pas avoir lieu dans le coelome, mais, comme la fécondation, à l'extérieur après la ponte. Les différentes modalités de gestation externe et les jeunes larves, sont décrites chez trois espèces.

Meganerilla clavata Magagnini est gonochorique : chez les individus des deux sexes, c'est le huitième segment qui porte les pores génitaux. Ce genre présente plusieurs adaptations originales.

Des organes céphaliques, probablement sensoriels, sont décrits pour la première fois chez *Mesonerilla intermedia* et *Meganerilla clavata*.

Chez *Nerilla antennata*, peu de temps après la ponte des femelles, les mâles déposent de nombreux petits spermatophores ovoïdes sur les œufs et tout autour de ceux-ci ; ce fait est signalé pour la première fois dans la famille des Nerillidae.

Depuis les travaux anatomiques de de Beauchamp (1910) et de Goodrich (1912) sur le genre *Nerilla* O. Schmidt 1848, la famille des Nerillidae s'est enrichie de huit genres qui n'ont été connus pendant longtemps que par leur morphologie externe.

Grâce à l'abondance du matériel dans certains gisements, il m'a été possible d'entreprendre une étude comparative de l'anatomie interne pour différents représentants de cette famille. Dans ce but et avant d'aborder l'étude anatomique par des moyens histologiques, l'examen microscopique sur le vivant m'a fourni, grâce à la petite taille et à la transparence des animaux étudiés, de précieux renseignements anatomiques. L'observation des battements ciliaires en particulier a permis de repérer l'emplacement des néphridies et des gonoductes et de découvrir l'existence d'entéronéphridies.

Le matériel étudié provient de Roscoff où le genre *Mesonerilla*

I. MORPHOLOGIE ET ANATOMIE COMPAREES.

A. La morphologie du parapode des Nerillidae.

Le parapode des Nerillidae présente une structure simple : il comprend typiquement deux faisceaux de soies dirigées vers l'arrière et prenant naissance dans deux bulbes sétigères sphériques, l'un dorsal, l'autre ventral; les deux faisceaux sont séparés par un cirre parapodial plus ou moins développé. Telle est la disposition du parapode chez Nerilla (fig. 52 A); on peut voir que les soies se répartissent en deux groupes distincts dans chaque faisceau.

Chez plusieurs espèces appartenant à différents genres, il existe en plus du cirre médian caractéristique des Nerillidae, un petit lobe tout à fait ventral; rudimentaire chez Meganerilla clavata (JOUIN, 1968, p. 45, fig. 6 C) et chez Mesonerilla biantennata (Fig. 52B), ce lobe est développé chez Micronerilla cirrata en un deuxième cirre (Fig. 52, C et D). Chez cette espèce en effet, certains spécimens ont deux cirres aux parapodes des segments 2 à 6. Dans les récoltes faites à Villefranche, la moitié des individus avait des parapodes à deux cirres, les autres ayant des parapodes normaux à un seul cirre. Ce caractère double des cirres se retrouve aussi chez les spécimens récoltés dans la baie de Camarçonnès par SWEDMARK (1959) et il correspond donc réellement à un caractère de l'espèce.

Discussion.

Le parapode des Nerillidae a été considéré comme aberrant en raison de la position du cirre, entre les deux faisceaux de soies (GOODRICH, 1912); l'existence d'un cirre ventral bien développé chez Micronerilla cirrata, atrophié chez d'autres espèces, montre que ce parapode diffère moins qu'on ne le pensait d'un parapode de Polychète et que sa structure est secondairement simplifiée en raison de la petite taille des espèces et de la vie dans les interstices.

Le développement variable des cirres parapodiaux chez les Nerillidae paraît être en relation étroite avec le mode de vie des espèces. Malheureusement, il n'y a pas encore d'étude écologique précise définissant ces conditions de vie ou permettant d'établir des corrélations entre le volume des espaces habités et le volume des espèces.

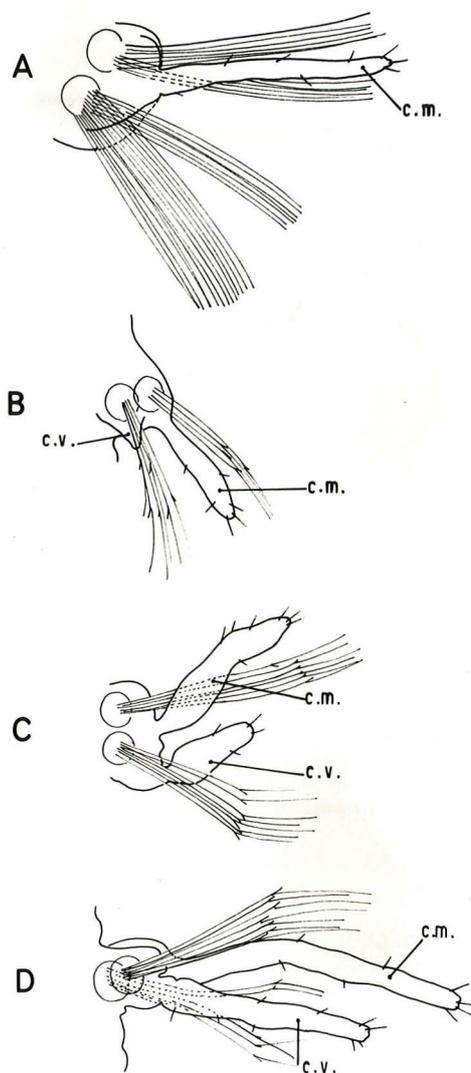


Fig. 52: Parapodes de Nerillidae : A: Nerilla antennata , vue antérieure ; B: Mesonerilla biantennata , vue ventrale ; C: Micronerilla cirrata (individu juvénile), vue antérieure ; D: M. cirrata , vue ventrale. Les soies sont schématisées .
c.m.: cirre médian ; c.v.: cirre ventral

Il faut remarquer en effet que, bien qu'elles soient liées au sédiment, beaucoup de Nerillidae sont capables de nager et de se maintenir verticalement en pleine eau, uniquement par les battements de la ciliature bien développée. Il est probable que plusieurs d'entre elles n'occupent que le sédiment de surface et ne sont pas vraiment interstitielles. Tel est probablement le cas de Micronerilla cirrata qui vit dans un sable coquillier grossier ou dans le maerl (SWEDMARK, 1959), sédiment qui ménageant de grands espaces lacunaires, offre des conditions compatibles avec la présence de cirres parapodiaux très allongés.

A l'opposé de ce type morphologique, se trouvent des formes qui, comme Nerillidium simplex et Troglochaetus beranecki, sont dépourvues de cirres parapodiaux. Ce sont aussi des formes nageuses mais non des formes de surface.

Paranerilla limicola réalise le type morphologique le plus modifié adapté par sa forme trapue, son extrémité antérieure lisse, arrondie, sans aucun appendice et entièrement revêtue de cils, à la nage et à la pénétration dans le milieu vaseux : la forme générale est hydrodynamique, les parapodes plaqués contre le corps pendant la locomotion n'ayant que des cirres rudimentaires.

B. Le bulbe pharyngien des Nerillidae.

Les Nerillidae possèdent, comme les Protodrilidae et les Dinophilidae, un bulbe pharyngien faisant saillie dans la partie postérieure de la cavité buccale et se logeant sous l'oesophage; c'est un ensemble musculaire, formé autour d'une invagination de l'épithélium stomodéal. Il est formé de deux muscles : le muscle bulbaire à fibres orientées transversalement, et le muscle d'enveloppe à fibres longitudinales, entourant le muscle bulbaire à l'arrière et s'attachant sur l'assise épidermique stomodéale.

Ce plan d'organisation correspond à celui du bulbe de Protodrilus (qui possède en plus une pièce masticatrice), de Protodriloides chaetifer et de Saccocirrus krusadensis. Chez les Dinophilidae par contre, le bulbe pharyngien est essentiellement formé par le muscle bulbaire et il n'existe que quelques fibres sagittales enveloppant ce muscle à l'arrière; il n'y a pas non plus d'invagination profonde de l'épithélium stomodéal séparant le bulbe en deux moitiés.

Le bulbe pharyngien est très mobile chez les Nerillidae. Observé sur le vivant, il montre des mouvements parfois très brusques qui font avancer sa portion la plus ventrale dans la cavité buccale : il se déplie alors par suite de la contraction du muscle d'enveloppe. A la fixation, il arrive que le muscle d'enveloppe se contracte fortement : le muscle bulbaire fait alors saillie en avant dans la cavité buccale.

1. Le bulbe pharyngien de Mesonerilla biantennata (fig. 53).

La figure représente une coupe sagittale du bulbe pharyngien fixé alors que le muscle d'enveloppe est contracté. On distingue trois invaginations de l'épithélium stomodéal, l'invagination médiane (inv.) étant équivalente à celle autour de laquelle le système musculaire est organisé chez Protodrilus et Protodriloides.

a. Le muscle bulbaire est situé ventralement à cette invagination et se montre formé d'une dizaine de lamelles à deux rangées de myofibrilles chacune; ces lamelles sont limitées par les membranes cellulaires et sont en plus séparées par des cloisons souvent difficiles à discerner.

Ces lamelles musculaires correspondent indiscutablement à celles que JÄGERSTEN (1942) et OHM (1963) décrivent dans le muscle bulbaire des Dinophilidae. Bien que seule une étude en microscopie électronique puisse résoudre ce problème, il semble que chaque lamelle soit une large fibre à double striation oblique, semblable à celles qui constituent le muscle bulbaire de Protodrilus. Sur la figure 53, les myofibrilles* qui tapissent les parois de chaque lamelle sont coupées transversalement; le dessin croisé mentionné par JÄGERSTEN et OHM ne correspondrait pas au trajet croisé de ces myofibrilles mais à l'obliquité des séries de filaments épais (bandes A) dans la double lamelle (BOULIGAND, 1966), comme cela a été mentionné à propos de Protodrilus. Il faut noter que la section transversale de chaque myofibrille dans ces lamelles est ici plus volumineuse que chez Protodrilus, Protodriloides et Saccocirrus; on peut admettre que les filaments qui constituent chaque fibrille sont plus nombreux que chez les trois autres genres.

* Chaque myofibrille correspondrait à un faisceau de nombreux filaments épais et fins.

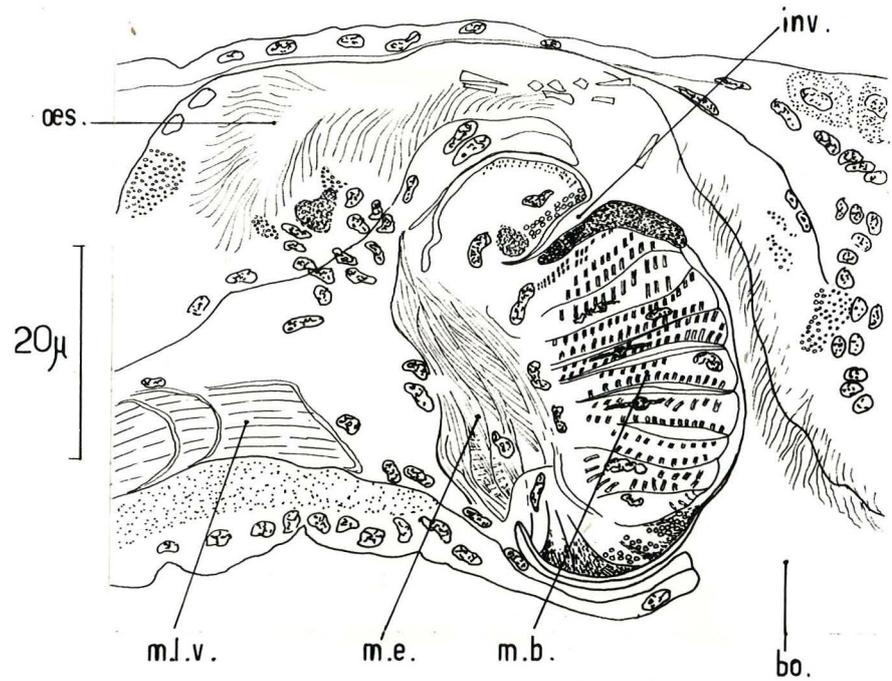


Fig. 53: Coupe sagittale du bulbe pharyngien de Mesonerilla biantennata .
inv.: invagination stomodéale médiane; m.b.: muscle bulbaire;
m.e.: muscle d'enveloppe ; m.l.v.: musculature longitudinale vent-
rale; oes.: oesophage.

b. Le muscle d'enveloppe a une structure identique à celle du muscle bulbaire, la direction des fibrilles étant ici longitudinale. On peut voir aisément la striation oblique dans les lamelles de ce muscle. Il s'attache sur l'épithélium sans déterminer dans celui-ci l'apparition de tonofibrilles.

c. L'épithélium présente dans l'invagination (inv.), au niveau le plus dorsal du muscle bulbaire, une sécrétion fortement positive à l'APS. Il y a un autre type de sécrétion formé de gros granules jaunes (après fixation au Helly et coloration à l'APS); cette sécrétion est identique à celle que l'on observe dans certaines cellules de la paroi oesophagienne. On retrouve ces deux types de sécrétion dans l'épithélium au niveau le plus ventral du bulbe pharyngien.

2. Le bulbe pharyngien de Nerilla antennata (fig. 54 et 55).

Comme dans le cas précédent, le bulbe est fixé en état de contraction : le muscle d'enveloppe est fortement contracté et le muscle bulbaire est repoussé vers l'avant dans la cavité buccale.

a. Le muscle bulbaire, plus volumineux, comporte environ 13 à 14 lamelles, chacune d'elles offrant la section transversale plus ou moins oblique de nombreuses fibrilles alignées.

Les lamelles sont séparées les unes des autres par des cloisons mais aussi par leurs propres fibrilles coupées ici obliquement.

Le muscle étant particulièrement distendu à la périphérie, les deux séries de myofibrilles de chaque lamelle, sont largement séparées l'une de l'autre, alors que du côté du muscle d'enveloppe, les lamelles sont resserrées et les deux séries de fibrilles en contact.

b. Le muscle d'enveloppe est formé de lamelles à double striation oblique serrées les unes contre les autres; il s'attache sur l'épithélium stomodéal au niveau des invaginations dorsale et ventrale.

c. L'épithélium au niveau le plus dorsal du bulbe est revêtu d'une cuticule présentant une réaction positive à l'APS. On y observe des épaisissements (non colorés à l'APS) qui seraient peut-être de fortes tonofibrilles groupées; ces structures rappellent les stylets qui apparaissent dans les bulbes pharyngiens des genres Nerillidium, Nerillidopsis et Troglochaetus.

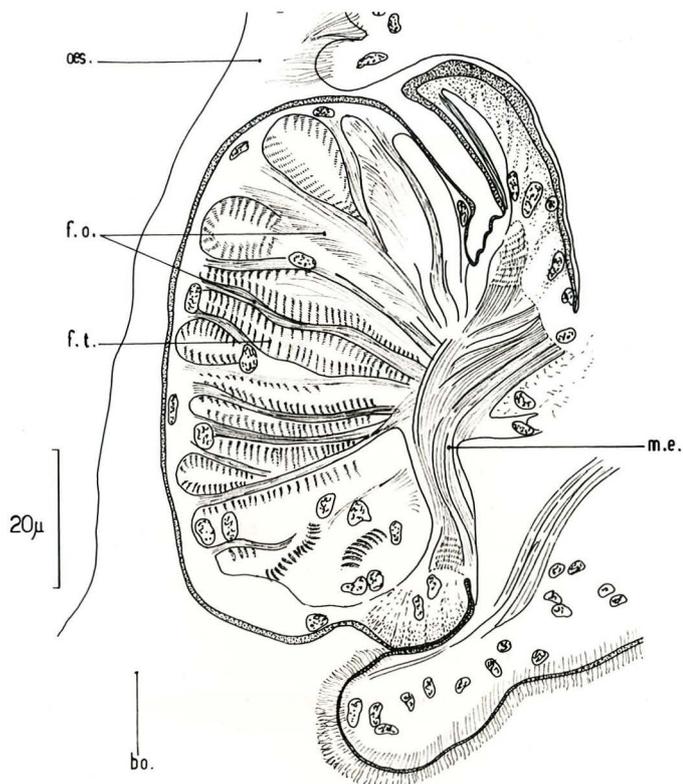


Fig. 54 : Coupe sagittale du bulbe pharyngien de Nerilla antennata.
bo.: bouche ; f.o.: fibres coupées obliquement; f.t.: fibres coupées transversalement; inv.: invagination médiane; m.b.: muscle bulbaire; m.e.: muscle d'enveloppe; oes.: oesophage.



Fig.55: Microphotographies d'une coupe transversale du bulbe pharyngien de *Nerilla antennata*, montrant partiellement, la double striation oblique dans le muscle bulbaire ; A: éclairage normal ; B: contraste de phase.

La cuticule, à ce niveau, montre d'autre part une striation croisée perceptible au contraste de phase lorsque l'épaisseur de cuticule coupée est très faible. Une disposition croisée à angle droit des fibres de collagène a été décrite dans la cuticule de l'épithélium pharyngien d'Eulalia viridis (MICHEL, 1969) et il est possible que cette structure, déjà décrite chez les Oligochètes, soit répandue chez les Annélides.

Dans l'épithélium stomodéal, au niveau le plus ventral, il ne semble pas y avoir de tonofibrilles, contrairement à ce qui a été décrit chez Protodrilus.

3. Le bulbe pharyngien de Mesonerilla roscovita (fig.56).

Le bulbe pharyngien de cette espèce n'est pas contracté comme les deux précédents : le muscle d'enveloppe entoure entièrement le muscle bulbaire et se termine au niveau de l'épiderme dorsal de l'invagination.

a. Le muscle bulbaire.

L'aspect du muscle est différent chez cette espèce : les fibrilles ne sont pas ordonnées en deux rangées régulières au sein de doubles lamelles; elles paraissent plus indépendantes les unes des autres bien qu'alignées entre des cloisons ici très nettes.

L'examen en microscopie photonique ne permet pas d'interpréter la structure de ce muscle où les fibrilles semblent indépendantes les unes des autres et non ordonnées selon le schéma classique en double série à striation croisée.

SUTTON (1957) a décrit dans le muscle bulbaire du bulbe pharyngien de Terebella lapidaria, des cloisons séparant deux systèmes de fibrilles croisées à angle droit. Selon les figures données dans le travail, les fibrilles bien qu'ordonnées en deux séries croisées, sont nettement séparées les unes des autres, ce que l'auteur précise d'ailleurs :

"In Terebella lapidaria, the fibres are not embedded in muscle plates such as are described by JÄGERSTEN (1947) as present in the muscle bulb of certain Archiannelida. It is however conceivable that they have been derived from such plates by the loss of the matrix in which the fibres were embedded".

Dans tous les cas étudiés jusqu'ici, l'ensemble des fibrilles à orientation transversale était toujours rassemblé ventralement à l'invagination stomodéale sous forme d'un muscle bulbaire. Chez Mesonerilla roscovita, il existe un groupe de fibrilles transversales (f.t.), dorsalement à l'invagination stomodéale. Par la présence de ce muscle transversal

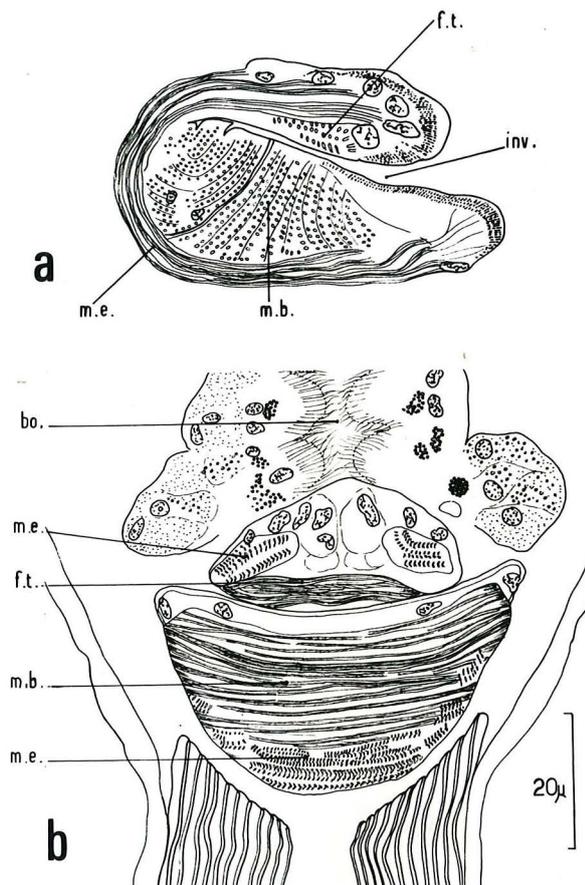


Fig. 56: Bulbe pharyngien de Mesonerilla roscovita ; A: coupe sagittale ;
B: coupe frontale.
bo.: bouche ; inv.: invagination médiane ; m.b.: muscle bulbaire ;
m.e.: muscle d'enveloppe ; f.t.: fibrilles transversales.

dorsal et la structure particulière du muscle bulbaire, le bulbe pharyngien de Mesonerilla roscovita diffère nettement des bulbes des autres espèces étudiées.

b. Le muscle d'enveloppe.

La coupe frontale (fig. 56B) permet de voir qu'il enveloppe le muscle bulbaire, à l'arrière et latéralement, qu'il est formé de lamelles à deux séries de fibrilles, accolées les unes aux autres en largeur et en épaisseur. Les lamelles musculaires sont ici nettement des fibres à double striation oblique.

En résumé, le bulbe pharyngien des Nerillidae est organisé comme celui des Protodrilidae, autour d'une invagination de l'épithélium stomodéal; il comprend un muscle bulbaire logé ventralement à l'invagination stomodéale et un muscle d'enveloppe à fibrilles longitudinales, qui enferme le muscle bulbaire et relie les deux lèvres de l'invagination, saillantes dans la cavité buccale.

Le muscle bulbaire, sur lequel porte la discussion, apparaît formé de plusieurs lamelles à double striation oblique empilées les unes sur les autres comme chez les Dinophilidae.

La lamelle musculaire dans laquelle JÄGERSTEN voit un type de cellule musculaire aberrant, "plate-shaped muscle cells with the contractile fibrils distributed in two intersecting systems", est sans doute du type à double striation oblique décrit~~es~~ chez les Polychètes.

Il existe en effet, dans cette lamelle, une striation extrêmement fine et croisée qui correspondrait à la double striation étudiée par BOULIGAND dans certaines lamelles musculaires; elle serait due à la double obliquité des séries de filaments épais dans la lamelle musculaire et non au croisement des myofibrilles entre elles; elle apparaît sur la figure 55.

Cependant, il se peut que les fibrilles aient un trajet non pas vraiment transversal mais oblique, tel que JÄGERSTEN l'a représenté et illustré chez Dinophilus.

Une étude en microscopie électronique est nécessaire pour résoudre cette question aussi délicate que celle de l'existence de cellules myoépithéliales, à mon avis loin d'être prouvée chez les Archiannelides.

C. Gonoductes, néphridies et entéronéphridies.

1. Les caractères sexuels des Nerillidae.

La disposition des gonoductes : c'est au cours de l'étude de Nerillidopsis hyalina, qu'ayant remarqué dans le coelome la présence de nombreux spermatozoïdes autour des ovocytes en vitellogenèse, j'ai observé dans le coelome, l'existence de deux paires de gonoductes dissemblables, ouverts à deux niveaux différents sur la face ventrale du corps : l'hermaphrodisme et la disposition des spermiductes et des oviductes ont alors été décrits pour la première fois chez les deux genres voisins, Nerillidium et Nerillidopsis (JOUIN, 1966).

La recherche de ces caractères anatomiques a été étendue à toutes les espèces appartenant à cette famille si bien représentée à Roscoff; un séjour à la Station zoologique de Naples m'a permis de compléter cette étude comparée, par l'examen de deux espèces méditerranéennes.

Une partie des données acquises sur 12 espèces, est résumée dans un tableau (JOUIN, 1968, p. 49) où est représentée la disposition des spermiductes et des oviductes chez cinq espèces gonochoriques et chez sept espèces hermaphrodites.

Le caractère le plus frappant qui apparaît, concerne les oviductes : chez toutes les espèces étudiées, dont la taille varie de 1500 à 350 μ , il n'y a qu'une seule paire d'oviductes, toujours ouverts séparément au niveau du 8ème segment (sauf chez Nerilla).

Au contraire, le nombre et l'emplacement des spermiductes varie : en règle générale, il n'y en a qu'une paire chez les espèces les plus petites et il peut y en avoir deux paires (Mesonerilla) et même trois paires (Nerilla) chez les espèces les plus grandes. Les spermiductes sont toujours situés en avant des oviductes. La disposition des gonoductes la plus primitive semble être celle des Mesonerilla hermaphrodites et de Nerillidium troglodychaetoides où spermiductes et oviductes s'ouvrent latéralement comme les néphridies qui les précèdent (JOUIN, 1968, fig. 2 A). Mais généralement les spermiductes sont confluent et se rejoignent par paire au niveau d'un pore médio-ventral (cas de 7 espèces sur 12).

Chez Nerilla, les trois paires de spermiductes confluent en un pore médio-ventral unique. Chez Megamerilla au contraire, les spermiductes sont divergents; deux petites fossettes cuticulaires intervenant probablement lors du dépôt du sperme sont une acquisition particulière à cette espèce.

L'ouverture des spermiductes est toujours ventrale; celle des oviductes est ventrale dans tous les genres sauf chez Mesonerilla où elle est déplacée vers la face dorsale du 8ème segment.

Les observations ont pu être étendues depuis à deux espèces plus rares : Micronerilla cirrata récoltée dans un sable coquillier de la baie de Villefranche et Troglochaetus beranecki, forme hypogée, étudiée vivante au cours d'une mission faite dans l'est de la France, en collaboration avec des chercheurs spécialistes de la faune hypogée.

a. Disposition des gonoductes chez Micronerilla cirrata.

Cette espèce est gonochorique; chez les femelles, il existe une paire d'oviductes s'ouvrant ventralement sur le 8ème et dernier segment du corps par deux orifices séparés; chez le mâle, il existe deux paires de spermiductes (comme chez les Mesonerilla de plus grande taille) dont les coelomostomes se situent en arrière des parapodes 6 et 7; les orifices externes des spermiductes n'ont pas pu être discernés sur le vivant.

b. Disposition des gonoductes chez Troglochaetus beranecki.

Les spécimens récoltés en septembre 1969 n'étaient pas sexuellement mûrs mais deux paires de gonoductes étaient néanmoins visibles. Les spermiductes sont de minces canaux qui confluent vers la bande ciliée ventrale au niveau du 6ème segment : les coelomostomes bien développés, sont situés en arrière des parapodes du 5ème segment.

Les deux ouvertures des oviductes ont été discernées ventralement sur le 8ème et dernier segment du corps, mais seule la partie terminale des oviductes était visible.

La disposition des deux paires de gonoductes est donc identique à celle des genres Nerillidium et Nerillidopsis et bien que les gonades n'aient pu être observées, elle permet d'affirmer que l'espèce est hermaphrodite. La parenté des genres Troglochaetus et Nerillidium jusqu'ici fondée sur les caractères de la morphologie externe, est désormais fermement établie et son origine marine se trouve par là même confirmée.

Au total, il y a donc actuellement chez les Nerillidae, sept espèces gonochoriques (appartenant aux genres Nerilla, Mesonerilla, Paranerilla, Meganerilla et Micronerilla) et onze espèces hermaphrodites⁽¹⁾ appartenant aux genres Nerillidium, Troglochaetus, Nerillidopsis et Mesonerilla).

(1) Les espèces Nerillidium renaudae et N. macropharyngeum décrites de la baie de Saint-Vincent (Nouvelle Calédonie) sont comptées.

2. Les néphridies et entéronéphridies.

GOODRICH (1912) décrit chez Nerilla 4 paires de néphridies ouvertes dans le coelome, ce qui semble réellement le cas bien qu'il soit difficile de s'assurer qu'aucune lame cytoplasmique ne vient recouvrir le néphrostome. Chez Paranerilla et Mesonerilla, les néphridies sont fermées dans le coelome; ces protonéphridies rappellent celles que l'on rencontre chez Protodrilus. Ces organes de très petite taille chez les formes plus petites (Nerillidium, Nerillidopsis et Troglochaetus) n'ont pas pu être étudiés.

Les entéronéphridies ont été décrites pour la première fois (JOUIN, 1967) chez Nerillidopsis hyalina, plusieurs espèces de Nerillidium, Meganerilla clavata, Mesonerilla armoricana et Mesonerilla biantennata. Ce sont de minces canaux plaqués à la surface de l'intestin postérieur et pourvus d'une ciliature dont les battements remontent vers l'intestin moyen dans lequel ils débouchent. Leur disposition permet de supposer que ce sont des évaginations de l'intestin moyen qui auraient un rôle excréteur important : en effet, les entéronéphridies sont situées dans la région postérieure du corps où s'effectue la gamétogenèse et où les néphridies manquent, remplacées dans certains segments par des gonoductes. Chez plusieurs espèces, les ovocytes en cours de vitellogenèse leur sont accolés et il est probable qu'elles interviennent dans l'élimination des déchets. Les entéronéphridies sont en nombre variable selon les espèces : il n'y en a que deux chez les espèces les plus petites et jusqu'à six chez Mesonerilla intermedia.

Leur présence avait été ignorée jusqu'ici, mais de nombreux auteurs avaient remarqué l'accumulation de granules blancs dans le diaphragme qui sépare l'intestin moyen de l'intestin postérieur; ces granules, présents chez tous les Nerillidae (sauf chez Nerilla semble-t-il), sont peut être liés à l'existence des entéronéphridies qui draineraient les produits de déchets du liquide coelomique de toute la région postérieure du corps en les déversant dans l'intestin moyen en avant du diaphragme le séparant de l'intestin postérieur. La paroi de l'intestin moyen aurait à ce niveau un rôle excréteur. Les entéronéphridies existent semble-t-il dans tous les genres de Nerillidae, mais elles manquent chez Nerilla, où l'élimination des déchets de la partie postérieure du corps est assurée par une paire de néphridies, postérieure aux gonoductes, chez le mâle comme chez la femelle. Le cas particulier de Nerilla constitue un argument en faveur du rôle excréteur des entéronéphridies.

II. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION.

A. Gonades et évolution des ovocytes chez les espèces intersti- tielles.

L'examen des gonades et l'étude de l'évolution des ovocytes ont été effectués parallèlement à l'étude des gonoductes. Chez les Nerillidae, la spermatogenèse semble toujours précoce et peut débiter chez des individus qui n'ont pas encore atteint le nombre définitif de segments.

Chez Mesonerilla biantennata et Meganerilla clavata, il y a déjà des spermatides dans le coelome d'individus n'ayant que 7 segments; chez M. clavata, des spermatides sont formées alors que le segment qui portera les spermiductes n'est pas encore apparu.

Les gonades se situent au voisinage des parapodes dans les segments de la région postérieure du corps; c'est chez les Mesonerilla hermaphrodites qu'elles paraissent le plus étendues (segments 4 à 9). Alors qu'il semble qu'un seul segment fournisse les ovogonies, les spermatogonies prennent naissance dans plusieurs segments; des cellules à différents stades de la spermatogenèse envahissent tout le corps alors que les ovocytes restent localisés.

Les ovocytes en vitellogenèse sont accolés dorsalement au tube digestif et se portent le plus souvent, en avant du point de naissance des ovogonies. De nombreux jeunes ovocytes sont présents dans le coelome, mais il n'y en a très souvent qu'un seul en vitellogenèse, deux chez les espèces plus grandes, et jusqu'à quatre chez Mesonerilla intermedia.

Chez cette espèce de grande taille (1,5 mm), deux gros ovocytes en vitellogenèse sont plaqués l'un et l'autre de chaque côté de l'intestin postérieur, tandis que deux ovocytes plus jeunes mais déjà en vitellogenèse sont logés entre les parapodes et les gros ovocytes. Après la ponte, les deux plus jeunes s'accoleront à leur tour à l'intestin postérieur, puis seront pondus alors que les deux larves issues des ovocytes précédents, sont encore portées par la mère; ainsi, les femelles de M. intermedia peuvent porter quatre embryons sur le même segment (JOUIN, 1968, fig. 3 A, p. 38).

L'absorption d'ovocytes nourriciers par l'ovocyte privilégié a été décrite chez Mesonerilla biantennata (JOUIN, 1968, p. 42); chez cette espèce, l'oeuf reste retenu dans l'oviducte maternel par une boule vitel-line qui correspond probablement à l'un de ces ovocytes incomplètement absorbé au pôle végétatif de l'oeuf.

Chez toutes les espèces mésopsammiques étudiées (Nerillidium gracile, N. troglochaetoides, N. mediterraneum, N. simplex, Nerillidopsis hyalina, Mesonerilla roscovita, M. intermedia, M. biantennata) à la fin de la vitellogenèse, la vésicule germinative de ces ovocytes coelomiques disparaît, tandis que le fuseau de maturation se forme, généralement vers le centre de l'ovocyte; les chromosomes y apparaissent disposés en métaphase (ou début d'anaphase) de première division méiotique.

Je n'ai jamais vu, dans le coelome, ni l'émission de globules polaires, ni la pénétration des spermatozoïdes, même chez les espèces hermaphrodites où les spermatozoïdes abondent autour des ovocytes. Il semble que l'émission des deux globules polaires, probablement déclenchée comme cela est fréquent par la pénétration du spermatozoïde, ait lieu à l'extérieur, après la ponte.

Maturation des ovocytes et fécondation semblent être externes chez tous les Nerillidae étudiés jusqu'ici.

B. La gestation externe.

Chez plusieurs Nerillidae mésopsammiques, les oeufs restent liés à la mère après la ponte et le développement larvaire s'accomplit aussi au contact de la mère que les jeunes quittent lorsqu'ils sont déjà robustes et pourvus de plusieurs segments sétigères. WILKE (1953), puis SWEDMARK (1959) ont, les premiers, signalé ces faits.

Cette gestation externe rappelle tout à fait celle de certains Syllidiens (GRAVIER, 1923), et dans les deux cas, le terme de gestation externe, n'implique pas l'existence d'échanges nutritifs entre la mère et l'embryon.

Chez les Nerillidae comme chez les Syllidiens, les embryons sont, selon les espèces, portés sur la face ventrale ou sur la face dorsale de la mère.

Les oviductes ayant été discernés chez les Nerillidae, il semble bien que l'attache de l'oeuf sur la mère se fasse au voisinage immédiat de l'orifice de ponte : chez Nerillidium troglochaetoides, N. mediterraneum, N. simplex et Nerillidopsis hyalina, les embryons sont portés ventralement sur le dernier segment du corps, tandis que chez Mesonerilla biantennata, M. fagei et M. intermedia, les embryons sont attachés dorsalement sur l'avant dernier segment.

Mesonerilla intermedia est la seule espèce de Nerillidae où la femelle présente un caractère sexuel secondaire en relation avec la ponte : une large lame épidermique apparaît dorsalement sur le huitième segment. Largement décollée de la face dorsale du corps, elle semble assurer la protection de la progéniture attachée au-dessous et en arrière d'elle.

L'attache de l'oeuf sur la mère semble se faire par des procédés différents selon les espèces. Chez plusieurs espèces, c'est un mince filament qui relie l'oeuf ou l'embryon à la mère et il est impossible, pour l'instant, de préciser si ce filament correspond à une sécrétion adhésive produite lors de la ponte ou simplement à l'enveloppe de l'oeuf, adhésive en un point précis.

Chez Mesonerilla biantennata, l'attache, bien visible, se fait dans l'oviducte même auquel l'oeuf reste retenu par une boule vitelline qui semble correspondre à un ovocyte nourricier incomplètement absorbé. Cette boule vitelline n'est pas incorporée à l'embryon au cours du développement et on peut la voir sur la larve âgée à peine détachée de la mère (JOUIN, 1968, p. 42, fig. 4).

Les embryons sont fixés à la mère, soit par leur extrémité antérieure (cas des Mesonerilla, Mesonerilla biantennata exceptée), soit par leur extrémité postérieure (cas des Nerillidium, Nerillidopsis et Mesonerilla biantennata), ce qui signifierait que l'oeuf se fixe dans le premier cas par le pôle animal, dans le second cas par le pôle végétatif. Chez les Syllidiens, les embryons sont généralement reliés à la mère par leur extrémité postérieure.

Tous les Nerillidae mésopsamniques ne portent pas leurs jeunes et la ponte n'a pas encore pu être observée chez des espèces comme Mesonerilla roscovita et Nerillidium simplex qui abandonnent probablement leurs oeufs dans le milieu extérieur.

C. Ponte et fécondation chez Nerilla antennata et Paranerilla limicola.

A l'inverse des Nerillidae gestants qui ne pondent qu'un ou deux oeufs à la fois, Nerilla antennata et Paranerilla limicola déposent plusieurs oeufs, environ une quinzaine, dans le milieu extérieur.

Les modalités de la ponte et de la fécondation diffèrent chez ces deux espèces adaptées à des conditions de vie très différentes.

1. Nerilla antennata.

Il est connu depuis longtemps que, chez cette forme ubiquiste et littorale, les oeufs sont enrobés à la ponte d'une gangue gélatineuse protectrice. Les larves se développent sous cette enveloppe et éclosent sous forme de jeunes individus pourvus de cinq segments.

Cependant, le processus de la fécondation était demeuré inconnu et la plupart des auteurs avaient admis, à la suite de GOODRICH (1912), que les lèvres entourant le pore génital mâle jouaient le rôle d'organe copulateur : "il est possible, mais non certain, que la fécondation est interne", précisait GOODRICH. MAGAGNINI (1964) ayant suivi en élevage le cycle de reproduction de cette espèce, décrit la ponte et le comportement des mâles qui "glissent lentement sur les oeufs probablement pour les féconder", l'incertitude subsistant quant aux processus de la fécondation.

Un examen minutieux de pontes fraîchement déposées m'a permis de discerner la présence de très nombreux spermatophores de petite taille sur les oeufs et tout autour de ceux-ci. Des mâles maintenus en élevage en l'absence de femelles, ont également déposé des spermatophores sur la paroi des godets d'élevage. Les spermatophores sont de petites capsules ovoïdes mesurant environ 18 μ de long, portées par un petit pédoncule. Ceux qui sont déposés ailleurs que sur les pontes, montrent un pédoncule beaucoup plus long qui s'enchevêtre avec ceux des spermatophores voisins.

Bien que de petite taille, ces spermatophores sont visibles à la loupe et il est étonnant que les auteurs ne les aient pas distingués jusqu'ici.

Il semble que le mâle soit très vite attiré par la ponte de la femelle; une ponte ayant été fixée alors que la femelle y ajoutait de nouveaux oeufs, était déjà couverte de spermatophores.

Mâles et femelles ne tardent d'ailleurs pas à arracher et à avaler les spermatophores au cours de leurs fréquentes promenades sur les pontes. Il est impossible de savoir pour l'instant si cela correspond à des soins donnés à la ponte, ou à une confusion faite avec une source de nourriture. Dans l'intestin, les sucs digestifs ne paraissent pas attaquer l'enveloppe résistante du spermatophore, mais les spermatozoïdes sont détruits.

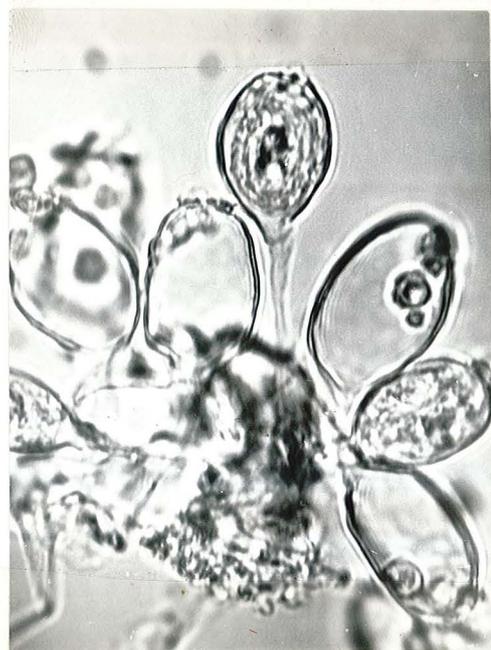
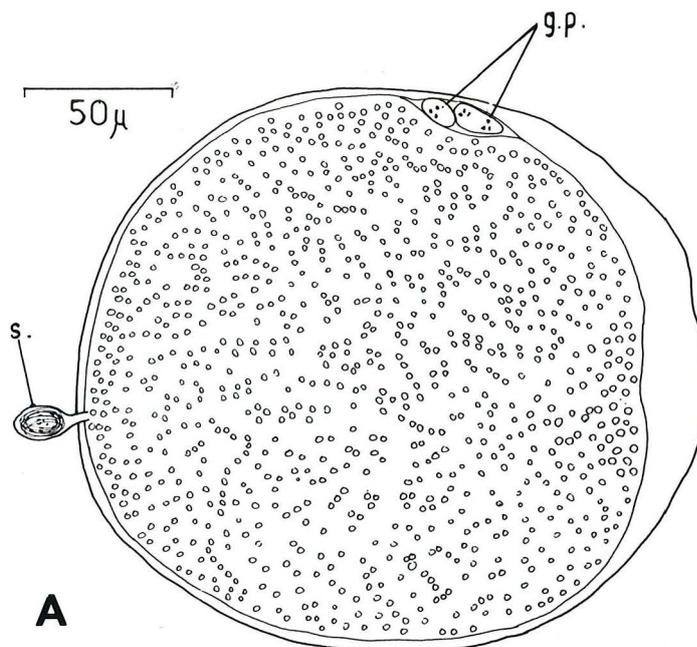


Fig. 57: A: oeuf et spermatophore de Nerilla antennata ; g.p.: globules polaires ; s.: spermatophore.
B: microphotographie de spermatophores de Nerilla antennata.

La figure 57 montre la taille de l'oeuf ayant émis ses deux globules polaires et du spermatophore (il y en a généralement plusieurs sur un même oeuf). Les spermatozoïdes enroulés en spirale à l'intérieur du spermatophore cheminent probablement par le col jusqu'au contact de la gangue de l'oeuf qu'ils pénètrent, mais ni ce phénomène ni la formation des pronuclei n'ont encore été étudiés.

2. Paranerilla limicola.

Chez Paranerilla, la fécondation est également externe. Il n'y a pas de formation de spermatophores, mais une libération simple de paquets de spermatozoïdes dans le milieu ambiant au voisinage des ovocytes; ceux-ci, de taille relativement petite (70 μ), ne sont pas enrobés d'une gangue protectrice épaisse et ne sont pas adhésifs, mais libres dans la vase. Les oeufs donnent une larve nageante mais pourvue de réserves vitellines grâce auxquelles se fait le développement.

Les différences entre ces deux modalités de ponte et de fécondation sont donc extrêmement nettes : Paranerilla qui vit dans la vase profonde, libère ses produits génitaux dans le milieu ambiant où se fait la fécondation, ce qui correspond à une modalité de fécondation de type primitif; au contraire, Nerilla, forme littorale et ubiquiste, a une ponte protégée dont la fécondation est garantie par le dépôt de spermatophores résistants, sur la ponte elle-même, autant d'adaptations qui favorisent certainement cette espèce très abondante.

D. Modalités du développement larvaire.

Chez tous les Nerillidae, le développement larvaire est direct. En effet, quelles que soient les modalités de la ponte :

- ponte libre et trochophore nageuse (Paranerilla),
- ponte portée par la mère (Nerillidium, Nerillidopsis, Mesonerilla)

ou ponte adhésive au substrat et protégée par une gangue épaisse (Nerilla), le développement larvaire s'effectue toujours grâce aux réserves vitellines.

La petite trochophore de Paranerilla, issue d'un oeuf relativement petit (70 μ) ne s'alimente pas pendant sa vie de larve nageuse : 3 segments larvaires pourvus de petites soies se forment (au bout de 7 jours à une température de 7°), mais le tube digestif est encore rempli de réserves

vitellines; celles-ci s'épuisent et le tube digestif devient fonctionnel au 9ème jour. On ne peut qualifier cette larve de planctonique et il est probable que, dans la nature, elle ne s'éloigne pas du substrat vaseux auquel l'espèce est inféodée.

Il y a un arrêt du développement lorsque la larve commence à s'alimenter et la croissance post-larvaire ne se manifeste pas encore chez des larves de 16 jours qui se nourrissent dans le milieu vaseux.

Un phénomène comparable intervient chez Mesonerilla biantennata. Les oeufs (90 μ de diamètre) donnent une larve pourvue de quatre segments larvaires qui ne poursuit pas sa croissance immédiatement; cela, il est vrai, est probablement dû au fait que la larve, encore portée par la mère, ne s'alimente pas, alors que ses réserves vitellines sont épuisées.

Chez Mesonerilla intermedia et M. fagei, l'oeuf, plus gros (120 μ chez M. intermedia), plus riche en vitellus, donne une larve pourvue de 5 segments larvaires; les réserves vitellines n'étant pas épuisées, un sixième segment apparaît rapidement chez les deux espèces, où les larves sont plus robustes que celles de M. biantennata, lorsqu'elles quittent la mère.

Le développement apparaît plus condensé chez M. intermedia que chez M. biantennata, et à plus forte raison que chez Paranerilla limicola: cela se traduit au niveau du parapode par le fait que, chez M. intermedia, les soies sont d'emblée des soies composées identiques à celles de l'adulte, alors que chez les autres espèces, les premières soies apparues, capillaires et denticulées, sont des soies larvaires remplacées ensuite par des soies composées définitives.

Chez Nerilla antennata, l'oeuf volumineux (100 μ) donne une larve pourvue de 5 segments larvaires à l'éclosion.

MAGAGNINI précise qu'à 19°, le jeune éclôt 6 jours après la ponte et que la maturité sexuelle est atteinte environ un mois après l'éclosion dans ses conditions d'élevage.

Cette série d'exemples montre que la richesse en vitellus de l'oeuf intervient sur le nombre de segments larvaires et aussi sur la croissance post-larvaire. Un arrêt de la croissance se produit peut-être dans tous les cas, au moment où le jeune, totalement dépourvu de réserves vitellines, commence à s'alimenter.

Discussion.

Le développement direct est général chez les Nerillidae mais il est évident que la trochophore nageuse de Paranerilla représente un développement de type dilaté qui peut se manifester grâce aux conditions de vie de cette espèce, alors que le développement de Nerilla, bien protégé et condensé, traduit une adaptation qui favorise le maintien de cette espèce dans la zone littorale.

L'acquisition d'oeufs riches en vitellus, à développement direct, apparaît comme un caractère évolué; on peut imaginer pour les Nerillidae, la forme primitive dont l'oeuf serait plus pauvre en vitellus et plus petit que chez Paranerilla, où la trochophore nageuse s'alimenterait à un stade précoce : ce serait une larve voisine de la trochophore de Protodrilus, menant une vie pélagique active à la recherche de sa nourriture et dans laquelle aucun segment ne serait formé entre prostomium et pygidium.

Cette larve donnerait, à la métamorphose, un jeune rampant dont la zone de croissance prépygidiale resterait active plus longtemps qu'elle ne l'est actuellement; corrélativement, l'apparition de la maturité sexuelle serait plus tardive qu'elle ne l'est chez les formes actuelles où des spermatides sont déjà formées dans le coelome d'individus qui n'ont que 7 segments (au lieu de 9).

En effet, il n'est pas invraisemblable que chez les Nerillidae actuels, le petit nombre de segments dû à l'arrêt de la croissance prépygidiale soit en relation avec l'apparition précoce de la maturité sexuelle : un exemple particulièrement spectaculaire d'une telle corrélation est fourni par Dinophilus, genre chez lequel l'accouplement a lieu dès l'éclosion, le mâle très petit étant déjà fonctionnel.

RESUME ET CONCLUSIONS.

Les faits nouveaux suivants sont à retenir en ce qui concerne l'anatomie des Nerillidae et la biologie de la reproduction :

1. Les bulbes pharyngiens des Nerillidae et des Dinophilidae présentent, comme JÄGERSTEN l'a souligné, une grande ressemblance : le muscle bulbaire y est formé de lamelles musculaires empilées et séparées les unes des autres par des cloisons. Chaque élément musculaire est une lamelle à double striation oblique, de même type probablement que chez

les Polychètes et les Oligochètes; contrairement à ce que pense JÄGERSTEN, cette cellule musculaire ne serait pas d'un type aberrant dans sa structure, mais se rattacherait à un type classique chez les Annélides.

La ressemblance qui apparaît entre les bulbes pharyngiens des Nerillidae et des Dinophilidae ne prouve rien, à elle seule, quant à la parenté de ces deux familles : un organe tout à fait comparable, dans son organisation comme dans sa structure, a été décrit chez un Polychète Térébellidae (SUTTON, 1957).

L'organisation générale des bulbes pharyngiens diffère totalement chez Protodrilus, Protodriloides et chez les Nerillidae; au point de vue de la structure, la lamelle à double striation oblique des Nerillidae, peu volumineuse, est formée de fibrilles plus grosses que celles du bulbe pharyngien de Protodrilus.

Il semble que, par ailleurs, on ne puisse tenir pour définitivement acquise l'existence de cellules myoépithéliales dans le bulbe pharyngien des Archiannélides, telle que JÄGERSTEN et OHM l'ont révélée, les caractères de ces cellules étant à la limite de l'observation en microscopie optique.

2. L'étude des animaux sexuellement mûrs a montré l'existence de l'hermaphrodisme chez de nombreux Nerillidae; la disposition des gonoductes a été précisée pour 13 espèces dont 9 sont hermaphrodites.

3. Les Nerillidae ont un oeuf riche en vitellus qui, dans tous les cas étudiés, est pondu, bloqué en métaphase ou anaphase de première division méiotique.

L'oeuf des Nerillidae paraît doué de propriétés adhésives particulières : chez plusieurs formes mésopsammiques, il reste attaché à la mère au voisinage immédiat de l'orifice de ponte. Mais le processus d'attache de l'oeuf est encore inconnu dans la plupart des cas; chez Mesonerilla biantennata, il est très particulier, l'oeuf étant retenu à l'orifice de ponte par une boule vitelline paraissant correspondre à un ovocyte nourricier incomplètement incorporé à l'ovocyte privilégié. Mesonerilla intermedia, pourvue d'une élytre épidermique dorsale largement soulevée au-dessus des embryons, est l'espèce qui réalise avec le plus de perfection la protection de sa nombreuse progéniture. Chez Nerilla, la ponte collée au substrat, est enveloppée d'une gangue gélatineuse épaisse; chez Paranerilla au contraire l'oeuf est émis librement dans le milieu extérieur, et n'est pas adhésif, ce qui semble correspondre à un caractère primitif.

4. La fécondation est elle-même de type primitif chez Paranerilla: le mâle dépose des paquets de spermatozoïdes au voisinage des ovocytes dans la vase.

Chez Nerilla, le mâle dépose des spermatophores ovoïdes et résistants, très petits (20 μ), mais abondants, directement sur la ponte de la femelle, ce qui représente une adaptation avantageuse de l'espèce aux conditions de vie de la zone littorale.

Le comportement des animaux qui circulent fréquemment sur les oeufs et arrachent les spermatophores, qu'ils avalent, montre que, peut-être, ils n'abandonnent pas totalement leur ponte.

5. L'oeuf, plus ou moins riche et volumineux, donne une larve qui possède cinq segments larvaires (Nerilla antennata, Mesonerilla intermedia, M. fagei), quatre segments larvaires (Nerillidopsis hyalina et Mesonerilla biantennata) ou encore trois segments larvaires (Paranerilla et Nerillidium).

La croissance post-larvaire porte le nombre total de segments de l'adulte à neuf (Nerilla, Mesonerilla), huit (Nerillidium, Nerillidopsis) ou sept (Paranerilla) : elle correspond à la différenciation de quatre segments chez les différents genres et de cinq segments chez Nerillidium et Mesonerilla biantennata. Chez plusieurs espèces de Nerillidium et en particulier chez N. mediterraneum, le dernier segment formé reste rudimentaire et semble réduit à son rôle de segment porteur des orifices de ponte et de l'embryon.

L'apparition précoce de la maturité sexuelle entraînerait chez les Nerillidae, l'arrêt de l'activité de la zone de croissance prépygidiale, de sorte que chez ces Polychètes remarquablement petites, la zone prépygidiale ne fournit en général que quatre segments post-larvaires, alors que cinq segments larvaires peuvent d'emblée être formés à la fin du développement embryonnaire. Ces caractères entraînant la petite taille des animaux, auraient favorisé les formes qui les ont acquis dans la conquête des espaces interstitiels marins.

La ressemblance morphologique et anatomique que l'on observe entre les genres Troglochaetus et Nerillidium semble indiquer que ces formes n'ont pas changé depuis le Tertiaire, époque où Troglochaetus aurait gagné le domaine des eaux souterraines littorales à partir des rivages marins; il serait en effet surprenant que d'importantes modifications aient pu se produire d'une manière identique pour des formes totalement isolées vivant, les unes en eaux douces, les autres en milieu marin. Comme l'a souligné DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1960), le milieu interstitiel apparaît comme un milieu conservateur.

C O N C L U S I O N S G E N E R A L E S

Cette étude, qui porte sur la biologie de deux familles d'Archiannélides interstitielles, n'aborde pas le problème de la recherche de leurs affinités avec les autres Polychètes. Ces liens sont difficiles à trouver pour ces formes de petite taille, très adaptées au milieu interstitiel et les travaux anatomiques sont encore trop peu nombreux pour permettre d'établir des comparaisons valables.

Mais il n'est pas possible d'admettre l'opinion récente de HERMANS (1969) selon laquelle les cinq familles d'Archiannélides : Polygoridiidae, Protodrilidae, Saccocirridae, Dinophilidae et Nerillidae, constituent un groupe monophylétique. On peut, au contraire, admettre les points suivants :

- 1) les Archiannélides constituent un ensemble hétérogène de cinq familles qui ne sont pas parentes entre elles;
- 2) ces familles dérivent probablement des différentes familles de Polychètes mais ces liens sont encore tout à fait inconnus;
- 3) une évolution régressive se manifeste souvent chez ces formes interstitielles.

L'évolution régressive est un fait constaté chez certaines espèces plus que chez d'autres, à l'intérieur du même genre. Elle correspond sans doute à une limitation dans la croissance de ces espèces qui serait dépendante de facteurs internes (par exemple métabolisme et activité mitotique faible). Certains organes édifiés par un petit nombre de cellules ne dépassent pas un niveau de structure qui correspond à celui d'un stade larvaire de taille comparable chez les autres Polychètes.

La position du système nerveux inclus dans l'épiderme chez les Archiannélides est certainement liée à la petite taille du corps et à la structure particulièrement simple de sa paroi (absence de muscles circulaires, faible développement de la musculature longitudinale et oblique, absence de parapodes chez les Protodrilidae).

La bande ciliée ventrale qui apparaît chez les larves de Protodrilidae et de Nerillidae, comme chez toute trochophore de Polychète, est un caractère qui se maintient chez les Archiannélides adultes : cette ciliature joue un rôle locomoteur important et représente une adaptation au milieu interstitiel.

Admettre avec HERMANS (1969) que les Archiannélides ne sont ni primitives, ni secondairement régressées, mais sont des Polychètes d'emblée adaptées à la vie interstitielle, est une solution qui a le mérite d'être simple; elle ne s'oppose pas à l'hypothèse d'une diversité dans les souches au départ, ni à l'évolution régressive ultérieure dans l'adaptation de certaines formes aux espaces habitables les plus petits.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AIYAR, R.G. et ALIKUNHI, K.H., 1944.-- On some Archiannelids of the Madras coast. Proc. Nat. Inst. Sci. India, 10, 1, pp. 113-140.
- ÅKESSON, B., 1962.-- The embryology of Tomopteris helgolandica (Polychaeta). Acta Zool., 43, pp. 135-199.
- ALIKUNHI, K.H., 1941.-- On a new species of Praegeria occurring in the sandy beach Madras. Proc. Ind. Acad. Sci., B, 13, 3, pp. 193-228.
- ALIKUNHI, K.H., 1947.-- On Pisione complexa n. sp., from the sandy beach Madras. Proc. Nat. Inst. Sci. India, 13, 3, pp. 105-126.
- ALIKUNHI, K.H., 1948.-- On some Archiannelids of the Krusadai Island. Proc. Nat. Inst. Sci. India, 14, 8, pp. 373-383.
- ARMENANTE, Z., 1903.-- Protodrilus hypoleucus. Monit. Zool. Ital., 14, pp. 221-222.
- ARMENANTE, Z., 1905.-- Osservazioni sul Protodrilus hypoleucus. Arch. Zool. Ital., 2, 2, pp. 137-148.
- AX, P., 1954.-- Thalassochaetus palpifoliaceus nov. gen. nov. spec. (Archiannelida Nerillidae) ein neuer mariner verwandter von Troglochaetus beranecki Delachaux. Zool. Anz., 153, (3-4), pp. 64-75.
- AX, P., 1956.-- Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale. Supplément n° 5 à Vie et Milieu.
- AX, P., 1957.-- Nerilla stygicola nov. spec., Ein neuer Archiannelide aus dem Küstengrundwasser aus Bosporus. Publ. Inst. Hidrob. Fac. Sci. Istanbul, IV, 2-3, pp. 64-69.
- AX, P., 1966.-- Das chordoide Gewebe als histologisches Lebensformmerkmal der Sandlückenfauna des Meeres. Naturw. Rdsch., 19, 7, pp. 282-289.
- BEAUCHAMP, P. DE, 1910.-- Sur l'organisation de la Nerilla. Bull. Sci. France et Belg., 44, pp. 11-22.
- BOADEN, P.J.S., 1961.-- Meganerilla swedmarki nov. gen. nov. spec., an Archiannelid of the family Nerillidae. Arkiv. för Zool., 2, 13, 27, pp. 553-559.
- BOADEN, P.J.S., 1962.-- Colonization of graded sand by an interstitial fauna. Cah. Biol. Mar., 3, pp. 245-248.
- BOADEN, P.J.S., 1963.-- The interstitial fauna of some North Wales beaches. J. mar. biol. Ass. U.K., 43, pp. 79-96.

- BOADEN, P.J.S., 1965.-- Interstitial fauna from Porto Paone. Publ. Staz. Zool. Napoli, 34, pp. 235-239.
- BOBRETZKY, N., 1871.-- Saccocirrus papillocercus nov. gen., nov. sp. Mem. Soc. Natur. Kiev, I, p. 211.
- BOULIGAND, Y., 1966.-- La disposition des myofilaments chez une annélide Polychète. J. Microsc., 5, pp. 305-322.
- BULLOCK, Th. H., 1965.-- Annelida. In "Structure and function in the nervous system of invertebrates", Freeman W.H. et C^o; San Francisco and London.
- BUNKE, D., 1967.-- Zur Morphologie und Systematik der Aelosomatidae Beddard 1895 un Potamodrilidae nov. fam. (Oligochaeta). Zool. Jb. Syst., 94, pp. 187-368.
- CLARK, R.B., 1956.-- The eyes and the photonegative behaviour of Nephtys (Annelida Polychaeta). J. exp. Biol., 33, 3, pp. 461-477.
- DALES, R.P., 1962.-- The Polychaete stomodeum and the interrelationships of the families of polychaeta. Proc. zool. Soc. London, 139, pp. 389-428.
- DELACHAUX, Th., 1921.-- Un Polychète d'eau douce cavernicole Troglochaetus beranecki nov. gen. nov. sp. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat., 45, pp. 1-11.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C., 1960.-- Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Suppl. 9 à Vie et Milieu, 740p. 1 carte.
- FAGE, L., 1906.-- Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes. Thèse, Paris. Masson et C^o éd.
- FAUVEL, P., 1927.-- Faune de France. 16. Polychètes Sédentaires. Lechevalier éd.
- FERRONIERE, G., 1898.-- Contribution à l'étude de la faune de la Loire Inférieure. Bull. Soc. Sci. nat. de l'Ouest de la France, Nantes, 8, pp. 101-108.
- FRAIPONT, J., 1887.-- Polygordius. Fauna u. Flora Golf. v. Neapel, 14, pp. 1-125.
- FRANZÉN, Å., 1956.-- On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon, and biology of fertilization among Invertebrates. Zool. Bid. Uppsala, 31, pp. 355-482.
- GERLACH, S., 1953.-- Zur Kenntnis der Archianneliden des Mittelmeeres. Kieler Meeresf., 9, 2, pp. 248-251.
- GIARD, A., 1904.-- Sur une faunule caractéristique des sables à Diatomées d'Ambleteuse (Pas de Calais). C.R. Soc. Biol., 56, pp. 295-298.

- GOODRICH, E.S., 1901.-- On the structure and affinities of Saccocirrus. Quart. J. Micr. Sci., 44, pp. 413-428.
- GOODRICH, E.S., 1912.-- Nerilla an Archiannelid. Quart. J. Micr. Sci., 57, pp. 397-425.
- GOODRICH, E.S. 1931.-- Notes on Protodrilus. Quart. J. Micr. Sci., 74, pp. 303-319.
- GOODRICH, E.S., 1945.-- The study of Nephridia and Genital Ducts since 1895. Quart. J. Micr. Sci., 86, pp. 113-392.
- GRAVIER, C., 1923.-- La ponte et l'incubation chez les Annélides Polychètes. Ann. Sci. Nat., Zool., 10, 6, pp. 153-247.
- GRAY, J.S., 1965.-- The behaviour of Protodrilus symbioticus Giard in temperature gradients. J. Anim. Ecol., 34, pp. 455-461.
- GRAY, J.S., 1966a.-- The response of Protodrilus symbioticus Giard (Archiannelida) to light. J. Anim. Ecol., 35, pp. 55-64.
- GRAY, J.S., 1966b.-- Selection of Sands by Protodrilus symbioticus Giard. Veroff. Inst. Meeresf. Bremer., Sond. 2, pp. 105-116.
- GRAY, J.S., 1966c.-- The attractive factor of intertidal sands to Protodrilus symbioticus. J. mar. biol. Ass. U.K., 46, pp. 627-645.
- GRAY, J.S., 1966d.-- Factors controlling the localizations of populations of Protodrilus symbioticus Giard. J. Anim. Ecol., 35, pp. 435-442.
- GRAY, J.S., 1967a.-- Substrate selection by the Archiannelid Protodrilus hypoleucus Armenante. J. exp. mar. Biol. Ecol., 1, pp. 47-54.
- GRAY, J.S., 1967b.-- Substrate selection by Protodrilus rubropharyngeus Jägersten. Helgol. wiss. Meeres., 15, pp. 253-269.
- GRAY, J.S., 1968.-- Nerilla inopinata, a new species of Archiannelid, from the west coast of North America. Cah. Biol. Mar., 9, pp. 441-448.
- GRAY, J.S., 1969.-- A new species of Saccocirrus (Archiannelida) from the west coast of North America. Pacific Sci., 23, 2, pp. 238-251.
- HARMER, S.F., 1889.-- On the anatomy of Dinophilus. Journ. Mar. Biol. Ass., n.s., 1, 2, pp. 119-142.
- HATSCHEK, B., 1878.-- Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden Arb. aus dem Zool. Inst. Wien, 1. Bd., Heft 3, pp. 1-128.

- HATSCHEK, B., 1880.-- Protodrilus leuckartii. Eine neue Gattung der Archianneliden. Arbt. Zool. Inst. Univers. Wien und der Zool. Stat. Triest, 3, 1, pp. 79-92.
- HEIDER, K., 1922.-- Über Archianneliden. Sitz. Preuss. Ak. Wiss., Phys. Math. Kl., 6, pp. 39-44.
- HEMPELMANN, F., 1906.-- Eibildung, Eireifung und Befruchtung bei Saccocirrus. Zool. Anz., 30, p. 775-784.
- HEMPELMANN, F., 1931.-- Archiannelida und Polychaeta. In "Handb. Zool." 2, 2nd Half., 7, pp. 1-212 : Kükenthal W. et Krumbach T., Berlin et Leipzig.
- HERMANS, C.O., 1969.-- The systematic position of the Archiannelida. Syst. Zool., 18, 1, pp. 85-102.
- JÄGERSTEN, G., 1940.-- Zur Kenntnis der äusseren Morphologie, Entwicklung und Ökologie von Protodrilus rubropharyngeus n. sp. Ark. f. Zool., 32 A, 16, pp. 1-19.
- JÄGERSTEN, G., 1947.-- On the structure of the pharynx of the Archiannelida with special reference to the occurring muscle cells of aberrant type. Zool. Bidr. Uppsala, 25, pp. 551-570.
- JÄGERSTEN, G., 1952.-- Studies on the morphology, larval development and biology of Protodrilus. Zool. Bidr. Uppsala, 29, pp. 425-512.
- JOUIN, C., 1962.-- Le développement larvaire de Protodrilus chaetifer Remane (Archiannelides). C.R. Acad. Sci., Paris, 255, pp. 3065-3067.
- JOUIN, C., 1963.-- Mesonerilla biantennata n. sp. nouvelle Archiannelide Nerillidae de la région de Roscoff. C.R. Acad. Sci. Paris, 257, pp. 4057-4060.
- JOUIN, C., 1966a.-- Morphologie et anatomie comparée de Protodrilus chaetifer Remane et Protodrilus symbioticus Giard; création du nouveau genre Protodriloides (Archiannelides). Cah. Biol. Mar., 7, pp. 139-155.
- JOUIN, C., 1966b.-- Hermaphrodisme chez Nerillidopsis hyalina n. g. n. sp. et chez Nerillidium Remane, Archiannelides Nerillidae. C.R. Acad. Sci. Paris, 263, pp. 412-415.
- JOUIN, C., 1967.-- Etude morphologique et anatomique de Nerillidopsis hyalina Jouin et de quelques Nerillidium Remane (Archiannelides Nerillidae). Arch. Zool. Exp. Gén., 108, 1, pp. 97-110.

- JOUIN, C., 1968.-- Sexualité et biologie de la reproduction chez Mesonerilla Remane et Meganerilla Boaden (Archiannelides Nerillidae). Cah. Biol. Mar., 9, pp. 31-52.
- JOUIN, C., 1970.-- Archiannelides interstitielles de Nouvelle-Calédonie. Editions de la Fondation Singer-Polignac (sous presse).
- JOUIN, C., 1968.-- Dans Inventaire de la Faune marine de Roscoff. Annélides. Editions de la Station Biologique de Roscoff,
- JOUIN, C. et SWEDMARK, B., 1965.-- Paranerilla limicola n. g. n. sp., Archiannelide Nerillidae du benthos vaseux marin. Cah. Biol. Mar., 6, pp. 201-218.
- KIRSTEUER, E., 1966.-- Zur Kenntnis der Archianneliden des Roten Meeres. Zool. Anz., 177, 3-4, pp. 288-296.
- LANGERHANS, P., 1880.-- Die Wurmfauna von Madeira. III. Zeitschr. f. wiss. Zool., 34 Bd., pp. 87-143.
- LAUBIER, L. et PARIS, J., 1962.-- Faune marine des Pyrénées Orientales. IV. Annélides Polychètes. Supplément à Vie et Milieu, 13, 1.
- LEVI, C., 1953.-- Archiannelides Nerillidae de la région de Roscoff. Arch. Zool. exp. gén., 90, N. et R., 2, pp. 64-70.
- MAGAGNINI, G., 1964.-- Elevage au laboratoire d'une espèce mésopsammique : Nerilla antennata O. Schmidt (Archiannelida Nerillidae). Cah. Biol. Mar., 5, pp. 405-409.
- MAGAGNINI, G., 1965.-- Corredo cromosomico e gametogenesi di Nerilla antennata (Archiannelida Nerillidae). Arch. Zool. ital., 50, pp. 39-45.
- MAGAGNINI, G., 1966.-- Un nouvel Archiannelide Nerillidae des côtes de Roscoff, Meganerilla clavata n. sp. Cah. Biol. Mar., 7, pp. 331-335.
- MARCUS, E. d.B-R., 1947.-- Nerilla mediterranea from Brazil. Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo, 2, 45, pp. 1-6.
- MARCUS, E. d.B-R., 1948.-- Further Archiannelids from Brazil. Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo, 2, 48, pp. 1-27.
- MESNIL, F. et CAULLERY, M., 1922.-- L'appareil maxillaire d'Histriobdella homari; affinités des Histriobdellides avec les Eunicien. C.R. Acad. Sci. Paris, 174, pp. 913-917.
- METSCHNIKOFF, E., 1882.-- Nergleichend-embryologische Studien. Zeitschr. wiss. Zool., 37, pp. 286-313.
- MICHEL, C., 1969.-- Ultrastructure et histochimie de la cuticule pharyngienne chez Eulalia viridis Müller (Annélide Polychète errante, Phyllodocidae). Z. Zellforsch., 98, pp. 54-73.

- MOORE, P., 1904.-- A new generic type of Polygordidae (Chaetogordius).
Amer. Nat., 38, pp. 519-520.
- OHM, G., 1963.-- Über den Bau des Pharynx einiger Archianneliden. Zool. Anz., 171, 5-8, pp. 179-203.
- PEREYASLAWZEWA, S., 1896.-- Mémoire sur l'organisation de la Nerilla antenata O. Schmidt. Ann. Sci. Nat., 8e sér., 1, pp. 277-345.
- PICARD, J.Y., 1962.-- Contribution à la connaissance de la faune psammique de Lorraine. Vie et Milieu, 13, pp. 471-505.
- PIERANTONI, U., 1903.-- Sopra un nuovo Protodrilus d'acqua dolce. Monit. Z. ital., 14, pp. 324-327.
- PIERANTONI, U., 1906.-- Organi genitali e glandole salivari nei Protodrili. Boll. Soc. Nat. Napoli, 20, pp. 154-157.
- PIERANTONI, U., 1907.-- Il genere Saccocirrus Bobr. e le sue specie. Ann. Mus. Zool. Univ. Napoli, N.S., 2, 18, pp. 1-11.
- PIERANTONI, U., 1908.-- Protodrilus. Fauna u. Flora Golf. Neapel, 31, pp. 1-226.
- PRENANT, A., 1929.-- Recherches sur la structure des muscles des Annélides Polychètes et sur leur sarcolyse. Arch. Zool. exp. gén., 69, 1, pp. 1-135.
- REMANE, A., 1925.-- Diagnosen neuer Archianneliden (Zugleich 3. Beitrag Zur Fauna der Kieler Bucht). Zool. Anz., 65, pp. 15-17.
- REMANE, A., 1926.-- Protodrilidae aus Ost- und Nordsee. Zool. Anz., 67, pp. 119-125.
- REMANE, A., 1928.-- Nerillidium mediterraneum n. sp. und seine Tiergeographische Bedeutung. Zool. Anz., 77, 3-6, pp. 57-60.
- REMANE, A., 1932.-- Archiannelida. Tierwelt d. Nord und Ostsee., 22, VIa, pp. 1-36.
- REMANE, A., 1933.-- Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kiel Bucht. Wiss. Meeres., N.F., 21, pp. 161-221.
- REMANE, A., 1949.-- Archianneliden der Familie Nerillidae aus Südwest-Afrika. Kieler Meeresf., 6, pp. 45-50.
- REMANE, A., 1952.-- Die Besiedelung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Verh. d. Zool. Ges. Wilhelm., pp. 327-359.

- REMANE, A., 1963.-- The systematic Position and Phylogeny of the Pseudocelomates. In "The Lower Metazoa Comparative Biology and Phylogeny", Ellsworth C. Dougherty Ed., University of Calif. Press, 17, pp. 247-255.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963.-- Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables : Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. Suppl. n° 15 à Vie et Milieu, pp. 1-157.
- RENAUD-MORNANT, J. et JOUIN, C., 1965.-- Note sur la microfaune du fond à Amphioxus de Graveyron et d'autres stations du bassin d'Arcachon. Actes Soc. Linn. Bordeaux, 102, 4 A, pp. 1-7.
- RUEBUSH, T.K., 1939.-- The occurrence of the rare genera Protohydra and Protodrilus, on the east coast of North America. Science, 90, pp. 617-618.
- SALENSKY, W., 1907.-- Morphogenetische studien an Würmern. II. Über die Anatomie der Archianneliden. Mem. Acad. Impér. Sci. St Pétersbourg, 8, cl. Phys., Math., 19, pp. 1-349.
- SCHLIEPER, K., 1925.-- Zur Systematik der Gattung Nerilla. Zool. Anz., 62, 9-10, pp. 229-234.
- SCHMIDT, O., 1848.-- Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer gesammelt auf einer Reise nach den Färör. Jena, Druck und Verlag von Driedrich Manke, pp. 1-44.
- SCHNEIDER, A., 1868.-- Ueber bau und Entwicklung von Polygordius. Arch. Anat. Phys., 56, 2, pp. 51-60.
- SCHULZ, E., 1937.-- Neues über Eiablage und Entwicklung bei dem Archianneliden Protodrilus flavocapitatus Ulj. 1877. Zool. Anz., 118, 5-6, pp. 118-122.
- SUTTON, M.F., 1957.-- The feeding mechanism, functional morphology and histology of the alimentary canal of Terebella lapidaria (Polychaeta). Proc. Zool. Soc. London, 129, 4, pp. 487-523.
- SWEDMARK, B., 1954.-- Etude du développement larvaire et remarques sur la morphologie de Protodrilus symbioticus Giard (Archiannelides). Arkiv f. Zool., 2, 6, 25, pp. 511-522.
- SWEDMARK, B., 1955.-- Recherches sur la morphologie, le développement et la biologie de Psammodrilus balanoglossoides. Arch. Zool. exp. gén., 92, 3, pp. 141-220.
- SWEDMARK, B., 1958.-- Psammodriloides fauveli n. gen. n. sp. et la famille des Psammodrilidae (Polychaeta Sedentaria). Ark. f. Zool., 12, 3, pp. 55-64.

- SWEDMARK, B., 1959.--Archiannélides Nerillidae des côtes du Finistère. Arch. Zool. exp. gén., 98, N. et R., 1, pp. 26-42.
- SWEDMARK, B., 1964.-- The interstitial Fauna of Marine Sand. Biol. Rev., 39, pp. 1-42.
- SWEDMARK, B. et TEISSIER, G., 1967.-- Structure et adaptation d'Halammohydra adherens. Cah. Biol. Mar., 8, pp. 63-74.
- UHLIG, G., 1964.-- Eine einfache Methode zur Extraktion der vagilen, mesopsammalen Mikrofauna. Helgol. Wiss. Meeres., 11, 3-4, pp. 178-185.
- ULJANIN, V., 1877.-- Recherches sur les Polygordius de la baie de Sébastopol. Bull. Soc. Nat. Moscou, 52, 1-2, pp. 53-96 (en russe).
- WIESER, W., 1957.-- Archiannelids from the intertidal of Puget Sound. Trans. Amer. Micr. Soc., 76, 3, pp. 275-285.
- WIESER, W., 1959.-- The effect of grain size on the distribution of small Invertebrates inhabiting the beaches of Puget Sound. Limnol. Oceanogr., 4, 2, pp. 181-194.
- WILKE, U., 1953.-- Mesonerilla intermedia nov. sp. ein neuer Archiannelide aus dem Golf von Neapel. Zool. Anz., 150, 9-10, pp. 211-215.
- WILLIS, A.G., 1950.-- On Nerilla australis, a new Australian Archiannelid. Proc. Zool. Soc. London, 120, 4, pp. 731-735.