

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 spermatogénèses 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-

mers de mortes eaux (niveau des *Fucus serratus*). Ce sable est déposé sur une assez grande épaisseur entre les rochers au pied de la Roche Danic. La faune associée assez pauvre en espèces, comprend :

Turbellariés : *Schizorhynchoides canaliculatus* L'Hardy, *Carcharodorhynchus polyorchis* L'Hardy ;

Gastrotriches : *Dactylopodalia baltica* Remane ;

Archianellides : *Trilobodrilus* sp. (abondants), *Protodrilus symbioticus* Giard (occasionnels) ;

Annélides Polychètes : *Microphthalmus szcelkowi* Meczniokov (occasionnels), *Ophryotrocha* sp. (abondantes), *Ophelia Rathkei* McIntosh (1) (abondantes) ;

Annélides Oligochètes (2) : *Lumbricillus viridis* Stephenson (très abondants) ;

Crustacés Amphipodes (3) : *Pontocrates norvegicus* Boeck, *Bathyporeia guilliamsoniana* (Bate), *Urothoe brevicornis* Bate.

On rencontre également *P. chaetifer* dans des sables dragués par 20 m de fond (Dune du Rater et des Trépieds) et Basse Plate (L'Hardy, 1963).

L'étude de cette espèce a été faite sur les individus récoltés dans la zone des marées (roche Danic) ; ils sont, dans leurs principaux traits morphologiques, semblables à l'espèce type de Remane. Cependant, il était intéressant de préciser certains caractères de morphologie externe et d'étudier l'organisation interne et les animaux fertiles jusqu'ici inconnus : le présent travail est donc une redescription détaillée de *P. chaetifer* au cours de laquelle, pour les caractères de morphologie externe déjà connus, j'indiquerai en parallèle les données de Remane. Les caractères communs avec *P. symbioticus* seront mis en relief et conduiront à isoler ces deux espèces et à créer pour elles le nouveau genre *Protodriloides*. Il faut rappeler ici que déjà, en 1932, Remane pensait que *P. symbioticus* méritait d'être le type d'un nouveau genre.

ÉTUDE COMPARATIVE DES DEUX ESPÈCES

I. - Morphologie externe.

Au premier abord, *P. chaetifer* peut être confondu avec *P. symbioticus* par sa morphologie générale et par la présence d'inclusions épidermiques jaune-vert réparties sur toute la surface du corps. Mais la présence de soies et les dimensions du corps distinguent nettement *P. chaetifer* et *P. symbioticus*.

Protodrilus chaetifer peut atteindre à Roscoff 10 à 13 mm de long et compter alors 45 à 50 segments entre la tête et le pygidium. La largeur du corps varie entre 120 et 140 μ chez les individus les plus grands. Ces dimensions qui étaient courantes lors des premières récoltes, n'ont pas été retrouvées l'année suivante : à la même époque

(1) D'après les indications de C. Chassé.

(2) Détermination de P. Lasserre.

(3) Détermination de A. Toulmond.

(septembre) et au même lieu de prélèvement, j'ai retrouvé alors une population plus jeune que celle de l'année précédente, mais déjà en reproduction : les individus n'avaient, en effet, qu'une vingtaine de segments, c'est-à-dire mesuraient 6 à 7 mm de long et 80 à 90 μ de large. Dans sa description, Remane donne comme dimensions 8 mm de long et 100 à 120 μ de large.

Comme le signale Remane, la segmentation externe du corps est marquée par de légères constriction délimitant les différents segments.

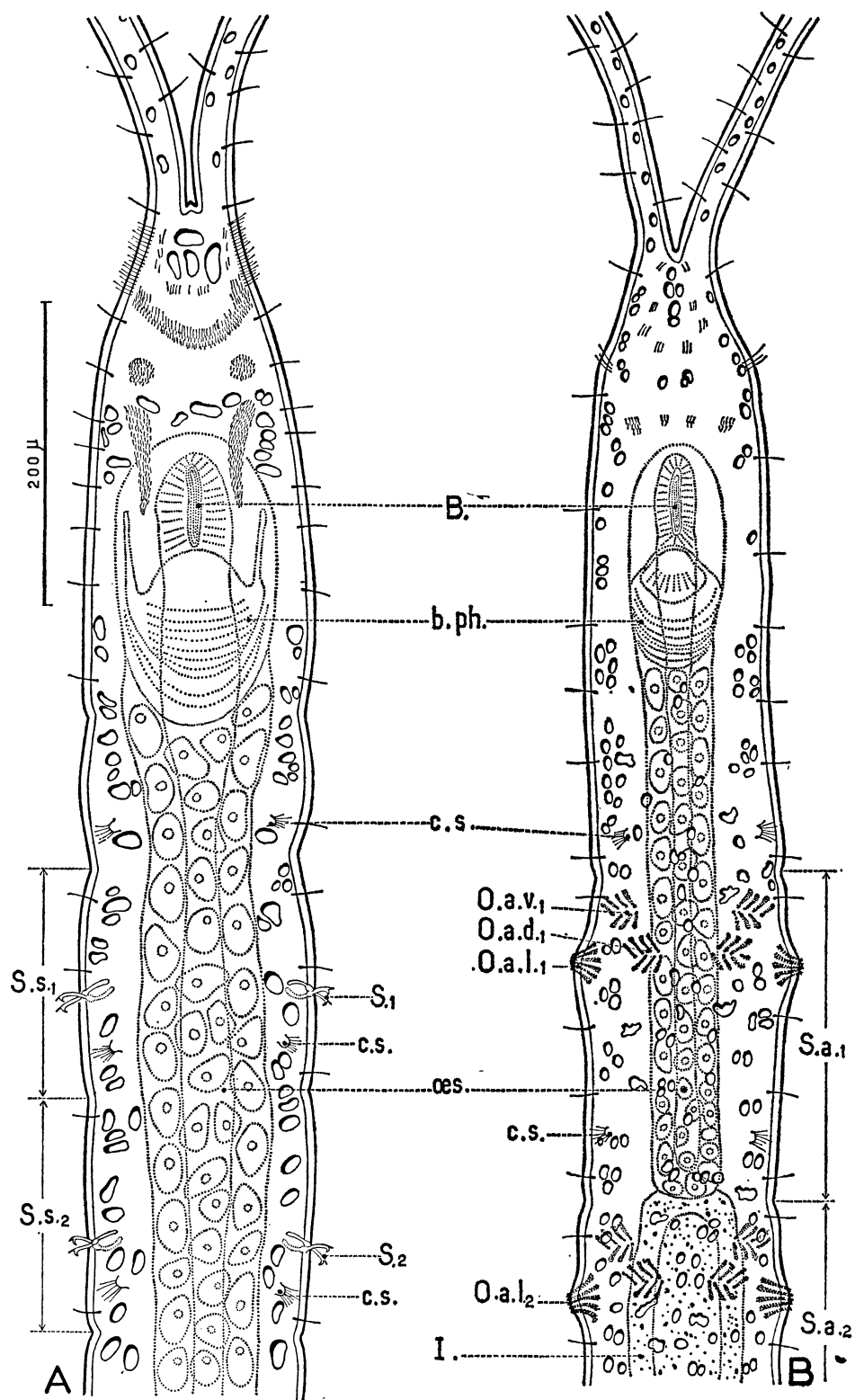
La partie antérieure rappelle beaucoup *P. symbioticus* (fig. 1, A et B). Deux tentacules céphaliques prolongent vers l'avant la région préorale : ils mesurent, chez les individus les plus grands, 430 μ de long pour une largeur d'environ 25 μ et dépassent, lorsqu'ils sont dirigés vers l'arrière, la fin du bulbe pharyngien. Comme chez *P. symbioticus* (voir Pierantoni, 1908), les tentacules sont tout à fait en continuité avec la région préorale et ne sont pas implantés sur celle-ci comme ils le sont chez les autres espèces ; il n'y a pas non plus de cavités bien visibles dans l'axe des tentacules ni d'ampoules tentaculaires internes, dans la tête en arrière du cerveau. Entre les tentacules, la tête se termine par un petit lobe aigu.

Des vacuoles épidermiques jaune-vert, très semblables à celles de *P. symbioticus* bien que moins colorées, sont toujours présentes sur la région préorale selon une disposition bien déterminée : un petit groupe de deux ou trois vacuoles se distingue dans l'épiderme dorsal tout à fait antérieurement entre les tentacules, tandis qu'au même niveau un groupe un peu plus important se situe dans l'épiderme ventral. Il y en a également quelques-unes de petite taille sur les tentacules. D'autres vacuoles jaune-vert sont visibles sur la région antérieure : il n'y en a pas au niveau de la bouche et du bulbe pharyngien mais elles réapparaissent immédiatement en arrière de celui-ci, nombreuses et alignées en bandes longitudinales tout le long du corps jusque sur les lobes pygidiaux.

Il n'y a pas d'yeux et je n'ai jamais trouvé de statocystes : Remane cependant signale ces derniers sans en préciser la localisation. Pas plus que chez *P. symbioticus*, je n'ai pu les mettre en évidence ni sur le vivant, ni sur coupes histologiques.

La région préorale présente sur sa face dorsale comme sur sa face ventrale, plusieurs zones ciliées dont Remane a indiqué la disposition générale. Remane homologuait les zones ciliées latérales situées sur les côtés de la tête juste en arrière des tentacules, à des organes nucaux ; en fait, il ne semble pas y avoir d'organes nucaux identiques à ceux des autres espèces : on observe des zones simplement ciliées et paires sur la face dorsale de la tête qui ne sont ni saillantes, ni en sillon et ne présentent pas de structures différenciées (notamment pas de cellules glandulaires associées aux cellules ciliées). La ciliature de la face dorsale de la tête est beaucoup plus réduite chez *P. symbioticus* (Fig. 1, A et B).

Sur sa face ventrale, presque toute la région antérieure est ciliée excepté en avant de la bouche, la zone occupée par les cellules vacuolaires médianes. En arrière du segment pharyngien, la ciliature encore étendue en largeur dans la région œsophagienne, se restreint ensuite à une bande médiane plane qui s'étend, comme chez toutes les autres



espèces, le long du corps ; il faut noter cependant ici que cette bande s'arrête dans la région postérieure et qu'elle n'existe pas sur les quatre ou cinq derniers segments précédant les lobes pygidiaux. Ce même fait s'observe chez *P. symbioticus* où l'on voit, de plus, que la région postérieure du corps de l'animal reste fréquemment enroulée sur elle-même pendant la locomotion.

La bande ciliée ventrale plane, mesurée dans la partie moyenne du corps, atteint environ 17 à 20 μ de large pour une largeur totale du corps de 120 μ chez *P. chaetifer*. Le rapport de la largeur de la bande ciliée à la largeur du corps b.c./l. varie ici de 0,14 à 0,16.

Chez *P. symbioticus*, où l'aspect de la bande ciliée ventrale est le même, on a comme dimensions, dans la partie moyenne du corps : 13 à 14 μ de large pour la bande ciliée et environ 85 à 90 μ de largeur totale, soit un rapport b.c./l. identique à celui de *P. chaetifer*. Ce même rapport calculé chez *P. adhaerens* Jägersten et *P. hypoleucus* Armenante varie autour de 0,15 à 0,17.

Il faut donc souligner que, contrairement à ce qui a été admis jusqu'ici chez ces deux espèces, la ciliature ventrale n'est pas particulièrement développée. Des cils sensoriels raides assez courts sont visibles sur toute la surface du corps.

Les lobes pygidiaux, arrondis et larges chez *P. chaetifer*, portent chacun sur leur face ventrale une bande oblique de glandes adhésives subterminales (Fig. 2). De ces rangées glandulaires, on ne voit en vue dorsale qu'une petite saillie adhésive latérale, située sur le bord externe de chaque lobe. Chez *P. symbioticus*, les lobes pygidiaux sont plus étroits et simplement arrondis à leur extrémité ; ils portent eux aussi une bordure adhésive subterminale ventrale. Ce caractère constitue une différence avec les autres espèces du genre où la bordure adhésive pygidiale, formée de glandes allongées, est terminale et confère aux lobes pygidiaux, une forme caractéristique dans chaque espèce.

En plus des néphridies, deux sortes de formations segmentaires sont présentes chez *P. chaetifer* : ce sont les soies et les touffes de cils sensoriels. Leur disposition métamérique est constante ; les deux paires de soies sont situées dans la moitié postérieure du segment, plus exactement aux deux tiers de sa longueur et les touffes de cils sensoriels, en position latéro-dorsale, sont toujours en arrière des soies, à peu près à égale distance de celles-ci et de la limite postérieure du segment. Les cils sensoriels, tout à fait homologues de ceux que l'on observe chez *P. symbioticus* (Swedmark, 1954, p. 514) sont groupés également sur un petit mamelon et mesurent environ 15 μ de long. La figure 1, A et B montre la disposition des formations segmentaires dans la région antérieure du corps chez *P. chaetifer* et *P. symbioticus*. Le premier segment postpharyngien est plus court que les autres seg-

FIG. 1

Vue dorsale de la région antérieure (A) de *P. chaetifer*, (B) de *P. symbioticus*, d'après des animaux vivants.

B : bouche - b.ph. : bulbe pharyngien - c.s. : cils sensoriels segmentaires - I. : intestin moyen - O.a.d. : organe adhésif dorsal - O.a.l. : organe adhésif latéral - O.a.v. : organe adhésif ventral - œs. : œsophage - S. : soie - S.a.1 : segment adhésif n° 1 - S.a.2 : segment adhésif n° 2 - S.s.1 : segment sétigère n° 1 - S.s.2 : segment sétigère n° 2.

ments ; dépourvu de soies chez *P. chaetifer* et généralement d'organes adhésifs chez *P. symbioticus*, il porte cependant deux touffes de cils sensoriels (1). Chez le jeune *P. chaetifer* (Jouin, 1962, fig. D), on observe sur ce segment quelques glandes épidermiques latérales mais jamais de soies ; celles-ci apparaissent dans le segment suivant (deuxième segment postpharyngien) et sont alors les premières soies formées. Nous définirons comme premier segment du corps, le premier segment sétigère chez *P. chaetifer* et le premier segment adhésif chez *P. symbioticus*, les premières néphridies étant effectivement situées à la limite antérieure de ces segments. La limite des différents seg-

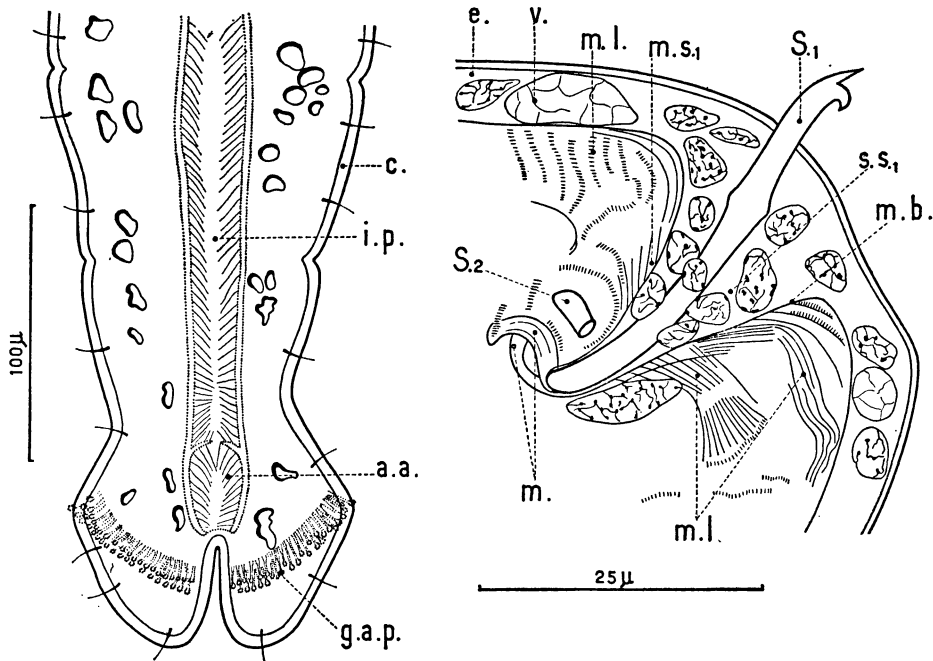


FIG. 2

A gauche : lobes pygidiaux de *P. chaetifer* en vue ventrale, d'après un animal vivant.

a.a. : ampoule anale - c. : cuticule - g.a.p. : glandes adhésives pygidiales sub-terminales - i.p. : intestin postérieur.

A droite : *P. chaetifer*, coupe histologique d'une soie et de son sac sétigère.

e. : épiderme - m. : muscles unissant les deux sacs sétigères - m.b. : membrane basale - m.l. : musculature longitudinale - m.s.1 : muscles du sac sétigère de la soie 1 - S1 : soie 1 en vue longitudinale - S2 : soie 2 coupée transversalement - s.s.1 : sac sétigère de la soie 1 - v. : vacuole épidermique.

ments se distingue extérieurement par une légère constriction de la paroi du corps, mais les dissépiments ne sont pas visibles sur le vivant chez ces deux espèces.

Les soies bien décrites par Remane rappellent beaucoup les soies sigmoïdes à nodules de certaines Oligochètes. Chaque soie est formée à l'intérieur d'un sac sétigère. Elles peuvent mesurer 35 à 40 µ de long

(1) Dans quelques cas, j'ai observé chez *P. symbioticus* une paire de boutons adhésifs dorsaux sur le premier segment post-pharyngien.

et sont caduques, les jeunes soies de remplacement étant fréquemment visibles auprès des paires de soies âgées. Dans chaque segment, la soie dorso-latérale et la soie latérale d'un même côté sont couplées et mobiles ensemble : en effet, les deux sacs sétigères entourés de muscles dans leur partie profonde sont aussi réunis entre eux par de petits muscles (Fig. 2).

Chez *P. symbioticus*, il faut signaler que chaque segment porte, non pas deux, mais trois paires d'organes adhésifs segmentaires qui ne sont pas situés tout à fait au même niveau sur le segment. On peut distinguer une paire d'organes adhésifs ventraux qui sont les plus antérieurs sur le segment, puis une paire d'organes adhésifs dorsaux et, un peu en arrière, une paire d'organes adhésifs latéraux (Fig. 1, B). *P. symbioticus* compte couramment 13 à 15 segments adhésifs.

II. - Étude morphologique des glandes épidermiques.

Les glandes épidermiques n'ont pas été décrites jusqu'ici chez *P. chaetifer* ; elles sont cependant particulièrement abondantes. Bien qu'il en existe d'éparses dans l'épiderme, elles présentent une disposition préférentielle en bandes longitudinales. Il y a quatre bandes longitudinales principales :

les deux bandes latéro-dorsales, larges chacune de 25 μ environ, sont les plus développées : elles sont dorsales par rapport aux soies et s'étendent du segment pharyngien à la face dorsale des lobes pygidiaux ;

les deux bandes ventrales plus étroites sont disposées de part et d'autre de la zone ciliée ventrale ; elles mesurent environ 15 à 17 μ de large. Par ailleurs, on observe de nombreuses glandes éparses dans l'épiderme sur les côtés du corps et sur la face dorsale.

L'observation sur le vivant et à l'immersion révèle cinq catégories de glandes épidermiques mêlées et étroitement accolées les unes aux autres au sein des bandes glandulaires (Fig. 3). On peut distinguer :

1° Des cellules vacuolaires à inclusions jaune-vert : ce sont les formations les plus apparentes dans l'épiderme. Sur le vivant, les vacuoles à inclusions vertes sont abondantes dans les liserés glandulaires, plus rares cependant dans les bandes ventrales que dans les bandes latéro-dorsales. Comme chez *P. symbioticus*, le rouge neutre les colore sur le vivant en rouge sombre ; le contenu de ces cellules apparaît alors comme une agglomération de petites gouttelettes plus nombreuses mais de taille plus petite que celles qui constituent les vacuoles vertes de *P. symbioticus*. De forme tantôt sphérique, tantôt irrégulière comme sur les lobes pygidiaux, ces vacuoles peuvent mesurer environ 20 μ de diamètre.

2° Des glandes presque sphériques ou en forme de bulbe fortement renflé contenant de grosses fibres très peu réfringentes.

3° Des glandes de forme variable contenant des grains ovoïdes ou ronds, réfringents.

4° Des glandes bacillaires en forme de bulbe effilé à une extrémité jusqu'à la surface de la cuticule : elles contiennent des fibres fines et denses et sont de dimensions variées.

5° Des glandes de formes irrégulières à petits granules nombreux et réfringents très répandues à la surface de l'épiderme, mais aussi en profondeur, autour des autres glandes.

Enfin, on peut voir de larges vacuoles présentant souvent une légère teinte jaune-vert et contenant de très petits granules agités de mouvements browniens.

Ces différentes catégories de glandes débouchent toutes à la surface de l'épiderme et sont unicellulaires. Une cuticule lisse et régulière revêt tout l'épiderme. Elle a l'aspect d'une membrane anhiste et mesure environ 4 μ d'épaisseur.

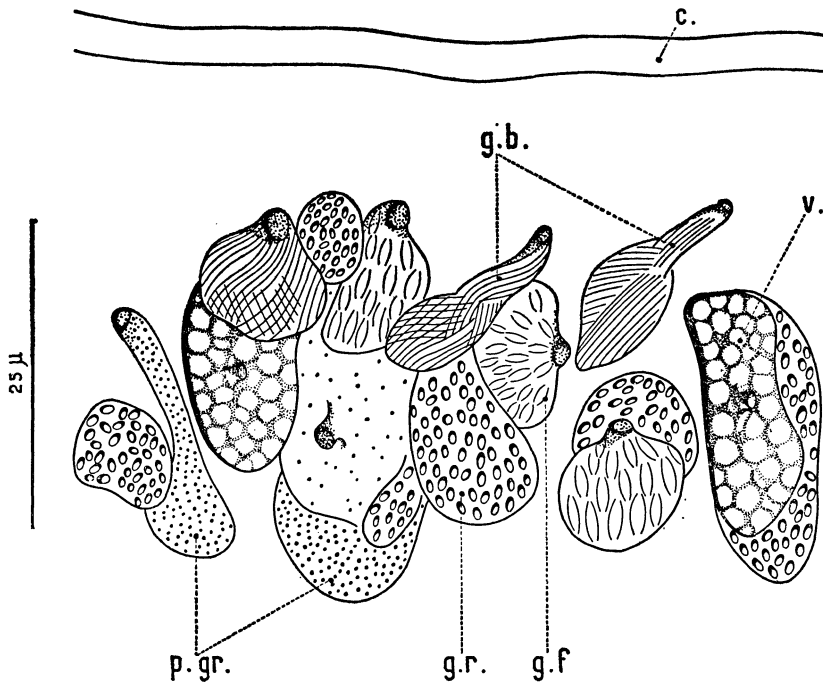


FIG. 3

P. chaetifer : aspect d'un liseré glandulaire chez un individu stérile, observé sur le vivant.

c. : cuticule - g.b. : glandes bacillaires - g.f. : glande à grosses fibres peu réfringentes - g.r. : glande à grains ronds - p.gr. : glandes à petits granules réfringents - v. : vacuole épidermique à inclusions jaune-vert.

Chez *P. symbioticus*, les glandes épidermiques sont réparties uniformément dans l'épiderme de la face dorsale et n'ont une disposition en bandes longitudinales que sur la face ventrale, de part et d'autre de la bande ciliée ; dans ces liserés glandulaires, qui mesurent environ 14 μ de large, se trouvent mêlées :

- des vacuoles à inclusions jaune-vert ;
- des glandes piriformes, à col parfois contourné ; elles contiennent de grosses fibres peu réfringentes ;
- quelques glandes bacillaires rares ;

- des glandes à petits granules réfringents ;
- les glandes adhésives segmentaires de l'organe adhésif ventral. Chaque organe adhésif formé d'un groupe de six à dix glandes est pluricellulaire.

Toutes ces glandes débouchent à la surface de l'épiderme qui est revêtu d'une cuticule d'aspect identique à celle de *P. chaetifer*.

III. - Organisation interne.

Les principales caractéristiques de l'organisation interne seront brièvement signalées ici ; une étude anatomique plus détaillée sera présentée dans un travail d'ensemble sur les Protodrilidae.

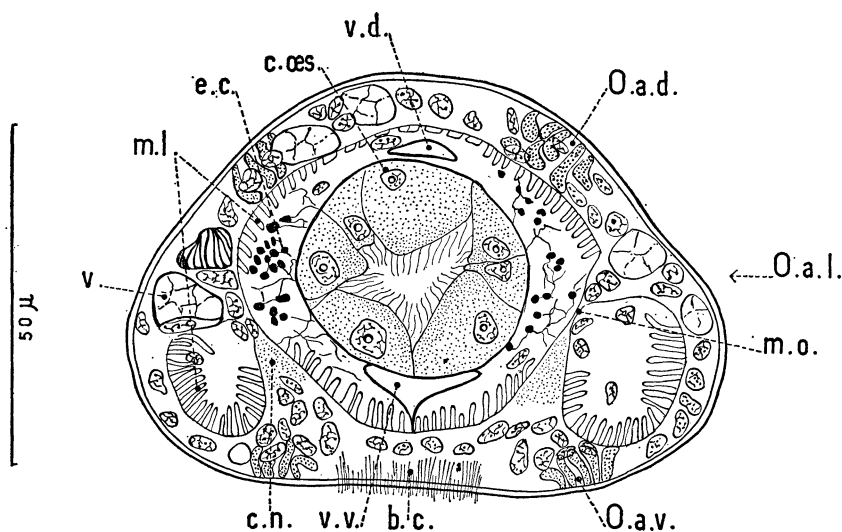


FIG. 4

P. symbioticus : coupe transversale dans la région œsophagienne.

b.c. : bande ciliée ventrale - c.œs. : cellule œsophagienne - c.n. : cordon nerveux - e.c. : endothélium coelomique avec des granules lipidiques - m.l. : musculature longitudinale - m.o. : reliquat de muscle oblique - O.a.d. : organe adhésif dorsal - O.a.l. : niveau de l'organe adhésif latéral - O.a.v. : organe adhésif ventral - v. : vacuole épidermique - v.d. : vaisseau dorsal - v.v. : vaisseau ventral.

La musculature : sous l'épiderme riche en glandes, limité du côté interne par une membrane basale, s'étend une musculature longitudinale très développée, aussi bien chez *P. chaetifer* que chez *P. symbioticus*. Une coupe transversale (Fig. 4 et Fig. 5) montre que, par contre, les muscles obliques sont extrêmement réduits. Il n'y a pas de muscles circulaires. Il faut noter également que les deux troncs nerveux sont, chez ces deux espèces, très écartés l'un de l'autre et situés juste sous les liserés glandulaires qui bordent ventralement la bande ciliée médiane.

Le système circulatoire est clos et la paroi des vaisseaux très mince : chez *P. chaetifer*, on peut facilement distinguer sur le vivant le vaisseau dorsal qui est contractile : l'onde de contraction se propage

de l'arrière vers l'avant. Il existe un vaisseau ventral et probablement des anses segmentaires au niveau des néphridies.

Chez *P. chaetifer*, on peut observer également une onde de contraction de la paroi du corps qui se propage de l'avant vers l'arrière et se répercute sur le vaisseau dorsal.

Le tube digestif débute par un œsophage long, qui s'étend chez les individus les plus grands (nombre total de segments : $N = 45$ environ) jusqu'au huitième segment sétigère et, chez les individus de taille plus petite ($N = 17$), sur les deux premiers segments sétigères. Chez *P. symbioticus* ($N = 15$), l'œsophage occupe le premier segment adhésif et s'étend parfois jusqu'aux organes adhésifs du deuxième segment.

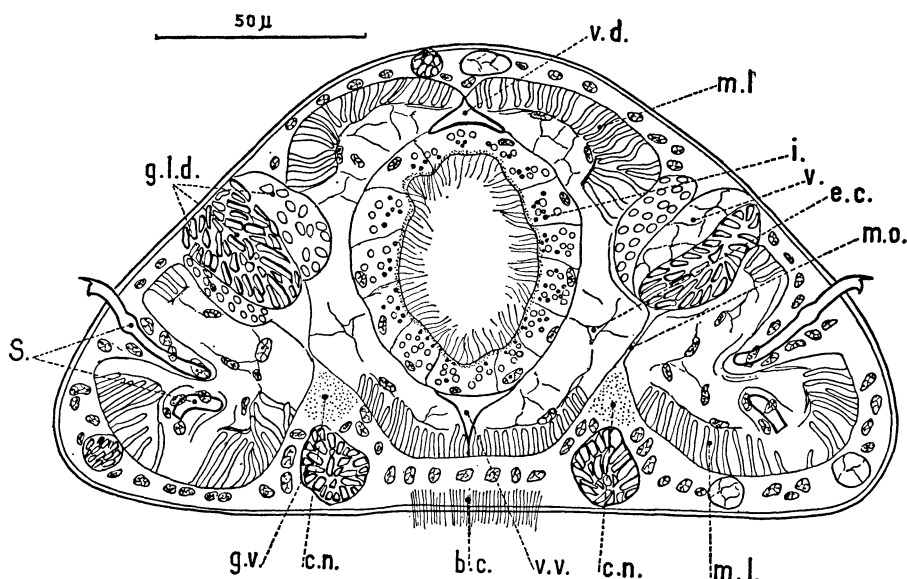


FIG. 5

P. chaetifer : coupe transversale dans la région intestinale.

b.c. : bande ciliée ventrale - c.n. : cordon nerveux - e.c. : endothélium cœlomique - g.l.d. : liseré glandulaire latéro-dorsal - g.v. : liseré glandulaire ventral - i. : intestin - m.l. : musculature longitudinale - m.o. : reliquat de muscle oblique - S. : soies - v. : vacuole épidermique - v.d. : vaisseau dorsal - v.v. : vaisseau ventral.

Chez les deux espèces étudiées ici, il faut souligner l'absence de glandes salivaires associées ventralement à la partie antérieure du tube digestif. La paroi œsophagienne, par contre, est formée de grandes cellules à cytoplasme basophile possédant de gros noyaux (5μ environ) à chromatine peu dense et à nucléole bien visible (fig. 4).

Comme chez toutes les autres espèces du genre *Protodrilus*, un bulbe pharyngien existe en arrière de la bouche, ventralement à l'œsophage ; cet organe musculueux est ici, comme chez *P. symbioticus* et à la différence des autres espèces, dépourvu de pièce masticatrice ou corps hyalin ("jaw plate" de Jägersten, "Kieferplatte" de Salensky, "corpo jolino" de Pierantoni). Le bulbe pharyngien est donc ici réduit au muscle bulbaire entouré par le muscle sagittal ; celui-ci forme un

repli dorsal et antérieur au muscle bulbaire, à l'endroit où se trouvent, chez les autres espèces, la pièce masticatrice et les muscles capables de la mouvoir. Chez *P. symbioticus*, la simplification du bulbe pharyngien est encore plus poussée, le muscle bulbaire étant presque inexistant.

L'intestin moyen qui succède à l'œsophage est pourvu de très nombreuses granulations de coloration brun-vert et de nature lipidique, situées dans les cellules de la paroi intestinale ; l'intestin moyen d'abord étroit, s'élargit ensuite ; l'intestin postérieur, à lumière large, abondamment cilié et dépourvu de granulations lipidiques, occupe les quatre à dix derniers segments du corps chez *P. chaetifer*. Il se termine, ainsi que chez *P. symbioticus*, par une petite ampoule anale élargie et ciliée, débouchant dorsalement entre les deux lobes pygidiaux (Fig. 2).

Les dissépiments, probablement incomplets, existent mais sont difficiles à voir chez ces deux espèces, les cavités coelomiques étant occupées tout le long du corps par un endothélium réticulé contenant souvent des réserves lipidiques.

Les néphridies, de taille variable chez *P. chaetifer* selon les régions du corps, paraissent différentes de celles des autres espèces et ne possèdent pas de néphrostome bien développé comparable à ce que décrit Goodrich chez *Protodrilus flavocapitatus* Uljanin. La partie antérieure de la néphridie se prolonge par un fin canal pourvu d'une flamme vibratile ; le pore néphridien se trouve un peu en avant des soies. Chez *P. symbioticus*, les pores néphridiens se situent à peu près au niveau des boutons adhésifs latéro-ventraux.

IV. - Les individus fertiles.

La période de maturité sexuelle de *P. chaetifer* s'étend à Roscoff sur presque toute l'année, mais c'est surtout de mai à novembre que les individus fertiles sont abondants.

Les femelles sont immédiatement reconnaissables à leurs gros ovocytes blancs et peu nombreux ; ils atteignent à maturité environ 150 μ de diamètre et il n'y en a généralement qu'un par segment. Allongés dans la cavité coelomique des segments fertiles, ils distendent fortement la paroi du corps au terme de leur croissance.

Le nombre total d'ovocytes varie selon les individus de 4 à 14, cela en fonction de la taille des individus et du nombre de segments fertiles qu'ils possèdent. Ainsi, pour un nombre total de segments sétigères de 46, on peut compter jusqu'à 17 ovocytes répartis entre les segments 20 à 40 ; pour un nombre total de segments de 17, on observe environ 4 ovocytes occupant les segments 10 à 13. Il faut souligner que la maturité sexuelle est atteinte bien avant la fin de la croissance prépygidiale. Pour les individus de taille maximum, la région fertile femelle apparaît aux environs du vingtième segment ; les quatre à cinq derniers segments du corps sont toujours stériles.

Des bandes glandulaires blanchâtres longitudinales apparaissent dans l'épiderme de la région fertile des individus femelles. Comme chez *P. symbioticus*, ces bandes sont formées par les glandes du cocon très nombreuses apparues dans les liserés glandulaires, qui s'étendent

le long du corps. Au début de l'ovogenèse, ces glandes sont peu denses et les limites des différents segments restent marquées par l'interruption des liserés glandulaires. Au cours de la croissance des ovocytes, les glandes du cocon deviennent de plus en plus abondantes au point de masquer, peu de temps avant la ponte, toutes les autres catégories de glandes épidermiques. Les glandes du cocon apparaissent toujours deux ou trois segments avant le premier segment fertile et s'étendent au-delà du dernier ; les deux derniers segments du corps et les lobes pygidiaux en sont généralement dépourvus.

Les glandes du cocon décrites par Jägersten chez *P. adhaerens*, retrouvées par Swedmark chez *P. symbioticus*, sont ici de forme

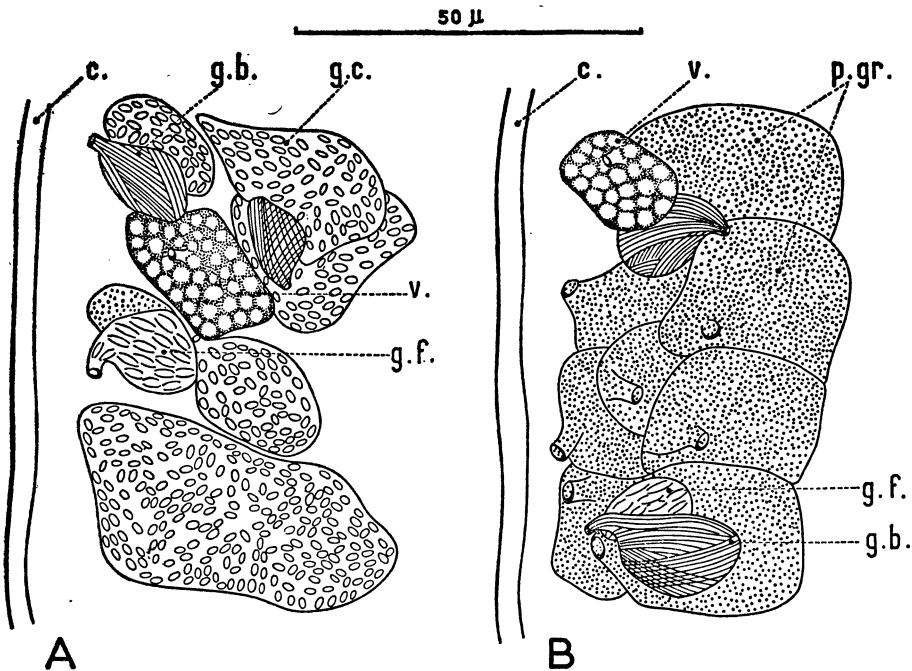


FIG. 6
P. chaetifer

A. : aspect d'un liseré glandulaire chez un individu femelle.

c. : cuticule - g.b. : glande bacillaire - g.c. : glande du cocon - g.f. : glande à grosses fibres - v. : vacuole.

B. : aspect d'un liseré glandulaire chez un individu mâle montrant le grand développement des glandes à petits granules réfringents p.gr.

sphérique, et mesurent 15 à 20 μ de diamètre (Fig. 6, A). Elles sont unicellulaires et étroitement accolées entre elles et aux autres glandes dans les liserés longitudinaux, comme chez *P. symbioticus*. Chez *P. adhaerens*, elles présentent également une disposition en bandes longitudinales le long du corps (Jägersten, 1952, p. 436) ; elles ont chez cette espèce une forme ramifiée, les granules sécrétés y sont moins abondants mais plus gros que chez les deux espèces étudiées ici.

Ni chez *P. chaetifer*, ni chez *P. symbioticus*, je n'ai observé d'ovi-

ductes ; il n'y a pas non plus d'organes dorsaux. De plus, je n'ai jamais observé de spermatozoïdes flagellés dans les cavités coelomiques des femelles : il ne semble pas qu'il y ait fécondation interne comme cela se produit chez toutes les autres espèces du genre *Protodrilus*.

Pour les mâles de *P. chaetifer*, la région fertile débute, chez les individus de taille maximum, comme pour les femelles, à peu près au niveau du vingtième segment (souvent quelques segments avant), les deux ou trois derniers segments étant stériles. Les segments fertiles ont un aspect blanchâtre et opaque très différent de ce que l'on observe habituellement ; en effet, d'ordinaire la région fertile mâle présente chez les autres espèces de *Protodrilus* un aspect brillant dû à l'alignement en faisceaux des spermatides et des spermatozoïdes longuement flagellés.

Au contraire, l'examen sur le vivant et à l'immersion révèle, chez *P. chaetifer* et *P. symbioticus*, 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. La partie antérieure de ces segments est occupée par des cellules plus grosses et moins nombreuses correspondant aux stades initiaux de la spermatogenèse.

Des spermiductes existent, chez *P. chaetifer*, dans la partie postérieure de chaque segment fertile ; leur observation sur le vivant est délicate ; ce sont des entonnoirs très minces et finement ciliés ouverts dans les cavités coelomiques et se continuant chacun par un fin canal où bat une flamme vibratile. Ils s'ouvrent à l'extérieur par un petit pore situé latéralement, un peu en avant des soies du segment suivant. Chez *P. symbioticus*, les spermiductes s'ouvrent ventralement, au voisinage de la bande ciliée médiane (Swedmark, 1954).

Chez ces deux espèces, il n'y a pas d'organes latéraux. Ces organes, présents chez toutes les espèces de *Protodrilus* au moment de la période fertile, sont des sillons ciliés et glandulaires, pairs, situés latéralement sur certains segments de la région antérieure et dans lesquels débouchent les spermiductes. Ceux-ci se développent au moment de la période fertile et sont généralement peu nombreux (deux à quatre paires selon les espèces). Leurs coelomostomes sont épais, fortement ciliés et bien visibles. Jägersten a souligné l'intérêt de ces organes en tant que caractères systématiques.

L'absence des organes latéraux chez *P. chaetifer* et *P. symbioticus* et l'existence de plusieurs paires de spermiductes minces, peu apparents mais régulièrement situés dans chaque segment fertile, distinguent ces deux espèces de l'ensemble des *Protodrilus*.

Il faut noter, par contre, la présence chez les mâles d'un revêtement glandulaire épidermique sur toute la région fertile : ce sont les glandes à petits granules réfringents qui prennent ici un développement considérable (fig. 6, B) : ce caractère est commun à *P. chaetifer* et *P. symbioticus*.

L'étude de la gamétogenèse sera présentée dans un prochain travail ; je signalerai ici cependant quelques faits.

Examinées sur le vivant, les petites cellules germinales situées dans la partie postérieure des segments fertiles, apparaissent dépourvues de flagelles et formées d'une masse centrale enveloppée d'une

couche périphérique de petites gouttelettes réfringentes ; ces cellules sont des spermatides formées d'un noyau à chromatine dense enveloppé de gouttelettes cytoplasmiques. Chez *P. symbioticus* et *P. chaetifer*, ces cellules se trouvent en abondance au voisinage des spermiductes dans chaque segment fertile.

Mais chez certains individus mâles de *P. chaetifer*, on observe un autre stade de l'évolution des spermatides : en effet, il existe, dans certains segments fertiles, de nombreuses cellules qui, tassées à la fin du segment les unes contre les autres, ont une forme polygonale ; à l'intérieur de chaque cellule, on distingue une inclusion sphérique. L'examen histologique révèle que cette inclusion sphérique de nature cytoplasmique est enveloppée par une calotte de chromatine dense. Ces cellules sont, elles aussi, immobiles et sans flagelles.

Une alternance peut exister chez un même animal entre une zone où les derniers stades observés sont du type « spermatides à gouttelettes périphériques » et une autre zone où les derniers stades sont du type « spermatides polygonales à chromatine en calotte ».

Je n'ai pu observer l'émission de ces cellules qu'une seule fois ; un mâle ayant été placé dans une goutte d'eau de mer sur une lame, avec quelques grains de sable, j'ai constaté, après quelques instants, la présence de quelques « spermatides à gouttelettes périphériques » entre les grains de sable.

Jusqu'à présent, je n'ai pas observé de stades de la spermiogenèse ultérieurs à ceux-ci, ni d'émission abondante de cellules sexuelles, ni leur présence dans le coelome des femelles. Le problème de la reproduction et de la fécondation présente certainement un très grand intérêt chez ces deux espèces.

DISCUSSION

Une étroite parenté apparaît entre *P. chaetifer* et *P. symbioticus* : elle s'établit à fois sur des bases morphologiques, anatomiques et biologiques et conduit à la création du nouveau genre *Protodriloides*.

Les principaux caractères qui les opposent aux autres espèces sont, en morphologie externe :

— la présence de vacuoles épidermiques colorées, d'une cuticule lisse et relativement épaisse ainsi que la réduction générale de la ciliature ;

— la forme de la tête dépourvue de statocystes et d'organes nucaux, la disposition et la forme des tentacules céphaliques ;

— la présence d'organes segmentaires (soies ou organes adhésifs) intervenant dans la locomotion ;

en morphologie interne :

— le bulbe pharyngien simple dépourvu de pièce masticatrice, élément très caractéristique du bulbe pharyngien de toutes les autres espèces ;

— l'absence de glandes salivaires, probablement remplacées par les cellules sécrétrices de la paroi de l'œsophage ;

— la conformation générale du tube digestif et les proportions de ses différentes parties ;

— les deux troncs nerveux ventraux écartés ;

— les particularités de la spermatogenèse qui semble conduire à des spermatides sans flagelles, de sorte que les modalités de la fécondation restent encore inconnues ;

— les œufs volumineux, très riches en vitellus et pondus dans un cocon ; ils donnent, par un développement direct, de jeunes individus rapidement semblables à l'adulte.

Il faut souligner ici que parmi cet ensemble de caractères, quelques-uns sont également partagés par *P. adhaerens* Jägersten. Cette espèce très intéressante se rapproche en effet de *P. symbioticus* par les deux caractères suivants :

— la présence d'organes adhésifs (uniquement ventraux ici) ;

— l'existence, chez les femelles, de glandes du cocon disposées en bandes longitudinales sur la face ventrale du corps, produisant à la ponte un cocon enveloppant les œufs.

Cependant, les œufs sont de petite taille (45 μ) et donnent une larve pélagique qui se libère du cocon et ressemble à celle des autres espèces du genre *Protodrilus*. En plus de ce caractère, *P. adhaerens* se distingue de *P. symbioticus* et de *P. chaetifer* par les traits morphologiques suivants :

— la tête porte des statocystes, des organes nucaux et des tentacules pourvus de cavités internes se prolongeant en ampoules dans la tête ;

— le bulbe pharyngien présente une pièce masticatrice au niveau de laquelle débouchent les conduits des glandes salivaires ;

— les troncs nerveux ventraux sont assez proches ;

— les muscles obliques sont bien développés ;

— les spermatozoïdes sont flagellés, évacués par deux paires de spermiductes au niveau d'organes latéraux glandulaires et ciliés, très caractéristiques des individus mâles de toutes les espèces du genre *Protodrilus* ;

— la fécondation est interne.

Ainsi, cette espèce se rattache incontestablement au genre *Protodrilus*, mais établit le lien entre les deux genres *Protodrilus* et *Protodriloides*.

De l'ensemble des caractères énumérés précédemment, on peut extraire la diagnose suivante :

diagnose du genre *Protodriloides*.

Corps allongé, légèrement aplati ventralement, se terminant par deux lobes pygidiaux arrondis. Vacuoles épidermiques colorées sur tout le corps. Tentacules céphaliques pleins et rapprochés à l'extrémité antérieure. Pas de statocystes, ni d'organes nucaux, jamais d'yeux même chez les larves. Réduction de la ciliature générale et locomotion

s'effectuant par élongation et contraction successives de la musculature longitudinale. Présence d'organes segmentaires intervenant dans la locomotion. Bulbe pharyngien dépourvu de pièce masticatrice. Pas de glandes salivaires. Individus mâles dépourvus d'organes latéraux et présentant une spermatogenèse atypique. Développement larvaire direct s'effectuant dans un cocon de ponte.

Cette diagnose ne change en rien la diagnose du genre *Protodrilus* qui peut être détaillée ainsi :

diagnose du genre *Protodrilus* :

Annélides à corps allongé pourvu à l'extrémité antérieure de deux tentacules céphaliques creux et mobiles, à l'extrémité postérieure de deux ou trois lobes pygidiaux adhésifs de forme variable. Tête pourvue d'organes nucaux, de statocystes et parfois d'yeux. Locomotion ciliaire. Bulbe pharyngien pourvu d'une pièce masticatrice au niveau de laquelle débouchent les canaux des glandes salivaires toujours présentes. Les individus mâles sont porteurs d'organes latéraux antérieurs dans lesquels débouchent des spermiductes qui évacuent le sperme. Fécondation interne. Développement larvaire pélagique.

Summary

A new description is given of *Protodrilus chaetifer*, compared here with *P. symbioticus* on the basis of their morphology. The numerous epidermic gland-cells, arranged in longitudinal glandular bands, are described for *P. chaetifer*. The characteristic internal structure of *P. chaetifer* and *P. symbioticus*, as well as their atypical spermatogenesis, isolate these two species from the genus *Protodrilus* and justify the establishment for both of them of the new genus *Protodriloides*.

Zusammenfassung

Die vorliegende Wiederbeschreibung von *Protodrilus chaetifer* wurde in Hinblick auf einen morphologischen Vergleich mit *Protodrilus symbioticus* durchgeführt. Die zahlreichen, bei *P. chaetifer* in longitudinalen Bändern angeordneten Hautdrüsen werden dargestellt. Die Besonderheiten der inneren Organisation von *P. chaetifer* und *P. symbioticus* sowie ihre atypischen Spermatogenesen isolieren diese beiden Arten des Genus *Protodrilus* und begründen für sie die Aufstellung des Genus *Protodriloides*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BELLAN, G., 1964. — Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée. *Rec. Trav. S.M.E.*, 49, 33, pp. 5-371.
- 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.
- 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., 1931. — Notes on *Protodrilus*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 74, pp. 303-319.

- 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. Sc. Paris*, 255, pp. 3065-3067.
- L'HARDY, J.P., 1963. — Note sur l'anatomie d'*Ancistrorhynchus ischnurus* n.g., n.sp. (Turbellarié Calyptorhynque *Gnathorhynchidae*) et sur ses rapports avec le genre *Gnathorhynchus*. *Cah. Biol. Mar.*, 4, pp. 219-231.
- PIERANTONI, U., 1908. — *Protodrilus*. *Fauna und Flora d. Golfes von Naepel*, 31, pp. 1-226, 11 pl.
- REMANE, A., 1926. — Protodrilidae aus Ost- und Nordsee. *Zool. Anz.*, 67, pp. 119-125.
- REMANE, A., 1932. — Archiannelida. *Tierw. d. Nord- und Ostsee*, 6a, pp. 1-36.
- RENAUD-DEBYSER, J. et SALVAT, B., 1963. — Eléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie et Milieu*, 14, 3, pp. 463-550.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1964. — Note sur la faune interstitielle du bassin d'Arcachon et description d'un Gastrotriche nouveau. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 111-123.
- SWEDMARK, B., 1954. — Etude du développement larvaire et remarques sur la morphologie de *Protodrilus symbioticus* Giard (Archiannelides). *Ark. för Zool.*, ser. 2, 6, 25, pp. 511-522.
- WIESER, W., 1957. — Archiannelids from the intertidal of Puget Sound. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 76, 3, pp. 275-285.