

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 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*

Remane 1949 est bien représenté, ainsi que de Naples (1). A Roscoff, *Mesonerilla roscovita* Lévi 1953 se trouve généralement en abondance dans le sable dragué à Trezen ar Skoden (à 60 m de profondeur), *M. fagei* Swedmark 1959, *M. armoricana* Swedmark 1959, *M. biantennata* Jouin 1963 et *Meganerilla clavata* Magagnini 1966 se trouvent dans les sables de Térénès, Bloscon et Primel (entre 10 et 20 m de profondeur). A Naples, *Mesonerilla intermedia* Wilke 1953, fréquente dans de nombreux gisements, s'est révélée particulièrement abondante dans le sable grossier de Cinito (à 5 m de profondeur).

Bien que les observations présentées dans ce travail ne constituent qu'une partie de l'étude anatomique consacrée aux Nerillidae, elles forment avec les données acquises précédemment (Jouin et Swedmark 1965 ; Jouin 1966 et 1967), un chapitre sur la sexualité et la biologie de la reproduction de cette famille.

Alors que tous les *Nerillidium* et *Nerillidopsis hyalina* sont hermaphrodites (Jouin loc. cit.) et possèdent une paire de spermiductes et une paire d'oviductes, les *Mesonerilla* présentent plus de variété, certaines espèces étant hermaphrodites alors que d'autres sont gonochoriques.

A Roscoff, les espèces *M. roscovita*, *M. armoricana* et *M. fagei* sont hermaphrodites, alors que *M. biantennata* est gonochorique comme l'espèce méditerranéenne *M. intermedia*. *Meganerilla clavata* est gonochorique.

I. — ÉTUDE DES ESPÈCES HERMAPHRODITES : MESONERILLA ROSCOVITA, M. ARMORICANA, M. FAGEI.

Cette étude a été faite à Roscoff pendant les mois d'été (juin à septembre), période au cours de laquelle ces trois espèces sont en reproduction. Les limites de cette période ne sont pas encore connues mais, dès les mois de février et mars, on rencontre des individus fertiles, au moins pour l'espèce *M. roscovita*.

A. Morphologie des néphridies et des gonoductes.

I. Les néphridies : elles ont été étudiées chez *M. roscovita*, mais elles présentent la même disposition et le même aspect chez les trois espèces hermaphrodites précitées. Au nombre de trois paires, elles s'ouvrent à l'extérieur par des pores situés ventralement près des parapodes, au niveau des bandes ciliées ventrales segmentaires des segments 3, 4 et 5.

Dans les trois segments suivants, des gonoductes sont présents. Le premier segment (segment pharyngien) et les deux derniers (S8 et S9) paraissent dépourvus de néphridies.

(1) Je remercie M. le Directeur P. Dohrn ainsi que M. le Professeur J. Roche de m'avoir autorisée à séjourner à la Station Zoologique de Naples ; je remercie également assistants et marins pour l'aide matérielle précieuse qu'ils m'ont apportée.

Chaque néphridie (Fig. 1, A et B) comprend une extrémité antérieure en forme d'ampoule, faisant saillie dans le coelome et bien visible en vue latérale, juste en arrière des bulbes sétigères des segments précédant ceux qui portent l'ouverture néphridienne externe. Ces néphridies ressemblent beaucoup à celles de *Paranerilla limicola* Jouin et Swedmark 1965, mais chez *M. roscovita*, le manchon cytoplasmique qui entoure la partie initiale de la néphridie, enveloppe l'ampoule vibratile elle-même alors que celle-ci est dénudée chez

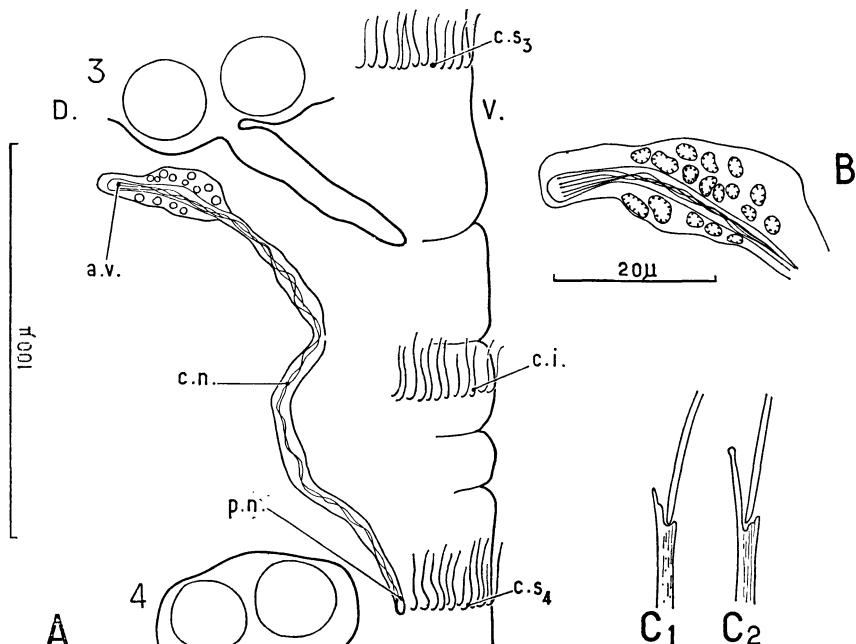


FIG. 1
Mesonerilla roscovita Lévi.

A : deuxième néphridie droite vue de profil entre les parapodes 3 et 4, dessinée sur le vivant ; soies des parapodes non représentées. a.v. : ampoule vibratile - c.i. : bande ciliée intersegmentaire (1) - c.n. : canal néphridien - c.S3 : bande ciliée segmentaire du 3^e segment - c.S4 : bande ciliée segmentaire du 4^e segment - p.n. : pore néphridien - D : côté dorsal - V : côté ventral.

B : détail de la région antérieure de la même néphridie montrant l'ampoule vibratile et le cytoplasme vacuolaire qui l'entoure.

C1 : détail d'une soie à crochet court de la rame dorsale du 8^e segment.

C2 : détail d'une soie courte à long crochet (1) de la rame ventrale du 8^e segment.

P. limicola. Des vacuoles sont présentes dans le cytoplasme qui entoure le début du canal néphridien ; celui-ci est long (100 μ environ), plus ou moins sinuieux et il se dirige vers la face ventrale sur laquelle il s'ouvre.

(1) Les soies à crochet long (Fig. 1, C₂) sont caractéristiques de l'espèce *M. roscovita*, dans les faisceaux ventraux des segments 5 à 9 ; les hampes de ces soies sont de deux longueurs bien différentes (voir Lévi 1959 p. 66-67). La présence de bandes ciliées intersegmentaires (Fig. 1, A) est une autre caractéristique de cette espèce, permettant de ne pas la confondre avec *M. armoricana* qui est par ailleurs très proche.

La disposition et la morphologie des néphridies sont assez semblables chez *Mesonerilla* et *Paranerilla* (voir Jouin et Swedmark 1965, Fig. 2 et p. 207-208) ; elles sont, par contre, différentes de celles de *Nerilla*, chez qui les néphridies sont ouvertes dans le coelome et présentes dans des régions du corps différentes : les néphridies des segments correspondant ici aux deux premières paires manquent toujours chez *Nerilla* (voir Goodrich 1912, p. 408).

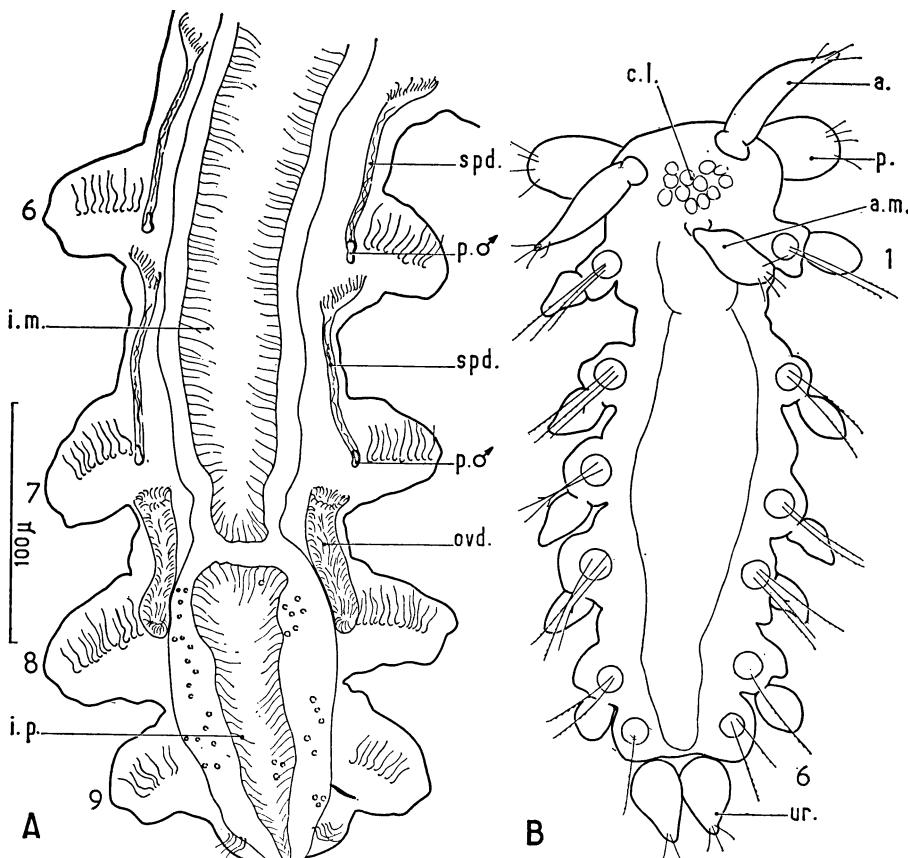


FIG. 2
Mesonerilla fagei Swedmark

A : Vue ventrale simplifiée d'un individu vivant, montrant l'emplacement des gonoductes. i.m. : intestin moyen - i.p. : intestin postérieur - ovd. : oviducte - p.♂ : orifice externe du spermiducte - spd. : spermiducte.

B : individu juvénile venant de se détacher de la mère : six segments cirrophores pourvus de petites soies sont formés. Vue dorsale. a. : antenne - a.m. : antenne médiane - c.l. : amas de cellules assurant le lien avec la mère - p : palpe - ur. : urite.

2. Les gonoductes : les trois espèces hermaphrodites étudiées ici présentent une disposition des conduits génitaux identique. En observant les animaux ventralement au fort grossissement, on distingue trois paires de gonoductes (Fig. 2, A). Les deux premières paires sont des spermiductes, formés chacun d'un coelomostome cilié, largement

ouvert dans la cavité coelomique dorso-latérale, prolongé vers l'arrière par un mince coelomoducte (spermiducte) cilié et longitudinal de 3 à 4 μ de diamètre, se dirigeant vers la face ventrale où s'ouvre le pore génital.

La première paire de coelomostomes s'ouvre dans le coelome en arrière du parapode S5, le spermiducte s'ouvrant à l'extérieur sur la face ventrale, au niveau de la bande ciliée transversale ciliée segmentaire du segment qui suit (S6).

La deuxième paire de spermiductes a la même disposition dans le segment suivant, les pores génitaux externes étant ici situés sur S7.

La troisième paire de coelomoductes se distingue des deux autres par la plus grande largeur des conduits ciliés (9 à 11 μ de diamètre) qui prolongent les deux coelomostomes en arrière de S7 : il s'agit ici, sans nul doute, d'oviductes.

Les observations suivantes confirment ces faits : en juin-juillet, chez la plupart des individus observés, les oviductes ne sont pas encore ouverts à l'extérieur alors que les deux paires de spermiductes laissent échapper des spermatozoïdes un à un. La maturation des éléments mâles est plus précoce que celle des éléments femelles : le coelome est en effet envahi par une très grande quantité de spermatozoïdes très mobiles, prêts à être évacués, alors que l'ovogenèse est en cours. Il est probable que les oviductes ne s'ouvrent que peu de temps avant la ponte.

En résumé, la disposition des gonoductes chez ces trois espèces hermaphrodites rappelle beaucoup ce qui a été observé chez *Nerillidium troglochaetoides* Remane, où les pores génitaux ont également l'emplacement de pores néphridiens. Les gonoductes sont portés par les mêmes segments mais, chez *Nerillidium*, une paire de spermiductes, la deuxième, manque. Les oviductes, portés chez ces genres différents par le huitième segment, s'ouvrent nettement ventralement chez *Nerillidium* et *Nerillidopsis*, alors que leur ouverture est probablement dorsale chez les *Mesonerilla* hermaphrodites ; cela conditionne la localisation des embryons, attachés ventralement chez *Nerillidium* et *Nerillidopsis* et dorsalement chez les *Mesonerilla*. Il faut noter aussi que, chez *Mesonerilla* comme chez *Nerillidium* et *Nerillidopsis*, chaque gonoducte est toujours un simple coelomoducte, sans association avec une néphridie, comme c'est le cas chez *Paranerilla limicola*.

B. Les gonades.

Les amas de cellules germinales sont accolés à la paroi interne des bulbes sétigères, plus précisément contre les muscles parapodiaux antérieurs des segments 4 à 9. Chez *M. roscovita*, il semble que, seul le 7^e segment fournit des ovogonies ; les autres segments fournissent des spermatogonies et tout le coelome est envahi par les éléments en spermatogenèse. Sur le vivant, les spermatozoïdes, très nombreux, sont visibles dans presque tout le corps : chez *M. roscovita*, un dissépiment, situé entre les segments 2 et 3, les empêche cependant de passer dans le coelome de la région antérieure.

Par contre, les ovocytes restent localisés : chez *M. armoricana*, Swedmark (1959) signale 2 à 4 gros ovocytes mûrs en même temps et localisés au niveau des segments 4 à 6. Chez *M. roscovita*, il n'y a généralement qu'un seul ovocyte volumineux à la fois, se développant dorsalement par rapport à l'intestin et se situant au niveau des segments 6 à 8. Comme l'a remarqué Lévi (1953), en avant de cet ovocyte en cours de vitellogenèse, on observe dorsalement au tube digestif, 20 à 30 jeunes ovocytes de petite taille (10 à 15 μ de diamètre) ; ils sont serrés les uns contre les autres, disposés d'un seul côté de l'intestin moyen et accolés à la région antérieure du gros ovocyte, en arrière du segment S5. Il est fort probable que ces petits ovocytes jouent le rôle d'éléments nourriciers vis-à-vis du gros qui serait un ovocyte privilégié.

A la différence de *Nerilla*, il n'y a pas ici, autour des ovaires, de poche coelomique à paroi nourricière, ni de glandes particulières associées aux oviductes (Goodrich 1912).

Des colorations in toto et des coupes histologiques, permettent de préciser que, dans le coelome, les gros ovocytes (130-150 μ de long dans leur plus grand diamètre) présentent, soit une vésicule germinative volumineuse (20-25 μ), pourvue d'un gros nucléole, soit un noyau bloqué en début d'anaphase de première division méiotique, lorsque la vitellogenèse est achevée. Les chromosomes sont alors bien visibles sur le fuseau achromatique qui mesure environ 17 μ entre les deux asters.

A ce stade, le fuseau de maturation occupe une position à peu près centrale dans l'ovocyte. Cela a été étudié chez *M. roscovita*.

Jusqu'à présent, les globules polaires n'ont jamais été observés sur ces ovocytes coelomiques, pas plus que l'aster spermatique : il est très probable que les divisions de maturation de l'ovocyte ainsi que la fécondation s'effectuent à l'extérieur, après la ponte.

C. Les individus porteurs d'embryons.

C'est Wilke (1953) qui, la première, a observé la gestation externe chez les Nerillidae, plus précisément chez *Nerillidium mediterraneum* Remane et chez *Mesonerilla intermedia* ; cette dernière espèce peut porter jusqu'à quatre embryons à la fois, ceux-ci étant attachés à la face dorsale du corps de la mère.

Parmi les trois espèces hermaphrodites étudiées, seule *M. fagei* semble porter ses embryons. Cette espèce peut porter deux embryons à la fois, sur la face dorsale du 8^e segment ; les deux œufs ne sont cependant pas pondus en même temps.

En effet, la figure 2, B représente un jeune individu pourvu de six segments sétigères, qui était encore lié à la mère ainsi qu'une autre larve plus jeune à métamérie à peine ébauchée. Le point d'attache de l'embryon sur la mère se situe sur la partie antérieure et dorsale de la tête de la larve (espace compris entre les trois antennes). Le nombre de segments larvaires est de cinq mais un sixième segment apparaît rapidement ; le jeune possède les ébauches de trois antennes, de deux palpes, de cirres parapodiaux et de deux urites. Les parapodes sont pourvus de quelques petites soies capillaires

denticulées, apparues les premières et de petites soies composées. Les soies capillaires denticulées s'observent également dans les faisceaux sétigères des derniers segments du corps d'individus non adultes (sept sétigères) de *M. roscovita*. Les soies capillaires denticulées sont donc des soies juvéniles chez certaines *Mesonerilla* comme cela a déjà été signalé (Jouin 1967, p. 108).

II. — ÉTUDE DES ESPÈCES GONOCHORIQUES : *Mesonerilla intermedia* ET *M. biantennata*.

Alors que les trois espèces hermaphrodites qui viennent d'être étudiées sont de dimensions et de morphologie voisines, les deux espèces gonochoriques *M. intermedia* et *M. biantennata* sont à beaucoup de points de vue bien différentes et paraissent fort éloignées l'une de l'autre. *M. biantennata* est la plus petite *Mesonerilla* connue (600 μ de long et 40 μ de large, appendices non compris) et elle se rapproche par plusieurs caractères des *Nerillidium*. De grande taille (1 200 μ de long et 150 μ de large, appendices non compris), *M. intermedia* est, au contraire, pourvue de différenciations morphologiques uniques dans le genre *Mesonerilla* et même dans la famille des *Nerillidae* et qui en font une des espèces les plus évoluées de cette famille.

Étude de *Mesonerilla intermedia*.

A. Remarques morphologiques.

Chez cette espèce de grande taille, des organes céphaliques nouveaux ont été découverts : leur étude n'a pas encore pu être approfondie et leur description seule fait l'objet de ce paragraphe.

Ces organes pairs, superficiels, présents chez tous les individus, mâles comme femelles, sont situés dorsalement sur la tête (Fig. 3, C et D), au même niveau que les organes nucaux, immédiatement en arrière du cerveau. Observés en vue dorsale sur un animal vivant, chacun d'eux a la forme d'un anneau vu de profil, mesurant environ 34 μ dans son plus grand diamètre : chaque anneau semble formé par de longues fibrilles, enroulées à la manière d'un écheveau autour d'une cavité centrale contenant de petits granules agités de mouvements browniens. Les fibrilles sont d'une finesse comparable à celle des cils vibratiles de l'organe nucal par exemple. Ces organes très superficiels sont probablement en communication avec l'extérieur.

De tels organes manquent totalement chez toutes les autres espèces du genre *Mesonerilla* et chez tous les *Nerillidae* que j'ai pu étudier jusqu'ici.

La fixation (liquide de Bouin) fait apparaître autour d'eux deux espaces assez larges limités par une mince membrane, chaque organe fibrillaire paraissant ainsi logé dans une cavité qui n'est pas évidente sur le vivant. De plus, sur coupe histologique, ils sont visiblement reliés en un point à la cavité qui les loge.

La structure et le rôle de ces organes sont encore inconnus ; il faut préciser seulement qu'ils sont situés juste au-dessus d'un carrefour de plusieurs faisceaux musculaires qui se trouve à l'arrière du cerveau (muscles longitudinaux dorsaux, muscles des antennes, des organes nucaux, des palpes et muscles longitudinaux latéro-ventraux).

Ces organes probablement sensoriels, interviendraient peut-être dans l'orientation de la locomotion.

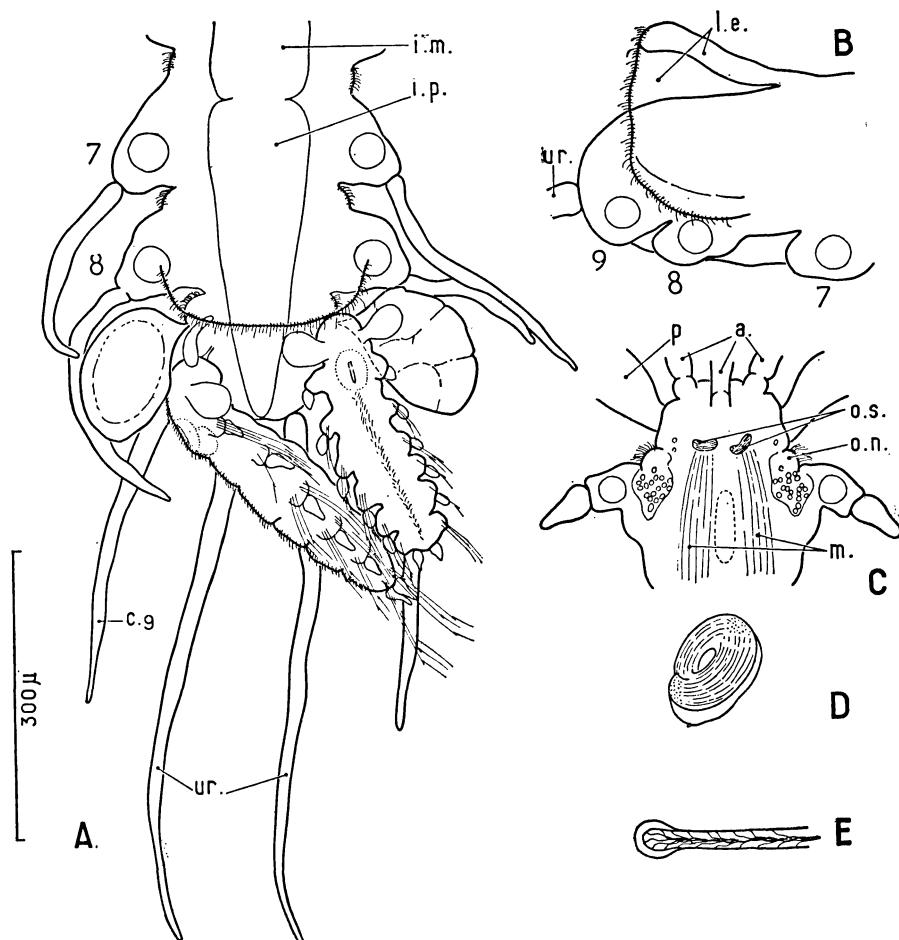


FIG. 3
Mesonerilla intermedia Wilke.

A : vue dorsale d'une femelle portant deux jeunes individus et deux embryons, qui cachent le 9^e segment du corps. C.9 : cirre du 9^e parapode - i.m. : intestin moyen - i.p. : intestin postérieur - ur. : urites.

B : une femelle vue de profil montrant la lame épidermique protectrice dorsale : l.e.

C : région antérieure et segment pharyngien en vue dorsale, montrant l'emplacement des organes sensoriels (?). a : départ des trois antennes - m. : muscles longitudinaux dorsaux - o.n. : organe nucal - o.s. : organe sensoriel (?) - p. : départ d'un palpe.

D : un des organes sensoriels (?) vu à un fort grossissement.

E : aspect de l'extrémité initiale d'une entéronéphridie, sur le vivant.

B. Étude des individus femelles.

Mesonerilla intermedia présente un dimorphisme sexuel jusqu'ici unique dans la famille : la femelle possède en effet une sorte d'élytre dorsale (1), large lame épidermique dont le bord libre est cilié et qui s'étend dorsalement en arrière du 8^e segment (Fig. 3, A et B). Largement décollée de la paroi dorsale du corps, elle recouvre partiellement et protège des chocs pendant le déplacement, les embryons attachés sous elle, à la surface du corps, entre les segments 8 et 9.

Une paire d'oviductes est présente, dont seules les ouvertures ciliées coelomiques sont visibles juste en arrière des parapodes S7. Les orifices externes probablement dorso-latéraux sont difficiles à voir.

Les ovogones prennent naissance au niveau des parapodes du 8^e segment. Les ovocytes évoluent dans le coelome en se portant vers l'avant du point de naissance des ovogones. Il y a généralement deux gros ovocytes en vitellogenèse, chacun d'eux étant allongé dans le coelome de part et d'autre de l'intestin postérieur et intimement accolé à la paroi de celui-ci. Ils sont ainsi en contact étroit avec les entéronéphridies qui cheminent sur la paroi externe de l'intestin postérieur.

Les entéronéphridies, déjà signalées chez les Nerillidae (Jouin 1967) ont pu être étudiées en détail chez cette espèce : elles sont en effet particulièrement bien visibles ici, sur le vivant comme sur coupe histologique.

Sur un individu vivant, légèrement comprimé par la lamelle et après plusieurs minutes d'observation, elles se montrent formées à leur début (c'est-à-dire entre le pygidium et le 9^e segment) par une ampoule de 12 μ de large et dont la paroi hyaline mesure environ 3 μ d'épaisseur. A l'intérieur, quelques cils espacés (8 environ), sont insérés sur la paroi du canal qui prend naissance dans l'ampoule. Le canal entéronéphridien remonte le long de l'intestin postérieur et se jette dans l'intestin moyen juste avant le diaphragme qui sépare ces deux régions de l'intestin ; ce trajet représente une longueur d'environ 370 μ . La lumière du canal mesure à peu près 6 μ et les cils qui y battent de l'arrière vers l'avant, se renouvellent le long du canal et sont espacés les uns des autres d'environ 4 μ . Chez *M. intermedia*, on compte généralement 6 canaux entéronéphridiens à la surface de l'intestin postérieur. Ces canaux ne sont pas en saillie sur l'intestin mais logés à la surface de cellules moins hautes que les cellules voisines, ou bien entre les parois de cellules intestinales, légèrement écartées les unes des autres à leurs extrémités ; enfin, ils semblent recouverts par l'épithélium coelomique qui enveloppe l'intestin.

Les deux gros ovocytes se situent contre l'intestin postérieur et chacun d'eux s'étend du début du 7^e segment à la fin du 8^e. Ils

(1) L'élytre dorsale semble n'apparaître que vers la fin de la première vitellogenèse : chez une jeune femelle, elle n'est pas encore présente, alors que dans le coelome, dorsalement, entre les parapodes 7 et 8, on peut voir un ovocyte en croissance déjà volumineux (45 μ) et plusieurs petits en arrière de celui-ci, au niveau du parapode S8.

atteignent ainsi une longueur de 200 μ environ dans leur plus grand diamètre. Deux autres ovocytes plus petits mais en cours de vitellogenèse également, sont accolés chacun latéralement à un gros ovocyte. De la sorte, quatre ovocytes à la fois mûrissent dans le coelome, les deux plus âgés étant accolés à l'intestin, les deux plus jeunes (d'abord latéraux) occupant ensuite cette même place lorsqu'elle est libérée des deux premiers après la ponte. La femelle qui porte longtemps ses embryons peut ainsi, chez cette espèce, en porter quatre à la fois.

Les très jeunes ovocytes restent localisés latéralement dans le coelome en arrière des gros ovocytes c'est-à-dire dans le huitième segment.

Les deux gros ovocytes en vitellogenèse ont une vésicule germinative volumineuse (22 μ) et un gros nucléole ; les chromosomes ne sont pas visibles. A la fin de la vitellogenèse, apparaît l'appareil mitotique situé presqu'au centre de l'ovocyte : il est bien visible après coloration sur coupes ou in toto et mesure du centre d'un aster au centre de l'autre environ 32 μ . Les chromosomes sur le fuseau sont bloqués en métaphase de première division méiotique et il est fort probable que, comme chez les espèces étudiées précédemment, les divisions de maturation de l'ovocyte s'effectuent soit pendant la ponte, soit, comme la fécondation, après la ponte.

C. Les femelles gestantes.

Effectivement, comme l'a signalé Wilke, il peut y avoir jusqu'à quatre embryons attachés dorsalement sur la femelle entre les segments 8 et 9 ; en raison du déroulement de l'ovogenèse, examiné précédemment, les embryons sont par deux à peu près au même stade de développement.

Les embryons et les œufs sont liés à l'épiderme dorsal de la mère par un filament résistant, s'attachant sur les embryons à la partie tout à fait dorsale et antérieure de la tête. Les embryons ont ainsi la face ventrale dirigée vers le haut, leur face dorsale étant contre le dos de la mère.

Comme pour *M. fagei*, il est probable que cette disposition de la larve liée à la mère par sa région céphalique, provient de l'orientation à la ponte de l'œuf qui se fixerait à la mère par le pôle animal.

Chez ces deux espèces, le nombre de segments larvaires est de cinq et les larves se ressemblent beaucoup. Sur la Fig. 3, A, les deux jeunes mesurent respectivement 325 et 265 μ et ont déjà six segments sétigères (portant de petits cirres et des soies composées), deux palpes, trois antennes et deux urites. Les bulbes pharyngiens de petite taille sont formés, la bande ciliée ventrale est présente.

Les soies apparaissent tardivement chez les jeunes *M. intermedia* ; fait remarquable, ce sont d'emblée des soies composées qui sont formées à chaque parapode. Elles n'apparaissent que chez de jeunes individus dont les segments sont déjà pourvus de petits cirres parapodiaux, la tête possédant antennes et palpes. Les articles des soies sont évidemment formés les premiers ; ils sont courts et ne présentent pas de

denticulations. Les crochets qui terminent les hampes sont bien visibles, soit à l'extérieur du corps pour les soies âgées, soit dans les bulbes sétigères pour les soies les plus jeunes. Chez *M. intermedia*, il n'y a donc pas de soies larvaires. Celles-ci sont par contre très développées chez *M. biantennata*.

Comme chez *M. fagei*, les jeunes restent longtemps liés à la mère : ils ne s'en détachent que lorsqu'ils mesurent environ 330 μ de long et possèdent 6 segments sétigères. A ce stade, on les voit se contorsionner activement et c'est probablement par leurs mouvements qu'ils arrivent à rompre l'attache avec la mère.

D. Étude des individus mâles.

Deux paires de spermiductes sont présentes : la paire la plus visible débouche dans un pore génital médian net, situé dans la bande ciliée ventrale, en arrière du 6^e segment, les coelomostomes étant situés en arrière des parapodes S5. Une autre paire de spermiductes, plus difficile à discerner, débouche dans la bande ciliée ventrale au niveau du segment précédent (S5) par un orifice commun peu évident ; les coelomostomes s'ouvrent dans le coelome en arrière des parapodes S4.

Les gonades sont localisées en avant des bulbes sétigères de trois segments successifs 6, 7 et 8. Les spermatozoïdes occupent tout le coelome en arrière du 3^e segment.

Chez *M. intermedia*, il y a donc deux paires de spermiductes comme chez les *Mesonerilla* hermaphrodites, mais leur emplacement n'est pas le même dans les segments fertiles, la première paire ayant une disposition plus antérieure ici. Les spermiductes sont ici convergents, à la différence de ceux des *Mesonerilla* hermaphrodites qui sont séparés ; ils convergent paire par paire, à la différence de ceux de *Nerilla* où un pore génital commun aux trois paires de spermiductes s'ouvre ventralement au niveau du 7^e segment (voir Tableau I).

Étude de *Mesonerilla biantennata*.

Aucun dimorphisme sexuel n'est apparent chez cette espèce.

A. Étude des individus femelles.

Sur le vivant, on voit nettement les oviductes qui s'ouvrent à l'extérieur dorso-latéralement en arrière des parapodes du 8^e segment (Fig. 4, A), leurs coelomostomes étant situés en arrière des parapodes du 7^e segment. Il n'y a qu'un seul ovocyte volumineux dans le coelome et les gonades situées à droite et à gauche de l'intestin fonctionnent alternativement. Sur la figure 4, A, à gauche, l'embryon se développe en restant lié à l'oviducte maternel, tandis qu'à droite dans le coelome, un gros ovocyte achève sa vitellogenèse. A sa suite sont accolés de nombreux petits ovocytes à rôle nourricier.

Les ovaires se situent au niveau du 8^e segment. L'ovocyte privilégié

est toujours situé chez cette espèce en avant des jeunes ovocytes ; il s'étend généralement du niveau du 6^e parapode jusqu'en avant du 8^e où se trouvent tassés les jeunes ovocytes ou bien seulement les ovogonies, lorsque l'ovocyte privilégié a terminé sa vitellogenèse.

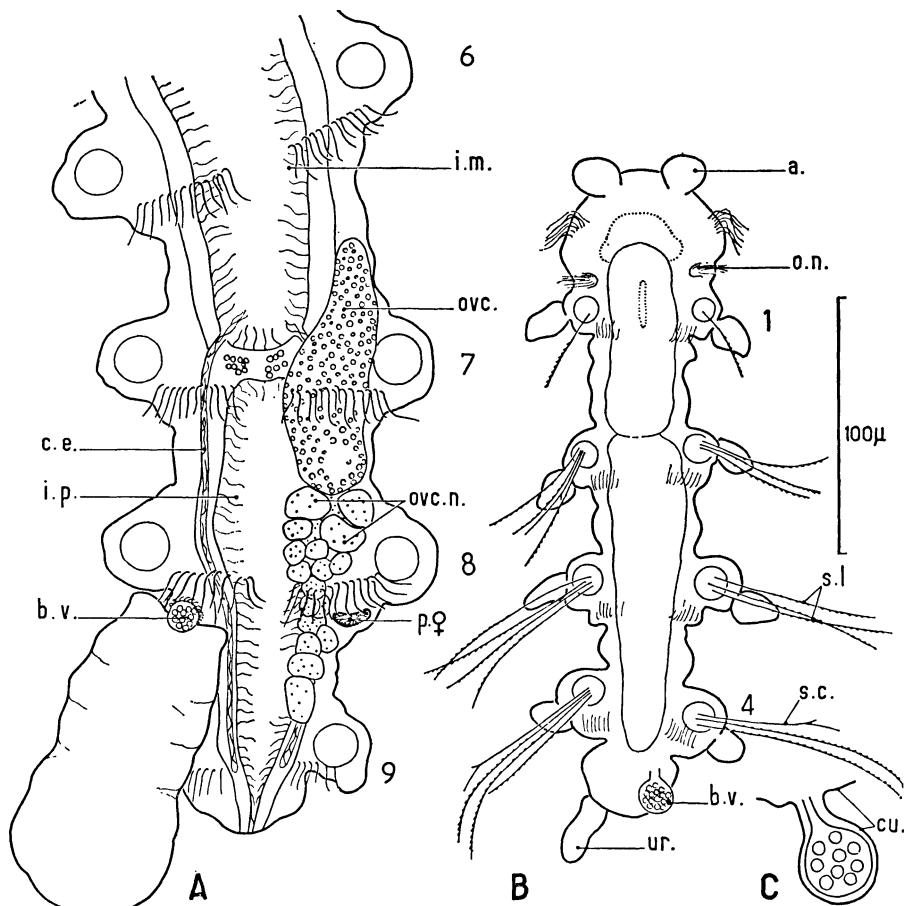


FIG. 4
Mesonerilla biantennata Jouin.

A : vue dorsale simplifiée d'une femelle portant une jeune larve. b.v. : bouton vitellin retenu dans l'orifice de ponte - c.e. : canal entéronéphridien - i.m. : intestin moyen - i.p. : intestin postérieur - ovc. : ovocyte - ovc.n. : ovocytes nourriciers - p.♀ : orifice externe de l'oviducte.

B : individu juvénile venant de quitter sa mère, vue dorsale. a. : antenne - b.v. : bouton vitellin - o.n. : organe nucal - s.c. : soie composée - s.l. : soies larvaires - ur. : urite.

C : détail du bouton vitellin recouvert d'une cuticule mince : cu., en continuité avec la cuticule du corps de la larve.

L'échelle est la même pour A et B.

Une étude histologique montre en effet, que le gros ovocyte absorbe les petits ovocytes situés à son voisinage dans sa région postérieure. Dans cet ovocyte privilégié, la vésicule germinative se situe vers l'arrière pendant la vitellogenèse, très près des petits ovocytes.

Les limites cellulaires de ceux-ci deviennent peu visibles et ils sont progressivement incorporés à la région postérieure de l'ovocyte privilégié qui représente ici le pôle végétatif.

De plus, après la ponte, l'ovocyte reste attaché à l'oviducte maternel par un bouton vitellin qui est fort probablement l'un de ces ovocytes nourriciers incomplètement absorbé par le gros ovocyte.

L'ovocyte privilégié se développe au contact de l'intestin postérieur sur la paroi duquel on observe chez cette espèce deux canaux entéro-néphridiens, bien visibles sur le vivant. La largeur des canaux entéro-néphridiens est d'environ 3 μ , la largeur des oviductes d'environ 5 μ .

A la fin de la vitellogenèse, la vésicule germinative (15 μ de diamètre environ), disparaît et le premier fuseau de maturation portant les chromosomes bloqués en début d'anaphase, est alors bien visible. Comme chez les autres espèces, il semble que l'émission des globules polaires n'ait pas lieu dans le coelome mais comme la fécondation, à l'extérieur après la ponte.

B. Les femelles gestantes.

M. biantennata présente une originalité certaine dans le port de l'embryon : celui-ci est en effet porté dorsalement par la mère, comme chez les autres *Mesonerilla*, mais il lui est relié par sa région pygidiale, comme chez *Nerillidium* et *Nerillidopsis*. De plus, un bouton vitellin s'attache à la partie postérieure du corps de l'embryon (ou au pôle végétatif de l'œuf) par un col étroit et reste retenu dans l'oviducte maternel tout près de l'orifice de ponte. Cela a été observé régulièrement sur tous les embryons ou toutes les larves portées par des femelles gestantes. La figure 4, B et C montre ce bouton vitellin qui, dans tous les cas observés, est solidement attaché à la face dorsale de la partie postérieure de l'embryon ; il est enveloppé d'une mince cuticule en continuité avec celle qui revêt le jeune. L'examen histologique montre que ce bouton ne contient pas de noyau : il représente probablement un ovocyte nourricier dégénéré, accolé au pôle végétatif de l'œuf et ayant perdu son noyau. *M. biantennata* ne développe qu'un seul ovocyte et ne porte en conséquence qu'un seul embryon à la fois ; cela est évidemment, comme pour les différents *Nerillidium*, une des conséquences de la réduction de taille de ces espèces.

C. Morphologie de la jeune larve.

Le nombre de segments larvaires est ici de quatre seulement, alors qu'il est de cinq chez *M. intermedia* et *M. fagei*. Chez *Nerillidium*, il y a trois segments larvaires et il y en a quatre chez *Nerillidopsis*. Le stade à quatre segments se prolonge chez *M. biantennata* et dure probablement pendant toute la période larvaire où le jeune reste lié à la mère. En effet, des larves âgées, encore reliées à la mère et mesurant 250 μ ne comportent que quatre segments ; ceux-ci sont pourvus de longues soies capillaires et denticulées très semblables aux soies des *Nerillidium* adultes, tandis que des soies composées commencent à apparaître (Fig. 4, B). Le début de la croissance post-larvaire — c'est-à-dire l'apparition d'un 5^e segment né de la croissance pré-pygidiale — est retardé, alors que *M. intermedia* et *M. fagei* ont

une croissance plus continue, un sixième segment apparaissant rapidement après les cinq segments larvaires. Les figures 4, B et 2, B permettent de comparer la morphologie de ces deux types de larves.

D. Étude des individus mâles.

Ils ne possèdent chez cette espèce qu'une seule paire de spermiductes, confluents et situés antérieurement ; l'orifice génital mâle impair se trouve en effet dans la bande ciliée ventrale, au niveau du 5^e segment, les deux coelomostomes s'ouvrant en arrière des bulbes sétingères du segment S4 (Fig. 5). Des glandes épidermiques contenant

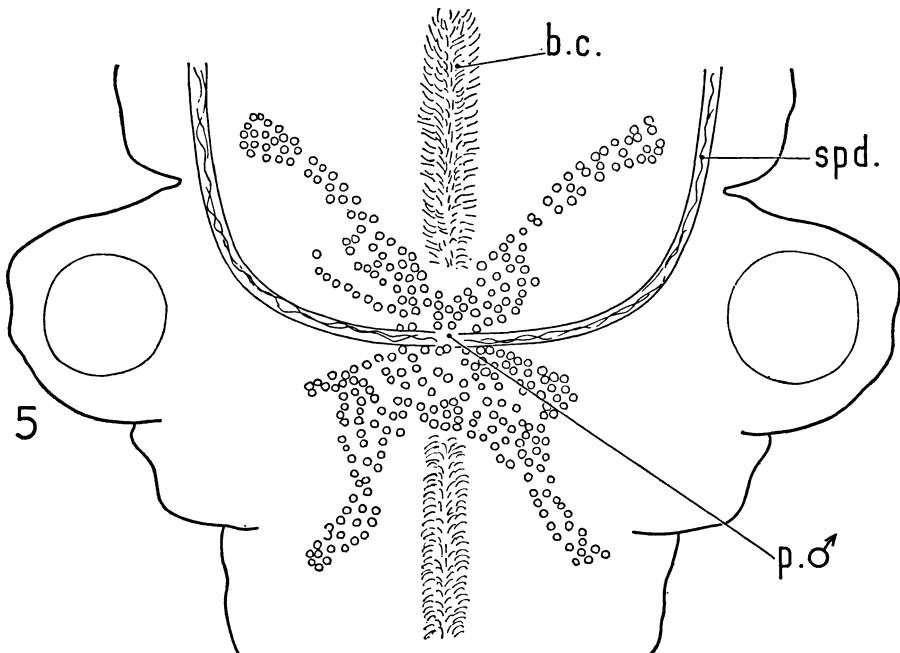


FIG. 5
Mesonerilla biantennata.

Vue ventrale d'un individu mâle, montrant une partie des différenciations glandulaires de l'épiderme, autour de l'orifice des spermiductes sur le 5^e segment.
b.c. : bande ciliée ventrale - p.♂ : pore génital mâle - spd. : spermiducte.

des grains sphériques sont bien développées dans l'épiderme autour de l'orifice externe des spermiductes. Ces glandes forment des bourrelets latéro-ventraux dans le 5^e segment : une paire de bourrelets glandulaires se trouve en avant du parapode S5 et deux paires en arrière, c'est-à-dire entre S5 et S6.

Les spermiductes apparaissent précocement : ils sont déjà présents chez des individus juvéniles ne possédant que 7 segments.

Les spermatogonies se forment en avant des bulbes sétingères des segments 7, 8 et 9 et les éléments en spermatogenèse, ainsi que les spermatozoïdes envahissent le coelome, mais ne passent pas en avant du 2^e segment.

La présence d'une seule paire de spermiductes chez *M. biantennata*, alors que les autres espèces du genre en ont deux, est un caractère régressif lié à la diminution de taille comme chez *Nerillidium* et *Nerillidopsis*.

III. — ÉTUDE DE MEGANERILLA CLAVATA.

Cette espèce n'a pas pu être récoltée en abondance ; cependant, les quelques spécimens examinés montrent que l'espèce est gonochorique et permettent, de plus, de préciser deux caractères morphologiques non signalés jusqu'ici : la présence de fouets sensoriels péri-buccaux et l'aspect des soies.

A. Remarques morphologiques.

La figure 6, A et B, montre une des particularités du genre *Meganerilla* : l'existence de fouets sensoriels péri-buccaux. Sur la face

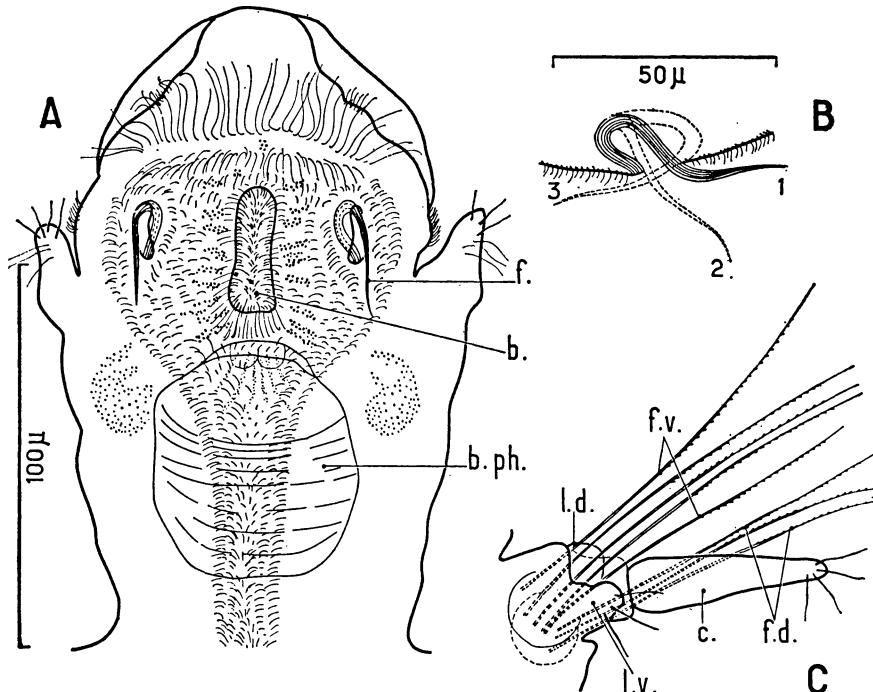


FIG. 6
Meganerilla clavata Magagnini.

A : vue ventrale de l'extrémité antérieure (appendices céphaliques et soies du segment pharyngien non représentés). b. : bouche - b.ph. : bulbe pharyngien - f. : fouet péri-buccal.

B : détail d'un fouet péri-buccal vu de profil : en 1 : redressé vers l'avant, en 3 : position de repos.

C : vue ventrale du 3^e parapode. c. : cirre parapodial - f.d. : faisceau dorsal de soies - f.v. : faisceau ventral compris entre un lobe dorsal : l.d. et un lobe ventral : l.v.

ventrale de la tête, en effet, on peut voir deux fouets sensoriels logés chacun dans une cavité ovale, de part et d'autre de la bouche. Ces fouets, qui atteignent environ 60μ de long, sont formés chacun d'une touffe de longs cils qui restent liés entre eux.

Examинés sur le vivant, ces deux fouets qui s'insèrent à la partie postérieure de la fossette qui les loge, battent d'un mouvement brusque de l'avant vers l'arrière, après une lente préparation à ce mouvement, l'extrémité du fouet se redressant lentement vers l'avant.

Ces organes présents chez les deux sexes, ont été également observés chez *M. swedmarki* et sont tout à fait originaux dans la famille des Nerillidae. Ils jouent probablement un rôle dans la collecte des particules alimentaires et représenteraient peut-être une adaptation à un mode de vie semi-sédentaire.

Les soies sont capillaires et denticulées sur une bonne partie de leur longueur chez *M. clavata*; elles se rapprochent en cela de celles de *Nerilla* et de *Nerillidium*. Le parapode, représenté sur la figure 6, C, montre l'aspect des soies et le cirre parapodial compris entre les deux faisceaux de soies selon la disposition classique des Nerillidae; de plus un petit lobe ventral porte, comme le cirre, quelques cils sensoriels raides; ce petit lobe peut être observé chez d'autres Nerillidae, *Mesonerilla biantennata* par exemple.

B. Les individus femelles.

Le petit nombre d'individus récoltés ne permet pas de donner de précisions sur la taille et le nombre des ovocytes, ni sur les caractéristiques de l'ovogénèse. Une paire de larges oviductes est visible en arrière des bulbes sétières du 7^e segment; ils s'ouvrent ventralement à l'extérieur sur le 8^e segment. Comme chez les autres Nerillidae, la fécondation est probablement externe, le sperme n'ayant pas été jusqu'à présent observé dans le coelome des femelles.

C. Les individus mâles.

Malgré la grande taille de l'espèce, une seule paire de spermiductes a été discernée: leurs orifices externes sont situés latéralement sur les parapodes du 8^e segment et en arrière de la bande ciliée transversale segmentaire (Fig. 7). Chaque spermiducte possède un entonnoir coelomique cilié, situé en arrière du parapode S7; dans le canal qui suit le coelomostome, environ au milieu de sa longueur, une frange de cils courts à battements synchrones est implantée dans la paroi du canal et joue certainement un rôle efficace dans l'acheminement des spermatozoïdes vers l'arrière. Une autre touffe de cils se situe également tout près de l'orifice externe de chacun des spermiductes: ces cils sont longs (20μ environ) et sortent largement du pore génital.

On observe encore sur ce même segment, à peu près à mi-chemin entre la bande ciliée ventrale et les pores génitaux mâles, deux fossettes à revêtement cuticulaire, bien visibles et creuses, ayant l'allure de petites ventouses; au-dessous de ces fossettes se trouve une zone granuleuse. Sur le spécimen dessiné sur le vivant, figure 7, un sper-

matozoïde était logé dans l'une de ces fossettes : elles interviennent probablement dans la fécondation et rappellent les « suckers » décrits par Aiyar et Alikunhi (1940) chez *Pisionidens indica*.

Les spermatogonies prennent naissance au niveau des parapodes 6, 7 et 8 ; le coelome est occupé par des spermatoctyes et des spermatides jusqu'au niveau des parapodes du 4^e segment. Comparés à ceux

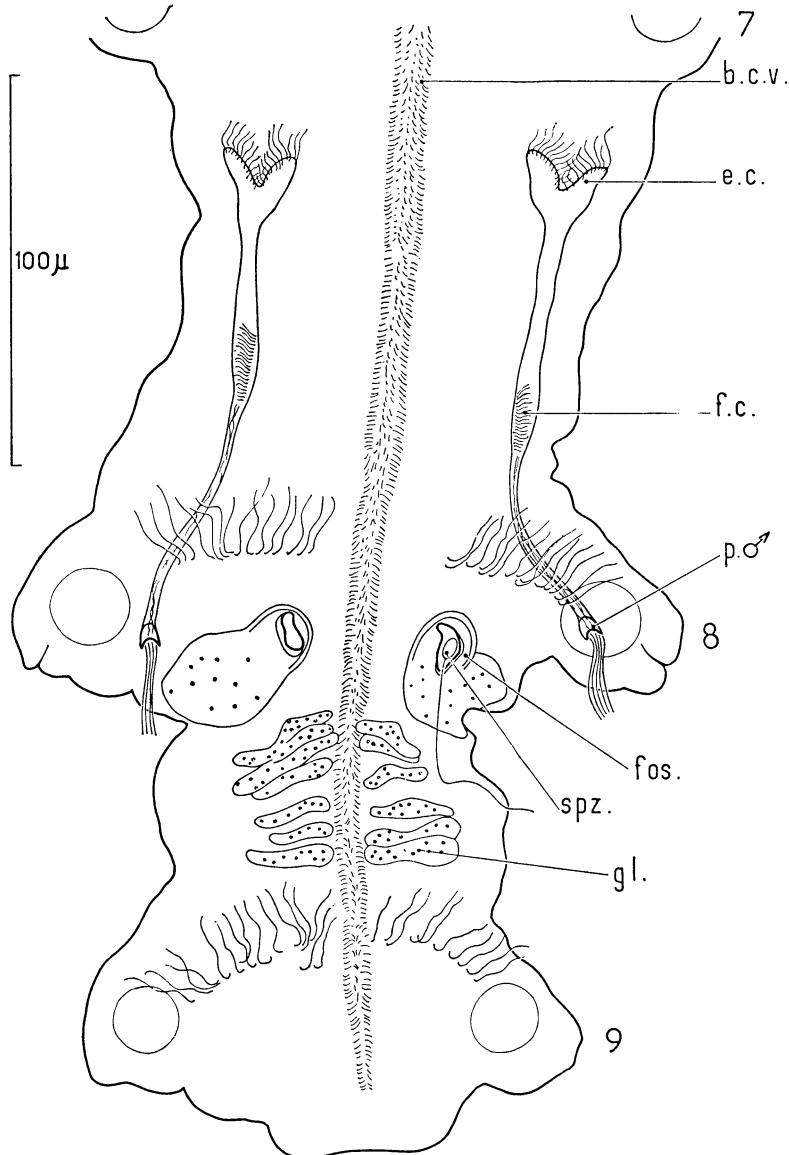


FIG. 7
Meganerilla clavata.

Vue ventrale d'un individu mâle. b.c.v. : bande ciliée ventrale - e.c. : entonnoir coelomique du spermiducte - f.c. : frange ciliée à l'intérieur du spermiducte - fos. : fossette cuticulaire dans laquelle est logé un spermatozoïde : spz. - gl. : glandes épidermiques - p.♂ : orifice externe du spermiducte.

des autres espèces, les spermatozoïdes de *Meganerilla* sont de grande taille, comme l'a remarqué Boaden (1961) ; cependant, chez *M. clavata*, le flagelle du spermatozoïde n'est pas aussi long que chez *M. swedmarki* Boaden.

Comme chez les *Mesonerilla*, la spermatogenèse est précoce : en effet, le coelome d'un jeune individu ne possédant que 7 segments sétigères, contient déjà des spermatides, alors que le segment où se différencieront les spermiductes n'est pas encore formé.

Meganerilla clavata présente plusieurs particularités dans la disposition et la morphologie des spermiductes :

— c'est le même segment, le 8^e, qui porte les orifices génitaux chez le mâle et chez la femelle, ce qui n'est jamais le cas chez les *Mesonerilla* gonochoriques. Le 8^e segment porte les orifices de ponte chez la plupart des Nerillidae étudiés jusqu'ici : c'est le cas pour 10 espèces sur 14 ;

— les spermiductes ont une morphologie plus complexe que chez les autres espèces : deux paires de touffes ciliées s'ajoutent à la ciliation banale du spermiducte ;

— l'emplacement des pores génitaux mâles, situés latéralement près des parapodes du 8^e segment et la présence de fossettes sur ce même segment, sont des particularités intéressantes.

IV. — LES SPERMATOPHORES DE NERILLA ANTENNATA

Lorsque des individus mâles et femelles sont mis en élevage dans un même godet, de nombreux petits spermatophores ovoïdes (18 μ de long environ) sont déposés sur les œufs fraîchement pondus et tout autour de ceux-ci contre les parois du godet d'élevage. Les spermatophores déposés sur les œufs s'y attachent par un col étroit et court ; ceux qui sont déposés par petits groupes autour de la ponte sont fixés au support par de fins prolongements qui s'enchevêtrent entre eux. Chaque spermatophore contient deux spirales de spermatozoïdes formées autour de deux cytophores ; ces cytophores et leurs spermatozoïdes sont nombreux dans le coelome des mâles (voir Magagnini 1965, p. 41).

Les dimensions des spermatophores et leur forme ovoïde sont à rapprocher de celles de l'orifice génital mâle, dont les deux lèvres, légèrement saillantes, seraient non pas un organe copulateur (selon Goodrich 1912, p. 410), mais un organe apte à mouler et à déposer les spermatophores un à un. Une étude de ces phénomènes, des divisions de maturation et de la fécondation est en cours.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

Le tableau I regroupe les différentes modalités dans la disposition et le nombre de gonoductes pour 12 espèces de Nerillidae. On peut en tirer les conclusions suivantes :

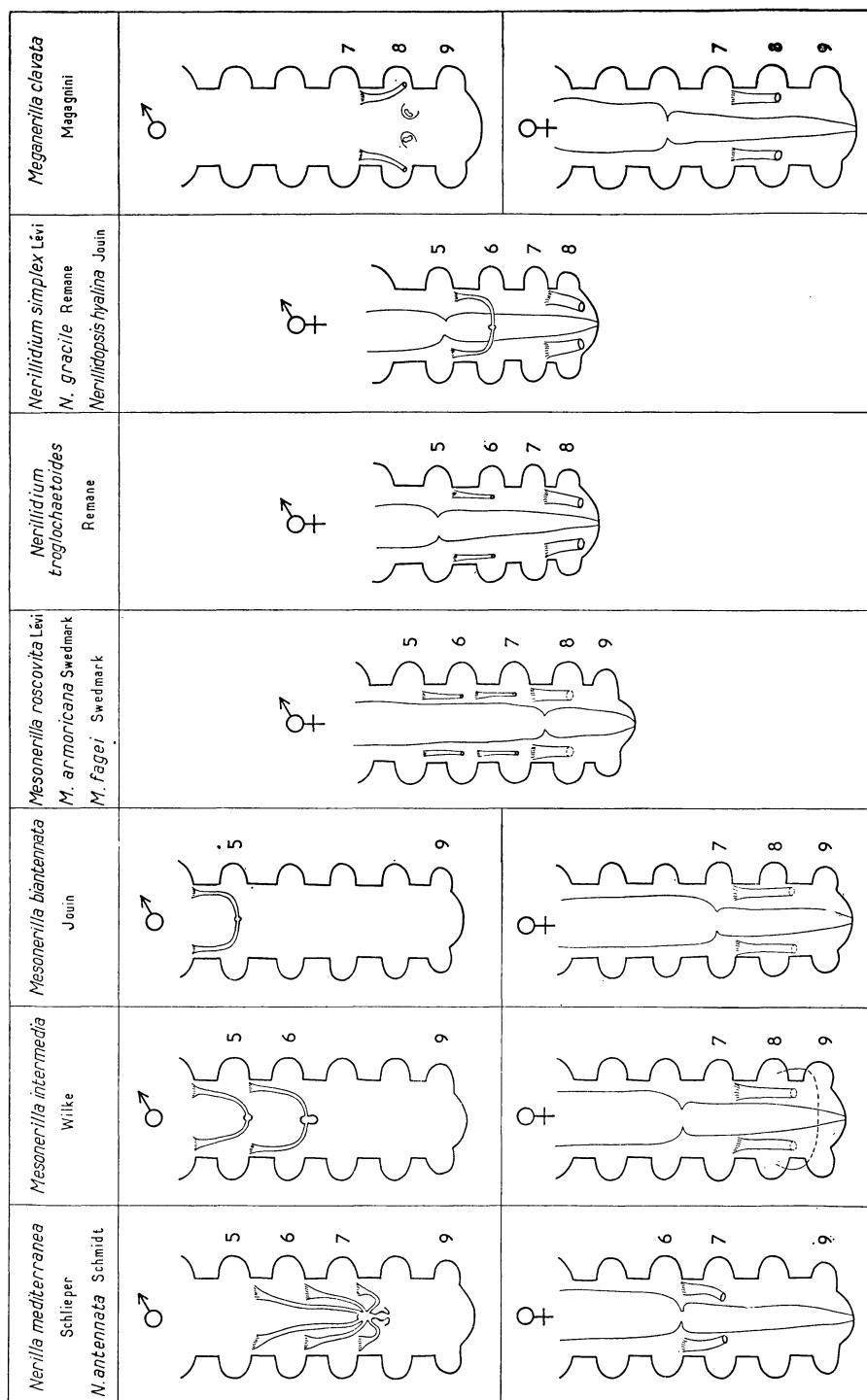


TABLEAU I

Schémas représentant les différentes modalités dans la disposition et le nombre des gonoductes chez douze espèces de Nerillidae (tous les dessins étant en vue ventrale, l'ouverture des oviductes est représentée en pointillé chez les *Mesonerilla*). Les dimensions relatives des différentes espèces ne sont pas respectées.

1. les spermiductes sont généralement situés en avant des oviductes (sauf chez *Meganerilla* et *Nerilla*) et les pores génitaux mâles sont toujours ventraux ;

2. il y a généralement plusieurs paires de spermiductes : trois paires chez *Nerilla*, deux paires chez *Mesonerilla* (sauf chez *M. biantennata*), une paire chez cette dernière espèce, chez *Nerillidium*, *Nerillidopsis* et *Meganerilla clavata*. On peut dire que la réduction du nombre de spermiductes est corrélative de la diminution de taille ;

3. les spermiductes sont :

— soit séparés, leurs pores ayant l'emplacement de pores néphridiens : chez les espèces hermaphrodites du genre *Mesonerilla* et *Nerillidium troglochaetoides* ;

— soit convergents : chez les espèces gonochoriques du genre *Mesonerilla*, *Nerilla* qui est gonochorique, *Nerillidium gracile*, *N. simplex*, *Nerillidopsis hyalina*, tous les trois hermaphrodites ;

— soit divergents et voisins de fossettes cuticulaires : chez *Meganerilla clavata* ;

4. il n'y a qu'une seule paire d'oviductes même chez les espèces qui pondent plusieurs œufs ; les orifices de ponte, toujours séparés, situés en règle générale sur le 8^e segment (sauf chez *Nerilla*), sont primitivement ventraux, chez *Nerilla*, *Nerillidium*, *Nerillidopsis* et *Meganerilla* et sont déplacés vers la face dorsale chez *Mesonerilla*. L'étude anatomique et celle de l'ovogenèse permettent d'autre part, les remarques suivantes :

5. le nombre d'œufs (chez toutes les espèces étudiées ici, qui ont de gros œufs et un développement direct) est fonction de la place disponible dans le coelome pour le déroulement de l'ovogenèse ; cette place est proportionnelle à la taille des animaux et également à l'étendue de l'intestin postérieur, qui est bien plus étroit que l'intestin moyen ;

6. il y a probablement intervention d'ovocytes nourriciers dans la vitellogenèse de l'ovocyte privilégié ; d'autre part, le fait que l'ovocyte privilégié se développe en général contre la paroi de l'intestin postérieur et contre les entéronéphridies, permet de supposer qu'il tire profit de cet accrolement étroit, au cours de sa croissance ;

7. les phénomènes caryologiques de l'ovogenèse, semblent identiques dans les différents genres étudiés. A la fin de la vitellogenèse, les ovocytes se bloquent en métaphase ou début d'anaphase de première division méiotique, jusqu'à la ponte semble-t-il. Les divisions de maturation des ovocytes et la fécondation ont probablement lieu à l'extérieur chez tous les Nerillidae étudiés ici ;

8. après la ponte, les œufs de *Nerillidium*, *Nerillidopsis*, *Mesonerilla biantennata*, sont reliés par leur pôle végétatif à l'orifice de ponte et il est permis de supposer un lien trophique entre l'embryon et la mère. Les œufs de *M. fagei* et *M. intermedia* sont liés à l'épiderme dorsal de la mère par leur pôle animal. Il y a trois segments larvaires chez *Nerillidium*, quatre chez *Nerillidopsis* et *Mesonerilla biantennata* et cinq chez *Mesonerilla fagei*, *M. intermedia* et également chez *Nerilla* ;

9. l'ensemble des résultats obtenus met en évidence une parenté plus étroite qu'on ne le pensait entre le genre *Mesonerilla* et le groupe *Nerillidium* - *Nerillidopsis*.

Summary

Five species of *Mesonerilla* Remane, are investigated; three of them are hermaphroditic, *Mesonerilla roscovita* Lévi, *M. armoricana* Swedmark and *M. fagei* Swedmark. The nephridia and genital ducts are described and show an identical pattern in these three species. Two other species, *M. intermedia* Wilke and *M. biantennata* Jouin are dioecious; each is distinctive but *M. biantennata* is rather similar to *Nerillidium* Remane. In *Mesonerilla* as in *Nerillidium* and *Nerillidopsis* Jouin the eighth segment bears the spawning pores.

At the end of vitellogenesis, the first maturation spindle appears and the oocyte remains in the metaphase or anaphase stage in the coelom; maturation of the oocyte and fertilisation probably occur externally after spawning.

The different kinds of external brood protection and the young larvae are described in three species.

Meganerilla clavata Magagnini is dioecious: the genital pores are for both sexes on the eighth segment. The males show interesting sexual dimorphism.

Newly described cephalic organs, presumed to be sensory, are reported in *Mesonerilla intermedia* and *Meganerilla clavata*.

The production by the males of several small and ovoid spermatophores laid on the eggs and all around them is reported, for the first time, in *Nerilla antennata* and is new for the family Nerillidae.

Zusammenfassung

Von den fünf untersuchten Arten von *Mesonerilla* Remane, sind drei Hermaphroditen: *M. roscovita* Lévi, *M. armoricana* Swedmark und *M. fagei* Swedmark. Die Nephridien und Gonoducte zeigen bei diesen drei beschriebenen Arten dieselbe Lage. Die beiden anderen Arten: *M. intermedia* Wilke und *M. biantennata* Jouin sind getrenntgeschlechtlich, aber sie unterscheiden sich durch eine Anzahl anatomischer Merkmale; *M. biantennata* scheint dem Genus *Nerillidium* Remane nahe zu stehen. Bei allen *Mesonerilla* Arten, als auch bei *Nerillidium* und *Nerillidopsis* Jouin trägt das achte Segment die Genitalporen.

Die Oozyten sind am Ende der Vitellogenese im Stadium der Metaphase oder der Anaphase, und die Reifungsstadien sowie die Befruchtung findet aller Wahrscheinlichkeit nach, nach der Eiablage, außerhalb des Tieres statt. Die Art der äusseren Brutpflege und die jungen Larven sind bei drei Arten beschrieben worden.

Meganerilla clavata Magagnini ist getrenntgeschlechtlich: In beiden Geschlechtern trägt das achte Segment die Genitalporen. Die Männchen zeigen interessante Besonderheiten.

Die Kopfsinnorgane sind zum ersten Mal bei *Mesonerilla intermedia* und bei *Meganerilla clavata* beschrieben worden.

Bei *Nerilla antennata*, legen die Männchen, kurz nach dem Eierlegen der Weibchen, auf und um die Eier, viele kleinen eiformigen Spermatophoren. Dieses Ereignis wird zum ersten Mal hinsichtlich der Familie Nerillidae angemeldet.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AIYAR, R.G. et ALIKUNHI, K.H., 1940. — On a new Pisionid from the sandy beach Madras. *Rec. Ind. Mus.*, 42, 1, pp. 89-107.
- 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.*, 13, 27, pp. 553-559.
- DELACHAUX, TH., 1921. — Un Polychète d'eau douce cavernicole *Troglochaetus beranecki* nov. gen. nov. spec. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. Nat.*, 45, pp. 1-11.

- GOODRICH, E.S., 1912. — *Nerilla* an Archiannelid. *Quart. J. Micr. Sci.*, 57, pp. 397-425.
- JOUIN, C., 1963. — *Mesonerilla biantennata* n. sp., nouvelle Archiannélide Nerillidae de la région de Roscoff. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 257, pp. 4057-4060.
- JOUIN, C., 1966. — Hermaphrodisme chez *Nerillidopsis hyalina* n. g. n. sp. et chez *Nerillidium* Remane, Archiannélides Nerillidae. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 263, pp. 412-415.
- JOUIN, C., 1967. — Etude morphologique et anatomique de *Nerillidopsis hyalina* Jouin et de quelques *Nerillidium* Remane (Archiannélides Nerillidae). *Arch. Zool. exp. gén.*, 108, 1, pp. 97-110.
- JOUIN, C. et SWEDMARK, B., 1965. — *Paranerilla limicola* n. g. n. sp. Archiannélide Nerillidae du benthos vaseux marin. *Cah. Biol. Mar.* 4, pp. 201-218.
- LÉVI, C., 1953. — Archiannelides Nerillidae de la région de Roscoff. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90, N. et R., 2, pp. 64-70.
- 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.
- REMANE, A., 1925. — Diagnosen neuer Archianneliden. *Zool. Anz.*, 65, 1-2, pp. 15-17.
- REMANE, A., 1949. — Archianneliden der Familie Nerillidae aus Südwest-Afrika. *Kieler Meeresforsch.*, 6, pp. 45-50.
- SWEDMARK, B., 1959. — Archiannelides Nerillidae des côtes du Finistère. *Arch. Zool. exp. gén.*, 98, N. et R., 1, pp. 26-42.
- WILKE, U., 1953. — *Mesonerilla intermedia* nov. sp., ein neuer Archiannelide aus dem Golf von Neapel. *Zool. Anz.*, 150, 9-10, pp. 211-215.