

ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES
CHEZ UN APHRODITIEN INTERSTITIEL :
PHOLOE SWEDMARKI SP.N.⁽¹⁾.

par

Lucien Laubier

Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest Cedex, France.

Résumé

La découverte des premières Annélides Polychètes interstitielles remonte à peine à une quarantaine d'années. A l'heure actuelle, le nombre total d'espèces interstitielles décrites est de l'ordre d'une centaine. Jusqu'à présent, le vaste groupe des Aphroditoidae ne comprenait aucun représentant interstitiel. Quelques récoltes effectuées aux Bermudes par le Pr Swedmark et M. Lasserre ont permis de découvrir une espèce inédite de Sigalionidae interstitiel, *Pholoe swedmarki* sp. n., en compagnie de deux autres espèces de Pisionidae et de Syllidae interstitielles encore inconnues dans l'Atlantique tropical Ouest. Sur le plan morphologique, la comparaison de *P. swedmarki* sp. n. avec les autres espèces du genre met en évidence un certain nombre d'adaptations à la vie interstitielle : réduction de la taille du corps, réduction ou, au contraire, développement de certains appendices de la région antérieure, absence de pigmentation. Du point de vue biologique, *P. swedmarki* sp. n. présente un ensemble d'adaptations remarquables : réduction extrême du nombre d'œufs, allongement de la période de reproduction, gestation des embryons et des jeunes vers jusqu'à un stade ontogénétique très avancé. L'hypothèse d'une gestation intra-élytrale, impliquant une fécondation interne, est avancée. Par sa morphologie et sa biologie, *P. swedmarki* sp. n. constitue le premier exemple incontestable d'adaptation à la vie interstitielle chez un Aphroditoidae.

La découverte des premières Annélides Polychètes strictement interstitielles remonte à peine à une quarantaine d'années. A l'heure actuelle, le nombre total d'espèces d'Annélides Polychètes interstitielles est de l'ordre d'une centaine, appartenant à seize familles différentes au moins (Westheide, 1971). Jusqu'à présent, le vaste groupe des Aphroditoidae, dans lequel on reconnaît actuellement cinq familles distinctes, ne comprenait aucun représentant interstitiel. Quelques récoltes effectuées par B. Swedmark et P. Lasserre aux Bermudes ont rapporté plusieurs individus d'une espèce inédite de Sigalionidae, qui présente une série d'incontestables adaptations morphologiques et biologiques à la vie interstitielle.

A l'échelle de l'océan mondial, la répartition biogéographique des Annélides Polychètes interstitielles est encore très mal connue. Dans l'Atlantique tropical Nord-Ouest, les seules données existantes concer-

(1) Contribution n° 311 du Département scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.

nent l'île de Bimini, dans les Bahamas (Hartmann-Schröder, 1958 ; Renaud, 1956 ; Renaud-Debyser, 1963), zone relativement éloignée des Bermudes. L'étude de la petite collection récoltée aux Bermudes permet également de fournir, pour des espèces interstitielles déjà connues, une nouvelle localité.

Les récoltes ont été réalisées durant le mois de novembre 1973, dans deux stations légèrement différentes de l'île des Bermudes :

— Castle Inlet, par 2 mètres de profondeur, sur fond de sable corallien constitué par un mélange de sable moyen et de sable grossier à ripplemarks ;

— en face de Castle Island, dans le même type de sédiment, par 8 mètres de profondeur.

Dans les deux cas, de nombreux représentants interstitiels de différents groupes zoologiques ont été rencontrés : Nématodes, Archiannélides, Oligochètes (notamment une espèce inédite du genre *Grania*), Opisthobranches Acochlidiacés, etc. Parmi les Annélides Polychètes, outre *Pholoe swedmarki* sp. n., trois autres espèces ont été récoltées : *Plakosyllis brevipes*, *Pistone cf. laubieri* et un Chrysopetalidae malheureusement indéterminable (région antérieure en voie de régénération, dissymétrique).

Plakosyllis brevipes Hartmann-Schröder, 1956.

Cette petite espèce de Syllidien, abusivement rangée dans le genre *Eurysyllis* par certains auteurs (Gidholm, 1962 ; Tenerelli, 1966), a été rencontrée sur les côtes françaises, en Méditerranée et en Manche occidentale, puis retrouvée dans des sables coralliens de Nouvelle-Calédonie (Laubier, 1967 a). La découverte de cette espèce aux Bermudes confirme le caractère cosmopolite de sa répartition biogéographique. En même temps, elle conduit à mettre en doute la validité de la seconde espèce du genre, découverte sur les côtes de Californie, *Plakosyllis americana* Hartman, 1961. Cette forme se distinguerait essentiellement de *P. brevipes* par les dimensions et le nombre des épines qui ornent le bord concave de l'article des soies composées, critères qui ne résistent guère à un examen à fort grossissement des soies composées du générotype. Il est vraisemblable que *P. americana* est synonyme de *P. brevipes*, synonymie conforme à la biogéographie.

Pistone cf. laubieri Hartmann-Schröder, 1970.

= *Pistone africana* Day, 1963 ; Laubier, 1967 b, p. 574.

Un unique spécimen a été récolté. Par un certain nombre de caractères et, en particulier, la soie composée la plus dorsale du parapode, il se rapproche beaucoup plus de *P. laubieri* que des quatre autres espèces de *Pistone* à soie composée spéciale à article en lame de sabre. Il s'en écarte néanmoins par un détail : l'article terminal de la soie composée spéciale est unidenté, alors qu'il est nettement bidenté chez les exemplaires africains de *P. laubieri*. La biogéographie ne permet pas de conclure : en effet, *P. laubieri*, récolté tout d'abord en Côte d'Ivoire (Laubier, 1967 b), a été retrouvé par la suite en

Afrique du Sud orientale, sur les côtes de la province de Natal (Hartmann-Schröder, 1970, 1974) ; *P. africana*, l'espèce la plus proche, n'est connue que de la côte Sud de la province du Cap et de False Bay. Quoi qu'il en soit, le genre *Pisone*, dont les représentants sont strictement interstitiels, n'a pas été rencontré jusqu'à présent dans l'Atlantique tropical Nord-Ouest.

Chrysopetalidae gen. sp.

Il n'est pas possible d'identifier avec certitude l'unique spécimen recueilli : en effet, les appendices des premiers segments ne sont pas disposés de manière symétrique. Par ailleurs, la systématique générique de cette famille est encore mal définie (Mileikovsky, 1962 ; Orensan, 1972). Cependant, la présence de palées dorsales en forme de machette conduit à ranger cette espèce dans le genre *Paleanotus* Schmarda, 1861 (= *Heteropale* Johnson, 1897, sensu Hartman, 1968 ; Orensan, 1972). Les Chrysopetalidae ne comprennent aucun représentant intersticiel et la présence dans les prélèvements de ce spécimen ne fournit aucun élément écologique intéressant à ce point de vue.

La présence de *Plakosyllis brevipes* et de *Pisone* cf. *laubieri* dans les deux prélèvements des Bermudes confirme les caractéristiques mésopsammiques de ces sables coralliens.

PHOLOE SWEDMARKI sp. n. (1)

Localité, type.

Une quinzaine de spécimens ont été récoltés dans les deux stations de Castle Inlet et de Castle Island. La plupart sont incomplets, la partie postérieure manque. L'holotype, complet mais brisé, compte 27 segments, soit 26 segments sétigères, et possède 14 paires d'élytres (la plupart des élytres sont tombées, mais la trace de l'élytrophore permet de reconnaître leur position, à l'exception cependant des deux dernières paires : la répartition des élytres chez les Sigalionidae, et plus particulièrement dans le genre *Pholoe*, est suffisamment constante pour que l'on puisse admettre la même répartition chez *P. swedmarki* sp. n.). Cet holotype a été déposé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, n° A.H. 23.

Description

Le corps est fortement aplati, linéaire et légèrement atténué à l'extrémité postérieure. La coloration est uniformément blanche sur les animaux fixés et les quatre yeux sont colorés en noir. Les élytres

(1) Cette espèce est nommée en hommage au Professeur Bertil Swedmark, qui l'a découverte avec M. Pierre Lasserre au cours d'un séjour aux Bermudes.

sont transparentes et laissent une grande partie de la face dorsale visible. Le nombre total de segments varie de 16 à 27, au maximum, chez l'holotype. Les animaux sont fragiles et la partie postérieure manque chez plusieurs spécimens. Les dimensions sont réduites : un exemplaire de 18 segments sétigères mesure 1,1 mm de longueur et moins de 400 μ de largeur, parapodes compris ; l'holotype de 26 segments sétigères mesure 1,6 mm de longueur, pour une largeur de 400 μ environ, parapodes compris. Dans la région moyenne, plusieurs spécimens portent soit d'un seul côté, soit des deux côtés, un ou deux embryons en voie de développement ou jeunes, qui semblent fixés au niveau de l'élytre. A l'intérieur du corps et comprimant le tube digestif, un ovocyte en cours de maturation est parfois visible ; son diamètre dépasse une centaine de microns.

Le prostomium, de forme trapézoïdale à contours arrondis, présente antérieurement une antenne impaire portée sur une courte base et deux cornes latérales situées légèrement plus ventralement. L'antenne médiane est courte et se termine par un léger renflement sphérique. Les deux paires d'yeux noirs sont de taille différente : la paire antérieure est la plus grande. Les deux yeux d'un même côté sont pratiquement tangents en vue dorsale. Sur un spécimen, la trompe est évaginée ; elle possède deux paires de mâchoires brûnâtres et un cercle de 18 papilles terminales de taille différente : on reconnaît deux groupes latéraux de 6 papilles chacun et deux groupes, dorsal et ventral, de 3 papilles plus petites chacun. Ventralement et en avant de l'ouverture de la trompe, il existe 4 petites expansions coniques de dimension inférieure à celle des cornes latérales. Les deux palpes longs et puissants sont insérés latéralement au niveau de l'ouverture buccale.

Le segment tentaculaire achète possède deux paires de cirres tentaculaires inégaux : le cirre tentaculaire dorsal est deux fois plus long que l'antenne médiane, alors que le cirre tentaculaire ventral qui paraît inséré sur la base du cirre tentaculaire dorsal, est à peine plus long que la moitié de l'antenne médiane. A la base du cirre tentaculaire ventral, on distingue une petite papille à pointe effilée semblable à celles qui revêtent la face ventrale du corps.

La face dorsale du corps est lisse, alors que la face ventrale porte de petites papilles à extrémité effilée, disposées symétriquement de chaque côté de la ligne médio-ventrale. Ces papilles sont peu nombreuses par rapport aux autres espèces du genre. Les élytres sont insérées sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, ... 21, 23, 24, 25 sur l'holotype de 26 segments sétigères, selon la disposition habituelle chez les Sigalionidae. Les élytres qui ne portent pas d'embryons sont ovales, aplatis, transparentes, et leur surface dorsale est dépourvue de papilles ; sur le bord externe, il existe 5 à 6 papilles simples. Ces papilles grossièrement cylindriques sont terminées par une partie irrégulièrement tronquée d'où dépasse un fin prolongement cylindro-conique unique. L'ornementation des élytres est la même quel que soit le rang de l'élytre considérée. Les élytres qui portent un embryon sont un peu plus grandes, puisqu'elles atteignent, dans leur plus grande dimension, 250 à 300 μ , contre 150 à 200 μ pour les élytres normales. Elles sont situées au niveau de la septième ou de la huitième paire ; il n'y a jamais plus d'une paire d'élytres de ce type

par spécimen. C'est au même niveau que se trouve l'œuf en voie de segmentation visible par transparence dans la cavité cœlomique.

Les parapodes sont biramés, mais la rame dorsale est très réduite et possède 2 à 4 soies simples, groupées selon un éventail disposé dans un plan horizontal en vue dorsale. Le lobe dorsal du parapode porte une extrémité cylindro-conique dirigée antérieurement ; il est soutenu par un petit acicule. Le lobe ventral massif est beaucoup plus long. Il porte à sa base un cirre ventral très court, composé d'une base ovoïde et d'un prolongement cirriforme. Le cirre ventral du premier segment sétigère (soit le deuxième segment du corps) est modifié : très développé, sa longueur dépasse légèrement celle du cirre tentaculaire dorsal. Les soies ventrales sont disposées selon une seule rangée ; leur nombre varie de 6 à 10 soies par parapode. Le lobe ventral est soutenu par deux puissants acicules pointus. Enfin, les parapodes portent quelques papilles à extrémité effilée semblables à celles qui revêtent la face ventrale du corps.

Les soies dorsales appartiennent à un seul type. Elles sont simples, à peu près rectilignes et portent une série de petites denticulations. Les soies ventrales sont toutes composées. L'extrémité de la hampe est revêtue de fines épines. L'article en serpe unidentée est de longueur variable ; il porte sur le bord concave une série d'épines longues et nombreuses sur les articles les plus longs, plus courtes et moins nombreuses sur les articles les plus courts. Cette variation est continue et ne permet pas la distinction de deux types de soies ventrales.

Le pygidium est arrondi et, tout au moins chez les spécimens étudiés, ne porte pas de cirres pygidiaux comme il en existe chez d'autres espèces de *Pholoe*.

Le matériel recueilli n'a pas fait l'objet d'une étude anatomique en ce qui concerne la reproduction et la gestation des embryons. Cependant, l'observation *in toto* permet de reconnaître certaines caractéristiques intéressantes.

Chez quelques spécimens, il existe un ovocyte à l'intérieur de la cavité générale. Son diamètre, très élevé par rapport à la largeur du corps parapodes non compris (110 μ au moins contre 160 μ environ) l'amène à occuper la plus grande partie de la cavité cœlomique, provoquant, en particulier, un écrasement du tube digestif. Il n'y a jamais plus d'un ovocyte dans la cavité cœlomique des animaux mûrs.

Visible chez plusieurs exemplaires, le stade suivant consiste dans la présence d'œufs en cours de segmentation sous les élytres. Ces œufs ont des dimensions supérieures à celles des plus gros ovocytes observés dans la cavité cœlomique, puisqu'ils mesurent plus de 200 μ de long contre 100 μ de large. Il n'est pas impossible que cela s'explique par un aplatissement de l'œuf. Lorsque l'on observe les animaux latéralement, c'est-à-dire lorsque l'élytre est vue par la tranche, les coupes optiques semblent montrer que l'œuf n'est pas simplement collé sous l'élytre, comme cela se produit chez de nombreux Polynoidae par exemple mais bien contenu à l'intérieur de l'élytre dont les deux parois distendues forment un véritable sac contenant l'œuf. Si ce point remarquable se trouvait confirmé par une étude histologique, il faudrait admettre que l'ovocyte est capable de quitter la cavité cœlo-

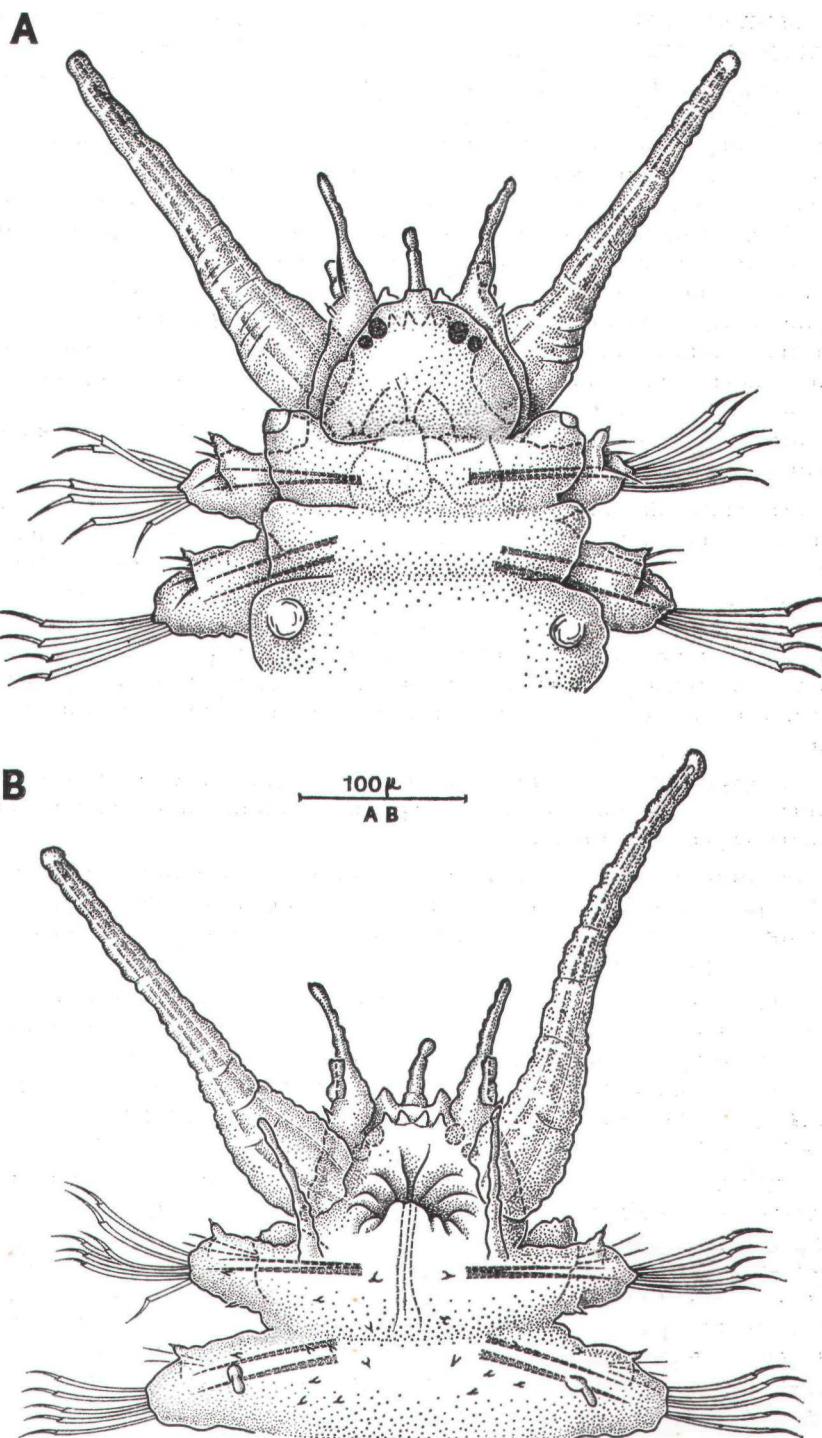


FIG. 1
Pholoe swedmarki sp. n.
A et B, région antérieure en vue dorsale et ventrale.

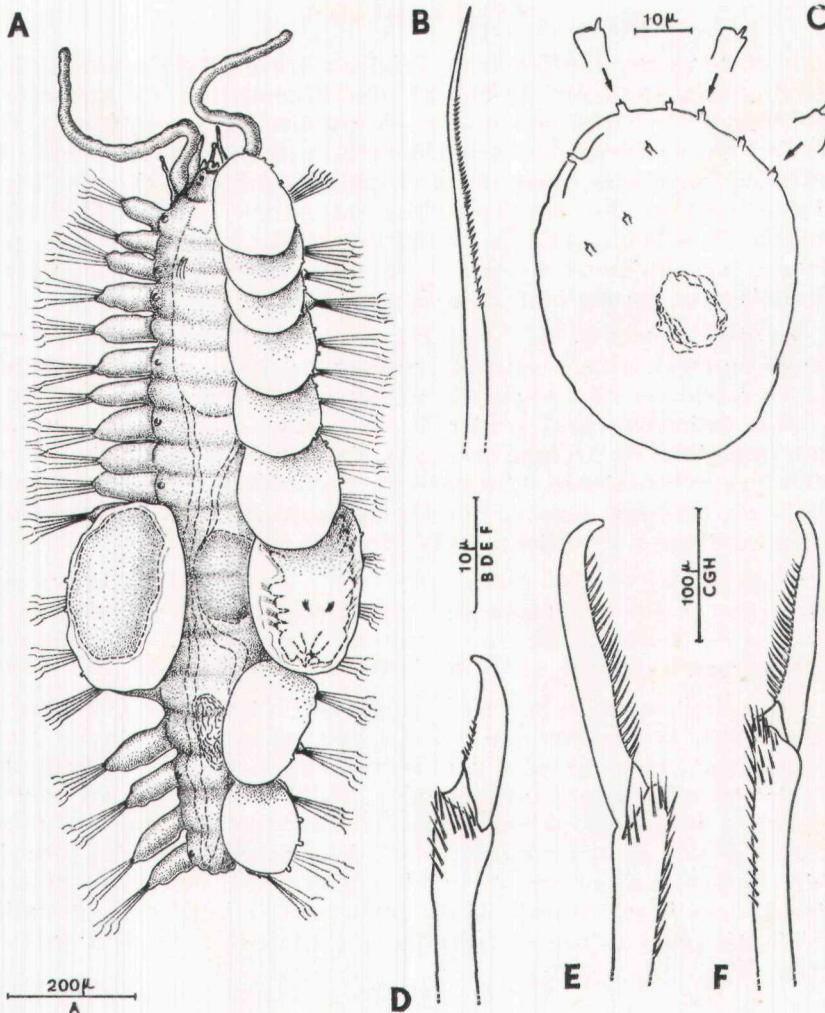


FIG. 2
Pholoe swedmarki sp. n.

A, spécimen de 19 segments contenant un ovocyte, un embryon et un juvénile ; B, soie dorsale ; C, élytre antérieure et ses papilles à fort grossissement ; D, E et F, soies ventrales composées ; G, élytre avec un juvénile de 7 segments ; H, élytre avec un embryon.

mique et de gagner l'intérieur de l'élytre à travers l'élytrophore ; bien entendu, cela implique également une fécondation de l'ovocyte à l'intérieur de la cavité cœlomique, c'est-à-dire un accouplement avec transfert de spermatophores, phénomène extrêmement rare chez les Annélides Polychètes, mais qui a été mis en évidence chez les Pisoniidae et surtout chez un Hesionidae interstitiel typique, *Hesionides arenaria* (Westheide, 1971, a donné une revue complète de ces problèmes). Les animaux examinés ne montrent aucune particularité morphologique permettant d'expliquer le phénomène.

Le développement de l'œuf est sans doute très rapide, puisque le stade immédiatement suivant représenté dans la collection montre déjà un jeune ver de 6 segments sétigères (soit 7 segments en tout) ; les soies définitives sont présentes, la partie antérieure est entièrement organisée, la trompe avec ses deux paires de mâchoires est visible par transparence. L'examen en vue latérale confirme, avec les mêmes réserves que précédemment, que le jeune ver est encore totalement contenu à l'intérieur de l'élytre.

Le stade le plus âgé rencontré possède 7 segments sétigères, soit 8 segments au total. Il mesure près de 250 µ de long à l'intérieur de l'élytre, c'est-à-dire en état de contraction maximale. La largeur du corps, parapodes compris, est de l'ordre de 130 µ.

Un spécimen de 18 segments sétigères présente une particularité intéressante : la septième paire d'élytres contient, à droite, un jeune de 7 segments sétigères et, à gauche, un œuf en voie de segmentation dans lequel aucune organisation n'est visible ; en outre, un ovocyte de grande taille est présent dans la cavité cœlomique au même niveau, du côté droit du corps. Il est donc possible que les ovocytes se développent un par un, de manière successive, de chaque côté du corps. Depuis la maturation de l'ovocyte jusqu'à la fin de la gestation élytrale, les phénomènes de reproduction intéressent un seul segment moyen.

Discussion

Le genre *Pholoe* Johnston, 1839, compte actuellement quatre espèces valides : *P. minuta* (Fabricius, 1780), *P. tuberculata* Southern, 1914, *P. glabra* Hartman, 1961 et *P. parva* Imajima et Hartman, 1964 (Hartman, 1959, 1965). *P. minuta* et *P. tuberculata* seraient peut-être synonymes (Pettibone, 1953 ; Southward, 1956), mais il n'est pas possible, en l'état actuel des connaissances, de confirmer cette hypothèse qui est loin de recueillir l'accord de tous les auteurs. *P. dorsipapillata* Marenzeller, 1893, n'appartient pas au genre *Pholoe* : Pruvot (1895) propose, sans justification suffisante, de ranger cette espèce dans un genre nouveau, *Pholoides* Pruvot, 1895 ; Day (1967) souligne que la présence d'une paire unique de cirres tentaculaires portant à la base un bouquet de soies simples ne correspond pas à la description de Fauvel (1923). Katzmann (1973) range cette espèce dans le genre *Peisidice* Johnson, 1897. L'examen personnel d'un exemplaire méditerranéen de cette espèce permet de confirmer ce dernier point de vue. Il faut toutefois ajouter que *Eupholoe philippinensis* Mc Intosh, 1885, appartient très vraisemblablement au même genre.

P. tuberculata se distingue facilement de toutes les autres espèces du genre, y compris *P. swedmarki* sp. n., par la présence d'un tubercule facial plus long que l'antenne impaire, et disposé juste sous cette dernière. *P. minuta* et ses nombreuses sous-espèces sont caractérisées par la combinaison suivante : élytres garnis de papilles annelées, soies dorsales de deux types, longueurs relatives de l'antenne médiane et des deux paires de cirres tentaculaires. *P. parva*, proche de *P. minuta*, s'en sépare par l'antenne médiane courte insérée en arrière des yeux, l'absence de soies dorsales recourbées et la petite taille. Quant à *P. glabra*, la présence de soies dorsales recourbées et de papilles simples, non annelées, sur les élytres suffit à l'isoler des espèces précédentes.

P. swedmarki sp. n. possède un nombre important de caractères spécifiques originaux : corps de très petite taille ; palpes très longs ; cirres tentaculaires ventraux rudimentaires ; élytres glabres, avec quelques papilles simples sur le bord externe ; notopode rudimentaire garni de 2 à 4 soies de même type ; incubation et gestation à l'intérieur des élytres. Cet ensemble de caractères spécifiques montre l'originalité de *P. swedmarki* sp. n. vis-à-vis des autres espèces du genre *Pholoe*, beaucoup plus proches les unes des autres qu'aucune d'entre elles ne l'est de *P. swedmarki* sp. n.

Remarques biologiques et écologiques

P. swedmarki sp. n. a été récolté dans un biotope strictement interstitiel, comme en témoigne la présence, dans les prélèvements, du Syllidien *Plakosyllis brevipes* et d'un Pisionidae proche de *Pisione laubieri* Hartmann-Schröder, 1970. A l'heure actuelle, il n'existe aucun Aphroditidea mésopsammique (Hartmann-Schröder, 1964 ; Laubier, 1967 c ; Westheide, 1971). Il est donc important de rechercher les adaptations morphologiques ou biologiques de *P. swedmarki* sp. n. à la vie interstitielle, par comparaison avec les autres espèces du genre.

P. minuta mesure environ 10 mm de longueur et compte de 40 à 70 segments ; *P. tuberculata* mesure de 6 à 25 mm de longueur et compte de 40 à 85 segments ; *P. glabra* atteint 15 mm de longueur pour 38 segments ; enfin, *P. parva* mesure 3 mm de longueur, pour 28 à 34 segments, et une largeur de 1,3 à 1,5 mm, parapodes compris. Le plus grand spécimen connu de *P. swedmarki* sp. n. mesure 1,6 mm pour 400 µ de largeur, parapodes compris, et compte 25 segments sétières. Il y a donc une importante réduction de la taille et du nombre de segments chez cette espèce, qui rentre dans la gamme de taille des Annélides Polychètes considérées comme strictement interstitielles (*Plakosyllis*, *Hesionides*, *Petilia* par exemple). Cette évolution régressive apparaît également dans la réduction du nombre des soies au notopode (2 à 4 soies notopodiales chez *P. swedmarki* sp. n. contre une douzaine de soies notopodiales au moins chez les autres espèces du genre). D'autre part, le rapport longueur/largeur montre une nette tendance à l'amincissement du corps.

Au point de vue morphologique, l'allongement extrême des palpes

de *P. swedmarki* sp. n. et la réduction du cirre tentaculaire ventral rappellent grossièrement la morphologie antérieure des Pisionidae. Or, chez les autres espèces du genre *Pholoe*, les palpes sont à peine deux fois plus longs que les cirres tentaculaires dont les deux paires dorsale et ventrale sont subégales. Ces caractéristiques doivent certainement être interprétées comme une adaptation morphologique à la vie interstitielle : on sait le rôle que jouent les palpes puissants des Pisionidae, par exemple, lors des déplacements entre les grains de sable.

A l'exception des yeux encore présents, *P. swedmarki* sp. n. est totalement dépigmentée, alors que les autres espèces de *Pholoe* ont, au moins sur la face dorsale, une pigmentation brunâtre plus ou moins claire. On retrouve là encore une caractéristique adaptative.

Sur le plan biologique, les quelques données concernant la reproduction de *P. swedmarki* sp. n. (en particulier dans le cas où la gestation intra-élytrale pourra être confirmée par une étude histologique) constituent un exemple typique des adaptations à la vie interstitielle. Chez les Annélides Polychètes, en particulier chez les Aphroditoidae et les Syllidiens, on connaît plusieurs cas d'incubation des œufs et de gestation externe. Chez *Parapionosyllis gestans* par exemple, les œufs émis par la mère et enduits d'une substance muqueuse sécrétée par l'épiderme, restent collés par la partie postérieure aux cirres ventraux de la mère et forment des rangées longitudinales ; les embryons se détachent lorsqu'ils atteignent 6 à 7 segments ; le développement n'est pas encore terminé à ce stade. Le nombre d'embryons portés par la mère varie de 20 à 30 environ (Cazaux, 1969). Chez un Polynoidae, *Harmothoe imbricata*, les phénomènes de reproduction ont été récemment étudiés par Daly (1972) : les femelles produisent, en deux phases successives, une trentaine d'ovocytes dont le diamètre en fin de maturation est de l'ordre de 140 à 160 microns. Lors de l'émission des ovules à l'extérieur, il y a formation d'un couple, le mâle reposant sur la face dorsale de la femelle. Les œufs sont conservés sous les élytres, fixés par une substance adhésive que les spermatozoïdes parviennent à traverser grâce à leur acrosome particulièrement développé. La gestation externe sous-élytrale dure 16 jours pour une température de 3-4 °C et les embryons libérés à l'issue de cette période sont des trophophores capables de s'alimenter. Ce schéma a été observé chez des populations des côtes anglaises de la Mer du Nord, région du Northumberland. A Arcachon, la même espèce ne présente pas de protection sous-élytrale durant le début du développement larvaire (Cazaux, 1968) et le phénomène ne serait donc pas obligatoire.

Cazaux (1968), à partir de fécondations spontanées réalisées au laboratoire, a obtenu le développement larvaire de *Pholoe synophtalmica* Claparède, 1868 (espèce que de nombreux auteurs considèrent comme synonyme de *P. minuta*) depuis la trophophore de 24 heures jusqu'à la nectochète II, âgée de 27 jours. Cinq stades successifs, tous libres, sont reconnus chez *P. synophtalmica* : trophophore, métatrophophore I (10 jours, 240 µ de long), métatrophophore II (11 jours, 290 µ de long), nectochète I (18 jours, 330 µ de long) enfin nectochète II (27 jours, 400 µ de long). La nectochète II compte six segments dont cinq sétigères, les élytres et les soies notopodiales ne sont pas encore présentes, les appendices antérieurs n'ont pas atteint leurs

proportions définitives et la larve vit encore sur ses réserves. Les élevages n'ont pu être poursuivis au-delà de ce stade.

Chez *P. swedmarki* sp. n., la situation est assez différente. Il y a tout d'abord réduction extrême du nombre d'ovocytes, au point qu'on ne rencontre jamais simultanément plus d'un ovocyte dans la cavité cœlomique. Le rapport de la taille de l'ovocyte au diamètre du corps est remarquable et il est morphologiquement impossible d'admettre que deux ovocytes puissent se développer simultanément au même niveau. La réduction du nombre d'œufs, combinée avec une taille des œufs importante par rapport au corps de la mère, constitue une incontestable adaptation biologique à la vie interstitielle (Delamare Deboutteville, 1960).

La gestation intra-élytrale de l'embryon, jusqu'à un stade très avancé où le développement est terminé, peut être interprétée comme une adaptation très poussée à la vie interstitielle, comparable au développement direct de nombreux Crustacés Isopodes par exemple. Ce processus implique toutefois de telles difficultés au niveau notamment de la fécondation, qu'en l'absence de preuves anatomiques indéniables, il est préférable de le considérer comme une hypothèse de travail fondée sur une simple étude morphologique. Cependant, même s'il se révélait que l'embryon est contenu dans la coque de l'œuf, elle-même simplement collée sous l'élytre, il n'en reste pas moins que plusieurs faits témoignent du caractère adaptatif de ce phénomène de gestation : tout d'abord la réduction du nombre d'embryons portés par la mère — deux ans au maximum contre plus de dix chez les petits Syllidiens (*Pionosyllis*, *Parapionosyllis*) — a valeur adaptative par rapport à bien d'autres exemples d'animaux interstitiels ; le fait qu'un même individu soit simultanément porteur d'un ovocyte du côté droit, d'un œuf en cours d'incubation sous l'élytre gauche, enfin d'un individu juvénile proche de sa libération sous l'élytre droite, conduit à admettre l'existence d'un fonctionnement successif des gonades de chaque côté du corps, soit un allongement dans le temps de la période de reproduction. Enfin, l'état de développement très avancé des jeunes individus encore abrités par l'élytre (sept segments sétigères contre 26 chez le plus grand spécimen adulte) doit également être interprété comme une adaptation à la vie interstitielle.

Au moins à titre d'hypothèse, une dernière caractéristique adaptive de *P. swedmarki* sp. n. peut être discutée : l'existence d'un développement direct, avec suppression des stades trochophore, métatrochophore et nectochète. L'apparition du développement direct chez une espèce interstitielle est considérée de façon classique comme une adaptation biologique (Delamare Deboutteville, 1960). Or, chez *P. swedmarki* sp. n., au moins dans le cadre de la collection étudiée, il n'existe pas de stade intermédiaire entre l'œuf en cours de segmentation, mais sans aucune organisation visible, et le juvénile de 7 à 8 segments dont l'organogenèse paraît déjà achevée. En particulier, par rapport au cas de *P. synophthalmica* chez qui les soies dorsales ne sont pas encore présentes au stade de la nectochète II âgée de 27 jours, les soies dorsales existent chez les juvéniles de *P. swedmarki* sp. n. D'autre part, aucun caractère morphologique larvaire (ceintures ciliaires, aires ciliées en particulier) n'apparaît sur les différents stades observés chez *P. swedmarki* sp. n. Bien entendu, seule une

étude anatomique détaillée, réalisée sur une série beaucoup plus importante de spécimens, pourra apporter une réponse décisive à cette hypothèse. Si elle se trouvait confirmée, elle représenterait une dernière caractéristique adaptative particulièrement remarquable.

Ainsi, aussi bien du point de vue morphologique que du point de vue biologique, *P. swedmarki* sp. n. constitue le premier exemple incontestable d'adaptation à la vie interstitielle dans le vaste groupe des Aphroditoidea. Cette forme illustre de façon complète la conclusion de Westheide (1971, p. 66) : « An analysis of interstitial polychaetes shows that the evolution of particular characters has occurred in two directions : first, by regressions and reduction, especially of external features ; second, by formation or development of internal features and, particularly, of specific new kinds of behavior. Both groups of characters may coincide in some species ».

Summary

The first record of interstitial polychaetous annelids dates no more than forty years. Presently, the total number of interstitial species described is about one hundred. Up to the present, the large group of Aphroditoidea includes no interstitial representative. A few samples made by Pr Swedmark and M. Lasserre in Bermudas enable the discovery of an undescribed species of an interstitial Sigalionidae, *Pholoe swedmarki* sp. n., together with two other interstitial species of Pisionidae and Syllidae, new to the western tropical atlantic. From a morphological point of view, the comparison of *P. swedmarki* sp. n. with the other species of the genus reveals some adaptations to the interstitial life: reduction of the body size, reduction or, at the contrary, enlargement of some appendages of the anterior part, lack of pigmentation. From the biological point of view, *P. swedmarki* sp. n. displays a remarkable group of characteristics : extreme reduction of the eggs numbers, extension of the reproductive period, pregnancy of the embryos and juveniles up to a very late ontogenetical stage. The hypothesis of an intra-elytral pregnancy, involving an internal fertilization, is discussed. By its morphology and biology, *P. swedmarki* sp. n. forms the first undeniable example of adaptation to the interstitial life among the Aphroditoidea.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CAZAUX, c, 1968. — Etude morphologique du développement larvaire d'Annélides Polychètes (bassin d'Arcachon). I. - Aphroditidae. Chrysopetalidae. *Arch. Zool. exp. gén.*, 109, pp. 477-543.
- CAZAUX, c, 1969. — Etude morphologique du développement larvaire d'Annélides Polychètes (bassin d'Arcachon). II. - Phyllodocidae, Syllidae, Nereidae. *Arch. Zool. exp. gén.*, 110, pp. 145-202.
- DALY, J.M., 1972. — The maturation and breeding biology of *Harmothoe imbricata* (Polychaeta : Polynoidae). *Mar. Biol.*, 12 (1), pp. 53-66.
- DAY, J.H., 1967. — Polychaeta of Southern Africa. Pt. 1. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, XXIX, 458 pp.
- DELAMAHE DEBOUTTEVILLE, c, 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Edit. Hermann, Paris, 740 pp.
- FAUVEL, p., 1923. — Polychètes Errantes. Faune de France, 5. Edit. Lechevalier, Paris, 488 pp.
- GIDHOLM, L., 1962. — Sur quelques Polychètes Syllidiens des sables de la région de Roscoff avec description de deux nouvelles espèces. *Cah. Biol. Mar.*, 3, pp. 249-260.
- HARTMAN, o., 1959. — Catalogue of the polychaetous annelids of the world. Pt. 1. *Allan Hancock Found. Publ.*, occas. paper n° 23, pp. 1-353.

- HARTMAN, O., 1965. — Catalogue of the polychaetous annelids of the world, supplement 1960-1965 and index. *Allan Hancock Found. Publ.*, occas. paper n° 23, pp. 1-197.
- HARTMAN, O., 1968. — Atlas of the errantiate polychaetous annelids from California. *Allan Hancock Found.*, Los Angeles, 828 pp.
- HARTMANN-SCHRÖDBER, G., 1956. — Polychaetenstudien. I. - *Plakosyllis brevipes* n. gen. n. sp., eine neue Syllide aus dem Mittelmeerraum. *Zool. Anz.*, 157, pp. 87-91.
- HARTMANN-SCHRÖDBER, G., 1958. — Einige Polychaeten aus dem Küstengrundwasser der Bimini-Inseln (Bahamas). *Kieler Meeresforsch.*, 14, pp. 233-240.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1964. — Zum Problem der Anpassung von Polychaeten das Leben im Küstengrundwasser. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 60, pp. 67-78.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1970. — Zur Kenntnis der Pisionidae Siidafrikas, mit Hinweisen auf die Entwicklung der Genitalorgane (Annelida : Polychaeta). *Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)*, 14, pp. 55-70.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1974. — Zur Kenntnis des Eulitorals der afrikanischen Westküste zwischen Angola und Kap der Guten Hoffnung und der Afrikanischen Ostküste von Südafrika und Mocambique unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. T 1. II. - Die Polychaeten des Untersuchungsgebietes. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, 69, pp. 95-228.
- KATZMANN, W., 1973. — Polychaeten von adriatischen Weichböden (aus 115bis 1170 m Tiefe). *Zool. Anz.*, 190 (1/2), pp. 110-115.
- LAUBIER, L., 1967 a. — Annélides Polychètes interstitielles de Nouvelle-Calédonie. *Expéd. franç. Récifs corail. Nouvelle-Calédonie*, 2, pp. 91-101.
- LAUBIER, L., 1967 b. — Quelques Annélides Polychètes interstitielles d'une plage de Côte-d'Ivoire. *Vie et Milieu*, sér. A, 18 (3-A), pp. 573-594.
- LAUBIER, L., 1967 c. — Adaptations chez les Annélides Polychètes interstitielles. *Année biol.*, 6, pp. 1-16.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1962. — On the morphology and systematics of Polychaets belonging to the family Chrysopetalidae E. Ehlers, 1864 (genera *Paleanotus* L. Schmarda, 1861, *Heteropale* H.P. Johnson, 1897 and others) (en russe avec un résumé anglais). *Zool. Zh.*, 41 (5), pp. 648-659.
- ORENSANZ, J.M., 1972. — Los Anelidos Poliquetos de la provincia biogeografica argentina. I. - Palmyridae (= Chrysopetalidae), Amphinomidae y Euphronsiidae. *Phusis*, 31 (83), pp. 485-501.
- PETTIBONE, M.H., 1953. — Some scale-bearing polychaetes of Puget Sound and adjacent waters. Univ. Washington Press, Seattle, 89 pp.
- PRUVOT, G., 1895. — Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Arch. Zool. exp. gén.*, sér. 3, 3, pp. 629-658.
- RENAUD, J.C., 1956. — A Report on Some Polychaetous Annelids from the Miami-Bimini Area. *Amer. Mus. Novit.*, 1812, pp. 1-40.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. Suppl. à *Vie et Milieu*, n° 15, pp. 1-157.
- SOUTHWARD, E.C., 1956. — On some polychaeta of the isle of Man. *Annals Mag. nat. Hist.*, sér. 12, 9, pp. 257-279.
- TENERBLLI, v., 1966. — Considerazioni su Syllidae ed Hesionidae (Annelida Polychaeta) della fauna interstiziale marina costiera. *Atti Accad. Gioenia Sci. nat. Catania*, sér. 6, 18, pp. 222-239.
- WESTHBIDE, w., 1971. — Interstitial Polychaeta (Excluding Archannelida). Proceed. First Intern. Confer. Meiofauna, N.C. Hulings edit. *Smithsonian Contr. Zool.*, 76, pp. 57-70.