

RECHERCHES SUR LES PROTODRILIDAE (ARCHIANNÉLIDES) :

I. ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET SYSTÉMATIQUE DU GENRE *PROTODRILUS*.

par

Claude Jouin

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Paris.

Résumé

Ce travail porte sur onze espèces de *Protodrilus*, rencontrées dans divers sédiments côtiers de la Méditerranée, de la Manche et du Gullmar Fjord. Quatre espèces nouvelles sont décrites tandis que quatre autres, connues par des travaux anciens, font l'objet d'une nouvelle étude portant plus particulièrement sur les individus sexuellement mûrs. Cette révision des espèces de *Protodrilus* conduit à la mise en synonymie de trois d'entre elles. Les caractéristiques granulométriques du type de sédiment auquel est inféodée chaque espèce sont données, ainsi que la répartition géographique et la diagnose de chacune d'elles.

SOMMAIRE

	PAGES
Introduction	368
Rappel des caractères généraux des deux genres	369
Morphologie et systématique des espèces du genre <i>Protodrilus</i>	
<i>Protodrilus leuckarti</i> Hatschek 1880	370
Diagnose	377
<i>Protodrilus ciliatus</i> Jägersten 1952	377
Diagnose	378
<i>Protodrilus affinis</i> Jouin 1968	378
Diagnose	381
<i>Protodrilus oculifer</i> Pierantoni 1908	382
Diagnose	385
<i>Protodrilus purpureus</i> (Schneider) 1868	385
Diagnose	386
<i>Protodrilus hatscheki</i> Pierantoni 1908	387
Diagnose	388
<i>Protodrilus brevis</i> n. sp.	389
Diagnose	398
<i>Protodrilus albicans</i> n. sp.	398
Diagnose	402
<i>Protodrilus hypoleucus</i> Armenante 1903	403
<i>Protodrilus hypoleucus</i> forma <i>tenuis</i> Jouin 1968	403
Diagnoses	413
<i>Protodrilus adhaerens</i> Jägersten 1952	414
<i>Protodrilus adhaerens</i> forma <i>gracilis</i> Jouin 1968	415
<i>Protodrilus adhaerens</i> forma <i>major</i>	416
Diagnoses	417
<i>Protodrilus similis</i> n. sp.	418
Diagnose	420
Répartition des espèces et granulométrie des sédiments	422
Conclusions	428

INTRODUCTION

Les Protodrilidae sont parmi les Archiannélides les plus répandues dans le milieu interstitiel marin : quelques espèces de *Protodrilus* colonisent les sédiments de la zone intertidale et ceux de la zone littorale des mers sans marées, tandis qu'une plus grande diversité d'espèces se rencontre dans les sédiments toujours immergés.

Polygordius et *Protodrilus*, Annélides totalement dépourvues de parapodes et de soies, furent considérés comme des formes primitives dont les caractères anatomiques révélaient une organisation simple : Hatschek (1878 et 1880), créa pour ces genres le terme d'Archiannélides.

Une intéressante revue des discussions concernant la position phylogénique des Archiannélides a été récemment publiée par Hermans (1969).

Pierantoni (1908) a donné de *Protodrilus* une monographie détaillée portant sur dix espèces pour la plupart méditerranéennes : la morphologie et l'anatomie du genre y sont étudiées et, pour la première fois, les caractères des individus sexuellement mûrs sont décrits. En effet, cet auteur a le premier, correctement interprété les glandes salivaires chez *Protodrilus* (Pierantoni 1906) et a découvert l'existence de spermiductes et de sillons épidermiques latéraux chez les individus mâles. Mais, devant les difficultés d'observation et la variation dans l'emplacement de ces organes chez les différentes espèces, Pierantoni a schématisé les faits et introduit de nombreuses erreurs dans la description de ces caractères, jugés de nos jours fondamentaux pour la systématique du genre.

Jägersten (1940 et 1952) fournit une excellente mise au point sur la morphologie, le développement larvaire et la biologie de *Protodrilus* ; pour quatre espèces nouvelles du Gullmar Fjord, l'auteur montre clairement l'intérêt taxonomique des caractères sexuels des individus mâles, ce que déjà les observations précises de Aiyar et Alikunhi (1944) sur deux espèces nouvelles de Madras avaient mis en évidence.

Les travaux de Pierantoni et de Jägersten représentent deux monographies essentielles sur *Protodrilus* faites, l'une à Naples, l'autre dans le Gullmar Fjord. Or Remane (1926 et 1932) avait retrouvé dans la Baie de Kiel plusieurs espèces méditerranéennes, ce qui laissait présager que certaines auraient une vaste répartition géographique. Les Protodrilidae ont été peu étudiés dans les mers à marées : l'examen des espèces vivant dans les sédiments de la zone intertidale à Roscoff, montra que plusieurs d'entre elles paraissaient identiques à celles de la Méditerranée ou du Gullmar Fjord. Il était donc nécessaire de comparer les espèces de ces différentes localités, de reprendre l'étude de celles qui étaient incomplètement décrites dans les travaux anciens et de corriger les données fournies par Pierantoni.

Ces recherches ont été poursuivies principalement à Roscoff, Kristineberg, Banyuls et Naples où, dans la mesure du possible, les spécimens vivant dans les localités types de Pierantoni ont été examinés.

La répartition géographique et les noms de localités donnés dans la littérature et dans ce cas suivis du nom de l'auteur, ou personnels, sont indiqués au début de l'étude de chaque espèce. Le numéro qui suit correspond aux spécimens déposés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Zoologie-Vers). Après cette étude morphologique et systématique, l'analyse granulométrique de quelques sédiments particulièrement riches est présentée à la fois sous la forme d'histogramme de fréquence pondérale et de courbe cumulative.

La famille des Protodrilidae comprend deux genres : *Protodrilus* Hatschek 1880 qui compte environ vingt espèces et *Protodriloides* Jouin 1966, représenté seulement par deux espèces.

Rappel des caractères généraux des deux genres.

Genre *Protodrilus*.

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

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

Genre *Protodriloides*.

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

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

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

- * *P. leuckarti* Hatschek 1880 génotype
- * *P. purpureus* (Schneider) 1868
- P. flavocapitatus* (Uljanin) 1877
- P. schneideri* (Langerhans) 1880
- * *P. hypoleucus* Armenante 1903
- P. spongioides* Pierantoni 1903
- * *P. symbioticus* Giard 1904 → transféré dans le genre *Protodriloides*
Jouin 1966
- * *P. oculifer* Pierantoni 1908
- * *P. hatscheki* Pierantoni 1908
- * *P. sphaerulatus* Pierantoni 1908
- * *P. chaetifer* Remane → transféré dans le genre *Protodriloides*
Jouin 1966

- P. rubropharyngeus* Jägersten 1940
P. pierantoni Aiyar et Alikunhi 1944
P. indicus Aiyar et Alikunhi 1944
P. corderoi Marcus d. B.R. 1948
* *P. adhaerens* Jägersten 1952
* *P. ciliatus* Jägersten 1952
* *P. bahustensis* Jägersten 1952
P. robustus Jägersten 1952
* *P. pardii* Gerlach 1953
P. flabelliger Wieser 1957
P. minutus Kirsteuer 1966

* Espèces qui sont revues dans le présent travail.

MORPHOLOGIE ET SYSTÉMATIQUE DES ESPÈCES DU GENRE *PROTODRILUS*

PROTODRILUS LEUCKARTI HATSCHEK 1880.

Localité type.

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

Autres localités.

Côte atlantique de l'Amérique du Nord : intertidal de Branford (Ruebush 1939) - incertain (1). Méditerranée (Banyuls) : étang de Salses et Grau Saint Ange (Gerlach 1953), étang de Canet (Petit, dans faune marine des Pyrénées Orientales, Annélides Polychètes, 1963) ; (Naples) : Porto Paone (P.J.S. Boaden, 1965 (1)).

Spécimens déposés n° 295AA.

Introduction.

Depuis le travail approfondi par lequel Hatschek (1880) crée à la fois cette espèce et le genre *Protodrilus*, quelques précisions anatomiques ont été fournies sur *P. leuckarti* par Pierantoni (1908), d'après une étude de spécimens immatures provenant de la localité type. Il n'ajoute que peu de choses à l'étude détaillée de Hatschek, corrigeant essentiellement la confusion faite par ce dernier, entre gonades et glandes salivaires. Bien que cette espèce ait été la première du genre à être morphologiquement bien connue, les individus sexuellement mûrs n'étaient pas décrits jusqu'ici et je me suis attachée à combler cette lacune. *P. leuckarti*, par l'ensemble de sa morphologie et par sa

(1) *P. leuckarti* est probablement une espèce d'eaux saumâtres ; il me paraît vraisemblable que Ruebush et Boaden ont eu affaire plutôt à l'espèce *P. ciliatus* Jägersten 1952, espèce morphologiquement très semblable à *P. leuckarti* (cf. p. 377).

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

Les observations qui suivent ont été effectuées sur des spécimens récoltés au Sud de l'étang de Salses (Point 1 Aviation de la carte : Ax 1956, p. 169), au mois d'avril. Dans le sable moyen qui se trouve à une dizaine de mètres de la digue, sous 40 cm d'eau environ, *P. leuckarti* forme, à cette époque de l'année, des populations denses dans lesquelles tous les stades du cycle vital de l'espèce sont présents. En effet, dans le sédiment, vivent les adultes mâles et femelles, les individus immatures et les jeunes depuis le stade qui suit la métamorphose ; dans l'eau, on peut récolter, à l'aide d'un filet à plancton, les larves âgées, plus ou moins proches de la métamorphose. La salinité de l'eau de cet étang varie de 16 à 12 p. 1000 (Ax, 1956). La courbe granulométrique du sédiment est indiquée dans la figure 18.

Morphologie externe.

Dimensions du corps : les animaux mûrs récoltés à l'étang de Salses mesurent 4 à 5 mm et comptent alors environ 35 segments ; cependant, la croissance de ces spécimens n'est pas terminée, la zone de croissance prépygidiale étant visiblement active. La largeur maximum du corps est de 0,15 mm. Ces dimensions sont donc légèrement supérieures à celles que donnent Hatschek et Pierantoni (3 à 4 mm de long et 0,11 à 0,12 mm de large).

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

La segmentation n'est pas très marquée et le dénombrement des segments est malaisé, sauf dans la région fertile des individus mâles, où la disposition des faisceaux de spermatozoïdes indique nettement les limites des différents segments. L'aspect général du corps et les dimensions rappellent *P. ciliatus* Jägersten (op. cit.) et *P. affinis* Jouin (1968) : comme chez ces deux espèces, des couronnes ciliées métamériques sont visibles sur les animaux vivants observés à la loupe.

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

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

La ciliature générale est bien développée et assez semblable à celle de *P. ciliatus* : la ciliature segmentaire compte deux couronnes transversales, plus fournies ici ventralement que dorsalement où elles sont interrompues. Les deux couronnes sont situées, dans chaque segment, à peu près au milieu des moitiés antérieure et postérieure.

Des touffes de cils sensoriels, paires, sont présentes sur chaque segment, en particulier latéralement, au niveau de la deuxième couronne. De plus, chez les mâles, sur la face dorsale des sept premiers segments du corps, on observe deux groupes symétriques de très longs cils sensoriels ($75\ \mu$ environ) agglutinés entre eux.

Les glandes épidermiques : les glandes bacillaires sont nombreuses mais beaucoup moins abondantes cependant que chez *P. ciliatus*.

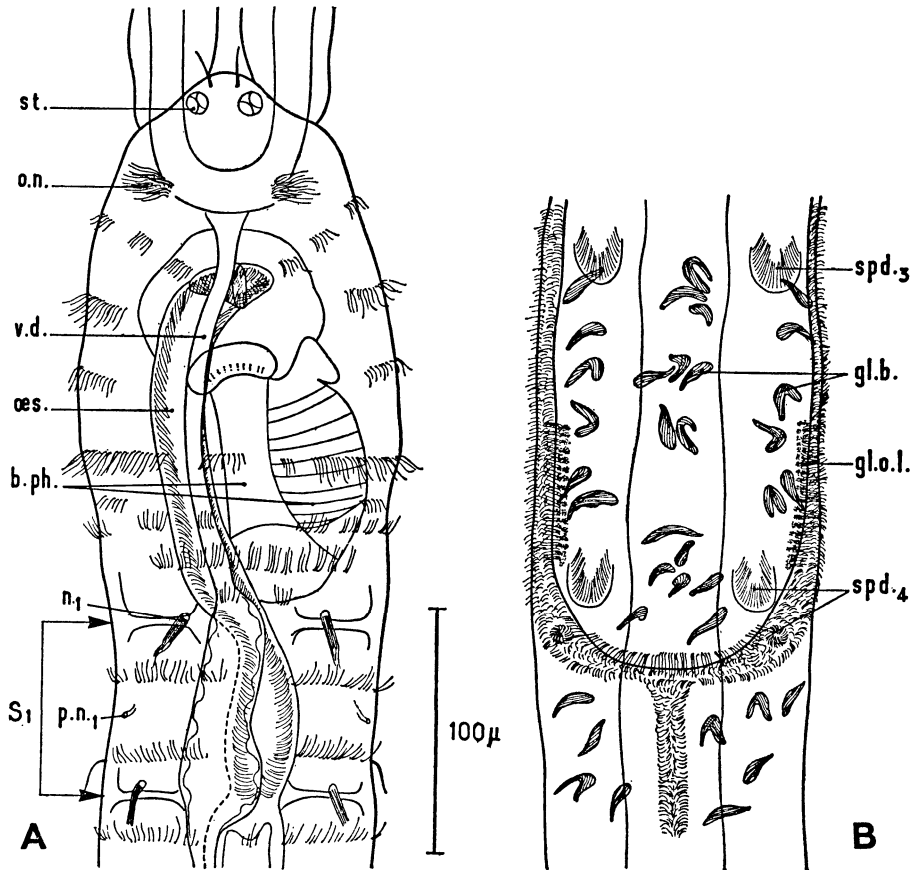


FIG. 1
P. leuckarti

A : vue dorsale de la région antérieure (glandes épidermiques non représentées) ;
B : vue dorsale des segments 14 à 17 chez un mâle.
Table des abréviations p. 421.

Eparses dans l'épiderme, elles semblent plus denses le long d'une ligne médio-dorsale ; sur les côtés du corps et vers la face ventrale, des glandes à petits granules, semblables aux glandes muqueuses décrites par Jägersten, prédominent nettement.

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

Morphologie interne.

En arrière de la cavité buccale et du bulbe pharyngien, l'œsophage se termine à la limite des segments 1 et 2. Les glandes salivaires bordent l'intestin dans les huit ou neuf premiers segments, comme le signale Pierantoni. Les dissépinements sont difficiles à voir dans la région antérieure et le dénombrement des segments ne peut se faire que grâce à la ciliature segmentaire externe ou, mieux, grâce aux néphridies. Celles-ci sont, chez *P. leuckarti*, relativement volu-

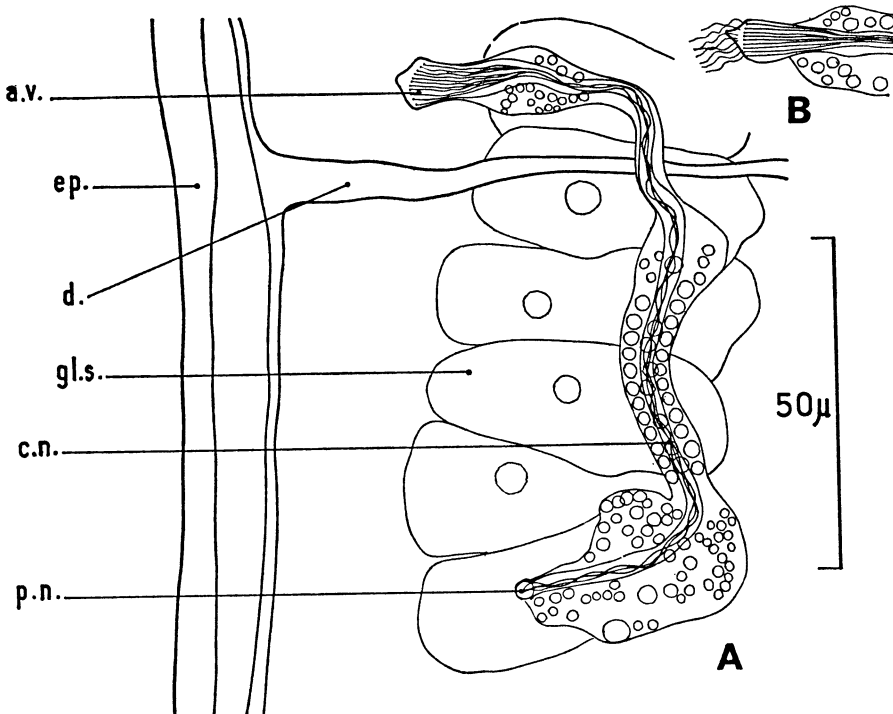


FIG. 2
P. leuckarti

Néphridie dessinée sur le vivant ; en B : un aspect peu courant de l'ampoule vibratile.

mineuses (Fig. 2, A) : ce sont des protonéphridies dont l'ampoule initiale, plongeant dans le coelome, est ici assez large et pourvue d'une vingtaine de cils au moins, formant vers l'arrière une flamme vibratile (1). En arrière de l'ampoule initiale, un cytoplasme chargé de grosses inclusions entoure le début du canal néphridien. Plus loin, dans sa partie moyenne, le canal est enveloppé d'un cytoplasme transparent contenant de grosses vacuoles claires qui peuvent se dilater et se contracter. De nombreuses inclusions jaune-vert entourent

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

la partie terminale du canal néphridien. Le pore néphridien s'ouvre à l'extérieur, latéralement, à peu près au milieu du segment, entre les deux couronnes ciliées segmentaires. Les néphridies sont donc différentes de la description qu'en donne Hatschek qui mentionne des néphridies ouvertes dans le coelome et pourvues d'un court flagelle vibratile.

Les animaux sexuellement mûrs.

La période de reproduction de cette espèce semble limitée au printemps comme le signalent Hatschek et Pierantoni. Cependant, quelques individus mâles, ont été rencontrés en octobre dans le sédiment de Salses.

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

Les mâles de *P. leuckarti* sont très caractéristiques et présentent une particularité remarquable dans la disposition des **organes latéraux**. C'est au milieu du segment 9, juste après les pores néphridiens de la 9° paire de néphridies, que débutent les sillons épidermiques ciliés et glandulaires qui s'étendent latéralement sans interruption sur les segments suivants jusqu'au 16° segment : à ce niveau, les deux sillons ciliés latéraux remontent sur la face dorsale où ils se rejoignent (Fig. 1, B). Cet arc cilié s'accompagne d'un épaissement dorsal de l'épiderme sur le 16° segment, très visible même à un faible grossissement. Après cette boucle dorsale, la ciliature se prolonge sur le début du segment 17 en une petite bande ciliée médio-dorsale. Cette disposition originale n'a, jusqu'ici, jamais été observée chez *Protodrilus*.

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

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

Les individus femelles sont également bien caractérisés, leurs glandes salivaires occupent les huit premiers segments ; le coelome des segments 9, 10 et 11 contient, comme chez les mâles, de grosses granulations. Le premier segment fertile est également le 12° : on trouve, par segment fertile, environ huit à dix œufs mesurant à peu près 50 μ de diamètre.

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

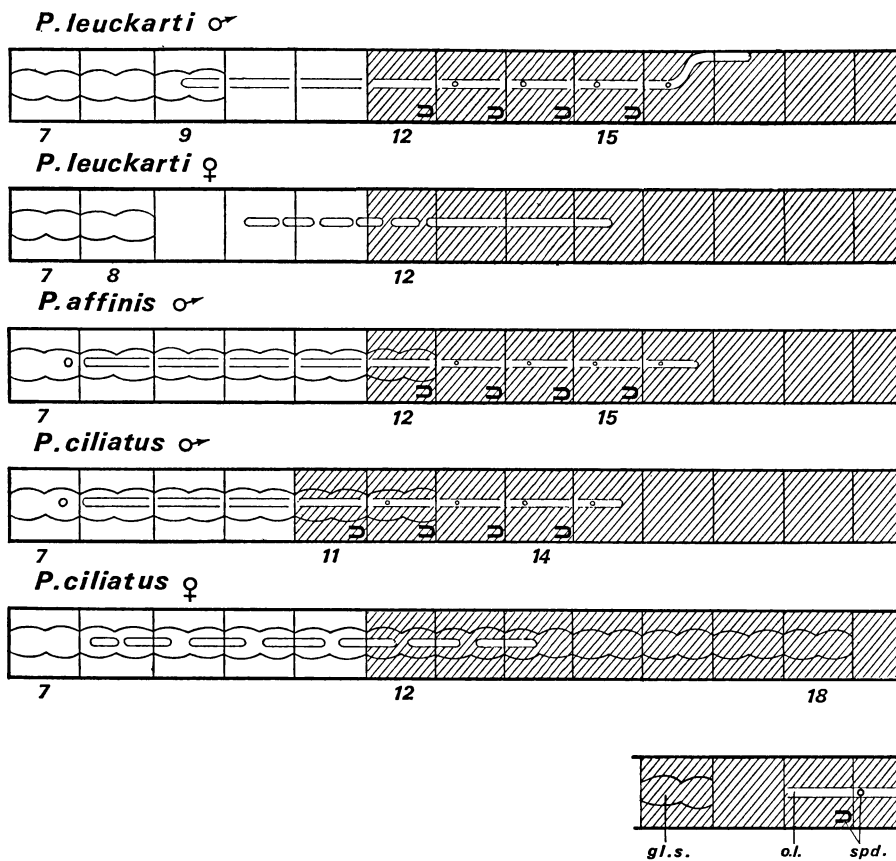


FIG. 3

Diagrammes résumant les caractères sexuels (organes latéraux et spermiductes chez les mâles), l'extension des glandes salivaires et celle de la région fertile du corps. Les organes latéraux et les spermiductes ne sont représentés que du côté gauche. L'emplacement ventral du spermiducte est fixé arbitrairement. Région fertile en hachures.

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

Pour le moment, aucun fait ne permet de préciser le rôle des sillons latéraux des femelles de *P. leuckarti*. Ils ne paraissent pas comparables aux « organes dorsaux » décrits en premier lieu chez les femelles de *P. flavocapitatus* par Salensky (1907) et Pierantoni (op. cit.) et retrouvés chez *P. rubropharyngeus* par Jägersten (1952). Les organes dorsaux des femelles de ces deux espèces sont, en effet, des organes ciliés et glandulaires (1) impairs, situés sur la face dorsale de chaque segment fertile (seuls les trois à cinq premiers segments fertiles n'en ont pas) ; ils récoltent les spermatophores qui se fixent à leur niveau et se vident ensuite de leur contenu dans le cœlome. Ces organes glandulaires dorsaux n'existent pas chez les autres espèces du genre et on admet que les paquets de spermatozoïdes déposés sur les grains de sable, pénètrent dans le corps des femelles par la peau et gagnent la cavité cœlomique la plus proche en traversant l'épiderme, la couche de muscles longitudinaux et la paroi cœlomique. Ainsi, chez la plupart des espèces de *Protodrilus*, il n'existe pas, à la surface du corps des femelles, de point préférentiel pour la pénétration des spermatozoïdes. Chez *P. leuckarti*, comme chez toutes les espèces de *Protodrilus*, la fécondation est donc interne et on voit toujours des paquets de spermatozoïdes groupés en faisceaux ou, au contraire, épars dans le cœlome des segments fertiles des individus femelles. Dans les différents segments fertiles, un grand nombre d'ovocytes de même taille est au même stade de maturation ; chez les femelles prêtes à pondre, on distingue nettement, dans les œufs, les deux pronucléus côte à côte.

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

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

Comportement et locomotion.

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

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

Diagnose de *P. leuckarti*.

Longueur : 4 à 5 mm ; largeur : 0,15 mm ; nombre de segments : 35 environ. Corps légèrement rose au niveau du bulbe pharyngien, incolore par ailleurs. Tentacules céphaliques de longueur moyenne, atteignant vers l'arrière le deuxième segment. A l'avant du prostomium, deux statocystes assez rapprochés et souvent morcelés. Pygidium terminé par deux lobes adhésifs. Ciliature segmentaire bien développée : deux couronnes transversales par segment, interrompues dorsalement. Les glandes salivaires occupent les huit premiers segments chez les femelles et les neuf premiers chez les mâles. La région fertile débute au niveau du 12^e segment. Chez les mâles, quatre paires de spermiductes dont les cœlomostomes sont dans les segments 12 à 15 ; les organes latéraux s'étendent sur les segments 9 à 16, se rejoignent dorsalement sur ce segment et se prolongent en une bande ciliée médio-dorsale jusqu'au milieu du segment 17. Chez les femelles, il existe des fossettes ciliées latérales sur les segments 10 à 15. Il y a huit à dix œufs par segment. Maturité sexuelle en avril.

PROTODRILUS CILIATUS JÄGERSTEN 1952.

Localité type.

Gullmar Fjord (Fiskebäckskil) : Bonden (—3 à —5 m) Jägersten 1952).

Autres localités.

Gullmar Fjord (Fiskebäckskil) : Kramkistesund (—1 à —2 m) et « Bondhålet » (—1 m) (Jägersten 1952). Manche (Roscoff) : médio-littoral inférieur du chenal de l'île Verte et de l'île Callot (Jouin 1968). Méditerranée (Naples) : Cinito (—5 m), Cap Posillipo, Pietra Salata (—10 m), Porto Paone (—5 m).

Spécimens déposés n° 296AA.

Remarques.

Cette espèce, décrite des sables du Gullmar Fjord, est abondante dans des sables terrigènes grossiers de la zone intertidale de Roscoff (courbe granulométrique du sédiment : Fig. 19) ainsi qu'à Naples où, bien qu'abondante dans certaines localités, elle n'a pas été signalée jusqu'ici ; cette espèce est donc nouvelle pour la Méditerranée.

Cependant, Boaden (1965) signale en cinq points de la Baie de Porto Paone l'espèce *P. leuckarti* : or, si l'on en juge seulement par les caractères généraux de la morphologie externe, ces deux espèces peuvent être aisément confondues et, seuls, les caractères spécifiques des animaux sexuellement mûrs permettent une détermination exacte (voir Fig. 3). De plus, *P. leuckarti* semble être inféodée aux eaux saumâtres. Dans les sables dragués à

Porto Paone et dans la région de Naples, je n'ai rencontré que *P. ciliatus* et *P. affinis* Jouin 1968 : il me semble donc possible que les spécimens récoltés par Boaden appartiennent à l'une de ces deux dernières espèces et non à *P. leuckarti*.

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

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

Diagnose de *P. ciliatus*.

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

PROTODRILUS AFFINIS JOUIN 1968 (2)

Localité type.

Manche (Roscoff) : Bloscon (— 10 m) (Jouin 1968).

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

(2) Diagnose préliminaire dans l'Inventaire de la Faune marine de Roscoff (Annélides), 1968, p. 10.

Autres localités.

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

Spécimens déposés n° 299AA.

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

Morphologie externe.

Forme générale et dimensions du corps.

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

La forme générale de la tête rappelle *P. ciliatus* : les organes nucaux sont arrondis, largement ciliés et moins latéraux que ceux de *P. ciliatus* ; des glandes épidermiques ayant une pigmentation jaune sont associées à leur ciliature. Deux statocystes ronds, peu éloignés l'un de l'autre, sont logés dans l'extrémité antérieure de la tête entre les deux tentacules céphaliques ; ceux-ci sont longs, atteignant, lorsqu'ils sont dirigés vers l'arrière, la fin du 5° segment, soit une longueur de 900 μ environ. Il n'y a pas d'yeux. Les animaux présentent une légère coloration rose dans la région du bulbe pharyngien.

La ciliature est bien développée sur l'ensemble du corps, notamment la ciliature segmentaire qui, en vue dorsale, est ici formée de deux couronnes transversales, l'une située près du dissépiement antérieur, l'autre un peu en arrière du milieu du segment ; ainsi, les couronnes ciliées sont toutes à peu près équidistantes le long du corps. Sur la face ventrale, la ciliature est formée de nombreuses petites touffes éparses sur toute la longueur d'un segment (Fig. 4). La face dorsale de la tête porte plusieurs bandes ciliées discontinues : juste en arrière des organes nucaux, se trouvent plusieurs cils sensoriels robustes puis, dans la région du bulbe pharyngien, plusieurs couronnes, généralement trois, dont la plus postérieure seule paraît continue.

Les glandes épidermiques sont très abondantes dans le tégument et appartiennent à quatre catégories différentes (Fig. 4). Les plus

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

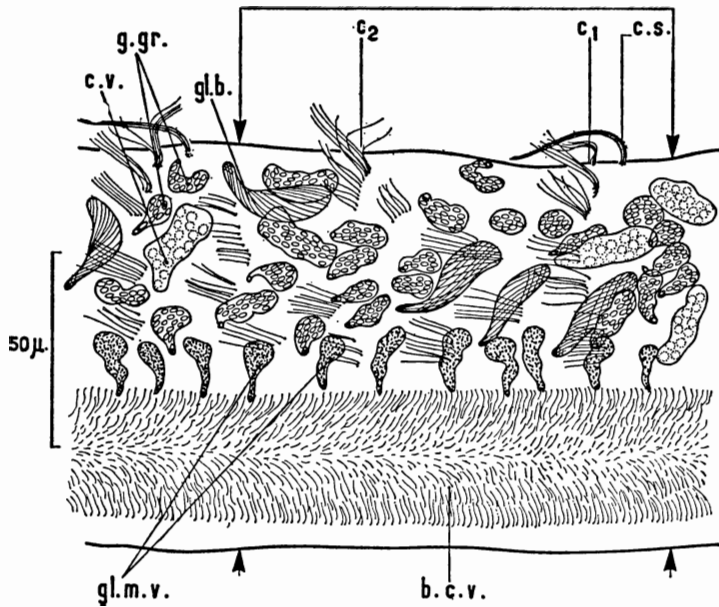


FIG. 4

Glandes épidermiques et ciliature de *P. affinis*.

Dessin sur le vivant ; vue latéro-ventrale d'un segment (limité par les flèches).

et de forme souvent allongée. Une troisième catégorie de cellules glandulaires paraît correspondre, par sa forme irrégulière, boursouflée et son aspect vacuolaire, à des cellules glandulaires vidées de leur sécrétion. Enfin, sur la face ventrale du corps et, en particulier le long du sillon ventral, il existe, comme chez toutes les espèces, des glandes muqueuses à contenu granuleux : elles sont souvent plus denses dans les dix premiers segments du corps.

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

Les deux lobes pygidiaux adhésifs portent plusieurs cils sensoriels raides.

Morphologie interne.

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

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

Les animaux sexuellement mûrs.

Chez les **mâles**, la région fertile débute au segment 12. Les **organes latéraux** s'étendent sur les segments 8 à 16 sous forme de sillons ciliés continus bordés de glandes et précédés dans le segment 7 par une petite fossette ciliée isolée, arrondie et bordée de glandes. Il y a quatre paires de **spermiductes** dont les coelomostomes sont visibles dans les segments 12 à 15. L'aspect des organes latéraux et le nombre de spermiductes sont semblables chez *P. ciliatus* et *P. affinis* ; il y a cependant un décalage d'un segment vers l'arrière dans l'emplacement de la gonade et la position des quatre paires de spermiductes chez *P. affinis*, comme d'ailleurs chez *P. leuckarti*. Ces observations sont résumées dans la figure 3.

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

Diagnose de *P. affinis*.

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

PROTODRILUS OCULIFER PIERANTONI 1908,Synonyme : *P. bahusiensis* Jägersten 1952.**Localité type.**

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

Autres localités.

Gullmar Fjord (Lysekil) : Hällö (—15-20 m) et Bonden : sable à *Amphioxus* (Jägersten 1952) ; Gunnarskär (—13 m). Manche (Roscoff) : Blosson (—10 m) et Terenez (—5 m) ; Ile Callot : horizon inférieur de la zone intertidale (Jouin 1968). Méditerranée : Naples : sable à *Amphioxus* de Casamicciola (Ischia) (—10 m) ; Pietra Salata (—10 m) ; Villefranche : sable à *Amphioxus* de la Baie (—9 m) ; Banyuls : Le Racou (—4 m), sable à *Amphioxus* ; également dans les sables toujours immergés de certaines plages, à quelques mètres du rivage en arrière du ressac : Argelès, Le Canet, Le Troc.

Spécimens déposés n° 300 AA.

Cette espèce est caractéristique des sables grossiers généralement toujours immergés.

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

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

Discussion et établissement de la synonymie.

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

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

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

Pierantoni a cependant eu le mérite de découvrir l'existence de spermiductes s'ouvrant à l'extérieur dans de petits sillons épidermiques latéraux chez les *Protodrilus* mâles ; mais, dans sa monographie, l'auteur fait correspondre de façon stricte le nombre des sillons latéraux et des spermiductes (Pierantoni op. cit., p. 120) ce qui n'est le cas, semble-t-il, d'aucune espèce. Il a aussi révélé l'existence

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

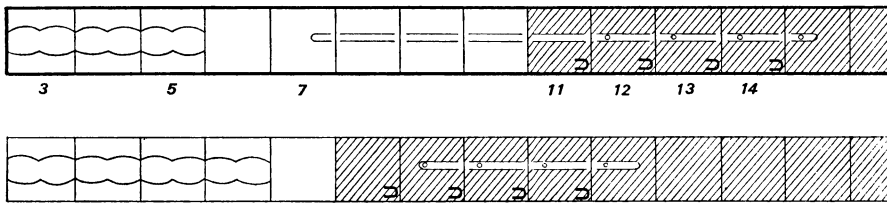


FIG. 5

Diagramme des principaux caractères systématiques des individus mâles de *P. oculifer*.

Le premier diagramme (traits forts) indique les données actuelles, le second, les données caduques de Pierantoni. Organes latéraux et spermiductes ne sont représentés que du côté gauche. Mêmes conventions que dans la Fig. 3.

de glandes salivaires et a remarqué qu'elles se situent dans les segments antérieurs dépourvus de gonades. Mais là encore, Pierantoni a schématisé les faits et a décrit, pour plusieurs espèces, une succession parfaite des segments à glandes salivaires et des segments fertiles. Ces deux principes anatomiques posés sont à l'origine d'erreurs qui se répètent pour plusieurs espèces dans sa monographie et que des diagrammes inspirés de ceux de Jägersten (op. cit., p. 503), permettent de mettre clairement en évidence (Fig. 5).

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

- les glandes salivaires n'occupent que les cinq premiers segments ;
- le premier segment fertile est généralement le 11° ;
- il y a quatre paires de spermiductes (coelomostomes dans les segments 11 à 14) et les organes latéraux s'étendent sur les segments 7 à 15.

Les individus femelles.

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

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

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

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

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

Les spécimens étudiés à Banyuls, Roscoff et Kristineberg possédant les mêmes caractères spécifiques, on peut affirmer que *P. bahu-siensis* et *P. oculifer* sont deux espèces synonymes. Les caractères donnés par Pierantoni pour les individus mâles sont faux car l'auteur a posé deux principes d'organisation anatomique (1) ; cette source d'erreurs étant élucidée, les caractères anatomiques doivent être corrigés.

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

Remane (1932) a créé une sous-espèce, *P. oculifer borealis*, pour des spécimens rencontrés à Helgoland et différant de l'espèce type par la forme générale de la tête, à bords plus rectilignes, par des organes nucaux plus étendus dorsalement, par la ciliature formée de deux anneaux ciliés par segment. Ces caractères sont encore insuffisants, à mon avis, pour distinguer une sous-espèce.

(1) a) Aux segments possédant des glandes salivaires succèdent des segments fertiles pourvus de gonades.

b) Aux spermiductes internes correspondent des sillons ciliés externes en nombre égal et situés au niveau de leurs orifices externes.

Diagnose de *P. oculifer*.

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

PROTODRILUS PURPUREUS (SCHNEIDER) 1868.

Localité type.

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

Autres localités.

Mer Noire : Sébastopol (Uljanin 1877). Atlantique : Le Croisic (Ferronière 1898). Méditerranée (Naples) : Posillipo - Cinito (— 3 m). (Pierantoni 1908) ; Cinito (—5 m). Manche (Roscoff) : Blosson (— 10 m), Terenez (— 5 m) et Primel (— 20 m) (Jouin 1968). Gullmar Fjord (Fiskebäckskil) : Hamnerö (— 18 m), Bonden (— 20 m), Gunnarskär (— 13 m).

Spécimens déposés n° 302 AA.

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

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

Cette espèce, de grande taille, peut atteindre 50 segments au total, soit une longueur de 8-12 mm et une largeur de 180-300 μ pour la région moyenne du corps. Pierantoni signale l'absence de couronnes ciliées segmentaires, ce qui est exact ; il existe cependant de petites

touffes de cils éparses sur tout l'épiderme. Les **glandes bacillaires** sont longues et minces, de forme très contournée surtout sur les huit premiers segments du corps.

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

Les **glandes salivaires** occupent parfois les quatre premiers segments mais s'étendent le plus souvent sur les huit premiers.

Les individus sexuellement mûrs.

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

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

Chez les **femelles**, la région fertile commence au 9° segment (parfois au 10°) mais le nombre d'ovocytes est plus important à partir du segment 14 : il y a alors environ seize œufs par segment, mesurant à l'approche de la ponte 60-65 μ . Il existe plusieurs paires d'**oviductes** dont l'emplacement dans la région fertile du corps reste à préciser. Ces organes sont signalés pour la première fois chez cette espèce.

Révision des caractères systématiques de *P. purpureus* (Fig. 6).

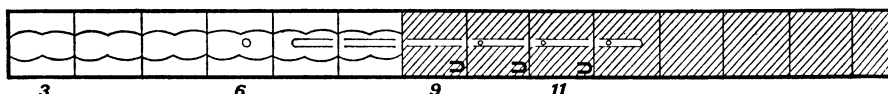
	Données de Pierantoni	Données actuelles
Longueur	8-15 mm	8-12 mm
Largeur	0,25 mm	0,25 mm
Nombre total de segments		50
Segments à glandes salivaires	1 à 7-8	1 à 8
Premier segment fertile	8 (♂) ou 9 (♀)	9 (♂ et ♀)
Segments à organes latéraux	7 à 12	6 à 12
Segments à spermiductes	8 à 11	9 à 11
Nombre d'œufs par segment	20	16
Taille de l'œuf peu avant la ponte ..	55 μ	65 μ

Diagnose de *P. purpureus*.

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

de couronnes ciliées segmentaires. Les glandes bacillaires, relativement peu abondantes, sont minces, allongées et de forme contournée. Les glandes salivaires occupent les quatre ou huit premiers segments. La région fertile débute au niveau du 9^e segment dans les deux sexes. Trois paires de spermiductes chez les mâles dans les segments 9 à 11 ; les organes latéraux s'étendent sur les segments 6 à 12. Les femelles peuvent avoir seize œufs par segment fertile. Il existe plusieurs paires d'oviductes. Maturité sexuelle en hiver, à Roscoff et en Méditerranée ; des individus mûrs en été, dans le Gullmar Fjord.

P. purpureus (Schneider) 1868



P. hatscheki Pierantoni 1908

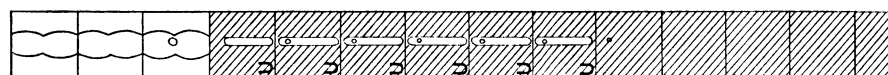
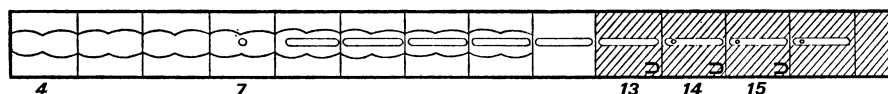


FIG. 6

Diagrammes des principaux caractères systématiques des individus mâles pour deux espèces révisées.

Pour chaque espèce, le premier diagramme (traits forts) indique les données actuelles, le second, les données caduques de Pierantoni. Organes latéraux et spermiductes ne sont représentés que du côté gauche. Mêmes conventions que dans la Fig. 3.

PROTODRILUS HATSCHEKI PIERANTONI 1908.

Localité type.

Méditerranée (Naples) : Cinito (Pierantoni 1908).

Autres localités.

Méditerranée (Naples) : Casamicciola (— 10 m) ; (Banyuls) : Le Racou (— 4 m), sable à *Amphioxus*. Manche (Roscoff) : Primel

(— 20 m), Trezen ar Skoden (— 60 m), Terenez (— 5 m). Gullmar Fjord (Fiskebäckskil) : Gunnarskär (— 13 m).

Spécimens déposés n° 303 AA

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

Les spécimens rencontrés ont des dimensions inférieures à celles que donne Pierantoni et le nombre maximum de segments observé est de 35 à 40. Les tentacules céphaliques sont très longs, atteignant la fin du 6^e segment. Les deux statocystes bien visibles sont accolés l'un à l'autre à l'avant de la tête. On remarque la présence dans l'épiderme de nombreuses glandes bacillaires comme chez *P. ciliatus* : elles sont ici très minces et plus ou moins groupées en zones longitudinales sur le corps.

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

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

Les glandes salivaires occupent les 11 premiers segments. Chez les individus mâles, le premier segment fertile est le 12^e ou le 13^e. Les organes latéraux sont formés d'une paire de fossettes rondes dans le segment 7, suivies de neuf paires de sillons ciliés allongés et discontinus bordés de glandes dans les segments 8 à 13. Il y a trois paires de spermiductes dans la partie postérieure des segments 13, 14 et 15 (et parfois une paire supplémentaire dans le segment 12).

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

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

Diagnose de *P. hatscheki*.

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

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

PROTODRILUS BREVIS N. SP.

Localité type.

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

Autres localités.

Gullmar Fjord : Hamnerö-Väderöarna. Méditerranée (Naples) : Cinito (— 6 m) : un seul spécimen femelle, incomplet.

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

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

Morphologie externe.

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

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

La région antérieure ne porte pas d'yeux, mais des taches pigmentaires brun-rouge sont groupées en position médiane dans l'épiderme

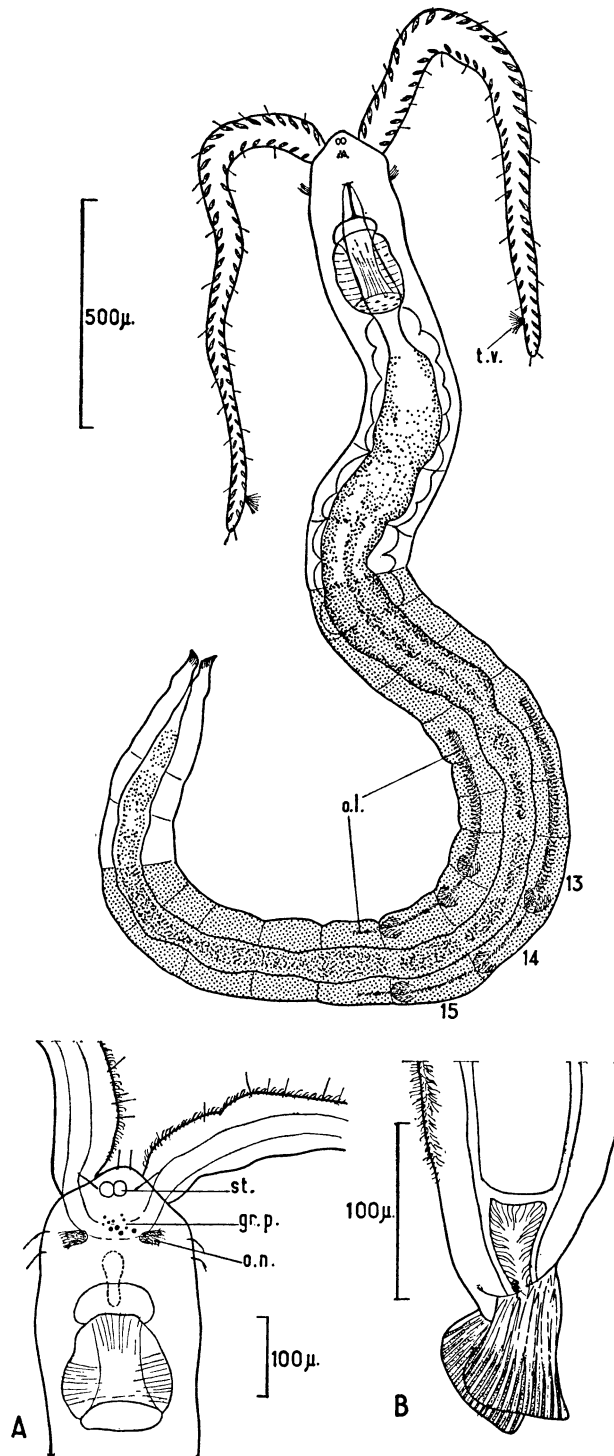


FIG. 7
P. brevis n. sp.

Un individu mâle dessiné sur le vivant (la région fertile du corps est en grisé).
 Détails de la région antérieure en A (vue dorsale) et des lobes pygidiaux en B
 (vue latérale).

dorsal de la tête entre les deux tentacules (Fig. 7). Deux statocystes volumineux et bien visibles sont situés juste en avant des taches pigmentaires ; accolés l'un à l'autre, ils sont immédiatement sous-jacents à l'épiderme dorsal et présentent une légère teinte rose. Il n'est pas rare qu'il y ait un troisième statocyste accolé aux deux autres.

Les tentacules céphaliques sont proportionnellement très longs : lorsqu'ils sont dirigés vers l'arrière, ils atteignent la fin du 6^e segment, mesurant ainsi jusqu'à 1 200 μ de long. Ils possèdent deux franges ciliées continues, de nombreux cils sensoriels raides et deux bordures glandulaires formées par des glandes bacillaires volumineuses (14 μ de long), régulièrement alignées dans l'épiderme (Fig. 7).

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

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

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

La ciliature ventrale est, par contre, très fournie : chez *P. brevis*, la face ventrale est, pour ainsi dire, entièrement ciliée alors que chez la plupart des espèces de *Protodrilus*, on observe une bande ciliée ventrale et longitudinale plus ou moins large selon les espèces. Chez *P. brevis*, la ciliature occupe à peu près toute la largeur de la face ventrale et ne disparaît que sur les côtés du corps, après être devenue progressivement moins dense ; vers la partie postérieure du corps, elle s'atténue progressivement en largeur. Comme chez les autres espèces, il y a au milieu de la face ventrale, un sillon cilié profond, large d'environ 8 à 10 μ . Le lobe antérieur préoral (Fig. 8, A) est entièrement revêtu de cils fins. En avant de la bouche, se trouve une bande transversale de cils plus forts, dirigés vers elle ; latéralement à la bouche, deux zones pourvues de cils puissants et longs attirent immédiatement l'attention. Agglutinés entre eux, formant ainsi des sortes de « cirres », ils atteignent 40 à 50 μ de long et sont disposés obliquement, leurs extrémités recourbées faisant saillie sur les côtés de la tête. Par leurs mouvements latéraux, de l'extérieur vers l'axe de symétrie de l'animal, ils créent probablement un courant favorisant l'acheminement des microparticules vers la face ventrale de la région préorale où tous les mouvements ciliaires convergent vers la bouche. Sur la face dorsale du corps, la ciliature est assez peu fournie : sur chaque segment, de petites touffes de cils fins sont disposées transversalement, à peu près au milieu du segment. Les cils sensoriels raides,

longs de 25 à 30 μ , sont présents un peu partout à la surface de l'épiderme.

Les **glandes épidermiques** sont abondantes et appartiennent à trois catégories différentes. Les glandes bacillaires, minces et généralement courbes, sont nombreuses et éparses dans tout l'épiderme. Sur les tentacules céphaliques, elles sont toutes fusiformes et régulièrement alignées en deux bordures longitudinales très nettes (Fig. 7 et 8, B).

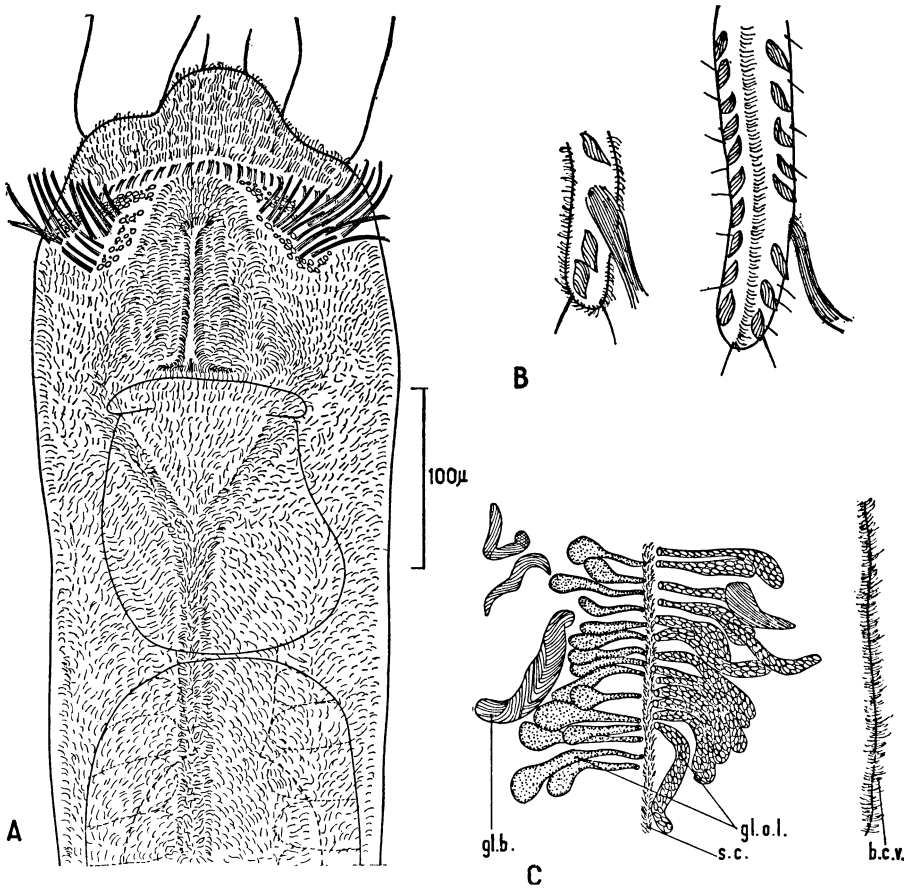


FIG. 8
P. brevis n. sp.

A : vue ventrale de l'extrémité antérieure, montrant le grand développement de la ciliature et les cirres bucaux ; B : extrémité d'un tentacule céphalique portant une touffe de cils vibratiles ; C : glandes épidermiques de l'organe latéral.

Une autre catégorie de glandes montre un contenu cellulaire de grains ovoïdes ; ces glandes sont probablement identiques à celles que Jägersten (1952) décrit chez *P. robustus* (« unknown glands »). Les glandes muqueuses sont visibles au niveau de la ciliature de la face ventrale ; sur la tête, elles sont abondantes juste en avant de la bouche et latéralement au niveau des longs cils buccaux (Fig. 8, A). Les glandes épidermiques sont groupées au niveau des organes latéraux

chez les mâles : dans certains segments, le 12^e par exemple, de chaque côté du corps, le sillon cilié de l'organe latéral est bordé, ventralement, de glandes à gros grains ovoïdes et, dorsalement, de glandes à petits granules (Fig. 8, C).

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

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

Morphologie interne.

Le bulbe pharyngien est volumineux. A l'œsophage, fait suite l'intestin moyen dont la paroi contient de nombreuses granulations qui lui donnent une coloration vert sombre.

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

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

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

présentes dans les différents segments (sauf dans les segments porteurs de spermiductes). Elles manquent, comme chez toutes les espèces, dans les trois à quatre derniers segments du corps.

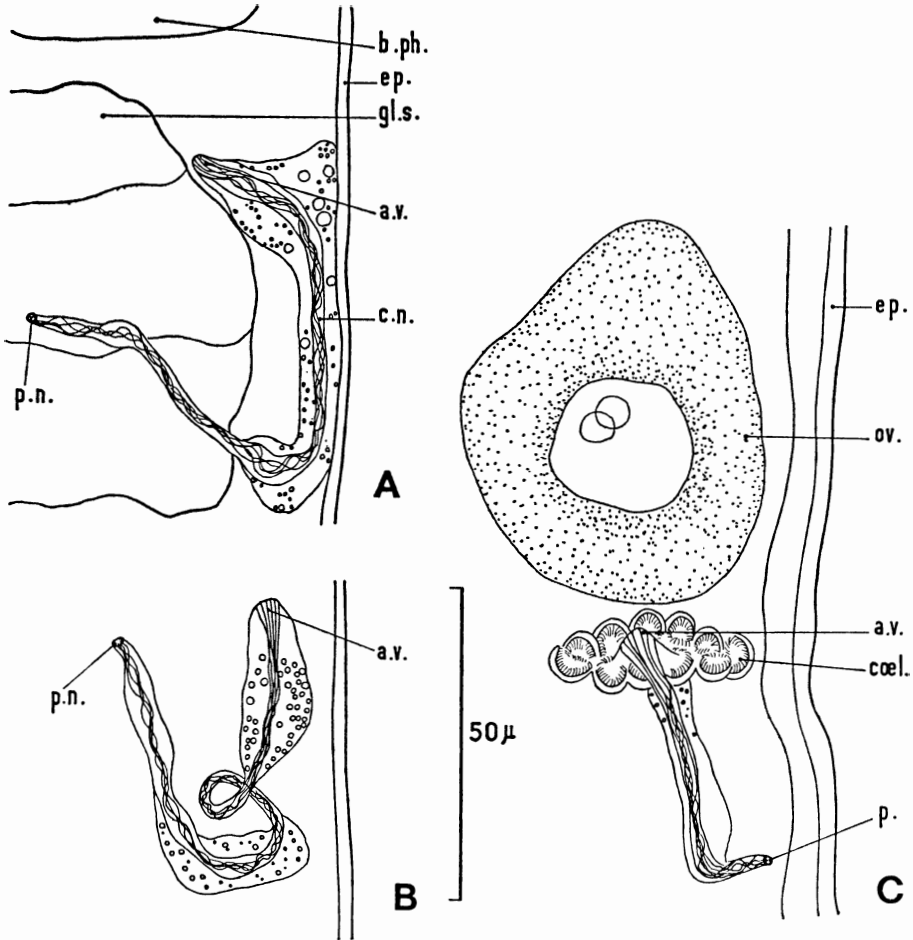


FIG. 9

P. brevis n. sp.

A et B : 1^o et 2^o néphridies ; C : oviducte associé à la néphridie (dessins sur le vivant).

Les animaux sexuellement mûrs.

Chez les mâles, le premier segment fertile est généralement celui qui suit les glandes salivaires, c'est-à-dire le 3^o segment (quelquefois le 7^o). Toute la partie postérieure du corps est fertile, excepté les deux ou trois derniers segments.

Les organes latéraux débutent au niveau du pore néphridien de la 10^e néphridie ; les sillons ciliés s'étendent sur les segments 10 à 16 et sont contigus d'un segment à l'autre, dès leur apparition : il n'y a pas ici de petite fossette ronde isolée, au début de l'organe latéral. Les sillons ciliés sont bordés de glandes dans les segments 10 à 13,

puis cette bordure glandulaire s'arrête à la fin du segment 13 et manque totalement sur les trois segments suivants où les sillons sont simplement ciliés (Fig. 7 et 10).

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

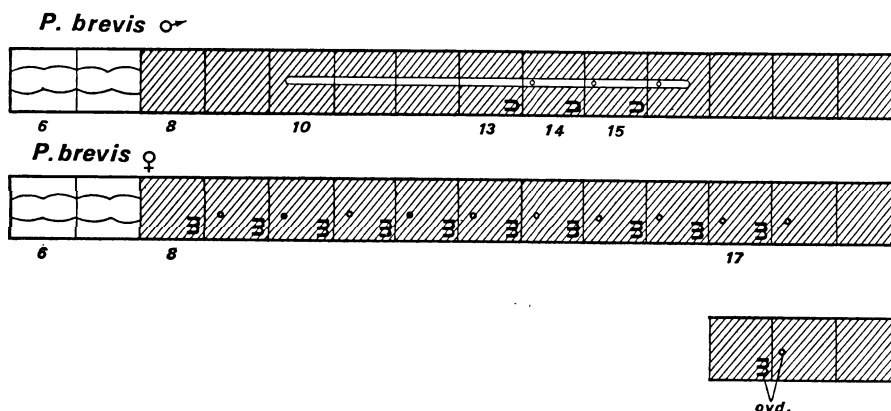


FIG. 10

Diagrammes résumant l'emplacement des organes latéraux, des spermiductes et des oviductes chez *P. brevis*.

Organes latéraux, spermiductes et oviductes ne sont représentés que du côté gauche. Mêmes conventions que dans les diagrammes précédents.

Chez cette espèce, il y a formation de spermatophores : l'émission d'un spermatophore resté accolé à la paroi du corps d'un mâle au niveau des organes latéraux, a été vue une fois. Il est probable que la très mince membrane qui enveloppe le spermatophore, est sécrétée par les glandes de l'organe latéral : celles-ci débouchent dans le sillon cilié et appartiennent à deux catégories, comme cela a été vu précédemment (p. 392).

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

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

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

Les huit premières paires de néphridies sont visibles dans les premiers segments du corps, occupés par les glandes salivaires et le début de l'intestin moyen. La neuvième néphridie dont l'ampoule initiale est légèrement saillante dans le coelome, est accompagnée d'une couronne plurilobée, pourvue de nombreux cils courts régulièrement alignés : cet organe représente le coelomostome d'un premier oviducte (1). On observe dix paires de coelomostomes ainsi associés aux néphridies dans les segments 8 à 17 (ou 9 à 18 suivant le cas). Dans chacun de ces segments, la protonéphridie toujours présente est entourée d'une dizaine de replis pourvus d'une courte ciliature dressée (Fig. 9, C). La protonéphridie semble située au centre de ce pavillon ; elle n'est pas réduite et la flamme néphridienne se prolonge dans le canal assez court (oviducte) qui débouche latéralement à l'extérieur. Je n'ai pu discerner les rapports exacts entre le début du canal néphridien et le coelomostome probablement greffé latéralement sur lui.

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

Jägersten (op. cit. p. 430) signale que les néphridies ont disparu chez *P. rubropharyngeus* dans les segments pourvus de gonoductes : les oviductes de *P. rubropharyngeus* sont donc, comme les spermiductes, de simples coelomoductes ; chez *P. purpureus*, les oviductes appartiennent également à ce type.

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

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

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

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

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

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

Comportement et locomotion.

Il est remarquable qu'une espèce d'aussi petite longueur habite un sédiment grossier où les interstices sont grands. La section ronde du corps, la large surface ciliée ventrale, les longs tentacules céphaliques indiquent une éthologie particulière. En effet, ces animaux s'abritent volontiers dans des coquilles vides de petits Gastéropodes et peuvent y rester cachés pendant plusieurs heures ; ils se détournent très lentement à l'intérieur de la coquille, par exemple lorsqu'un rayon lumineux les atteint. Grâce à la large ciliature ventrale, la locomotion est rapide lorsque l'animal se déplace librement entre les grains de sable ; les tentacules sont très mobiles et se rabattent fréquemment l'un vers l'autre ou, au contraire, vers l'arrière. Ainsi, il est très probable que chez *P. brevis*, la ciliature ventrale très développée, les touffes ciliées de l'extrémité des tentacules et les gros cils péribuccaux ainsi que la forme des lobes pygidiaux, sont des caractères adaptatifs à un milieu interstitiel formé de grandes lacunes dans lesquelles cette espèce aurait tendance à adopter un mode de vie semi-sédentaire.

Discussion.

Cette espèce rappelle *P. hatscheki* avec laquelle ses affinités sont à peu près certaines. Les données manquent encore malheureusement sur les individus femelles de cette dernière espèce ; cependant, les caractères suivants peuvent être soulignés comme caractères communs aux deux espèces : présence de deux statocystes accolés et médians ; ciliature ventrale largement développée, particulièrement la ciliature péribuccale ; trois paires de spermiductes dans les segments 13, 14 et 15, au niveau desquels les organes latéraux sont uniquement ciliés.

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

La présence d'oviductes dans tous les segments fertiles du corps pourrait être également un caractère adaptatif indispensable à l'évacuation des œufs chez cette espèce plus sédentaire que les autres. Associés aux néphridies, ils sont différents de ceux de *P. rubropharyngeus* qui sont, comme les spermiductes de toutes les espèces, de simples cœlomoductes : ce fait renforce l'hypothèse que les oviductes seraient, chez *P. brevis*, une néoformation.

Diagnose de *P. brevis*.

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

PROTODRILUS ALBICANS N. SP.

Localité type.

Méditerranée (Banyuls) : plage du Troc.

Spécimens déposés, n° 305 AA.

Cette espèce de grande taille vit dans le sédiment très grossier de la plage du Troc, au-dessous de la zone de déferlement, sous 40 cm d'eau environ, où on la trouve alors parfois associée à *P. oculifer*. La courbe granulométrique du sédiment est indiquée dans la figure 18.

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

Morphologie externe.

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

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

La région antérieure ne porte ni yeux ni taches pigmentaires ; elle est légèrement élargie au niveau des organes nucaux et atteint environ 0,27 mm de large. Les statocystes, très antérieurs, sont assez rapprochés l'un de l'autre et logés dans un lobe dorsal du prostomium qui

fait saillie entre les deux tentacules. Ceux-ci sont assez larges ; ils atteignent 830 μ de longueur, c'est-à-dire le niveau du 4^e segment lorsqu'ils sont rabattus vers l'arrière.

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

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

Morphologie interne.

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

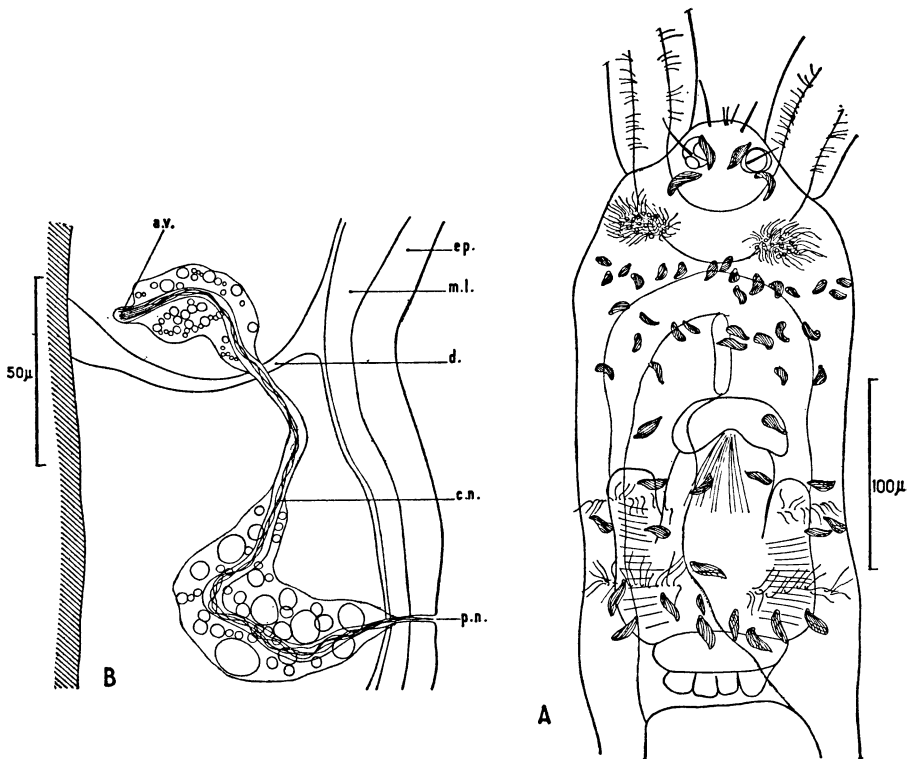


FIG. 11

P. albicans n. sp.

A : vue dorsale de l'extrémité antérieure ; B : néphridie. La paroi du tube digestif est représentée en hachures.

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

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

Les animaux sexuellement mûrs.

Chez les **individus mâles**, le premier segment fertile est le douzième; les **organes latéraux** s'étendent sous forme de sillons ciliés continus et

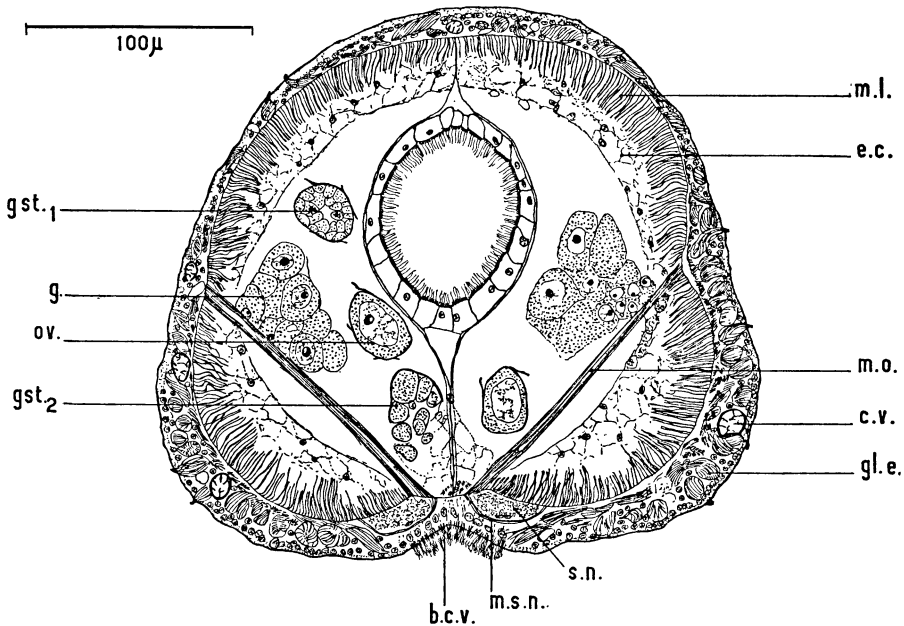


FIG. 12

P. albicans n. sp.

Coupe transversale d'une femelle. Les embryons sont quelquefois ouverts dans la cavité cœlomique (gst. 2).

bordés de glandes dans les segments 8 à 16, tandis qu'une paire de petites fossettes est visible dans le 7^e segment. Il y a quatre paires de **spermiductes** dont les entonnoirs cœlomiques occupent les segments 12 à 15.

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

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

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

Locomotion et comportement.

Comme chez tous les *Protodrilus*, la locomotion s'effectue par glissement sur la bande ciliée ventrale, mais le comportement de défense de cette espèce est remarquable et unique pour le genre : quand on veut prélever les animaux à la pipette, ils réagissent vivement et fuient en nageant en pleine eau, s'échappant au moindre contact. Ils ne peuvent nager longtemps mais cette aptitude est néanmoins remarquable dans le genre *Protodrilus*. En effet, la réaction de défense des espèces de *Protodrilus* consiste le plus souvent en une adhésion plus forte au substrat par la sécrétion des glandes adhésives pygidiales et par celle des glandes muqueuses de toute la face ventrale du corps ou des glandes adhésives segmentaires chez *P. adhaerens* ; chez *P. hypoleucus*, le corps n'adhère que par les lobes pygidiaux et s'enroule sur lui-même en une spirale serrée. La réaction d'adhésivité au substrat existe aussi chez *P. albicans* et se manifeste lors d'une faible perturbation du milieu. En règle générale, les espèces de *Protodrilus* sont totalement incapables de nager et restent toujours au sein du sédiment. L'aptitude à la nage de *P. albicans* est probablement avantageuse dans ce sédiment grossier, perpétuellement brassé par les vagues en arrière de la zone de déferlement. Elle permettrait aux animaux d'échapper aux chocs des graviers qui retombent et s'éboulent périodiquement. Il faut souligner ici un caractère anatomique particulier à cette espèce : l'examen d'une coupe transversale (Fig. 12) permet de distinguer de petits muscles transversaux séparant la chaîne nerveuse de l'épiderme : ces muscles n'existent chez aucune autre espèce et sont peut-être en relation avec l'aptitude particulière à la nage que possède *P. albicans*.

Discussion.

Par plusieurs caractères morphologiques, *P. albicans* rappelle *P. spongioides* Pierantoni 1903, espèce découverte dans un aquarium d'eau douce à Naples et dont l'origine n'a jamais pu être expliquée par Pierantoni qui l'a, en vain, recherchée dans la nature.

Les caractères communs aux deux espèces sont :

- les dimensions très grandes : celles de *P. spongioides* sont supérieures à celles que j'ai observées, soit 20 mm de long et 0,4 mm de large au lieu de 12 mm et 0,25-0,30 mm ;
- la coloration blanche du corps et l'aspect de l'épiderme riche en glandes et en vacuoles (d'où le nom d'espèce donné par Pierantoni) ;
- l'emplacement des statocystes ;
- l'extension des glandes salivaires dans les dix premiers segments du corps.

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

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

P. albicans, qui est une des plus grandes espèces rencontrées, vit dans le gravier de la plage du Troc : ce sédiment dont le diamètre moyen est de 1860 μ , est très bien classé (indice de triage : = 1,45) et cette espèce y trouve donc des espaces logeables convenant à ses dimensions. Le développement d'une ciliature ventrale étendue s'observe ici, comme chez *P. brevis*, et ce caractère pourrait être lié à la présence d'espaces lacunaires assez grands dans le biotope ; à l'opposé, les espèces minces habitant les sédiments fins à espaces interstitiels petits ont une bande ciliée médiane étroite et bien limitée. Les très nombreuses glandes épidermiques réparties dans tout le tégument ont un rôle protecteur certain.

Diagnose de *P. albicans* n. sp.

Une des plus grandes espèces rencontrées. Longueur : 12 mm ; largeur : 0,30 mm ; nombre de segments : jusqu'à 77. Le corps est blanc ; l'aspect brillant de l'épiderme est dû à de très nombreuses glandes bacillaires. A l'avant du prostomium, deux statocystes assez rapprochés l'un de l'autre ; pas d'yeux. Les tentacules céphaliques sont longs et atteignent le 4^e segment. Les glandes salivaires occupent les 10 ou 11 premiers segments. La région fertile débute au 12^e segment dans les deux sexes. Quatre paires de spermiductes chez les mâles dans les segments 12 à 15. Les organes latéraux s'étendent sur les segments 7 à 16. Les femelles produisent de nombreux œufs de petite taille qui évoluent dans le cœlome après la fécondation, jusqu'au stade gastrula.

PROTODRILUS HYPOLEUCUS ARMENANTE 1903.

Synonyme : *P. sphaerulatus* Pierantoni 1908.

Localité type.

Méditerranée (Naples) : sable à *Amphioxus* (Armenante 1903).

Autres localités.

Méditerranée (Naples) : sable à *Amphioxus* de Posillipo et Cinito (Pierantoni 1908), Cinito (— 6 m et — 3 m) ; (Banyuls) : sable à *Amphioxus* du Racou (— 4 m). Manche (Roscoff) : Bloscon (— 10 m), Terenez (— 5 m) ; également à Basse Plate (— 10 m) ; médio-littoral inférieur : chenal de l'Île Verte et sables situés à l'Est de l'Île Verte. Gullmar Fjord (Fiskebäckskil) : Gunnarskär (— 13 m), Bonden (— 27 m) et Hamnerö (— 18 m).

Spécimens déposés : 306 AA.

PROTODRILUS HYPOLEUCUS FORMA TENUIS JOUIN 1968.

Localités.

Manche (Roscoff) : médio-littoral inférieur : bancs de sable au nord de la pointe de Perharidy, également à Penpoull et Brignogan ; Basse-Plate (— 10 m).

Spécimens déposés n° 308 AA.

Introduction.

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

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

b) d'autre part, dans certains sables plutôt fins (à Roscoff comme dans les autres localités), les spécimens ne sont pas typiques et une forme, *P. hypoleucus* forma *tenuis* a du être distinguée : une diagnose en a été donnée dans le fascicule Annélides de l'Inventaire de la Faune de Roscoff 1968. Les courbes granulométriques des sédiments où vivent la forme type et la forme *tenuis* sont indiquées dans la figure 19 ;

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

Il est donc probable que Pierantoni a cru pouvoir distinguer deux espèces dans ces deux types d'individus : à mon avis, *P. hypoleucus* et *P. sphaerulatus* sont synonymes. En raison de l'antériorité du nom et surtout à cause de l'aspect particulier de la cuticule qui donne à cette espèce son aspect blanc mat, je conserverai le nom d'espèce *P. hypoleucus*, *P. sphaerulatus* tombant en synonymie. Afin de supprimer toute confusion, la redescription de cette espèce est nécessaire. Les caractères morphologiques de l'espèce type *P. hypoleucus* seront donc revus, complétés et confrontés avec les données originales relatives aux deux espèces synonymes. Les caractères de la forme *tenuis* seront donnés parallèlement au cours de cette étude.

Morphologie externe de *P. hypoleucus* Armenante 1903.

Forme générale et dimensions du corps : cette espèce se distingue d'emblée de toutes les autres espèces connues par un revêtement cuticulaire ornementé qui recouvre tout le corps et lui donne un aspect blanc et opaque, très caractéristique. Comme l'ont observé Armenante et Pierantoni, ce revêtement est formé de petites plages de formes irrégulières paraissant composées de granules réfringents serrés les uns contre les autres ; cette ornementation cuticulaire s'interrompt au niveau des dissépinements et manque généralement là où une ciliature apparaît (bande ciliée ventrale et organes nucaux par exemple). Cette cuticule, peu transparente chez les spécimens types, empêche l'observation de certains organes internes (néphridies en particulier) et même celle des glandes épidermiques.

P. hypoleucus atteint couramment 8 mm de long et compte alors, après le bulbe pharyngien, environ 45 à 50 segments. La « tête » (comprenant comme toujours : région préorale, bouche et région pharyngienne) est à peine plus large que les segments suivants : elle mesure environ 0,14 mm, alors que le reste du corps atteint environ 0,13 mm. Ces dimensions sont en accord avec les données de Pierantoni concernant *P. hypoleucus* et *P. sphaerulatus*.

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

La ciliature générale de *P. hypoleucus* est réduite : il n'y a pas de couronnes ciliées segmentaires. La bande ciliée ventrale, étroite le long du corps, s'élargit et bifurque au niveau de la bouche qu'elle

entoure complètement. En avant de la bouche, existe une bande ciliée transversale. La face dorsale de la tête porte, en arrière des organes nucaux et jusqu'au niveau de la région pharyngienne, plusieurs petites touffes ciliées (Fig. 13, A) alignées transversalement. Des cils sensoriels sont visibles sur la région antérieure : il y en a entre les tentacules et au niveau des statocystes. D'autres cils sensoriels plus courts existent sur les bords latéraux de la tête et tout le long du corps.

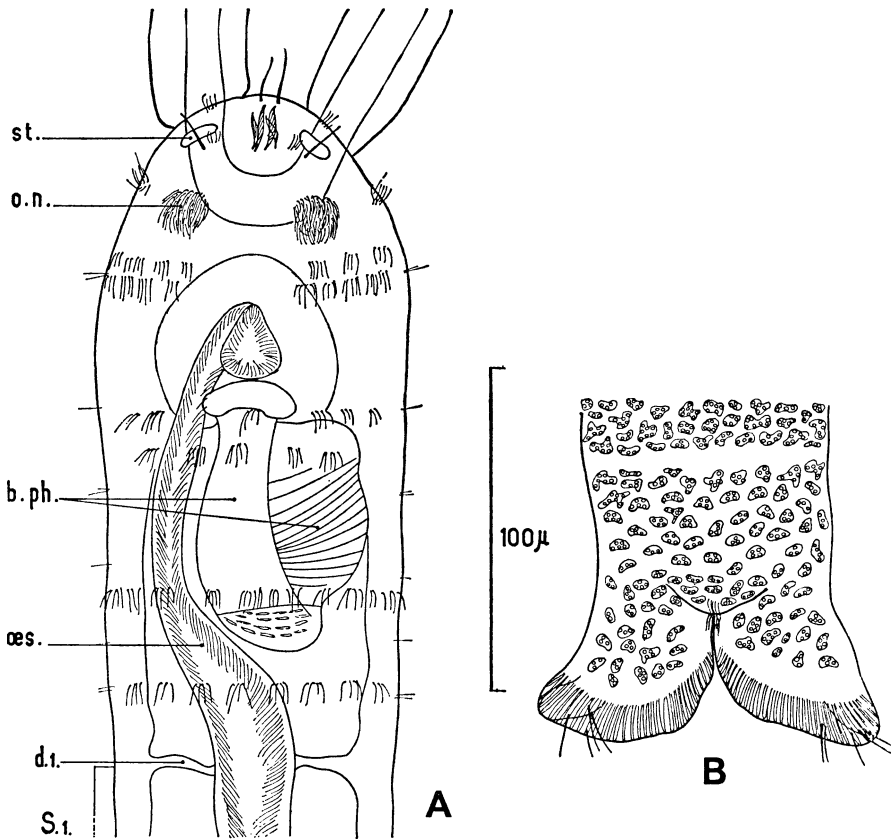


FIG. 13
P. hypoleucus

Vue dorsale - A : de l'extrémité antérieure ; B : des lobes pygidiaux ; les ornements cuticulaires ne sont représentés qu'en B.

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

Les glandes épidermiques sont peu apparentes et, en fait, assez peu nombreuses ; des glandes bacillaires existent tout le long du corps, localisées préférentiellement sur une ligne médio-dorsale, deux lignes latérales et deux lignes latéro-ventrales. Un groupe médian

de cinq à six glandes bacillaires existe toujours à la partie antérieure, dorsalement entre les deux statocystes.

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

Morphologie externe de *P. hypoleucus* forma *tenuis*.

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

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

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

Morphologie interne.

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

Le tube digestif débute par un œsophage fortement cilié qui se termine dans le premier segment, un peu en arrière du premier dissépiment (1). Après l'œsophage, l'intestin reste étroit jusqu'au 5^e segment environ ; dans ces premiers segments, on distingue ventralement par rapport au tube digestif, des glandes contenant de gros grains ovoïdes et qui sont particulières à cette espèce ; sur le vivant, ces glandes prédominent nettement et les **glandes salivaires** n'apparaissent clairement que vers le 6^e segment, tandis que le tube digestif s'élargit. Mais des colorations in toto au carmin aluné permettent de mettre en évidence les glandes salivaires dès le deuxième segment, immédiatement après l'œsophage, comme chez toutes les autres espèces. Les glandes salivaires sont, chez *P. hypoleucus*, réduites à deux bourrelets ventro-latéraux peu volumineux mais qui s'étendent jusqu'au 18^e ou 20^e segment. Les glandes à gros grains ovoïdes les accompagnent

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

sur tout leur parcours : elles n'ont jamais été observées chez d'autres espèces de *Protodrilus* (Fig. 14, A).

Ces deux catégories de glandes ont des contenus sécrétoires très différents : les glandes salivaires sont, comme chez toutes les espèces du genre, de volumineuses cellules pourvues d'un gros noyau à nucléole bien visible ; leur cytoplasme est nettement basophile et contient une fine sécrétion granuleuse qui s'écoule ventralement par rapport au tube digestif et remonte le long de celui-ci jusqu'à la cavité buccale. Les cellules à gros grains ovoïdes ne sont pas basophiles : les grains de sécrétion sont bleus à l'Azan (alors que les glandes salivaires sont rouges comme les noyaux), colorés en rose pâle par l'APS, incolores au bleu alcian.

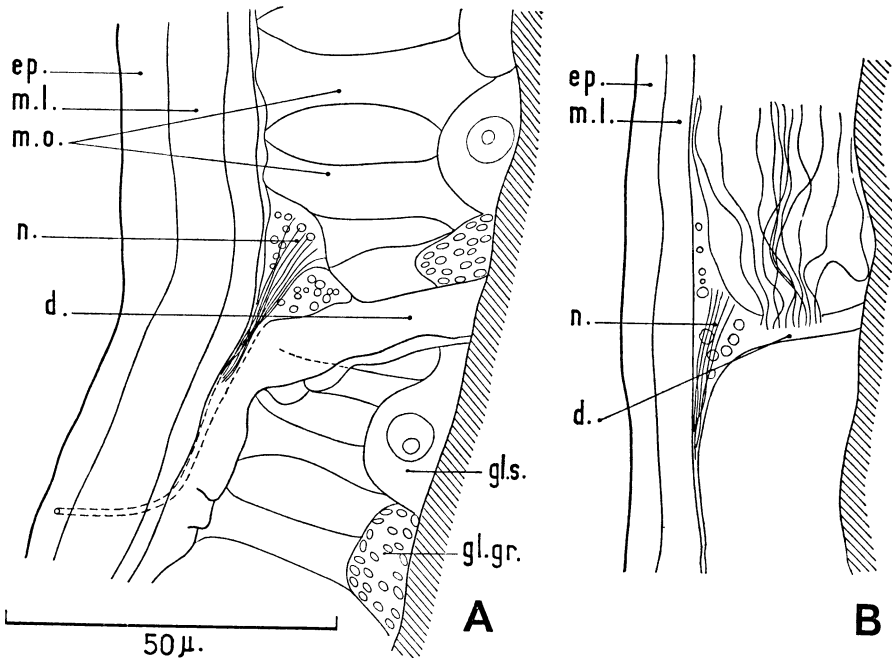


FIG. 14
P. hypoleucus

A : néphridies ; B : ciliature portée par les dissépinents.

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

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

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

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

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

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

Comme chez *P. adhaerens* (Jägersten 1952 et Jouin 1970), certains **dissépiments** antérieurs disparaissent chez *P. hypoleucus*, ce qui rend très difficile le dénombrement exact des segments.

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

Les néphridies ont, elles aussi, disparu et la deuxième paire visible traverse le second dissépiment, anormalement éloigné du premier. En conséquence, si le premier segment allongé correspond à deux segments réunis, il faut appeler troisième segment celui qui le suit.

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

Les individus sexuellement mûrs.

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

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

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

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

L'apparition des organes latéraux et des spermiductes a pu être étudiée sur des spécimens appartenant à la forme *tenuis*, récoltés toujours au même endroit à Roscoff (bancs de sable entre la pointe de Perharidy et l'île Ledanet) au cours de l'année 1968-1969.

1° Vers la mi-novembre, on ne trouve encore que 8 p. 100 d'individus sexuellement mûrs : tous sont des mâles et les organes latéraux ne sont que de simples sillons ciliés apparus d'abord sur le segment 5 (S5), puis s'étendant sur les segments 6 et 7 (Fig. 15, A). La première paire de spermiductes formée prend la place de la néphridie 6 (la néphridie 2, bien qu'ayant disparu, est comptée). A ce stade, la spermatogenèse débute à peine : les gonades sont présentes sous forme de bourrelets dans le coelome des segments postérieurs fertiles (à partir du segment 22 environ), mais il n'y a encore ni spermatides, ni spermatozoïdes libres dans le coelome.

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

2° Les glandes épidermiques apparaissent sur le bord de l'organe latéral cilié du segment 5. Une deuxième paire de spermiductes se forme à la place de la néphridie 7 (Fig. 15, B), dans le segment 6.

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

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

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

4° A la fin de la période de reproduction, une différence s'accuse entre les individus des deux formes, en ce qui concerne notamment l'extension des organes latéraux, les spécimens « type » montrant des caractères plus constants que ceux observés chez la forme *tenuis*.

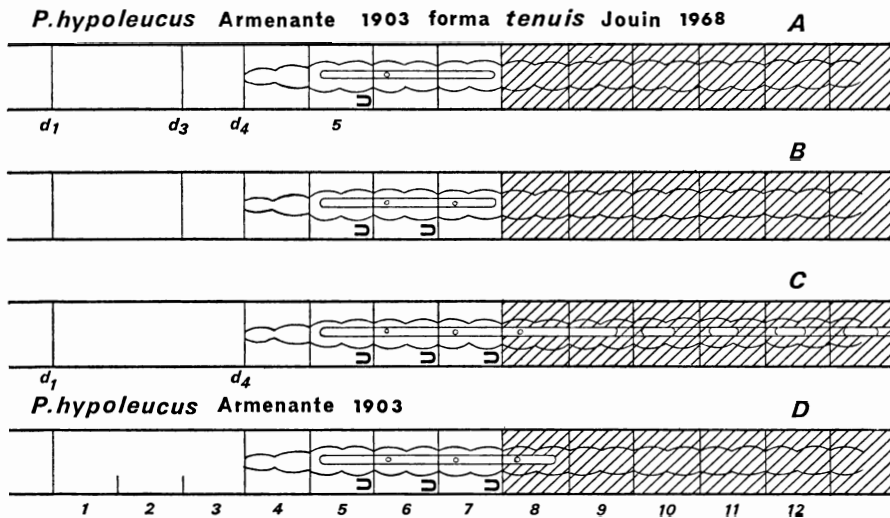


FIG. 15

Diagrammes résumant en A, B et C l'apparition progressive des spermiductes au cours de la période de reproduction.

En C : extension anormale des organes latéraux chez la forme *tenuis*, à la fin de la période de reproduction ; en D : les caractères de la forme type au même moment. Les glandes salivaires très réduites dans les trois premiers segments ne sont pas représentées.

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

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

D'autre part, quelques individus possèdent quatre paires de spermiductes, la paire supplémentaire étant immédiatement postérieure aux trois paires caractéristiques de l'espèce. Chez d'autres individus, on observe, au niveau des pores néphridiens N_9 et N_{10} dilatés et abondamment ciliés, l'ébauche de nouveaux spermiductes, sans que cependant les cœlostomes correspondants soient quelque peu différenciés.

En résumé, les faits observés montrent que :

1. Les spécimens type ont des caractères sexuels bien établis et constants ;

2. les spécimens « *tenuis* », au contraire, présentent une certaine instabilité de ces caractères : il semble qu'il existe un gradient antéro-postérieur dans la différenciation des spermiductes et des organes latéraux et que ces spécimens soient plus sensibles que ceux de la forme type à l'influence de la gamétogenèse. Ainsi s'expliquerait l'extension anormale des organes latéraux et la tendance à la différenciation de spermiductes supplémentaires.

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

Des colorations *in toto*, effectuées sur des individus mâles au début de la période de reproduction, révèlent la présence de massifs de spermatogonies et de spermatocytes dès les segments 5 et 6, jusqu'au 4^e segment avant l'extrémité postérieure du corps. Mais les gonades s'épuisent rapidement dans les segments antérieurs (segments « salivaires ») alors, que dans la moitié postérieure, les produits génitaux sont élaborés pendant toute la période de reproduction. Les spermatozoïdes émigrent vers l'avant jusqu'aux spermiductes ; il est même fréquent qu'ils traversent le premier dissépinement et envahissent la tête.

A la fin du mois de mars, les proportions sont les suivantes : 69 p. 100 d'individus redevenus stériles, 13 p. 100 de mâles et 18 p. 100 de femelles. La plupart des mâles ont à cette époque, trois paires de spermiductes mais la régression de leur nombre a pu être notée chez quelques spécimens et il semble bien que ce soit la première paire formée qui subsiste le plus longtemps et disparaisse la dernière. Au niveau des organes latéraux les glandes épidermiques disparaissent avant la ciliature.

Les femelles se reconnaissent immédiatement au contraste que forme avec la partie stérile, la moitié postérieure du corps rendue opaque et légèrement dilatée par la présence des ovocytes. Dans la majorité des cas, la gonade apparaît vers le 21^e segment. Les ovocytes sont alignés le long de l'intestin dans les cavités cœlomiques dorsales et mesurent 40 à 50 μ de diamètre, quelques jours avant la ponte. Leur nombre varie de quatre à huit par segment.

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

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

Locomotion et comportement.

La locomotion de cette espèce qui, comme la plupart des *Protodrilus*, glisse régulièrement en serpentant entre les grains de sable, n'a rien de particulier ; elle présente, par contre, une réaction de défense très caractéristique. Pierantoni signale chez *P. hypoleucus* et *P. sphaerulatus* une faculté d'enroulement en spirale : ce comportement intervient, en effet, lors d'une forte perturbation et il est tout à fait particulier à cette espèce. Les lobes pygidiaux adhésifs s'ancrent sur le substrat et le corps tout entier s'enroule sur lui-même en une spirale verticale serrée. L'animal peut rester ainsi contracté plusieurs secondes, offrant un minimum de surface exposée aux courants ou aux chocs, en même temps qu'une certaine élasticité : il ne se déroule que lorsque toute perturbation a cessé.

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

Parasites.

Une autre particularité distingue la forme *tenuis* : c'est la présence, dans le cœlome, de grosses formations blanches à allure d'ovocytes, pourvues d'un noyau et comprimées dans la cavité cœlomique du segment qu'elles occupent : elles peuvent atteindre 90 μ dans leur plus grand diamètre. Ces grosses cellules sont des parasites non encore déterminés, probablement des Grégarines ou des Coccidies.

On les rencontre toute l'année et pendant la période de reproduction, ils peuvent occuper les segments fertiles et les segments à spermiductes chez les mâles. Ils n'influent donc pas sur la sexualité de leur hôte.

Les spécimens de la forme type que l'on rencontre dans la zone des marées sont eux aussi parasités : mais ce volumineux stade cœlomique ne semble pas s'y développer. Il existe, en effet, un autre stade où les parasites sont accolés à l'intestin, dans la région moyenne du corps. Ces parasites peuvent passer dans la lumière intestinale où ils sont alors enveloppés d'une membrane épaisse.

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

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

Il est intéressant de rapprocher de ces faits certaines observations de E. Du Bois Reymond Marcus (1948) qui signale, au cours de la description d'une espèce nouvelle des côtes du Brésil, *P. corderoi*, l'existence d'ovocytes isolés susceptibles de passer dans la lumière intestinale ; cette espèce semble, elle aussi, fertile pendant les mois d'hiver (septembre) alors que les individus porteurs de quelques gros ovocytes isolés se rencontrent toute l'année. L'auteur signale qu'en janvier la plupart des femelles âgées (elle appelle ainsi les spécimens porteurs de quelques « ovocytes isolés ») ne sont pas fécondées : on peut en déduire d'une part, qu'il n'y a pas d'individus mâles à cette époque, donc que la période de reproduction est limitée aux mois d'hiver, comme chez *P. hypoleucus*, d'autre part, que ces ovocytes isolés, passant dans la lumière intestinale, sont des parasites.

P. corderoi est encore trop peu connu (les individus sexuellement mûrs ne sont pas décrits), pour que l'analogie entre cette espèce et *P. hypoleucus* soit poussée plus loin.

Diagnose de *P. hypoleucus*.

Longueur : 8 mm ; largeur : 0,13 mm ; nombre de segments : 45 à 50. Tentacules céphaliques assez courts, atteignant vers l'arrière le milieu du premier segment. Statocystes écartés l'un de l'autre et peu visibles. Pas d'yeux. Organes nucaux de forme ronde très caractéristique. Corps recouvert d'une cuticule ornementée lui donnant une coloration blanche. Ciliature épidermique réduite. Pygidium formé de deux lobes adhésifs courts et larges et d'un petit lobe médio-dorsal rudimentaire dépourvu de glandes adhésives. Glandes salivaires très réduites dans les cinq premiers segments et s'étendant vers l'arrière jusqu'au 18^e segment. Les gonades sont présentes chez les mâles dès le 6^e segment mais atteignent leur développement normal seulement vers le segment 20. Trois paires de spermiductes dans les segments 5, 6 et 7 ; organes latéraux s'étendant sous forme de sillons ciliés continus dans les segments 5 à 8. Chez les femelles, région fertile débutant vers le segment 20. Maturité sexuelle en hiver (décembre à mars), sur les côtes de la Manche et de la Méditerranée. Espèce fréquemment parasitée. Forte odeur (iodée ?).

Caractères particuliers à la forme *tenuis*.

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

PROTODRILUS ADHAERENS JÄGERSTEN 1952.

Synonyme : *P. pardii* Gerlach 1953 (1).

Localité type.

Gullmar Fjord (Fiskebäckskil) : « Bondhålet » (— 0,5 à — 1 m) (Jägersten 1952).

Autres localités.

— Gullmar Fjord : entre Hällö et Sälö (— 16 m) (Jägersten, 1952). Méditerranée (Banyuls) : sous le nom de *P. pardii*, Gerlach 1953, étang de Salses et eaux souterraines littorales à Saint-Cyprien et au Canet (Gerlach 1953) ; (région de Naples) : plage de Positano (eaux souterraines littorales). Mer d'Irlande (Anglesey) : zone intertidale à Treath Bychan (Boaden, 1963). Atlantique (Arcachon) : sable à *Amphioxus* de Graveyron (Renaud-Mornant et Jouin, 1965). Manche (Roscoff) : Nord de l'Île Verte, sables moyens au niveau des basses mers de vive eau ; Terenez (— 5 m), (Jouin, 1968).

Spécimens déposés : n° 309 AA.

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

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

Dans l'étude qu'il donne de *P. adhaerens*, Jägersten mentionne, comme dimension du corps, la longueur totale mais ne précise ni le nombre de segments ni la largeur.

Comme pour l'espèce *P. hypoleucus*, j'ai observé que les spécimens vivant dans les sables fins sont plus minces et plus transparents

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

que les spécimens des sables plus grossiers, considérés comme spécimens types. Ces faits ont justifié, à mes yeux, la création d'une forme *P. adhaerens* forma *gracilis* (Jouin 1968).

Les spécimens types mesurent 125 μ de large, dans la région fertile et ont environ 4 mm de long pour un nombre total de 45 segments, alors que ceux de la forme *gracilis*, aussi longs que les précédents et ayant un nombre de segments égal, ont une largeur maximum de 85-90 μ dans la région fertile.

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

PROTODRILUS ADHAERENS FORMA GRACILIS JOUIN 1968.

Localité type.

Manche (Roscoff) : Basse Plate (— 10 m).

Autres localités.

Manche (Roscoff) : Duslen (— 2m). Gullmar Fjord (Fiskebäckskil) : Hällö (— 5 m). Méditerranée (Naples) : Forio d'Ischia (— 10 m).

Spécimens déposés, n° 310 AA.

Les principaux caractères de cette forme liée aux sables fins sont :

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

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

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

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

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

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

PROTODRILUS ADHAERENS FORMA MAJOR.

Localité type.

Méditerranée (Naples - Ischia) : sable à *Amphioxus* de Casamicciola (— 8 m).

Autres localités.

Méditerranée (Banyuls) : sable à *Amphioxus* du Racou (—4 m).
Spécimens déposés n° 311 AA.

Les principaux caractères de cette forme sont les suivants :

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

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

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

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

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

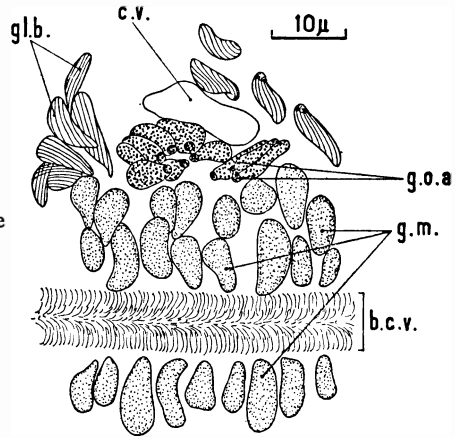
La période de reproduction ne peut être précisée : les spécimens étaient fertiles au moment des récoltes (mars-avril). Je ne peux préciser ni la taille des œufs ni leur nombre par segment fertile.

Dans leur morphologie générale, en dehors des dimensions, les spécimens de la forme *major* montrent tous les caractères de l'espèce : il est donc raisonnable de les considérer comme une forme adaptée à un milieu différent de celui où vit l'espèce type. Le sable à *Amphioxus* est en effet beaucoup plus grossier et probablement plus

exposé aux courants : les glandes épidermiques, abondantes chez cette forme ainsi que la cuticule ornementée, ont probablement une signification adaptative ; elles assureraient une meilleure protection contre les chocs dans ce sédiment grossier souvent remanié. Quant à la robustesse du corps, elle paraît être un phénomène équivalent et en quelque sorte symétrique de l'amincissement du corps de la forme *gracilis* ; dans les deux cas, les dimensions du corps et notamment son diamètre, paraissent liés à la granulométrie du sédiment et à la dimension des espaces habitables.

P. adhaerens et *P. hypoleucus*, apparaissent comme très plastiques, capables de coloniser des sédiments relativement variés.

FIG. 16
P. adhaerens forma *major*
Glandes épidermiques à la face ventrale
de la moitié antérieure d'un segment.



Diagnose de *P. adhaerens*.

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

Caractères particuliers à la forme *gracilis*.

Corps transparent et mince n'atteignant que 0,07 à 0,09 mm ; les organes adhésifs segmentaires sont réduits (quatre à cinq glandes

chacun en moyenne) ; chez les mâles, les organes latéraux (segments 6 à 12) et les spermiductes (segments 10 et 11) sont déplacés d'un segment vers l'avant par rapport à l'espèce type. Chez les femelles, il n'y a que un ou deux œufs par segment fertile.

Caractères particuliers à la forme *major*.

Cuticule ornementée et opaque ; le corps est de grande taille : 60 à 70 segments ; 0,15 à 0,18 mm de large ; les organes adhésifs segmentaires sont réduits sur les dix premiers segments ; ailleurs, ils ont le même développement que chez l'espèce type.

PROTODRILUS SIMILIS N. SP.

Localité type.

Méditerranée (Tunisie) : plage de Gammarth.

Autres localités.

Atlantique (Arcachon) : zone intertidale à Eyrac.

Spécimens déposés n° 312 AA.

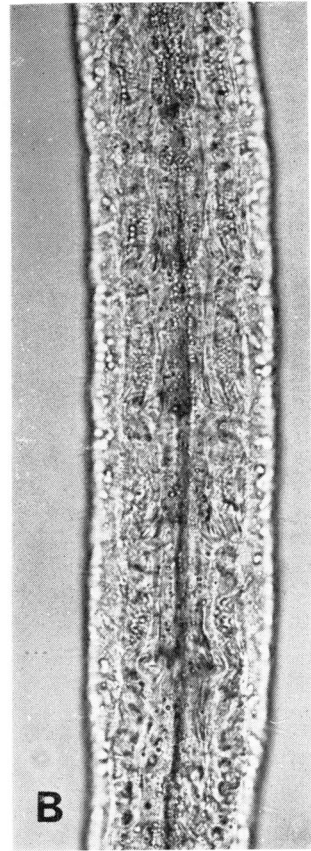
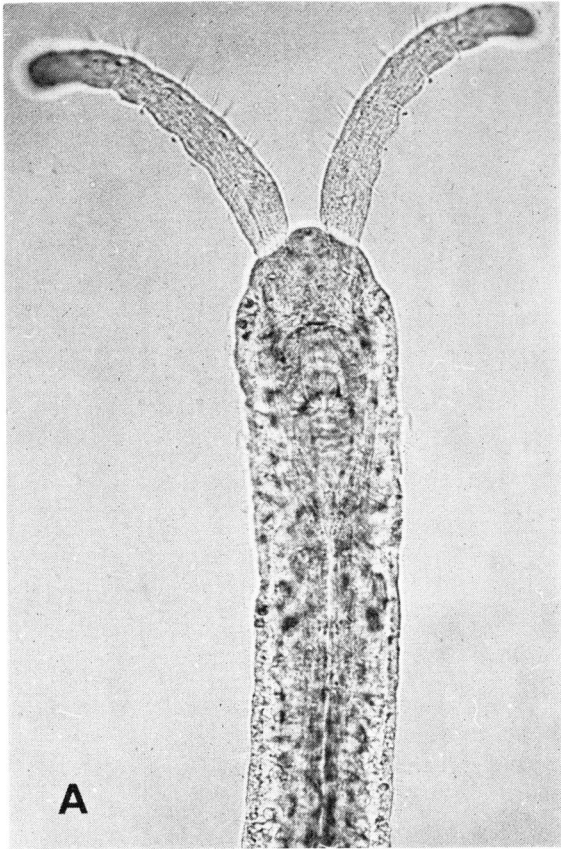
En juillet 1969, j'ai eu l'occasion d'examiner de très nombreux spécimens sexuellement mûrs de cette espèce, récoltée par le Dr Westheide à la plage de Gammarth en Tunisie. Pourvus d'organes adhésifs segmentaires, ces spécimens ont un comportement semblable à ceux de *P. adhaerens*. Cependant, plusieurs caractères, dont ceux des individus sexuellement mûrs, montrent qu'il s'agit bien d'une espèce nouvelle. *P. similis* vit également à Arcachon : elle a été attribuée par Renaud-Debysier (1963) à l'espèce *P. pardii* Gerlach 1953.

Morphologie externe.

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

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

La région antérieure ne porte pas d'yeux et les statocystes semblent manquer totalement. Les tentacules céphaliques sont remarquablement courts : ils mesurent 180 μ , c'est-à-dire qu'ils atteignent vers l'arrière le niveau du premier dissépinement (Planche I). Les organes nucaux sont très petits. La ciliature générale est peu développée et le corps porte peu de cils sensoriels, contrairement à ce que l'on observe chez *P. adhaerens*. L'épiderme est relativement opaque bien



CLAUDE JOUN

PLANCHE I

Protodrilus similis n. sp.

A : région antérieure ; B : segments portant les spermiductes et les organes latéraux chez un mâle (microphotographies du Dr W. Westheide).

que la cuticule ne soit pas ornementée comme chez *P. hypoleucus*. Les glandes bacillaires sont courtes et trapues ; les organes adhésifs segmentaires sont situés, comme chez *P. adhaerens*, au début de chaque segment sur la face ventrale : dans les douze premiers segments, chaque organe adhésif ne compte que quatre glandes ; à partir du 12^e segment, ces organes sont plus importants, possédant six à huit glandes chacun. Les lobes pygidiaux sont très bien développés : de forme allongée, ils se terminent en une bordure adhésive élargie semblable à celle que l'on observe chez *P. adhaerens*. La segmentation est difficile à discerner : extérieurement, elle est peu marquée et, dans le coelome, les **dissépiments** sont le plus souvent invisibles, notamment dans la région antérieure. Comme chez *P. adhaerens* et *P. hypoleucus*, le premier segment est plus long que les segments suivants et correspond en réalité à deux segments (le dissépiment 2 ayant disparu).

Morphologie interne.

Le bulbe pharyngien est extrêmement petit chez cette espèce ; il possède cependant tous les éléments caractéristiques du bulbe de *Protodrilus* : muscle bulbaire, muscle sagittal et pièce masticatrice. Les **glandes salivaires** sont très difficiles à voir sur le vivant : leur emplacement a pu être précisé grâce à des colorations in toto : elles sont très peu développées dans l'ensemble et ce n'est qu'à très fort grossissement qu'on peut les discerner dès la fin du 2^e segment. Elles s'étendent chez les femelles jusqu'au segment 10 ou 12 et, chez les mâles, jusqu'au segment 15. Dans les premiers segments, elles sont souvent réduites à deux ou quatre cellules glandulaires et il est impossible de préciser si elles existent dans les segments à organes latéraux des mâles.

Les individus sexuellement mûrs.

Chez les **mâles**, les gonades sont visibles à partir des segments 13 ou 14, jusqu'à l'extrémité du corps, sauf dans les deux derniers segments qui sont stériles. Les **organes latéraux**, en forme de fossettes ciliées et glandulaires, se situent dans les segments 6 à 11. Il n'y a pas de petite fossette ronde dans le segment 5 au début de l'organe latérale (Fig. 20).

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

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

Discussion.

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

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

Diagnose de *P. similis*.

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

La LISTE DES ESPÈCES DU GENRE *PROTODRILUS* s'établit actuellement ainsi :

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

Table des abréviations

a. v.	: ampoule vibratile
b. c. v.	: bande ciliée ventrale
b. ph.	: bulbe pharyngien
c ₁ , c ₂	: 1 ^e et 2 ^e couronnes ciliées
c. n.	: canal néphridien
cœl.	: cœlomostome
c. s.	: cil sensoriel
c. v.	: cellule vacuolaire
d.	: dissépiement
e. c.	: épithélium cœlomique
ep.	: épiderme
g.	: gonade
g. gr.	: glandes à grains ovoïdes
g. m.	: glandes muqueuses
g. o. a.	: glandes de l'organe adhésif
gl. b.	: glandes bacillaires
gl. e.	: glandes épidermiques
gl. gr.	: glandes à grains associés aux glandes salivaires
gl. m. v.	: glandes muqueuses ventrales
gl. o. l.	: glandes de l'organe latéral
gl. s.	: glandes salivaires
gr. p.	: granules pigmentaires
gst.	: gastrula
m. l.	: muscles longitudinaux
m. o.	: muscles obliques
m. s. n.	: muscles séparant les cordons nerveux de l'épiderme
n.	: néphridie
œs.	: œsophage
o. l.	: organe latéral

o. n.	: organe nucal
ov.	: ovocyte
ovd.	: oviducte
p.	: orifice commun à l'oviducte et à la néphridie
p. n.	: pore néphridien
Sl	: limites du 1 ^{er} segment
s. c.	: sillon cilié de l'organe latéral
s. n.	: chaîne nerveuse
spd.	: spermiducte
st.	: statocyste
t. v.	: touffe de cils vibratiles
v. d.	: vaisseau dorsal

RÉPARTITION DES ESPÈCES ET GRANULOMÉTRIE DES SÉDIMENTS

Les travaux morphologiques et systématiques sur les formes interstitielles ne comportent généralement pas d'indications précises sur les caractéristiques des sédiments étudiés : il m'a paru utile de donner les caractéristiques granulométriques de quelques localités particulièrement riches. Les différentes espèces de *Protodrilus* semblent, en effet, inféodées à des sédiments de granulométrie définie : la dimension des espaces habitables, pour une grande part dépendante de la taille des grains, paraît être un facteur essentiel dans leur répartition.

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

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

Le premier quartile Q1 est le diamètre égal ou supérieur à celui de 25 p. 100 des grains ; le troisième quartile Q3 est le diamètre égal ou supérieur à celui de 75 p. 100 des grains.

L'indice de triage $\sqrt{\frac{Q_3}{Q_1}}$ peut alors être calculé.

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

1. Cinq espèces sont caractéristiques des sables immergés du type « sable à *Amphioxus* » (voir le tableau de répartition, p. 428) ; mais deux d'entre elles peuvent également occuper des sables de la zone

intertidale (*P. hypoleucus*) ou peu profonds, en arrière de la zone de ressac en Méditerranée (*P. oculifer*).

Ces espèces ont des dimensions voisines qui varient de 180 à 130 μ de large. Les sédiments dans lesquels on les rencontre ont des diamètres moyens de 725 μ (Le Racou et Bloscon), 1175 μ (Terenez), 1480 μ (Gunnarskär). L'examen de la figure 17 nous amène aux remarques suivantes.

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

b) Pour le sable de Gunnarskär, l'analyse granulométrique n'a, en réalité, que peu de signification ce sédiment étant formé presque entièrement de débris de coquilles de petits Gastéropodes et de Lamelli-branches ainsi que de tubes de Serpulidae. Ces débris creux sont assimilés, dans l'analyse granulométrique, à des grains pleins : en fait, si certaines coquilles peuvent être effectivement colmatées par des éléments plus fins, d'autres ménagent des cavités relativement larges qui comptent dans l'espace habitable. *P. brevis* adopte dans ce sédiment coquillier un mode de vie semi-sédentaire qui se traduit par plusieurs adaptations morphologiques originales : corps trapu et court, lobes pygidiaux de forme modifiée, face ventrale entièrement ciliée (caractères probablement liés au déplacement dans de grands espaces lacunaires), tentacules céphaliques longs et pourvus, à leur extrémité, de touffes ciliées vibratiles, gros « cirres » péribuccaux amenant les particules alimentaires à la bouche. Par ailleurs, plusieurs espèces vivent dans ce sédiment qui, probablement à l'abri des courants, semble propice à la métamorphose des larves : les individus juvéniles y sont en effet particulièrement abondants.

2. Le sédiment le plus grossier étudié, celui de la plage du Troc (diamètre moyen = 1860 μ (Fig. 18), héberge une des espèces les plus grandes : *P. albicans* qui atteint 12 mm de long et 300 μ de large. Dans ce sédiment perpétuellement remanié par les vagues, cette espèce montre plusieurs caractères adaptatifs remarquables : abondance des glandes épidermiques formant un revêtement continu (Fig. 12) ; aptitude à la nage, caractère que ne présente aucune autre espèce ; développement interne des embryons : nombreux et petits ils sont émis au stade gastrula et sont probablement nageurs dès leur émission.

Il faut souligner ici que deux espèces, *P. rubropharyngeus* et *P. flavocapitatus* occupent, dans le Gullmar Fjord d'une part, en Méditerranée et en Mer Noire d'autre part, des biotopes semblables à celui où vit *P. albicans*, c'est-à-dire le sédiment remanié de la zone de ressac. Gray (1967) a étudié les préférences granulométriques de

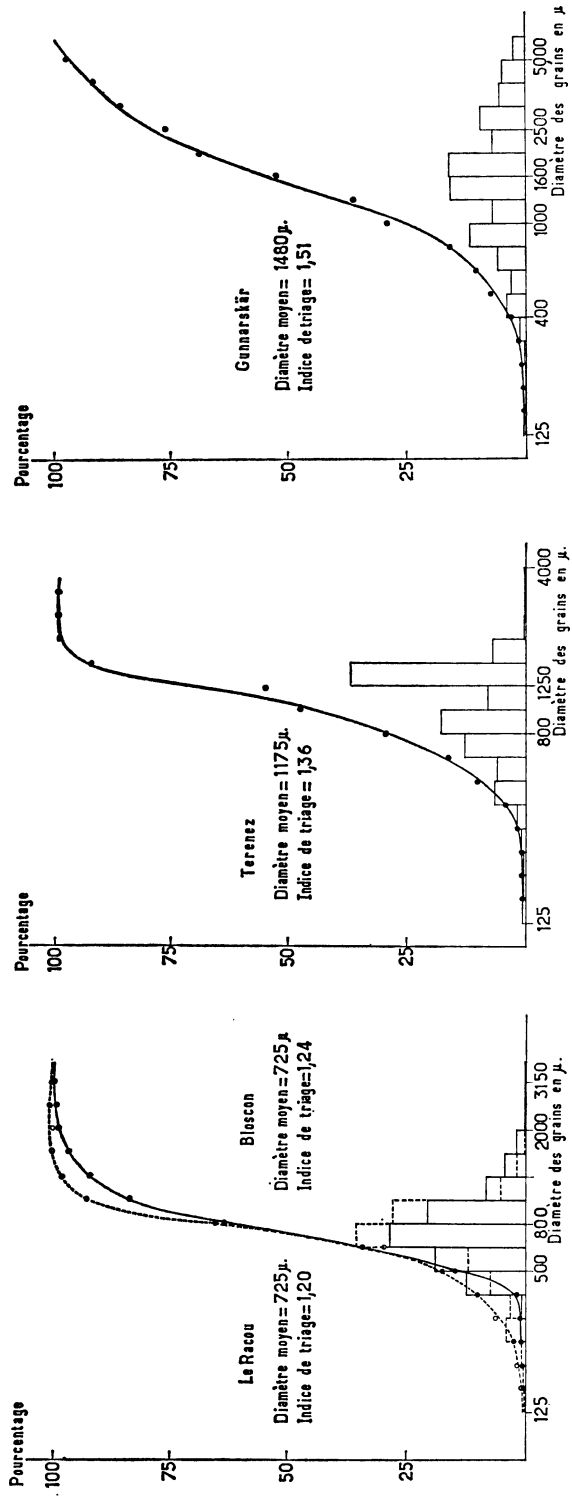


FIG. 17

Courbes granulométriques

Histogrammes de fréquence pondérale et courbes cumulatives des sédiments des localités indiquées.

P. rubropharyngeus : elles correspondent à des diamètres de grains de 500 à 1 000 μ .

Ces espèces de dimensions voisines, sont avec *P. albicans* les plus grandes du genre mais possèdent, paradoxalement, les œufs les plus petits, produits en très grand nombre dans chacun des segments

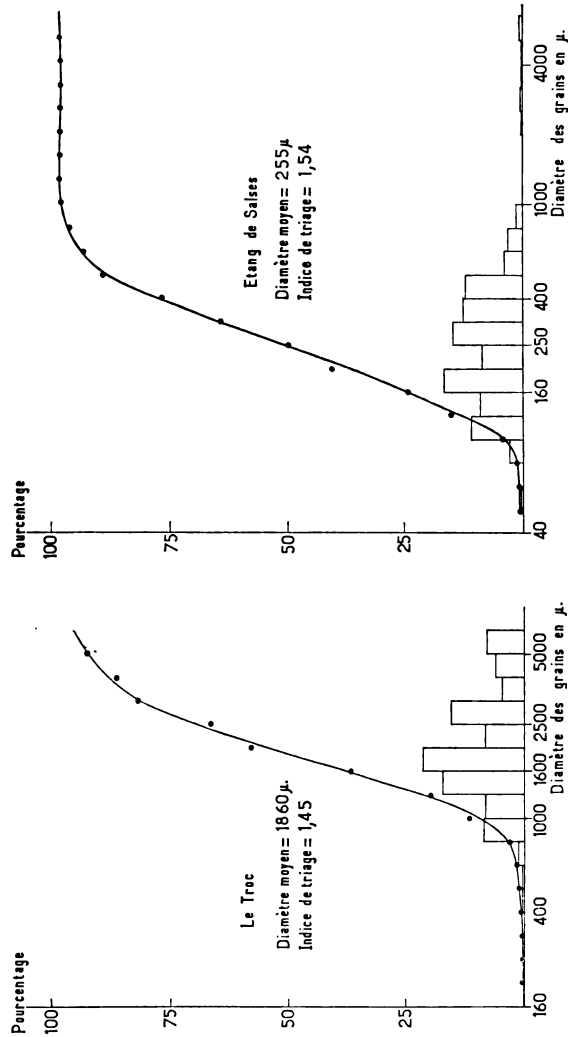


FIG. 18
 Courbes granulométriques des sédiments des localités indiquées

fertiles : Jägersten n'en précise pas le nombre chez *P. rubropharyngeus* mais, d'après des photographies qu'il en donne, on peut l'évaluer à 60-80 par segment fertile. Chez cette espèce comme chez *P. flavocapitatus*, les œufs, bien que petits et pauvres en vitellus, ne se segmentent pas dans le coelome de la femelle chez *P. albicans*.

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

a) la forme type de *P. hypoleucus* (130 μ de large) se rencontre dans des sédiments de diamètres moyens de 725 μ ou 815 μ (sable de Blosson, Fig. 17, et du chenal de l'Île Verte, Fig. 19) (voir aussi Gray 1967 a), alors que la forme *tenuis*, beaucoup plus mince (90 μ de large), vit dans un sédiment d'un diamètre moyen de 370 μ (Bancs de sable de Perharidy, Fig. 19) ;

b) en ce qui concerne *P. adhaerens*, la forme type et la forme *gracilis* se trouvent mêlées dans certaines localités (Salses et Duslen par exemple) ; les sédiments contenant exclusivement la forme type n'ont pu être analysés. Cependant, des indications sont fournies par Boaden (1962) qui, dans des expériences de repeuplement naturel de sables tamisés, précise que *P. adhaerens* ne colonise pas les sables de diamètre de grains inférieur à 500 μ . Si l'on admet que l'auteur, qui a opéré dans la zone intertidale à Anglesey, a eu affaire à la forme type, les spécimens rencontrés en très grand nombre à la Basse Plate (diamètre moyen du sédiment : 300 μ) et appartenant tous à la forme *gracilis* (largeur du corps 80 μ), démontrent à la fois la plasticité de l'espèce et l'importance de la granulométrie du sédiment. L'existence de spécimens appartenant à la forme *major*, renforce la validité de ces deux remarques : plus gros que ceux de l'espèce type, ces spécimens (largeur du corps 170 μ), vivent dans des sables grossiers (sable à *Amphioxus* du Racou) de diamètre moyen égal à 725 μ ;

4. Enfin, il faut souligner que la plus petite espèce connue, également la plus mince, *P. similis* (65 μ de large) se rencontre à Arcachon (Renaud-Debyser 1963) dans un sédiment fin de diamètre moyen, égal à 295 μ . Les sédiments marins de la Basse Plate (Fig. 19) et d'Arcachon avec des diamètres moyens de 300 μ et 295 μ hébergent des espèces très minces (80 μ et 65 μ de large) ;

5. les résultats obtenus sur l'étang de Salses ne sont pas conformes à ceux des autres localités étudiées, toutes marines. L'espèce *P. leuckartii*, assez robuste (150 μ de large) vit à Salses dans un sédiment dont le diamètre moyen est faible (255 μ). Il est certain que la granulométrie n'est pas seule responsable de la distribution de *P. leuckartii*, espèce inféodée aux eaux saumâtres. De plus la localité de l'étang de Salses est abritée : le sédiment y est probablement peu remanié et la faune qu'il héberge semble n'occuper en surface qu'une faible épaisseur. Ces conditions sont très différentes de celles qui règnent dans les localités marines : les sédiments de diamètre moyen comparable à celui de Salses, comme par exemple celui de la Basse Plate (Fig. 19) ou celui d'Eyrac (Arcachon) sont remaniés par les courants et hébergent des espèces réellement interstitielles qui vivent au sein du sédiment et pour lesquelles la dimension des espaces habitables est un facteur déterminant.

Dans le tableau suivant, les diamètres moyens, donnés par les courbes cumulatives des différents sédiments (Fig. 17, 18 et 19), sont reportés avec le diamètre du corps des espèces hébergées.

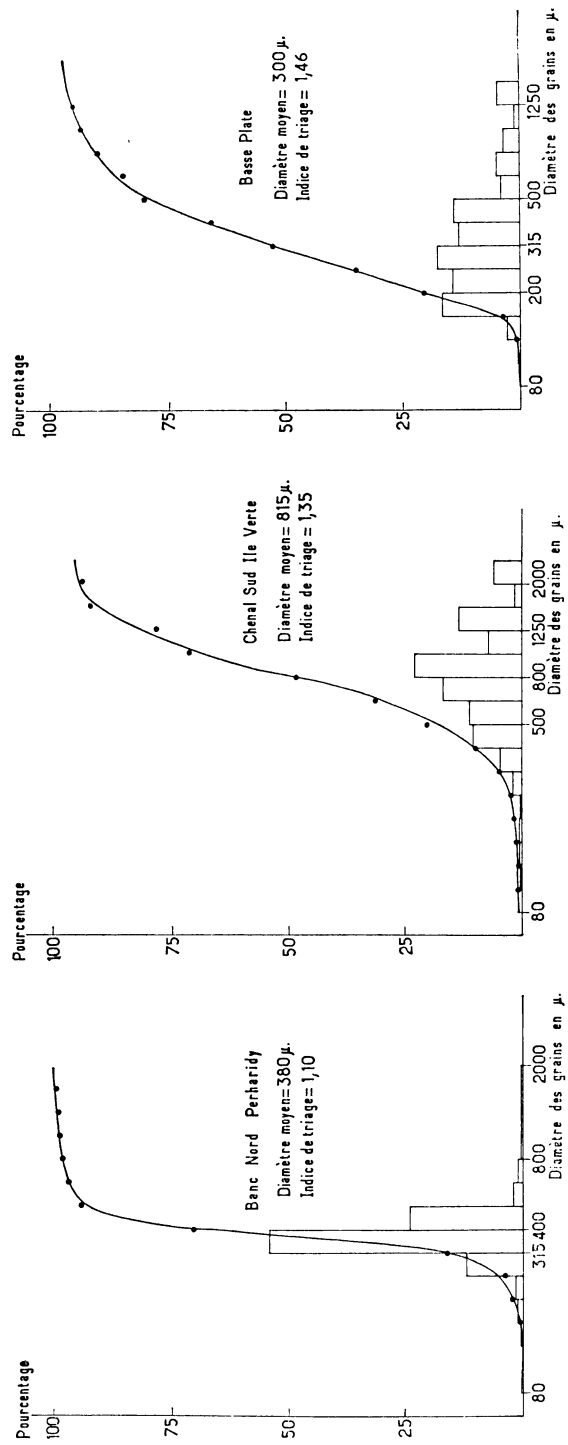


FIG. 19
 Courbes granulométriques des sédiments des localités indiquées

Le Troc (Plage)	1 860 μ	<i>P. albicans</i>	250-300 μ
Gunnarskär (—13 m)	1 480 μ	<i>P. brevis</i>	140-180 μ
Terenez (—5 m)	1.175 μ	<i>P. hatscheki</i>	180 μ
		<i>P. purpureus</i>	150-180 μ
		<i>P. hypoleucus</i>	130 μ
		<i>P. oculifer</i>	120-140 μ
		<i>P. affinis</i>	120-140 μ
Le Racou (—4 m)	725 μ	<i>P. adhaerens</i> f. <i>major</i>	150-180 μ
Bloscon (—10 m)	725 μ	<i>P. hatscheki</i>	180 μ
		<i>P. purpureus</i>	150-180 μ
		<i>P. hypoleucus</i>	130 μ
		<i>P. oculifer</i>	120-140 μ
		<i>P. affinis</i>	120-140 μ
Chenal de l'Île Verte (intertidal)	815 μ	<i>P. ciliatus</i>	150-170 μ
		<i>P. hypoleucus</i> f. <i>type</i>	130 μ
Pointe de Perharidy (intertidal)	380 μ	<i>P. hypoleucus</i> f. <i>tenuis</i>	80-100 μ
Basse Plate (—10 m) Eyrac (1)	300 μ	<i>P. adhaerens</i> f. <i>gracilis</i>	70-90 μ
(intertidal)	295 μ	<i>P. similis</i>	65 μ
Salses (étang)	255 μ	<i>P. leuckarti</i>	150 μ

CONCLUSIONS

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

1. la redescription de quatre espèces incomplètement ou mal décrites dans les travaux anciens : *P. leuckarti*, *P. purpureus*, *P. hatscheki*, *P. hypoleucus* ;

2. la mise en synonymie de trois espèces au profit des espèces suivantes : *P. oculifer* (synonyme *P. bahusiensis*) *P. hypoleucus* (synonyme *P. sphaerulatus*) *P. adhaerens* (synonyme *P. pardii*, synonymie établie dans un travail antérieur) ;

3. la description de quatre espèces nouvelles : trois d'entre elles sont cosmopolites : *P. affinis* (Kristineberg, Roscoff et Naples), *P. brevis* (Kristineberg et Naples), *P. similis* (Tunis et Arcachon), tandis que la quatrième, *P. albicans*, n'a été trouvée jusqu'ici qu'à Banyuls (Plage du Troc) faute d'avoir été recherchée dans d'autres localités à gravier comparable.

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

1. la présence d'organes latéraux et de spermiductes en nombre limité (une à cinq paires) caractérise toutes les espèces du genre

(1) Diamètre moyen du sédiment d'après les données de Renaud-Debysier (1963).

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

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

Jägersten a montré pour quatre espèces que cela n'était pas rigoureusement vrai. Les données nouvelles acquises sur huit espèces (1) et regroupées dans la figure 20, montrent en effet que, chez quelques-unes, glandes salivaires et gonades coexistent dans certains segments.

Cependant, pour l'espèce *P. hypoleucus* où les glandes salivaires sont très étendues (jusqu'aux segments 18-20), les gonades mâles, apparues au début de la maturité sexuelle dans les segments 8 à 18, s'y épuisent relativement vite ; la véritable région fertile se situe, en fait, pendant la période de reproduction, dans les segments postérieurs dépourvus de glandes salivaires. C'est la raison pour laquelle, dans la figure 20, la région *momentanément* fertile est représentée chez *P. hypoleucus* par un grisé différent de celui des autres espèces.

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

3. la figure 20 montre que les spermiductes se situent, dans la plupart des cas, dans les premiers segments fertiles, ce qui concorde avec les observations de Jägersten (1952, p. 502) qui doutait des faits décrits par Pierantoni chez *P. hypoleucus* et *P. sphaerulatus*. Mais chez toutes les espèces, les spermatozoïdes élaborés dans les différents segments fertiles émigrent vers l'avant jusqu'aux spermiductes pour être évacués : chez *P. hypoleucus*, la région véritablement fertile du corps se trouve effectivement séparée des spermiductes par douze segments dépourvus de gonades ;

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

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

b) les organes latéraux sont présents dans les trois à six segments qui précèdent la première paire de spermiductes ; cependant, deux

(1) Parmi les onze espèces étudiées, trois (*P. ciliatus*, *P. bahusiensis*, *P. adhaerens*) étaient déjà bien connues (Jägersten 1952).

espèces font exception : *P. hypoleucus* et *P. similis* où organes latéraux et spermiductes ont la même extension.

5. Il n'existe généralement pas d'oviductes chez les femelles de *Protodrilus*. Cependant ces organes, connus jusqu'ici uniquement chez *P. rubropharyngeus* (une seule paire), ont été découverts chez *P. brevis* (qui en possède dix paires) et chez *P. purpureus*. Chez les autres espèces apparemment dépourvues d'oviductes, les œufs ne sont pas émis à la suite d'une déchirure de la paroi du corps mais probablement par le canal néphridien.

D'un point de vue écologique cette étude montre que les espèces du genre *Protodrilus* sont cosmopolites et peuvent coloniser des sédiments variés, allant des sables relativement fins (diamètre moyen = 295-300 μ) aux graviers (diamètre moyen = 1860 μ) ; ce genre n'a pas encore été trouvé dans la vase. Les conditions internes des sédiments n'ont pas été étudiées : cependant, il est clair que, dans certains sables, les espèces sont plus interstitielles que dans d'autres.

1. Les espèces véritablement interstitielles vivent dans des sédiments remaniés où elles émigrent verticalement comme *P. similis* et *P. adhaerens*.

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

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

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

3. Les sédiments coquilliers qui ménagent de grands espaces lacunaires abritent plusieurs espèces : l'une d'entre elles, *P. brevis* y adopte un mode de vie semi-sédentaire qui s'accompagne d'un ensemble de caractères morphologiques opposés à ceux qui caractérisent les espèces interstitielles. Le corps a une section ronde, il est court et trapu, la ciliature est extrêmement développée, surtout ventra-

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

FIG. 20

Diagrammes groupant les caractères systématiques observables sur certains segments (numérotés) chez les individus mâles du genre *Protodrilus*.

Organes latéraux et spermiductes ne sont représentés que du côté gauche. Mêmes conventions que dans la Fig. 3.

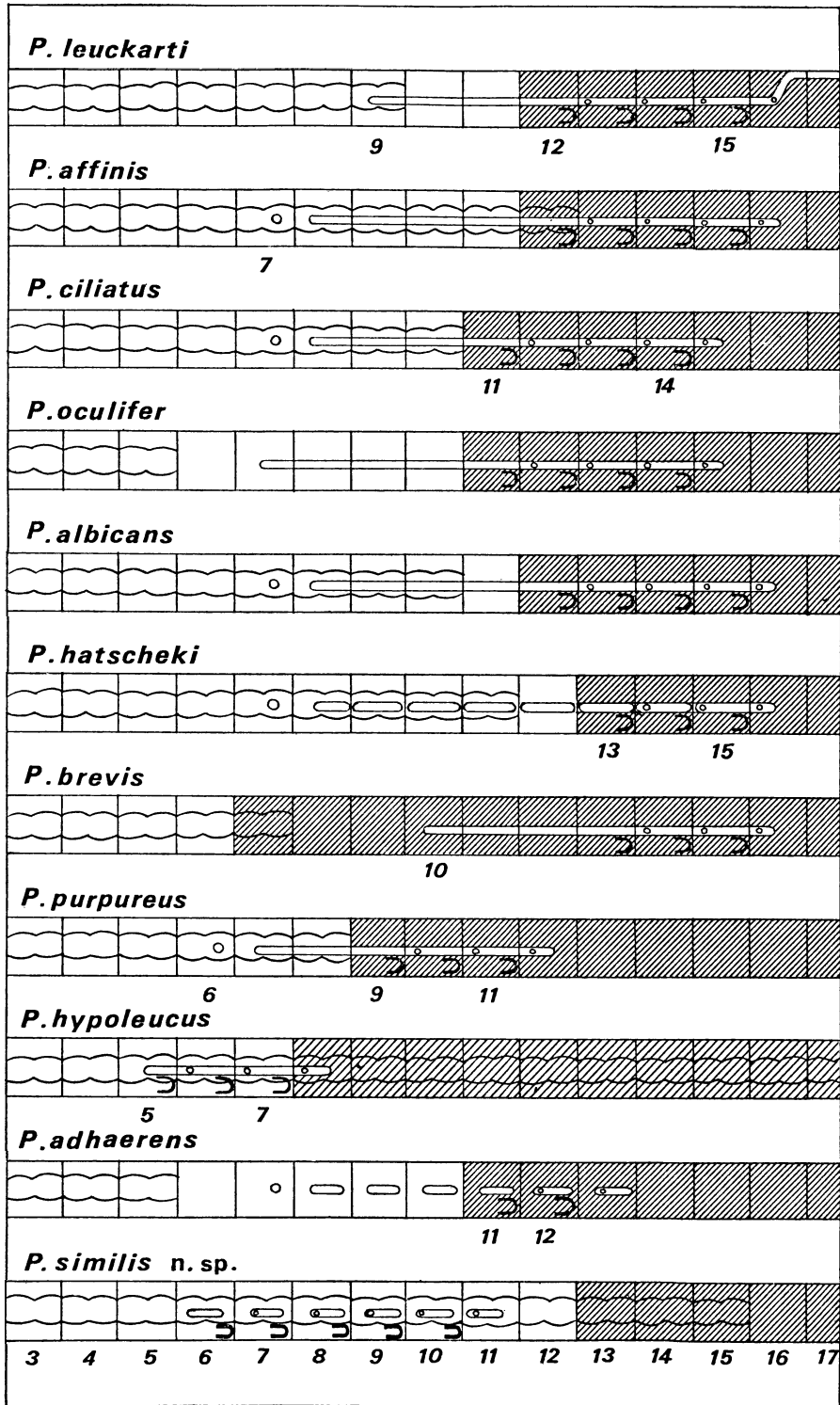


FIG. 20

lement et autour de la bouche, les glandes épidermiques sont éparées dans le tégument, les lobes pygidiaux sont étroits et aplatis dans un plan sagittal ;

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

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

1. Les caractères sexuels des individus mâles sont de très bons critères spécifiques, les seuls qui permettent de distinguer clairement des espèces morphologiquement très voisines comme par exemple le groupe d'espèces *P. leuckarti*, *P. ciliatus*, *P. affinis* ou le groupe *P. adhaerens* et *P. similis*. Les caractères fournis par les femelles, tels que la taille des œufs et leur nombre par segment fertile sont également précieux. Il s'ensuit que toute description basée sur des individus immatures est incomplète et presque totalement inutilisable : six espèces sont encore actuellement dans ce cas : *P. schneideri* Langerhans 1880, *P. spongioides* Pierantoni 1903, *P. corderoi* Marcus 1948, *P. robustus* Jägersten 1952, *P. flabelliger* Wieser 1957 et *P. minutus* Kirsteuer 1966.

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

Summary

Studies on Protodrilidae (Archiannelida)

I. Morphology and systematics of *Protodrilus*.

Eleven species of *Protodrilus* from different sediments of the Mediterranean, the Channel and the Gullmar Fjord (Sweden) coasts, are studied in this work. Four new species are described, whereas a new study is made of four other previously known species, particularly concerning sexually mature animals. As a consequence of this revision in the genus *Protodrilus*, a synonymy is established for three species. The granulometric characters of sands on which the species depend are given, as well as the geographical distribution and a diagnosis of each species.

Zusammenfassung

Untersuchungen über die Protodrilidae (Archiannelides) :

I. Morphologisches und systematisches Studium der Gattung *Protodrilus*.

Diese Arbeit betrifft elf Arten von *Protodrilus*, die in verschiedenen Küstensedimenten des Mittelmeers, des Ärmelkanals und des Gullmar-Fjords gefunden wurden. Es werden vier neue Arten beschrieben, und vier andere Arten, die aus früheren Arbeiten bereits bekannt sind, werden neuerdings untersucht, insbesondere in Bezug auf die geschlechtsreifen Individuen. Diese Revision der Arten der Gattung *Protodrilus* führt dazu, drei davon als synonym zu erklären. Die granulometrischen Eigenschaften der Sedimenttypen, in denen man jede der Arten findet, sowie die Diagnose und die geographische Verbreitung jeder Art werden gegeben.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AIYAR, R.G. et ALIKUNHI, K.H., 1944. — On some Archiannelids of the Madras coast. *Proc. Nat. Inst. Sci. India*, 10, 1, pp. 113-140.
- ALIKUNHI, K.H., 1941. — On a new species of *Praegeria* occurring in the sandy beach Madras. *Proc. Ind. Acad. Sci.*, B, 13, 3, pp. 193-228.
- ALIKUNHI, K.H., 1947. — On *Pisione complexa* n. sp., from the sandy beach Madras. *Proc. Nat. Inst. Sci. India*, 13, 3, pp. 105-126.
- ARMENANTE, z., 1903. — *Protodrilus hypoleucus*. *Monit. Zool. Ital.*, 14, pp. 221-222.
- ARMENANTE, z., 1905. — Osservazioni sul *Protodrilus hypoleucus*. *Arch. Zool. Ital.*, 2, 2, pp. 137-148.
- AX, P., 1956. — Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale. *Vie et Milieu*, suppl. 5.
- BOADEN, P.J.S., 1962. — Colonization of graded sand by an interstitial fauna. *Cah. Biol. Mar.*, 3, pp. 245-248.
- BOADEN, P.J.S., 1963. — The interstitial fauna of some North Wales beaches. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 43, pp. 79-96.
- BOADEN, P.J.S., 1965. — Interstitial fauna from Porto Paone. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 34, pp. 235-239.
- FAGE, L., 1906. — Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes. Thèse, Paris. Masson et C^o éd.
- Faune marine des Pyrénées orientales, 1962. Annélides Polychètes, fasc. 4, 80 pp., L. Laubier et J. Paris, Hermann éd.
- FERRONNIÈRE, G., 1898. — Contribution à l'étude de la faune de la Loire-Inférieure. *Bull. Soc. Sci. nat. de l'Ouest de la France*, Nantes, 8, pp. 101-108.
- GERLACH, S., 1953. — Zur Kenntnis der Archianneliden des Mittelmeeres. *Kieler Meeresf.*, 9, 2, pp. 248-251.
- GOODRICH, E.S., 1931. — Notes on *Protodrilus*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 74, pp. 303-319.
- GOODRICH, E.S., 1945. — The study of Nephridia and Genital Ducts since 1895. *Quart. J. Micr. Sci.*, 86, pp. 113-392.
- GRAY, J.S., 1967a. — Substrate selection by the Archiannelid *Protodrilus hypoleucus* Armenante. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 1, pp. 47-54.
- GRAY, J.S., 1967b. — Substrate selection by *Protodrilus rubropharyngeus* Jägersten. *Helgol. wiss. Meeres.*, 15, pp. 253-269.
- HATSCHKE, B., 1878. — Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. *Arb. aus dem Zool. Inst. Wien*, 1, Bd., Heft 3, pp. 1-128.
- HATSCHKE, B., 1880. — *Protodrilus leuckartii*. Eine neue Gattung der Archianneliden. *Arbt. Zool. Inst. Univers. Wien und der Zool. Stat. Triest*, 3, pp. 79-92.
- Inventaire de la Faune marine de Roscoff (Annélides). Editions de la Station Biologique de Roscoff, 1969, 94 pp.
- HERMANS, C.O., 1969. — The systematic position of the Archiannelida. *Syst. Zool.*, 18, 1, pp. 85-102.
- JÄGERSTEN, G., 1940. — Zur Kenntnis der äusseren Morphologie, Entwicklung und Ökologie von *Protodrilus rubropharyngeus* n. sp. *Ark. f. Zool.*, 32 A, 16, pp. 1-19.
- JÄGERSTEN, G., 1952. — Studies on the morphology, larval development and biology of *Protodrilus*. *Zool. Bidr. Uppsala*, 29, pp. 425-512.
- JOUIN, C., 1966. — Morphologie et anatomie comparée de *Protodrilus chaetifer* Remane et *Protodrilus symbioticus* Giard; création du nouveau genre *Protodriloides* (Archiannelides). *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 139-155.
- JOUIN, C., 1970. — Archiannelides interstitielles de Nouvelle-Calédonie. *Editions de la Fondation Singer-Polignac* 4, pp. 149-167.
- JOUIN, C. et SWEDMARK, B., 1965. — *Paranerilla limicola* n. g., n. sp., Archiannelide Nerillidae du benthos vaseux marin. *Cah. Biol. Mar.*, 6, pp. 201-218.
- KIRSTEUBER, E., 1966. — Zur Kenntnis der Archianneliden des Roten Meeres. *Zool. Anz.*, 177, 3-4, pp. 288-296.
- LANGERHANS, P., 1880. — Die Wurmfauna von Madeira. III. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 34 Bd., pp. 87-143.
- MARCUS, E. d. B.-R., 1948. — Further Archiannelids from Brazil. *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 2, 48, pp. 1-27.
- PIERANTONI, U., 1903. — Sopra un nuovo *Protodrilus* d'acqua dolce. *Monit. Z. ital.*, 14, pp. 324-327.

- PIERANTONI, U., 1906. — Organi genitali e glandole salivari nei Protodrilii. *Bol. Soc. Nat. Napoli*, 20, pp. 154-157.
- PIERANTONI, U., 1908. — *Protodrilus*. *Fauna u. Flora Golf. Neapel*, 31, pp. 1-226.
- REMANE, A., 1926. — Protodrilidae aus Ost- und Nordsee. *Zool. Anz.*, 67, pp. 119-125.
- REMANE, A., 1932. — Archiannelida. *Tierwelt d. Nord- und Ostsee.*, 22, VIa, pp. 1-36.
- RENAUD-DEBYSER, J., 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables : Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. Suppl. n° 15 à *Vie et Milieu*, pp. 1-157.
- RENAUD-MORNANT, J. et JOUIN, C., 1965. — Note sur la microfaune du fond à *Amphioxus* de Graveyron et d'autres stations du bassin d'Arcachon. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 102, 4 A, pp. 1-7.
- RUEBUSH, T.K., 1939. — The occurrence of the rare genera *Protohydra* and *Protodrilus*, on the east coast of North America. *Science*, 90, pp. 617-618.
- SALENSKY, W., 1907. — Morphogenetische studien an Würmern. II. Über die Anatomie der Archianneliden. *Mem. Acad. Impér. Sci. St Pétersbourg*, 8, cl. Phys., Math., 19, pp. 1-349.
- SCHNEIDER, A., 1868. — Ueber bau und Entwicklung von *Polygordius*. *Arch. Anat. Phys.*, 56, 2, pp. 51-60.
- SWEDMARK, B., 1954. — Etude du développement larvaire et remarques sur la morphologie de *Protodrilus symbioticus* Giard (Archiannelides). *Arkiv f. Zool.*, 2, 6, 25, pp. 511-522.
- SWEDMARK, B. et TEISSIER, G., 1967. — Structure et adaptation d'*Halammohydra adherens*. *Cah. Biol. Mar.*, 8, pp. 63-74.
- ULJANIN, V., 1877. — Recherches sur les *Polygordius* de la baie de Sébastopol. *Bull. Soc. Nat. Moscou*, 52, 1-2, pp. 53-96 (en russe).
- WIESER, W., 1957. — Archiannelids from the intertidal of Puget Sound. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 76, 3, pp. 275-285.