

**PARANERILLA LIMICOLA N. G., N. SP.,
ARCHIANNÉLIDE NERILLIDAE DU BENTHOS VASEUX MARIN.**

par

Claude Jouin et Bertil Swedmark

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Paris
et Kristinebergs Zoologiska Station, Fiskebäckskil, Suède.

Résumé

Les auteurs décrivent une Nerillidae nouvelle de la vase. Ce genre nouveau présente des particularités adaptatives : réduction extrême des appendices céphaliques et des cirres segmentaires et grand développement de la ciliature externe. Les œufs, de petite taille, sont pondus librement et donnent directement, en 7 jours environ, de jeunes larves nageantes pourvues de 3 segments sétigères larvaires. Un tableau des principaux caractères des 7 genres de la famille des Nerillidae est donné.

Notre connaissance de la famille des Nerillidae est basée surtout sur les travaux de Goodrich (1912) qui donne une étude anatomique détaillée de *Nerilla antennata*, espèce cosmopolite connue depuis 1848 et décrite alors par O. Schmidt.

La famille comprenait jusqu'ici 6 genres, tous liés au milieu psammique interstitiel : *Nerilla*, *Troglochaetus*, *Nerillidium*, *Mesonerilla*, *Thalassochaetus* et *Meganerilla*. Le genre *Troglochaetus* représenté par une seule espèce est une forme d'eau douce, tous les autres genres sont marins.

Une Nerillidae nouvelle a été étudiée au cours de l'été 1964 à la Station Zoologique de Kristineberg. L'étude morphologique et anatomique de cette Nerillidae nous a amenés à créer un nouveau genre : *Paranerilla* n. g. avec une seule espèce connue : *Paranerilla limicola* n. g., n. sp. Les individus étudiés proviennent tous d'une localité du Gullmar-fjord, située à 500 m environ au nord de Rödbergsskär, non loin du laboratoire de Kristineberg. Le sédiment vaseux est récolté à l'aide de la drague d'Ockelmann (Ockelmann, 1964) par 50 à 70 mètres de profondeur. La température de l'eau de mer y varie de 7 à 12° C environ au cours de l'année et la salinité est d'environ 34,5 p. 1.000.

Paranerilla limicola est abondante dans ce sédiment, par ailleurs riche en espèces variées ; notre connaissance de la faune associée est incomplète et nous ne citerons que quelques espèces parmi les plus typiques :

Cnidaires : *Boreohydra simplex* Westblad, *Acaulis primarius* Stimpson, *Euphysa aurata* Forbes.

Turbellariés (1) : *Mecynostomum auritum* Graff f. *glandulosum* Westblad, *Mecynostomum tenuissimum* (Westblad), *Paraphanostoma cycloposthium* Westblad.

Plusieurs espèces de Kinorhynques non déterminées et de nombreux stades juvéniles d'animaux appartenant à la macrofaune sont également abondants dans ce biotope vaseux.

MORPHOLOGIE EXTERNE.

De forme peu élancée, le corps cylindrique de l'animal comprend entre le prostomium et le pygidium, sept segments sétigères (Fig. 1). La longueur des individus adultes varie de 700 à 900 μ , urites non compris pour une largeur de 150 à 200 μ . La segmentation externe du corps est faiblement marquée par de légers sillons transversaux entre les différents parapodes. Il n'y a pas de pigmentation épidermique, la coloration générale est blanc opaque.

Le prostomium est court ; large et aplati à l'avant, il se prolonge latéralement par deux cornes frontales. Il n'y a pas de véritables appendices céphaliques, antennes ou palpes, sur le prostomium qui est également dépourvu d'yeux (Fig. 1 A). Les cornes frontales apparaissent comme de simples prolongements du prostomium ; leur innervation n'ayant pas été étudiée, nous n'établirons pas leur homologie avec palpes ou antennes.

Le bord postérieur légèrement concave des cornes frontales abrite de chaque côté un organe nucal latéral, bien développé ; chaque organe nucal est un petit bouton cilié situé dans l'échancrure formée par la corne frontale et le bord antérieur du cirre parapodial du segment buccal. En arrière de chaque organe nucal et en relation avec lui, on observe une glande interne volumineuse, bien délimitée et contenant de gros grains ovoïdes de couleur jaune-vert. Quelques grains isolés sont également visibles en avant de l'organe nucal.

Ces grains ont un aspect tout à fait identique à ceux que l'on observe chez d'autres Nerillidae, par exemple chez *Nerilla antennata* ; ils sont alors plus dispersés autour des organes nucaux et s'étendent jusqu'au niveau des parapodes du segment buccal. Wieser (1957) signale la présence de grains semblables chez *Nerilla digitata* et note leur présence uniquement chez les mâles. Chez *Paranerilla limicola*, les femelles comme les mâles sont pourvues de glandes nucales bien développées.

Des observations sur le vivant et au microscope nous ont montré que l'animal mis dans des conditions défavorables abrite ses organes nucaux en appliquant les cornes frontales contre les cirres du segment buccal. Au contraire, dans de bonnes conditions, les organes nucaux

(1) Les Turbellariés ont été déterminés par W. Sterrer.

sont largement en contact avec l'eau de mer, les cornes frontales étant alors bien écartées du segment buccal.

Le segment buccal porte deux parapodes pourvus chacun d'un

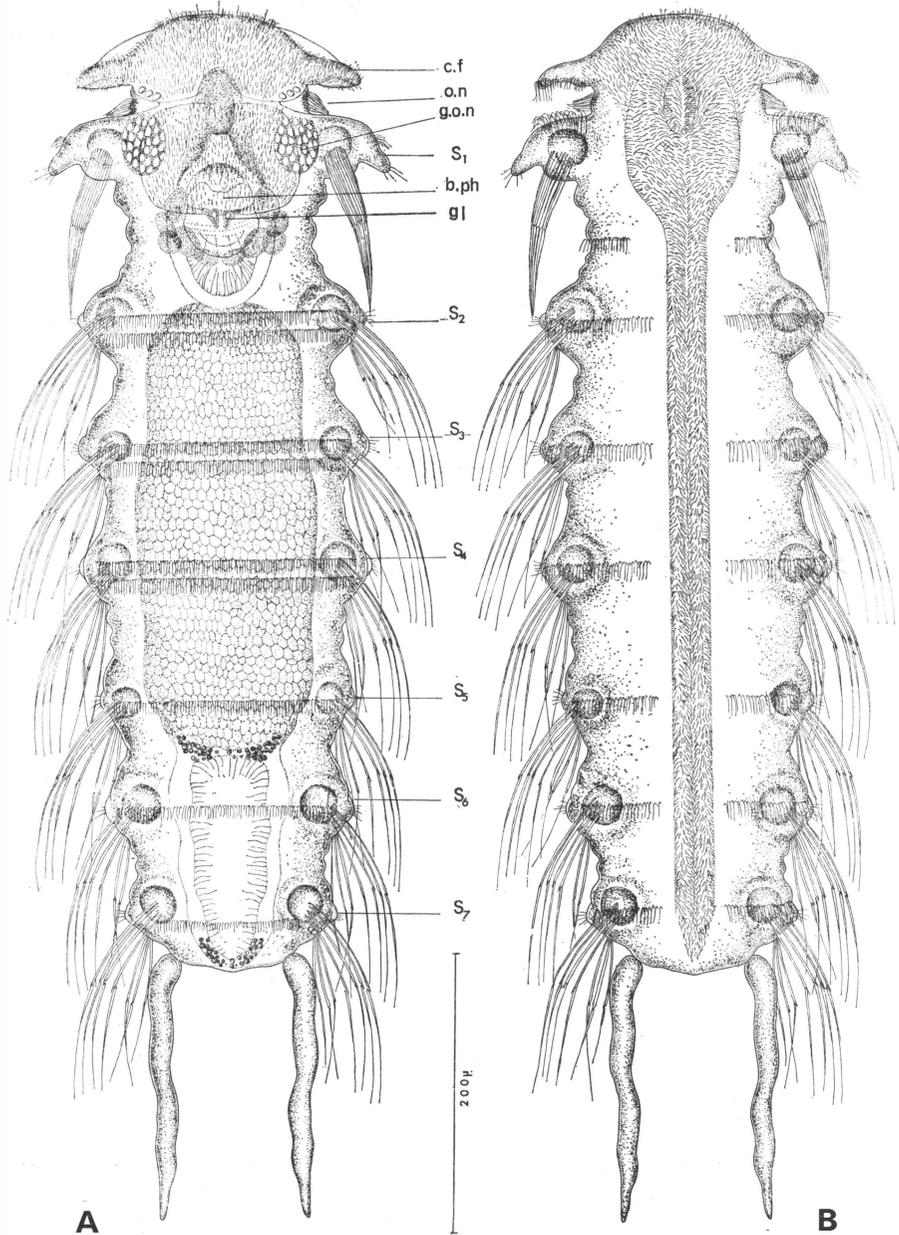


FIG. 1

- A *Paranerilla limicola* en vue dorsale, d'après un animal vivant.
- b.ph. : bulbe pharyngien - c.f. : corne frontale - gl. : plaques glandulaires du bulbe pharyngien - g.o.n. : glande de l'organe nuczal - o.n. : organe nuczal - S₁ à S₇ : segments sétigères 1 à 7.
- B Vue ventrale, d'après un animal vivant.

seul faisceau de 13 à 17 soies environ, et d'un cirre latéral court. De chaque côté, le faisceau de soies prend naissance sous le cirre parapodial et les soies, dirigées vers l'arrière, restent groupées dans chaque faisceau pendant la locomotion. Les cirres parapodiaux du segment buccal ont une forme très comparable à celle des cornes frontales ; la largeur du segment buccal mesurée de l'extrémité d'un cirre à l'autre est de 250 μ environ et parallèlement le prostomium atteint au niveau des cornes frontales, environ 200 μ de large.

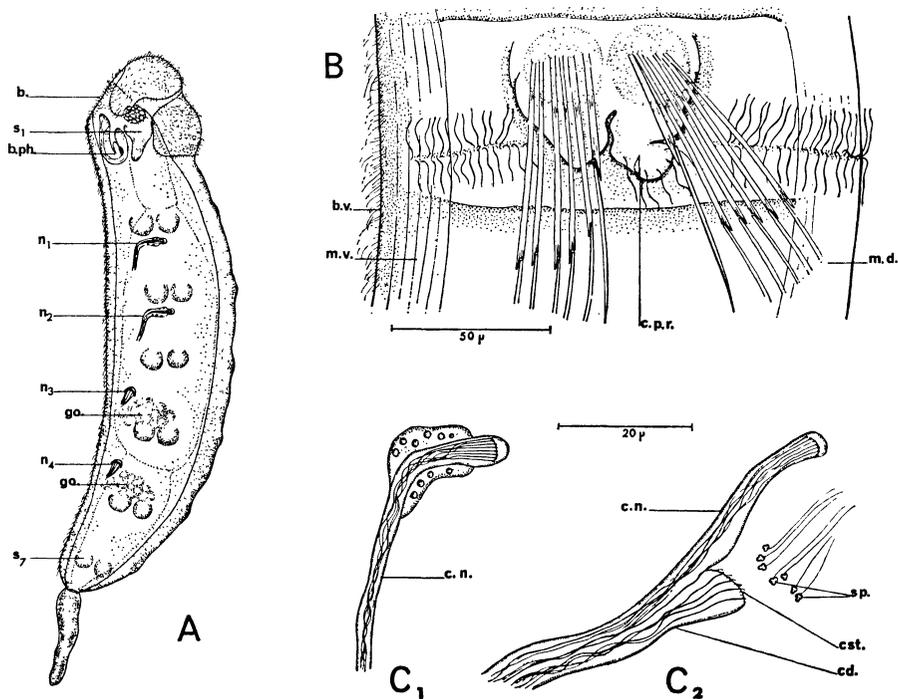


FIG. 2

- A *Paranerilla limicola* vue de profil, dessin schématique montrant l'emplacement des néphridies et des gonades (les soies des parapodes ne sont pas représentées). b : bouche - b.ph. : bulbe pharyngien - go. : gonade - n1, n2, n3, n4 : néphridies 1, 2, 3 et 4 - S₁ et S₇ : bulbes sétigères 1 et 7.
- B Détail d'un segment sétigère vu de profil, d'après un animal vivant. b.v. : bande ciliée ventrale - c.p.r. : cirre parapodial rudimentaire - m.d. : muscles dorsaux - m.v. : muscles ventraux.
- C1 Néphridie n1. c.n. : canal néphridien.
- C2 Néphridie n3 d'un mâle. c.d. : coelomoducte - c.n. : canal néphridien - cst. : coelomostome - sp. : spermatozoïdes.

Sur les autres segments sétigères, il n'y a pas de cirres parapodiaux développés et seuls les mamelons sétigères font légèrement saillie. Un examen minutieux des parapodes, à fort grossissement, révèle cependant l'existence d'un petit cirre parapodial rudimentaire situé entre les deux rames et portant quelques cils souples (Fig. 2 B). La réduction des cirres parapodiaux déjà constatée par Delachaux (1921) et Ax (1954) chez *Troglochaetus* et *Thalassochaetus* atteint ici son maximum. Comme chez les autres Nerillidae, chaque parapode

est formé de deux faisceaux de soies, l'un dorsal, l'autre ventral, comportant chacun environ six à neuf soies. Il n'y a pas de grandes variations dans le nombre de soies aux différents parapodes.

Les soies composées ressemblent à celles de *Mesonerilla* et de *Thalassochaetus* ; un examen attentif permet de déceler une fine structure cannelée de la hampe et de l'article, particulièrement nette au niveau de l'articulation.

Sur chaque parapode, on observe que dans la rame dorsale comme dans la rame ventrale, la première soie, située près du cirre parapodial rudimentaire, est petite, alors que celles qui en sont éloignées sont plus grandes. Les différentes parties d'une grande soie mesurent environ : 80 μ pour la hampe, 75 μ pour l'article et 6,5 μ pour le crochet de la hampe au niveau de l'articulation. Pour une petite soie on a : 33 μ pour la hampe, 47 μ pour l'article et 9 μ pour le crochet de la hampe, qui est donc ici proportionnellement beaucoup plus grand.

Le pygidium court porte deux urites situés de part et d'autre de l'anus et de taille très variable : parfois très allongés, ils peuvent atteindre 300 μ de long, parfois plissés, ils se raccourcissent environ de moitié. On constate aisément qu'ils peuvent se contracter si l'on touche leur extrémité avec une pipette par exemple.

La ciliature externe de *Paranerilla limicola* est tout à fait caractéristique : le prostomium est entièrement cilié sur sa face dorsale à l'exception d'une étroite zone sur la partie antérieure des cornes frontales. Le segment buccal présente dorsalement un large champ cilié légèrement saillant, qui prolonge, après une étroite interruption, la ciliature dorsale du prostomium. Enfin, sur les différents segments et toujours dorsalement, on observe au niveau des parapodes, de larges bandes ciliées transversales ininterrompues : deux bandes parallèles, rapprochées et larges, sur les segments 2 et 3, devenant plus étroites sur le segment 4 ; une seule bande transversale sur chacun des trois derniers segments (Fig. 1 A).

Sur la face ventrale, on retrouve au même niveau sur chaque segment, des bandes ciliées transversales simples : ainsi, les quelques cils fins portés par les cirres parapodiaux rudimentaires et les mamelons sétigères établissent la continuité de l'anneau cilié qui entoure chaque métamère (Fig. 1 B et 2 B).

Par ailleurs, sur la face ventrale, il existe comme chez tous les Nerillidae une bande ciliée médiane longitudinale qui s'élargit et s'arrondit sur le segment buccal et sur le prostomium. La bouche, presque terminale, s'ouvre largement vers l'avant ; elle est bordée latéralement par deux lèvres saillantes et entièrement ciliées. Une bande ciliée transversale sur le segment buccal, se prolonge sur chacun des cirres ; lui faisant face, une petite touffe ciliée se distingue à l'extrémité de chaque corne frontale. Une petite bande ciliée transversale est visible entre les parapodes des segments 1 et 2 (Fig. 1 B). Il faut noter que sur la face ventrale les bandes ciliées transversales métamériques ne rejoignent jamais la bande ciliée médiane longitudinale.

Des cellules glandulaires épidermiques sont visibles tout le long de la bande ciliée médio-ventrale. Sur le dernier segment, elles devien-

nent particulièrement abondantes et se signalent à l'attention par leurs débouchés circulaires à la surface de l'épiderme, plus évidents que le contenu finement granuleux des glandes elles-mêmes. Cet amas de cellules glandulaires est présent chez les mâles et chez les femelles et on compte environ une quinzaine de pores sur la face ventrale du dernier segment sétigère. Cette formation glandulaire de la région postérieure du corps est un caractère commun à beaucoup de Nerillidae.

MORPHOLOGIE INTERNE.

Le système nerveux, sur coupes histologiques, se montre comme chez tous les autres Nerillidae, lié à l'épiderme. Tout le long du corps, les deux cordons nerveux ventraux sont immédiatement au contact

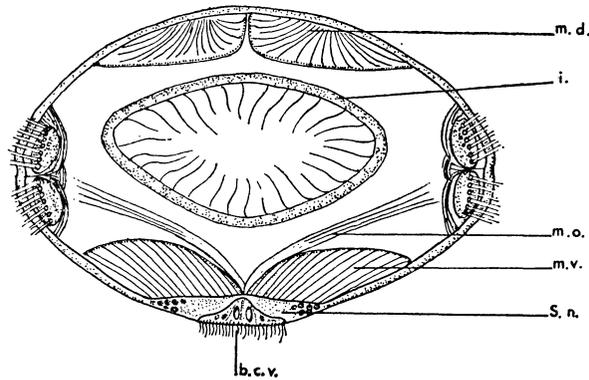


FIG. 3

Coupe transversale schématique de *Paranerilla limicola* (les muscles obliques situés en avant et en arrière des parapodes sont ici représentés au même niveau).

b.c.v. : bande ciliée ventrale - i. : intestin - m.d. : muscles longitudinaux dorsaux - m.o. : muscles obliques - m.v. : muscles longitudinaux ventraux - s.n. : cordon nerveux ventral.

de la bande ciliée ventrale et sont surmontés, du côté interne, par les faisceaux musculaires longitudinaux ventraux (Fig. 3).

La musculature comprend essentiellement deux faisceaux longitudinaux dorsaux et deux faisceaux longitudinaux ventraux bien développés tout le long du corps (Fig. 3, *m.d.*, *m.v.*). Sur le vivant, on distingue aisément les deux faisceaux dorsaux séparés par une ligne longitudinale très nette ; rapprochés sur le segment buccal, ils s'enfoncent brusquement au niveau des organes nucaux et, passant sous le cerveau, bordent l'œsophage et la bouche. Les faisceaux musculaires ventraux bifurquent au niveau du bulbe pharyngien, une partie s'attachant à la face ventrale du bulbe, tandis qu'un faisceau plus ventral remonte de chaque côté à l'organe nucal.

Des muscles obliques se détachent des faisceaux musculaires ventraux en avant, et en arrière de chaque parapode (Fig. 3, *m.o.*).

Il n'y a pas de muscles circulaires. Des systèmes musculaires particuliers sont liés aux différents organes entre autres au bulbe pharyngien, aux organes nucaux et aux parapodes.

Les vaisseaux sanguins ne sont pas apparents sur le vivant. Sur coupe histologique, le vaisseau dorsal est quelquefois visible entre les deux faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux.

La cavité coelomique est vaste et s'étend jusque dans la tête. Nous n'avons distingué qu'un seul dissépinement complet : il se présente sous l'aspect d'une membrane très souple s'attachant sur la paroi du corps à la limite des segments 3 et 4 et sur la paroi du tube digestif à un niveau plus antérieur (généralement au niveau de la troisième paire de parapodes).

Le tube digestif : la bouche, presque terminale, s'ouvre largement vers l'avant, par une zone ciliée et légèrement déprimée du prostomium. Elle est bordée latéralement par deux lèvres saillantes abondamment ciliées et pourvues de cellules glandulaires muqueuses.

À la bouche, fait suite un œsophage court qui se termine entre les segments 1 et 2. De nombreuses cellules glandulaires contenant de petits granules entourent l'œsophage, notamment sa paroi ventrale.

Un bulbe pharyngien ventral très mobile fait saillie dans la cavité buccale : comme chez les autres Nerillidae, le bulbe est un sac musculueux plié en deux et dépourvu ici de pièces cuticulaires dures. Deux petites formations triangulaires médianes sont cependant visibles dans le repli dorsal du bulbe : leur étude histologique révèle que ce sont des cellules glandulaires contenant des granules APS-positifs de même nature que certaines sécrétions des cellules glandulaires qui entourent l'œsophage.

Ces formations rappellent les plaques signalées par Ax dans le bulbe pharyngien de *Thalassochaetus*, mais il semble que leur position dans le bulbe, dorsale ici, soit différente. Elles ne sont pas cuticulaires et on ne voit pas de muscles attachés à elles. Elles ne sont pas mobiles l'une contre l'autre comme cela est le cas chez *Thalassochaetus*. Une étude histologique comparative est en cours, sur différents genres de la famille des Nerillidae.

Lorsque l'animal, comprimé entre lame et lamelle, est inquiet, le bulbe se contracte et tend à se déplier : la partie dorsale du bulbe glisse vers l'arrière tandis que la partie ventrale avance dans la bouche, ceci par des mouvements brusques et rapides.

Un diaphragme sépare l'œsophage de l'intestin moyen : celui-ci est large et occupe presque toute la cavité générale. Un autre diaphragme très net sépare l'intestin moyen de l'intestin postérieur plus étroit. Lorsqu'on examine les animaux vivants à la loupe, deux taches blanches sont nettement visibles dans ce diaphragme situé entre les segments 5 et 6, ainsi qu'autour de l'anus. Cette pigmentation blanche est due à la présence de gros granules dans certaines cellules ciliées de la paroi intestinale. *Paranerilla limicola* avale les fines particules de vase et des débris variés. Nous avons distingué des débris de frustules de Diatomées dans le tube digestif.

Les néphridies sont petites et souvent difficiles à distinguer, en particulier lorsque les produits génitaux envahissent les cavités coelo-

miques. Cependant, nous en avons distingué quatre paires dans les segments 2, 3, 4 et 5 (Fig. 2, A). Les deux premières paires, n_1 et n_2 , sont situées latéralement juste en arrière des parapodes 2 et 3. Ce sont des protonéphridies formées par un tube coudé dont l'extrémité aveugle, en forme d'ampoule, fait saillie dans la cavité coelomique vers la face dorsale. Dans l'ampoule, quelques flagelles s'attachent sur des corpuscules basaux bien distincts. Rectilignes et immobiles près de leur insertion, les flagelles deviennent ensuite souples et constituent une longue flamme vibratile que l'on voit battre dans l'étroit canal néphridien, jusqu'à l'orifice externe, difficile à distinguer. Dans sa partie antérieure, près de l'ampoule vibratile, le canal néphridien est entouré d'un cytoplasme chargé d'inclusions (Fig. 2, C_1).

Dans les deux segments suivants, deux autres paires de néphridies, n_3 et n_4 , sont bien visibles chez les individus stériles ou en début de gamétogenèse : leur position est différente de celle des deux premières paires : elles sont plus ventrales et nettement en arrière des parapodes 4 et 5.

Les individus fertiles étaient abondants en juillet-août à Kristineberg. Les sexes sont séparés, il n'y a pas de différence de taille entre les mâles et les femelles.

Les gonades apparaissent juste en avant des sétigères 5 et 6 et les néphridies n_3 et n_4 sont situées immédiatement en avant des gonades (Fig. 2 A). Les produits génitaux emplissent les cavités coelomiques des segments de la région postérieure du corps et sont limités vers l'avant par le dissépinement situé entre les segments 3 et 4, seul dissépinement complet nettement visible chez cette espèce.

Chez les mâles, il y a deux paires de testicules situés dans les segments 5 et 6, se développant en avant des parapodes et ventralement d'abord.

Chez de jeunes mâles, les néphridies de ces segments fertiles ne sont pas modifiées en conduits génitaux, mais, chez des individus contenant des spermatozoïdes flagellés, nous avons observé une paire de spermiductes associés aux canaux néphridiens (n_3) et dirigés vers la face ventrale. Le spermiducte est un large canal cilié greffé sur le canal néphridien de la 3^e néphridie (Fig. 2 C_2). Il s'ouvre largement dans la cavité coelomique (coelomostome) et il est postérieur à la néphridie. Le canal commun aux deux organes se dirige vers la bande ciliée ventrale. Nous n'avons pas distingué nettement l'orifice externe. Il n'y a pas ici de pore génital médian comme chez *Nerilla antennata*, ni de cellules glandulaires épidermiques associées au trajet des conduits génitaux. Nous n'avons pu distinguer de conduits génitaux chez les femelles. Mais pour tout ceci les observations sont encore incomplètes.

Infestation parasitaire.

Dans la population étudiée, un pourcentage élevé d'individus hébergent un parasite ; il s'agit vraisemblablement d'un Orthonectide logé dans la cavité coelomique latéralement au tube digestif. Il peut y avoir deux ou trois parasites par individu ou bien un seul qui peut alors être très gros et atteindre 240 μ de long sur 110 μ de large.

Le parasite entièrement cilié se déplace dans son hôte et peut se libérer spontanément, soit à l'extrémité antérieure, soit au niveau du pygidium de l'hôte, sans déchirure visible de l'épiderme de celui-ci. Il nage ensuite immédiatement vers la surface de l'eau de mer contenue dans le godet d'élevage. Ce parasite ne détermine pas de castration de l'hôte.

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DE *PARANERILLA LIMICOLA*.

Le développement larvaire de cette espèce a été suivi durant le mois d'août à Kristineberg. Des animaux fertiles mâles et femelles ont

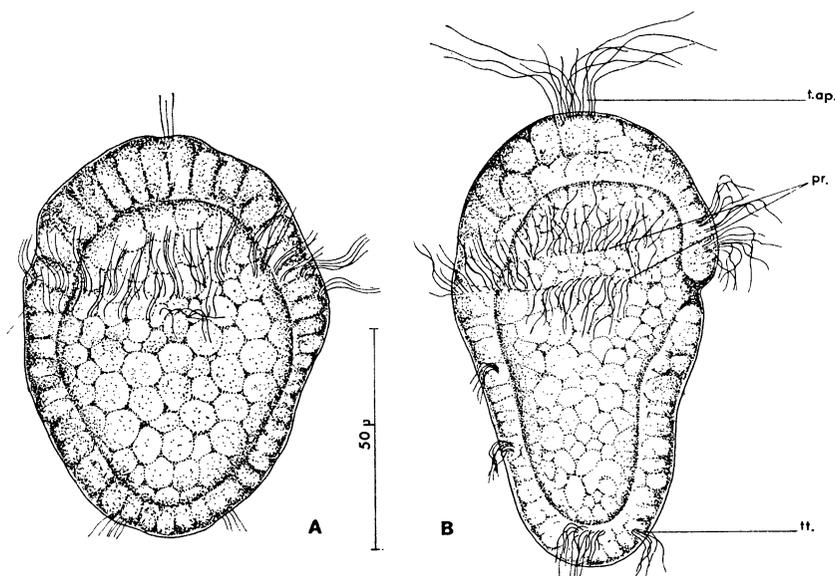


FIG. 4

Développement larvaire de *Paranerilla limicola*. Les dessins des stades larvaires sont faits d'après des larves vivantes.

A Larve âgée de deux jours.

B Larve de trois jours, vue de profil. pr. : prototroque - t.ap. : touffe apicale - tt. : télotroque.

été mis en élevage ensemble à la température de 7° C ; une petite quantité de vase provenant de la localité où vit cette espèce, ajoutée dans les godets d'élevage, permet aux animaux de se nourrir et de trouver au contact du sédiment des conditions voisines des conditions naturelles. Ainsi mis en élevage, et même sans aucune trace de sédiment, les animaux fertiles libèrent, après quelques heures, des œufs et de petits paquets de spermatozoïdes dans le fond et sur les parois des godets. La fécondation est externe. Il n'y a pas de cocon : les œufs sont pondus librement et ne sont pas adhésifs au moment de la ponte. Chaque femelle libère une quinzaine d'œufs qui atteignent alors environ 70 µ de diamètre.

Un jour après la ponte, les jeunes embryons sont déjà pourvus d'une couronne ciliée médiane, le prototroque. Ils ont une forme presque sphérique et mesurent 80μ sur 70 .

A deux jours (Fig. 4, A), les larves (stades post-gastrulaires) nagent lentement vers la surface de l'eau ; quelques-unes cependant restent au fond du godet. Elles ont la forme de petites poires pourvues chacune d'une touffe apicale de quelques flagelles, d'un prototroque, et d'un télotroque à peine ébauché. Le prototroque comprend deux rangées de cils, la rangée postérieure étant discontinue. De petites touffes de cils éparses marquent l'apparition du télotroque. Le feuillet

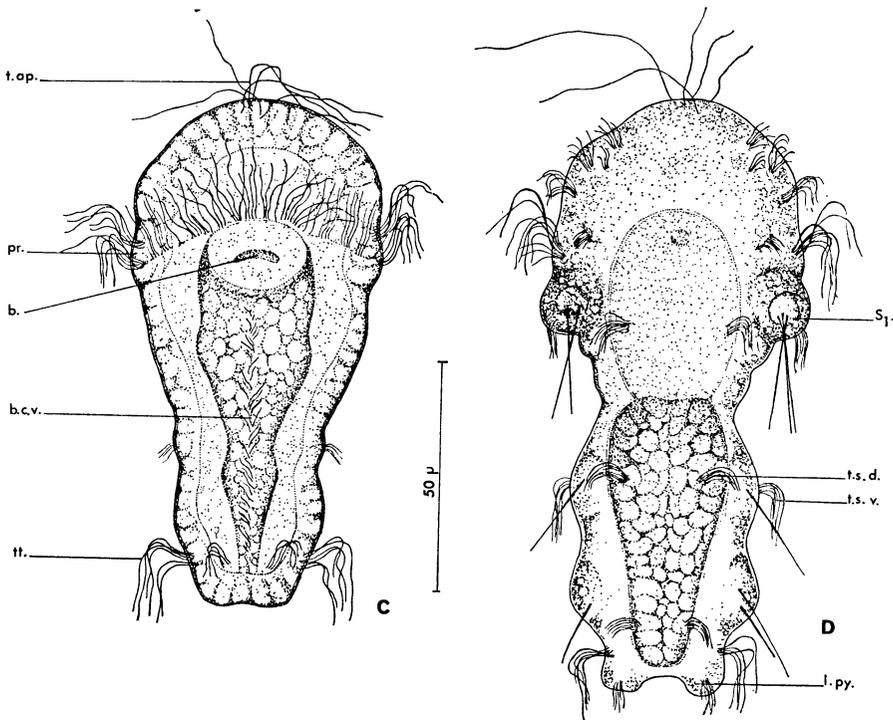


FIG. 5

- C Larve de quatre jours, vue ventrale. b. : bouche - b.c.v. : bande ciliée ventrale.
 D Larve de sept jours, vue dorsale. l.py. : lobe pygidial - S_1 : bulbe sétigère du segment buccal - t.s.d. : touffe ciliée segmentaire dorsale - t.s.v. : touffe ciliée segmentaire ventrale.

externe ectodermique est nettement distinct de la masse cellulaire interne. A trois jours (Fig. 4, B), les larves mesurent 100μ de long environ : la touffe apicale, très développée, compte plusieurs longs flagelles. Deux rangées de cils au prototroque sont bien visibles latéralement et ventralement en avant de la bouche qui commence à se former. Le télotroque est formé d'une rangée de longs cils discontinue. Dorso-latéralement, entre prototroque et télotroque, on observe deux paires de petites touffes ciliées.

A quatre jours (Fig. 5, C), les larves allongées atteignent 115μ de long et nagent vers la surface de l'eau en se tenant presque verti-

calement, l'extrémité antérieure décrivant des cercles d'une façon continue jusqu'au film d'eau superficiel contre lequel la larve s'immobilise momentanément. Il est certain d'autre part que l'effet des courants de convection (dus à l'éclairage direct) s'ajoute à la nage propre des larves dans ce mouvement ascendant.

La touffe apicale se réduit à quelques longs flagelles ; l'extrémité antérieure arrondie mesure environ $50\ \mu$ de large, l'extrémité postérieure $30\ \mu$. Ventralement, le prototroque est formé d'une seule rangée de cils doublés latéralement d'une paire de touffes ciliées, antérieures à elle ; de plus, en arrière de la bouche, une étroite bande ciliée médiane longitudinale apparaît. Le télotroque est plus développé qu'aux stades précédents. Le tube digestif plein de réserves vitellines est maintenant bien délimité.

Le cinquième jour est marqué par l'apparition de la métamérie. En effet, la première paire de bulbes sétigères se forme un peu en arrière de la bouche (segment buccal s_1) ; une paire de soies très jeunes y est visible. Un deuxième segment sétigère s'ébauche, à peu près à mi-distance entre le premier et le télotroque, et portant également deux petites soies. Une paire de touffes ciliées dorsales et une paire ventrale, accompagnent la formation de chaque bulbe sétigère. La touffe apicale est encore présente ainsi que le prototroque.

Au septième jour (Fig. 5, D), la métamérie est beaucoup plus nette : la jeune larve qui mesure maintenant $135\ \mu$, est pourvue de trois segments sétigères. Seuls les bulbes sétigères du segment buccal sont bien formés, chacun portant deux ou trois soies simples, qui mesurent environ $30\ \mu$. Comme au stade précédent, les touffes ciliées segmentaires sont présentes sur les deux premiers métamères. Le troisième segment sétigère, situé juste en avant du télotroque, est bien développé et porte deux paires de soies. Les touffes ciliées segmentaires dorso-latérales sont présentes un peu en avant du télotroque. Il y a deux petits lobes pygidiaux portant quelques cils immobiles. Le vitellus a régressé dans la région buccale et dans le premier segment, mais occupe encore tout l'intestin.

A neuf jours (Fig. 6, E), les larves mesurent $160\ \mu$ environ. Elles ont toujours trois segments sétigères, mais les soies du segment buccal sont devenues très longues : elles mesurent environ $100\ \mu$ et atteignent maintenant le niveau des bulbes sétigères du troisième segment. Les trois paires de bulbes sétigères sont bien formées.

Le prostomium est légèrement trilobé et à ce niveau la ciliature dorsale commence à s'étendre : deux petites aires ciliées triangulaires sont visibles à l'avant du prostomium. Les organes nucaux, déjà ébauchés au septième jour, se forment et occupent l'invagination qui s'est creusée entre le prostomium et les parapodes du segment buccal. Il n'y a pas encore de cornes frontales sur le prostomium, ni de cirres parapodiaux sur le segment buccal. Les lobes pygidiaux ont évolué en urites de forme arrondie.

Le tube digestif, dépourvu de réserves vitellines, a acquis une ciliature interne et les trois parties, œsophage, intestin moyen et intestin postérieur, sont bien distinctes. Les grains pigmentaires blancs sont présents comme chez l'adulte dans le diaphragme qui sépare

TABLEAU I. — Principaux caractères des différents genres de la famille des Nerillidae

	<i>Nerilla</i> O. Schmidt, 1848	<i>Megamerilla</i> Boaden, 1961	<i>Mesonerilla</i> Remane, 1949	<i>Nerillidium</i> Remane, 1925	<i>Troglochaetus</i> Delachaux, 1921	<i>Thalassochaetus</i> Ax, 1954	<i>Paranerilla</i> Jouin et Swedmark 1965
Nombre total de segments (segment buccal inclus) ..	9	9	9	8	8	8	7
Segment buccal sétigère (+) ou achète (0)	+	+	+ ou 0	+	0	+	+
Types de soies	capillaires	capillaires	composées	capillaires	capillaires	composées	composées
Cirres parapodiaux présents (+) réduits (—)	+	+	+	+ ou —	—	—	—
Urites présents (+) réduits (—) absents (0)	+	+	+	+ ou —	0	—	+
Nombre de tentacules	3	0	3 ou 2	2 ou 0	0	0	0
de palpes	2	2	2	2	2	2	0
Différenciations du bulbe pharyngien	0	0	0	stylets cuticulaires	stylets cuticulaires	plaques cuticulaires	plaques glandulaires
Diamètre œuf Long. totale	0,100	0,016	0,150	0,200	?	?	0,080
Caractéristiques	adhésifs au substrat	?	adhésifs au pygidium	adhésifs au pygidium	?	?	non adhésifs
Développement	benthique	pélagique ?	benthique	benthique	?	?	pélagique

l'intestin moyen de l'intestin postérieur et l'anus est ouvert. Le bulbe pharyngien, encore de petite taille, commence à se différencier. Les bandes musculaires longitudinales sont maintenant formées et les cavités coelomiques sont visibles dans la partie postérieure du corps, de part et d'autre de l'intestin.

Pendant les jours qui suivent, il n'y aura pas de grands changements dans la morphologie externe de la larve : en effet, au 16^e jour (Fig. 6, F), la taille est restée à peu près la même et le nombre de segments sétigères n'a pas changé. Cette larve peut glisser à la surface du sédiment ou nager en tournant lentement sur elle-même ; elle se nourrit maintenant comme l'adulte de fines particules. Les principaux changements par rapport au stade précédent portent sur le bulbe pharyngien qui s'est développé, sa partie postérieure atteignant maintenant la limite postérieure de l'œsophage ; de plus, il est devenu mobile comme chez l'adulte, mais les petites plaques glandulaires de son repli dorsal ne semblent pas encore formées. La ciliature du prostomium est bien développée, le plastron cilié dorsal s'ébauche sur le segment buccal. Les soies de ce segment, au nombre de six environ, à chaque parapode, restent accolées entre elles comme chez l'adulte. Ce sont encore des soies simples capillaires. Les parapodes du segment buccal sont plus proéminents et les cirres commencent à apparaître. Les urites sont devenus ovoïdes et vacuolaires.

Le développement n'a pas été suivi au-delà de ce stade. Les larves se nourrissent normalement mais si les processus de différenciation se poursuivent, la croissance par contre s'interrompt à partir du 9^e jour. Dans nos conditions d'élevage, la croissance post-larvaire n'était pas encore commencée au 16^e jour. Les cornes frontales du prostomium se forment sans doute progressivement (comme les cirres parapodiaux du segment buccal), par extension du bord antérieur du prostomium tandis que l'invagination des organes nucaux s'accroît.

Paranerilla limicola présente un type de développement jusqu'ici non décrit dans la famille des Nerillidae. C'est un développement direct d'une larve libre nageante. Cette larve ne présente pas d'adaptations particulières à la vie pélagique, elle n'est pas rapide dans sa nage, ni véritablement phototrope. Cependant, c'est une vraie trochophore, avec une touffe apicale bien développée et deux couronnes ciliées caractéristiques.

Paranerilla limicola est donc actuellement la seule espèce de la famille des Nerillidae à posséder un développement de ce type. Rappelons en effet que dans différentes espèces des genres *Nerillidium* et *Mesonerilla* où la ponte a pu être observée, les œufs restent attachés à la partie postérieure du corps de la femelle et s'y développent (Swedmark 1959, 1964). Chez *Meganerilla swedmarki* Boaden où les œufs sont de petite taille, il y a aussi vraisemblablement un développement larvaire de type pélagique. Dans le tableau I, nous avons mis en parallèle le type de développement, les caractéristiques de la ponte, et celles de l'œuf ; pour ces dernières nous avons calculé le rapport

$$\frac{\text{diamètre de l'œuf}}{\text{longueur totale du corps}}$$

sans tenir compte du nombre d'œufs produits dans chaque cas.

Nous précisons que, pour le genre *Nerilla*, nous avons calculé cette valeur d'après des observations personnelles faites sur *Nerilla antennata* à Kristineberg où la taille de l'œuf atteint environ 100 μ . Ceci n'est pas en accord avec les observations de G. Magagnini (1964) qui, pour des exemplaires de *N. antennata* de la côte livour-

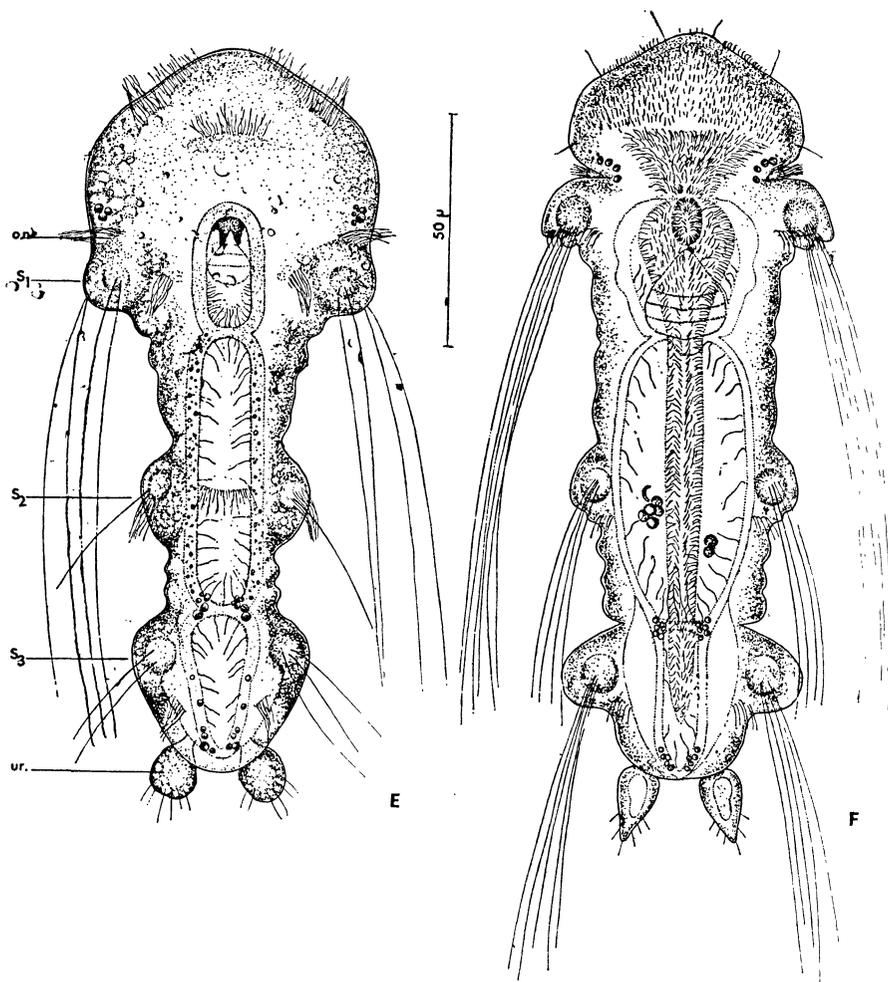


FIG. 6

- E Larve de neuf jours, vue dorsale. o.n. : organes nucaux - S₁, S₂, S₃ : segments sétigères 1, 2 et 3 - ur. : urites.
 F Larve de seize jours : vue ventrale.

naise, signale des œufs de 30 μ de diamètre. Pour le genre *Mesonerilla* nous donnons une valeur moyenne des résultats obtenus sur *M. intermedia* Wilke, *M. armoricana* Swedmark, *M. biantennata* Jouin. Pour le genre *Nerillidium*, la valeur indiquée se rapporte à *N. troglochaetoides* Remane.

LOCOMOTION ET COMPORTEMENT DE L'ADULTE.

Nous avons vu que la larve de *Paranerilla limicola* nage lentement en tournant sur elle-même autour de son axe longitudinal. Chez les larves âgées (Fig. 6, E et F), la touffe apicale, le prototroque et le télotroque ont disparu, alors qu'une nouvelle ciliature formée de cils courts, apparaît et s'étend progressivement sur la région antérieure et sur chaque métamère. A ce stade, les larves commencent à ramper à la surface du sédiment. Le revêtement ciliaire particulièrement développé chez l'adulte, est incontestablement un caractère lié au milieu vaseux : ainsi lorsqu'on observe à la loupe la progression de l'animal dans une mince couche de sédiment, on constate que ce sont les particules de sédiment qui sont déplacées, appelées vers la face dorsale par les larges champs ciliés de la région antérieure de l'animal, et guidées ensuite par les différentes ceintures ciliées segmentaires jusqu'à la partie postérieure du corps. Les conditions sont donc ici tout à fait différentes de celles du milieu psammique interstitiel. Ajouté à ce fait du glissement des particules, il faut remarquer que les parapodes sont passifs et couchés contre les parois du corps pendant la locomotion.

En même temps, la face ventrale glisse : l'animal peut se déplacer sur une surface lisse, verre par exemple, exactement comme tout autre Nerillidae et il y a sécrétion d'un mince fil de mucus que l'animal laisse derrière lui. Cette espèce paraît plus rapide que les Nerillidae psammiques. Mais bien que *Paranerilla limicola* soit le plus souvent en mouvement (et ceci d'après des observations faites à la lumière, donc très éloignées des conditions naturelles), il arrive qu'elle s'immobilise plusieurs secondes : dorsalement les particules de vase continuent d'être acheminées vers la partie postérieure du corps, alors que l'animal ne se déplaçant pas, prend une attitude recourbée caractéristique : bouche et pygidium restent au contact du support alors que la partie moyenne du corps est légèrement soulevée : cette attitude correspond à une courbure concave de la bande ciliée ventrale qui de ce fait, ne peut plus avoir d'action locomotrice.

Comme tous les autres Nerillidae, cette espèce est capable de réaction de fuite, par ondulations extrêmement rapides du corps, mais capable également de nage lente verticale (fait que Delachaux signale déjà pour *Troglochaetus beranecki*) ; en effet, l'animal peut se maintenir quelque temps verticalement dans l'eau grâce aux battements de tout le revêtement ciliaire.

DISCUSSION.

Paranerilla limicola est conforme dans sa morphologie générale au plan d'organisation des Nerillidae : petit nombre de segments pourvus de parapodes à deux faisceaux de soies, ici composées ; présence d'une bande ciliée longitudinale ventrale ; tube digestif comprenant un bulbe pharyngien ventral, saillant dans la cavité buccale ; un œsophage, un intestin moyen large et un intestin postérieur plus étroit.

La création d'un nouveau genre est justifiée d'emblée par trois caractères :

- le nombre total de 7 segments sétigères entre prostomium et pygidium ;
- l'absence d'appendices céphaliques et de cirres segmentaires ;
- la ciliature remarquable de la région antérieure.

Il est difficile d'établir des liens de parenté plus étroits entre *Paranerilla* et les autres genres de la famille des Nerillidae. Cependant, c'est du genre *Thalassochaetus* Ax qu'il paraît le plus proche, par la réduction des cirres parapodiaux, l'absence d'antennes et les soies composées.

Ce genre présente un mélange de caractères primitifs et de caractères évolués : la forme des urites qui apparenteraient *Paranerilla* plutôt au groupe *Nerilla* et *Mesonerilla*, et surtout le nombre élevé de soies au segment buccal, peuvent être considérés comme des caractères primitifs. Par contre, la disparition des appendices céphaliques et des cirres parapodiaux, le petit nombre de métamères, sont des caractères évolués.

Enfin, la ciliature externe apparaît comme une néoformation qui contribue à réaliser un nouveau type morphologique adapté non pas au milieu interstitiel mais à un sédiment meuble formé de particules fines.

Diagnose

Nous pouvons tenter d'extraire de cet ensemble de caractères une diagnose du genre qui serait la suivante :

Genre *Paranerilla* : Nerillidae comprenant 7 segments sétigères entre prostomium et pygidium. Prostomium réduit, dépourvu de palpes et d'antennes. Larges champs ciliés sur prostomium et segment buccal, des ceintures ciliées transversales sur les autres segments. Soies composées.

Une seule espèce connue jusqu'ici, avec les caractères suivants : espèce *limicola* : longueur 800 μ , largeur 200 μ environ. Cornes frontales latérales sur le prostomium. Segment buccal sétigère pourvu de chaque côté d'un cirre parapodial court et d'un seul faisceau de soies

nombreuses. Cirres parapodiaux très réduits sur les autres segments. Deux longs urites. Formations glandulaires dans la partie dorsale du bulbe pharyngien.

Le type est déposé au Riksmuseum, Everttebratavdelningen, Stockholm.

Sammanfattning

I detta arbete beskrives *Paranerilla limicola* n.gen.n.sp. en archiannelid från Gullmarsfjorden, tillhörande familjen Nerillidae.

Det nya släktet *Paranerilla* n.gen. står närmast *Thalassochaetus* Ax 1954, men har endast 7 kroppssegment.

I motsats till tidigare kända marina nerillider, vilka alla tillhöra den interstitiella sandfaunan, är denna nya form en representant för mjukbottnarnas mikrofauna. Vissa morfologiska och biologiska drag sätts i samband med den speciella miljöns egenskaper.

Zusammenfassung

Paranerilla limicola n.g.,n.sp., ein neuer Archiannelide aus dem Gullmarfjord, wird beschrieben. Er gehört zur Familie Nerillidae.

Paranerilla n.g. ist nahe verwandt mit *Thalassochaetus* Ax 1954 aber die Zahl der Körpersegmente beträgt nur sieben.

Während alle bisher bekannten marinen Nerilliden zur Fauna des Sandlückensystems gehören, ist die neue Form ein Vertreter der Mikrofauna des litoralen Schlicks. Einige der besonderen Organisationsmerkmale werden als Anpassungen an die Bedingungen dieses besonderen Milieus gedeutet.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AX, P., 1954. — *Thalassochaetus palpifoliaceus* nov. gen. nov. spec. (Archiannelida, Nerillidae) ein mariner Verwandter von *Troglochaetus beranecki* Delachaux. *Zool. Anz.*, 153, 3-4, pp. 64-75.
- BEAUCHAMP, P. DE, 1910. — Sur l'organisation de la *Nerilla*. *Bull. Sci. France et Belg.*, 44, pp. 11-12.
- BOADEN, P.J.S., 1961. — *Meganerilla swedmarki* nov. gen. nov. spec., an Archiannelid of the family Nerillidae. *Arkiv. för Zool.*, 13, 27, pp. 553-559.
- GOODRICH, E.S., 1912. — *Nerilla* an Archiannelid. *Quart. J. Micr. Sci.*, 57, pp. 397-425.
- DELACHAUX, TH., 1921. — Un Polychète d'eau douce cavernicole *Troglochaetus beranecki* nov. gen. nov. spec. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. Nat.*, 45, pp. 1-11.
- JOUIN, C., 1963. — *Mesonerilla biantennata* n. sp., nouvelle Archiannelide Nerillidae de la région de Roscoff. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 257, pp. 4057-4060.
- LÉVI, C., 1953. — Archiannelides Nerillidae de la région de Roscoff. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 90, N. et R., 2, pp. 64-70.
- MAGAGNINI, G., 1964. — Elevage au laboratoire d'une espèce mésopsammique : *Nerilla antennata* O. Schmidt (Archiannelida Nerillidae). *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 405-409.
- OCKELMANN, K.W., 1964. — An improved detritus-sledge for collecting meiobenthos. *Ophelia*, 1, pp. 217-222.
- REMANE, A., 1925. — Diagnosen neuer Archianneliden. *Zool. Anz.*, 65, 1-2, pp. 15-17.
- REMANE, A., 1928. — *Nerillidium mediterraneum* n.sp. und seine tiergeographische Bedeutung. *Zool. Anz.*, 77, 3-6, pp. 57-60.
- REMANE, A., 1932. — Archiannelida. *Tierw. d. Nord. und Ostsee*, 6a, pp. 1-36.
- REMANE, A., 1949. — Archianneliden der Familie Nerillidae aus Südwest-Afrika. *Kieler Meeresforsch.*, 6, pp. 45-50.

- SCHLIEPER, C., 1925. — Zur Systematik der Gattung *Nerilla*. *Zool. Anz.*, 62, pp. 229-234.
- SWEDMARK, B., 1959. — Archiannelides Nerillidae des côtes du Finistère. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 93, N. et R., 1, pp. 26-42.
- SWEDMARK, B., 1964. — The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, 39, pp. 1-42.
- WIESER, W., 1957. — Archiannelids from the intertidal of Puget Sound. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 76, 3, pp. 275-285.
- WILKE, U., 1953. — *Mesonerilla intermedia* nov.sp., ein neuer Archiannelide aus dem Golf von Neapel. *Zool. Anz.*, 150, 9-10, pp. 211-215.