

COMPORTEMENT

DES FORMES AGAMES ET SEXUÉES

DE LA MYRIANIDE

MALAGUIN ⁽¹⁾ est le seul auteur qui ait donné sur la biologie des Myrianiides quelques indications intéressantes; ses prédécesseurs, n'ayant rencontré que des individus isolés, n'ont songé chaque fois qu'à décrire une espèce nouvelle. C'est ainsi que MONTAGU ⁽²⁾, étudiant à trois reprises la *Myrianida* de la côte du Devonshire, la nomma d'abord *Nereis pinnigera* (1808), puis *Nereis maculosa* (1812) et enfin *Nereis doridea* (1815). MILNE-EDWARDS ⁽³⁾ a désigné l'unique exemplaire qu'il recueillit sous le nom de *Myrianida fasciata* (1845). Sur un très jeune individu trouvé dans le Golfe de Naples, CLAPARÈDE ⁽⁴⁾ décrivit à nouveau la même espèce, avec un nom différent: *M. maculata*.

GIARD ⁽⁵⁾ a rapporté la *M. fasciata* de MILNE-EDWARDS à la *M. pinnigera* de MONTAGU. Plus tard, avec raison, MAC-INTOSH ⁽⁶⁾ a fait rentrer ces diverses espèces dans la seule *Myrianida pinnigera* MONTAGU, et le genre *Myrianida* n'en comporte pas d'autre.

(1) MALAGUIN. Recherches sur les Syllidiens. *Bull. Soc. Sc. et Arts Lille*, 1893.

(2) MONTAGU. *Trans. Linn. Soc.* IX (1808) et XI (1815). *Penn. Brit. Zool.* Edition 1812.

La *Nereis pinnigera* représentée par MONTAGU est une souche accompagnée d'un seul bourgeon. Sa *N. maculosa* est une *Sacconereis* et sa *N. doridea* est un zoïde femelle. L'auteur ignora la multiplication scissipare, bien qu'il ait remarqué que: « the posterior end suddenly decreases and becomes very small, as if that part had been newly formed, a circumstance of no unreasonable conjecture, as it is well known that many of the Mollusca tribe are able of reproduction ».

(3) MILNE-EDWARDS. Observations sur le développement des Annélides. *Ann. Sc. Nat.* 3^e série, t. III (1845). Une souche avec plusieurs bourgeons indiqués.

(4) CLAPARÈDE. Annélides chétopodes de Naples (1886).

(5) GIARD. *Bull. Sc. France-Belgique*, t. XXII (1890).

(6) MAC-INTOSH. The British Annelids. *Roy. Society* (1908).

1. L'habitat des Myrianides

Les Myrianides que nous ont fait connaître ces auteurs provenaient de *dragages par 10 à 15 mètres de profondeur*. Bien que, naguère, GIARD les déclara nombreuses sur les côtes de Bretagne, ces Annélides passent pour être peu répandus ; jusqu'ici trois exemplaires seulement ont été recueillis sur la côte bretonne, deux l'ont été par DE SAINT-JOSEPH ⁽¹⁾, au voisinage de Dinard et le troisième par DE BEAUCHAMP dans les Cystosires de Roscoff. Ce dernier échantillon figure dans la collection d'Annélides du Laboratoire de Roscoff sous le nom de *M. fasciata* M.-EDW. (Détermination PRUVOT).

La petite série que MALAQUIN réussit à récolter sur les côtes du Boulonnais est le fruit de recherches opiniâtres ; elle provenait tout entière de dragages ; elle comprenait : Une Myrianide sans « stolons », c'est le nom donné aux zoïdes nés par bourgeonnement ; une souche suivie de stolons femelles ; une souche suivie de stolons mâles ; une *Sacconereis* ⁽²⁾ sur laquelle l'auteur a pu suivre les premiers stades de la segmentation des œufs ; enfin des *Polybostrichus* ⁽³⁾. Ces résultats constituaient un progrès remarquable sur le passé, car ils ont permis à l'auteur de saisir la relation des formes de l'espèce et d'entrevoir leur évolution. Toutefois, une série d'individus si réduite ne peut suffire à faire connaître l'ensemble des phénomènes biologiques qui caractérisent cette espèce ; elle ne permet pas, en particulier, la recherche de leur déterminisme.

MAC-INTOSH a essayé de définir l'habitat des Myrianides, en se basant sur ce que ramène la drague. Chacun des trois exemplaires qu'il a recueillis l'a été dans un dragage différent : l'un a été ramené avec des Tuniciers et des Eponges, le second avec des *Modiola modiolus* (Horse-mussels), le troisième avec des *Laminaria digitata* (Tangle-roots). Nous pourrions admettre que les Myrianides partagent l'habitat des Tuniciers, des Eponges et des Modioles si les échantillons avaient été plus nombreux ;

(1) DE SAINT-JOSEPH, Annélides des côtes de Dinard. *Ann. Sc. Naturelles* (1887).

(2) Stolon femelle, devenu libre.

(3) Stolons mâles, devenus libres.

mais comme chacun sait, le dragage est un moyen d'investigation fort rudimentaire.

Sans le secours de la drague, j'ai récolté sur la côte, entre Roscoff et Morlaix, un grand nombre d'exemplaires, je dois cependant reconnaître que la Myrianide est le Syllidien le moins répandu sur le littoral breton.

Ainsi que l'avaient indiqué les dragages, ces Annélides vivent au voisinage des côtes, entre dix et vingt mètres, mais *exclusivement sur des fonds rocheux*. A Roscoff, la *Myrianida pinnigera* est cantonnée dans une petite vallée qui traverse l'Herbier et qui, aux marées les plus basses, reste toujours remplie par l'eau de la mer. Cette dépression n'est autre qu'un chemin profond creusé depuis des années par le charroi des goémons. Tous les Zostères ont disparu de cette voie encaissée, dont les pierres servent de supports aux Fucus et aux Laminaires. A marée basse, toutes les eaux qui dévalent de la grève découverte impriment à celles de ce ruisseau un courant assez rapide; sous le gravier qui couvre le fond, on retrouve l'ancien terrain vaseux particulier aux prairies de Zostères. Les Myrianides n'ont parfois au-dessus d'elles que cinquante centimètres d'eau; dans ces conditions elles doivent subir les variations de température des grèves, variations peu considérables, mais irrégulières et brusques; c'est ainsi qu'en décembre et en janvier la température de l'eau peut s'élever jusqu'à 13° C. puis tomber brusquement à 4° C. En hiver, au Laboratoire, les Myrianides, ayant vécu en dépit de ces variations, n'ont pas supporté des températures supérieures à 20° C... Cependant, en été, elles résistaient, à l'ombre, à une température de 22°; dans une eau exposée au soleil, elles éclatent. Ainsi à la température de 22° les Myrianides résistent, si elles se trouvent à l'ombre; et soumises à la lumière vive, elles ne pourraient supporter des températures moindres. Très lucifuge d'ailleurs, la *Myrianida pinnigera* se réfugie dans les régions où la lumière est interceptée par les Laminaires; elle s'y tient à la face inférieure de certaines pierres: ce sont celles qui ne reposent pas à plat sur le fond et qui ne portent sur cette face ni Éponges, ni Tuniciers associés; la surface « adoptée » est à peu près nue, ou bien elle ne porte que des tubes de Néréides ou des nids de Gammarides, abris dans lesquels la Myrianide pénètre volon-

tiers. On la trouve souvent logée dans les fentes ou dans des angles de cassure profonds d'où il est difficile de l'extraire. Elle trouve sous ces pierres un ennemi, la *Leptoplana tremellaris*, Polyclade agile et vorace. Elle ne semble pouvoir vivre dans les milieux que trouble la vase, ni sur le sable qui blesse ses tissus délicats, mal protégés par une faible cuticule. Son corps mou adhère fortement au substratum et les courants, même violents, ne peuvent l'en détacher (1).

Incapable de mouvements natatoires, l'animal se déplace en rampant avec difficulté et lenteur ; son allure est plus lourde que celle de la *Syllis Krohni* dont elle se rapproche vaguement par sa forme générale, grâce à la présence de grands cirres dorsaux foliacés, appendices qui, contrairement à ce que l'on serait tenté de croire ne jouent aucun rôle actif dans la locomotion ; durant celle-ci, la Myrianide tient ses cirres aplatis dans des plans parallèles à celui sur lequel elle se meut. Quand l'animal est immobile, ses cirres sont redressés et appliqués sur la face dorsale (2) ou bien ils sont légèrement enroulés sur eux-mêmes, comme le sont souvent ceux de la *Syllis Krohni*. Il est possible que le mouvement des cils qui revêtent la rame sétigère et la base des cirres, assure une circulation d'eau dans le tunnel que forment les cirres rabattus et que l'activité de la respiration cutanée soit ainsi favorisée.

La nourriture consiste en petits débris organiques, Algues unicellulaires, etc. La trompe les prélève en les agglutinant au moyen d'une substance muqueuse sécrétée par deux glandes, dites salivaires. Ces glandes sont l'équivalent des grosses cellules glandulaires que j'ai observées dans le pharynx préhensile des Naïdimorphes.

Les Myrianides se rassemblent dans certaines régions et bien qu'elles ne s'y accumulent pas au point de former des groupes compacts comme ceux des Polychètes tubicoles ou des Oligochètes aquatiques, ce caractère est suffisamment marqué pour

(1) Il est donc difficile de recueillir intacte la Myrianide : la pierre qui porte l'animal étant sortie de l'eau, la couche liquide qui l'enveloppe dévient de plus en plus mince et le corps adhère de moins en moins. Un filet d'eau violent dirigé sur l'Annélide suffit alors à l'entraîner dans le bocal d'eau de mer pure qui doit la recevoir.

(2) Cette attitude s'observe également chez les *Spio*, Polychètes qui s'enfoncent dans le sable.

guider le chercheur ; chaque agglomération occupe un champ de un à deux mètres : elle est évidemment composée d'individus nés sur place les uns des autres, et retenus aux mêmes points autant par la nature des conditions du milieu que par leur inaptitude à la vie errante.

En définitive, la *Myrianide pinnigera*, annélide *sédentaire*, mais *nu.* vit dans un milieu constamment baigné par l'eau de mer, à l'abri complet de la lumière, et sur un substratum exempt de vase et d'organismes encroûtants.

Cependant, il semble que ces diverses conditions, une fois réalisées, le milieu ne constitue pas encore l'habitat qui convient à la Myrianide : en dehors du ruisseau signalé plus haut où sont localisées les Myrianides de Roseoff, il existe deux dépressions qui convergent vers lui en se rapprochant de la grève, également remplies d'eau à marée basse ; ils constituent en apparence des milieux identiques à celui du ruisseau : même hauteur d'eau, même absence de vase, présence de Laminaires et de Fucus pouvant intercepter la lumière : *il n'y existe cependant aucune Myrianide* ; par contre, d'autres Syllidiens qui partagent habituellement l'habitat des Myrianides mais qui sont plus agiles et capables de nager y sont tous représentés : *Odontosyllis gibba*, *Sphaerosyllis hystrix*, *Amblyosyllis lineata*, etc. et on y retrouve même la *Syllis Krohni*.

L'expérience suivante, que j'ai tentée à plusieurs reprises, peut expliquer cette extrême localisation des Myrianides. Elle a été réalisée dans l'un des deux ruisseaux que je viens de mentionner, dont une zone était assez peu profonde pour que les Annélides placées sur le fond demeurent visibles ; j'y apportais des *Syllis Krohni* et des *Myrianida*. Tous les individus se *recourbèrent en arc* — les Myrianides avec la face ventrale dans la concavité, les Syllis avec la face dorsale —, et se laissèrent couler sur le fond. Ce fond, recouvert de gravier, avait été choisi à dessein : chacune des pierres était trop petite pour servir utilement d'abri contre la lumière et les grains de sable grossier constituaient un champ particulièrement défavorable à la locomotion ; les Syllis cependant y purent progresser ; les Myrianides, restèrent longtemps immobiles, puis elles esquissèrent, mais en vain, des mouvements de progression, suivis de

périodes d'immobilité prolongées. Dans un cristallin, elles se seraient « rétablies » et auraient gagné la région la moins éclairée. Jusqu'à la marée montante les Myrianides restent au même endroit. Les Myrianides ne peuvent donc progresser sur des fonds sableux ; elles ne peuvent en conséquence, se répandre dans une région que si elles trouvent à proximité d'elles des *pierres contiguës, recouvertes d'algues*.

L'ensemble des conditions que nous avons cherché à déterminer : obscurité, substratum lisse, absence de vase, nécessité d'une eau profonde, contiguïté des pierres, etc., paraît suffisamment expliquer l'extrême localisation et la rareté des Myrianides sur les côtes ; mais il n'est pas impossible que ces Annélides « abondent » suivant l'expression de GIARD, dans certaines régions, celles où toutes ces conditions se trouveraient parfaitement réalisées sur une grande étendue.

2. Comportement des formes sexuées

MALAQUIN a caractérisé de la façon suivante le cycle reproductif de la Myrianide : la Myrianide se reproduit par *Schizogamie gemmipare* : cela veut dire que des individus *sexués* sont produits en grand nombre, à la suite les uns des autres, par le bourgeonnement des individus *non sexués* ; ces derniers, seuls capables de bourgeonner, proviennent des œufs. Aux époques de la reproduction sexuelle de l'espèce, ils produisent, par bourgeonnement et par de nombreuses scissiparités, des formes sexuées femelles ou *Sacconereis*, mâles ou *Polybostrichus* ; on a appelé « souches » ces individus agames.

Chaque souche bourgeonne des zoïdes qui *sont tous de même sexe* ; en d'autres termes, les chaînes sont unisexuées. Les individus qui ne présentent pas trace de scissiparité et appelés « agames » ont donc en réalité un sexe déterminé ; il ne se révèle qu'au moment de l'épigamie.

La Myrianide ne diffère donc pas des Polychètes épigames qui ne bourgeonnent pas de formes sexuées, mais dont une série de segments est soit ovarienne, soit testiculaire. L'évidence de cette ressemblance est mise en relief par le fait que les zoïdes sexués de la Myrianide sont pourvus, au moment où ils se séparent des chaînes, d'un organe digestif sans pharynx ni cavité

buccale, représentant la portion de tube digestif qui les traversait; on assiste d'ailleurs à la dégénérescence de cet organe non fonctionnel. Si ces êtres ne possédaient un lobe céphalique, un appareil locomoteur et un système nerveux complets, nous ne verrions en eux qu'une suite de testicules ou d'ovaires bourgeonnant sur un individu, et dans le cas où ces bourgeons resteraient fixés à l'animal-souche qui les produit, nous retrouverions le type ordinaire du Syllidien épigame, unisexué⁽¹⁾.

Il est admis que les formes sexuées des Syllidiens, modifiées par l'épigamie et spécialisées pour la reproduction, le sont aussi pour la vie pélagique, vie pour laquelle seraient nécessaires des yeux plus volumineux ou plus nombreux, des appendices tactiles supplémentaires et des organes natatoires, — en l'espèce, ce ne sont que des soies. — Aussi MAC-INTOSH (1908) appelle-t-il femelles pélagiques et mâles pélagiques les *Saccocereis* et les *Polybostrichus*; cette croyance à la vie pélagique des Syllidiens sexués repose sur des observations qui ont paru dignes de foi, bien qu'elles n'aient jamais été confirmées. MAC-INTOSH cite notamment celles de CROSSLAND et d'ANDREWS: CROSSLAND à Mersa Harbour aurait vu de petites Hétérosyllides appartenant au genre *Autolytus* évoluer à la surface de l'eau à la manière des Hétéronéréides et expulser rapidement leurs produits génitaux. De son côté, ANDREWS aurait remarqué des *Autolytus prolifer* « adultes » nageant, au soir, à la surface de la mer.

Non seulement les modifications épigamiques sont considérées comme une adaptation des formes à la vie pélagique, mais on y voit encore une sorte de perfectionnement au point de

(1) Les *Eusyllidés* et les *Exogonés* sont directement épigames: les segments qui correspondent à l'Intestin chlorogène subissent la transformation épigamique: apparition d'éléments génitaux dans la cavité générale, transformation des néphridies en organes vecteurs de ces éléments, addition de soies natatoires au système sétigère. On observe parfois chez ces Syllidiens une tendance au bourgeonnement de formes sexuées. Elle a été constatée avec certitude par MALAQUIN chez l'*Exogone gemmifera*.

Cette tendance s'affirme chez les *Syllidés*; les zoïdes produits sont souvent acéphales; dans ce cas, il y a simplement bourgeonnement de segments génitaux, qui se détachent. Lorsque les zoïdes ont un lobe céphalique il est moins complet que celui des zoïdes sexués des *Autolytés*, mais il porte toujours des yeux. Il n'existe pas de dimorphisme sexuel.

Chez tous les *Autolytés*, il y a formation par bourgeonnement de zoïdes sexués à dimorphisme sexuel accusé: les femelles sont des *Saccocereis* et les mâles des *Polybostrichus*.

vue reproductif, favorisant l'accroissement numérique de l'espèce et sa dissémination. MALAQUIN admet que l'addition, au système sétigère normal, de soies natatoires, chez les *Sacconereis* et les *Polybostrichus* est destinée à faciliter la recherche et la rencontre des sexes et qu'elle assure par suite la fécondation des œufs.

En second lieu, la forme femelle, grâce à son appareil locomoteur « disposé pour la natation » serait capable de parcourir de grands espaces : ainsi se réaliserait la dissémination de l'espèce.

Enfin les soies natatoires favoriseraient la conservation de l'espèce en permettant à la *Sacconereis*, porteur du sac ovigère, de fuir les dangers.

L'observation montre que ni la croyance à la vie pélagique des formes sexuées, ni la théorie de MALAQUIN ne peuvent être soutenues en ce qui concerne les Myriantides.

Les chaînes sexuées ont exactement le comportement des Myriantides agames⁽¹⁾ ; chez elles comme chez les Naïdimorphes, le développement des éléments génitaux n'apporte à cet égard aucune modification ; même la présence de soies natatoires bien développées chez les zoïdes terminaux des chaînes de Myriantides ne transforme pas leur mode de locomotion.

Les *Sacconereis*, bien qu'on leur ait réservé le nom de « femelles pélagiques », n'ont jamais été signalées dans les pêches pélagiques. Celles que MONTAGU, VIGUIER, DE SAINT-JOSEPH et MALAQUIN⁽²⁾ ont trouvées proviennent de *dragages de fond*. Toutes celles que j'ai examinées (34 ex.) ont été recueillies dans des endroits où je trouvais à la fois les Myriantides agames et leurs chaînes sexuées ; comme ces dernières elles se tenaient sur *la face inférieure des pierres, à l'abri de la lumière*⁽³⁾. Les différents états

(1) Le nom de Myriantides agames désignant les formes qui ne bourgeonnent pas encore et dont on ne connaît par conséquent pas le sexe.

(2) « Bien que ces animaux aient un appareil locomoteur disposé pour la natation, dit MALAQUIN, il n'est pas permis pour cela d'en conclure qu'ils ont une vie purement pélagique. Bien des fois j'ai récolté des formes sexuées à maturité dans les dragages, ou à la côte dans les recherches à marée basse, et en bien plus grand nombre que dans les pêches pélagiques ». *Recherches sur les Syllidiens* (1893).

(3) Une fois, dans le grand Herbière de Penpoull (près Saint-Pol-de-Léon) j'ai trouvé cette forme sur un tube de Spirographe, au milieu de zostères. La *Sacconereis* se trouvait dans l'eau et à l'obscurité.

de développement présentés par les œufs montraient qu'il ne s'agissait pas exclusivement ou de *Sacconereis* âgées, épuisées, ou de *Sacconereis* récemment détachées des chaînes femelles ; on observait tous les stades, depuis celui de la première segmentation de l'œuf jusqu'à celui où les petits embryons sont déjà pourvus d'un appareil digestif et d'un système locomoteur. Nous savions que les femelles de Myrianide, se comportant comme des portions d'individus, vivent sans se nourrir pendant toute la durée de la vie embryonnaire de leur progéniture ; il est surprenant que ces animaux, qu'une nécessité de nourriture ne retient pas sur le fond marin et dont l'organisation répondrait, suivant les auteurs, à celle que réclame la vie pélagique mènent une vie sédentaire comme les formes agames dont elles dérivent !

On ne possède aucun renseignement de ce genre sur le *Polybostrichus*. MALAQUIN est le seul qui ait trouvé cette forme libre, mais il n'a donné sur le *Polybostrichus* qu'il a décrit aucune indication d'origine. Jamais, au cours des recherches sur les côtes où je récoltais en abondance les chaînes des deux sexes et les *Sacconereis* libres, je n'ai trouvé de *Polybostrichus*. Tous les mâles libres que j'ai observés et sur lesquels ont porté les expériences que je rapporte plus loin, sont les zoïdes les plus âgés des chaînes mâles, qui en ont été arrachés soit en recueillant celles-ci, soit au cours du transport de la côte au Laboratoire : les zoïdes mâles, lorsqu'ils approchent de la maturité sexuelle se séparent en effet avec la plus grande facilité.

Nous savons par MALAQUIN que toutes ses Myrianides provenaient de dragages ; il y a donc lieu de croire que le *Polybostrichus* libre observé par cet auteur, se trouvait parmi elles et qu'il était, sans aucun doute, le zoïde le plus âgé de l'unique chaîne mâle relevée par la drague.

On pourrait cependant déduire de l'absence des formes mâles dans les récoltes faites à la côte que le *Polybostrichus* de la Myrianide a les mœurs pélagiques que lui prêtent les auteurs. Dès lors les soies natatoires des femelles, quoique également développées, auraient chez elles une inutilité singulière, et cependant la vivacité des mouvements de la *Sacconereis* est telle qu'elle a frappé MALAQUIN bien plus que celle du *Polybo-*

strichus observé, puisqu'il la signale seulement chez elle : « Les mouvements de la *Sacconereis* sont d'une rapidité très grande et sont dus aux battements des soies natatoires. Lorsque l'animal était en repos, il se tenait toujours sur le fond de la cuvette où il se repliait en arc, comme pour protéger les œufs. Au plus léger choc, au moindre mouvement, la *Sacconereis* s'élançait aussitôt à la surface comme pour fuir un danger ».

Les *Polybostrichus*, devenus libres au Laboratoire, et dont nous avons suivi l'évolution, ont montré un comportement qui ne diffère nullement de celui des *Sacconereis* ; les deux formes nagent avec la même vitesse et réagissent aux mêmes excitations avec une intensité égale. En outre les *Polybostrichus* ne se récoltent pas davantage dans les pêches pélagiques.

En définitive, puisque *Sacconereis*, chaînes à *Sacconereis* et chaînes à *Polybostrichus* partagent le même habitat et se comportent toutes comme des Annélides sédentaires, il est permis de croire que les *Polybostrichus*, ne mènent, pas plus que les *Sacconereis*, une vie pélagique ; tout au moins, dans l'intérêt de la fécondation, doivent-ils évoluer dans le voisinage des femelles. *Si nous ne les y trouvons pas, c'est que leur existence ne se prolonge guère au delà de la scissiparité* : nous savons, en effet, par l'observation du phénomène de la ponte chez la femelle, que l'expulsion des éléments génitaux mûrs succède à celui de la scissiparité ⁽¹⁾ et il est plus que probable que le mâle meurt après l'émission de ces éléments ; c'est ainsi qu'il échappe à nos recherches.

En outre, l'ordre de succession de la scissiparité et de l'expulsion des produits sexuels, montre, non seulement que le *Polybostrichus* doit partager la vie sédentaire des *Sacconereis* et des formes bourgeonnantes, mais que l'expulsion des spermatozoïdes n'est pas déterminée, — comme on l'a cru, — par la rencontre des sexes ; selon toutes probabilités, elle s'accomplit alors que le *Polybostrichus*, récemment séparé de la chaîne mâle, se trouve encore sur le substratum qui porte cette chaîne. Si une ou plusieurs *Sacconereis*, en train de pondre, se trouvent à ce moment sur ce substrat, leurs œufs sont fécondés ;

(1) Voir note. *Bull. Biol.* 1917. L. DEHORNE. Formation du sac ovigère et Fécondation des œufs chez la *Myrianida pinnigera*.

cela permet d'expliquer les cas si fréquents de *Sacconereis* dont les œufs ne se segmentent pas : ces animaux se sont séparés de chaînes femelles isolées et trop éloignées de chaînes mâles à zoïdes mûrs, pour que l'eau qui les baigne fût chargée de spermatozoïdes de Myriamide. La rencontre des sexes ne paraît dépendre d'aucune attraction spéciale.

3. Rôle des soies natatoires.

Les soies natatoires ne joueraient-elles donc aucun rôle dans la fécondation, en facilitant la recherche et la rencontre des sexes ? Rien d'ailleurs ne prouve que la *natation* mieux que la *reptation* rapproche deux sexes, dont l'activité locomotrice est égale, ce dont on néglige toujours de tenir compte.

Toutefois nous devons remarquer que le développement des soies natatoires, chez la Myriamide et chez de nombreux Syllidiens, est étroitement lié à l'accroissement des éléments génitaux : elles apparaissent toujours avec ces derniers éléments et bien après que sont apparues les soies qui arment normalement les rames sétigères ; elles sont donc de véritables *soies génitales*. Elles sont complètement développées lorsque survient la maturité sexuelle, mais demeurent immobiles chez le zoïde mûr, encore solidaire de la chaîne ; le déplacement de la chaîne entière résulte du seul mouvement de reptation produit par les rames des zoïdes autant que par celles de la souche ; le centre nerveux qui commande les mouvements de la chaîne, celui de la souche, n'impose que les mouvements dont la souche est capable. Les soies natatoires du zoïde fonctionnent seulement lorsque la scissiparité est un fait accompli, et en même temps, l'animal libéré est capable de *ces contractions du corps auxquelles est principalement due la natation*.

Les premiers mouvements des soies natatoires se trouvent ainsi coïncider avec l'expulsion des produits sexuels mûrs : les organes segmentaires perdent donc leur volume considérable précisément au moment, où, selon PRUVOT (1906), ils sont les précieux auxiliaires de la locomotion (1). Or, la

(1) « L'organe segmentaire joue avant tout un rôle mécanique comme adjuvant de la locomotion, qui est particulièrement active chez les Stolons mâles. Il se

Sacconereis dont l'organe segmentaire a perdu cette remarquable activité glandulaire à laquelle il devait son volume, n'a cependant pas une activité locomotrice moindre... Supposer que les soies natatoires favorisent par leur jeu l'expulsion des éléments sexuels eût été plus en rapport avec les faits, mais non moins erroné : si l'on provoque la séparation d'un zoïde mâle ou femelle voisin de la maturité, on constate en effet que les soies natatoires, suffisamment développées, peuvent intervenir dans la natation : le zoïde libéré, non mûr, se met à nager.

Ainsi donc, le développement d'organes supplémentaires chez les formes sexuées des Myrianiides ne constitue pas un critère suffisant pour établir que ces formes mènent une vie pélagique.

En outre, la vie sédentaire des femelles mûres et les conditions dans lesquelles l'expulsion des éléments sexuels et la fécondation des œufs se réalisent nous obligent de contester formellement l'utilité des soies natatoires dans la fécondation, comme favorisant la recherche et la rencontre des sexes.

Les soies natatoires permettent-elles à la Sacconereis de se soustraire à ses ennemis et de sauvegarder l'espèce ?

MALAGUIN a signalé la sensibilité de la Sacconereis qui, « au repos, se tient immobile sur le fond de la cuvette », et qui « au plus léger choc, au moindre mouvement », s'élance à la surface comme pour fuir un danger. Les formes sexuées de Myrianiide, la Sacconereis en particulier, se montrent en effet très sensibles à toutes les modifications du milieu.

Mais en admettant qu'un choc ou l'agitation de l'eau puissent être le signal d'un danger, ni l'un, ni l'autre, ne signalent à la Myrianiide le plus grave qu'elle puisse courir : son principal ennemi, la *Leptoplana tremellaris*, Polyclade commun, au corps très aplati, circule rapidement sans modifier, semble-t-il, l'équilibre de l'eau ; la Sacconereis, qui ne paraît pas sensible à son contact, ne bouge pas et se laisse envelopper par lui et dévorer.

transforme en une masse volumineuse, résistante et élastique, qui donne au corps une certaine rigidité, et qui fournit un point d'appui aux muscles locomoteurs ainsi qu'à l'appareil setigère. »

Le fait se produit fréquemment ; ici encore on n'entrevoit pas l'utilité des soies natatoires.

Admettra-t-on davantage qu'elles aident à la dissémination de l'espèce ?

Imaginons que la natation constitue un mode de dispersion supérieur à la natation et supposons que le rôle des soies natatoires est de répandre l'espèce. La conservation de l'espèce est-elle en même temps assurée ?

D'après MALAQUIN, les larves déposées sur les pierres riches en colonies de Bryozoaires et d'Hydriaires peuvent immédiatement se nourrir. Mais comment les larves se trouvent-elles portées sur ce terrain d'élection ? Ce n'est certainement pas la *Sacconereis* qui va les y déposer au moment de leur éclosion ; cela supposerait de sa part un choix et en même temps un surprenant souci maternel, non vérifiés au cours de l'expérimentation.

Observons une *Sacconereis* dont les embryons, déjà très développés, seraient capables de vivre libres, mais qui cependant se trouvent encore à l'intérieur du sac incubateur maternel. Lorsque leurs premiers bourgeons parapodiaux s'individualisent, les petites larves, déjà pourvues d'un système musculaire pariétal, remuent activement et, dès ce moment, la *Sacconereis* manifeste un certain affaiblissement ; cette sénescence se traduit par des réponses plus courtes aux excitations diverses, par des périodes de plus en plus limitées des mouvements locomoteurs ; enfin l'animal repose généralement sur le côté ou sur le dos, *replié en arc* ; — c'est l'attitude observée par MALAQUIN. — Lorsque les embryons sont parvenus à leur complet développement larvaire, la *Sacconereis* agonise déjà depuis longtemps ; mais les embryons ne sortent du sac ovigère qu'après sa mort ; or, la *Sacconereis* a échoué sur n'importe quel fond, favorable ou non à la nutrition des jeunes Myrianides. Ainsi, la survie de l'espèce n'est pas assurée. D'ailleurs la *Sacconereis* qui pourrait se déplacer par la natation utilise peu ce dernier moyen et abandonne ses embryons sur place.

D'une manière générale, du reste, remarquons que la natation n'exige pas nécessairement l'existence de soies natatoires. Les *Amblyosyllis*, les *Sphaerosyllis*, les *Odontosyllis*, les *Exogone*, nagent très bien sans le secours de ces soies et grâce aux seuls

mouvements ondulatoires du corps. Je cite à dessein ces Syllidiens parce qu'ils partagent le même milieu que les Myriani-
des ; en outre, aux époques de la reproduction sexuée, ces
animaux qui deviennent directement épigames ⁽¹⁾ se trouvent
aussi pourvus de soies natatoires, et celles-ci, comme chez les
formes sexuées bourgeonnées, sont limitées aux segments géni-
taux. Dans ce cas particulier, le développement de soies nata-
toires ne constitue pas un avantage, au point de vue locomo-
teur, puisque la natation ne se trouve ni facilitée, ni accélé-
rée.

Et si ces soies, en définitive, jouent véritablement un rôle
dans la natation, il paraît surajouté et superflu chez ces Anné-
lides nageurs. D'ailleurs il faut bien se garder de croire que la
natation devient le mode exclusif de locomotion chez les Sac-
conereis et chez les Polybostrichus ; la reptation est un mode
locomoteur très utilisé par ces petits animaux.

4. Données expérimentales

Il paraît donc nécessaire de connaître les conditions particu-
lières dans lesquelles l'un ou l'autre mode est utilisé.

Pour cela j'ai fait une série d'expériences sur des Syllidiens
répartis de la façon suivante :

- 1° Myriani-*des* agames et chaînes sexuées.
- 2° Sacconereis et Polybostrichus ⁽²⁾.
- 3° Sacconereis seules.
- 4° Les formes agames et épigames réunies.

Les cuvettes contenaient en outre des Syllidiens « témoins »
appartenant aux genres mentionnés dans les pages précédentes
et qui tous, sont aussi lucifuges que la Myriani-*de*. De plus tous,
sauf la *Syllis Krohni* — qui a exclusivement la locomotion des
Myriani-*des* agames — sont capables de nager.

⁽¹⁾ MALAQUIN avait réservé le nom d'annélides épigames à ceux qui deviennent
directement sexués : ceux qui bourgeonnaient des formes sexuées se reprodui-
saient alors par Schizogamie. Nous estimons suffisante la distinction : annélides
directement épigames et annélides épigames bourgeonnées.

⁽²⁾ Les *Polybostrichus* provenaient, comme on le sait, des chaînes recueillies ;
mais ils étaient très voisins de la maturité et les soies natatoires étaient suffi-
samment développées pour intervenir dans la natation.

Ces animaux ont été soumis principalement :

1° A l'influence de la lumière.

2° A des excitations tactiles.

3° A l'agitation de l'eau.

Les résultats de ces expériences confirment les observations que j'avais pu faire en recueillant ces animaux :

A. — *Excitations lumineuses*

1° A l'ombre complète, due à l'interposition d'un écran noir, ou dans l'obscurité de la nuit, les Myrianides agames, les chaînes sexuées et les *Odontosyllis* rampent lentement sur les parois du cristallin ; ou bien elles se tiennent immobiles à la surface de l'eau, le ventre en haut : elles ont ainsi l'attitude naturelle. Les *Amblyosyllis* et les *Syllis Krohni* ne prennent jamais cette attitude ; peut-être les parois trop lisses et trop roides des cuvettes s'opposent-elles à ce qu'elles gagnent la surface de l'eau. Les petites *Sphaerosyllis* se tiennent toujours sur le fond et ne gagnent la surface de l'eau que lorsque le milieu devient défavorable.

2° L'écran étant déplacé de façon qu'un côté de la cuvette reste à l'ombre, les animaux font quelques mouvements indécis, déplaçant l'extrémité antérieure du corps à droite, à gauche, ou marquent de tout le corps un recul ; les *Amblyosyllis* et les *Odontosyllis* se mettent à nager, mais cette réaction est très limitée ; elle a pour effet de porter les animaux vers la surface de l'eau, d'où ils se laissent soudain tomber sur le fond et ils progressent alors comme les autres ; les mouvements locomoteurs de tous indiquent une direction générale vers l'ombre. Au bout d'un certain temps, on les voit tous réunis dans la région obscure.

3° Enfin, retrait total de l'écran : les cuvettes sont complètement éclairées par une lumière intense ; on constate que les Annélides, lucifuges, progressent sans vivacité sur le pourtour de la cuvette, mais à la limite de l'eau. Aucun mouvement natatoire chez ceux qui peuvent nager. Replaçons l'écran de façon que chaque cuvette soit entièrement à l'ombre ; aussitôt mouvements très vifs chez tous les animaux et mouvements natatoires chez ceux qui en sont capables. A ces mouvements

succède le calme qu'on observe toujours quand ils se trouvent depuis longtemps à l'ombre.

Il semble donc que le déterminisme des mouvements locomoteurs vifs et des mouvements natatoires réside dans l'opposition de l'ombre et de la lumière vive. Mais ces mouvements ne peuvent être provoqués que chez les Annélides d'abord soumis à l'action de la lumière. Par conséquent ils se produisent rarement chez les Syllidiens laissés dans leur milieu naturel. Comme on ne les observe pas chez les animaux plongés dans une eau complètement éclairée il semble qu'il s'agisse d'une attraction exercée par l'ombre. Mais il n'en est rien : ces mouvements locomoteurs ont les caractères des réactions fortes qui répondent à une excitation intense, ils sont désordonnés et n'ont pas d'effet utile : il s'agit si peu de l'attraction de l'ombre dans ce cas que, souvent, grâce à ces mouvements, les Annélides lucifuges se trouvent rapprochés de la source lumineuse. Ces mouvements natatoires correspondent aux mouvements vagues, sans direction affirmée que l'on observe au début des expériences de la deuxième série, chez les Annélides incapables de nager.

Les *Sacconereis* et les *Polybostrichus* ont, vis-à-vis des excitations lumineuses, des réactions analogues à celles des *Amblyosyllis*, des *Odontosyllis* et des *Sphaerosyllis*. Dans une cuvette située à l'ombre et remplie d'une eau de mer pure et tranquille, ces formes sexuées se tiennent généralement immobiles, ou parfois progressant comme les formes agames. Une partie du récipient vient-elle à être éclairée, elles nagent en s'élevant vers la surface de l'eau, *mais en se dirigeant toujours vers la région la plus vivement éclairée*. Après avoir plus ou moins longuement heurté la paroi qui s'oppose à leur progression, elles tombent sur le fond! Si ce fond est éclairé, l'excitation lumineuse provoque à nouveau une migration vers la surface. Bien que ces réactions soient de plus longue durée que chez les *Amblyosyllis* et chez les *Odontosyllis*, elles sont limitées aussi et se terminent rapidement par la chute de l'animal sur le fond. Ces réactions sont mesurables d'ailleurs et permettraient de faire connaître le pouvoir natatoire de ces Annélides. L'observation suivante peut en donner une idée : la forme sexuée de Myriamide quittant le côté obscur d'une cuvette pour gagner la région

la plus éclairée s'élève d'abord à la surface de l'eau, à une hauteur de 5 centimètres, et parcourt rapidement les 20 centimètres qui la séparent de la paroi opposée ; le temps moyen qu'elle emploie ensuite à s'agiter contre cette paroi montre qu'elle pourrait encore parcourir 50 centimètres en nageant ; il semble donc que l'animal continuerait son mouvement ascensionnel dans l'eau si la hauteur de celle-ci le permettait. Cependant à marée haute, une forme sexuée ne pourrait gagner la surface de l'eau qui se trouve éloignée du fond de 6 à 10 mètres. Aussi les pêches pélagiques ne peuvent-elles en contenir. Ces résultats expérimentaux concordent avec les faits d'observation, il est donc erroné d'appeler femelles et mâles pélagiques les formes sexuées de la Myrianide.

B. — *Excitations tactiles et agitation du milieu*

Les effets de ces diverses excitations sont demême nature. Lorsqu'elles sont exercées sur la partie antérieure du corps, elles font reculer l'animal, mêmes'il était en train de quitter une région vivement éclairée pour gagner une région sombre. Resenties par la partie postérieure du corps, elles ont pour effet de le faire avancer plus vite même si la direction prise doit porter l'animal lucifuge vers une source lumineuse vive, qu'il fuierait en l'absence de ces excitations. Lorsque les excitations tactiles augmentent en violence, les formes capables de nager réagissent par des mouvements natatoires. Ces mouvements se produisent également dans un milieu très *violemment agité*, même si celui-ci se trouve placé dans l'obscurité. Lorsqu'on agite modérément l'eau d'un cristalliseur situé à l'ombre, on ne note aucun mouvement natatoire chez les Annélides ; sauf chez les *Saccocereis* et les *Polybostrichus*. Mais cependant ces Annélides s'éloignent du centre de l'agitation en rampant ; ils progressent donc dans le sens des ondes.

Durant l'effet d'une agitation moyenne du milieu, qui ne provoquait à l'ombre aucune réaction locomotrice forte, soumettons la collection à l'action de la lumière vive et de façon que la source lumineuse soit opposée au centre de l'agitation ; tous les animaux font demi-tour.

Agitons l'eau d'une cuvette contenant ces annélides et dirigeons simultanément sur elle un rayon de lumière ; la locomotion devient remarquablement vive chez tous, avec mouvements natatoires chez les formes sexuées de Myrianide, les *Amblyosyllis*, les *Odontosyllis* et les *Sphaerosyllis*. Cette locomotion est dirigée, sauf chez les Myrianides sexuées, dans un sens qui est opposé à celui de la lumière et qui peut être dirigé vers le centre de l'agitation.

La réaction à la lumière est donc chez ces Annélides plus forte que celle qui répond à l'agitation du milieu. Mais nous voyons que pour produire des mouvements locomoteurs vifs, il faut l'intervention de deux facteurs qui sont ici : agitation du milieu + action de la lumière. Précédemment, nous avons vu ces mouvements vifs se produire sous l'action simultanée des deux facteurs : ombre + lumière. On voit que le facteur lumière intervient constamment.

Chez les formes sexuées de la Myrianide une seule des trois excitations envisagées : lumineuse, tactile, agitation du milieu, suffit à provoquer les mouvements natatoires.

Quelle que soit la direction de ces excitations, les *mouvements natatoires* qui y répondent ont toujours pour effet de porter l'annélide sexuée à une hauteur qui varie suivant l'espèce et cette réaction est toujours suivie de la chute de l'animal sur le fond ; ils ne peuvent par conséquent indiquer ni une répulsion ni une attraction.

Chez les Naïdimorphes, Oligochètes aquatiques bourgeonnants, qui se cultivent facilement au Laboratoire et qui se prêtent mieux aux études expérimentales prolongées, on voit aussi les individus soumis aux excitations lumineuses *s'élever en nageant*, puis tomber sur le fond. Quand les mêmes formes, non soumises à ces excitations, s'élèvent vers la surface de l'eau sans nager, mais en rampant sur les parois de l'aquarium il s'agit uniquement de la recherche de l'oxygène.

Le mouvement locomoteur ascensionnel est aussi bien connu chez les Insectes. Un Insecte soumis à une excitation lumineuse, ou tactile (agitation du milieu comprise), s'envole toujours en s'élevant. Il s'agit vraisemblablement d'un géotropisme. Le mouvement ascensionnel des Myrianides sexuées répon-

drait à ce géotropisme. Rappelons cependant que dans un milieu limité : une cuvette remplie d'eau de mer, c'est nettement vers la région la plus éclairée de la cuvette que se dirigent les *Saccocereis* et les *Polybostrichus*. Nous avons essayé sur des Insectes une expérience qui répond à cette observation : Nous enfermions des Mouches dans une grande boîte allongée ; à chaque extrémité de cette boîte on pratiquait un orifice et on disposait celle-ci de façon qu'un orifice se trouvât dans l'ombre et l'autre dans la pleine lumière. Les insectes étaient tous attirés par cette dernière, car tous sortaient par l'orifice éclairé.

Ainsi le mouvement ascensionnel de ces différents animaux semble obéir autant à une attraction exercée par la lumière qu'à un géotropisme négatif. Mais nous savons aussi que ce phénomène est une réponse à une excitation soit lumineuse, soit tactile.

En l'absence de ces excitations, les formes des Myrianiides sexuées ont le comportement des Myrianiides agames et vivent habituellement à l'ombre. La différence dans le comportement vis-à-vis de la lumière tient-elle à l'état de sexualité ? Les données fournies par l'étude d'autres Annélides sexuées nous permettront sans doute de le déterminer.

BULLETIN BIOLOGIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

TOME LII

1918

Comité de rédaction :

L. BLARINGHEM (Paris).

G. BOHN (Paris).

M. CAULLERY (Paris).

Ch. JULIN (Liège).

F. MESNIL (Paris).

P. PELSENEER (Gand).

Ga. PEREZ (Paris).

Et. RABAUD (Paris).

15087

BULLETIN BIOLOGIQUE

(Précédemment, BULLETIN SCIENTIFIQUE)

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

TOME LII



PARIS

Laboratoire d'Evolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm

Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Co, Soho-Square, 37.

TABLE

TRAVAUX ORIGINAUX

BEQUAËRT (J.). — (V. RODHAIN).	
CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — Un cas de gynandromorphisme chez une Annélide polychète	324
DEHORNE (LUCIENNE). — Comportement des formes agames et sexuées de la Myrianide	286
MAUPAS (EMILE). — Essais d'hybridation chez des Nématodes (7 figures dans le texte)	466
MESNIL (F.). — (V. CAULLERY).	
PANTEL (J.) et de SINÉTY (R.). — Réaction chromatique et non chromatique de quelques Phasmidés aux excitations dépendant de la lumière (planche 1 et 2 figures dans le texte).	177
PÉZARD (ALBERT). — Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les Oiseaux (planche I et 80 figures dans le texte)	1
RABAUD (ETIENNE). — Ethologie et comportement de diverses larves endophytes. III. <i>Ponania proxima</i> dans les galles des feuilles de Saule (4 figures dans le texte)	303
RABAUD (ETIENNE). — La lumière et le comportement des organismes	325
RODHAIN (J.) et BEQUAËRT (J.) — Matériaux pour une étude monographique des Diptères parasites de l'Afrique. III. Diptères parasites de l'éléphant et du rhinocéros (planche III et 14 figures dans le texte)	379
RODHAIN (J.). — Nouvelles observations sur la Biologie de <i>Passeromyia heterochæta</i> (2 figures dans le texte)	499
SEURAT (L.-E.). — Contributions nouvelles à l'étude des formes larvaires des Nématodes parasites (13 figures dans le texte).	344
SINÉTY (R. de). — (V. PANTEL).	

Le tome LII a été publié en 3 fascicules sortis des presses aux dates ci-après :

FASCICULE 1-2 (pages 1 à 176) 28 juin 1918.

FASCICULE 3 (pages 177 à 328) 28 nov. 1918.

FASCICULE 4 (pages 324 à 510) 25 mars 1919.

