DONNEES NOUVELLES
(ASTERIAS GLACIALIS, PHASCOLION STROMBI, RANA FUSCA)
ET
CONSIDERATIONS THEORIQUES SUR L'INERTIE DE L'ŒUF VIERGE

PAR

Albert DALCQ, Jean PASTEELS et Jean BRACHET (Bruxelles).

DIVISION DU TRAVAIL

Pages.

I. INTRODUCTION ... 882

II. DONNÉES NOUVELLES ... 885

1. Action de l'acide butyrique sur les œufs d'*Asterias glacialis* ... 886
   A) Les degrés de l'activation ... 886
   B) Le soulèvement de la membrane ... 887
2. Action de la solution hypertonique chez *Asterias glacialis* ... 888
   A) Le soulèvement de la membrane ... 888
   B) Action du cyanure ... 889
3. Action des solutions isotoniques à balance rompue sur l'œuf d'*Asterias glacialis* ... 890
   A) Caractères généraux ... 890
   B) Efficacité de la méthode ... 891
   C) Comparaison avec le traitement hypertonique ... 892
   D) Action du cyanure ... 893
   E) Soulèvement de la membrane ... 894
4. Action des solutions isotoniques à balance rompue sur les œufs de *Phascolion strombi* ... 894
5. Variations de la teneur des œufs vierges de *Rana fusca* en CO^2 libre ... 897

III. DISCUSSION ET SUGGESTIONS ... 901

IV. RÉSUMÉ ... 910

V. INDEX BIBLIOGRAPHIQUE ... 911

I. — INTRODUCTION

Depuis qu'en 1928 l'un de nous s'est efforcé de rassembler les données concernant les processus de mise en marche du développement chez les formes sexuées, nombreux sont les progrès accomplis dans ce domaine. Autant par les techniques cytologiques que par les méthodes biochimiques, le germe des Amphibiens, des Poissons, des Échinodermes, des Mollusques, des Vers, des Insectes a été l'objet de recherches multiples et fructueuses. Il ne saurait entrer ici dans nos intentions d'en dresser le bilan. Nous voudrions simplement, en hommage au grand biologiste qu'est M. Paul PELSENEER, y ajouter quelques données expérimentales recueillies par deux d'entre nous (J. P. et J. B.), les situer dans le cadre des courants d'idées actuels et les relier au point de vue exposé en 1928. Le livre auquel il vient d'être fait allusion défendait deux thèses originales :

1° Le rôle du noyau et spécialement du suc nucléaire dans l'acquisition de la dicentrie nécessaire à la mise en marche du développement;

2° L'unicité de la chaîne des réactions qui conduisent l'œuf vierge, soit à sa première division normale, soit aux manifestations variées de l'activation, les divers chaînons pouvant être affectés de façon différentielle par les éléments du milieu, particulièrement par les sels de l'eau de mer.

A la première de ces thèses, les recherches de ces dernières années sont venues apporter des éléments nouveaux d'appréciation. Du point de vue descriptif, les études de P. GRASSÉ et O. TUZET ont établi la complexité de l'appareil centrosomial du spermatozoïde, montré la fréquence, sinon la généralité, du centrosome apical de la spermie; elles ont par conséquent éveillé quelque scepticisme quant à l'origine non centrosomiale de l'aster spermatique dans la fameuse expérience où F. R. LILLIE brisait par centrifugation la tête du spermatozoïde de *Nereis*. Expérimentalement, l'admirable étude des divers types de segmentation de l'œuf du Ver à soie a permis à E. BATAILLON et TCHOU SU de démontrer la valeur biologique indubitable du grain centrosomial apporté par le spermatozoïde. Non pas que cet organite soit indispensable à la réalisation des mitoses; mais, en son absence, il semble que la cellularisation ne puisse aboutir à l'embryogénèse; il reste toutefois à voir si le centrosome est effectivement reformé dans les cas de parthénogénèse complète signalés récemment. Et, d'autre part, comme le montre la polyspermie de ces mêmes œufs de *Bombyx*, leur centrosome a une telle puissance de cytodiérèse qu'il doit être lesté d'un noyau diploïde; en combinaison haploïde, il abandonne le noyau et réalise de nombreuses divisions purement plasmatiques. Il n'est donc pas seulement un « levain de gel », suivant l'expression de BATAILLON; c'est aussi, du moins nous le semble-t-il, un élément favorisant la résorption du vitellus, idée

connexe de cette intervention morphogénétique du plasma vitellin récemment dégagée par F. SEIDEL (1932).

Chez l'Oursin aussi, on aperçoit à présent une action favorable du centrosome spermatique sur le développement larvaire. Cette activité est bien mise en lumière par cette curieuse expérience où BATAILLON et TCHOU SU fécondent des œufs intoxiqués par l'acide carbonique : l'élimination du pronucléus femelle, résorbé dans le cytoplasme, permet une androgénèse qui s'accomplit sans accroc, bien que la membrane ne se soit pas soulevée; l'absence de réaction corticale, situation si généralement funeste chez l'Oursin, est donc compensée par l'adjonction du centrosome inoculé.

Cette influence d'ordre général du centrosome spermatique sur l'ontogénèse donne un regain d'actualité au problème de la fonction du centrosome dans la caryocinèse et la cytodiérèse. On ne peut nier qu'il se révèle parfois comme le véritable organite directeur de la mitose. Cette action autonome s'observe largement dans les territoires mâles des œufs polyspermiques du *Bombyx*; mais il s'agit d'une division un peu spéciale, simple étirement de l'îlot de plasma hyalin au sein de la masse vitelline : plasmodiérèse, au sens strict, plutôt que cytodiérèse. Le phénomène typique est davantage celui que FANKHAUSER a décrit chez le Triton et TCHOU SU chez le Crapaud. Pendant quelques cycles au moins, le centrosome peut suffire à la division intégrale : la dissociation des rouages cellulaires paraît radicale, du moins entre les chromosomes et tout le reste du corps cellulaire (1).

Il en va tout autrement dans les expériences réalisées, durant cette même période, par l'un de nous (A. D.). Sur l'œuf de Grenouille, trois dispositifs distincts, combinant l'intoxication du sperme par la trypaflavine, la lésion mécanique du fuseau ovulaire, l'irradiation conjuguée du spermatozoïde et de l'œuf, concourent à faire ressortir la subordination de l'activité centrosomiale et cytodiérétique au chimisme nucléaire : même déjà privée de son pouvoir d'autosynthèse et de division, la chromatine exerce encore un effet dynamique sur les radiations; elle accroît la puissance du gel; elle lui permet d'amorcer le sillon et la rétraction membranogène du diastème.

Entre ces diverses observations il n'y a contradiction ni dans les faits, ni dans les déductions. Les cinèses achromatiques et les chaînes caténaires de l'œuf de Grenouille se passent dans un matériel soumis préalablement à des actions chimiques ou physiques dépressives; les diverses images attestant l'autonomie proviennent, au contraire, d'œufs intacts, sinon normaux, de même que les preuves d'activité biologique du centrosome sont tirées, par BATAILLON, de sper-

(1) Un exemple plus poussé encore de clivage en l'absence de noyau vient d'être signalé par Mrs. G. B. HARVEY (1935) dans les fragments non nucléés d'œufs d'Oursin soumis à une ultracentrifugation; sous l'influence d'un traitement parthénogénésique, un clivage s'amorce qui peut aller jusqu'à des blastules non nageantes; nous ne savons encore quel est l'aspect cytologique de ces divisions.

mies en pleine vitalité. La conciliation est aisée. Dès les premiers stades de l'ontogénèse, aussi bien que plus tard, les cellules et le germe entier préparent en abondance les diverses substances actives. Cette précession de l'élaboration sur l'utilisation crée des réserves qui permettent une activité autonome plus ou moins prolongée. L'intervention d'agents dépresseurs ralentit, au contraire, tout ce travail et met en évidence des corrélations qui nous échapperaient autrement (1).

Non moins délicate est la question de l'unicité ou de la dualité pour la série des réactions qui se déroulent dans l'œuf pendant son éveil. En 1928, c'est en faveur de l'unicité que se prononçait l'un de nous : « Avec R. S. LILLIE, écrivait-il, je conçois l'activation d'un œuf donné, quelle que soit la forme qu'elle revêt, comme un processus unitaire, une chaîne de réactions qui se déroule jusqu'à son état final, abortif ou progressif ». Soulignons tout d'abord que le point en discussion n'est pas l'unicité du traitement, mais celle des processus internes. Comme l'a bien montré BATAILLON, un traitement aussi simple que le passage dans l'eau de mer hypertonique, sur lequel F. E. JUST a insisté en 1922, implique en réalité l'intervention simultanée de 2 agents distincts : l'hypertonie et l'alcalinité; de même, dans le traitement des œufs d'Astérie par un mélange de sels, chacun des cations exerce son influence spécifique (DALCQ, 1924). Il ne saurait, d'autre part, être question de diminuer l'importance de la dissociation analytique si bien établie entre l'activation *sensu stricto*, simple éveil de l'œuf conduisant au cycle monastérien, et la mise en marche de la segmentation, impliquant à la fois l'éveil et l'acquisition de la dicentrie.

C'est sur cette base que BATAILLON se déclare ferme tenant de la thèse dualiste : « Notre point de vue, écrit-il, est donc celui des changements provoqués sur l'œuf au départ, celui des deux états différents qui mènent, soit au monaster, soit à l'amphiaster » (1929, p. 768). Il s'agit de savoir, comme il le précise, si les deux processus diffèrent qualitativement ou seulement quantitativement. Et pour l'éminent embryologiste, la différence est qualitative, le dualisme est foncier.

En 1928, R. S. LILLIE était, d'après ses observations sur l'Astérie, partisan de l'unicité. Depuis lors, ses nouvelles recherches sur le même matériel l'ont, au contraire, amené à développer une thèse dualiste. Il relève en effet une opposition entre l'action de la solution hypertonique, d'une part, celle des acides ou de la chaleur, d'autre part. Le premier traitement devient inefficace en présence de cyanure ou en anaérobiose; le second n'est pas entravé, mais plutôt favorisé dans ces conditions. D'où l'hypothèse que la parthénogénèse serait liée à la production d'une « substance activante » par la combinaison de deux corps distincts; l'un serait formé anaérobiquement, vraisemblablement par hydrolyse, sous l'influence de l'acidification; l'autre le serait, au contraire, aérobiquement,

(1) Pour une discussion détaillée de ces faits, voir aussi DALCQ et SIMON (1932).

grâce à la déshydratation du cytoplasme (1). L'activation spontanée, si fréquente chez l'Étoile de Mer, indiquerait que ces deux corps sont déjà présents en petite quantité; dès lors, le renforcement d'un de ces constituants, par l'application de l'un ou l'autre traitement, favoriserait, du fait de sa concentration accrue, sa combinaison avec l'autre, et la substance activante atteindrait le seuil nécessaire au développement.

C'est donc là une théorie nettement dualiste et qui concerne, sous le nom d'activation, la mise en marche du développement, car l'auteur base ses appréciations sur les pourcentages de blastules nageantes et ne tient compte que des œufs segmentés et capables de poursuivre leur évolution. Laquelle des deux substances envisagées par LILLIE serait liée à l'activation simple, laquelle à l'acquisition de l'amphiaster? Chez l'Astérie, rien ne l'indique; en transposant à l'Oursin, on verrait dans le traitement par l'acide butyrique le processus anaérobique, générateur du monaster, dans le traitement hypertonique, le processus aérobique, régulateur. Mais nous ne pouvons que le suggérer, car nous butons immédiatement à la difficulté soulevée par le procédé de BATAILLON, où l'œuf d'Oursin est uniquement traité par la solution hypertonique additionnée de cyanure : « L'opération, dans son ensemble, prouve que le cyanure joue un rôle dans le processus membranogène. Mais la beauté exceptionnelle du cycle des divisions rappelle ce qu'a écrit LOEB de la correction par KCN seul, dans sa parthénogénèse à deux temps. Et on peut se demander si, dans cette régulation où interviennent deux éléments, le cyanure n'exerce pas une action *prépondérante* (favorisée par l'hypertonie) » (1929, p. 769) (2).

Le problème qui se pose est donc loin d'être simple. Aussi, estimons-nous que pour trouver le plus sûrement la voie qui permettra de le résoudre, il faut tenir compte de tous les faits, de toutes les réactions que montre l'œuf vierge, activé ou fécondé. Il nous paraît donc utile à la fois de faire connaître une série d'observations nouvelles et d'énoncer certaines remarques purement théoriques qui ne nous paraissent pas dénuées de valeur explicative.

II. — DONNÉES NOUVELLES

Les observations et expériences qui vont être exposées ici ont été réalisées en partie au laboratoire d'Embryologie de la Faculté de Médecine de l'Université de Bruxelles, en partie à la station biologique de Concarneau. Le séjour qu'y fit l'un de nous (J. P.) au printemps 1932 avait été rendu possible par un subside de la Fondation AGATHON DE POTTER. Que la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique veuille bien trouver ici l'expression de notre

(1) Ou, à notre point de vue, par la modification de sa teneur en sels.

(2) A la concentration ici utilisée, le cyanure n'est plus, dans l'œuf vierge d'Oursin, inhibiteur des oxydations, mais bien accélateur, comme l'a montré ORSTRÖM (1932).

reconnaissance. Nous adressons également tous nos remerciements à M. LEGENDRE, Directeur du Laboratoire de Zoologie et de Physiologie maritime, pour l'obligeance qu'il a mise à faciliter nos recherches. Celles-ci sont malheureusement encore fort incomplètes. La progression tentée dans diverses directions, dans l'espoir de mettre à l'épreuve les conceptions régnantes de l'activation, n'a pas toujours pu être poussée à fond. Les résultats acquis restent, de plus, souvent fragmentaires; ils n'en ont pas moins leur intérêt actuel. Nous les grouperons sous les titres 1 à 4.

La 5e partie exposera les données de quelques mesures de métabolisme effectuées sur l'œuf de Grenouille (J. B.) à l'aide de l'appareil de WARBURG, mis à la disposition de notre laboratoire par le Fonds National de la Recherche Scientifique.

1. — ACTION DE L'ACIDE BUTYRIQUE SUR LES ŒUFS D'«ASTERIAS GLACIALIS »

a) Les degrés de l'activation.

Dans la technique employée par R. S. LILLIE au cours de ses recherches, l'efficacité d'un traitement parthénogénésique, et notamment de l'acide butyrique, est appréciée d'après le nombre de blastules nageantes. Cela conduit à négliger totalement les cas d'activation sans division. Or, deux investigations récentes, celle de BATAILLON et de TCHOU SU (1930) et celle de TYLER (1931), insistent avec raison sur le fait, aperçu depuis longtemps, que le clivage traduit un optimum d'action compris entre deux zones moins favorables. Tant chez l'Oursin que chez *Urechis*, le comportement cytologique et les réactions des œufs sous-activés et sus-activés sont sensiblement les mêmes, à tel point que TYLER a pu, chez *Urechis*, reprendre les œufs suractivés restés inertes, les féconder et obtenir un développement normal.

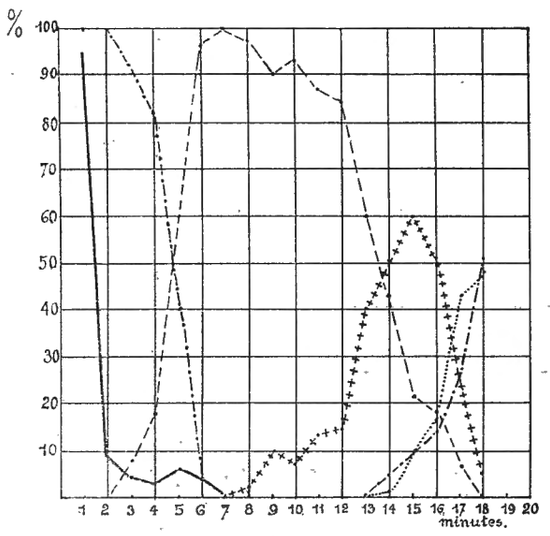


FIG. 1. — *Asterias glacialis.* — Action de l'acide butyrique en fonction du temps d'exposition. En abcisses, minutes; en ordonnées, %. Trait plein : soulèvement de membranes; tirets et points : monasters; tirets : blastules; croix : œufs insegmentés plurinucléés; pointillé : œufs inertes.

Il en est de même chez l'Astérie. C'est déjà ce que faisait prévoir l'allure de la courbe des segmentations que R. S. LILLIE obtient par l'acide butyrique. Elle a la forme d'une cloche, mais il importe de remarquer qu'elle ne traduit que partiellement les résultats. Plaçons

des œufs d'*Asterias glacialis* entrés en maturation dans l'eau de mer butyrique M/200 pendant des temps variant de 1 à 18 minutes et reportons-les de minute en minute dans l'eau de mer. Le résultat global est traduit par la figure 1. Les temps d'exposition courts provoquent le soulèvement de la membrane (trait plein), puis l'évolution vers le monaster (points et tirets). A partir de 4 minutes d'exposition on voit apparaître les segmentations, formant un vaste clocher. Du moment que le séjour dépasse 8 minutes, une part de plus en plus considérable des œufs montre des caryocinèses sans cytodiérèse (ligne de croix). A partir de 13 minutes, la réaction est triple : segmentations, multiplications nucléaires simples et de nouveaux monasters. Avec des temps plus longs encore, on ne trouve plus que des monasters et des œufs inertes. Aussi, l'absence de segmentation peut aussi bien caractériser les œufs suractivés que les sous-activés. On remarquera de plus la transition tout à fait graduelle entre les trois types de réaction. C'est donc une grave lacune de recherches de Lillie que de n'avoir pas tenu compte des manifestations d'activité graduées.

b) Le soulèvement de la membrane.

Nous venons de signaler dans les premiers lots de cette expérience un soulèvement de membrane d'abord général, puis rapidement limité à une faible portion des œufs. L'effet membranogène de l'acide butyrique est donc bien distinct, dans cette ponte, de celui qui provoque les divers types d'activation. Ce fait mérite qu'on s'y arrête, en raison de l'importance que Bataillon attache

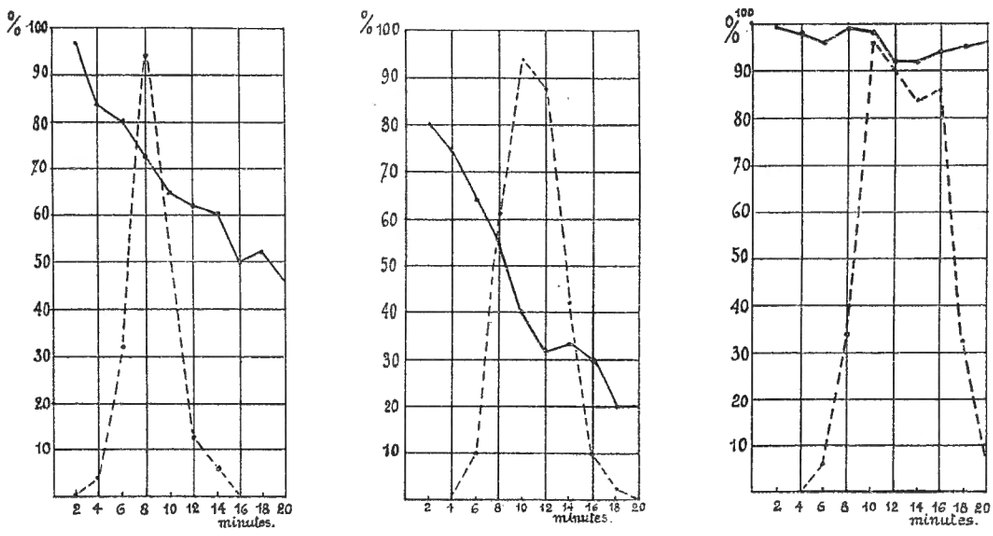


Fig. 2, 3 et 4. — *Asterias glacialis*. — Action de l'eau de mer butyrique en fonction du temps d'exposition. En abcisses, minutes. En ordonnées, %. Trait plein : soulèvements de membrane; tirets : blastules.

à ce soulèvement de la membrane, témoignage, à ses yeux, d'une épuration indispensable ou tout au moins bienfaisante. Or, chez l'Astérie, rien n'est plus variable que la relation entre l'état de la membrane et la segmentation parthénogénésique. Voici trois expériences, portant sur trois autres pontes, et dans lesquelles, après action de la même solution butyrique (M/200 dans l'eau de mer), les reports ont été faits de 2 en 2 minutes dans l'eau de mer. On a dénombré les œufs ayant soulevé la membrane (trait plein) et ceux qui ont formé des blastules (tirets). Dans le cas de la figure 3, la réaction membranogène décroît avec la durée de l'exposition à l'acide, tandis que la segmentation a son maximum vers les temps moyens.

L'allure est la même dans l'expérience traduite par la figure 2; les œufs ont été plus sensibles à l'acide; la courbe des membranes a une pente plus douce; celle des clivages forme un clocher plus aigu, qui répond à des séjours dans le milieu butyrique plus brefs que dans l'expérience précédente. Chez une troisième ponte étudiée le même jour, la sensibilité est plus grande encore; tous les œufs ou presque soulèvent une membrane dans tous les lots; on en a cependant un peu moins dans les lots moyens qui précisément fournissent le plus grand nombre de clivages (fig. 4).

Ces quatre exemples nous paraissent suffisants pour affirmer que chez l'œuf d'Astérie soumis à l'acide butyrique il n'existe pas de relation constante entre la réaction membranogène de l'œuf vierge et les modalités de l'activité mitotique. Il n'y a de coïncidence régulière ni entre le soulèvement de la membrane et la division, ni entre ce soulèvement et le monaster. L'expulsion des fluides qui forment le périvitellin ne paraît ni nécessaire, ni favorable, ni nuisible aux premières phases du développement. On a invinciblement l'impression que l'acide butyrique touche dans ce cas deux ordres de processus entièrement distincts.

2. — ACTION DE LA SOLUTION HYPERTONIQUE CHEZ « ASTERIAS GLACIALIS »

Une longue série d'essais a été faite pour apprécier l'efficacité du traitement par l'eau de mer hypertonique des oocytes entrés en maturation. Ils ne sont intéressants qu'à deux points de vue.

a) Le soulèvement de la membrane.

Le soulèvement de la membrane s'y est montré tout aussi variable que dans la méthode précédente et ne retentit pas plus sur l'évolution cytologique. Dans l'ensemble, la réaction membranogène est apparue comme liée surtout au degré de maturité de l'œuf; chaque fois que l'on opère sur une Astérie expulsant spontanément ses œufs et par conséquent vraiment mûre, la membranogénèse est générale, sans que cela préjuge en rien de la réaction parthénogénésique.

b) L'action du cyanure.

C'est sur le rôle inhibant de ce corps à l'égard de la solution hypertonique que repose essentiellement la théorie de R. S. LILLIE. Placés dans la solution hypertonique en présence de cyanure ou en l'absence d'oxygène (eau de mer simplement bouillie), les œufs d'*Asterias forbesii* ne donnent qu'une activation faible. Placés d'abord dans le cyanure, puis dans une solution hypertonique cyanurée, ils ne montrent plus au retour à l'eau de mer aucun indice d'activité. Mais, à notre sens, une autre interprétation est possible : il est légitime de penser que l'anaérobiose entraîne l'apparition dans le cytoplasme de certains acides, qui agissent alors à la façon de l'acide butyrique. Contrairement à ce que pense LILLIE, l'œuf ne serait dès lors pas soustrait à l'influence activatrice, mais au contraire à une double action, conduisant sûrement à la suractivation et à l'inertie.

De nombreux essais ont été tentés pour discerner si le cyanure est vraiment inhibiteur des effets activants de la solution hypertonique. Ils ont consisté à placer simultanément des œufs dans la solution hypertonique simple (10 cc. eau de mer + 4 cc. Na Cl M) et dans la même solution additionnée de KCN, de façon à atteindre une concentration M/1000. Des échantillons de ces œufs étaient prélevés de demi-heure en demi-heure et reportés dans l'eau de mer. L'effet défavorable signalé par LILLIE est indubitable, mais les résultats tendent plutôt à indiquer qu'il s'agit d'une suractivation. Voici, sous ce rapport, un protocole assez typique; les résultats sont notés après 24 heures.

Moment du report.	SOLUTION AGISSANTE	
	Eau de mer hypertonique.	Eau de mer hypertonique et cyanurée.
½ h.	Lobulations et cytolyses.	Lobulations et cytolyses.
1 h.	5 à 10 % de blastules.	10 % de blastules.
1½ h.	25 à 50 % de blastules.	Rares blastules.
2 h.	20 à 25 % de blastules.	Très rares blastules.
2½ h.	5 % de blastules.	Pas de blastules.
3 h.	Blastules très rares.	Cytolyse généralisée.
3½ h.	Blastules très rares.	Cytolyse généralisée.

Ces données peuvent évidemment paraître conformes aux vues de LILLIE. Mais on peut aussi remarquer : 1° que si le cyanure inhibe vraiment l'effet de la solution hypertonique, il est singulier qu'après une heure de contact avec les œufs cet effet ne soit pas encore radical et permette encore 10 % de développements ; 2° que les faits s'interprètent aussi bien par une suractivation;

3° qu'il serait vraiment étonnant que le même traitement soit chez l'Oursin merveilleusement parthénogénésique et chez l'Astérie tout à fait défavorable. La question reste donc entièrement ouverte.

3. — ACTION DES SOLUTIONS ISOTONIQUES À BALANCE ROMPUE SUR L'ŒUF D'« ASTERIAS GLACIALIS »

a) Caractères généraux.

Par une étude méthodique de la physiologie de la maturation, l'un de nous (A. D.) a été conduit à trouver, en **1924**, un procédé de parthénogénèse consistant à placer des oocytes de l'Astérie dans un mélange convenable de chlorures isotoniques à l'eau de mer et de même pH. La maturation et la segmentation se déroulent dans ce milieu. Un report à l'eau de mer au moment opportun est naturellement favorable pour la suite du développement. Les solutions efficaces sont des mélanges de quatre chlorures où le $CaCl_2$ prédomine notablement, les proportions des autres devant être adaptées, par tâtonnement, à la sensibilité de chacune des pontes. On constate en effet que si l'on répartit les œufs d'une même femelle dans une série de solutions riches en Ca^{++} et différant par leur teneur en Mg^{++}, Na^{+}, K^{+}, les œufs montrent dans chacune d'elles un tableau d'activité nettement caractéristique. Bien entendu, la réaction n'est jamais entièrement homogène; on trouve côte à côte des œufs inertes où le pronucleus s'est simplement reconstitué après une maturation généralement atypique, des œufs présentant l'étranglement équatorial décrit sous le nom d'autotomie végétative, des œufs à monaster, des œufs à cinèse purement nucléaire, des œufs qui combinent la cinèse avec l'autotomie végétative, enfin des segmentations typiques. Cette hétérogénéité peut être légitimement attribuée à l'âge individuel des œufs, facteur dont l'importance a été clairement affirmée à propos de ces recherches, et dont l'influence se retrouve chaque fois que l'on scrute de près les réactions d'un matériel en apparence homogène; les observations récentes d'ELSTER (1935) sur les conditions de la fécondation chez l'Oursin sont à ce point de vue très démonstratives. Chez l'Astérie, la variété des réactions observées dans ces solutions salines n'empêche pas de constater leur décalage vers l'un ou l'autre type dans les divers milieux. Déjà apparent à l'examen des cultures vivantes, l'effet de chaque combinaison a été dégagé par l'étude des échantillons fixés, avec la conclusion que voici : « En présence d'une quantité constante de Ca^{++}, Na^{+} et Mg^{++} sont tous deux capables d'éveiller le métabolisme ovulaire, ou plutôt d'éviter à l'œuf sa période d'inertie. Mais il existe entre eux deux différences fondamentales... D'abord, Na^{+} excite davantage les déformations amiboïdes du cortex, Mg^{++} développe surtout l'activité nucléo-astérienne; ensuite, tandis qu'*avec* Na^{+} *la réaction se limite le plus souvent à l'activation proprement dite, avec son cycle monastérien,* Mg^{++} *apporte d'emblée la dicentrie du gel astérien.* Ainsi, les deux grandes modalités de la mise en marche des fonctions ovulaires

reconnaissant dans ce cas un déterminisme véritablement chimique. Quant au K^+, il n'apparaît pas qu'il ait, en présence de Ca^{++}, une vertu activante intrinsèque. Il semble qu'il borne ses effets à ralentir les processus corticaux et profonds que tendent à précipiter Na^+ et Mg^{++}. Par ce rôle frénateur, il harmonise l'essor de la caryodiérèse typique. » (DALCQ, 1928, p. 204.)

b) Efficacité de la méthode.

De ces constatations on pouvait déduire qu'il existe pour chaque œuf d'Astérie un temps de traitement par le mélange isotonique qui assure la segmentation. C'est ce que nous ont montré de nouvelles expériences.

1° Les oocytes sont placés dans le mélange de 32cc $CaCl_2$ + 4cc $MgCl_2$ + 2 gouttes de NaCl et reportés de 30 en 30 minutes dans l'eau de mer. Le dénombrement des blastules donne la courbe reportée sur la figure 5. La montée est lente : 2 heures de traitement sont nécessaires pour obtenir 10 % de développement; une progression régulière conduit, pour 4 h. ½ de traitement, à un maximum de 83 %; un séjour plus long est, au contraire, défavorable.

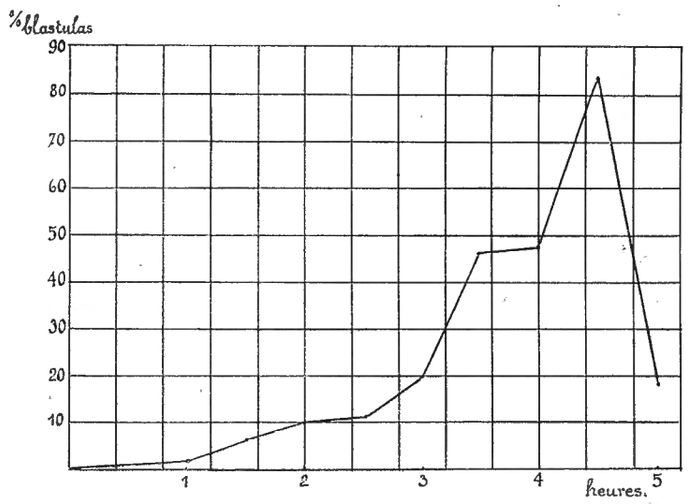


FIG. 5. — *Asterias glacialis*. — Action d'une solution activante isotonique (32 cc. $CaCl_2$ + 4 cc. $MgCl_2$ + 2 gouttes NaCl) en fonction du temps d'exposition. En ordonnées, % de blastules; en abcisses, heures.

2° Les oocytes d'une autre Astérie sont placés dans le mélange : 32cc $CaCl_2$ + 6cc $MgCl_2$ + 4cc d'eau de mer, et reportés dans l'eau de mer de 30 en 30 minutes. Deux heures de séjour procurent de nouveau 10 % de développement. L'ascension est remarquablement régulière; un maximum de 80 % est atteint pour 3 h. ½ de traitement et est suivi d'une chute progressive (fig. 6).

3° Le résultat peut être encore amélioré si l'on peut soumettre d'abord les œufs d'une Astérie à une série d'essais qui dégagent la composition la plus favorable du mélange, pour utiliser ensuite celle-ci avec des reports successifs. Ayant ainsi choisi la solution : 32cc $CaCl_2$ + 7cc $MgCl_2$ + 1cc KCl + 7 gouttes NaCl, un traitement de 4 heures conduit, sans

aucun soulèvement de membrane, à une segmentation pratiquement générale; le lendemain, la culture compte 94 % de blastules, la plupart d'apparence saine et normale; elles gastrulent le surlendemain, et au quatrième jour ce sont des *bipennariae* nageantes, très actives.

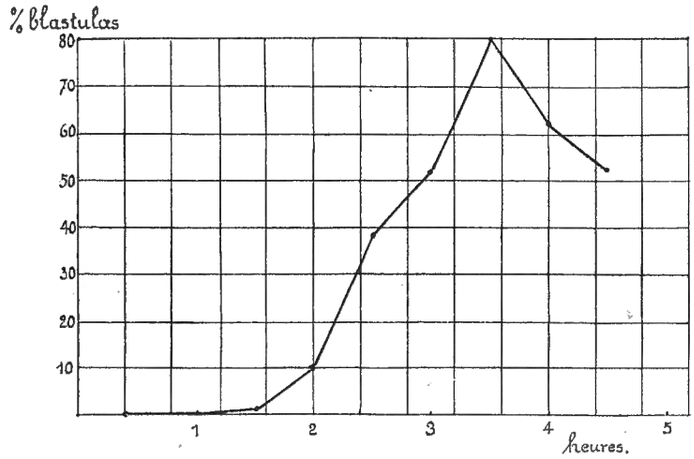


FIG. 6. — *Asterias glacialis.* Action d'une solution activante isotonique (32 cc. $CaCl_2$ + 6 cc. $MgCl_2$ + 4 cc. eau de mer) en fonction du temps d'exposition. En ordonnées, % de blastules; en abcisses, heures.

Si l'on tient compte de l'hétérogénéité inévitable causée par les légères différences d'âge entre les oocytes, on peut affirmer que la parthénogénèse est liée à la réalisation d'une certaine concentration ionique dans le cytoplasme. Rien ne nous permet évidemment de définir davantage cette condition; le remaniement porte sans doute autant sur les anions que sur les cations; la forte concentration en Calcium extérieur implique probablement un enrichissement pour ce cation; le sens des autres échanges devrait être déterminé (1).

c) Comparaison avec le traitement hypertonique.

Le séjour dans l'eau de mer enrichie en NaCl agit à la fois par déshydratation et par l'introduction d'un déséquilibre ionique tout aussi difficile à prévoir que dans le cas précédent. C'est à la déshydratation que LILLIE a accordé la plus grande importance. Mais lorsqu'il a examiné si, comme cela découlait

(1) En reprenant ces recherches, une de nos principales préoccupations était de prolonger l'analyse de l'action spécifique des cations ébauchée par l'un de nous. Les résultats ci-dessus montrent que c'est là chose peu réalisable. Il faut, pour cela, rencontrer des pontes pour lesquelles le temps optimum d'activation est exceptionnellement long, de sorte que les segmentations peuvent apparaître dans le milieu sans retour à l'eau de mer, et la chose est trop rare que pour permettre une étude vraiment méthodique. Il n'en est que plus heureux que l'on ait pu, dans quelques cas, recueillir les documents qui établissent de façon si nette cette action spécifique des divers chlorures.

de sa thèse, l'hypotonie inhibait l'activation, il n'a rien trouvé de semblable (1934). Au contraire, il est connu que le séjour dans l'eau de mer diluée favorise parfois l'action ultérieure de la solution hypertonique (DALCQ, 1924, p. 614) (1). Le déséquilibre ionique joue donc son rôle, soit qu'il s'agisse d'un enrichissement par le Na^{++} ou de la perméabilisation du cytoplasme aux autres éléments, avec toutes les migrations convenables dans l'un ou l'autre sens. Ces échanges peuvent-ils avoir un résultat aussi favorable que ceux réalisés dans les mélanges isotoniques?

Une étude attentive révèle qu'il n'en est rien. A diverses reprises, des œufs ont été placés dans le mélange optimal 100cc d'eau de mer + 22cc NaClM et reportés à l'eau de mer de 10 en 10 minutes. Le dénombrement des blastules donne des courbes analogues à celle de la figure 7. Dans ce cas, le maximum est fourni par le lot traité durant 70 minutes et ne dépasse pas 48 % de blastules, pour la plupart compactes. Malgré des essais répétés, jamais aucun lot n'a atteint plus de 60 % de développement.

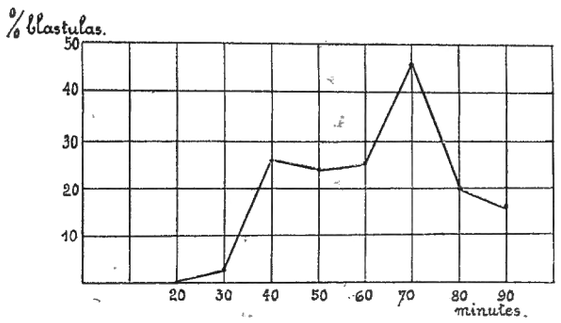


FIG. 7. — *Asterias glacialis*. — Action d'une solution hypertonique (100 cc. eau de mer + 22 cc. NaCl M.) en fonction du temps d'exposition. En abcisses, minutes; en ordonnées, % de blastules.

La solution hypertonique agit donc en un temps plus court que les mélanges isotoniques. Mais son efficacité reste nettement inférieure, et presque toujours le tableau cytologique imite celui que donnent les mélanges isotoniques mal dosés : ce sont des formes mineures de la parthénogénèse, mitoses monastériennes, multiplication nucléaire sans plasmodiérèse, lobulations plasmatiques plus ou moins dissociées de l'activité nucléaire. Au total, sans qu'il soit possible d'être absolument formel, l'impression dominante de ces recherches est que les deux méthodes provoquent la parthénogénèse par des modifications cytoplasmiques identiques ou très semblables; mais le traitement hypertonique est plus aléatoire, parce que moins direct et plus difficile à régler.

d) Action du cyanure.

Si l'assimilation qui vient d'être indiquée est légitime, il importe de savoir dans quelle mesure le cyanure affecte le traitement par le mélange isotonique. La plupart des expériences sont restées peu décisives. L'une d'elles apporte des résultats intéressants résumés par le tableau suivant, dans lequel sont portés en

(1) Chez l'Échiurien *Urechis*, TYLER (1931) obtient aisément la parthénogénèse par la simple dilution de l'eau de mer.

tête les milieux où ont été placés les oocytes, à gauche les temps de report dans l'eau de mer normale.

	Eau de mer cyanurée M/1000.	$CaCl_2$ 8 c. c. + $MgCl_2$ 1 c. c. + eau de mer 1 c. c.	Même milieu cyanuré M/1000.
1 h.	Cytolyses, quelques lobulations.	Cytolyses, lobulations, 2 à 3 % de blastules.	25 % de blastules.
2 h.	Id.	5 à 10 % de blastules.	40 % de blastules.
3 h.	Id. mais lobulations plus nombreuses.	65 à 70 % de blastules.	65 à 70 % de blastules.
4 h.	Cytolyses rares, lobulations très nombreuses.	70 % de blastules.	70 % de blastules.

Dans cette ponte, tout au moins, le cyanure seul provoque donc une activation purement monastérienne, ainsi que le montrent cytologiquement les œufs à lobulations. En combinaison avec le mélange calcique, il en favorise nettement l'action. Que cela soit exceptionnel ou non, une inhibition par le cyanure, si même on pouvait la mettre autrement en évidence, ne serait en tous cas pas générale.

e) Le soulèvement de la membrane.

Cette réaction reste aussi variable que dans les autres procédés. Ici encore, elle apparaît liée au degré de maturité des œufs. Nous signalions plus haut une parthénogénèse des plus réussies en l'absence de tout soulèvement de membrane. Opposons-y une autre expérience, dans laquelle des œufs utilisés avaient été émis par un animal auquel un bras venait d'être enlevé. Placés dans un mélange du type habituel, tous ont soulevé une membrane; ils ont ensuite donné à la fois des monasters et des segmentations. Ici encore, le soulèvement de la membrane paraît le plus aisé chez les œufs qui sont dans un état de maturité complète ou presque, sans que cela signifie une aptitude particulière à la parthénogénèse.

4. — ACTION DES SOLUTIONS ISOTONIQUES À BALANCE ROMPUE SUR LES ŒUFS DE « PHASCOLION STROMBI »

L'intérêt qui s'attache indéniablement, à divers points de vue, à la parthénogénèse par simple rupture de la balance des sels de l'eau de mer rend désirable une exploration systématique des effets de ce milieu sur de nombreux œufs marins. Ce travail est à peine ébauché. On sait depuis longtemps que les œufs des Annélides se laissent facilement activer par l'adjonction à l'eau de mer de KCl ou de

$CaCl_2$, ainsi que l'ont établi les recherches de J. Loeb, Fischer, Treadwell, Scott sur les œufs de *Choetopterus*, *Amphitrite*, *Podarke* (1); mais ces travaux, déjà anciens, n'ont pas étudié systématiquement les conditions de l'activation. En 1928, Hobson a placé les œufs de l'Échiurien *Thalassema* dans des mélanges variés de chlorures isotoniques et mis en évidence le rôle activant du Calcium; cet auteur a malheureusement confondu, dans ses relevés d'œufs activés, toutes les manifestations d'éveil, y compris l'entrée en maturation, et s'est abstenu de toute étude cytologique, de sorte que sa contribution ne peut guère être comparée fructueusement aux données recueillies antérieurement chez l'Astérie. Chez la Pholade, *Barnea candida*, nous avons employé les mélanges les plus variés sans le moindre succès; mais cet échec n'a pas grande portée, car ni l'acide butyrique, ni la solution hypertonique n'ont été plus efficaces.

En étudiant chez *Phascolion Strombi* le déterminisme de l'entrée en maturation, qui obéit principalement à l'action de $CaCl_2$ et accessoirement de KCl (Pasteels, 1935), il est apparu que les mélanges de chlorures isotoniques suscitent également diverses manifestations d'activité. L'agent essentiel en est encore une fois le Calcium, mais il est nécessaire d'y combiner le Magnésium. L'activation par les mélanges $CaCl_2$—$MgCl_2$ revêt des aspects extrêmement curieux. Les œufs sont encore pourvus de leur vésicule germinative quand on les place dans les solutions où ils entrent en maturation. A ce moment, quelques irradiations diffuses entourent le noyau et le déprime d'un côté (fig. 8*a*); bientôt la membrane se désagrège et les chromosomes flottent, plus ou moins épars, sans que l'on distingue cependant de fuseau (fig. 8*b*). Les asters s'étendent alors démesurément, souvent en une seule masse, parfois en deux (fig. 8*d*); mais même dans ces cas, l'absence de fuseau et l'éparpillement des chromosomes autour de ces irradiations les caractérisent en tant que monasters. Dans quelques œufs, nous avons relevé des images combinées d'amphiaster et de monaster évoquant les aspects décrits par Bataillon et Tchou Su (1930) dans les œufs d'Oursin sous-activés ou suractivés; la figure 8*c* montre ainsi, au bord d'un vaste monaster dont les fibres emprisonnent quelques chromosomes, un petit fuseau en tonnelet avec chromosomes en anaphase. Au bout de quelque temps, toutes ces structures astériennes régressent. Mais avant que les chromosomes aient pu reconstituer un noyau, de nouvelles irradiations surgissent et amorcent un second cycle en tout semblable au premier. L'activité nucléaire connaît ensuite une phase de repos mitotique. Trois ou quatre noyaux se reconstituent, se rapprochent plus ou moins et émigrent vers un pôle de l'œuf, où ils se trouvent dans un cytoplasme dense et grenu (fig. 8*e*), qui se voyait d'ailleurs déjà aux stades antérieurs, mais entourait alors les figures mitotiques, tandis qu'il s'étale maintenant à la surface de l'œuf. Il est clair que ces noyaux migrateurs sont des pronucléi, et, soit dit en passant, il est intéressant de noter que les

(1) Cf. Dalcq, 1928.

conditions de polarisation physiologique de l'oocyte persistent longtemps après la rupture de la vésicule germinative. Les deux cycles précédents avaient la valeur physiologique de mitoses de maturation. Par une anomalie qui, à notre connaissance, est entièrement nouvelle, ce sont des structures monastériennes;

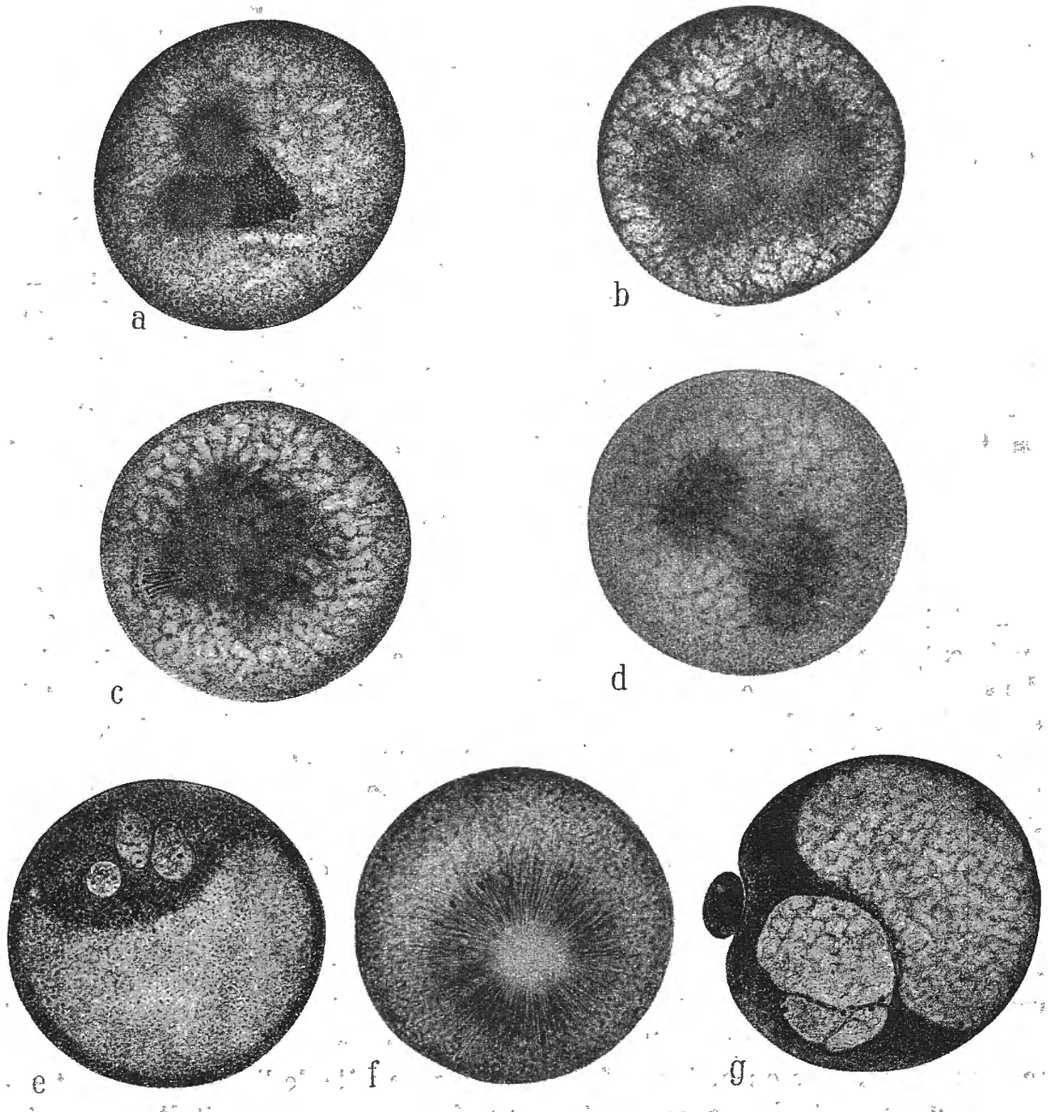


FIG. 8. — *Phascolion*. — Solution Mg-Ca.

a) Prophase de la première mitose de maturation.
b) Stade un peu plus avancé. Monaster diffus.
c) Mitose de maturation. Deux gros asters sans fuseaux.
d) Mitose de maturation. Fuseaux anastraux branchés sur un monaster diffus.
e) Accouplement des pronucléi. Retour à la polarité.
f) Monaster de segmentation.
g) Intercinèse après le premier cycle monastérien de segmentation; à remarquer les lobulations survenues à la télophase précédente.

elles évoquent les petits monasters réalisés dans les œufs d'Oursin et d'Astérie fécondés prématurément (Brachet, 1922; Dalcq, 1924). Chose remarquable, ces monasters de maturation n'affectent absolument pas le cortex, qui reste d'une parfaite régularité.

C'est après cette phase préparatoire qu'apparaissent les phénomènes d'activation. Des irradiations diffuses se forment autour des pronucléi. Les membranes nucléaires s'évanouissent, et, comme précédemment, les gélifications s'ordonnent de façon très variable, en un massif confus, ou en deux groupes, parfois en plusieurs centres, avec des plaques astériennes énormes, mais sans trace de fuseau (fig. 8*f*). Cependant, si l'image achromatique est la même, la liaison avec le cortex est de tout autre nature : de nombreuses lobulations, qui entaillent profondément la périphérie de l'œuf, accompagnent la télophase de chacune des mitoses monastériennes qui se succèdent jusqu'à la cytolyse. On peut en voir un exemple sur la figure 8*g*, représentant l'intercinèse entre le premier et le second cycle.

C'est donc, dans le mélange calcico-magnésien, à l'activation pure que nous assistons. Jamais, on ne constate — le fait a été bien vérifié — l'apparition de segmentations normales, dicentriques. En revanche, dès qu'on emploie un mélange ternaire, par adjonction de NaCl ou de KCl, elles apparaissent sporadiquement. L'épuisement du matériel n'a pas permis de poursuivre les tâtonnements indispensables pour améliorer cette parthénogénèse et de recueillir les fixations nécessaires pour voir si le clivage succède à la maturation ou se combine avec elle (1). En tous cas, l'opposition entre les effets des mélanges binaires et ternaires est dès à présent certaine.

Le rapprochement avec l'Astérie s'impose. Dans les deux cas, à chaque cation adjoint au Ca correspond une activité cytologique caractéristique. Néanmoins, les modalités sont un peu différentes, et elles ont cet intérêt très vif de faire apparaître, sous l'influence des monovalents, le passage du monaster à l'amphiaster.

5. — VARIATIONS DE LA TENEUR DES ŒUFS VIERGES DE « RANA FUSCA » EN CO_2 LIBRE

On doit à Bataillon et Tchou Su (1930) une remarquable étude de l'influence de l'acide carbonique sur la réaction de l'œuf des Anoures (*Hyla arborea*) au spermatozoïde : après avoir montré clairement (1929) que les œufs partiellement descendus dans l'utérus ne sont pas fécondables et donnent des images de mise à l'unisson, ces auteurs se sont demandé si le résultat ne serait pas la conséquence d'une intoxication trop poussée par CO_2. Ils sont parvenus à répondre à la question par d'élégantes expériences et ont montré que la fécondation des œufs immatures devient possible lorsqu'on les débarrasse de l'excès de gaz carbonique en les exposant en chambre humide à de la soude. Ils ont

(1) La lecture des protocoles tend à indiquer que les deux éventualités sont possibles.

établi de plus que les œufs utérins mûrs perdent leur fécondabilité lorsqu'on les soumet à un courant de CO_2 et qu'ils réagissent au sperme par la mise à l'unisson. Cet état de choses est d'ailleurs réversible et il suffit de bien aérer les œufs intoxiqués artificiellement par CO_2 pour les rendre à nouveau fécondables. BATAILLON et TCHOU-SU n'ont pas manqué de rapprocher ces résultats, tendant à indiquer que c'est l'acide carbonique qui est responsable de l'inertie des œufs immatures, des mesures chimiques de BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI : on sait que ces auteurs ont montré que des œufs de Grenouille extraits de l'utérus et placés rapidement dans un microspiromètre de THUNBERG-WINTERSTEIN dégagent des quantités considérables de CO_2 pendant une couple d'heures. L'analyse des gaz extraits des œufs confirme d'ailleurs, par une méthode différente, ces observations. Il est intéressant de noter que cette élimination de CO_2 n'est pas affectée quand les œufs sont placés dans une atmosphère d'azote et d'hydrogène, ce qui démontre bien qu'il s'agit d'un phénomène indépendant de la respiration propre de l'œuf. BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI tirent de leurs recherches la conclusion que l'acide carbonique diffuserait difficilement à travers la paroi utérine et s'accumulerait à l'intérieur des œufs, tout en les intoxiquant plus ou moins complètement. Ils suggèrent de plus que la prématurité des œufs pourrait résulter d'une exagération de cette intoxication, sans toutefois en fournir la preuve formelle.

Il semble bien que la réalité des faits observés par BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI ne puisse être mise en doute et l'intérêt de leurs résultats est évident. Il faut cependant reconnaître qu'ils ne suffisent pas à démontrer le bien-fondé de la théorie de BATAILLON : le fait que les œufs utérins, facilement fécondables, dégagent une bouffée d'acide carbonique après la ponte ne nous renseigne évidemment pas sur le cas des œufs immatures (œufs situés dans l'oviducte ou venant de descendre dans l'utérus). Pour que l'hypothèse de BATAILLON se voie vérifiée par des dosages chimiques, il faut que ceux-ci nous fassent saisir une surcharge en acide carbonique plus marquée dans le cas des œufs immatures que dans celui des œufs mûrs. De telles mesures ne sont possibles que lorsqu'on dispose d'animaux dont les œufs se trouvent répartis dans les divers segments de la filière génitale : œufs péritonéaux, œufs situés dans l'oviducte, œufs utérins fécondables et non fécondables. Cette disposition n'est évidemment pas réalisable chez un même individu, mais on peut pratiquer des dosages sur les femelles dont les œufs sont en voie de descente et sur les femelles mûres. Les premières ne se rencontrent malheureusement que bien rarement, même au début de la période de ponte : c'est pourquoi des investigations de ce genre n'auraient sans doute pas été possibles si nous n'avions pu utiliser des Grenouilles rousses injectées d'extrait d'hypophyse de bœuf très aimablement préparé par Mlle K. PONSE, à qui va notre bien vive reconnaissance. Nous avons constaté qu'il suffit, au mois de février, de l'injection de 1 à 2cc d'extrait hypophysaire filtré pour obtenir en 24 heures le stade désiré : une partie des œufs se trouve alors encore dans la cavité péritonéale, tandis que le reste s'est

engagé dans les oviductes et commence à descendre dans l'utérus. Ces œufs, ainsi que nous nous en sommes assurés, ne se laissent jamais féconder. Alors qu'on note une inertie totale de la part des œufs péritonéaux, on constate généralement, ainsi que nous l'a signalé Mlle Ponse, des images de mise à l'unisson dans le cas des œufs immatures déjà pourvus de leur gangue. Si l'on sacrifie la Grenouille deux ou trois jours après l'injection d'extrait pituitaire, on observe la descente de tous les œufs dans l'utérus; ces œufs sont souvent fécondables et peuvent donner un développement absolument normal. Dans certains cas, toutefois, on a affaire à des œufs immatures qui ne se laissent pas féconder.

Voici comment nous avons pratiqué nos dosages : les œufs étaient introduits aussi rapidement que possible dans les petits récipients du type de Meyerhoff et Schmidt d'un manomètre de Warburg ($Kco_2 = 0,6$). Les œufs déjà entourés de gangue étaient placés à sec au fond des récipients à l'aide de fines pinces, tandis que les œufs péritonéaux étaient pipetés avec 2cc de liquide de Holtfreter. Ces manipulations s'effectuent rapidement et, avec quelque pratique, les manomètres peuvent être placés dans le thermostat 10 à 15 minutes après l'ouverture de la femelle. Les mesures de la consommation d'Oxygène et de l'élimination de CO_2 se faisaient en suivant scrupuleusement la technique de Meyerhoff et Schmitt, dont on connaît le principe (absorption de l'acide carbonique par le baryte; à la fin de l'expérience, celle-ci est acidifiée, le CO_2 fixé se dégage et est mesuré manométriquement). Cette méthode joint à une grande sensibilité une excellente précision; elle est certainement plus sûre que celle qu'avaient utilisée Białaszewicz et Błedowski, mais elle a sur cette dernière le désavantage de ne pas permettre de suivre de façon continue l'élimination de l'acide carbonique. Force nous a donc été de fixer de façon arbitraire le moment où les mesures se terminaient : nous avons choisi une durée d'expérience de 2 heures 15, parce que c'est au bout de ce laps de temps que les œufs sont complètement débarrassés du CO_2 qui les imprégnait d'après Białaszewicz et Błedowski.

On trouve ci-dessous les chiffres que nous avons obtenus pour le quotient respiratoire; la figure 9 exprime graphiquement les mêmes résultats :

QUOTIENT RESPIRATOIRE.

Œufs péritonéaux.	Œufs de l'oviducte.	Œufs utérins immatures.	Œufs utérins mûrs.
1,34	3.52	3,21	2,72
1,21	3,34	3,21	2,59
1,60	3,10	3,10	2,43
1,72	3,48		2,66
1,70			
Moyenne : 1,51	3,3	3,14	2,60

Un simple coup d'œil suffit pour constater que les quotients respiratoires obtenus dans ces différentes expériences sont *beaucoup plus élevés que ceux que l'on observe pour les œufs vierges et fécondés prélevés deux heures après la ponte (respectivement 1.00 et 0.65)*. On voit que les œufs péritonéaux possèdent un quotient respiratoire légèrement trop élevé, indiquant déjà une certaine surcharge de CO_2 (du reste assez variable d'une expérience à l'autre). Mais c'est

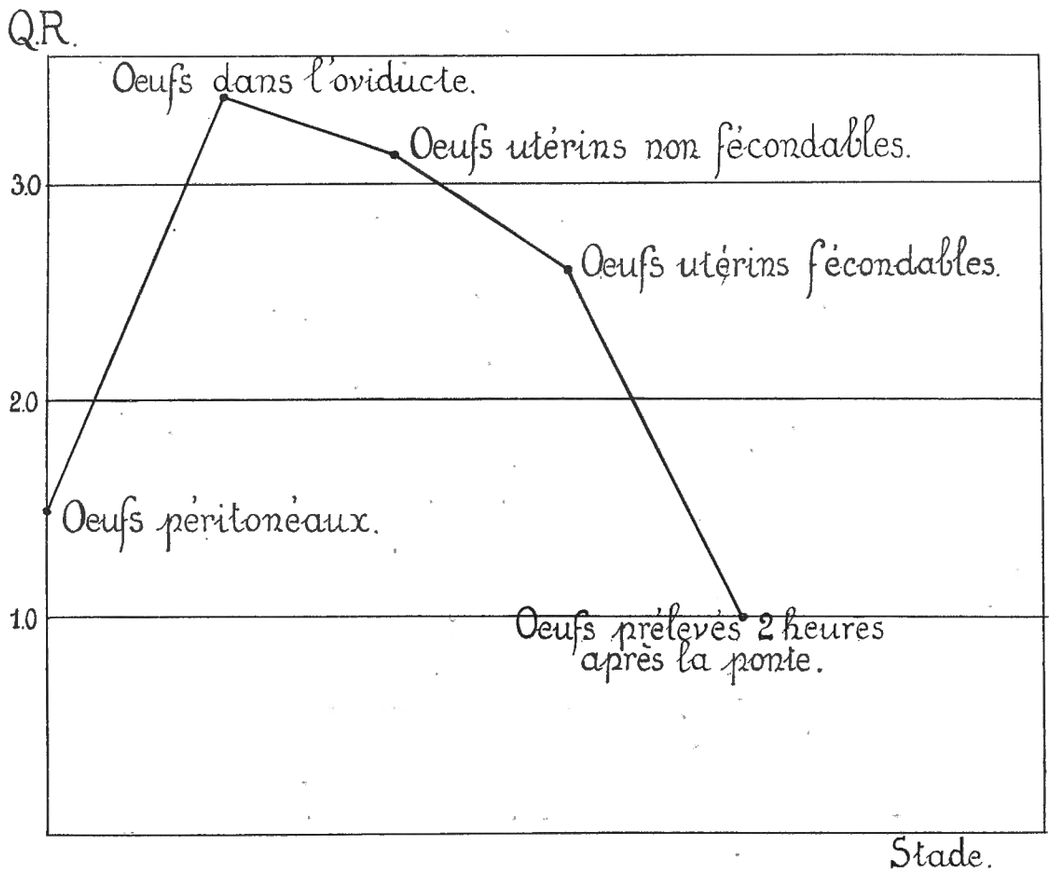


FIG. 9. — Variations du quotient respiratoire des œufs vierges de *Rana fusca* de leur sortie de l'ovaire à leur émission.

dans l'oviducte que le quotient respiratoire atteint son chiffre le plus élevé, pour ne s'abaisser d'ailleurs que très légèrement lors du début de la descente dans l'utérus (œufs immatures). On note un chiffre manifestement plus bas, bien qu'encore anormal, pour les œufs utérins fécondables.

Il va de soi qu'il ne faut pas considérer ces quotients respiratoires élevés comme les témoins d'oxydations anormales, mais qu'il s'agit plutôt, soit de la rétention d'acide carbonique pendant le passage au long de la filière génitale, soit de la production d'un acide fixe susceptible de réagir sur les bicarbonates

contenus dans l'œuf; nous ne pensons toutefois pas que cette dernière explication puisse être retenue, parce que nous n'avons jamais observé, au cours de ces expériences, de changements significatifs de la teneur en CO_2 chimiquement combiné (mesurée manométriquement par acidification totale des œufs à la fin de l'expérience) dans les œufs des diverses catégories envisagées.

Nous ignorons tout du mécanisme de la surcharge en CO_2 des œufs au cours du passage dans les voies génitales; c'est évidemment dans l'oviducte que l'imprégnation par l'acide carbonique est la plus intense; résulte-t-elle des conditions purement mécaniques empêchant particulièrement la diffusion des gaz dans ce segment de la filière génitale, ou s'agit-il plutôt de processus chimiques liés à la sécrétion de la gangue? Ces questions mériteraient de faire l'objet d'une étude spéciale.

La comparaison de nos résultats avec ceux de Białaszewicz et Błedowski s'avère satisfaisante : le tableau II de ces auteurs montre que 80 œufs éliminent en 133,5 minutes 49,7 mm^3 de CO_2, soit 62 mm^3 pour 100 œufs en 2 h. 15. Nous savons qu'à ce stade 100 œufs consomment en moyenne 10 mm^3 d'Oxygène par heure et qu'ils ont vraisemblablement un quotient respiratoire réel voisin de 1. Il résulte de ces considérations que la quantité de CO_2 supplémentaire dégagée est d'environ 39 mm^3 pour 100 œufs dans les expériences de Białaszewicz et Błedowski. Nos propres mesures conduisent, pour les œufs utérins fécondables, à un chiffre très voisin de 37 mm^3; cette valeur s'élève à 50 mm^3 dans le cas des œufs utérins immatures et à 50 mm^3 pour les œufs extraits de l'oviducte, tandis qu'elle s'abaisse à 11 mm^3 pour les œufs péritonéaux.

Nos mesures de l'élimination de l'acide carbonique libre cadrent donc de façon satisfaisante avec l'hypothèse de Bataillon; il n'est pas douteux que les œufs utérins fécondables soient moins profondément intoxiqués par CO_2 que les œufs immatures. Il ne s'agit assurément que d'une différence de degré, d'une différence purement quantitative, mais néanmoins susceptible d'expliquer la façon dont réagissent à l'insémination les œufs prélevés au niveau des différents segments de la filière génitale. Cette conclusion, tirée de l'étude des Anoures, est vraisemblablement généralisable à tous les Amphibiens, puisque les œufs d'Urodèles présentent cytologiquement, ainsi que l'a montré Bataillon, les mêmes étapes réactionnelles au cours de leur descente dans les conduits.

III. — DISCUSSION ET SUGGESTIONS

La première préoccupation qui nous ait orientés dans ces recherches était de nous faire une opinion sur la valeur de la théorie dualiste de R. S. Lillie. *Il ne nous paraît pas qu'elle puisse être admise sans réserve.* D'une part, les données sur lesquelles elle s'appuie ne sont pas suffisamment précises; elles manquent notamment d'examen cytologique, négligent par conséquent toutes

les formes mineures d'activation et, de ce fait, n'excluent pas la confusion entre la sous-activation et la sus-activation. D'autre part, il est difficile de considérer comme inhibiteur de l'activation chez l'Étoile de mer le traitement combiné par l'hypertonie et le cyanure, qui est précisément le plus efficace pour la parthénogénèse de l'Oursin.

Une seconde préoccupation a été de réexaminer la valeur parthénogénésique de la rupture de la balance des sels. Non seulement nous avons confirmé les données antérieurement établies par l'un de nous, mais nous avons rencontré chez *Phascolion* un matériel qui permet de mettre en évidence des faits présentant une étroite analogie avec ceux de l'Étoile de mer. Il n'y a cependant pas identité, et cela mérite d'être souligné. Il est en effet probable que la situation est à cet égard identique à celle du déterminisme de l'entrée en maturation. Celui-ci a maintenant été élucidé chez six espèces différentes : *Asterias, Barnea, Hydroïdes, Phascolion, Pomatoceros, Thalassema.* (Cf. J. PASTEELS, 1935.) Chez toutes il est régi par les cations, mais seule l'action du Calcium peut être considérée comme uniforme d'une espèce à l'autre; les éléments qu'il faut lui adjoindre varient dans une certaine mesure. Il faut donc se garder de croire que les actions spécifiques de cations sur la parthénogénèse se produiront partout dans le même sens, et il est à prévoir, au contraire, que les investigations ultérieures révèleront, d'espèce en espèce, certaines transpositions entre les divers sels.

En tous cas, *pour tous les œufs marins, la possibilité reste largement ouverte que les agents effectifs de l'activation et de la parthénogénèse soient les constituants de l'eau de mer.* Leur rôle « réalisateur » n'est pas spécial à l'Étoile de mer. Outre les données nouvelles fournies par *Phascolion,* il faut tenir compte de l'entrée en maturation, qui constitue indubitablement une première étape d'activation, dont la physiologie ne peut être très différente de la parthénogénèse. L'Oursin, auquel on pense nécessairement toujours, n'a vraiment pas été assez étudié sous cet angle. On sait néanmoins par un des derniers travaux de parthénogénèse de JACQUES LOEB (1915) que le traitement butyrique de l'œuf de *Strongylocentrotus p.* n'a qu'un effet de membrane complètement réversible s'il est réalisé dans un mélange de NaCl, KCl et $MgCl_2$, dans les proportions présentes dans l'eau de mer. Il serait capital aussi d'étudier sous cet angle la parthénogénèse d'*Urechis,* que TYLER (1931) provoque par la simple hypotonie.

L'accès des sels dans les complexes protoplasmiques peut être assuré de deux manières : ou bien par les échanges lents et progressifs avec un mélange à balance anormale, ou bien par une modification brève, rapide, qui confère au cytoplasme une perméabilité sélective qui conduit au même résultat. Dans cette manière de voir, on peut se représenter le détail des processus de plusieurs façons. Dans la méthode lente, chaque élément actif peut influencer une réaction cytoplasmique spéciale; celle-ci peut, soit faire partie d'une chaîne continue de réactions, soit concourir, au contraire, avec d'autres à la formation d'une

situation décisive; qu'il y ait enchaînement ou convergence, les variations quantitatives ou chronologiques auront une influence énorme et pourront faire osciller le résultat depuis l'activation la plus faible jusqu'au développement le plus parfait. Dès lors, il n'est guère possible de parler d'unicisme ou de dualisme; *le phénomène est essentiellement complexe.*

Dans la méthode brusque, le sort de l'œuf est régi par la nature du changement initial qui ouvre le cytoplasme aux agents extérieurs. Il devra donc y avoir autant de conditions initiales que d'aboutissements, selon que l'on observe le simple soulèvement de membrane, ou le monaster, ou le clivage nucléaire pur, ou la segmentation typique, ou le monaster suivi d'amphiaster, etc. Ici encore la question : unicisme ou dualisme? est mal posée.

Mais parmi les manifestations d'activité de l'œuf, il en est deux qui prennent indéniablement une importance considérable : la division typique, d'une part, l'activation monastérienne, de l'autre. C'est que celle-ci, surtout si elle s'accompagne de membranogénèse, est nettement équivalente à celle que le spermatozoïde provoque au moment de son contact avec le cortex. Dans l'œuf fécondé, l'acquisition de la dicentrie dépend d'une condition introduite par le spermatozoïde, quel que soit, à ce propos, le rôle effectif de son centrosome. Dans la parthénogénèse, des conditions de milieu doivent se substituer à cette fonction seconde de la spermie. Au départ, l'état du cytoplasme doit être différent dans l'œuf activé ou dans celui qui se segmentera, puisque, sous des influences identiques, ils évolueront de manière si distincte. *Sur ce point, la thèse dualiste est juste, et notre accord avec* Bataillon *est complet.* Mais nous insistons sur ce que cette distinction a de relatif, lorsque l'on considère l'ensemble des faits, sur l'impossibilité où nous sommes de lui voir une base qualitative plutôt que quantitative, sur l'infinité des transitions entre toutes les activités de l'œuf. La moins frappante n'est pas la succession du monaster et de l'amphiaster, dont Bataillon et Tchou Su donnent de si beaux exemples. Tout cela fait que nous nous représentons de préférence l'activité d'un œuf comme une résultante aux variantes multiples.

C'est là, en somme, un schéma purement physico-chimique, et il faut avouer qu'il est encore bien vague. On voudrait pouvoir l'associer aux connaissances actuelles sur le métabolisme et la structure plasmatique de l'œuf, notamment à ces deux faits importants si bien démontrés par J. Runnström (1930, 1933) : le remaniement des colloïdes cytoplasmiques dans le sens d'une dispersion plus fine, d'un mélange plus intime des divers constituants, d'un contact plus complet entre les métabolites et les ferments; la production à la suite de la fécondation ou de l'activation d'un acide fixe, non encore déterminé. Mais pour notre part, nous n'apercevons pas de lien entre ces diverses notions, qui gardent encore la valeur de jalons pour la future théorie chimique de l'activation.

Il importe donc de ne pas négliger de considérer aussi le problème sous son angle biologique général.

L'essai le plus poussé qui ait été réalisé dans ce sens est certainement la « théorie de la fertilisine » de F. R. LILLIE. La signification que cet auteur a attribuée au phénomène, d'ailleurs important et général, des sécrétions produites par les gamètes peut être aujourd'hui considérée comme dépourvue de fondements. Dans le livre auquel il a été fait allusion déjà, l'un de nous (A. D.) a scrupuleusement résumé les faits décrits par LILLIE et son école, mais en les dissociant de la théorie en cause, pour les placer chacun dans le cadre du chapitre de physiologie ovulaire dont ils relevaient. Ainsi est apparue la fragilité du lien théorique imaginé par les auteurs et l'importance des lacunes que présentait leur démonstration. Depuis ce moment, à part le plaidoyer habile mais peu convaincant d'E. E. JUST (1930), rien n'est venu redresser cette situation. Au contraire, une importante contribution récente de H. J. ELSTER (1935) examine objectivement la valeur de la théorie dans les modes de fécondation les plus variés chez cinq espèces d'Oursins. Certes, l'auteur observe les effets de l'*egg-water* sur le sperme et vérifie l'activation et l'agrégation de celui-ci, comme l'avait décrit LILLIE, mais il insiste sur les fluctuations de ces réactions, que l'on ne peut apprécier sainement, dans chaque cas, qu'en déterminant le seuil de l'agglutination et, à de plus fortes concentrations, la chronologie de celle-ci. L'influence de la concentration du sperme reste toujours un obstacle considérable à la comparaison entre expériences faites avec des laitances différentes.

Ces réactions ont néanmoins été étudiées minutieusement dans les diverses hybridations, en cherchant la corrélation qu'admet la théorie entre l'agglutination et le taux de fécondation. Cette corrélation est, d'après ELSTER, inexistante. Si l'on examine au même point de vue l'hypothèse complémentaire, introduite par LILLIE, d'une hétéroagglutinine dont l'action serait irréversible, on observe tant de transitions entre les diverses réactions, que l'idée apparaît n'être qu'un pur artifice. Les effets de l'*egg-water* ont été également examinés dans les milieux modifiés, notamment par l'alcalinisation et par l'addition d'*egg-water* correspondant au sperme, ainsi qu'au cours du vieillissement. Nulle part il n'y a de parallélisme constant entre la réussite des fécondations et le taux d'agrégation du sperme. En fait, l'hybridation est régie par toute une série de facteurs secondaires, et elle dépend en outre de cette hétérogénéité physiologique de chaque ponte, qui paraît devoir être attribuée à l'âge et aux minimes particularités de formation de chacun des œufs. Aussi ELSTER propose-t-il d'écarter dorénavant le terme vraiment injustifié de fertilisine : « Es dürfte sich daher empfehlen, der Anregung dieses Autors [DALCQ] zu folgen und den in dieser Arbeit noch gebrauchten Ausdruck « Fertilizin » für die Eisekrete fallen zu lassen » (1935, p. 80). Le terme d'« ovuline », utilisé en 1928, nous paraît parfaitement convenir. Il n'a pas d'autre emploi en Biologie générale et il n'implique aucune idée préconçue.

On peut certes qualifier aussi de « théorie de l'activation » les suggestions que BATAILLON a présentées à maintes reprises avec un sens profond de la difficulté du problème. C'est le soulèvement de la membrane qui en est le point de départ. Frappé de sa généralité, qui est très grande, sans être absolue, du déblocage des mitoses de maturation qui en est habituellement la conséquence (1), BATAILLON pense que les fluides expulsés de l'œuf constituent des déchets du métabolisme. Les conditions cytologiques de l'œuf vierge étant, dans une certaine mesure, imitées par une surcharge de CO_2, l'éminent biologiste suppose qu'il est rejeté en grande quantité lors de la membranogénèse; et, comme nous le rappelions plus haut, sa thèse paraît confirmée par des observations de BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI (1915) et de VLÈS (1922), qui mettent respectivement en évidence une élimination notable d'acide carbonique chez les œufs utérins de la Grenouille et les œufs fécondés de l'Oursin. L'étude du phénomène de mise à l'unisson des noyaux dans la fécondation prématurée (A. BRACHET, 1921) conduit alors BATAILLON à imiter l'état immature en soumettant des œufs d'Anoures à une intoxication carbonique. Enfin, pour ne citer que les faits les plus caractéristiques, l'auteur montre, avec TCHOU SU, que chez le Ver de soie, la différence au départ entre les œufs des races univoltines et bivoltines réside dans le degré d'activabilité. Dans l'œuf univoltin, les quatre noyaux polaires sont régulièrement retenus. Tandis qu'à la seconde métaphase, le pôle animal est tout hérissé de fins filaments, sortes de pseudopodes qui révèlent une tension superficielle extrêmement basse, lors de l'anaphase les prolongements plasmatiques se rétractent, l'îlot polaire tout entier présente « une contraction qui le tord et entraîne la double mitose dans son mouvement ». Par ces aspects, le cytologiste saisit donc là une augmentation brusque de la tension superficielle qui vient inhiber l'achèvement de la cytodiérèse. Dans les œufs bivoltins, au contraire, le rejet d'un globule polaire est fréquent; il succède à un soulèvement de membrane nettement plus accentué que chez les œufs univoltins, et les œufs où cette expulsion polaire se produit sont caractérisés par une polyspermie réduite, avec tendance à la monospermie. A un rejet plus marqué des fluides correspond donc une activité plasmatique plus nette qui se confirme plus tard par la faculté de franchir sans arrêt le stade où les univoltins s'immobilisent en diapause. D'où l'idée de produire le trivoltinisme en renforçant l'activation des œufs bivoltins de seconde génération : un traitement de ces œufs fécondés par les vapeurs de chloroforme, pendant 10 minutes durant la maturation, distend la membrane au maximum, mais sans que l'amphimixie réussisse; la même technique, appliquée après la maturation, assure l'éclosion des chenilles au 8e ou 9e jour : le trivoltinisme expérimental est accompli.

---

(1) Sauf chez *Sabellaria*, notamment, où la membrane de l'œuf vierge se soulève lors de la rupture de la vésicule germinative, ce qui n'empêche pas la première mitose de maturation de s'arrêter en métaphase.

De cette admirable analyse se dégagent une série de faits qu'il faut soigneusement classer. Tout d'abord, l'influence de la réaction de l'œuf sur l'achèvement de la maturation. Les aspects cytologiques de *Bombyx* révèlent que la cytodiérèse polaire se poursuit si la réaction initiale a amené un abaissement de tension superficielle suffisamment durable; elle apprend du même coup que le rejet des fluides ovulaires abaisse cette tension et conduit à réexaminer les situations analogues créées par l'expérimentateur.

Dans les œufs marins vierges, des modifications de milieu très variées empêchent le rejet des globules polaires : hypertonie, acidification, enrichissement en Ca, en Mg (DALCQ, **1923**; PASTEELS, **1931**). Or, la formation du cône d'émergence, prélude de la cytodiérèse, dépend de l'interaction entre la figure achromatique et le cortex auquel elle appuie son pôle externe. Celui-ci doit céder, se déformer localement, par accroissement de surface, pour que l'expulsion puisse se faire. Il est probable que dans beaucoup de cas ce cortex est effectivement fluide et obéit aux lois de la tension superficielle, comme on le constate aisément dans l'œuf vierge d'Ascidie (DALCQ, **1932**), mais il n'en est certainement pas toujours ainsi et l'on observe notamment, au cours de la maturation chez l'Astérie, des plis corticaux qui décèlent un cortex au moins semi-solide. Même dans ces cas, la membrane n'en est pas moins sous tension, et il a été montré (DALCQ et SIMON, **1932**) que la cytodiérèse dépend alors de l'accrochage de la figure achromatique au cortex. Nous pouvons donc dire que pour que la cytodiérèse s'accomplisse, il faut que la tension de membrane au pôle animal ne soit pas trop forte par rapport à la figure achromatique. C'est cette relation qui est touchée par les modifications extérieures, hypotonie, etc., soit qu'elles augmentent la tension de membrane, soit qu'elles réduisent, mécaniquement ou chimiquement, l'influence déformante de la figure achromatique. Or, on peut voir alors que le soulèvement de la membrane améliore la situation et permet l'expulsion du globule. On rencontre en effet de temps à autre chez l'Étoile de mer des pontes dont les œufs sont dans un état de turgescence exagérée et qui, livrés à eux-mêmes, n'expulsent que tardivement un globule polaire géant, à la suite d'une mitose généralement tripolaire. Elles ont été décrites sous le nom de « pontes à dépolarisation spontanée » (DALCQ, **1925**, p. **547**). Si l'on féconde ces œufs, ils réagissent par un soulèvement de membrane particulièrement énergique, et ils expulsent régulièrement les deux globules (IBID., p. **590**). L'« effet correcteur du soulèvement de la membrane sur la dépolarisation » est donc superposable à celui qui se trouve chez le Ver à soie. *L'expulsion des fluides ovulaires entraîne, soit un abaissement de la tension superficielle, soit un ramollissement de la membrane corticale.* C'est donc là un processus vraisemblablement physique que l'on peut mettre à l'actif de la réaction corticale.

Y a-t-il plus? BATAILLON est-il fondé à parler d'épuration? Si l'expression nous a pendant longtemps heurtés, parce qu'elle nous paraissait simplement fondée sur des rapprochements assez hardis, nous reconnaissons aujourd'hui

qu'elle s'appuie, chez le Ver à soie, sur un fait positif. Ce n'est qu'à la rétention d'un élément nocif, d'une sorte de narcotique, que peut être attribué l'arrêt en diapause, puisqu'une activation plus énergique permet à l'embryon de franchir cette phase sans arrêt. On peut même dire que cette activation touche vraisemblablement aux processus respiratoires. Bodine et Boell ont en effet montré que chez la Sauterelle la respiration est fortement réduite pendant la diapause et résiste alors à l'action du cyanure; avant et après, la respiration est, au contraire, sensible à ce toxique et se réduit, sous son action, à un taux égal à celui de la diapause. Il existe donc une respiration de base et une respiration complémentaire, et c'est celle-ci qui, faute d'une activation suffisante, s'arrête au bout d'un certain temps, durant lequel l'embryon élimine ou transforme l'élément inhibiteur. *L'épuration par rejet des fluides ovulaires est donc bien, pour les Insectes, une notion concrète et il est fort possible qu'elle se généralise peu à peu.*

Mais il s'agit en somme d'une épuration à longue échéance. A-t-elle la même importance au point de vue de l'activation? L'expulsion des produits qui appellent l'eau extérieure dans le périvitellin est-elle la vraie cause de l'éveil de l'œuf? Est-ce à ces substances, ou à l'une d'entre elles, qu'est due l'inertie de l'œuf vierge? La question est difficile. Si nous avions un détecteur de ces substances, elle serait aisée à trancher, et nous saurions enfin si l'épuration « silencieuse » est une hypothèse gratuite ou non, si l'œuf de Pholade, notamment, expulse quelque chose sans que nous puissions le voir. Mais il n'y a pas seulement des œufs nombreux qui, expérimentalement ou non, se segmentent sans que la membrane se soit décollée; il en est souvent qui soulèvent une membrane sans manifester aucune activité cytologiquement décelable, sauf parfois un léger gonflement du noyau. Sous ce rapport, les nouveaux documents apportés ici (fig. 1, 2, 3, 4) nous paraissent caractéristiques. Ils écartent, à notre sens, toute idée de liaison *nécessaire* entre le soulèvement de la membrane et l'éveil de l'œuf. Nos observations apportent aussi une indication intéressante, bien que forcément imprécise, par la corrélation entre la maturité et la plénitude de la réaction corticale. Nous nous demandons donc si cette réaction ne servirait pas surtout à libérer l'œuf de la charge d'ovuline nécessaire à l'attraction du spermatozoïde et élaborée en excès pendant la période précédant la ponte. Réaction d'ailleurs utile, il est bon de le répéter, au creusement ultérieur du blastocoele et à l'évolution correcte des mouvements morphogénétiques.

A côté de cette substance hypothétique, qui ne semble pas *suffisante* pour maintenir l'œuf en inertie, il faut considérer spécialement le CO_2 qui est présent en quantité anormale dans les œufs utérins des Amphibiens. Sur ce point, la concordance est parfaite entre les mesures de Białaszewicz et de Błedowski (1915), la confirmation qu'on apporte ici l'un de nous (J. B.) et les précisions qu'il y ajoute, le tableau cytologique de fécondation dans les œufs fraîchement arrivés dans les voies génitales (Bataillon) et celui que Bataillon et Tchou Su

obtiennent avec les œufs mûrs de *Hyla* intoxiqués directement par le CO_2. La mise à l'unisson est le fait d'un cytoplasme ovulaire qu'une intoxication grave rend incapable de réagir au contact du spermatozoïde et qui se laisse envahir sans être réellement fécondé. Que penser des autres cas où ce phénomène a été observé? Chez l'Oursin, A. BRACHET (1921) s'est borné à rapprocher l'aspect condensé des asters spermatiques dans les images qu'il avait découvertes de celui que montraient les mitoses de segmentation soumises aux solutions hypertoniques (VLÈS et DRAGOIU, 1921). DALCQ (1924) a fait observer que les mitoses de maturation figurées par BRACHET rappelaient les modifications provoquées par les milieux bloquant la maturation. En même temps qu'il décrivait, sous l'effet de l'hypertonie, d'un excès de $CaCl_2$ ou de $MgCl_2$, une croissance de l'édifice astérien conduisant à la subdivision *directe* des pôles, les chromosomes restant à l'équateur, il montrait que cette déploration mitotique s'accompagnait fréquemment de mise à l'unisson. Il considérait (1924, 1928) que la résolution immédiate du pronucléus en ses chromosomes ne reflétait pas la réaction normale du cytoplasme de l'œuf en maturation, mais témoignait de l'expansion à tout le cytoplasme, sous l'empire des conditions dépolarisantes, de propriétés normalement réservées au pôle animal. Cette manière de voir reste entièrement défendable actuellement et a l'avantage de s'accorder avec toute la physiologie normale de la maturation, si nettement polarisée. Il n'est pas exclu qu'il en soit de même chez les Amphibiens et que le CO_2 produit ou introduit lors de la pénétration dans l'oviducte estompe en quelque sorte des propriétés cytoplasmiques de l'œuf. L'avenir nous l'apprendra.

Mais pour en revenir à l'inertie même, nous manquons trop d'indication positive pour l'attribuer, dans les œufs vraiment mûrs des Amphibiens, à la rétention de CO_2; chez l'Oursin, la bouffée de CO_2, dont l'élimination a été constatée par VLÈS (1922), trouve son explication dans la production d'acide mise en évidence par RUNNSTRÖM comme conséquence de la fécondation. D'ailleurs, si l'on peut envisager une rétention de CO_2 dans les œufs situés dans les voies génitales, — et encore avons-nous vu qu'elle n'est là que passagère, — il n'en est pas de même en milieu libre. Toutes les données de physiologie cellulaire, y compris la méthode de parthénogénèse de DELAGE, font apparaître le CO_2 comme aisément diffusible, et s'il était la cause de l'inertie, la parthénogénèse serait infiniment plus aisée à déclancher qu'on ne l'observe couramment.

Une troisième théorie, ou plutôt une représentation très générale du processus de mise en marche du développement, a été formulée par DALCQ en 1924. Ce travail faisait connaître une série de manifestations de la parthénogénèse témoignant d'une mise en branle de régions de l'œuf de plus en plus vastes. Le curieux processus d'*autotomie végétative* isole, en dehors de tout phénomène astérien, un fragment végétatif variable, et, par la suite, la portion animale peut édifier une cinèse bipolaire conduisant à une segmentation partielle. Une même orientation se dessine donc dans les mêmes conditions expérimentales pour la

maturation et la mise en marche du développement. A la dépolarisation mitotique s'enchaîne, dans les mêmes œufs, placés dans le même milieu, la dépolarisation parthénogénésique. Il était dès lors séduisant de confronter ces processus avec ceux du développement normal, et l'auteur le faisait en ces termes : « Dans l'activation, la dépolarisation progresse étape par étape, d'une manière continue. Le remaniement de la figure de maturation, l'expulsion d'un globule polaire géant, l'autotomie végétative, la segmentation partielle et le clivage total en sont autant d'échelons. Dans la fécondation, au contraire, la dépolarisation ne suit pas cette sorte d'évolution régulièrement ascendante. S'il y a, de par les conditions dans lesquelles l'œuf effectue sa maturation, une certaine tendance à la dépolarisation, le premier effet de la fécondation normale est de ramener l'oocyte à sa polarité stricte nécessaire à l'achèvement normal de la réduction caryogamique. Puis, d'un seul coup, sans hésitation ni tâtonnement, l'œuf fécondé atteint la dépolarisation profonde qui permet son clivage total » (1924, p. 662). Soulignons tout d'abord que *le terme de dépolarisation n'implique nullement la disparition de l'axe de polarité fondamentale de l'œuf*. Il est uniquement pris au sens *mitotique*, en considérant l'étendue des territoires plasmatiques où se déroule l'activité caryocinétique. Ainsi comprise, la *dépolarisation mitotique* est une notion générale qui exprime la différence classique de position, d'orientation et, le plus souvent, de taille entre les amphiasters de maturation et de segmentation. Mais la polarité même, élément fondamental et permanent de l'organisation du germe, est strictement respectée.

Nous ferons également observer que *la polarisation mitotique stricte de l'œuf vierge ne repose pas sur une propriété élective du cortex au pôle animal*. Depuis longtemps, en effet, les centrifugations effectuées par Conklin (1917) ont montré chez *Crepidula* que le fuseau de maturation peut être reporté en n'importe quel point du cortex et donne lieu à la formation d'un globule polaire. Seule une surcharge vitelline trop forte modifierait évidemment la situation. Il se fait simplement que dans l'œuf normal il existe un gradient physiologique de toutes les activités, de sorte que le fuseau se forme dans le voisinage du pôle animal et n'atteint son état d'équilibre que s'il est orienté suivant l'axe du gradient plus ou moins complexe qui règne dans l'œuf entier. *Que ce gradient ne soit pas une fiction*, c'est ce qu'indiquait déjà pour l'œuf fécondé la perméabilité plus grande du pôle végétatif au potassium, démontrée par Runnström (1925) chez l'Oursin. Voici que pour l'œuf vierge, Mlle S. Simon établit, dans un mémoire paraissant dans ce même volume, que la pénétration de l'eau suivie à l'ultramicroscope est, chez la Pholade, plus rapide au pôle végétatif qu'au pôle animal. L'existence du gradient est donc certaine; son orientation tend même à se préciser, et c'est au long de son axe que se produit, à l'éveil de l'œuf, la dépolarisation mitotique. En ce sens, la position perpendiculaire à l'axe que prend toujours le premier fuseau de segmentation est un fait capital et il est important de maintenir que *la mise en marche du développement comporte une large dépolarisation mitotique*.

Mais malgré tout, une explication satisfaisante de l'inertie et des processus qui la surmontent nous échappe encore, tant sur le plan biologique que physico-chimique. Aussi croyons-nous légitime, dans l'espoir d'atteindre enfin cet élément spécial à la constitution plasmatique de l'œuf vierge, de présenter une suggestion qui s'inspire certes de considérations extrêmement générales, mais que nous croyons cependant juste.

Si mal informés que nous soyons de l'apparition de la sexualité dans le règne animal, nous pouvons affirmer qu'elle a dû impliquer l'avènement d'un état d'organisation qui réalisait d'un coup une triple condition : maintenir les gamètes à l'état d'inertie dans le milieu habituel de l'espèce; donner aux cinèses par lesquelles ils se constituent l'allure spéciale qui assure la réduction caryogamique; préparer dans l'organisme nouveau la dissociation progressive entre le soma et le germen. Ces trois exigences sont strictement liées; supprimez l'une d'entre elles et la reproduction sexuée devient un chaos ou une impossibilité. Or, toute une série de recherches, sur lesquelles les beaux travaux de BOUNOURE (1933) viennent de projeter une nouvelle et vive clarté, mettent en évidence la différenciation plasmatique connue sous le nom de déterminant génital. Ces investigations sont suffisamment nombreuses pour qu'on puisse admettre l'existence de cet élément sous une forme plus ou moins ramassée, dans tous les œufs. Mais dès lors, la triple relation qui vient d'être indiquée suggère la question décisive : *ne serait-ce pas le déterminant génital qui, d'une part, affecte l'évolution chromosomiale en y suscitant la mitose et qui, d'autre part, maintient les gamètes dans l'inertie?* Objectivement, on ne dispose encore que de rares éléments d'information. Les données éparses dans la littérature ne montrent le déterminant génital que dans l'œuf fécondé. Seul, semble-t-il, KAHLE le représente dans l'oocyte à vésicule germinative non rompue, mais il s'agit de *Miastor*, Cecidomyide parthénogénésique. Dans les œufs soumis à l'inertie, le matériel du déterminant génital est-il déjà rassemblé? N'est-il pas encore dispersé dans le cytoplasme ou dans le cortex? Ne serait-il pas la cause de l'imperméabilisation, limitative des échanges, ou du manque de contact entre les métabolites et les ferments? Autant de questions qui ne sont pas inaccessibles à l'investigation et qui peut-être aideront à continuer l'œuvre grandiose des Pionniers de la parthénogénèse.

IV. — RÉSUMÉ

Une série d'expériences d'activation et de parthénogénèse ont été faites sur l'œuf d'*Asterias glacialis* et de *Phascolion Strombi*. Chez la première espèce, il s'agit d'une étude comparative des effets de l'acide butyrique, de l'hypertonie, de la rupture de la balance des sels; chez la seconde, il s'agit uniquement de l'action de mélanges isotoniques. Les observations ont porté sur le soulèvement de la membrane, les formes mineures de sous-activation et de suractivation, la segmentation parthénogénésique, puis, chez *Phascolion*, sur diverses particula-

rités cytologiques. Elles apportent enfin des précisions quant à la teneur en CO_2 des œufs vierges chez les Amphibiens.

Ces données conduisent à une discussion des thèses soutenues par divers embryologistes. Du point de vue physico-chimique, le rôle des cations de l'eau de mer, souligné déjà par les auteurs dans plusieurs travaux, gagne encore en importance. La différence d'état initial réclamée par BATAILLON, selon que les œufs subissent l'activation ou la régulation dicentrique, est admise, mais en soulignant les transitions multiples et la complexité des processus en cause, écartant donc à la fois les théories unicistes et dualistes. Celle de R. S. LILLIE, notamment, paraît insuffisamment fondée. Du point de vue biologique, la théorie de la fertilisine (F. R. LILLIE) semble caduque ; le rôle épurateur du soulèvement de la membrane (BATAILLON) est admis dans une large mesure. Mais l'intervention du CO_2 comme agent de l'inertie de l'œuf n'est pas considérée comme satisfaisante. Il est maintenu que l'éveil de l'œuf comporte une dépolarisation mitotique dont le déterminisme doit encore être étudié. A défaut de toute explication concrète, des arguments généraux suggèrent que la cause de l'inertie de l'œuf serait liée de quelque manière au déterminant génital.

Université de Bruxelles, Laboratoire d'Embryologie de la Faculté de Médecine.

V. — INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

E. BATAILLON, Arch. f. Entw. Mech., **115** (1929); **117** (1929).

E. BATAILLON et TCHOU SU, Arch. Biol., **40** (1930); Arch. d'Anat. micr., **29** (1933); Annales des Sc. nat. : sér. Bot. Zool., **17** (1934).

BIAŁASZEWICZ et BŁEDOWSKI, Trav. Soc. Sc. Varsovie, **32** (1915).

J. H. BODINE et E. J. BOELL., J. o. cell. a. comp. Physiol., **5** (1934).

L. BOUNOURE, Ann. Sc. nat. Zool., 10e sér., **17** (1934).

A. BRACHET, Arch. de Biol., **32** (1929).

J. BRACHET, Arch. de Biol., **45** (1934); **46** (1934).

E. G. CONKLIN, Journ. exp. Zool., **22** (1917).

A. DALCQ, Arch. de Biol., **33** (1923); **34** (1924); Presses universitaires de France. Paris (1928); Arch. d'Anat. micr., **28** (1932).

A. DALCQ et S. SIMON, *Protoplasma*, **14** (1932).

H. J. ELSTER, Roux' Archiv, **133** (1935).

G. FANKHAUSER, Journ. exp. Zool., **67** (1934).

E. FAURÉ-FRÉMIET, Arch. d'Anat. micr., **20** (1924).

P. GRASSÉ et O. TUZET, C. R. Acad. Sc., **185** (1927); C. R. Soc. Biol., **113** (1923).

E. E. JUST, Biol. Bull., **33** (1922).

W. KAHLE, Zoologica, **21** (1908).

R. S. LILLIE, Biol. Bull., **60** (1931); **66** (1934).

A. ORSTRÖM, Ark. Zool., **24** B (1932).

J. PASTEELS, Arch. de Biol., **40** (1930); **46** (1935).

J. RUNNSTRÖM, Publ. St. Zool. Naples, **6** (1925); Acta Zoologica, **9** (1928); *Protoplasma*, **10** (1930); *Protoplasma*, **15** (1932); Bioch. Zeitschr., **258** (1933).

F. SEIDEL, Arch. f. Entw. Mech., **131** (1934)

TCHOU SU, Arch. d'Anat. micr., **27** (1931).

A. TYLER, Biol. Bull., **61** (1931).

F. VLÈS, C. R. Acad. Sc. Paris, **175** (1922).

F. VLÈS et S. DRAGOIU, Arch. de Biol., **31** (1921).

LES MIGRATEURS HORIZONTALEMENT POLARISES DE CERTAINS *PERITRICHES*

DE LEUR SIGNIFICATION

PAR

Edouard CHATTON (Sète).

SOMMAIRE

Pages.

I. ÉTUDE OBJECTIVE... 914
A. Rencontre et identification de l'*Epistylis horizontalis* n. sp. des Balanes. 914
B. Relations de l'*Epistylis horizontalis* avec les Balanes 916
C. Morphologie du migrateur 917
D. Genèse du migrateur à partir du sédentaire 920
E. La question de la division du migrateur 922
F. Autres Péritriches à migrateurs horizontalement polarisés 922
G. Comparaison du migrateur type *horizontalis* avec ceux d'autres Péritriches 923
II. LE PROBLÈME DE LA PHYLOGÉNIE DES PÉRITRICHES ET LA SIGNIFICATION DES MIGRATEURS HORIZONTALEMENT POLARISÉS 924
A. Examen critique des caractères généraux des Péritriches 924
B. Examen et discussion des conceptions relatives à la phylogénie des Péritriches, et introduction de notions nouvelles 927
a) Théories de BÜTSCHLI et de FAURÉ-FRÉMIET 927
b) Discussion de la théorie de FAURÉ-FRÉMIET 928
c) Intervention des notions de desmodexie et d'autonomie des cinéties (CHATTON-LWOFF) 930
d) Faits inédits relatifs aux Péritriches 932
C. Signification du migrateur horizontal. De deux manières de la concevoir 935
a) Le migrateur horizontal considéré comme ancestral 936
b) Le migrateur horizontal considéré comme forme adaptative 937

I. — ETUDE OBJECTIVE

A. — Rencontre et identification de l'« Epistylis horizontalis n. sp. » des Balanes.

En recherchant, dans les mues des Balanes, l'Infusoire que Fabre Domergue (1889) a décrit sous le nom d'*Opalina cerebriformis* et que nous avons, A. Lwoff et moi (1930-1935), reconnu comme étant un Apostome du genre *Gymnodinioides*, j'ai observé, en 1931, au Marine Biological Laboratory de Woods-Hole, parmi d'autres Ciliés (Vorticellides, Dystérides, Hypotriches), des formes qu'à première vue leur extrême aplatissement dorso-ventral, leur allongement dans le sens de leur progression (nage oscillante ou glissement orienté sur les surfaces) et la différenciation très nette d'un pôle antérieur et d'un pôle postérieur, d'un coté gauche et d'un côté droit, pouvait faire tenir pour des Holotriches Hypostomes. Mais, examinées de plus près, elles montraient (fig. XI, 3) : 1° sur tout le pourtour de leur face de glissement, ou face inférieure, une épaisse frange ciliaire, fermée en cercle complet, au fond d'un profond sillon; 2° vers le quart postérieur de cette face, une cicatricule circulaire auréolée de stries radiaires; 3° vers le milieu et la droite de la face opposée, la face supérieure, un orifice conduisant dans une cavité sous-jacente, extrêmement surbaissée, aux contours compliqués, et en partie ciliée (fig. XI, 2).

Ainsi se révélaient, sous un aspect général tout à fait aberrant, les caractères indiscutables d'un Péritriche. L'orifice de la face supérieure et la cavité sous-jacente ciliée correspondaient à un péristome contracté, la cicatricule de la face inférieure à une scopula et le cercle ciliaire à une zone aborale.

Qu'elle fût une forme errante autonome, comme le sont les Urcéolaires, ou le migrateur d'un Péritriche sessile, elle s'écartait des uns comme des autres par son extrême aplatissement, son asymétrie et son hétéropolarité.

La présence d'autres Péritriches dans les mêmes mues invitait à examiner, tout d'abord, l'hypothèse qu'il s'agissait d'un migrateur. Il y avait là deux *Vorticelles* solitaires à pédoncule très contractile et un *Epistylis* à arbuscules rigides.

Des deux premières, l'une était de petite taille, incolore, et présentait des caractères si banaux que je n'ai même pas cherché à l'identifier; l'autre, plus grosse, de couleur jaunâtre, avait sa cuticule formée d'une double lame, l'intérieure lisse, l'extérieure finement mamelonnée et confusément striée, entre lesquelles on voyait des granules jaune brunâtre. Des nombreuses espèces marines, libres ou commensales, que Kahl (1935) a soigneusement revisées, c'est de la *Vorticella punctata* Dons (1917), phorétique sur l'hydraire norvégien *Diphasia abietina* que la seconde paraissait se rapprocher le plus.

Quant au Vorticellien colonial, il était porté sur un pédoncule de fort calibre, rigide, une, deux, au plus trois fois dichotomisé, strié longitudinalement sur toute ou partie de sa longueur, le plus nettement cependant à l'extrémité des

branches, et présentant, de place en place, de simples plis annulaires ne cloisonnant pas sa cavité. Je n'y ai pas vu de cordon contractile ou spasmonème.

Les individus eux-mêmes ne présentaient aucun caractère remarquable (fig. XI, 1) : forme générale campanulaire, plus grande longueur au niveau du disque. Péristome à un seul tour, mais centré d'un petit mucron (1). Cuticule très finement striée transversalement et sans granulations. Sur certains individus, vers le tiers postérieur, une strie plus large qui correspond à l'infraciliature permanente de la frange aborale.

J'ai retrouvé chez les Balanes de l'Étang de Thau, à Sète, une forme si proche de celle des Balanes de Woods-Hole, que je n'ai pas cru pouvoir l'en distinguer. La seule différence notable est l'existence, chez la première, d'un spasmonème dans le pédoncule et ses dichotomies. De calibre plus faible et moins régulier que celui des Vorticelles, ce cordon est continu, mais rarement complet. Il n'atteint jamais la base du tronc commun et, dans la plupart des colonies, n'existe plus que dans les branches, unissant deux à deux les individus de la dernière dichotomie. D'autres n'en portent qu'un court tronçon suspendu à la scopula. Beaucoup en sont complètement dépourvus. Tous paraissent cependant tout à fait normaux. Ce spasmonème ne fonctionne que très rarement et sa constriction ne produit qu'un minime raccourcissement du tronc et un plissement léger et irrégulier des pédoncules.

L'existence d'un spasmonème continu devrait faire de ce *Péritriche* un Vorticellide et plus précisément un *Zoothamnium*, mais la faiblesse, la labilité, l'inconstance de cet organe marquent une tendance à la régression ou un défaut de développement qui, un peu plus accentués, feraient de l'Infusoire une *Epistylis*. C'est d'ailleurs ce nom que j'ai appliqué à l'Infusoire américain dans une courte note préliminaire (1930). Je le conserverai ici provisoirement, quoique, pour KAHL, l'absence d'un cordon contractile soit le caractère qui sépare les *Epistylidae* des *Vorticellidae*.

Mais ce qu'on observe ici de cet organe me paraît réduire de beaucoup sa valeur en tant que caractère générique, et plus encore en tant que caractère familial. On verra d'ailleurs bientôt que des espèces des deux genres ont en commun d'autres traits dont nous aurons à apprécier l'importance relativement à celle du précédent.

Du point de vue spécifique, nos Infusoires ne répondent exactement à aucune des formes de *Zoothamnium* et d'*Epistylis* revisées par KAHL (1934) dans ses *Ciliata libera et ectocommensalia* du *Tierwelt der Nord und Ostsee* et dans ses *Peritricha* du *Tierwelt Deutschlands* (1935). C'est du *Zoothamnium hydro-*

(1) Quoique KAHL ne le représente dans aucun des Péritriches marins qu'il a figurés, ce mucron est d'existence assez commune dans le groupe pour qu'il ne puisse constituer un caractère distinctif important. J'ajoute que j'ai souvent vu ce mucron surmonté d'une boule hyaline et je me demande s'il n'y a pas là l'orifice de quelque glandule intracellulaire.

biae de HOFKER (1930), phorétique sur les *Hydrobia* (Prosobranches) du Zuiderzee, et du *Z. carcini* S. KENT 1881, des *Carcinus moenas*, qu'il semble se rapprocher le plus. Mais son arbuscule, moins ramassé que chez le premier, est moins élancé que chez le second. Ses caractères majeurs résident dans la structure de son migrateur, qui n'est autre que la forme qui fait l'objet de ce travail et en considération de laquelle je le dénomme *Epistylis horizontalis* n. sp.

Avant de passer à son étude, je dirai quelques mots de son hôte et de son mode de vie sur lui.

B. — Relations de l'« Epistylis horizontalis » avec les Balanes.

A Woods-Hole c'est chez le *Balanus eburneus* A. GOULD, dont je dois la détermination au très aimable curateur du Musée, M. GRAY, que j'ai observé l'*Epistylis horizontalis*. Elle restera le type de l'espèce. A Sète, c'est sur les *Balanus amphitrite* DARWIN, de l'Étang de Thau, que se trouve en abondance la forme à spasmonème incomplet. Je l'identifie cependant à la première comme genre et espèce, au moins provisoirement, en raison de l'identité de leurs migrateurs. C'est grâce à elle que j'ai pu compléter cette étude. Par contre, je ne l'ai point rencontrée sur les *Chthamalus* de la même localité, ni sur ceux de Banyuls.

Quand on déplisse avec soin, sous le microscope, une mue de Balane, on se rend compte de ce que l'Infusoire est localisé à la région de cette mue qui revêtait la cavité palléale du Crustacé. En conservant dans l'eau non courante mais aérée d'un cristallisoir un lot de Balanes, on se procure facilement nombre de ces mues, en raison de la grande fréquence de l'exuviation chez ces animaux. Il est facile d'en surprendre qui sont en voie d'expulsion. C'est dans celles-ci qu'on est à peu près assuré d'observer des sédentaires en train de se métamorphoser en migrateurs.

Le phénomène, qui ne dure guère que trois quarts d'heure, peut être suivi de bout en bout sur des fragments de mue placés entre lame et lamelle. On peut voir alors les troncs isolés, ou les branches des arbuscules, couronnées d'organismes aplatis formant avec leur support des figures d'un style étrange (fig. XI, 6). Il n'est cependant pas toujours simultané chez tous les individus, tant s'en faut, mais il paraît devoir affecter finalement la plupart d'entre eux. Il se produit certainement aussi en dehors de la mue, car si l'on resèque le tégument de la cavité incubatrice d'une Balane vivante, on observe assez souvent des individus en métamorphose. Et si l'on conserve les fragments reséqués en eau propre, on en voit augmenter le nombre, sans que toutefois le phénomène se généralise.

Les migrateurs détachés glissent sur la chitine de la cavité palléale. Il n'y a guère de doute qu'en dehors de la période de mue ils puissent se fixer sur le même hôte. Au moment de l'exuviation, servis par leur aptitude à glisser sur les surfaces, qui semble dominer leur capacité de nager en pleine eau, ils

peuvent, en errant sur les Balanes et leur substratum inerte, retrouver facilement leur gîte. Ajoutons que chez les deux Vorticelles qui accompagnent notre *Epistylis*, la métamorphose paraît plus longue à se déclencher, quoiqu'elle soit beaucoup moins profonde, puisqu'elle n'affecte qu'à peine la forme du corps, qui reste campanulaire et symétrique.

C. — Morphologie du migrateur.

Il a la forme générale d'un *Chlamydodon*, ou, pour tirer une comparaison d'un domaine plus connu, celle d'une Patelle qui serait dépouillée de sa coquille.

De même que varie la taille du sédentaire, celle du migrateur oscille en longueur entre 70 et 80 μ. La largeur est environ la moitié de la longueur et l'épaisseur son quart.

Par des mises au point successives on peut se rendre compte de toute l'organisation. Examinons un de ces individus par la face inférieure, c'est-à-dire celle qui porte la frange aborale et la scopula, celle qui, chez les Urcéolaires, correspond à la ventouse (fig. XI, 3). Nous considérons comme antérieur le pôle qui est en avant dans la progression.

Le contour est subrectiligne à gauche, nettement convexe à droite; les deux pôles sont arrondis, l'antérieur à plus petit rayon que le postérieur. Cette asymétrie latérale et cette hétéropolarité sont encore plus marquées dans le contour de la sole plantaire saillante (fig. XI, 3) que délimite le sillon aboral. Subconcave à gauche, il est très convexe à droite. On remarquera les contours différents qu'il dessine en avant et en arrière et le fait que là il s'avance beaucoup plus qu'ici vers la marge du corps. Cela signifie que le plafond du sillon est là vertical, ici horizontal, comme on le voit d'ailleurs bien sur la coupe optique sagittale (fig. XI, 4). Mais ce qui accentue encore l'hétéropolarité, c'est la position très reculée de la scopula, qui est cepen-

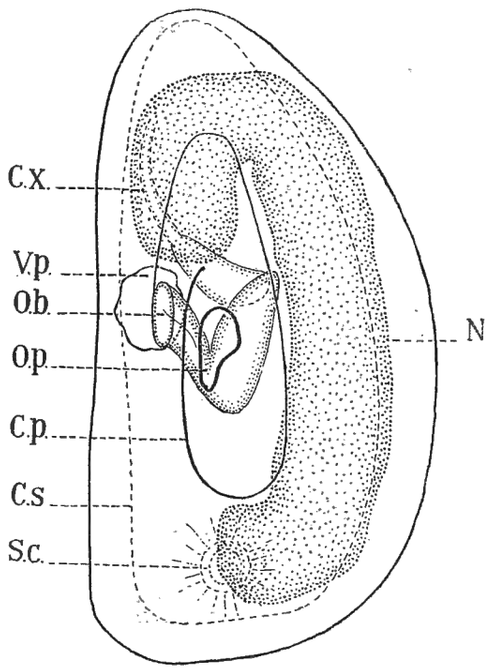


FIG. I. — Schéma de l'organisation du migrateur vu par la face buccale, pour comparaison avec les schémas II et III de l'organisation du sédentaire et pour servir aussi à l'interprétation de la figure **2**.

O.p. = orifice du péristome; *C.p.* = contour du péristome; *O.b.* = orifice buccal; *Cx.* = extrémité du cytopharynx; *V.p.* = vacuole pulsatile; *N.* = macronucleus; *S.c.* = scopula; *C.s.* = contour de la sole plantaire (= lèvre interne du sillon aboral).

dant, chez le sédentaire, par excellence, le centre de symétrie du corps; elle est formée de deux cercles concentriques. Le premier finement est ponctué de granulations en quinconce. Le petit, qui marque l'insertion du spasmonème, n'existe pas chez tous les individus. A l'extérieur du grand cercle la cuticule présente des plis radiaires et une fine striation circulaire. Mais ces stries, très tassées vers l'arrière, s'espacent, au contraire, largement vers l'avant.

Le sillon aboral circonscrit exactement la sole plantaire. Regardé par la face ventrale, il est bien visible en arrière et sur les côtés, mais très peu en avant. C'est que, nous l'avons vu, il passe là sur la tranche du corps et se trouve masqué par sa lèvre inférieure. Le plafond de ce sillon est finement strié, normalement à son axe et sur toute son étendue (fig. XI, 2), comme l'est le sillon périphérique d'un *Chlamydodon*. Ces stries, manifestes *in vivo*, sont bien imprégnées par l'argent. Elles donnent insertion à autant de rangs de cils. Mais ceux-ci ne sont pas agrégés en membranelles. Ils sont longs et flexueux. Ils battent par ondes qui, vues par la face scopulaire ou inférieure, se déplacent dans le sens anti-horaire (1). Le mouvement de ces ondes, vu à un faible grossissement, simule le battement de cirres et accentue la ressemblance de l'Infusoire avec un Hypotriche.

Une mise au point sur le plan moyen du corps montre, un peu en arrière de l'équateur et du côté droit, la vésicule pulsatile, assez volumineuse en diastole et à contour irrégulier, et, très étendu, un piqueté fin et uniforme de microsomes : la masse macronucléaire, large ruban qui occupe toute la moitié droite du corps, et la région antérieure de sa moitié gauche, du fait qu'il décrit antérieurement une courbe en épingle à cheveux.

Déjà, à ce niveau moyen, on aperçoit, sous-jacentes au macronucléus, des lignes délicates qui marquent les limites du pharynx et du péristome. Plus profondément on voit celui-ci dans toute son étendue et, en fin de compte, son orifice apical. Nous ne pourrons bien comprendre le péristome et le cytopharynx qu'après les avoir étudiés chez le sédentaire. La figure XI, 2, qui est une vue ventrale, en indique les contours. Son orifice n'est pas circulaire, mais ovale, à petit bout postérieur déjeté vers la gauche. Sur l'Infusoire posé à plat, il est à peu près exactement à égale distance des deux pôles, mais sensiblement déporté à gauche. Il est, comme la scopula, cerné d'une fine striation, mais qui lui est exactement concentrique sur toute l'étendue de la face supérieure. Il est taillé à l'emporte-pièce et ne paraît guère dilatable. Je n'ai jamais vu le péristome étalé. Tout au plus l'orifice laisse-t-il passer une touffe de cils péristomiens. La conséquence de cet état de contraction permanente est que le migrateur ne se nourrit pas. On n'y voit jamais de gastrioles; sa vésicule contractile

(1) Chez *Chlamydodon*, les stries du fond du sillon, qui correspondent à autant de bâtonnets creux, ne sont pas ciliées.

ne fonctionne qu'à de très rares intervalles. Ne se nourrissant pas, il ne se divise pas (1).

On voit, dans les préparations des mues, ces migrateurs glisser sur les surfaces ou nager en pleine eau. Le glissement s'effectue sur la sole plantaire, sous l'effet de la ciliature aborale. C'est surtout alors, que le Cilié a l'attitude d'un Hypostome, d'un *Chlamydodon* (fig. IX-X). Mais au lieu d'avoir sa bouche (ici son orifice péristomien) sur sa face de glissement, il l'a sur sa face libre. Si l'on veut user, pour désigner ces faces, des termes « ventrale » et « dorsale », la face libre est — puisque buccale — la face ventrale; la face de glissement, la face dorsale. Chez un *Chlamydodon* la face de glissement est la face ventrale et la face libre la face dorsale; d'où la difficulté de réduire l'un des types à l'autre.

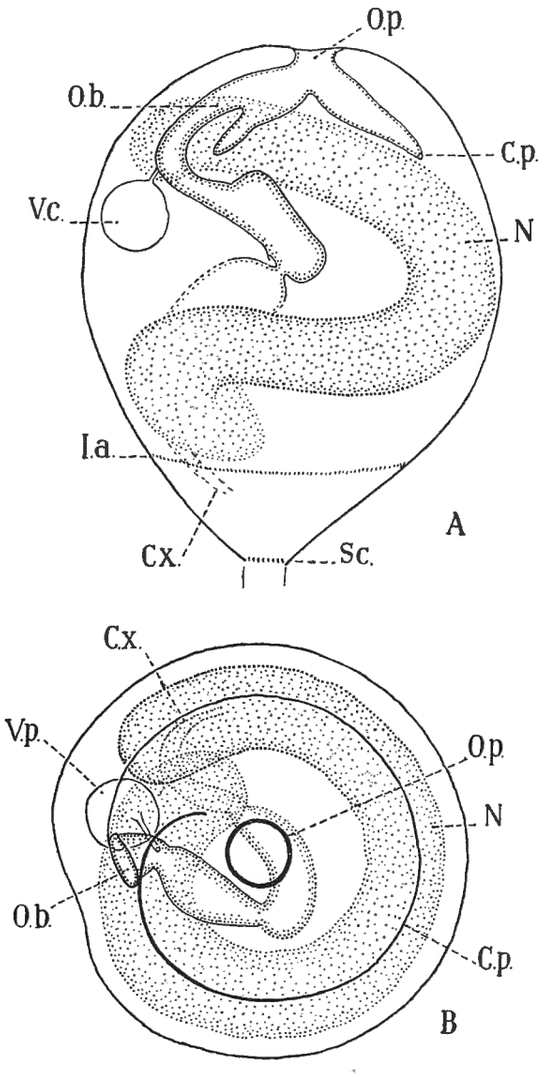


FIG. II. — Schéma de l'organisation du sédentaire vu de profil, et par le pôle antérieur, dans la même position, pour comparaison avec le schéma I de l'organisation du migrateur.
O.p. = orifice du péristome; *C.p.* = contour du péristome; *O.b.* = orifice buccal; *Cx.* = extrémité du cytopharynx; *N.* = macronucleus.

(1) Il me faut m'expliquer sur cette formule, qui paraîtra — surtout aux biologistes auxquels nos travaux sont familiers — en contradiction avec un ensemble de faits et une thèse que seul, ou en collaboration avec A. LWOFF, j'ai exposée à plusieurs reprises et encore tout récemment (CHATTON et LWOFF, 1936): c'est que l'arrêt de la nutrition déclenche la multiplication. Mais il est entendu que dans tous les cas de ce genre il s'agit d'organismes parasites ou subparasites, à nutrition hypertrophique et se trouvant en cet état un peu théorique que j'ai appelé « synénergide ». Autrement dit, encore, ce sont des organismes à multiplication inhibée, soit par une charge trophique particulièrement lourde, soit sous l'influence des humeurs de l'hôte. Tel n'est pas le cas ici, où nos Epistylis se trouvent dans les conditions trophiques des Ciliés libres, et dont la division s'effectue, comme chez ceux-ci, lorsque la croissance a sensiblement doublé le volume du corps. A défaut de cette croissance, la scission est supprimée, ainsi qu'il advient chez notre migrateur, dont la bouche n'est plus fonctionnelle.

Quand le migrateur nage, il parcourt un trajet relativement rectiligne, mais en tournant autour de l'axe de progression, comme si son pôle antérieur y était attaché. On le voit fréquemment s'immobiliser sur un support et, y adhérant par sa scopula, tourner autour de ce point d'attache dans le sens anti-horaire. Cette attitude semble correspondre aux tentatives qu'il fait pour se fixer.

D. — Genèse du migrateur à partir du sédentaire.

Extérieurement et abstraction faite de l'architecture fondamentalement asymétrique du cytopharynx et du péristome, qui s'imprime aussi sur le noyau, le sédentaire ne présente aucune trace d'asymétrie. Il faut y relever la position des organes pour en suivre les changements pendant la métamorphose. Le plan repère sera le plan buccal, c'est-à-dire celui qui passe, d'une part, par l'axe du corps, joignant le mucron apical du disque péristomien à la scopula et, d'autre part, par l'orifice buccal. Le péristome est sensiblement circulaire, mais son bourrelet cilié n'est pas, on le sait, fermé en cercle sur lui-même. Ses deux extrémités, recourbées vers l'intérieur, sont en tangence. La courbe buccale est surplombée et en partie recouverte par la courbure apicale, qui se continue sur un demi-tour et délimite ainsi le disque ou champ frontal. Au niveau de la tangence le contour transversal du corps accuse une légère dépression.

Orientons le plan buccal parallèlement à notre propre plan frontal. Considérons les rapports des organes, d'une part, sur l'individu vu en coupe optique verticale (fig. II, A), d'autre part, sur l'individu vu en coupe optique horizontale par son péristome (fig. II, B), tous deux orientés de telle sorte que la bouche soit à notre gauche. Regardons aussi le migrateur orienté de même (fig. I). Les similitudes sautent aux yeux : celle de la forme générale : concavité à droite; celle des courbures nucléaires et des courbures péristomiennes. Seuls la bouche et le cytopharynx ont subi une légère rotation que fera saisir la confrontation des figures I et III.

De la comparaison du migrateur (fig. I) et du sédentaire en élévation ressort l'importance du tassement vertical qui s'effectue pendant la métamorphose. En somme, celle-ci affecte beaucoup moins l'organisation interne que la forme extérieure. Tous les stades de la transformation de cette dernière s'observent et s'interprètent aisément *in vivo*. J'ai même eu la chance de pouvoir observer la métamorphose du migrateur en sédentaire, dont les images sont beaucoup plus rares.

Le premier signe de la transformation est la disparition des gastrioles, l'élimination des résidus alimentaires et la fermeture du péristome.

En même temps le corps commence de s'aplatir suivant son axe, ce qui s'accompagne d'un processus singulier : le cercle aboral, devenu sillon, s'enfonce profondément dans le corps, ou semble le faire, par suite d'une considérable excroissance de ses deux lèvres, qui forment un épais bourrelet au pôle

postérieur. Continuant de se développer, ce bourrelet se rétrécit autour du pôle, comme l'ectoderme autour du blastopore, dans une gastrulation épibolique (fig. III, A). Le cytoplasme périscopulaire faisant de même, la scopula se trouve, elle aussi, plongée en plein pôle postérieur et y entraîne le tronçon proximal du pédoncule. Celui-ci paraît alors surgir de l'orifice d'une bourse, rétréci par le plissement de sa marge (fig. XI, 5). Puis, en quelques minutes, surgit de cet orifice, mais d'un seul côté du pédoncule, le côté tourné vers le cytopharynx, à droite du plan buccal du Cilié, une intumescence volumineuse qui tout d'abord ne paraît pas striée (fig. III, B). Le Cilié, continuant de s'aplatir, allonge en pseudellipse son cercle aboral à l'intérieur duquel l'excroissance se fond progressivement dans la surface inférieure générale, qui s'aplanit et repousse de plus en plus la scopula vers l'arrière, déterminant l'espacement des stries précédemment concentriques. Ainsi se constitue la sole plantaire du migrateur.

Au pôle libre, au contraire, l'orifice péristomien reste sensiblement médian, tandis que le corps s'y allonge dans le sens antéro-postérieur, tel que nous l'avons défini plus haut.

Le sillon aboral est fortement déplacé en avant jusque sur la tranche du corps aplati. La légère dépression du bord péristomien au niveau de la bouche du sédentaire donnera, en s'accentuant, la dissymétrie latérale du migrateur. L'hypertrophie de la moitié droite du pôle aboral crée l'hétéropolarité. L'aplatissement, qui ne survient qu'après cette hypertrophie, fait le reste.

Ainsi, de la comparaison statique du migrateur et du sédentaire, et de l'étude de la transformation de celui-là en celui-ci, résulte cette notion que, mise à part la poussée cinétosomienne et ciliaire du cercle aboral, commune à tous les migrateurs et microgamètes des Péritriches, il n'y a là aucun des remaniements intimes, disons micellaires, qui caractérisent les métamorphoses vraies. Le migrateur est simplement un sédentaire dont la symétrie s'est trouvée

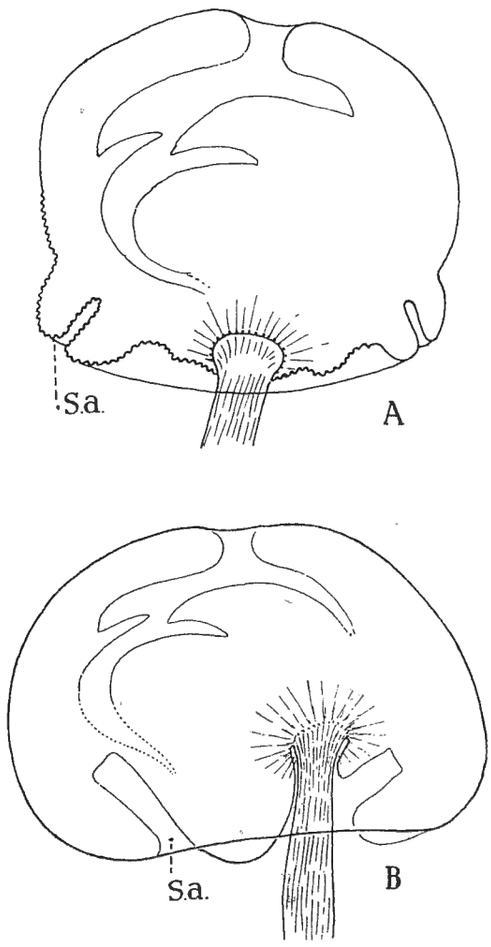


FIG. III. — Deux stades dessinés en coupe optique, à la chambre claire, de la transformation d'un sédentaire en migrateur. — *A*, formation du sillon aboral et étalement du pôle scopulaire du corps. — En *B*, sillon aboral invaginé et formation de l'excroissance antérieure à la scopula. Comparer à la figure V.

altérée du fait de son aplatissement. Mais cette altération de la symétrie n'est pas de sens quelconque. Les axes et les plans de l'architecture du migrateur sont strictement déterminés, non seulement dans l'espèce, mais certainement aussi, on le verra, pour tout un groupe d'espèces, exactement comme le sont ceux d'un Hypostome issu d'un Pleurostome, d'un *Chlamydodon* issu d'une *Nassula*.

E. — La question de la division du migrateur et du sens de la division chez les Péritriches.

Un Hypostome, comme *Chlamydodon*, se divise normalement à son axe de locomotion, règle dont, seuls parmi les Ciliés, s'exceptent les Péritriches, qui sont réputés se diviser longitudinalement. On a l'impression que si notre migrateur se divisait, il le ferait comme le *Chlamydodon*. Sa division serait aussi transversale. Il était intéressant de se demander si le plan de clivage, dans une telle scission, affecterait par rapport à l'ensemble de l'organisation du migrateur les mêmes rapports qu'affecte avec celle du sédentaire la division dite longitudinale de celui-ci; auquel cas cette division ne le serait qu'en apparence et due seulement au développement en hauteur du sédentaire. J'ai essayé de traiter cette question avec précision. Mais les remaniements profonds, accompagnés de rotations, que subissent le péristome, le complexe buccal-vacuolaire et la ciliature orale avant la scission, et qui sont encore mal connus dans leurs détails chez les Péritriches, sont des obstacles à la solution claire de cette importante question, qu'il ne faudra pas perdre de vue.

F. — Autres Péritriches à migrateurs horizontalement polarisés.

Depuis que je connais le migrateur d'*Epistylis horizontalis*, j'ai porté mon attention sur les migrateurs des Péritriches qui me sont passés sous les yeux, sans toutefois les rechercher méthodiquement. Cette prospection superficielle m'a cependant montré que l'*Epistylis horizontalis* n'est pas une exception dans le groupe et que les caractères de son migrateur ne sont pas liés à l'habitat de cette forme dans la cavité palléale des Balanes. Il y a sur les *Limnoria lignorum*, Isopodes abondants dans l'Étang de Thau, où, comme partout, ils se creusent des loges tubulaires dans les bois immergés, à côté d'autres épibiontes (*Microfolliculina limnoriae* [Giard], *Cothurnia* sp., etc.) un *Zoothamnium* vrai, c'est-à-dire à pied très contractile, à une seule dichotomie, et dont le migrateur est à peu près identique à celui que je présente ici.

Entre les appendices de la face ventrale des *Spheroma serratum* de la même localité se trouve une *Epistylis* dont le pédoncule, sans spasmonème, ramifié une ou deux fois seulement, est si gros et si court qu'il constitue à chaque individu une sorte de coupe ou de coquetier dans lequel semble reposer l'Infusoire. Le migrateur de cette *Epistylis*, moins aplati, moins allongé et plus symétrique que le nôtre, fait transition entre celui-ci et les migrateurs cylindriques.

Sur les arbuscules du *Bugula Sabatieri* CALVET du canal des Salins de Villeroy, je trouve enfin un *Zoothamnium* à pédoncule pauvrement ramifié, peu contractile, mais muni d'un spasmonème complet, dont les migrateurs présentent des caractères intermédiaires entre ceux de l'*Epistylis* des Sphéromes et ceux de l'*Epistylis* des Balanes, mais plus proches cependant de ceux du dernier. On voit que le migrateur type *E. horizontalis* n'est même pas lié à la phorésie ou à l'inquilinisme sur les Crustacés. L'est-il à ces deux conditions en général? C'est ce qu'une prospection étendue devra montrer.

Les différents migrateurs ainsi entrevus paraissent d'une structure aussi uniforme, les degrés de l'aplatissement et de l'asymétrie mis à part, que le sont les sédentaires des espèces auxquelles ils appartiennent.

G. — Comparaison du migrateur type « horizontalis » avec ceux d'autres Péritriches.

Je ne connais pas d'exemples, dans la bibliographie, de Péritriches produisant des migrateurs aplatis asymétriques et hétéropolaires. Il y a bien une figure d'EVERS (1873, pl. XXX, fig. 19) représentant un migrateur de *Vorticella nebulifera* quelque peu asymétrique. Mais il ne semble s'agir là que d'une faute de dessin, car ce migrateur a évolué en un kyste lenticulaire, circulaire; l'auteur attribue d'ailleurs à la même Vorticelle des migrateurs cylindriques à symétrie axiale. Mais la bibliographie des Péritriches est très vaste et très dispersée et j'avoue sans honte que je n'ai pas pris la peine de la dépouiller par le menu. J'ai cru cependant devoir interroger deux des meilleurs connaisseurs des Infusoires, mon collègue et ami FAURÉ-FRÉMIET, professeur au Collège de France, qui a une si belle expérience des Péritriches, et M. A. KAHL, de Hambourg, dont on connaît la récente, si complète et si judicieuse revision. Tous deux m'ont répondu n'avoir, ni personnellement, ni par la bibliographie, notion de l'existence de migrateurs du type de celui qui nous occupe. Les classiques et les auteurs de mémoires capitaux représentent les migrateurs et les microgamètes semblables au sédentaire, généralement plus allongés qu'eux, et cylindriques jusqu'à devenir vermiformes.

Il ne faut cependant pas omettre de rappeler que les Urcéolaires sont des Vorticelles souvent fort aplaties qui se déplacent en glissant sur les surfaces au moyen de leur frange aborale, qui encercle une sole circulaire plus ou moins squelettisée. Leur exemple est intéressant en ce qu'il montre que l'aplatissement ne s'accompagne pas nécessairement d'asymétrie, d'hétéropolarité et de polarisation locomotrice. Mais, inversement, je puis affirmer que l'acquisition de l'asymétrie bilatérale chez un Péritriche n'est pas non plus liée à l'aplatissement du corps. Je vise ici le cas, le seul que je connaisse, de l'*Ellobiophrya donacis*, ce curieux Péritriche suspendu par une boucle aux barreaux de la grille branchiale des Acéphales, qu'A. LWOFF et moi avons découvert et étudié en 1929.

L'existence de deux jambes, disposées dans un plan subperpendiculaire au plan buccal, et le renflement de la face buccale en un ventre saillant, détermine l'asymétrie bilatérale. Chez le migrateur, la poussée, suivant le plan buccal, d'une gibbosité au pôle scopulaire a aussi pour effet d'excentrer fortement la scopula. Il ne semble pas d'ailleurs qu'on puisse découvrir de similitude entre l'asymétrie de cette forme et celle du migrateur de notre *Epistylis*. Mais la connaissance du premier nous importe beaucoup, parce qu'il passe au cours de son développement par deux phases distinctes : la première où, attaché à la souche par une tigelle scopulaire axiale et unique, il a la forme cylindroïde et la symétrie axiale ordinaire; la seconde, où libéré et commençant de développer avant sa fixation les organes de celle-ci, il acquiert sa symétrie bilatérale. L'asymétrie est donc ici secondaire, liée au mode de suspension du sédentaire, suspension qui ne peut être elle-même considérée, Lwoff et moi y avons déjà insisté, que comme une acquisition adaptative au sens purement lamarckien du mot.

II. — LE PROBLÈME DE LA PHYLOGÉNIE DES PÉRITRICHES ET LA SIGNIFICATION DES MIGRATEURS HORIZONTALEMENT POLARISÉS

A. — Examen critique des caractères généraux des Péritriches.

Par la structure de leurs formations ciliaires, les Péritriches sont des Holotriches. On ne peut pas dire qu'ils soient plus, ni même aussi spécialisés que bien des formes de ce groupe : les *Dysteridae* parmi les Hyspostomes, les *Microthoracinae* parmi les Trichostomes, et les Thigmotriches les plus évolués. Ils constituent cependant, par leur nombre et par la très grande uniformité de leurs caractères, un grand groupe homogène sans relations avec les autres et plus isolés d'eux que ne le sont, par exemple les uns des autres, les Holotriches, les Hétérotriches et les Hypotriches. Leurs caractères spéciaux sont, dans l'ordre apparent de leur importance :

1° La conformation conique, campanulaire ou cylindrique de leur corps, affecté d'une symétrie axiale extérieure et vraisemblablement liée à leur fixation par un pôle;

2° Masquée par cette symétrie externe, une asymétrie anatomique foncière de principe sénestre ou anthoraire (v. p. 926);

3° Leur ciliature aborale de course sénestre, formée d'une cinétie externe simple ou *haplocinétie*, et d'une cinétie interne composée ou *polycinétie*;

4° La contractilité de leur pôle libre, susceptible de se fermer en diaphragme au-dessus de la bouche et du péristome;

5° Leur ciliature aborale circulaire, normale à l'axe de la symétrie externe et représentée actuellement par une seule frange (*cyclocinétie*), vestige d'une ciliature somatique complète, formée de cercles non ciliés parallèles à cette frange et couvrant toute la surface du corps;

6° Leur organe de fixation aboral, polaire, à stéréocils : la scopula;

7° Leur vacuole pulsatile antérieure, débouchant dans le cytopharynx;

8° Leur scission longitudinale parallèle à l'axe de symétrie externe, axe de fixation;

9° L'organisation des migrateurs et des microgamétocytes, identique à celle des sédentaires;

10° La natation de ces formes vagiles, bouche et frange aborale en arrière, péristome fermé.

Mais ce n'est là qu'une énumération qui ne peut se passer de certains commentaires :

1° et 2° C'est une notion admise que la symétrie axiale est liée à la vie sessile et que son axe coïncide avec celui de l'organe de fixation. Les *Ancistrumidae*, qui sont fixés par leur pôle antérieur, les *Stentoridae* et les *Tintinnidae*, qui le sont par leur pôle postérieur, ont tous pris, ainsi que les Péritriches, la même attitude, que j'appellerai verticale (puisque leur grand axe est normal au support), et la même symétrie externe par rapport à cet axe. Mais dans tous ces car il faut se demander si fixation et symétrie sont primaires ou secondaires. Pour ce qui est des *Ancistrumidae* il n'y a aucun doute que la fixation soit secondaire et ait conduit des formes nettement asymétriques et aplaties, comme les *Ancistruma*, à des formes coniques et à subsymétrie axiale comme les *Boveria*. Pour ne pas dériver de formes aussi aplaties, les *Stentoridae* et les *Tintinnidae* n'en sont pas moins beaucoup plus franchement symétriques que les formes vagiles les plus proches. Le fait que, chez les *Péritriches*, la symétrie n'est que superficielle et couvre une asymétrie anatomique très marquée semble indiquer qu'elle est secondaire.

3° La frange adorale a été jusqu'ici dite dextre (Péritriches dexiotriches) par rapport à celle des Spirotriches (Hétérotriches, Hypotriches), définie comme sénestre. Zick (1928) et Kahl (1930) ont déjà fait remarquer, et je le souligne à mon tour, l'illogisme d'une pareille qualification : Elle vient de ce qu'on prenait comme point initial de la frange la bouche « considérée comme sommet morphologique du corps » (Delage et Hérouard, 1896). Or, il est bien évident que lorsque la bouche émigre, comme elle le fait dans la série orthogénétique des *Nicollellidae* (Chatton et Pérard, 1921), du pôle antérieur à l'équateur (*Nicollella*), puis au pôle postérieur (*Collinina*), et sans qu'en soient affectés, ni la forme générale du corps, ni le sens de sa locomotion, ni la desmodexie (v. p. 926), les points auxquels elle s'arrête ne peuvent, en aucune manière, être considérés comme les sommets morphologiques du corps. La preuve en est que le pôle antérieur et le pôle postérieur restent les lieux de convergence des cinéties. La bouche est d'ailleurs réunie au premier par un sillon ou par des

cinéties différenciées, qui marquent son sillage (1). Celui-ci doit donc être suivi dans son sens morphogénétique, qui, chez les Péritriches, est sénestre, si l'on considère comme antérieur leur pôle buccal. Il va de soi que si nous renversons l'application des termes, en ce qui concerne les Péritriches, nous qualifierons la courbe adorale des autres Ciliés de dextre au lieu de sénestre. Mais pour éviter tout malentendu, je n'utiliserai ici les termes dextre et sénestre que dans leur acception ancienne et n'userai, pour désigner les courbes adorales, suivant le principe exposé ci-dessus, que des vocables : *horaire* et *anthoraire*, qui se réfèrent au sens de la succession des heures sur le cadran, image toujours présente à l'esprit (= *clockwise* et *anticlokwise senses* des auteurs anglo-saxons).

L'observateur est sensé progresser toujours sur la courbe dans le sens et du côté que commandent les conventions (Delage et Hérouard, 1896, p. 454) et surtout les données morphologiques du problème.

4° Des cercles à infraciliature généralement complexe existent chez pas mal de Ciliés, en particulier chez les Holotriches Prostomes des deux familles des *Didinidae* et des *Metacystidae*. Fauré-Frémiet montre nettement qu'ils sont constitués là par des systèmes de stries (nous disons maintenant *cinéties*) méridiennes ou subméridiennes alignées entre deux parallèles, où, de la cinétie entière, ils sont souvent seuls à porter des cils. Mais l'infraciliature de la cinétie n'en existe pas moins bien évidente sur toute sa longueur. J'appellerai ces cercles-là des *pseudo-cercles*, par opposition aux cercles vrais, qui sont constitués, comme chez les Acinétiens, par des cinéties, au sens de Chatton et Lwoff (v. p. 928), fermées sur elles-mêmes. Telle paraît bien être la valeur du cercle aboral des Péritriches et peut-être aussi des stries beaucoup plus fines et non ciliées, parallèles à lui, qui ornent presque constamment leur surface (v. p. 932).

7° Chez les Ciliés, le siège primitif de la vacuole pulastile est au pôle postérieur, d'où elle émigre en un point quelconque de la seconde moitié du corps. Mais elle n'émigre dans la région antérieure et au voisinage de la bouche que chez certains Ciliés (les *Ancistrumidae* parmi les Holotriches, tous les Péritriches et les *Stentoridae* parmi les Hétérotriches), qui sont précisément des formes fixées à symétrie axiale.

8° En fait, le plan de scission, puisqu'il est le plus souvent parallèle au plus grand axe du corps, qui est l'axe de la symétrie externe, doit être qualifié de longitudinal. Comme tel il fait exception, non seulement à ce que montrent les autres Ciliés, mais encore à la loi générale d'O. Hertwig. Mais il faut remarquer que lorsque le Péritriche s'aplatit suivant son axe, comme le font certaines Vorticelles et les Urcéolaires, la formule « scission longitudinale » perd déjà

(1) Fauré-Frémiet (1905) avait déjà fait l'hypothèse que le mamelon apical du disque des Vorticelles pourrait représenter la bouche primitive et que, dans cette hypothèse, la spire devrait être suivie à partir de son extrémité libre et serait par conséquent sénestre (= anthoraire).

beaucoup de son sens. Elle le perdrait complètement s'il était démontré que chez des formes aplaties et horizontalement polarisées le plan de scission est normal au nouvel axe de progression, lui-même parallèle au substratum. Le fait que, chez les Holotriches et les Hétérotriches sessiles, et chez ceux-là seulement, l'acquisition de la symétrie axiale et la migration d'arrière en avant de la vacuole pulsatile s'accompagnent du passage de la scission transversale équatoriale — qui est celle de tous les Infusoires — à une division plus ou moins exactement longitudinale) la progression parallèle et simultanée des deux phénomènes s'observe nettement dans la série évoluée des Ancistrumidés — Hypocomidés), est, à mon sens la meilleure raison de penser que, chez les Péritriches, où coexistent les trois caractères, ceux-ci y sont d'acquisition secondaire.

9° et 10° La natation, bouche en arrière, péristome fermé, paraît le mode normal de progression, morphologiquement parlant, puisque c'est celui de tous les Péritriches vagiles, d'une manière permanente (Urcéolaires, *Opisthonecta*) ou, d'une manière temporaire (migrateurs, microgamétocytes). Doit-on en conclure que la bouche est morphologiquement postérieure, comme le pensent un certain nombre d'auteurs? C'est ce dont nous discutons page 928.

B. — Examen et discussion des conceptions relatives à la phylogénie des Péritriches, et introduction de notions nouvelles.

a) Théories de Bütschli et de Fauré-Frémiet. — Abstraction faite d'une spéculation sans base ni intérêt de Lachmann (1856), nous nous trouvons en présence d'une théorie de Bütschli (1888) dans laquelle joue la *Licnophora*, considérée alors comme Péritriche sénestre (aujourd'hui comme Hétérotriche), et d'une thèse de Fauré-Frémiet (1905-1924) suivant laquelle les Ancistridés pourraient être, par l'intermédiaire de l'*Hemispeira*, à l'origine des Péritriches.

Bütschli était en vérité plus préoccupé de montrer comment on peut concevoir le passage du péristome horaire des Hétérotriches et des Hypotriches au péristome anthoraire des Péritriches, que d'établir une phylogénie. La *Licnophora*, alors considérée comme « Péritriche sénestre » à cercle aboral de fixation. lui paraissait propre à fournir le schéma de ce passage. La théorie a été critiquée par Wallengren, par Delage et Hérouard, qui l'ont bien exposée, et par Fauré-Frémiet. Je renvoie le lecteur à ces auteurs. Je remarquerai simplement que la *Licnophora*, qui est un Hétérotriche, apparenté aux Stentors et aux Folliculines, par conséquent un Cilié très évolué, ne peut en aucune manière être considérée comme étant à la base d'un groupe de véritables Holotriches et qu'il paraît plus simple de chercher l'origine du péristome anthoraire des Vorticelles dans un système adoral de même courbe ou de courbe indéterminée, que dans un système qui est fondamentalement enroulé en sens inverse dans toutes les formes d'un vaste groupe.

C'est d'ailleurs ce que pensait Fauré quand il choisit, à cause de sa frange

péristomienne tenue pour dextre, l'*Hemispeira* de Fabre-Domergue, comme pouvant constituer un jalon entre les Holotriches Ancistridés, et par conséquent les Holotriches en général et les Péritriches. Il avait en outre deux excellentes raisons pour ce faire : 1° L'*Hemispeira* présente l'ébauche d'une ciliature circulaire sous forme de cinéties parallèles au péristome et déjà en partie fermées sur elles-mêmes (fig. IV, 4); 2° Comme tous les Ancistridés (fig. IV, 1-4), elle est fixée par les cils d'une aire aborale spécialisée (aire thigmotactique de Chatton et Lwoff 1922*a*), qui pouvait à bon droit être considérée comme une scopula.

b) Discussion de la théorie de Fauré-Frémiet. — Au moment où Fauré conçut ces relations, les Ancistridés étaient encore fort peu connus. Leur pôle de fixation, que Maupas tenait pour postérieur, est sans aucun doute, Issel (1903), l'a montré, le pôle antérieur. Les preuves en sont : 1° que toutes les formes du groupe nagent ce pôle en avant; 2° que dans cette situation les cinéties présentent, conformément à la règle reconnue par Chatton et Lwoff (1935*b*), la *disposition desmodexique* (1); 3° que, des formes les plus primitives (*Ancistridés*) aux plus évoluées (*Boveria, Hemispeira*), on voit la bouche, d'abord subéquatoriale (et sans doute primitivement polaire), émigrer progressivement au pôle postérieur, entraînant avec elle ses deux cinéties prostomiennes (fig. IV, 1-4). Si le pôle de fixation est antérieur, le pôle oral ou péristomien est postérieur.

Dès lors, si l'on considère le pôle péristomien d'une Vorticelle comme antérieur, sa courbe péristomienne étant anthoraire, la spire péristomienne de l'*Hemispeira* sera postérieure et horaire et non, comme on l'a pensé à tort, antérieure et anthoraire.

Les deux systèmes sont donc irréductibles l'un à l'autre. Ils le restent d'ailleurs si l'on admet, en considération du sens de natation du migrateur cylindrique des Péritriches, que leur péristome est postérieur. En ce cas, on a bien deux péristomes postérieurs qui paraissent, de prime abord, tous deux de sens horaire. Mais si celui de l'Ancistridé l'est bien en effet, celui du Péritriche ne l'est plus; car sa spire ne serait plus prostomienne, mais métastomienne (ce dont il existe pas mal d'exemples chez les Holotriches). Et elle devrait donc être suivie de la bouche vers son extrémité libre, et, par conséquent, dans le sens anthoraire (v. schémas 5-9, fig. IV).

---

(1) Chatton et Lwoff (1936*b*) ont montré que les *cinéties*, qui sont la partie essentielle des stries ciliaires et se composent d'un alignement de cinétosomes — granules basilaires des cils — unis par un filament, le *cinétodesme*, se présentent dans tous les cas qu'ils ont étudiés ou revisés, de telle manière que ce dernier court toujours à la droite des cinétosomes dans la cinétie orientée comme le Cilié et censée tourner le dos à son axe (fig. V). Il résulte de cela que deux cinéties méridiennes diamétralement opposées dans un même plan ont leurs cinétosomes, l'une d'un côté, l'autre de l'autre côté de ce plan.

Une autre règle, celle de l'*autonomie des cinéties*, sur laquelle les mêmes auteurs ont insisté, qui n'est en réalité qu'un corollaire de la précédente, mais qui se vérifie partout, c'est que les cinéties ne sont jamais en continuité aux pôles par leurs extrémités. Mais elles peuvent l'être par l'argyrome, dont Chatton et Brachon (1935) ont montré qu'il s'agit d'un système tout à fait indépendant du cinétome ou ciliature + infraciliature.

Je ne puis cependant considérer tout ceci comme écartant définitivement les Ancistridés, ou leurs ancêtres, de la généalogie des Péritriches. Si le fait relaté par WALLENGREN (1894*a*) est exact, que, chez les *Licnophora* en division, le nouveau péristome, d'abord anthoraire, se déroule pour devenir horaire, le sens d'enroulement de la spire n'aurait plus la valeur absolue qu'on lui accorde aujourd'hui. Et alors pourraient intervenir dans le rapprochement des Péri-

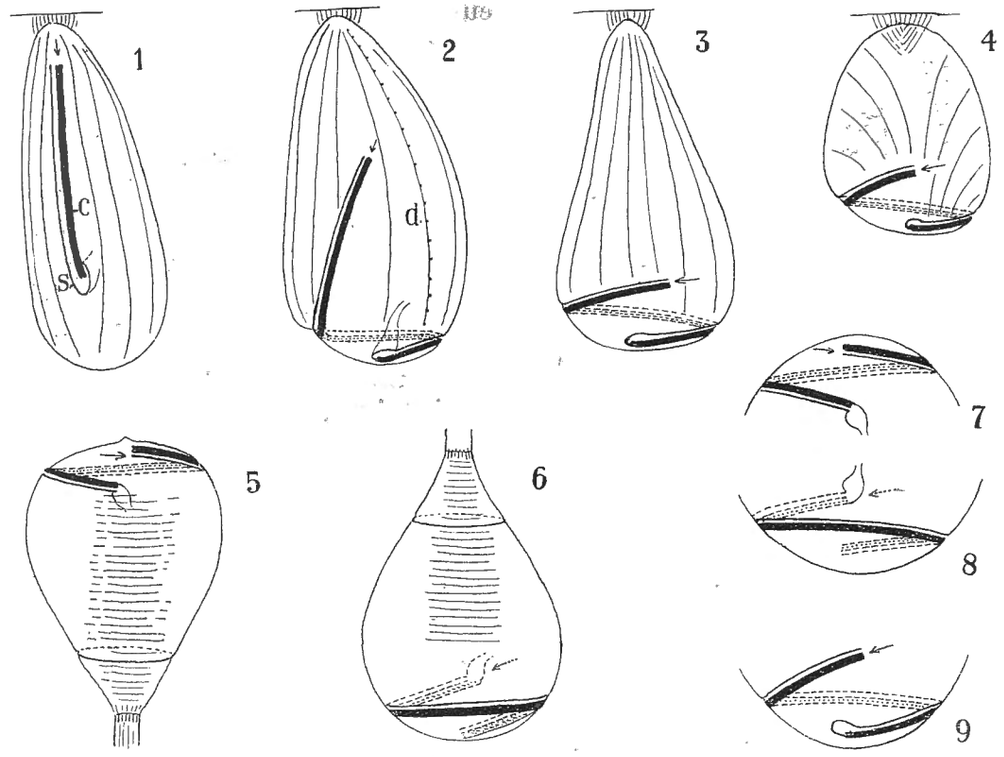


FIG. IV. — Diagrammes montrant comparativement les éléments qui composent l'infraciliature orale et générale des Ancistrumidés (**1-4**) et des Péritriches (**5-6**) et l'irréductibilité, en l'état actuel de nos connaissances, des uns aux autres.

1. *Ancistrum*, **2**. *Proboveria*, **3**. *Boveria*, **4**. *Hemispeira*, série orthogénétique où l'on voit la rétrogradation de la bouche suivie de ses deux cinéties prostomiennes : une simple (*s*) et une composée (*c*), jusqu'à leur enroulement en spire horaire (ou dextre) au pôle postérieur. En **2**, la *desmodexie* est représentée sur une cinétie (*d*). En avant, la ciliature thigmotactique. L'aire, elle-même, étant dorsale, est invisible, sauf partiellement chez *Hemispeira*.

5. Une Vorticelle, le pôle oral ou péristomien en avant. La spire prostomienne, dans cette position, est *anthoraire* ou *sénestre* et constituée aussi par une cinétie composée (*c'*) et par une cinétie simple (*s'*). Mais celles-ci sont disposées à l'inverse de ce que montrent les Ancistrumidés. Zone aborale et stries circulaires (cinéties ?). Scopula.

6. Une Vorticelle, le pôle scopulaire en avant (orientation des migrateurs cylindriques ou verticaux nageant). La spire, qui n'est plus prostomienne, mais métastomienne, doit être suivie à partir de la bouche. Dans ces conditions, elle reste anthoraire ou sénestre comme celle de la figure V, mais ne peut lui être homologuée, ni être homologuée à la spire des Ancistrumidés sénestre et métastomienne, quoiqu'ici les positions respectives de la cinétie simple et de la cinétie composée soient semblables.

7, **8** et **9** permettent de confronter de plus près les trois spires : **7**, de la Vorticelle, pôle buccal en avant; **8**, de la Vorticelle, pôle buccal en arrière; **9**, des Ancistrumidés.

triches et des Ancistridés certains caractères de ces derniers qui créent vraiment une saisissante similitude entre les deux groupes : natation bouche en arrière; aire thigmotactique à cinéties s'affrontant par les deux extrémités et prêtes, semble-t-il, à former des cercles comme dans une scopula (ceci dit sous réserve de l'impossibilité signalée ci-dessous); structure du cinétome péristomien, formé de deux cinéties parallèles, l'une externe simple (à une rangée de cinétosomes très tassés), l'autre interne (à deux ou trois rangées de cinétosomes) (Chatton et Lwoff 1936*b*); siège des vacuoles contractiles au contact du cytopharynx (alors qu'elles sont généralement aborales).

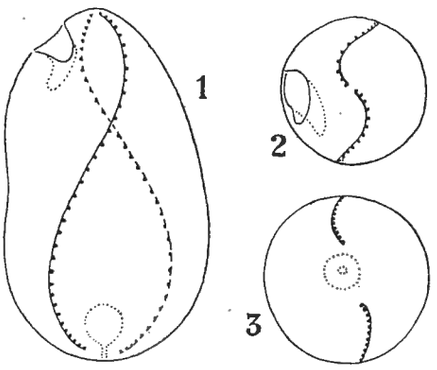


Fig. V. — Diagramme de la desmodexie et de l'autonomie des cinéties. — L'orientation des cinéties est telle que le cinétodesme est toujours à la droite des cinétosomes. Les cinéties sont sans continuité aux pôles, où, du fait de la desmodexie, leurs cinétodesmes alternent par rapport aux cinétosomes. (Fig. de Chatton et Lwoff, 1936 *a*.)

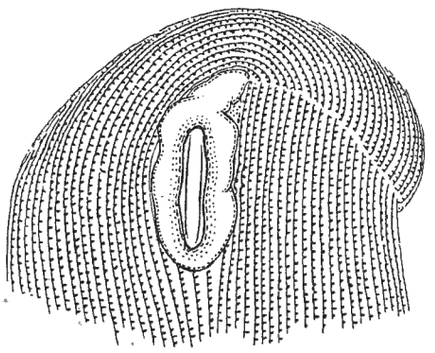


Fig. VI. — *Chlamydodon triquetrus* (O. F. Müller).
Région antérieure de la face ventrale. Champy, hématoxyline au fer. Affrontement des cinéties du champ ciliaire droit et du champ ciliaire gauche. Desmodexie dans toutes les cinéties. En arrière, les cinéties se terminent parallèlement et sans affrontement.

c) Intervention des notions de desmodexie et d'autonomie des cinéties (Chatton et Lwoff). — Il ne resterait donc plus, pour parachever une honorable assimilation, qu'à expliquer le passage de la ciliature méridienne de l'*Ancistrum* à la ciliature circulaire du Péritriche. Fauré, qui a bien mesuré à la fois l'importance et la difficulté du problème, en a résolu une première partie en montrant les stries nettement méridiennes de l'*Ancistrum* devenues subparallèles chez l'*Hemispeira*, où elles n'ont plus qu'à se fermer sur elles-mêmes pour former des cercles parallèles au péristome. Je connais mal l'*Hemispeira*, mais nous pratiquons depuis pas mal de temps, A. Lwoff et moi, les autres Ancistridés et considérons comme fort possible ce mouvement des cinéties. Il est déjà amorcé chez la *Plagiospira* (Chatton et Lwoff, 1936*c*). Par contre, nous n'avons aucune notion de la constitution, chez les Ancistridés, ni même chez les formes les plus évoluées du phylum orthogénétique des Thigmotriches, d'un champ unique de cinéties qui pourraient se fermer sur elles-mêmes par soudure de leurs extrémités. Partout où le cinétome ne couvre plus toute la surface du corps, il est formé de champs parallèles différenciés et à peu près symétriques, dont les extrémités peuvent s'affronter plus ou moins intimement.

Or, étant donnée l'importance que nous attachons à la règle de la desmodexie, il nous serait impossible de concevoir que des cinéties de deux champs opposés, s'affrontant par leurs extrémités, pussent entrer en vraie continuité; car l'une des moitiés étant desmodexique, l'autre ne le serait pas.

Il faudrait admettre que, chez l'*Hemispeira*, l'un des champs ayant disparu (ce qui est le cas chez pas mal d'Holotriches), les cinéties de l'autre tendent à se fermer sur elles-mêmes, comme elles le font chez les Acinétiens.

On remarquera que, dans ce cas, l'orientation des cinéties doit être uniforme dans tout le cinétome, c'est-à-dire que toutes les cinéties doivent avoir leurs cinétosomes portés d'un même côté, oral ou aboral (ou scopulaire), du cercle cinétodesmien.

Dans le cas de l'affrontement de deux champs méridiens ou subméridiens on peut concevoir de manière analogue la formation d'une ciliature circulaire. Je demande de pouvoir m'y arrêter quelque peu, car elle mène à de curieuses constatations de fait.

Pour être objectifs, considérons, par exemple, un Holotriche Hypostome tel qu'un *Nassulidae* ou un *Chlamydodontidae*. La différenciation de la ciliature en deux champs, déjà bien indiquée chez les premiers, où la ciliature couvre encore tout le corps, l'est bien davantage chez les seconds, où la face ventrale est seule ciliée. Les deux champs sont inégalement développés. Le droit, prépondérant, contourne la bouche en avant, et à son niveau et à sa gauche affronte le champ gauche (fig. V, 3). En arrière les cinéties des deux champs courent parallèlement et se terminent librement, ou bien, épousant la courbure de la marge, elles marquent une tendance à s'affronter là aussi.

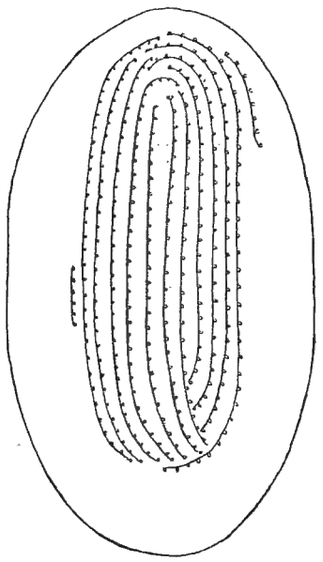


FIG. VII.

Hypocoma parisitica GRUBER. Individu vu par la face ventrale, montrant les deux champs en affrontement antérieur avec tendance à l'interpénétration et l'affrontement postérieur n'offrant que des possibilités d'interpénétration réduites. Mais partout indépendance des cinéties. (Document inédit de CHATTON et LWOFF.)

Un exemple encore plus beau de ce double affrontement est fourni par les *Hypocoma*, vrais parasites des Vorticelles, des Acinétiens et des Tuniciers, dont la ciliature a été décrite par d'excellents observateurs comme « formée d'ellpises concentriques » (B. COLLIN, 1912, p. 418). Ils ne présentent réellement cependant tous qu'un affrontement double ou simple de deux champs opposés avec, dans certains cas, une tendance à l'interpénétration; par exemple, l'*Hypocoma parisitica* de GRUBER dont j'emprunte la figure VII aux documents inédits de CHATTON et LWOFF (fig. VII).

Revenons aux *Chlamydodon* et, entre autres, au *Ch. triquetrus*, dont voici un dessin à la chambre claire (fig. VI).

On remarquera l'orientation des cinétosomes par rapport au cinétodesme sur la ligne d'affrontement. Pas de soudure possible des cinéties bout à bout à ce niveau. Rien, par contre, ne s'oppose à ce qu'on imagine un accroissement des cinéties en longueur tel que, par manque de place, celles d'un champ s'allongent en s'insinuant entre celles de l'autre, de part et d'autre de la ligne d'affrontement. Le même processus pourrait avoir lieu au pôle postérieur si les champs s'incurvaient l'un vers l'autre. Les deux extrémités d'une même cinétie venant à se rencontrer, la soudure pourrait s'effectuer entre elles sans troubler la desmodexie. Mais dans un tel système circulaire on aura, suivant une alternance plus ou moins régulière, qui dépend de celle des interpénétrations des cinéties, des cinétosomes portés sur les cinétodesmes, soit du côté de la bouche, soit du côté opposé. Dans les schémas ci-joints l'alternance a été supposée tout à fait régulière.

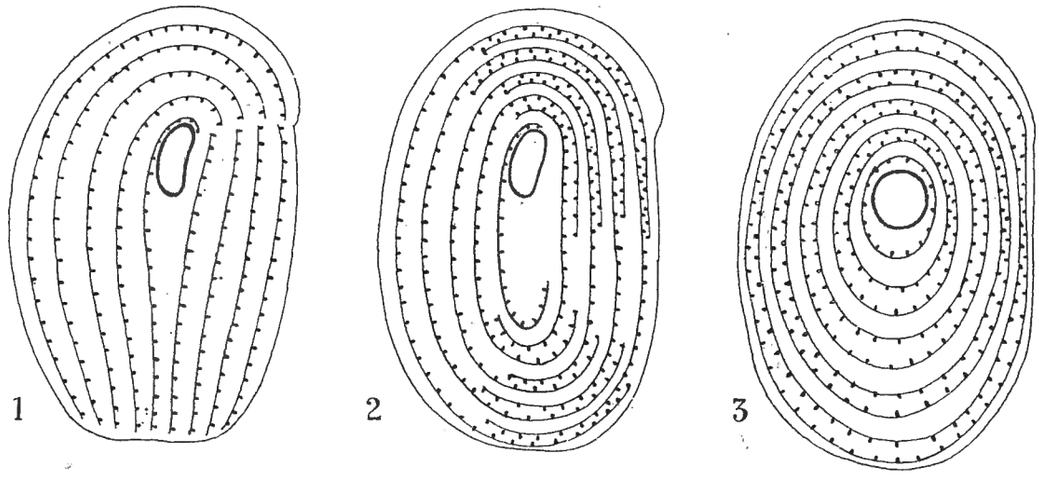


FIG. VIII. — Trois diagrammes montrant un mode possible de passage d'une ciliature subméridienne, du type de celle des *Holotriches Hypostomes*, à une ciliature circulaire du type de celle des *Péritriches*, par interpénétration des champs de cinéties en avant et en arrière, d'où résulte une alternance de la dyssymétrie des cinéties. Alternance régulière dans le cas particulier, mais pas nécessairement telle. Voir figure IX.

d) FAITS INÉDITS RELATIFS AUX PÉRITRICHES. — J'ai eu la curiosité de rechercher si les Vorticelles ne montreraient pas d'indices d'une disposition de ce genre dans leurs systèmes de stries circulaires.

J'ai reconnu trois types principaux de ces systèmes : 1° à stries lisses; 2° à stries anastomosées perpendiculairement à elles-mêmes et formant, avec leurs traits d'union, de petits rectangles; 3° à stries portant des ponctuations sur un de leurs côtés. Les constatations faites sur les trois espèces que j'ai eues de ce dernier type sont fort suggestives : 1° les lignes ne sont que très rarement bifurquées. Elles forment des cercles complets, mais en nombre variable, indépendants les uns des autres; 2° dans un même cercle les ponctuations sont toujours

portées d'un même côté (oral ou scopulaire); 3° il y a dans tous les individus, mais en proportions différentes et séquences diverses, des cercles à ponctuations orales et des cercles à ponctuations scopulaires. Cependant, dans une des trois espèces (que j'ai renoncé à identifier) j'ai observé la prédominance nette de certaines séries. La première des deux suivantes est la plus fréquente (9 individus sur 25).

Série I : 3*o*, 2*s*, 2*o*, 3*s*, *o*, 8*s*, 2*o*, 8*s*, 6*o*, 2*s*, *o*, *c*, *s*, *o*, *s*, *o*, 4*x*=46.
Série II : 2*o*, *s*, 3*o*, 8*s*, 3*o*, 15*s*, *c*, 2*s*, 2*b*, *x*, *s*,=38.

C'est aussi celle où les stries des deux catégories alternent le plus souvent; la seconde, observée sur un seul individu sur 25, est celle où elles alternent le moins souvent. La figure d'imprégnation ci-contre (fig. IX) répondant à la première série, a été dessinée à la chambre claire au grossissement de 1800 diamètres. La lettre *o* indique l'orientation orale; la lettre *s* l'orientation scopulaire des cinétosomes; la lettre *x* une orientation non reconnaissable par insuffisance d'imprégnation; *c* est le cercle aboral.

Mais si suggestives que soient ces constatations, elles n'auraient toute leur valeur que s'il était indiscutablement établi que les stries en question sont ou ont été des cinéties, ce qui impliquerait que, dans les individus d'une même lignée pedigrée (que je n'ai point réalisée jusqu'ici), le nombre de ces stries et les séries qu'elles forment eu égard à l'orientation de leurs ponctuations seraient sensiblement constants.

En vérité je ne crois pas qu'on puisse assimiler les stries du type *3* avec leurs ponctuations, à des cinétodesmes avec leurs cinétosomes. Du fait que, chez la Vorticelle dont il est question ici, et dans d'autres, à stries non ponctuées, les stries se décomposent en granules argyrophiles très serrés, je serais tenté d'interpréter la strie elle-même comme représentant une cinétie formée de cinétosomes très tassés et masquant le cinétodesme — ou en manquant, ce qui est théoriquement possible —, et les ponctuations comme des trichocystes vestigiaux. Dans une autre Vorticelle, à stries ponctuées, je vois, correspondant à chaque ponctuation, un corpuscule fusiforme sous-ectoplasmique que je considère comme un trichocyste. Ici encore ces éléments sont tous disposés d'un même côté d'une même strie et il y a aussi alternance plus ou moins régulière des stries à orientation orale et à orientation scopulaire de leurs ponctuations. Cela est d'ailleurs conforme à ce que nous ont montré toute une série d'Apostomes (Chatton et Lwoff, 1935), — ceux à charge trichocystique ménagée — où les trichocystes sont constamment, comme les cinétosomes, à gauche du cinétodesme. Ils participent, eux aussi, à la règle de la desmodexie.

Cette interprétation a l'avantage de s'appliquer aux différents types de striation des Vorticelles. Celle du type *1* devrait être considérée comme dépourvue de trichocystes actuels ou vestigiaux. Dans celle du type *2* (qui peut sans doute se combiner avec celle du type *3*, à ponctuations) les anastomoses transversales

entre les stries représenteraient des formations argyromiennes (Chatton et Brachon, 1935) (1).

Dans cette question du passage d'une ciliature méridienne à une ciliature circulaire intervient un élément qu'on ne peut négliger : la position de la bouche par rapport au système. Éliminons pour l'instant le cas, qui n'est pas, à ma connaissance, réalisé jusqu'ici chez les Ciliés, où la bouche serait en dehors du système circulaire. Considérons celui des Péritriches, où elle est à son intérieur, comme aussi la scopula. Pour que puisse jouer le mécanisme que j'ai suggéré, il est presque nécessaire de concevoir que l'Infusoire avait préalablement atteint un degré avancé d'aplatissement accompagné d'une localisation de la ciliature sur une des faces.

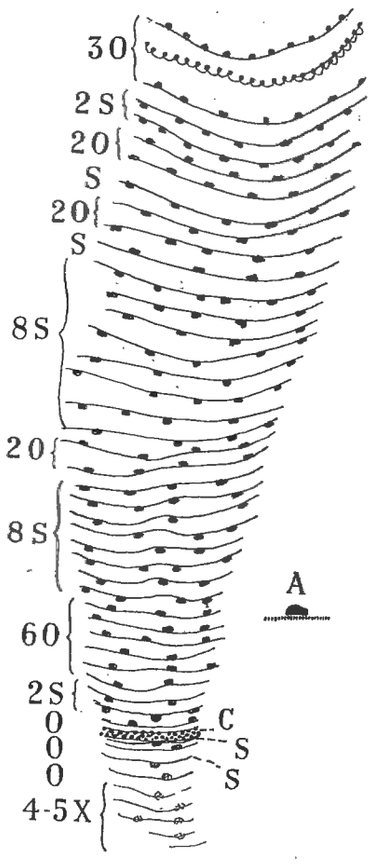


Fig. IX. — Dessin à la chambre claire de la striation circulaire du corps de *Vorticella* sp., suivant un champ méridien. Remarquer l'alternance irrégulière des stries à ponctuations portées du côté oral (*O*), et des stries à ponctuation portées du côté scopulaire (*S*). *C*, infraciliature de la frange aborale. *X*, stries où la position des ponctuations n'a pu être déterminée exactement par suite d'imprégnation argentique insuffisante ×1800. En *A*, strie décomposée en fins granules (×3600).

On peut certes concevoir que les stries puissent s'intercaler les unes entre les autres aux pôles d'un cilié axial à stries parfaitement méridiennes, même abstraction faite de l'obstacle que leur opposerait la bouche terminale. Mais ce processus impliquerait un rebroussement sur elles-mêmes et la fermeture en cercle de deux cinéties opposées et de deux seulement, et il ne pourrait aboutir, à moins de disparition de cinéties, qu'à une alternance parfaitement régulière, qui, nous l'avons vu, est loin de ce que l'on observe.

L'interpénétration fortuite et, par conséquent, plus ou moins régulière des stries de deux champs qui s'affrontent sur une même face, me paraît plus conforme, dans son mécanisme et dans son résultat, à l'idée qu'on se fait des processus naturels.

D'ailleurs, Fauré n'avait-il pas reconnu lui-même la nécessité de prendre comme point de départ de l'évolution des Péritriches l'Ancistru-

(1) Quoi qu'il en soit, je saisirai l'occasion qui m'est offerte d'attirer l'attention sur ces données, que l'on pourra sans doute mettre utilement en œuvre pour la taxonomie du groupe, sinon pour des recherches d'ordre plus général. La question même du mécanisme de la variation du nombre des stries et de leur alternanc dans les séries, chez un organisme qui se divise perpendiculairement à elles se pose immédiatement.

midé qui est le plus comprimé antéro-postérieurement le plus couché sur son support, l'*Hemispeira* ?.

L'attention se trouve ainsi rappelée sur nos migrateurs horizontaux.

C. — Signification du migrateur horizontal. De deux manières de la concevoir.

Lorsqu'on observe vivant le migrateur de l'*Epistylis horizontalis* et sa démarche d'Holotriche Hypostome, et même quand on le compare de plus près à un *Chlamydodon*, on se défend mal de l'impression qu'il pourrait réellement représenter la forme révélatrice des affinités et des origines de ce groupe si fermé que sont les *Péritriches*, et qu'en même temps on expliquerait leur division dite longitudinale, si singulière parmi les Ciliés, en la faisant dériver de celle — qui, naturellement, paraîtrait devoir être transversale (perpendiculaire à l'axe de progression) — du migrateur, comme elle l'est chez le *Chlamydodon*.

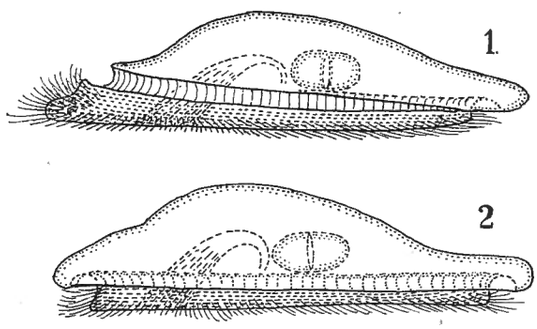


FIG. X. — Vues de profil de deux *Chlamydodon* à comparer avec celle du migrateur d'*Epistylis horizontalis* (fig. IV).

1. *C. obliquus* où le sillon périphérique passe sur la face dorsale.

2. *C. mnemosyne* où il délimite exactement la sole ventrale.

Remarquer la bouche ventrale, le noyau du *type Hypostome* et la sole ventrale entièrement ciliée, tandis que le sillon est nu.

Et tout de suite viennent à l'esprit les cas des Ciliés dont le cycle est fait de l'alternance d'une forme vagile et d'une forme sessile, d'une forme libre et d'une forme parasite : les Acinétiens, les Apostomes, les Thigmotriches les plus évolués tels que les *Sphenophryidae*, et enfin les *Pilisuctoridae*, de découverte toute récente (CHATTON et LWOFF, 1935, 1936*b*). Partout, et jusqu'ici sans discussion, les caractères de la forme vagile ou libre sont considérés comme reflétant l'organisation primitive ou ancestrale. Et combien d'autres exemples de même ordre, et parmi eux de beaucoup plus suggestifs encore, s'offrent à nous dans les deux règnes !

Mais, chez les Ciliés tout au moins, les difficultés se présentent dès qu'on tente de rechercher à quels groupes actuels se rattachent ces formes de dissémination. La solution n'a pu être fournie ni pour les Apostomes, ni pour les *Pilisuctoridae*. Celles qui ont été données en ce qui concerne les Acinétiens ne me paraissent pas définitives et, si les migrateurs des *Sphenophryidae* peuvent être rattachés à coup sûr aux Hypocomidés, et par eux aux Ancistrumidés, c'est que les formes sessiles elles-mêmes sont reliées par toute une série d'intermédiaires entre ces deux familles.

Pour ce qui est des Péritriches, le problème est encore plus complexe,

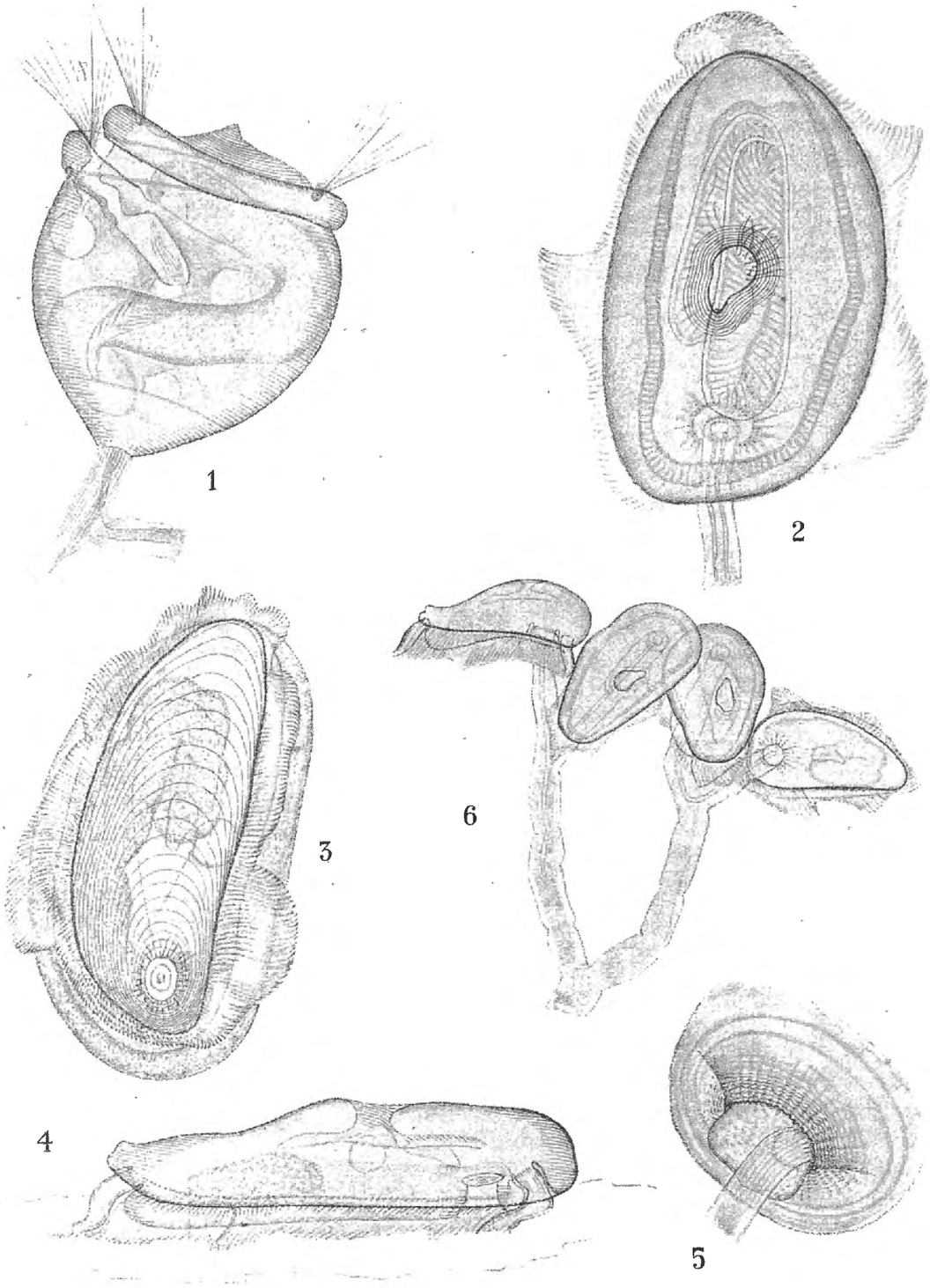
puisque nous nous y trouvons maintenant en présence de deux types différents de migrateurs : les migrateurs que nous pouvons appeler *verticaux*, puisqu'ils ont leur grand axe normal aux surfaces qu'ils abordent, et les migrateurs *horizontaux*, dont le grand axe leur est parallèle. Le problème est aussi quelque peu différent, en ce que, chez les Péritriches, le migrateur le plus fréquent, le migrateur vertical — abstraction faite du cercle aboral, d'ailleurs permanent par son infraciliature ou en totalité (Urcéolaires) — ne diffère en rien de la forme sessile et est aussi purement Péritriche que tous les Péritriches et ne peut servir à la recherche de leurs affinités. Le migrateur horizontal, qui reste, lui aussi, foncièrement Péritriche par son organisation et sa ciliature, a du moins trois caractères qui le rapprochent de tous les Ciliés à différenciation dorso-ventrale marquée : cette différenciation même, l'asymétrie et l'hétéropolarité.

Mais ils n'auront de valeur généalogique que s'ils apparaissent comme primitifs et non d'acquisition secondaire. Nous entrons ici dans un domaine purement conjectural, où il ne nous est cependant pas interdit de disserter.

Posons donc le problème d'une manière précise et objective : ou bien le migrateur horizontal est une altération secondaire de la forme du migrateur vertical, surtout nageur, et qui a fait de lui un glisseur, plus ou moins assujetti aux surfaces. Dans ce cas, c'est un problème d'adaptation ou de mutation qui se pose. Ou bien le migrateur horizontal est la forme primitive à partir de laquelle s'est constitué le type vertical sessile par un processus inverse de celui que révèle l'étude de sa genèse. Et alors c'est surtout un problème de phylogénie qui se présente : découvrir parmi les Ciliés actuels celui auquel, et avec quelque vraisemblance, pourrait se rattacher le migrateur horizontal. Discutons d'abord cette conception.

a) Le migrateur horizontal considéré comme ancestral. — Selon cette conception, c'est parmi les Ciliés à différenciation dorso-ventrale marquée, que nous pouvons appeler aussi « horizontaux », qu'on serait tenté de rechercher l'ancêtre des Péritriches. Il y en a dans tous les groupes. Mais ce sont naturellement les moins évolués qui seuls ici nous intéressent : les Holotriches Hypostomes. Ce sont d'ailleurs eux qu'il évoque à première vue, par son galbe, son allure et certains traits saisissants de sa morphologie; ce sont particulièrement les *Chlamydodontidae*, famille moyenne du groupe. Ce sont des Ciliés horizontaux avec différenciation marquée des deux faces ventrale et dorsale; localisation de la ciliature sur la première, avec affrontement des cinéties, condition supposée de leur *intercalation*; sillon profond complet ou incomplet, mais non cilié, circonscrivant la face ventrale saillante en sole plantaire et pouvant remonter sur le dos en avant.

Mais, à côté de cela : bouche sur la sole plantaire, armée d'une nasse de Gymnostome, sans duplicature ni cinéties péristomiennes, sans traces d'organisation spirale. Vacuole pulsatile postérieure, macronucléus petit, elliptique, subdivisé par un hiatus médian, comme chez tous les Hypostomes. Pas de trace de scopula.



E. Chatton, del.

FIG. XI. — *Epistylis horizontalis* n. sp.

1. Sédentaire normal (voir schéma, p. 919). ×1000.
2. Migrateur, prêt à se détacher, vu par la face postérieure. ×1000.
3. Migrateur libre, vu par la face scopulaire ou plantaire. ×1000.
4. Migrateur, vu de profil, face gauche. ×1000 (comparer aux *Chlamydodon* de la fig. X, **1** et **2**).
5. Poussée de la hernie inférieure qui excentre la scopula, au cours de la transformation du sédentaire en migrateur ×1000 (voir schémas III, *A* et *B* du texte).
6. Arbuscule à deux dichotomies dont les quatre individus sont transformés en migrateurs. ×250.

Certes, je pourrais essayer de montrer que chacun de ces caractères varie à tel point, dans tel ou tel groupe de Ciliés, que l'on pourrait aisément concevoir sa participation à une transformation du *Chlamydodon* en migrateur du type *horizontalis*. Je pourrais évoquer une fois de plus la belle série orthogénétique des *Nicollellidae*, parasites intestinaux des *Cténodactyles*, où la bouche, de primitivement antérieure (type Prostome), passe à l'équateur (*Nicollella*), au pôle postérieur (*Collinella*), pour remonter le long de la face dorsale jusqu'au pôle antérieur (*Pycnothrix*) (Chatton et Pérard, 1921).

Voici quelque chose d'encore plus suggestif : dans une autre magnifique série orthogénétique et adaptative, celle des Thigmotriches, nous voyons la bouche, primitivement antérieure, — comme en témoignent ses cinéties prostomiennes, — devenir équatoriale chez les *Ancistruma* actuels les moins évolués, tout à fait postérieure chez les *Boveria* et les *Hemispeira*, disparaître chez les Hypocomidés (fig. VII) et, enfin, avec elle, mais à divers degrés, sa ciliature propre, se reconstituer nue, à sa place primitive, le pôle antérieur, sous forme de trompe ou suçoir.

Pourquoi ne pas admettre, dès lors, qu'une bouche de *Chlamydodon* ait pu passer de la face inférieure sur la face supérieure et y provoquer l'excroissance péristomienne, et qu'à son ancienne place ait pu se développer la scopula, peut-être aux dépens du reliquat de sa nasse?

On n'exagérera pas la satisfaction que m'inspire cette conception. Quels qu'aient été les étonnements qu'avec A. Lwoff j'ai éprouvés à voir évoluer les Apostomes à travers leurs métamorphoses et leurs hôtes, je suis encore trop habitué à considérer l'organisme comme un tout, pour me permettre de jouer ainsi avec ses pièces démontées.

Je ne suis cependant pas convaincu que l'étude morphologique et expérimentale des Ciliés ne nous révèle point une autonomie très poussée de leurs organes; j'aime mieux dire de leurs « caractères », au sens génétique du mot, autonomie qui cadrerait d'ailleurs bien avec le mécanisme micromérique de l'hérédité.

Et si je viens de laisser aller un peu fort la partie phylogénétique entre les *Chlamydodontidae* et les Péritriches, c'est pour pouvoir dire maintenant que ce qui est inadmissible entre ces deux groupes peut, au moins en partie, se concevoir entre leurs ancêtres moins évolués, et que je préférerais, pour ma part, rechercher ceux des Péritriches, non parmi des formes aussi spécialisées morphologiquement et œcologiquement que les Ancistrumidés, mais parmi les Ciliés libres.

b) Le migrateur horizontal considéré comme forme d'adaptation. — Tout bien compté cependant, notre migrateur horizontal est si loin de n'importe lequel de ceux-ci et si strictement Péritriche, que nous devons revenir à l'idée qu'il pourrait, en somme, ne représenter, par rapport au migrateur vertical, qu'une simple déformation, qui, je le répète, l'assujettit d'autant plus aux surfaces qu'elle le sert moins dans la nage.

Et cette interprétation me soulage de bien des responsabilités encourues ici, sauf de celle des longueurs de ce texte.

Que l'aplatissement du migrateur horizontal soit lié, comme celui des Trichodines, au glissement sur les surfaces, cela ne fait guère de doute. Il a pour conséquence d'étaler au pôle postérieur et par conséquent sur le support, la puissante ciliature du pôle aboral, la seule fonctionnelle chez les formes vagiles, tandis qu'elle reste, chez le migrateur vertical, à distance plus ou moins grande de ce pôle et ne peut guère y servir qu'à la natation. Quant à l'hétéropolarité, elle est sans doute liée à un sens prédominant de la progression, qui ne s'observe point chez les Urcéolaires. Mais par quel mécanisme ont pu s'établir ces relations entre la forme et la locomotion? Les modifications de celle-ci ont-elles précédé la transformation de celle-là, ou inversement, ou bien les deux changements se sont-ils effectués simultanément?

Avant d'aborder d'aussi graves questions, il est nécessaire de connaître la répartition des migrateurs horizontaux dans les genres actuels de Péritriches; de savoir si cette répartition est en concordance ou en discordance avec les coupures systématiques et s'il doit en être tenu compte; et surtout s'il y a une relation, et laquelle, entre l'existence de ces migrateurs et l'œcologie du sédentaire, et la nature inerte ou organisée du substratum de ce dernier.

Station biologique de l'Université de Montpellier, à Sète, Hérault.

BIBLIOGRAPHIE

1889. Bütschli (O.), *Protozoa* in (*Bronn's Thier-Rheich*), Winter, Leipzig.

1912. Collin (B.), Étude morphologique sur les Acinétiens. II. Morphologie systématique. (*Arch. Zool. expér.*, t. I, p. 1-457, 6 pl.)

1896. Delage (*Y.*) et Hérouard (E.), Traité de Zoologie concrète, Schleicher, Paris.

1888-1889. Fabre-Domergue, Note sur deux Infusoires ciliés de la baie de Concarneau. (*Ann. Micrographie*, I, p. 305.)

1905. Fauré-Frémiet (E.), La structure de l'appareil fixateur chez les *Vorticellidae*. (*Arch. f. Protistenk.*, VI, p. 207-226.)

1924. — Contribution à la connaissance des Infusoires planctoniques. (*Bull. Sc. France-Belgique.*)

1930. Chatton (E.), The asymmetrical motile stage of an *Epistylis* and the question of the so-called longitudinal division of the Peritrichous Infusoria. (*The Collecting net*, V, p. 372.)

1935. Chatton (E.) et Brachon (S.), Discrimination chez deux Infusoires du genre *Glaucoma*, entre système argentophile et infraciliature. (*C. R. Soc. Biol.*, CXVIII, p. 399.)

1922. Chatton (E.) et Lwoff (A.), Sur l'évolution des Infusoires des Lamellibranches. Relations des Hypocomidés avec les Ancistridés. Le genre *Hypocomides* n. gen. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 175, p. 787-790.)

1929. CHATTON (E.) et LWOFF (A.), Contribution à l'étude de l'adaptation. *Ellobiophrya donacis* CH et LW., Péritriche vivant sur les branchies de l'Acéphale *Donax vittatus* DA COSTA. (*Bull. Biol. France-Belgique*, LXIII, pp. 321-349, pl. VIII-X.)

1935*a*. — — Les Ciliés Apostomes. I. Aperçu historique et général; étude monographique des genres et des espèces. (*Arch. Zool. expér. et gén.*, 77, pp. 1-453, pl. 1-21.)

1935*b*. — — La constitution primitive de la strie ciliaire des Infusoires. La desmodexie. (*C. R. Soc. Biol.*, CXVIII, p. 1068.)

1936*a*. — — Les *Pilisuctoridae*, Ciliés parasites des poils sécréteurs des Crustacés Edriophtalmes. Orientation et polarité chez les Infusoires. (*Bull. Biol. France-Belgique*, LXX, p. 86-144, pl. III-IV.)

1936*b*. — — La division et la continuité du cinétome chez l'Ancistrumidé *Proboveria loripedis* n. g., n. sp., de *Loripes lacteus*. (*Arch. Zool. expér. et gén.*, LXX, *N.* et *R.* sous presse.)

1921. CHATTON (E.) et PÉRARD (C.), Les *Nicollellidae*, Infusoires intestinaux des Gondis et des Damans et le « cycle évolutif » des Ciliés. (*Bull. Biol. France-Belgique*, LV, p. 87-151, pl. I-III.)

1930-1935. KAHL (A.), WIMPERTIERE oder *Ciliata* (*Infusoria*) in (*Tierwelt Deutschlands*, p. 1-886.)

1933. — *Ciliata libera* et *ectocommensalia* in (*Tierwelt d. Nord u. Ostsee*, 118 p.)

1894. WALLENGREN (H.), Studier öfver Ciliata Infusorien. I. Slägtet *Licnophora* CLAPARÈDE. (*Acta. Un. Lund.*, IV, 48 p., 1 pl.)

1896. — Studier öfver Ciliata Infusorien. II. Slägtet *Heliochona* PLATE, *Chilodochona* n. g. *Hemispeira* FABRE-DOMERGUE. (*Acta Un. Lund.*, IV, 77 p., 4 pl., 10 fig.)

1897. — Bidrag till Kännedomest om Fam. *Urceolarina* STEIN. (*Acta Un. Lund.*, VI, 54 p., 2 pl.)

1928. ZICK (K.), *Urceolaria korschelti* n. sp., eine neue marine Urceolarine, nebst Ueberblick... (*Zeitschr. wiss. Zool.*, 132, p. 355-403, 3 pl., 14 fig.)

SUR QUELQUES PROPRIETES SPECIALES DES MUSCLES ADDUCTEURS DES MOLLUSQUES ACEPHALES EN RAPPORT AVEC LEUR DISPOSITION ET LEUR STRUCTURE

PAR

F. MARCEAU (Besançon).

I. — INTRODUCTION

Dans cette introduction, je rappelle brièvement ce qu'il est utile de connaître des dispositions anatomiques et de la structure des muscles adducteurs pour bien comprendre leurs propriétés.

Les muscles adducteurs sont, comme on le sait, des organes contractiles destinés à produire le rapprochement plus ou moins durable des valves des Acéphales, que l'élasticité de leur ligament d'union tend constamment à écarter l'une de l'autre. Ils ont la forme de cordons courts, à section généralement ellipsoïdale, s'étendant d'une valve à l'autre, où ils s'insèrent directement, sans tendons, et dont la direction est exactement perpendiculaire au plan d'union de ces valves lorsqu'elles sont symétriques.

Les muscles adducteurs sont au nombre de deux, placés près du bord antérieur et du bord postérieur de la coquille. Ils peuvent être à peu près égaux (Dimyaires isomyaires) ou très inégaux (Dimyaires anisomyaires). Enfin, il peut n'y en avoir qu'un seul placé sensiblement au centre des valves (Monomyaires). On considère le muscle des Monomyaires comme provenant de l'adducteur postérieur, qui a émigré progressivement vers le centre des valves en tendant, pour des raisons mécaniques, à s'aligner avec la partie interne élastique du ligament. L'anus est dorsal par rapport à l'adducteur postérieur ou l'adducteur unique des Monomyaires qui en dérive. Chez les Dimyaires, les surfaces d'insertion des muscles adducteurs (impressions musculaires) arrivent au contact avec les impressions palléales, alors que celle de l'adducteur unique des Monomyaires en est isolée.

Chez les Asiphonés, dont le ligament externe, fibreux, est étendu et rigide, et où le mouvement des valves se fait comme celui des plaques d'une charnière,

les distances des axes des muscles adducteurs à l'axe de ce mouvement (ligne cardinale) sont en raison directe des longueurs moyennes de ces muscles, de telle sorte que ceux-ci s'allongent ou se raccourcissent proportionnellement aux longueurs de leurs fibres. Chez les Siphonés, où les valves ont à exécuter des mouvements de bascule autour d'un axe dorso-ventral lors de leur ouverture, pour permettre la sortie des siphons, l'adducteur postérieur, plus long que l'antérieur, est situé à une distance un peu plus petite de la ligne cardinale que ce dernier.

Les muscles adducteurs jouent un rôle très important dans la vie des Acéphales; aussi leur masse est-elle très grande par rapport à la masse totale du corps de ces Mollusques, quand ceux-ci doivent maintenir longtemps leurs valves fermées, s'ils sont exposés à rester longtemps hors de l'eau, ou doivent se déplacer rapidement en utilisant leurs contractions. Les données suivantes, relevées chez quelques Acéphales, ayant des genres de vie assez différents, le mettent nettement en évidence : *Mytilus edulis* 1/66; *Tapes decussatus* 1/9,6; *Ostrea edulis* 1/5,2; *Pecten varius* 1/3,1.

Les muscles adducteurs sont des troncs de cylindre dont la section droite, déterminée par le plan d'union des valves, est généralement elliptique. Leurs bases sont des surfaces planes ou concavo-convexes, lisses ou munies d'aspérités et plus ou moins obliques suivant la convexité plus ou moins grande des valves. La section droite de ces muscles, importante à considérer, peut être obtenue, soit en fixant ces organes dans la position de fermeture des valves, dans lesquelles on a pratiqué des ouvertures et en déterminant leur désinsertion par l'action d'un acide étendu, soit en projetant avec soin le contour de leur surface d'insertion sur une lame de verre appliquée sur les bords d'une de leurs valves. Chez presque tous les Acéphales, les muscles adducteurs sont formés d'une partie dure, opaque, d'aspect nacré et d'une partie plus tendre translucide, d'aspect vitreux. Chez quelques-uns d'entre eux, les muscles sont homogènes et d'aspect nacré (*Mya truncata*) ou vitreux (*Lutraria elliptica, Pholas dactylus, Solen vagina*). Les parties nacrées et vitreuses sont limitées par des surfaces planes ou courbes régulières, en contact direct en général ou séparées par du tissu conjonctif formant une sorte d'aponévrose autour de chacune d'elles (*Pecten*).

En général, les parties vitreuses, nettement plus importantes que les parties nacrées, sont orientées vers les viscères du Mollusque, tandis que les parties nacrées sont orientées vers la périphérie. Comme, d'autre part, les génératrices de la surface cylindroïde d'un muscle adducteur ont une longueur plus grande du côté de l'animal et une longueur plus petite du côté de la périphérie, en raison de la convexité des valves, il en résulte que *la portion nacrée est, d'une façon générale, plus courte que la portion vitreuse.*

Anthony, qui a fait cette constatation, avait même prétendu, étant donnée la forme plus ou moins compliquée des surfaces internes des valves où s'insère un muscle adducteur, pouvoir y indiquer la trace de la surface de séparation des deux parties de ce muscle qui répond à cette répartition des fibres nacrées et vitreuses. Cette supposition d'Anthony est à peu près exacte dans un grand nombre de cas,

mais il est facile d'y trouver des exceptions. Mes recherches ont montré que d'autres conditions interviennent pour déterminer la répartition des fibres des parties nacrées et vitreuses des muscles adducteurs. C'est d'abord la longueur de leurs bras de levier chez tous les Acéphales et en plus chez les Monomyaires la nécessité d'alignement de la partie nacrée avec la direction de la partie interne élastique du ligament d'union des valves. Ainsi qu'on le verra plus loin, en effet, les parties nacrées et vitreuses des muscles adducteurs ont des fonctions spéciales, très différentes dans la fermeture des valves, en luttant contre la résistance élastique du ligament. La partie vitreuse est chargée de les fermer rapidement, tandis que la partie nacrée est chargée de maintenir cette fermeture, une fois celle-ci réalisée.

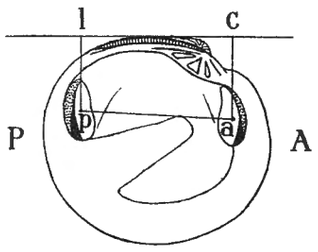


FIG. 1.

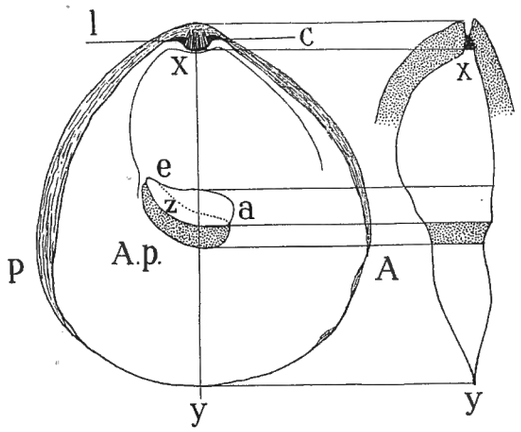


FIG. 2.

FIG. 1. — *Dosinia exoleta.* — *A*, bord antérieur; *P*, bord postérieur; *a* et *p*, axes des muscles adducteurs antérieur et postérieur; *lc*, ligne cardinale. La partie nacrée des muscles adducteurs est pointillée. Les petits triangles en noir renferment des fibres nacrées plus longues que les fibres vitreuses les plus courtes.

FIG. 2. — *Ostrea edulis.* — Mêmes légendes que pour la figure 1. *ae*, ligne limitant une zone *z* de la partie vitreuse du muscle adducteur où les fibres sont plus courtes ou au plus égales aux fibres nacrées situées en *a*; *xy*, direction de la partie interne élastique du ligament d'union des valves. A droite, coupe des valves suivant la ligne *xy*.

La grandeur du bras de levier des fibres de la partie nacrée, autant que leur longueur réduite, favorisera leur action, et il arrive souvent que, s'il existe des fibres nacrées plus longues que les plus courtes fibres vitreuses, leur bras de levier plus grand, dû à leur position, compensera largement la déficience de leur action, due à leur longueur plus grande.

En général, le bras de levier des parties nacrées est plus grand que celui des parties vitreuses, ce qui favorisera la puissance des premières pour maintenir la fermeture des valves et la vitesse de fermeture de ces valves pour les secondes. Chez les Monomyaires, quand le ligament élastique a une direction oblique par rapport à celle de la charnière, le muscle adducteur est excentrique (*Lima, Spon-*

dylus). Si elle devient de plus en plus perpendiculaire à la charnière, le muscle devient de plus en plus central (*Pecten varius, Pecten maximus, Placuna sella, Anomia ephippium, Ostrea edulis*). J'ai indiqué, dans quelques figures, accompagnées d'une légende détaillée, quelques dispositions des muscles adducteurs les plus typiques (figures 1, 2 et 3).

La partie nacrée des muscles adducteurs est constituée par des fibres très allongées, à section circulaire ou elliptique, disposées parallèlement à sa direction et serrées les unes contre les autres. Celles qui sont comprises dans la masse du muscle ont leurs extrémités plus ou moins longuement effilées. Celles qui s'insèrent directement sur les valves ont leur extrémité libre, effilée comme les précé-

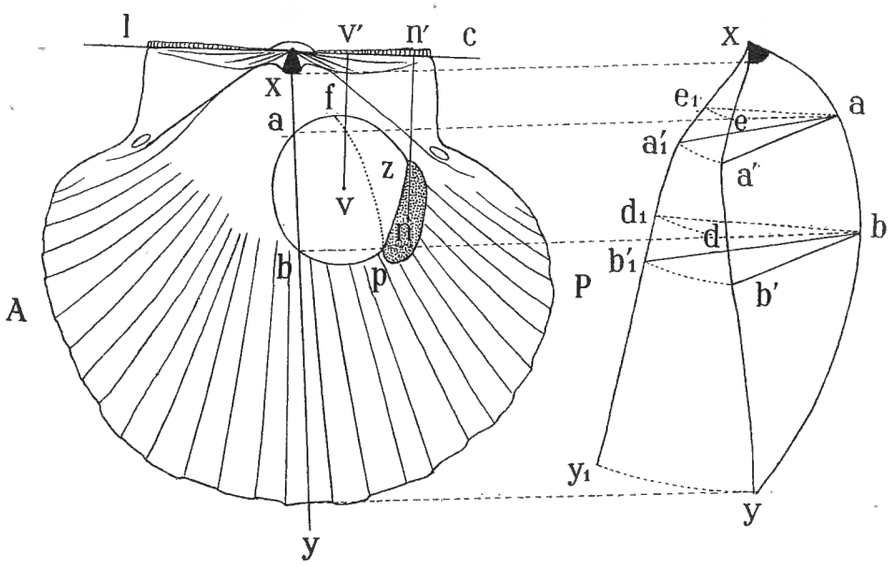


FIG. 3. — *Pecten maximus* Lmk. — Mêmes légendes que pour les figures 1 et 2. *pf*, ligne délimitant dans la partie vitreuse du muscle adducteur une zone *z* où les fibres sont plus courtes ou au plus égales aux fibres nacrées situées en *p*. A droite est une coupe des valves passant par la direction de la partie élastique interne du ligament *xy*, dans les positions de fermeture et d'ouverture des valves, pour montrer l'insertion oblique du muscle adducteur sur la valve plane. On a indiqué les modifications de forme du muscle adducteur pour une ouverture donnée des valves, pris dans la position réelle *ab a'b'* et en le supposant inséré perpendiculairement au plan de la valve plane (position *abed*).

dentes, alors que l'extrémité d'insertion est munie de courtes digitations égales, parfois après une division de leur corps en deux ou trois branches assez longues. Fixées dans la position de rétraction libre du muscle, leur diamètre varie de 8 à 24 μ et leur longueur de 0,5 à 2,5 mm. Dans la position d'extension du muscle, correspondant à l'ouverture complète des valves, il faudrait multiplier les longueurs par 3 ou 4 et diviser leur diamètre par 1,7 ou 2. Ces fibres sont entourées d'un sarcolemme très visible au niveau de leurs coudures ou de leurs ruptures accidentelles, sous lequel sont disposés les noyaux, assez petits. Les fusiformes,

libres, ont en général un seul noyau, tandis que celles d'insertion en ont souvent plusieurs (figures 4, *a* et *b*).

La structure exacte de ces éléments est difficile à bien établir, en raison de

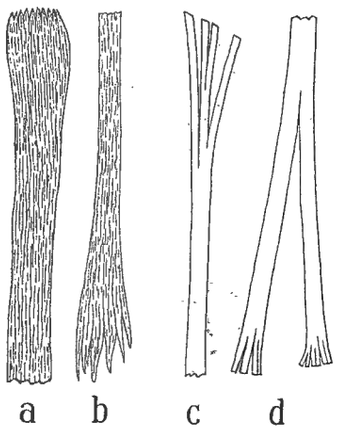


FIG. 4.

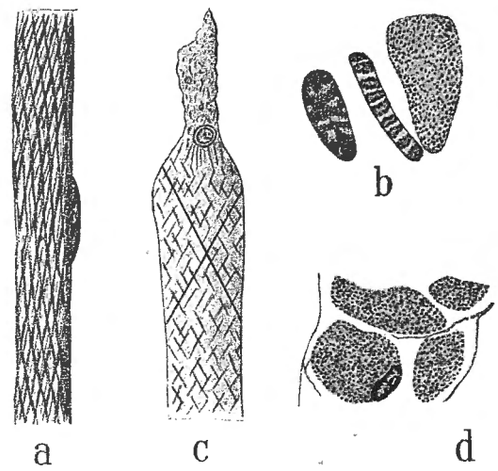


FIG. 5.

FIG. 4. — Extrémités de fibres des muscles adducteurs de quelques Acéphales rétractés librement. Dissociation par l'acide azotique à 20 %. ×150. *a*, extrémité d'insertion aux valves d'une fibre de la partie nacrée du muscle adducteur d'*Ostrea edulis; b*, fibre de la partie nacrée du muscle adducteur postérieur de *Cardium Norvegicum; c*, extrémité d'insertion aux valves d'une fibre de la partie vitreuse du muscle adducteur postérieur de *Tapes decussatus; d*, extrémité analogue d'une fibre du muscle adducteur postérieur (vitreux) de *Solen vagina.*

FIG. 5. — Fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs. — *a*, fragment de fibre du muscle adducteur de *Pecten maximus* (partie nacrée) rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, ×865. Les fibrilles offrent un aspect analogue à celui qu'elles ont dans les fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs de l'Anodonte, mais elles sont plus grosses et leur disposition en réseau à mailles losangiques est encore plus nette. On voit un noyau sous-sarcolemmique. — *b*, coupe transversale de fibres prises dans les mêmes conditions, ×865. Les fibrilles, très nombreuses et très serrées les unes contre les autres, sont groupées parfois en des sortes de colonnettes; *c*, fragment de fibre du même muscle de *Pecten maximus* rétracté librement, dissociation par l'acide azotique à 20 %, ×432,5. Les fibrilles semblent orientées dans deux directions obliques conjuguées par rapport à l'axe des fibres, mais le réseau losangique qu'elles forment est moins net que celui des fibres de la partie vitreuse des muscles adducteurs de la plupart des autres Acéphales. Les éléments des mailles du réseau sont mises au point simultanément, contrairement à ce qui a lieu avec les fibres de la partie vitreuse, ce qui exclut l'idée d'admettre l'existence de fibrilles enroulées en hélices à la surface de la fibre comme dans ces dernières. La fibre, rompue artificiellement au niveau d'un noyau, montre le sarcolemme rétracté; *d*, coupe transversale de fibres de la partie nacrée du muscle adducteur postérieur de *Tapes decussatus* rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, ×865. Les fibrilles sont fines et très serrées les unes contre les autres; dans l'une des fibres on voit un noyau sous-sarcolemmique.

la finesse des fibrilles et de leur peu d'affinité élective pour les matières colorantes. L'examen de coupes transversales colorées à l'hématoxyline ferrique per-

met de voir que les fibrilles, très fines, sont serrées les unes contre les autres et ne laissent entre elles qu'une faible quantité de sarcoplasma (fig. 5, *b* et *d*). L'examen à fort grossissement et avec éclairage oblique, de fibres dissociées, fixées en état d'extension et de rétraction complète par l'acide azotique à 20 %, montre que les fibrilles présentent entre elles des anatomoses et dessinent à la surface des fibres, des mailles losangiques plus ou moins nettes et régulières. Ces mailles sont étroites et allongées dans le sens de la longueur de la fibre et juste soupçonnables si celles-ci ont été fixées en extension et plus larges et bien visibles si elles ont été fixées en rétraction complète. Cette disposition des fibrilles est particulièrement nette dans les fibres du muscle nacré de *Pecten*, où l'angle aigu des mailles losangiques atteint de 30 à 50° en rétraction complète et seulement 5 à 10° en extension. La surface de ces fibres rappelle, en effet, d'une façon très exacte l'aspect des cache-pots à fleurs, constitués par deux séries de baguettes rectilignes assemblées obliquement en sens inverse pour former une surface cylindrique. Pour des variations dans un certain sens de la valeur de l'angle que forment entre elles les deux séries de baguettes, la hauteur et le diamètre du cache-pot varient en sens inverse. Chez d'autres Mollusques, la surface des fibres rappelle plutôt l'aspect du tronc des Pins maritimes, dont l'écorce est fendillée assez régulièrement, les parties saillantes anastomosées représentant les fibrilles (fig. 5, *a* et *c*). Cette disposition des fibrilles, dans les fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs, est très importante à considérer et permet, ainsi qu'il sera dit plus loin, d'émettre une hypothèse très vraisemblable sur le mécanisme du maintien prolongé de la fermeture des valves par cette partie nacrée, en luttant contre la résistance élastique du ligament sans aucune dépense d'énergie.

Les fibres de la partie vitreuse des muscles adducteurs ont la même forme et la même disposition générales que celles de la partie nacrée (fig. 4, *c* et *d*), mais leurs dimensions sont plus réduites. De plus, leur section est souvent une ellipse parfois très aplatie et même rubanée. Fixées en position de rétraction complète du muscle, leur diamètre varie entre 4 et 9 μ et leur longueur entre 0,5 et 1,5 mm. Chez quelques Monomyaires, dont la partie vitreuse présente une striation transversale plus ou moins typique, les fibres ont une section rubanée et présentent entre elles des anastomoses latérales par des branches parfois très fines. Elles constituent dans le muscle une série de systèmes s'étendant dans toute la longueur de celui-ci et constitués chacun par des faisceaux de fibres striées à branches très inégales comme dimensions, anastomosées en un réseau continu à mailles très allongées, comme dans le myocarde des Vertébrés supérieurs (*Pecten, Lima, Spondylus, Anomia*) (fig. 6).

La structure de ces fibres présente des variations en rapport avec la rapidité de la contraction des muscles adducteurs et qu'on peut grouper en trois types :

1° *Fibres à fibrilles parallèles à leur axe et présentant des anastomoses latérales entre elles*, analogues par conséquent à celles de la partie nacrée. On les rencontre dans les genres *Dreissensia, Mya, Mytilus, Pholas, Tridacna*. Dans ce cas,

la partie vitreuse du muscle adducteur a un aspect très voisin de celui de la partie nacrée et se contracte un peu moins lentement que cette dernière.

2° *Fibres à fibrilles lisses enroulées en hélices.* — Elles se rencontrent chez presque tous les Acéphales. Quand les fibres ont une section elliptique très aplatie, ils n'existe qu'un seul système de fibrilles enroulées en hélices, à pas assez grand, autour de la fibre. La vision simultanée des fibrilles sur les deux faces opposées d'une fibre très rapprochées leur donne l'apparence d'une *striation*

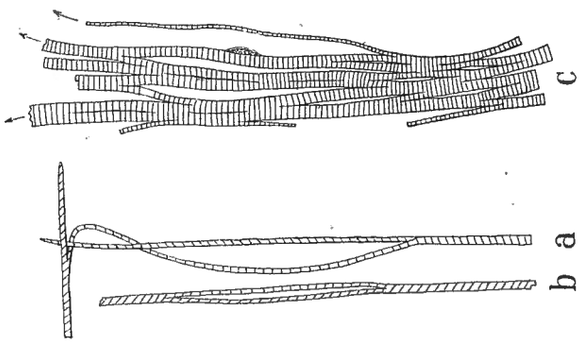


FIG. 6.

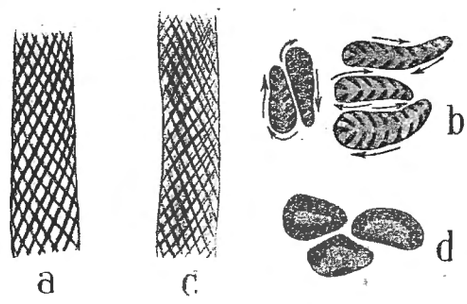


FIG. 7.

FIG. 6. — Fragments du réseau de fibres striées de la partie vitreuse du muscle adducteur de divers Acéphales Monomyaires. Dissociation par l'acide azotique à 20 %. ×150. *a*, fragment de fibres présentant deux extrémités à pointe mousse, probablement libres, chez *Anomia ephippium; b*, fragment de fibre présentant une fente longitudinale chez *Lima inflata; c*, portion de réseau compliqué chez *Pecten maximus*. Les flèches indiquent les branches non brisées sur la préparation. Un noyau ovalaire est accolé à la périphérie de l'une des branches.

FIG. 7. — Fibres de la partie vitreuse des muscles adducteurs. — *a*, fragment de fibre du muscle adducteur postérieur de *Solen ensis*, détaché de ses insertions et rétracté librement. Zenker, hématoxyline ferrique, ×865. Les fibrilles, enroulées en hélices, se présentent en deux plans superposés, car la mise au point de l'un est toujours plus nette que celle de l'autre; *b*, coupe transversale des mêmes fibres, ×1154. Les fibrilles paraissent grosses et leur trajet hélicoïdal se traduit, lorsqu'on tourne le bouton de la vis micrométrique dans le sens des aiguilles d'une montre, par un déplacement apparent de ces fibrilles dans le sens indiqué par les flèches; *c* et *d*, préparations correspondantes pour le muscle adducteur postérieur de l'Anodonte. Les fibrilles apparaissent moins nettement que chez *Solen ensis* parce qu'il en existe au moins deux assises dans le corps de la fibre, ainsi que le montre la coupe transversale.

doublement oblique, constituée par des mailles losangiques sombres, séparées par les fibrilles brillantes (*Cardium, Solen*).

Quand les fibres sont à section arrondie, il existe plusieurs systèmes superposés de fibrilles enroulées en hélices inverses de même pas (deux au moins et peut-être un nombre pair plus grand). L'examen de coupes longitudinales et transversales de ces fibres, colorées à l'hématoxyline ferrique, ne laisse aucun doute sur la réalité de cette structure (*Anodonta, Dosinia, Lutraria, Mactra, Ostrea,*

Tapes, Unio, Venus) (fig. 7, *a*, *b*. *c* et *d*). J'ai établi, en supposant constant le volume d'une fibre :

a) Que cette disposition héliçoïdale des fibrilles, qui existe aussi, par exemple, dans les fibres du manteau des Céphalopodes, favorise la rapidité de la contraction de ces muscles, c'est-à-dire que pour un raccourcissement donné des fibrilles dans le sens de leur longueur, le raccourcissement de la fibre est plus grand;

b) Que la rapidité de la contraction, toutes choses égales, est en rapport avec la valeur de l'angle de croisement apparent des fibrilles situées sur les faces opposées de la fibre (avec un seul système de fibrilles) ou de deux systèmes de fibrilles superposés. Les Acéphales suivants, classés par ordre de rapidité décroissante de la contraction de leurs muscles adducteurs, présentent aussi des angles de croisement de leurs fibrilles, dans la position de rétraction libre, rangés aussi par ordre décroissant : *Ostrea* 65°; *Cardium* 50°; *Solen* 40°; *Lutraria* 35°; *Dosinia* 27° (voir chapitre IV, fig. 13, 14 et 15);

c) Que le raccourcissement maximum des fibres que peut produire la contraction des fibrilles est atteint lorsque l'angle de leur croisement est de 107°. Si l'angle dépassait cette valeur, il faudrait que la longueur des fibrilles augmentât. Effectivement, je n'ai jamais observé sur des muscles fixés en rétraction libre, d'angle de croisement des fibrilles supérieur à 107°.

Ces faits peuvent être établis théoriquement en construisant une série de cylindres de même volume, ayant des hauteurs décroissant régulièrement, les diamètres correspondants étant calculés en conséquence, et en plaçant à leur surface un système de spires d'hélice dont le pas soit égal aux hauteurs des cylindres. Les longueurs de ces spires, représentant les longueurs des fibrilles, sont égales aux diagonales des rectangles obtenus en développant la surface convexe des cylindres. Ce développement permet la construction facile des projections des spires d'hélice sur un plan parallèle à l'axe du cylindre et la mesure de leur angle de croisement.

3° *Fibres à fibrilles striées parallèles à leur axe.* — Elles existent, comme il vient d'être dit, chez quelques Monomyaires (*Anomia, Lima, Pecten, Spondylus*) et sont en rapport avec des contractions rapides des muscles adducteurs, comparables à celles des muscles squelettiquesdes Vertébrés. Ces fibres, dissociées et surtout examinées en coupes longitudinales, colorées à l'hématoxyline ferrique, présentent des striations de types variés, qui peuvent exister isolés ou associés dans la même fibre ou du moins dans des fibres voisines. Ces types, au nombre de quatre, sont :

a) *Striation transversale type*, avec disques sombres et bandes claires coupées par des disques minces. Dans l'épaisseur d'une même fibre, les striations transversales peuvent être en discordance sur une certaines étendue;

b) *Striation oblique* due à la présence des mêmes éléments, mais disposés dans les fibrilles voisines en rangées obliques par rapport à l'axe de la fibre;

c) *Striation en chevrons* constituée par deux striations obliques voisines dont les directions sont inverses;

d) *Striation doublement oblique* grossière et irrégulière, alternant avec une *striation transversale, oblique* ou en *chevrons*.

Ils résultent de ce que les fibres sont formées par la juxtaposition étroite de petites colonnettes où les fibriles, plus ou moins distinctes, ont leurs éléments correspondants au même niveau ou à des niveaux différents. Les colonnettes se séparent fréquemment d'un groupe pour s'unir à un autre et constituer un réseau continu à mailles étroites et allongées, comme dans le myocarde des Vertébrés et où les fibres ne sont pas véritablement individualisées (fig. 6).

II. — FONCTIONS DES MUSCLES ADDUCTEURS DANS LEUR ENSEMBLE. ROLE SPECIAL DE CHACUNE DE LEURS PARTIES CONSTITUTIVES.

Les muscles adducteurs des Acéphales remplissent une triple fonction :

a) Celle de fermer plus ou moins rapidement les valves ouvertes dans une position quelconque;

b) Celle de les maintenir plus ou moins longtemps fermées en luttant contre l'élasticité du ligament qui tend constamment à les ouvrir;

c) Celle de permettre l'ouverture des valves fermées en laissant agir librement l'élasticité du ligament.

J'ai déterminé d'abord, d'une façon précise, par enregistrement direct, quel est l'état des muscles adducteurs pendant la vie normale de ces Mollusques, c'est-à-dire suivant quel rythme se succèdent, dans le temps, les phases d'ouverture et de fermeture des valves avec leur grandeur et aussi celles de leur maintien dans une position quelconque.

J'ai employé la méthode suivante : on fixe l'une des valves du Mollusque sur un bloc de fer à l'aide de poix de Bourgogne. Près du bord libre de l'autre valve, on perce au foret un petit trou et l'on y introduit un fil, qu'on lie solidement à l'extrémité inférieure d'une tige verticale légère, dont l'autre extrémité est reliée elle-même à la courte branche d'un levier horizontal du premier genre, très mobile, et dont la longue branche inscrit les mouvements sur un cylindre vertical, mû par un mouvement d'horlogerie. On plonge le bloc métallique dans une cuvette contenant de l'eau douce ou de l'eau de mer, qui est renouvelée de temps en temps. Les ouvertures et les fermetures de la valve restée libre se traduisent respectivement par des descentes et des élévations de la plume qui trace des lignes descendantes et montantes plus ou moins obliques. Le cylindre fait un tour complet à volonté en huit jours ou en treize heures. Voici les conclusions qui résultent de ces expériences :

1° Un Acéphale ayant vécu un certain temps hors de l'eau et mis en expérience, ne tarde pas en général à exécuter des mouvements d'ouverture et de fer-

meture d'un rythme assez régulier. L'amplitude de ces mouvements est en général assez grande au début et elle diminue ensuite peu à peu. Leur rythme peut être assez régulier ou bien il peut être rapide au début (1 à 8 par quart d'heure), pour se ralentir ensuite (1 par heure ou même moins). Après une période d'arrêt plus ou moins longue, une nouvelle série de mouvements recommence, en général avec un rythme un peu ralenti jusqu'à ce que les valves atteignent leur position habituelle, ouverture assez grande ou fermeture presque totale.

2° Chez les Acéphales dont les valves sont le plus habituellement fermées (*Anodonta, Cardium, Ostrea, Tapes, Unio, Venus*), la diminution d'amplitude des mouvements porte sur l'ouverture, de sorte que peu à peu les valves arrivent à être à peu près complètement en contact, la distance entre leurs bords, antérieur ou postérieur, atteignant 1 millimètre au plus. Elles exécutent alors, à des intervalles plus ou moins éloignées, de très faibles mouvements d'ouverture et de fermeture de même amplitude, qui finissent par cesser; ou bien, dès que les valves ont été rapprochées, les mouvements cessent brusquement.

3° Chez les Acéphales dont les valves sont le plus habituellement ouvertes (*Lutraria, Mya, Solen*) et dont les muscles adducteurs sont homogènes, la diminution d'amplitude des mouvements porte, au contraire, sur la fermeture, de sorte que les valves bâillent de plus en plus, jusqu'à arriver à une position limite à partir de laquelle la fermeture et l'ouverture ont la même amplitude et se produisent à intervalles plus ou moins éloignés.

4° Les mouvements de fermeture sont en général presque aussi rapides que ceux qu'on provoque par excitation mécanique des bords du manteau et durent de quelques dixièmes de seconde à plusieurs secondes, suivant les espèces, tandis que les mouvements d'ouverture sont extrêmement lents (durent de 1 minute à trois quarts d'heure, suivant l'amplitude). Ces derniers mouvements sont en général continus, mais parfois aussi ils présentent des périodes d'arrêt assez courtes; ils sont saccadés, phénomène à peu près constant et très net chez *Pecten varius*, où la rapidité est bien plus grande que chez les autres Acéphales [1].

Ainsi, alors que les valves d'un Acéphale, presque fermées ou largement ouvertes, paraissent immobiles à la simple observation, elles exécutent, à partir de cette position (spécialement l'ouverture), des mouvements d'ouverture et de fermeture incessants dont l'amplitude et le rythme sont variables. Il résulte de ce fait que les muscles adducteurs des Acéphales ne sont à aucun moment au

[1] Il s'agit ici des mouvements ordinaires d'un animal fixé par l'une de ses valves, car dans les mouvements rapides de natation, la partie nacrée du muscle adducteur n'intervient pas pour ralentir l'ouverture des valves sous l'action de l'élasticité du ligament interne. Ainsi, au cours de la natation, la fermeture des valves ne dure que quelques centièmes de seconde et l'ouverture quelques dixièmes; tandis que s'il reste en place, la durée de l'ouverture atteint plusieurs minutes, celle de la fermeture étant beaucoup plus rapide.

repos complet, tendus plus ou moins par la résistance du ligament élastique interne, dont la déformation varie; ils la surmontent plus ou moins complètement et à intervalles assez réguliers. Le ligament élastique joue en somme vis-à-vis de ces muscles le rôle de muscles antagonistes contrariant constamment leur action, avec une intensité variable. Ces conditions de distension constante, avec contractions et relâchements intermittents, sont très probablement néces-

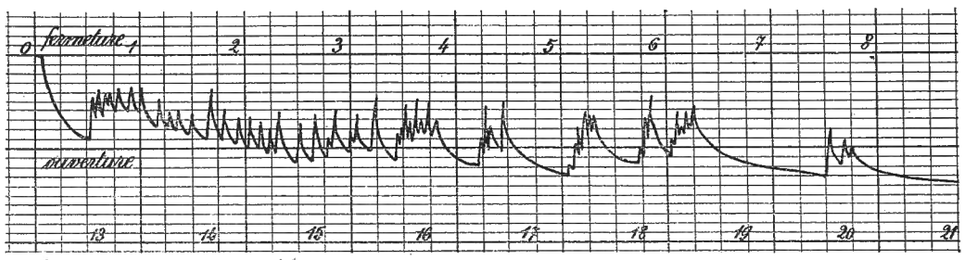


FIG. 8. — Rythme des mouvements de fermeture et d'ouverture de *Lutraria elliptica* placée autant que possible dans les conditions physiologiques. Le temps est marqué en heures. Amplification des mouvements du bord de la valve mobile = 1,7. Mars 1906.

saires à la vie des muscles adducteurs, en accord avec le principe de physiologie générale : « Tout organe qui ne travaille pas s'atrophie » (fig. 8 et 9).

La plupart des Acéphales à muscles adducteurs hétérogènes, sortis de l'eau, maintiennent leurs valves complètement fermées aussi longtemps qu'ils le peuvent, pour ne pas laisser échapper l'eau qu'ils renferment et qui est nécessaire à l'entretien de leur vie. Dans ces conditions, leurs muscles adducteurs résistent à un effort souvent considérable et pendant un temps parfois très long,

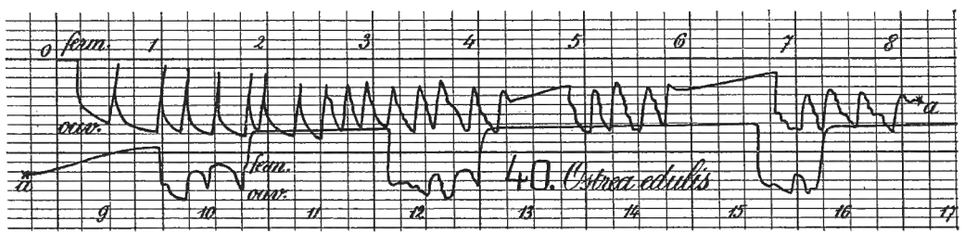


FIG. 9. — Graphique analogue au précédent pour *Ostrea edulis*. Novembre 1905.

ainsi que le montre le tableau suivant, indiquant, pour quelques Mollusques retirés de l'eau, le nombre de jours pendant lesquels ils peuvent rester fermés (2) et l'effort musculaire constant, total ou rapporté à un centimètre carré de surface de section, que doit développer la contraction de leurs muscles adducteurs. En réalité, ainsi que cela sera établi plus loin, la partie nacrée intervient seule

(2) Mollusques placés sous une cloche avec éponge mouillée pour éviter la dessiccation.

pour le maintien de la fermeture des valves. Certains Mollusques, s'étant ouverts une première fois, se refermaient ensuite, pour se rouvrir encore, et ainsi de suite jusqu'à leur mort (*Anodonta, Cardium, Mytilus, Pecten*).

D'autres ne s'ouvraient qu'au moment de leur mort (*Dosinia, Ostrea*). Dans le tableau qui suit, on a compté seulement le temps jusqu'à leur première ouverture. Les expériences ont été faites à la fin de l'hiver 1905-1906.

Nom des Mollusques.	Nombres de jours pendant lesquels ils peuvent rester fermés.	Surfaces de la section droite des muscles adducteurs évaluées en cent. carrés.		Efforts musculaires évalués en grammes par centimètre carré de section.		
		Totale.	Partie nacrée.	Totaux.	Rapportés à la surface totale.	Rapportés à la surface de la partie nacrée.
Anodonta cygnea . .	2 à 3	0,80	0,35	100	125	285,7
Cardium edule . . .	5 à 8	0,35	0,06	25	71,5	416,6
Cardium Norvegicum .	4 à 6	0,90	0,23	130	144,4	565,2
Dosinia exoleta . . .	20 à 30	0,85	0,33	800	941	2400
Mytilus edulis . . .	6 à 8	0,50	0,20	490	980	2450 (*)
Ostrea edulis	20 à 30	1,30	0,58	325	250	560,3
Pecten maximus . . .	2 à 3	10,20	1,20	500	49	416,6
Unio tumidus	2 à 3	0,87	0,23	225	259	978,3

(*) Chez *Mytilus*, la partie nacrée et la partie vitreuse du muscle adducteur postérieur ont un aspect et une structure très voisines et la partie vitreuse intervient notablement pour le maintien de la fermeture des valves; ce chiffre est donc trop élevé.

En examinant les données de ce tableau, on voit qu'il serait antiphysiologique de supposer que les muscles adducteurs font équilibre à la résistance élastique du ligament, parfois considérable, par une contraction active volontaire. Les recherches de Parnas (1910) et de Bethe (1911) ont confirmé ce point de vue d'une façon incontestable. Parnas a constaté, par l'étude du métabolisme respiratoire chez les Anodontes dont les muscles adducteurs restaient contractés en soutenant une charge maximale pendant plusieurs heures, que cet état de contracture ne correspond à aucune élévation du taux de ce métabolisme. Pour exécuter ce travail statique, les muscles adducteurs consomment une quantité d'énergie de l'ordre de grandeur de 10^{-4} à 10^{-5} par rapport à celle qui serait nécessaire à un muscle strié pour soutenir la même charge pendant le même temps. Bethe con-

firme les résultats de PARNAS sous une forme différente : Des Anodontes à l'état de jeûne, dont les muscles adducteurs résistaient à une traction de 500 grammes pendant plusieurs jours, n'ont pas diminué de poids. Pour soutenir une pareille charge, un muscle strié en tétanos devrait brûler neuf fois plus de sucre que n'en renferme la masse totale de ces Lamellibranches. Plus récemment, il a été constaté que le galvanomètre à corde, très sensible, ne décèle aucun courant dans les muscles en état de contracture (sperrung). Il y a donc lieu de rechercher comment ces muscles arrivent à remplir leur triple fonction indiquée au début de ce chapitre.

Les anciens zoologistes, d'après BRONN, avaient remarqué la constitution hétérogène des muscles adducteurs de la plupart des Acéphales et ils considéraient la partie blanc-nacrée comme une sorte de ligament dont l'élasticité, en luttant contre celle du ligament d'union des valves, permettait à l'autre partie vitreuse de se comporter comme les muscles ordinaires.

Les expériences très instructives de COUTANCE et de JHERING, faites indépendamment en 1878 sur des *Pecten*, ainsi que celles de JOLYET et SELLIER en 1899, ont précisé ces notions. Elles ont montré nettement que, chez ce Mollusque, le muscle principal, d'aspect vitreux, sert exclusivement à fermer rapidement les valves et que celles-ci, une fois fermées, sont maintenues dans cette position par la tonicité du petit muscle nacré qui, cependant, peut se contracter très lentement et assurer cette fermeture. J'ai répété la plupart des expériences de ces auteurs et je suis arrivé aux mêmes résultats.

1. Si, sur un *Pecten* bien vivant et maintenu demi-ouvert, on coupe le petit muscle nacré, immédiatement les valves s'ouvrent complètement. Par une excitation mécanique (piqûre) ou le courant induit d'une bobine, porté directement sur lui ou sur les bords du manteau, on détermine une fermeture rapide et momentanée des valves.

2. Si l'on répète la première partie de l'expérience dans les mêmes conditions, en coupant le muscle vitreux, les valves se ferment lentement, mais d'une façon durable.

3. Chez un *Pecten* en train de mourir et ouvert, dont le petit muscle nacré est devenu inexcitable mécaniquement et électriquement, on peut déterminer la fermeture rapide des valves par une excitation électrique du gros muscle vitreux, mais celle-ci est de très courte durée. On peut constater en effet, chez un *Pecten* en train de mourir, que l'excitabilité du muscle nacré aux divers agents disparaît bien avant celle du gros muscle vitreux. Avec COUTANCE, nous résumerons ces propriétés par les quelques mots suivants : « *Le muscle strié ramène, le muscle lisse retient* ».

Cet auteur, partant des faits qu'il avait si bien établis pour le *Pecten maximus*, n'a pas hésité à les étendre aux autres Acéphales, mais sans les confirmer par des expériences directes. PLATEAU (1884) n'ose les accepter pour ceux dont

la portion nacrée ne constitue qu'une bordure étroite du côté externe de chaque muscle adducteur (*Cardium, Tapes, Venus*). En outre, il y a lieu de se demander quelles sont les propriétés des muscles adducteurs homogènes, nacrés ou vitreux. Il était donc nécessaire de faire des expériences chez diverses autres espèces d'Acéphales pour voir ce qu'il y a de fondé dans l'hypothèse de COUTANCE. C'est ce que j'ai cherché à faire malgré les difficultés qu'il y a parfois à surmonter.

1. Chez les autres Pectinidés, chez les Limes et les Anomies, la très grande analogie de la structure de leurs deux parties musculaires permet d'admettre l'identité de leurs fonctions.

2. Chez les Huîtres, il en est encore de même. En effet, si après avoir enlevé, avec une pince coupante, toute la partie des valves plus éloignée de la charnière que le muscle adducteur, on sectionne avec précaution la partie nacrée de ce muscle de façon à ne pas endommager la partie vitreuse, on voit presque aussitôt les valves s'écarter lentement. En excitant les bords du manteau du Mollusque, on détermine de nouveau le rapprochement momentané des valves, comme chez le *Pecten*. Cela montre bien que la partie vitreuse seule du muscle adducteur est incapable de lutter un certain temps contre la résistance élastique du ligament. On peut faire l'opération inverse, c'est-à-dire conserver la partie nacrée du muscle adducteur et supprimer la partie vitreuse, après avoir pratiqué une fenêtre à la valve plane, immédiatement en avant de l'insertion de ce muscle, en prenant bien garde de ne pas léser le péricarde, adhérant à la partie libre de ce muscle orientée vers la charnière. On constate que dans ces conditions les valves de l'Huître restent fermées pendant longtemps.

Chez *Cardium edule, Tapes decussatus, Venus verrucosa,* j'ai constaté qu'après la section de la partie vitreuse des muscles adducteurs, les valves restent fermées et présentent à l'ouverture une grande résistance, tandis qu'après la section de leur partie nacrée, elles s'ouvrent lentement et que si elles peuvent se refermer par excitation du manteau, cette fermeture est de courte durée. Il était intéressant de répéter ces expériences chez les Acéphales dont les muscles adducteurs ne présentent pas une différenciation nette en deux parties.

Chez *Anodonta cygnea,* où le muscle adducteur postérieur est seul nettement différencié en deux parties d'aspect différent, mais dont la structure est analogue, la section des parties externes de ces deux muscles est cependant suivie d'une ouverture assez rapide, quoique ne débutant pas tout à fait immédiatement après la section de ces parties, tandis que celles des parties internes permet au Mollusque de rester fermé pendant plusieurs jours.

Chez *Mytilus edulis,* dont le muscle adducteur postérieur, seul à considérer au point de vue physiologique, est différencié en deux parties, distinctes seulement au point de vue de l'aspect, mais dont la structure est identique à celle de la partie nacrée des muscles adducteurs des autres Acéphales, ni la section de la partie interne, ni celle de la partie externe n'amènent l'ouverture des valves, qui

restent cependant un peu moins longtemps fermées quand c'est la partie externe qui a été sectionnée. D'ailleurs, chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont homogènes, les valves bâillent habituellement et ne peuvent rester longtemps fermées s'ils sont analogues à la partie vitreuse des muscles adducteurs de l'Huître, par exemple (*Lutraria elliptica, Pholas dactylus, Solen*), tandis qu'elles peuvent rester fermées longtemps s'ils sont analogues à la partie nacrée du muscle adducteur du même Mollusque (*Mya arenaria, Mya truncata*).

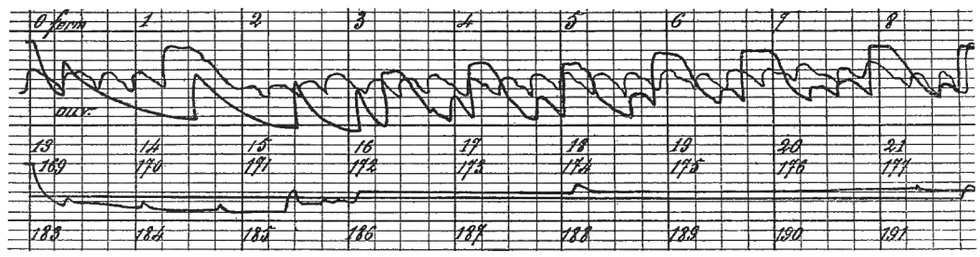


FIG. 10. — Rythme des mouvements de la valve plane d'une Huître mutilée (partie vitreuse du muscle adducteur supprimée). Le temps est marqué en heures. Amplification du mouvement =1,7. Dans la partie supérieure de la figure, le trait le plus gros correspond au début de l'expérience. Dans la partie inférieure, on voit les derniers mouvements avant l'ouverture définitive des valves. Décembre 1905.

J'ai répété les expériences précédentes chez quelques Acéphales en inscrivant les mouvements des valves sur un cylindre par la méthode qui vient d'être indiquée. Les graphiques obtenus font encore mieux ressortir les modalités de la contraction et du relâchement des deux parties des muscles adducteurs.

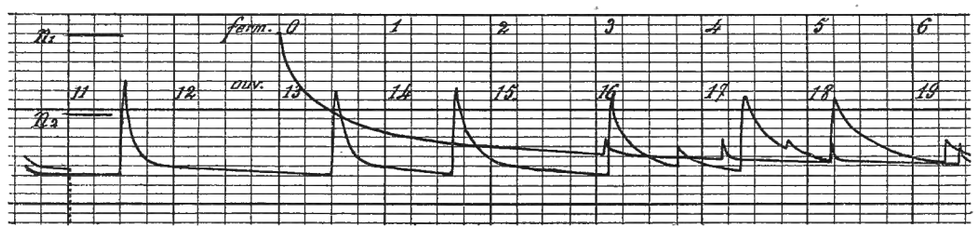


FIG. 11. — Même graphique pour une Huître dont la partie nacrée a été supprimée. Amplification des mouvements =1,7. n_1, niveau correspondant à la fermeture des valves; n_2, niveau correspondant à une autre série des mouvements qui n'a pas été représentée. Décembre 1905.

Chez les Huîtres dont on a désinséré de la valve plane, soit la partie nacrée, soit la partie vitreuse du muscle adducteur, la vie continue pendant une dizaine de jours, avec des mouvements de la valve plane libre plus ou moins étendus et réguliers, comme ceux qui se produisent chez les animaux intacts. Mais, en comparant les graphiques, on constate que les formes des courbes des fermetures-ouvertures sont très différentes. Lorsque la partie nacrée du muscle adducteur est conservée, les fermetures presque complètes une fois réalisées durent un

temps parfois assez long (courbes à plateau), tandis que si la partie vitreuse est seule conservée, l'ouverture se produit dès que la fermeture a été réalisée (courbes à sommet très aigu) (fig. 10 et 11). Chez les Anodontes et les Unios, j'ai fait des constatations analogues.

Pour plus de précision, j'ai enregistré encore le relâchement progressif des deux parties des muscles adducteurs, sous l'influence de l'élasticité du ligament, chez des Acéphales complètement éviscérés, où, par conséquent, ces muscles ont complètement perdu toute relation avec le système nerveux central ganglionnaire. Voici les résultats de ces expériences :

Quand les parties vitreuses sont seules conservées, leur relâchement débute immédiatement et se continue avec une vitesse régulièrement décroissante (courbes à concavité supérieure). Quand, au contraire, les parties nacrées sont seules conservées, leur relâchement ne commence qu'au bout d'un temps assez long (plusieurs heures) et variable avec les espèces; il se continue ensuite régulièrement et avec une très grande lenteur.

Quand, enfin, les deux parties des muscles adducteurs sont conservées, leur relâchement se fait, comme dans le cas précédent, avec plus de lenteur; ce qui montre le rôle très peu important de la tonicité des parties vitreuses pour le maintien de la fermeture des valves.

Chez l'Huître et chez le *Pecten* en particulier, le relâchement du muscle complet ne se fait pas régulièrement; il est entrecoupé de nombreux mouvements spontanés ayant, par périodes, un rythme assez régulier. Parfois encore, un relâchement incomplet du muscle adducteur étant effectué, celui-ci revient lentement à une longueur moindre et la conserve un certain temps avant de se relâcher tout à fait (fig. 12). Je n'ai observé ces mouvements spontanés qu'avec le muscle adducteur complet et jamais quand l'une de ses parties est supprimée.

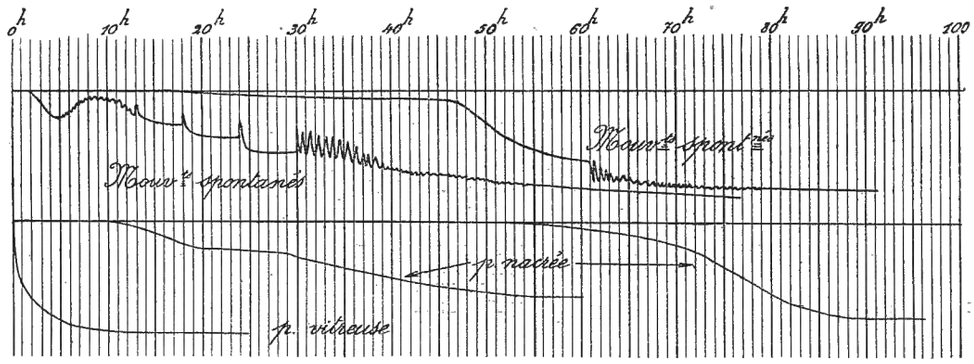


FIG. 12. — Courbes de relâchement des muscles adducteurs de l'Huître complètement éviscérée sous l'influence de la traction exercée par l'élasticité du ligament d'union des valves. Temps marqué en heures. Amplification du mouvement de la valve libre =1,7. En haut, deux courbes avec le muscle adducteur entier qui présente des mouvements spontanés. En bas, deux courbes avec la partie nacrée seule conservée et une avec la partie vitreuse.

Le muscle adducteur, maintenu humide par le voisinage d'un tampon de coton imbibé d'eau de mer, n'était soumis à aucune cause d'excitation appréciable (contact, variation de température, vibrations); c'est pourquoi je considère ces mouvements comme spontanés et en rapport avec la présence de cellules nerveuses dans la partie nacrée du muscle adducteur. D'autres constatations viendront à l'appui de cette supposition.

La conclusion qui résulte de ces expériences est la suivante : *Chez les Acéphales dont les muscles adducteurs sont nettement différenciés en deux parties d'aspect nacré et vitreux, la tonicité de la partie nacrée assure à elle seule le maintien de la fermeture des valves et le système nerveux central ganglionnaire n'a aucune action pour augmenter sa valeur. La tonicité de la partie vitreuse fait juste équilibre, et encore pendant un temps assez court, à l'élasticité du ligament.* L'observation suivante vient corroborer cette conclusion et montrer que le système nerveux central ganglionnaire n'a qu'une part insignifiante dans le maintien de la fermeture des valves, alors qu'il intervient au contraire d'une façon importante pour leur ouverture. Chez les Anodontes et les Unios, pendant la période d'hibernation (novembre à avril), alors que les Mollusques sont engourdis, j'ai constaté en effet que les valves restent constamment fermées; leurs bords postérieurs bâillent à peine pour livrer passage à des siphons rudimentaires. Pendant la période d'activité (avril à novembre), leurs valves bâillent, au contraire, fréquemment d'une façon notable.

Nous venons d'établir les rôles respectifs de deux parties des muscles adducteurs pour la fermeture des valves ouvertes et pour le maintien de cette fermeture, soit sous l'influence de la volonté de l'animal, soit sous l'action d'une excitation portée sur les bords du manteau. Il nous reste encore à indiquer comment elles se comportent, lors de l'ouverture des valves fermées, sous l'influence de l'élasticité du ligament de la charnière. Le maintien de la fermeture des valves étant assuré par la contraction tonique des parties nacrées des muscles adducteurs, l'ouverture sera assurée par l'arrêt de cette contraction tonique sous l'influence de la volonté de l'animal, l'élasticité du ligament pouvant alors lutter efficacement contre la tension produite par les parties vitreuses. Cette ouverture se produit toujours très lentement et dure une dizaine de minutes; elle est comparable à celle qui se produit quand les parties nacrées sont supprimées. C'est donc simplement le relâchement lent des parties vitreuses qui intervient pour la ralentir, la contracture des parties nacrées ayant disparu sous l'action de la volonté de l'animal. Chez les Pectinidés, l'ouverture est bien plus rapide, et cependant, étant donné le relâchement encore bien plus rapide du muscle vitreux strié contracté (voir plus loin), le maintien d'une certaine tension du muscle nacré doit intervenir pour la ralentir (3). Quant à l'ouverture rapide, nécessaire pour la locomotion

(3) J'ai constaté, en effet, avec COUTANCE, qu'après désinsertion du muscle adducteur de la valve plane, la partie vitreuse arrive à son état de repos en s'allongeant et la partie nacrée en se raccourcissant, par rapport à leurs longueurs respectives dans la position de

du *Pecten par claquement* des valves, elle nécessite sûrement la mise hors fonction totale du muscle nacré.

A l'époque où j'ai publié mon mémoire (1909), je ne connaissais pas un travail de PAWLOW datant de 1885 et ayant trait au mécanisme de l'ouverture des valves de l'Anodonte. Il a établi le fait capital suivant : *La disparition du tonus des muscles adducteurs peut être obtenue artificiellement par une excitation portée sur certains nerfs se rendant à ces muscles.* Il s'agit là d'une *décontraction (détonisation) active ou provoquée des muscles adducteurs*, alors que dans les muscles striés volontaires, celle-ci est entièrement passive et se produit automatiquement lors de la cessation de l'excitation. Comme ce travail paraît avoir été assez ignoré, j'en citerai quelques conclusions :

1° L'excitation réflexe du muscle adducteur postérieur, portée sur le manteau et dont le centre est le ganglion viscéral, provoque un tonus prolongé de ce muscle et l'extirpation de ce ganglion n'amène pas une cessation immédiate du tonus, qui ne disparaît qu'après plusieurs heures.

2° L'excitation des connectifs cérébro-viscéraux (fermetures de courant continu, chocs d'induction répétés) entraîne une série de relâchements et de contractions du muscle adducteur postérieur, aboutissant finalement à un relâchement complet (ouverture des valves). Cette ouverture n'est pas produite par une *action d'arrêt* sur le ganglion viscéral, puisque l'extirpation de ce ganglion n'entraîne pas une ouverture rapide des valves, comme il a été dit. En conséquence, les connectifs cérébro-viscéraux établissent non seulement une relation entre ces deux paires de ganglions, mais aussi une relation directe entre les ganglions cérébroïdes et le muscle adducteur postérieur. Si l'on sectionne les connectifs cérébro-viscéraux, après quelques contractions et relâchements, le muscle adducteur entre finalement de nouveau en tonus. Alors, par excitation de leur extrémité sectionnée, ce muscle, après quelques contractions, entre de nouveau en relâchement.

3° Le muscle adducteur antérieur se comporte d'une façon analogue à l'adducteur postérieur.

4° L'excitation de nature chimique des connectifs cérébro-viscéraux produit en général un relâchement continu des muscles adducteurs, sans phases de contraction interposées.

5° Le ganglion viscéral commande seulement la contraction du muscle adducteur postérieur, tandis que le ganglion cérébroïde commande aussi bien les contractions que les relâchements des deux muscles adducteurs; les relâchements seraient probablement d'origine dyspnéique.

6° PAWLOW, n'ayant pas trouvé de cellules nerveuses sur le trajet des connectifs cérébro-viscéraux et leur section ne changeant rien à la courbe de relâche-

---

fermeture des valves. Il s'agit donc ici d'une tension de nature purement élastique, créée par l'allongement du muscle et d'autant plus grande que sa longueur est plus petite par rapport à l'allongement. J'ai décrit, dans l'introduction, la disposition spéciale des muscles nacrés telle que la longueur de leurs fibres soit le plus réduite possible.

ment du muscle adducteur, en conclut que la théorie générale du relâchement des muscles par un phénomène d'arrêt est inadmissible dans le cas particulier des muscles adducteurs. Il pense à une action spéciale directe de fibres nerveuses sur les fibres musculaires.

V. Uexküll (1911-1912), sans avoir connu, sans doute, comme moi-même, le travail de Pawlow, puisqu'il ne le mentionne pas, a fait une étude très complète du fonctionnement de la partie nacrée du muscle adducteur de *Pecten maximus* et de ses rapports avec le système nerveux. Je parlerai seulement ici du mécanisme de l'ouverture des valves et renverrai au chapitre III pour ce qui concerne la double propriété de ce muscle, à savoir le *raccourcissement lent* et l'aptitude à acquérir une *rigidité* (sperrung) qui s'oppose à tout allongement ultérieur, et cela à une phase quelconque de ce raccourcissement. Voici les principaux faits qu'il a mis en évidence :

1° L'ouverture des valves est sous la dépendance de la masse nerveuse ganglionnaire buccale (ganglions cérébroïdes + ganglions pédieux). En excitant mécaniquement toute la région buccale (depuis le pied jusqu'au foie et y compris le péricarde), c'est-à-dire les filets nerveux afférents à la masse buccale, on provoque, par voie réflexe, l'ouverture rapide et complète des valves. Pawlow avait obtenu un résultat analogue chez l'Anodonte.

2° Alors que chez l'Anodonte, les deux connectifs cérébro-viscéraux ont le même rôle vis-à-vis du muscle adducteur postérieur, c'est-à-dire conduisent côte à côte aussi bien les excitations provoquant le relâchement du muscle que celles provoquant sa contraction et sa sperrung, d'après Pawlow, ils ont un rôle pour ainsi dire inverse sur le muscle nacré du *Pecten*, d'après Uexküll. En effet, sur un *Pecten* ouvert, l'excitation électrique du connectif gauche, séparée ou non de la masse nerveuse buccale, provoque la fermeture durable des valves, c'est-à-dire le raccourcissement et la sperrung du muscle nacré; tandis que sur un *Pecten* fermé ou incomplètement ouvert, l'excitation électrique du connectif droit provoque le relâchement complet du muscle et la perte de sperrung (4). L'excitation remplace ici l'influx nerveux normal de la masse nerveuse buccale, destinée à provoquer l'ouverture des valves.

3° Pour Uexküll, et contrairement à ce qui existerait chez l'Anodonte, d'après Pawlow, la masse nerveuse buccale n'aurait pas de rapport direct avec le muscle nacré, mais serait seulement en connexion avec le ganglion viscéral qui envoie des filets nerveux à ce muscle. Partant de cette supposition, il élabore une théorie du réflexe de la cessation de la sperrung du muscle nacré, permettant d'expliquer le rôle différent des deux connectifs cérébro-viscéraux, mais en faisant intervenir des phénomènes de propagation d'influx nerveux du muscle vers

(4) On peut considérer cette spécialisation des fonctions de fermeture et d'ouverture des valves, dans chacun des connectifs cérébro-viscéraux du *Pecten*, comme un perfectionnement en rapport avec la nécessité, pour cet Acéphale, de pouvoir fermer et ouvrir ses valves à un rythme rapide lors de la natation.

le *ganglion viscéral-réservoir*, d'intensité variable et difficilement contrôlables. Buddenbrock, dans son schéma, reproduit par Bertil Hanstrom (fig. 206, p. 207), admet, comme Pawlow, un rapport direct entre la masse nerveuse buccale et le muscle nacré.

Chez *Mytilus edulis*, après sectionnement des connectifs cérébro-viscéraux, les mouvements d'ouverture et de fermeture des valves se produisent encore. Les ganglions cérébroïdes n'interviennent pas dans ces conditions. Chez ce Mollusque, l'excitation du bord du manteau, au niveau du milieu du corps, provoque l'ouverture des valves.

Ainsi, le relâchement des muscles adducteurs, entraînant l'ouverture des valves, se fait probablement de façons différentes chez les divers types d'Acéphales et il y aurait lieu de le réétudier systématiquement.

III. — PROPRIETES SPECIALES DES PARTIES NACREES DES MUSCLES ADDUCTEURS

Coutance a eu le mérite de pousser assez loin l'analyse du mode de fonctionnement de la partie nacrée du muscle adducteur du *Pecten* et ses observations ont contribué beaucoup à la connaissance des muscles à fonction tonique ou muscles à sperrung des auteurs allemands. Je dois d'abord citer ici textuellement quelques passages de son mémoire relatifs à cette question très importante :

« Quand on mettait ainsi en expérience un animal un peu affaibli [5], après avoir sectionné le muscle vitreux strié, le rapprochement des valves ne commençait plus spontanément, la charnière contrebalançant ce qui restait d'énergie. Mais, quand on abaissait la valve supérieure, le muscle nacré la retenait au point où on la lui présentait, et quand on la conduisait jusqu'à fermeture, elle était encore retenue avec force. Le même phénomène se présente chez l'animal intact, mais très affaibli. Les valves sont très écartées; le muscle strié, qui n'est plus capable de contraction, ne peut plus déterminer, aider même celle du muscle nacré; les valves restent béantes. Cependant, le muscle nacré est encore susceptible d'efforts. Trop faible pour lutter lui-même contre le ligament, il peut cependant rester contracté, quand on l'a aidé à se raccourcir, en ramenant avec le doigt la valve supérieure; il la retiendra même avec force. Il faut quelquefois attendre un certain temps avant que le muscle nacré se soit raccourci à la distance où on lui présente les valves. On peut abréger ce temps en imitant la manœuvre du muscle strié avec les doigts qui rapprochent les valves et les laissent s'écarter plusieurs fois de suite, jusqu'à ce que le muscle nacré se soit décidé à les retenir à la distance choisie.

» C'est là, dans le muscle nacré, une étrange décomposition de la puissance musculaire. Il perd la force de se contracter dans les conditions où il l'aurait fait jusque-là, c'est-à-dire en triomphant de la charnière, et quand on l'a artificiellement amené à contraction, il retient la valve malgré la force contraire du ligament. *On dirait un nœud incapable de se faire seul, mais capable de résister à la traction, ou bien un verrou que l'on pousse et qui demeure et agit passivement.* »

---

[5] *Pecten* dont les valves bâillaient et entre lesquelles on avait introduit un corps étranger capable de s'opposer au rapprochement de ces valves.

De cette citation on peut tirer les deux conclusions suivantes :

1° Le muscle nacré du *Pecten* peut non seulement se contracter lentement sous l'influence d'une excitation convenable (*raccourcissement actif*), mais il peut aussi adapter automatiquement sa longueur à toute diminution de la distance entre les insertions de ses extrémités (*raccourcissement passif*). Ce raccourcissement passif, qui se produit très rapidement, me paraît dépendre bien plus de son élasticité de distension (voir note, p. 957), que de sa contraction proprement dite, car celle-ci est très lente, comme cela sera montré au chapitre IV.

2° Ce muscle peut encore, à une longueur quelconque, acquérir rapidement un *état de rigidité* qui le rend apte à résister à une traction importante.

Coutance, en faisant des expériences sur la force de contraction du muscle adducteur du *Pecten maximus*, a vu parfois le muscle soumis à une traction trop forte, se rompre en pleine tension, au lieu de se laisser distendre, et à une longueur très inférieure à celle qu'il pouvait acquérir lors de l'ouverture complète des valves. J'ai fait la même constatation chez *Pecten maximus* et *Pecten varius*, et l'on sait que la partie vitreuse, dans ces conditions, offre une résistance insignifiante vis-à-vis de celle de la partie nacrée. La résistance à la rupture du muscle nacré de ces Acéphales, en état de rigidité ou tonus, atteint 10,000 à 11,500 grammes par centimètre carré de surface de section, mesurée sur celui-ci dans la position de fermeture des valves.

J'ai répété avec succès cette expérience sur le *Pecten* frais éviscéré complètement dans la position d'ouverture des valves, et dont la partie vitreuse du muscle adducteur avait été sectionnée. J'ai pu également la répéter chez l'Anodonte, l'Huître, la Moule et l'Unio. Si, chez l'un de ces Mollusques éviscérés, dont les parties vitreuses des muscles adducteurs ont été sectionnées et dont les parties nacrées sont relâchées presque complètement sous l'action de la charnière, on rapproche un peu les valves avec les doigts et qu'on les enlève rapidement, on voit les valves s'écarter de nouveau, mais sans reprendre exactement leur position primitive; elles restent un peu moins fermées. Si l'on a maintenu pendant quelques secondes, les valves ne s'écartent plus ou très peu lorsqu'on enlève les doigts, et elles restent plusieurs minutes dans cette position avant de se relâcher de nouveau très lentement.

En tenant compte des vitesses très différentes de la contraction des parties nacrées et vitreuses des muscles adducteurs et aussi de la diminution très nette de la rapidité de fermeture des valves qu'entraîne la désinsertion des parties nacrées (voir chapitre IV), on peut comprendre ainsi le mécanisme de la fermeture des valves et de son maintien prolongé : lors d'une excitation, ou sous l'influence de la volonté de l'animal, *les parties vitreuses des muscles adducteurs ramènent rapidement les valves au contact, en déployant une assez grande force, mais à chaque instant de leur contraction, elles sont aidées dans leur effort par la tension élastique passive des parties nacrées due à leur distension mécanique* (voir note, p. 957). *Dès la fermeture accomplie, les parties vitreuses se relâchent,*

alors que les parties nacrées se raidissent dans leur position atteinte et maintiennent leur longueur d'une façon en quelque sorte passive, qu'on peut comparer à l'action du cliquet sur la roue motrice d'une grue ou d'un treuil, qui l'empêche de revenir en arrière lorsqu'elle a avancé d'une dent (6).

Chez les Acéphales pourvus de muscles adducteurs homogènes d'aspect vitreux (*Pholas, Lutraria, Solen*), la fermeture des valves est assez rapide, mais ne peut qu'être de courte durée, comme il est très facile de le constater; leur ouverture doit être purement passive et non commandée par un processus d'inhibition.

Pour mieux faire comprendre les propriétés spéciales de la partie nacrée des muscles adducteurs, je crois devoir rappeler d'abord des notions qui ne sont pas encore familières à beaucoup de zoologistes et même de physiologistes, en m'inspirant des données reproduites dans l'excellent travail d'Uexküll.

Fick (1882) et, à sa suite, la plupart des anciens physiologistes, considéraient le muscle squelettique comme un simple moteur thermique créant, par une consommation d'énergie, une tension interne capable, soit de tenir en équilibre une résistance externe (travail statique), soit, par son raccourcissement, de déplacer le point d'application d'une résistance externe vaincue temporairement (travail dynamique), la tension interne acquise par le muscle variant en raison de la valeur des résistances externes à équilibrer ou à vaincre, par suite d'une régulation dans la dépense d'énergie (comme pourrait le faire un moteur à gaz perfectionné).

Plus récemment, G. Weiss (1910) compare le muscle à un double moteur thermique dont chacun peut fonctionner d'une façon indépendante. Soit, par exemple, à soulever une charge ; le premier moteur maintiendra la charge en équilibre, tandis que le second déplacera cette charge, préalablement équilibrée, avec une certaine vitesse. Dans cette conception apparaissent séparées les deux fonctions du muscle : *soutenir* et *mouvoir*. Le raccourcissement qui produit le mouvement n'est plus une conséquence immédiate de la fonction qui met le muscle en équilibre avec la charge à soulever. Cette dernière fonction, dit Uexküll, ne doit pas être appelée *tension interne*, puisqu'elle ne provoque aucun raccourcissement, et il la qualifie de *sperrung interne*. Dans ce terme, il faut entendre « un état du muscle qui le rend capable de vaincre des résistances externes jusqu'à un certain degré ».

Grützner (1904), en considérant les muscles lisses cavitaires (estomac, ves-

(6) Ma conclusion en 1909 (pp. 411-412 de mon mémoire) était identique à celle-ci quant au mécanisme du maintien de la fermeture des valves (action du cliquet sur la roue motrice d'une grue); elle en différait en ce qui concerne la fermeture des valves, car je faisais intervenir aussi le mécanisme d'encliquetage dans le muscle nacré pour l'aide à l'action du muscle vitreux, avec quelques réserves. J'ai reconnu depuis que sa contraction est trop lente pour intervenir d'une façon efficace et que l'élasticité d'extension intervient d'une façon certaine.

sie), capables d'exercer une pression déterminée avec des capacités variables, correspondant par suite à des degrés différents de raccourcissement de leurs fibres, avait représenté ainsi leur fonctionnement :

> Soit un cordon de caoutchouc élastique tendu, supportant une charge munie d'un crochet pouvant s'accrocher à une série d'encoches disposées le long d'une tige verticale. L'élasticité du cordon mise en jeu (analogue comme effet à une contraction) peut soulever d'abord la charge et la déposer ensuite à un niveau donné par accrochage, quand la contraction cesse, et ensuite se décrocher lui-même. Le cordon a fourni un travail de soulèvement et n'en fournit plus dès que la charge est accrochée et il n'a plus aucune tension interne quand il se décroche. Dans ce modèle, la charge peut être maintenue à n'importe quelle hauteur sans faire appel à une force élastique. Il suppose que les cellules-fibres contractiles peuvent, à n'importe quelle longueur, par des mécanismes de fixation interne, faire de même, et cela aussi bien à l'aller qu'au retour, c'est-à-dire aussi bien dans leur raccourcissement que dans leur allongement.

La conception de G. Weiss sur le fonctionnement des muscles squelettiques et celle de Grützner sur celui des muscles lisses permettent, dit Uexküll, de supposer (au moins théoriquement) l'existence de deux fonctions indépendantes dans les muscles, le raccourcissement et la sperrung (7) s'accomplissant ou non dans deux appareils séparés.

Les muscles squelettiques, avec la sperrung de Weiss, fournissent un double travail interne, d'abord pour le maintien de la charge, sans déplacement, quoiqu'il ne produise aucun travail externe (travail statique nul au point de vue mécanique) et ensuite pour le déplacement de la charge équilibrée (travail dynamique). Ils fonctionnent donc avec un véritable gaspillage d'énergie. Mais, d'un autre côté, ils sont capables, par une dépense d'énergie appropriée, d'équilibrer exactement la charge à soulever, c'est-à-dire d'adapter leur sperrung aux changements de charge, aussi bien aux augmentations qu'aux diminutions. Ils possèdent une *sperrung glissante*, nécessitant l'intervention d'un mécanisme spécial de régulation par l'intermédiaire du système nerveux.

Les muscles lisses, avec la sperrung de Grützner, travaillent au contraire d'une façon extraordinairement économique; leur travail interne est utilisé seulement pour le raccourcissement qui soulève la charge, la sperrung ne consommant aucune énergie. Cette sperrung reste constante pour toutes les charges soulevées et n'est influencée ni par leur augmentation ni par leur diminution : elle est maximum et nécessite seulement un dispositif simple de blocage et non l'intervention d'un mécanisme de régulation.

Les muscles des animaux les plus divers, Invertébrés et Vertébrés, possèdent en général les deux fonctions autonomes, le raccourcissement et la sperrung, qu'elles soient liées à des fibres anatomiquement séparées ou réunies dans la même fibre, et il est possible de les mettre en évidence. Grützner a montré que

(7) Cette propriété avait été désignée jusqu'alors sous le terme de *tonus*, qui a une signification bien plus étendue et par suite moins précise.

pour les muscles lisses cavitaires elles se manifestent sans aucune dépendance l'une de l'autre (estomac, vessie, sac musculaire du tégument des Siponcles). SHERRINGTON, en opérant sur le muscle squelettique, le vasto-crureus du Chat décérébré, en rapport avec la moelle par son nerf, a mis en évidence un état de contracture spécial, ne conduisant pas au raccourcissement, et qu'il a appelé *tonus plastique*, parce qu'il peut exister à n'importe quelle longueur de ce muscle. Il est en rapport avec une action médullaire, puisqu'il disparaît par la section des racines sensitives de son nerf.

Chez les Invertébrés, il existe des muscles à raccourcissement pur et des muscles à sperrung pure, mais le fait est extrêmement rare, sinon inexistant, chez les Vertébrés. Chez ces derniers cependant, les muscles à contraction rapide se rapprochent du type à raccourcissement pur, tandis que ceux à contraction lente se rapprochent du type à sperrung pure.

Chez les *Pecten*, les deux parties du muscle adducteur, nettement distinctes, ont chacune précisément l'une des deux fonctions à remplir. La partie vitreuse, la plus développée, est le muscle de raccourcissement, et la partie nacrée mince, est le muscle de sperrung. Le muscle nacré réalise le type parfait de GRÜTZNER à sperrung maximum; il est toujours bloqué d'une façon maximum, c'est-à-dire qu'il offre toujours la même résistance à une traction faible ou forte. Les valves d'un *Pecten* étant largement bâillantes et la sperrung ayant disparu dans le muscle nacré, celle-ci est de nouveau déclanchée automatiquement lorsque, par voie réflexe (excitation des bords du manteau), on détermine le raccourcissement du muscle vitreux; mais elle ne l'est plus si le muscle vitreux a été préalablement sectionné et ne détermine pas le rapprochement des valves. Le développement de la sperrung se produit encore automatiquement sur un *Pecten* ouvert quand les valves sont rapprochées, soit par pression des doigts sur leur surface extérieure (COUTANCE), soit par traction du muscle vitreux excité directement. Il y a donc une liaison entre le raccourcissement du muscle vitreux et le développement de la sperrung (UEXKÜLL).

Ce muscle possède aussi la propriété de se contracter lentement sous diverses influences, ce qui lui permet de prendre toute position intermédiaire entre celle correspondant à l'ouverture et à la fermeture des valves et au niveau de laquelle la sperrung s'est développée. La possibilité de prendre une nouvelle longueur, alors que la sperrung reste identique, démontre l'indépendance des deux fonctions du muscle nacré (UEXKÜLL). Une excitation électrique directe du muscle nacré, par le courant induit d'une bobine de Ruhmkorff, détermine une contraction lente qui se continue même après cessation de l'excitation, mais les valves, d'abord fermées, s'ouvrent ensuite très lentement (MARCEAU). Il ne s'est pas développé de sperrung.

Enfin, le muscle nacré possède encore un *raccourcissement passif*. Les valves d'un *Pecten* un peu affaibli étant ouvertes, si on les rapproche par pression des doigts, le muscle nacré se raccourcit et sa longueur s'adapte à cette nouvelle

position (Coutance), avec une sperrung plus ou moins grande. Il faut parfois plusieurs mouvements d'aller et retour pour obtenir ce raccourcissement. Parfois une contraction active lente peut suivre ce raccourcissement passif (Marceau) sous l'influence du muscle vitreux. Le raccourcissement passif est plus rapide que sa contraction et il est dû surtout à la tension élastique qu'il possède et engendrée par sa distension préalable (Marceau). Uexküll l'attribue, au contraire, à une excitation venant probablement des cellules nerveuses intra-musculaires ([8]), puisque la section des nerfs viscéraux ne l'empêche pas. Chez le *Pecten* intact, les nerfs viscéraux, lors d'une excitation électrique, produisent un raccourcissement actif du muscle nacré et le ganglion viscéral peut encore coopérer à cette action.

Double rôle de l'excitation dans le raccourcissement et la sperrung du muscle nacré (d'après Uexküll).

Si l'on sectionne les nerfs viscéraux quand le muscle est complètement relâché, il perd sa sperrung pour toujours. L'excitation des nerfs viscéraux provoque bien encore le raccourcissement lent de ce muscle, mais elle est incapable de rétablir sa sperrung, car après cessation de l'excitation, le muscle se relâche de nouveau complètement sous l'action du ligament d'ouverture des valves. Si les nerfs viscéraux sont coupés pendant que le muscle est en état de sperrung élevée, il conservera sa sperrung et aucune excitation portée sur les nerfs n'est capable de provoquer sa cessation (il faudra un temps très long pour que le muscle commence à se relâcher de nouveau).

Si sur un *Pecten* ouvert, on sectionne les deux commissures cérébro-viscérales, ou, si l'on enlève la masse nerveuse buccale et que l'on excite les bords du manteau, on provoque la fermeture des valves d'une façon durable avec développement de la sperrung dans le muscle nacré. Pour provoquer sa cessation et l'ouverture des valves, il faut exciter électriquement la commissure cérébro-viscérale droite (il a été dit plus haut que le réflexe de la cessation de la sperrung ne se produit qu'après excitation des nerfs centripètes de la masse nerveuse buccale).

Action du muscle nacré sur le muscle vitreux.

Si, sur un *Pecten*, on provoque l'ouverture des valves et la cessation de la sperrung du muscle nacré, par excitation mécanique de la région buccale, et

---

([8]) Ces cellules nerveuses n'ont aucune action pour l'établissement de la sperrung, comme je l'avais supposé autrefois à tort, mais elles permettent d'expliquer les mouvements spontanés que présentent les muscles adducteurs entiers chez les Acéphales complètement éviscérés, lors de leur relâchement, sous l'influence de la traction exercée par le ligament (Huître, *Pecten*).

qu'ensuite on sectionne les nerfs viscéraux, la sperrung de ce muscle a disparu pour toujours et les valves bâillent largement; l'animal ainsi mutilé est devenu très excitable et claque très souvent ses valves. L'extension complète du muscle vitreux par le ligament le rend donc apte à se contracter sous l'influence des excitations les plus faibles (UEXKÜLL). Lors de la natation chez l'animal normal, il est donc nécessaire que le muscle nacré soit mis complètement hors circuit quant à sa sperrung [son élasticité provoquée par la distension doit favoriser néanmoins l'action du muscle vitreux (MARCEAU)].

Mécanisme de la sperrung.

Le mode d'action de la sperrung de la partie nacrée du muscle adducteur du *Pecten* a été d'abord représenté d'une façon assez suggestive par COUTANCE (voir p. 960). Je l'ai comparé, après lui, à l'action du cliquet sur la roue motrice d'une grue, qui l'empêche de revenir en arrière, tout comme le muscle nacré raccourci en sperrung ne peut plus s'allonger par une forte traction exercée sur lui et capable même de le déchirer dans cet état, alors qu'il se laisse raccourcir artificiellement sans difficulté. Mais il s'agit ici d'une simple analogie toute théorique, car on ne trouve pas dans ce muscle une disposition comparable à la roue de sperrung.

D'après UEXKÜLL et NOYONS, la sperrung est caractérisée extérieurement par un durcissement du muscle et sa disparition par un retour à une consistance molle ou à la souplesse. D'après le premier auteur, le muscle nacré du *Pecten* en sperrung a la consistance du cartilage, et en relâchement il devient plus mou et souple. La production et la disparition de la sperrung, pendant lesquelles le muscle devient alternativement dur et mou, font songer, dit-il, à une coagulation et à une liquéfaction alternatives du contenu des fibres musculaires sous l'influence du système nerveux. La sperrung, une fois établie par coagulation, ne réclame pas d'échange de substances (ne consomme pas d'énergie), mais elle a besoin d'une excitation nerveuse durable pour se maintenir intégralement. En effet, chez un *Pecten*, les nerfs viscéraux étant sectionnés au moment de la sperrung élevée, celle-ci se maintiendra pendant trois jours avant de disparaître complètement, mais en baissant cependant plus ou moins régulièrement depuis l'instant de la section. Quand celle-ci vient d'être opérée, ou quelques heures après, à un rapprochement artificiel des valves correspondent un raccourcissement passif et le maintien de la sperrung à cette nouvelle longueur du muscle. Au deuxième jour, alors que les valves bâillent déjà notablement, si l'on répète la même expérience, le raccourcissement est bien encore maintenu, mais avec une très faible résistance, et le moindre effort suffit pour ramener le muscle à son ancienne extension, où il a conservé toute sa résistance à l'allongement. C'est le phénomène de la *longueur fixe* d'UEXKÜLL dont l'explication est encore à trouver.

Dans ces dernières années, de nombreuses observations ont été faites sur les transformations extrêmement rapides des colloïdes et des protoplasmes d'hydrosols en hydrogels, et vice versa, sous l'influence de facteurs mécaniques externes (thixotropie), de modifications du pH et probablement d'autres causes encore inconnues.

A l'aide de ces notions, examinons d'un peu plus près le problème de la sperrung. Le muscle, dans cet état, doit s'opposer à tout allongement, mais doit rester capabale de subir un raccourcissement passif et d'y adapter sa longueur, c'est-à-dire qu'il ne peut prendre une consistance à la fois solide et rigide, mais seulement celle d'une gelée élastique. Or, dans un muscle constitué par des fibres à fibrilles parallèles, une telle transformation du sarcoplasme ne donnera pas grand'chose au point de vue de l'augmentation de la résistance à l'allongement. Il faudrait une coagulation produisant l'effet d'une véritable congélation. Il y a donc lieu de rechercher si, dans la constitution des fibres, il n'existe pas une disposition des fibrilles qui, pour une longueur donnée de celles-ci, assure le maintien de la longueur de la fibre, c'est-à-dire une sorte de dispositif histologique d'arrêt.

Rappelons la constitution des fibres de la partie nacrée des muscles adducteurs : elles ont la forme de cylindres à section circulaire ou elliptique, enveloppées d'un sarcolemme dans l'intérieur duquel sont disposées des fibrilles serrées les unes contre les autres et anastomosées latéralement d'une façon plus ou moins régulière. Elles sont beaucoup plus résistantes que les fibres de la partie vitreuse et leur consistance rappelle assez celle des fibres tendineuses. Les fibrilles limitent, en raison de leurs anastomoses latérales, des espaces losangiques occupés par le sarcoplasme. En envisageant le trajet des fibrilles, y compris leurs anastomoses, on peut les considérer comme constituant plusieurs séries de systèmes de deux groupes de fibrilles enroulées en hélices de sens inverses. D'après ce qui a été dit page 948, la contraction des fibrilles dans le sens de la longueur, qui entraîne un raccourcissement plus grand de la fibre, modifie la forme des espaces losangiques remplis par le sarcoplasme; ils augmentent en largeur et diminuent en longueur. Le relâchement produira une modification inverse.

A une longueur donnée des fibres, si le sarcoplasme prend la consistance d'une gelée suffisamment rigide, les solides losangiques qui le constituent offriront une grande résistance à la déformation; les fibrilles y adhérentes ne pourront non plus s'allonger et il en ser de même pour les fibres. Le muscle sera en état de sperrung et le retour du sarcoplasme à l'état fluide amènera la disparition de cette sperrung. Si l'on rapproche les extrémités d'insertion du muscle en sperrung, les fibrilles de chaque fibre, n'étant plus distendues, pourront obéir à leur élasticité de distension au niveau des bords de chaque petit solide sarcoplasmique losangique et se raccourcir; ces derniers, n'étant plus pressés par les fibrilles dans le sens transversal, se laisseront raccourcir, dans le

sens longitudinal, sans résistance, puisque nous leur avons reconnu une certaine élasticité. Ainsi le raccourcissement passif pourra être obtenu avec maintien de la sperrung.

Bien entendu, je donne cette théorie comme un premier essai d'explication et accepterai avec plaisir toutes les observations qui pourront être faites à son sujet.

IV. — CONTRACTILITE

Pour étudier la contractilité des muscles adducteurs, j'ai employé un dispositif analogue à celui qui m'avait servi pour enregistrer les mouvements d'ensemble des valves pendant une longue durée; la tige légère était remplacée par un fil souple, qui, après un trajet vertical, passait sur une petite poulie de renvoi adaptée au bord droit de la platine du myographe de Marey, avant de s'attacher au levier inscripteur dont les déplacements s'inscrivaient sur un cylindre à axe horizontal, garni de papier enfumé. Le bloc de fer sur lequel était fixé le Mollusque pouvait être placé au besoin dans l'eau douce ou l'eau de mer, pour l'étude des contractions provoquées par excitation mécanique des bords du manteau. L'emploi de l'excitant électrique nécessitait la mise hors de l'eau de l'Acéphale.

A. — Muscles complets pris dans les conditions physiologiques.

Pour faire des enregistrements, il est nécessaire de s'armer de patience, car il faut guetter le moment où le Mollusque, s'étant ouvert spontanément, veut bien attendre qu'on l'excite pour se refermer. J'ai réussi ces enregistrements sur de nombreuses espèces et j'ai même pu en obtenir quelques-uns correspondant à des contractions spontanées.

Voici les conclusions qui peuvent en être tirées :

1° Les excitations électriques produisent des contractions identiques, ce qui n'a pas toujours lieu avec les excitations mécaniques. Mais ces dernières peuvent produire aussi des contractions identiques à celles provoquées par des secousses d'induction, des courants induits ou même à celles que le Mollusque effectue spontanément.

2° La présence de l'eau modifie à peine les courbes de contraction, malgré la résistance qu'elle créée au mouvement de la valve libre, en raison de la faible vitesse de ce mouvement. Il n'en est pas de même chez les *Pecten* où cette vitesse est beaucoup plus grande, et il convient en conséquence d'opérer dans l'air pour avoir la vraie forme des courbes de contraction chez ces derniers.

3° Chez *Anodonta, Cardium, Ostrea, Solen, Tellina, Unio,* les courbes de contraction présentent l'aspect de celles fournies par un muscle strié tétanisé par un courant induit, avec cependant une pente beaucoup plus douce de la ligne d'ascension. La vitesse de fermeture des valves, d'abord nulle, croît très rapide-

ment jusqu'à un maximum qu'elle conserve assez longtemps et se ralentit enfin progressivement (augmentation de la résistance élastique du ligament) jusqu'à devenir nulle au moment où les valves arrivent au contact, ce qui évite le choc de celles-ci.

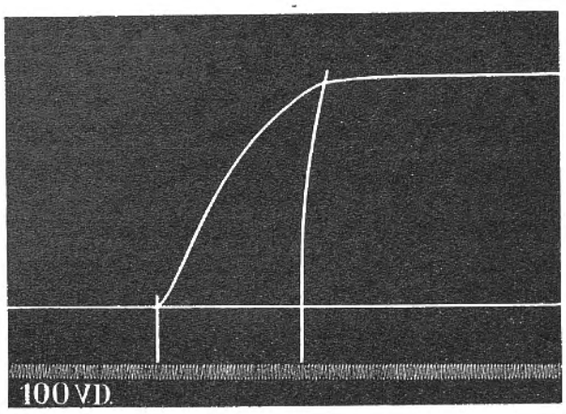


FIG. 13. — *Ostrea edulis* plongée dans l'eau de mer. Fermeture des valves sous l'influence d'une excitation mécanique des bords du manteau. Durée de la fermeture = 0s43. Octobre 1903.

4° Chez *Avicula, Lutraria, Pectunculus, Pinna, Tapes,* la fermeture des valves, après avoir débuté assez rapidement, se continue de plus en plus lentement; la partie terminale de la courbe présente une longue concavité inférieure.

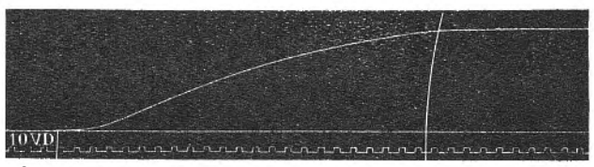


FIG. 14. — *Lutraria elliptica* ouverte dans l'air. Fermeture des valves sous l'influence du courant induit d'une bobine, lancé sur les bords du manteau. Durée de la fermeture = 2s25. Avril 1904.

5° Chez *Dosinia, Mytilus,* la courbe de fermeture se rapproche beaucoup d'une droite peu inclinée sur l'horizontale de départ.

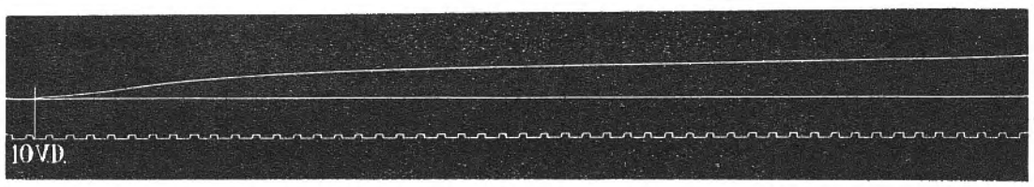


FIG. 15. — *Dosinia exoleta,* traitée comme *Lutraria elliptica.* Durée de la fermeture des valves = 5s4. Avril 1904.

Ces rapidités de contraction, très différentes, sont en rapport, au moins en partie, avec les valeurs de l'angle de croisement apparent des fibrilles de leurs fibres constitutives (voir p. 948). Trois courbes ont été reproduites (fig. 13, 14 et 15).

6° Chez le *Pecten*, la courbe de contraction du muscle adducteur est identique à celle du tétanos d'un muscle strié (fig. 18).

B. — Muscles réduits à l'une de leurs parties constitutives.

J'ai opéré sur l'Huître et le *Pecten*, en désinsérant l'une des parties du muscle adducteur, à l'aide d'une fenêtre ouverte dans la valve plane près de l'insertion de ces muscles. Les animaux ainsi mutilés ont pu vivre pendant plusieurs jours, ce qui autorise à prendre en sérieuse considération les conclusions qui découlent des enregistrements effectués.

Chez l'Huître, la courbe de contraction du muscle vitreux rappelle, dans sa première partie, celle du muscle complet, mais la deuxième partie présente une

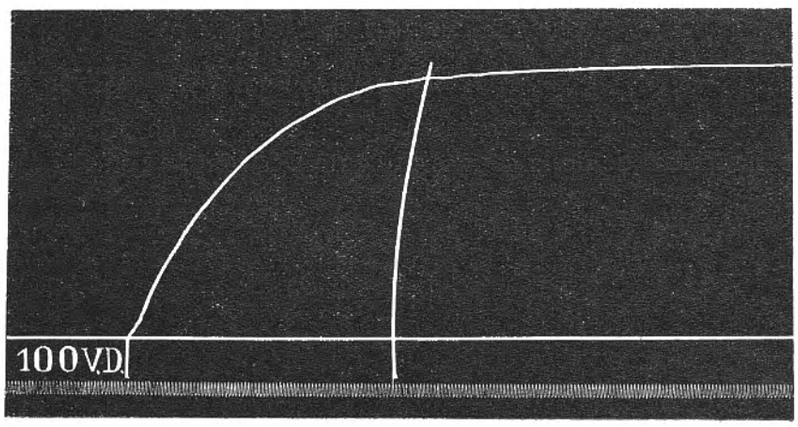


FIG. 16. — *Ostrea edulis* dont la partie nacrée du muscle adducteur a été sectionnée et ouverte dans l'air. Excitation du muscle vitreux par électrodes fines introduites dans son intérieur et dans lesquelles un courant induit est lancé. Durée de la fermeture des valves = 0s76. Novembre 1903.

longue concavité inférieure, de sorte que la durée de fermeture des valves est notablement augmentée (fig. 16, à comparer avec la fig. 13). La courbe du muscle nacré est une droite très peu inclinée sur l'horizontale de départ et dont la pente diminue de plus en plus; ce muscle a donc une contraction très lente et son relâchement est encore beaucoup plus lent (fig. 17).

Chez le *Pecten*, le muscle vitreux seul, soumis à un choc d'induction, donne une secousse identique à celle du gastrocnémien de Grenouille et dont le raccourcissement est loin d'amener les valves au contact. Soumis au courant induit d'une

bobine, il donne la même courbe de contraction que les deux parties réunies, mais, malgré la continuation de l'excitation, ce muscle commence à se relâcher au bout de 1,5 seconde. Avec la partie nacrée seule, le courant induit donne une contraction enregistrée sous la forme d'une droite beaucoup plus inclinée qu'avec le muscle nacré de l'Huître, comparable à celle de *Mytilus edulis* et plus inclinée même que celle obtenue avec *Dosinia exoleta* (9).

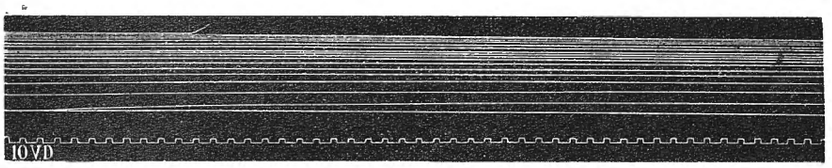


FIG. 17. — *Ostrea edulis* dont la partie vitreuse du muscle adducteur a été sectionnée alors qu'elle était ouverte. Même mode d'excitation que précédemment. La fermeture des valves est très lente et sa vitesse diminue de plus en plus. Novembre 1903.

De ces enregistrements on peut tirer les conclusions suivantes :

1° Chez le *Pecten*, le muscle nacré n'intervient aucunement pour la fermeture des valves, qui est aussi rapide sans son intervention qu'avec elle. Cette fermeture, en effet, dure 0,07 seconde, et pendant ce temps, le muscle nacré, par sa contraction propre, n'aurait pu effectuer qu'à peine le 1/50 du raccourcissement total nécessaire pour la fermeture complète des valves. Mais l'intervention du muscle nacré en sperrung est indispensable pour le maintien de la fermeture des valves.

2° Chez l'Huître et la plupart des autres Acéphales à muscles adducteurs hétérogènes, la durée de la fermeture des valves, spécialement celles de la deuxième partie, est nettement augmentée (presque doublée) par la suppression de l'action propre du muscle nacré. Comme pour le *Pecten*, en raison de la très grande lenteur de la contraction de ce muscle vis-à-vis de celle du muscle vitreux, on ne peut faire intervenir sa contraction propre. Le ralentissement de la deuxième partie de la fermeture des valves est attribuable à l'augmentation de la résistance élastique du ligament que doit vaincre le muscle vitreux, en l'absence de l'aide que lui apporte normalement la force élastique de distension du muscle nacré.

3° Pour le maintien de la fermeture des valves, la sperrung des muscles nacrés est indispensable, mais son action est relativement bien moins importante que chez le *Pecten*.

(9) Les fibres du muscle nacré du *Pecten* ont des fibrilles anastomosées latéralement, dont l'angle aigu de croisement atteint 45° à l'état de rétraction complète. Au point de vue fonctionnel, elles se comportent comme deux systèmes de fibrilles héliçoïdales enroulées en sens inverses, et il n'est pas étonnant que sa rapidité de contraction soit assez grande d'après ce qui a été dit précédemment.

4° Les Acéphales qui ont des muscles adducteurs entièrement nacrés (Mya) peuvent maintenir leurs valves très longtemps fermées, alors que ceux qui ont des muscles entièrement vitreux (*Lutraria, Pholas, Solen*) ne peuvent maintenir leurs valves fermées que pendant un temps relativement court.

C. — Muscles séparés complètement des viscères du Mollusque, complets ou avec une de leurs parties supprimées.

Pour avoir les muscles adducteurs dans ces conditions, on éviscère complètement les Mollusques à l'aide d'une fenêtre pratiquée dans l'une de leurs valves, en prenant bien garde de ne pas dilacérer ces muscles, mais en enlevant bien les ganglions nerveux qui y sont accolés dans certains cas. Au bout d'un temps plus

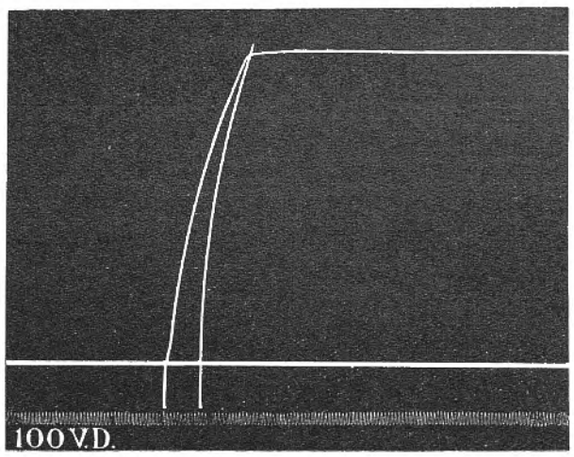


FIG. 18. — *Pecten varius* traité comme *Lutraria elliptica*. Durée de la fermeture des valves = 0s1. Septembre 1905.

ou moins long, les valves commencent à bâiller, et ce bâillement augmente jusqu'à atteindre une valeur maximum qui reste invariable. On peut encore provoquer un commencement d'ouverture du Mollusque à une douce chaleur et en profiter pour introduire entre ses valves des tasseaux de bois de plus en plus épais, jusqu'à ce que cette ouverture soit convenable, et l'on procède ensuite à l'éviscération complète. Quand il s'agit d'opérer seulement sur le muscle vitreux, la section du muscle nacré fait bâiller rapidement les valves et l'on peut procéder tout de suite aux enregistrements. Dans ces conditions, on opère sur les muscles adducteurs avec la même facilité que sur le gastrocnémien de Grenouille. J'ai fait d'assez nombreuses expériences sur les Acéphales, dont j'avais déjà étudié la contractilité des muscles adducteurs dans les conditions physiologiques. J'ai reproduit seulement un graphique avec légende détaillée relatif au muscle nacré de *Pecten varius* (fig. 19).

Voici les conclusions qui en résultent :

1° La partie nacrée des muscles adducteurs sur l'Acéphale éviscéré se comporte comme ces parties dans les conditions physiologiques sur l'animal intact.

2° Au contraire, la partie vitreuse ou l'ensemble des deux parties présente une contraction nettement ralentie par rapport à celle que l'on peut obtenir sur l'animal intact.

3° Par ordre d'efficacité décroissante pour provoquer des contractions, on peut ranger les excitants électriques dans l'ordre suivant : courant induit d'une bobine, fermeture d'un courant constant, choc d'induction de rupture, choc d'induction de fermeture, ouverture d'un courant constant préalablement

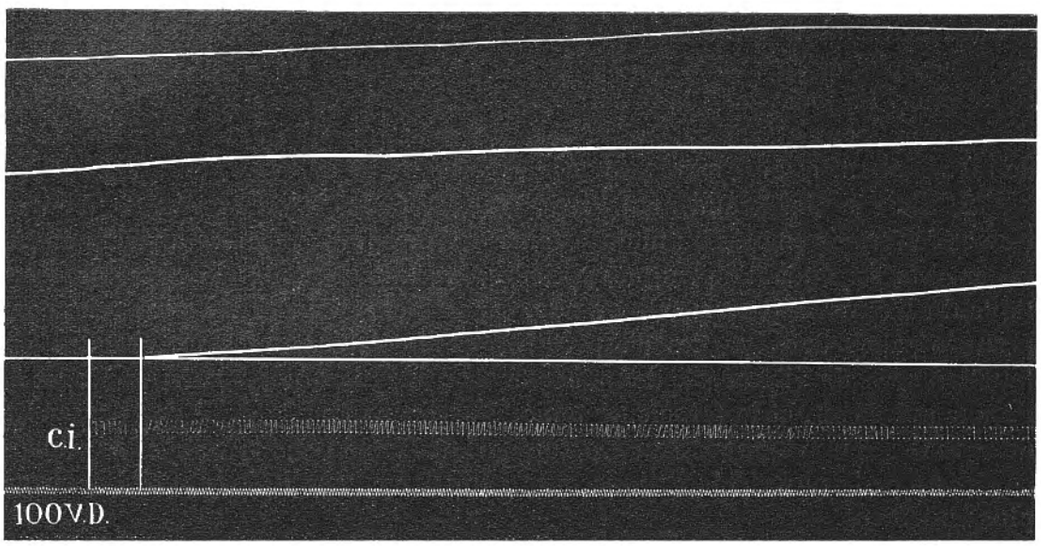


FIG. 19. — *Pecten varius* éviscéré, alors que les valves bâillaient et étaient maintenues écartées, partie vitreuse du muscle adducteur sectionnée. Excitation de la partie nacrée du muscle adducteur par un courant induit. La fermeture des valves, lente et presque complète, se continue alors que l'excitation a cessé; celle-ci a été continuée pendant un peu moins d'un tour de cylindre (*t.p.* = 0s16). Septembre 1906.

établi. Le courant induit entraîne la fermeture des valves, même quand il n'est pas prolongé pendant toute la durée du mouvement. La fermeture d'un courant constant peut parfois aboutir au même résultat, mais non toujours. L'ouverture d'un courant constant à la suite d'une fermeture est bien moins efficace. Quant au choc d'induction, il n'entraîne que des mouvements peu étendus. Les contractions limitées persistent pendant un temps très long, même pour les parties vitreuses. Quand la fermeture des valves est obtenue, elle est assez durable, mais il ne s'établit pas une véritable sperrung pour les parties nacrées, comme cela a lieu sur l'animal intact.

CONCLUSIONS GENERALES

Les Acéphales ont des muscles adducteurs admirablement organisés pour remplir leurs fonctions, un peu spéciales, avec un minimum de dépense d'énergie.

1° Chez quelques-uns (*Lutraria, Pholas, Solen*), enfouis habituellement dans le sable, dans la vase ou dans des trous qu'ils creusent dans les rochers, les valves sont habituellement bâillantes et leurs muscles adducteurs n'ont à effectuer que des contractions assez rares et de peu de durée. Ces muscles, d'aspect vitreux, sont formés de fibres à fibrilles héliçoïdales, analogues à celles du manteau des Céphalopodes. A la suite d'une excitation unique et brève, ils se contractent assez rapidement, mais leur relâchement est beaucoup plus lent. Une excitation prolongée (courant induit d'une bobine) ne peut les maintenir en état de raccourcissement complet que pendant un temps très court, après lequel ils commencent à se relâcher. Ils jouissent à la fois des propriétés des muscles striés pour leur phase de raccourcissement, qui est brève, et de celles des muscles lisses pour leur phase de relâchement, qui est très lente.

2° Chez le plus grand nombre, les valves, outre les mouvements d'ouverture et de fermeture plus ou moins rapides qu'elles ont à exécuter, doivent encore rester fermées pendant de longues périodes, en luttant contre la résistance élastique du ligament, parfois très grande, sans dépense d'énergie. Les muscles comprennent alors deux parties d'aspect très différent, accomplissant chacune une fonction spéciale : le muscle de mouvement, d'aspect vitreux, analogue à ceux du groupe précédent, et le muscle de tonicité ou de sperrung, doué de la propriété de se raidir, à une longueur quelconque, pour résister à tout effort d'allongement, en dehors de la propriété de se raccourcir très lentement et de se relâcher encore plus lentement.

3° Chez les Pectenides, le contraste est encore plus grand entre les deux parties du muscle adducteur : le muscle de mouvement est du type strié et a les mêmes propriétés que les muscles squelettiques les plus rapides des Vertébrés. Le muscle de sperrung a un fonctionnement assez compliqué pour le développement et la disparition de cette propriété; d'autre part, ses contractions et relâchements sont bien plus rapides que ceux des muscles nacrés des autres Acéphales.

Mais le *Pecten* est un type extrême, en raison de son genre de vie spécial, et si l'on considère la série des Acéphales rangés par ordre de rapidité décroissante de la contraction de la partie vitreuse de leurs muscles adducteurs, on constate que, parallèlement, la durée de leur décontraction augmente. D'autre part, pour les parties nacreés de ces muscles adducteurs, les mêmes propriétés se manifestent parallèlement ; elles ont aussi une rapidité de contraction de moins en moins grande et leur décontraction devient de plus en plus lente (parfois plusieurs heures). Dans ces conditions, il est permis de se demander où finit la décontraction normale et où commence la vraie sperrung.

Faculté des Sciences et Ecole de Médecine de Besançon.

BIBLIOGRAPHIE

MARCEAU, F., Recherches sur la Morphologie, l'Histologie et la Physiologie comparées des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, n° 6, novembre 1909.)

(La bibliographie indiquée dans ce mémoire doit être complétée par la liste suivante de travaux.)

ANTHONY, R., Contribution à l'étude du mode de vie et de la locomotion du *Pecten*. (*Bull. Mus. Océan. de Monaco* [1906].)

BETHE, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 142, S. 291, 1911.

BUDDENBROCK VON, Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung *Pecten*. (*Sitzungesber. d. Acad. Heidelberg*, Bd. II, 1911.)

DAKIN, Liverpool Marine Biol. Com. Mémoire XVII. *Pecten* (1909).

DREW, The Circulatory and Nervous System of the Giant Scallop (*Pecten tenuicostatus*). (*Biol. Bull. of the Marine Biol. Lab. Woods Hall. Mass.*, vol. 12 [1907].)

FICK, A., Mecanische Arbeit und Wärmeentwicklung. (*Internationale Bibliothek*, Bd. 51. Leipzig, 1882.)

GRÜTZNER, P., Die glatten Muskeln. (*Ergeb. d. Physiol.*, Bd. 3, II abt., 1904.)

NOYONS und VON UEXKÜLL, Die Härte der Muskeln. (*Zeitschr. f. Biol.*, 1911.)

PARNAS, J., Energetik glatter Muskeln. (*Physiologischen Abteilung der zoologischen Station zu Napel*. Bonn, 1910.)

PAWLOW, J., Wie die Muschel ihre Schale öffnet. (*Pflüger's Archiv.*, t. XXXVIII, pp. 6-32 [1885].)

RAWITZ, B., Das Zentrale Nervensystem der Azephalen. (*Zeitschr. Naturw.*, Bd. 20. Iena [1887].)

SHERRINGTON, On plastic Tonus and proprioceptive Reflexes. (*Quart. Journ. of Exper. Physiol.*, vol. 2 [1909].)

UEXKÜLL VON, Studien über der Tonus VI. Die Pilgermuschel. (*Zeitschr. f. Biol.*, Bd. 58, N. F. 40, 1912.)

VLÈS, F., Mécanisme de la nage du *Pecten*. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 143 [1906].)