

CROISSANCE COMPAREE DES FORMES LOCALES D'UNE MEME ESPECE

PAR

Georges TEISSIER (Roscoff).

Les formes locales, dont les systématiciens étaient presque les seuls à se préoccuper, il y a peu de temps encore, suscitent aujourd'hui l'intérêt de nombreux biologistes. On s'est aperçu que les différences qui séparent les diverses formes d'une même espèce ne portent pas seulement sur de minimes particularités morphologiques, que seul peut déceler un spécialiste averti, mais qu'elles concernent aussi très souvent des processus physiologiques essentiels. Des différences insoupçonnées dans la sexualité, le patrimoine héréditaire, le comportement, la résistance aux conditions défavorables, etc., ont été mises en lumière par la comparaison attentive des races locales de quelques espèces favorables. Rares sont les chapitres importants de la biologie qui n'ont pas bénéficié en quelque mesure de ces progrès récents, mais, chose singulière, l'un de ces derniers est celui qui traite des modalités de la croissance.

Les différences les plus évidentes de beaucoup de races ou de formes locales portent cependant très souvent, soit sur leur taille, soit sur les dimensions relatives de tel ou tel de leurs organes. Il n'est même pas rare, en l'absence de tout critère morphologique, que seule une étude quantitative permette de les séparer. Mais les recherches biométriques habituelles, consacrées presque exclusivement à l'étude des adultes, ne renseignent pas sur la façon dont les caractéristiques raciales s'établissent au cours du développement.

Je voudrais montrer brièvement ici que les procédés actuels d'étude de la croissance relative permettent d'aborder ce problème de la façon la plus efficace, apportant ainsi des renseignements intéressants sur la morphogenèse comparée des diverses formes, races ou variétés d'une même espèce.

Le premier emploi méthodique de ces techniques semble avoir été fait par NOMURA (1926), qui, à une époque où l'importance de la notion de dysharmonie n'apparaissait pas encore, et sans se connaître, semble-t-il, de prédécesseurs,

entreprit l'étude de différentes espèces de Mollusques. Ses recherches et celles de ses collaborateurs et élèves, SASAKI et HAMAI, sont encore les seules auxquelles il soit utile de se reporter dans le problème qui nous occupe. Aussi, empruntons-nous deux de nos exemples à l'école japonaise.

Les *Littorina sitchana* Phil. récoltées en divers points de la côte aux environs de la Station biologique d'Asamushi, diffèrent, suivant leur origine, par la forme de la coquille, que l'on peut définir par le rapport de deux dimensions,

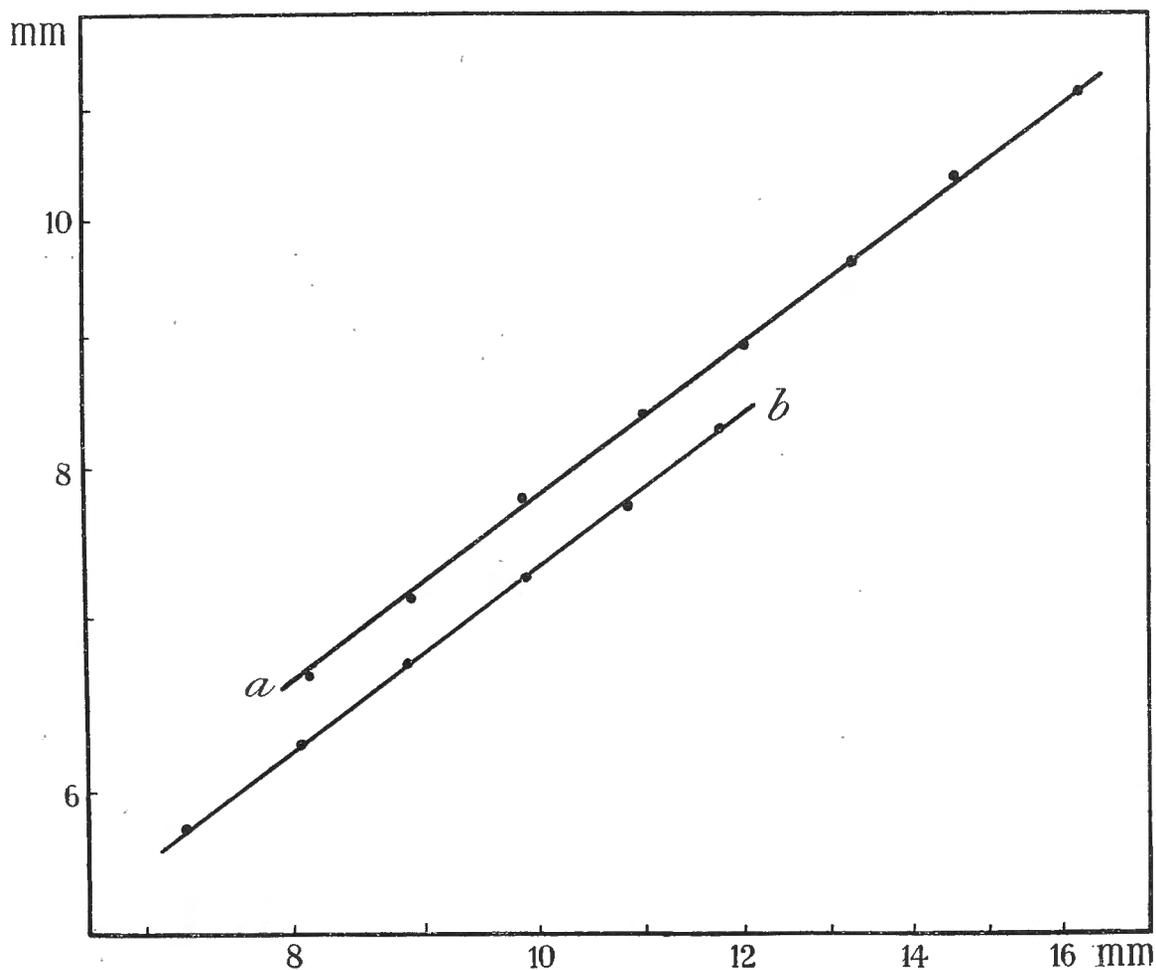


FIG. 1. — *Littorina sitchana*. — Largeur de la coquille en fonction de sa longueur. Littorines d'Asadokoro (a) et d'Yunoshima (b). — Coordonnées logarithmiques.

la longueur x et la hauteur y . La forme se modifie également dans une même station avec l'âge, de sorte que, pour des animaux de même provenance, x et y ne restent pas proportionnels. Des mensurations précises faites sur de nombreux individus de chaque localité montrent que, dans tous les cas, la relation existant entre x et y chez les animaux dont la taille dépasse 7 mm. peut être tra-

duite par une formule du type $y = Kx^\alpha$ où K et α sont des constantes que l'on doit calculer au mieux d'après des mesures. Cette *loi de dysharmonie* se traduit en coordonnées logarithmiques par une droite dont α , *constante de croissance*, est la pente; K , le *rapport caractéristique*, est la valeur prise par y lorsque $x=1$. Le résultat essentiel de NOMURA est que la croissance relative de toutes les formes de Littorines qu'il a étudiées peut être décrite de façon précise en donnant à la constante de croissance une même valeur $\alpha=0,74$, cependant que K prend pour chaque station une valeur particulière qui peut servir à la définir. Autrement dit, sur un graphique logarithmique, *les droites figuratives des diverses populations sont parallèles*. C'est ce que montre le graphique 1, où on a figuré la croissance des Littorines d'Asadokoro et celle des Littorines d'Yunoshima; les rapports caractéristiques diffèrent d'une de ces stations à l'autre d'environ 7 %.

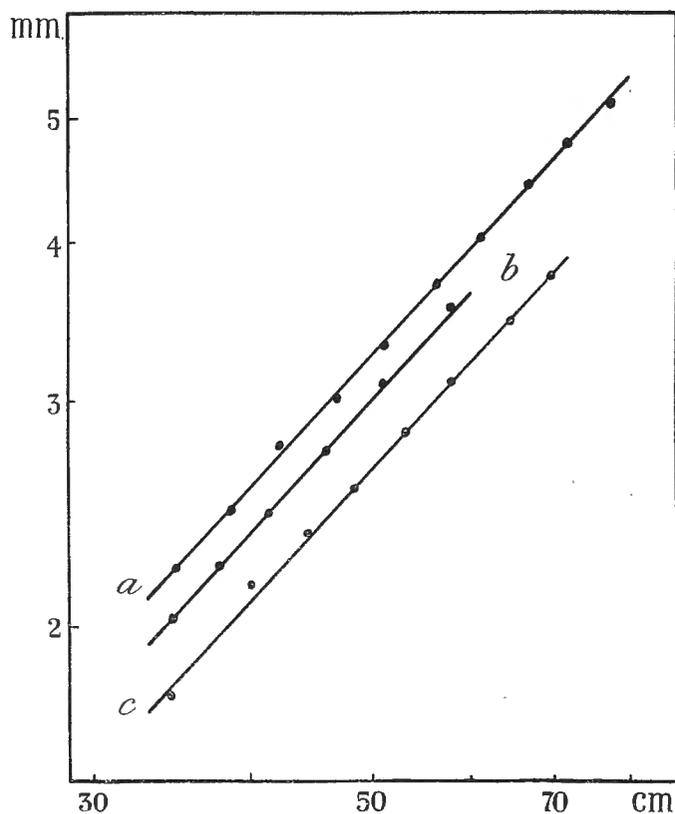


FIG. 2. — *Haddock*. — Longueur moyenne des écailles en fonction de la longueur du corps. — Haddocks des Feroe et d'Islande (a), de la Mer du Nord (b) et de Norvège (c). — Coordonnées logarithmiques.

Le deuxième exemple que nous examinerons se rapporte à un animal bien différent, le Haddock, qui, comme la plupart des Poissons comestibles, a été l'objet de nombreuses études biométriques. Anticipant sur une prochaine publication, je me bornerai à indiquer ici que, chez des Poissons appartenant aux familles les plus diverses, la relation existant entre la longueur moyenne des

écailles et la longueur du corps peut être traduite assez exactement par une relation de dysharmonie simple. H. THOMPSON a donné pour les Haddocks de trois provenances différentes (mer du Nord, Norvège et Islande) des tables suffisamment complètes pour que l'on puisse comparer les trois formes qu'il a étudiées, au-dessus d'une taille de 35 cm. On voit sur le graphique 2 que, pour le Haddock, comme pour la Littorine, les formes locales comparées ne diffèrent pas par la valeur de la constante de croissance, qui est ici supérieure à 1 ($\alpha=1,08$), mais que les rapports caractéristiques s'écartent très sensiblement l'un de l'autre, celui des animaux de la mer du Nord étant supérieur de 13 % à celui des Haddocks de Norvège, et inférieur de 9 % à celui des Haddocks islandais. Ces conclusions ne valent probablement que pour les animaux dont la taille dépasse 35 cm. Le début de la croissance, qui n'est connu que pour les animaux de la mer du Nord, paraît en effet obéir à des règles assez différentes de celles qui s'observent dans la période de la vie à laquelle nous devons, faute de termes de comparaison, limiter notre étude.

Dans les deux exemples que nous venons d'examiner, les différences raciales existent chez les plus petits individus étudiés et se conservent sans changement pendant tout le reste de la vie. Nous allons maintenant, en étudiant la croissance d'un Crustacé, *Homarus americanus*, assister à l'apparition de caractères distinctifs de deux formes locales, indiscernables à l'état jeune et très différentes à l'état adulte.

Les Homards des côtes canadiennes ont, suivant leur provenance, des pinces de dimensions fort inégales. TEMPLEMEN, qui a eu entre les mains un grand nombre de ces animaux d'origines diverses, a figuré récemment (1935), dans une série de graphiques, les changements au cours de la croissance des proportions relatives des pinces d'animaux capturés en quatre stations différentes. Les coordonnées des points qui m'ont servi à construire le graphique 3 ont été lues sur les courbes d'interpolation de l'auteur américain relatives aux animaux provenant du « Grand Manan » et de la « Pointe du Chêne ».

Chez le mâle du Homard, comme chez celui de beaucoup d'autres espèces de Crustacés, la croissance des pinces, sensiblement harmonique chez les animaux immatures, présente une forte dysharmonie positive à partir de la maturité sexuelle. Les animaux immatures étudiés par TEMPLEMEN ont tous les mêmes caractéristiques et ne diffèrent pas d'une station à l'autre. Les mâles adultes présentent, quelle que soit leur origine, une même dysharmonie de croissance ($\alpha=1,55$ pour la pince Z, $\alpha=1,45$ pour la pince K). Mais la maturité sexuelle est atteinte, suivant la région, à des tailles très différentes : les animaux récoltés aux environs de la « Pointe du Chêne » sont déjà mûrs à une taille de 22 ou 25 cm., tandis que les Homards du « Grand Manan » ne se reproduisent qu'après avoir dépassé 33 ou 35 cm. Si l'on compare les animaux des deux stations, on est ainsi conduit à représenter la croissance des adultes par deux droites, parallèles comme celles que nous avons déjà rencontrées, qui se détachent successivement d'une même droite de pente très voisine de 1, qui

traduit la croissance de tous les individus immatures. L'étude des mâles des autres stations et celle des femelles, dont le caractère sexuel secondaire principal porte sur la largeur du deuxième segment abdominal, conduisent à des résultats exactement semblables à ceux que nous venons d'énoncer. Les différences entre formes locales de Homards ne sont pas dues à des différences dans la nature ou l'intensité de la croissance des variants sexuels étudiés, mais au fait qu'une même série de processus se déroulent plus tard dans certaines formes

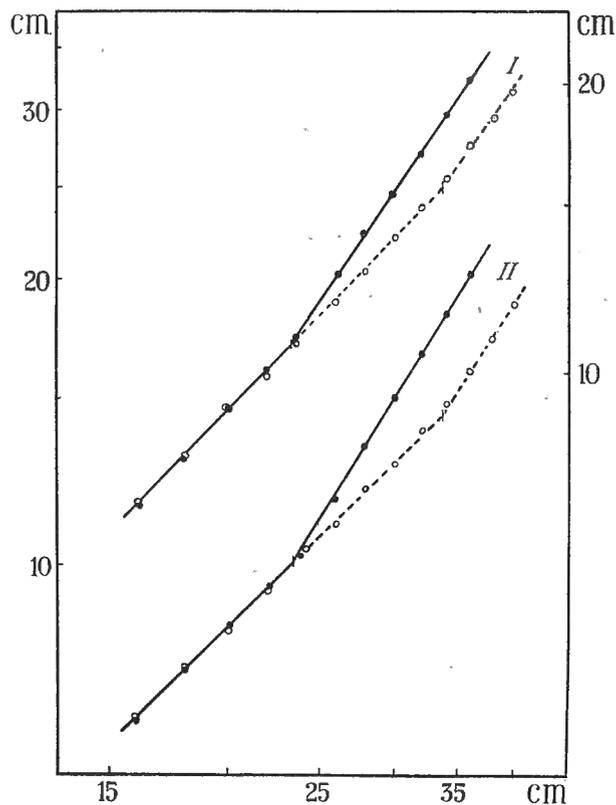


FIG. 3. — *Homarus americanus*. — Longueur de la pince Z (I) et de la pince K (II) en fonction de la longueur du corps chez les Homards de la Pointe du Chêne (trait plein) et du Grand Manan (trait interrompu). Coordonnées logarithmiques (à droite, échelle pour I; à gauche, échelle pour II).

que dans d'autres. Il n'est pas impossible que les différences locales dans la proportion des Littorines ou des Haddockes puissent être imputées à un phénomène du même genre. On sait, en effet, pour une race de chacune de ces deux espèces, que la croissance relative obéit, chez les individus jeunes dont nous n'avons malheureusement pas pu nous occuper, à des règles différentes de celles que nous avons énoncées.

Les trois espèces que nous avons étudiées appartiennent à des groupes trop dissemblables pour que la concordance des résultats obtenus puisse être considérée comme fortuite, et l'on est en droit de croire que, dans l'avenir, bien

d'autres espèces montreront, dans la comparaison de formes locales, cette invariance de la constante de croissance et cette variabilité du rapport caractéristique qui étaient si frappantes dans les trois exemples que nous avons étudiés. Les travaux de l'école japonaise ont d'ailleurs montré déjà que les relations établies par NOMURA se vérifient très généralement chez les Mollusques gastéropodes et

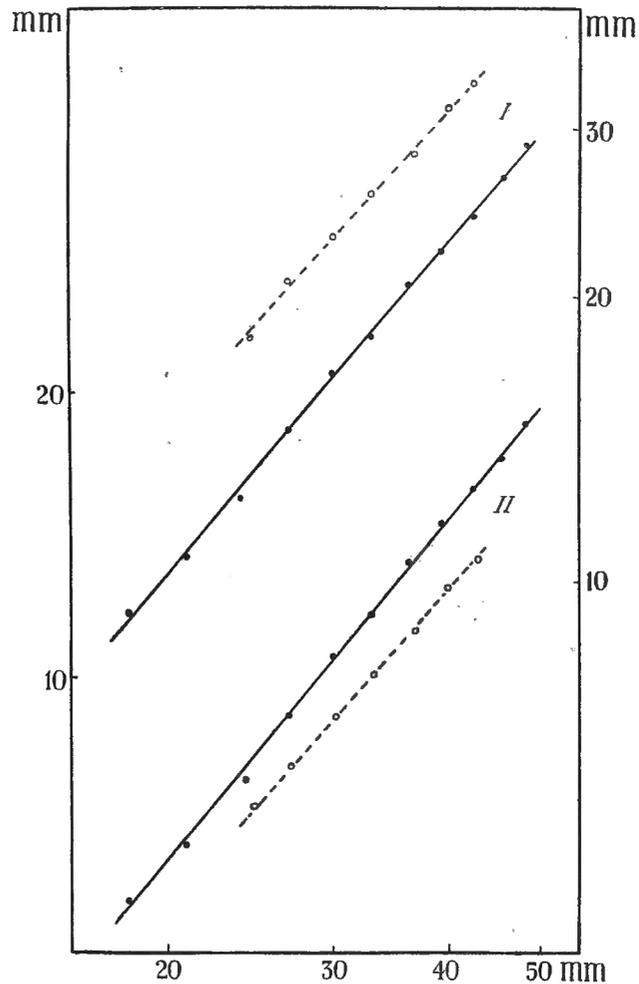


FIG. 4. — *Carassius auratus*. — Longueur de la queue (I) et hauteur du corps en fonction de la longueur du corps (II) chez le *Carassius* type (trait plein) et la variété « Iron fish » (trait interrompu). — Coordonnées logarithmiques (à droite, échelle pour I; à gauche, échelle pour II).

lamellibranches. Il serait néanmoins imprudent de vouloir attribuer aux résultats remarquablement simples que nous avons obtenus jusqu'à présent une trop grande généralité.

On constate déjà, d'après les chiffres de G. КАТОН, que les *Carassius auratus* typique et sa variété « Iron fish » n'ont pas exactement les mêmes constantes de croissance (graphique 4). La dysharmonie de longueur de la queue par rapport à la longueur du corps est légèrement plus forte chez le *C. auratus* typique

($\alpha=1,18$) que chez le « Iron fish » ($\alpha=1,16$); une différence du même ordre ($\alpha=1,20$ contre $\alpha=1,15$) s'observe lorsque l'on compare la hauteur du corps à sa longueur. Mais ces écarts très faibles, à peine significatifs, sont fort peu de

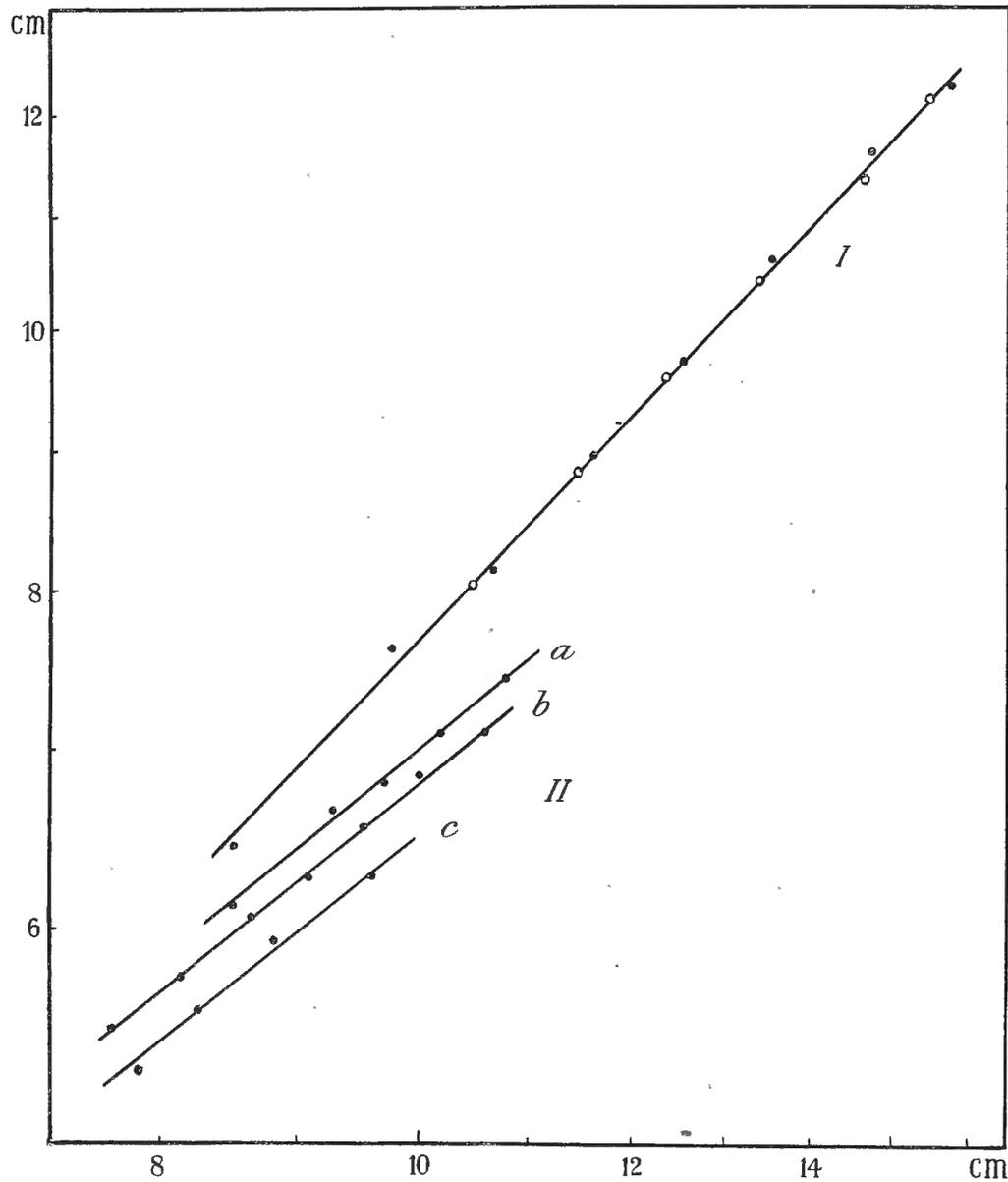


FIG. 5. -- *Haliotis gigantea*. — Diamètre transversal en fonction du diamètre longitudinal chez *H. gigantea* type et var. *Makai* (I) et chez *H. gigantea* var. *discus* (II) provenant de Omoi (a), Ryori (b) et Asamushi (c). — Coordonnées logarithmiques.

chose à côté de ceux qui séparent les rapports caractéristiques : près de 40 % en faveur de l'« Iron fish » pour la longueur de la queue; plus de 10 % en faveur du type pour la hauteur du corps.

Si le cas de *Carassius* reste encore, à peu près, dans la règle que

nous pourrions être tentés de tirer des trois premiers exemples, il n'en va plus de même pour les *Haliotis* étudiés par SASAKI (graphique 5).

On rencontre au Japon trois variétés d'*Haliotis gigantea* Chemnitz, le type et les variétés *mekai* Kishinove et *discus* Reeve. La variété *discus* renferme une série de formes locales qui se comportent exactement comme les formes locales de *L. sitchana*. La constante de croissance du diamètre transversal de la coquille rapporté à son diamètre longitudinal caractéristique des individus à maturité sexuelle, a même valeur $\alpha=0,84$ chez les animaux provenant des stations les plus diverses. Le rapport caractéristique, au contraire, varie, suivant l'origine des animaux, de près de 8 % de sa valeur. *H. gigantea* type et *H. gigantea* var. *mikai* n'ont été étudiés l'un et l'autre que dans une seule station, et l'on ignore par conséquent si pour ces deux variétés existent des formes locales comparables à celles de la var. *discus*. La constante de croissance, sensiblement identique dans les deux cas, est très différente de celle qui caractérise les *H. discus*, puisqu'elle dépasse l'unité. SASAKI calcule que pour *H. gigantea* $\alpha=1,02$ et pour *H. meikai* $\alpha=1,09$; mais, à en juger par ses chiffres, j'estime qu'une même valeur $\alpha=1,05$ peut convenir également bien aux deux cas, qui ne diffèrent pas davantage par la valeur du rapport caractéristique, puisque les points figuratifs des deux variétés se placent de façon convenable sur une même droite. On voit ainsi que les *H. discus* diffèrent d'autant plus, quelle que soit leur origine, des *H. gigantea* typiques ou des *H. meikai*, que les individus comparés sont plus grands, puisqu'ils s'éloignent de plus en plus de la forme circulaire dont les autres se rapprochent, au contraire. Il est en outre bon de noter que deux variétés reconnues par les systématiciens peuvent, du point de vue de la croissance, différer moins entre elles que de simples formes locales d'une même variété.

Nous avons passé en revue un trop grand nombre d'animaux et examiné trop sommairement chacun d'eux, pour que nous puissions aboutir, au terme de cet exposé, à une conclusion d'ensemble. Je voudrais seulement que cette brève étude eût montré que les méthodes actuelles d'étude de la croissance relative permettent d'analyser, de beaucoup plus près qu'on ne le fait d'ordinaire, la signification des différences qui séparent si souvent les formes locales ou les variétés d'une même espèce.

Station biologique de Roscoff.

TRAVAUX CITÉS

- Littorina sitchana*. — NOMURA, E., *Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univer.*, 1926, II, p. 63.
 Haddock (*Gadus eglefinus*). — THOMPSON, H., *Fish Board f. Scotland Sc. Invest.*, 1922, n° V, p. 1.
Homarus americanus. — TEMPLEMEN, W. J., *Biol. Board of Canada*, 1935, I, p. 213.
Carassius auratus. — KATOH, G., *Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univer.*, 1932, VII p. 365.
Haliotis gigantea. — SASAKI, K., *Sc. Rep. Tôhoku Imp. Univer.*, 1926, II, p. 197.

**CONTRIBUTION
A L'ETUDE DE L'HISTOPHYSIOLOGIE DE L'APPAREIL URINAIRE
DES LARVES DE MYRMELEONTIDES**

PAR

Max POLL (Bruxelles).

PLAN

	Pages:
I. INTRODUCTION	636
1° Sujet du travail... ..	636
2° Espèce étudiée	636
3° Méthode utilisée	637
II. HISTORIQUE	638
III. OBSERVATIONS PERSONNELLES	643
A. Anatomie du tube digestif	643
1° Tube digestif larvaire	643
2° Tube digestif adulte	646
B. Action de solutions colorées sur l'intestin et les tubes de Malpighi ...	646
1° Injection de colorants dans l'hémocoèle	646
2° Nutrition de la larve par des Insectes préalablement injectés ...	648
3° Interprétation des résultats	650
C. Description histologique de l'intestin et des tubes de Malpighi	651
1° Intestin postérieur larvaire	651
a) cordon cellulaire	651
b) partie initiale libre	652
c) partie en connexion avec les tubes de Malpighi	652
d) évasement intestinal... ..	654
e) interprétation physiologique... ..	654
2° Tubes de Malpighi	656
a) segment I	656
b) segment II	657
c) segment III... ..	658
d) interprétation physiologique	659
3° Glandes rectales de l'intestin adulte	659
a) description de la glande rectale adulte	659
b) interprétation physiologique et comparaison avec la recouvrante	661
IV. CONCLUSIONS	661
V. BIBLIOGRAPHIE	664

I. — INTRODUCTION

1° Sujet du travail.

Les larves de Myrméléontides ont un tube digestif dépourvu de communication entre le ventricule chylifique et l'intestin postérieur. Cette disposition exceptionnelle ne permet aucun passage du contenu ventriculaire vers l'intestin. Ces deux régions du tractus digestif restent néanmoins réunies par un cordon cellulaire plein, qui représente morphologiquement la partie initiale de l'intestin postérieur. Les tubes de Malpighi viennent déboucher dans l'intestin immédiatement au delà de cette partie initiale. Le contenu des tubes de Malpighi se déverse dans l'intestin, qui forme un canal normal au delà des insertions, de telle sorte qu'il est permis d'attribuer au tube digestif des Myrméléontides deux fonctions. La première, qui touche les parties antérieure et médiane, est la fonction digestive, les éléments non absorbables des aliments restant accumulés dans le ventricule jusqu'au moment de la naissance de l'imago. La seconde est celle de l'intestin postérieur, qui semble, à première vue, jouer uniquement un rôle dans l'élimination des produits de sécrétion d'origine malpighienne. Ainsi donc, toute la partie terminale de l'appareil digestif, avec ses annexes, paraît constituer un « rein » morphologiquement et physiologiquement indépendant.

C'est cette disposition si favorable des organes qui nous a fait entreprendre l'étude histophysiologique de l'excrétion urinaire proprement dite pendant la durée de la vie larvaire, laissant de côté (pour ne pas avoir eu l'occasion d'en observer les particularités) les processus qui interviennent dans les tubes de Malpighi au moment de la sécrétion de la soie, d'origine malpighienne; ces processus prennent place dans les tubes de Malpighi, peu avant la transformation nymphale. Nous avons été surtout intéressé par l'existence d'une sorte de cryptonéphridisme chez la larve, suivant la dénomination particulière que nous avons réservée, pour les Coléoptères, à l'accolement des parties distales des tubes de Malpighi contre l'intestin postérieur, où elles sont revêtues d'une membrane péri-intestinale. Le cryptonéphridisme de la larve de Myrméléontide n'est pourtant pas le même que celui des Coléoptères, mais comme il s'agit de corrélations morphologiques établies entre les mêmes organes, assurant un dispositif comparable dans son ensemble, nous croyons pouvoir employer le même terme dans les deux cas. Nous avons déjà étudié l'histophysiologie du cryptonéphridisme du *Tenebrio molitor* L., et il nous a paru intéressant de reprendre un sujet qui devait, à première vue, en rapport avec une structure différente, montrer des adaptations fonctionnelles d'un intérêt nouveau.

2° Espèce étudiée.

Nous avons travaillé uniquement avec la larve d'une grande espèce méridionale que nous avons récoltée en abondance dans le Midi de la France, dans le sable de la plage d'Argelès-sur-Mer (Pyrénées Orientales). D'après J. REDTEN-

BACHER (*Uebersicht der Myrmeleonidenlarven*, 1884), il s'agirait de la larve d'*Acanthaclisis baetica* RAMB. (tab. II, fig. 20-24), espèce très voisine d'*A. occitanica* VILLERS. Sa grande taille (jusqu'à 25 mm.) a beaucoup facilité les dissections. Nous avons trouvé, en même temps, deux types de larves, des grandes (environ 25 mm.) et des petites (environ 12 mm.). Les premières semblent devoir être considérées comme datant de l'année précédente, tandis que les secondes proviennent sans doute de la ponte de l'année même. Ceci n'a rien d'extraordinaire si l'on songe que nos récoltes ont été effectuées au mois d'août. D'autre part, l'état avancé de la saison ne nous permet pas de croire à une métamorphose encore possible des grandes larves avant le printemps suivant (les grandes larves élevées au laboratoire ne s'étaient pas nymphosées au mois de décembre), ce qui porterait à deux ans minimum la durée de la vie larvaire de l'*Acanthaclisis*.

La larve d'*Acanthaclisis* ne fait pas d'entonnoir. Cependant, d'après nos captures, il semble qu'elle profite éventuellement d'une petite dépression étrangère qu'elle rencontre à la surface du sol. La larve est dans la plupart des cas simplement enfoncée dans le sable, ce qui est son comportement normal. Il s'agit également d'une espèce qui, outre sa dextérité à s'enfoncer à reculons dans le sol, peut encore courir en avant avec rapidité, faculté qui se perd chez les formes qui creusent un entonnoir. L'*Acanthaclisis* est, en effet, un genre relativement primitif et certainement moins évolué que le *Myrmeleon*.

Notre larve se nourrit, d'après les restes trouvés sur le sol, principalement de criquets (*Oedaleus nigrofasciatus* [DE GEER], *Sphingonotus coeruleus* L. et *Caliptamus italicus* L.). Elle ne dédaigne cependant pas d'autres proies, lorsqu'elle peut les atteindre, par exemple quelques Carabides (*Ophonus*, *Brachinus*) ou quelques Sphérides (*Stizus*). Nous avons nourri nos larves au laboratoire avec des mouches, et, lorsque la saison fut plus avancée, avec des larves de Ténébrion, souvent même de grande taille. L'insecte est très résistant, supporte un jeûne prolongé et résiste avec succès aux injections physiologiques et au régime spécial auquel nous l'avons soumis.

3^e Méthode utilisée.

Comme nous nous proposons d'étudier les processus de l'excrétion, nous avons commencé par effectuer des injections de colorant (indigo-carmin, alizarine, trypanblau, carminate d'ammoniaque) dans l'hémocoèle, sous forme de solution aqueuse à 1 %. Tout en résistant assez bien à l'injection, l'Insecte s'en trouvait nettement incommodé et des décès nombreux après quelques jours ne permettaient pas de faire des observations après une action continue et prolongée du colorant. Nous avons essayé un autre procédé qui fut couronné de succès. Exploitant le système de nutrition très spécial de l'Insecte, qui n'ingurgite que des aliments liquides ou préalablement liquéfiés par ses soins, nous avons offert à nos larves de Fourmi-lion des larves de Ténébrion préalablement injectées à l'indigo-carmin (sol. 1 %). La proie fut acceptée et le colorant ingurgité atteignit le ventricule chylifique. Essentiellement diffusible, il ne tarda pas à arriver dans l'hémo-

coele au contact des tubes de Malpighi, résultat obtenu d'une façon toute naturelle sans occasionner de traumatisme. Dans ces conditions, nous avons pu faire agir le colorant pendant plus de trois mois, avec un nombre de décès tout à fait négligeable.

Les résultats d'injections ou de nutrition expérimentale ont été observés en dissection; leur interprétation histologique a été faite d'après des séries de coupes effectuées dans le système digestif après fixation et enrobage. Les fixateurs du tube digestif isolé ont été le Picroformol de Bouin, le Zenker ou le Zenker (une heure), suivi de Bichromate-formol, puis de Bichromate à 3 %, additionné d'acide osmique à 2 %, chacun un jour. Le dernier procédé a donné d'excellents résultats et a permis l'obtention de figures histologiques très claires.

II. — HISTORIQUE

Dans ce chapitre, nous signalerons les faits connus concernant l'anatomie du tube digestif et de ses annexes, avec les interprétations physiologiques qui en ont été données.

RÉAUMUR (1742) signale le premier que l'intestin moyen de la larve du Fourmi-lion est fermé en arrière et qu'il constitue un sac aveugle. Il observe que l'imago, après sa naissance, expulse un « œuf » volumineux dont la signification lui échappe. Il constate que la larve ne se débarrasse d'aucun excrément pendant la période de sa vie précédant la métamorphose.

RÖSEL (1755) a fait des observations identiques.

RAMDOHR (1811) donne une bonne description d'ensemble du tube digestif de *Myrmeleon formicarius* L. Le tube digestif de la larve comprend un jabot pyriforme, auquel fait suite un ventricule chylifique volumineux. Vient ensuite un étroit intestin dans lequel débouchent, en avant, les 8 tubes de Malpighi, et cet intestin, dit l'auteur, a à peine l'épaisseur d'un vaisseau malpighien. Il constate que cet intestin se renfle en un bouton charnu à la surface d'un évasement intestinal considérable, sorte de réservoir, qui s'effile alors en arrière jusqu'à l'anus. L'auteur constate de plus que les 8 tubes de Malpighi, après de longues circonvolutions dans l'hémocoèle, viennent s'appuyer à nouveau contre l'intestin étroit, à un niveau notablement plus bas que celui des insertions véritables. Cette description est exacte.

Chez l'adulte, le jabot est prolongé vers l'arrière en un diverticule supplémentaire, il est suivi d'un gésier qui précède le ventricule. L'intestin postérieur est plus court et plus large que chez la larve. Il n'y a pas d'évasement postérieur comme chez la larve et il existe 8 tubes de Malpighi. Cette description d'ensemble est également exacte.

DUTROCHET (1818) nous donne l'explication de la signification de « l'œuf » évacué par l'imago une demi-heure après la métamorphose. Ce sont les excréments de toute la durée de la vie larvaire, évacués en une fois.

BURMEISTER (1839), DUFOUR (1841) redonnent des descriptions d'ensemble du tube digestif n'apportant rien de neuf à ce que RAMDOHR a signalé déjà.

Alors que ces différents auteurs étudient le *Myrmeleon formicarius* L. (sans même signaler toujours le nom spécifique exact), FR. MEINERT (1889) étudie une espèce méridionale. Malgré une critique peu compréhensible, qui lui fait croire qu'il se trouve en présence d'une espèce nouvelle (qu'il rapporte finalement à *Myrmeleon pallidipennis* RAMB. ?), nous croyons, d'après les descriptions et figures qu'il en donne, que cet auteur a examiné des larves d'*Acanthaclisis* voisines sinon identiques à celles que nous avons étudiées nous-même. Les résultats de MEINERT sont importants. On sait que les larves des Fourmis-lions sucent des aliments liquides provenant des proies capturées. L'auteur montre que ceux-ci arrivent au ventricule chylifique par le chemin d'étroits canalicules limités entre les mâchoires et les mandibules qui sont effilées et crochues. La bouche ne sert plus comme chez un autre Insecte, mais, sans être ni fermée ni soudée, elle est seulement comprimée. Le ventricule chylifique est fermé en arrière et le début de l'intestin n'a pas de lumière, d'où pas de communication entre les deux. Les excréments doivent donc rester accumulés dans l'estomac, qui, au surplus, jouerait le rôle d'organe excréteur (?). Des 8 tubes de Malpighi, 2 restent libres et sont légèrement renflés à leur extrémité aveugle. Les 6 autres viennent entourer l'intestin postérieur, où une membrane commune les enveloppe. Ils sont fortement épaissis vers l'arrière et c'est ce qui forme le bourrelet qui précède l'évasement intestinal postérieur. L'auteur en donne une petite figure d'après une préparation *in toto*. Toujours d'après le même auteur, les tubes de Malpighi se transformeraient, au moins en majeure partie et à la fin de la vie larvaire, en glandes séricigènes, et l'évasement intestinal est le réservoir de cette sécrétion.

C. RENGEL (1908), qui étudie *Myrmeleon formicarius* L., à côté de faits déjà signalés, nous montre par des coupes comment l'épithélium de l'intestin moyen se renouvelle au début de la métamorphose et comment la communication s'établit avec l'intestin postérieur.

P. LOZINSKI (1911) apporte ensuite une contribution très importante à la question des tubes de Malpighi des Myrméléontides. Il étudie *Myrmeleon formicarius* L. Cet auteur nous renseigne sur plusieurs faits nouveaux. Tout d'abord il est le premier à donner une description du complexe formé par les tubes de Malpighi et l'intestin, d'après des coupes. Au début de l'accolement des tubes de Malpighi avec l'intestin, la coupe montre l'intestin entouré de 6 tubes de Malpighi, qui sont enveloppés par une membrane péritonéale (*bindegewebige Umhüllung*). Une coupe faite à un niveau plus postérieur de l'intestin, là où celui-ci forme un bourrelet prononcé avant de s'ouvrir dans l'évasement terminal, indique les faits suivants : au centre l'intestin un peu élargi; autour de lui les tubes de Malpighi, qui sont plus larges et compris dans une cavité remplie d'une masse flocculeuse, caillée, qui se colore légèrement par l'éosine et qui, pour l'auteur, est de nature indéfinissable. Cette cavité est limitée extérieurement par un épithélium plat

doublé lui-même par un épithélium de cellules hautes; ces deux épithéliums ne sont point accolés, mais sont séparés par une cavité étroite qui est en communication avec l'intestin. Les images obtenues, en coupe transversale, ne sont pas très compréhensibles, car le bourrelet est appliqué obliquement contre le rectum; il est difficile d'avoir une coupe idéale qui montrerait la succession régulière des épithélium signalés ci-dessus. En une coupe longitudinale de l'ensemble, P. LOZINSKI nous montre la signification de ces différents éléments du bourrelet, qu'il appelle *birnförmigen Organ*. Nous comprenons alors que les extrémités des tubes de Malpighi sont enfermées dans un repli de l'épithélium intestinal auquel font suite, vers le haut, des éléments fibrillaires péritonéaux. La signification du complexe « *birnförmigen Organ* » est difficile à interpréter pour LOZINSKI. Il observe, à ce niveau, des images d'excrétion très évidentes dans les tubes de Malpighi; aussi, pense-t-il que les épithéliums externes qui les enveloppent doivent être l'intermédiaire entre ces tubes et le liquide hémocoelien pour que leur soit fourni le matériel d'excrétion. Cette opinion, entièrement erronée, sera discutée plus loin.

Dans les tubes de Malpighi, l'auteur observe les détails histologiques suivants : dans les parties distales libres il n'y a habituellement que deux cellules qui limitent la lumière; dans les parties proximales il y en a trois. Les noyaux sont arrondis ou ovales et la lumière des tubes est grande. Dans les parties juxta-intestinales, tout au début, les tubes sont très minces avec la même structure; les parties terminales sont un peu différentes : les cellules, de nouveau plus grandes, ont des noyaux comparativement plus petits et le cytoplasme des cellules montre de petits canalicules qui entourent le noyau. Au moment où la larve va tisser son cocon (avant d'entrer en métamorphose) on constate de grands changements dans les tubes de Malpighi. Après une recrudescence de l'activité urinaire, le noyau prend un aspect ramifié analogue à celui des cellules des glandes séricigènes des chenilles de papillons. Au moment de la sécrétion de la soie, le tube de Malpighi est fortement rempli d'une substance très colorable par l'éosine que l'on retrouve également dans l'intestin, mais alors sous forme d'un mince tractus, car le conduit intestinal est fortement contracté. C'est la soie qui est donc sécrétée par les tubes de Malpighi, mais une courte portion de ceux-ci au voisinage des insertions ainsi que les portions juxta-intestinales ne prennent aucune part à cette activité spéciale.

L'auteur a également effectué des injections de solutions d'indigo-carmin dans l'hémocoèle, afin d'observer l'élimination de ce colorant par les vaisseaux urinaires. Après une heure ou deux, il constate que tous les tubes sont colorés en bleu. Après six à douze heures les tubes de Malpighi et le cæcum (c'est-à-dire l'évasement intestinal) sont remplis de colorant, ce qui prouve que les tubes de Malpighi sont excréteurs comme chez tous les Insectes et que le produit d'excrétion vient remplir l'intestin terminal. L'auteur observe aussi que les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi sont également colorées et que le liquide

qui se trouve dans la cavité où sont contenues ces portions malpighiennes l'est également. Il en conclut que le colorant, injecté dans le sang, est repris non seulement par les portions libres, mais encore par les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, ce qui est en rapport avec son interprétation physiologique du complexe du bourrelet que nous avons signalée un peu plus haut.

Ce sont les seules expériences d'injections physiologiques faites sur les larves de Myrméléontides; nous reviendrons plus loin sur leur interprétation, qui est inexacte à notre avis.

L'auteur en déduit donc que, sur toute leur longueur, les tubes de Malpighi exercent leurs fonctions d'excrétion aux dépens des produits de déchets véhiculés par le sang. Ces substances d'excrétion s'assemblent en un liquide verdâtre dans l'évasement intestinal et sont éliminées par l'anus.

Dans des contributions plus récentes, P. LOZINSKI (1921) étudie plus en détail l'histologie des tubes de Malpighi pendant la vie larvaire.

Les tubes de Malpighi comprennent trois régions : 1° une région élargie (celle du *birnförmigen Organ*) avec cellules spéciales grandes, où la lumière pénètre sous forme de canalicules étroit, et offrant une bordure en brosse (non visible sur les figures); 2° une portion conductrice des éléments formés dans la région précédente, se présentant sous forme de tubes étroits, disposés régulièrement autour de l'intestin; 3° une portion libre, la plus étendue, dans laquelle s'observent les processus les plus importants de la sécrétion urinaire. Les cellules présentent, à la base, la différenciation que l'on nomme « ergastoplasme » et particulière aux cellules sécrétrices. Le noyau participerait à la sécrétion : des granules chromatiques sont libérés dans le cytoplasme; ils sont dissous, et cette chromatine prendrait part à l'élaboration des produits urinaires. Ceux-ci s'assemblent sous forme fluide à la surface de la cellule et constituent les *Exkretblasen*, qui sont éliminés. Dans certaines cellules, l'auteur a observé une sécrétion vacuolaire directe du noyau. La chromatine est régénérée par le nucléole.

Au sujet de la signification du complexe formé par les tubes de Malpighi et l'intestin, l'auteur complète sa façon de voir de la manière suivante, qui laisse son interprétation très hypothétique. Voici comment il s'explique : les larves de Myrméléontides se nourrissent du sang des fourmis (pas très exact), qu'ils sucent avec leurs appendices buccaux spécialisés. Ainsi la nourriture serait très fluide et l'excès d'eau demande à être éliminé. Celle-ci ne peut s'écouler par le tube digestif, puisque le ventricule est en cul-de-sac; il ne reste alors qu'un chemin possible, celui des tubes de Malpighi. Cette très riche sécrétion aqueuse exige une grande surface d'excrétion et celle-ci est fournie par la portion juxta-intestinale élargie, car la surface cellulaire est ici très agrandie par la présence des canalicules intracellulaires (⁹). L'auteur pense que c'est la seule interprétation possible de la fonction du *birnförmigen Organ*.

Il est d'un grand intérêt de comparer ces résultats à ceux qui ont été signa-

lés pour des genres appartenant à d'autres familles d'Hémérobiiformes. Cette comparaison montre qu'il existe de grandes analogies entre les différentes catégories.

J. MC DUNNOUGH (1909) a fait un très beau travail sur *Chrysopa perla* L. La larve a un tube digestif très comparable à celui de la larve du Fourmi-lion. Ici aussi l'intestin moyen est fermé en arrière et la première partie de l'intestin postérieur, entre l'intestin moyen et le point d'insertion des tubes de Malpighi, est dépourvue de lumière. Il y a 8 tubes de Malpighi, 6 d'entre eux sont entourés, dans leurs portions les plus distales, d'une membrane commune autour de l'intestin postérieur. Ils sont un peu évasés à leur extrémité aveugle, qui est logée dans un repli intestinal tout à fait comparable au bourrelet décrit chez les Myrméléontides. Les deux autres tubes de Malpighi sont libres. L'intestin comporte une partie plus évasée en arrière (réservoir à soie).

La soie serait sécrétée par les tubes de Malpighi et la partie terminale de l'intestin postérieur jouerait le rôle de réservoir. Très inattendue est l'interprétation (partielle) du bourrelet complexe « tubes de Malpighi-intestin ». Ce bourrelet (repli intestinal logeant les terminaisons aveugles des tubes de Malpighi) est un point d'appui renforcé qui servirait à l'attache de muscles opérant, au moment de la sortie de la soie, pour faire dévagner les derniers segments du corps.

Le tube digestif adulte est tout à fait comparable à celui du Fourmi-lion : long jabot latéral, gésier, intestin moyen élargi, intestin postérieur simple comprenant une région pylorique, un intestin grêle et une partie plus large appelée « rectum ». Il y a 8 tubes de Malpighi. L'auteur signale la présence sur la paroi du rectum de glandes rectales très caractéristiques; ce sont des épaissements épithéliaux qui comprendraient deux feuillets cellulaires : l'un interne, formé de hautes cellules, et l'autre externe, à petites cellules. Ces glandes rectales sont au nombre de trois rangées et le feuillet interne présente des cellules dont les limites sont indistinctes.

M. LAMPE (1911) nous renseigne sur le tube digestif de la larve aquatique de *Sisyra fuscata* FAB. Le tube digestif se comporte en gros comme chez *Myrmeleon* et *Chrysopa*. L'intestin postérieur est fermé en avant des insertions des tubes de Malpighi, dont 6 sur 8 contractent avec la région inférieure de l'intestin des connexions analogues à celles qui ont déjà été signalées.

C. L. WITHYCOMBE (1924) décrit l'anatomie de la larve de *Hemerobius stigma* et, encore une fois, l'organisation du tube digestif ne semble pas être différente. Le même auteur (1923) arrive à des conclusions identiques en ce qui concerne la larve d'*Osmylus*. Les descriptions de cet auteur contiennent, cependant, de grandes invraisemblances qui ne paraissent pas devoir être retenues. Il nous dit, par exemple, que généralement tout l'intestin postérieur, jusqu'au réservoir à soie, est un cordon cellulaire, mais « pas toujours ». D'autre part, le contenu des tubes de Malpighi (et notamment la soie) arriverait dans

l'évasement intestinal après avoir passé par diffusion à travers les parois des tubes de Malpighi; quant à l'existence d'un épithélium intestinal à cet endroit, il semble l'ignorer. D'après le même auteur, les Conioptéridés n'auraient que 6 tubes de Malpighi, dont 4 seulement contracteraient des connexions avec l'intestin (parfois trois?), et ces tubes présenteraient l'originalité de ne pas avoir de noyaux ramifiés au moment de la sécrétion de la soie.

Ainsi donc les particularités anatomiques des quelques familles étudiées, telles qu'*Osmylidae*, *Sisyridae*, *Hemerobiidae*, *Chrysopidae* et *Myrmeleontidae*, présentent un grand caractère d'homogénéité (à part quelques discordances signalées, par exemple chez les *Conioptérygidae*, et sur lesquelles nous ne pouvons pas encore tabler avec certitude). Toutefois, les familles du groupe des Hémérobiiformes sont bien plus nombreuses (on en connaît environ 14); de telle sorte que nous ne pouvons pas encore affirmer qu'il existe une structure identique chez toutes; tout au plus est-il permis de le supposer.

III. — OBSERVATIONS PERSONNELLES

Nous classerons celles-ci en trois chapitres. Dans le premier nous décrirons l'anatomie générale du tube digestif de la larve et de l'imago, sans insister cependant sur les particularités connues. Le deuxième chapitre traitera des expériences physiologiques qui nous ont permis d'étudier les processus de l'excrétion. Ensuite, dans un troisième chapitre, nous nous occuperons de la structure histologique des parties du système malpighien et de l'intestin qui interviennent dans l'excrétion. La connaissance de la structure histologique des différentes parties nous sera très utile pour arriver à une interprétation fonctionnelle convenable des organes étudiés.

A. — ANATOMIE DU TUBE DIGESTIF ET DE SES ANNEXES

1° Tube digestif larvaire.

Les figures que nous en donnons, et qui doivent servir surtout à l'illustration des résultats d'injections, permettent de comprendre la structure des organes.

La figure 1 montre la situation exacte des organes après étalement du tissu adipeux dans lequel les tubes de Malpighi déroulent leurs circonvolutions. Au jabot et au ventricule chylifique, distendu par suite de l'accumulation des résidus de la digestion, fait suite l'intestin postérieur, dont il est permis de suivre les méandres. Après une partie très mince, que l'on sait être un cordon cellulaire plein (cf. MEINERT), nous voyons les 8 tubes de Malpighi déboucher dans l'intestin, qui devient alors un peu plus large (sans toutefois dépasser le diamètre maximum des tubes de Malpighi). Cette région intestinale se dirige vers l'arrière, vient s'appuyer sur la région du bourrelet, puis remonte vers l'avant.

Arrivé près des insertions malpighiennes, l'intestin décrit une nouvelle courbe qui le fait se diriger à nouveau vers l'arrière. Au niveau de cette courbe, nous constatons que les tubes de Malpighi viennent se fixer à la paroi intestinale. Nous avons observé que les 8 tubes de Malpighi effectuent cette adhésion (fig. 2). Ceci est nettement en contradiction avec les descriptions des auteurs précédents. Toutefois, il nous est arrivé de n'observer que 6 tubes à cet endroit. C'est que (ainsi que les coupes le mettent en évidence) 2 tubes contractent ici des connexions très superficielles avec l'intestin. Leurs extrémités aveugles sont à peine

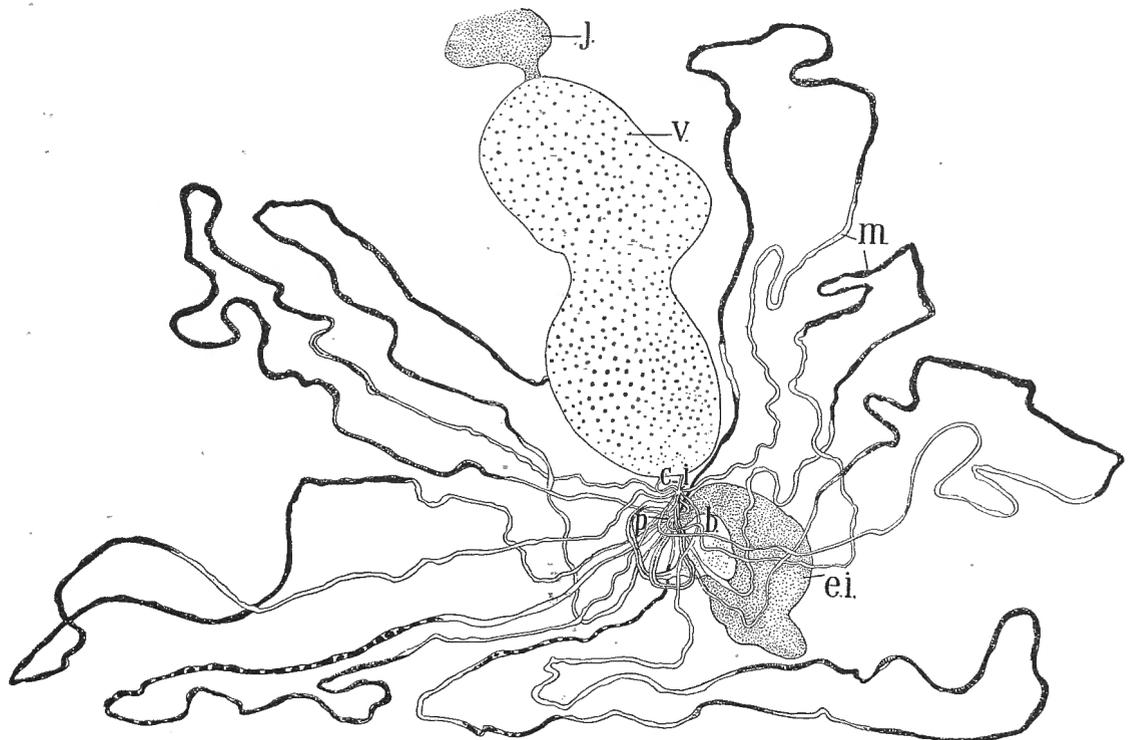


FIG. 1. — Tube digestif de la larve d'*Acanthaclisis*, après étalement du tissu adipeux (non représenté) qui contient les circonvolutions des tubes de Malpighi.
j. = jabot; *v.* = ventricule chylifique; *c.* = cordon cellulaire; *i.* = insertions des tubes de Malpighi; *p.* = point d'attache des 8 tubes de Malpighi; *b.* = bourrelet; *e.i.* = évasement intestinal; *m.* = tubes de Malpighi avec indigo-carmin (voir, plus loin, expér. de nutrition).

engagées sous la membrane péri-intestinale et la moindre inattention au cours de la dissection réussit sans doute à les libérer. Rien ne dit qu'il en est de même pour les autres genres de Myrméleontides, où se présentent peut-être 2 tubes libres; mais dans le seul genre *Myrmeleon* nous constatons que les auteurs ne sont pas d'accord à ce sujet.

Six tubes de Malpighi sont donc engagés par leurs portions terminales sous une membrane, au-dessous de laquelle ils courent à la surface de l'intestin. Après un trajet appréciable, les tubes s'évasent, recouverts, cette fois, par un repli de l'épithélium intestinal qui fait suite à la membrane péri-intestinale; ils sont pris

à l'intérieur du bourrelet intestinal (*birnförmigen Organ*). La suite de l'intestin, très évasé, forme ce que nous appellerons « l'évasement intestinal ». Celui-ci peut offrir une dilatation latérale, qui se termine alors par un mince rectum qui va jusqu'à l'anus. La figure 1 montre la longueur considérable des portions libres des tubes de Malpighi comparée à celle des portions juxta-intestinales. L'anatomie de ce tube digestif n'est donc certainement pas différente de celle que les auteurs ont décrite chez d'autres Myrméléontides. Elle vient donc confir-

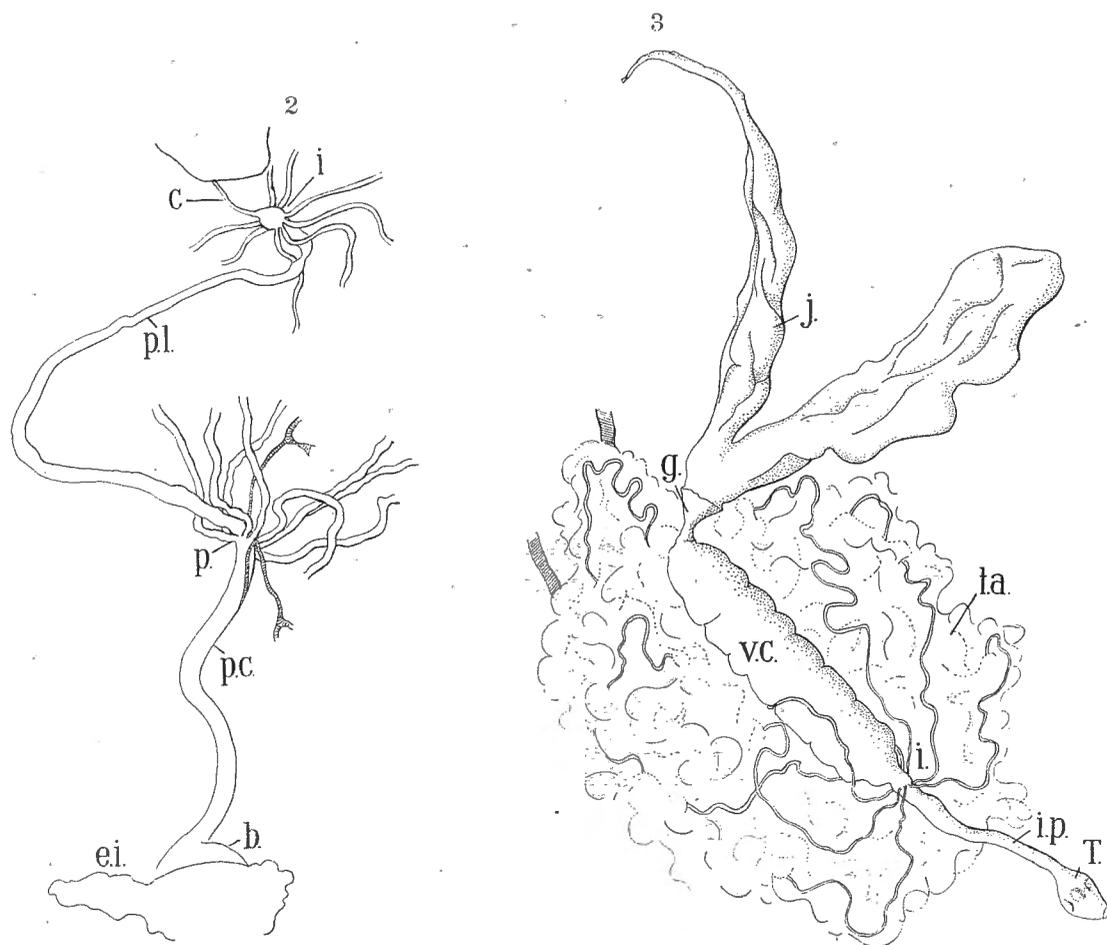


FIG. 2. — Intestin postérieur déroulé de la larve d'*Acanthaclisis*. — *c* = cordon cellulaire; *i* = insertions des tubes de Malpighi; *pl.* = partie libre de l'intestin; *p.* = point d'attache des 8 tubes de Malpighi; *p.c.* = partie intestinale en connexion avec 6 tubes de Malpighi; *b.* = bourrelet; *e.i.* = évasement intestinal.

FIG. 3. — Tube digestif adulte d'*Acanthaclisis*. — *j.* = jabot; *g.* = gésier; *v.c.* = ventricule chylifique; *i.* = insertions des tubes de Malpighi; *i.p.* = intestin postérieur; *T.* = rectum; *t.a.* = tissu adipeux.

mer ces résultats. Seulement, pour ce qui concerne le nombre de tubes de Malpighi venant se fixer secondairement à l'intestin, nous observons une petite différence dont l'importance est d'ailleurs légère.

2° Tube digestif adulte.

L'adulte (nous n'en avons trouvé qu'un seul, issu d'une nymphe trouvée sur place) a un tube digestif très différent, comme RAMDOHR l'a déjà signalé pour *Myrmeleon*. La figure 3 montre la disposition de ce tractus : long jabot avec cæcum latéral, ventricule moins important que chez la larve, intestin beaucoup plus gros avec évasement terminal garni de glandes rectales (décrites au chapitre « histologie »). Il y a 8 tubes de Malpighi, qui débouchent au début de l'intestin postérieur, dont nous n'avons pas recherché les extrémités aveugles, mais celles-ci, ainsi que nous l'ont montré les coupes, ne viennent contracter aucune connexion avec l'intestin. Cette description du tube digestif de l'adulte est donnée ici à titre documentaire, car nous ne nous sommes occupé pour le reste que de la larve.

B. — ACTIONS DES SOLUTIONS COLORÉES SUR L'INTESTIN
ET LES TUBES DE MALPHIGI

1° Injections de colorants dans l'hémocoèle.

Le colorant est injecté le plus doucement possible, à l'aide de micropipettes de verre introduites latéralement dans le thorax. La quantité injectée, toujours approximativement égale, avait la valeur d'une goutte préalablement déposée sur une lame de verre et reprise pour l'injection.

a) *Solution d'indigo-carmin à 1 %.*

Après 15 minutes. Le colorant se retrouve sous forme d'une faible solution dans les portions libres hémocoéliennes seulement. Rien ailleurs.

Après 30 minutes. Idem. Mais la concentration du colorant est plus élevée dans les vaisseaux malpighiens.

Après 2 heures. L'indigo-carmin s'observe dans les portions libres hémocoéliennes des tubes de Malpighi et dans l'intestin postérieur, depuis l'endroit des insertions jusqu'au sac rectal ou évasement intestinal, non compris. (Le contenu de ce dernier est coloré légèrement en jaune suivant la coloration normale) (fig. 4.)

Après 3 heures. Le colorant occupe les portions libres hémocoéliennes et l'intestin tout entier, y compris le sac intestinal et le rectum, qui contiennent une solution bleue concentrée. On le trouve encore en plus dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, sous forme de petites masses bleues (cristaux?) disposées plus ou moins en chapelet dans les tubes de Malpighi et qui peuvent être animées d'un faible mouvement de va-et-vient. Le liquide compris dans l'espace juxta-intestinal, où se trouvent les tubes de Malpighi, est aussi coloré (fig. 5 qui montre partiellement les résultats).

Après 4 heures. Idem qu'après 2 heures, avec la seule différence que le colorant colore aussi très légèrement le contenu du sac rectal. Ce dernier résultat montre que l'élimination du colorant ne se réalise pas toujours dans le même temps.

Même après 4 et 6 heures, il nous est arrivé de ne pas encore observer de colorant dans l'intestin.

b) *Solution d'alizarine à 1 %.*

Ce colorant se comporte comme l'indigo-carmin; les tubes de Malpighi se colorent en rouge sang et la couleur est très apparente. Cependant, dans l'intestin, où le colorant occupe uniquement la lumière, la teinte est variable et peut être jaunâtre; exceptionnellement il se présente sous l'aspect de granulations rouges. Accumulé dans le sac rectal, la couleur en est d'un beau jaune, mais bien que la teinte des tubes de Malpighi juxta-intestinaux paraisse foncer quelque peu, nous n'avons pu discerner à coup sûr le colorant dans ces portions malpighiennes.

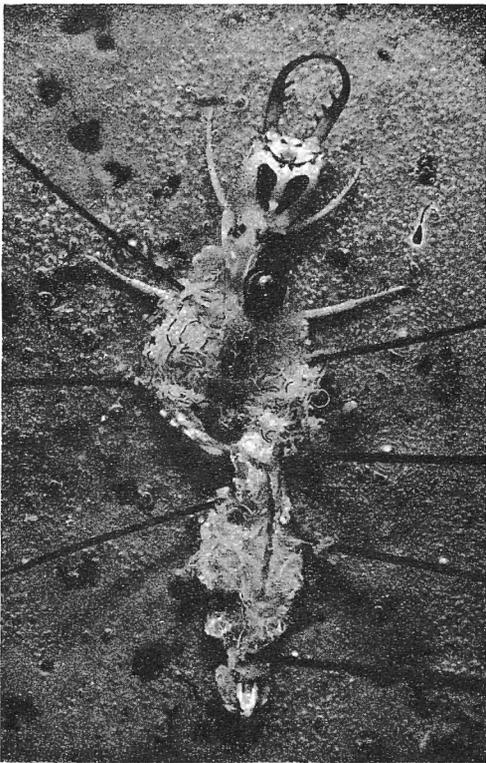


FIG. 4. — Photographie de la dissection avec le colorant localisé dans les portions hémocéliennes des tubes de Malpighi qui, par suite de sa présence, tranchent nettement sur la trame adipeuse qui les soutient.

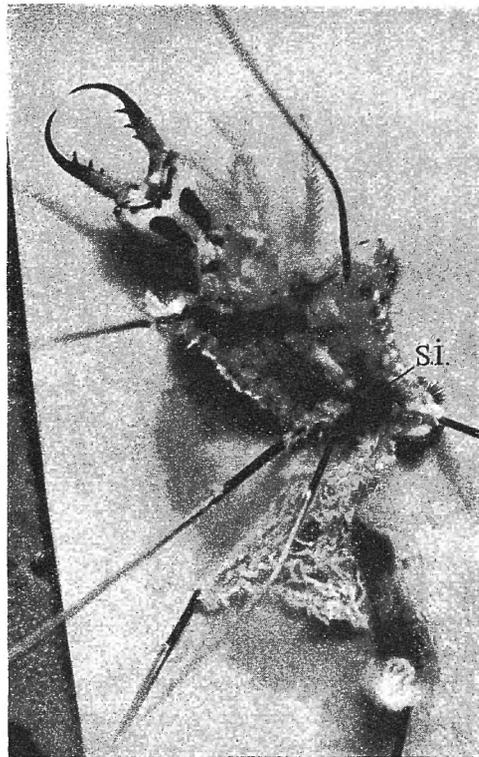


FIG. 5. — Photographie de la dissection montrant le colorant concentré dans le sac intestinal (*s.i.*) où il est très évident. Le tube digestif a été rejeté en dehors du corps et l'intestin ainsi que certaines portions hémocéliennes des tubes de Malpighi sont également colorés.

c) *Solution de trypanblau à 1 %.*

En aucun cas nous n'avons observé l'élimination de ce colorant par les tubes de Malpighi. En revanche, on le retrouve un peu partout dans l'hémocoele. Il colore vivement les cellules péricardiales et le tissu adipeux, qui, cependant, ne le reprend qu'en certains endroits. Il faut attribuer ces résultats à la nature colloïdale du trypanblau.

d) *Solution de carminate d'ammoniaque à 1 %.*

Résultats comparables à ceux du trypanblau. Dans les deux cas les injections étaient supportées difficilement par les larves, ce qui n'a pas permis d'observer les résultats d'une action prolongée dépassant 24 heures. Ce carminate est aussi un colorant colloïdal.

**2° Nutrition de la larve par des Insectes préalablement injectés
à l'indigo-carmin.**

Ces expériences ont été effectuées avec des mouches au laboratoire de Banyuls et ont été poursuivies à Bruxelles, au laboratoire de zoologie de l'Université, à l'aide de vers de farine.

Dans les deux cas, les proies destinées aux larves de Fourmi-lion sont injectées avec une solution d'indigo-carmin à 1 %. Les proies sont capturées vivantes par le Myrméléontide.

La larve d'*Acanthaclisis* peut se nourrir assez régulièrement de trois ou même de deux en deux jours, et nous avons réussi de la sorte à faire manger nos larves, en leur offrant des vers de farine injectés, pendant plus de deux mois. Par cette méthode, comme le colorant, très diffusible, passe assez rapidement dans le sang, dès son arrivée dans le ventricule chylifique, nous retombons dans les cas précédents relatifs aux injections intra-sanguines. Mais le grand avantage de cette méthode de nutrition réside dans la possibilité d'une action prolongée du colorant sur le système urinaire. En effet, le colorant, en arrivant normalement dans le sang, ne détermine pas les traumatismes occasionnés fatalement par une injection intra-hémocoelienne; l'Insecte résiste beaucoup plus longtemps et il est permis d'attendre longtemps avant de rechercher la localisation du colorant dans le système urinaire, ce qui est d'un très précieux concours.

a) *Nutrition par mouches.*

Après 2 heures. Le jabot de la larve est rempli d'une masse d'un bleu intense, qui montre le peu de répulsion témoigné par l'Insecte pour le colorant. Dans les autres parties du tube digestif, même dans le ventricule chylifique, aucune trace de colorant n'était encore discernable.

Après 6 heures. L'intestin moyen est déjà légèrement coloré en plus du jabot. Le liquide contenu dans le sac rectal est très légèrement teinté de bleu. Rien à voir ailleurs, bien que nous devons admettre plus loin que la présence de colorant dans la poche rectale implique nécessairement sa présence dans les tubes de Malpighi. Cependant, le colorant est extrêmement dilué dans les tubes de Malpighi, tout au moins au début de son élimination. Il est donc à ce moment peu visible; mais plus tard, plus concentré, il sera beaucoup plus apparent.

Après 12 heures. Résultats comparables aux précédents et même, dans une seconde tentative, aussi peu avancés que dans le premier cas. Nous verrons que nous devons imputer ce fait à un retard dans l'absorption des aliments ingérés.

Ces premiers résultats mettent en évidence un fait essentiel, à savoir que la digestion est très lente chez l'*Acanthaclisis* et qu'elle est même sujette à subir des retards importants, ce qui doit être en rapport avec le fait que l'estomac de cet Insecte est toujours très encombré pendant toute la période larvaire.

Après 48 heures. Cette fois, nous voyons très nettement le colorant, outre sa présence dans le jabot et le ventricule chylifique, teinter également les portions hémocoeliennes des tubes de Malpighi. L'intestin est coloré d'une façon notable ainsi que le contenu du sac rectal. Dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, nous n'avons rien observé.

b) *Nutrition par larves de Ténébrion*. — Instruit, par les expériences effectuées à l'aide de mouches, de la lenteur de l'élimination du colorant, lorsque nous les avons reprises avec les vers de farine, nous avons attendu beaucoup plus longtemps avant d'observer l'état de la marche de l'excrétion.

Après 21 jours (observé aussi après 28 jours) de nutrition régulière. Les résultats sont très intéressants, comparables aux résultats obtenus exceptionnellement après injection

intra-hémocoelienne (cf. après 3 heures). Les tubes de Malpighi, dans leurs parties libres, sont bourrés de colorant. Il en est de même pour l'intestin postérieur, dans lequel on peut suivre une traînée de la solution colorée jusqu'au sac rectal, également fortement teinté. Les portions juxta-intestinales contiennent également le colorant sous forme de traînées de petites granulations que l'on peut faire voyager à l'intérieur des tubes en appuyant extérieurement sur ceux-ci (fig. 6).

Après deux mois de nutrition par larves injectées à l'indigo-carmin, nous avons également nourri une larve de nos Fourmis-lions au moyen de larves de Ténébrion injectées à l'alizarine, et nous avons examiné le sujet ainsi traité après 15 jours de cette alimentation supplémentaire. Il y avait encore de l'alizarine dans l'intestin moyen et nous en avons aussi retrouvé, à l'exclusion de tout autre endroit, en certains points des portions libres des tubes de Malpighi. En revanche, ces portions étaient surtout encombrées par l'indigo-carmin qui, en certains points, distendait considérablement les tubes (fig. 1). L'encombrement par de grandes quantités de concrétions bleuâtres était tel que très certainement l'écoulement du colorant vers l'intestin avait été arrêté et l'alizarine, encore éliminée en certains points, n'avait pu continuer son chemin. L'intestin contenait un peu de solution bleuâtre, ainsi que le sac ou évasement rectal. Il n'y avait rien à voir dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi. Nous assistions ici à un encrassement considérable du rein mis en présence (par suite du mode spécial de nutrition de l'Insecte) d'une quantité inusitée de produits urinaires à éliminer. Comme l'indigo-carmin a l'habitude de se précipiter fréquemment en petites granulations cristalloïdes dans la lumière des tubes, leur encombrement est un accident très possible. Il faut toutefois le considérer, comme essentiellement dû à l'expérimentation, car dans les condi-

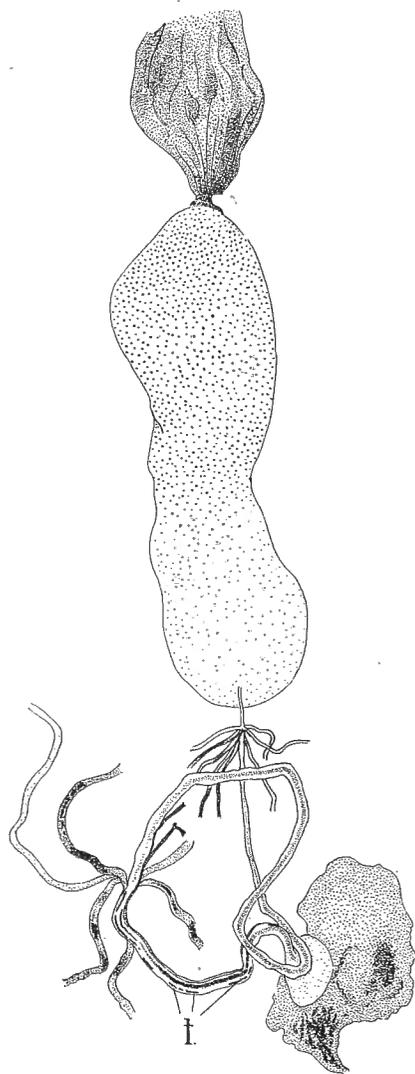


FIG. 6. — Résultat obtenu après nutrition par larves de *Ténébrions* injectées. Les régions ponctuées représentent l'emplacement du colorant plus ou moins concentré suivant l'endroit. La lettre *I*, indique les traînées de colorant incluses dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi.

tions normales les produits d'excrétion, toujours fluides, sont facilement éliminés. L'Insecte doit éviter un encombrement du rein, qui, en empêchant la sécrétion de la soie, ne lui permettrait pas de se métamorphoser.

3° Interprétations des résultats.

Il est évident que nous ne devons pas séparer les expériences d'injection des expériences de nutrition. Dans un cas comme dans l'autre, le colorant vient au contact des tubes de Malpighi. D'après la série chronologique des résultats obtenus, nous pouvons interpréter comme suit les colorations observées.

Le colorant vient, mélangé au sang, se mettre au contact des portions libres hémocoeliennes des tubes de Malpighi et celles-ci commencent par en opérer l'élimination. On constate, en effet, que ces portions des tubes de Malpighi se colorent en premier lieu, à l'exclusion de toute autre partie. Le colorant arrive ensuite dans l'intestin, où les parties antérieures commencent par se colorer, puis les parties postérieures avec l'évasement ou sac intestinal. Celui-ci finit par contenir une solution extrêmement concentrée. Seulement, lorsque la couleur a atteint les régions inférieures de l'intestin, il arrive que l'on observe cette couleur, surtout sous forme de granulations bleues, dans les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi. C'est la présence parallèle du colorant dans l'intestin terminal (en regard des portions malpighiennes juxta-intestinales) et dans ces portions juxta-intestinales qui est le fait le plus intéressant. Nous dirons, en effet, que le colorant qui se trouve dans ces portions est d'origine intestinale et qu'il a dû être préalablement résorbé par l'épithélium intestinal avant de parvenir dans la poche du bourrelet, où il est repris par les tubes de Malpighi. Selon toute vraisemblance, si l'on en juge, *in vivo*, d'après la marche des opérations, il doit en être ainsi, et nous verrons que la structure histologique du tube digestif confirme cette interprétation.

LOZINSKI croyait que les fluides excrétés par les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi proviennent du sang et que les épithéliums externes du bourrelet jouent le rôle d'intermédiaire dans ce phénomène. Notre point de vue sur la signification de la recouvrante formée par l'épithélium intestinal qui limite extérieurement le bourrelet est donc tout différent. Nous ne lui attribuons pas le même mécanisme. Nous voyons là une glande rectale, très modifiée sans doute et dont le fonctionnement est spécialisé, mais, comme nous le verrons plus loin, cela est très clair.

L'interprétation de nos expériences doit donc nous faire admettre que l'eau (chargée d'éléments diffusibles) effectue dans le système « tubes de Malpighi-intestin » un cycle ininterrompu que nous considérons comme très favorable à l'élimination des produits urinaires. Cependant, dans le cas de nos expériences de nutrition, où de continuelles arrivées de colorant dans le sang exigeaient une excrétion intensive, il fallait s'attendre à un encrassement des tubes de Malpighi

(portions libres). Le colorant arrivant dans la lumière des tubes de Malpighi, parcourus eux-mêmes par un courant de solution d'indigo-carmin, risquait de s'y précipiter à la longue. C'est ce que nous avons effectivement observé dans certains cas d'action prolongée du colorant (nutrition), ainsi que nous l'avons signalé. Un tel accident n'arriverait pas si l'intestin expulsait au dehors la totalité des produits malpighiens. Quand LOZINSKI nous dit que les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi servent probablement à la résorption d'eau, il a raison, mais celle-ci n'est pas « superflue et d'origine sanguine »; il s'agit, au contraire, d'une certaine quantité d'eau reprise du contenu intestinal pour assurer un courant aqueux favorable dans le système urinaire. S'il s'agissait d'une eau superflue d'origine sanguine, les complications des portions juxta-intestinales seraient bien inutiles, puisque les tubes de Malpighi auraient, au contraire, un grand intérêt à être plongés directement dans le sang sur toute leur longueur.

C. — DESCRIPTION HISTOLOGIQUE DE L'INTESTIN ET DES TUBES DE MALPIGHI

1° Intestin postérieur larvaire.

a) Il débute, comme il a été dit, par une *portion courte et étroite dépourvue de lumière*. La figure 7 en montre une coupe transversale; nous voyons le cordon constitué de petites cellules assez nombreuses à limites cellulaires irrégulières. Les cellules ne montrent aucun caractère sécréteur, et rien ne permet de croire non plus qu'une filtration quelconque est permise à ce niveau. Ce fin tractus est entouré d'un revêtement péritonéal pauvre en fibres musculaires.

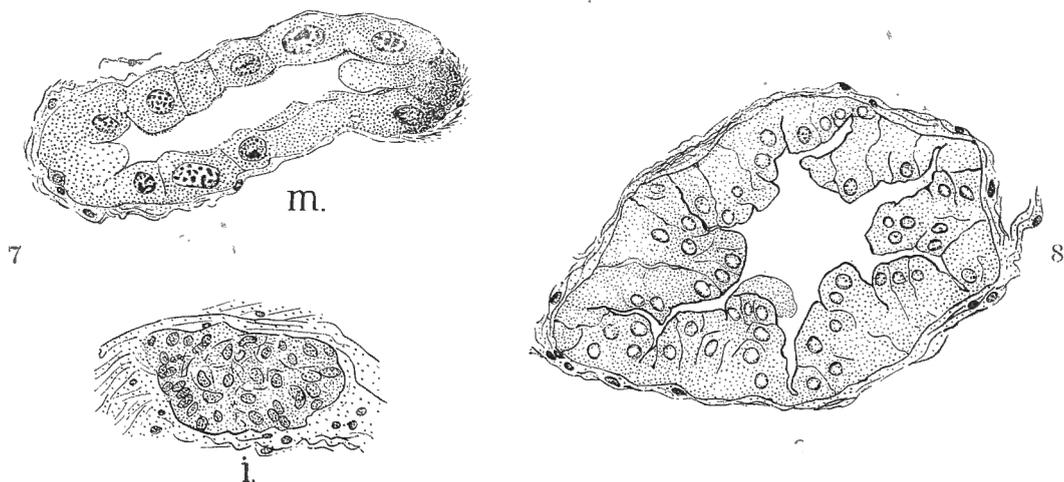


FIG. 7. — Coupe transversale de la partie initiale de l'intestin postérieur. — *i.* = intestin; *m.* = tubes de Malpighi au voisinage de l'insertion (même échelle).

FIG. 8. — Coupe transversale de la partie initiale libre de l'intestin postérieur, située au delà des insertions.

b) *Partie initiale libre en U.* — Elle suit immédiatement le point d'insertion des tubes de Malpighi. C'est un canal déjà plus large que le cordon précédent, mais dont le diamètre ne dépasse pas sensiblement celui des tubes de Malpighi. Au voisinage des insertions de ces tubes, l'épithélium forme des replis vers l'intérieur, qui, bien que d'aspect irrégulier, permettent de reconnaître ici, comme chez la plupart des autres Insectes, la symétrie hexagonale caractéristique de cette portion du tube digestif. Les cellules sont petites à noyaux petits, et elles sont pourvues d'une cuticule chitineuse bordant le canal central. Cette cuticule est très mince par endroits (ce qui doit être mis en rapport avec l'absence d'excréments dans le canal), mais elle est cependant reconnaissable aux forts grossissements. Au début, les cellules épithéliales ne présentent aucune particularité qui nous permettrait de leur attribuer un rôle quelconque (fig. 8), mais au fur et à mesure que l'on s'éloigne du voisinage des insertions, les plis deviennent de moins en moins apparents, les cellules deviennent de plus en plus grandes et l'on voit apparaître de petites vacuoles dans le cytoplasme. Nous les retrouverons plus loin, où nous dirons leur signification. L'intestin est entouré d'une membrane péritonéale où les éléments musculaires sont rares ou même absents.

c) *Partie en connexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi.* — Celle-ci comprend la région étroite et la région du bourrelet.

La région étroite est un tube à paroi plissée irrégulièrement; 6 tubes de Malpighi courent à sa surface externe et ils sont entourés eux-mêmes par une membrane péri-intestinale formant un manchon péri-intestinal relativement épais (fig. 9). Les cellules épithéliales ont un caractère nettement sécréteur : ce sont de grandes cellules à gros noyaux, et il n'est pas rare d'observer des séries de petites vacuoles au-dessous de la cuticule chitineuse, toujours mince, tandis que le cytoplasme sous-jacent, d'abord légèrement basophile et contenant le noyau, devient progressivement plus acidophile et se garnit de vacuoles parfois très grosses en direction basale.

La région élargie du bourrelet se distingue essentiellement de la portion précédente par le remplacement du manchon péri-intestinal, par un double épithélium, que nous nommerons *la recouvrante*. Ce bourrelet semble être accolé latéralement contre le sac rectal; en réalité, il est rejeté latéralement par une déformation inégale du sac rectal. Il est formé, comme l'ont montré MAC DUNNOUGH et LOZINSKI, par un repli intestinal de la région initiale de l'évasement, qui est relevé vers l'avant, délimitant (entre le repli et l'intestin) une cavité dans laquelle sont logées les extrémités des tubes de Malpighi. A ce repli épithélial fait suite, vers le haut, le manchon péri-intestinal, ce qui assure une parfaite solution de continuité à la paroi qui sépare de l'hémocoèle la cavité malpighienne.

Les coupes transversales, pour peu que le tube digestif ne soit pas tout à fait bien orienté, peuvent passer obliquement par la recouvrante et le manchon péri-intestinal en même temps (fig. 10). Plus bas encore (fig. 11), comme le bourrelet précède immédiatement l'évasement intestinal contre lequel il a l'air d'être appli-

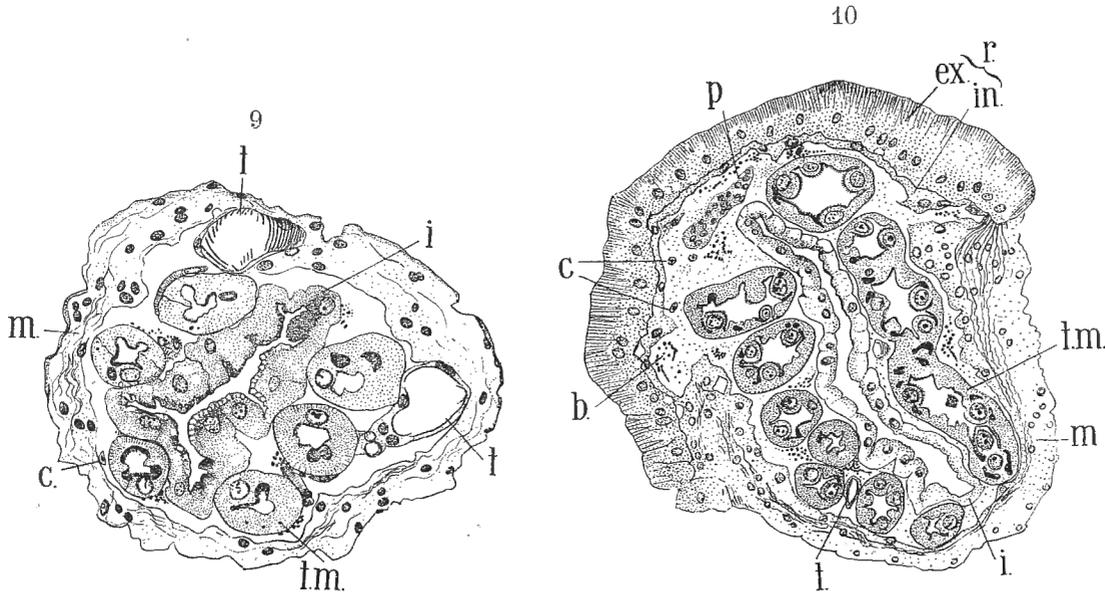


FIG. 9. — Coupe transversale de la partie intestinale en connexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, région étroite. — *i* = intestin; *t.m.* = tubes de Malpighi (6); *t* = trachées; *c* = cellule sanguine; *m.* = membrane péri-intestinale.

FIG. 10. — Coupe transversale de la partie intestinale en connexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, début de la région du bourrelet. — *i* = intestin; *t.m.* = tubes de Malpighi; *t* = trachée; *c* = cellules sanguines; *p* = plasmode formé d'amœbocytes; *b* = bactéries; *r* = recouvrante formée de l'épithélium externe (*ex*) et de l'épithélium interne (*in*); *m* = membrane péri-intestinale.

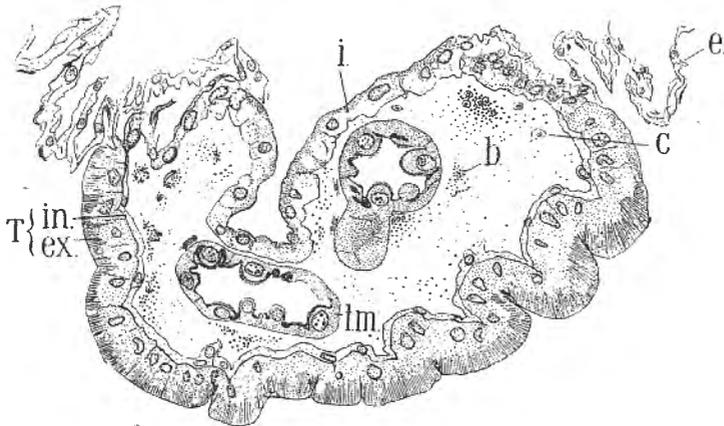


FIG. 11. — Coupe transversale de la partie intestinale en connexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi, région terminale du bourrelet. — *i* = épithélium intestinal en regard des tubes de Malpighi; *e.* = épithélium intestinal de l'évasement; T = recouvrante; *in.* = épithélium interne; *ex.* = épithélium externe; *t.m.* = tubes de Malpighi; *c* = cellules sanguines; *b.* = bactéries.

qué, les coupes montrent la recouvrante en solution de continuité avec l'épithélium intestinal de l'évasement et limitant donc une poche latérale appliquée contre celui-ci. L'histologie de l'épithélium intestinal (évasement) et des deux épithéliums de la recouvrante est très intéressante.

L'épithélium de l'évasement intestinal est une paroi mince, extrêmement plissée, à noyaux petits et à cuticule chitineuse mince, quoique cependant visible, contrairement à ce que LOZINSKI a signalé. Le même épithélium, en regard du sac malpighien, est très différent (fig. 12) : grandes cellules à gros noyaux et présentant une grande activité de sécrétion aqueuse telle que le montre bien la figure. Cette sécrétion est comparable aux mêmes images observées à un niveau intestinal précédent, mais elle prend ici une importance plus grande.

La recouvrante, repli de l'intestin, est formée de deux assises cellulaires très différentes (fig. 13). Nous avons constaté, après de bonnes fixations, que les deux épithéliums étaient étroitement appliqués l'un contre l'autre. Lorsqu'un espace existe entre eux, faut-il y voir un décollement artificiel? Il est possible que chez le Fourmi-lion ordinaire il n'y a pas d'accolement (cf. LOZINSKI); mais chez *Acanthaclisis*, c'est une disposition tout à fait normale. L'épithélium interne est une assise cellulaire formée de cellules aplaties bien distinctes dont les noyaux sont grands et dont le cytoplasme est éventuellement garni de vacuoles. L'épithélium externe, au contraire, montre de hautes cellules cylindriques à cytoplasme plus basophile que celui des cellules précédentes. Les gros noyaux sont confinés dans la moitié cellulaire qui touche l'épithélium interne; dans cette moitié on distingue fréquemment des vacuoles. Dans l'autre moitié des cellules le cytoplasme montre des striations très apparentes qui peuvent occuper jusqu'aux deux tiers de la cellule. Ces striations sont extrêmement visibles et n'importe quel fixateur les met en évidence. Nous les considérons comme une différenciation permanente du cytoplasme. Entre les deux épithéliums, comme le montre la figure 13, on observe un épaissement assez tourmenté qui les limite très nettement. Il est d'aspect et de nature chitineux et ne représente pas autre chose que le revêtement chitineux interne propre à l'intestin postérieur. N'oublions pas, en effet, que la recouvrante est un repli intestinal, ce que vient corroborer la pellicule chitineuse en question.

d) Passons maintenant à l'évasement intestinal qui constitue le réservoir à soie au moment de la nymphose. Cet évasement est limité par un épithélium très mince à cytoplasme acidophile avec petits noyaux. La paroi est revêtue d'une chitine très mince (mais toujours présente, quoi qu'en dise LOZINSKI) et les éléments péritonéaux externes avec fibres musculaires striées s'observent à l'extérieur. Cette paroi n'a aucun caractère sécréteur et limite un simple réservoir.

e) *Interprétation physiologique.* — Nous trouvons également, comme les auteurs précédents, une interruption complète, entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur, constituée par le cordon cellulaire plein du début de l'intestin. Le reste de l'intestin, qui présente un canal central et qui reçoit uniquement les

produits de sécrétion des tubes de Malpighi, est le siège d'une active résorption aqueuse. D'abord nulle au début de la région libre, elle s'accuse de plus en plus, pour prendre le plus d'importance au niveau de la partie intestinale en con-

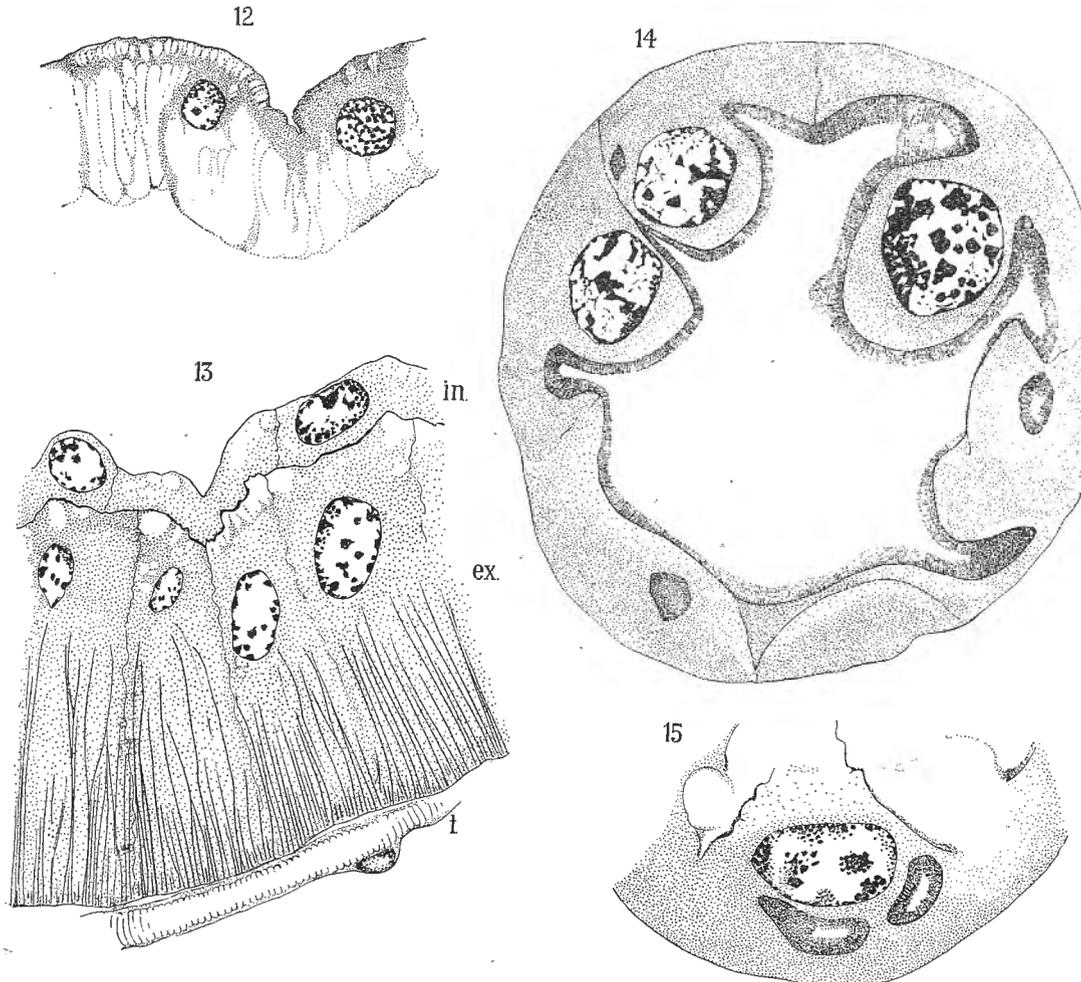


FIG. 12. — Coupe de l'épithélium intestinal en regard des tubes de Malpighi, au niveau du bourrelet.

FIG. 13. — Coupe de la recouvrante intestinale du bourrelet montrant les détails cytologiques des deux assises cellulaires. — *in.* = épithélium interne; *ex.* = épithélium externe; *t.* = trachée.

FIG. 14. — Coupe transversale du segment I des tubes de Malpighi, portion élargie au niveau du bourrelet. Stade de repos.

FIG. 15. — Idem. Stade de sécrétion active.

nexion avec les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi. Au niveau de l'évasement rectal, qui doit être considéré comme un simple réservoir, une telle résorption n'existe qu'en regard du bourrelet, au niveau des extrémités terminales des tubes de Malpighi.

L'eau provenant de cette résorption arrive donc surtout au contact des portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi et aussi au contact de la recouvrante. Nous croyons pouvoir reconnaître à cette dernière un rôle de sécrétion en direction de l'hémocoèle et notamment celui de régulariser la teneur en eau du liquide sanguin, ce qui s'effectue donc aux dépens des fluides intestinaux.

L'épithélium interne de la recouvrante nous paraît effectuer simplement une filtration, tandis que les hautes cellules du revêtement externe constitueraient le régulateur en question. Nous verrons plus haut un important argument en rapport avec cette interprétation et qui mettra en jeu la structure du tube digestif de l'adulte.

2° Les tubes de Malpighi.

Ainsi que LOZINSKI l'a bien montré, 6 tubes de Malpighi montrent trois segments bien différents. Il y a le segment élargi au niveau du bourrelet, le segment intermédiaire dans la région étroite des connexions juxta-intestinales et le segment libre où le tube parcourt, dans l'hémocoèle, la plus grande partie de son trajet. Les deux autres tubes de Malpighi sont évidemment réduits à cette dernière portion. Ces différentes portions ont été généralement bien décrites par LOZINSKI. Les figures 14 à 20 nous montrent que l'*Acanthacclisis* ne diffère pas des autres Myrméléontides.

a) Dans le *segment I* (fig. 14), le noyau énorme occupe généralement un renflement cellulaire important, et de part et d'autre de celui-ci s'enfoncent fréquemment des canalicules qui peuvent être coupés tangentiellement ou transversalement. Ils augmentent considérablement la surface interne des cellules. Cette surface interne est recouverte d'une bordure en brosse tout à fait caractéristique dont les éléments sont extraordinairement fins et serrés. Le cytoplasme de la base est plus basique que le cytoplasme apical. La figure 14 nous montre un stade de repos. Au moment d'une sécrétion active (fig. 15), on voit se former de grosses vacuoles dans la portion apicale de la cellule. Le cytoplasme apical, plus acido-phile, moins dense, déjà signalé, fait place à une vacuole qui distend la bordure externe. La bulle fait hernie de plus en plus et finit par éclater dans la lumière du tube. Cette sécrétion aqueuse ne se fait donc pas sans provoquer l'éclatement d'une partie de la cellule, qui doit être réparée. Au moment de cette sécrétion, les cellules s'aplatissent davantage; le tube se distend, accroît son diamètre et par suite la capacité de son canal central.

Il ne faut pas croire que les portions I sont plongées uniquement dans l'eau d'origine intestinale. Au contraire, le liquide qui les environne est aussi constitué par du sang. La substance flocculeuse, que LOZINSKI voyait à cet endroit dans ses coupes, est du plasma sanguin et nous avons trouvé les cellules sanguines correspondantes (fig. 16). Nous en avons trouvé qui appartiennent à deux types

différents. D'abord des cellules très aplaties, qui, vues de face, sont régulièrement ovales (fig. *a*). Le noyau est aussi ovale et le cytoplasme est garni de petites inclusions acidophiles arrondies. Tout autour de la cellule existe une différenciation très basophile en forme d'anneau qui entoure la cellule comme une ceinture, là où son diamètre est le plus grand. Cet anneau se reconnaît en vue latérale (fig. *b*) et même en coupe transversale (fig. *c*). L'autre type de cellules est une espèce d'amœbocyte, cellule de forme variable, d'un diamètre un peu plus petit, à noyau lobé plus grand et à cytoplasme homogène (fig. *d* et *e*). Nous avons observé (fig. 17) des symplastes formés par ces amœbocytes, sym-

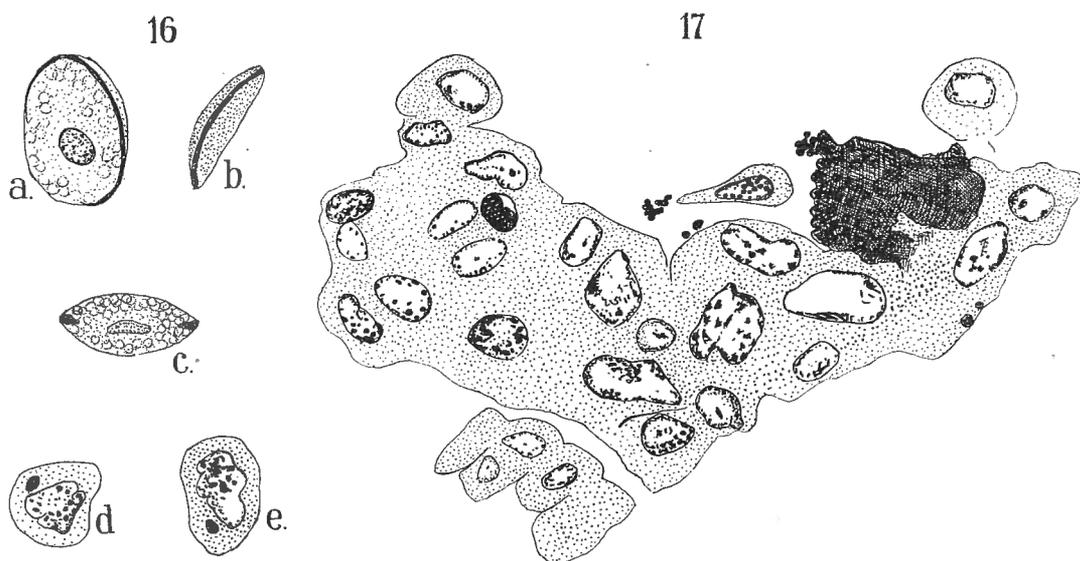


FIG. 16. — Cellules sanguines observées dans la cavité malpighienne juxta-intestinale. *a.* = globule ovale en vue polaire; *b.* = idem, en vue latérale; *c.* = idem, en coupe transversale; *d.* et *e.* = amœbocytes.

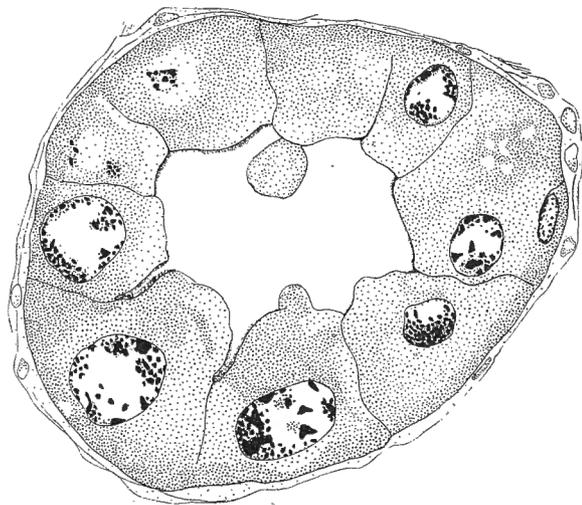
FIG. 17. — Symplaste, formé par des amœbocytes et vu en coupe transversale, situé dans la cavité malpighienne juxta-intestinale.

plastes qui atteignent en diamètre celui des tubes Malpighi. Dans une série de coupes nous avons observé le liquide inter-malpighien envahi par des granulations très basophiles, régulièrement arrondies et pouvant former des chapelets (fig. 10 et 11); nous avons cru pouvoir les interpréter comme étant des bactéries. D'après nos coupes, les amœbocytes se chargeraient de les éliminer, ce qui est tout naturel, mais nous avons observé en outre une image (fig. 17) où le symplaste amœbocytaire nous a paru effectuer la digestion d'un ensemble de bactéries agglutinées.

b) Le segment II est, comme le montre la figure 9 comparée à la figure 11, atténué. Il ne constitue pas un simple élément de raccord avec la portion libre, comme le supposait LOZINSKI. On y retrouve la même activité que plus bas, mais

celle-ci va en diminuant progressivement jusqu'au niveau où les portions libres viennent rejoindre l'intestin.

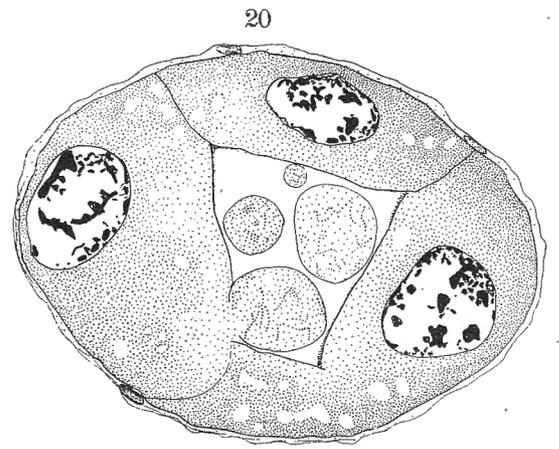
c) Le segment III est la région excrétrice par excellence. Il y a 2, 3 ou 4 cellules en coupe transversale sur la majeure partie de sa longueur, mais, au voi-



18

FIG. 18.

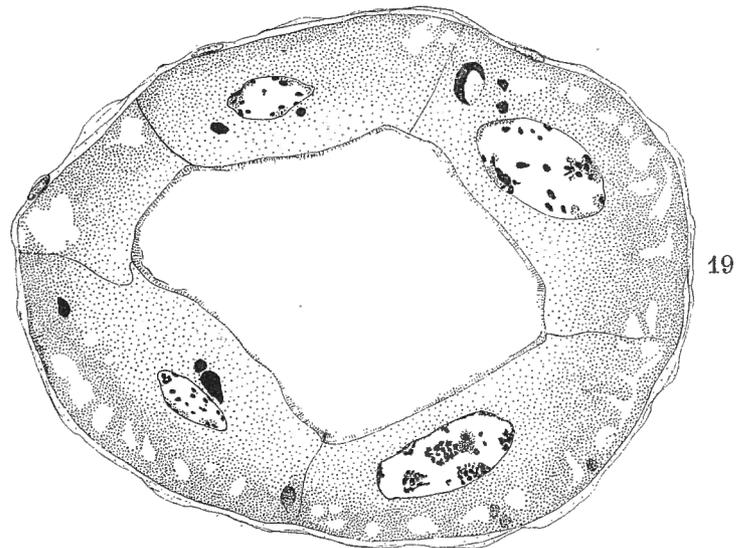
Coupe transversale du segment III des tubes de Malpighi, portion hémocœlienne libre, au voisinage de son insertion.



20

FIG. 19.

Coupe transversale du segment III des tubes de Malpighi, portion hémocœlienne libre, à distance de l'insertion.



19

FIG. 20.

Coupe transversale du segment III des tubes de Malpighi, portion hémocœlienne libre, à distance de l'insertion. — Images de sécrétion mérocrine.

sinage des insertions, ce nombre peut doubler (fig. 18). La cellule contient un gros noyau et le cytoplasme, plus basophile du côté basal, limite des vacuoles plus ou moins nombreuses qui paraissent généralement vides; mais certaines d'entre elles prennent parfois l'acide osmique. Celles-ci ont la forme de taches irrégulières ou bien se présentent sous la forme de croissants (fig. 19). Nous ne pouvons pas nous prononcer sur la nature de ces enclaves qui

représentent peut-être une modification de l'appareil de Golgi. Nous avons également observé de nombreuses images de *blasenformigen Sekretion* (fig. 20), sécrétion mérocrine, et dans les fragments cellulaires ainsi détachés nous avons repéré de petits granules basophiles que LOZINSKI a interprétés comme étant le résultat d'une sécrétion nucléaire. Nous ne pouvons pas affirmer que le noyau prenne une part aussi directe à la sécrétion, car nous n'avons pas vu, de notre côté, des éléments nucléaires figurés quitter le noyau d'une manière indiscutable. Nous ne trouvons cependant pas cela invraisemblable, car, en certains points, le noyau semble manquer de limite, et ailleurs il n'est pas rare de trouver une vacuole appuyée intimement contre le noyau. Le bord interne de la cellule est pourvu d'une bordure en brosse, mais elle est très fine et parfois interrompue, sujette à se déchirer au cours de la sécrétion, quitte à se reformer après selon toute probabilité. Il convient d'ajouter que les deux tubes qui ne contractent pas de connexion avec l'intestin ne diffèrent pas des portions hémocoeliennes des six autres.

d) Interprétation physiologique. — Le segment I est certainement le siège d'une sécrétion active de par la structure histologique des cellules et il n'est pas douteux qu'il reprend, en grande partie, l'eau résorbée par l'épithélium intestinal. Il y a alternance de phases de repos et de phases de sécrétions abondantes. La signification des boursofflures cellulaires, si caractéristiques dans ce segment malpighien, doit probablement être mise en rapport avec l'absence d'une musculature malpighienne quelconque. Nous pensons que ces boursofflures, qui ne constituent d'ailleurs pas une différenciation permanente, s'accusent surtout en période de repos pour éviter une baisse de pression à l'intérieur du tube, baisse qui pourrait faire revenir en arrière les produits de sécrétion. Le segment II n'est pas un simple canal d'écoulement, mais il montre encore la même activité que le segment I. Dans le segment III, siège d'une excrétion très active, intervient une sécrétion mérocrine plus abondante que dans le segment I. Ce segment est le véritable rein d'élimination. Bien qu'il faille considérer que les éléments sécrétés en I et III ne sont pas de même nature et que I soit surtout un organe de filtration aqueuse, les deux portions sont plongées dans le même milieu : le sang. Toutefois, l'espace limité autour de l'intestin, occupé par les segments I des tubes, est séparé de l'hémocoèle pour recevoir l'eau d'origine intestinale et pour permettre une répartition judicieuse de ces fluides résorbés par l'épithélium intestinal. Sans cette séparation, l'eau résorbée retournerait directement et entièrement au sang.

3° Glandes rectales de l'intestin adulte et leur analogie probable avec la recouvrante de l'intestin larvaire.

a) Description de la glande rectale adulte. — L'épithélium rectal est garni d'une série d'épaississements disposés tout autour de la lumière (il y en a six principaux, semble-t-il) et qui alternent avec des intervalles épithéliaux non épaissis,

où, au contraire, les cellules sont très minces. Au niveau d'une glande rectale nous voyons, en coupe transversale (fig. 21), de hautes cellules cylindriques qui forment une assise épaisse. Les noyaux sont disposés généralement au centre de la cellule, qui montre de belles vacuoles ovales dans le genre de celles que montre l'épithélium externe de la recouvrante. Avec cette différence cependant que les hautes cellules des glandes rectales ne montrent pas cette belle striation apicale observée dans les cellules de la recouvrante. Ici, les cellules paraissent présenter un cytoplasme hétérogène d'un autre type. Au centre, le cytoplasme est plus hyalin avec noyau et, à la périphérie, il y a une zone plus condensée, peut-être

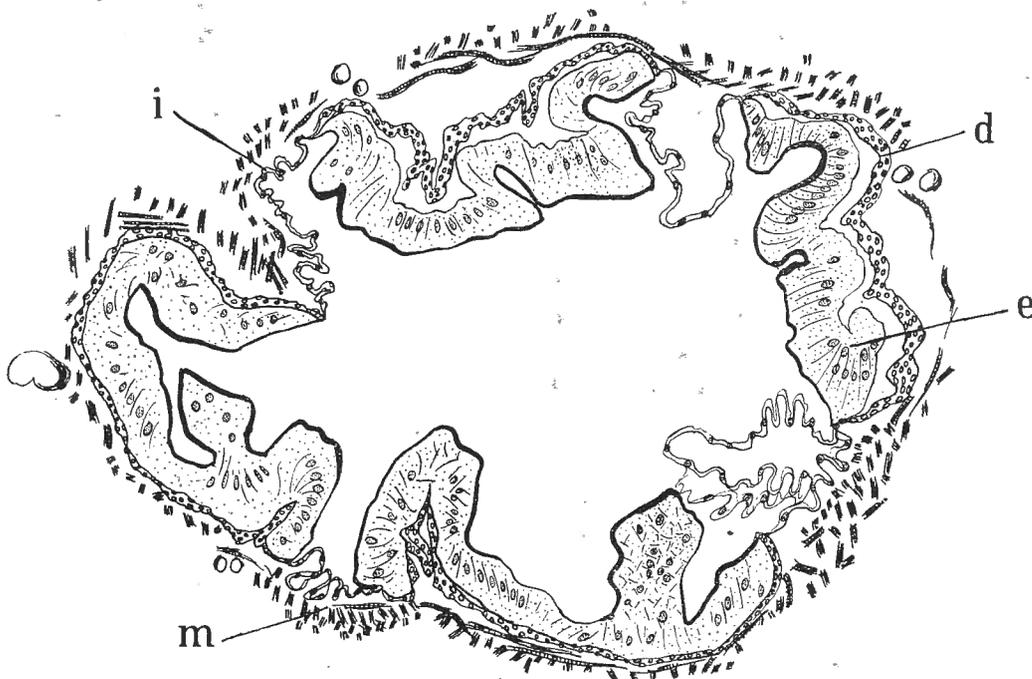


FIG. 21. — Coupe transversale du rectum de l'*Acanthaclisis* adulte. — e = épaissement épithélial formant la glande rectale; i = région intermédiaire mince; d = doublure épithéliale de la glande; m = musculature.

fibrillaire; mais comme nous n'avons disposé que d'un tube digestif unique, fixé au Bouin, la question n'est pas tranchée. Les vacuoles apparaissent dans les zones hyalines.

Cet épithélium est doublé extérieurement par une membrane cellulaire assez inattendue, mince, à noyaux très petits et qui est un repli intestinal venant se disposer à la surface externe de l'intestin. MAC DUNNOUGH a décrit des glandes rectales semblables chez *Chrysopa perla* L.; il signale l'épaisseur de la glande elle-même, puis il parle d'un épithélium externe unicellulaire.

Nous ne sommes pas d'accord sur ce dernier détail, tout au moins en ce qui concerne *Acanthaclisis*. La membrane externe n'est pas unicellulaire ici, mais, en dépit de sa minceur et de la disposition très irrégulière des noyaux, il est

facile de reconnaître que sa constitution est double et qu'il s'agit d'un repli intestinal

b) *Interprétation physiologique.* — Les glandes rectales ont été considérées par V. B. WIGGLESWORTH comme des régulateurs de la teneur en eau du sang, destinés à dessécher les excréments passant au niveau du rectum. Ces glandes ne doivent pas être comprises autrement chez *Acanthaclisis* (comme aussi chez *Chrysopa*). L'originalité consiste dans la présence d'un épithélium externe qui sépare l'épaississement rectal de l'hémocoèle; cette doublure n'existe pas chez la plupart des autres insectes et son rôle physiologique n'est pas clair. Quant à la glande rectale elle-même, elle nous paraît très comparable à l'assise cellulaire externe de la recouvrante de la larve. Nous ignorons, ne sachant pas ce qui se passe au cours de la métamorphose, si l'analogie que nous voyons ne résulte pas d'une homologie réelle, c'est-à-dire si, au cours des transformations nymphales, les glandes rectales ne dérivent pas de l'épithélium externe de la recouvrante. Ce qui est plus évident, c'est l'analogie de leur fonction. Songeons, en effet, que les deux épithéliums du repli intestinal formant la recouvrante chez la larve ne sont pas toujours accolés (séparés chez *Myrmeleon*, d'après LOZINSKI); dans ce cas, la cavité qui les sépare est directement en communication avec la cavité de l'évasement intestinal. Il est facile de comprendre alors que l'épithélium épaissi externe peut jouer le rôle d'une glande rectale ordinaire. Chez *Acanthaclisis*, où les deux épithéliums sont accolés, le fonctionnement n'est pas identique. L'eau sécrétée par l'épithélium externe provient de la cavité malpighienne et doit filtrer à travers l'épithélium interne de la recouvrante avant de lui parvenir.

IV. — CONCLUSIONS

Si nous comparons les résultats du présent travail aux faits déjà connus, voici les conclusions nouvelles auxquelles nous pouvons nous arrêter :

En ce qui concerne l'anatomie du tube digestif, rien de très nouveau n'a été observé. L'anatomie d'*Acanthaclisis* reste très comparable à celle des autres Myrméléontides et même à celle de l'ensemble des Hémérobiiformes, dont les tubes digestifs larvaires ou adultes ont été décrits à différentes reprises. Nous avons donné du tube digestif larvaire des figures exactes où la situation, les connexions et les proportions des différents organes ont été respectées. En contradiction avec les auteurs récents, nous avons vu les 8 tubes de Malpighi venir se juxtaposer en couronne autour de l'intestin, là où LOZINSKI, par exemple, n'en voit aboutir que 6. Cependant, comme pour les autres Myrméléontides, 6 tubes seulement entrent dans le complexe juxta-intestinal. Le tube digestif adulte a été représenté; il montre de grandes différences avec celui de la larve, comparables à celles que RAMDHOR a signalées le premier; mais nous n'avons pas vu les extrémités aveugles des tubes de Malpighi venir s'appuyer sur l'intestin, comme une de ses figures le représente.

Les résultats de nos expériences de nutrition à l'aide d'insectes préalablement injectés et ceux résultant d'injections intrahémocoeliennes nous ont permis d'arriver à des conclusions toutes différentes de celles de LOZINSKI.

Nous considérons que les produits d'excrétion sont séparés du sang au niveau des portions libres, atteignent l'intestin postérieur, où une partie des éléments aqueux est résorbée; celle-ci passe dans la poche malpighienne, où les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi se chargent de les reprendre, tout au moins en partie. En effet, tant que le colorant n'a pas atteint l'intestin postérieur, il n'est pas décelable dans ces portions malpighiennes; quand on l'y trouve, il existe toujours également dans la moitié terminale de l'intestin postérieur. Nous en avons déduit qu'il provenait de cet intestin et que celui-ci serait donc le siège d'une intense résorption aqueuse. Les segments juxta-intestinaux seraient donc des régions d'absorption aqueuse, les segments libres étant surtout les portions sécrétrices des produits d'excrétion. Nos conclusions rendent compte d'un fait qui ne paraissait pas clair jusqu'à présent. On ne s'expliquait pas pourquoi seules les portions libres hémocoeliennes des tubes de Malpighi sécrètent la soie au moment de la nymphose, à l'exclusion des portions juxta-intestinales. La signification fonctionnelle spéciale que nous avons réservée à ces dernières leur interdit une telle participation. Elles interviennent spécifiquement dans la fonction urinaire, qui reste effectivement la fonction la plus importante des tubes de Malpighi, ici comme chez tous les autres Insectes.

L'étude histologique de l'intestin est venu apporter une belle confirmation aux conclusions que nous avons pu tirer de nos résultats d'expérience. Dans l'intestin, la structure histologique des cellules est de nature à nous faire croire indubitablement à une résorption aqueuse, qui, peu prononcée dans la partie initiale, devient surtout évidente au niveau de la partie en corrélation avec les tubes de Malpighi. L'évasement intestinal proprement-dit (appelé aussi sac, cæcum, etc.) est, à notre sens, une vessie urinaire d'abord, un réservoir à soie par occasion au moment de la nymphose.

Chez la larve d'*Acanthaclisis*, les deux feuillets de la recouvrante ne sont pas séparés, comme cela a été signalé par LOZINSKI pour le *Myrmeleon* et par MAC DUNNOUGH pour *Chrysopa*. Nous en avons donné la description histologique qui interdit, à priori, une sécrétion aux dépens d'éléments d'origine hémocoelienne, ce qui est en contradiction avec l'interprétation de LOZINSKI au même titre que les résultats de nos expériences. D'autre part, l'absence presque complète d'insertions musculaires à sa surface externe élimine complètement l'hypothèse de MAC DUNNOUGH.

Au contraire, la structure histologique de l'épithélium externe de ce bourrelet fait croire à une sécrétion s'effectuant aux dépens du liquide intermalpighien de l'espace péri-intestinal. L'accolement des deux épithéliums de la recouvrante n'avait pas encore été signalé; il faut y voir une adaptation fonction-

nelle nouvelle. Lorsqu'il existe un espace intermédiaire, le liquide qui y est contenu est le même que celui de l'évasement intestinal, sans contestation possible (puisque les deux cavités communiquent), et l'épithélium externe jouerait alors comme une glande rectale qui régulariserait, aux dépens de ce liquide, la teneur en eau du plasma sanguin. Telle doit être, si la lacune existe effectivement, l'interprétation de la structure signalée par LOZINSKI chez *Myrmeleon* et dont il a donné une interprétation si différente. Chez *Acanthaclisis*, où l'accolement existe, il ne faut pas attribuer à l'épithélium externe de la recouvrante un rôle différent, mais il faut situer la source du liquide qu'il rend au sang dans l'espace intermalpighien; il lui parvient après avoir filtré à travers l'épithélium interne de la recouvrante.

Comme LOZINSKI, nous voyons trois segments dans les tubes de Malpighi. Le premier et le second, juxta-intestinaux, ne nous paraissent pas cependant essentiellement différents l'un de l'autre, mais nous voyons dans le second segment décroître l'active absorption aqueuse qui caractérise le premier. Pour ce qui intéresse spécialement le premier segment, relativement plus élargi, nous ne croyons pas, comme LOZINSKI, que les boursoflures cellulaires limitant des canalicules « intra-cellulaires » constituent un accroissement de surface permettant une sécrétion plus active. Il s'agit surtout, à notre sens, d'un accroissement de volume qui, au moment d'un arrêt de la sécrétion, est destiné à pallier à une baisse de pression. Les segments libres hémocoéliens, en tant qu'organes urinaires, constituent la région émonctoire par excellence, dans lesquels on observe une sécrétion mérocrine abondante avec participation nucléaire possible (ce qui a été admis entièrement par LOZINSKI), mais qui nous semble exiger encore de très délicates recherches complémentaires.

Nous avons décrit également les glandes rectales adultes, qui nous paraissent tout à fait comparables aux différenciations analogues que MAC DUNNOUGH a signalées chez *Chrysopa*. Ces épaisissements, que l'on peut donc comparer, ainsi que nous l'avons fait, à l'épithélium externe de la recouvrante larvaire, sont doublés extérieurement d'une membrane continue dans laquelle nous voyons une dualité qui permettrait de l'envisager comme étant un repli intestinal. Ceci n'est pas sans intérêt, puisqu'un repli comparable existe chez la larve, mais sa signification fonctionnelle chez l'imago n'a pu être établie.

Disons encore que le grand intérêt des Hémérobiiformes réside dans la séparation morphologique, à l'arrière du corps, d'un système rénal indépendant. L'absence de communication entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur fait que ce dernier est uniquement en relation avec les tubes de Malpighi, dont il constitue un véritable canal collecteur. C'est un tube uniquement urinaire, l'urine s'accumulant dans une sorte de vessie qui est l'évasement intestinal, où elle subit une certaine concentration avant son expulsion périodique sous forme de petites gouttelettes jaunâtres. Cette concentration est évidemment à mettre en rapport avec la résorption aqueuse qui existe au niveau de l'intestin et dont nous nous

sommes particulièrement occupé. L'importance physiologique si évidente, au point de vue uniquement urinaire, du dispositif établi par l'intestin et les tubes de Malpighi doit être mise en avant et elle doit être considérée comme plus importante que l'utilité que cet isolement pourrait présenter au moment de la sécrétion de la soie.

Nous ne pouvons terminer sans établir une dernière comparaison d'ensemble entre nos anciennes conclusions établies chez le Ténébrion et celles que nous venons d'envisager. Chez le Ténébrion existait ce que nous avons appelé le dispositif du crytonéphridisme, établissement d'une juxtaposition entre une partie de l'intestin postérieur et les extrémités des tubes de Malpighi, suivant une disposition un peu comparable à ce qui existe chez les Hémérobiiformes. Si une comparaison anatomique n'est pas permise, au point de vue fonctionnel nous étions arrivé néanmoins à considérer que les portions juxta-intestinales des tubes de Malpighi de ce Coléoptère crytonéphridié avaient, au moins en partie, la fonction d'absorber un liquide d'origine intestinal. Ici aussi une telle idée est mise en avant et cette belle analogie montre combien cette résorption aqueuse répond, chez les Insectes, à des exigences profondes, qui se sont réalisées par des connexions comparables, mais en rapport avec des dispositifs différents.

D'autre part, le présent travail apporte des arguments nouveaux pour l'établissement d'une analogie fonctionnelle permise, à notre avis, entre le tube de Malpighi et le tube urinaire du rein des Vertébrés. La spécialisation fonctionnelle des extrémités distales des tubes de Malpighi, destinées au captage de l'eau intestinale, nous permet de voir, une fois de plus, trois régions essentielles dans le tube urinaire de l'Insecte, comme cela est vrai pour le tube urinaire du Vertébré. Nous avons dans les deux cas : 1° une région de récupération de l'eau (segment malpighien I et II, glomérule); 2° une région émonctoire (segment III, tube contourné), et 3° une région de résorption aqueuse (intestin postérieur, segment grêle).

Nous croyons donc se confirmer une analogie réellement étroite entre la fonction urinaire de certains Insectes et celle des Vertébrés. De telles analogies fonctionnelles, qui ont d'ailleurs été effectivement reconnues pour d'autres organes, ne doivent pas nous étonner.

Université libre de Bruxelles (Laboratoire de Biologie animale).

V. — BIBLIOGRAPHIE

- BRAUER, F., Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues und der Verhandlung der Neuropteren. (*Verhandlungen d. zool. und bot. Ges.*, Wien, V, 1855.)
 BURMEISTER, H., Handbuch der Entomologie, II, Halle, 1832.
 DUFOUR, L., Recherches anatomiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. (*Mém. mathém. d. Sav. étrang.*, Paris, VII 1841.)
 — Mémoire sur les vaisseaux biliaires ou le foie des Insectes. (*Ann. Sci. nat.*, Paris, sér. 2, XIX, 1843.)

- DUFOUR, L., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. (*Mém. Acad. Sci.*, Paris, VII, 1861.)
- DUTROCHET, Recherches sur la métamorphose du canal alimentaire chez les Insectes. Paris, 1818.
- GERSTAECKER, Ueber zwei eigentümliche von *Gastropacha neustria* und *Myrmeleon formicarius* beobachtete Modificationen der Harnsäure Absonderungen. (*Sitzungsber. der Gesellsch. naturforschender Freunde*, Berlin, 1908.)
- GIARD, A., Communication. (*Bull. et Ann. Soc. entom. de France*, Paris, LXIII, 1894.)
- HAGEN, H. A., On the larvae of *Hemerobina*. (*Proc. of Boston Soc. of Nat. Hist.*, Boston, XV, 1872-1873.)
- KOWALEWSKY, A., Ein Beitrag zur Kenntnis der Excretionsorgane. (*Biol. Centralbl.*, Leipzig, IX, 1889-1890.)
- LAMPE, M., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Larve von *Sysira fuscata* F. *Dissert. Univer.*, Berlin (Druck. W. Röwer), 1911.
- LENGERKEN, H. VON, Extraintestinale Verdauung. (*Biol. Centralbl.*, Leipzig, XLIV, 1924.)
- LEYDIG, FR., Zum feineren Bau der Arthropoden. (*Arch. f. Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin*, Berlin, 1855.)
- LOZINSKI, P., Ueber die Malpighischen Gefässe der Myrmeleonidenlarven als Spinndrüsen. (*Zool. Anzeiger*, Leipzig, XXXVIII, 1911.)
- Untersuchungen über die Histologie und Cytologie der Malpighischen Gefässe der Myrmeleonidenlarven. (*Bull. intern. Acad. polon. Sci. et Lettres, Cl. des Sci. math. et nat.*, Cracovie, 1921 [1922].)
- Cytologische Untersuchungen über die Umwandlung der Malpighischen Gefässe der Myrmeleonidenlarven in Spinndrüsen und über die Spinnstoffsekretion. (*Idem*, 1921 [1922].)
- Histologischen Untersuchungen über den Darm der Myrmeleonidenlarven. (*Idem*, 1921 [1922].)
- MC DUNNOUGH, J., Ueber den Bau des Darms und seiner Anhänge von *Chrysopa perla* L. (*Arch. f. Naturgesch.*, Berlin, LXXV, 1909.)
- MEINERT, F., Contribution à l'anatomie des Fourmis-lions. (*Oversigt over det Kong. Danske Videnskab. Selskabs*, Kjöbenhavn, 1889.)
- POLL, M., Contribution à l'étude des tubes de Malpighi des Coléoptères. Leur utilité en phylogénèse. (*Rec. Inst. zool. Torley-Rousseau* [Univ. Bruxelles], IV, fasc. 1, 1932.)
- Les rapports du tube digestif avec les tubes de Malpighi chez les Buprestides. (*C. R. V^e Congrès intern. Entom.*, Paris, 1932 [1933].)
- L'anatomie du tube digestif de quelques Buprestides avec observations spéciales sur l'organisation des tubes de Malpighi. (*Bull. et Ann. Soc. entom. Belgique*, LXIII, Bruxelles, 1933.)
- Recherches histophysiologiques sur les tubes de Malpighi du *Tenebrio molitor* L. (*Rec. Inst. zool. Torley-Rousseau* [Univ. Bruxelles], V, fasc. 2, 1934.)
- Le tube de Malpighi des Insectes comparé au tube urinaire des Vertébrés. (*Ann. Soc. roy. zool. Belgique*, Bruxelles, LXV, 1934.)
- RAMDOHR, K. A., Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insekten, Halle, 1811.
- RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, VI, Paris, 1734-1742.
- REDTENBACHER, J., Uebersicht der Myrmeleonidenlarven. (*Denkschr. der Kaiserlichen Akad. der Wiss., math. nat. Klasse*, Wien, XLVIII, 1884.)

666 M. POLL. — HISTOPHYSIOLOGIE DE L'APPAREIL URINAIRE, ETC.

- RENGEL, C., Ueber *Myrmeleon formicarius* L. (*Sitzungsber. der Gesellsch. naturforschender Freunde*, Berlin, 1908.)
- SCHLINDER, E., Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten. (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Leipzig, XXX, 1878.)
- STITZ, H., *Planipennia* in (*Biologie der Tiere Deutschlands*, Berlin, 1931).
- SIEBOLD, VON, Vergleichende Anatomie der Wirbellosen Tiere, 1848.
- WIGGLESWORTH, V. B., The physiology of excretion in a blood-sucking Insect, *Rhodnius prolixus* (*Hemiptera Reduviidae*). I-III. (*J. exper. Biol.*, Edimburgh, VIII, 1931.)
- On the function of the so-called « Rectal glands » of Insects. (*Quarterly J. of microsc. Sci.*, London, LXXV, 1932.)
- WITHYCOMBE, C. L., Notes on the biology of some british *Neuroptera* (*Planipennia*). (*Trans. entom. Soc.*, London, 1923.)
- Some aspects of the biology and morphology of the *Neuroptera*. With special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance. (*Trans. entom. Soc.*, London, 1924.)
-

L'EVOLUTION ENTRE-CROISEE CHEZ LES CRUSTACES

PAR

H. F. NIERSTRASZ (Utrecht).

Pour le morphologiste, qui ne prête son attention uniquement qu'à la forme et pour qui les êtres vivants constituent les parties d'un tout qui s'est développé, au cours des temps, en une infinie variété selon une ligne historique, les conceptions « évolué » et « primitif » n'ont une signification qu'en relation avec l'origine de cette ligne, c'est-à-dire avec l'organisme historiquement le plus ancien. Nous ne connaissons pas celui-ci, nous n'apprendrons guère à le connaître. Néanmoins, nous connaissons les chemins qui ont été parcourus par les différents embranchements zoologiques. Ordinairement, nous nous servons pour cela, à l'exemple de Haeckel, de l'image d'un arbre, quoique cela ne satisfasse pas, à mon avis, aux conditions requises. Ceci n'empêche pas que cette méthode a rendu de grands services aux morphologistes. L'image en est simple et attachante, mais elle est profondément troublée par le fait que seulement çà et là de plus grandes ou de plus petites branches ont été conservées. De toute façon, « primitif » et « évolué » signifient dans cette image des représentations de la distance qui sépare un certain groupe d'organismes de la racine de l'arbre et qui, en même temps que les différences de temps, a été nécessaire à l'évolution de l'embranchement. Plus primitif signifie plus ancien; plus évolué signifie plus récent. En tout cas, la composition de cette image repose en grande partie sur l'action de notre fantaisie. Il nous manque, une fois pour toutes, le moyen important avec lequel les pratiquants d'autres sciences de la nature peuvent travailler et avec lequel ils sont capables de conquérir au moins quelques données stables qui leur permettent d'approcher à peu près la solution d'un problème naturel : je veux citer l'expérience. On ne pourra guère trouver deux morphologistes qui se représentent de la même façon un processus d'évolution déterminé; à beaucoup d'entre eux manque, en plus, la fantaisie nécessaire, qui doit tenir compte, d'autre part, des conditions esthétiques de ce problème grandiose.

Pour le moment, nous n'avons affaire uniquement qu'à une subdivision de l'ensemble, à un seul groupe : les Crustacés. Quelle a été la tendance dans l'évolution de ce groupe? Ou, avec d'autres mots, par quelle voie principale a pris cours l'évolution des Crustacés et, dans un sens plus large, des Arthropodes, qui constituent un groupe animal relativement bien limité? Le choix d'une pareille voie doit être fondé sur la présence d'un ou de plusieurs caractères qui sont pour les groupes d'animaux d'une essence fondamentale et qui ont pénétré dans leur organisation profonde. Un certain libre choix persiste naturellement toujours. Ainsi, les Échinodermes, dont les ancêtres contrôlables étaient fixés et qui, comme conséquence, possèdent une symétrie quasi radiée, ont tâché de se soustraire à leur captivité et de reconquérir à nouveau leur liberté perdue et avec elle leur symétrie bilatérale, qui est absolument nécessaire pour des formes libres terrestres. Chez les Holothuries, cela a réussi. Chez les Gastéropodes, le pied locomoteur, hautement caractéristique, est entré en conflit avec la croissance démesurée du sac viscéral, conflit qui a donné naissance à la forme de corps la plus bizarre qui existe, notamment la forme tordue. Chez eux existe la tendance à faire disparaître cette forme anormale du corps, de sorte qu'ici aussi la symétrie bilatérale peut apparaître à nouveau (Nudibranches). Les Pélécy-podes possèdent une admirable ligne principale évolutive dans l'apparition graduelle de complications dans la structure des branchies. Celle-ci a été démontrée d'une façon si parfaite par Pelseneer et a été admise, à présent, à juste titre, d'une façon générale pour la systématique de ce groupe. Les Plathelminthes libres, au contraire, montrent un autre début, notamment la transformation d'une organisation chaotique en une organisation purement bilatérale, plus ordonnée. Portons-nous maintenant vers les Arthropodes. Qu'est-ce qui a signifié le progrès pour ces animaux? Pour répondre à cette question, il faut se demander quel est leur plan de structure. Toutefois, un plan de structure est une chose abstraite et par conséquent une chose subjective. Mais, heureusement pour les Arthropodes, la question de leur plan de structure est relativement facile à résoudre. Ces animaux ressemblent tellement à des Annelides dans toute leur structure, qu'une forte affinité phylogénique n'est pas à nier. Celle-ci est du reste admise par tous les morphologistes. On peut discuter sur des points de détail, mais le coup d'œil d'ensemble des différents points de vue diffère à peine. On ne peut pas dire toutefois que les Annelides vivant actuellement sont les ancêtres des Crustacés; cela n'est sûrement pas le cas. En général, en ce qui concerne leur évolution, les Annelides n'ont pas été très plastiques. Ainsi ils n'ont pu arriver à la formation d'un céphalon distinct et d'extrémités d'une valeur morphologique plus élevée que celle des parapodes. Encore moins leur fut-il possible de transformer leur structure homonome en une structure hétéronome, c'est-à-dire dans le sens de la tagmata de Ray Lankester. A cet égard, les Arthropodes ont beaucoup mieux réussi (si l'on peut s'exprimer ainsi) par l'acquisition d'un plan de structure qui a eu

pour conséquence l'origine de types divergents infiniment nombreux. Ce qui n'a pas réussi aux Annélides a réussi aux Arthropodes. Chez ces animaux, le céphalon est distinct et est même composé de 6 métamères plus l'acron. La tagmatisation est presque partout entièrement réalisée. De telle sorte qu'apparaissent dans le corps articulé des unités de travail. Chez les Crustacés, on en compte une pour la préhension de la nourriture (céphalon ou prosome), une pour la locomotion (mesosome) et une pour la natation (telson ou métasome). La structure homonome a fait place à une structure hétéronome. En plus apparaissent des appendices articulés, etc. Toutefois, un long corps vermiforme se prête mal à une tagmatisation, c'est-à-dire à la localisation de plusieurs fonctions. L'effet complet de la tagmatisation ne fut seulement atteint que par l'acquisition d'une tendance au raccourcissement, ce qui peut se produire par la diminution du nombre de métamères, par leur disparition ou par leur fusion. La tagmatisation et la concentration du nombre de métamères dominant toute la construction du phylum des Arthropodes; leur grandeur variable et leur combinaison donnent un cachet spécial à toutes les classes qui y appartiennent. Les Arachnoïdes, vraisemblablement à l'origine des animaux aquatiques benthiques, perdirent leurs fonctions natatoires. Une forte concentration s'ensuivit. La course devint leur mode de vie principal, ce qui apparut encore bien davantage lorsque la vie terrestre fut définitivement fixée. Un fort raccourcissement du tronc à très peu de segments, certes même une concentration totale qui ne présente plus du tout de métamérie, leur permit de devenir des animaux terrestres très rapides, voire des coureurs d'échasses (*Opilionidae*). Les Insectes se comportèrent autrement. Ceux-ci ne se contentèrent même pas de la vie terrestre de coureurs, mais devinrent des animaux aériens. Chez eux se produisit aussi de la concentration en rapport avec leur mode de vie, quoique pas aussi développée que chez les Araignées. Jusqu'à un certain point, cette limitation de la concentration est compréhensible; le but fut atteint lorsque la longueur du corps fut en rapport avec les exigences que comporte le vol. De là une concentration à un degré assez constant, tout comme il existe chez les appareils volants une relation fixe entre la longueur du corps et celle des ailes. Le corps des Insectes présente ainsi une variation réduite quant au degré de concentration. Pour le morphologiste il est de peu d'intérêt à ce point de vue. Les choses vont tout autrement chez les Crustacés. Chez eux, les trois tagmata persistent d'une façon beaucoup moins perturbée, quoiqu'ils soient également soumis à la loi d'airain de la concentration. Celle-ci apparaît alors à des degrés divers, du moins dans le tagma locomoteur et natatoire. Elle ne se produit pas dans le céphalon, qui est constitué chez tous les Arthropodes d'un acron et de 6 segments, une constante remarquable chez ces animaux; qui constituent réellement une seule branche principale de l'arbre phylogénique, mais dont les potentialités ont divergé dans des directions si différentes. Cette constante est précisément la meilleure preuve en faveur de la grande valeur morphologique du problème de la tête, qui diffère tant de celui des Anné-

lides. Ces derniers ont en majeure partie fait d'infructueuses tentatives pour se constituer un céphalon. Il en va beaucoup mieux pour le tagma locomoteur et nageur des Crustacés. Ces animaux se rangent parmi des modes de vie très divers : courir, nager, ou courir et nager. Naturellement, il est très difficile de distinguer dans la plupart des cas jusqu'à quel point une certaine concentration s'allie à certains modes de vie, parce que les rapports mécaniques, qui sont nécessaires à ces modes de vie, sont particulièrement difficiles, la plupart du temps même impossibles à analyser. En ce qui concerne notre question, ces rapports sont néanmoins de peu d'importance. Nous n'avons en réalité qu'à suivre les chemins qui ont été parcourus par la concentration. Et dans un groupe comme les Crustacés, qui comprend d'aussi nombreux représentants, ceci n'est pas aussi difficile, si l'on se borne aux débuts et lorsqu'on ne tombe pas dans les questions de détail. Pour celles-ci, le nombre des formes récentes est trop restreint, et la paléontologie, ainsi que cela arrive trop souvent, ne nous apporte que des désillusions.

Si l'on pense que les Crustacés les plus richement segmentés montrent 42 métamères, — sans compter le céphalon, — et que les plus concentrés — non compris les Cladocères, qui sont très particuliers, — en comptant 9, on peut s'estimer heureux que cette différence de 33 métamères peut être comblée, si pas entièrement, du moins avec relativement peu de lacunes. Car la concentration n'est pas limitée seulement aux groupes principaux, mais elle pénètre bien plus profondément dans la morphologie des Crustacés que ne le ferait prévoir une subdivision en grands groupes. Si l'on considère comme tels les Branchiopodes, les Copépodes, les Nébaliacés et les Malacostracés, — on peut, à cause précisément de leurs particularités, négliger les Ostracodes renfermés dans une carapace bivalve et les Cirripèdes fixés, — on verra, par exemple, que dans le groupe le plus considérable, celui des Malacostracés, qui comprend 20 métamères, la concentration va tranquillement son chemin à travers les nombreux ordres dans lesquels ce groupe peut être subdivisé et qu'elle peut faire apparaître des animaux avec moins de métamères. Les Copépodes participent intensément au même phénomène. Que l'on place tous ces nombres sur une rangée, on obtiendra une série presque ininterrompue de 20 jusqu'à près de 7. Si l'on prenait le début de la concentration comme fil conducteur pour la systématique, on pourrait arriver à des résultats réellement surprenants et également à la confection d'un arbre phylogénique. Aussi, dans la plupart des manuels, ce début de la concentration est-il porté à la première place. On perd néanmoins de vue une chose importante, notamment que chaque animal est une unité morphologique, composée de nombreux organes qui sont en corrélation réciproque infrangible. En d'autres mots, la structure interne y est totalement ou partiellement négligée ou du moins placée à l'arrière-plan. La concentration ne devra certes pas se borner uniquement aux caractères externes, mais pénétrera profondément dans la partie interne des métamères, notamment par la disposition métamérique des organes. Elle aura donc, par

exemple, une influence sur le système nerveux, le système circulatoire et les organes excréteurs. Un animal métamérique concentré n'est pas uniquement un organisme simplement comprimé dans son axe longitudinal par la fusion ou la réduction de métamères, mais c'est un produit d'un processus phylogénique, d'un aspect extérieur très simple, mais qui pénètre jusque dans les fibres les plus profondes de l'individu. On est donc obligé de se rendre compte comment se produit la concentration dans les organes internes. Si l'on agit de la sorte, on trouvera qu'il existe en effet une véritable concentration des organes externes considérés, mais que celle-ci, dans beaucoup de cas, ne correspond pas exactement à celle des métamères ou à celle d'autres organes. Ces différences peuvent devenir très grandes. Un grand nombre de métamères externes devrait correspondre à un même grand nombre de parties métamériques des organes internes, si réellement le début de la concentration était aussi simple que cela paraît. Mais des animaux avec de nombreux métamères peuvent posséder un système nerveux fortement concentré. Ainsi, par exemple, les Décapodes montrent vingt (20) métamères avec lesquels correspond le système nerveux; mais avec cela apparaissent d'autres formes, également avec vingt segments, chez lesquelles les ganglions nerveux, ou bien disparaissent partiellement, ou bien se réunissent en des complexes nerveux plus grands. Une place inférieure dans l'arbre phylogénique, attribuée d'après le nombre de métamères, peut être associée à un système nerveux hautement développé et concentré, ou inversement. Si l'on faisait un arbre phylogénique d'après le nombre de métamères et un autre d'après le degré de concentration du système nerveux, on verrait que les deux arbres auraient une tout autre forme. La même chose pour le système circulatoire. Le système excréteur va sûrement le plus loin dans la voie de la concentration. Il se compose seulement des glandes antennaires et maxillaires, qui, dans un seul cas, sont présentes toutes les deux, mais dont généralement l'une des deux disparaît. Ici la concentration par réduction est donc très avancée. Il est morphologiquement sans importance de savoir laquelle des deux glandes disparaît. Une forme telle que *Nebalia* avec les deux organes excréteurs est morphologiquement plus primitive qu'un Copépode, qui possède seulement une glande maxillaire, mais qui, au point de vue de la concentration dans le nombre de métamères, est très éloigné de *Nebalia*. Chaque organe interne suit ici sa propre voie dans la concentration, parfois en concordance avec celle des métamères, mais le plus souvent différemment de celle-ci. Chaque organe suit également son propre chemin, indépendamment l'un de l'autre, du moins d'une façon apparente, car la relation corrélatrice entre les organes n'est le plus souvent pas à analyser. Mais les suites de cette étrange conduite sont très instructives. Ce mystère devient encore plus passionnant lorsque l'on ne considère pas seulement la concentration, mais lorsqu'on prête également son attention à d'autres formes qui ne sont pas en rapport direct avec elle. Ainsi, l'on peut, par exemple, considérer le schizopode, qui, d'après moi, représente une

forme plus ancienne que le phyllopode (Hansen), ou bien noter la possession de pédoncules oculaires, dont la présence me paraît primitive, ou bien encore la tendance à la reprise de thoracopodes dans le céphalon, c'est-à-dire la transformation de pattes locomotrices en gnathopodes. Dans le cas le plus primitif, aucun thoracopode n'est devenu gnathopode. On peut appeler la carapace une formation primitive, mais celle-ci a une tendance à disparaître (Amphipodes, Isopodes, Anaspidacea?) Et l'on pourrait continuer de la sorte. Les caractères donnés ci-dessus sont déjà amplement suffisants.

Je veux faire suivre maintenant une courte analyse des moments principaux dans la structure des groupes de Crustacés. Toutefois, j'insiste tout d'abord sur le fait que les caractères donnés ne doivent être compris que globalement pour chaque groupe, parce que, ainsi qu'il a déjà été dit, la différence de structure des divers organes dans tous les grands et les petits groupes peut devenir relativement grande. On a négligé le nombre constant de six (6) céphalomères ⁽¹⁾.

1. BRANCHIOPODES. — Les Notostracés montrent quarante-deux métamères, nombre qui peut tomber à treize chez les Conchostracés. Appendices très variables, mais le phyllopode domine. Carapace présente, sauf chez les Anostracés. On trouve des pédoncules oculaires chez les Anostracés. Pas de gnathopodes. Cœur régulièrement allongé et pas ou peu concentré (sauf chez les Cladocères, groupe qui peut être considéré comme très spécialisé). Système nerveux non concentré; glandes maxillaires.

2. LEPTOSTRACÉS. — Métamères, quinze (8+7). Partiellement des schizopodes et partiellement des phyllopodes. Carapace présente, de même que les pédoncules oculaires. Pas de gnathopodes. Cœur allongé, tubulaire. Système nerveux non concentré, glandes antennaires et maxillaires présentes.

3. EUPHAUSIACÉS. — Nombre de métamères libres, quatorze (8 + 6). Schizopodes. Carapace. Pédoncules oculaires. Pas de gnathopodes. Cœur concentré. Système nerveux allongé, primitif. Glandes antennaires.

4. MYSIDACÉS. — Nombre de métamères libres, onze à treize (5+6) ou (7+6). Schizopodes. Carapace. Pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur tubulaire. Système nerveux partiellement concentré. Glandes antennaires.

5. ISOPODES. — Nombre de thoracomères libres, treize (7+6). Schizopodes. Pas de carapace (disparue). Pas de pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur tubulaire ou concentré dans le métasome. Système nerveux non ou bien concentré (voir l'excellent travail de W. T. Calman dans *A Treatise on Zoology*, by Lankester, Part VII, Appendiculata, Fasc. III, « Crustacea », p. 210 : « The ventral nerve-chain presents various degrees of concentration and coalescence of the ganglia, not always in correspondence with the degree of fusion of the somites. »). Glandes maxillaires.

6. AMPHIPODES. — Nombre de métamères libres, treize (7+6). Schizopodes. Carapace secondairement disparue. Pas de pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur tubulaire dans le mésosome. Système nerveux, partiellement concentré, glande antennaire.

⁽¹⁾ J'ai laissé de côté l'étrange forme *Termosbaena* Monod, pas assez connue.

7. ANASPIDACÉS. — Nombre de métamères libres, treize (7+6). Schizopodes. Pas de carapace. Pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur tubulaire. Système nerveux richement segmenté. Glandes maxillaires.

8. TANAIACÉS. — Nombre de métamères libres, douze (6+6). Schizopodes. Carapace. Pas de pédoncules oculaires. Une paire de gnathopodes. Cœur long, tubulaire, système nerveux long, richement segmenté. Glandes maxillaires.

9. CUMACÉS. — Nombre de métamères libres, onze (5+6). Schizopodes. Carapace. Pas de pédoncules oculaires. Trois paires de gnathopodes. Cœur plus ou moins concentré. Système nerveux non concentré. Glandes maxillaires.

10. STOMATOPODES. — Nombre de métamères libres, dix (4+6). Schizopodes. Carapace. Pédoncules oculaires. Pas de gnathopodes. Cœur tubulaire, très primitif. Système nerveux partiellement allongé, partiellement concentré. Glandes antennaires.

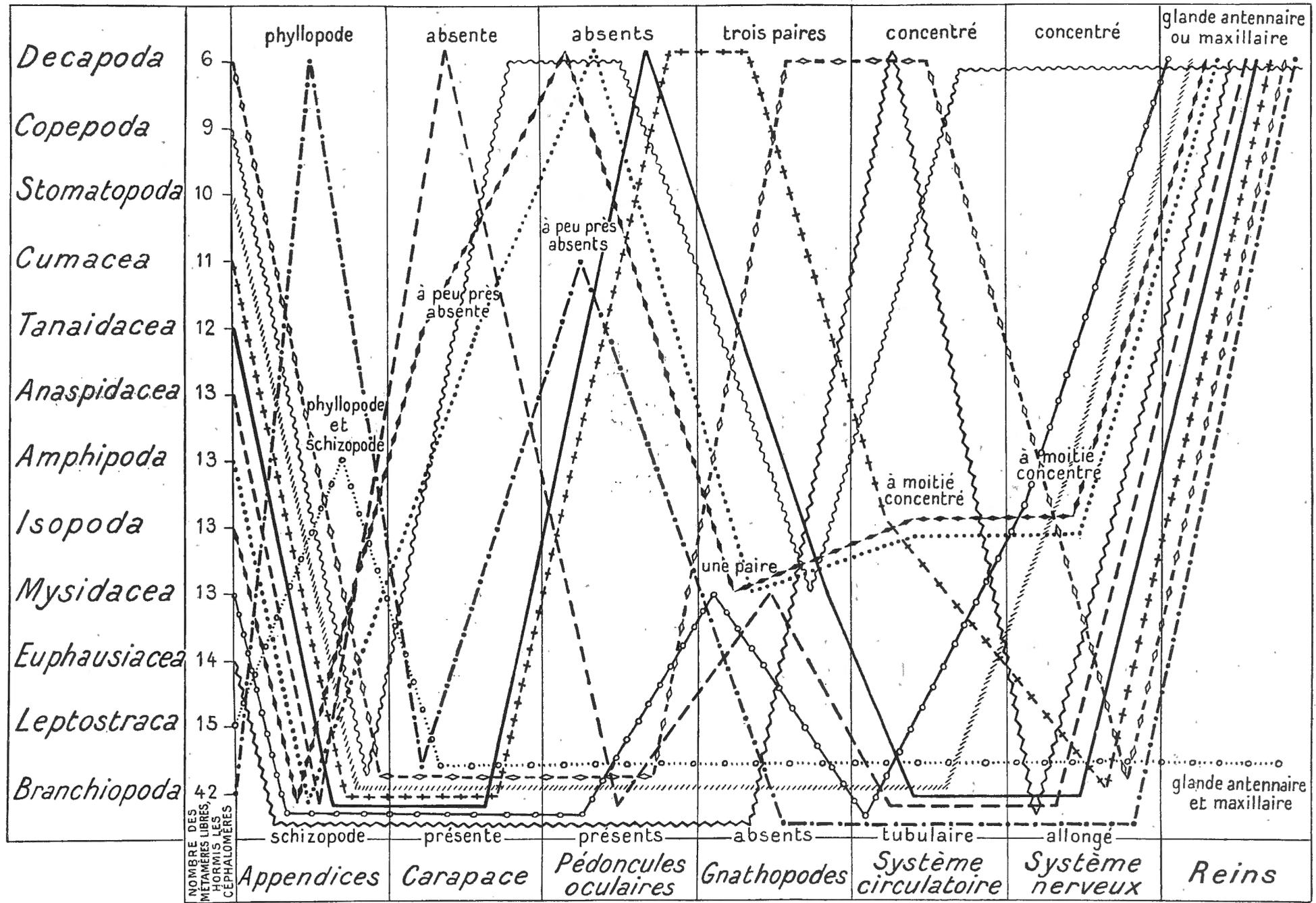
11. COPÉPODES. — Nombre de métamères libres, neuf (4+5). Schizopodes. Pas de carapace. Yeux composés rudimentaires, sans pédoncules. Une paire de gnathopodes. Cœur concentré. Système nerveux concentré. Glandes maxillaires.

12. DÉCAPODES. — Nombre de métamères libres, six (0+6). Schizopodes. Carapace. Pédoncules oculaires. Trois paires de gnathopodes. Cœur concentré. Système nerveux fortement segmenté (Macrôures). Glandes antennaires.

Dans le schéma ci-contre, j'ai tâché de donner un aperçu de tous ces caractères. Je suis bien persuadé qu'il est possible de faire de sérieuses remarques au sujet de ce schéma, mais il est impossible de donner une représentation exacte de la chose, parce qu'aucun groupe de Crustacés ne possède des caractères solidement définis. De plus, les appréciations « primitif » et « secondaire » sont naturellement subjectives. Ainsi l'on pourrait, par exemple, voir un inconvénient au fait que je considère le schizopode plus primitif que le phyllopode, alors que la plupart des zoologistes prétendent le contraire. (Je me suis rangé à ce sujet avec H. J. Hansen, *Studies on Anthropoda II*, Copenhagen, 1925, p. 36.) Mais même si l'on suivait l'opinion courante relative au caractère primitif du phyllopode, cela aurait sur notre schéma ce seul effet que dans la colonne 2 le schizopode viendrait se placer au-dessus et le phyllopode au-dessous, ce qui n'aurait aucune influence sur le début entrecroisé.

La même chose naturellement prévaut pour la carapace et les pédoncules oculaires.

D'ailleurs, cela est accessoire; même avec la plus grande exactitude possible, qui donnerait sûrement suite à de l'imprécision, le début entrecroisé apparaîtrait tout de même, et encore dans une plus grande mesure. Nous avons choisi ici comme base la concentration du nombre de métamères, parce que ce nombre joue un rôle tellement prépondérant dans la morphologie des Arthropodes et, d'autre part, il peut être considéré comme fil conducteur dans leur développement. Mais le choix de n'importe quel autre organe conduirait au même résultat, quoique l'image deviendrait tout autre. Chaque animal montre un mélange de caractères primitifs et secondaires. Exclusivement primitif ou



NOMBRE DES MEMBRES LIBRES, FORMES LES CEPHALOMÈRES

Primitif ↑ Secondaire

exclusivement secondaire n'existe pas. Le schéma d'un développement phylogénique n'est pas à rendre, mais de toute façon, pas sous la forme d'un arbre qui se ramifie. La synthèse d'une systématique est impossible. La rédaction d'une classification avec un seul caractère comme fil conducteur est ce à quoi nous pouvons arriver de plus élevé. Il est curieux de signaler le fait que, d'après la figure, il semble que les Leptostracés présentent une organisation interne entièrement primitive, à l'exception du caractère de leurs appendices. Leur nombre de métamères est toutefois quinze (15), donc moindre que celui des Branchiopodes Anostracés, avec quarante-deux (42) métamères. (Les Conchostracés montrent 13 + 28, les Anostracés 19 + 23 métamères.) On pourrait parfois penser que chez les Anostracés existerait une augmentation du nombre de métamères et que ce groupe serait donc moins primitif qu'il ne paraît l'être. A ce propos, on pourrait attribuer de l'importance à l'absence de la carapace. La même chose pourrait exister chez les Conchostracés, de telle manière que le nombre originel de métamères serait treize (ces animaux ont bien, il est vrai, une carapace, par contre des yeux sessiles). (On peut trouver un cas analogue chez les Myriapodes). Si cette suggestion était exacte, alors les Leptostracés seraient les plus primitifs quant à leur nombre de métamères. En tout cas, les Leptostracés sont placés très bas dans la série et il n'est pas exact de ranger ces animaux parmi ou au voisinage des Malacostracés, qui sont considérés toujours comme des Crustacés supérieurs. L'inverse s'observe chez les Copépodes, qui, au point de vue du nombre de métamères et de leur structure interne, sont placés à l'échelon le plus élevé et donc doivent être comptés, moins que tout autre, parmi les Crustacés « inférieurs ».

On pourrait poser maintenant la question suivante : si un arbre généalogique ne satisfait pas, pourrait-on remplacer celui-ci par une autre image qui satisferait mieux aux exigences systématiques? Je ne pense pas que cela soit possible, car pour cela les mouvements entrecroisés sont trop nombreux et trop intenses. Si l'on veut néanmoins faire une tentative dans ce sens, alors on pourrait comparer un groupe comme celui des Crustacés à un tissu de fils extrêmement complexe de structure, et ce dans les trois dimensions. Autour d'un fil principal — notre fil conducteur de la concentration — sont tissés un grand nombre d'autres fils, dans beaucoup de directions. Ce tissu est plastique. Des fils peuvent s'allonger ou se raccourcir, à la suite de quoi le fil principal peut être glissé à l'arrière-plan, quoiqu'il reste toujours visible. Il sera créé de la même façon un tissu d'une complication inouïe, vu que tous les fils restent en contact entre eux et que le raccourcissement de certains doit aller de pair avec l'allongement d'autres. Mais supérieur et inférieur n'existent pas. Chaque composant du groupe est un mélange de caractères morphologiques supérieurs et inférieurs. Une fois les caractères supérieurs domineront; une autre fois les caractères inférieurs. Je veux reconnaître honnêtement que l'on peut à peine

se faire une représentation de tout ceci; mais je dois, à ce propos, mettre en évidence que personne ne peut s'imaginer comment réellement s'est produit le développement phylogénique.

Il serait plus simple et bien mieux de rapporter les douze groupe de Crustacés à un ancêtre commun inconnu, qui s'est « démembré » dans douze directions dont chacune, avec les potentialités données qui doivent avoir été incluses dans cet ancêtre, a suivi sa propre voie de développement. Cette image morcelle toutefois entièrement la composition commune des douze groupes, de telle sorte qu'une relation réciproque n'est plus à indiquer. Puisse le problème, par le rejet d'une image simple d'arbre phylogénique, perdre superficiellement de son attrait; sa grandeur et aussi l'évolution elle-même y gagneront. On ramènera ainsi la conception systématique à de plus justes proportions.

Enfin, encore quelques mots afin de savoir si l'on trouve quelque chose de semblable dans d'autres phylums.

Mon expérience est trop restreinte pour pouvoir exprimer à leur sujet une opinion définitive, à savoir si l'évolution entrecroisée existe réellement chez ceux-ci également. Il en est certainement ainsi chez les Solenogastres, au sujet desquels j'ai écrit dans le temps : « Bei genauer Betrachtung ergibt sich, dass die verschiedene Merkmale unregelmässig über die Solenogastren verteilt sind; darum muss jedes System mangelhaft sein. Meines Erachtens ist es denn auch kaum möglich, eine gut begründete Systematik aufzustellen ». (*Die Amphineuren*, I, *Ergebn. u. Fortschr. Zool.*, Bd. I, 1908, p. 290). Hoffmann a repris cette façon de voir (*Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tier-Reichs*, Bd. III, 1 Abt. : *Die Amphineuren und Scaphopoda*, *Nachträge*, Leipzig, 1930, p. 128). Je veux également attirer l'attention sur le célèbre et excellent travail de Pelseener lui-même, sur les Pélécy-podes de la Siboga (*Les Lamellibranches de l'Expédition de Siboga*, Monogr. 53a, in *Uitkomsten, enz. der Siboga-Expeditie*. Leiden, 1911), où celui-ci a construit, à la page 123, un arbre phylogénique. Il est naturellement particulièrement difficile pour quelqu'un qui n'y est pas familier d'émettre une opinion au sujet d'un groupe si riche en formes que celui des Pélécy-podes, qui a été analysé par l'auteur précité avec une aussi grande connaissance des faits. C'est pour ce motif que je n'ai pas essayé d'analyser de plus près cet arbre phylogénique, qui a été établi d'après la structure des branches en tant que fil conducteur du développement phylogénique. Je n'ai donc pas essayé de suivre comment les divers organes se comportent vis-à-vis les uns des autres dans leur développement phylogénique et de voir si également ici il n'y a pas plutôt des croisements des lignes dans tous les sens, de telle façon qu'il apparaîtra que chaque organe suit son propre développement, plus ou moins indépendamment, mais tout de même d'une façon assez précise pour pouvoir donner une représentation graphique de l'ensemble. Chez les Pélécy-podes également intervient un mélange de caractères. J'attire notamment l'attention sur la page 85, où il est question du « type opisthogyre ou à

côté postérieur plus court, qui caractérise les dymiaires primitifs, comme *Nucula*, *Solenomya*, *Trigonia*. Mais il s'en rencontre des représentants un peu partout, dans tous les groupes, car ce ne sont pas seulement les *Nuculides*, *Donax*, *Tellina* et *Anatina* qui se trouvent dans ce cas, comme l'indique Jackson. Voici les principaux exemples d'opisthogyres dymiaires... ». Vient ensuite une longue liste de ces formes, qui, en grande partie, appartiennent au « Pélécy-podes supérieurs » (*Eulamellibranchia*). Plus loin : « Toutes ces diverses formes sont évidemment polyphylétiques; il est même difficile de leur trouver beaucoup de caractères absolument communs ». La structure du cœur permet également de faire des remarques. Primitivement, le cœur a deux atria, qui sont séparés l'un de l'autre. Secondairement, il peut arriver que les deux atria communiquent entre eux sous le rectum. On trouve ceci chez les *Pseudolamel-libranchia* et chez quelques *Filibranchia* (p. 95). De ceci on peut établir que ce caractère secondaire ne se trouverait pas chez les formes les plus primitives (les *Protobranchia*), — ce qui est compréhensible, — mais bien chez les formes supérieures (les *Eulamellibranchia*). Évidemment, les autres systèmes d'organes montrent la présence de caractères irrégulièrement distribués, mais je veux laisser là cette question et seulement rappeler les paroles de Pelseneer : « ... l'évolution s'exerce d'une façon indépendante dans tous les sous-groupes, et l'on ne saurait définir suffisamment un ordre, ni souvent une famille avec des caractères tirés d'un seul organe pris par hasard » (p. 2), et : « au surplus, nous devons reconnaître la valeur toute relative et subjective de nos divisions taxonomiques; celles-ci n'existent pas dans la nature, dont la continuité est la loi (p. 122) ».

En ce qui concerne ce dernier point, je puis entièrement me ranger à l'opinion de l'auteur. Enfin, je veux encore invoquer un exemple clair d'évolution entrecroisée, quoiqu'il concerne un territoire limité; je veux faire allusion à la *Palaeobiologie und Stammesgeschichte*, d'Abel (Iéna, 1929), où, à la page 269, cet auteur compare entre eux les *Balaenidae* et les *Balaenopteridae* et en fait un schéma graphique d'où il ressort qu'ici également il paraît exclu de pouvoir placer ces deux familles dans un arbre phylogénique.

NOTES HISTOLOGIQUES SUR *SIGALION*, *NEPHTHYS* ET *SABELLARIA*

Formations mésodermiques dans les différents tissus

PAR

Armand DEHORNE (Lille).

En appliquant à l'étude histologique des Polychètes des procédés de fixation et de coloration que l'on n'utilise guère qu'en vue de recherches spéciales de cytologie, j'ai mis en évidence quelques aspects nouveaux de leur structure. Dans ce court ouvrage, je me propose uniquement de faire, en m'aidant de vingt-cinq dessins originaux, une présentation rapide des particularités ainsi reconnues. Je laisse donc provisoirement de côté tout ce qui a trait à l'exposé historique et à la mise au point des questions abordées, ainsi que le tableau des indications bibliographiques.

SIGALION

Sigalion mathildae est assez commun dans le Sable à *Echinocardium* du port en eau profonde de Boulogne-sur-Mer, où il a été signalé pour la première fois par G. DARBOUX, les exemplaires qui ont alors servi à la détermination ayant été récoltés dans cet endroit par le professeur P. PELSENEER en 1897.

L'attitude normale de cette espèce dans le sable légèrement vaseux est la suivante : l'animal vit enroulé en une spirale pyramidale (son bord gauche étant en général intérieur) dans laquelle la tête se trouve amenée à proximité de l'extrémité postérieure. Or, le pygidium porte un urite extrêmement long et d'une remarquable gracilité; il mesure, en effet, jusqu'à 1^{mm}5 chez des exemplaires adultes de 8 à 9 cm. Cet appendice renseigne le polychète lové, en fonctionnant non loin du lieu où se tient la tête, comme organe tactile ou olfactif chargé de lui révéler l'approche et la nature des proies dont il fait sa nourriture. La trompe exsertile est ainsi prête à se précipiter à l'endroit même où le long appendice sensoriel traîne dans le sable.

Lorsqu'on examine à un faible grossissement une coupe transversale de *Sigalion* (fig. 1), on remarque aussitôt dans le coelome la présence de quatre masses beaucoup plus volumineuses que les autres accumulations de ce même

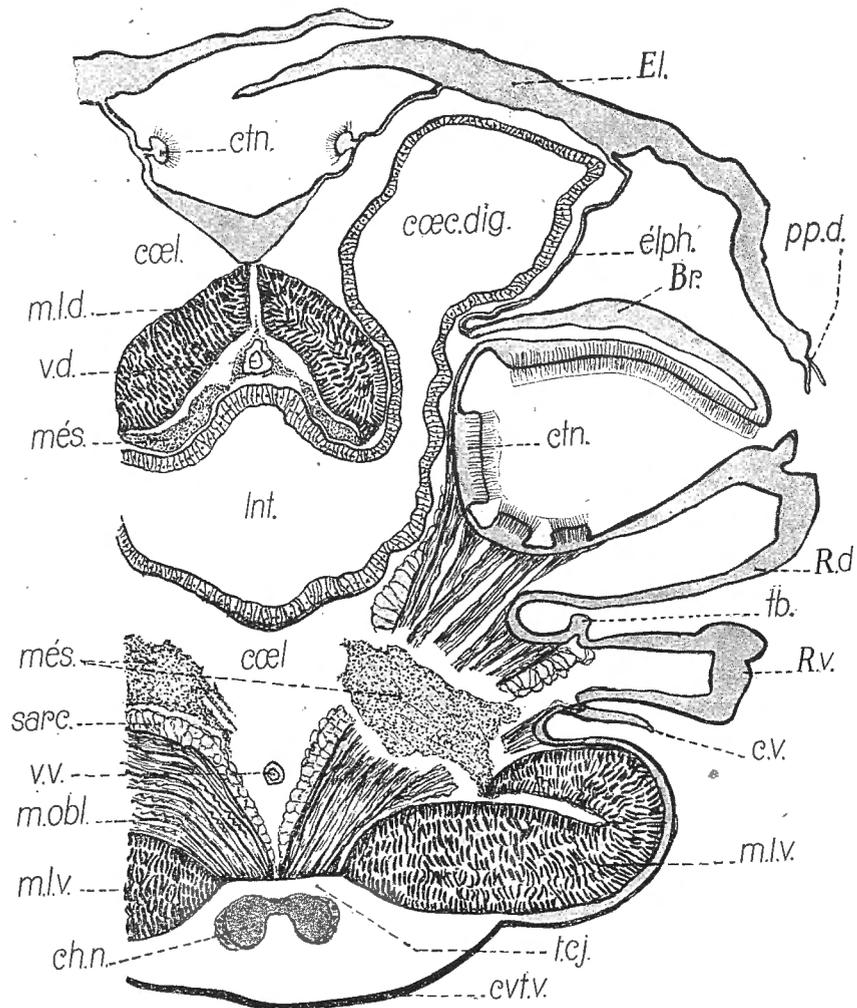


FIG. 1. — *Sigalion mathildae*. — Représentation simplifiée d'une coupe transversale dans la région moyenne du corps. — *Br.* = branchie en tube; *ch.n.* = chaîne nerveuse; *c.v.* = cirre ventral; *cœc.dig.* = cœcum digestif contenu dans l'élytrophore; *cœl.* = coelome; *ctn.* = cténidie; *cut.v.* = cuticule ventrale épaisse; *El.* = élytre; *élph.* = élytrophore; *Int.* = intestin; *més.* = localisations mésodermiques annexées aux quatre muscles longitudinaux; *m.l.d.* et *m.l.v.* = muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; *m.obl.* = muscles obliques; *pp.d.* = papille dendriforme; *R.d.* et *R.v.* = rames dorsale et ventrale du parapode; *sarc.* = sarcoplasme; *tb.* = tubercule dorsal de la rame ventrale; *t.cj.* = tissu conjonctif; *v.d.* et *v.v.* = vaisseaux dorsal et ventral.

tissu. Elles sont rattachées dans chaque métamère aux quatre muscles longitudinaux. Ainsi que le montre la figure de détail (fig. 2), elles présentent une constitution spongieuse de réseau syncytial épais, à mailles étroites séparant de

courts cordons dont le cytoplasme est bourré de granules et de bâtonnets fuchsinophiles. Du côté du muscle, elles sont en continuité avec quelques traînées syncytiales de même nature siégeant dans l'épaisseur de ce muscle; et, au voisinage de ce dernier, elles sont recouvertes par l'endothélium coelomique; elles sont nues, au contraire, partout ailleurs et des brides s'en détachent qui traversent le coelome pour gagner la surface des organes voisins, soit un follicule ovarien, soit un muscle oblique. Dans ces brides, grêles en général, se différencie quelquefois une fibre tout à fait comparable à du linome (*li*).

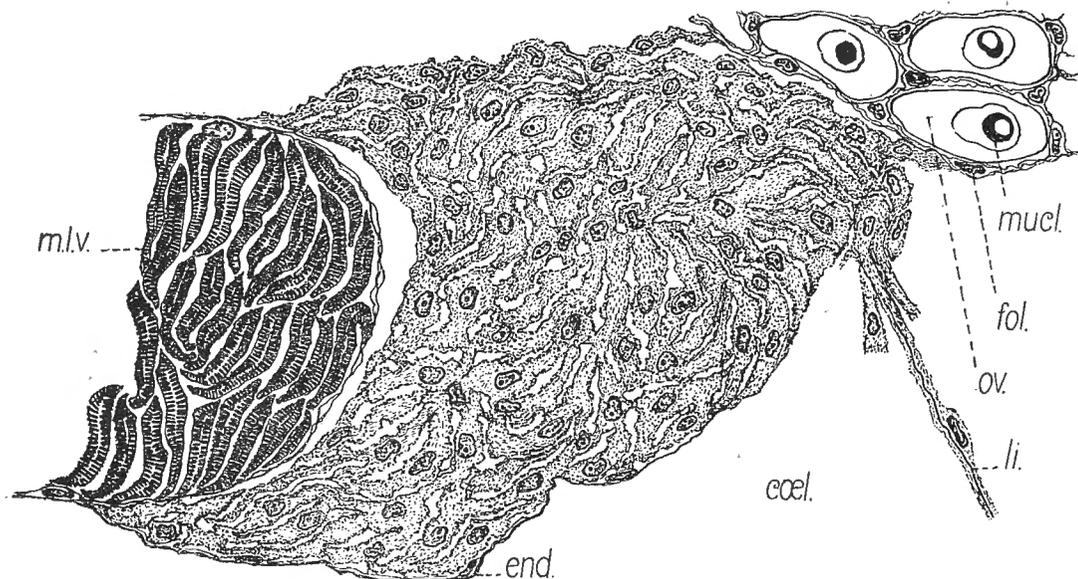


FIG. 2. — *Sigalion mathildae*. — Fragment de coupe transversale montrant une masse mésodermique dans le coelome, annexée à un muscle longitudinal. — *cael.* = cavité coelodermique; *end.* = endothélium; *fol.* = follicule ovarien; *li.* = bride mésodermique renfermant une fibre de linome; *m.l.v.* = section transversale de muscle longitudinal ventral montrant les lames myoplasmiques qui comprennent chacune une double rangée de lamelles contractiles superposées; *ncl.* = nucléole du noyau d'un ovule; *ov.* = ovule.

La figure 3 représente des coulées sous forme de cordons et de nappes à cytoplasme nu et granuleux à la surface du sarcoplasme des grands muscles obliques qui viennent s'insérer à la basale ventrale, au-dessus de la chaîne nerveuse. Le sarcoplasme est ici extrêmement développé, d'un type assez particulier, et mériterait une étude spéciale. Des ramifications syncytiales s'enfoncent fréquemment entre ses éléments et se mettent en rapport avec des formations intramusculaires identiques, lesquelles traversent la basale ventrale et se trouvent être en continuité avec les parties du syncytium mésodermique qui circulent dans le tissu conjonctif placé au-dessus de la chaîne nerveuse.

On peut voir dans ce même dessin (fig. 3) que le vaisseau ventral *v.v.* ne sert pas d'attache aux brides syncytiales; il n'est jamais, d'autre part, enveloppé par un manchon continu ou discontinu de ce mésoderme amiboïde. Au con-

traire, le vaisseau dorsal (fig. 1 et 4) est constamment habillé d'une pareille gaine (*més.*) et cette dernière est en relation grâce à des sortes d'élargissements aliformes avec les masses syncytiales annexes des deux muscles longitudinaux dorsaux (fig. 1, *v.d.* et *més.*).

Notons dans cette espèce l'absence complète d'éléments figurés libres dans le liquide cœlomique. Ni amibocytes, ni éléocytes; et dans le liquide sanguin canalisé à l'intérieur des deux vaisseaux, un dorsal et un ventral, on ne décou-

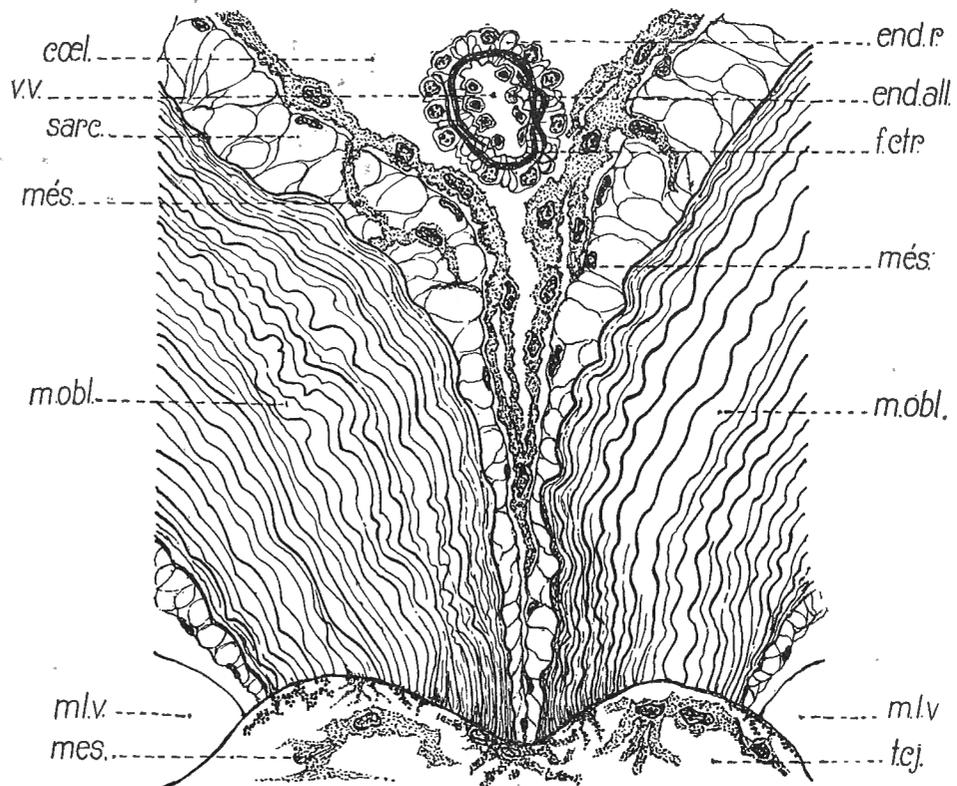


FIG. 3. — *Sigalion mathildae*. — Fragment de coupe transversale dans la région du vaisseau ventral. — *cœl.* = cœlome; *end.all.* = endothélium allongé intravasculaire; *end.rad.* = cœlothélium ou endothélium radiaire qui produit et renferme les fibres contractiles du vaisseau; *f.ctr.* = fibres contractiles spiralées; *més.* = nappes et cordons du syncytium mésodermique; *m.l.v.* = muscles longitudinaux et ventraux; *m.obl.* = muscles obliques; *sarc.* = sarcoplasme des muscles obliques.

vre aucun hémocyte. Force est donc en quelque sorte d'admettre que la portion cœlomique de ces masses syncytiales représente ici l'ensemble des amibocytes, linocytes et éléocytes que l'on trouve chez les autres polychètes. Sans doute, même, serait-il plus exact de considérer les syncytiums du cœlome comme équivalents seulement à l'ensemble des cellules-souches de ces éléments figurés libres rencontrés ailleurs.

En ce qui concerne les hémocytes ou éléments propres au sang canalisé, peut-être sont-ils représentés chez *Sigalion* (et chez les autres Aphroditiens) par

lès cellules très allongées, parfois fusionnées, que j'ai décrites sous le nom d'endothélium allongé (fig. 4, *end. all.*). Mais il faudrait, pour accepter cette proposition, pouvoir, dans un autre matériel, assister à la naissance d'hémocytes aux dépens d'un semblable tissu intravasculaire.

L'histologie de l'appareil vasculaire des Aphroditiens a fait l'objet d'une étude détaillée par TWERDOCHLEBOW (1917). Pour lui, la paroi d'un vaisseau sanguin comprend une enveloppe cœlothéliale externe, la musculature contenue dans ce cœlothélium et une intima, puis une couche intravasculaire de longues et étroites cellules qu'il interprète comme myoblastes. Je n'ai pas retrouvé chez *S. mathildae* l'intima importante qu'il a décrite chez *S. squamatum* et je pense qu'il a été amené à prendre pour une intima, dans les sections transversales, les branches sinueuses des grosses fibres musculaires ramifiées dont le trajet est en spirale ou annulaire. Quant à ces branches musculaires, il n'a pas précisé leur position réelle ni leur origine. Comme le montre ma figure 4, elles naissent d'un système fibrillaire différencié dans le cœlothélium autour des noyaux, sorte de spongioplasme plus ou moins accentué dont les lignes principales sont grossièrement concentriques (fig. 4, *r.f.*). L'une de ces lignes, en s'épaississant, devient l'origine de l'une des branches qui entrent dans la formation d'une grosse fibre spiralée ou en anneau. Ces branches peuvent alors circuler dans la partie profonde du cœlothélium (fig. 4, *end. r.*), soit dans le sens de la longueur du vaisseau, soit en embrassant ce dernier; en s'unissant par deux, trois ou quatre, elles forment les grosses portions annelées (*f. ctr.*) ou spiralées de ce genre de musculature vasculaire.

Enfin, j'ai désigné sous le nom d'endothélium allongé (*end. all.*) la couche intravasculaire de cellules étroites que l'auteur précédent a déterminées comme étant des myoblastes. Je crois que cette couche est, dans une certaine mesure, comparable à la tunique interne endothéliale des artérioles de mammifère; mais, chez *Sigalion*, les éléments fusiformes, très allongés, ont un contenu finement granuleux qui est peut-être le témoignage d'une activité sécrétrice, par exemple de la production d'une substance incolore tenant lieu de l'hémoglobine, dont on sait que le sang est ici dépourvu.

Dans les trois dessins de la figure 5, j'ai représenté des aspects qui sont fréquents dans le tissu conjonctif accompagnant les gaines des soies et de l'acicule dans les parapodes. Ce tissu conjonctif s'y montre d'une grande richesse en productions fibrillaires et fibreuses; les trois dessins indiquent de quelle façon une fibre principale se constitue à partir d'un système de mailles occupant tout le corps cellulaire et enserrant le noyau, ou par la confluence de faisceaux de minces fibres nées au contact de la membrane du noyau. Tout ceci rappelle de près l'origine des branches contractiles dans le cœlothélium des vaisseaux, telle que je l'ai exposée précédemment.

On sait, depuis CLAPARÈDE (1870), dans son étude de *Sigalion squamatum* de Naples, que les élytres sont richement innervés. On y constate l'existence

d'un plexus nerveux s'irradiant à partir de l'élytrophore dans plusieurs directions; ces rameaux ne tardent pas à se perdre, en effet, dans un réseau à mailles serrées qui occupe une large partie de l'élytre. Tout le long du bord externe, garni de grandes papilles dendrifformes, les mailles du plexus sont de plus en plus serrées et chaque papille reçoit deux rameaux provenant de deux branches distinctes; quant aux ramifications de ces papilles pennées, elles sont exclusivement formées de cellules sensibles. Le développement extrême du système ner-

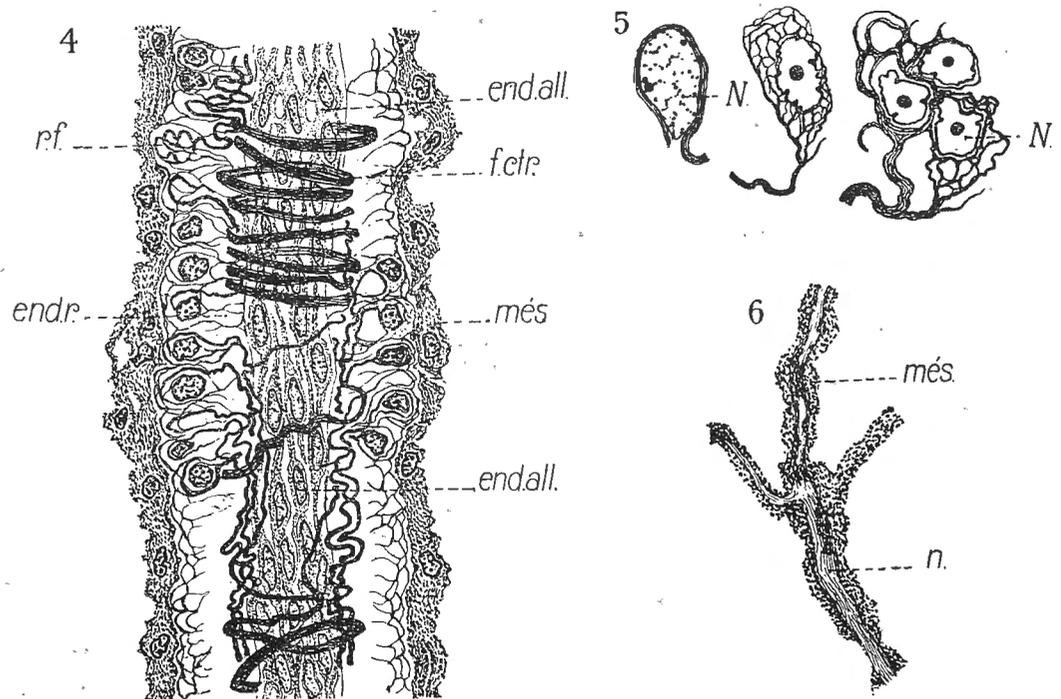


FIG. 4. — *Sigalion mathildae*. — Coupe longitudinale dans le vaisseau dorsal. — *end.all.* = endothélium allongé (myoblastes de Twerdoschlebow); *end.rad.* = endothélium radiaire (celothélium du même auteur); *f.ctr.* = fibres contractiles spiralées; *fi.* = fibrilles entrant dans la formation des grandes fibres spiralées; *més.* = syncytium granuleux, dans le coelome; *r.f.* = réseau fibrillaire à l'intérieur des cellules de l'endothélium radiaire.

FIG. 5. — *Sigalion mathildae*. — Eléments de la gaine des soies et de l'acicule dans un parapode montrant la production de systèmes fibreux de même nature que les tonofibrilles. N. = noyaux.

FIG. 6. — *Sigalion mathildae*. — Fragment d'un nerf (*n.*) dans l'élytre, pour montrer l'enveloppement à peu près continu des fibres nerveuses par le syncytium mésodermique (*més.*).

veux périphérique dans les élytres donne à penser que ces organes, entièrement de nature épidermique, sont comme disait CLAPARÈDE, « doués d'une sensibilité exquise ».

Or, selon l'étendue du système nerveux de *Sigalion*, s'appliquent dès formations syncytiales granuleuses (fig. 6) qui lui constituent un enveloppement, rarement interrompu et chaque fois pour un court trajet. C'est ainsi que tout le

plexus de l'élytre, revêtu, lui aussi, de cette façon, paraît beaucoup plus important qu'il n'est en réalité, chaque rameau ou chaque tractus se montrant (fig. 7, *n.* et *r.m-n.*), grâce au tissu qui l'entoure étroitement, deux ou trois fois plus épais que s'il en était dépourvu. La figure 6 reproduit assez bien les contours irréguliers, quelque peu indécis, l'élargissement des branches, l'arrondissement des mailles, dus au feutrage mésodermique autour de toutes les parties de ce réseau nerveux par lui-même bien plus menu.

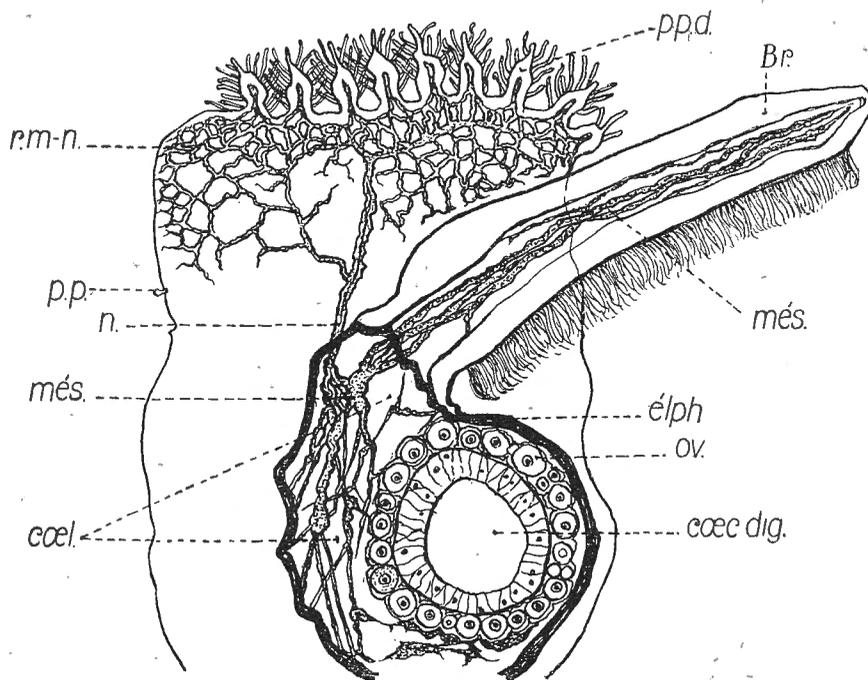


FIG. 7. — *Sigalion mathildae*. — Elytre et branchie ciliée (*Br.*) détachés du corps par une section au travers de l'élytrophore (*élph.*). L'élytre est vu par sa face inférieure et montre à son bord externe la garniture de papilles dendrifomes caractéristiques (*pp.d.*). On distingue par transparence une partie du réseau nerveux (*r.m-n.*) contenu dans l'élytre, surtout bien développé du côté des papilles. Dans l'ouverture pratiquée par la section de l'élytrophore, on reconnaît la cavité coelomique (*coel.*), la coupe transversale du cœcum digestif (*cœc.dig.*) et une partie des masses ovariennes (*ov.*). On voit aussi, dans le coelome (*coel.*), des nappes et des cordons de mésoderme (*més.*) qui sont en continuité, d'une part, avec le revêtement mésodermique du système nerveux de l'élytre et, d'autre part, avec les cordons circulant dans la cavité coelomique de la branchie. — *p.p.* = papille sensorielle piriforme.

Une étude de F. KUTSCHERA (1909) sur l'élytre d'*Acholoe astericola*, tout en signalant l'existence d'une enveloppe autour des nerfs révélée par des noyaux couchés le long d'eux, constatation déjà faite par DUNCKER (1906), ne fournit aucun détail sur la nature de cette enveloppe. Il est à présumer qu'elle n'est pas autre chose que le syncytium granuleux périnervien, si facilement visible chez *Sigalion* après coloration convenable, lorsque l'animal a été fixé dans de bonnes conditions, l'inclusion dans la paraffine suivant à peu de jours le moment de la

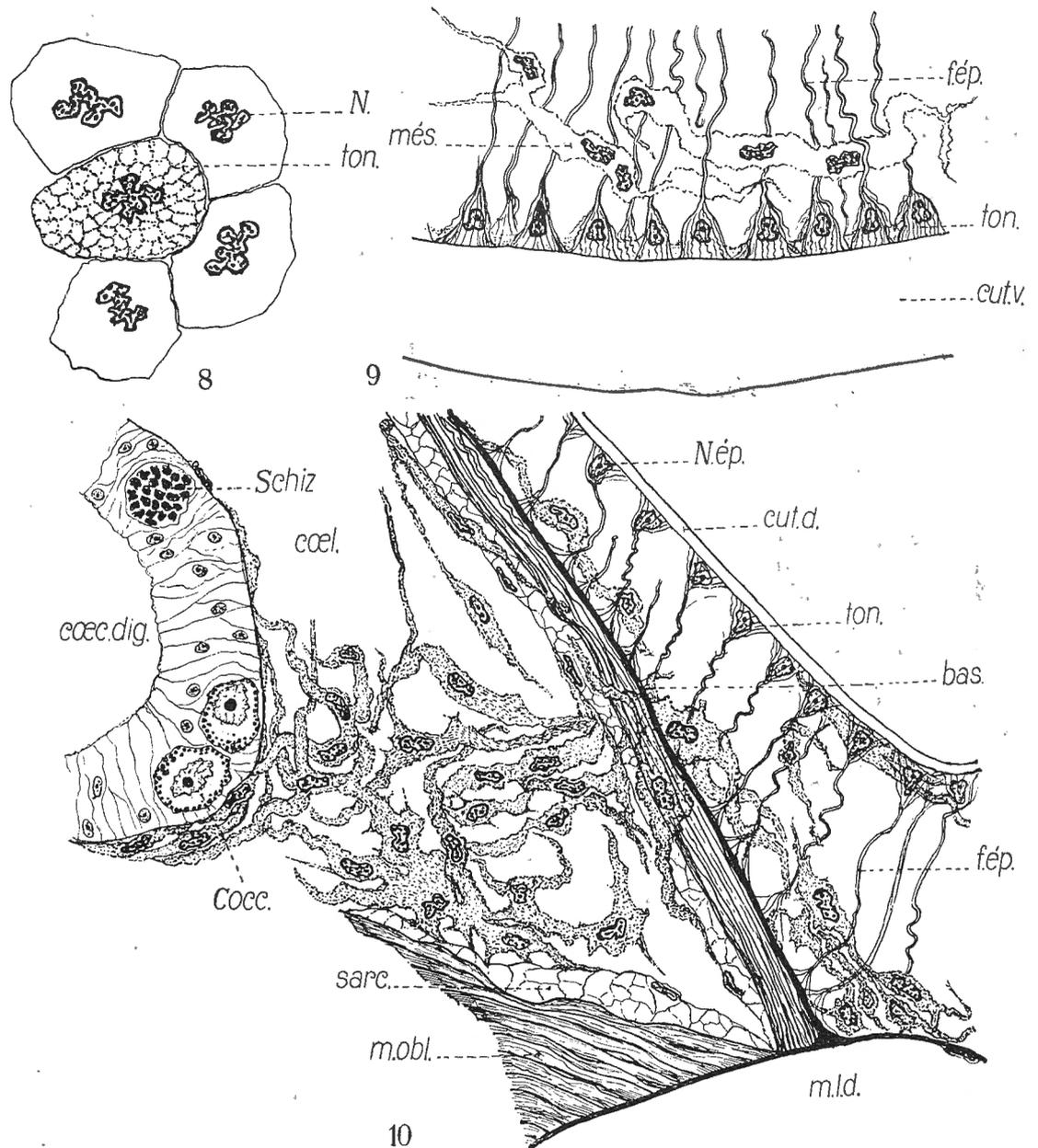


FIG. 8. — *Sigalion mathildae*. — Cellules épidermiques de l'élytre vues dans une coupe rasante passant juste en dessous de la cuticule. Dans l'une, on a figuré les sections transversales punctiformes, d'un pinceau de tonofibrilles insérées à la cuticule, laquelle n'est pas représentée. — *ton.* = sections punctiformes des tonofibrilles.

FIG. 9. — *Sigalion mathildae*. — Portion de l'épiderme de la face ventrale dans une coupe transversale. *cut.* = cuticule ventrale extrêmement épaisse; *f.ép.* = fibres épidermiques puissantes se terminant à la cuticule et à la basale par un pinceau de tonofibrilles (*ton.*); *més.* = coulées mésodermiques entre les fibres épidermiques.

FIG. 10. — *Sigalion mathildae*. — Fragment de coupe transversale montrant la structure du corps dans l'espace compris entre un muscle longitudinal dorsal et le cœcum digestif du même côté. *bas.* = basale; *Cocc.* = coccidie dans l'épithélium du cœcum digestif (*cœc. dig.*); *coel.* = cœlome; *cut.d.* = cuticule épidermique dorsale; *fib.* = fibres épidermiques constituées par des tonofibrilles fusionnées; *més.* = éléments ramifiés et cordons mésodermiques dans l'épiderme dorsal, la musculature, le cœlome; *m.l.d.* = muscle longitudinal; *m.obl.* = muscle oblique; *Schiz.* = coccidie en schizogonie; *ton.* = tonofibrilles.

fixation par le liquide de Bouin, ou, mieux encore, par un fixateur mitochondrial.

L'épiderme de l'élytre est constitué par des cellules à contour polygonal nettement délimité. Les cinq cellules de la figure 8 sont vues dans une coupe tangentielle passant immédiatement sous la cuticule de la face dorsale de l'élytre. Dans l'une d'elles, on a représenté les sections de nombreuses tonofibrilles, lesquelles émanent de la cuticule en dessinant des champs polygonaux (*ton*). Les tonofibrilles de chaque cellule forment un pinceau et, en s'unissant, constituent une fibre qui traverse l'épaisseur de l'élytre et se résout en un autre pinceau de tonofibrilles qui s'attachent à la cuticule opposée, dans les limites d'une autre cellule épidermique. On retrouve la même particularité de structure en beaucoup d'autres endroits de l'épiderme, ainsi que le font voir les figures 9 et 10; mais, alors, du côté de l'intérieur, le deuxième pinceau de tonofibrilles s'attache à la basale épidermique.

Dans l'élytre, on trouve, en outre, de grêles faisceaux de très longues fibres de même nature que les précédentes, mais qui, elles, s'étendent horizontalement, c'est-à-dire parallèlement aux deux faces de l'élytre, tandis que les premières vont de la face supérieure à la face inférieure (fig. 11, *f. ép.*).

Ces longues fibres horizontales sont plus rapprochées de la face supérieure que de l'inférieure, tandis que les cordons nerveux siègent en général à peu de distance de la cuticule de la face inférieure (fig. 11, *ggn.* et *n.*).

Ainsi que je l'ai indiqué plus haut, le système nerveux est revêtu de manchons et de traînées mésodermiques à cytoplasme chargé de granulations et de corps bacilliformes. Le revêtement est surtout bien développé dans le plexus nerveux du côté du bord externe de l'élytre (fig. 7, *r.m-n.*). Il est, au contraire, assez incomplet aux approches du ganglion (fig. 11, *ggn.*) d'où émanent les troncs nerveux primaires (*n.*).

Dans tout le corps de l'élytre s'étendent, circulent, se ramifient de très nombreuses portions du syncytium mésodermique, toujours rattachées entre elles par des prolongements granuleux dans les directions les plus variées. C'est là ce que les premiers histologistes désignaient sous les noms de *cellules sous-épidermiques*. Elles construisent ainsi un immense réseau suspendu dans la substance fondamentale que traversent les innombrables fibres issues des pinceaux de tonofibrilles.

Dans les autres régions de l'épiderme on observe le même dispositif; seule la quantité de syncytium varie d'un point à un autre. Un coup d'œil sur les figures 12, 13, 14 et 15 renseignera suffisamment à cet égard; en outre, la figure 10 montrera que les parties syncytiales de l'épiderme (il s'agit ici de l'épiderme dorsal du corps dans une région juste au-dessous de la cténidie en bouton, *ctn.* de la fig. 1) sont en continuité directe avec d'autres qui siègent dans le coelome voisin, à travers la basale épidermique (*bas.*), et une couche de fibres musculaires obliques. En effet, les formations mésodermiques qui se déve-

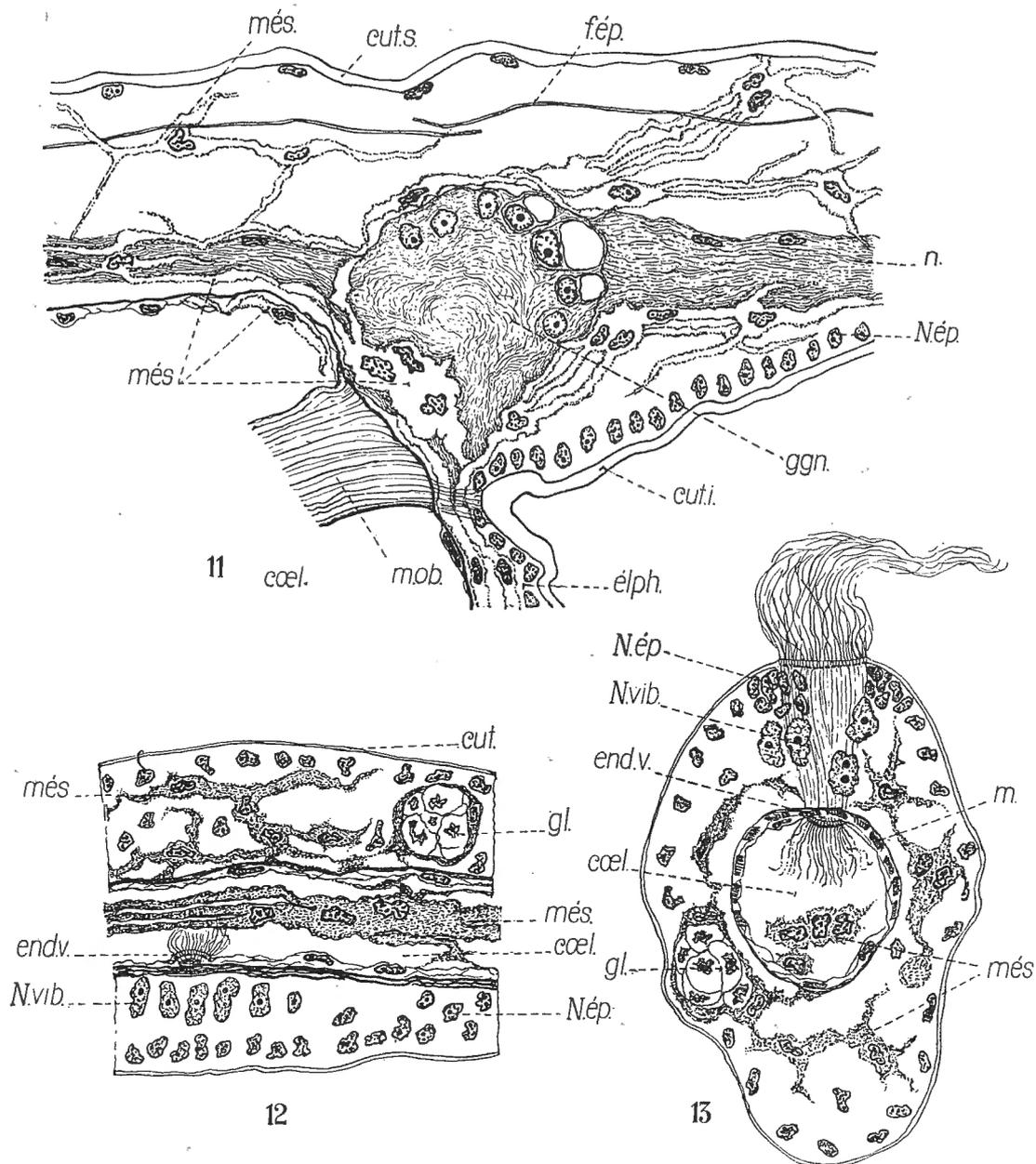


FIG. 11. — *Sigalion mathildae*. — Fragment d'une coupe de l'élytre et de l'élythrochore montrant le ganglion et le départ de deux nerfs. Les formations mésodermiques syncytiales sont en clair dans ce dessin. — *cœl.* = cavité coelomique; *cut.i.* = cuticule de la face inférieure de l'élytre; *cut.s.* = cuticule de la face supérieure; *f.ép.* = longue fibre épidermique parallèle à la surface de l'élytre; *ggn.* = ganglion nerveux à la base de l'élytre; *més.* = mésoderme dans le corps de l'élytre, autour du système nerveux et dans le cœlome de l'élythrochore; *m.obl.* = muscle oblique; *n.* = nerf dans l'élytre; *N.ép.* = noyaux épidermiques; *p.éty.* = paroi de l'élythrochore.

FIG. 12. — *Sigalion mathildae*. — Portion d'une section longitudinale dans une branchie et passant sur le côté de la bande ciliée. — *cœl.* = cœlome; *cut.* = cuticule mince de la branchie; *N.ép.* = noyaux épidermiques; *N.vib.* = noyaux volumineux des cellules ciliées; *end.vib.* = cellule endothéliale transformée en élément cilié; *gl.* = glande à mucus; *més.* = cordons mésodermiques et ramifications du syncytium dans l'épiderme et dans le diverticule coelomique de la branchie.

FIG. 13. — *Sigalion mathildae*. — Coupe transversale d'une branchie parapodiale. — *cœl.* = cavité coelomique de la branchie renfermant des cordons mésodermiques anastomosés; *end.vib.* = cellule endothéliale de la paroi coelomique qui s'est transformée en élément cilié; *f.m.* = fibres musculaires différenciées dans la paroi coelomique; *N.vib.* = noyaux des grandes cellules vibratiles de la bande ciliée longitudinale de la branchie; *N.ép.* = noyaux épidermiques toujours accumulés en nombre élevé au voisinage immédiat des éléments vibratiles; *gl.* = glande à mucus; *més.* = mésoderme syncytial.

loppent dans le corps des élytres et dans l'épaisseur de l'épiderme émanant de celles, plus abondantes naturellement, qui vivent dans le liquide cœlomique. La figure 10 montre, dans l'espace compris entre la paroi du corps, la musculature et un cœcum digestif, quelques parties seulement d'un énorme plexus de mésoderme granuleux dont les branches rampent en se multipliant à la surface de ces organes.

Je signale, en passant, la présence dans l'épithélium des cœcums digestifs d'une Coccidie (fig. 10, *Cocc.*) parfois très abondante, avec tous les stades de la schizogonie (*Schiz.*), mais dont la gamogonie ne semble jamais avoir lieu dans l'hôte *Sigalion*. CAULLERY et MESNIL (1901) ont été les premiers à attirer l'attention sur ces Coccidies de l'épithélium digestif des Polychètes et sur le fait qu'elles n'y présentent jamais que des phénomènes de schizogonie.

La branchie de *Sigalion* (fig. 7, *Br.*) renferme un important diverticule de la cavité cœlomique terminé en cul-de-sac. Selon l'axe de cette cavité branchiale cheminent un nombre variable de grêles cordons de structure syncytiale (*més.*) qui peuvent fusionner ou donner des ramifications dirigées vers la paroi du cœlome (*end.*). Notons, en passant, que de place en place, une cellule endothéliale s'est transformée en cellule vibratile pourvue d'une touffe de cils battant activement dans le liquide cœlomique (*end. v.*). CLAPARÈDE (1870) a été le premier à observer les mouvements et remous déterminés par l'activité vibratile de ces éléments, que l'on observe d'ailleurs un peu partout (fig. 14) dans la cavité du corps des Aphroditiens.

Les cordons axiaux de la branchie naissent (fig. 7) d'un important plexus (*més.*) qui se trouve dans le haut de l'élytrophore, du côté externe, et qui fournit de nombreuses expansions mésodermiques vers le ganglion et les troncs nerveux primaires de l'élytre, dans le tégument voisin, vers le cœlome et le follicule ovarien.

Dans la paroi même de la branchie (fig. 12, *més.* et fig. 13, *més.*) circulent, en se ramifiant, formant et défaisant leurs anastomoses, d'abondantes coulées de syncytium granuleux et strié; elles sont naturellement en continuité avec les formations homologues de la cavité branchiale; autour des groupements de cellules glandulaires à mucus (*gl.*), elles produisent des sortes de capsules très caractéristiques, que l'on rencontre aussi en beaucoup d'autres points de l'épiderme. Je n'ai jamais observé de glandes épidermiques qui ne soient pas enveloppées de la sorte; cet enveloppement a donc une signification physiologique précise et une nécessité fonctionnelle certaine.

Si nous considérons maintenant la structure de l'une des cténidies parapodiales (fig. 14 et 15), nous y reconnaissons les mêmes caractères que ceux de la paroi de la branchie. Ceci me dispense d'en faire, à son tour, l'analyse.

DARBOUX (1899) avait donné une reproduction d'une coupe de cténidie de *Sigalionien*; mais, faute d'avoir soigneusement indiqué les parties du mésoderme qui entrent dans la constitution de l'organe, sa figure devait rester dépourvue

de tout enseignement. La technique rudimentaire employée à cette époque n'eût sans doute pas permis d'atteindre à une plus grande précision.

Les individus que j'ai étudiés possédaient une cténié en bouton ovale à la face interne de l'élytrophore (fig. 1, *ctn.*). Ils en possédaient une autre au voi-

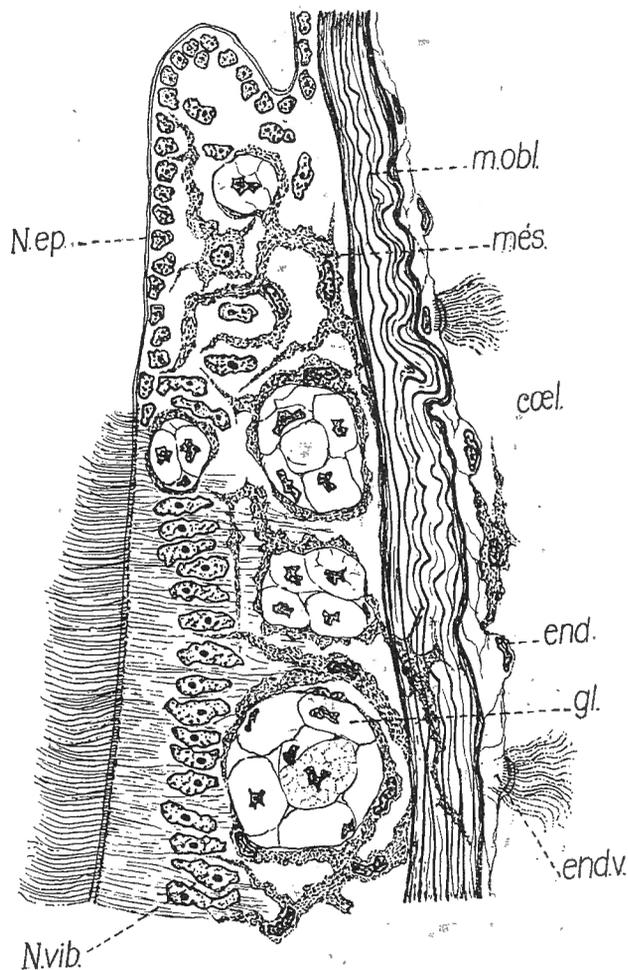


FIG. 14. — *Sigalion mathildae*. — Section pratiquée selon la longueur d'une cténié (coussinet vibratile) de la rame dorsale, mais légèrement oblique. — *coel.* = cavité cœlomique; *end.* = endothélium du cœlome; *end. vib.* = cellules ciliées de la paroi cœlomique; *gl.* = cellules glandulaires à mucus; *més.* = diverses parties du syncytium dans l'épiderme, autour des glandes à mucus, dans le muscle et à la face interne de la paroi du cœlome.

sinage même de la papille néphridienne (fig. 15, *néph.* et *ctn.*) qui semble n'avoir pas encore été signalée et qui était, en tous cas, ignorée de DARBOUX.

Comme la cténié, la papille néphridienne est essentiellement formée par l'épiderme infiltré de syncytium mésodermique de provenance cœlomique.

Malgré un examen attentif, je n'ai pu découvrir la preuve d'une pénétration du syncytium cœlomique dans l'épithélium des cœcums digestifs (fig. 10,

cœc. dig.). Par contre, on trouve aisément dans la paroi de l'intestin proprement dit, surtout du côté ventral, des formations mésodermiques installées tout contre la basale (fig. 16). Elles constituent au contact même de cette dernière une couche basilaire granuleuse renfermant des noyaux fortement colorables à contenu serré et allongés parallèlement à la basale. De cette masse profonde s'élèvent, s'insinuant entre les cellules du type épithélial, des expansions protoplasmiques variées d'aspect amiboïde, en fusées, en lamelles, qui se ramifient ou s'étalent, mais, d'une façon générale, se dirigent à travers l'épithélium, vers la lumière (fig. 16, *més.*).

Je considère de telles formations syncytiales comme un tissu de remplacement, une réserve d'éléments ayant conservé des propriétés embryonnaires et

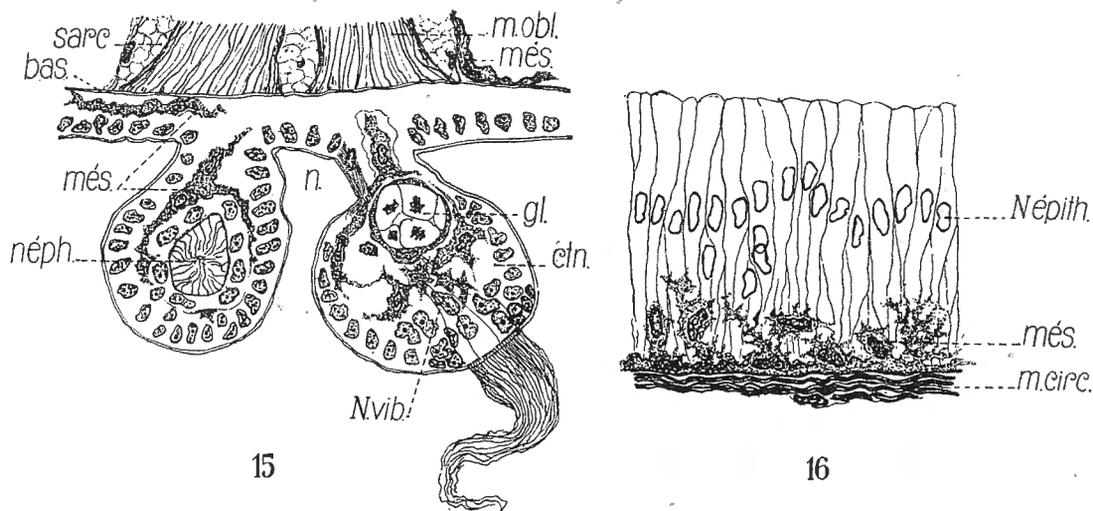


FIG. 15. — *Sigalion mathildae*. — Coupe du tégument passant par la papille du néphridiopore et la cténidie en bouton qui lui est adjointe. — *ba.* = basale épidermique; *cœl.* = cœlome; *gl.* = glande à mucus; *mès.* = trainées mésodermiques dans l'épiderme ou dans le cœlome; *m.obl.* = muscles obliques avec leur sarcoplasme élevé particulier; *n.* = nerf; *néph.* = néphroducte cilié; *N.vib.* = noyaux des cellules vibratiles; *sarc.* = sarcoplasme des muscles obliques.

FIG. 16. — *Sigalion mathildae*. — Fragment d'une coupe transversale de l'intestin proprement dit au niveau de l'étranglement intersegmentaire. — *m.circ.* = muscle circulaire péri-intestinal; *mès.* = couche profonde de mésoderme avec noyaux allongés parallèlement à la basale ou dirigés obliquement ou en train de s'orienter dans le sens des cellules de l'épithélium.

je crois que, selon les besoins, les énergides de ce syncytium peuvent évoluer en cellules épithéliales, à ferment ou à mucus.

En somme, le système de cordons et de plexus mésodermiques est généralisé à tout le corps de l'annélide, et il représente une circulation de cytoplasme à granules et corps bacilliformes à travers tous les tissus de l'organisme, le stock le plus important se trouvant dans le liquide du cœlome.

Le rôle de toutes ces formations syncytiales est, sans aucun doute, de la plus

grande importance; de plus, il est certainement multiple. D'une façon très générale, le cytoplasme, avec son contenu figuré de granulations et de courts bâtonnets, toujours le même, paraît bien indiquer les caractères d'un état extrêmement voisin de la non-différenciation histologique. Son aspect évoque assez bien celui du cytoplasme des *cellules d'origine* et des éléments mésenchymateux. Toutefois, en maints endroits du corps, cet aspect évolue et donne à penser que, là, des parties du syncytium s'adaptent à des fonctions glandulaires déterminées. N'ayant pas entrepris des recherches histochimiques précises, je n'insisterai pas sur ce côté de la question.

Par contre, ainsi que je l'ai déjà indiqué, on peut s'attendre à ce que les formations syncytiales, si abondantes chez cet animal, jouent un rôle capital dans l'entretien, la réparation des tissus et en particulier dans la régénération du corps. Capables d'obturer rapidement une blessure, même de grande étendue relative, elles fourniraient les éléments d'une cicatrisation, ceux-ci étant, selon moi, *totipotentiels*, c'est-à-dire susceptibles d'évoluer en toutes les catégories de cellules somatiques. Afin de contrôler cette hypothèse, je me suis déjà livré à plusieurs essais de régénération sur *Sigalion* et me réserve de reprendre prochainement à ce sujet de nouvelles recherches accompagnées d'observations histologiques à l'aide des meilleures techniques possibles.

Il faut noter que je n'ai jamais rencontré de mitoses dans ce matériel cellulaire, pas plus dans celui du coelome que dans l'autre. On ne peut cependant le considérer comme entièrement au repos, en pleine inertie. Il est bien certain, au contraire, qu'à tout moment quelques-unes de ses parties remplissent activement le rôle qui leur appartient et qu'il s'en fait de la sorte une consommation appréciable. L'absence de mitoses tient sans doute au fait que, dans les conditions normales, l'utilisation ou la destruction de ces masses mésodermiques est relativement faible par rapport à l'énorme quantité de leur stock disponible. Par contre, si une crise violente survenait dans l'organisme, par exemple un traumatisme dans un métamère ou la perte d'une partie du corps avec la tête ou avec le pygidium, une brusque et volumineuse diminution de ce stock, en ramenant la masse mésodermique libre à des proportions très insuffisantes, déclencherait sans aucun doute une série pressée de divisions mitotiques. En ce qui regarde les multiplications par amitose, peut-être s'en produit-il; mais je n'ai pas observé de scissions nucléaires qui soient convaincantes et je ne crois pas à l'existence de ce mode de division dans le tissu envisagé. Les noyaux incisés, étirés, polybés sont ici le plus communs; mais leur forme irrégulière n'implique nullement la nécessité d'une division directe et s'explique de tout autre manière.

On trouve dans le beau mémoire que PELUGFELDER (1929) a consacré à la régénération de la tête chez *Diopatra amboinensis*, des indications intéressantes sur une catégorie de cellules se colorant vivement par la fuchsine et qui normalement se trouvent dans le tissu conjonctif, au voisinage des vaisseaux ou des

muscles. Sans entrer dans plus de détails, je crois pouvoir homologuer avec certitude ces éléments avec ceux des masses mésodermiques de *Sigalion*. Il en est de même pour les « Zellketten mit ernährender Funktion » que cet auteur signale dans la base des tentacules et dont le cytoplasme est bourré de granulations. Pour les éléments mésodermiques que PFLUGFELDER décrit dans le tentacule, la position est en somme la même que celle des traînées syncytiales passées dans l'épiderme de l'autre côté de la basale chez *Sigalion*. Comme il n'existe pas de vaisseau sanguin dans le tentacule, l'auteur allemand pense que ces éléments sont nourriciers; il ajoute : « Eine andre Art der Ernährung als durch jene reihen förmig angeordneten Zellen, kann also kaum angenommen werden. Auf jeden Fall geht der Stofftransport im Tentakel verhältnismässig langsam vonstatten. Eben deshalb ist man auch in der Lage, das Zustandekommen der Ringlung von der Basis ausgehend, so gut verfolgen zu können ».

NEPHTHYS

Les Nephthydes présentent dans leur lymphe périviscérale de véritables amibocytes, d'ailleurs de grande taille, et pouvant revêtir la forme choanoleucocyte (fig. 17, *chnl.*). Mais nous n'y rencontrons plus les formations en plexus, en

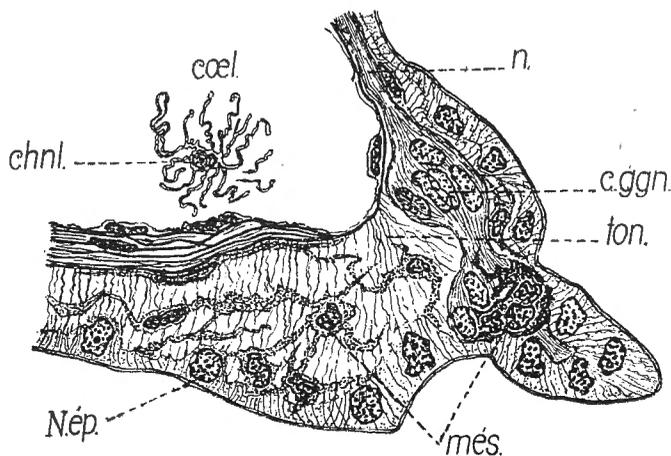


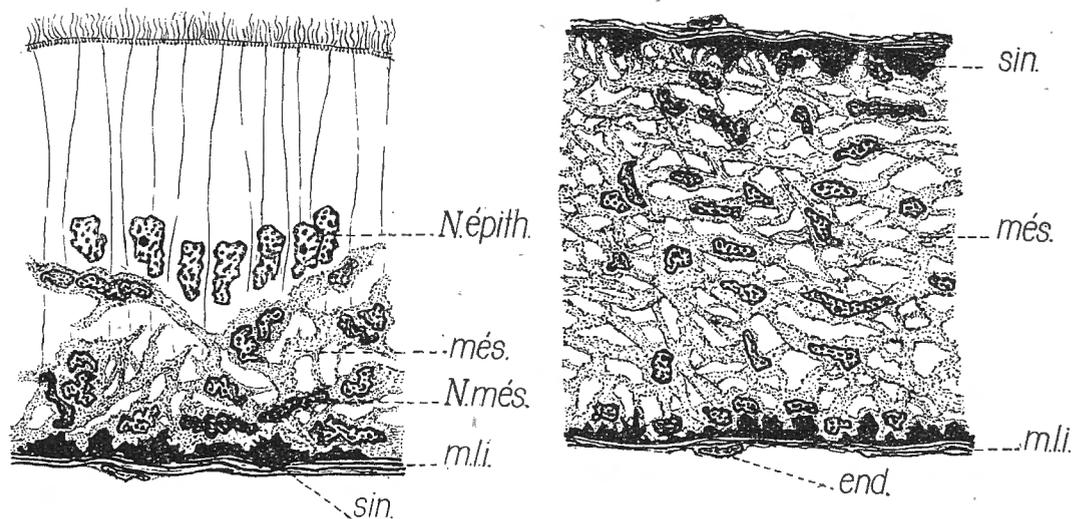
FIG. 17. — *Nephthys hombergii*. — Fragment de coupe horizontale passant par une lame parapodiale. — *coel.* = cœlome; *chnl.* = amibocyte sous l'aspect de choanoleucocyte; *c.ggn.* = petit ganglion nerveux à la base de la lame parapodiale; *més.* = expansions syncytiales dans l'épiderme et autour du système nerveux; *n.* = nerf; *N.ép.* = noyaux de l'épiderme riche en tonofibrilles (*ton.*).

cordons syncytiaux si abondantes chez *Sigalion*, qui, lui, par contre, ne possède pas normalement d'amibocytes dans le liquide de son cœlome.

Leur épiderme héberge cependant des traînées de cellules mésodermiques entièrement comparables à celles de l'épiderme de *Sigalion*. Il se peut que de semblables éléments s'individualisent et deviennent libres, mais je les vois tou-

jours attachés les uns aux autres par des prolongements, parfois très déliés ou à peine reconnaissables, qui s'enfoncent dans l'épaisseur des tonofibrilles et rampent aussi contre la basale. Leur contenu est très finement granuleux et, seule, une fixation mitochondriale peut en donner des aspects satisfaisants. Rarement ce fin granuleux apparaît transformé en du pigment jaunâtre.

Les Nephthydes sont surtout intéressants, au point de vue qui nous occupe, par la structure de la paroi digestive. Comme l'indique la figure 18, la partie profonde de cette paroi renferme une trame épaisse de syncytium mésodermique dont les noyaux *N. més.* ont une orientation nettement différente de celle



18

19

FIG. 18. — *Nephthys hombergii*. — Portion de coupe longitudinale de la paroi de l'intestin. *més.* = trame du syncytium mésodermique dans la partie profonde de la paroi digestive; *m.li.* = fibres musculaires longitudinales; *N.épith.* = noyaux de l'épithélium digestif; *N.més.* = noyaux mésodermiques profonds; *sin.* = sinus sanguin péri-intestinal.

FIG. 19. — *Nephthys hombergii*. — Portion de coupe tangentielle de l'intestin passant par la trame mésodermique. Mêmes lettres indicatrices que dans la figure précédente.

des noyaux de l'épithélium cylindrique. Leur forme et leur colorabilité sont également particulières. Le cytoplasme qui les renferme est extrêmement dense, parfois homogène, le plus souvent très finement granuleux. De place en place, le syncytium basilaire s'élève et pousse du côté de la lumière, entre les cellules intestinales typiques, des prolongements nucléés qui donnent tout à fait l'impression de devoir se transformer prochainement en cellules épithéliales. Peut-être ne s'agit-il là que de la production de glandes à mucus, se différenciant à partir d'une souche de syncytium mésodermique? Je suis porté à admettre que ce dernier est capable de remplacer toutes les catégories de cellules digestives, aussi bien les cellules à ferments que les autres.

La figure 19 montre l'aspect du stroma mésodermique dans une coupe tangentielle entaillant à peine l'extérieur de la paroi digestive.

Les Nephthydes hébergent parfois des Coccidies et autres sporozoaires intracellulaires qui provoquent des délabrements considérables de la paroi intestinale. Grâce à la présence, dans la partie profonde, de nombreuses réserves de tissu mésodermique à caractères embryonnaires, des restaurations peuvent être obtenues rapidement, par l'intervention d'éléments mobiles, jusque-là indifférenciés, qui s'épithélialisent.

Avant de quitter les Nephthydes, je rappelle que CL. RAPHAËL (1934) a signalé dans leur trompe un tissu sous-jacent aux papilles « qui présente des mailles enfermant un pigment jaune ou noir suivant les individus. De part et d'autre de chacun des paragnathes débutent deux traînées où est accumulé le pigment qui se trouvait dans les mailles et qui vont aboutir au début du tube digestif proprement dit ». Ces mailles à pigment représentent, selon moi, dans la trompe les traînées syncytiales réticulées que je trouve dans la profondeur de tout l'épiderme.

Au même type histologique appartiennent sans contredit les formations syncytiales mélanogènes dont tout le monde connaît le prodigieux développement chez *Hirudo* et les autres sangsues, tant dans le tissu conjonctif que dans l'épiderme proprement dit. Là, le plus grand nombre des granulations se convertissent en pigment mélanique. Mais ce phénomène se produit aussi chez *Sabellaria*, par exemple dans le tégument des paléophores soudés en avant de la bouche. Dans cette région, en effet, la coloration grise et noire est causée par l'accumulation de pigment dans le cytoplasme d'éléments syncytiaux (fig. 25) qui siègent soit à la face interne de la basale épidermique, soit dans l'épiderme lui-même, mais le plus souvent dans ce dernier uniquement. Les corps bacilliformes subissent la transformation en grains de pigment et se comportent de la sorte comme les chondriosomes de ces types de cellules où l'on peut suivre l'évolution de ces derniers en grains mélaniques.

NEREIS

Le matériel néréidien est loin d'offrir les mêmes ressources pour l'étude poursuivie dans ce travail. Toutefois, l'épiderme renferme chez *Nereis diversicolor* des séries d'éléments mésodermiques chargés de pigment vert ou de granulations couleur rouille; la plupart entrent dans la formation de sortes de réseaux colorés que l'on peut rapprocher des nappes pigmentées décrites par CLAPARÈDE (1870) dans l'épiderme de *Nereis dumerilii* à Naples. On sait, d'autre part, que la paroi coelomique de cette dernière annélide renferme tout un revêtement de cellules étoilées chargées de pigment violet ou brunâtre. Sans doute trouverions-nous là, au cours d'une étude approfondie, l'équivalent des formations syncytiales décrites dans les pages précédentes pour d'autres polychètes beaucoup plus favorables.

SABELLARIA

Les formations mésodermiques syncytiales sont ici au moins aussi bien représentées que chez *Sigalion*. Mais on n'y rencontre pas de masses volumineuses et d'accumulations en plexus suspendues dans le coelome, comme chez l'Aphroditien. Notons dès maintenant que le liquide coelomique ou lymph péri-viscérale, tout comme chez *Sigalion*, ne renferme jamais d'éléments cellulaires libres, amibocytes et autres formes dérivées tels que linocytes et éléocytes. Et le sang vasculaire de *Sabellaria*, coloré par de l'hémoglobine, est toujours dépourvu d'hémocytes. Tous les tissus du corps sont infiltrés, à des degrés variables cependant, par le syncylium mésodermique et, de même que chez *Sigalion*, on peut parler d'une pénétration généralisée de ce syncytium dans l'organisme entier, sorte de circulation à travers tous les organes d'un cytoplasme chargé de courts bâtonnets qui montrent la plupart des propriétés des chondriosomes.

Les fixations au sublimé acétique et au liquide de Bouin donnent des résultats très imparfaits; il faut utiliser un fixateur osmique renfermant peu d'acide acétique ou, mieux encore, le liquide de Helly (ou Zenkerformol), bref un fixateur dit mitochondrial; après quoi l'on colore par le procédé d'Altmann ou de Volkonsky.

Il ne me semble pas utile de décrire les différents aspects de ce mésoderme dans les diverses parties de *Sabellaria*. Ce *constituant ubiquiste* de l'organisme, on le retrouve non seulement dans tout l'épiderme (fig. 20), où il évolue principalement en glandes à mucus, mais dans toute la musculature, où il circule dans le centre même des gros troncs longitudinaux et des masses musculo-conjonctives des énormes paléophores. Il pénètre les enveloppements conjonctifs des nerfs et des centres nerveux, étant d'ailleurs, selon toute vraisemblance, l'origine de ce tissu conjonctif. C'est lui aussi, me semble-t-il, qui est la souche des vastes massifs glandulaires thoraciques produisant la sécrétion qui sert à agglomérer les grains de sable pour la construction du tube, et c'est lui qui leur fournit des éléments de remplacement.

J'ai signalé récemment (1935, *Académie des Sciences de Paris*, t. 200, p. 1783) sa présence dans les deux néphridies thoraciques : « Dans la partie profonde de l'épithélium néphridien, à quelque distance de la basale, cheminent de singuliers cordons d'allure mésenchymateuse dont le cytoplasme dense est chargé de courts bâtonnets, tous orientés de la même manière et prenant vivement la fuchsine dans la coloration d'Altmann. Ces cordons syncytiaux se ramifient dans l'épaisseur de l'épithélium et représentent les prolongements intra-épithéliaux de tout un système de formations identiques siégeant dans le tissu conjonctif, la musculature et même l'épiderme. Il s'agit là, en effet, d'un constituant mésenchymateux commun aux diverses catégories tissulaires, bref d'un stock toujours présent de tissu de remplacement; l'épithélium de la néphridie ne montre jamais de cinèses ni de noyaux en amitose; le remplacement des par-

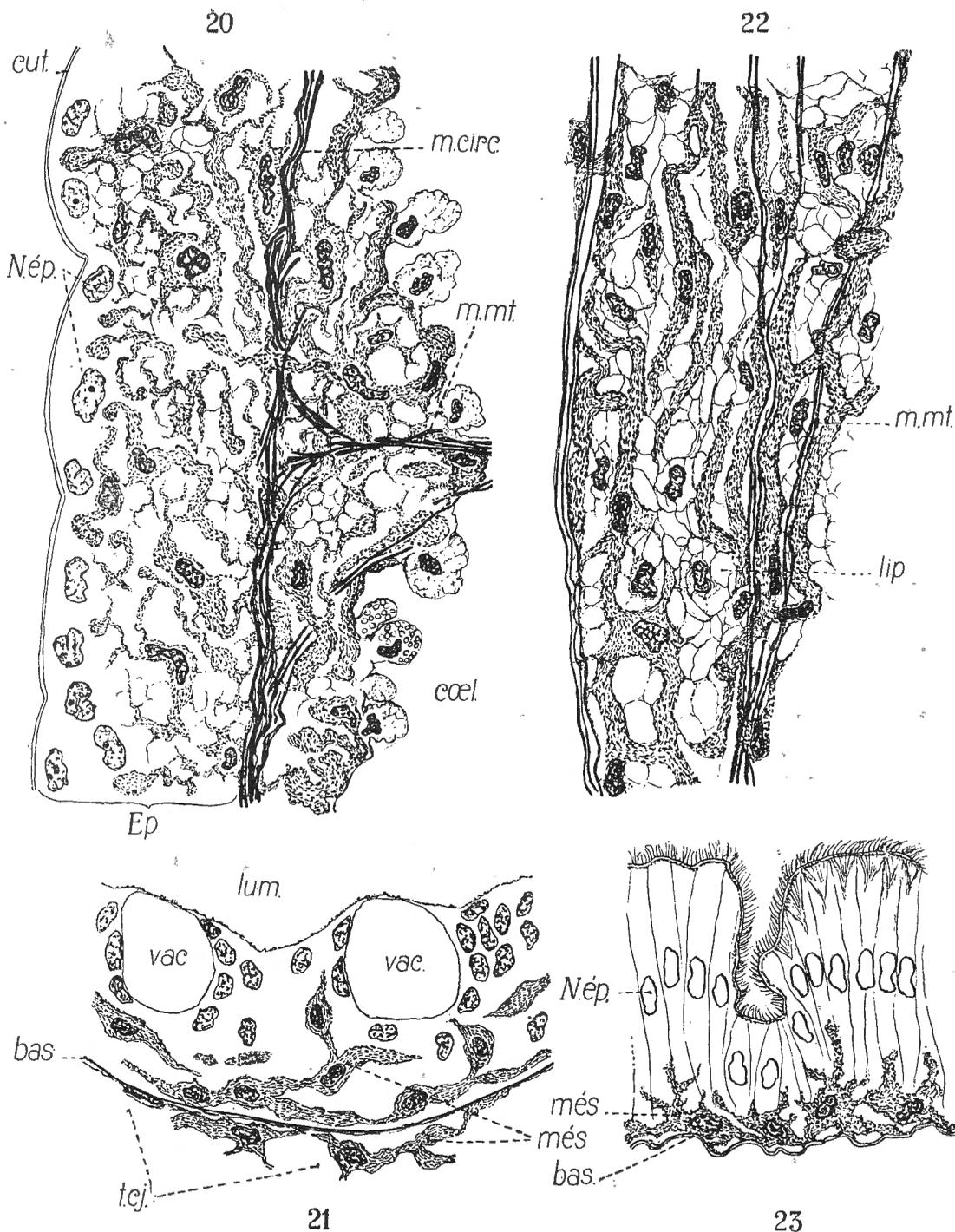


FIG. 20. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment de coupe transversale à travers le tégument dans la région postérieure du corps un peu en avant de la « queue ». — *coel.* = cavité cœlomique; *cut.* = cuticule épidermique; *Ep.* = épiderme; *N.ép.* = noyaux épidermiques; *m.circ.* = musculature circulaire; *m.mt.* = musculature à direction radiaire du mésentère ventral.

FIG. 21. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment de section transversale dans une néphridie thoracique. *bas.* = basale; *lum.* = lumière de la néphridie; *més.* = cordons mésodermiques à contenu bacilliforme dans l'épithélium excréteur et dans le tissu conjonctif et glandulaire environnant *t.cj.*

FIG. 22. — *Sabellaria spinulosa*. — Coupe dans la longueur du mésentère ventral montrant l'aspect en réseau des coulées mésodermiques et le contenu bacilliforme de leur cytoplasme. — *lip.* = emplacement des enclaves graisseuses et des lipoides dans les mailles d'éléments qui proviennent du syncytium et ont subi la transformation graisseuse; *m.mt.* = lamelles myoplasmiques dans le mésentère.

FIG. 23. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment de coupe transversale du tube digestif antérieur. *bas.* = basale de l'épithélium revêtue par un fourreau musculaire et conjonctif non représenté; *més.* = cellules et syncytium mésodermiques à bâtonnets; *N.ép.* = noyau de cellule épithéliale ciliée

ties détruites (et cette destruction est fort active) au cours de l'élaboration excrétoire est assuré par la réserve en constituants cellulaires de ces curieuses ramifications syncytiales. »

Aux figures contenues dans cette note j'ajoute aujourd'hui un croquis rapide (fig. 21) indiquant le même fait rapporté ci-dessus et qui montre, de plus, quelques traînées syncytiales en dehors de la basale dans le tissu conjonctivo-glandulaire accolé directement à la néphridie en plusieurs endroits. Je crois que l'existence d'un tel syncytium intraépithélial n'avait pas encore été signalée dans une néphridie de polychète.

La figure 20 reproduit l'aspect du fourreau tégumentaire dans les jeunes métamères de la région postérieure du corps proprement dit. Les branches syncytiales se terminent, du côté de la cuticule épidermique, sous la forme de masses caractéristiques. Je n'ai pas encore élucidé la genèse des lamelles et des fibres musculaires au niveau de ces jeunes métamères, mais je considère comme très probable leur production par une partie des éléments syncytiaux ici représentés évoluant en myoblastes.

Dans les mésentères de la même région, le syncytium revêt plus particulièrement l'allure de gros cordons lisses anastomosés qui (fig. 22), au début de mes recherches, m'en avaient imposé comme pouvant être des sortes de plasmodes de nature parasitaire. Le rattachement que j'avais fait de ces prétendus plasmodes à des formes de schizogonie parfois très communes dans la queue du même animal est erroné (1930, *Académie des Sciences de Paris*, t. 104).

Dans toute la partie antérieure du tube digestif, l'aspect du mésoderme, à la base de l'épithélium, est celui de la figure 23. Dans la partie postérieure et à l'origine de la queue, c'est celui de la figure 24; de nombreux éléments en continuité par leurs branches s'insinuent dans la partie profonde de l'épithélium cilié et s'y transforment en cellules glandulaires, dont la croissance se fait en direction de la lumière intestinale. Toutes les branches proviennent d'une couche basilaire syncytiale, dans laquelle se trouvent incluses les fibres musculaires longitudinales et circulaires. A l'endroit où le mésentère s'insère à l'intestin, on saisit la continuité entre les cordons de la figure 22 et ce syncytium basilaire.

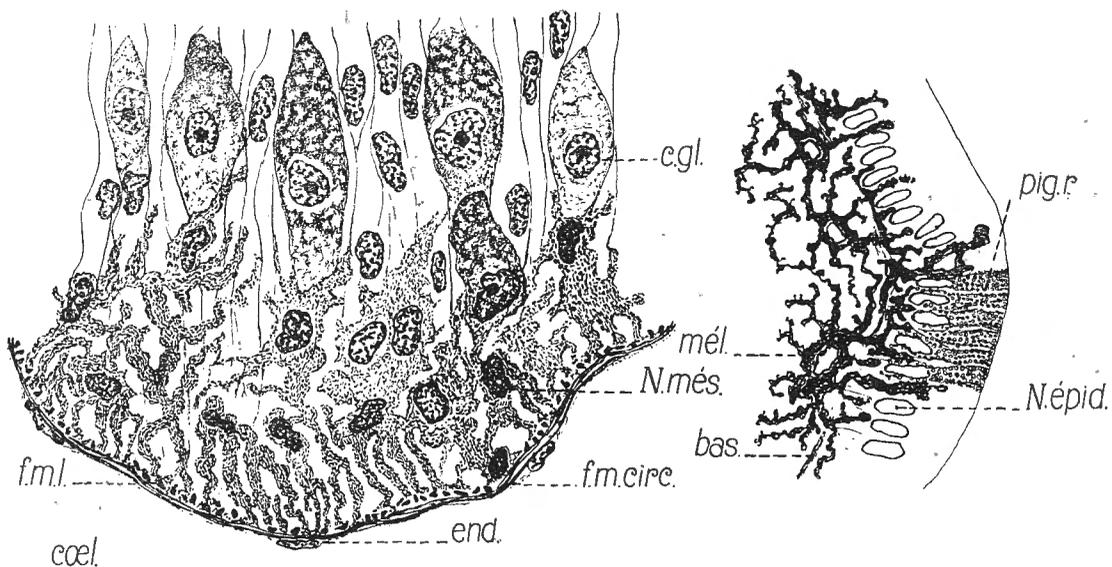
Dans la queue, la cavité qui sépare le rectum de l'enveloppe tégumentaire est étroite et elle est traversée par quelques brides mésodermiques. A première vue, à cause de ces dernières, on serait tenté de considérer cette cavité comme étant du blastocœle; mais l'existence, chez *Sigalion*, de tractus et de brides comparables, en plein cœlome, enlève beaucoup de valeur à l'argument et permet d'y voir une dépendance cœlomique.

Enfin, les muscles longitudinaux se trouvent immergés dans un tissu conjonctif qui déborde fortement dans le cœlome, où ils obstruent la cavité parapodiale. La plus grande partie de cette masse est chargée de réserves graisseuses et de substances lipoïdiques; le reste est formé de traînées syncytiales et de cordons ramifiés à contenu bacilliforme. Ces dernières parties représentent l'élé-

ment actif circulant qui, en s'immobilisant, produit la sorte de tissu adipeux prodigieusement abondant de *Sabellaria*. Je considère ces masses de tissu graisseux comme équivalentes à l'ensemble des éléocytes, cellules flottantes à fonctions multiples et tout à la fois phagocytes, éléocytes et néphrocytes, tels qu'on les rencontre dans plusieurs types de polychètes.

MALAQUIN (1905) a décrit un tissu conjonctif à réserves analogue dans *Salmacyna* et *Filograna*, où il fournit des éléments histogénétiques lors des phénomènes de scissiparité.

Peut-être faudrait-il rapprocher le cytoplasme de ce syncytium avec celui de certains myélocytes ou des mastocytes histiogènes chez les Vertébrés; la res-



24

25

FIG. 24. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment de coupe transversale dans l'épithélium intestinal postérieur vers la naissance de la « queue ». Vue du syncytium à contenu bacilliforme dans la partie profonde de la paroi intestinale et de sa transformation en éléments glandulaires. — *c.gl.* = cellule glandulaire jeune; *coel.* = cœlome; *end.* = endothélium cœlomique; *f. m.circ.* = musculature circulaire et *f.m.l.* = musculature longitudinale de l'intestin; *N.més.* = noyau du syncytium.

FIG. 25. — *Sabellaria spinulosa*. — Fragment d'une coupe oblique de l'épiderme qui recouvre la partie ventrale des paléophores soudés et la languette antérieure médiane. *bas.* = basale épidermique; *mél.* = syncytium mésodermique à contenu de mélanine; *N.épid.* = noyau de cellule épidermique dont les chondriosomes se sont transformés en granules de pigment (*pig.r.*) roux qui chargent la partie supérieure de la cellule.

semblance avec les cellules migratrices fuchsinophiles des Spongiaires, par exemple chez *Ficulina ficus*, décrites par FAURÉ-FRÉMIET (1932), est plus suggestive.

En résumé, chez *Sigalion* et *Sabellaria*, le mésoderme syncytial si abondant représente à la fois l'ensemble des *cellules d'origine du sang* (lymphe périsviscé-

rale et sang des vaisseaux) des polychètes le plus évolués et l'ensemble des tissus histogénétiques. *Sigalion* et *Sabellaria* doivent, en effet, par beaucoup de caractères, être considérés comme voisins des types primitifs. Remarquons à ce sujet que la ciliation épidermique est fortement développée chez eux, et en particulier chez *Sabellaria*, à la surface dorsale, sous forme de nombreuses bandes transverses, dans tout le territoire séparant les deux rangées de branchies, elles-mêmes garnies d'une forte ciliature. Avec *Nephtys*, on a affaire à un type intermédiaire chez lequel le mésoderme syncytial est encore assez bien représenté, et les conditions sont à peu près les mêmes chez les Phyllodociens. C'est ainsi que l'épiderme d'*Eulalia viridis* renferme des traînées syncytiales chargées de pigment vert qu'on retrouve autour des masses ganglionnaires dans la chaîne nerveuse.

Des recherches sur la régénération de la région postérieure du corps de *Sabellaria*, que je dois compléter prochainement, ont montré que seuls les éléments du syncytium interviennent dans les processus histogénétiques et d'histolyse. Tout en perdant leur fuchsophilie, ils sont susceptibles de s'épithélialiser rapidement, par exemple pour former un nouvel épiderme; les mitoses n'apparaissent qu'en second lieu à la fois dans l'épithélium tout récent et dans le matériel à allure mésenchymateuse abrité par lui. Les avis sont d'ailleurs très partagés autour de ces questions de réintégration tissulaire. Rappelons ici brièvement que, pour la majorité des auteurs ayant opéré sur le matériel annélide, ce sont les cellules de l'épiderme voisin de la blessure qui, en se différenciant, deviennent les éléments du mésoderme. Pour O. PFLUGFELDER (1929), les cellules de cet épiderme deviennent migratrices, mais ne produisent que de l'épiderme, jamais du mésoderme.

Dans ces dernières années, on a également beaucoup discuté sur le rôle du système nerveux au cours des phénomènes de Régénération. Pour la plupart des auteurs, la présence de la chaîne nerveuse ventrale au niveau de la section est nécessaire à la régénération; pour quelques autres, elle ne le serait pas, la régénération ayant lieu alors même que la chaîne nerveuse a été supprimée dans les segments suivants. Pour ma part, je pense que ce n'est pas l'élément nerveux ancien qui entre en jeu et peut sembler nécessaire, mais bien le tissu mésodermique toujours présent autour du système nerveux et parfois très abondant chez certaines espèces. Il me semble possible que la régénération ait lieu aisément, sans la présence des cordons nerveux, chez des espèces riches en mésoderme stocké, *Sigalion*, par exemple. Pour d'autres, au contraire, chez lesquelles la plus grande partie du mésodermique se trouve attaché étroitement à la chaîne nerveuse, si l'on détruit celle-ci sur une assez grande longueur, il se produit une diminution trop brusque du matériel histogénétique, et la régénération échouera. Est-ce que cette hypothèse est susceptible d'un contrôle approfondi? L'étude histologique et cytologique de l'animal servant à l'expérience devrait, au préalable, avant toutes choses, être pratiquée minutieusement.

OBSERVATIONS SUR LE RYTHME CARDIAQUE D'ANOMIA SIMPLEX (D'ORBIGNY) (LAMELLIBRANCHIAE) (1)

PAR

Albert E. NAVEZ (Woods Hole, Mass.).

« ... d'observer ses battements, sans qu'il soit néces-
» saire d'entamer la coquille. C'est un grand avan-
» tage... sur d'autres espèces... quand il s'agit, par
» exemple, d'étudier l'action de la chaleur, ou d'autres
» facteurs extérieurs, sur le rythme cardiaque d'un
» Mollusque... »

(L. FRÉDÉRIC, *Arch. Int. Physiol.*, 14, 360, 1914.)

INTRODUCTION

Dans nombre de travaux physiologiques, les auteurs ont souhaité voir l'organisme expérimental être muni naturellement de cloisons transparentes permettant ainsi de suivre *in vivo* l'organe ou le processus étudié dans le cours de leur développement. C'est ce qui a du reste amené des auteurs à établir une technique permettant de fixer une « fenêtre » à l'un ou l'autre organe. Malgré les résultats intéressants obtenus de cette façon, il n'en reste pas moins vrai que c'est là une opération supplémentaire entraînant une intervention dans les processus normaux de l'animal.

Trop souvent il est à noter que de telles interventions sont préjudiciables, modifiant trop profondément la balance normale des fonctions. C'est ce qui fait que la possibilité d'étudier un animal transparent, sans avoir à y découper au préalable des fenêtres, mérite d'être considérée plus fréquemment, surtout quand on se sert de cet organisme pour étudier la relation existant entre un facteur du milieu extérieur et le fonctionnement d'un organe visible.

En 1928, le Dr Robert Tracy Jackson, du Museum of Comparative Zoology

(1) Quelques-uns des résultats rapportés dans la présente note ont été présentés en démonstration aux réunions « General Meetings » de ce Laboratoire, le 3 septembre 1931.

de Harvard (Cambridge, Mass., U. S. A.), avait attiré mon attention sur le fait que des organismes tels qu'*Anomia simplex* ou les jeunes stades du développement de *Fulgur (Sycotypus)* sont virtuellement transparents et permettent une étude prolongée d'un certain nombre d'organes sans avoir à disséquer l'animal au préalable.

De plus, grâce à une technique publiée par le Dr Jackson (1888), il est possible d'obtenir des exemplaires d'*Anomia* depuis les tout premiers stades du développement et de suivre les mêmes individus pendant le cours de leur existence. Il disposait pour cela des pièces de verre dans un tuyau de grès ou dans un cadre de bois, placé à peu de distance sous la surface de basse mer, et permettait ainsi aux jeunes larves de se fixer de façon permanente sur le verre. Les lames de verre constituent un substratum excellent pour leur fixation, offrant une bonne surface de prise et permettant, d'autre part, à la coquille de se développer de façon très régulière en contact avec le plan de verre.

Jackson (1890) rapporte avoir capturé ainsi en 1887, sur une plaque de verre de 10 × 15 cm., 82 jeunes huîtres, et comme il était spécialement intéressé dans les jeunes stades, le matériel fut fixé sans plus attendre. Il est intéressant de noter que cet échantillon est toujours en parfait état de conservation, indiquant ainsi combien le ciment de la valve d'huître est résistant. Le fait que des huîtres (ici *Ostrea virginiana* Lister) se fixent ainsi sur des supports de verre permet de préjuger qu'un grand nombre d'autres organismes fixés et à larves planctoniques peuvent se fixer de même ⁽¹⁾.

Parmi les plus communément rencontrés se trouvent *Cliona*; *Molgula manhattensis* (De Kay); *Botryllus Schlosseri* (Pallas); des *Serpula* et autres vers tubicolés; *Crepidula fornicata* (Lam.); *Pecten irradians* (Lam.); *Modiola plicatula* (Lam.); *Urosalpinx*; *Littorina*; *Nassa (Ilyanassa) obsoleta* (Say), etc. Les jeunes exemplaires de ces derniers genres sont utiles pour le nettoyage des plaques de verre, que leur nutrition achève.

En se servant de lames microscopiques comme réceptables, il est particulièrement aisé de se procurer nombre d'organismes bien fixés sur un support favorable à l'étude.

Il est évident qu'un matériel à manipulation aisé et bien adapté par nature à l'observation doit être susceptible de livrer un bon nombre de faits intéressants, même s'il n'a pas été possible de répéter avec ce matériel toutes les expériences faites par les auteurs qui se sont occupés des questions de circulation et de muscle cardiaque chez les Mollusques.

De par les difficultés techniques, il a été impossible de déterminer, comme

⁽¹⁾ En fait, les D^{rs} J. A. Dawson et T. H. Bissonnette employaient régulièrement ce même procédé pour récolter du matériel d'observation pour une classe de Zoologie (Invertébrés) professée au « Marine Biological Laboratory » à Woods Hole, Mass. Je leur suis redevable de m'avoir suggéré les emplacements appropriés pour la récolte de mon matériel.

l'avaient fait Willem et Minne (1898) et Frédéricq L. (1914), la pression interne existant dans le cœur ou la distribution de ces pressions en différents points de l'animal, toutes choses hautement importantes pour la physiologie de l'animal.

D'un autre côté, certaines relations physico-chimiques impliquées dans les processus cardiaques ont pu être suivies de façon plus adéquate qu'avec d'autres organismes.

Les observations suivantes ont été faites sur un matériel obtenu de la façon indiquée, l'organisme considéré étant *Anomia simplex* (D'Orbigny), l'organe étudié, le muscle cardiaque.

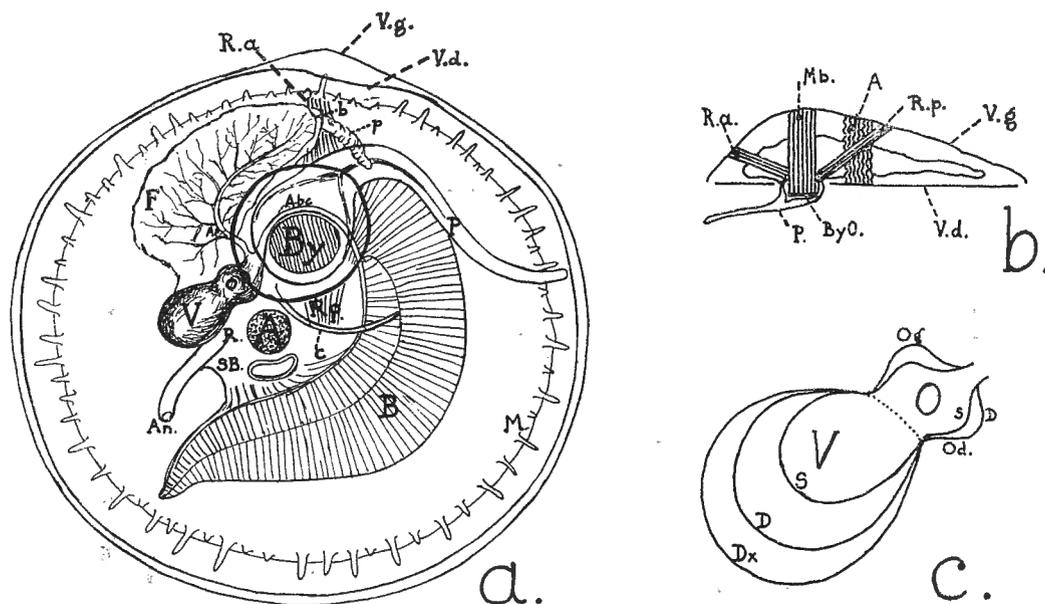


FIG. 1. — a = Diagramme de l'anatomie de l'Anomie examinée au travers de la valve droite (plane).

- | | |
|--|--|
| A = muscle adducteur. | O = oreillette droite. |
| Abc = artère branchio-cardiaque. | p = palpe buccal (un seul représenté). |
| Af = artère du foie. | P = pied. |
| An = anus. | R = rectum. |
| b = bouche. | Ra = muscle rétracteur antérieur. |
| B = branchies (quatre feuilletts dont un seul est représenté). | Rp = muscle rétracteur postérieur. |
| By = byssus. | SB = support des branchies. |
| c = caecum. | V = ventricule. |
| M = manteau de la valve droite. | Vd = valve droite. |
| | Vg = valve gauche. |

FIG. 1. — b = Coupe sagittale schématique. Mêmes symboles qu'en a.
ByO = ossicule du byssus (extrémité calcifiée). Mb = muscle du byssus.

FIG. 1. — c = Diagramme des dimensions du cœur en systole (S), diastole (D) et en diastole à amplitude extrême (Dx). La position de l'oreillette gauche (Og) est légèrement tournée vers la droite.

Les figures 1 a et 1 b sont inspirées en partie par les planches de Jackson et de Lacaze-Duthiers.

L'Anomie a été étudiée anatomiquement par Lacaze-Duthiers (1854) il y a plus de trois quarts de siècle et son article reste toujours comme un modèle du genre. Les planches qui accompagnent son travail donnent une excellente idée de l'organisation de l'animal. Plus récemment, Jackson (1890), dans sa belle étude sur la Phylogénie des Pélécy-podes, a décrit avec le plus grand soin la structure et le développement du jeune organisme, attirant spécialement l'attention sur les particularités anatomiques déterminées par les conditions spéciales de vie. Une belle planche accompagne le mémoire de Jackson. Les planches de Lacaze-Duthiers et de Jackson ont servi de guide à l'étude anatomique de cet organisme et aussi pour établir la figure 1, *a* et *b*. Elle permet de remarquer que l'organisme est fixé par un byssus musculaire, à pointe calcifiée passant par encoche dans la valve droite, qui elle-même est plane et très mince, la valve gauche étant, au contraire, fortement bombée et « contenant » essentiellement tout l'organisme.

Les organes les plus aisément reconnaissables sont les branchies, très développées, et le foie, coloré souvent en brun clair et qui semble constituer la plus grande partie du corps. Il est à noter que la bouche est peu visible au fond d'une dépression, encadrée par les deux palpes buccaux et située près du muscle byssal; que l'estomac est creusé dans le foie; que le rectum est presque placé en dehors de l'économie dans la chambre cloacale et qu'à la base du rectum se trouve un caecum très développé. Dans les jeunes stades, le pied est un organe très mobile, s'étendant très fréquemment en dehors de la coquille et passant aussi tout autour des muscles adducteurs et rétracteurs.

Le cœur est un organe pulsatile (à fibres lisses) situé entre le foie et le rectum et aisément découvert par ses mouvements rythmiques. Il est constitué par un ventricule et deux oreillettes, le péricarde étant distinct chez les très jeunes individus (Jackson) et probablement soudé au cœur chez l'adulte (Lacaze-Duthiers). L'appareil circulatoire comprend en outre deux grosses branches antérieures issues du bulbe aortique et allant au foie et aux branchies, et les branches postérieures passant entre les muscles des valves et se rendant dans le manteau. Deux gros troncs veineux ramènent le sang au cœur et sont plus difficiles à découvrir.

Le système nerveux est d'observation difficile, surtout sur le vivant. Avec beaucoup de soins on peut en trouver une partie importante entre les deux branchies, près du point de jonction de deux organes allongés (corps de Bojanus) : la masse des ganglions branchiaux dont partent plusieurs filets nerveux, entre autres les deux troncs antérieurs allant vers les ganglions buccaux et pédieux (que je n'ai jamais observés sur le vivant); les deux troncs branchiaux partant latéralement et le nerf du manteau.

Au cours de mes expériences, les ganglions branchiaux furent les seuls auxquels j'ai appliqué les courants d'induction. Les effets obtenus peuvent être directs ou par irradiation; sans une étude spéciale il m'est impossible de préciser davantage.

PREMIERE PARTIE. — TECHNIQUE

Des cadres rectangulaires, en bois soigneusement paraffiné à haute température, et lestés de plomb à l'un des petits côtés, sont garnis dans des rainures transverses, faites dans les longs côtés, de paires de lames microscopiques. Les deux faces latérales des cadres sont faites de treillis métallique galvanisé, à mailles de 5 mm. de côté, disposées en portes qui permettent l'enlèvement et le remplacement aisés des lames portant les organismes. Cinq ou six de ces cadres, contenant chacun 24 lames, adossées et numérotées, sont suspendus depuis la seconde moitié de juin ou à la fin de ce mois, à une profondeur d'environ un mètre sous le niveau de la mer à marée basse ⁽¹⁾, dans un endroit plus ou moins abrité.

Après un temps variable, dépendant probablement des conditions climatiques, mais en général dès le 15 juillet, on découvre de toutes jeunes formes d'*Anomia* à peine fixées. Elles atteignent alors un diamètre de l'ordre du millimètre et montrent très distinctement la prodissoconche à valves symétriques caractéristique de ce stade. A ce moment elles sont fixées par un byssus terminé par plusieurs points calcaires parfaitement distincts qui, plus tard, chez l'adulte, s'anastomosent en une plaque. Elles sont le plus souvent mobiles et se détachent assez aisément.

Ce caractère de mobilité se rencontre encore chez des individus atteignant 3, 4 et même 5 mm. de diamètre. Il rend le travail un peu plus délicat, car tout stimulus un peu violent détermine souvent le détachement de l'animal. Ceci est surtout à prendre en considération quand on procède au nettoyage des lames, c'est-à-dire à l'enlèvement de la faune et de la flore adventices qui pourraient entraver le développement normal de l'*Anomia*. Un pinceau d'aquarelliste est très utile pour enlever les sédiments accrochés aux coquilles.

Pour le transport au laboratoire, le cadre est placé immédiatement, dès sa sortie de l'eau, dans un baquet d'eau de mer, ce mollusque étant loin d'être aussi résistant que l'*Ostrea* à l'exposition hors de l'eau, spécialement dans les jeunes stades. Au laboratoire, les lames sont gardées individuellement dans des récipients plats, à rainures moulées dans le verre, utilisés par les cytologistes pour leurs colorations. Un courant continu d'eau de mer de la distribution du laboratoire baigne complètement les lames porte-objets. En règle générale, les lames ne sont pas gardées au laboratoire plus de douze heures. De cette façon, aucune entrave n'est apportée à la nutrition des animaux. Il est à noter également que des lames de verre dans leurs cadres forment autant de septa séparant autant de

(¹) L'emplacement le plus favorable à Woods Hole est le « pier de la Cayadetta », une jetée en bois s'étendant à environ 75 mètres en mer (Great Harbor), et auquel étaient amarrés les viviers du laboratoire et le bateau de récolte. Ces objets abritaient ainsi plus ou moins les cadres, sans être des obstructions trop grandes.

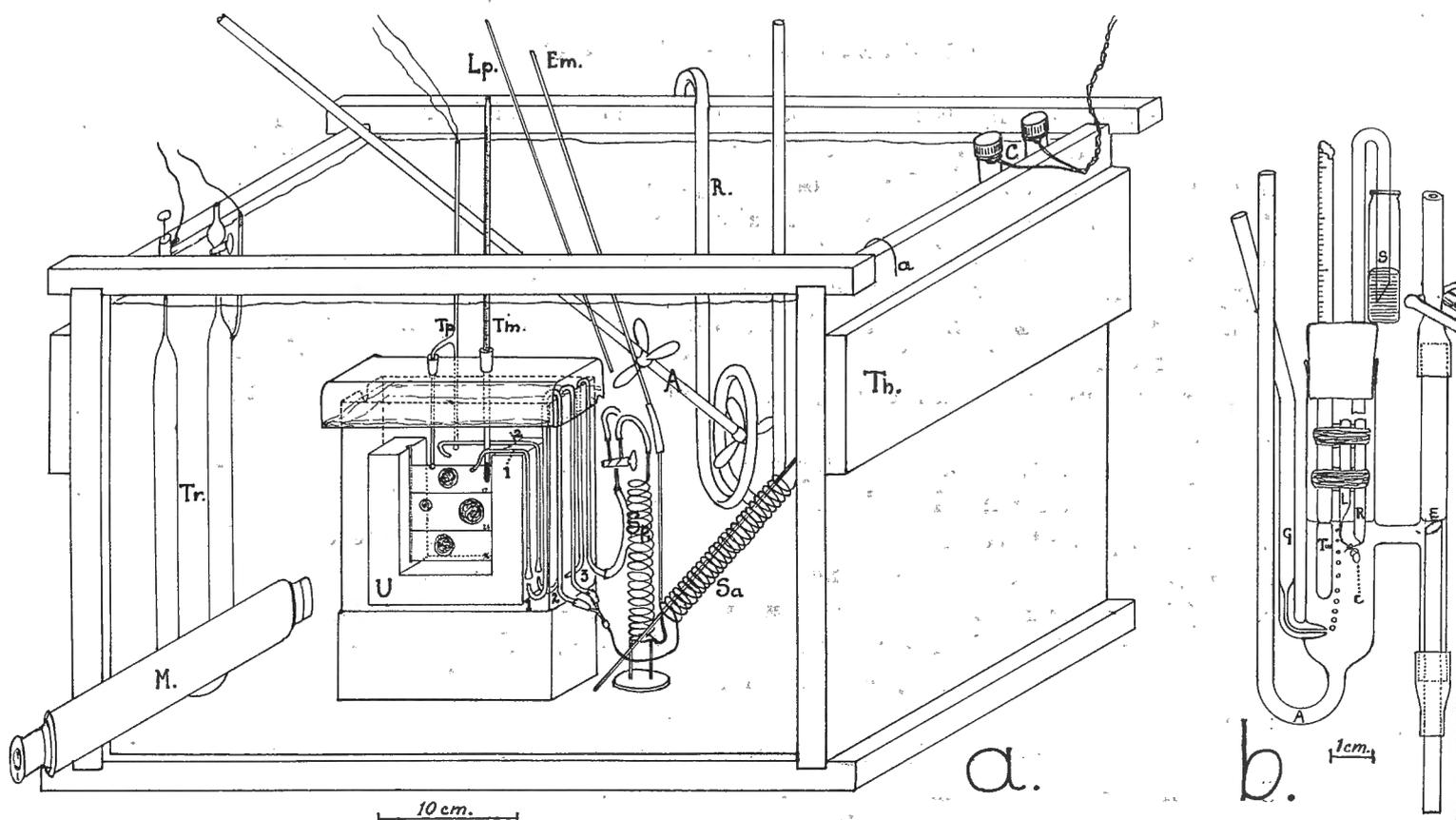


FIG. 2. — a = Le thermostat avec sa garniture d'appareils d'observation.

- | | |
|---|--|
| <p><i>a</i> = entrée de l'air dans le serpentin de cuivre <i>Sa</i> et dans la chambre d'observation par les ajutages 1 et 2.</p> <p><i>A</i> = agitateur connecté au moteur électrique.</p> <p><i>C</i> = chauffage électrique.</p> <p><i>Em</i> = tube de verre amenant l'eau de mer dans le serpentin en pyrex <i>Sp</i> au robinet à trois voies, et dans la chambre d'observation par le tube 3.</p> <p><i>Lp</i> = tube de verre amenant le liquide de perfusion dans un second serpentin de pyrex non représenté, puis de là au robinet à trois voies et à la chambre d'observation par le tube 3.</p> | <p><i>M</i> = microscope d'observation (grossissement 12 fois).</p> <p><i>R</i> = tube de cuivre réfrigérant (eau de fusion de glace).</p> <p><i>Sa</i> = serpentin en cuivre pour l'admission de l'air ou des gaz.</p> <p><i>Sp</i> = serpentin en pyrex.</p> <p><i>Th</i> = thermostat.</p> <p><i>Tm</i> = thermomètre.</p> <p><i>Tp</i> = thermopile.</p> <p><i>Tr</i> = thermorégulateur à mercure.</p> <p><i>U</i> = bloc en ébonite, en U, porte-plaques de verre.</p> |
|---|--|

FIG. 2. — b = Le tube à perfusion pour le cœur isolé.

- | | |
|--|---|
| <p><i>A</i> = le tube d'amenée du liquide de perfusion.</p> <p><i>C</i> = le cœur en place sur le capillaire <i>L</i>.</p> <p><i>E</i> = le tube à écoulement connecté au bas avec un siphon à branches égales et réglable par la hauteur de son orifice.</p> <p><i>G</i> = le tube d'amenée des gaz dans le tube à perfusion.</p> | <p><i>L</i> = le crochet de verre en L.</p> <p><i>R</i> = la baguette de verre dont l'extrémité forme ressort et maintient le cœur en place sur <i>L</i>.</p> <p><i>S</i> = la soupape à mercure.</p> <p><i>Tm</i> = le thermomètre servant également de support.</p> |
|--|---|

chambres sans communication, excepté par l'extérieur, ce qui permet de retrouver et d'employer toujours les mêmes individus d'*Anomia*. De plus, avec un crayon gras à marquer le verre, il est possible de distinguer également les individus au moyen de signes.

Les observations proprement dites se font de la façon suivante : Un cadre d'ébonite ⁽¹⁾ avec rainures verticales reçoit trois lames de verre (25 × 75 mm. ou 30 × 75 mm.) portant les organismes. Ce cadre est placé dans une cuve à faces parallèles remplie d'eau de mer et immergée, après avoir été munie d'un couvercle de verre faisant cloche à plongeur, dans un thermostat ayant une capacité de 75 litres. Les faces antérieure et postérieure du thermostat sont faites de glaces planes, le fond et les côtes, de pièces de chêne d'environ trois centimètres d'épaisseur. Ce thermostat est contrôlé au moyen d'un thermorégulateur à mercure sensible à $\pm 0.003^\circ$, d'un système de relais à haute résistance et d'un chauffage électrique ayant une capacité thermique propre très faible. De plus un système réfrigérant à circulation d'eau de fusion de glace permet de travailler au voisinage de la température du laboratoire et au-dessous. Un agitateur électrique brasse la masse d'eau du thermostat de façon complète. Dans le thermostat sont immergés également les serpentins de verre pyrex servant à équilibrer la température des liquides y passant avant d'être amenés dans la chambre d'observation; un serpentin en cuivre (à parois très minces et d'un diamètre de 2 mm. intérieurement) destiné à établir l'équilibre thermique pour les courants gazeux envoyés dans la chambre d'observation; une thermopile à huit jonctions, employée différentiellement, avec un galvanomètre à faible résistance, l'autre groupe de jonctions étant dans la chambre d'observation; enfin un thermomètre gradué en 1/20 de degré et lu au moyen d'une loupe. Par la présence du cadre-support et des lames de verres portant l'organisme, le liquide contenu dans la chambre d'observation est difficile à agiter. De plus, comme je désirais enfoncer cette chambre complètement sous la surface de l'eau du thermostat, pour éviter des différences de températures par l'intermédiaire de l'air (ce qui nécessitait l'arrangement du couvercle en cloche à plongeur), il eût été difficile d'y introduire un agitateur mécanique. L'agitation pneumatique a été résolue comme suit : le long serpentín de cuivre par lequel de l'air sous la faible pression produite par une soufflerie à trompe d'eau est amené dans la chambre d'observation se bifurque à son extrémité et est connecté au moyen de tubes de caoutchouc à deux tubes en verre coudés, passant par-dessus le rebord de la cuve d'observations et débouchant en ajutage effilé à 2 ou 3 mm. au-dessous de l'ouverture inférieure, légèrement évasée, de tubes coudés deux fois à angle droit et attachés au cadre d'ébonite.

Les bulles d'air arrivant lentement forment dans les tubes, deux fois courbés; des chaînes d'air et d'eau qui montent et mélangent ainsi toute la masse liquide

(1) Ce cadre d'ébonite est fait d'une pièce en U sans soudures ou vis en métal; il a été traité pendant douze heures environ dans un bain de soude caustique, puis par de l'eau bouillante.

et la distribuent d'un point à l'autre dans la cuve. L'excès d'air apporté sous la cloche s'échappe par une encoche *ad hoc* dans le couvercle. Ce dispositif assure un excellent équilibre de température entre le thermostat et la cuve d'observation. Il aère de plus l'eau de mer y contenue et l'homogénéise en composition.

Dans les expériences où des liquides autres que l'eau de mer ont été employés, le serpentin destiné à amener ces liquides à la température du thermostat était connecté avec le serpentin à eau de mer de telle façon que l'on pouvait à volonté envoyer dans la chambre d'observation l'un ou l'autre liquide par le simple jeu d'un robinet à trois voies. Un dispositif à niveau constant maintient une pression hydraulique fixe dans cette même chambre et sert en même temps à l'évacuation de l'excédent de liquide.

L'organisme placé dans sa cuve est observé au moyen d'un microscope grossissant douze fois, le centre du champ étant pointé sur le ventricule. Le temps requis pour 20 battements consécutifs est mesuré au moyen d'un chronographe au 1/10 de seconde.

L'ensemble du thermostat est placé sur une tablette solidement ancrée dans le mur, le support du moteur servant à agiter l'eau du thermostat étant isolé de celui-ci et de la table, pour éviter toutes vibrations (fig. 2, a). Dans cette note, seuls seront considérés les battements du cœur (et plus spécialement ceux du ventricule) de l'Anomie active, c'est-à-dire ayant les valves ouvertes. Comme il sera dit plus loin, l'Anomie ouverte, avec les bords filiformes du manteau bien étalés, a une fréquence cardiaque bien uniforme et nettement supérieure à la fréquence plus ou moins erratique que l'on trouve chez l'animal ayant fermé ses valves. Souvent chez ce dernier de longues périodes s'écoulent sans que l'on puisse observer une seule contraction. Quand on trouve chez l'animal à coquille fermée une période de régularité relative, on constate que ce rythme est de 2,8 à 8 fois plus lent que celui de l'animal actif.

DEUXIEME PARTIE. — OBSERVATIONS

Le cycle cardiaque.

A première vue, la phase la plus notable est la systole du ventricule, pour la rapidité avec laquelle elle s'effectue. Au contraire, la diastole du ventricule est plus lente; le rapport des durées de diastole à systole atteint chez certains individus une valeur de 2.3, déterminée par enregistrement graphique d'observations visuelles. En général, ce rapport est voisin de 1.8. Les contractions et expansions d'oreillettes sont beaucoup moins apparentes de par la position anatomique de ces organes et par leurs dimensions. Le microscope étant muni d'un oculaire double dit de démonstration, avec l'aide d'un observateur il a été possible de noter sur la même feuille d'enregistrement les mouvements séparés d'une oreillette et du ventricule.

Chacun des observateurs notait, au moyen d'un contact électrique et d'un stylet à électro-aimant, le moment du début et de la fin de chaque phase. Les enregistrements se font sur kymographe à long papier, à marche rapide (12.5 mm.

par seconde); le temps est noté au moyen d'un marqueur de Jacquet au 1/5 de seconde.

Cette façon de procéder est évidemment un pis-aller, mais vu la difficulté de l'enregistrement direct par le cœur, il a rendu d'excellents services. Les deux observateurs ont déterminé leur temps de réaction pour une même excitation et les mesures ont été corrigées pour cette erreur. Il résulte de l'observation d'un grand nombre de battements complets dans deux cœurs à basse température (13.6° et 14.3°) qu'il existe une pause d'environ 0.43 seconde (± 0.09 sec.) entre les contractions du ventricule et des oreillettes. Cette pause auriculo-ventriculaire peut être plus courte chez certains individus.

En déterminant, au moyen de tracés à la chambre claire, les limites atteintes par les systoles et diastoles des oreillettes et du ventricule, il a été possible d'établir que la somme des volumes des oreillettes en diastole est équivalente au volume du ventricule (plus ou moins 12 %) ce qui est bien dans les limites d'erreurs d'observations.

De temps à autre on constate que sans cause apparente, à la fin d'une systole auriculaire, celle-ci se maintient, alors que le ventricule se contracte selon le rythme normal. En général, 1, 2 ou 3 contractions des oreillettes peuvent ainsi être omises. En même temps on observe que souvent la dernière diastole ventriculaire est exceptionnellement petite et suivie alors de la reprise du rythme normal des oreillettes et que la diastole ventriculaire suivante est particulièrement large. Puis, tout rentre dans la normale. Apparemment l'amplitude de la contraction est le caractère affecté, la fréquence restant inchangée dans l'organe qui travaille.

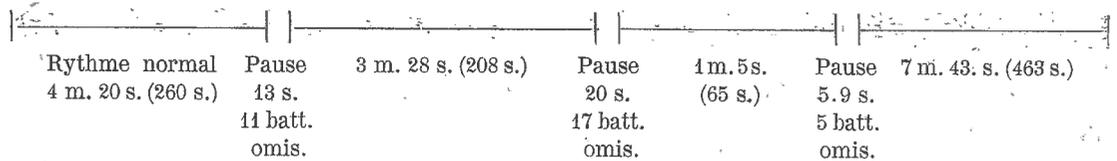
Le phénomène inverse de l'arrêt systolique ventriculaire, alors que les oreillettes sont en opération, n'a jamais été observé. Peut-on en conclure que le nœud déterminant la contracture est placé dans le ventricule? Peut-être faut-il voir le même effet dans l'expérience suivante faite sur le cœur isolé, battant dans une petite coupe d'eau de mer neutralisée (comme il sera indiqué plus loin). Un courant téтанisant d'intensité (très faible) variable, par ajustement du secondaire, est appliqué à l'extrémité du ventricule au moyen d'électrodes de platine. Pour une intensité donnée on note en général une contraction des oreillettes et du ventricule. En diminuant l'intensité du courant on peut trouver parfois un courant qui détermine une contraction du ventricule sans contraction apparente des oreillettes. Peut-on voir en cela une suppression de la conduction auriculo-ventriculaire ou une différence de seuil excitatoire?

Par stimulation du ganglion viscéral on n'observe jamais d'autre réaction qu'un arrêt systolique des deux parties, sans différenciation apparente.

Le rythme cardiaque du cœur « in situ ».

L'une des choses les plus frappantes à l'observation d'une Anomie complètement thermo-adaptée est l'extrême régularité avec laquelle le muscle cardiaque se contracte pendant plusieurs minutes d'affilée. Soudainement, sans cause exté-

rieure apparente, le cœur cesse de battre, le cœur étant en systole. La pause est variable en longueur de 1 à 25 fois la durée d'un cycle cardiaque. Il est à remarquer que la reprise du rythme normal se fait presque toujours au moment précis où la diastole aurait pris place si nulle pause n'était venue interrompre la cadence normale. Ceci peut être établi, soit par enregistrement graphique avec compteur de temps, soit au moyen du métronome. A la température de 20°, par exemple, cette reprise peut être hors de phase avec le rythme antérieur à la pause de ± 0.15 sec., la fréquence étant pour l'individu observé de 51 battements par minute et les pauses étant survenues selon le schéma suivant pendant la courte période d'observation ici représentée. La différence de phase est donc insignifiante.



Une analyse détaillée des pauses cardiaques chez deux individus observés pendant 18 périodes de 15 minutes, pendant lesquelles toutes les contractions étaient enregistrées graphiquement, ne nous a permis de découvrir, soit par inspection des graphiques obtenus, soit par application de la méthode des périodogrammes de Schuster, aucune période ou récurrence de période propre à caractériser cette curieuse fréquence cardiaque.

Il faut cependant noter que le rythme dépeint dans le schéma ci-dessus n'est pas le type le plus fréquent : dans la majorité des individus les périodes de battements sont souvent plus longues, ce qui permet des groupes d'observations plus étendus.

Pour ces observations, le temps nécessaire pour 20 battements est déterminé au moyen d'un chronographe au 1/10 de seconde. La variation trouvée est indiquée dans le tableau n° I.

TABLEAU I

$t^{\circ} = 20.4$	52.2 batt. /60 sec.	51.3	M = 51.74
	51.7	52.0	$\sigma_M = 0.33$
	51.3	52.2	
	51.5	51.7	σ_M en % de M = 0.64 %
	52.0	51.5	

En d'autres termes, la variation individuelle des observations est inférieure à 1 %. Souvent aussi la première diastole après une pause est anormalement grande, le ventricule atteignant un volume de 1.75, le volume de la diastole normale du même ventricule étant à 1.0. La durée de cette diastole atypique est néan-

moins normale. En passant, signalons que le ventricule en systole a un volume de 0.34 (fig. 1, c). Cette diastole, que nous venons de qualifier d'atypique, peut nous donner une autre indication. Souvent, après un changement rapide de température et avant même que le cœur soit à nouveau en équilibre thermique avec le milieu extérieur, on voit apparaître pendant un temps très court un rythme régulier mais décidément différent de celui que l'on vient d'observer et de celui que l'on observera après thermo-adaptation complète. Ce rythme passager se remarque surtout vers 15°-16°, vers 19°-20° et vers 22°-23°. Tout se passe comme si l'un des agents contrôlant l'activité rythmique cédait le pas à un autre, à caractère différent et fugace; une sorte d'état métastable où certains facteurs latents peuvent apparaître de façon temporaire.

Ce même rythme temporaire se remarque occasionnellement quand l'animal vient de contracter les muscles contracteurs des valves après excitation par un choc. Il arrive que le cœur s'arrête au moment où la contraction musculaire vient de se faire. Après l'arrêt, le rythme normal est remplacé parfois par un autre à cadence différente, mais qui ne dure que pendant quelques cycles complets, pour être remplacé aussi soudainement par le rythme normal.

Si l'on compare deux ou plusieurs individus soumis à des conditions identiques, on constate que la fréquence cardiaque n'est pas la même pour tous les individus. On peut dire qu'en règle générale les larges spécimens ont un rythme cardiaque plus rapide que les spécimens de petite taille, quoique cette règle souffre bien des exceptions. Il n'est pas rare de trouver des Anomies ayant une fréquence de 80 battements par minute à 25°, et exceptionnellement un individu bien développé (22 mm.) a montré une cadence de 105-108 battements par minute à 29.6°.

Le fait que la fréquence est déterminée en partie par la température et que cette relation sera étudiée plus loin me dispense de donner ici un tableau des fréquences habituelles.

Jusqu'à présent toutes les observations précédentes ont été faites sur des exemplaires immobiles d'Anomie, c'est-à-dire ayant les deux valves bien séparées et le bord du manteau étalé vers l'extérieur de la coquille. Si l'on essaie d'enlever opérativement la valve plane de l'animal, on constate que rapidement l'animal se rétracte, ce qui rend l'opération difficile; il est cependant possible d'y arriver après anesthésie par addition à l'eau de mer de quelques gouttes d'une solution saturée de chloréthane, ce qui permet de glisser dans la coquille entr'ouverte une aiguille plate à dissection, au moyen de laquelle les bases des muscles valvaires sont détachées de la valve plane et le byssus de la plaque-support. L'animal détaché de son support est alors transféré dans l'eau de mer, afin d'éliminer l'anesthésique. Au bout de trois à six heures, l'animal étale à nouveau le manteau de la valve bombée et toutes les activités ordinaires (mouvements du cœur, du pied et du caecum) reparaissent normales. Des organismes bien opérés peuvent être conservés au laboratoire pour plus de huit jours, et dans deux cas, des individus opérés, après remise en cage, et gardés à leur emplacement habi-

tuel, étaient toujours en vie et se comportaient naturellement trois semaines après l'opération. A ce moment la fréquence cardiaque était identique à celle observée avant l'opération.

Dans nombre de cas après l'opération d'ablation de la valve plane la fréquence normale pour l'individu se rétablit rapidement, se maintient constante pendant six à douze heures, puis lentement décline (sans jamais reprendre sa valeur normale), le tout apparemment dû à des lésions; ce déclin est irréversible et conduit finalement à la mort de l'animal.

Le rythme cardiaque du cœur isolé.

Après enlèvement de la valve plane il est aisé d'isoler le cœur, au moyen de ciseaux à iridectomie. Il est préférable de détacher le cœur au-dessus des oreillettes et de le manipuler au moyen des troncs sanguins plutôt que par le ventricule. Souvent un stimulus mécanique appliqué au ventricule détermine une contraction violente qui persiste pour un temps plus ou moins long.

Si la dissection du cœur s'est faite dans l'eau de mer, on note une cessation immédiate des battements, le cœur étant en systole; au contraire, une dissection faite dans de l'eau de mer neutralisée par HCl (1.5 ml. de HCl 0.1M. par 100 ml. d'eau de mer) permet au cœur de reprendre ses battements au bout de 1 à 2 minutes. La fréquence est notablement moindre qu'avant l'isolation; elle peut être réduite jusqu'à une valeur de 50 % du rythme initial ⁽¹⁾.

Si l'eau de mer est amenée à un pH de 6.0 ou 5.0, le cœur s'arrête en diastole, et seul un retour rapide à une solution neutre permet au cœur arrêté de reprendre ses contractions. Un séjour de 5 à 10 minutes dans l'eau de mer acidifiée détermine un arrêt irréversible, comme si cette solution avait enlevé par extraction du cœur une (ou des) substance(s) conditionnant la contraction.

Il est à noter que le blocage par solution alcaline (telle que l'eau de mer naturelle) ne présente pas ce caractère d'irréversibilité au même degré : exceptionnellement, un cœur ayant séjourné 60 minutes dans l'eau de mer est encore capable de se remettre à battre, quoique faiblement, quand on le transfère en milieu neutre. Cet effet du pH est analogue à celui observé par Mines (1912) sur le cœur isolé de *Pecten* ⁽²⁾.

L'effet du pH est à noter également quand on fait barbotter dans l'eau de la

⁽¹⁾ Ce ralentissement notable du rythme cardiaque est une des raisons pour lesquelles autant que possible ce travail s'est fait sur l'organisme intact et en milieu contrôlé.

Il explique aussi les chiffres souvent faibles donnés par les auteurs (cf., par ex., Clark, 1927) pour les fréquences cardiaques de Mollusques. Il justifie pleinement la doctrine de « l'animal comme un tout » (Loeb).

⁽²⁾ Il est intéressant de noter l'analogie de comportement des cœurs isolés de *Pecten* et d'*Anomia*, d'une part, et de *Mytilus*, *Ostrea*, *Anodonta* et *Helix*, d'autre part.

Pecten et *Anomia* se comportent de façon identique; *Ostrea* et *Mytilus* sont très difficiles à manipuler et donnent des résultats très discordants; *Anodonta* se comporte

cuvette à observation un mélange gazeux composé de 5 parties de CO₂ et 95 parties d'air.

Au bout de quelques minutes on note le ralentissement graduel et l'arrêt des battements. Le pH de la solution est alors voisin de 6.6. Le passage d'un courant d'oxygène dans l'eau, au contraire, augmente notablement la puissance des battements du cœur, alors que la fréquence peut doubler. En général, un cœur aéré à l'oxygène se fatigue plus vite qu'en solution aérée à l'air. Des traces (0.05-0.1 %) de dextrose ajoutées à ce moment compensent partiellement cette fatigue.

Les observations sur le cœur isolé d'*Anomia* furent faites à la température du laboratoire (22°), de deux façons : le cœur disséqué est placé dans un grand verre de montre couvert (Syracuse watchglass), contenant environ 10 ml. de solution, ou bien est suspendu à un crochet de verre en forme de L, la petite branche du crochet à extrémité capillaire (0.3 mm ±) étant enfoncée dans l'un des gros troncs cardiaques. Une baguette de verre à extrémité étirée et formant ressort sert à maintenir le cœur en place. Les deux baguettes de verre sont maintenues ensemble et supportées au moyen d'élastiques de caoutchouc par la tige d'un thermomètre dont la masse de mercure est voisine du cœur suspendu. La solution expérimentale est amenée dans un tube à perfusion de 15 ml. de capacité placé dans la chambre d'observation remplie d'eau et suspendue dans le thermostat. Le tube à perfusion est connecté aux serpentins de verre, comme il est décrit dans la technique générale. Dans la majorité des cas, 50 à 80 ml. de liquide sont perfusés par heure (fig. 2, b).

Divers essais d'enregistrement graphique des contractions du cœur perfusé ont été tentés sans grand succès; un seul mode opératoire a donné des résultats satisfaisants; d'autres essais seront tentés suivant cette même approche. Ces difficultés sont dues aux faibles dimensions du cœur, qui rendent également très difficiles les expériences de perfusion complète. La plus grande partie des observations qualitatives, entre autres celles concernant l'action des ions simples, expériences analogues à celles de Mines (1912) et de Hogben (1925), ont été faites par la seconde méthode.

Comme l'ont fait les auteurs cités, les solutions perfusantes ont été préparées par mélange de solutions mères à 0.5 M. La solution fondamentale est composée, comme celle de Hogben, de

Na Cl	100 p. ou 0.394 M.
Ca Cl ₂	2 p. ou 0.008 M.
MgCl ₂	20 p. ou 0.078 M.
K Cl	5 p. ou 0.016 M.

Comme chez *Pecten*, chacun des éléments est indispensable au maintien du rythme cardiaque normal. Le fait d'enlever l'un de ces quatre ions (Na-Ca-Mg-K)

de façon différente aux autres Lamellibranches, de par sa vie d'eau douce, et le cœur d'*Helix* est voisin de celui des Arthropodes (*Limulus* entre autres).

Notons aussi que l'on a là un argument rapprochant *Anomia* de *Pecten* et l'éloignant d'*Ostrea*, en dépit de son caractère ostréiforme.

conduit toujours au même résultat : arrêt du cœur. Le type d'arrêt (systolique ou diastolique) et les stades préliminaires à l'arrêt sont les caractères différentiels.

Effet du Ca.

Si la quantité de Ca est réduite à 0 p., l'arrêt du cœur en diastole s'effectue au bout de 15 à 25 battements, chacun de ceux-ci diminuant rapidement d'amplitude.

Si l'on réduit la quantité de Ca à 0.2 p., on constate une diminution de l'amplitude des contractions, qui décroissent de plus en plus en fonction de la durée de contact du cœur avec la solution.

Si l'on porte la quantité de Ca à 20 p. ou plus, on peut noter comme réaction caractéristique une contraction systolique prononcée qui se maintient pendant toute la durée du contact avec la solution et dont le cœur ne sort qu'après plusieurs minutes de perfusion par la solution normale. Cette persistance de la contraction après retour au liquide de perfusion normal est bien différente du retour rapide au rythme normal que l'on trouve dans les cas où la concentration du calcium a été réduite jusqu'à 0.

L'excès de Ca semble déterminer une sorte de coagulation de tout le système contractile beaucoup moins réversible que la diffusion du Ca vers le milieu extérieur que l'on observe dans les cas de déficience de calcium. Tout ceci, bien entendu, quand les autres ions restent en concentration constante.

Effet du Mg.

Quand on supprime le Mg totalement, on note, au moment où le nouveau liquide de perfusion atteint le cœur, un petit nombre de contractions d'une fréquence plus grande que la fréquence normale, suivi très rapidement (au bout de 6 à 10 contractions) d'un arrêt total en systole. Si la quantité de Mg est réduite à 10 p., on découvre en général une augmentation de la fréquence cardiaque. Cet effet de concentration est facilement réversible.

Effet du K.

La suppression totale du K détermine chez le cœur d'*Anomia* un arrêt en systole. Ceci correspond également à ce que Hogben (1925) a noté pour *Pecten* et est en contradiction avec les observations de Mines (1912) sur le même organisme. L'excès de K (20 p.) conduit de même à un arrêt en systole. Aucun effet de concentration similaire à celui décrit par C. Heymans (1924) pour *Aplysia* n'a été trouvé.

L'effet des différents ions est résumé dans le tableau II.

TABLEAU II

ION	0.0 p.	0.2 p.	2 p.	5 p.	10 p.	20 p.	30 p.
Ca	Arrêt en diastole.	Diminution. amplitude.	N.	—	—	Arrêt en systole.	Arrêt en systole.
Mg	Arrêt en systole.	—	—	—	Augmentat. fréquence.	N.	Arrêt en diastole.
K	Arrêt en systole.	—	—	N.	—	Arrêt en systole.	—

En d'autres termes, le cœur d'*Anomia* ressemble au cœur de vertébré en ce que toute augmentation de concentration de Mg réduit la fréquence cardiaque et que la diminution de concentration augmente la fréquence. De plus, *Anomia* diffère d'*Hélix* par l'arrêt du cœur d'*Hélix* en systole quand la concentration de Ca tombe à 0. Le cœur d'*Hélix* est donc voisin dans son comportement du cœur à fibres striées des Crustacés et celui d'*Anomia* est plus voisin du cœur à fibres lisses de *Pecten* et du cœur de la Grenouille.

D'un autre côté, le comportement du cœur d'*Anomia* en présence et en l'absence de K le rapproche du muscle à fibre lisse et l'éloigne du cœur de vertébré. Enfin, quand on compare le comportement du cœur d'*Anomia* à celui d'*Aplysia* étudié par C. Heymans (1924), on est frappé par la complète dissemblance entre les deux cœurs.

En résumé, le cœur d'*Anomia* réagit aux changements ioniques d'une manière plus voisine de celle du muscle lisse de vertébré que de celle du muscle cardiaque de vertébré.

Effet du dextrose.

Si le cœur isolé d'*Anomia* est rincé trois ou quatre fois, après être excisé, dans de l'eau de mer filtrée sur filtre dur et neutralisée au moment de l'emploi, on constate que la fréquence cardiaque reste constante (si l'opération a été faite sans endommager le cœur) pendant quelques heures (deux à quatre heures), après lesquelles une chute rapide de la fréquence démontre le caractère « moribond » de la préparation.

Si la préparation après rinçage est placée dans cette même eau de mer filtrée et neutralisée, mais à laquelle on vient d'ajouter (à froid) extemporanément 0.1-0.2 % de dextrose et que l'on renouvelle le liquide servant à la perfusion environ toutes les demi-heures (nouvelles solutions extemporanées de dextrose), on con-

state que la fréquence, virtuellement normale, peut être maintenue pendant huit et même dix heures (un seul cas). Quelquefois l'amplitude de contraction est légèrement plus grande; parfois aussi la fréquence est légèrement augmentée. Le cœur (ou les résidus sanguins laissés dans le cœur) est donc capable de métaboliser le dextrose de la solution faite à froid dans l'eau de mer neutre. Peut-être est-ce la forme γ instable du dextrose qui réagit et supplée le cœur de substances propres à maintenir son activité pendant des temps prolongés. Après cinq heures de perfusion au moyen d'eau de mer dextrosée, on peut substituer l'eau de mer neutralisée comme liquide perfusant. On constate alors que le rythme, qui s'était maintenu constant, décroît souvent endéans l'heure à une valeur inférieure à 25 % du rythme initial. Tout ce passe comme si le dextrose, capable de servir de substratum pour le métabolisme, augmentait en même temps la perméabilité du cœur, qui replacé dans le liquide perfusant normal laisserait alors s'échapper des substances déterminant fréquence et amplitude cardiaques. Peut-être s'effectue-t-il une réaction entre l'oxygène et le γ dextrose en présence des tissus agissant comme catalyseurs et comme enzymes.

Au moyen de la technique de dosage des sucres réducteurs de Willstätter et Schudel, il a été possible de constater l'utilisation du dextrose par les tissus du cœur. Des expériences ultérieures seront reportées en d'autres lieux.

Action des substances pharmacodynamiques.

Les divers auteurs qui se sont occupés de la physiologie du cœur des Mollusques ont essayé de déterminer le lieu et le mode d'action des substances pharmacodynamiques employées communément. Virtuellement, chaque organisme étudié se comporte selon ses propres « règles » et bien peu d'homogénéité existe entre les différents résultats. Il nous suffira de renvoyer le lecteur aux travaux de Carlson (1909 et 1922), Evans (1912-1913), C. Heymans (1924), Hogben et Hobson (1924), Koch (1917), Straub (1903) et Ten Cate (1923), — et la liste est loin d'être complète, — pour s'apercevoir des différences notables que présentent les cœurs de Mollusques dans leurs réactions vis-à-vis de ces substances. Il ne sera pas tenté de discuter ici les diverses vues entretenues à propos des modes d'action des drogues (cf. Cushny, 1934); tout au plus sera-t-il rendu compte rapidement de quelques expériences sur le cœur d'*Anomia*.

Atropine.

Des solutions de sulfate d'atropine faites dans l'eau de mer neutralisée aux concentrations de 0.05 %, 0.1 % et 0.2 % ont été employées. L'effet visible de l'atropine ne s'obtient que pour les concentrations supérieures : une sorte de contraction générale des tissus qui résulte vraisemblablement de l'action de la drogue sur le muscle même et non au siège habituel d'action : la jonction myoneurale.

A la plus faible concentration la drogue est cependant active sur un animal dont la valve plane a été enlevée : après deux ou trois minutes de perfusion, sans

contraction visible des tissus, le passage d'un courant tétanisant de faible intensité (1.4 volt au primaire; position « 14 cm. » sur un Harvard Apparatus Company Inductorium) est définitivement bloqué quand les électrodes de platine sont appliquées au ganglion viscéral. Un courant un peu plus fort (« 12 cm. » de la même bobine d'induction) produit néanmoins une contraction systolique, montrant ainsi le passage au delà du blocage dû à l'atropine. Cet arrêt systolique peut durer plusieurs secondes. L'effet de l'atropine n'est cependant pas absolument constant; divers cœurs semblent réagir différemment et la concentration propre à amener le blocage n'est pas constante. Certains cœurs ne montrent apparemment aucun blocage. Notons, en passant, que toute excitation électrique appliquée au ganglion viscéral, avant ou après atropinisation, détermine exclusivement une inhibition du cœur; aucun effet d'accélération ou d'augmentation n'a été observé.

Pilocarpine.

Des solutions de chlorhydrate de pilocarpine à 0.01 % et 0.02 % dans l'eau de mer déterminent un arrêt systolique. Une solution plus faible à 0.003 % a déterminé chez deux cœurs une diminution de la fréquence et de l'amplitude cardiaques. L'action était réversible plusieurs fois. Aucune compensation par l'atropine n'a été observée.

Nicotine.

Une solution de tartrate de nicotine dans l'eau de mer à 0.002 % employée en perfusion accélère sensiblement la fréquence cardiaque. A la concentration de 0.005 %, la nicotine détermine au bout de quelques contractions un arrêt diastolique qui peut durer, comme chez l'Anodonte (Ten Cate, 1923), de 1 à 5 minutes, après lesquelles le cœur résume son rythme de contractions.

A la concentration de 0.01 %, l'arrêt diastolique est virtuellement instantané et aucune reprise spontanée d'activité n'a été observée.

Si l'on applique directement, au moyen d'une fine pipette, ces mêmes solutions de nicotine sur un cœur exposé mais non détaché, dans l'animal *in vivo* on constate que pour amener les réactions observées dans le cœur perfusé, des concentrations plus élevées que celles des liquides de perfusion sont nécessaires.

Ainsi, la solution au 0.005 % détermine dans une telle préparation l'accélération que nous obtenions à une concentration 2.5 fois plus faible en perfusion; la solution au 0.002 % ne détermine dans les conditions présentes aucune réaction.

De semblables différences ont été notées aussi avec la strychnine.

Strychnine.

Une solution de sulfate de strychnine à 0.1 % dans l'eau de mer ne provoque aucune variation en fréquence ou en amplitude de contractions, excepté chez deux individus, où une réduction des deux facteurs a été notée. Peut-être, comme

d'autres observateurs l'ont constaté, le tonus a-t-il changé. Seul l'enregistrement graphique aurait pu nous le démontrer; malheureusement, les expériences présentes ont été faites avant d'avoir pu obtenir un bon enregistrement, et depuis elles n'ont pu être tentées.

Caféine.

Des solutions au 0.005 % et 0.01 % ont été employées sans effets bien marqués; seule une légère augmentation d'amplitude de courte durée peut être notée. De toute apparence le contact du cœur avec la solution semble déterminer une oxydation (probablement) de la substance active, car le liquide employé pour une perfusion a très peu d'action sur un autre cœur. Ceci est analogue à ce que l'on observe avec l'adrénaline.

Adrénaline (Epinéphrine).

La solution d'adrénaline au 0.001 % détermine une forte contraction au moment où le liquide de perfusion entre en contact avec le cœur, suivie rapidement d'une augmentation notable dans la fréquence et dans l'amplitude des contractions. La solution à 0.003 % détermine une très forte contraction de durée variable, suivie de l'effet accélérateur caractéristique. La pause en contracture peut durer jusqu'à deux minutes. L'effet de l'adrénaline persiste pendant un temps plus ou moins long, dépendant en partie de la quantité d'air barbotant dans la solution d'adrénaline. Si l'air (ou l'oxygène) barbote activement, on note assez rapidement l'apparition de la coloration rose que présente la solution en partie oxydée. Cette coloration rose s'intensifie avec le temps. Dans une telle solution, l'accélération du rythme cardiaque peut durer de 10 à 20 minutes. Si, au contraire, aucun courant d'air n'est passé dans la solution pour l'aérer, l'effet de l'adrénaline est bien plus persistant et l'accélération est encore observable 60 et même 80 minutes après le début de la réaction. A ce moment, la fréquence est encore légèrement plus grande que la normale (5 à 10 %), mais l'amplitude est redevenue normale. Il n'est pas douteux que cette diminution d'action est due à une destruction de l'adrénaline par oxydation, catalysée par la présence des tissus cardiaques ou des produits du métabolisme du cœur. Que l'on se trouve en présence d'une oxydation est évident du fait que toute partie aliquote de la même solution, gardée à l'abri de l'air (oxygène) dans les conditions expérimentales, donne, même après trois heures, qualitativement et quantitativement, la réaction typique de l'adrénaline non oxydée. Si l'on emploie, d'autre part, une solution ayant été en contact pour un temps plus ou moins long avec un cœur vivant (ayant perfusé pendant trois heures, par exemple), pour perfuser un autre cœur dont on a déterminé au préalable les caractéristiques du rythme normal, on constate qualitativement l'effet typique de l'adrénaline, mais quantitativement l'effet est bien réduit.

Si l'on substitue à cette dernière solution une autre de même concentration, gardée pendant le même laps de temps (trois heures) sans contact avec un cœur

vivant, on constate que cette solution détermine des réactions bien plus marquées que la solution du même âge, mais employée au préalable.

En d'autres termes, au contact des tissus vivants l'oxydation de l'adrénaline est fortement accélérée et le produit d'oxydation est inactif (ou très faiblement actif). Le tissu cardiaque d'*Anomia* (de même que celui de la Grenouille) agit comme catalyseur. Le tissu branchial, au contraire, a une action extrêmement réduite.

De cet examen rapide de l'action des substances pharmacodynamiques nous pouvons conclure provisoirement que seul l'appareil inhibitoire du cœur semble exister, le cœur montrant essentiellement des réactions que l'on est habitué à associer aux manifestations de muscles lisses. Il est assez remarquable que le cœur excisé se comporte dans la plupart des cas comme le cœur *in situ*, ce qui semble indiquer que dans les essais tentés les substances employées ont manifesté leur effet par action directe sur le cœur ou les filets nerveux l'innervant plutôt que par action indirecte par l'intermédiaire des ganglions périphéraux ou viscéraux.

L'effet des substances pharmacodynamiques est résumé dans le tableau III.

TABLEAU III

CONCENTRATION	ATROPINE	POLICARPINE	NICOTINE	STRYCHNINE	CAFÉINE	ÉPINÉPHRINE (ADRÉNALINE)
0.001 %	—	—	—	—	—	Augmentation amplitude et fréquence.
0.002 %	—	—	Augmentation fréquence.	—	—	—
0.003 %	—	Diminue amplitude et fréquence (2 cœurs).	—	—	—	Forte contraction suivie d'augmentation, d'amplitude et de fréquence.
0.005 %	—	—	Arrêt temporaire en diastole (1 à 5 min).	—	Légère augmentation d'amplitude de courte durée.	—
0.01 %	—	Arrêt systolique.	Arrêt diastolique instantané.	—	Légère augmentation d'amplitude.	—
0.02 %	—	Arrêt systolique.	—	—	—	—
0.05 %	Effet décelé par « blocage ».	—	—	—	—	—
0.1 %	Contraction générale.	—	—	Effet tonique? Réduction amplitude et fréquence (2 cœurs).	—	—
0.2 %	Contraction générale.	—	—	—	—	—

TROISIEME PARTIE. — LA RELATION FREQUENCE CARDIAQUE-TEMPERATURE
CHEZ « ANOMIA »

Les observations précédentes ont été faites à la température du laboratoire ($22^{\circ} \pm 2^{\circ}$), en ayant soin de maintenir dans chaque cas la température du thermostat constante, quelle que fût la température d'observation. Ceci était nécessaire, vu la profonde action que toute variation de température a sur le rythme cardiaque.

Cet effet déterminatif de la température sur la fréquence et aussi, dans certains cas, sur l'amplitude des contractions, a été noté depuis très longtemps par les divers auteurs qui ont étudié le cœur de Mollusque.

Yung (1881), travaillant sur *Mya*, a publié la première série de données (à ma connaissance) qui permet de déterminer la relation existant entre la fréquence cardiaque et la température chez un Lamellibranche. Depuis, parmi les nombreux travaux sur la physiologie du cœur des Mollusques, Willem et Minne (1898) et Koch (1917) seuls ont été intéressés dans cette même relation chez les Lamellibranches, le matériel étant *Anodonta cellensis* dans le premier cas, *A. cygnea* dans le second. La rareté des travaux sur ce groupe de Mollusques tient probablement aux difficultés expérimentales rencontrées.

A mon point de vue, le grand mérite des travaux cités tient à ce que ces auteurs ont cherché à préserver l'intégrité de l'animal : Willem et Minne se servant essentiellement des variations de pression intracardiaque au cours du cycle musculaire, Koch se basant surtout sur l'observation directe du cœur à travers une fenêtre pratiquée dans la coquille, le cœur étant *in situ* et non isolé.

L'importance de cette intégrité est indiquée, entre autres, par la remarque de Carlson (1906), qui donne comme chiffre le plus probable du nombre de battements du cœur de *Mytilus*, 10 à 15 par minute, chez l'organisme « le moins endommagé ». Elle est notable également dans les valeurs communément acceptées comme « typiques » de la fréquence cardiaque des Mollusques (cf., par ex., Clark, 1927), fréquence en général basse et sûrement diminuée, comme j'ai pu m'en rendre compte, du fait de la disséction des muscles rétracteurs ou des lésions infligées au manteau et au péricarde. J'ai pu dissoudre en partie la coquille dans la région immédiatement sus-jacente au cœur chez de jeunes exemplaires de *Pecten* (par traitements répétés et ménagés avec HCl) et rendre ainsi les mouvements du cœur dans son péricarde perceptibles à travers la coquille amincie. A la température ordinaire (autour de 22°) la fréquence habituellement trouvée est de 25; une heure après enlèvement de la valve plate, les mêmes cœurs battant régulièrement, et de toute apparence remis du choc opératoire, avaient une cadence de 18 à 22 par minute. Cette dernière cadence est aussi celle indiquée par Clark (1927, p. 17). Le tout indique un changement permanent dans le rythme physiologique. Ces conditions montrent donc l'avantage d'avoir à sa disposition un organisme transparent et facilement observable de par sa fixation sur un

support transparent lui aussi. De plus, sa vie aquatique accélère l'établissement de l'équilibre de température avec le milieu ambiant.

Il n'est pas nécessaire non plus d'insister ici sur l'importance que présente, au point de vue physiologique, l'établissement de la relation « fréquence à tem-

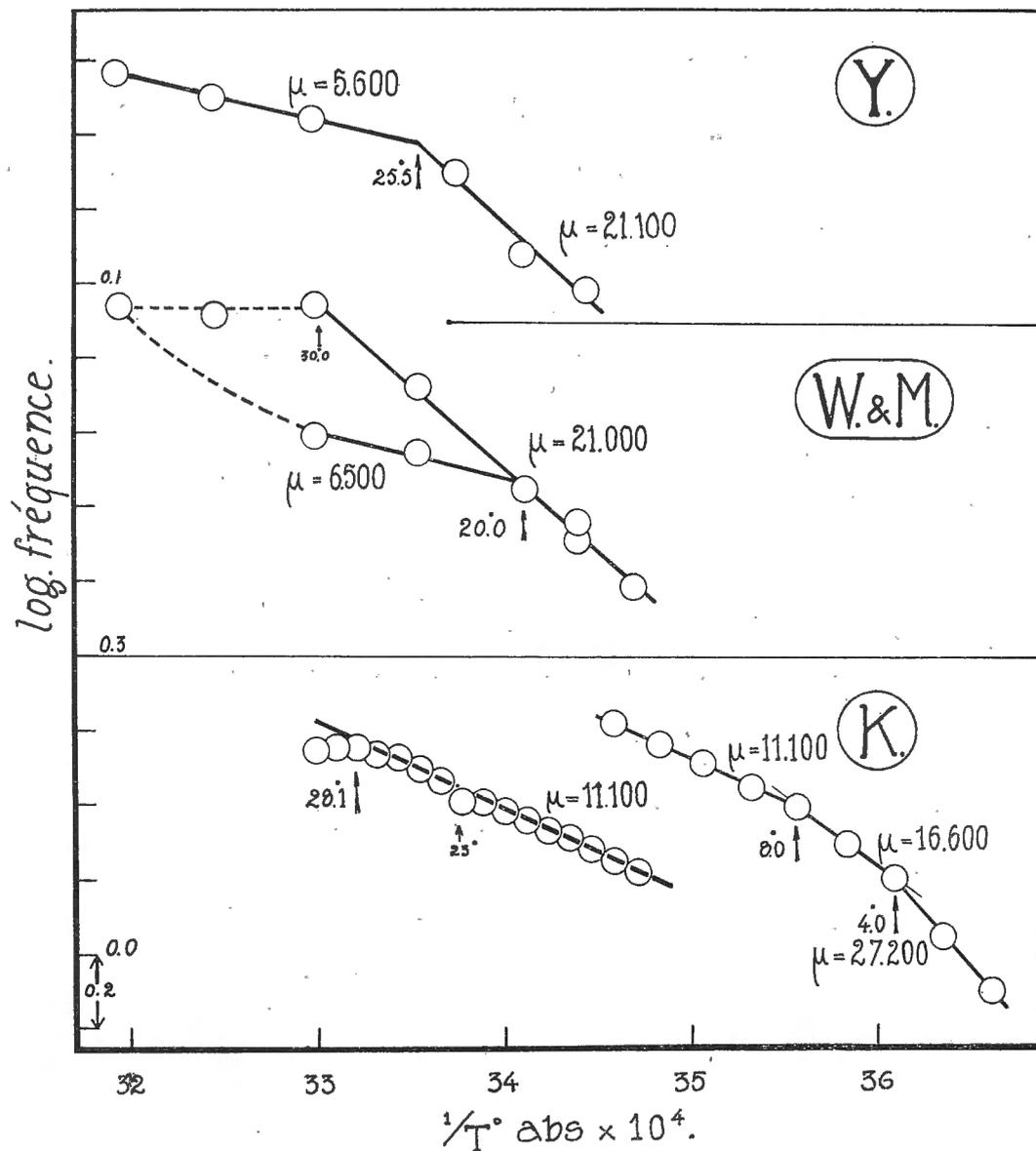


FIG. 3. — Les données de YUNG (Y.), WILLEM et MINNE (W. et M.) et KOCH (K.) représentées selon la technique de calcul du μ . Les flèches marquent les températures critiques.

pérature ». Cette relation est en effet un outil qui permet de suivre certaines réactions constituant le fondement du mécanisme cardiaque.

Depuis longtemps il a été en usage de déterminer pour cette relation le « coefficient de température » (Q_{10}), c'est-à-dire le rapport des vitesses de réaction

(ici fréquence) à deux températures différant de 10°. Il a été indiqué dans d'autres publications (Navez, 1928, 1931) l'usage qui peut être fait de cette constante et l'avantage qu'il y a à lui substituer l'équation de Van 't Hoff-Arrhénius reliant température et vitesse de réaction par la formule

$$k_2 = k_1 e^{\frac{\mu}{R} \left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2} \right)},$$

où k_1 et k_2 sont les constantes de vitesse de réaction aux températures (absolues) T_1 et T_2 et μ une constante dénommée par Crozier (1924) « caractéristique de température » ou « incrément thermique critique » ⁽¹⁾ et ayant les dimensions de calories par moléculegramme de substance activée dans la réaction.

De l'étude d'un grand nombre de processus chimiques et physico-chimiques purs ou en biologie, il semble apparent que les valeurs obtenues pour μ ne se distribuent pas au hasard. Une courbe de fréquence des valeurs trouvées est multimodale avec des minimas très prononcés entre les maximas. (Crozier, 1926.)

Il semble également que chacune des valeurs de μ correspond à un groupe de réactions ayant essentiellement le même catalyseur. De là l'emploi de cette méthode pour la recherche de ces catalyseurs et pour leur détermination dans des processus complexes. Le calcul de μ est aisé : un choix approprié des axes de coordonnées le réduit à une simple opération à la règle à calcul. (Voir à ce propos les fig. 3 et suiv.) Un examen critique de la littérature a donné comme valeurs utilisables les chiffres publiés par Yung, Willem et Minne et Koch, représentés dans les graphiques (fig. 3).

Ces mêmes données traitées par la méthode décrite ci-dessus montrent un bon agrément avec l'équation d'Arrhénius, les valeurs de μ trouvées étant

5.600	> 25.5°	Y.	21.100	15° à 30°	W. et M.
(6.500)	> 20.0°	W. et M.	21.100	15° à 25.5	Y.
11.100	8° à 30°	K.	27.200	< 4°	K.
16.600	4° à 8°	K.			

Il faut remarquer que la valeur 6.500 mise entre parenthèses correspond aux observations de Willem et Minne obtenues par *chauffage* de la capsule au moyen d'une petite flamme et que, selon toute vraisemblance, les indications du thermomètre, placé dans l'eau de la capsule, donne la température de l'eau, mais non celle de l'animal. On sait en effet, depuis un temps relativement court, que l'adaptation thermique des organismes, manifestée par une nouvelle valeur *constante* du phénomène observé, après passage à une nouvelle température, est souvent lente. Dans l'expérience ici discutée il est très probable que le chauffage de la capsule se soit fait plus rapidement que son refroidissement, ce qui amène comme

⁽¹⁾ Le terme « caractéristique » a été choisi sans implication théorique, par analogie avec le terme « coefficient de température » donné au Q_{10} ; le terme « incrément thermique critique » est dérivé des traitements théoriques donnés par W. C. Mc C. Lewis (1915) et J. Rice (1915) aux dérivations de R. Marcelin (1914 et 1915).

conséquence que les données obtenues « par refroidissement lent » sont supérieures aux autres en qualité. Il est frappant de voir combien, en dépit du manque de précautions spéciales, obligatoires si l'on veut obtenir de bons résultats, ces diverses observations sont concordantes.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les caractéristiques de température .

En appliquant la technique décrite au début de ce travail et en multipliant les observations sur de nombreux individus d'*Anomia*, les trois types de relations représentées par les graphiques des figures 4, 5 et 6 sont trouvés.

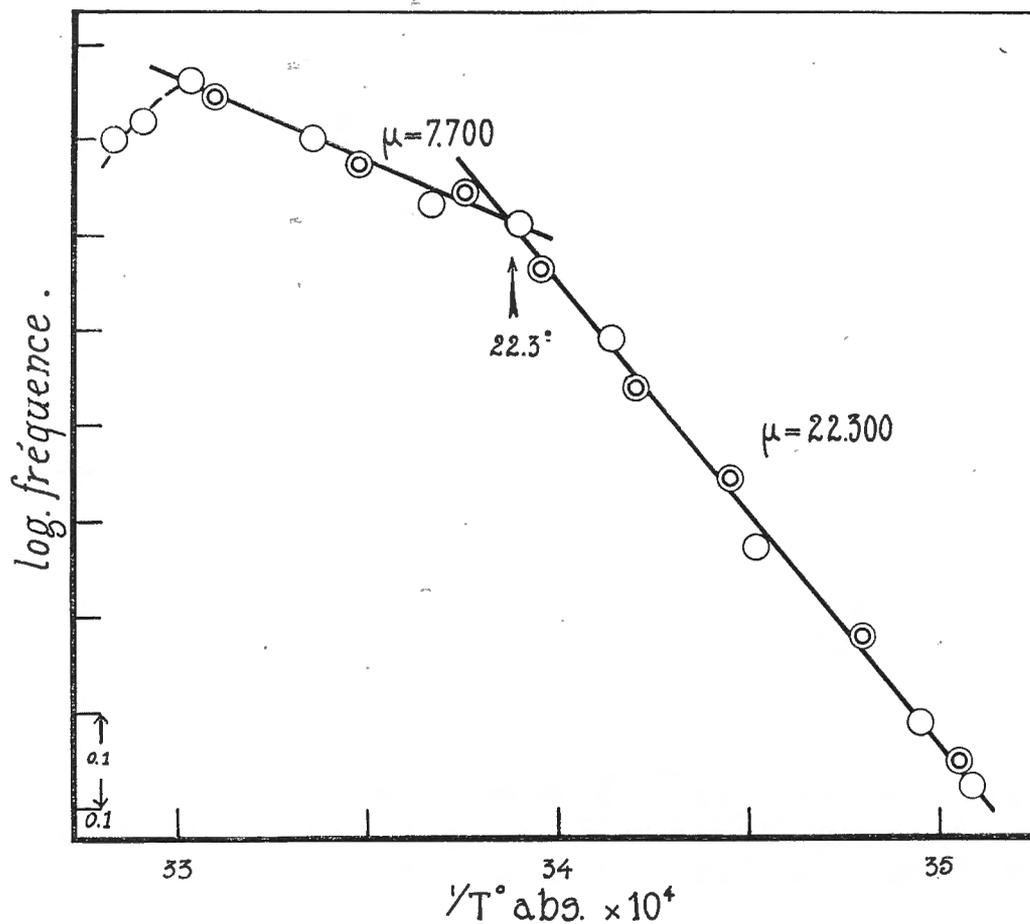


FIG. 4, 5 et 6. — Graphiques typiques résultant des observations personnelles.
Les cercles simples correspondent aux observations de la série ascendante des températures ; les cercles doubles, à la série descendante.

Chacune des séries d'observation a été traitée individuellement sans déterminer de moyennes entre ces valeurs obtenues pour divers animaux. En fait, à chaque animal correspond un ou plusieurs graphiques obtenus à divers moments

pendant les périodes de travail. Dans la plupart des cas, les observations étaient réduites et calculées et les graphiques étaient construits pendant les périodes d'adaptation thermique. Ceci me permettait de fixer les températures à intervalles aussi petits que l'exigeait l'allure générale des graphiques. Les trois graphiques présentés sont considérés comme typiques d'une série de plus de 80 obtenus par l'examen d'une cinquantaine d'animaux à divers âges et moments.

Ils nous montrent la bonne correspondance existant entre les fréquences observées et l'équation de Van 't Hoff-Arrhénius. Les valeurs de μ caractérisant ce processus se groupent naturellement autour des quatre valeurs 7.700, 11.200, 16.300 et 22.800. Il est intéressant de retrouver ici la valeur 16.300, qui est associée avec un bon nombre de processus d'oxydation; 11.200, apparemment liée aux catalyses par les ions OH libres, et 7.700, associée en général à des processus tels que la diffusion ou des activités de surface.

Un examen de la littérature générale concernant l'activité cardiaque est intéressant à la lumière des quatre valeurs énumérées ci-dessus.

En comparant les valeurs obtenues pour *Anomia* avec celles trouvées par Yung, Willem et Minne, et Koch pour d'autres Lamellibranches, il est intéressant de voir la correspondance surprenante existant entre tous ces résultats, surtout si l'on tient compte du manque de raffinement dans la technique employée pour certains de ces travaux. De plus, si l'on renvoie le lecteur aux données critiques revues par Crozier (1926) et plus spécialement à son diagramme (fig. 2, *loc. cit.*), il sera évident que les valeurs obtenues par observations personnelles tombent bien dans les catégories modales dépeintes dans ce diagramme. Notons, par exemple, que la valeur 7.900 a été trouvée pour *Limax maximum* (décembre et janvier) et pour *Hélix* (juin).

11.500 \pm pour *Limax* (janvier) *Phyllirrhoe*, embryons d'Arion, *Chromodoris*, *Pterotrachaea* (hétéropode), *Rana* (contraction totale, temps de latence dans la contraction du sinus et du ventricule, période réfractaire, etc.), *Hélix* (en janvier), etc.

16.200 \pm pour le cœur de Grenouille perfusé, pour *Limax* (en mars), *Hélix* (en février et mars), *Tiedemannia* (ptéropode), *Limax* (avec dextrose), etc.

23.500 \pm pour le cœur de la couleuvre, etc.

On pourrait du reste multiplier encore les exemples. Le tout est de constater que quel que soit, semble-t-il, l'organisme étudié, les mêmes valeurs reparaissent indiquant probablement une communauté de réactions chimiques déterminant la contraction dans les groupes très différents du phylum animal.

Les températures critiques.

Un examen des mêmes graphiques révèle, d'autre part, que les valeurs indiquées de μ ne sont valables que dans certains intervalles de température délimités par les changements de pente dans les droites adaptées aux observations. Par exemple, $\mu = 22.300$ est trouvé (fig. 4) pour l'intervalle 10° à 22.5°. Au delà de 22.5°, une autre valeur de μ apparaît (7.700), qui elle-même cesse au delà de

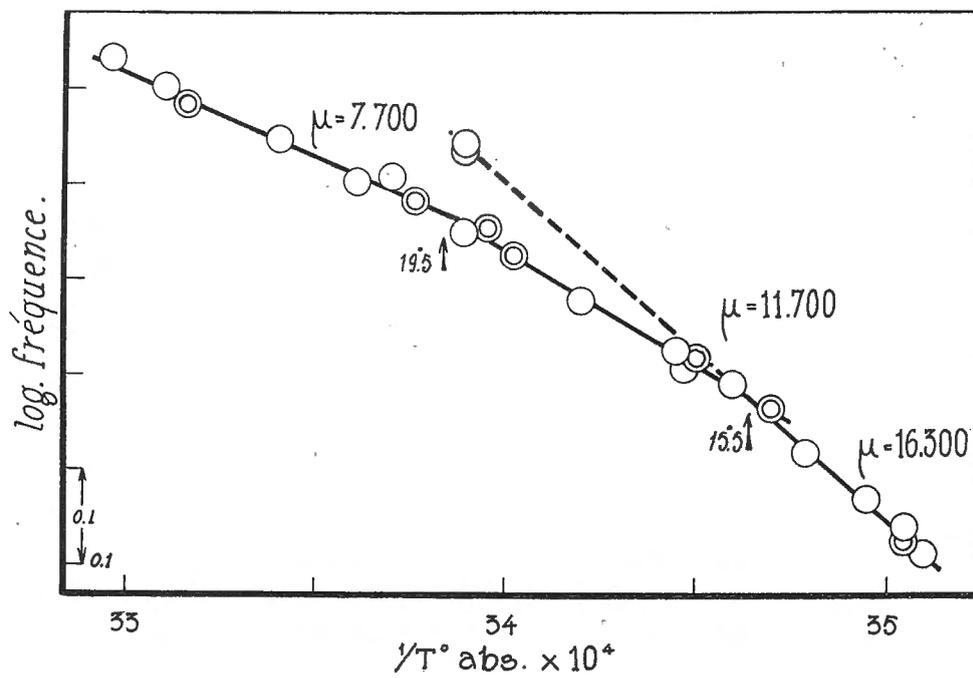
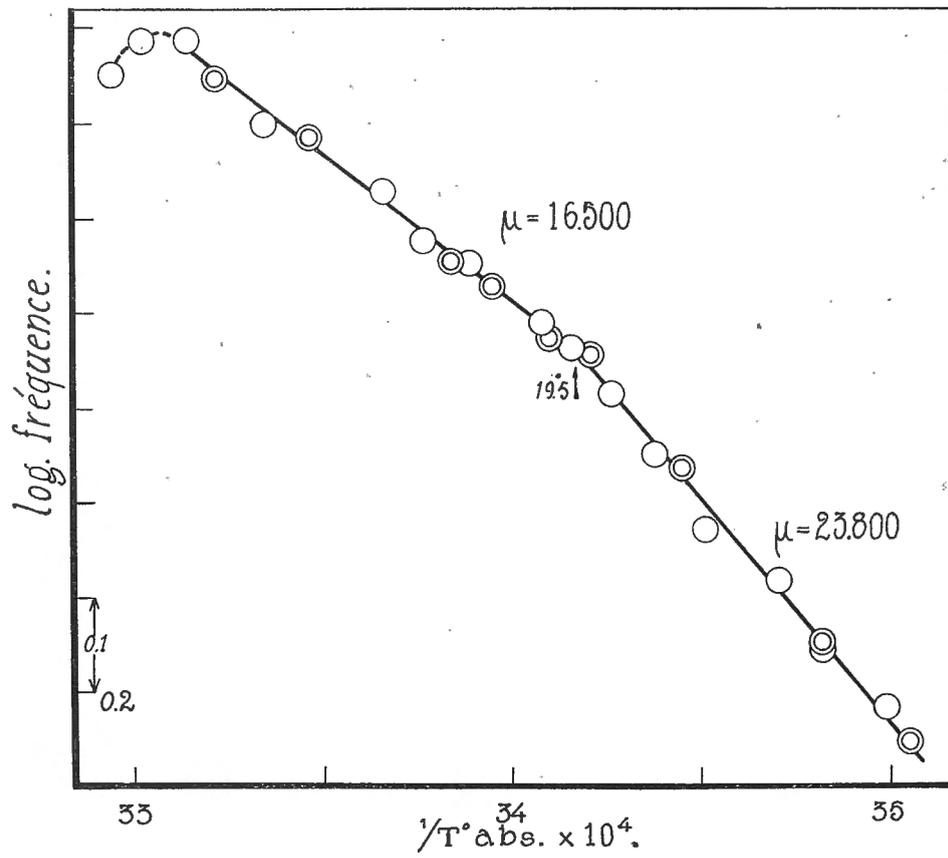


FIG. 5 et 6. — Voir figure 4.

30°. En d'autres termes, les valeurs de μ existent entre des limites de température en général bien nettes. Les températures où l'on passe d'une valeur de μ à une autre sont appelées ici températures critiques.

D'après les graphiques, ces températures sont 15°, 20°, 22.5°, et 30°, chacune de ces températures pouvant être à $\pm 0.5^\circ$. Elles ne se présentent pas toutes dans chacun des graphiques, mais, à quelques rares exceptions près (4 sur 84), la même valeur de μ ne couvre pas toute l'étendue usitée de l'échelle thermométrique. Ces quatre cas exceptionnels avaient les valeurs 11.200 (1 cas), 16.300 (2 cas), 22.800 (1 cas) pour μ . Peut-être faudrait-il ajouter 10° à cette même série de températures critiques : souvent, quand le cœur de l'Anomie est amené au-dessous de 10° il cesse de battre pendant des temps très longs, puis vient une série de battements à fréquence régulière et telle que la valeur observée correspond à un point de la ligne déterminant le μ trouvé au-dessus de 10°. Puis vient une nouvelle pause, et ainsi de suite.

Les pauses observées à basses températures sont beaucoup plus longues (2 à 15 minutes) que celles observées au-dessus de 10° et décrites précédemment; plus la température est basse et plus les pauses s'allongent. Elles sont accompagnées presque toujours d'une fermeture des valves.

Il faut se rappeler que la fréquence cardiaque envisagée ici est celle trouvée dans l'animal au repos et ayant les valves ouvertes.

Ces températures critiques sont du reste évidentes chez bon nombre d'activités cardiaques. Notons, en passant, que les auteurs précédemment cités et qui se sont occupés de la fréquence cardiaque chez les Lamellibranches confirment dans les données publiées ces mêmes températures critiques.

Koch, par exemple, note la régularité du rythme dans l'intervalle 14°-23°, puis, à partir de 23°, un changement marqué dans l'accélération de ce rythme jusqu'à 30°, où des irrégularités deviennent apparentes. Notons que le point correspondant à la température de 23° est décidément bas, en analogie avec la variation statistique plus grande dans les observations faites à températures critiques. Knoll (1893) avait déjà trouvé à 30° une altération marquée du processus cardiaque indiqué par un changement dans le volume du ventricule. Dans l'intervalle 20° à 30°, il trouve une zone de températures où le même caractère explosif de la complétion de la diastole se manifeste de façon constante, différente du type de diastole dans les autres intervalles.

Rywosch (1905) observe au-dessus de 30° l'apparition d'irrégularités et d'arrêts diastoliques.

Notons, enfin, que plusieurs des diagrammes publiés par Crozier (1926) montrent encore l'existence de températures critiques aux points où les observations présentes les localisent.

Facteurs affectant la valeur de μ .

Le fait de rencontrer chez différents organismes des valeurs différentes pour μ soulève immédiatement le problème d'isoler les facteurs affectant cette caracté-

ristique de température. Il est important de se rappeler que ces valeurs diverses ont été obtenues dans des conditions expérimentales aussi semblables que possible, tous efforts étant faits pour éliminer ce qu'on pourrait dénommer variation accidentelle. Parmi les facteurs auxquels on songe en premier lieu se trouvent : âge, durée du séjour au laboratoire, conditions nutritives, traitements antérieurs à la période d'observation, peut-être les conditions de marée (très douteux), etc. Certains de ces agents pouvant affecter la fréquence et secondairement la valeur de μ sont virtuellement impossibles à analyser en détail : par exemple, les antécédents à la période d'observation. On peut supposer avec une probabilité raisonnable que les cages contenant les lames, placées toutes au même endroit (distantes au maximum d'un mètre les unes des autres), doivent être soumises aux mêmes conditions de nourriture, lumière, aération, température, etc. On peut évidemment objecter que les conditions du micro-milieu correspondant à chacun des animaux peuvent être très diverses en même temps; mais il est probable aussi que ces micro-milieus sont distribués au hasard et qu'ils changent au hasard aussi, avec ce résultat que les conditions diverses auront dû affecter uniformément toute la population.

Parmi les facteurs susceptibles d'un traitement analytique autre que spécifique : âge, nutrition, séjour au laboratoire et échanges gazeux, sont les seuls aisément attaqués.

Age.

Au cours de ce travail, des animaux « âgés » de 8 à 75 jours, plus la courte durée larvaire libre, ont été employés. Les cages étant examinées tous les jours et la distribution des Anomies fixées étant connue par un protocole, il était possible de déterminer le moment de fixation avec une précision suffisante.

On constate à l'examen répété des mêmes individus que le rythme cardiaque semble décliner avec l'âge, rapidement d'abord, plus lentement ensuite, pour atteindre asymptotiquement une valeur virtuellement constante au bout de 25 à 35 jours après la fixation. De très jeunes exemplaires, « vieux » de 8 à 15 jours (c'est-à-dire fixés et observés depuis ce temps), ont souvent un rythme particulièrement rapide.

Le même individu observé à divers moments montre les fréquences suivantes à la température de 22.5° (tableau IV).

TABLEAU IV

8 jours.	66.1 batt/min.	$\mu = 16.320$
13 jours.	57.2 id. id.	$\mu = 16.480$
23 jours.	45.6 id. id.	$\mu = 16.400$
33 jours.	43.2 id. id.	$\mu = 16.210$
40 jours.	40.2 id. id.	$\mu = 16.460$
54 jours.	40.6 id. id.	$\mu = 16.190$
71 jours.	40.0 id. id.	$\mu = 16.510$

30°. En d'autres termes, les valeurs de μ existent entre des limites de température en général bien nettes. Les températures où l'on passe d'une valeur de μ à une autre sont appelées ici températures critiques.

D'après les graphiques, ces températures sont 15°, 20°, 22.5°, et 30°, chacune de ces températures pouvant être à $\pm 0.5^\circ$. Elles ne se présentent pas toutes dans chacun des graphiques, mais, à quelques rares exceptions près (4 sur 84), la même valeur de μ ne couvre pas toute l'étendue usitée de l'échelle thermométrique. Ces quatre cas exceptionnels avaient les valeurs 11.200 (1 cas), 16.300 (2 cas), 22.800 (1 cas) pour μ . Peut-être faudrait-il ajouter 10° à cette même série de températures critiques : souvent, quand le cœur de l'Anomie est amené au-dessous de 10° il cesse de battre pendant des temps très longs, puis vient une série de battements à fréquence régulière et telle que la valeur observée correspond à un point de la ligne déterminant le μ trouvé au-dessus de 10°. Puis vient une nouvelle pause, et ainsi de suite.

Les pauses observées à basses températures sont beaucoup plus longues (2 à 15 minutes) que celles observées au-dessus de 10° et décrites précédemment; plus la température est basse et plus les pauses s'allongent. Elles sont accompagnées presque toujours d'une fermeture des valves.

Il faut se rappeler que la fréquence cardiaque envisagée ici est celle trouvée dans l'animal au repos et ayant les valves ouvertes.

Ces températures critiques sont du reste évidentes chez bon nombre d'activités cardiaques. Notons, en passant, que les auteurs précédemment cités et qui se sont occupés de la fréquence cardiaque chez les Lamellibranches confirment dans les données publiées ces mêmes températures critiques.

Koch, par exemple, note la régularité du rythme dans l'intervalle 14°-23°, puis, à partir de 23°, un changement marqué dans l'accélération de ce rythme jusqu'à 30°, où des irrégularités deviennent apparentes. Notons que le point correspondant à la température de 23° est décidément bas, en analogie avec la variation statistique plus grande dans les observations faites à températures critiques. Knoll (1893) avait déjà trouvé à 30° une altération marquée du processus cardiaque indiqué par un changement dans le volume du ventricule. Dans l'intervalle 20° à 30°, il trouve une zone de températures où le même caractère explosif de la complétion de la diastole se manifeste de façon constante, différente du type de diastole dans les autres intervalles.

Rywosch (1905) observe au-dessus de 30° l'apparition d'irrégularités et d'arrêts diastoliques.

Notons, enfin, que plusieurs des diagrammes publiés par Crozier (1926) montrent encore l'existence de températures critiques aux points où les observations présentes les localisent.

Facteurs affectant la valeur de μ .

Le fait de rencontrer chez différents organismes des valeurs différentes pour μ soulève immédiatement le problème d'isoler les facteurs affectant cette caracté-

ristique de température. Il est important de se rappeler que ces valeurs diverses ont été obtenues dans des conditions expérimentales aussi semblables que possible, tous efforts étant faits pour éliminer ce qu'on pourrait dénommer variation accidentelle. Parmi les facteurs auxquels on songe en premier lieu se trouvent : âge, durée du séjour au laboratoire, conditions nutritives, traitements antérieurs à la période d'observation, peut-être les conditions de marée (très douteux), etc. Certains de ces agents pouvant affecter la fréquence et secondairement la valeur de μ sont virtuellement impossibles à analyser en détail : par exemple, les antécédents à la période d'observation. On peut supposer avec une probabilité raisonnable que les cages contenant les lames, placées toutes au même endroit (distantes au maximum d'un mètre les unes des autres), doivent être soumises aux mêmes conditions de nourriture, lumière, aération, température, etc. On peut évidemment objecter que les conditions du micro-milieu correspondant à chacun des animaux peuvent être très diverses en même temps; mais il est probable aussi que ces micro-milieus sont distribués au hasard et qu'ils changent au hasard aussi, avec ce résultat que les conditions diverses auront dû affecter uniformément toute la population.

Parmi les facteurs susceptibles d'un traitement analytique autre que spéculatif : âge, nutrition, séjour au laboratoire et échanges gazeux, sont les seuls aisément attaqués.

Age.

Au cours de ce travail, des animaux « âgés » de 8 à 75 jours, plus la courte durée larvaire libre, ont été employés. Les cages étant examinées tous les jours et la distribution des Anomies fixées étant connue par un protocole, il était possible de déterminer le moment de fixation avec une précision suffisante.

On constate à l'examen répété des mêmes individus que le rythme cardiaque semble décliner avec l'âge, rapidement d'abord, plus lentement ensuite, pour atteindre asymptotiquement une valeur virtuellement constante au bout de 25 à 35 jours après la fixation. De très jeunes exemplaires, « vieux » de 8 à 15 jours (c'est-à-dire fixés et observés depuis ce temps), ont souvent un rythme particulièrement rapide.

Le même individu observé à divers moments montre les fréquences suivantes à la température de 22.5° (tableau IV).

TABLEAU IV

8 jours.	66.1 batt/min.	$\mu = 16.320$
13 jours.	57.2 id. id.	$\mu = 16.480$
23 jours.	45.6 id. id.	$\mu = 16.400$
33 jours.	43.2 id. id.	$\mu = 16.210$
40 jours.	40.2 id. id.	$\mu = 16.460$
54 jours.	40.6 id. id.	$\mu = 16.190$
71 jours.	40.0 id. id.	$\mu = 16.510$

Néanmoins, malgré cette variation apparente de la fréquence, il est à remarquer que la valeur de μ ne change pas de façon significative. Pour le groupe de sept séries d'observations, la moyenne des μ est de 16.370 ± 97 . Les déviations de la moyenne sont donc sans importance, car aucune n'atteint un ordre de grandeur de deux fois l'erreur probable. En d'autres termes, la différence existant entre la fréquence cardiaque à âge et température déterminés et la fréquence « asymptotique » ⁽¹⁾ à cette même température représente pour l'âge considéré un pourcentage constant de la fréquence asymptotique, pourcentage qui reste constant dans toute la zone des températures considérées.

Quant à la température critique déterminée par l'intersection de deux droites dans les graphiques, elle est pour les sept séries 19.7° , les variations extrêmes étant $+0.7^\circ$ et -0.3° .

Deux individus observés à diverses reprises et ayant fourni les $\mu = 11.200$ (n° 1) et 16.300 (n° 2) ont modifié leur rythme normal spontanément.

Le n° 1, observé au 30^e jour, donne $16.200 \pm$; au 40^e jour, même valeur. Le n° 2, examiné aux 46^e, 54^e et 71^e jours, a fourni à chacun de ces examens une fréquence correspondant à $23.100 \pm$.

Il est évident qu'on ne peut attribuer avec certitude ce changement à l'âge. Tout au plus peut-on fixer le moment de la modification en terme de « jours ».

En résumé, par l'examen de ce cas et d'autres étudiés, mais non rapportés ici, nous devons conclure que l'âge n'est pas le facteur déterminant les changements de μ .

Nutrition et séjour au laboratoire.

Pour autant que je sache, aucune donnée quantitative n'a été publiée concernant la nutrition d'*Anomia*. Tout au plus peut-on juger par analogie avec ce qui est connu pour des formes voisines telles que *Pecten* et *Ostrea*.

Je n'ai pu établir aucune expérience de grande envergure sur la nutrition d'*Anomia*, attendu que c'est la question « croissance » plutôt que « nutrition » qui m'a amené à considérer ce point de vue.

D'un autre côté, un cas remarquable de modification d'activité par nutrition chez un Mollusque a été signalé par Crozier et Libby (1925) : *Limax maximus* passe d'un état de phototropisme négatif à une indifférence photique quand on introduit dans le tube digestif de l'animal une petite quantité d'une solution de dextrose. La disparition de la réaction phototropique est temporaire : au bout de 48 heures, l'animal réagit de nouveau comme avant l'ingestion. De plus, Crozier et Stier (1926) ont étudié le comportement thermique du cœur de ces mêmes animaux avant et après ingestion de dextrose; ils ont noté un changement abrupt dans la valeur de la caractéristique de température, la faisant passer de

⁽¹⁾ Nous désignons ici par « fréquence asymptotique » celle atteinte au point le plus bas de la courbe unissant fréquence cardiaque et âge.

11.500 à 16.200-16.500, valeur qui persiste pendant un jour ou plus, pour revenir au 4^e jour à 11.200. En fait, sans préjuger de l'origine de la contraction cardiaque (myo- ou neurogénique) et sans intervention opérative, il leur fut possible d'altérer réversiblement le rythme du cœur.

L'organisme étudié ici a été soumis à des expériences analogues pour déterminer si ce changement était associé à la « personnalité » de *Limax* ou s'il était beaucoup plus important du point de vue théorique : celui de changer l'un des processus physico-chimiques contrôlant le rythme cardiaque. En d'autres termes, sans intervenir chirurgicalement et sans modifier l'existence normale de l'organisme, est-il possible ici aussi de changer le rythme cardiaque par addition de dextrose. Si telle chose était faisable, on aurait là évidemment un moyen précieux pour détecter par l'intermédiaire de l'incrément thermique le type de l'une des réactions physico-chimiques impliquées dans la contraction cardiaque.

Sur des bases théoriques, élaborées en chimie pure, O. F. Rice (1923) avait déjà attiré l'attention sur le fait que des réactions chimiques apparemment d'un même type général par exemple catalysées par H^+ ou OH^- donnent le même incrément thermique; ce qui conduit à penser que la valeur de l'incrément thermique doit être liée spécifiquement à la présence de ce catalyseur.

Réciproquement, on doit pouvoir — dans certaines limites — déterminer le type de catalyseur contrôlant une réaction par la grandeur de l'incrément thermique de cette réaction. Le même raisonnement doit pouvoir être appliqué au cas où l'on a affaire à une chaîne de réactions, car dans une telle chaîne, le processus le plus lent doit imprimer sa caractéristique à l'ensemble. L'incrément thermique nous donne donc une indication sur le facteur limite (limiting factor de Blackman). S'il est possible ultérieurement de le modifier, les résultats sont encore plus intéressants.

Les essais furent tentés dans la seconde quinzaine d'août avec des individus d'*Anomia* bien développés. Les solutions de dextrose dans l'eau de mer ont été faites à 0.99 % ou 0.05 M et 1.98 % ou 0.1 M. Des solutions plus concentrées ont été essayées jusqu'à 0.2 M; malheureusement, un effet osmotique entre en jeu : des solutions hypertoniques ayant une action dépressive, des solutions hypotoniques étant au contraire accélérantes. Pour éviter que la concentration de dextrose soit trop rapidement abaissée, il fut pris soin de présenter le sucre, sous forme d'un courant d'eau de mer dextrosée, dans la chambre d'observation (50 ml. par heure).

Les premiers essais ne donnèrent aucun résultat : nul changement dans la valeur des incréments notés (11.300 et 23.000).

Un nouvel essai avec trois individus gardés au laboratoire depuis une huitaine de jours dans un courant continu d'eau a été beaucoup plus indicatif. Deux individus donnaient des valeurs de $\mu = 11.200$ (n° 1) et 11.600 (n° 2), le troisième une valeur de 16.400 (n° 3).

Après deux heures de circulation d'eau de mer dextrosée, un examen rapide

a montré un rythme différent chez tous ces animaux. Les battements étaient vigoureux et rapides, quoique de fréquences différentes pour chacun d'eux.

Les valeurs de μ après « nutrition » au moyen de dextrose étaient de 16.200 (n° 1)-16.500 (n° 2)-16.280 (n° 3).

L'individu n° 1, examiné le lendemain, présente la même valeur de μ (16.200 +); l'individu n° 3, examiné le surlendemain, donne une valeur de 16.400. Les trois organismes ont été examinés ensemble cinq jours après la première détermination : les μ suivants sont trouvés : n° 1 11.400, n° 2 11.480, n° 3 16.300.

Il est intéressant de remarquer qu'aucune modification de l'insensibilité photique n'accompagne ce changement dans le rythme cardiaque (à l'instar de *Limax*).

Entre-temps, les deux individus d'*Anomia* qui avaient été soumis aux premiers essais sans résultats avaient été gardés au laboratoire selon la technique habituelle.

Examinés neuf jours après la première série d'observations, les μ trouvés maintenant sont de 11.400 et 16.140, indiquant par là que le fait de confiner les organismes dans un courant d'eau de mer filtrée ⁽¹⁾ et distribuée par la canalisation du laboratoire a modifié notablement ces animaux, ainsi que le montre le changement de la fréquence cardiaque. Selon toute vraisemblance, le changement est dû, non à l'introduction de substances telles que métaux lourds, etc., mais bien à l'enlèvement de quelque chose, soit nourriture (microplancton) enlevée par le tamisage de l'eau, soit substance présente dans l'eau de mer normale essentielle à la nutrition. Quelle est cette substance? Rien ne permet d'en indiquer même vaguement la nature. Il est à noter néanmoins que l'addition de dextrose à l'eau de mer rétablit le μ de 23.100 qui avait été modifié. Ceci ne veut pas dire évidemment que la substance enlevée est du dextrose. Mais il est possible que l'élément enlevé est définitivement associé avec la nourriture de l'organisme. Il est à noter aussi que dans ce même ordre d'idées, trois individus, gardés au laboratoire pendant une dizaine de jours et donnant un $\mu = 11.300 \pm$, ont montré des valeurs de $16.200 \pm$ et $23.200 \pm$ après un retour de 48 heures dans l'eau de mer, dans les cages de garde à l'emplacement habituel.

Cette modification de la valeur de μ n'est cependant pas toujours trouvée chez des organismes gardés au laboratoire; certains d'entre eux, même après trois semaines de séjour dans le courant d'eau de mer distribuée dans le laboratoire,

⁽¹⁾ Les pompes à revêtement de plomb durci, puisant l'eau de mer pour la station, sont munies à leur entrée de filtres en feuilles de plomb percées d'ouvertures de 10 mm. de diamètre; ces filtres sont nettoyés chaque jour. L'eau est alors envoyée par une canalisation en plomb dans des réservoirs en béton paraffiné et distribuée par simple pression hydrostatique dans les divers laboratoires. Les réservoirs sont de capacité relativement faible, de façon à ne pas accumuler de l'eau pour un temps considérable. Pendant l'été l'eau est ainsi virtuellement de l'eau fraîchement pompée.

montrent la même fréquence que celle observée au moment de leur amenée au laboratoire. On peut donc conclure que dans certaines conditions, encore mal définies, la fréquence cardiaque normale fait place à une autre souvent plus réduite, donnant une valeur de μ différente, quand l'animal est gardé pour un temps plus ou moins long au laboratoire.

De plus, le retour au milieu habituel ou l'addition de faibles quantités de dextrose à l'eau de mer peuvent rétablir rapidement la fréquence et le μ initiaux. Le fait que le passage d'une valeur de μ à une autre est toujours abrupt et sans valeurs intermédiaires fait penser que la fréquence observée après un séjour au laboratoire est déterminée par un autre agent contrôlant (catalyseur?), présent normalement, mais dont l'action est normalement masquée par la réaction dont le coefficient de vitesse détermine l'allure générale de la chaîne de réactions.

Echanges gazeux.

L'effet du CO_2 s'accumulant dans l'eau de mer a déjà été décrit. Il est essentiellement un effet d'acidité qui peut être reproduit au moyen de HCl.

L'aération par un courant d'oxygène pur a été décrite également : augmentation d'amplitude et de fréquence des battements. Le passage d'eau de mer saturée en air a peu d'effet spécial; tout au plus peut-on noter une augmentation d'amplitude et de fréquence analogue à l'effet de passage d'eau saturée en oxygène, mais à une échelle réduite.

Quand on se sert d'eau de mer désaérée au moyen de la trompe à vide, l'effet obtenu est d'abord décevant : pendant une à trois heures, le rythme cardiaque se maintient normal. Après ce temps on observe un ralentissement progressif des battements, l'extinction du rythme pouvant demander jusqu'à cinq à six heures de séjour dans une eau de mer sans oxygène (ou à tension d'oxygène extrêmement faible). Tout se passe comme si le cœur était capable de maintenir son rythme normal anaérobiquement aux dépens de substances contenues dans l'organisme (glycogène ?); puis, quand la quantité de réserve diminue ou que la vitesse de transformation tombe graduellement, le rythme diminue également. La relation de « fréquence » à « temps » n'est pas une simple hyperbole, mais présente au début une période de chute plus lente que ne le voudrait cette courbe.

Un cœur dont la fréquence a été abaissée de 30 % de sa fréquence initiale peut être ramené, au bout de 20 à 40 minutes, à cette fréquence initiale, par passage d'eau saturée en air ou par un courant d'oxygène barbotant dans l'eau de la cuve d'observation.

La fréquence étant variable avec la durée de séjour dans l'eau sans oxygène, il n'a pas été possible de déterminer la valeur de μ dans ces conditions.

Variation spontanée de la fréquence cardiaque.

En dehors des facteurs envisagés dans les sections précédentes, un autre type de variation de la fréquence a été observé plusieurs fois. Il est essentielle-

ment caractérisé par un changement spontané et soudain dans le rythme normal, sans qu'aucune cause apparente ne soit visible ou connue.

Les quatre graphiques de la figure 7 représentent les diverses variations observées dans ce changement spontané.

Il se dégage de ces graphiques que dans les divers cas observés la valeur de μ peut changer *soudainement*. Néanmoins, la nouvelle valeur est une des quatre

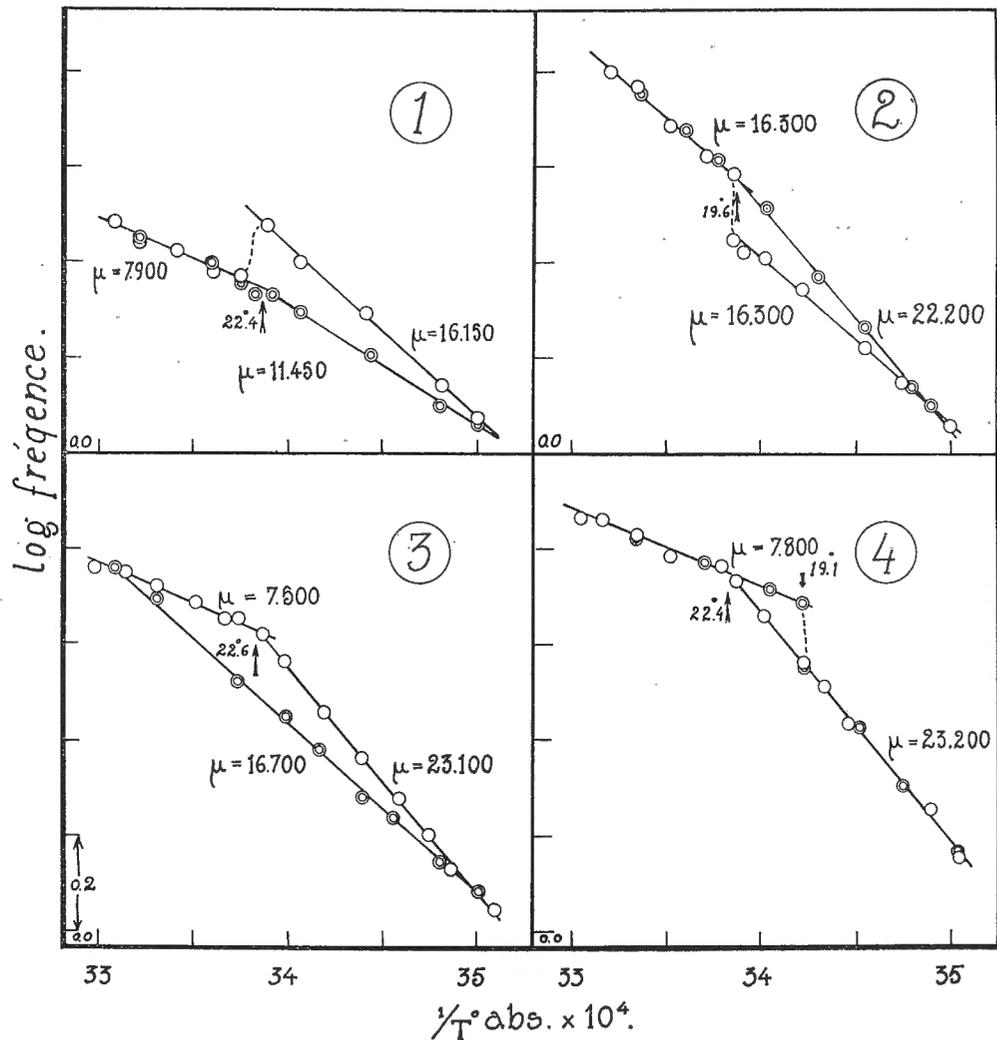


FIG. 7. — Graphiques 1, 2, 3 et 4 illustrant les changements spontanés de μ .

valeurs trouvées précédemment pour le rythme normal. Parfois, comme dans le graphique 2 de la figure 7, la variation peut se faire sans changement dans la valeur de μ ; seule la valeur absolue de la fréquence varie (cf. les points obtenus dans la série des températures ascendantes). Dans d'autres cas, la fréquence (graphique 1, fig. 7) peut être soudainement diminuée.

Dans d'autres cas encore, une forme d'hystérésis semble exister (graphique 3, fig. 7). Après avoir soumis le cœur à la température la plus haute dans cette série d'observations (30.2°), on constate que la fréquence observée dans la série descendante de températures est décidément plus basse, sans présenter le changement observé à la température critique dans la série ascendante.

Enfin, dans le cas du graphique 4, fig. 7, on constate que la valeur de μ observée au-dessus de 22.4° dans la série ascendante des températures se maintient au retour, même à des températures inférieures à 22.4° (jusqu'à 19.1°), où une autre valeur de μ avait été obtenue dans la série ascendante. Puis, après qu'un nombre relativement large de pulsations avaient été comptées à cette température (19.1°), soudainement, un nouveau rythme devint apparent. Ce rythme était tel que le point correspondant dans le graphique tombe sur la ligne des observations de la série ascendante des températures.

Ce changement s'est fait sans aucune irrégularité : d'un rythme donné le cœur a passé au nouveau rythme, sans que rien eût permis de prédire le changement.

En rapport avec ces variations spontanées de la valeur de μ , il est important de noter qu'elles se présentent toujours aux environs des températures désignées précédemment comme critiques.

Ce changement de μ à ces températures est spécialement intéressant par le fait que ces températures critiques sont considérées comme les points de passage d'une réaction dominante à une autre, dans le contrôle de la chaîne de processus. Si nous avons, par exemple, une série de réactions liées les unes aux autres selon le schéma $A \xrightarrow{k_1} B \xrightarrow{k_2} C$, où k_1 et k_2 sont les constantes de vitesse de réaction, la vitesse de l'ensemble de la chaîne de réactions sera évidemment conditionnée par la réaction ayant à la température considérée la vitesse la plus faible. Or, si ces réactions sont affectées différemment par un changement de température (c'est-à-dire si elles ont des μ de valeurs différentes), il est évident que si nous soumettons toute la chaîne de processus à une autre température, nous pouvons avoir transféré le contrôle de la chaîne d'une réaction à une autre.

Que dans certains cas une réaction puisse continuer à être dominante, même en dehors de sa zone propre de température, est démontré par le graphique 4 de la figure 7. Mais il reste néanmoins établi que dans cette zone anormale de température cette dominante est instable et, pour une raison inconnue, elle peut céder le pas soudainement à la réaction ayant la caractéristique propre à cette zone. En fait, le changement est souvent étonnamment brusque et fait songer à la rupture d'un équilibre métastable.

D'autre part, le fait d'amener l'organisme à une température élevée ne peut pas toujours être rendu responsable pour ce changement de valeur de la caractéristique. En effet, si les graphiques 3 et 4 (fig. 7) font songer à cette possibilité, il faut remarquer aussi que dans les graphiques 1 et 2 (fig. 7) ces changements sont survenus avant d'avoir amené les organismes à haute température. On doit

donc conclure que ces changements spontanés de μ reflètent essentiellement des modifications réelles survenues dans les réactions déterminant la fréquence cardiaque; que ces modifications prennent place aux voisinages des températures critiques et qu'elles sont, selon toute apparence, dues au remplacement d'une réaction déterminante par une autre jusque-là masquée.

Il est à noter enfin que la variation statistique des observations est en général maximale à ces mêmes températures critiques, visant ainsi encore à cette instabilité dont il a été question précédemment.

Cette variation est susceptible d'un traitement détaillé (qui sera publié ailleurs), étant donnée la remarquable consistance des observations. Tout au plus doit-on signaler ici que la latitude de variation est, elle aussi, caractéristique pour la zone de température et que la distribution des points d'observations aux températures critiques est hautement significative de leur existence et de leur signification.

CONCLUSIONS

Employant une méthode aisée de récolte d'un organisme transparent, *Anomia simplex*, et observant dans des conditions définies et contrôlées (première partie), il a été possible d'analyser en détail certains aspects du rythme cardiaque de ce Lamellibranche. La seconde partie s'occupe alors du processus cardiaque. Le cycle cardiaque, constitué par une contraction du puissant ventricule, suivie d'une contraction simultanée des deux oreillettes, les deux contractions étant séparées par une courte pause, est caractérisé par les éléments: fréquence et amplitude. En règle générale, à température constante ces deux éléments sont remarquablement constants chez l'organisme quiescent, à valves bien entr'ouvertes.

L'existence d'arrêts spontanés dans la suite des contractions est reconnue, sans avoir pu déceler de cause extérieure apparente.

Afin d'analyser certains aspects de la contraction, le cœur peut être isolé, en prenant soin de disséquer et de placer le muscle isolé, soit dans de l'eau de mer neutralisée, soit dans un milieu artificiel composé des chlorures de Na, K, Ca et Mg, et à réaction neutre également. Dans ces conditions, le muscle se contracte spontanément, mais avec une fréquence moindre que celle montrée par le cœur *in situ*. Les quatre sels sont nécessaires à l'entretien du rythme spontané régulier. L'omission d'un des quatre sels conduit toujours à un arrêt. L'effet individuel des ions est représenté en un tableau résumé (tableau II). Il montre qu'en général le cœur d'*Anomia* est intermédiaire dans ses réactions entre le muscle à fibre lisse et le muscle cardiaque du vertébré, ayant plus d'analogies néanmoins avec le muscle lisse. Le cœur isolé d'*Anomia* a une existence autonome doublée ou plus, si l'on ajoute du dextrose à l'eau de mer neutralisée. Selon toute apparence, le cœur isolé est capable de métaboliser le dextrose en solution extemporanée dans l'eau de mer neutralisée.

En rapport avec l'étude des réactions du cœur isolé aux substances pharmacodynamiques habituelles il n'a été possible de mettre en évidence qu'un seul système de fibres nerveuses cardiaques : inhibitrices. Les substances étudiées pour leur action pharmacodynamique sont l'atropine, la pilocarpine, la nicotine, la strychnine, la caféine et l'épinéphrine. Il est à noter que le tissu cardiaque détermine une oxydation caractéristique de l'épinéphrine et légèrement aussi de la caféine. Les effets de ces substances sont résumés en un tableau (tableau III). Apparemment, les lieux d'action de ces substances sont le muscle cardiaque et les filets nerveux l'innervant plutôt que les ganglions périphéraux ou viscéraux.

La troisième partie s'occupe de la relation « fréquence-température ». Après une revue sommaire de la littérature concernant cette relation chez les Lamelli-branches, les observations personnelles sont traitées. Il ressort de ces observations que l'équation d'Arrhénius est suivie avec une très grande précision. Les valeurs de la caractéristique de température ou incrément thermique critique (μ) trouvées au cours de cette série de plus de 80 déterminations complètes (mettant en expérimentation une cinquantaine d'animaux à divers âges) sont 7.700, 11.200, 16.300 et 22.800. Une, deux ou trois valeurs peuvent être trouvées chez un même animal, dans différents intervalles de température, délimités par les « températures critiques », c'est-à-dire 10°, 15°, 20°, 22.5° et 30° \pm 0.5°.

Parmi les facteurs affectant la valeur de μ , les conditions d'âge, de séjour au laboratoire, de nutrition et les échanges gazeux ont été étudiés. Apparemment, l'âge n'est pas un facteur déterminant un changement constant de la valeur de μ . Des individus gardés en observation plus de septante jours n'ont pas changé de valeur de μ . Deux individus ont modifié spontanément cette valeur, d'une façon permanente, sans que l'on puisse attribuer définitivement ce changement à l'âge.

Dans certaines conditions de « dénutrition », c'est-à-dire après avoir gardé les animaux au laboratoire pour une huitaine de jours au minimum, l'addition de dextrose à l'eau de mer (0.1 M) modifie les μ . Cet effet est réversible : il s'use avec le temps, mais autant qu'il a été donné de le voir, le changement est brusque : aucune valeur intermédiaire de μ n'est obtenue.

Cette modification de la valeur de μ après garde des animaux au laboratoire est, elle aussi, une de ces variations non prévisibles et dont la cause est obscure.

Les conditions d'échanges gazeux sont telles que le passage d'eau de mer saturée en oxygène ou en air augmente l'amplitude et la fréquence du rythme; l'oxygène surtout manifeste cet effet.

L'eau de mer privée d'oxygène ou d'air permet au rythme normal de se maintenir pendant une à trois heures, puis vient un ralentissement progressif des battements avec extinction du rythme après cinq ou six heures dans l'eau dés-aérée.

La dernière section de cette troisième partie s'occupe de la variation spontanée de la fréquence cardiaque, apparaissant dans des conditions apparemment constantes de milieu et sans excitants extérieurs.

Quatre types de variations sont décrits avec ou sans modification du μ .

Un cas « d'hystérésis » et un cas de persistance d'un rythme associé à une valeur de μ trouvé dans un intervalle différent de température sont dépeints. Aucune indication plausible concernant les origines de ces variations n'a été découverte.

Il ressort de tout ce qui précède que cet organisme est admirablement adapté à l'étude de la fonction cardiaque, dans des conditions définies et contrôlables. Il en ressort également que le muscle cardiaque de Lamellibranche occupe, par ses réactions, une situation intermédiaire entre le muscle lisse et le muscle cardiaque du vertébré, ayant des propriétés communes à chacune des deux catégories. Il offre de plus l'avantage de pouvoir être observé sans troubler l'intégrité de son fonctionnement, une condition souvent requise et susceptible d'être mise à profit dans l'étude d'autres aspects de la physiologie de ce même organisme.

REMERCIEMENTS

C'est avec la plus grande joie que l'auteur a résumé ici une longue série d'observations sur le rythme cardiaque d'*Anomia* et présente ce travail en hommage de profond respect à M. Paul Pelseneer.

L'auteur se souvient avec un vif plaisir des « marées » faites sous sa direction lors d'un séjour, déjà bien lointain, au Laboratoire de Wimereux (France), et lui est très vivement reconnaissant pour l'avoir guidé dans ses premiers contacts avec la faune des Mollusques marins.

Il désire exprimer également ses remerciements au D^r Robert T. Jackson, pour avoir attiré son attention sur la méthode de récolte des organismes expérimentaux.

Enfin, que le Prof^r M. H. Jacobs, Directeur du Marine Biological Laboratory à Woods Hole, Mass. U. S. A., veuille trouver ici l'expression de sa gratitude pour les nombreuses facilités de travail qu'il a bien voulu mettre à la disposition de l'auteur au cours des divers séjours au Laboratoire de Woods Hole.

Marine Biological Laboratory (Woods Hole, Mass. U. S. A.)

BIBLIOGRAPHIE

- CARLSON, A. J. (*Am. J. Physiol.*, 16 : 47, 1906; *Erg. d. Physiol.*, 8 : 771, 1909; *J. Gen. Physiol.*, 4 : 559, 1922.)
 CLARK, A. J., *Comparative Physiology of the Heart*, New York, 1927.
 CROZIER, W. J. (*J. Gen. Physiol.*, 7 : 123, 1924; 9 : 531, 1926.)
 CROZIER, W. J. et LIBBY, R. L. (*J. Gen. Physiol.*, 7 : 421, 1925.)
 CROZIER, W. J. et STIER, T. J. B. (*J. Gen. Physiol.*, 9 : 547, 1926.)

- CUSHNY, A. R., A Textbook of Pharmacology and Therapeutics, 10th. edit. (Revised by C. W. Edmunds and J. A. Gunn), Philadelphia, 1934.
- EVANS, L. C. (*Zeits. f. Biol.*, 59 : 397, 1912-1913.)
- FRÉDÉRICQ, L. (*Arch. Int. de Physiol.*, 14 : 126, 1914.)
- HEYMANS, C. (*Arch. Int. de Pharmacol. et Thérap.*, 28 : 337, 1924.)
- HOGBEN, L. T. (*Quart. J. Exp. Physiol.*, 15 : 263, 1925.)
- HOGBEN, L. T. et HOBSON, A. D. (*Brit. J. Exper. Biol.*, 1 : 487, 1924.)
- JACKSON, R. T. (*Science*, 11 : 230, 1888; *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, 4 : 277, 1890.)
- KNOLL, P. (*Sitzungsb. Akad. Wiss. Wien, Math.-Natf. Kl.*, Abt. 3, 102 : 387, 1893.)
- KOCH, W. (*Pflüger's Arch.*, 166 : 281, 1917.)
- LACAZE-DUTHIERS, H. (*Ann. Sc. Nat.*, 4^e série, 2 : 5, 1854.)
- LEWIS, W. C. Mc C. (*Brit. Ass. Rep.*, 394, 1915.)
- MARCELIN, R. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 158 : 116 et 407, 1914; *Ann. Phys.*, 3 : 120, 1915.)
- MINES, G. R. (*J. Physiol.*, 43 : 467, 1912.)
- NAVEZ, A. E. (*Bull. Cl. Sc. Acad. roy. Belg.*, 5^e série, 14 : 211, 1928; *Protoplasma*, 12 : 86, 1931.)
- RICE, J. (*Brit. Ass. Rep.*, 397, 1915.)
- RICE, O. F. (*J. Am. Chem. Soc.*, 45 : 2808, 1923.)
- RYWOSCH, D. (*Pflüger's Arch.*, 109 : 355, 1905.)
- STRAUB, W. (*Pflüger's Arch.*, 98 : 235, 1903.)
- TEN CATE, J. (*Arch. Néerl. Physiol.*, 8 : 43, 1923.)
- WILLEM, V. et MINNE, A. (*Mém. de l'Acad. roy. de Belg.*, 57, 1898.)
- YUNG, E. (*Arch. Zool. Exp. et Gén.*, 9 : 421, 1881.)
-

