Lyon. — Imp. PITRAT AINÉ, A. REY Succ., 4, rue Gentil. — 17911

898.

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON
Fasc. XXXIX

LES

FORMES ÉPITOQUES

ET L'ÉVOLUTION

DES CIRRATULIENS

PAR

Maurice CAULLERY et **Félix MESNIL**

Maître de Conférences de Zoologie
à l'Université de Lyon.

Chef de Laboratoire à l'Institut Pasteur
(Paris)

AVEC SIX PLANCHES HORS TEXTE EN NOIR ET EN COULEURS

PARIS
LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE et FILS
19, Rue Hautefeuille

LYON
A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR
Rue Gentil, 4

1898

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

EN VENTE

A LYON	A PARIS
Alexandre REY, Imprimeur-Éditeur	**Chez les Libraires spéciaux**
4, RUE GENTIL	SUIVANTS

Librairie Arthur ROUSSEAU, 14, rue Soufflot.

Histoire de la Compensation en droit Romain, par C. APPLETON, professeur à la Faculté de droit. *(Fasc. 21)* . . 7 fr. 50

Caractères généraux de la loi de 1884 sur les Syndicats professionnels; justification de cette loi; réformes possibles. Etude de législation industrielle, par R. GONNARD, docteur en droit, licencié ès lettres, secrétaire à la Société d'Economie Politique, avec une Préface de M. P. PIC, professeur à la Faculté de Droit. *(Fasc. 36)* . 3 fr.

Librairie Félix ALCAN, 108, boulevard Saint-Germain.

Lettres intimes de J.-M. Alberoni adressées au comte I. Rocca, ministre des finances du duc de Parme, et publiées d'après le manuscrit du collège de S. Lazaro Alberoni, par Emile BOURGEOIS, maître de conférences à l'École Normale, avec un portrait et deux fac-simile. *(Fasc. 8)* 10 fr.

Essai critique sur l'hypothèse des atomes dans la science contemporaine, par Arthur HANNEQUIN, professeur à la Faculté des Lettres *(Fasc. 14)* . . . . . 7 fr. 50

Saint Ambroise et la morale chrétienne au IVe siècle, par Raymond THAMIN, ancien maître de conférences à la Faculté des Lettres de Lyon, professeur au lycée Condorcet. *(Fasc 15)* . . . . . 7 fr. 50

La République des Provinces-Unies, la France et les Pays-Bas espagnols de 1630 à 1650, par A. WADDINGTON, professeur à la Faculté des Lettres.

Tome I (1630-42). 1 vol. *(Fasc. 18).* 6 fr.

Tome II (1642-50) avec deux portraits et une carte. 1 vol. *(Fasc. 31)* . . . . 6 fr.

Le Vivarais. Essai de Géographie régionale, par Louis BOURDIN, licencié ès lettres, diplômé d'Etudes supérieures d'Histoire et de Géographie, avec 20 gravures et 2 graphiques dans le texte *(Fasc. 37)* 6 fr.

Librairie Alphonse PICARD et Fils, 82, rue Bonaparte.

La doctrine de Malherbe d'après son commentaire sur Desportes, par Ferdinand BRUNOT, maître de conférences à la Faculté des Lettres de l'Université de Paris, avec 5 pl. hors texte. *(Fasc. 1er).* 10 fr.

Le Fondateur de Lyon, Histoire de L. Munatius Plancus, par M. JULLIEN, professeur à la Faculté des Lettres, avec une planche hors texte. *(Fasc. 9)* . . . . 5 fr.

La Jeunesse de William Wordsworth (1770-1798). Etude sur le « Prélude », par Emile LEGOUIS, professeur à la Faculté des Lettres. *(Fasc. 22).* . . . . . 7 fr. 50

Librairie Ernest LEROUX, 28, rue Bonaparte.

Phonétique historique et comparée du sanscrit et du zend, par P. REGNAUD, profes. à la Faculté des Lettres. *(Fasc. 19)* 5 fr.

L'évolution d'un Mythe. Açvins et Dioscures, par Charles RENEL, maître de conférences à la Faculté des Lettres de Besançon. *(Fasc. 24)* . . . . . 6 fr.

Études védiques et post-védiques, par Paul REGNAUD, professeur de sanscrit et de grammaire comparée à l'Université de Lyon. *(Fasc. 38).* . . . . . 7 fr. 50

Bharatîya-Nâtya-Çâstram, Traité de Bharata sur le théâtre, texte sanscrit, avec les variantes tirées de quatre manuscrits, une table analytique et des notes par Joanny GROSSET, professeur libre à la Faculté des Lettres. *(Fasc. 40).* . . . . . 15 fr.

Librairie GAUTHIER-VILLARS, 55, quai des Grands-Augustins.

Sur la théorie des équations différentielles du premier ordre et du premier degré, par Léon AUTONNE, ingénieur des Ponts et Chaussées, chargé de cours à la Faculté des Sciences. *(Fasc. 6).* . . . . 9 fr.

Recherches sur l'équation personnelle dans les observations astronomiques de passages, par F. GONNESSIAT, aide-Astronome à l'Observatoire, chargé d'un Cours complémentaire à la Faculté des Sciences. *(Fasc. 7).* . . . . . 5 fr.

Recherches sur quelques dérivés surchlorés du phénol et du benzène, par Etienne BARRAL, professeur agrégé à la Faculté de médecine *(Fasc. 17)* . . . . 5 fr.

LES

FORMES ÉPITOQUES

ET L'ÉVOLUTION DES CIRRATULIENS

Lyon. — Imprimerie A. Rey, 4, rue Gentil. — 1899.

Exemplaire N° 404

ANNALES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

Fasc. XXXIX

LES

FORMES ÉPITOQUES

ET L'ÉVOLUTION

DES CIRRATULIENS

PAR

Maurice CAULLERY et **Félix MESNIL**

Maître de Conférences de Zoologie
à l'Université de Lyon.

Chef de Laboratoire à l'Institut Pasteur
(Paris)

AVEC SIX PLANCHES HORS TEXTE EN NOIR ET EN COULEURS

PARIS
LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE et FILS
19, Rue Hautefeuille

LYON
A. REY, IMPRIMEUR-ÉDITEUR
Rue Gentil, 4

1898

ERRATA

Page :	ligne :	*lire :*	*au lieu de :*
6	avant-dernière	elles s'attaquent	elle s'attaque
64	26e	fig. C_1	fig. C
75	25e (de la note)	von Hibler	von Hibber
117	10e	*(80)*	*(87)*
136	8e	*(93)*	*(91)*
193	38e	G=550	G=...

A quatre ou cinq reprises le mot *palpe* est orthographié au féminin, par erreur de correction (l'usage constant attribue à ce mot le genre masculin, mais il est considéré comme féminin par le *Dictionnaire de l'Académie).*

Pl. I. — La lettre désignant les figures a été oubliée pour les figures placées au bas de la planche : à gauche, fig. B_1 ; et à droite, fig. B_2.

PRÉFACE

Parmi les particularités qu'offrent les Annélides, l'une des plus curieuses, au point de vue de la biologie générale, est certainement la métamorphose qui survient dans quelques familles, lors de la maturité sexuelle et qui, augmentant la mobilité de l'individu, favorise la dissémination de l'espèce. Ce sont surtout les Syllidiens et les Lycoridiens qui en ont fourni les exemples aujourd'hui classiques. Chez les Lycoridiens, ils consistent dans la transformation d'une *Nereis* en *Heteronereis*. Ehlers, l'un des premiers qui aient compris le phénomène, a désigné l'*Heteronereis* sous le nom de *forme épitoque*[1], la *Nereis* étant, par opposition, la *forme atoque*. Claparède, après lui, a employé de préférence, avec un sens légèrement différent, le terme de *phase épigame*, pour désigner la période où la transformation s'opère. Quoi qu'il en soit, l'épitoquie ou l'épigamie n'étaient connues jusqu'ici que dans des types de Polychètes à vie errante.

Nous avons été très surpris d'en trouver un exemple frap-

[1] Dans ce travail, nous emploierons toujours les mots *épitoque* et *atoque* avec le sens que leur attribue Ehlers. Une forme *épitoque* sera l'Annélide après métamorphose et sexuellement mûre. La forme *atoque* sera l'Annélide avant la métamorphose.

pant chez une Annélide tubicole, *Dodecaceria concharum* Œrst., de la famille de Cirratuliens. Les circonstances nous permettaient de récolter de nombreux matériaux de cette espèce, et nous nous sommes proposé l'étude détaillée de ses transformations.

Nous avons été amenés ainsi à constater, parallèlement aux changements extérieurs, des modifications internes non moins importantes et intéressantes pour la physiologie comparée. Mais surtout, nous avons été conduits à reconnaître que des individus extrêmement semblables dans leurs stades jeunes aboutissaient, suivant les cas, à des formes terminales très différentes. Nous avons pu distinguer ainsi trois séries d'individus : l'une A, évoluant jusqu'à son état final sans métamorphose, restant sédentaire, se reproduisant parthénogénétiquement et vivipare ; la seconde B, se métamorphosant en une forme épitoque nageuse ; la troisième C, aboutissant, elle aussi, à une forme épitoque, mais distincte et moins mobile que la précédente. Au lieu de l'espèce habituelle, monotype dans sa structure et son évolution, nous sommes donc arrivés à reconnaître ici un *polymorphisme évolutif*, à la fois morphologique et physiologique.

Or, l'histoire des Annélides offre déjà un exemple analogue, celui que Claparède a trouvé en étudiant l'épitoquie de *Nereis Dumerilii*, et on verra combien les résultats que nous avons obtenus sont parallèles aux siens. La dépendance ontogénique des diverses formes est restée sur bien des points incertaine pour *N. Dumerilii*. Nous ne nous dissimulons pas que, pour *Dodecaceria*, nous laissons aussi des lacunes de cet ordre. Dans l'un et l'autre cas, elles tiennent aux difficultés matérielles. Nous avons dû nous contenter d'observer isolément des indi-

vidus extrêmement nombreux, à des stades aussi voisins que possible. Il aurait fallu compléter ces données en faisant, à partir de l'œuf, des éducations nombreuses d'individus des diverses formes, des cultures pures en quelque sorte, afin de saisir les rapports de ces formes et leurs transformations les unes dans les autres. Cela aurait exigé, pour être tenté, sinon pour être obtenu, une installation matérielle qui nous manquait.

Nous avons été naturellement amenés à chercher d'autres exemples des mêmes phénomènes chez les divers Cirratuliens. Dans des espèces que nous avons pu directement observer, ou d'après les renseignements bibliographiques, nous avons constaté l'existence de transformations analogues, chez plusieurs représentants de cette famille. Leur interprétation conduit à préciser, dans une certaine mesure, la voie qu'a suivie l'évolution chez ces Annélides. Ici encore, si, au lieu de relever des indications dans les mémoires, nous avions pu toujours observer directement, la moisson eût été bien plus abondante.

Enfin, à la lumière des résultats obtenus, nous avons passé en revue les faits de même ordre, ou présentant avec eux une analogie, soit morphologique, soit physiologique, qu'offre le reste des Annélides.

La lecture de ce travail ravivera, espérons-le, l'impression que ces phénomènes intéressants sont encore trop peu étudiés, et que, dans des circonstances favorables à l'accumulation des matériaux, on peut assez facilement augmenter beaucoup nos connaissances, relativement à eux. Leur intérêt, au surplus, dépasse le groupe des Annélides, car ils conduisent immédiatement à aborder des problèmes de physiologie générale, de polymorphisme de l'espèce ou de rapports phylogéniques entre les espèces et même entre les groupes et les familles.

D'après les considérations qui précèdent, il était naturel de diviser ce mémoire en trois parties.

Dans la première, nous étudions l'évolution de *Dodecaceria concharum*.

Dans la seconde, nous recherchons les phénomènes d'épitoquie chez les autres Cirratuliens et examinons les affinités des divers genres.

Dans la troisième, nous comparons, d'ensemble, les phénomènes plus ou moins liés à l'épitoquie chez les Annélides.

Nous nous faisons un plaisir de remercier ici les naturalistes qui nous ont procuré des matériaux provenant de diverses localités : MM. Sauvageau, Corbière, Fauvel, de Saint-Joseph, von Marenzeller. M. Monticelli, qui s'était lui-même occupé de *Dodecaceria*, a eu l'obligeance de nous adresser quelques fragments de cette Annélide, provenant de Porto-Torrès (Sardaigne) et a bien voulu mettre à notre disposition des dessins qu'il en avait faits.

Nous remercions aussi tout particulièrement notre ami, M. M. Siedlecki, qui a eu l'amabilité de peindre pour nous les aquarelles jointes à ce mémoire.

Omonville-la-Petite (Manche), août 1898.

LES

FORMES ÉPITOQUES

ET L'ÉVOLUTION DES CIRRATULIENS

PREMIÈRE PARTIE

ÉVOLUTION DE *DODECACERIA CONCHARUM*

CHAPITRE PRÉLIMINAIRE

HABITAT. — MARES A *LITHOTHAMNION* DE LA HAGUE

Il nous semble utile, avant de faire une étude détaillée de *Dodecaceria*, de décrire son habitat dans la région où nous l'avons observé, c'est-à-dire aux environs de Cherbourg (Manche). La région de la Hague, à l'extrémité N.-O. du Cotentin, est une côte très découpée qui, à marée basse, est bordée par une ceinture à peu près continue et souvent très large de rochers résistants granitoïdes ou schisteux ; dans les nombreuses cavités qu'ils présentent, persistent, après que la mer s'est retirée, des mares plus ou moins complètement tapissées par un enduit rose violacé ; ce revêtement est une algue calcaire, le *Lithothamnion polymorphum*, qui, suivant les conditions d'exposition au flot, prend des aspects variés ; ici il forme une croûte assez unie pouvant atteindre 4-5 centimètres d'épaisseur, appliquée par toute sa base à la roche ; là, dans les points plus battus, sa surface est plus tourmentée, son

adhérence moins régulière. C'est dans la partie moyenne de la zone des marées qu'il est le mieux développé ; plus haut et plus bas, il ne forme que des taches rares et minces.

Les mares à *Lithothamnion* sont un des traits caractéristiques de ce niveau, sur toute la côte entre Barfleur et l'anse de Vauville. Au milieu de roches éruptives et métamorphiques, cette algue joue le rôle d'agglomérateur du calcaire et, par suite, il n'est pas étonnant de voir se grouper dans son épaisseur, avec beaucoup d'êtres variés, les organismes littoraux qui sont ordinairement calcicoles ; elle est le refuge, l'*habitat*, de toute une faune qui en fait *une unité biologique* importante [1].

Nous signalerons particulièrement les Annélides qu'on y rencontre. Les deux espèces les plus abondantes dans le *Lithothamnion* sont nettement calcicoles. C'est le Cirratulien auquel est consacrée la première partie de ce travail (*Dodecaceria concharum* Œrst.) et une Polydore (*Polydora Giardi* Mesnil). Le premier a toujours été signalé comme habitant le calcaire, en général de vieilles coquilles. Quant aux Polydores, Giard (*81* [2]) a déjà insisté sur ce qu'il appelle leur *faim de calcaire*. A Wimereux (Pas-de-Calais), où la côte présente surtout des roches argileuses ou gréseuses, certaines *Polydora ciliata* perforent le test de mollusques vivants, particulièrement la columelle des *Purpura*, ce que l'on n'observe jamais dans l'anse Saint-Martin. A Arcachon elle s'attaque aux huîtres, et Giard a proposé, comme remède à leurs dégâts, d'immerger, au voisi-

[1] Nos études ont porté surtout sur les mares à *Lithothamnion*, situées sur la face O. de l'anse Saint-Martin, près du cap de la Hague. En cet endroit, les principales roches, sont, d'après les renseignements que M. Bigot, professeur de Géologie à l'Université de Caen, a eu l'obligeance de nous fournir, des granulites, des granites porphyroïdes, des schistes granulitisés, le tout percé par de nombreux filons de microgranulite et de diabase.

[2] Les nombres en italique entre parenthèses, à côté des noms d'auteurs sont des renvois à l'index bibliographique. Ce sont les deux derniers chiffres du millésime auquel a été publié le travail en question. Ils suffisent donc à retrouver celui-ci dans l'index.

nage des parcs, des blocs de pierre à chaux, qui leur fourniraient alors l'habitat désiré.

Les *Dodecaceria* habitent des galeries à section elliptique, tracées surtout à la face profonde de l'algue ; elles communiquent avec l'extérieur par un orifice assez large, où viennent s'épanouir les branchies de l'animal.

A côté des gros orifices ovales appartenant à des *Dodecaceria*, la surface du *Lithothamnion* en présente de petits, ronds, beaucoup plus nombreux, par lesquels sortent les deux longs palpes de *Polydora Giardi*.

Avec les deux espèces précédentes, on rencontre des Cirratuliens : *Heterocirrus viridis* Lghns. *(H. flavo-viridis* Saint-Joseph), *H. Marioni* Saint-Joseph, *Audouinia tentaculata* Mont., *Cirratulus cirratus* O. F.-M. ; les deux derniers se trouvent dans les mares et ne sont pas aussi spécialement cantonnés dans le *Lithothamnion*. Enfin celui-ci renferme de nombreux *Ctenodrilus serratus* O. Schm. (*C. pardalis* Clpd).

A côté de *Polydora Giardi*, on trouve (Mesnil, *96)*, mais moins abondamment, *P. armata* Lghns. ; *P. flava* Clpd., *P. ciliata* Johnst., *P. cœca* Œrst., *P. (Boccardia) polybranchia* Hasw., sont généralement logées dans des tubes de boue entre l'algue et le rocher, ou même dans les fissures de celui-ci.

De nombreux Sabelliens vivent dans le *Lithothamnion*. Les espèces les plus communes sont : *Potamilla Torelli* Mmgr. enveloppée par un tube parcheminé qui traverse le calcaire, *Fabricia sabella* Ehr., *Oria Armandi* Clpd., *Dasychone bombyx* Dal., *Jasmineira elegans* Saint-Joseph, *Amphiglene mediterranea* Leyd., *Myxicola Dinardensis* Saint-Joseph, *Potamilla reniformis* O. F.-M., *Branchiomma vesiculosum* Mont., ces deux derniers plus rares.

Dans les anfractuosités de l'algue, s'attachent des tubes de Serpuliens : *Potamoceros triqueter* L., assez abondant, *Apomatus similis* Mar. et Bob., peu commun, *Josephella Marenzelleri* C. et M., et plusieurs Spirorbes : *Sp. Pagenstecheri* Qfg., *Sp. borealis* Daud., *Sp. cornu-arietis* Phil., *Sp. militaris*

Clpd. Cette dernière espèce se trouve souvent sur la face vivante de l'algue, qui bientôt la recouvre de son enduit violacé et ne laisse plus libre que l'orifice du tube bien nettement circulaire. Nous avons trouvé également quelques *Sabellaria spinulosa*, Leuck.

Les Térébelliens sont représentés par *Polymnia nesidensis* D. Ch., très commune, *Terebella lapidaria* Köhler, rare, et deux *Polycirrus : P. hæmatodes* Clpd., *P. caliendrum* Clpd., assez communs. Les Arénicolo-maldaniens sont très spéciaux (v. Mesnil, *97)* ; trois n'avaient jamais été trouvés ailleurs, au moins sous cette forme *(Micromaldane ornithochæta* Mesn., *Clymenides ecaudatus* Mesn., *Cl. incertus* Mesn.), un n'avait été vu que par Langerhans aux Canaries *(Branchiomaldane Vincenti* Lghs.). Toutes ces espèces, sauf la première, sont assez rares. — *Micromaldane ornithochæta* habite des tubes de sable fin qu'on rencontre dans les anfractuosités de l'algue, surtout dans la zone supérieure. *Lipobranchius intermedius* St-J. (=? *Eumenia superstes* Giard) est commun. Nous avons trouvé en outre, deux fois, *Sclerocheilus minutus* Gr. Les *Amphiura squamata* portent parfois des *Flabelligera affinis* Sars.

Enfin, dans la masse du *Lithothamnion*, on rencontre un Capitellien, *Capitellides Giardi* Mesn. ; *Capitella capitata* se trouve seulement dans la zone supérieure des marées.

Les Annélides errantes sont fréquentes aussi, surtout les Euniciens et les Syllidiens ; mais elles ne sont pas caractéristiques au même titre que les Annélides sédentaires. Il nous paraît inutile d'en donner ici une liste. Citons cependant, comme habitant nettement l'algue, *Ephesia gracilis* Rathke et *Micronereis variegata* Clpd.

La faune d'Annélides qui précède renferme des types relativement nombreux qui n'avaient pas été vus ailleurs ; la majorité des espèces figure sur les listes que M. de Saint-Joseph *(95)* a établies pour les faunes de Dinard et de Saint-Waast-la-Hougue. Mais il faut noter que, là, beaucoup de formes avaient été recueillies exclusivement dans les dragages. Elles devien-

nent littorales dans le *Lithothamnion;* il ne faut toutefois pas perdre de vue que celui-ci tapisse des mares toujours remplies d'eau. Quant aux deux Annélides les plus communes, il est curieux que l'une *(Polydora Giardi* Mesn.) n'ait jamais été rencontrée dans un autre point, et que l'autre *(Dodecaceria concharum)* soit ailleurs d'une rareté relative. Leur abondance dans le *Lithothamnion* de la Hague est la marque d'un faciès nettement individualisé.

Nous avons beaucoup moins étudié les autres invertébrés des mares à *Lithothamnion* Notons pourtant la grande abondance des Anisopodes *(Tanais, Anceus, Praniza)* et de la larve d'un petit Diptère très connu *(Clunio maritimus);* quelques Ascidies de petite taille *(Ciona intestinalis, Ascidiella virginea, Diplosoma gelatinosum, Circinalium concrescens);* une petite espèce de Blennie *(Pholis lævis* Flem.) pullule et est très avide d'Annélides et de Mollusques.

Dodecaceria concharum est, comme nous venons de le voir, une des formes les plus abondantes et les plus caractéristiques, parmi celles qui habitent le *Lithothamnion.* Les tubes qu'il occupe sont légèrement sinueux, à section aplatie, incomplètement divisés en deux par une crête longitudinale. Ils présentent une partie à peu près parallèle à la surface du rocher et au contact de celui-ci, puis une autre perpendiculaire aboutissant à l'orifice externe. — L'animal est replié en U (la crête que nous venons de signaler sépare les deux branches de l'U), la face dorsale occupant la concavité. La tête peut arriver jusqu'à l'orifice du tube, à la surface du *Lithothamnion,* et, quand l'animal n'est pas inquiété, on le voit pousser au dehors le panache de ses appendices antérieurs. A cet état, il occupe la partie perpendiculaire de sa galerie, et la courbure doit se faire vers la fin du deuxième tiers du corps. Au contraire, quand l'animal est inquiété, il se retire dans la partie de son tube au contact du rocher, et la courbure se fait à la fin du premier tiers du corps. C'est dans cette position qu'on le rencontre quand on détache une plaque de *Lithothamnion.*

Dans les coquilles où on l'a trouvé antérieurement, il occupe une position analogue[1].

Nous avons rencontré *Dodecaceria* sous trois formes différentes les unes des autres, au terme de leur évolution, très semblables au cours de leur développement et vivant côte à côte. Nous discuterons plus loin leurs rapports spécifiques. L'une A, conserve toujours le même faciès. Les deux autres se métamorphosent en *formes épitoques:* l'une d'entre elles, B, est nageuse et extrêmement mobile ; l'autre, C, caractérisée par un énorme développement de glandes à mucus, reste à peu près immobile. Nous allons les étudier successivement à leur état terminal d'abord, puis aux stades successifs de leur croissance.

1 Monticelli *(96 a)* donne de bons renseignements sur le tube des *Dodecaceria*, mais ne note pas la crête longitudinale médiane, ni la façon dont l'animal est courbé en deux.

CHAPITRE PREMIER

DESCRIPTION GÉNÉRALE DES INDIVIDUS ADULTES

§ 1. — Forme A (forme sédentaire, atoque).

Les auteurs qui nous ont précédés n'ont généralement eu entre les mains que la forme A, comme nous le verrons plus loin ; ils ont parfois rencontré des individus qui devaient aboutir à la forme *nageuse* B, mais ils ne les ont pas discernés. Nous renvoyons, au moment où nous aurons achevé la description des divers états de l'animal, la critique des observations antérieures.

L'habitat que nous signalons est celui où, à notre connaissance, on peut se procurer l'espèce le plus facilement et en plus grande abondance. C'est surtout dans les endroits abrités, où le *Lithothamnion* est compact et bien adhérent au rocher, que l'on trouve le plus d'individus.

Résumons les principaux traits de la morphologie externe. La forme A de *Dodecaceria concharum* (pl. I, fig. A) mesure, à l'état adulte, 2-3,5 cm. de longueur et compte de 45 à 60 sétigères. Exceptionnellement ce dernier nombre atteint 70. Parmi les exemplaires types d'*Heterocirrus ater* laissés par DE QUATREFAGES dans les collections du Muséum, il en est un qui en possède 85. Et nous sommes convaincus de l'identité de l'espèce de DE QUATREFAGES avec *Dodecaceria concharum*.

La couleur est d'un vert brunâtre assez uniforme, plus intense aux extrémités que dans la région moyenne. Au microscope on constate qu'elle est due à un pigment brun granuleux,

insoluble dans l'alcool et les réactifs usuels (toluène, etc...), déposé dans les cellules épithéliales, et à un pigment jaune verdâtre, dissous dans d'autres cellules ectodermiques et soluble dans l'alcool (lipochrôme). Le pigment brun paraît identique à celui que l'on rencontre dans certains organes internes (néphridies, corps cardiaque, amœbocytes, etc., v. *infra).* La prédominance de l'un ou de l'autre de ces pigments produit des variations de couleur de l'animal, assez étendues, surtout si l'on considère les individus jeunes. Ces derniers sont plus jaunâtres. Le pigment brun ne s'accumule que graduellement. On distingue au microscope, par transparence, dans la région antérieure, surtout chez les individus peu pigmentés, une paire de grandes néphridies et une bande longitudinale médiane brune qui est le corps cardiaque.

Le corps est assez régulièrement cylindrique dans les régions antérieure et moyenne, aplati dorso-ventralement dans le tiers postérieur, et légèrement dilaté en spatule vers l'extrémité. L'anus est bordé par cinq lobes arrondis (urites) (pl. II, fig. 12) laissant entre eux une fente assez nette : les deux latéraux sont plus développés que les trois dorsaux et peuvent même présenter une échancrure du côté externe; les trois dorsaux, dont un médian, sont très courts. On peut distinguer, d'avant en arrière, trois régions que nous allons étudier successivement.

1° La première région va jusqu'au 5e-7e sétigère suivant les individus.

Elle comprend d'abord le prostomium (pl. II, fig. 10) dépourvu, en apparence au moins, de tout appendice[1] et présentant dorso-latéralement deux fossettes ciliées, *n*, non exsertiles, ce sont les organes nucaux. On ne distingue pas d'yeux. Puis

[1] Nous adoptons, pour l'extrémité antérieure du corps des Annélides, les délimitations préconisées par Racovitza *(96)*. La tête est la région prostomiale. La bouche la limite postérieurement, et, en arrière d'elle, commence le premier segment métastomial qui ne se distingue pas fondamentalement des anneaux suivants.

vient le premier segment métastomial achète, qui porte latéralement, à sa limite postérieure, deux longs appendices fréquemment enroulés en spirale. D'après Meyer *(88)* et Racovitza *(96)*, ces appendices sont des *palpes* et appartiennent au prostomium. Ils doivent être innervés par le cerveau [1]. Ils portent un sillon cilié sur toute leur longueur. Intérieurement ils sont parcourus par un vaisseau aveugle. Dorsalement, le même anneau porte deux autres longs appendices plus grêles, renfermant deux vaisseaux sanguins et que l'on considère comme des branchies.

Du côté ventral, le prostomium est concave, et cette excavation aboutit, à la limite du prostomium et du premier segment, à une fente transversale, la bouche, en arrière de laquelle le diamètre dorso-ventral de l'animal augmente beaucoup, par suite de la présence d'un pharynx musculeux (pl. IV, fig. 18). Celui-ci se compose surtout d'une langue charnue musculeuse et assez protractile.

Les anneaux suivants, au nombre de 4 à 6 (le plus souvent de 5), sont sétigères. Ils ne présentent aux deux rames de leurs parapodes, que des soies capillaires. Celles-ci (pl. III, fig. 16, etc.) sont terminées par une longue serpe, légèrement courbée, un peu dilatée et finement pectinée. Elles sont disposées sur deux rangées transversales, qui sont nettes surtout à la rame ventrale. A chaque rame, elles sont au nombre de 5 à 8, 10 au maximum. Au dernier des segments considérés, s'ajoute, à la rame ventrale, une soie d'un type nouveau que nous allons décrire avec la région suivante, la *soie en cuiller*. Elle n'est guère plus épaisse que les autres.

Les anneaux ainsi constitués peuvent être réunis, pour la commodité de l'exposition, sous le nom de *région thoracique*. Ils portent des appendices dorsaux ou branchies, comme nous

[1] Hatschek (*Lehrb. der Zoologie*, p. 422) les appelle *Primärtentakeln*, Ed. Meyer, *neurale Tentakeln*, à cause de leur position primordialement ventrale.

en avons décrit pour le premier. Le nombre de ces branchies varie avec l'âge ; en général, l'adulte en présente 5 paires (soit avec les 2 palpes, 12 appendices, d'où le nom de *Dodecaceria)*; mais les grands individus en offrent souvent 6.

Le reste du corps ne forme à proprement parler qu'une seule région ou *abdomen*, mais on peut la subdiviser en deux parties, la seconde comprendra les 15-25 derniers sétigères.

L'armature des rames se compose d'une rangée de soies capillaires (elle manque à certains anneaux), comme celles que nous venons de décrire, et d'une rangée de soies en cuiller. Ces dernières (pl. III, fig. 19-20) sont beaucoup plus fortes, brunâtres en général, cylindriques, mais terminées par une excavation en forme de cuiller, dont l'extrémité est en pointe mousse. Chez les grands individus pourtant, au lieu de cette pointe on voit la cavité s'évaser d'un côté et s'évanouir. La soie (pl. III, fig. 20-21) se termine alors par une dilatation à bord plat. Elle est en outre légèrement *dissymétrique*. Si l'on considère deux soies provenant des deux côtés du corps, l'une est superposable à l'image de l'autre dans un miroir.

Ces soies sont très caractéristiques de *Dodecaceria concharum*. On ne les retrouve pas chez les autres Cirratuliens, et l'on n'en peut citer d'analogues que chez les *Polydora* (soies modifiées du 5e sétigère) et dans le genre *Ephesia*. Nous verrons d'ailleurs comment elles se rattachent aux soies capillaires qu'elles accompagnent.

2° Dans la première moitié de la région abdominale, le nombre des soies est relativement considérable, et leur répartition assez variée. La rame dorsale, aux premiers anneaux, offre le plus souvent 4 ou 5 soies en cuiller et, à côté d'elles, de 1 à 3 soies capillaires ; vers le 31e anneau, il n'y a plus que 2 ou 3 soies en cuiller. A la rame ventrale, les premiers anneaux offrent 6 ou même 7 soies en cuiller et généralement pas de soies capillaires. Celles-ci reparaissent en général vers le 12e sétigère, et on en compte alors de 1 à 3. Les soies en cuiller de la rame dorsale sont moins fortes que celles de la rame ventrale. La

différence de diamètre peut être du simple au double. Dans certains anneaux où il n'y a pas de soies capillaires, on trouve, à côté des soies en cuiller proprement dites, d'autres du même type, mais beaucoup plus fines (pl. III, fig. 19 *c)*, terminées par une partie élargie et excavée. Nous aurons à insister sur elles, car elles ont une grande importance. Ajoutons encore que la grosseur des soies en cuiller diminue graduellement quand on se dirige vers le milieu du corps.

3° La région postérieure ne se distingue de la précédente que par la diminution du nombre de soies à chaque rame : il y a en général 2-3 soies en cuiller et 2 soies capillaires ; ces nombres s'abaissent pour chaque catégorie à 1 dans beaucoup des derniers anneaux. Les soies capillaires manquent fréquemment à la rame ventrale. Les soies en cuiller sont plus fortes dans cette région que vers le milieu du corps ; exception est faite cependant pour les anneaux terminaux qui sont encore embryonnaires et où les soies nouvellement formées, sont minces.

Il y a passage graduel de cette région à la précédente, et on ne peut les considérer que comme subdivisions commodes d'une région unique, l'abdomen. Elles se distinguent cependant aisément à cause de l'aplatissement dorso-ventral de la seconde, dû à la disposition de la musculature pariétale. Une conséquence de ce dernier fait est que les soies sont placées en bordure et que les deux rames sont très rapprochées l'une de l'autre.

Nous pouvons remarquer que les soies en cuiller sont les points d'appui de l'animal les plus efficaces pour se déplacer dans son tube. Et comme il est replié sur lui-même, les deux extrémités jouent nécessairement un rôle plus actif dans ces mouvements que le milieu. Peut-être est-ce à cause de cette circonstance que les soies en cuiller sont moins fortes vers le milieu du corps où elles sont moins utiles.

Tels sont les traits principaux de la morphologie externe de *Dodecaceria concharum*. Ils suffisent à caractériser nettement

cette forme qui, en fait, a toujours été clairement désignée par les observateurs.

Remarquons en terminant que, par son habitat, par sa morphologie, par l'immobilité qu'il conserve quand on l'extrait du calcaire, *Dodecaceria* est incontestablement le plus sédentaire des Cirratuliens

La forme A est extrêmement abondante ; nous en avons examiné des milliers d'exemplaires, aux diverses époques de l'année. *Or, nous n'avons jamais trouvé que des femelles.* Jamais nous n'avons vu un mâle, ni même un individu présentant traces d'organes ou de produits sexuels mâles. M. Sauvageau a eu la complaisance de nous adresser de nombreux exemplaires recueillis à Guéthary (Basses-Pyrénées), également dans le *Lithothamnion ;* tous étaient des femelles [1]. Les ovules (pl. I, fig. a) atteignent environ 170 μ. Ils sont, en lumière réfléchie, d'une couleur allant du vert bleuâtre au blanc verdâtre. Ces œufs, ainsi que nous l'expliquerons plus loin, se développent dans le corps de la mère. Les femelles A sont donc *vivipares*, et, comme nous le verrons, *parthénogénétiques*.

§ 2. — Forme épitoque nageuse (petite forme épitoque B_2)

La *forme nageuse* adulte B_2 (pl. I, fig. B_2) est extrêmement différente de A, tant au premier abord qu'à un examen attentif. La première impression sera donc d'en faire une espèce et un genre distincts. Elle a été, en effet, rencontrée une fois par Verrill *(79)*, qui l'a trouvée dans de vieilles coquilles de mollusques, draguées sur la côte atlantique des Etats-Unis (baie de Fundy), par 60 brasses environ. Il l'a rangée dans le genre *Heterocirrus*, l'a appelée *H. fimbriatus* et en a donné une diagnose assez précise pour que l'identification avec la forme que nous allons décrire s'impose.

[1] Ils ne présentent aucune différence avec ceux de la Manche, mais sont notablement plus petits.

Elle se reconnaît immédiatement à sa mobilité. Sitôt que l'on a soulevé la plaque de *Lithothamnion* où elle habite, on voit les individus, ainsi mis à nu, exécuter de violentes flexions du corps, grâce auxquelles ils se détachent et nagent alors rapidement dans la mare par des mouvements plans sinusoïdaux assez analogues à ceux de *Nephthys*. Cette observation et l'étude anatomique imposent l'opinion que c'est une forme organisée pour la vie libre. Normalement, elle doit, à un moment donné, sortir du *Lithothamnion* pour mener une existence pélagique. Nous devons dire cependant que, dans les conditions où nous avons fait nos recherches (à marée basse et de jour), nous n'en avons jamais rencontré en liberté ; mais il est possible qu'il faille les chercher la nuit, au moment de la haute mer, ou dans des conditions que nous ne soupçonnons pas. Beaucoup d'autres espèces présentent dans leur vie libre des particularités de même ordre. Certaines *Heteronereis* nageuses ne se capturent par exemple que dans les pêches au filet fin exécutées la nuit.

Dans le *Lithothamnion*, la forme B_2 est beaucoup plus rare que A. Elle est de plus petite taille ; elle mesure, en effet, un bon tiers en moins dans la longueur. Elle est aussi proportionnellement plus mince. La région moyenne est gonflée (par les produits génitaux) et parfaitement cylindrique. La région postérieure paraît moins élargie que dans la forme A ; elle est moins nettement terminée en spatule, les muscles pariétaux y étant moins puissants. L'ensemble se présente d'une venue : on sent que, sous cette forme, l'animal n'est pas fait pour vivre replié en U. La coloration est très différente de celle de la forme A. La région antérieure est encore brune, mais toute la région moyenne est en général d'un jaune assez vif, qui passe au brun vers les extrémités. Le corps cardiaque tranche en brun sur ce fond clair ; la partie postérieure est vert foncé. Les produits génitaux contribuent, à travers la peau, à donner une teinte plus claire ; chez la femelle, d'ailleurs, les ovules (pl. I, fig. *b*) sont *jaune brunâtre*. Le pigment cutané a, en outre,

une forte tendance à être expulsé : quand on place un de ces individus sur le doigt, il y laisse une empreinte jaune très marquée et assez tenace.

Le nombre des sétigères varie dans les mêmes limites que pour la forme A. Il est en général voisin de 50 : on en compte quelquefois 60, 65, et jusqu'à 70.

La tête (pl. II, fig. 11) a la même forme que dans les individus A, un peu plus mince et plus allongée peut-être ; mais elle présente en plus deux gros yeux (pl. IV, fig. 19-20) formés par un cristallin sphérique central et une couche de cellules sensorielles, pigmentées, enveloppant le cristallin. La présence de cet organe est en harmonie avec la vie errante. Les organes nucaux (pl. IV, fig. 21) sont placés immédiatement en arrière des yeux et un peu plus latéralement.

La région antérieure (5 ou 6 premiers sétigères) est identique, au point de vue des soies, à celle des individus A. Les soies capillaires y sont seulement plus longues. Elle en diffère peu au point de vue des appendices ; cependant les palpes n'y existent pas ou sont réduits à deux petits moignons. C'est là un fait absolument constant et,comme nous verrons ces palpes bien développées chez les jeunes, il y a là un phénomène de résorption assez singulier dont la raison échappe. Les branchies sont plus courtes. D'une façon générale, elles nous ont paru très fragiles. Elles s'altéraient très rapidement sur les individus que nous conservions quelque temps. Peut-être sont-elles, comme les palpes, le siège d'une atrophie, mais qui ne serait jamais complète.

Dans l'abdomen, l'appareil sétigère est complètement transformé. Divisons encore cette région en deux parties, entre lesquelles le passage est d'ailleurs très graduel.

Dans la moitié antérieure, les soies en cuiller ont complètement disparu. Nous verrons plus loin, en étudiant le développement, qu'à des stades jeunes elles avaient la même distribution que dans la forme A. On n'en retrouve plus une seule avant les 10-12 derniers segments à la rame dorsale. Quant à

la rame ventrale, elle en offre parfois encore quelques-unes aux premiers sétigères qui suivent le thorax ; elles disparaissent ensuite complètement (sauf parfois une isolée) pour réapparaître deux ou trois anneaux plus tôt qu'à la rame dorsale. Le tableau γ, p. 54, que nous aurons l'occasion d'expliquer plus loin, indique cette distribution en détail pour deux individus (XI et XII).

Par contre, à tous les anneaux qui suivent le thorax, sauf aux 10-12 derniers, la rame dorsale (pl. V, fig. 8 *b)* possède un puissant faisceau de longues soies capillaires fines et glabres, qui s'épanouissent de chaque côté du corps en une série d'éventails. Elles sont, dans chaque rame, disposées en deux rangées. Elles apparaissent dès le 7e sétigère.

Leur nombre monte rapidement à une quarantaine, puis, vers la région postérieure, il diminue graduellement. Sur un exemplaire de 45 sétigères, nous en notons 10-15 vers le 25e segment. Le maximum de longueur est atteint vers le 15e sétigère ; leur partie libre atteint alors fréquemment 1^{mm}5 à 2 millimètres, c'est-à-dire qu'elles dépassent la largeur du corps. A la rame ventrale, il existe, dans les mêmes sétigères, un faisceau de soies ayant les mêmes caractères, mais elles sont nettement plus courtes et moins nombreuses. Les rames ventrales sont donc moins puissantes que les rames dorsales. Nous démontrerons par l'examen de l'appareil sétigère, aux divers âges des individus, que ces longues soies capillaires se sont substituées à une armature presque identique à celle des individus A. Telles qu'elles sont, leur ensemble constitue de fortes palettes natatoires, grâce auxquelles l'animal nage ainsi que nous l'avons décrit, et l'on songe immédiatement à les comparer aux soies dites *pélagiques* ou *de puberté* chez les formes épitoques de Syllidiens.

La région postérieure proprement dite ne comprend en général pas plus d'une dizaine d'anneaux et chacun d'eux a une armature entièrement semblable à celle des sétigères correspondants chez une forme A, c'est-à-dire 1-2 soies en cuiller et

1-2 soies capillaires à limbe pectiné. Comme nous l'avons dit, le passage à cette région postérieure se fait très graduellement.

L'existence des faisceaux de soies pélagiques et l'absence des soies en cuiller dans la région moyenne constituent la différence capitale entre la forme B_2 et la forme A.

Il existe dans les soies une autre différence, très nette chez l'adulte, et que nous retrouverons et verrons apparaître dans le développement. Si l'on examine au microscope une des soies en cuiller, qui ont persisté dans les derniers segments, on aperçoit (au moins à la rame ventrale), à la base de l'excavation terminale et d'un côté seulement, une forte dent (pl. III, fig. 26-27) qui n'existe pas chez les individus sédentaires. De plus, la soie se termine toujours en pointe mousse; elle ne s'évase jamais. Grâce à ces remarques, une soie en cuiller suffit pour distinguer une forme de l'autre.

Indiquons maintenant un phénomène qui ne peut manquer de frapper l'observateur. Quand ces annélides ont quelque peu nagé dans la mare où on les a trouvées, on voit, appendus à leurs flancs, un certain nombre de corps retenus par les soies, et on se rend compte sans peine que ce sont des produits expulsés par l'animal de sa cavité générale, pendant ses mouvements de natation. L'animal se vide, et cela sans qu'on l'ait touché ni endommagé le moins du monde. Ce phénomène bizarre s'accomplit d'une façon constante en quelques minutes, pour les individus véritablement adultes. Il est même difficile d'en fixer qui n'aient pas commencé cette évacuation. Il faut pour cela les précipiter dans le liquide fixateur au moment même où on les découvre dans le *Lithothamnion* et où ils se mettent à nager. — Quant aux matières rejetées, on reconnaît sans peine que ce sont des produits génitaux, ovules ou spermatozoïdes suivant les cas, et, associés à eux *d'une manière constante*, de longs filaments blancs à contenu très finement granuleux, mesurant quelquefois 1 à 2 centimètres. Nous verrons plus loin que ce sont des Grégarines cœlomiques que nous avons décrites *(98)* sous le nom de *Gonospora longissima* et qui

existent dans tous les individus. Fréquemment leurs spores sont aussi expulsées en grand nombre. Enfin, il est facile de constater au microscope que la paroi du corps ne s'est nullement rompue. Les matériaux précédents sont sortis par les organes segmentaires dont beaucoup sont extroversés [1]. On distingue facilement leur frange ciliée et les vaisseaux sanguins qui courent dans leurs parois. Nous insistons sur ce que les phénomènes précédents surviennent sans aucun traumatisme préalable, par cela seul que l'animal est dégagé du *Lithothamnion*. Quant aux conséquences, elles sont faciles à saisir. Il y a là une dissémination assurée des produits génitaux, et, à l'époque où de nombreux individus arrivent simultanément à maturité, les ovules sont fécondés dans la mer par les spermatozoïdes.

Cette émission de produits génitaux se fait même peut-être avant que les individus aient quitté le *Lithothamnion*, et beaucoup d'œufs se développent sans doute dans les galeries occupées par les adultes. Disons ici que l'on trouve *nombres sensiblement égaux de mâles et de femelles*, sans dimorphisme sexuel.

Quand les individus se sont ainsi vidés, leurs mouvements ne tardent pas à se ralentir et, deux à trois heures après qu'on les a recueillis, on les voit immobiles au fond des cristallisoirs. Ils réagissent encore quand on les touche, mais pour redevenir immobiles presque immédiatement. Les muscles, au moment d'une excitation extérieure, exécutent une série de contractions rapides comme une vibration. Il semble bien que le rôle de ces individus est terminé et qu'ils meurent très vite [2].

Leur couleur à ce moment est redevenue plus ou moins uni-

[1] Un phénomène analogue doit se produire chez un stolon nageur de Syllidien, d'après une description de Horst *(89)*.

[2] Toutefois, nous n'avons aucune observation décisive sur ce point et nous ferons remarquer combien on ignore le sort de toutes les Annélides après leur ponte. Nous n'avons, en tout cas, jamais trouvé dans le *Lithothamnion*. un individu qui pût être considéré comme ayant passé par la forme B2 et ayant survécu.

formément brun verdâtre. Le corps n'étant plus distendu, les pigments sont condensés sur une surface plus faible, d'où une teinte générale plus sombre. Les produits génitaux de couleur claire contribuaient aussi à rendre plus pâle la région moyenne : enfin l'émission abondante de pigment jaune verdâtre que nous avons signalée contribue aussi à rendre l'animal plus foncé.

L'adaptation si nettement marquée de cette forme à la vie libre et même pélagique, le rejet en masse des produits génitaux imposent immédiatement une comparaison avec ces formes dont plusieurs familles d'Annélides donnent des exemples et qu'Ehlers *(68)* a désignées sous le nom de *formes épitoques*. Elles réalisent, grâce à une métamorphose plus ou moins profonde, lors de la maturité sexuelle, des dispositions particulièrement favorables à la dissémination de l'espèce.

L'étude du développement nous confirmera dans notre opinion.

§ 3. — Forme épitoque sédentaire (grande forme épitoque, C)

Nous avons rencontré, au mois d'avril 1898, une autre forme nettement distincte des deux précédentes et qui n'a encore été vue par aucun auteur. Elle est extrêmement rare. En la cherchant avec le plus grand soin, on n'en trouve (au moins à cette saison) qu'une pour plus de 100 exemplaires de la forme A.

Nous n'en avons vu qu'un seul exemplaire véritablement adulte, mais nous en avons recueilli plusieurs dont l'évolution était à peu près achevée. Pour conserver la symétrie d'exposition, nous renverrons un peu plus loin la description de ces derniers[1]. Nous dirons seulement *que tous étaient des femelles*.

L'individu adulte (pl. I, fig. C_2) avait 45 sétigères et à l'état

[1] En juillet-août 1898, malgré des recherches très attentives, nous n'avons trouvé qu'un seul individu C_2. Encore n'en avons-nous eu qu'une extrémité antérieure. Nous avons trouvé à cette même époque une dizaine de C_1.

d'extension mesurait $3^{cm}2$ [1]. Les anneaux de la région moyenne étaient très allongés, leur longueur atteignait presque 1 fois 1/2 leur largeur. Les sétigères 7 à 28 représentaient à eux seuls les 4/5 du corps. Aux extrémités, les anneaux étaient courts comme dans les formes précédentes. La teinte était café au lait. Sur le prostomium, on distinguait deux yeux rouge orangé, mais moins développés que dans la forme B_2. Les palpes, très longs, ne paraissaient avoir subi aucune atrophie.

L'appareil sétigère se composait de soies capillaires aux deux rames sur les 6 premiers anneaux. Du 7e au 26e, les rames dorsales se composaient uniquement de faisceaux de soies pélagiques atteignant une longueur de $2^{mm}2$; du 27e au 30e, il y avait encore quelques soies pélagiques, mais plus courtes et accompagnées de soies en cuiller. A partir du 31e, on n'observait aucune différence avec la forme A. Ventralement, les diverses rames ne paraissaient pas fondamentalement différentes de A. Cependant elles ne se composaient que d'un très petit nombre de soies en cuiller. Il y avait eu réduction de l'armature. *Les soies en cuiller sont identiques à celles de la forme A.*

L'animal n'était pas complètement immobile, comme cette dernière, mais n'avait pas l'agilité de B_2. Il sécrétait du mucus en abondance. Les produits génitaux remplissaient complètement la cavité générale. C'étaient des ovules, tous sensiblement de même taille (115 μ dans l'exemplaire considéré). Ils étaient *jaune brunâtre* (pl. I, fig. *c*). L'animal ne se vidait pas comme B_2 ; il laissait échapper quelques ovules qui sortaient enveloppés de mucus. Nous laissons de côté pour le moment, ainsi que nous l'avons fait pour B_2, toutes les particularités de structure histologique ou d'anatomie interne. Nous nous contentons de faire remarquer que cette forme C_2, a, elle aussi, les traits distinctifs d'une forme épitoque. Elle est de grande taille.

[1] L'étude des exemplaires faisant partie de la même série nous fait supposer que celui-ci était relativement petit; le nombre de ses sétigères (45) est au-dessous de la moyenne. Nous estimons que la forme C_2 adulte, doit atteindre généralement 5 centimètres.

§ 4. — Observations antérieures. Extension géographique.

Aux descriptions précédentes, nous allons joindre maintenant le relevé et la critique des observations antérieures aux nôtres.

Le genre *Dodecaceria* et l'espèce *D. concharum* ont été créés en 1843 par ŒRSTED [1] *(43)*. Voici sa diagnose du genre :

Corpus lineare teretiusculum. Caput conicum. Os subterminale. Branchiæ filiformes, duæ in singulis 5-6 anterioribus segmentis, in cæteris nullæ. Pinnæ vel setarum fasciculi duo discreti, setæ pinnæ superioris capillares, inferioris uncinatæ.

Il suffirait, pour la compléter, d'ajouter qu'il y a aussi des soies courtes à la rame dorsale et de distinguer les palpes des autres appendices.

La diagnose de l'espèce est bien caractéristique.

Corpore 2 poll. longo 1-1 1/2 lin. lato, teretiusculo, obscure viridi, 65 segmentorum, mediis duplice latioribus quam longis. Capite æque longo ac quatuor segmenta sequentia juncta. Branchiis filiformibus, duabus anterioribus paulo longioribus quam cæteris. Setis pinnæ superioris 7-8 capillaribus, inferioris 5-6 validioribus uncinatis.

La figure 99 achève de convaincre de l'identité avec la forme A que nous avons eue sous les yeux.

D'ailleurs, l'espèce qu'ŒRSTED croyait nouvelle avait déjà été vue probablement. MAC INTOSH *(68)* l'identifie avec doute à la *Nereis sextentaculata* de DELLE CHIAJE [2] *(28)*. Le dessin porte 12 appendices.

Depuis, elle a été rencontrée un très grand nombre de fois ; c'est à elle qu'il faut rapporter la *Terebella ostreæ* de DALYELL [3] *(53)*, Annélide longue de 9 lignes et possédant 8 branchies bru-

[1] P. 44, pl. VI, fig. 99.
[2] Vol. III, p. 168, pl. XLIII, fig. 8.
[3] Vol. II, p. 209, pl. XXVI, fig. 10.

nâtres ; les exemplaires jeunes n'ont qu'une paire de branchies et sont jaunâtres ; les adultes, au contraire, ont une teinte très sombre, quelques-uns même sont noirs.

Grube [1] *(55)* crée le genre *Heterocirrus* pour une espèce, *H. saxicola*, qui est probablement identique à *Dodecaceria concharum*. La description vague et non accompagnée de dessins empêche une certitude complète.

Après lui, de Quatrefages [2] *(65)* fait une nouvelle espèce, *Heterocirrus ater*, dont il donne une description assez voisine de celle de *Dodecaceria concharum ;* il en existe, dans les collections du Muséum de Paris, trois exemplaires que nous avons pu examiner. Ils ne diffèrent de *Dodecaceria concharum* que par la taille plus grande et le nombre de segments plus considérable. de Quatrefages indique pour ceux-ci une moyenne de 70 à 80. Dans l'anse Saint-Martin, en général, on en trouvait de 50 à 60, mais nous avons noté des individus atteignant 70. Il ne nous semble donc pas y avoir de raisons pour conserver l'espèce de de Quatrefages. Tout au plus constitue-t-elle dans celle d'Œrsted une variété de grande taille [3].

Les trois exemplaires de la collection du Muséum appartiennent à notre forme A.

Dodecaceria concharum est décrit avec assez de précision par Johnston [4] *(65)*.

Un peu plus tard, Mac Intosh [5] *(68)*, en étudiant les Annélides perforantes, décrit *Dodecaceria concharum* et son tube

[1] P. 108.

[2] P. 465, pl. X, fig. 13-17.

[3] La taille de *Dodecaceria* paraît varier beaucoup, suivant les localités (et il doit en être ainsi de beaucoup d'Annélides. Nous avons eu, grâce à la complaisance de M. Sauvageau, de nombreux exemplaires A, provenant de Guéthary (Basses-Pyrénées), qui étaient à l'état adulte, ainsi que l'indiquait le développement des produits génitaux, et qui comptaient en moyenne de 50 à 55 anneaux comme les exemplaires de la Hague, mais qui étaient notablement plus petits. Ils ne dépassaient guère 15 millimètres.

[4] P. 212.

[5] P. 276, pl. XX, fig. 1-3.

(en forme de *keyhole*). Les dessins qu'il donne de l'animal entier et des soies sont excellents. Ils se rapportent probablement à une forme B_1, comme l'indique notamment la dent latérale caractéristique des soies en cuiller.

Marion et Bobretzky[2] *(75)* signalent à Marseille la présence d'une Annélide qu'ils rapportent à *H. saxicola* Gr. Ils en notent la ressemblance avec *H. ater* et *Dodecaceria concharum* Œrst.; nul doute que ce ne soient en effet trois formes identiques.

Verrill[3] *(79)* nous apporte des documents des plus intéressants.

Il décrit, en effet, côte à côte, la forme B, complètement transformée, à laquelle il donne le nom d'*Heterocirrus fimbriatus*, et une forme sédentaire qu'il reconnaît pour le *Dodecaceria concharum*. C'est la seule observation de la forme nageuse adulte, antérieure aux nôtres ; mais l'auteur américain n'a eu aucun soupçon des liens existant entre les deux espèces qu'il décrit. Il les avait pourtant trouvées dans un même dragage par 60 brasses de profondeur. Chez *Heterocirrus fimbriatus*, il note la grande longueur des soies capillaires, le peu de développement et même l'absence fréquente des palpes ; la distribution des soies est très bien observée ; les crochets ont *somewhat hooked but scarcely bidentate stips*. D'ailleurs cedétail se retrouve dans la description de *Dodecaceria concharum* de Verrill, et on peut en déduire qu'il a eu sous les yeux des formes B, avant leur transformation, lesquelles ressemblent à la forme A.

Les observations de Langerhans[4] *(80)* sont également très intéressantes, car certains de ses dessins se rapportent sûrement à des individus jeunes de la forme B et une partie de sa description à la forme A (il parle en effet d'une femelle avec

[1] P. 67.
[2] P. 177.
[3] P. 96, fig. 8.

œufs[1]). Il n'a pas soupçonné la dualité de l'évolution. D'ailleurs, il n'a pas vu de formes nageuses adultes.

Levinsen[2] *(84)* signale *Dodecaceria concharum* en Danemark; Cunningham et Ramage[3] *(88)*, à l'embouchure du Forth.

Monticelli[4] *(96)* le retrouve en Sardaigne, perforant des calcaires fossilifères. Il le décrit assez minutieusement, quoique sans figure, et l'identifie justement à *Het. saxicola* Gr. et *Het. ater* Qtfg. Nous aurons à discuter une opinion de cet auteur relativement aux organes génitaux.

Enfin, nous avons signalé[5] *(96)* l'existence de la forme nageuse à côté de la forme sédentaire.

De Saint-Joseph[6] *(98)* décrit un individu provenant de Pen-Bron et en figure les soies en cuiller. Celles-ci semblent indiquer qu'il a eu sous les yeux un futur individu nageur ; pourtant il dit avoir vu des œufs de 42 μ.

La synonymie de l'espèce est donc la suivante.

(?) *Nereis sexlentaculata* D. Chiaj. *(28)*.

Dodecaceria concharum Œrsted *(43)*, Johnston *(65)*, Mac Intosh *(68)*, Verrill *(79)*, Langerhans *(80)*, Levinsen *(84)*, Cunningham et Ramage *(88)*, Monticelli *(96)*, Mesnil et Caullery *(96)*, Saint-Joseph *(98)*.

Terebella ostreæ Dalyell *(53)*.

Heterocirrus saxicola Grube *(55)*, Marion et Bobretzky *(75)*.

Heterocirrus ater Quatrefages *(65)*.

Heterocirrus fimbriatus Verrill *(79)*.

Distribution géographique et habitat. — L'aire de dispersion de *Dodecaceria concharum* est très vaste. Il a été

[1] Nous avons examiné une de ses préparations qui était une forme A jeune.

[2] P. 110.

[3] P. 648, pl. XXXIX, fig. 12.

[4] P. 87-92.

[5] P. 510.

[6] P. 346, fig. 160-161.

signalé, en effet, sur les côtes de Danemark (ŒRSTED, TAUBER, LEVINSEN), sur celles de Norvège (M. SARS, BIDENKAP), à *Helgoland* (MÔBIUS); sur les côtes d'Angleterre, *Saint-Andrews* (MAC INTOSH), *Berwick* (JOHNSTON), *Forth* (CUNNINGHAM et RAMAGE); dans la Manche, *Falmouth* (JOHNSTON), *Saint-Waast* (FAUVEL), *la Hague* (CAULLERY et MESNIL), *îles Anglo-Normandes* (MAC INTOSH), *Saint-Malo* (GRUBE), *île Bréhat* (QUATREFAGES); dans l'Atlantique, *le Croisic* (SAINT-JOSEPH), *Guéthary* (SAUVAGEAU), *Madère* (LANGERHANS), côte des Etats-Unis (VERRILL, WEBSTER et BENEDICT); dans la Méditerranée, *Villefranche* (GRUBE), *Tamaris* (CAULLERY), *Marseille* (MARION et BOBRETZKY), *Sardaigne* (MONTICELLI[1]). Enfin, MAC INTOSH dit en avoir trouvé des fragments dans des collections du *Challenger*, provenant de l'île Saint-Paul.

On l'a presque toujours trouvé dans des calcaires, soit de vieilles coquilles d'huîtres (ŒRSTED), de *Cyprina islandica* (JOHNSTON), de *Pecten* (VERRILL, DALYELL), dans des calcaires plus ou moins tendres (GRUBE, MONTICELLI), dans des algues calcaires (MARION et BOBRETZKY, CAULLERY et MESNIL, LANGERHANS, etc.).

[1] MONTICELLI indique comme habitat dans la Méditerranée : Marseille, Villefranche, Adria, Lussin, Crivizza et Porto-Torres.

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE EXTERNE

Voilà donc trois formes A, B_2, C_2, que nous considérons comme appartenant à une même espèce : nous aurons à justifier cette opinion. La démonstration sans réplique consisterait à suivre des individus depuis l'œuf et à montrer comment des œufs de l'une peuvent donner, suivant les conditions, l'une ou l'autre forme. Nous n'avons pu réaliser cette preuve ; nous ne nous dissimulons donc pas qu'il restera toujours à notre identification une réserve possible : on appréciera la valeur des arguments que nous donnons.

Si nous n'avons pu faire des éducations entières d'individus, nous avons observé un très grand nombre de stades du développement et nous sommes arrivés à la conclusion suivante : *Les deux formes A et B_2, décrites ci-dessus, sont le terme de deux séries d'individus distinctes, indépendantes, que nous séparons avec sûreté, par des caractères précis, dès le stade de 15 sétigères environ, et qui sont très probablement distinctes plus tôt encore. Ces deux séries ne diffèrent que par des particularités minimes, jusqu'au moment où se produit dans l'une une métamorphose qui aboutit à la forme nageuse telle que nous l'avons décrite.*

La forme C ne peut se distinguer de A que peu avant le moment où elle va devenir épitoque.

§ 1. — Morphologie générale de l'appareil sétigère.

La considération de l'appareil sétigère est, pour la solution du problème, un élément de première importance. Nous allons donc l'examiner à tous les états du développement, mais l'exposition sera plus simple si nous étudions d'abord la morphologie comparée des diverses formes de soies et leur mode de groupement en une rame.

Des chapitres précédents résulte la présence, chez *Dodecaceria*, de trois types de soies simples :

1° Des soies capillaires à extrémité légèrement dilatée en un limbe long et finement pectiné ;

2° Des soies excavées en cuiller à leur extrémité et en général très fortes ;

3° Des soies dites *pélagiques*, très fines, très longues et glabres.

Sont-ce les modifications d'un même type ?

Les premières qui se montrent dans le développement sont du type 1, c'est-à-dire des soies capillaires à limbe pectiné, mais relativement court (pl. III, fig. 2-3) ; c'est le type fondamental. De très bonne heure, sur des individus n'ayant que 3 ou 4 sétigères, il se modifie ; on constate, en effet, à côté des précédentes, des soies à limbe plus court et plus large, à denticulation très marquée ; on trouve tous les degrés de raccourcissement du limbe (pl. III, fig. 5-8).

La pectination de ce dernier ne s'étend plus régulièrement jusqu'à l'extrémité; celle-ci est lisse et forme comme une longue dent terminale (pl. III, fig. 8).

Ainsi se dessine un nouveau type (pl. III, fig. 8), très transitoire, mais important pour l'interprétation des soies suivantes, constitué par une hampe fine, une partie légèrement dilatée (limbe), courte et pectinée et terminé par une pointe assez longue.

Dès le stade à 5 sétigères se montrent les soies en cuiller, d'abord minces, puis peu à peu plus fortes. La soie en cuiller sur les individus jeunes se ramène, de la façon la plus nette, au type que nous venons de caractériser à l'instant.

En effet, jusque sur les individus ayant 20 sétigères, on voit, surtout dans les anneaux antérieurs de l'abdomen, à la base de l'excavation, et d'un côté seulement, une crête denticulée de longueur variable. L'excavation elle-même est peu étendue et suivie, dans le prolongement de la crête denticulée, par une pointe mousse assez longue (pl. III, fig. 12-15). Nous reconnaissons là les diverses parties de la soie capillaire à limbe court. L'excavation s'est produite aux dépens du limbe : la pointe mousse se retrouve dans les deux cas. Au stade que nous considérons, il n'y a aucune différence fondamentale entre la soie en cuiller et la soie capillaire.

A partir de cet état, la soie en cuiller évolue de deux façons qui caractérisent les deux séries d'individus aboutissant aux formes définitives d'adultes A et C_2 ou B_2.

Dans la série conduisant aux individus A et C_2, la pectination qui est à la base de la cuiller disparaît progressivement dans les nouvelles soies formées. La pointe mousse elle-même disparaît aussi. L'excavation seule persiste (pl. III, fig. 17).

Dans la série aboutissant aux individus B_2, la pointe mousse s'atténue, mais ne disparaît pas. Quant à la pectination, elle se transforme progressivement (pl. III, fig. 25) en une forte dent basilaire, unique (pl. III, fig. 26), que nous avons signalée dès le début de la description de la forme B_2. Cette dent s'efface et disparaît même, quand la soie s'amincit, comme cela arrive vers le milieu du corps. Vers l'extrémité postérieure, elle n'existe pour ainsi dire pas à la rame dorsale, elle est au contraire très développée à la rame ventrale. Nous reconnaîtrons à cette particularité les individus aboutissant à B_2. C'est sur cette donnée que nous nous fondons également pour déclarer que les figures 2 et 3 de Mac Intosh *(68)* et la

figure 8*d* de Langerhans *80)* sont relatives à des individus jeunes de la série B[1].

Il est intéressant de noter que, dans les premiers anneaux du corps, chez les individus jeunes, les soies en cuiller, les premières formées, ont toujours une pectination longue, quelle que doive être l'évolution ultérieure de l'individu, tandis que, chez les individus plus âgés, les derniers anneaux en formation ont d'emblée des soies de la forme définitive, soit sans dent basilaire, soit avec une dent très forte. Il y a pour ces derniers anneaux une condensation embryogénique. La série des états intermédiaires ne reparaît plus comme préface à l'état final.

D'une façon générale, pour un anneau déterminé, et dans les deux séries d'individus, les soies en cuiller de la rame ventrale sont plus fortes que celles de la rame dorsale. Vers le milieu du corps, il y a un amincissement de ces soies. Ajoutons encore une remarque relative aux soies en cuiller des individus B_2. La dent basilaire n'est pas, ainsi que nous l'avons dit, dans le plan de symétrie de la soie. Pour orienter sa position, comparons la soie à un organisme bilatéral, l'extrémité libre étant la tête, l'excavation étant la face ventrale. Dans ces conditions la droite et la gauche sont définies. Or la pectination, ou la dent unique qui la remplace, sont toujours du côté gauche de la soie dans les rames situées du côté droit de l'Annélide, du côté droit pour les rames situées à gauche. Mesnil *(96)* signale déjà une asymétrie analogue pour les soies modifiées du 5e sétigère chez les *Polydora*. De même, chez les individus A, nous avons dit que l'extrémité de la soie, au

[1] Chez d'autres Annélides, on trouve des particularités analogues dans les soies. Ainsi, dans le genre *Polydora*, au cinquième sétigère, il y a un certain nombre de grosses soies anomales ; dans certaines espèces elles portent une dent latérale à la base de la cuiller qui les termine *(P. ciliata)*, tandis que cette dent fait défaut dans d'autres espèces *(P. cœca)*.

Chez *Ephesia gracilis*, il y a également des soies terminées en cuiller, et celles du deuxième sétigère portent un appendice basilaire.

lieu d'être en pointe, s'élargissait souvent (pl. I, fig. 20-21). L'élargissement se fait aux dépens de l'un des bords de la cuiller, et avec les mêmes particularités de position par rapport au plan de symétrie de l'Annélide.

Les soies pélagiques se relient aux autres par des transitions moins ménagées. Elles ont cependant encore un limbe très long et très mince, elles se rattachent donc au type des autres, mais elles apparaissent presque simultanément, poussent très vite et doivent être considérées comme une formation distincte, surajoutée, plutôt que comme le terme extrême d'une série continue. Cependant elles occupent une place où, pendant les stades antérieurs, il y a eu, ainsi que nous le verrons, des soies en cuiller typiques. Or, on voit celles-ci remplacées graduellement par d'autres plus minces, puis par d'autres chez lesquelles reparaît un limbe pectiné plus ou moins long. Peu à peu on revient au type de soie capillaire pectinée. Ultérieurement se fait la poussée de soies pélagiques que l'on doit considérer comme indépendantes.

Tels sont les rapports morphologiques entre les diverses soies. Examinons maintenant leur mode général de groupement. La rame typique peut être considérée comme composée de deux rangées de soies, dont l'une, l'antérieure, est, dans tout l'abdomen, constituée par des soies en cuiller, l'autre, la postérieure par des soies capillaires ; cette dernière peut manquer, ou, à quelques sétigères, être représentée, en partie (pl. III, fig 18), ou en totalité (pl. III, fig. 17), par des soies en cuiller *très minces c*, que nous avons dit être caractéristiques des formes sédentaires. Les soies de nouvelle formation apparaissent sur les bords des deux rames du parapode, qui sont situés en regard, c'est-à-dire au bord ventral de la rame dorsale, et au bord dorsal de la rame ventrale. Partant de ce fait, on peut, en examinant la composition des rames, savoir l'âge relatif de leurs soies, qui se déduira de leur position respective. Par suite, à chaque stade, la comparaison des soies d'une même rame indiquera dans quel sens marche la différenciation à ce

moment. Prenons un exemple : la figure 22, planche III, représente la rame ventrale du 9e sétigère d'un individu destiné à donner une forme B_2. Le bord dorsal de la rame est à la partie gauche de la figure. Les soies sont donc d'autant plus jeunes qu'elles sont plus à gauche. On voit donc que les dernières soies en cuiller formées ont été de plus en plus minces ; peut-être même actuellement ne s'en forme-t-il plus, mais sont-elles remplacées par des soies capillaires. De même la figure 23, planche III, qui représente la 15e rame ventrale d'un individu (série B) nous offre une soie pectinée récente, formée dans une rangée *r*, de soies en cuiller.

En revanche, la figure 18, planche III, qui représente la rame ventrale du 13e sétigère d'une forme de la série A, nous montre : 1° une rangée de 4 grosses cuillers ; 2° une rangée dont les 2 soies les plus anciennes sont 2 capillaires, la plus récente est une soie en cuiller mince *c*.

En combinant ces remarques, on peut donc suivre, au cours du développement, l'évolution de l'appareil sétigère avec beaucoup de précision. Nous nous contentons pour le moment de poser le principe dont nous ferons plus loin l'application.

*
* *

Connaissant maintenant les rapports morphologiques entre les diverses espèces de soies et leur mode général de groupement en rames, suivons l'appareil sétigère à toutes les étapes de son développement. Il constitue le principal trait de la *morphologie externe* de l'animal. Nous y joindrons les renseignements complémentaires tirés d'autres particularités extérieures.

Nous avons dit que l'absence ou la présence d'une dent, à la base de l'excavation des soies en cuiller, permettait de séparer à coup sûr en deux séries, l'une évoluant vers A ou C_2, l'autre vers la forme B_2, tous les individus ayant au moins 20 sétigères. Le triage étant fait par ce procédé, on constate une autre particularité *aussi constante* et qui donne un second critérium

de différenciation. Chez les individus que la forme des soies en cuiller fait reconnaître comme ne devant pas évoluer vers B_2, la rangée de soies capillaires est remplacée à un certain nombre d'anneaux, faisant partie de la première moitié de l'abdomen, par des soies minces, à dilatation terminale en cuiller (pl. III, *c*, fig. 12 et 14).

Il y a donc là un nouveau moyen de trier les individus, et, en l'employant, on peut séparer les deux séries un peu plus haut. Il s'applique bien en général aux individus de 15 sétigères, tandis qu'à ce moment, chez les individus A ou C, la pectination n'a pas encore complètement disparu des soies en cuiller, et que, chez les individus B, elle ne s'est pas transformée encore en la dent caractéristique.

*
* *

Par ces procédés, nous avons donc pu, pour tous les individus à partir de 15 sétigères environ, dire s'ils aboutiraient à A ou C_2 ou bien au contraire à B_2. Nous ne croyons naturellement pas que c'est à ce stade précis que, dans la nature, se fait la séparation ; peut-être avec des matériaux plus nombreux (les individus de moins de quinze sétigères sont assez rares parce qu'on les aperçoit difficilement) et une observation plus patiente, aurions-nous pu remonter plus haut. Peut-être aussi n'y a-t-il pas, avant ce stade, de critérium externe, facile à appliquer. Les deux règles que nous avons données nous paraissent en défaut avant cette taille. Notre sentiment, en tout cas, est que les deux séries sont distinctes antérieurement. La destinée des divers individus est probablement fixée dès l'œuf, et nous aurons à expliquer comment nous concilions cette hypothèse avec l'opinion que l'espèce est unique.

Les matériaux que nous avons examinés nous conduisent naturellement à diviser l'étude du développement en cinq parties :

1° Premiers stades du développement ;

2° Étude des individus jeunes dont le sort n'a pu être fixé (0 à 15 sétigères) ;

3° Étude des stades successifs des formes A (15 sétigères à l'adulte) ;

4° Étude parallèle à la précédente pour la forme B ;

5° Étude des individus évoluant vers la forme C.

§ 2. — Premiers stades du développement.

Nous n'avons malheureusement ici que très peu de documents. Nous en isolons la description afin de bien préciser la base des déductions ultérieures.

Nous considérons successivement les œufs des femelles A, B, C.

Forme A. — Les ovules (pl. I, fig. *a)* sont bleu verdâtre et mesurent, à leur taille maximum, environ 170 μ. Ils sont, de très bonne heure, libres dans la cavité générale. On les aperçoit aisément dans tous les individus ayant 35 sétigères environ, et à toutes les époques de l'année. C'est au printemps, d'après l'ensemble de nos observations, que les individus A sont le plus chargés d'ovules, et nous sommes disposés à admettre que la période reproductrice la plus active s'étend du mois de mai à la fin de l'été.

Nous n'avons vraiment observé cette reproduction qu'en juillet 1898. Nous avons constaté alors que, chez certaines femelles A, les ovules étaient tous sensiblement de même taille, relativement assez peu nombreux, et qu'ils évoluaient, en embryons *dans le cœlome de la mère :* celle-ci est donc *vivipare*.

L'ovule mûr commence par s'entourer d'une fine coque transparente, comme cela arrive chez beaucoup d'animaux, à ovules nus, après la fécondation. Il émet alors les globules polaires. Puis il subit une segmentation totale dont nous avons

vu d'assez nombreux stades, mais que nous n'avons pas étudiée d'une façon précise[1]. Il n'y a pas synchronisme rigoureux entre tous les œufs qu'on trouve chez un même individu ; on observe simultanément une série de stades, assez voisins d'ailleurs.

Le développement intra-maternel se poursuit très loin. On trouve en effet des femelles renfermant des trochosphères (pl. II, fig. 1) et même des stades semblables à la figure 2, planche II, chez lesquels sont ébauchés les trois premiers segments métastomiaux. La larve est entourée d'une mince membrane anhyste, traversée par les cils vibratiles et qui n'est peut-être autre chose que la coque distendue. Au stade de la figure 2, l'embryon ne diffère pas sensiblement de la larve la plus jeune que l'on trouve libre, et que la même figure peut aussi bien représenter. En général, les stades intra-maternels montrent encore, dans l'endoderme intestinal, des restes de vitellus sous forme de sphérules.

Il faut noter que, lorsqu'on trouve des femelles renfermant des stades avancés du développement, le nombre des embryons est souvent très restreint, surtout si on le compare à celui des ovules. Cela tient sans doute à ce que ces embryons sont expulsés successivement, au fur et à mesure de leur maturité. Mais, d'autre part, on aperçoit assez souvent, dans le cœlome, à ce moment, des masses brunes irrégulières, ayant à peu près la taille d'une larve. On constate que ce sont des amas de cellules bourrées de pigment brun, et qu'il y a tout lieu de considérer comme des phagocytes. Nous sommes très tentés de regarder ces masses comme les débris de larves dont le développement aurait avorté et qui seraient résorbées par phagocytose. Il est d'ailleurs très fréquent chez les animaux vivipares qu'une partie seulement des embryons arrive à entière évolution.

[1] Les œufs extraits du corps maternel s'altèrent très rapidement au contact de l'eau de mer.

Nous indiquerons immédiatement que, chez les femelles vivipares, les glandes génitales proprement dites, qui occupent la place habituelle chez les Annélides (à la partie ventrale des dissépiments) sont très actives. Il se produit une nouvelle poussée d'ovules, de sorte que les individus A possèdent, selon toutes probabilités, plusieurs périodes successives de maturité sexuelle.

Les larves sont expulsées probablement par les organes segmentaires. Nous revenons plus loin sur ce point.

Il résulte de tout cela que *la forme A est vivipare*. Elle est aussi *parthénogénétique*. Car il ne peut être question d'autofécondation. Chez aucun des individus examinés, à tous les états et à toutes les époques de l'année, nous n'avons jamais trouvé ni spermatozoïdes, ni stades de spermatogénèse. Et nous ne croyons pas davantage qu'il y ait fécondation croisée. Il n'y a en effet pas trace de réceptacle séminal et, comme nous l'avons dit, on ne trouve jamais de spermatozoïdes dans le cœlome. Enfin l'époque de la reproduction nous semble s'opposer à cette hypothèse. En effet, n'ayant trouvé aucun mâle sur *plusieurs milliers* d'individus A, nous croyons pouvoir conclure que cette forme A ne présente que des femelles. Nous n'avons trouvé de mâles que chez la forme B. Les spermatozoïdes, à supposer qu'on les observe, ne pourraient provenir que de cette dernière. Mais elle ne mûrit guère qu'au mois d'août, ainsi que nous le verrons, et, d'autre part, la période principale de maturité de A tombe plus tôt. En juillet-août, la proportion des individus A vivipares donne à penser que ce sont des retardataires. — Au début de la période de maturité de A, il ne peut donc y avoir fécondation

Forme B. — Les conditions du développement sont très différentes. Il y a d'abord nombres sensiblement égaux de mâles et de femelles.

Au printemps, nous n'avons pu trouver aucun individu B adulte. Ils étaient encore à l'état B_1. — Les individus mûrs

sont encore rares en juillet. La maturité véritable ne semble commencer qu'en août[1]. Les ovules (pl. I, fig. *b)* qui atteignent 200 μ sont de couleur jaunâtre.

Quand les individus sont véritablement mûrs, ils deviennent mobiles et ils expulsent leurs produits génitaux en abondance[2]; la fécondation a donc certainement lieu dans la mer ainsi que le développement.

Nous avons, plusieurs fois, mélangé des mâles et des femelles que nous venions de recueillir. Les ovules, au fond du cristallisoir, étaient rapidement entourés par de nombreux spermatozoïdes, mais malheureusement nous n'avons pas obtenu la segmentation.

Il est probable que, dans la nature, une partie des ovules sont expulsés, avant que l'animal se soit dégagé du *Lithothamnion* et s'y développent, que d'autres sont rejetés quand la mère nage librement, et que ces œufs se développent d'abord à l'extérieur de l'algue, pour y revenir seulement à l'état de larve.

Nous regrettons beaucoup de n'avoir pas pu recueillir de documents sur le premier développement de B. En raison des conditions différentes où il se produit, il est possible qu'il offre avec celui de A des divergences assez marquées.

Forme C. — Les documents nous font malheureusement aussi défaut. Nous n'avons, ainsi qu'il a été dit, observé qu'une seule femelle mûre, ou, plus exactement, paraissant voisine de la maturité. Cette seule observation se place en avril. Tous les individus rencontrés en août-septembre paraissaient loin du terme de leur différenciation. D'une façon générale, même, les formes C (V. *infra)*, recueillies au printemps, étaient plus avancées que celles trouvées en été. Nous en concluons que la période véritable de maturité de C est le printemps.

[1] Toutes ces données sont naturellement spéciales à la Hague.

[2] Cette expulsion est toujours beaucoup plus rapide pour les mâles que pour les femelles.

Les ovules de C (pl. I, fig. *c)* sont d'un jaune brunâtre, rappelant par la couleur ceux de B. Ils atteignent 130 μ. Ils sont très nombreux dans un individu et ont tous approximativement la même taille. Ils sont expulsés par des organes segmentaires que nous décrirons plus loin et dont le pavillon cilié est très développé. Ces organes débouchent au milieu d'énormes glandes à mucus. Il ne nous paraît pas douteux que la forme C soit *ovipare*, et ces glandes tégumentaires nous font incliner à penser que les œufs pondus sont agglomérés dans des masses de mucus. La rareté des individus C et le temps restreint dont nous avons disposé pour les observer ne nous ont pas permis de fixer définitivement ce point.

La parthénogénèse est également très probable dans la forme C. Nous n'avons pas vu, comme dans le cas de A, un nombre considérable d'individus, de sorte que, tout en n'ayant rencontré que des femelles, nous sommes plus réservés pour nier l'existence du mâle. Faisons observer toutefois que les caractères propres de C (glandes à mucus et couleur des ovules) sont liés visiblement au sexe femelle, de sorte que, si le mâle existait, mais n'avait pas les glandes à mucus qui sont probablement corrélatives de la ponte, il ne pourrait être caractérisé comme C ; mais alors il ressemblerait à A. Or, nous n'avons jamais trouvé d'individu mâle ayant la forme de A ou en dérivant par voie de métamorphose épitoque. Nous croyons donc qu'il n'y a pas de mâles C (nous revenons sur ce point dans le chapitre IV) et que le développement des œufs est parthénogénétique.

Nous n'avons pas observé le développement proprement dit des œufs de C.

*
* *

Comme on le voit, les œufs des trois formes A, B, C, évoluent dans des conditions très différentes. Leur évolution elle-même offre peut-être, par suite, suivant les formes, des

divergences qu'il serait intéressant de rechercher. La diversité même des conditions nous paraît autoriser à ranger *Dodecaceria concharum* parmi les espèces présentant le phénomène de *pœcilogonie*[1], au sens que Giard *(91)* a attribué à ce mot.

§ 3. — Étude des individus ayant moins de 15 sétigères.

La figure 2, planche II, représente le stade libre le plus jeune que nous ayons observé. Il mesure environ 250 μ de longueur; il est entièrement achète; le corps, légèrement annelé, présente les particularités suivantes. On ne peut y reconnaître de séparations de segments nettes, mais il semble bien que deux sont ébauchées, indiquant ainsi trois segments métastomiaux.

Le prostomium porte deux yeux formés par une tache de pigment, dans laquelle est enchâssé un cristallin réfringent. A la partie antérieure de la tête, on observe quelques cils vibratiles.

Le premier anneau métastomial fait intimement corps avec le prostomium, et, sur cette première région de la larve, on observe une couronne ciliée qui représente vraisemblablement l'architroque de la trochosphère.

En arrière, deux étranglements limitent le deuxième anneau métastomial, puis le troisième avec le pygidium. A hauteur de celui-ci, on remarque une couronne ciliée périanale. L'ectoderme est parsemé de taches de pigment jaune dissous, semblable à celui de l'adulte. Il y en a surtout à l'extrémité postérieure. Le tube digestif est ouvert à ses deux extrémités.

Cette larve diffère à peine de celles que l'on trouve dans les individus A. Elle a perdu plus complètement le vitellus qui subsistait dans les cellules entodermiques.

[1] Ποικίλος, varié; γονή, génération.

On en trouve un assez grand nombre dans les débris qui s'accumulent au fond des cristallisoirs, quand on y a laissé séjourner, pendant quarante-huit heures environ, des blocs de *Lithothamnion*. Il est probable qu'elles sont chassées de l'algue par le début de la putréfaction. Un certain nombre aussi se sont peut-être échappées d'individus A en gestation.

Nous sommes tentés de croire qu'elles proviennent, en très grande majorité, sinon en totalité, de la forme A. Les documents nous manquent pour la forme B, ainsi que nous l'avons dit.

Ces larves se déplacent en nageant à l'aide de leurs cils.

Les individus de 1 à 7 sétigères se rencontrent dans les mêmes conditions que les larves achètes; nous allons les décrire successivement. Nous avons condensé en un tableau (p. 43) la description de l'appareil sétigère des divers individus. Chacun d'eux est représenté par deux colonnes : D pour les rames dorsales, V pour les rames ventrales. Dans chacune de ces colonnes, on trouve deux chiffres : le premier (en noirs) donne le nombre des soies en cuiller de chaque rame, le second (en caractères ordinaires), celui des soies capillaires. L'absence de l'une ou l'autre espèce de soies est indiquée par des guillemets. Exemple : **1**,2 | **3** » indique 1 soie en cuiller et 2 capillaires à la rame dorsale, 3 soies en cuiller et 0 capillaire à la rame ventrale. Nous avons construit de la même manière des tableaux pour les séries d'individus différenciés.

En suivant dans l'un de ces tableaux une même ligne horizontale dans les colonnes correspondant aux divers individus, on a la série de transformations que subit un sétigère depuis l'origine jusqu'à l'état adulte. Dans les descriptions qui suivent, nous mentionnons les particularités qui n'ont pas pu trouver place dans les tableaux.

Tableau α.

NUMÉROS DES SÉTIGÈRES	I 2 sétigères.		II 4 sétigères.		III 5 sétigères.		IV 6 sétigères.		V 8 sétigères.		VI 11 sétigères.		VII 15 sétigères.		VIII 18 sétigères.	
	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V
1	» 1	» 1	» 2	» 2	» 3	» 2	» 2	» 2	» 2	» 1	» 2	» 2	» 2	» 2	» 3	» 3
2	» 1	» 1	» 2	» 2	» 2	» 2	» 2	1,1	» 2	» 3	» 2	» 2	» 2	» 2	» 3	» 3
3	»	»	» 2	» 2	» 2	» 2	» 1	1,1	1,1	2 »	» 1	1,1	» 2	» 2	» 4	» 3
4	»	»	» 1	1 »	» 2	» 2	» 2	2 »	1,1	1 »	» 2	1 »	» 2	2 »	» 3	1,2
5	»	»	»	»	» 1	» 1	1,1	2 »	1,1	2 »	1 »	2 »	» 2	2 »	3,1	3,1
6	»	»	»	»	»	»	» 1	1 »	1,1	3 »	1,1	1 »	1,1	3 »	3,1	3,1
7	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	2 »	1,1	2 »	2,1	1 »	2,2	4 »
8	»	»	»	»	»	»	»	»	1 »	1 »	1,1	1 »	1,1	1 »	2,1	4 »
9	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1 »	1,1	1 »	1,1	3 »
10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1 »	1,1	1 »	2,1	3 »
11	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1 »	1,1	1 »	1,2	2 »
12	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1 »	1,1	2 »
13	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	2,1	2,1	2 »
14	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1,1	3,2	3 »
15	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1,1	2,1	3 »
16	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	2 »
17	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	2 »
18	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1 »

Stade de 1 sétigère (planche II, fig. 3). — Elle a 320 μ de longueur. La tête porte deux yeux comme dans la larve achète. Puis vient un segment dépourvu de soies, un segment sétigère, un nouveau segment achète et un dernier portant l'anus, soit en tout 5 segments, dont 3 au métastomium (stade archipodial de Giard). Le pharynx est déjà bien marqué. Le sétigère unique porte une soie de chaque côté. Notons que, dans cette larve et dans toutes les suivantes, entre le segment céphalique et le premier sétigère, existe toujours un segment achète.

Stade de 2 sétigères (tableau α, col. I). — Longueur 350 μ. Deux yeux, deux anneaux munis de soies. Au premier, de chaque côté une soie par rame, assez fine et pectinée à son extrémité (pl. III, fig. 2). Au deuxième anneau sétigère, il y a aussi une soie pectinée par rame. Celle de la rame ventrale est un peu plus courte et un peu plus forte (pl. III, fig. 3).

Un autre exemplaire observé diffère du précédent en ce que la soie de la deuxième rame ventrale a la forme d'une soie en cuiller pectinée.

Stade de 4 sétigères (tableau α, col. II). — Longueur 450 μ. Deux yeux. Les trois premiers segments sétigères portent, à la rame dorsale, deux soies pectinées, une longue et fine, une plus courte (pl. III, fig. 4); à la quatrième rame dorsale, il y a une pectinée courte. Ventralement, les trois premières rames ont deux soies pectinées courtes, un peu variables d'anneau à anneau (pl. III, fig. 5-7). Au troisième segment, le limbe de ces soies se creuse légèrement en cuiller (pl. III, fig. 7, à gauche). A la quatrième rame ventrale, une soie unique (pl. III, fig 8); le creusement du limbe en cuiller est beaucoup plus net. Cette soie a déjà le type des soies en cuiller, à base pectinée.

Dans cette larve, le tube digestif offre une partie renflée et glandulaire s'étendant sur la longueur des deux premiers sétigères. A partir de ce stade, la larve ne nage plus, elle rampe.

Stade de 5 sétigères (tableau α, col. III). — Deux yeux. Dans l'exemplaire étudié, il n'y avait encore aucune soie en cuiller, mais seulement des soies pectinées, les unes courtes, les autres longues. La portion glandulaire du tube digestif s'étendait sur les sétigères 1-2 et occupait à peu près toute la largeur du corps.

Stade de 6 sétigères (tableau α, col. IV). — Deux yeux. La distribution des soies dans cette larve est assez curieuse. Les soies en cuiller se montrent dès le deuxième sétigère; il est des soies qu'il faut regarder attentivement avant de les cataloguer parmi les capillaires courtes ou les cuillers pectinées.

Toutes les soies en cuiller, à ce stade, sont pectinées. Il est intéressant de constater, d'autre part, l'absence des soies capillaires aux trois der-

nières rames ventrales. C'est un caractère que nous allons retrouver à peu près constamment désormais pour la région postérieure. La différenciation de celle-ci commence donc dès maintenant.

Stade de 8 sétigères (tableau α, col. V; pl. II, fig. 6). — Un peu de pigment brun sur la tête et jusqu'au deuxième sétigère. Yeux mal délimités. La partie glandulaire de l'intestin s'étend sur les sétigères 2-5. Quant aux soies, notons le nombre relativement grand des soies pectinées avec extrémités en cuiller, qui existent régulièrement aux deux rames, à partir du troisième sétigère. Les rames ventrales, sur presque toute l'étendue de l'Annélide, sont dépourvues de soies capillaires. Les soies pectinées sont toutes en cuiller à l'extrémité (pl. III, fig. 9). Au deuxième sétigère, les trois soies capillaires sont courtes et bien pectinées, c'est-à-dire très voisines des soies en cuiller.

Stade de 11 sétigères (tableau α, col. VI). — La seule larve que nous ayons observée à ce stade a été trouvée déjà morte et altérée. Nous n'avons pu en tirer que les indications relatives aux soies. Encore se peut-il que quelques-unes de celles-ci fussent déjà détachées. Cependant les chiffres obtenus cadrent assez bien avec ceux fournis par les larves précédentes. Les soies en cuiller sont pectinées à la base.

Stade de 15 sétigères (tableau α, col. VII). — Deux yeux avec cristallins assez gros. Pas encore d'appendices. Région glandulaire du tube digestif commençant au quatrième sétigère et finissant au huitième. On commence à apercevoir, immédiatement à côté du pharynx, les grandes néphridies antérieures. Les soies en cuiller commencent au quatrième sétigère. Elles sont nettement pectinées dans les premiers anneaux, moins nettement dans les derniers.

Stade de 18 sétigères (tableau α, col. VIII). — Deux yeux, un palpe et une très courte branchie du côté droit seulement. Au quatrième sétigère, les soies montrent une transition parfaite entre les soies capillaires pectinées et les soies en cuiller. On est même embarrassé pour les classer. On a figuré une des soies de la troisième rame ventrale (pl. III, fig. 10) et la soie la plus courte de la quatrième (pl. III, fig. 11) : cette dernière a été interprétée dans les tableaux comme soie en cuiller. Aux anneaux 5-7, les soies en cuiller sont nettement pectinées. Mais aux suivants on trouve de temps en temps une soie en cuiller où la pectination est très réduite, et ces cas deviennent plus fréquents dans les derniers anneaux, où la moitié seulement des soies en cuiller présente une pectination nette.

*
* *

Nous arrêtons là la série des formes dont le sort ultérieur n'a pu être fixé à l'aide des données que nous avons recueillies.

Dégageons maintenant quelques considérations de leur étude et du tableau qui résume leur appareil sétigère.

Dans l'ensemble, nous voyons, sur cette série, se constituer la région thoracique. En arrière de la tête, se forme, dès l'origine, un anneau qui restera toujours achète. Le premier sétigère est, d'emblée, le deuxième anneau du métastomium. Les soies en cuiller ne se montrent d'une façon bien régulière qu'à partir du stade à 5 sétigères. Elles remontent d'abord très haut (jusqu'au deuxième sétigère), puis reculent progressivement, pour laisser en avant d'elles la région thoracique. Ce recul s'effectue parallèlement à celui de la région glandulaire du tube digestif.

Nul doute, d'après les formes reçensées, que, si l'on avait observé un grand nombre d'individus, on eût constaté une assez grande irrégularité dans la disposition des soies en cuiller aux premiers anneaux. Cela tient précisément à ce qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre les soies capillaires pectinées et les soies en cuiller. On a dans cette première période toutes les transitions entre les unes et les autres, pour la grosseur et la forme de la partie terminale. Les figures précédemment citées en témoignent.

Dans la partie postérieure du corps s'établit déjà un caractère que nous allons retrouver désormais : la rareté ou mieux l'absence de soies capillaires aux rames ventrales.

Notons encore la tardive apparition des appendices. Nous n'en trouvons pas encore trace au stade à 15 sétigères. Quand nous les voyons pour la première fois, ils se montrent souvent *asymétriquement*. On rencontre en effet alors un palpe et une branchie d'un côté, rien de l'autre.

*
* *

Pour les stades que nous allons étudier maintenant, nous pouvons nous prononcer sur la nature de l'adulte à l'aide des deux critériums que nous avons indiqués (1° présence ou absence d'une dent à la base de l'excavation des soies en cuiller ; 2° absence ou présence des soies fines en cuiller). Dans la première alternative, l'individu est un jeune B, dans la seconde, il aboutira à A ou C. Nous avons eu sous les yeux plusieurs individus ne comptant pas plus de 15-16 sétigères et pour lesquels cette distinction était possible.

Ces critériums se sont montrés d'un emploi à peu près infaillible à partir de 15 sétigères. Cependant à la limite quelques individus sont restés douteux, et notamment les deux (VII et VIII) qui terminent la série que nous venons d'étudier. La pectination des soies en cuiller semble bien s'y atténuer dans les derniers anneaux, mais elle persiste sur certaines soies et, d'autre part, les soies fines en cuiller manquent. C'est pour ces raisons que nous avons laissé ces individus avec la série des indéterminés. D'autres individus du même nombre d'anneaux s'interprétaient sans hésitation, comme nous allons le voir maintenant. C'est la limite à laquelle ces caractères distinctifs s'établissent. Dans tous les cas, ainsi que va le montrer la suite, parmi les individus de 15 à 30 sétigères que l'on recueille en août-septembre, époque de nos observations, il y a une proportion beaucoup plus grande de futurs individus A que de futurs individus B_2 (il en est de même pour les adultes, d'ailleurs). Il y a lieu de croire que dans les stades étudiés précédemment la proportion était la même, c'est-à-dire que, dans le tableau α, figure une majorité de sédentaires. Il est intéressant, dès lors, de constater qu'il n'a pas été possible, à ces stades, de saisir un caractère distinctif, quand la différence des adultes est si considérable.

§ 4. — Individus évoluant vers la forme A.

Nous étudierons cette série de la même manière que la précédente ; nous avons choisi parmi les nombreux individus, pour lesquels nous avons relevé la statistique des soies, 15 exemplaires formant une suite aussi continue que possible, que nous avons reproduite dans le tableau β (p. 50). Il est dressé de la même façon que le tableau α. Nous avons dit que l'un des critériums permettant de reconnaître les individus sédentaires, dans les états jeunes, était la présence de soies en cuiller fines, remplaçant les soies capillaires, à certains anneaux. Nous avons mis ces soies en évidence dans le tableau β, en les inscrivant en noirs à la suite des soies en cuiller proprement dites, les deux nombres sont alors réunis par le signe +. Exemple : Individu n° IX, 7e sétigère : **2 + 1**,2 | **3 + 1**,1. Au 7e sétigère il y a dorsalement 2 soies en cuiller, 1 soie fine en cuiller et 2 soies capillaires.

Bien que nous ayons séparé ainsi, dans le tableau, les soies en cuiller fines des soies capillaires, rappelons qu'elles font partie de la même rangée que ces dernières, dans chaque rame.

Dans toute la série que nous allons étudier, les modifications sont très progressives.

Au point de vue de la couleur, le pigment brun, qui avait déjà apparu dans les derniers stades de la série précédente, s'accumule de plus en plus vers les extrémités qui deviennent brun foncé. C'est vers le stade 20-25 sétigères que l'animal se replie en U. Nous assistons aussi progressivement à la poussée des appendices antérieurs. Ils n'apparaissent pas à des stades rigoureusement précis, mais dans l'ensemble la venue des palpes et des branchies est régulière. Deux points sont seulement à noter : 1° la venue tardive des premiers appendices ; 2° leur apparition asymétrique. Il y a très souvent un palpe et

une branchie d'un même côté, sans qu'il y ait rien de l'autre[1].

Vers le stade à 30 sétigères, il y a en général 2 palpes et 2 paires de branchies. La 3e paire se montre aux environs de 40 sétigères. Les individus de 50 sétigères ont en général 10 branchies. Ceux de 60-70 en ont le plus souvent 12 (c'est le cas des grands exemplaires d'*Heterocirrus ater*, placés par de Quatrefages dans les collections du Muséum).

Les yeux, qui étaient constamment présents sur les individus de la première série, vont se retrouver sur les plus jeunes de celle que nous abordons maintenant, puis ils disparaîtront.

Passons à l'examen des divers stades. Nous nous contenterons pour chacun de noter les particularités intéressantes, qui n'ont pas trouvé place dans le tableau β ; nous renvoyons à celui-ci pour ce qui concerne l'appareil sétigère. Nos observations et statistiques ont porté sur un plus grand nombre d'individus qu'il n'en est mentionné ici.

Individu de 14 sétigères (tableau β, col. I). — Pas d'yeux, un palpe et une branchie du même côté.

Les soies en cuiller sont longuement pectinées aux anneaux 4-7. Dans la région postérieure, elles n'ont ni peigne, ni denticulation d'aucune sorte. L'une des rames ventrales présente une soie en cuiller fine. Cet individu a une évolution hâtive, ainsi que l'indique la présence des appendices mentionnés, l'absence des yeux, qui ont déjà disparu, et la présence de la petite soie en cuiller. Les autres individus du même nombre d'anneaux n'étaient pas aussi nettement caractérisés.

Individu de 15 sétigères (tableau β, col. II). — Deux yeux, pas d'appendices.

Les soies en cuiller fines, caractéristiques de la forme sédentaire existent à cinq segments, à la rame ventrale.

Nous avons représenté (pl. III, fig. 12-15) un certain nombre de soies de cet individu, qui montrent bien les transitions entre les soies capillaires pectinées et les soies en cuiller [4e rame ventrale (pl. III, fig. 12), 6e rame ventrale (pl. III, fig. 13), 7e rame ventrale (pl. III, fig. 14), 11e rame ventrale (pl. III, fig. 16)] et la disparition progressive de la

[1] Ces remarques sont importantes pour l'appréciation des rapports du genre *Ctenodrilus* avec les *Cirratuliens*. V. *infra*.

NUMÉROS DES SÉTIGÈRES	I 14 sétigères.		II 15 sétigères.		III 17 sétigères.		IV 18 sétigères.		V 21 sétigères.		VI 21 sétigères.		VII 26 sétigères.	
	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	
1	» 2	» 2	» 2	» 2	» 2	» 2	» 2	» 2	» 2	» 2	» 3	» 3	» 3	»
2	» 2	» 2	» 2	» 2	» 3	» 2	» 2	» 2	» 3	» 3	» 4	» 4	» 4	»
3	» 2	» 2	» 2	» 3	» 3	» 3	» 2	» 3	» 4	» 3	» 4	» 3	» 4	»
4	1,1	2,1	1,3	2,1	» 3	» 3	1,2	1+1,1	» 3	1,2	» 4	1,3	» 5	»
5	1,1	2,1	2,2	2+1 »	1,1	3 »	3,1	2+1 »	2,2	2,1	1,2	3 »	» 6	3
6	2 »	4 »	2,2	2+1 »	2,1	3 »	3 »	3 »	3,2	4 »	2,1	3+2 »	2,3	4 2
7	1,1	3 »	2,2	2+1 »	2,1	3+1 »	2,2	3 »	2,2	3+2 »	2,1	3+1 »	3,2	4 3
8	1,1	3+1 »	2,1	3+1 »	3 »	3+2 »	2,1	2 »	3 »	3+1 »	2,2	3+2 »	3,2	4 1
9	2,2	3 »	1,1	2+1 »	2,1	3+1 »	2,1	2+1 »	2,1	4 »	1,1	2 »	3 »	3 2
10	1,1	2 »	1,1	2 »	1,1	2 »	2,1	2+1 »	2,2	4,1	1,1	2 »	3,1	3 2
11	2,1	2 »	1,1	2 »	1,1	2 »	1,1	2 »	2,1	2 »	1,1	2,1	2,2	3 1
12	2,1	2 »	1,2	2 »	1,1	2 »	1,1	2 »	1,1	2 »	1,1	1 »	2,2	3 1
13	1,1	3 »	1,1	2 »	2 »	2 »	1,1	2 »	1,1	2 »	1,1	2,1	2,2	1
14	1,1	2 »	1,2	1 »	2 »	2 »	2,2	2 »	2 »	2 »	1,1	2 »	2,2	»
15	»	»	1,1	1 »	1,1	2 »	1,1	2 »	1,1	3 »	1,1	2,1	2,2	»
16	»	»	»	»	1,1	2 »	2,1	2 »	2,1	2 »	1,1	2 »	1,2	»
17	»	»	»	»	1,1	1,1	1,1	1,1	2,1	2 »	» 1	3 »	2,1	»
18	»	»	»	»	»	»	1 »	1 »	2,1	2 »	1,1	2,1	2,2	»
19	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	2,1	1,1	2 »	2,1	»
20	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1 »	1,1	1 »	2,1	»
21	»	»	»	»	»	»	»	»	1 »	1 »	1,1	1 »	2,1	»
22	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	»
23	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	2,1	»
24	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1
25	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1
26	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1 »	»
27	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
28	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
29	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
30	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
31	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
32	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
33	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
34	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
35	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
36	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
37	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
38	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
39	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
40	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
41	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
42	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
43	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
44	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
45	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
46	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
47	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
48	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
49	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
50	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	

VII	VIII		IX		X		XI		XII		XIII		XIV		XV	
26 sétigères.	sétigères.		29 sétigères.		30 sétigères.		33 sétigères.		39 sétigères.		40 sétigères.		43 sétigères.		50 sétigères.	
D	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V
» 3	3	» 3	» 4	» 4	» 3	» 3	» 4	» 4	» 4	» 4	» 4	» 4	» 4	» 5	» 4	» 5
» 4	5	» 4	» 5	» 4	» 5	» 4	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5
» 4	5	» 4	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 6	» 5
» 5	6	» 5	» 6	» 6	» 6	» 5	» 6	» 6	» 5	» 5	» 5	» 5	» 5	» 6	» 6	» 6
» 6	2 4	1,6	» 6	1,6	» 6	1,6	» 6	» 6	» 6	» 6	» 6	» 7	» 6	» 6	» 8	» 7
2.3	4-3	3,1	1,5	3+1,1	2,4	4,3	» 6	4,3	» 6	» 6	» 7	» 7	» 7	3,4	» 8	» 7
3.2	4-2	3+1 »	2+1,2	3+2,1	4,2	4+2 »	4,3	4,4	» 7	5,3	» 9	3,2	4,4	4,3	» 10	1,5
3.2	4-1	3 »	3,3	3+3 »	3+1,1	4+2 »	4,3	4+2 »	6,5	5+1,3	4,3	3+1,2	3,3	5,2	4,4	3,1
3 »	3-2	3+1 »	2,1	3+3 »	3,2	4+1 »	4,3	4+1 »	4,3	5+2 »	4,3	5+2 »	4,3	4+1,2	4,3	6,3
3.1	3-2	4+2 »	3,3	3+2 »	4,2	4+1 »	2,2	3 »	4,3	4+1 »	5,2	5+1 »	4,3	4,1	4,3	6 »
2.2	3-3	4+1 »	3,2	3,2	4,2	4+3 »	3,1	3 »	4,2	5 »	3,3	4+1 »	4,3	4,1	4,4	6,2
2.2	3-1	3,2	3,2	3,2	3,3	4+2 »	3,2	3 »	4,3	4 »	3,2	4 »	3,3	5 »	4,3	5 »
2.2	2 1	2,2	3,2	3,2	3,3	3+2 »	3,2	3 »	4,3	4 »	3,2	3 »	3,3	4 »	4,2	5 »
2.2	2 2	2,2	3,2	3,2	3,3	4+1,2	3,2	3 »	4,4	4,1	3,3	3 »	3,2	4+1 »	4,1	5 »
2.2	2 2	2,2	3,2	3,2	3,3	4,3	3,2	3,1	4,4	3,2	4,3	4+1,1	3,2	4+1 »	3,3	4 »
1.2	2 1	2,2	3,1	2,1	2,2	2,2	2,2	3,2	4,4	4,4	4,3	3,2	3,3	4+2 »	4,3	4 »
2.1	2 2	2,2	3,1	3 »	3,2	3,2	2,2	2,1	5,5	4,3	4,2	4,2	4,3	4 »	4,2	4 »
2.2	2 1	2,2	2 »	3 »	1,1	2,2	2,2	3,1	5,5	5,4	4,3	3,1	3,3	4+1,2	4,2	4 »
2.1	2 2	2,1	1,1	2 »	2,2	3,1	3,1	2,2	5,4	5,3	4,3	3,3	3,3	4,2	4,2	5 »
2.1	2 1	2,1	2,1	2 »	2,2	3,1	2,2	3,1	4,4	4,2	3,2	3,3	3,2	4,2	4,2	5 »
2.1	2 2	2»	1,1	3 »	2,2	3 »	2,1	3,1	4,4	4,3	3,2	3,1	3,2	4,2	4,4	5+1 »
1.1	2 1	2 »	1,1	2 »	1,1	2 »	2,2	2,1	3,3	3,3	3,2	3,2	3,2	4 »	4,4	4+1 »
2.1	2 2	2,1	2,1	2 »	1,2	3 »	1,2	2 »	4,3	4,3	2,3	3,2	2,2	3 »	4,2	4+2 »
1.1	2 2	2 »	2,1	2 »	1,1	2 »	1,2	2 »	4,3	4,3	2,2	2,2	3,2	4,2	4,4	5 »
1.1	1 2	1,1	2,2	1 »	2,1	4 »	2,1	1 »	3,3	3,2	2,2	3,2	2,2	3,2	4,3	5.1
1 »	2 2	2 »	2,1	2 »	2,1	3 »	2,1	2 »	2,2	2,2	2,1	2,1	2,2	3,2	4,3	5,1
»	1 2	1 »	2,1	2 »	2,1	3 »	2,1	2 »	3,1	3,1	2,2	3,2	2,2	3,2	4,2	4,2
»	1 2	1 »	1,1	2 »	2,1	2 »	2,1	2 »	2,2	3 »	2,1	2 »	3,2	3,2	4,2	4 »
»		»	1,1	1 »	1,1	2 »	2,1	2 »	2,1	2 »	2,2	2,1	2,1	3,2	4,3	4,1
»		»	»	»	1,1	1 »	2,1	1 »	2,2	1 »	2,2	1 »	2,1	3,1	3,1	4 »
»		»	»	»	»	»	1,1	1 »	2,1	2 »	1,1	2 »	2,1	3,1	2,2	4,2
»		»	»	»	»	»	1,1	1 »	1,2	2 »	1,1	1 »	2,1	3,1	3,1	4 »
»		»	»	»	»	»	1,1	1 »	1,1	3 »	1,1	2 »	2,1	3 »	2,1	3.1
»		»	»	»	»	»	»	»	1,1	2 »	1,1	2 »	2,1	3 »	2,1	3,1
»		»	»	»	»	»	»	»	1,2	1 »	1,1	2 »	2,1	3 »	2,1	4,1
»		»	»	»	»	»	»	»	2,1	2 »	1,2	2 »	2,1	2 »	2,1	3 »
»		»	»	»	»	»	»	»	2 »	2 »	2 »	3 »	2,1	3 »	2,2	4,1
»		»	»	»	»	»	»	»	2,1	1 »	2,2	2 »	2,1	3 »	2,1	4 »
»		»	»	»	»	»	»	»	1,1	1 »	2 »	2 »	2,1	2 »	2,1	3 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1 »	2,1	2 »	2.1	3 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	2.1	3 »	2.1	2 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1.1	2 »	2.1	3 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1.1	2.1	3 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	2,2	2 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1.2	2 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	3 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1.1	2 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1 »	1 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	2 »
»		»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	1 »	1 »

pectination sur les soies de la région postérieure; on distingue aussi, aux rames 6 et 7, une soie en cuiller très mince et n'appartenant pas à la rangée des autres cuillers.

Individu de 17 sétigères (tableau β, col. III). — La région thoracique comprend sur cet exemplaire quatre anneaux sétigères, tandis qu'elle n'en offrait que trois sur les précédents.

Individu de 18 sétigères (tableau β, col. IV). — Deux yeux, un palpe et une branchie, du même côté (à droite).

La pectination des soies en cuiller, nette vers le cinquième sétigère, diminue plus loin, pour disparaître peu à peu aux sétigères suivants.

Un autre exemplaire, du même nombre d'anneaux, n'a plus d'yeux, mais n'a pas encore d'appendices.

Un 3e exemplaire présente un palpe et une branchie du même côté.

Individu de 20 sétigères. — Deux yeux, un palpe et une branchie à gauche.

Autre exemplaire. — Une paire de palpes, deux branchies à gauche, une à droite.

Individu de 21 sétigères (tableau β, col. V). — Une paire de palpes, une paire de branchies.

Dans une rame déterminée, les soies en cuiller les plus jeunes sont les plus fortes. La région glandulaire du tube digestif va du sixième au onzième sétigère.

Autre exemplaire. — Deux yeux petits, un palpe et une branchie.

3e exemplaire (tableau β, col. VI). — Un palpe et une branchie.

Individu de 26 sétigères (tableau β, col. VII). — Une paire de palpes et une paire de branchies. Deux yeux. Déjà nettement courbé en U.

Individu de 27 sétigères. — Deux yeux, une paire de palpes, deux paires de branchies.

Individu de 28 sétigères (tableau β, col. VIII). — Une paire de palpes, trois branchies, deux petits yeux.

Individu de 29 sétigères (tableau β, col. IX). — Deux palpes, deux paires de branchies.

Individu de 30 sétigères (tableau β, col. X, pl. III, fig. 17-18). — Pas d'yeux, une paire de palpes, deux paires de branchies.

La figure 17 représente la septième rame ventrale, on y remarque deux soies en cuiller minces.

Individu de 32 sétigères. — Deux petits yeux, une paire de palpes, une paire de branchies.

Individu de 33 sétigères. — Une paire de palpes, cinq branchies.

Individu de 39 sétigères (tableau β, col. XII). — Deux palpes, six branchies.

Dans la cavité générale, des ovules ayant jusqu'à 100 μ de diamètre. Région glandulaire du tube digestif allant du huitième au dix-septième sétigère. Vers ce stade, on ne trouve plus de pectination à aucune des soies en cuiller. Le thorax comprend de cinq à six segments.

Individu de 41 sétigères — Deux palpes, quatre branchies.

Individu de 43 sétigères (tableau β, col. XIV, pl. III, fig. 19-21). — Deux palpes, six branchies.

Ovules atteignant 130 μ de diamètre.

De nombreuses soies en cuiller, particulièrement celles de la région postérieure, se dilatent à leur extrémité, au lieu de se terminer en pointe mousse (pl. III, fig. 20). On a encore une pointe mousse au commencement de l'abdomen (pl. III, fig. 19).

Individu de 50 sétigères (tableau β, col. XV). — Deux palpes, dix branchies. Peut être considéré comme la forme adulte normale.

*
* *

Si nous considérons maintenant le tableau β dans son ensemble, nous pouvons en déduire les considérations suivantes :

D'un bout à l'autre, l'appareil sétigère conserve le même caractère ; il se renforce seulement avec l'âge : dès le début du tableau, le thorax et les deux parties de l'abdomen sont bien marquées. Le faciès de l'Annélide ne change pas. Les diverses régions s'allongent seulement. Le thorax passe graduellement de 3 à 6 sétigères. Puis vient une région où dominent presque exclusivement les soies en cuiller. Les quelques soies capillaires qui persistent ont une tendance à se transformer en soies en cuiller minces (pl. III, fig. 18). Chaque sétigère se renforce d'une façon continue.

Quant à la forme des soies, il faut noter surtout l'évolution de la soie en cuiller qui est particulièrement intéressante, à la séparation du thorax et de l'abdomen, pendant la croissance ; elle passe par toutes les transitions à la soie capillaire pectinée. La pectination de la cuiller tend à disparaître d'une façon continue, au fur et à mesure que le développement avance, et en même temps la pointe mousse terminale est graduellement

NUMÉROS DES Sétigères.	I 19 sétigères.		II 26 sétigères.		III 33 sétigères.		IV 33 sétigères.		V 46 sétigères.		VI 39 sétigères.	
	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	
1	» 3	» 3	» 3	» 2	» 2	» 2	» 3	» 3	» 3	» 2	» 3	»
2	» 3	» 3	» 3	» 2	» 3	» 3	» 4	» 4	» 4	» 4	» 4	»
3	» 3	» 4	» 3	» 2	» 4	» 4	» 5	» 4	» 5	» 5	» 5	»
4	» 4	» 4	» 5	» 4	» 4	» 4	» 6	» 5	» 5	» 6	» 5	»
5	» 2	3 »	» 3	» 3	» 4	» 4	» 5	» 5	» 6	» 6	» 5	5
6	3 »	3 »	» 3	» 2	» 5	1,4	» 7	4 »	» 6	» 5	» 6	6
7	4 »	3 »	1,1	3 »	3,3	3 »	6,1	4 »	» 5	1,5	3,4	»
8	3 »	3 »	3 »	3 »	2,2	3 »	5 »	4 »	5 »	6 »	5 »	»
9	2,1	3 »	3 »	3 »	4,1	3 »	4 »	3 »	5 »	6 »	5,1	»
10	2,1	3 »	3 »	2 »	4 »	4 »	4 »	3 »	5,5	6 »	4,5	»
11	1,1	2,1	2,1	2 »	5 »	5 »	4 »	3 »	5 »	4 »	3,3	»
12	2,1	1,1	2,2	2 »	5 »	5 »	3,3	3 »	5 »	3 »	3,3	2
13	1,1	1,1	1,3	2,2	4,1	4 »	4,4	3 »	5 »	4 »	1,5	2
14	1,1	2,1	2,2	2,1	3,2	4 »	2,5	3 »	3,3	3 »	2,4	1
15	2,1	2 »	1,3	2,1	3,2	3 »	2,3	3,3	3,3	4 »	1,5	2
16	2,2	2 »	2,1	1,1	3,1	3 »	3,3	3,2	3,3	4,2	1,3	2
17	2,2	2,1	1,2	1,1	2,1	3,1	2,4	4,2	2,5	3,2	» 5	2
18	1,2	2,1	1,2	1,1	3,3	2,1	2,2	3,2	2,5	3,2	» 4	2
19	1,1	2,1	1,2	1,1	2,2	2,1	3,4	3,2	2,7	3,2	» 6	1
20	»	»	2,2	1,1	2,2	3,1	3,3	3,2	» 6	4,2	1,5	1
21	»	»	1,1	1 »	2,2	3,1	2,3	3,1	2,5	3,4	1,4	1
22	»	»	1,2	1 »	2,2	3,1	2,3	3,1	2,5	4,2	3,3	1
23	»	»	1,2	2 »	2,2	3,1	1,3	2,1	1,5	3,1	1,4	1
24	»	»	2,2	2,1	2,2	2,1	3,1	3,1	1,5	2,2	1,4	1
25	»	»	2,1	2,1	2,2	2,1	2,2	3 »	2,3	3,1	2,3	1
26	»	»	1,1	1,1	2,2	2,1	2,2	2 »	2,3	3,3	2,3	»
27	»	»	1,1	1,1	2,2	3,1	1,2	2 »	2,3	3,3	2,2	1
28	»	»	»	»	2,1	2 »	1,2	2 »	2,3	3,3	2,2	»
29	»	»	»	»	2,2	2,1	2,2	2 »	2,3	3,3	1,2	»
30	»	»	»	»	1,2	2 »	1,1	3 »	2,3	3,3	1,2	»
31	»	»	»	»	2,2	3 »	2,1	3 »	2,3	3,3	2,2	»
32	»	»	»	»	1,1	2 »	1,1	2 »	2,3	3,3	2,2	»
33	»	»	»	»	1,1	1,1	1,1	1,1	2,3	3,3	1,2	»
34	»	»	»	»	»	»	»	»	3,2	3,1	2,2	»
35	»	»	»	»	»	»	»	»	2,2	3 »	2,1	»
36	»	»	»	»	»	»	»	»	2,3	3 »	2,2	»
37	»	»	»	»	»	»	»	»	2,2	2 »	1,1	»
38	»	»	»	»	»	»	»	»	1,2	3 »	2,1	2,1
39	»	»	»	»	»	»	»	»	2,2	2 »	1,1	1,1
40	»	»	»	»	»	»	»	»	2,2	3 »	»	»
41	»	»	»	»	»	»	»	»	2,2	2 »	»	»
42	»	»	»	»	»	»	»	»	2,1	2 »	»	»
43	»	»	»	»	»	»	»	»	1 »	2,1	»	»
44	»	»	»	»	»	»	»	»	2 »	2 »	»	»
45	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1,1	»	»
46	»	»	»	»	»	»	»	»	1,1	1,1	»	»
47	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
48	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
49	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
50	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
51	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»

NDIVIDUS B_1 ET B_2.

VII		VIII		IX		X		XI		XII	
0 sétigères.		32 sétigères.		51 sétigères.		45 sétigères.		46 sétigères.		51 sétigères.	
D	V	D	V	D	V	D	V	D	V	D	V
2	» 2	» 3	» 3	» 3	» 3	» 4	» 4	» 4	» 4	»	»
4	» 3	» 3	» 3	» 4	» 4	» 5	» 5	» 5	» 5	»	»
4	» 4	» 4	» 4	» 5	» 5	» 6	» 5	» 5	» 6	»	»
5	» 4	» 5	» 4	» 5	» 6	» 6	» 6	» 7	» 6	»	»
6	» 5	» 5	» 5	» 6	» 6	» 7	» 6	» 8	» 6	»	»
5	» 5	» 5	1,4	» 6	1,5	» 7	» 7	» 8	» 7	»	»
,3	5 »	2,2	3,1	» 5	4 »	» 8	» 7	» 9	1 7	»	1 »
,1	5 »	4 »	5 »	» 5	4 »	» 15	3 8	» 12	1 8	»	1 »
»	5 »	4 »	5 »	4 »	3 »	» ——	3 10	» ——	4 8	»	1 »
»	4 »	4 »	5 »	5 »	3 »	»	» 10	»	3 10		
»	4 »	2,4	4,2	5 »	4 »	»	1	»	2		
»	4 »	3,3	4,1	5 »	4 »	»	2	»	2		
,1	3 »	2,3	3,3	3,3	3 »	»	1	»	»		
,2	3,1	1,4	2,3	3,3	1,1	»	1	»	1		
,5	5 »	2,3	2,3	1,6	4,1	»	1	»	»		
7	4 »	» 5	2,3	1,5	3,2	»	1	»	»		
6	4,1	1,4	2,2	» 6	2,2	»	»	»	»		
6	5 »	1,3	1,4	1,7	2,2	»	»	»	»		
,5	5 »	1,2	1,2	» 6	3,3	»	»	»	»		
5	5 »	3,1	3,2	» 6	3,2	»	»	»	»		
7	3,1	2,2	2,1	» 6	3,4	»	»	»	»		
5	3,2	2,1	2,1	1,5	3,2	»	1	»	»		
5	4,1	1,1	2 »	» 5	3,2	»	1	»	»		
,5	3,1	1,2	1,1	» 5	3,2	» 20	» 12	»	»		
,4	3,1	1,1	2 »	1,6	1,3	» 18	» 10	»	»		
,2	3,1	2,1	2,1	» 6	1,3	» 15	» 10	» 30	» 12		
,3	3,1	2,1	2,1	» 6	1,3	» 12	» 8	» 15	» 10		
,3	2,2	2,2	2 »	» 6	2,4	» 10	» 7	» 14	» 8		
,2	3,1	1,2	2 »	» 6	3 »	» 9	1,6	» 12	» 8		
,2	2 »	2,1	2 »	» 5	1,3	» 8	» 6	» 10	» 7		
,2	1 »	2,1	2,1	1,4	2,2	» 7	» 6	» 10	» 6		
,2	2 »	1,1	1,1	2,3	1,4	1,4	» 4	» 9	» 6		
,3	2 »	»	»	2,3	2,1	1,4	2,3	» 8	» 5		
,2	2 »	»	»	1,4	2,1	2,3	2,1	» 8	» 5	»	1,4
,2	2 »	»	»	2,3	2,2	2,3	1,2	» 5	1,3	»	1,3
,1	2 »	»	»	2,3	2,2	2,2	1,2	» 5	3,3	»	2,3
,1	2 »	»	»	2,2	2,1	2,2	1,1	2,4	4,2	»	1,3
,1	2 »	»	»	2,2	2,1	2,1	2 »	2,2	3,2	»	2,2
,2	2 »	»	»	2,2	2,1	2,2	2,1	2,2	3,1	»	1,2
,1	1,1	»	»	2,1	2,1	3,1	2 »	2,3	4,2	1,3	3,1
»	»	»	»	2,1	2,1	2,2	3 »	2,2	3,1	2,3	2 »
»	»	»	»	2,2	1,1	2,2	2 »	2,2	2,1	2,2	2 »
»	»	»	»	3,1	1,1	2,1	1 »	2,2	2,1	1,2	2 »
»	»	»	»	2,2	2,1	1,1	2 »	2,1	2 »	2,1	2 »
»	»	»	»	2,2	2 »	1,1	1,1	1,1	2 »	2,2	2 »
»	»	»	»	3,1	2 »	»	»	1,1	1,1	2,2	1 »
»	»	»	»	2,1	2 »	»	»	»	»	2,2	2 »
»	»	»	»	2,1	2 »	»	»	»	»	1,2	2 »
»	»	»	»	2 »	2 »	»	»	»	»	2,1	2 »
»	»	»	»	1,1	1,1	»	»	»	»	1,1	1,1
»	»	»	»	1,1	1,1	»	»	»	»	1,1	1,1

—— de 30 à 40 par rame. ——

—— de 15 à 20 par rame. ——

Distribution des soies capillaires analogue à celle de l'individu XI

remplacée par une dilatation asymétrique (V. p. 53, pl. III, fig. 20-21). Bien que l'évolution soit très régulière, elle n'a pourtant pas une uniformité absolue ; à un nombre déterminé de sétigères ne correspond pas un état rigoureusement fixe de l'individu ; certains sont en avance, d'autres sont en retard dans la formation de divers organes. C'est ce que nous a montré l'examen des yeux, des palpes, des branchies et des ovules. Cela concorde avec le fait que le nombre de segments de l'adulte varie aussi dans une certaine mesure. Les individus précoces ne dépassent pas une cinquantaine de sétigères, ceux qui sont tardifs vont jusqu'à 70.

L'étude précédente a sa raison d'être avant tout dans la comparaison à laquelle elle va donner lieu avec la forme B. Mais, prise en elle-même, elle nous paraît encore un document utile ; on n'a guère fait jusqu'ici d'étude aussi minutieuse de l'appareil sétigère. Les recherches précédentes mettent en évidence une mue régulière des soies, un déplacement continu de certains caractères morphologiques. Dans bien des groupes, la séparation des espèces est basée sur des particularités, telles que le rang de l'anneau où apparaissent des soies d'une forme déterminée. L'établissement, pour un certain nombre de types, de tableaux tels que ceux qui sont joints à ce mémoire, renseignerait sur la valeur des caractères généralement employés, montrerait dans quelle limite ils sont indépendants de l'âge des individus et ont une vraie valeur systématique.

§ 5. — Étude d'individus B_1 évoluant vers la forme B_2.

Nous avons, comme pour les deux séries précédentes, présenté en un tableau la statistique de l'appareil sétigère pour un ensemble d'individus aux divers degrés de l'évolution vers une forme B_2. Il porte sur 13 individus. Nous avons d'ailleurs

recueilli la statistique d'un nombre beaucoup plus considérable d'exemplaires.

Il ressortira de l'étude ci-dessous que l'appareil sétigère, d'abord semblable à celui des individus sédentaires, subit une transformation complète, qui commence vers le milieu du corps. Nous avons mis en évidence, dans le tableau γ, la zone transformée, en réunissant par une accolade les segments qui la composent. Nous appellerons B_1 les individus de cette série antérieurement à leur métamorphose en une forme épitoque B_2.

Etudions d'abord les divers stades.

Individu de 19 sétigères (tableau γ, col. I). — Une paire de palpes, une paire de branchies, pas d'yeux.

Sur cet exemplaire, les soies en cuiller sont pectinées dans la région moyenne du corps. Dans la région postérieure, elles offrent une dent très nette à la rame ventrale. Il n'y a pas de petites soies en cuiller. Quant à la répartition et au nombre des soies, on remarquera qu'ils ne diffèrent guère de l'individu IV du tableau β.

Individu de 26 sétigères (tableau γ, col. II). — Une paire de palpes, une branchie à gauche. Les soies en cuiller sont très minces sur les rames dorsales, vers le milieu du corps. Elles sont pectinées ou présentent une dent. Il y a toutes les transitions entre ces deux particularités. Quant à la répartition des soies, il n'y a guère de différences avec l'individu VII du tableau β. Aux rames ventrales, le nombre des soies en cuiller est un peu moins considérable.

Un autre exemplaire donne lieu à des remarques analogues. Une paire de palpes, deux branchies. Les soies en cuiller de la rame dorsale sont aussi très minces. Il y a en général un moins grand nombre de soies que dans l'individu précédent.

Individu de 28 sétigères. — Une paire de palpes, une paire de branchies. La dent des soies en cuiller est très marquée Répartition des soies analogue à celle des cas précédents.

Individu de 31 sétigères. — Une paire de palpes, une paire de branchies. Appareil sétigère comme précédemment. Les soies en cuiller des rames dorsales, dans la région moyenne, sont quelquefois aussi minces que les soies capillaires. La cavité générale renfermait des grégarines très nombreuses et très longues.

Individu de 32 sétigères (tableau γ, col. VIII). — Une paire de palpes

deux paires de branchies, des grégarines ; la couleur de la moitié postérieure est jaune clair.

L'appareil sétigère est très intéressant parce qu'il indique le commencement de la métamorphose. C'est ce dont on se rendra compte en le comparant à celui de l'individu XI, tableau β (33 sétigères). Le nombre des soies en cuiller, à la rame dorsale, dans la région moyenne, est beaucoup plus faible. Cela est surtout marqué aux segments 13-19, où il n'y a le plus souvent qu'une seule de ces soies; il n'y en a plus aucune au seizième. Par contre, à ces anneaux, les soies capillaires sont plus nombreuses. Il y a donc eu disparition des soies en cuiller (les individus moins âgés en ont en plus grand nombre) et à elles se sont substituées des soies capillaires.

Nous avons donné à cet individu un rang éloigné dans le tableau γ, parce que sa transformation est déjà bien marquée. En général, les particularités que nous venons de signaler ne se produisent que sur des individus plus âgés. Il y a pour la série actuelle, comme pour la précédente, un certain écart possible dans la rapidité de la transformation, et, en rapport avec cela, une certaine variabilité dans le nombre définitif de segments. L'individu actuellement considéré n'aurait pas atteint un grand nombre de sétigères.

Individu de 33 sétigères (tableau γ, col. III). — Une paire de palpes, deux branchies.

L'appareil sétigère est très différent de celui de l'individu précédent. Il se rapproche au contraire énormément, quant au nombre et à la distribution des soies, d'une forme sédentaire du même nombre de segments, par exemple de l'individu tableau β, col. XI. Il s'en distingue par les deux critériums habituels. La métamorphose n'est pas encore ébauchée.

Autre exemplaire de 33 sétigères (tableau γ, col. IV). — Une paire de palpes, deux paires de branchies.

Mêmes remarques que pour le précédent. La comparaison des deux individus est intéressante. Le second a d'une manière générale une armature plus fournie que le premier. Cependant, chez le second, le nombre des soies en cuiller s'abaisse, comme chez le premier, à 2, aux rames dorsales des sétigères 14-22; on peut donc dire qu'à ces anneaux il y a véritablement réduction du nombre de ces soies, c'est-à-dire commencement de transformation. Nous pouvons considérer ce cas comme nous en offrant la première ébauche.

Individu de 34 sétigères. — Deux palpes, cinq branchies, des grégarines.

Cet individu avait un appareil sétigère déjà très modifié; il n'avait plus de soies en cuiller aux rames dorsales 15 et 16; il n'en offrait qu'une aux

13e, 14e, 17e, 22e. Par contre, ces diverses rames avaient 5-6 capillaires. A la dix-septième rame ventrale, les soies sont (comme toujours) sur deux rangées : l'une de deux soies capillaires, l'autre de deux soies capillaires et de deux soies en cuiller. Ces dernières sont les plus anciennes. A cette rame, aussi, dans la rangée des soies en cuiller, le remplacement de celles-ci par des soies capillaires a donc déjà commencé.

Individu de 39 sétigères (tableau γ, col. VI). — Deux palpes, six branchies.

Remarques analogues aux précédentes et qui ressortiront de l'examen du tableau. Insistons seulement sur la région que nous avons mise en évidence par une accolade (sétigères 13-24). Aux sétigères 17-19, plus de soies en cuiller à la rame dorsale, une seulement à la plupart des autres. Par contre, soies capillaires nombreuses qui se substituent progressivement aux autres dans cette région. L'individu XII du tableau β permettra la comparaison avec l'appareil sétigère de A à ce stade.

Individu de 40 sétigères (tableau γ, col. VII). — Deux palpes, huit branchies, des grégarines.

Mêmes considérations que pour le précédent. La transformation de l'appareil sétigère est nette dans la région des sétigères 15-26, où les soies en cuiller sont en voie de disparition totale à la rame dorsale. Cette disparition est plus complète que dans le cas précédent.

Corrélativement, le nombre de soies capillaires est plus considérable et va de 5 à 7. Sur l'individu XIII du tableau β (40 sétigères également), il ne dépasse pas 2.

Une des soies de cet individu est extrêmement intéressante. Elle appartient à la quinzième rame dorsale. Elle marque nettement le retour de la soie en cuiller à la soie pectinée. La cuiller n'est plus qu'une petite excavation terminale, au-dessous de laquelle on constate une longue hampe pectinée.

Les soies en cuiller qui persistent encore dans la région moyenne sont très minces.

Individu de 42 sétigères. — Deux palpes, six branchies, des grégarines.

Autre exemplaire. — Deux palpes, six branchies. La transformation est peu avancée.

Individu de 45 sétigères (tableau γ, col. X). — *Deux grands yeux : Palpes réduits à des moignons extrêmement courts.* Branchies courtes. Nombreuses grégarines et spores libres dans la cavité générale qui est bourrée de spermatozoïdes. Cet individu nage vivement.

Les soies en cuiller n'apparaissent dorsalement qu'au trente-deuxième sétigère; ventralement, nous en trouvons quelques-unes entre les séti-

gères 7 et 14; au delà, de temps en temps, on trouve une soie plus forte ; soies pélagiques longues et nombreuses.

Inutile d'insister sur cet individu, qui aurait pu servir de base à la description générale de la forme B_2.

Individu de 46 sétigères (tableau γ, col. V). — Deux palpes. Six branchies. La transformation est extrêmement peu avancée, bien que l'animal ait un nombre de segments supérieur à celui d'autres individus mentionnés plus haut et déjà très modifiés. Le nombre de soies en cuiller est de 5-7.

Nous avons inséré cet individu dans le tableau γ, afin d'opposer le degré de son évolution à celui des individus X et XI qui, ayant le même nombre de segments, sont déjà entièrement transformés.

Individu de 46 sétigères (tableau γ, col. XI, pl. III, fig. 11). — Deux yeux, deux palpes de moyenne longueur et très minces, quatre paires de branchies. Transformation complète de l'appareil sétigère. Les trente-six premières rames dorsales ne présentent que des soies capillaires.

Ventralement, il y a quelques soies en cuiller aux rames 7-14.

Elles reparaissent à la trente-quatrième rame ventrale.

La cavité générale est remplie d'ovules.

Un autre individu de 46 sétigères est au début de sa transformation ; à partir du quatorzième sétigère, la rame dorsale n'offre plus qu'une ou zéro soie en cuiller.

Individu de 48 sétigères. — Transformation moyennement avancée. Les yeux ne sont pas encore pigmentés, mais se présentent sous forme de deux taches claires sur les côtés de la tête. Les palpes sont encore longs. Les produits génitaux ne sont pas encore visibles dans la cavité générale. De la quatorzième à la trentième rame dorsale, il n'y a plus de soies en cuiller ; à ces mêmes rames, les soies capillaires sont encore courtes et peu nombreuses.

Individu de 51 sétigères (tableau γ, col. IX). — Pas d'yeux, palpes très courts, quatre paires de branchies.

La transformation de l'appareil sétigère n'est qu'indiquée. En effet, entre les segments 15-35, on trouve, à la rame dorsale, tantôt zéro, tantôt un, tantôt deux soies en cuiller, le nombre des soies capillaires étant 5-6.

Autre individu de 51 sétigères (tableau γ, col. XII). — Deux gros yeux, palpes réduits à des moignons.

Cavité générale remplie d'ovules.

La transformation de l'appareil sétigère est complète comme l'indique le tableau ; nous n'y insistons pas.

Il suffira de quelques lignes pour résumer les impressions d'ensemble que suggère le tableau précédent.

Il nous montre comment l'appareil sétigère si particulier de la forme B_2 provient, par une série de transformations graduelles, d'un appareil identique à celui de la forme A. Tandis que dans celle-ci, toute la vie durant, il n'y a qu'une simple croissance avec renforcement continu de rames, dans la forme B_2, à partir d'un certain moment, les soies en cuiller cessent de se former, elles sont remplacées par des soies capillaires. Cette modification a pour siège initial la région moyenne du corps. Elle s'étend ensuite vers les extrémités, en avant jusqu'au thorax, en arrière jusqu'aux 10-15 derniers segments. Mais, à son extension définitive, c'est dans la région où elle a commencé qu'elle est le mieux marquée. C'est là, en particulier, que les faisceaux de soies pélagiques sont les plus longs et les plus fournis.

Les soies en cuiller qui disparaissent sont remplacées par des soies capillaires pectinées; nous y avons insisté à plusieurs reprises et avons figuré quelques-uns des stades de retour à la forme primitive (pl. III, fig. 22-24).

La poussée des soies pélagiques est un phénomène distinct qui survient plus tard. Ces soies forment un appareil surajouté, de même que l'œil que l'on rencontre aux derniers stades. Il est entièrement distinct de l'œil embryonnaire qui disparaît d'une façon constante, comme dans la forme sédentaire. L'œil définitif est une acquisition nouvelle sur le même emplacement.

L'atrophie des palpes est un phénomène non moins constant et assez inexplicable.

Quand nous étudierons les organes internes, nous verrons que, pendant la production de ces organes nouveaux (soies pélagiques, yeux) et la régression des palpes, il y a un changement complet dans les processus nutritifs; tout cela est contemporain de la maturation des produits génitaux.

Ainsi, à l'extérieur et à l'intérieur de l'animal, cette période

est marquée par un changement complet dans le fonctionnement de l'organisme. L'animal subit dans toutes ses parties une métamorphose physiologique et morphologique. On est tenté, par suite, de considérer cette phase comme surajoutée à son évolution, à une époque postérieure à la différenciation du type. Nous préciserons plus tard cette indication.

Avant la métamorphose, les deux formes A et B ne diffèrent extérieurement que par de minimes détails de l'armature sétigère. Intérieurement, il y a des divergences que nous examinons au chapitre suivant.

Quant au moment où se produit la métamorphose, il est assez susceptible de variation. C'est ce qui résulte de l'état comparé des divers individus réunis dans le tableau γ. Nous avons fait remarquer ces variations à propos de chaque cas.

Enfin, nous pouvons, dès maintenant, dire que les modifications externes, dont les principales sont l'apparition des yeux et la poussée des soies pélagiques, c'est-à-dire la production de deux dispositifs essentiellement propres à la vie errante, surviennent lors de la maturation des produits génitaux. C'est donc bien le cas d'interpréter la forme nageuse, telle qu'elle est à son état définitif, comme une *forme épitoque*, au sens où Ehlers a créé ce mot pour les Néréidiens. La transformation est de même ordre morphologique et a même signification dans la vie de l'individu et de l'espèce. Cette analogie va du reste se confirmer par l'étude des organes internes ; et ensuite nous pourrons en peser exactement tous les termes.

§ 6. — Étude des individus C_1 évoluant vers la forme C_2.

Étudions maintenant les individus qui aboutissent à la forme épitoque que nous avons décrite sous le nom de C_2. Nous les

noterons C_1. Nous n'en avons trouvé aucune trace dans les auteurs antérieurs. Il est intéressant de rappeler que nous ne les avons observés qu'au mois d'avril 1898, c'est-à-dire quand nous étions déjà très exercés à la distinction des diverses catégories d'individus. Et malgré cela, parmi les très nombreux individus extraits du *Lithothamnion*, à chaque marée, nous n'avons obtenu que 18 individus en quatre marées, tout en en faisant l'objet principal de nos recherches. En avril tout au moins, c'est donc une forme *très rare*. En juillet-août 1898, nous en avons rencontré également quelques exemplaires, mais à cette époque ils sont aussi des plus rares.

Disons immédiatement que les *individus récoltés étaient tous des femelles*. Elles étaient immobiles. Elles se distinguent très facilement[1] des individus B ; la distinction d'avec les A est beaucoup plus délicate. On la tirera de trois catégories de caractères :

1° La couleur des ovules qui sont jaune brunâtre, tandis que dans les individus A ils sont vert bleuâtre. Nous revenons un peu plus loin sur ces différences de coloration que nous nous bornons pour le moment à indiquer. — Chez un individu déterminé, les ovules sont à peu près tous de même taille ;

2° La présence des glandes à mucus dans le tégument ;

3° Les modifications de l'appareil sétigère.

Nous examinerons en détail ici ces deux derniers points qui relèvent de la morphologie externe.

Les individus C sont tous de grande taille ; ils sont généralement compris entre 2c,5 et 3c,5, portent une paire de palpes et 5 paires de branchies ; ils comptent en général de 55 à 60 sétigères[2]. Ils sont fragiles et difficiles à extraire du tube

[1] L'absence d'appendice, aux soies en cuiller, permet de les distinguer immédiatement de la série B.

[2] L'individu C2 que nous avons décrit et qui était le plus avancé de la série, avait évolué d'une façon précoce. Il y a pour la série C, des variations de même ordre que pour la série B ; l'individu C2, le seul que nous ayons vu entier, avait moins de 50 sétigères.

qu'ils occupent. Le corps est boursouflé par les produits génitaux dans la région moyenne. Il est brun, café au lait.

Les glandes à mucus sur l'individu C_2 étaient développées sur les faces latérales et ventrale, un peu plus sur les premières. Sur les divers individus C_1, elles n'existent que latéralement; c'est donc là qu'elles apparaissent. Elles produisent, entre les parapodes, un épaississement du tégument très considérable et en forme de lentille biconvexe, dont le plan de symétrie serait la séparation des deux anneaux. Cette région est blanc grisâtre; dans les cellules, le mucigène se présente sous forme de petits granules sphériques.

Pour mettre en évidence la corrélation des diverses transformations de l'animal, nous transcrirons les notices prises sur quelques individus.

Individu I. — 58 à 60 sétigères ; œufs jaune brunâtre, de 95 μ de diamètre. Pas trace d'yeux. Glandes à mucus blanchâtres faisant latéralement des saillies légères.

Aux six premiers sétigères, soies capillaires aux deux rames; les septième et huitième ont dorsalement des soies capillaires, ventralement des capillaires et des soies en cuiller. Au neuvième sétigère, on compte dorsalement deux soies en cuiller, cinq et six soies capillaires ; au dixième, quatre soies en crochet et quatre capillaires. A partir de là, l'armature sétigère ne diffère plus de celle des individus A. L'appareil sétigère n'a donc encore subi que des modifications légères aux rames dorsales 7-10.

Individu II (pl. I, fig. C). — Glandes à mucus développées latéralement. Œufs de 90 à 100 μ, jaune brunâtre. Pas de différence avec l'appareil sétigère des individus A.

Individu III. — Cet individu, fixé pour être coupé, n'a pu être étudié que superficiellement au point de vue externe. Les œufs jaune brunâtre avaient de 120 à 130 μ de diamètre. Dans la région moyenne du corps, on constatait, aux rames dorsales, des soies capillaires de $0^{mm},35$ encore accompagnées de soies en cuiller grêles. Les yeux commençaient à apparaître sur le prostomium.

Individu IV. — Même stade ; œufs jaune brunâtre de 120 à 130 μ. Soies capillaires atteignant $0^{mm},6$. (On n'a pas étudié le détail des armatures sétigères.)

La majeure partie des individus recueillis étaient au stade des précé-

dents (III et IV). Les œufs jaune brunâtre avaient de 120 à 130 μ de diamètre.

Individu V. — Un peu plus avancé et plus complètement étudié. 57 sétigères. Œufs, de 130 μ, jaune brunâtre. Sur le prostomium, deux yeux formant deux taches transversales de pigment rouge brique : le tégument, au-dessus d'eux, est transparent et bombé en verre de montre. Palpes et branchies en bon état. Glandes à mucus formant de chaque côté une série de bourrelets entre les parapodes. — Les six premiers sétigères n'ont que des soies capillaires. Du septième au vingt et unième inclus, la rame dorsale ne présente aussi que des soies capillaires, dont la longueur atteint $0^{mm},8$; il y en a jusqu'à 12 et 15 par rame. Au vingt et unième sétigère, elles ont encore $0^{mm},5$; au vingt-deuxième, réapparaît, à côté d'elles, une soie en cuiller très grêle. A partir du vingt-cinquième, on retrouve l'armature ordinaire des individus A. Les rames ventrales sont comme chez ces derniers. La transformation de l'appareil sétigère est donc assez accentuée.

Chez tous les individus C_1, *les soies en cuiller sont rigoureusement identiques à celles des individus A.* Elles n'ont jamais de crochet à la base de l'excavation terminale.

Sur plusieurs individus, nous avons vu très nettement, à certaines rames ventrales, des soies en cuiller minces (rangée postérieure) du type de celles qui caractérisent les formes A par opposition aux formes B.

*
* *

Telles sont les données particulières recueillies sur la forme C_1. On voit apparaître graduellement les caractères de la forme C_2 : glandes à mucus dans le tégument, transformation de l'appareil sétigère *dorsal* par disparition des soies en cuiller et production de soies pélagiques.

Nous n'avons pas une série de stades aussi complète que pour B, en raison de la rareté des individus C, mais ce qui précède suffit pour la question que nous traitons. Nous voyons la transformation s'opérer dans la région antérieure de l'abdomen et progresser d'avant en arrière. Les rames ventrales ne paraissent que peu atteintes. Elles subiraient seulement une

réduction dans le nombre des soies en cuiller. Nous réservons pour plus tard le détail de la comparaison entre les séries B et C.

Au point de vue pratique, on reconnaîtra les individus C à la présence des glandes à mucus et au faciès qui en résulte, et aussi à la couleur des produits génitaux qui sont jaune brunâtre, au moins dès la taille de 90 μ, tandis que, chez les individus A observés en même temps, les ovules de toute taille, même de 160 μ, étaient d'un bleu verdâtre.

Nous avons observé quelques exemplaires où les ovules étaient petits (80 à 90 μ et au-dessous) et nettement jaunâtres. Mais il n'y avait pas de glandes à mucus dans le tégument. Nous croyons néanmoins qu'ils devaient évoluer vers les formes C; les glandes ne doivent se développer que tardivement. Contentons-nous pour l'instant de noter le fait. Notons aussi que, parmi les très nombreux individus de petite taille observés par nous, aucun n'avait d'ovules jaunâtres. Chez tous ils étaient vert bleuâtre (caractère de A). Ce n'est donc, au moins autant qu'il résulte de nos observations, que chez de grands individus que l'on trouve les caractéristiques de la forme C.

CHAPITRE III

TRANSFORMATIONS INTERNES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT

Les différences entre l'évolution des trois formes atoque et épitoques, constatées dans l'étude morphologique externe qui précède, ont leur équivalent dans les modifications successives des organes internes. C'est ce parallèle que nous allons établir.

Nous nous contenterons de rappeler les traits généraux de l'anatomie de *Dodecaceria*. Le présent travail n'est pas une monographie, les faits ne nous intéressent qu'autant qu'ils sont liés à la métamorphose : et d'ailleurs *Dodecaceria* s'écarte peu du type très uniforme des Cirratuliens. Les travaux antérieurs, surtout ceux d'Ed. Meyer [1] *(87)*, ont fourni, du reste, sur cette famille des données extrêmement précises. Monticelli *(95)* a, d'autre part, résumé l'anatomie interne de *Dodecaceria*.

La paroi est formée par l'ectoderme, qui présente une seule couche de cellules cylindriques, dont beaucoup sont glandulaires. Sur les individus A et B, ces glandes ne se colorent pas par l'hématoxyline ; il en est tout autrement chez les individus C, au moment de leur métamorphose, ainsi que nous le verrons tout à l'heure. Sous l'ectoderme, se trouve une couche de muscles annulaires, puis une couche plus épaisse de muscles longitudinaux.

Le système nerveux est accolé à l'ectoderme et recouvert par la musculature pariétale. Le cerveau présente une paire de

[1] P. 680-706.

lobes postérieurs et latéraux innervant l'organe nucal. La chaîne ventrale n'offre pas de renflements ganglionnaires distincts. Les deux moitiés sont d'un bout à l'autre intimement soudées. Les cellules ganglionnaires occupent la périphérie des cordons nerveux (pl. VI, fig. 4). Les organes des sens sont l'organe nucal, constitué par une dépression ciliée de chaque côté de la tête et des yeux. Ceux-ci existent toujours chez les individus jeunes et se composent d'une partie rétinienne pigmentée et d'un cristallin. Ils disparaissent ensuite d'une façon constante. Ils réapparaissent chez les deux formes épitoques, au moment de la métamorphose, et sont surtout développés dans la forme nageuse B_2. Ils sont placés en avant des organes nucaux.

Immédiatement en arrière de la bouche et ventralement par rapport à l'œsophage, vient une poche pharyngienne musculeuse en cul-de-sac. Elle est légèrement protractile : l'œsophage s'étend sur les 8-10 premiers segments et passe assez brusquement à une région glandulaire, dont l'épithélium cylindrique est beaucoup plus élevé. La sécrétion qui s'accumule dans les cellules prend assez fortement l'hématoxyline. Dans cette portion glandulaire, court, le long de la ligne médiane ventrale, un sillon cilié ; c'est une disposition fréquente chez les Annélides et nous la considérons avec Eisig *(87)* comme homologue de l'intestin accessoire *(Nebendarm)* des Capitelliens. Dans le tiers postérieur du corps, l'épithélium redevient peu élevé, et n'est manifestement plus secrétoire. On y observe toujours un certain nombre de dépôts concrétionnés, insolubles dans les réactifs usuels et qui pourraient faire attribuer à cette portion du tube digestif un rôle excréteur ; cette fonction *urinaire* de l'intestin existe chez d'autres Annélides[1].

Le système circulatoire est bâti sur le même plan que celui de *Chætozone setosa* décrit par E. Meyer *(l. c.)*. Rappelons

[1] V. Eisig *(87)*, p. 747 et suivantes. Nous avons tout récemment signalé l'existence d'une disposition physiologique analogue chez les Lévinséniens [Caullery et Mesnil *(98)*.]

seulement qu'il est clos et dépourvu de globules. L'intestin est, sauf dans la région œsophagienne, entouré par un sinus sanguin qui, antérieurement, se continue avec le vaisseau dorsal. Celui-ci est contractile. Il est assez sinueux (pl. II, fig. 11). Il renferme un corps cardiaque formé par une [1] bande cellulaire massive (pl. IV, fig. 24), dans laquelle s'accumule graduellement un pigment concrétionné, insoluble dans les réactifs ordinaires. Un vaisseau ventral court tout le long du corps dans l'épaisseur du mésentère. Dans chaque segment, des branches du vaisseau dorsal ou du sinus sanguin vont se ramifier à la peau, puis reviennent au vaisseau ventral. Les branchies reçoivent du sang du vaisseau dorsal. Elles renferment un vaisseau afférent et un efférent, reliés par des anses transverses ; les palpes renferment un vaisseau aveugle.

Le système excréteur est formé, comme chez les autres Cirratuliens, par une paire de grandes néphridies, débouchant à la limite du 1er et du 2e anneau du métastomium et se prolongeant sur plusieurs segments. Elles ont la forme d'un U dont les deux branches sont accolées. On ne trouve pas d'autres néphridies dans la partie antérieure. A partir du 10e segment environ, il en existe régulièrement une paire par anneau, *dans des conditions que nous préciserons plus loin*. Elles n'ont d'ailleurs aucun rôle excréteur et servent à l'expulsion des produits génitaux.

Le péritoine revêt toute la cavité générale et forme une cloison médiane, ou mésentère suspendant l'intestin. Le vaisseau dorsal et le vaisseau ventral sont placés dans l'épaisseur de cette cloison.

La cavité générale est subdivisée en outre par des dissépiments.

Les glandes génitales sont localisées dans la région moyenne du corps. Il en existe une paire par segment. Ce sont des proliférations du péritoine des dissépiments, formant un massif de

[1] Chez beaucoup de Cirratuliens, le corps cardiaque est formé de *trois* bandes distinctes.

chaque côté du plan sagittal, ventralement par rapport à l'intestin (pl. VI, fig. 1, *g*). Il n'y a pas de chambre néphridienne bien délimitée chez *Dodecaceria*, pas plus que chez les autres Cirratuliens. Les produits génitaux se détachent de très bonne heure et tombent dans la cavité générale, où ils mûrissent.

§ 1. — Forme sédentaire atoque A.

Nous n'aurons que peu de chose à en dire. L'évolution s'y fait régulièrement, toujours dans un même sens. C'est une simple croissance, comme pour les faits relevant de la morphologie externe. Le point le plus singulier révélé par l'étude des organes internes est que tous les individus *(nos observations ont porté sur des milliers d'exemplaires* recueillis aux diverses saisons en juillet, octobre, janvier, avril, à la Hague, et aux diverses localités, *la Hague, Guéthary, Tamaris)* sont dépourvus de toute glande génitale jusqu'à une certaine taille, *puis sont invariablement femelles. Jamais nous n'avons pu trouver un seul mâle.* Les ovules tombent de très bonne heure dans la cavité générale. Ils ont alors à peu près 25 μ de diamètre. Ils prennent graduellement une teinte bleu verdâtre. Le diamètre maximum observé est de 170 μ [1]. Nous aurons l'occasion de revenir sur les questions de sexualité.

A côté des ovules, la cavité générale renferme des cellules amœboïdes qui, malgré des aspects très variés, se ramènent à un seul type.

On est frappé d'abord par des cellules assez grandes, oblongues. Leur surface est irrégulièrement bosselée par des granulations internes sphériques, mesurant en moyenne 0 μ, 5 à 1 μ et qui les remplissent plus ou moins complètement. Au premier abord, on serait tenté de prendre ces corps pour des

[1] C'est par suite d'une erreur matérielle que nous avons indiqué 200 μ pour ce maximum, dans une note préliminaire.

paquets de spermatoblastes en voie d'évolution. Si l'on colore, on constate qu'il n'y a là qu'une seule cellule avec un noyau bien net et que les granulations sont des substances de réserve, ayant très sensiblement les réactions des substances éosinophiles découvertes par Ehrlich chez les Vertébrés. Nous étudierons plus complètement ces granulations à propos de la forme épitoque nageuse où elles jouent un rôle important. Ces granulations s'élaborent dans la cellule et la remplissent peu à peu ; plus tard, elles fondent et la cellule reprend ses caractères primitifs ; de là les divers aspects des cellules dans la cavité générale, entre lesquels on observe toutes les transitions. Il n'y a donc pas lieu d'admettre plusieurs catégories distinctes de ces éléments. Le noyau, chez toutes ces cellules, a une forme constante : une masse sphérique avec un réseau chromatique assez lâche et bien visible.

Aux stades où les granulations ne les remplissent pas, ces cellules ont des propriétés *phagocytaires*. Par exemple, elles s'accumulent autour des corps étrangers introduits dans la cavité générale. On trouve fréquemment dans celle-ci des kystes d'un distome (en nombre allant jusqu'à 8-10). Ils sont toujours entourés par un manteau de phagocytes (Pl. IV, fig. 13). En général, ceux-ci ne semblent pas avoir d'action destructrice sur le distome. Cependant certains amas montrent au centre, au lieu du kyste, des productions irrégulières assez informes qui représentent vraisemblablement un de ces parasites altéré[1].

Ces cellules ont aussi un rôle excréteur. Il s'y dépose (quand il n'y a pas de granulations de réserve) un pigment brunâtre concrétionné, insoluble, que rien ne distingue de celui du corps cardiaque. Par places, on rencontre des amas, quelquefois très volumineux, de cellules ayant ainsi excrété une quantité considérable de substance pigmentaire. Et cela se manifeste particulièrement autour des parasites.

[1] Ces amas peuvent être aussi le résultat de la phagocytose d'un ovule ou d'un embryon qui aurait dégénéré.

Les granulations éosinophiles sont très rares dans les individus ayant moins de 25 sétigères environ. Chez ceux qui comptent de 25 à 35 sétigères, les cellules à granulations éosinophiles sont assez nombreuses. L'individu étant modérément comprimé sous le couvre-objet, elles forment une couche continue dans la cavité générale. Plus tard, quand les produits génitaux apparaissent, elles sont relativement moins abondantes ; mais il y en a encore, et leur production paraît ne jamais être interrompue. Cependant elles ont à peu près complètement disparu chez les individus où les œufs sont en voie de segmentation. Les substances absorbées par le sang, au niveau du tube digestif, sont en partie transformées en réserves par les cellules qui les incorporent ; et comme les conditions physiologiques du milieu interne ne paraissent varier à aucun moment, le phénomène continue toute la vie. Assez fréquemment, ces cellules sont groupées par quatre ou cinq qui semblent former un plasmode (pl. IV, fig. 1). Nous retrouverons ce fait dans la forme C. Nous ne nous souvenons pas de l'avoir constaté chez la forme B.

De la plupart des autres organes, il n'y a rien à dire ; nous ferons une exception pour les néphridies.

Les grandes néphridies antérieures ont les caractères généraux que nous avons déjà indiqués. Quant aux néphridies postérieures, elles restent rudimentaires et sont difficiles à reconnaître. Il n'y a pas de pavillon cilié interne, mais tout au plus un pore segmentaire placé à la séparation de deux segments consécutifs, de chaque côté, à une hauteur intermédiaire entre les deux rames des parapodes. Tandis que, sur tout leur pourtour, les dissépiments viennent s'appuyer sur la couche musculaire pariétale, à l'endroit du pore cette couche est interrompue (pl. VI, fig. 15), l'ectoderme fait hernie et vient directement au contact du dissépiment qui prolifère légèrement. C'est à ce stade que la néphridie reste, même chez les individus renfermant des embryons en voie de développement. Ici donc, à la différence de ce que nous trouverons chez les formes

B et C, la maturité sexuelle n'a pas pour conséquence une modification des néphridies.

Les pores segmentaires sont placés à la limite des deux segments consécutifs, limite qui est marquée extérieurement par un sillon ; c'est au fond du sillon qu'est le pore. La figure 7, planche V, montre, en coupe longitudinale, ces organes chez une forme C, où ils sont très développés. Les rapports sont les mêmes ici, mais l'entonnoir cilié interne ne s'est pas formé.

§ 2. – Forme épitoque nageuse B.

L'étude de la forme nageuse, au point de vue des organes internes, doit être divisée en deux périodes qui correspondent, l'une à la croissance, l'autre à la métamorphose, c'est-à-dire aux deux catégories d'individus B_1 et B_2, distingués déjà dans l'étude morphologique externe. Elles s'opposent l'une à l'autre par de grandes différences dans le fonctionnement de divers organes. Aux différences morphologiques externes constatées, sont liées des transformations physiologiques internes.

Première période. — Individus B_1 (phase de croissance). — Elle peut elle-même se subdiviser. Jusqu'au stade 25 à 30 sétigères, s'écoule une première phase où l'animal s'accroît et présente une analogie complète avec la forme sédentaire étudiée déjà. Puis, dans une deuxième phase, la croissance continue, mais n'est plus qu'un phénomène secondaire. Ce qui domine, c'est une production active de réserves sous forme de granulations éosinophiles. Cette seconde phase correspond bien au remplacement graduel des soies en cuiller par des soies capillaires, phénomène qui précède l'apparition des soies dites *pélagiques*.

La première phase ne nous retiendra pas. Il y a analogie complète avec la forme A. Nous observerons seulement : 1° qu'à ce moment il n'y a aucune trace d'organes génitaux ;

2° que les cellules de la cavité générale sont, les unes chargées déjà de granulations, les autres dépourvues de celles-ci, mais montrant des propriétés phagocytaires et excrétrices actives.

La deuxième phase est au contraire très caractéristique de la forme B. L'accumulation de réserves y est énorme. La forme sédentaire renferme, nous l'avons vu, des éléments absolument équivalents, mais disséminés dans le liquide cavitaire. Ici il y a une énorme multiplication de ces cellules qui ont l'aspect de la planche IV, figure 2, et mesurent 35 μ sur 25 μ environ. Elles remplissent la partie moyenne du corps de l'animal au point de la distendre : la coupe (pl. VI, fig. 1) montre d'ailleurs la place qu'elles tiennent. Il suffit de percer la peau pour qu'il s'échappe un petit nuage blanchâtre formé par elles. Avec un peu d'habitude, on devine immédiatement à ces particularités la catégorie à laquelle appartient l'individu observé.

Les granulations elles-mêmes sont sphériques, assez réfringentes ; leur diamètre est de 2 μ. Elles prennent très fortement l'éosine en solution aqueuse ou glycérinée. Elles se conservent bien par la fixation au liquide de Perenyi ou au sublimé acétique, moins bien peut-être dans les matériaux fixés au liquide de Flemming, et, après celui-ci, elles retiennent la safranine ; elles prennent l'aurantia en solution aqueuse concentrée; par contre, elles ne se colorent que très faiblement et très lentement par l'induline glycérinée. Ces réactions les rapprochent donc énormément des granulations éosinophiles α d'Ehrlich [1].

[1] Nos connaissances exactes sur ces granulations datent de 1880, époque où Ehrlich et ses élèves ont étudié, par des méthodes de coloration nouvelles, le sang et les organes des vertébrés.

On a pu ainsi différencier et caractériser plusieurs catégories de granules inclus dans les leucocytes. Les granulations éosinophiles α sont de nature albuminoïde, probablement du groupe des nucléines et des protéïdes; elles paraissent chimiquement identiques à certaines matières existant dans le vitellus des œufs (les jeunes ovules de *Dodecaceria* se colorent comme les cellules à granulations éosinophiles, v. pl. IV, fig. 15) et dans les grains d'aleurone (cristalloïdes) chez les végétaux. Le nouvel exemple que nous en donnons confirme leur rôle de substance de réserve et contribue à éclaircir

Par quel mécanisme se fait cette accumulation de réserves ? La région assimilatrice du tube digestif est entourée d'un manchon sanguin ; c'est par l'intermédiaire du système circulatoire que les produits élaborés sont répartis dans le liquide cavitaire de l'organisme, d'où les cellules à granulations en

la question de leur origine et de leur destinée dans l'organisme. Chez les vertébrés, nous rencontrons les granulations α dans certains leucocytes, dans des cellules fixes de la rate et surtout de la moelle osseuse.

Ehrlich avait cru que dans cette dernière était leur lieu de formation, mais on les retrouve chez les Sélaciens et les Cyclostomes qui sont dépourvus de tissu médullaire osseux; celui-ci n'est donc pas tout au moins leur patrie exclusive. Les granulations sont-elles, comme le veut Ehrlich, un produit exclusivement élaboré par l'activité sécrétoire de la cellule, ou bien, peuvent-elles aussi résulter de la transformation dans la cellule de substances solides ingérées par elles ? Le premier mode de formation des granulations ne peut être vérifié d'une façon positive, mais il est vraisemblable et, dans le cas de *Dodecaceria*, il nous paraît évident. Le deuxième a été admis par Tettenhamer *(93)* et par Sacharoff *(95)*. Tettenhamer a vu se former, par la dégénérescence des noyaux, des spermatocytes chez les Salamandres, une substance acidophile qui, selon lui, est phagocytée par les leucocytes et y devient des granulations éosinophiles. Sacharoff (dont les recherches mériteraient, suivant nous, vérification) considère que celles-ci résultent de la destruction, après phagocytose des noyaux des érythrocytes chez les Oiseaux ou des hématoblastes chez les Mammifères. Bogdanoff *(98)* soutient une opinion assez analogue sur leur origine. Quoi qu'il en soit, des observations précises montrent que des corps solides englobés par les leucocytes peuvent être transformés en granulations éosinophiles ; en particulier il en est ainsi des microbes (Metchnikoff et Cantacuzène, vibrion cholérique dans le péritoine des Cobayes; Mesnil *(95)*, bactéridie charbonneuse dans l'exsudat sous-cutané du lézard; Marchoux, bactéridie charbonneuse chez le lapin immunisé; von Hibber, bacilles *coli* et typhique; Bordet, divers microbes). Ces faits viennent à l'appui des observations de Sacharoff et Tettenhamer, puisque les microbes renferment une forte proportion de substance nucléaire. En tout cas, pour fondées que soient les observations précédentes, leurs auteurs, et en particulier Metchnikoff et ses élèves, n'ont jamais prétendu voir là la seule origine des granulations; ils ne sont donc pas responsables de la confusion fâcheuse dont se plaint Cuénot *(97)*.

Dans le cas des Cirratuliens, nous le répétons, tout porte à croire que les granulations sont élaborées directement par la cellule, et rien n'autorise à voir en elles le résultat d'une phagocytose, mais nous noterons qu'ici encore c'est dans des cellules normalement pourvues de propriétés phagocytaires que nous les rencontrons.

font l'extraction. Ces cellules sont des éléments mésodermiques, homologues des cellules péritonéales; mais de quel point proviennent-elles spécialement ? Est-ce uniquement dans les derniers anneaux qu'elles prennent naissance ? Ont-elles pour origine, comme le voudraient quelques auteurs, le corps cardiaque d'où elles se détacheraient; nous n'avons pas de réponse précise sur ce point d'importance secondaire pour nous et d'ailleurs bien difficile à trancher; car l'accumulation de réserves qui permet de les reconnaître se fait quand les cellules sont libres dans le cœlome.

Sur les matériaux fixés au liquide de Flemming, on observe, entre les granulations éosinophiles, des corps beaucoup plus petits et qui ont noirci ; ce sont probablement des graisses.

L'extrémité postérieure de l'animal renferme peu ou point de ces cellules. Il n'y en a même aucune dans les tout derniers anneaux. Elles sont abondantes surtout vers le milieu du corps.

A ce moment, dans le milieu du corps, il existe très peu de cellules amœboïdes dépourvues de réserves; aussi la phagocytose est-elle peu importante.

Il est intéressant d'insister sur les caractères du tube digestif, à la même période, à cause des modifications qu'il subira par la suite. La nutrition de l'animal à ce moment est active et le

Nous dirons donc que *certaines cellules du corps, chez un grand nombre d'êtres vivants, fixent la matière albuminoïde à l'état de granulation éosinophile; elles la fabriquent aux dépens de matières diverses, soit liquides, préalablement incorporées au protoplasma* (théorie d'Ehrlich), *soit solides, ingérées par phagocytose et d'origine nucléaire.*

On admet d'autre part que la cellule éosinophile est le terme ultime de l'évolution de l'amœbocyte. Nous faisons des réserves à cet égard. Mesnil a montré en effet *(95)*, et Durham *(97)* a confirmé ce point, que la cellule à granulations avait encore des propriétés chimiotactiques et phagocytaires. Et ici, nous voyons, chez *Dodecaceria*, qu'une fois les granulations éosinophiles dissoutes, les cellules qui les contenaient redeviennent des phagocytes très actifs, attaquant les grégarines et englobant en particulier leurs spores *(v. infra)*. Le dépôt de granulations dans le protoplasma ne marque donc pas le terme de l'évolution de la cellule. Quant au mécanisme de la disparition des granulations, c'est probablement une peptonisation par une diastase hypothétique.

tube digestif renferme une assez grande quantité de substances en digestion ; quant à sa structure histologique, elle est peu différente de celle de la forme A ; le caractère glandulaire de l'épithélium est cependant plus accusé que chez celle-ci. En tout cas, malgré l'abondance des cellules à réserves dans la cavité générale et la compression qu'elles exercent, l'intestin conserve un large calibre.

A cette période se place l'apparition des organes génitaux. Ils se forment à l'endroit que nous avons rappelé déjà et qui est typique chez les divers Cirratuliens. Ils n'existent que dans la région moyenne du corps, où les réserves sont abondantes. Sur les coupes (Pl. VI, fig. 1), ils se distinguent immédiatement à la richesse et à la colorabilité de leur chromatine. Dans les stades initiaux, il est difficile de distinguer le mâle de la femelle. Nous ne dirons rien de l'ovogénèse ni de la spermatogénèse ; leur étude spéciale est en dehors du cadre de ce travail et elles ne nous ont d'ailleurs paru rien offrir d'exceptionnel.

Enfin, à cette période, l'animal ne présente que la paire antérieure de néphridies. Nous n'avons pas trouvé les organes segmentaires de la région abdominale ; ils existent peut-être déjà à l'état d'*ébauche*, comme dans la forme A, mais sont difficiles à discerner dans l'ensemble de la préparation. Peu importe d'ailleurs. En fait, les néphridies qui serviront à l'expulsion des produits génitaux ne subiront leur véritable développement qu'à la maturation de ceux-ci.

Deuxième Période. — Maturation des produits génitaux et métamorphose. — Cette période ne commence guère qu'après la terminaison de la croissance. Elle est caractérisée par de profonds changements internes, correspondant aux modifications extérieures. Nous n'insisterons plus sur celles-ci, quoique la description histologique de la poussée des soies pélagiques, le développement des yeux (v. Pl. IV, fig. 19-20) et l'atrophie des palpes soient des questions d'anatomie interne. Mais les deux premiers processus n'ont rien de

spécial à l'Annélide considérée. Le développement des yeux ne se distingue pas de celui que l'on voit chez d'autres Annélides, et notamment chez les formes épitoques des Syllidiens. Nous renvoyons, pour en donner une idée, aux descriptions de Malaquin *(93)*.

Pour l'atrophie des palpes, nous n'avons malheureusement pas pu jusqu'ici en saisir le mécanisme histologique. Ils paraissent être amputés par fragments et d'une façon autotomique. Après la métamorphose, ils sont réduits à des moignons à peine perceptibles. Les branchies semblent subir une atrophie de même ordre, mais beaucoup moins complète : sur les individus mobiles, elles sont plus courtes et plus fragiles.

Les changements véritablement internes se groupent sous les quatre rubriques suivantes :

1° L'animal cesse de se nourrir et son tube digestif s'atrophie ;

2° Les réserves accumulées dans les cellules à granulations éosinophiles sont consommées ;

3° Elles servent à l'édification des produits génitaux qui remplissent graduellement toute la cavité générale ;

4° Dans toute la région abdominale, il se développe une paire de néphridies par segment.

Etudions successivement ces quatre points :

1° *Modifications du tube digestif.* — Comparons les figures 1-3, planche VI. La première représente une coupe transversale, vers le milieu du corps, faite pendant la période précédente ; les deux autres, une coupe correspondante sur des individus transformés et mobiles. On voit immédiatement la réduction énorme qu'a subie le tube digestif. Il est devenu un mince cordon creux, dans toute la région antérieure et moyenne. La région postérieure non glandulaire n'a, au contraire, pas subi de changement sensible. Il y a donc atrophie du tube digestif dans sa portion antérieure et moyenne. Le fait n'est pas isolé chez les Annélides. Contentons-nous de rappeler, pour le moment, qu'il a été signalé dans des conditions analogues par Ehlers *(68)*, chez *Glycera capitata*, par Claparède *(64)*,

chez des Syllidiens épigames *(Pædophylax claviger)* et les *Heteronereis*, par Mac Intosh *(85)*, chez *Palola viridis*, par Eisig *(87)*, chez un Capitellien *(Notomastus lineatus)*, enfin récemment par Gravier *(96)*, chez trois Phyllodociens.

Ces divers auteurs attribuent, plus ou moins expressément, cette réduction à une compression du tube digestif par les produits génitaux. Cette explication ne nous semble pas exacte. En effet, cette compression mécanique existe déjà quand le corps est plein de réserves et pourtant le calibre du tube digestif est alors très considérable, maximum même. Plus tard, au moment où les ovules ou spermatozoïdes se multiplient, les réserves fondent très rapidement, et il y a un moment où la cavité générale est beaucoup moins obstruée que précédemment ; c'est pourtant alors que s'effectue la régression.

En réalité, une fois le corps bourré de réserves, il y a un véritable changement d'instinct de l'animal, qui cesse de se nourrir. On ne trouve plus que peu ou point d'aliments dans la partie digestive de l'intestin. Il semble que, l'épithélium intestinal n'ayant plus d'aliments à assimiler, la substance même des cellules diffuse vers la cavité du tube digestif. Nous n'avons rien vu qui puisse s'interpréter comme une phagocytose de l'épithélium par des éléments étrangers.

Dans la lumière du tube digestif tombent de nombreuses gouttelettes qui se colorent assez fortement par la safranine, après action du liquide de Flemming. Cela s'observe surtout au moment où l'atrophie du tube digestif va se produire. Il y a comme exagération de l'activité sécrétoire des cellules épithéliales de l'intestin, qui sans doute s'épuisent ainsi et sont peu après éliminées. Certains noyaux se colorent irrégulièrement, prennent surtout la couleur d'une façon massive ; d'autre part, on trouve parfois, inclus dans l'épithélium à cette époque, des sphérules de dimensions variables et plus ou moins fortement colorées, qui sont peut-être les restes des noyaux.

La transformation est rapide. Il reste toujours un épithélium bien continu, dont les noyaux se colorent bien, mais le nombre

des cellules rencontrées par une coupe se réduit dans des proportions énormes. Par quel processus précis les autres ont-elles disparu ? Il nous est difficile de répondre. Nous répétons que nous n'avons pas trouvé de phagocytose. Nous inclinons à penser que les cellules épuisées tombent dans la lumière de l'intestin et sont entraînées. Mais nous n'avons constaté cela que très exceptionnellement. Nous en avons eu des exemples plus nombreux chez *Heterocirrus viridis*, où la même atrophie du tube digestif se produit lors de la maturité sexuelle.

Au fur et à mesure que le phénomène progresse, on voit s'accumuler, dans les cellules restantes, une matière finement granuleuse, pigmentée en brun et très résistante aux réactifs. On la retrouve intacte sur les coupes. Elle se dépose, avec une extrême abondance, dès l'œsophage (on la retrouve là, mais en quantité moins considérable chez les individus sédentaires adultes.) Nul doute que sa présence en grande quantité ne soit liée à la régression de l'épithélium. Nous l'interprétons comme un produit d'excrétion, résidu de l'autophagie de l'intestin. Ce pigment finit d'ailleurs par être déversé dans l'intestin, au moins en partie. Enfin, dans les individus entièrement transformés, les cellules restantes deviennent irrégulières, fortement vacuolaires, les noyaux se colorent mal.

Il serait intéressant de comparer ces phénomènes à ceux de même ordre qui ont été signalés chez les autres Annélides. Malheureusement, jusqu'ici les auteurs ne les ont pas étudiés au point de vue histologique. Seul Eisig *(87)* l'a fait pour *Notomastus lineatus*, et de sa description semblent résulter des différences assez considérables avec le cas examiné ici. Chez *N. lineatus,* l'histolyse ne se fait que dans des tronçons isolés du tube digestif ; là, celui-ci s'allonge énormément, en même temps qu'il s'amincit, et il s'enroule plus ou moins sur lui-même. Les cellules deviennent vacuolaires. Eisig note, il est vrai, aussi, comme nous, une sorte de transsudation dans la lumière de l'intestin de la substance des cellules épithéliales sous forme de sphérules. Nous renvoyons, du reste, au pas-

sage d'Eisig *(87)* (p. 48-51), la comparaison avec le cas actuel n'étant guère susceptible de se poursuivre dans le détail.

Quand l'intestin est ainsi atrophié, les conditions d'échanges du sang doivent être profondément modifiées dans le manchon sanguin qui entoure l'intestin. Nous nous demandons si ces modifications ne seraient pas une des causes dans l'atrophie des palpes et les altérations des branchies. Ces organes sont, en effet, très vascularisés. Des changements dans la qualité du sang pourraient, *a priori*, les transformer eux-mêmes. Nous reconnaissons, d'ailleurs, que c'est là une hypothèse assez vague.

Quant à la période exacte où se produisent ces changements, on peut la placer, avec beaucoup de précision, au moment où poussent les soies pélagiques ; à ce moment se place également la maturation des produits génitaux.

2°-3° *Disparition des réserves et maturation des produits génitaux.* — Ces deux phénomènes sont essentiellement connexes. En ce qui concerne les réserves, il s'agit d'une simple dissolution. On voit les granulations perdre de leur netteté, puis s'évanouir. Les cellules elles-mêmes se retrouvent en grand nombre et acquièrent à nouveau les propriétés phagocytaires et excrétrices qu'elles avaient momentanément perdues. Dans les individus métamorphosés, on les trouve fréquemment accumulées en plasmodes riches en pigment et renfermant des corps étrangers, par exemple des spores de grégarine (pl. IV, fig. 10), ainsi que nous l'expliquerons plus loin.

Quant aux produits génitaux, nous nous bornerons à signaler que les spermatoblastes se détachent de bonne heure, par petits groupes moruliformes (pl. IV, fig. 5 et 16), que l'on retrouve, dès lors, libres entre les cellules à réserves. Les spermatoblastes se multiplient par karyokinèse. Ils s'isolent à l'état de spermatides. Les spermatozoïdes ont une tête globuleuse. Les ovules se détachent de très bonne heure. On en trouve libres, qui n'ont pas un diamètre supérieur à 20 μ. Ils mûrissent rapidement et prennent une teinte jaunâtre (les ovules de la forme A étaient vert bleuâtre). Ils atteignent

un diamètre de 200 μ. De très bonne heure, ils se colorent fortement en noir par le liquide de Flemming. Les granulations vitellines ressemblent beaucoup par leur aspect et leurs réactions colorantes (pl. IV, fig. 15) aux granulations éosinophiles des amœbocytes : cela n'a rien d'étonnant d'ailleurs. Pour les femelles, il y a donc, en somme, surtout transport des réserves par dissolution, des amœbocytes dans les ovules.

Les glandes génitales elles-mêmes ne subsistent pas indéfiniment. Sur les individus mûrs, tous les produits génitaux sont à leur état définitif, on ne trouve plus les stades jeunes. Cependant, chez quelques femelles, nous avons constaté un fait assez remarquable. Le rachis génital subsiste souvent par endroits, mais alors il produit des cellules qui tombent par groupes dans la cavité générale et qui ne se chargent pas de réserves. Elles ont tous les caractères de paquets de spermatoblastes (pl. IV, fig. 17). En tout cas, il n'y a pas possibilité de les confondre avec de jeunes ovules qui sont toujours isolés quand ils sont libres. Leur interprétation n'est pas douteuse. Il y a donc ici, après la période principale de sexualité femelle, production ébauchée d'éléments mâles. Jamais nous n'avons vu ces éléments, d'ailleurs peu nombreux, arriver à maturité ; rien ne nous autorise à penser qu'après la ponte l'animal continue à vivre et devienne alors mâle. Nous n'avons vu aucun individu dont la structure suggérerait cette hypothèse. Il y a là, néanmoins, comme une tentative d'hermaphrodisme protogynique[1]. Nous n'avons pas vu le phénomène parallèle chez le mâle.

[1] Cet hermaphrodisme est, suivant nous, surajouté. Ce n'est pas le reste d'un phénomène ancien, mais l'ébauche d'une propriété nouvelle.

Rappelons ici que Pelseneer *(95)* interprète également, comme une modification secondaire du sexe femelle, les cas d'hermaphrodisme chez les Mollusques. H.-M. Bernard *(96)*, chez les *Apodidæ*, dans le groupe des Phyllopodes, a trouvé en 1890, sans pouvoir répéter l'observation depuis, des parties mâles dans la glande génitale des femelles. Il considère cet hermaphrodisme comme occasionnel et représentant là une tendance à la production de mâles; les mâles n'apparaissent, comme on sait, que sporadiquement chez ces animaux.

De nos observations résulte que *les mâles et les femelles sont en nombres sensiblement égaux.* Les mâles seraient peut-être un peu plus nombreux.

Les produits génitaux se sont édifiés de la façon la plus nette aux dépens des réserves éosinophiles : on est tenté de dire aussi aux dépens de la substance même du tube digestif et peut-être des muscles pariétaux. En effet, sur les individus nageurs, la paroi du corps est extrêmement mince, surtout dans la région moyenne; quoi qu'il en soit, il n'y a pas d'action directe des ovules sur les tissus, comparable à une phagocytose. Gravier *(96)* a constaté des faits semblables chez certains Phyllodociens et tend à les interpréter comme une phagocytose par les ovules ; on ne saurait appliquer ce mot au cas considéré. Dans d'autres classes d'animaux, on trouverait des phénomènes de même ordre. Cela est surtout vrai des insectes à métamorphoses en général, et, chez les vertébrés, beaucoup de poissons subissent des changements analogues. Le saumon, par exemple, ne mange pas pendant tout son séjour en rivière, et c'est à ce moment que se développent les ovaires et les testicules. Pendant ce temps, la paroi du corps subit une forte réduction, due, en partie, à la fonte de la graisse accumulée dans les muscles pariétaux.

4° *Organes segmentaires.* — Comme nous l'avons dit, avant la période de maturation des produits génitaux, il n'y a de néphridies bien développées que la paire antérieure. Pendant la poussée des soies pélagiques, on voit s'en former régulièrement dans chaque anneau de l'abdomen, sauf peut-être dans les derniers. Elles se forment aux dépens des dissépiments et s'ouvrent dans la cavité générale par un vaste entonnoir cilié ; l'orifice extérieur est situé à hauteur de la rame ventrale de

Au point de vue histologique, le cas de *Dodecaceria* est analogue. Mais nous ne songeons naturellement pas à voir dans la présence de ces spermatoblastes la tendance à la production de mâles. Ceux-ci existent indépendamment des individus femelles.

chaque parapode. La figure 21, planche VI, représente cet entonnoir sur une coupe longitudinale. Les figures 17-19, planche VI, sont au contraire des coupes transversales rencontrant l'entonnoir à différents niveaux. Le pore extérieur se trouve près du sillon de séparation de deux segments, mais ce sillon est très peu marqué. Chez les femelles, cet entonnoir débouche presque immédiatement à l'extérieur. Chez le mâle, au contraire, la partie tubulaire est assez longue et est parallèle à la paroi du corps. L'entonnoir et le tube sont abondamment ciliés.

Quand l'animal nage, ses organes segmentaires ne tardent pas à s'extroverser. On distingue alors très nettement le battement des cils et les vaisseaux sanguins accolés aux pavillons. Les organes précédents sont, sans nul doute, homologues aux organes segmentaires des diverses Annélides ; mais représentent-ils ces organes tout entiers, ou n'en sont-ils qu'une partie spécialisée ? Ils ne jouent plus aucun rôle excréteur. Ils n'apparaissent plus qu'au moment même de la reproduction sexuée ; peut-être chacun d'eux ne réprésente-t-il pas une néphridie en totalité.

A cet égard, rien n'est plus intéressant que de rappeler les résultats des études d'Eisig[1] *(87)* sur les néphridies des Capitelliens. D'une façon générale, certaines d'entre elles se modifient lors de la maturation des produits génitaux, ou n'apparaissent que vers cette époque. Ces néphridies particulières, Eisig les désigne sous le nom de *Genitalschlaüche*. Ils consistent simplement en un entonnoir vaste et cilié et un tube court qui débouche à l'extérieur, quelquefois sur une papille spéciale. Ces *Genitalschlaüche* se dévaginent fréquemment. On n'en trouve que dans les derniers segments thoraciques chez *Notomastus lineatus* (espèce où l'abdomen subit une histolyse partielle, lors de la maturité sexuelle) et ils ne sont pas fonctionnels. Dans les *Tremomastus,* ils coexistent,

[1] V. notamment p. 672-673.

dans un certain nombre de segments abdominaux, avec la néphridie proprement dite. Mais le *Genitalschlauch* est, ainsi que le montre son développement, une dépendance de celle-ci. Il y en a environ 3 à 8 paires, dans les genres *Heteromastus* et *Mastobranchus*. Les néphridies n'existent que dans la région abdominale, les *Genitalschläuche*, au contraire, dès la fin du thorax. Dans le genre *Dasybranchus*, il y en a dans un très grand nombre de segments abdominaux et dans les derniers segments thoraciques, et ils se présentent à côté des néphridies proprement dites. Enfin, chez les *Capitella* il n'y en a qu'une paire, qui ontogénétiquement est indépendante des néphridies.

Bref, on doit les considérer comme des néphridies modifiées ou au moins comme des parties de néphridies. Mais tantôt ils se développent aux dépens des néphridies elles-mêmes, tantôt ils se forment dans des segments où il n'y a plus de néphridies, tantôt enfin, à côté de la néphridie proprement dite et indépendamment d'elle. Leurs orifices extérieurs ne sont pas toujours placés comme ceux des néphridies véritables. Donc, non seulement ils ont acquis une indépendance physiologique, mais, morphologiquement aussi, ils se distinguent par des particularités de forme, de position, etc.

Nous croyons que les néphridies de *Dodecaceria*, autres que la première paire, doivent donner lieu à des considérations analogues. On ne peut pas dire que ce soient des néphridies proprement dites. La position du pore néphridien externe n'est d'ailleurs pas rigoureusement la même dans B d'une part (à hauteur de la rame ventrale des parapodes), et dans A et C d'autre part (entre les deux rames, et presque à hauteur de la rame dorsale).

Nous renvoyons à Eisig[1] *(87)* pour l'énumération des Annélides où les néphridies subissent des modifications en rapport avec la fonction évacuatrice des produits sexuels. Dans ces derniers temps, Gravier *(96)*, chez beaucoup de Phyllodo-

[1] P. 599 et seq.

ciens, et Fl. Buchanan *(90)*, chez *Hekaterobranchus*, ont signalé aussi qu'elles n'étaient développées qu'au moment de la ponte.

La maturité sexuelle paraît aussi s'accompagner d'une régression des dissépiments, au moins dans la région moyenne du corps. Sur certains individus en effet, ceux-ci paraissent incomplets; les cellules, au lieu de former un épithélium très plat, gonflent et élaborent dans leur protoplasme des granules pigmentaires (pl. VI, fig. 23) ; elles se détachent et deviennent libres. Toutefois, nous ne savons pas dans quelle mesure ce processus est général.

*
* *

La forme B renferme, *d'une façon constante*, un parasite que l'on ne trouve au contraire *jamais chez les individus sédentaires* A et C. C'est une grégarine cœlomique, que nous avons appelée *(98) Gonospora longissima*. Nous avons signalé ailleurs l'intéressante phase de multiplication asporulée qu'elle présente, au début de son cycle évolutif, pendant qu'elle est intracellulaire. Nous reviendrons ultérieurement sur les particularités de cette *Gonospora*, considérée en elle-même. Nous voulons seulement ici l'étudier dans ses rapports avec l'hôte. Celui-ci réagit, en effet, par des phénomènes de phagocytose intéressants. Rappelons que chaque sporozoïte, provenant d'une spore ingérée par l'animal, se transforme, dans les cellules de la région glandulaire de l'intestin, en un *barillet* de 6-8 nouveaux sporozoïtes, les quelspassent dans la cavité générale. Là, ils grandissent rapidement et forment d'énormes grégarines rubanées, atteignant parfois 2 centimètres de longueur, à endoplasme finement granuleux, et animées de contractions péristaltiques très vives. Il se forme des chaînes de deux individus et les cloisons qui les séparent peuvent se résorber.

L'infection se fait de très bonne heure ; on observe le para-

site dans des individus très jeunes. Mais elle peut se reproduire aussi longtemps que l'Annélide se nourrit. On trouve très souvent des spores de la grégarine dans le contenu intestinal ou des stades intracellulaires dans les cellules de l'épithélium. Les individus sont, en général, d'autant plus infestés qu'ils sont plus âgés. Les kystes ne se rencontrent absolument que chez les *Dodecaceria* métamorphosés[1]. Souvent, ils se rompent et la cavité générale renferme des spores libres en abondance. Ces spores sont piriformes (pl. IV, fig. 6) et mesurent 10 μ en longueur, sur 6 μ de diamètre maximum. Elles sont évacuées avec les produits génitaux.

Entre cette grégarine à ses divers stades et les phagocytes de l'Annélide, s'établit une lutte. On s'en rendra compte surtout chez les individus qui ont subi la métamorphose. Quand les kystes de la grégarine se sont rompus, les spores devenues libres sont englobées en grand nombre (pl. IV, fig. 9-10) par les cellules amœboïdes; celles-ci ne sont autre chose, ainsi que nous l'avons dit, que les cellules à granulations vidées. Les phagocytes forment fréquemment des associations.

Ils attaquent aussi les kystes qu'ils entourent d'une couche épithélioïde (pl. IV, fig. 8), mais sans les détruire, au moins en général. Enfin ils attaquent la grégarine elle-même à son état végétatif et le fait est à noter, car les observations antérieures, sur d'autres espèces, n'avaient jamais donné lieu à cette constatation. Léger *(97)*, Cuénot *(95)*, Labbé et Racovitza *(97)* insistent même sur la limitation aux kystes et aux spores de l'attaque

[1] On peut se demander si les changements physiologiques qui se produisent dans l'Annélide, au moment de sa métamorphose, n'ont pas une influence directe sur la grégarine dont ils détermineraient l'enkystement. Car l'infection se fait souvent de très bonne heure, et les grégarines qui ont pénétré les premières devraient avoir eu le temps de parcourir tout leur cycle évolutif quand le *Dodecaceria* est encore à l'état B_1. Or, *jamais* on ne trouve à ce moment un seul kyste. Quoi qu'il en soit, la sporulation de la grégarine coïncidant avec la maturité des produits génitaux, la grégarine profite des moyens de dissémination de ceux-ci : ses spores sont expulsées avec eux par les néphridies.

par les phagocytes. Or ici, et principalement sur les individus métamorphosés, la grégarine est souvent enveloppée par une couche pseudo-épithéliale (pl. IV, fig. 5 et 7) continue et très régulière. Beaucoup de grégarines doivent être ainsi détruites.

Déjà, quand on fait des observations sur le vivant, on voit certaines grégarines tout entourées de phagocytes et ayant un aspect pathologique. Mais on trouve sur les coupes tous les stades de leur destruction. On rencontre, en effet, dans la cavité générale d'individus B, des plasmodes phagocytaires formés par un réseau d'amœbocytes, dans les mailles duquel sont les résidus fragmentaires d'une grégarine. Les phagocytes l'ont d'abord entourée, puis ils l'ont pénétrée de toutes parts. Il ne peut y avoir doute sur la nature des inclusions que l'on constate dans ces plasmodes. Le protoplasme de la grégarine a un aspect spécial et caractéristique, qui le fait reconnaître immédiatement. Il est, sur les matériaux fixés au Pérenyi et colorés avec l'hématéine à l'alun, d'une couleur violacée très pâle et tout émaillé de granulations réfringentes, brillantes et incolores, assez régulièrement espacées (pl. IV, fig. 7 et 12 *g*). Or, certaines des inclusions plasmodiales (celles qui correspondent à une phase relativement peu avancée de la destruction) ont identiquement cet aspect (pl. IV, fig. 11). Plus tard, le plasma grégarinien est peu à peu digéré par les phagocytes et laisse un résidu pigmentaire en grains irréguliers (pl. IV, fig. 12). Toutes les transitions entre les deux aspects existent dans un même plasmode ; de plus, en étudiant la série complète des coupes qui l'atteignent, on retrouve aisément le noyau de la grégarine, parfaitement reconnaissable (pl. IV, fig. 12, n_g) et englobé lui aussi. Enfin le nucléole, qui est si caractéristique et se distingue par lui-même si facilement de tous les autres éléments histologiques, dans une coupe de *Dodecaceria*, se retrouve souvent isolé dans le plasmode phagocytaire. Il paraît la partie de la grégarine la plus résistante. Il n'y a donc aucun doute que la *Gonospora* cœlomique de *Dodecaceria* ne puisse être attaquée et détruite par les phagocytes, même à son état végétatif.

Une dernière question se pose à propos de cette grégarine. Elle est constante dans la forme B de *Dodecaceria;* on ne la rencontre jamais dans les formes A et C. C'est là un fait singulier et, nous ne voulons pas nous le dissimuler, un argument sérieux en faveur de la distinction spécifique des deux groupes de formes. Cependant cette distribution des parasites n'est pas inconciliable avec l'hypothèse de l'unité spécifique. D'après l'étude qui précède, ce qui sépare les deux formes, c'est moins les particularités morphologiques externes, si frappantes soient-elles au premier abord, que la physiologie des divers organes internes. De pareilles dissemblances, nous les retrouverons, par exemple, dans les diverses formes de la *Nereis Dumerilii* que l'on n'a pas démembrée. C'est à ces différences dans les conditions de nutrition que les parasites sont le plus sensibles; elles suffisent à faire concevoir la possibilité de la distribution observée. Un parasite est souvent cantonné dans une espèce et ne touche jamais une autre espèce extrêmement voisine. Ici, entre les deux formes, il y a des divergences physiologiques bien plus considérables que d'espèce à espèce du même genre, en général[1].

[1] On trouve, dans les diverses formes de *Dodecaceria*, d'autres parasites que nous nous bornons à signaler : dans le tube digestif, il y a constamment, en assez grand nombre, un Opalinide, du genre *Hoplitophrya* Stein, probablement l'espèce que Schultze a décrite *(Beitr. zur Naturg. der Turbellarien*, Greifswald, 1851, pl. VII, fig. 12), sous le nom d'*Opalina lineata,* et que de Saint-Joseph *(94)* et nous-mêmes avons observée chez de nombreux Cirratuliens. On trouve aussi, mais très rarement, dans le tube digestif, une grégarine appartenant au genre *Selenidium* Giard *(Platycystis* Léger, *Esarabdina* Ming. *p. p.)*. Un distome enkysté est très fréquent dans la cavité générale ; il est toujours dans la partie antérieure du corps. Ses kystes sont entourés de phagocytes (pl. IV, fig. 13).

Rappelons à ce propos que les distomes enkystés sont fréquents chez la plupart des Annélides marines. Nous avons trouvé d'une façon constante à cet état, chez l'*Arenicola marina*, l'*Echinostomum leptosomum* (déjà signalé par Villot dans une Scrobiculaire et par Cuénot chez les Synaptes) et divers distomes indéterminés dans les Spirorbes, Polydores, etc. M. de Saint-Joseph a cité un certain nombre de cas analogues. Les kystes sont toujours enveoppés de phagocytes, souvent transformés en gaine conjonctive.

Nous insisterons à cet égard sur un point. Les réactions phagocytaires que nous avons signalées contre la *Gonospora* sont particulièrement intenses chez les individus B_2, beaucoup plus faibles chez les B_1, où de nombreuses grégarines ne présentent à leur surface aucun phagocyte. Or, à cette période B_1, l'immense majorité des amœbocytes est bourrée de granulations éosinophiles, et nous savons qu'à cet état leurs propriétés chimiotactiques et phagocytaires sont très réduites. On en a d'ailleurs la preuve en considérant celles des grégarines qui sont enveloppées de phagocytes (pl. IV, fig. 5) ; on constate que les cellules qui attaquent la grégarine sont vides, ou ne contiennent que très peu de granulations éosinophiles, tandis qu'au voisinage on ne voit que cellules bourrées. Grâce à la supériorité de leurs propriétés chimiotactiques, les amœbocytes vides ont donc convergé vers le parasite, à l'exclusion de ceux qui sont chargés de réserves. Dans les individus B_2, au contraire, tous les amœbocytes, ayant perdu leurs réserves, ont acquis à nouveau leur valeur chimiotactique et attaquent activement les parasites. *La période de faiblesse dans l'appareil de défense phagocytaire chez l'hôte coïncide donc avec celle de la pénétration et de la croissance du parasite à l'intérieur du cœlome.* On peut donc penser que cet affaiblissement de la défense favorise l'évolution de la *Gonospora* et comme, seules les formes B présentent une phase, où les amœbocytes soient presque tous convertis en cellules à réserves, on peut voir là une des raisons pour lesquelles la grégarine est localisée sur B à l'exclusion de A et de C.

§ 3. — Forme épitoque sédentaire (C).

Les individus de la forme C subissent des transformations internes qui, d'une façon générale, sont analogues à celles de la forme B ; mais elles se font d'une manière beaucoup plus graduelle et on ne trouve plus ici ces deux périodes si tranchées,

où, dans l'une s'accumulaient des réserves, dans l'autre ces réserves étaient consommées.

Un point spécial à la forme C est la production de glandes à mucus dans l'ectoderme. Nous avons dit avoir trouvé deux ou trois exemplaires dont les ovules étaient jaunes et dont le tégument ne renfermait encore aucune des glandes caractéristiques des individus C. Nous croyons cependant, d'après la couleur des produits génitaux, qu'ils évoluaient vers C. La modification de l'ectoderme ne se fait donc probablement qu'assez tard, sur les individus de grande taille ayant déjà tous leurs anneaux sétigères et dont les produits génitaux sont déjà très avancés (ovules de 90 à 100 μ de diamètre).

Les glandes à mucus ne sont qu'une différenciation secondaire des cellules glandulaires si nombreuses dans l'ectoderme de toutes les Annélides. Elles donnent à l'animal un faciès très caractéristique ; sur les coupes, elles se reconnaissent immédiatement à ce qu'elles prennent fortement l'hématoxyline. Au contraire, les individus A et B fixés et inclus de la même manière, colorés dans les mêmes bains, pendant le même temps, ne montrent aucune trace de ces cellules électives.

Si l'on en juge par la disposition sur les individus que nous avons étudiés, elles apparaissent d'abord dans la première moitié de la région abdominale, et c'est là qu'elles prennent la plus grande extension. Elles forment rapidement des masses compactes de chaque côté du corps ; sur des préparations colorées à l'hématéine, à l'alun, elles apparaissent comme une tache violette uniforme (pl. V, fig. 1-2). L'épaisseur du tégument à cet endroit est trois ou quatre fois celle des autres parties. Les cellules glandulaires sont entièrement remplies par des granules colorés.

Les noyaux sont rejetés à la partie profonde. Sur des coupes colorées au carmin, qui ne se fixe pas sur les éléments glandulaires, on voit (pl. VI, fig. 14), entre ceux-ci, des cellules fortement comprimées et étirées. Ce sont les cellules de soutien, séparant régulièrement les cellules glandulaires ; elles sont

extrêmement aplaties par la compression de ces dernières. Du côté dorsal, la bande glandulaire ne s'arrête pas brusquement; on trouve, jusqu'au voisinage de la ligne médiane, des cellules glandulaires isolées, de plus en plus clairsemées. Du côté ventral, l'arrêt est au contraire très brusque et, dans la région moyenne, on ne trouve sur les individus C_1, pour ainsi dire aucune cellule glandulaire, ventralement par rapport au neuropode. Les bandes latérales compactes s'étendent jusqu'à la région thoracique en avant; en arrière, dans la portion aplatie de l'abdomen, les cellules glandulaires restent isolées et leur distribution est irrégulière (pl. V, fig. 5). En somme, il y a bien nettement chez les individus C_1, de chaque côté, une bande compacte de tissu glandulaire, et dorsalement des cellules isolées. Ces glandes ne se développent pas au voisinage immédiat des rames sétigères. Il y a là des îlots qui restent incolores sur les préparations.

Ce tissu glandulaire s'étend en surface pendant toute la métamorphose: sur l'individu que nous avons appelé C_2 et qui était de beaucoup le plus avancé, la face ventrale était à peu près entièrement teintée de violet sur les coupes; la face dorsale renfermait aussi de nombreuses glandes, mais moins cependant que la face ventrale. Mais il est à remarquer que les bandes latérales, toujours compactes d'ailleurs, étaient notablement moins épaisses que sur les exemplaires C_1 moins évolués. Cet aspect tient sans doute à ce qu'à ce moment le corps est fortement étiré en longueur.

En somme, lors de la métamorphose, les cellules glandulaires ectodermiques se multiplient chez les individus C, et leur sécrétion prend des caractères chimiques spéciaux, dont une réaction fort nette est une très grande affinité pour l'hématéine (et probablement pour beaucoup de couleurs d'aniline).

L'ectoderme modifié par le développement considérable des glandes à mucus, tel que nous le voyons dans le cas précédent, n'est pas une structure exceptionnelle chez les Annélides. Chez beaucoup de Sédentaires, il a cette constitution, d'une

façon normale et permanente ; nous renvoyons pour ce point au travail de Soulier *(91)* sur l'ectoderme des Annélides. Beaucoup de ses figures et notamment celles relatives à la Myxicole (pl. IX, fig. 8) donnent absolument l'impression de l'ectoderme de C_2. Les boucliers ventraux des Sabelliens ont une structure analogue. Nulle part cependant les glandes ne sont aussi compactes que dans les bandes latérales étudiées plus haut. De plus, nous ne voyons pas que chez *Dodecaceria* il faille distinguer, comme le fait Soulier pour diverses Annélides, une couche épidermique et une couche sous-épidermique. Sans doute les noyaux sont à divers niveaux, mais cela tient à la pression réciproque des cellules. Il n'y a pas, en tout cas, une couche périphérique différenciée comme celle que Soulier figure chez les Sabelliens ou Serpuliens.

Les transformations internes proprement dites de C sont de même ordre que celle de la forme B.

Les organes génitaux se développent d'une façon très progressive. Nous avons dit que tous les individus trouvés par nous étaient des femelles et que les ovules étaient d'une couleur jaune brunâtre. En général, tous ces ovules sont de même taille (de 90 à 130 μ suivant les individus) et remplissent la cavité générale ; on ne trouve plus traces de glandes génitales proprement dites. Nous devons supposer que ces ovules se sont développés lentement jusqu'à leur taille presque définitive sans qu'il y ait eu de modifications notables dans les organes. L'évolution s'est faite jusque-là suivant le type A et non pas suivant le type B.

Les organes segmentaires subissent, lors de la métamorphose des individus C, un accroissement très considérable, mais, lui aussi, très progressif. Chez quelques exemplaires que nous avons caractérisés comme C, d'après la couleur jaunâtre des ovules, mais chez qui l'ectoderme n'avait pas encore d'affinité pour l'hématéine, les néphridies étaient exactement ce qu'elles sont chez les individus A, c'est-à-dire des pores segmentaires situés à la séparation de deux segments et formés par le contact

de l'ectoderme et du dissépiment (voir p. 72 et fig. 15, pl. VI); mais, dès que s'effectue la transformation du tégument, il se développe, peu à peu, dans chaque segment, un pavillon cilié très vaste. Chaque dissépiment est constitué par deux lames épithéliales, l'une antérieure, l'autre postérieure. Cette dernière ne subit aucun changement. Au contraire, l'épithélium de l'antérieure devient cubique, de pavimenteux qu'il était, à partir du pore segmentaire et dans toutes les directions. En même temps, il acquiert une ciliation serrée. Cette modification histologique se fait sentir à une grande distance du pore; du côté ventral, elle va presque jusqu'au plan médian. L'épithélium de la somatopleure se modifie de même, au voisinage du pore, dans le segment antérieur par rapport au dissépiment (pl. VI, fig. 16 et 22).

L'entonnoir ainsi formé a une entrée très vaste, mais il est extrêmement aplati, son orifice externe est très étroit. Il est placé au fond du sillon séparant deux segments consécutifs, sillon très profond ici à cause du grand développement des glandes ectodermiques.

Nous renvoyons aux figures 6-7, planche V, pour compléter l'exposition de ces divers points. En particulier, la figure 7, prise dans une coupe longitudinale et perpendiculaire au plan sagittal, montre bien la position des entonnoirs par rapport aux segments.

Les pores sont ici, comme chez A, à une hauteur intermédiaire entre les deux rames du parapode. Il y a donc entre A et C d'une part, et B de l'autre, une différence de position de ces orifices qui, chez B, ainsi que nous l'avons décrit plus haut, sont plus ventraux, étant placés à hauteur des rames sétigères ventrales.

Quand on manie l'animal vivant, les pressions font sortir, par les divers orifices, des ovules qui sont pondus ainsi tout englués de mucus, mais jamais l'expulsion des produits génitaux ne se fait en masse, comme chez les individus B, ni avec extroversion des organes segmentaires eux-mêmes.

Les conditions de la ponte sont donc toutes différentes dans les deux séries B et C, comme l'habitus des individus. Il est fort probable que les individus C ont une ponte plus ou moins agglomérée, que l'on trouvera sans doute dans les tubes, à l'intérieur du *Lithothamnion*.

Les cellules à réserves de la cavité générale ne sont jamais accumulées, au moins dans les stades que nous avons observés, comme chez la forme B. Elles ont de petites granulations éosinophiles, mais, de même que chez A, elles n'en sont pas bourrées, comme cela a lieu chez B. *Elles rappellent absolument celles des individus A*. Comme chez ceux-ci, elles se groupent fréquemment par quatre ou cinq.

Enfin, le tube digestif subit la même atrophie et par les mêmes processus que dans la forme B. Il se réduit à un mince cordon, dans toute la partie antérieure et moyenne; les cellules qui ont persisté (pl. VI, fig. 7) sont bourrées d'un pigment granuleux insoluble, brunâtre, d'aspect concrétionné. Mais, chez tous les individus C_1, l'intestin est encore large, sa lumière est remplie d'aliments, le pigment commence seulement à s'accumuler et indique ainsi l'atrophie qui va s'accomplir. De ce côté donc, il y a analogie complète avec la forme B, mais, dans le cas de C, l'atrophie ne se produit que quand les ovules sont déjà arrivés à maturité; pendant leur croissance, l'animal continue à se nourrir; le tube digestif se réduit ensuite d'une façon très graduelle.

Il y a donc, d'une manière générale, parallélisme des transformations internes entre les deux séries B et C, celle-ci ayant en propre l'évolution des glandes à mucus dans l'ectoderme et de plus se métamorphosant d'une manière beaucoup plus tardive.

CHAPITRE IV

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES. RAPPORTS DES DIVERSES FORMES DE *DODECACERIA*

Nous avons, dans les pages précédentes, suivi l'évolution des diverses formes de *Dodecaceria*, en les considérant comme appartenant à une même espèce polymorphe. Remarquons toutefois que nous avons exposé leur histoire indépendamment de cette hypothèse, que nous allons maintenant chercher à justifier.

Nous avons distingué 5 formes, réparties en 3 groupes :

1° Les individus sédentaires A, dont nous avons observé des milliers d'exemplaires aux divers stades. Ce sera la forme *atoque sédentaire ;*

2° La forme B, qui, au début, ne diffère guère de A, mais aboutit par métamorphose à une *forme épitoque nageuse ;*

3° La forme C, dont l'évolution est parallèle à celle de B, avec les différences que nous avons mentionnées. Elle aboutit à une *forme épitoque de grande taille*, sécrétant un mucus abondant et paraissant rester peu mobile.

D'autre part, Monticelli *(95)*, qui a trouvé à Porto-Torrès (Sardaigne) *Dodecaceria concharum* en abondance, dans des calcaires fossilifères, et en a donné une bonne description, semble n'avoir vu que la forme atoque, mais il dit qu'elle est hermaphrodite protandrique. Nous n'avons jamais retrouvé, dans la Manche, trace de cet hermaphrodisme, bien que nous ayons cherché avec le plus grand soin les organes mâles sur plusieurs centaines d'individus. Nous nous sommes demandé si l'opinion de Monticelli était basée sur une vérification histologique, ou simplement sur un examen rapide *in vivo*.

Dans ce dernier cas, les cellules à réserves, avec leurs granulations éosinophiles, peuvent être prises au premier abord, chez les individus jeunes, pour des paquets de spermatoblastes, libres dans la cavité générale ; cela est surtout vrai si l'on a sous les yeux des individus B_1. On s'expliquerait ainsi une erreur. Mais si nous indiquons cette possibilité, nous ne voulons pas révoquer formellement en doute l'observation de Monticelli ; *Dodecaceria* peut fort bien être hermaphrodite sur les côtes de Sardaigne[1] et unisexué dans l'Océan. *Nereis Dumerilii*, chez laquelle Claparède *(70)* et Wistinghausen *(91)* ont constaté un polymorphisme analogue à celui de *Dodecaceria*, est unisexuée à Naples, sous ses diverses formes. Cependant Metchnikoff l'a trouvée hermaphrodite à San Remo[2] et la *Nereis Massiliensis* de Moquin-Tandon, qui est hermaphrodite, lui est sans doute identique. Tout récemment, Cuénot *(98)* montrait l'existence de différences du même ordre pour *Asterina gibbosa*, qui est hermaphrodite protandrique, dans la Manche, à Roscoff (Finistère) et que Ludwig trouve toujours unisexuée à Naples. Il se peut donc que, outre les formes décrites par nous dans la Manche, il existe, dans la Méditerranée, une forme hermaphrodite de *Dodecaceria*.

Réservons donc la possibilité de l'existence d'une forme hermaphrodite sur laquelle nous n'avons pas d'observations personnelles[3], et considérons seulement les types de la Manche.

[1] Nous avons retrouvé *Dodecaceria* à Tamaris (rade de Toulon), mais nous n'avons eu qu'un exemplaire, sur lequel nous n'avons pu faire des constatations relatives aux organes sexuels.

[2] Nous trouvons nous-mêmes en abondance, dans l'anse Saint-Martin, une *Nereis* qui concorde de tous points avec la forme de *Nereis Dumerilii* découverte par Metchnikoff et qui est comme elle hermaphrodite.

[3] Pendant l'impression de ce mémoire, nous avons étudié quelques fragments de *Dodecaceria* de Sardaigne, mis obligeamment à notre disposition par M. Monticelli. Nous n'y avons pas trouvé de produits mâles ; mais l'un des fragments renfermait abondamment des cellules à granulations éosinophiles qui, d'après leur aspect, appartenaient à un individu B_1, très probablement. Il faudrait refaire des observations en se mettant à l'abri de la cause d'erreur que nous indiquons.

*
* *

La forme B constitue un premier ensemble bien net. Nous la reconnaissons avec certitude, à partir du stade de 15 sétigères environ. Dès ce moment, les soies en cuiller possèdent leur dent caractéristique. Nous avons, à partir de cette taille, une série complète jusqu'à la fin de la métamorphose. Les sexes sont, tous deux, représentés en proportions égales. Si l'on ne connaissait pas les autres formes, il y aurait donc lieu d'y voir une espèce autonome et complète. Verrill, le seul qui l'ait observée sous sa forme définitive, l'a du reste appelée *Heterocirrus fimbriatus*. Nous avons montré que c'était en réalité une forme épitoque d'un *Dodecaceria*. La bibliographie montre en outre que quelques auteurs ont eu entre les mains des individus jeunes qu'ils n'ont pas distingués de la forme A, la seule connue antérieurement. Cette dernière série de faits prouve que, en plusieurs points, les individus A et B sont associés dans le même habitat. De ce que Verrill seul a vu la forme nageuse, on peut conclure aussi que partout B est beaucoup plus rare que A. Et c'était d'ailleurs le cas à la Hague.

Quant à l'évolution saisonnière, nous avons trouvé B à tous les états, de juillet à octobre. Au contraire, en avril, malgré des recherches attentives, nous n'avons recueilli que des individus au stade B_1, c'est-à-dire non métamorphosés. Les produits génitaux étaient seulement à l'état d'ébauche. Dans quelques cas cependant, la spermatogénèse était déjà assez avancée. On peut donc conclure que, pour la forme B, l'été est la période de maturité et de reproduction.

Ce serait une question intéressante de savoir si, après s'être vidés, les individus B meurent, ou si, au contraire, leur évolution n'est pas terminée. Nous avons dit que les individus recueillis à la mer et placés dans des cristallisoirs tombent au fond, au bout de quelques heures et deviennent immobiles. Leurs organes et surtout leur tube digestif sont dans un état de

régression très caractérisé. La seule indication de processus formatifs à cette période est la présence, chez quelques femelles, de quelques groupes de cellules sexuelles, qu'il est impossible de distinguer des spermatoblastes et qui annonceraient comme une très faible ébauche d'une nouvelle poussée génitale. Mais, d'autre part, nous n'avons jamais trouvé dans le *Lithothamnion* un seul individu qui pût être interprété comme ayant déjà passé par la forme épitoque, et notre opinion est que *la ponte marque la fin de l'individu.*

*
* *

Considérons maintenant la forme A en elle-même ; elle a des caractères morphologiques bien tranchés, qui la séparent de B, sinon de C. Encore ces caractères sont-ils beaucoup moins nets sur les individus jeunes. Les matériaux recueillis ne nous permettent pas d'affirmer que nous avons en mains l'embryogénie de B, antérieurement à l'individu de 18 sétigères, mais tous les individus plus jeunes, qui, dans l'hypothèse la plus défavorable à cet égard, se rapporteraient à A, ont des soies en cuiller avec pectination qui rappellent B plus que A. Donc, de toutes façons, chez A jeune, il n'y a pas de caractères qui l'éloignent nettement de B.

Mais quelle est l'évolution de A? Comme nous l'avons vu, elle se reproduit sans subir de métamorphose et elle est vivipare et parthénogénétique. Il ne peut y avoir doute sur ces points. Non seulement il n'y a pas de métamorphose externe, mais, dans les organes internes, on ne constate pas les changements que nous avons rencontrés chez B et C, tels que atrophie du tube digestif, transformation des organes segmentaires, etc... Il ne nous paraît pas douteux non plus que A ne présente que des femelles, au moins dans l'Océan. Cela repose sur l'examen de plusieurs milliers d'individus fait à toutes les époques de l'année, et provenant de plusieurs localités. L'observation de M. Monticelli, relative à l'existence d'une forme

hermaphrodite en Sardaigne n'est pas absolument incompatible avec notre affirmation ; mais, à notre avis, avant de l'admettre définitivement, il faudrait en faire une vérification précise. La viviparité est absolument nette et la parthénogénèse résulte des conditions où nous avons constaté la reproduction.

Tout semble indiquer aussi que A ne disparaît pas après avoir fourni une première génération d'embryons, mais donne une série de poussées génitales. D'ailleurs, on trouve des individus de grande taille, dont les produits génitaux sont très peu avancés. Il nous paraît probable que ce sont des individus ayant déjà été mûrs.

*
* *

Pour la forme C, rappelons d'abord que nous n'avons observé qu'un nombre assez restreint d'exemplaires (30 à 40 en tout), que tous étaient de *grande taille,* et invariablement du *sexe femelle.* Les soies de C sont *identiques* à celles de A, de sorte qu'avant la métamorphose on ne peut pas tirer de l'appareil sétigère un critérium distinctif des deux formes. Reste la différence dans la couleur des ovules (jaunâtre dans C, vert bleuâtre dans A), et dans la structure de l'ectoderme.

Le développement des glandes à mucus dans le tégument de C nous paraît directement lié à la ponte. Il est bien vraisemblable que les œufs sont enveloppés dans une gaine de mucus. La rareté de matériaux et le peu de jours où nous avons pu les observer, au printemps, nous ont empêchés de faire la vérification de cette conjecture. Y a-t-il un mâle correspondant à C ? Nous ne le croyons pas. Le fait de n'en avoir jamais trouvé, parmi les quarante individus recueillis, a déjà une certaine portée. Le mâle de cette forme n'aurait pas forcément, comme la femelle, des glandes à mucus dans le tégument, s'il est vrai que ce caractère soit corrélatif de la ponte. Mais alors ce mâle serait un individu identique à A et devenant épitoque; or,

nous répétons que parmi les milliers d'individus A maniés par nous, jamais il ne s'en est trouvé un seul ayant des produits génitaux mâles. Nous concluons donc qu'il n'existe pas de mâle spécial pour la forme C et nous regrettons de n'avoir pu étudier plus complètement sa reproduction. Nous ajouterons enfin que nous sommes portés à croire qu'elle ne survit pas à la ponte.

*
* *

Ainsi se présentent, considérées isolément, les trois formes A, B et C ; étudions maintenant leurs rapports.

Au point de vue taxonomique, on peut les concevoir de trois manières :

1° A, B et C constituent trois espèces distinctes dans le genre *Dodecaceria;*

2° B d'une part, A + C de l'autre, forment deux espèces du genre;

3° A + B + C ne forment qu'une seule espèce polymorphe, *Dodecaceria concharum.*

Que ces trois formes, si différentes par leur évolution morphologique et physiologique, constituent ou non une même espèce, elles ne sont pas moins intéressantes à considérer au point de vue phylogénique. Car, par ses particularités anatomiques (soies en cuiller, nombre de branchies, forme du corps cardiaque, etc.), *Dodecaceria* occupe une place isolée dans la famille des Cirratuliens. On peut donc dire que, si les trois espèces A, B, C, étaient distinctes, elles se seraient différenciées récemment aux dépens d'une souche unique et commune ; et alors, de cette primitive espèce unique, auraient divergé, dans les directions que nous avons vues, les trois espèces actuelles. Il y aurait donc là, dans le temps, un *polymorphisme évolutif* des plus intéressants. A sa source, il faudrait bien admettre un polymorphisme momentané de l'espèce souche, dont les diverses formes se seraient bientôt isolées en espèces distinctes. Admettre que nous avons aujourd'hui trois

espèces, c'est donc dire qu'il y a eu autrefois une espèce polymorphe, et il en résulte qu'au point de vue de l'évolution il n'y a pas de distinction fondamentale entre la première solution et la troisième, ni *a fortiori* la seconde.

Voyons maintenant dans quelle mesure les faits acquis permettent de choisir. Il conviendrait de regarder A, B et C comme des espèces distinctes, si l'on pouvait établir qu'un individu A donne uniquement, nécessairement et indéfiniment des individus A, de même B, de même C, et cela quelles que soient les conditions. On ne pourrait donc résoudre véritablement la question qu'en faisant des *cultures pures* des trois formes *ab ovo*, et les poursuivant pendant un grand nombre de générations. Il n'y a pas à cela d'impossibilité théorique, mais le temps et les moyens matériels nous manquaient absolument pour aborder ainsi le problème [1].

Remarquons, avant tout, que rien ne s'oppose à ce que l'on considère B comme une espèce indépendante. Elle a des caractères morphologiques spéciaux ; c'est une espèce complète représentée par les deux sexes ; B a de plus des parasites propres qu'on ne trouve ni chez A, ni chez C *(Gonospora longissima)*.

Si l'on adopte la première solution, d'après laquelle A, B et C sont trois espèces indépendantes, deux de ces espèces, A et C, ne sont représentées que par des femelles et se reproduisent indéfiniment par parthénogénèse. Ce n'est pas impossible. Cependant, chez la plupart des métazoaires, la reproduction parthénogénétique est presque toujours complétée périodiquement par une fécondation. L'absence totale de forme mâle chez A, et probablement chez C, nous semble donc une raison pour rejeter, provisoirement au moins, cette solution.

[1] Dans des laboratoires maritimes bien outillés, il serait à souhaiter que la question fût reprise à ce point de vue. *Dodecaceria* n'est pas la seule Annélide sur laquelle il faudrait ainsi établir des expériences à longue échéance. Il faudrait réétudier ainsi, comme nous le dirons plus loin, les formes épitoques des Néréidiens.

Nous écarterons aussi la seconde, qui prête à la même difficulté. L'espèce A + C n'aurait également que des femelles et serait indéfiniment parthénogénétique. Mais, tout en rejetant cette solution, nous trouvons dans son énoncé l'occasion d'examiner les rapports possibles de A et C; les considérations relatives à ce point conserveront d'ailleurs toute leur valeur, pour le moment où nous envisagerons la troisième solution. Si A + C ne constitue qu'une espèce, on peut admettre, ou bien que, dès l'œuf, un individu donné est différencié nécessairement pour devenir soit A, soit C, ou bien que cette différenciation vers l'une ou l'autre forme ne se produit que tardivement. Nous n'avons aucun moyen de décider définitivement; nous voulons seulement faire remarquer que la seconde hypothèse serait très compatible avec les faits. Nous avons remarqué en effet que, d'une part, tous les individus C étudiés étaient de grande taille, et, d'autre part, que les individus A donnaient plusieurs générations de produits génitaux. Il se pourrait donc que les individus A, après avoir fourni une ou plusieurs poussées d'ovules se développant avec parthénogénèse et viviparité, prissent, pour une dernière génération, les caractères de C. C serait le véritable état terminal de A. Nous ne repoussons pas cette hypothèse, mais nous n'avons pas en main de quoi la vérifier véritablement[1].

[1] Si cette hypothèse était exacte, les individus considérés, se reproduisant successivement sous les formes A et C, séparées par une métamorphose, réaliseraient un cas du phénomène que Chun *(92)* a découvert chez certains Cténophores et qu'il a appelé la *dissogonie*.

Une question du même genre se pose à propos des Néréidiens, ainsi que Chun *(92)* le fait d'ailleurs remarquer. Chez certaines espèces, n'y a-t-il pas des individus qui se reproduisent successivement sous forme de *Nereis*, puis sous forme d'*Heteronereis?* Si oui, c'est de la dissogonie. On peut supposer une relation de cet ordre entre les formes α et γ de *N. Dumerilii (v. infra)*. Mais c'est une pure hypothèse.

D'autre part, on peut placer comme cas limites de la dissogonie et de l'hermaphrodisme successif, ceux tels que les Myzostomes. C'est ce que fait Wheeler *(97*, p. 289) qui a montré que *Myzostoma pulvinar* v. Graff est d'abord

Arrivons à la troisième solution proposée, d'après laquelle A, B et C appartiendraient à une seule et même espèce, et que nous adopterons pour le moment. Nous admettons donc la possibilité que, dans des conditions d'ailleurs complètement obscures, il y ait transformation d'une forme en l'autre, au cours des générations successives. En général, en effet, nous tendons à croire que, tout au moins, A reproduit A et B reproduit B. Pour C, nous ne hasarderons aucune hypothèse. Mais nous devons nous borner, n'ayant pas de faits, à énoncer les problèmes à résoudre.

Quoi qu'il en soit de ceux-ci, il convient de se demander quelle est la signification morphologique de la forme A. Dans l'espèce *Dodecaceria concharum*, il y a au moins une partie des individus qui présentent la métamorphose épitoque. Doit-on considérer A comme un état adulte ou, au contraire, comme une forme larvaire se reproduisant avant d'avoir acquis la livrée de l'adulte, en d'autres termes comme une forme *progénétique?* Si l'on considérait *Dodecaceria* seulement, cette dernière interprétation serait la plus naturelle. Mais si l'on regarde l'ensemble des Cirratuliens, on constate que l'épitoquie (pour autant que nous le savons actuellement) y est assez répandue, sans être cependant un phénomène très général. Donc, un Cirratulien est normalement adulte sans présenter d'épitoquie et, à ce titre, A peut être considéré comme morphologiquement adulte. Il se pourrait, toutefois, que dans le genre *Dodecaceria*, à un certain moment, la reproduction ne se soit plus faite typiquement qu'à l'état épitoque et que la viviparité parthénogénétique de A, à l'état atoque, soit un phénomène secondairement acquis et correspondant physiologiquement, sinon morphologiquement, à de la progénèse.

Nous terminerons par une autre remarque relative à la comparaison entre B et C. Nous avons montré que ces deux formes

mâle, puis neutre, puis femelle. Il y a donc deux maturités sexuelles, séparées par une période neutre, mais sans métamorphose intercalaire.

évoluaient d'une façon parallèle, mais que les phénomènes étaient plus graduels dans C que dans B, que dans B ils étaient préparés longtemps d'avance (accumulation de réserves), puis se produisaient soudainement, pour ainsi dire. Nous croyons que C nous offre l'exemple de transformations évolutives moins différenciées que B. En d'autres termes que, chez B, il y a une sorte de condensation secondaire de ces phénomènes. C représenterait une première étape dans les modifications phylogéniques, B une seconde. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce point dans la seconde partie de ce mémoire.

*
* *

Nous concluons donc à l'existence d'une seule espèce polymorphe. Une connaissance plus complète des faits peut d'ailleurs modifier cette opinion. En particulier, on serait peut-être amené à faire des individus B une espèce distincte que l'on devrait appeler *Dodecaceria fimbriata*, puisqu'elle a déjà été vue par Verrill *(79)* et nommée par lui *Heterocirrus fimbriatus*. Nos études, si elles ne répondent pas à toutes les questions posées dans les pages précédentes, les ont du moins soulevées; elles ont fait connaître un cas de *polymorphisme évolutif dans une espèce* d'Annélides polychètes, alors que l'on connaissait seulement un exemple analogue, celui de *Nereis Dumerilii*, sur lequel nous revenons plus loin, ou tout au moins, elles ont révélé un exemple de *polymorphisme évolutif*, à la fois morphologique et physiologique, dans des espèces voisines, dérivant d'une espèce unique et vivant dans des conditions identiques. Qu'on se rallie à l'une ou à l'autre conclusion, l'intérêt du résultat nous paraît équivalent au point de vue de la biologie générale et, en particulier, des transformations de l'espèce dans le temps.

DEUXIÈME PARTIE

LES FORMES ÉPITOQUES ET LES RAPPORTS DES DIVERS *CIRRATULIENS*

CHAPITRE PREMIER

LES GENRES DANS LA FAMILLE DES *CIRRATULIENS*

Au moment même où nous constations l'existence d'une première forme épitoque chez *Dodecaceria concharum (96),* nous étions amenés à soupçonner un phénomène analogue chez un autre Cirratulien, fréquent également dans le même habitat, l'*Heterocirrus viridis* Lnghs. Malheureusement les conditions n'étaient pas aussi favorables pour l'étude, et la transformation, comme nous le verrons, moins importante. Nous n'avons pu apporter des documents aussi complets sur son compte.

Mais il était indiqué, dès lors, de chercher le degré de généralité de l'épitoquie chez les Cirratuliens, c'est-à-dire qu'il aurait fallu reprendre directement, sur chacun d'eux, une étude saisonnière complète, rechercher les conditions dans lesquelles ils arrivent à maturité, etc... La réalisation de ce programme nous était impossible. Il nous a fallu nous contenter d'une revision bibliographique et de quelques documents recueillis

sur les espèces qui ont été à notre portée. Nous avons cru intéressant néanmoins de passer en revue l'ensemble de la famille et de voir s'il ne conviendrait pas d'interpréter, à la lumière des faits acquis pour *Dodecaceria*, certaines des observations antérieures.

Combien un examen direct eût pu être plus fructueux, l'exemple de *Dodecaceria* le prouve suffisamment. Les quelques bribes, que nous avons retrouvées après coup dans les mémoires antérieurs, n'auraient pu servir, même d'indice, pour faire supposer la réalité. Il y a peut-être d'autres cas aussi nets qui se cachent sous des allusions brèves et inconscientes des auteurs[1]. Le présent mémoire poussera peut-être à des recherches dans ce sens, dans les diverses localités où elles seraient possibles.

Passons donc en revue les divers genres de Cirratuliens et leur mode de groupement.

« La famille des Cirratuliens, dit de Saint-Joseph[2] *(94)*, me paraît devoir être partagée en deux grandes divisions : 1° Cirratuliens sans gros tentacules préhensiles; 2° Cirratuliens à gros tentacules préhensiles, rappelant ceux des Spionidiens. » Nous adoptons pour le moment cette manière de voir. On coupe ainsi la famille en deux ensembles assez nettement distincts.

Chez les Cirratuliens du deuxième groupe, Meyer *(88)* et Racovitza *(96)* considèrent les gros tentacules préhensiles, comme des palpes innervées par le cerveau antérieur. Ils s'insèrent encore en avant de la bouche dans les genres *Acrocirrus*, *Macrochæta* et *Ledon;* mais ils ont rétrogadé, chez les autres types, à la limite postérieure du premier segment métastomial; ils sont placés ventralement par rapport aux branchies chez *Dodecaceria*, dorsalement chez les *Heterocirrus* et les *Chætozone*.

[1] M. Ehlers nous a dit avoir rencontré, il y a plusieurs années, un Cirratulien épitoque, qu'il n'a d'ailleurs pas déterminé. Il n'a pas publié son observation.

[2] Page 42.

D'autre part, DE SAINT-JOSEPH, suivant en cela VON MARENZELLER *(88,* p. 17), pense qu'il serait possible de classer les Cirratuliens d'après les soies. Nous ne croyons pas qu'on arrive ainsi à des groupements naturels. Nos recherches montrent les variations considérables que l'appareil sétigère peut offrir aux divers âges d'un même individu. On ne peut en faire un caractère générique et spécifique qu'avec beaucoup de précautions. Observons toutefois que les palpes sont assez caducs et qu'il faudra, avant d'affirmer leur absence dans un genre donné, s'être bien assuré qu'on n'a pas eu sous les yeux des exemplaires incomplets.

Une remarque doit encore être faite. Il existe un genre *Cirrineris* Blainv., caractérisé par l'absence de palpes, et le petit nombre de branchies. Or, chez la forme épitoque de *Dodecaceria*, les palpes se sont atrophiés ; à son état définitif, elle rentre donc dans la définition du genre *Cirrineris*. N'y a-t-il pas, parmi les espèces qu'on a groupées dans ce genre [1], certaines d'entre elles où, de même, les palpes ne sont absents qu'à une période déterminée de l'évolution, de sorte qu'à d'autres stades elles devraient être rangées ailleurs? Ces espèces, en ce cas, ne pourraient être considérées comme des *Cirrineris*. On ne peut laisser dans ce genre que celles où l'absence des palpes est permanente. Il faut sans doute les considérer comme des formes où ces organes ont existé, mais d'où ils ont disparu définitivement. En d'autres termes, le genre *Cirrineris* actuel est-il bien homogène ? Des recherches de vérification sont indiquées dans cette direction.

A. Cirratuliens dépourvus de gros palpes. — Ce

[1] DE SAINT-JOSEPH a déjà exprimé une idée analogue. Il insiste en effet sur la nécessité de s'assurer, avant de ranger une espèce dans le genre *Cirrineris*, que l'absence des palpes n'est pas accidentelle, ces organes étant caducs. Nous adhérons naturellement à cette opinion ; mais notre remarque est distincte, elle s'applique surtout aux cas où les palpes disparaissent *normalement*, comme nous l'avons constaté pour *Dodecaceria ;* c'est là une autre catégorie de faits que nous mettons pour la première fois en évidence.

groupe comprend deux genres principaux : *Cirratulus* Lmk. et *Audouinia* Qtfg. De Saint-Joseph[1] *(94)* indique leurs caractères distinctifs.

La plupart des *Cirrineris* appartiennent vraisemblablement à ce groupe et doivent y former un troisième genre, comme l'indique également de Saint-Joseph. Dans cette sous-famille, la distinction des genres, entièrement basée sur la présence et la position relative des appendices (cirres et branchies) est des plus difficiles, à cause de la caducité de ces organes, des difficultés de l'observation *in vivo*, et de sa quasi-impossibilité sur des matériaux conservés dans l'alcool[2].

La distribution des soies courtes, aciculaires, est d'une grande importance pour la séparation des espèces ; on observe trois types :

1° Avec soies toutes capillaires aux deux rames (ex. : *Cirratulus filiformis* Kef.) ;

2° Avec soies courtes à la rame ventrale seulement (ex. : *Cirr. (Archidice) glandularis* Lnghs[3]) ;

3° Avec soies courtes aux deux rames, à certains segments (ex. : *Cirr. cirratus* O.-F. Müller).

Les Cirratuliens de ce premier groupe ne sont pas franchement sédentaires ; jamais, à notre connaissance, on n'a signalé de phénomènes d'épitoquie parmi eux. Les renseignements bibliographiques, sur les espèces telles que *C. filiformis*, ne per-

[1] Page 42.

[2] Quelques types de ces groupes montrent une tendance à la concentration apparente d'un certain nombre de branchies sur le premier anneau métastomial. Il peut y en avoir jusqu'à trois paires. C'est là un fait important, car il indique l'évolution d'un Cirratulien vers une Annélide céphalobranche, peut-être dans le sens Ampharétien.

[3] De Saint Joseph *(94*, p. 45) cite quatre espèces dans cette catégorie. Nous avons pu vérifier que *Arch. glandularis* en fait bien partie. *Cirr. medusa* Johnst ne nous paraît pas différer du *C. borealis*, décrit par Kefferstein *(62)*, qui appartient à la troisième catégorie ; le nom le plus ancien est *Lumbricus cirratus* O -F. Müller. Les deux autres espèces indiquées par de Saint-Joseph auraient besoin d'être réobservées.

mettent pas de les interpréter, au point de vue des phénomènes qui nous occupent.

B. Cirratuliens pourvus de gros palpes. — Un certain nombre de genres sont bien caractérisés.

I. Considérons d'abord *Acrocirrus* et *Macrochæta*, caractérisés par leurs *palpes frontaux*, le petit nombre de leurs branchies et leurs soies composées.

Acrocirrus Grube *(72)* [voir la diagnose dans von Marenzeller *(79)*[1]] a quatre paires de branchies, dont deux sur le premier segment métastomial et une sur les deux suivants.

Les soies composées, localisées à la rame ventrale, vont jusqu'à l'extrémité postérieure du corps, chez *A. validus* Marenz. *(79)*, mais n'existent qu'aux premiers sétigères, chez *C. frontifilis*, Grube [voir Marion et Bobretzky *(75)*].

Le genre *Macrochæta*, établi par Grube en 1850 (p. 311), sans diagnose, pour la *Naïs clavicornis* M. Sars *(35)*, et rangé par lui dans la famille des Amytidiens (aujourd'hui versée dans les Syllidiens), est bien voisin du précédent. C'est bien, quoi qu'en dise Levinsen, un Cirratulien et non un Syllidien aberrant. Langerhans *(80,* p. 95), qui a observé *Macrochæta clavicornis* M. Sars, est de cet avis ; nous avons examiné un exemplaire type de Langerhans et nous avons reconnu : 1° l'exactitude de l'identification avec *Naïs clavicornis* de Sars, 2° les affinités étroites de cette forme avec *Acrocirrus :* par suite, *sa place est indiscutablement parmi les Cirratuliens.*

Le genre *Macrochæta* est-il même bien distinct des *Acrocirrus?* Dans la diagnose du premier, Langerhans est explicite « *Mundsegment ohne Anhänge* », caractère qui, s'il est réel, a bien une valeur générique. Langerhans remarque lui-même que c'est là la seule différence avec *Acrocirrus*[2]. Il a dû, par

[1] Page 40, note.

[2] Il existe peut-être une autre différence entre les deux genres. Les *Macrochæta* auraient peu de segments (une trentaine environ), les *Acrocirrus* un grand nombre (70 chez *A. frontifilis;* plus de 100 chez *A. validus).*

conséquent, faire un examen attentif de ce point. Nous ne pouvons le vérifier, car, sur l'exemplaire que nous avons eu en mains, la partie antérieure était en mauvais état. Le dessin de Langerhans est, il est vrai, parfaitement net. Mais celui de Sars donne, par contre, nettement l'impression que le segment buccal a deux paires d'appendices, et d'ailleurs les deux observateurs ont eu *certainement* la même forme sous les yeux. Il y aurait donc lieu de lever cette incertitude par des observations nouvelles.

Provisoirement, nous admettrons l'affirmation de Langerhans et maintiendrons les deux genres *Macrochæta* et *Acrocirrus*[1]. Si l'un des deux devait être supprimé, ce serait naturellement le plus récent *(Acrocirrus)*.

Le genre *Ledon* de Webster et Benedict *(87,* p. 743) appartient certainement au même groupe. Il se distinguerait des précédents, d'après ces auteurs, par l'existence d'*une* paire de branchies sur le premier segment métastomial et d'une paire de branchies, ainsi qu'une paire de courts cirres (? ?), sur le deuxième.

II. Le genre *Dodecaceria* Œrsted est caractérisé par ses palpes ventraux par rapport aux branchies et s'insérant à la partie postérieure du premier segment métastomial, par son petit nombre de branchies et ses soies en cuiller. Nous avons longuement étudié l'espèce *D. concharum* et indiqué les particularités de son évolution.

Leidy *(55)* a créé le genre *Naraganseta* (p. 144, pl. XI, fig. 46-48) avec la diagnose suivante : « Body cylindrical, narrowed posteriorly; no lateral pinnæ, segments numerous; those anteriorly furnished with a few, simple, cylindrical, lateral tentaculs; anterior segments with four rows of simple setæ, in fascicles; succeeding few segments with two rows of simple setæ, and two rows of cochleariform podal spines,

[1] Ils présentent tous deux des papilles plus ou moins nombreuses, surtout dans la région antérieure.

posterior segments, with four rows of cochleariform spines. Upper lip distinct, conical; eyes none. » — L'espèce décrite, *N. corallii*, a trois paires d'appendices sur le premier segment métastomial, dont une paire de palpes (la description et le dessin ne laissent aucun doute sur cette interprétation), et une paire sur chacun des cinq anneaux suivants. La distribution et la forme des soies sont sensiblement comme chez *Dodecaceria concharum*. Le genre *Naraganseta* ne diffère de *Dodecaceria* que par la présence de deux paires de branchies, au lieu d'une, sur le premier segment métastomial. Nous doutons de la réalité de cette différence. La figure donnée par Leidy, un profil gauche, laisse supposer que l'une des branchies, figurées pour le segment en question, est celle de droite, d'où l'apparence de deux paires d'appendices branchiaux pour le même anneau. Nous croyons donc devoir supprimer (jusqu'à confirmation de l'opinion de Leidy) le genre *Naraganseta*[1], et le faire rentrer dans *Dodecaceria*[2].

III. Le genre *Hekaterobranchus* Buchanan (probablement identique au genre *Streblospio* Webst.) est, suivant nous, un Cirratulien[3]. Fl. Buchanan *(90)*, qui a donné une étude morphologique et anatomique de ce type intéressant, en fait un Spionidien, qui aurait des affinités avec les Sabelliens du groupe de *Haplobranchus* Bourne. Ses palpes sont aussi comparables à ceux des Cirratuliens qu'à ceux des Spionidiens. La réduction des branchies à une paire s'explique égale-

[1] Verrill *(73*, p. 607) dit quelques mots d'un *Naraganseta corallii* de Vineyard-Sound et parle aussi de trois paires d'appendices sur le segment buccal; les sept segments suivants auraient chacun une paire de branchies.

[2] L'espèce *Dod. corallii* Leidy sera caractérisée ainsi : quatre-vingt-dix segments, 3 cm. 50 de longueur; une paire de palpes et six à huit paires de branchies; les dix premiers sétigères avec soies simples, capillaires aux deux rames; les quatre suivants avec soies en cuiller à la rame ventrale seulement; au delà, soies en cuiller aux deux rames. Vit dans les parties mortes d'*Astrangea astræiformis*.

Est-elle vraiment distincte de *Dodecaceria concharum?*

[3] Benham *(97)* exprime la même opinion.

ment dans l'une et l'autre famille et, d'autre part, la forme de ces branchies (longues et filiformes), la présence d'un sinus sanguin péri-intestinal, d'un corps cardiaque dans le vaisseau dorsal, et surtout l'existence de grandes néphridies antérieures [1], plaident énergiquement en faveur d'un rattachement aux Cirratuliens. En revanche, *Hekaterobranchus* possède des soies courtes, encapuchonnées, qui, tout en s'éloignant par la forme générale de celles des Spionidiens, les rappellent cependant d'une façon indiscutable. Enfin, il n'a pas de pharynx musculeux, et porte des soies au premier anneau métastomial ; deux autres divergences avec les Cirratuliens. Au total, nous le considérons comme un Cirratulien très aberrant.

IV. Un autre groupe naturel peut être défini par la caractéristique que DE SAINT-JOSEPH (*94*, p. 52) donne du genre *Heterocirrus :*

« Tête sans appendices, avec ou sans yeux. Une paire de gros tentacules dorsaux et une paire de branchies latérales au premier des segments où apparaissent les appendices du corps; *une paire de branchies latérales à beaucoup de segments suivants*, devenant plus rares à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité postérieure du corps ; soies capillaires et crochets aciculaires, ou soies capillaires seulement. »

A cette définition correspondent à la fois les *Chætozone* Mmgr., et les divers *Heterocirrus* [*H. multibranchis* Gr. ; *H. caput-esocis* St-J. ; *H. flavo-viridis* St-J. (= *Cirratulus viridis* Lghs) ; *H. Marioni* St-J. ; *Cirratulus fragilis?* Leidy], et les *Tharyx* Webster et Benedict (*Tharyx acutus* W. et B., *Th. similis* W. et B.).

Nous maintiendrons d'abord l'autonomie du genre *Chætozone* que nous caractériserons : « Cirratuliens avec deux palpes dorsaux insérés sur le premier segment métastomial. — Longues soies capillaires. — *Soies aciculaires entourant le*

[1] A la maturité sexuelle, il se développe d'autres néphridies comme chez *Dodecaceria*.

corps, dans les anneaux postérieurs, de cercles presque complets. »

Quant au genre *Heterocirrus*, nous en restreindrons la compréhension aux espèces pourvues de soies aciculaires, uni- ou bi-dentées, aux rames dorsales et ventrales. Il renfermera alors : *H. caput-esocis* St-J., *H. (Cirratulus) viridis* Lghs (= *H. flavo-viridis* St-J.) *H. (Cirratulus) fragilis* Leidy, et *H. (Cirratulus) bioculatus* Kef., si ce dernier a réellement des palpes. Ces deux dernières espèces sont-elles d'ailleurs vraiment distinctes de *H. viridis? (v. infra).*

Nous verserons ensuite dans un autre genre les espèces qui possèdent uniquement des soies capillaires, plus ou moins longues d'ailleurs; nous conserverons pour lui, en en modifiant ainsi le sens, le nom de *Tharyx* créé par Webster et Benedict [1], et il renfermera *Tharyx (Heterocirrus) Marioni* St-J., *Th. (Heterocirrus) multibranchis* Gr., *Th. acutus* Webster et Benedict *(87*, p. 742) et *Th. similis* [2] W. et B. *(87*, p. 742).

En résumé, les Cirratuliens pourvus de gros palpes peuvent être distingués de la façon suivante [3] :

[1] Webster et Benedict *(87*, p. 741) donnent la diagnose suivante de leur genre *Tharyx :* « Head and first two segments without appendages, one pair of tentacular cirri; next segment with dorsal cirri, but without setæ; all other segments (normally) with dorsal cirri, setæ capillary. »

Cette diagnose peut être conservée, sauf réserves sur le numérotage des anneaux.

[2] La place de cette espèce est indécise, les renseignements fournis par les auteurs américains n'étant pas assez précis; peut-être possède-t-elle des soies aciculaires qui l'excluraient en ce cas du genre *Tharyx.*

[3] Nous ne faisons pas entrer dans ce tableau le genre *Cossura*, créé par Webster et Benedict *(87*, p. 743). L'espèce pour laquelle ces auteurs ont formé ce genre n'est pas, à notre avis, un Cirratulien.

Voici sa diagnose : « Head and first two segments without appendages. Fourth segment with single median cirre; no lateral cirri (branchiæ); capillary setæ, dorsal and ventral, from third segment. Anal segment, with three anal cirri. »

Elle devrait d'ailleurs être réétudiée. Certaines des données fournies sur son compte sont bizarres. Telle est la présence d'un long cirre *impair* sur le

Un petit nombre de branchies (1 à 8 paires).	Palpes frontaux ; des soies composées.	2 paires de branchies sur le premier anneau métastomial.	*Acrocirrus* Gr.
		1 paire id.	*Ledon* W. et B.
	Palpes sur le premier anneau métastomial, toutes soies simples	Pas de branchies sur le premier anneau métastomial.	*Macrochæta* Gr.
		4-8 paires de branchies	*Dodecaceria* Œrst.
		1 paire de branchies	*Hekaterobranchus* Buch.
Un assez grand nombre de branchies ; palpes sur le premier anneau métastomial, dorsaux par rapport aux branchies.	Soies aciculaires formant un cercle complet sur les anneaux postérieurs		*Chætozone* Mmgr.
	Soies aciculaires uni- ou bi-dentées, aux rames dorsales et ventrales.		*Heterocirrus* Gr.
	Toutes soies capillaires		*Tharyx* W. et B.

Enfin, on doit joindre au groupe précédent le genre *Ctenodrilus*. La présence, chez *Ctenodrilus monostylos*, d'un tentacule, qui est certainement homologue à un palpe, rapproche cette forme de celles que nous venons d'examiner. Nous exposerons, en un chapitre spécial, les affinités de *Ctenodrilus* et des Cirratuliens.

Nous nous proposons d'examiner maintenant si ces divers Cirratuliens présentent des phénomènes plus ou moins comparables à l'*épitoquie*, que nous avons étudiée chez *Dodecaceria*. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous n'avons rien relevé qui pût y être rapporté, chez les genres *Audouinia*, *Cirratulus*, *Hekaterobranchus*.

quatrième segment. Nous avons indiqué ailleurs *(98)* qu'elle avait peut-être des affinités avec les *Lévinséniens*. Caul. et Mesn.

CHAPITRE II

GENRE *HETEROCIRRUS*

§ 1. — Étude particulière de *H. viridis* Lghns. — Forme épitoque.

Cette espèce est assez abondante dans les mares à *Lithothamnion* de l'anse Saint-Martin. Si l'on conserve les blocs de l'algue, pendant deux jours environ, dans des cristallisoirs, on voit sortir cette Annélide, au bout de ce temps, quand la putréfaction commence.

Tous les caractères donnés par de Saint-Joseph *(94*, p. 54), pour son *Heterocirrus flavo-viridis*, s'appliquent à la forme que nous avons eue sous les yeux. Nous avons pu examiner, d'autre part, grâce à l'amabilité de M. von Marenzeller, les exemplaires types de *Cirratulus viridis* de Langerhans *(87)*. De Saint-Joseph avait fondé sa nouvelle espèce sur une différence, dans les soies aciculaires ventrales, entre les animaux observés par lui et les figures données par Langerhans. La figure 17, planche II, a été faite d'après un des exemplaires de ce dernier auteur ; elle rectifiera la figure 9 qu'il a donnée et légitimera l'identification que nous proposons, entre *H. flavo-viridis* St-J. et *C. viridis* Lghns. L'espèce unique portera le nom le plus ancien, *H. viridis*.

L'espèce décrite par Keferstein *(62*, p. 121, pl. X, fig. 23-27), sous le nom de *Cirratulus bioculatus*, n'est peut-être pas distincte de celle que nous étudions ici. Keferstein ne signale pas

les palpes, mais il peut avoir eu sous les yeux des exemplaires qui les avaient perdus. La distribution des soies correspond bien à *Heterocirrus viridis*[1].

De même *Cirratulus fragilis* de Leidy *(55,* p. 147, pl. XI, fig. 39-43) ne diffère guère de l'espèce de Langerhans. La couleur, les dimensions correspondent bien. Il y a deux yeux. Leidy place les palpes au deuxième sétigère ; il y a là, nous semble-t-il, une erreur manifeste. A la rame dorsale, les soies seraient capillaires ; les rames ventrales offriraient 5-8 crochets sigmoïdes, bifides à leur extrémité. Le dessin se rapporte bien à *H. viridis*. Reste donc la différence que l'espèce américaine n'aurait pas de crochets à la rame dorsale des parapodes. Il y aurait lieu de le vérifier.

En résumé, la synonymie de *H. viridis* Langerhans serait la suivante :

? Cirratulus fragilis Leidy *(55).*

? Cirratulus bioculatus Keferstein *(62).*

Cirratulus viridis Langerhans *(80)*, Pereyalawzewa *(91)?*

Heterocirrus flavo-viridis Saint-Joseph *(94).*

Morphologie externe. — Nous ferons les remarques suivantes :

L'espèce est de petite taille, en moyenne 2 centimètres de longueur sur $0^{mm},5$ de largeur. Elle est jaune verdâtre. Le tégument renferme un pigment jaune verdâtre, soluble dans l'alcool, analogue à celui que nous avons trouvé dans *Dodecaceria concharum* et que l'on connaît, depuis longtemps, chez les Arénicoles et

[1] Soies capillaires aux deux rames des deux premiers sétigères ; capillaires et soies aciculaires *(Nadeln)* du troisième au vingtième sétigère ; à partir du vingtième, crochets *(Haken)*, dorsalement et soies aciculaires ventralement. Keferstein figure deux dents aux crochets. Les soies aciculaires se termineraient au contraire par une pointe unique ; mais cette différence entre les deux catégories de soies peut n'être que le résultat d'une erreur d'observation. Il signale deux cirres anaux que nous ne trouvons pas dans notre espèce. Pour ces raisons, nous maintenons l'espèce de Keferstein, tout en nous demandant si elle n'est pas identique à *H. viridis ;* en tout cas elle en est très voisine.

un grand nombre d'Annélides. En même temps que ce pigment lipochrome, on trouve des granulations brunâtres, insolubles dans l'alcool. On les retrouve d'ailleurs dans le corps cardiaque, et dans la paroi des néphridies antérieures.

Le prostomium est ellipsoïdal et assez allongé. Il porte toujours deux yeux assez nets et qui se développent beaucoup, lors de la maturité sexuelle. En arrière, on aperçoit l'organe nucal.

Le premier segment métastomial achète est très long et paraît même divisé en deux. La seconde moitié porte les deux palpes et la première paire de branchies. Les palpes ont une épaisseur double de celle des branchies. Ils sont généralement plus longs et s'insèrent *plus dorsalement*. Le pharynx est constitué comme chez les autres Cirratuliens. Les branchies sont très nombreuses et assez caduques. Elles sont rares dans la seconde moitié du corps, où souvent elles sont distribuées asymétriquement.

Le pygidium est, comme l'indique DE SAINT-JOSEPH, bordé de cinq festons, très peu séparés du côté ventral.

Il y a deux sortes de soies : 1° des soies capillaires, assez longues et minces, à extrémité limbée et très finement pectinée (type des soies capillaires de *Dodecaceria)*; 2° des soies en crochets (pl. II, fig. 17-18), avec deux denticulations terminales. L'une d'elles est très petite et difficile à voir sous certaines incidences. La forme générale de la soie est celle d'un S très allongé, renflé dans le milieu.

A la maturité sexuelle s'ajoutent de longues soies *pélagiques* comme chez les *Dodecaceria* épitoques.

Les deux premières rames ventrales ne portent que des soies capillaires; à partir de la troisième, il n'y a plus que des crochets.

C'est un fait très général; nous n'avons constaté que très peu d'exceptions. En voici quelques-unes relevées de nos notes :

Exemplaire de 56 sétigères, crochets dès le 2e sétigère.

Exemplaire ♂ de 81 sétigères, crochets dès le 4e sétigère.

Exemplaire de 19 sétigères, crochets dès le 2e sétigère (le plus jeune individu observé).

Sur un individu de 33 sétigères, les crochets se montraient au troisième, mais accompagnés de soies capillaires. Sur un individu ♀ de 104 sétigères, on notait, au deuxième, 2 crochets et 3 soies capillaires, au troisième, 3 crochets et 2 soies capillaires.

Le nombre de crochets de chaque rame varie avec l'âge; il atteint 7-8 et même 10.

A la rame dorsale, il y a des soies capillaires à tous les anneaux. A partir d'un certain rang (du sixième au neuvième chez les exemplaires ayant entre 19 et 60 sétigères), s'ajoutent de 1 à 3 crochets.

Arrivons aux transformations qui surviennent à la maturité sexuelle. Nous les avons observées sur des mâles et des femelles, mais surtout sur les premiers :

1° Un *H. viridis* de 85 sétigères, dont la cavité générale était bourrée de régimes de spermatoblastes, ne s'écartait pas du type normal (Rames ventrales : crochets à partir de la troisième; jusqu'à 10 par rame. — R. dorsales : pas de crochets avant la douzième).

2° Un autre individu mâle de 81 sétigères n'a de crochets aux rames dorsales qu'à partir de la quinzième, où il en présente 2; on n'en retrouve plus ensuite qu'à la vingtième et, à partir de ce rang, on en compte régulièrement 2-3 (sauf à la vingt-septième qui n'en a aucun). Pas d'autre particularité. Le recul dans l'apparition des soies en crochets est-il dû à leur chute d'un certain nombre d'anneaux, comme cela se produit chez *Dodecaceria*, dans la période préparatoire à la métamorphose? En tout cas, le phénomène n'aurait pas une grande constance, ainsi que le prouve l'observation d'autres individus plus avancés.

3° Individu femelle; 140 segments. Grands yeux. Pas de soies pélagiques. Les crochets se montrent aux rames ventrales, dès le troisième sétigère. Aux rames dorsales, on n'en trouve pas avant le trente-cinquième. Il y en a ensuite à quelques segments, jusqu'au soixante-dizième, puis régulièrement à tous.

4° Individu mâle de 85 sétigères ; spermatogénèse très avancée ; animal présentant des mouvements rapides sinusoïdaux. L'appareil sétigère est normal. Aux vingt-cinq dernières rames dorsales environ, 4-5 soies capillaires assez longues (0^{mm}3 environ), qui sont très probablement des soies *pélagiques* jeunes. Les yeux sont de grosseur moyenne.

Quelques autres individus, mâles ou femelles, déjà bien caractérisés quant au sexe, n'offraient pas de transformations bien nettes.

Par contre, les individus complètement mûrs offraient les particularités suivantes :

Ils nageaient très vivement, avec des mouvements serpentiformes, comme les *Dodecaceria* B épitoques. Chez les mâles, la teinte est d'un blanc de lait, sur lequel tranchent en jaune les branchies, et en vert foncé le tube digestif, qui, d'ailleurs, *est réduit à un étroit ruban* (pl. II, fig. 16). Il a subi la même histolyse que dans *Dodecaceria*. Les yeux sont généralement très volumineux (pl. IV, *cf.* fig. 25-26). Les palpes et les branchies ne paraissent pas s'atrophier. Quant à l'appareil sétigère, *les rames dorsales seules sont modifiées, par adjonction, à partir de la sixième, d'un faisceau de longues soies pélagiques* (pl. II, *cf.* fig. 15-16). Ces soies nouvelles atteignent 0^{mm},6 ; toutes les autres soies, même les crochets, persistent chez l'animal complètement transformé [1].

De l'ensemble des faits observés, il nous semble résulter que chez *H. viridis*, le nombre définitif de segments peut varier dans de très larges limites ; de même la taille des individus sexués est sujette à de grands écarts. Il se produit une métamorphose *très tardive*, dont les traits essentiels sont *l'accroissement des yeux, l'atrophie du tube digestif et l'apparition d'un faisceau dorsal de soies pélagiques*. Nous avons vu dans plusieurs cas, ainsi qu'il a été dit, les individus prêts à subir la métamorphose, n'offrir de crochets aux rames dorsales qu'à

[1] Nous n'avons observé d'individus ainsi modifiés, qu'en été (août à octobre).

partir d'un rang éloigné. Mais nous ne pouvons dire dansquelle mesure c'est un phénomène constant et lié à la métamorphose. Quoi qu'il en soit, *H. viridis présente une forme épitoque comme Dodecaceria, mais plus tardive.* Fait curieux, les individus *sexués* présentaient presque tous, dans la cavité générale, une volumineuse grégarine ovoïde. Nous n'avons jamais trouvé ni kystes, ni spores ; nous ne pouvons donc fixer la détermination générique de ce parasite. Peut-être est-ce une *Gonospora. Nous n'avons jamais vu cette grégarine chez les individus non sexués.* On ne peut s'empêcher de songer à la répartition de la *Gonospora longissima*, qui est exclusivement limitée à la forme B de *Dodecaceria*[1]. Nos observations sur *H. viridis* ne sont malheureusement pas assez nombreuses pour permettre d'affirmer qu'il y a aussi deux séries d'individus, dont l'une seulement subit les transformations indiquées et est porteuse du parasite cœlomique. Nous avons pourtant observé, en août, des femelles à œufs blanchâtres, ne paraissant pas ressembler à ceux des formes en voie de transformation. Peut-être appartiennent-elles à une forme analogue à A, chez *Dodecaceria concharum.*

§ 2. — *Heterocirrus caput-esocis* St-J.

Cette espèce, créée par de Saint-Joseph (*94*, p. 53), est très voisine de la précédente. Elle en diffère en ce que : 1° les soies aciculaires ne commencent ventralement qu'au 10-12ᵉ sétigère au lieu du troisième, et n'existent dorsalement que vers l'extrémité postérieure ; 2° les soies aciculaires ventrales sont toujours accompagnées de capillaires ; 3° les soies aciculaires sont terminées par une seule pointe (on observe cependant quelquefois, au vertex, trace d'une seconde pointe). De Saint-

[1] On peut signaler, comme autres parasites d'H. *viridis*, une petite grégarine, très abondante dans le tube digestif et un distome enkysté dans la cavité générale.

Joseph ajoute à sa description (p. 54) : « Les exemplaires arrivés à maturité parfaite ont, au mamelon supérieur, 4-5 soies plus fines et quatre fois plus longues que les autres. » Il a noté ainsi, sans en donner l'interprétation, l'existence d'une transformation de l'appareil sétigère à la maturité sexuelle ; c'était trouver une forme épitoque chez un Cirratulien ; mais ici la modification était minime ; son importance et sa signification ont échappé. Nous n'avons pas rencontré *H. caput-esocis* dans l'anse Saint-Martin. M. de Saint-Joseph a eu l'amabilité de nous confier ses préparations de cette espèce, conservée dans le liquide de Langerhans, et nous avons pu vérifier la justesse de sa description.

Un individu, renfermant des œufs déjà bien développés, n'avait pas encore de soies *pélagiques*. Nous avons vu celles-ci sur une femelle bourrée d'œufs, qui était vraiment une forme épitoque. La rame ventrale n'était pas modifiée. La rame dorsale ne présentait de particularités que dans la région moyenne du corps ; du côté ventral de cette rame (c'est-à-dire du côté jeune), on trouve alors de deux à cinq soies très fines et très longues ; ce sont les soies pélagiques.

La modification épitoque chez *H. caput-esocis* est donc légère et très tardive. Nous ne pouvons rien dire des transformations internes.

§ 3. — Conclusions.

La présence de formes épitoques dans le genre *Heterocirrus* résulte, sans contestation possible, des observations relatées plus haut.

Il y a quelques différences entre le cas des *Heterocirrus* et celui des *Dodecaceria*. Nous allons les mettre en évidence :

1° Existe-t-il ici une disjonction morphologique de l'espèce comme dans *Dodecaceria?* Y a-t-il des individus qui se reproduisent sous la forme initiale et d'autres qui acquièrent les

caractères de l'épitoquie ? Nous ne sommes pas autorisés à une semblable conclusion ; nous n'avons pas eu, du reste, des matériaux suffisants pour l'établir, au cas où elle serait fondée. Nous ne pouvons pas, cependant, ne pas rappeler la localisation singulière de la grégarine cœlomique dont nous avons parlé, chez les seuls individus sexués en voie de transformation. Est-ce un indice comparable à celui que fournit la *Gonospora longissima* pour *Dodecaceria ?*

2° La forme épitoque d'*Heterocirrus viridis* est nageuse comme la forme B de *Dodecaceria*, mais, au point de vue phylogénique, elle nous paraît correspondre plutôt à la forme C. Dans la forme B, en effet, bien que la transformation se fasse brusquement, elle est préparée de longtemps. Dans la forme C et chez *Heterocirrus*, le changement (d'ailleurs léger chez ce dernier) ne semble pas ainsi amené de loin.

Phylogéniquement, la première manifestation de l'épitoquie, chez les Cirratuliens, a dû être ce que nous trouvons chez les *Heterocirrus*, c'est-à-dire l'adjonction des soies pélagiques, à l'époque de la maturité sexuelle complète, et par là, l'adaptation de l'Annélide à une vie nageuse plus propre à la dissémination des produits génitaux. L'atrophie du tube digestif *(H. viridis)* n'est pas intimement liée à ce phénomène ; on la rencontre, chez d'autres Annélides, indépendamment de toute métamorphose épitoque. La forme C de *Dodecaceria* est une modification du même ordre, par rapport à l'espèce souche, mais dans un autre sens au point de vue éthologique, comme l'indique la différenciation des glandes à mucus. Puis, chez des espèces ainsi modifiées, l'importance des changements devenant de plus en plus considérable, l'organisme a été modifié *au cours du développement* pour les préparer morphologiquement et physiologiquement. C'est le cas de *Dodecaceria*, forme B, tel que nous le comprenons.

On peut concevoir un troisième degré de transformation. L'organisme est modifié de plus en plus tôt. Les caractères morphologiques, qu'il conservait jusqu'au terme de son évolu-

tion, avant l'apparition de l'épitoquie, qui se sont altérés ensuite par l'apparition de ce phénomène, d'abord à la fin de l'évolution individuelle, puis à une période de plus en plus précoce, sont finalement masqués dès le début de l'évolution. L'espèce a perdu définitivement son faciès primitif; elle a, dès le commencement du développement, l'aspect épitoque ; on aurait alors ce que Ed. Perrier *(96*, p. 1624) appelle une *épigamie fixée;* — imaginons un *Dodecaceria*, chez lequel les caractères de la forme nageuse apparaîtraient d'emblée. Nous aurons à examiner si ce cas n'est pas réalisé dans la famille des Cirratuliens.

Les *Heterocirrus* et *Dodecaceria* (forme C) représentent le premier stade indiqué, les *Dodecaceria* (forme B) le second. Les *Chætozone* et les *Tharyx* nous paraissent correspondre au troisième.

CHAPITRE III

LES CAS D'ÉPITOQUIE FIXÉE

§ 1. — Genre *Tharyx* W. et B.

Nous n'avons observé qu'une espèce de ce genre, *Tharyx Marioni* (= *Heterocirrus Marioni* St-J.). Nous en avons trouvé quelques exemplaires habitant, dans les mêmes conditions qu'*Heterocirrus viridis*, les mares à *Lithothamnion*. Pour sa description, nous renvoyons à de Saint-Joseph (*94*, p. 56-58, pl. III, fig. 62-64). L'animal se reconnaîtra rapidement à l'*absence d'yeux* et à la *présence de soies capillaires exclusivement*. Les rames dorsales sont formées de soies fines et longues (elles atteignent $0^{mm},4$ à $0^{mm},7$). Il faut noter que de Saint-Joseph (qui au surplus déclare cette espèce rare) en a recueilli plusieurs exemplaires, non mûrs, dans des *pêches pélagiques*. Il ne semble pas y avoir de différences morphologiques notables entre les individus jeunes et ceux qui ont atteint la maturité génitale. En particulier ces derniers sont aveugles. Le tube digestif n'est pas atrophié.

Nous avons observé dans *Tharyx Marioni*, chez des individus non mûrs, une grégarine cœlomique, très voisine de celle d'*H. viridis*.

La longueur des soies dorsales de la région moyenne, chez *Tharyx acutus*, mesurée sur la figure 101 de Webster et Benedict, dépasserait 1 millimètre. Celles de *Tharyx similis* sont assez courtes; mais nous avons déjà fait remarquer (p. 115) que ce n'est peut-être pas un *Tharyx*.

Nous faisons reposer l'indépendance du genre *Tharyx* sur l'absence complète des soies aciculaires ; ni de Saint-Joseph, ni nous, n'en avons trouvé, même chez les jeunes individus. Il y a donc là, selon toute vraisemblance, un caractère de l'ancêtre immédiat. Il n'est pas impossible, toutefois, que des individus, plus jeunes que ceux observés, en présentent et qu'elles soient chez eux un reste d'un état antérieur du genre, où son appareil sétigère offrait les mêmes particularités que celui des *Heterocirrus*. Si cette éventualité se vérifiait, il n'y aurait plus lieu de séparer les *Tharyx* des *Heterocirrus ;* ils seraient des *Heterocirrus*, subissant de bonne heure une métamorphose. Le genre ne doit être regardé comme autonome, à notre avis, que si, conformément aux faits actuellement connus, le stade *Heterocirrus* n'existe pas dans le développement.

§ 2. — Genre *Chætozone* Mmgr.

Nous regrettons de n'avoir pu faire une étude directe et détaillée de ce genre. Il a été successivement observé par Malmgren *(67*, p. 206, pl. XV, fig. 84), Theel *(79*, p. 54, pl. IV, fig. 49-50), Langerhans *(80*, p. 98, pl. IV, fig. 10), Cunningham et Ramage *(88*, p. 647, pl. XXXIX, fig. 11), Webster et Benedict *(87*, p. 741).

E. Meyer *(88*, p. 680-706) l'a pris comme base principale de ses recherches sur les Cirratuliens. C'est dire que l'anatomie en est bien connue.

Mais naturellement, aucun auteur ne l'a examiné au point de vue qui nous intéresse ici, c'est-à-dire quant aux modifications de sa morphologie générale et surtout externe, au cours de son évolution.

Tous les renseignements sont donnés sans indication d'âge : or, il suffit de se reporter à l'étude de *Dodecaceria*, pour voir quelle transformation une espèce peut subir. Et si nous faisons cette remarque, c'est que précisément *Chætozone* a un faciès

(pl. II, fig. 22) assez analogue à celui de la forme nageuse de *Dodecaceria*. La question est donc de savoir si c'est, comme dans ce dernier cas, une forme épitoque, dont les stades jeunes ont le faciès sédentaire des Cirratuliens typiques, ou si, au contraire, à tous les âges, *Chætozone* possède des caractères d'adaptation à la vie errante et même pélagique. C'est cette seconde hypothèse qu'imposent les faits connus; mais nous exprimons le désir qu'elle soit vérifiée par une étude directe.

Chætozone renferme actuellement deux espèces : l'une, *Ch. setosa* Mmgr., a été vue par la plupart des auteurs cités plus haut, c'est celle que Meyer a étudiée ; l'autre, *Ch. macrophthalma*, a été trouvée par Langerhans à Madère.

Elles possèdent de longues soies fines, en faisceaux assez puissants, rappelant tout à fait les soies pélagiques de la forme nageuse de *Dodecaceria*. Toutes deux sont pourvues d'yeux, et chez *Ch. macrophthalma* ils sont particulièrement développés, ainsi que l'indique le nom donné par Langerhans [1].

Ch. setosa a (Meyer) des néphridies servant à l'expulsion des produits génitaux *(Genitalschlaüche)* dans les anneaux abdominaux. Meyer ne dit pas si elles sont développées seulement chez l'adulte.

Un fait est à noter. Divers auteurs ont constaté, chez les *Chætozone*, une paire de palpes. Mais ils ne sont ni signalés, ni dessinés par Meyer. On peut se demander si Meyer a eu sous les yeux la même espèce que ses devanciers (dont toutes les observations sont extra-méditerranéennes). Si oui, il est possible que les palpes tombent régulièrement, à un certain moment, comme dans le cas de la forme épitoque de *Dodecaceria*, et, ici encore, le fait mériterait d'être vérifié. Sinon, l'espèce méditerranéenne peut avoir perdu définitivement les palpes et elle représenterait dans l'ensemble des *Chætozone* un type *Cirrineris*.

[1] Les exemplaires observés par Langerhans étaient sexuellement mûrs. Peut-être les yeux avaient-ils, en raison de cette circonstance, des dimensions plus considérables.

L'indépendance même du genre *Chætozone* ne nous paraît pas discutable. La disposition des soies courtes dans les anneaux de la partie postérieure, où elles forment des cercles presque complets autour du corps, justifie une coupe générique, surtout que, si *Chætozone* résulte de l'adaptation d'un groupe de Cirratuliens à une vie semi-pélagique, ce caractère particulier serait au premier chef ancestral et non adaptatif, et par conséquent sa valeur taxonomique est indiscutable.

En résumé, dans les observations des auteurs, rien n'indiquant que les *Chætozone* subissent une modification, lors de la maturité sexuelle, nous concluons provisoirement qu'ils possèdent, à tous les stades de leur développement, les caractères qui leur donnent un facies de formes épitoques.

*
* *

Donc, dans les *Tharyx*, d'après ce que nous avons vérifié directement, l'animal possède pendant toute son existence les caractères d'Annélide errante et même nageuse qui ne s'accentuent pas davantage à la maturité sexuelle. Dans les *Chætozone*, il en est de même, si l'on s'en rapporte à la seule base de faits acquis, les observations antérieures.

Si l'on considère, d'autre part, l'ensemble des Cirratuliens, et leurs rapports avec les autres Annélides, il nous paraît évident que le type normal de cette famille est, non pas une forme presque pélagique, mais bien une forme sédentaire; les *Chætozone* et les *Tharyx* constituent donc des représentants modifiés. Et leur origine devient très claire, si on les rapproche des *Heterocirrus* et des *Dodecaceria*. On est alors amené à les interpréter comme descendant de formes sédentaires analogues aux *Cirratulus*, *Audouinia*, *Dodecaceria* (type A), etc., chez lesquelles sont survenues des formes épitoques. Puis, les modifications morphologiques apparaissant, de ce chef, à la fin de l'évolution individuelle, lors de la maturité sexuelle, se sont peu à peu produites à des périodes plus précoces et finalement

l'Annélide a eu, pendant toute son existence, le facies errant, qu'elle acquérait d'abord à la fin seulement.

Elles ont été dès lors de nouvelles espèces, *fixées à l'état de formes épitoques*. Elles représentent le troisième degré de l'épitoquie dans la famille des Cirratuliens.

§ 3. — Remarques sur *Macrochæta clavicornis* Sars.

Cette espèce, décrite par M. Sars (*35*, p. 64, pl. IX, fig. 24[1]) sous le nom de *Naïs clavicornis*, a été fort bien caractérisée ; les dessins indiquent bien la forme en massue et la distribution des appendices antérieurs, l'importance relative des faisceaux des soies capillaires, la forme des soies composées. Il n'y a aucun doute à avoir sur l'identité, avec cette espèce, de celle que Langerhans (*80*, p. 95) a observée et désignée sous le même nom.

Un détail nous frappe, c'est la longueur des soies capillaires, bien évidente sur le dessin de Sars. Sur un exemplaire de Langerhans, que nous a communiqué M. von Marenzeller, elles atteignent $0^{mm},60$. Il y en a une seule, à chacune des sept premières rames dorsales, puis elles sont par faisceaux de deux à six ou sept aux rames suivantes.

Ces soies ne sont pas limbées ; de place en place, elles portent de petites épines, à peine visibles aux plus forts grossissements (pl. II, fig. 21). *Elles rappellent beaucoup les soies pélagiques des larves de Spionidiens et de Sabellariens*[2].

L'exemplaire que nous avons examiné n'était pas mûr. Nous sommes tentés de croire, en raison de cet appareil sétigère, que l'animal est nageur, et de l'assimiler aux genres

[1] La figure, représentant l'animal entier et grossi, a été reproduite ici (pl. II, fig. 19).

[2] Cette structure a été indiquée par Grube [(*79*, p. 65) les soies sont, dit-il, « fein geringelt oder gekerbt »)] chez *Acrocirrus frontifilis* et peut-être aussi par von Marenzeller (*72*, p. 40) chez *A. validus*.

Tharyx et *Chætozone*, en le considérant aussi comme une forme épitoque fixée. Les *Acrocirrus (A. frontifilis* et *A. validus)* ne paraissent pas présenter de faits analogues [1].

En revanche, chez *Ledon sexoculata*, Webster et Benedict signalent, à chaque rame dorsale, des soies capillaires qui, d'après leur dessin, auraient $0^{mm},60$.

Nous avons représenté (pl. II, fig. 20) des soies composées de *Macrochæta clavicornis*. Elles sont identiques, à des détails près, à celles des *Acrocirrus*. La serpe est lisse. Il existe à l'extrémité, du côté concave, une lamelle mince et pointue, indépendante de la pointe propre de la serpe (il ne s'agit donc pas d'une lame tectrice comme Marion et Bobretzky en représentent une chez *A. frontifilis)*. Cette partie latérale rappelle la dent qui se trouve à la base de l'excavation terminale des soies en cuiller, chez les *Dodecaceria* B, etc. Aux premiers sétigères, la partie externe de la tige a $0^{mm},12$, la serpe $0^{mm},10$.

[1] Verrill [*Amer. Journ. of Science* (3) t. XXIV, p. 370] cependant, a trouvé, en août et septembre, à Wood's Holl, à la surface, une troisième espèce du genre *Acrocirrus*, *A. Leidyi* Verrill. Elle semble donc adaptée à une vie nageuse. Nous n'avons malheureusement pas pu consulter les figures que Verrill en donne *(Trans. Connecticut. Acad.* t. IV, pl. XIX, fig. 2).

CHAPITRE IV

GENRE *CTENODRILUS*

Les considérations qui suivent, sur le genre *Ctenodrilus*, ne tendent nullement à y mettre en évidence des phénomènes d'épitoquie, comme c'était le cas dans les paragraphes précédents, mais à établir ses affinités avec les Cirratuliens. Nous avons déjà exposé brièvement cette question ailleurs *(97)*. Comme les ressemblances de *Ctenodrilus* sont surtout marquées avec *Dodecaceria*, nous rappellerons les points suivants qui résultent de l'étude de ce dernier genre :

1° Les soies de très jeunes exemplaires sont courtes, à tige mince et à limbe présentant un petit nombre de dents. C'est la forme ancestrale des soies du genre et probablement aussi des *Heterocirrus*.

2° Les palpes et les branchies apparaissent très tard chez *Dodecaceria*, généralement vers les stades 15-20 sétigères. Les palpes apparaissent avant les branchies ; très souvent ils se montrent asymétriquement (exemplaires ayant une palpe et une branchie d'un côté ; rien de l'autre).

3° Les néphridies postérieures de *Dodecaceria* ne se montrent que fort tard, et restent rudimentaires dans la forme A ; elles ne prennent un grand développement qu'au moment de la pleine maturité sexuelle, chez B et chez C. Pendant longtemps donc, il n'y a que la paire antérieure, s'ouvrant à la limite du premier et du deuxième segment métastomial.

Ctenodrilus nous est surtout connu par les travaux de

KENNEL *(82)* sur *Ct. pardalis* Clpd., de ZEPPELIN *(83)* sur *Ct. monostylos* Z. MONTICELLI a établi l'identité de *Ct. pardalis* Clpd. et de *Parthenope serrata* O. Schm. ; cette espèce doit, par suite, s'appeler *Ct. serratus*[1].

Il y a d'abord, entre ces animaux et les jeunes Cirratuliens, une analogie de faciès. On confond très souvent, à première vue, un jeune *Dodecaceria* et un *Ctenodrilus serratus* (pl. II, *cf.* fig. 7 et 13).

Le prostomium est, dans les deux cas, dépourvu d'appendices. Les organes nucaux y sont tout à fait semblables.

Le premier segment métastomial est achète dans les deux cas ; le pharynx et les organes segmentaires antérieurs sont, de part et d'autre, disposés de la même façon.

Il y a de grandes analogies dans l'appareil sétigère. *Ct. serratus* n'a, il est vrai, que des soies d'un seul type, terminées par un élargissement denticulé (pl. III, fig. 1). Mais on ne peut manquer de saisir la très grande ressemblance de cette soie avec celles qui apparaissent tout d'abord chez les *Dodecaceria* (voir la description des plus jeunes individus de ce genre, p. 44, et les fig. 2-8, pl. III). *Ct. serratus* a donc des soies qui rappellent de très près les soies primitives des Cirratuliens. D'ailleurs, la soie pectinée du type des *Ct. serratus* est rare chez les Annélides, et la ressemblance indiquée ici en est d'autant plus caractéristique.

D'autre part, *Ct. monostylos* a des soies de deux sortes : capillaires seulement, dans les cinq premiers sétigères ; capillaires et courtes lancéolées, associées dans les autres ; ce qui rappelle beaucoup le plan de distribution des soies chez *Dodecaceria ;* quant aux détails de forme, la pectination manque, mais elles se rapprochent énormément de certaines autres soies de Cirratuliens, par exemple les soies ventrales les moins longues de *Tharyx Marioni,* celles qui ne résultent pas

[1] SCHARFF *(87)* a décrit une nouvelle espèce, *Ct. parvulus*, très voisine de *Ct. serratus*.

d'une adaptation à la vie pélagique [Saint-Joseph *(94)*, fig. 63]. *Ct. monostylos* offre une autre particularité, plus importante au point de vue des affinités que nous voulons établir : c'est la présence d'un tentacule impair et asymétrique. Il a la même structure (il renferme un seul vaisseau sanguin et une gouttière ciliée) et la même position (il est placé latéralement sur le premier segment métastomial) qu'un palpe de *Dodecaceria* ou *Heterocirrus*. De plus, Zeppelin a constaté : 1° que ce palpe de *Ct. monostylos* apparaissait *très tardivement*, chez des individus de 15-20 sétigères ; 2° que quelquefois il existait un deuxième palpe, symétrique du premier. Il y a là des concordances vraiment frappantes avec la genèse des palpes chez *Dodecaceria*, telle que nous l'avons établie (pl. II, *cf.* fig. 8 et 14).

La morphologie externe montre donc de nombreuses coïncidences en faveur du rapprochement auquel nous tendons. Examinons l'anatomie interne. Le tube digestif débute par un pharynx identique dans les deux cas. — Le système sanguin est, de part et d'autre, construit sur le même type; on retrouve chez *Ctenodrilus* un sinus sanguin, formant manchon autour de l'intestin et se continuant antérieurement avec le vaisseau dorsal : celui-ci renferme à son intérieur un corps cardiaque formé, comme chez *Dodecaceria*, d'une bande cellulaire massive et indivise.

L'appareil excréteur de *Ctenodrilus* est réduit à une paire de néphridies volumineuses, placées immédiatement en arrière de la région buccale. Elle est de tous points comparable à celle des Cirratuliens. Nous avons indiqué *(97)* les raisons pour lesquelles on ne pouvait l'interpréter comme un rein céphalique, ainsi que le voudrait Kennel. Il n'y a nullement là un organe larvaire archaïque, ailleurs transitoire, mais bien un système excréteur hautement différencié, homologue de celui des Térébellomorphes et des Serpulimorphes. Quant aux néphridies des autres segments, elles n'existent pas chez *Ctenodrilus*[1], mais

[1] Il y aurait lieu de rechercher si les néphridies n'existent pas, sous forme rudimentaire, comme chez la forme A de *Dodecaceria*. Elles ont pu fort bien

nous avons vu que, chez *Dodecaceria*, elles restent rudimentaires jusqu'à la maturité sexuelle, et il en est probablement de même chez d'autres Cirratuliens. Or, dans les conditions où l'on a jusqu'ici rencontré *Ctenodrilus*, il s'est invariablement montré dépourvu de toute trace de produits génitaux. Sa reproduction a lieu exclusivement par voie agame. Dans ces conditions, l'absence de néphridies postérieures n'est pas un argument contre ses affinités avec les Cirratuliens ; elle serait plutôt en faveur de celles-ci, autant que peut l'être un argument négatif, et, à supposer qu'un jour on observe *Ctenodrilus* dans les conditions où intervient la reproduction sexuée, si elle n'a pas définitivement disparu, il est bien probable qu'il présentera alors des néphridies dans les anneaux du milieu et de l'extrémité postérieure du corps.

Le système nerveux offre également des analogies de structure dans les deux cas.

Donc la morphologie externe et l'anatomie interne n'offrent aucun obstacle au rapprochement entre *Ctenodrilus* et les Cirratuliens, mais, au contraire, beaucoup d'arguments en faveur de cette hypothèse. Nous concluons donc que *Ctenodrilus* est un type de cette famille et particulièrement voisin des *Ceterocirrus* et des *Dodecaceria*. On pourrait songer à faire de *Ctenodrilus* le type d'une famille distincte, qui ne se séparerait des Cirratuliens que par l'absence de branchies. Mais ce ne serait qu'un caractère négatif, et d'ailleurs sans grande netteté ; car, chez les Cirratuliens, on rencontre tous les degrés de réduction de l'appareil branchial (*Hekaterobranchus* n'a qu'une paire de branchies).

La famille des Cirratuliens, avec l'extension que nous lui donnons, sera une famille par enchaînement.

Jusqu'ici les zoologistes se sont accordés à regarder *Ctenodrilus* comme un type très intéressant, mais ils ont été frappés

échapper jusqu'ici. Nous n'avons pas fait de coupes de *Ctenodrilus* et nous indiquons cette recherche.

surtout par le caractère de simplicité qu'offre son organisation, et, ayant considéré cette simplicité comme primitive, ils ont classé le genre, soit dans les *Protannelida* (Giard *86)*, ou les Archiannélides (Monticelli *93*[1]), soit parmi les Oligochètes (Claparède, Ray Lankester, Vejdovsky, Vaillant, soit parmi les Polychètes (E. Perrier), ou bien l'ont regardé comme un type collectif, participant à la fois des Oligochètes et des Polychètes (Kennel, Zeppelin). Enfin Hatschek *(91)* s'est le plus rapproché de notre conception en faisant des Cténodrilides *Ctenodrilus*, *Ælosoma*[2]) une famille de Drilomorphes aberrants (ses Drilomorphes comprennent les Cirratuliens).

Ctenodrilus s'arrête, dans son évolution, à un stade embryonnaire des Cirratuliens. Il y a en effet superposition, pour ainsi dire complète, d'un *Ctenodrilus* et d'un *Dodecaceria* de quinze à vingt segments. Il est très probable qu'il a dépassé ce stade et qu'il a subi ensuite une régression. L'absence de reproduction sexuée, dans les conditions où nous trouvons l'animal, indique nettement que nous ne le connaissons pas sous sa forme *parfaite* en quelque sorte. Il ne l'atteint plus, il se reproduit à l'état larvaire, mais par voie asexuée, comme un Axolotl se reproduit par œufs, sans réaliser la forme parfaite de l'espèce, l'*Amblystome*. *Ctenodrilus* offre un exemple d'une espèce se propageant maintenant, d'une façon normale, par *progénèse gemmipare*. Quelles sont les causes de cette régression? Nous ne nous hasarderions pas à les préciser; nous signalerons cependant que Monticelli *(92)* a trouvé en abondance *Ctenodrilus serratus*, parasite dans la cavité générale d'Holothuries et de Synaptes. Le parasitisme a peut-être été la cause de la

[1] Il regarde les Cténodrilides comme des formes très primitives ou très dégénérées.

[2] C'est surtout Vejdovsky *(System der Oligochæten)* qui a insisté sur les affinités de *Ælosoma* et des *Ctenodrilus*. Elles ne nous paraissent pas absolument démontrées.

La plupart des auteurs qui pensent que les *Ctenodrilus* sont des Oligochètes, les rangent dans la famille des *Chætogastridæ*.

dégradation de cet organisme. D'autre part, ce parasitisme n'est pas nécessaire; l'animal a été trouvé le plus souvent libre et se reproduisant à l'état libre. Peut-être, dans certaines conditions de milieu, la reproduction sexuée reparaît-elle et la découvrira-t-on un jour.

Une dernière question se pose, *Ct. serratus* et *Ct. monostylos*, dont les affinités sont indéniables, doivent-ils être réunis dans un même genre ? Proviennent-ils d'un même Cirratulien qui se serait dégradé ? Nous répondrons par la négative. L'appareil sétigère des deux espèces se rapporte à deux types différents de Cirratuliens. Dans le mode de bourgeonnement, il y a des dissemblances assez considérables. Il y a donc lieu de maintenir le genre *Ctenodrilus* pour *Ct. serratus* et *Ct. parvulus* et de créer un autre genre pour *Ct. monostylos*[1]. Ce dernier est un type moins dégradé que les deux premiers, ainsi que l'indiquent les particularités de la morphologie externe (deux sortes de soies, une palpe); le bourgeonnement chez *Ct. monostylos* est moins spécialisé que dans les deux autres espèces. Nous renvoyons, pour tout ce qui concerne la reproduction asexuée, aux mémoires de Kennel *(82)* et de Zeppelin *(83)*.

Par le rattachement des Ctenodrilus aux Cirratuliens, cette famille se trouve présenter à la fois des phénomènes d'épitoquie et de multiplication agame; ce sont là deux ordres de faits *a priori* indépendants, mais que nous retrouvons encore associés chez d'autres Annélides, en particulier chez les Syllidiens, où ils sont connexes. — Giard *(77*, pp. 26 et 27) considère la parthénogénèse comme un passage de la génération sexuée à la génération asexuée ; en se plaçant à ce point de vue, la parthénogénèse des formes A et C de *Dodecaceria* serait une préface à la reproduction asexuée des *Ctenodrilus*.

[1] Vejdovsky était déjà arrivé à cette opinion et a proposé le nom générique de *Monostylos*. Vaillant *(Suites à Buffon)* rejette, pour la régularité de la nomenclature, le nom générique de *Monostylos* et propose celui de *Zeppelinia* que Monticelli a adopté. Monticelli (*97*, p. 450) a trouvé à Naples une seconde espèce de *Zeppelinia*, dont les soies sont dentées *(Z. dentata)*. Cela rapproche les *Zeppelinia* des *Ctenodrilus* et des *Dodecaceria*.

TROISIÈME PARTIE

L'ÉPITOQUIE ET LES PHÉNOMÈNES CONNEXES CHEZ LES ANNÉLIDES

Dans la première partie de ce travail, nous avons fait connaître, le plus complètement possible, l'évolution et la métamorphose de *Dodecaceria concharum*. Dans la seconde, nous avons cherché des phénomènes comparables chez les autres Cirratuliens. L'existence des formes épitoques n'avait jamais été signalée, avant nous, chez les Annélides Sédentaires et il semblait naturel que ces phénomènes fussent propres aux Errantes. Aussi, n'y a-t-il pas à s'étonner que des auteurs antérieurs en aient rencontré, sans songer à en donner l'interprétation véritable.

Nous ne croyons pas sans intérêt de situer, en quelque sorte, l'étude précédente dans l'ensemble de nos connaissances sur les Annélides, en y ajoutant une revue rapide des faits de même ordre, actuellement signalés dans d'autres Polychètes. Ce sera l'objet de notre troisième partie.

Tout le monde connaît, plus ou moins, les formes épitoques des Lycoridiens et des Syllidiens; il y en a d'autres qui ont passé plus inaperçues et qu'il ne sera pas inutile de rassembler. Pour les premières, même, il peut être bon de chercher encore à établir leurs rapports mutuels, de façon à préciser, par les lacunes de nos connaissances, les points à réétudier.

Historiquement, les faits les plus anciennement connus sont ceux qu'offrent les Syllidiens. Leur étude a été à l'ordre du jour, dès le milieu du siècle, avec celle des divers phénomènes de génération alternante ; ce sont les cas les plus compliqués qui ont servi aux premières recherches. C'est de 1865 à 1870 que le cas des Lycoridiens a été interprété par Malmgren, puis par Ehlers et Claparède. Ehlers, le premier, eut une vue précise de ces transformations et en fit une étude détaillée ; il a créé le nom de *forme épitoque*, qu'il appliquait à la *Nereis métamorphosée en Heteronereis*. Nous regarderons comme synonyme le nom de forme *épigame* qui lui est préféré par quelques auteurs. L'*épitoquie* ou *épigamie* consiste, au fond, en une série de modifications qui surviennent, le plus souvent, au moment de la maturité sexuelle et, en général, adaptent plus complètement l'Annélide à la vie errante, *la rendent nageuse, de rampante qu'elle était*, en font temporairement un animal pélagique et favorisent ainsi la dissémination des produits génitaux.

Ainsi comprise, elle se relie à d'autres modifications plus générales, dont le rôle dans la vie de l'espèce est le même. Nous aurons à les examiner.

CHAPITRE PREMIER

LES DIVERSES FORMES ÉPITOQUES ACTUELLEMENT CONNUES

Il y a, d'après Malaquin *(93*, p. 364, et *96*, p. 421), une forme épitoque chez certains Hésioniens. Il signale le cas de *Kefersteinia cirrata* Kef., mais sans donner aucun détail ; le fait sur lequel il s'appuie doit être connu depuis assez longtemps ; nous ne l'avons pas retrouvé dans la bibliographie. Ehlers *(68)* a, du reste, émis l'hypothèse que le faisceau sétigère dorsal, généralement rudimentaire, doit être l'homologue du faisceau dorsal de soies pélagiques des Syllidiens, mais il n'a pas vu de formes épitoques. Webster et Benedict *(84*, p. 707, pl. I, fig. 9-11) décrivent une *Hesione gracilis*, n. sp., qui porterait, à la rame dorsale, « a bundle of very delicate capillary setæ, as long as the cirrus, and quite numerous ». Ils ne parlent pas d'épitoquie, mais cette phrase suggère que c'en est peut-être un cas. Il est vrai que la figure n'est guère d'accord avec le texte, car ces soies y dépassent à peine en longueur les soies composées ventrales.

*
* *

Chez les Phyllodociens, l'épitoquie doit être fréquente ; mais elle est à peine signalée, et des études sont à souhaiter dans cette direction. Malmgren qui eut l'intuition, sinon la connaissance définitive des métamorphoses des Néréidiens, nous a fourni aussi la première observation d'une forme pro-

bablement épitoque chez les Phyllodociens. Il s'agit d'une *Eulalia*, qu'il appelle *E. problema* et qui présente, dans les parapodes, un faisceau de longues soies capillaires, à côté des soies composées ordinaires. Il en dit *(65,* p. 99, pl. XIV, fig. 29) : « La présence de soies capillaires longues et simples chez *Eulalia problema*, outre les soies composées ordinaires, semble indiquer que cet animal ne représente pas une espèce typique, mais seulement la forme sexuée d'une espèce qui se reproduirait avec alternance de génération. C'est à raison de cette incertitude que j'ai choisi le nom spécifique de *problema*. »

Plus tard, DE SAINT-JOSEPH *(88*, p. 310), dans une espèce nouvelle qu'il décrivait, *Mystides limbata*, a observé deux femelles mûres (les seuls individus qu'il ait vus), chez lesquelles les sétigères de la région moyenne offraient aussi, outre les soies composées normales, un faisceau de soies natatoires simples, très fines, trois fois plus longues que les autres. Il interprétait ces individus comme une forme épitoque. De cette observation, il en rapprochait plusieurs autres : celle de MALMGREN que nous venons de rapporter, celle d'une *Eulalia gracilis* Verr., où WEBSTER et BENEDICT *(84*, p. 703) ont signalé des soies capillaires, à côté des soies composées [1] ; une autre plus incomplète de PRUVOT *(85*, p. 325). Chez *Mystides limbata*, DE SAINT-JOSEPH notait encore la grosseur des yeux et les mouvements particulièrement vifs qui sont propres aux formes épitoques. Depuis lors, GRAVIER *(96*, p. 299) a vérifié que les soies simples n'existent pas chez les individus non mûrs. Il y a donc là une transformation tout à fait comparable à celle que nous

[1] VERRILL *(73*, p. 586) aurait vu chez cette Annélide un commencement de scissiparité ; deux yeux apparaissaient sur un des segments. WEBSTER et BENEDICT ont eu entre les mains des *Eulalia gracilis*, mâles et femelles, avec longues et fines soies capillaires ajoutées aux soies ordinaires, mais sans former de rames distinctes (c'est la même disposition que dans *Eulalia problema* et *Mystides limbata)*. Ces soies additionnelles étaient présentes depuis le vingt-cinquième sétigère environ jusqu'à l'extrémité postérieure ; leur longueur atteint et dépasse même la largeur du corps de l'Annélide.

avons observée sur *Heterocirrus viridis*, Lghs; mais le détail du phénomène n'a pas été suivi.

*
* *

Chez les Polynoïdiens, certaines observations semblent indiquer aussi l'existence de quelques formes épitoques. Viguier (*86*, p. 416) signale, sans la déterminer, une *Polynoë*, recueillie par lui à Alger, dans une pêche pélagique et chez laquelle la rame ventrale était composée de soies très longues. Il n'est pas sûr que ce soit une adulte. Est-ce une forme épitoque ou simplement une espèce à facies pélagique? Deux autres Polynoïdiens pélagiques ont été rencontrés : l'un, *Drieschia pelagica*, signalé par Michaelsen (*92*, p. 6) et provenant de Ceylan ; l'autre, *Nectochæta Grimaldii*, trouvé par Marenzeller (*92*, p. 173) dans les collections de l'*Hirondelle*. Chez *Nectochæta*, les soies de la rame ventrale sont du type normal, mais extrêmement allongées. Chez *Drieschia*, outre les soies ordinaires, on trouve de longues et fines soies capillaires. Il n'a été vu de cette dernière qu'un seul exemplaire mûr, et l'hypothèse d'épitoquie, très vraisemblable, déjà faite d'ailleurs par Marenzeller, demande, pour être confirmée, l'examen d'autres individus.

Donc, en dehors même des Syllidiens et des Lycoridiens, l'épitoquie est très répandue, comme l'indiquent les faits précédents, joints à ceux que nous avons décrits chez les Cirratuliens, et on en signalera sans doute de nouveaux exemples[1].

[1] Nous rappelons ici le cas de *Buskiella abyssorum* M. Int. qui est peut-être une forme épitoque. Cette Annélide a été draguée en plusieurs points par le *Challenger*. Mac Intosh la rapporte, avec quelques doutes, aux Chlorhémiens (*85*, p. 372, pl. XLV, fig. 1-2, pl. XXIII, A, fig. 15-18). Elle porte, à toutes les rames dorsales, un faisceau de très longues soies divisées en articles (caractère de Chlorhémiens). Mais, sont-ce des soies spéciales à l'époque de maturité sexuelle ou au contraire permanentes ? La forme serait *bathypélagique*.

*
* *

Chez les Lycoridiens, l'épitoquie est, à la fois, très répandue, très nette par l'importance des modifications qu'elle fait subir à l'animal atoque et très uniforme. C'est la transformation des *Nereis* en *Heteronereis*. Tous les Lycoridiens la subissent-ils ? Le phénomène est très général ; de Saint-Joseph *(88*, p. 253) faisait remarquer qu'on avait pu, pour 20 espèces néréidiennes, trouver l'*Heteronereis* correspondante. Il est sûr, d'autre part, que certaines espèces se reproduisent sans se métamorphoser. Il est probable enfin que certaines espèces, au moins, peuvent atteindre la maturité sexuelle, soit à l'état néréidien, soit à l'état hétéronéréidien.

Il y a donc là des phénomènes évolutifs très complexes. La transformation est considérable, et atteint aussi profondément les organes internes que l'extérieur.

Les modifications extérieures[1] consistent surtout dans un accroissement extraordinaire des yeux, un changement dans la forme de la tête et surtout une transformation considérable des parapodes et des soies. Les parapodes se compliquent par l'adjonction de lames et de cirres foliacées. On en trouvera le détail dans Ehlers *(68)* et Claparède *(69-70)*. Il apparaît en même temps, à chaque parapode, une rame formée de longues soies composées, dont l'article terminal a l'aspect d'une palette, et qui sont de robustes organes natatoires. Cette transformation ne se poursuit pas jusqu'à la tête. Il reste antérieurement un nombre assez constant d'anneaux non modifiés. L'animal n'est métamorphosé que dans sa région postérieure. Il est, suivant l'expression d'Ed. Perrier, chenille en avant, papillon en arrière. Les produits génitaux s'accumulent dans la région transformée. Notons enfin que *les mâles sont différents des femelles ;* chez eux, la transformation est poussée plus loin

[1] V. *infra* les modifications internes.

que chez les femelles ; ils sont sans doute mieux adaptés à la vie pélagique, plus agiles. — Cette métamorphose se fait d'une façon graduelle. Claparède a pu la suivre dans des aquariums. Il y a, dans la marche générale du phénomène, beaucoup d'analogie avec le cas de *Dodecaceria concharum*, forme B ; chez ces derniers l'apparition des soies natatoires paraît plus brusque et plus simultanée. Mais dans la *Nereis*, comme dans le *Dodecaceria*, la transformation est préparée de loin.

Une analogie particulière mérite même d'être signalée. Nous avons insisté sur la chute des palpes chez la forme épitoque B de *Dodecaceria ; Nereis Dumerilii* présente une particularité analogue[1]. Le pygidium porte deux longs cirres qui, chez l'*Heteronereis* mâle sont remplacés par deux cirres, gros, coniques, courts, hérissés de saillies Sur les individus en voie de métamorphose, on voit ces productions apparaître peu à peu ; les cirres terminaux primitifs sont, à ce moment, implantés à leur extrémité, puis ils tombent par autotomie. La comparaison des figures données par Claparède pour les formes *Nereis* et *Heteronereis* chez *N. Dumerilii* et *N. cultrifera*, montre aussi, de la façon la plus nette, que, chez les formes *Heteronereis*, les palpes sont beaucoup moins développés. Ils subissent donc une atrophie partielle.

L'évolution de certaines *Nereis* est compliquée, d'autre part, comme celle de *Dodecaceria concharum*, par des phénomènes de polymorphisme extrêmement intéressants. A vrai dire, leur étude est très difficile. Pour rétablir avec une entière certitude le cycle d'une espèce, il faudrait pouvoir en faire, à partir de l'œuf, des cultures pures, et, en variant les conditions comme dans la nature, obtenir les diverses formes rencontrées en liberté.

Les faits les plus curieux et les mieux connus sont relatifs à *Nereis Dumerilii*, où ils ont été suivis par Claparède (*70*,

[1] Il semble qu'il se produit également, à la maturité sexuelle, une atrophie des palpes, chez *Magelona*, d'après Mac Intosh (*78*, p. 458).

p. 400, *ss.)*; plus récemment Wistinghausen *(91,* p. 41-44) a modifié légèrement les interprétations du naturaliste genevois [1].

Claparède distinguait les formes suivantes de *Nereis Dumerilii* :

A. Une forme de 12 à 15 millimètres et de 30-45 segments, qui, d'après lui, mûrirait à cet état et se reproduirait sans épitoquie ni dimorphisme sexuel.

B. Une forme de 50 à 75 segments, qui n'aurait jamais de produits sexuels.

C. Une forme plus grande que les précédentes (80 millimètres; 90-95 segments), avec des produits génitaux plus ou moins avancés et en voie de transformation en *Heteronereis* E (phase épigame).

D. Une petite forme *Heteronereis* de 20 à 40 millimètres et de 65 à 75 segments, que l'on trouve à Naples, dans les pêches pélagiques, de janvier à mars.

E. Une grande forme *Heteronereis*, vivant au fond, dans des tubes et jamais pélagique.

F. Une forme *hermaphrodite* (trouvée par Metchnikoff à Villefranche et San-Remo), ne semblant pas subir d'épitoquie [2].

Wistinghausen n'a pas revu cette dernière et voici comment il interprète les premières :

1° La forme A, contrairement à l'opinion de Claparède, ne mûrirait pas ; ce serait l'état jeune de B, qui se reproduirait à l'état de *Nereis* (α) et a les sexes séparés.

2° On trouve, par essaims pélagiques, en février-mars, de

[1] Malheureusement, Wistinghausen s'est contenté d'énumérer les diverses formes et leur filiation, telle qu'il la comprenait. L'objet de son mémoire était le développement de l'œuf. Il ne s'est donc pas appesanti sur la morphologie des adultes.

[2] Nous avons retrouvé en abondance, dans l'anse Saint-Martin, une *Nereis* dont les caractères se superposent exactement à ceux de *Nereis Dumerilii* et qui est toujours hermaphrodite. Nous la considérons comme identique à la forme vue par Metchnikoff. L'hermaphrodisme est protandrique.

petites *Heteronereis* (β, forme D de Claparède) qui proviennent de la métamorphose d'individus A.

3° Certains des individus A grandiraient davantage, atteindraient, à l'état de *Nereis*, 55 à 65 millimètres (forme C de Claparède) et, restant dans des tubes, se transformeraient finalement en la forme E, c'est-à-dire en des *Heteronereis* tubicoles (γ). Cette transformation, à Messine, s'effectue en juin-juillet. La maturité sexuelle a lieu en août.

Ainsi, d'après Wistinghausen, l'individu jeune A peut évoluer de l'une des trois façons suivantes :

1° Devenir mûr à l'état de *Nereis* α. Cette forme a des œufs *riches en vitellus*, pondus dans le tube, et *se développant sans métamorphoses larvaires.*

2° Devenir une *Heteronereis* β, petite et pélagique. Celle-ci a des œufs *pauvres en vitellus*, pondus à la surface de la mer, dans des masses de mucus et *se développant avec métamorphoses larvaires.*

3° Grandir et se transformer en *Heteronereis* γ, tubicole, à œufs pondus dans le tube, *pauvres en vitellus*, et dont le développement est encore inconnu.

On voit quelle est la complication de l'évolution de cette espèce, où l'on trouve polymorphisme de l'adulte et pœcilogonie dans le développement de l'œuf. Et il s'en faut que les relations mutuelles de tous les états observés, leur dépendance de la température et par suite des saisons, la variété correspondante des transformations internes[1], soient fixées d'une façon définitive.

On sera frappé des analogies entre le polymorphisme de *Nereis Dumerilii* et celui de *Dodecaceria concharum*. Nous sommes en présence, dans l'une comme dans l'autre, d'une forme atoque (α, A) et de deux formes épitoques, l'une pélagique nageuse (β, B), l'autre tubicole sédentaire (γ, C). *Nereis*[2] pré-

[1] Nous reviendrons plus loin sur ces dernières.

[2] La *Nereis Dumerilii* de la Hague est ovipare. Peut-être la viviparité constatée par Metchnikoff, d'une façon indéniable, était-elle accidentelle.

sente en outre une forme hermaphrodite et vivipare, trouvée par Metchnikoff, et il en est peut-être de même de *Dodecaceria*, d'après les observations de Monticelli.

Ajoutons que, pour *Nereis*, il serait indiqué de reprendre avec soin l'étude de chacune des formes, dans une localité où elles seraient abondantes, où l'on pourrait les rechercher systématiquement en toute saison et où l'installation matérielle permettrait aussi de conserver les individus vivants et de les suivre longtemps en aquarium.

Pour *Nereis*, comme pour *Dodecaceria*, il y a en effet deux façons d'interpréter les faits : ou bien toutes les formes font partie *d'une même espèce*, ou bien elles constituent *plusieurs espèces*. Mais alors elles dérivent sûrement d'une même espèce souche, qui se serait scindée en plusieurs tronçons dont l'évolution morphologique et physiologique serait très différente. L'intérêt de pareilles constatations n'est pas dans les faits eux-mêmes, mais dans leurs conséquences pour la notion d'espèce. Les deux solutions énumérées plus haut nous paraissent également intéressantes, ainsi que nous l'avons déjà dit à propos de *Dodecaceria*.

*
* *

Les Syllidiens nous offrent des transformations non moins nettes ni moins générales, mais surtout intéressantes par leur gradation. Il y a d'abord des espèces qui aboutissent à une forme *épitoque* (ou *épigame)* tout à fait comparable à l'*Heteronereis;* Ed. Perrier proposait de l'appeler, par analogie, *Heterosyllis*. Ce sont les Exogonés et les Eusyllidés [classification de Malaquin *(93)*].

A maturité sexuelle, il y a accroissement des yeux et apparition de longues soies fines, natatoires[1], aux segments de la

[1] M. Ehlers a eu l'amabilité de nous signaler l'existence d'un Syllidien, provenant de la Nouvelle-Zélande, étudié par lui, mais non encore décrit, chez lequel les soies caractéristiques de l'épitoquie, « soies de puberté », sont des acicules et non des soies fines et longues.

seconde région du métastomium (à partir du 10-15e sétigère) qui renferme les glandes génitales ; ces soies sont disposées en faisceaux, occupant la place des rames dorsales qui typiquement avortent chez les Syllidiens. Elles forment donc des rames, surajoutées, avec musculature propre. Souvent, dans ces espèces, il y a un léger dimorphisme sexuel. Quelquefois les mâles seuls ont la forme épitoque ; quelquefois aussi les soies natatoires de la femelle tombent après la sortie des œufs. [Pendant la gestation des embryons, la femelle redevient donc sédentaire ; cas de *Pædophylax claviger* Clpd., d'après de Saint-Joseph *(86)*]. Ces Syllidiens portent souvent leurs embryons fixés aux parapodes. [Voir surtout de Saint-Joseph *(86*, p. 195-200) et aussi Malaquin *(93*, p. 343-346)].

Dans la tribu des Syllidés, la présence des soies natatoires et des produits génitaux est limitée à la région postérieure du corps ; mais, de plus, *celle-ci se sépare du reste de l'individu.* La partie antérieure *(souche)* reconstitue un pygidium et, en avant de celui-ci, une série de segments. La partie postérieure *(stolon)* développe, avant ou après sa séparation de la souche, des soies natatoires et généralement un prostomium avec yeux et appendices céphaliques plus ou moins compliqués. Le cas le plus simple est évidemment celui réalisé dans le genre *Haplosyllis*, où il n'y a pas formation d'un nouveau prostomium, le stolon reste *acéphale ;* il y a seulement dissociation du corps en deux fragments, le postérieur étant pourvu d'organes pélagiques, en particulier d'yeux métamériques. Dans les autres genres, le prostomium qui se forme est plus ou moins compliqué suivant les cas. Nous désignerons avec Malaquin, sous le nom de *schizogamie*, tous ces cas plus ou moins complexes de dissociation du corps de l'individu ; notons que cette dissociation se fait à un anneau assez variable.

La souche, avons-nous dit, après le détachement du stolon (quelquefois même avant), régénère une extrémité postérieure. Il est probable que, plus tard, un nouveau stolon pourra se produire, aux dépens de cette extrémité *nouvellement formée.*

et ainsi de suite. Le fait a été vérifié dans un certain de nombre de cas, il est sans doute général.

Les stolons sont, les uns mâles, les autres femelles, mais il n'y a aucun dimorphisme entre eux.

Arrivons au cas des *Autolytidés*. Le fait le plus saillant consiste dans le dimorphisme sexuel des stolons. Ces stolons isolés ont servi de type à deux genres différents, aujourd'hui caducs, mais dont on conserve encore les noms pour simplifier le langage. Les stolons mâles sont des *Polybostrichus ;* les stolons femelles des *Sacconereis*. De Saint-Joseph a résumé (*86*, p. 251-253) les traits caractéristiques de ces deux formes. Elles présentent antérieurement un prostomium suivi d'un ou deux segments achètes avec tentacules, puis deux ou trois régions distinctes, suivant que le corps est plus ou moins long : « Quand il y a deux régions, les *Polybostrichus* ont une première région de trois segments, renfermant les éléments sexuels, moins larges que les suivants, qui, portant les soies natatoires, forment la deuxième région ; les *Sacconereis* ont, comme première région, un petit nombre de segments (deux en général), sans soies natatoires, auxquels fait suite une deuxième région munie de ces sortes de soies et renfermant les œufs...

« Quand il y a trois régions, les *Polybostrichus* ont une première région de six segments, contenant les spermatozoïdes et sans soies natatoires, une deuxième plus large avec ces sortes de soies et une troisième plus étroite qui en manque et qui se compose d'un nombre assez considérable de segments, semblables à ceux de la souche ; les *Sacconereis* ont, de même, une première région de 5-14 segments sans soies natatoires, une deuxième plus large, renfermant des œufs, munie de soies natatoires, et une troisième assez longue, plus étroite, qui en manque. »

Examinons maintenant les particularités de formation des stolons. Chez certains Autolytidés (g. *Virchowia*, *Procerastea* et *Autolytus* p. p.), un stolon se constitue, comme chez les

Syllidés, par la différenciation du corps en deux régions, la seconde commençant en *un point sensiblement fixe*, généralement le quatorzième sétigère. Et on ne connaît pas avec certitude d'autre mode de stolonisation chez ces types. C'est ce que Malaquin appelle la scissiparité *antérieure*. Chez d'autres espèces du g. *Autolytus* (telles que *A. Edwardsi*, St-J.), il y a formation d'un premier stolon aux dépens des derniers segments de la souche (donc scissiparité *postérieure)*. La souche régénère, en avant de lui, un certain nombre de segments, sur l'un desquels apparaît, de nouveau, une tête (prostomium et premier anneau métastomial différencié). On a alors une chaîne, composée d'une souche et de deux stolons. Si les phénomènes de régénération de la souche s'accomplissent rapidement, on arrive à des formes où elle est suivie d'une série plus ou moins considérable de stolons. Ces stolons sont de deux origines : le postérieur provient de segments ayant fait partie de la souche (il se détache généralement très tôt), les autres sont constitués aux dépens de segments de nouvelle formation. Cette dernière catégorie est seule réprésentée dans les longues chaînes des *Myrianida*[1]. Malaquin *(93)* a observé une chaîne de 29 stolons.

Le stolon le plus jeune est, dans tous les cas, le plus voisin de l'extrémité antérieure. La plus grande partie de ces stolons, malgré leur prostomium nettement indiqué, ont des anneaux embryonnaires. Les derniers seuls ont une tête bien formée, des soies natatoires et des produits génitaux.

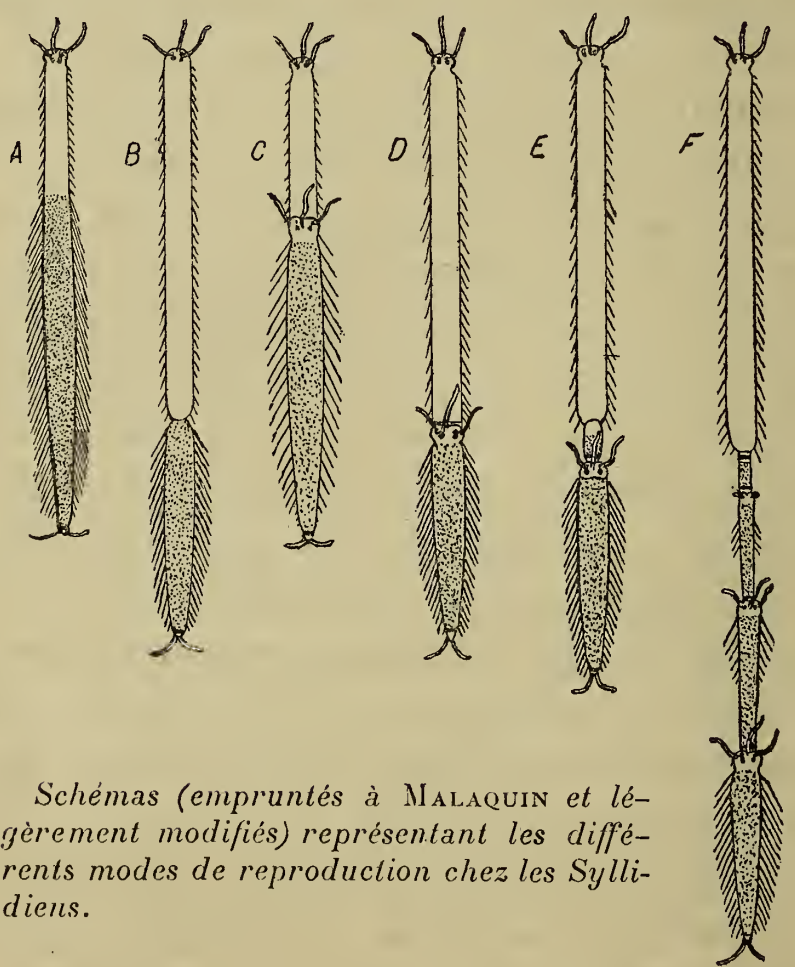
Tous ces phénomènes si variés se relient les uns aux autres par des transitions continues. On a cru longtemps qu'une espèce déterminée les présentait toujours de la même façon ; il y a des exceptions à cette règle. Malaquin *(93)* a signalé une *Exogone* qui présente, soit de l'épigamie, soit de la schizogamie, et un *Autolytus* épigame. Auparavant, Haswell *(86)*, chez *Syllis corruscans*, avait trouvé des individus renfermant des œufs jusqu'au centième sétigère, puis, au delà des sper-

[1] Le premier bourgeon fissipare n'a jamais été observé jusqu'ici.

matozoïdes. Cette région mâle se séparait en un stolon, acquérait une tête et vivait indépendante. Il y a donc, dans cette espèce, à la fois reproduction directe (partie antérieure femelle) et schizogamie, le tout compliqué d'hermaphrodisme.

Quelque variés que soient ces processus, leur élément fondamental est l'apparition, sur certains segments, soit primordiaux, soit produits aux dépens d'une zone formative secondaire, d'un *faisceau de soies natatoires* occupant la place du notopode, c'est-à-dire une modification de l'individu semblable à celle que nous ont offerte les *Heterocirrus*.

Nous reproduisons ici un tableau emprunté à Malaquin (*93*, p. 361) qui schématise les différents modes de reproduction chez les Syllidiens.



Schémas (empruntés à Malaquin *et légèrement modifiés) représentant les différents modes de reproduction chez les Syllidiens.*

A, épigamie; *B* à *F*, schizogamie; *B*, chez les Syllidés; *C*, chez les *Autolytus* à scissiparité antérieure; *D*, chez les *Autolytus* à scissiparité postérieure; *E*, scissiparité compliquée de bourgeonnement; *F*, gemmation à l'extrémité postérieure uniquement. Les parties ombrées sont celles qui renferment les organes génitaux; les traits noirs indiquent les zones de prolifération.

*
* *

Appendice. — Nous croyons devoir rapprocher des cas précédents celui de *Palola viridis* Gray, qui, s'il n'est pas un fait d'épitoquie proprement dite, ce que de nouvelles recherches préciseront, est au moins un exemple remarquable de transformations d'une Annélide à la maturité sexuelle, pour mieux assurer la dissémination des produits génitaux. On trouve, dans un livre récent[1], un résumé de nos connaissances sur cette forme, par Ant. Collin[2] (p. 164-174). *Palola viridis* est un Eunicien [de Quatrefages *(65*, p. 379) et Ehlers *(68*, p. 367, pl. XVI, fig. 17-18) en font même une *Lysidice*] de grande taille, vivant dans les récifs coralliens de certaines îles du Pacifique (îles Samoa, Fidji, Tonga, Gilbert), à une certaine profondeur. On ne l'a pas étudié en place jusqu'ici. Deux fois par an, avec la quasi-régularité d'un phénomène astronomique, le jour du dernier quartier de la lune, et le jour qui précède, en octobre et novembre, à partir de l'aurore et pendant quelques heures, la mer, sur certains points, au bord du récif, est couverte d'innombrables *Palola*. Le phénomène est si régulier qu'il est une des bases du calendrier des indigènes (octobre et novembre sont appelés les mois du *Palola).* Ceux-ci en ont depuis longtemps établi la prévision[3], en notant ses coïncidences avec la position d'astres mobiles. Cette régularité est un fait curieux, reposant, en tout cas, sur de nom-

[1] Kræmer, *Ueber den Bau der Corallenriffe..... an die Samoaïschen Küsten, etc...*, Kiel et Leipzig, 1897.

[2] Nous renvoyons à ce travail pour plus de détails et pour la bibliographie. Collin cite un passage de Rumphius *(d'Amboïnsche Rariteitkamer*, 1705) qui décrit, à Amboine, l'apparition régulière d'une Annélide, pêchée et mangée par les indigènes et appelée par eux « *vavo* ». Il est difficile de l'identifier d'après la description de Rumphius. Peut-être est-ce le *Palola*. En tout cas, ce phénomène a aujourd'hui disparu : les naturels n'en ont aucune connaissance.

[3] Ils sont très friands de cette Annélide.

breuses observations dues à un grand nombre d'Européens, et quelques-unes poursuivies pendant de longues années.

Mais ce qui est surtout remarquable est que l'on ne trouve jamais, ainsi, que des fragments de l'animal, atteignant parfois 50 centimètres de longueur et invariablement dépourvus de tête (Macdonald seul a eu entre les mains une extrémité antérieure qu'il a figurée, et sur laquelle repose la détermination *Lysidice)*. Ils sont bourrés de produits génitaux et les organes internes sont atrophiés. Ils nagent activement, se brisent, petit à petit, en fragments et se vident, soit par rupture, soit en émettant les ovules ou les spermatozoïdes par les organes segmentaires ; finalement, les fragments vidés tombent inertes au fond. La mer est alors couverte d'œufs. (On n'a pas encore observé leur développement.)

L'explication la plus naturelle de tout ceci est que l'Eunicien vit dans le récif, et que, à l'époque de sa maturité sexuelle, la région postérieure où sont accumulés les produits génitaux est amputée par autotomie, monte à la surface, y nage activement, s'y fragmente et s'y vide, tandis que l'extrémité antérieure, restée en place, régénère peut-être une nouvelle série d'anneaux. On conçoit donc l'analogie avec les cas des Syllidiens que nous avons examinés précédemment, ou avec celui des *Heteronereis*, dont il se déduirait en imaginant que la partie modifiée de l'*Heteronereis* se détacherait. C'est donc un phénomène d'épitoquie, au premier chef, mais y a-t-il ici une modification de structure des rames sétigères? Il est probable que non; toutefois on ne connaît pas assez l'animal pour l'affirmer, sur les fragments recueillis. Chacun comprend un petit nombre de longues soies à pointe fine et autant de soies composées dont l'article terminal est muni de deux denticules.

Il y aurait le plus grand intérêt à étudier l'animal, en dehors de l'époque de la maturité sexuelle et à suivre ses transformations [1].

[1] Ces lignes étaient déjà écrites quand nous avons eu connaissance d'un tout récent mémoire de B. Friedlænder *(Biolog. Centralblatt*, 15 mai 1898),

CHAPITRE II

LES RAPPORTS DE L'ÉPITOQUIE OU ÉPIGAMIE AVEC LA SCHIZOGAMIE ET LA SCHIZOGÉNÈSE

Quelle est la filiation des phénomènes que nous venons de passer en revue? Notre exposé fait dériver la schizogamie de l'épigamie et nous allons montrer pourquoi nous adoptons cette opinion; elle est d'ailleurs plus ou moins implicitement celle d'Ed. Meyer, Kleinenberg, Eisig *(87*, p. 795-796). Au contraire, Ed. Perrier *(81)* regarde la schizogamie comme phénomène primitif, l'épigamie ou épitoquie comme le phénomène dérivé.

Ed. Perrier *(81*, p. 446 et *seq.)* considère l'*Heteronereis* comme une colonie de deux individus, dont l'un (le postérieur) a subi une métamorphose. Les Syllidiens schizogames, où la séparation des stolons délimite si bien les divers individus, cor-

qui a éclairé notablement l'histoire de *Palola viridis*. Cet auteur a, en effet, en 1897, aux îles Samoa, trouvé l'animal en place. Celui-ci habite des galeries creusées dans des coraux *morts*, *à de faibles profondeurs* (0m,10 à 1 mètre) dans la lagune, au voisinage du récif. Le *Palola* que l'on pêche n'est que la partie postérieure d'un Eunicien (ce serait une *Eunice* d'après Friedlænder), qui est amputée par autotomie, à maturité sexuelle. La partie d'où elle se détache est beaucoup plus large, les anneaux en sont beaucoup plus courts. Les vues que nous émettons ci-dessus sont donc pleinement justifiées. La venue de *Palola* à la surface n'est aucunement en rapport avec le lever du soleil, mais elle coïncide avec la basse mer : quant à la périodicité si régulière du phénomène, elle est une fois de plus confirmée ; quoi qu'il en soit, *Palola viridis* est un cas de stolonisation tout à fait comparable à ceux des Syllidiens.

respondent pour lui au phénomène primitif ; l'*Heteronereis* en dérive, par avortement partiel de l'individualité chez le stolon.

En réalité, les deux interprétations sont conciliables avec la conception coloniale ; pour choisir entre elles, laissons-nous guider simplement par les faits morphologiques.

Une Annélide s'accroît normalement par la région postérieure ; là, et là seulement, dans le cas général, se forment de nouveaux anneaux, en avant du pygidium. Nous regardons comme une complication l'apparition d'une nouvelle région formative en un autre point. Or la schizogamie se distingue de l'épigamie par cette seule addition ; nous en concluons donc qu'elle est une complication de l'épigamie et logiquement nous sommes amenés à penser qu'elle en dérive.

D'ailleurs, quoi de plus simple que l'épigamie ou épitoquie chez un *Heterocirrus viridis* ou une *Mystides limbata !* Il y a simplement adjonction d'un faisceau de soies capillaires à un certain nombre de rames sétigères. Pourquoi chercher à ce phénomène si simple une origine longue et compliquée? Il y a là incontestablement une modification primitive dont le résultat physiologique est de rendre l'animal plus mobile et de mieux assurer la dissémination de ses produits génitaux.

Chez les Exogonés et surtout chez les Lycoridiens, le phénomène se complique ; seule, une région du corps se modifie. Mais déjà chez *Mystides*, chez *Heterocirrus viridis* et chez *Dodecaceria* (forme B), les premiers anneaux n'acquièrent pas de soies pélagiques, il y a donc déjà deux régions réelles quoique moins évidentes. A cette absence de modification pour la région antérieure, il nous paraît simplement y avoir une raison mécanique. La partie antérieure *dirige* le mouvement de l'animal ; dans la partie moyenne est localisé l'appareil propulseur.

Il n'y a donc, entre le cas primitif et celui d'*Heteronereis*, qu'une différence de degré dans l'importance de la transformation de chaque segment. Chez un Cirratulien, l'appareil parapodial est rudimentaire ; après modification, il reste

simple ; chez une *Nereis*, dès l'abord, il est très différencié, la complexité de la transformation est proportionnelle à celle de l'état initial ; d'où cet aspect frappant de la région postérieure d'*Heteronereis*. Mais on peut aussi bien dire que *Dodecaceria* est chenille en avant, papillon en arrière.

Mais dira-t on, à la différence des rames s'en ajoute une autre, entre les deux régions : les produits génitaux sont localisés dans la région modifiée ; cela atteste son indépendance. Nous répondrons que la région génitale coïncide primitivement avec la région modifiée, d'une façon peut-être vague, mais absolument nécessaire, parce que les produits génitaux ne se développent pas en général dans les tout premiers segments et que précisément ici (pour des raisons mécaniques) ceux-ci n'ont pas été amenés à se modifier. La coïncidence approximative de la région génitale et de la région modifiée est donc toute naturelle : la coïncidence exacte est secondaire, et d'ailleurs il faudrait examiner de près si elle est si rigoureuse, au moins chez les *Heteronereis*[1].

La fixité dans le numéro du segment auquel commence la transformation est évidemment un caractère de différenciation dans la marche du processus ; c'est-à-dire un phénomène secondaire : la localisation des produits génitaux se précise, parallèlement à l'épitoquie générale et il est tout naturel de constater une localisation rigoureuse dans la partie transformée, chez les formes les plus spécialisées.

On conçoit qu'un être hybride, comme une *Heteronereis* ou une *Syllis* épigame, ait une tendance à se briser ; c'est ce qui se produit chez les *Haplosyllis*. La possibilité de régénération, si générale chez les Annélides, si facile à provoquer par un traumatisme, intervient alors pour compléter les deux frag-

[1] Au reste, ce n'est pas là une simple hypothèse : nous avons souvent observé que, chez divers *Syllis* (et en particulier *Syllis prolifera*), les produits génitaux s'étendent sur deux ou trois segments, en avant de celui où le stolon se sépare de la souche. Malaquin (*93*, p. 322) avait déjà été frappé du même fait.

ments isolés, et nous avons le cas où les deux tronçons se complètent après leur séparation. Puis, au bout d'un certain temps, par accélération ou *tachygénèse*, la régénération précède la scission (cas de *Trypanosyllis Krohnii)*; chez les *Autolytus*, un deuxième stolon est ébauché, avant que le premier soit détaché; puis un troisième, un quatrième et ainsi de suite, se forment, toujours en avant des précédents, avant que les premiers ne mènent une vie indépendante; la marche des phénomènes s'accentuant dans le même sens, on obtient les chaînes du genre *Myrianida*.

Nous avons vu ainsi se constituer graduellement de nouvelles zones formatives de segments, dans le corps de l'Annélide modifiée; on arrive à ces cas où l'on a voulu voir un bourgeonnement spécial et que l'on a distingués sous le nom de *blastogamie*. *La blastogamie est une différenciation par tachygénèse de la schizogamie*[1]. *Celle-ci est une épigamie différenciée*. Malaquin (p. 362) dit la même chose[2].

[1] Nous avons déjà fait remarquer que la plupart des stolons d'une chaîne, loin d'être génitalement mûrs, étaient formés d'anneaux embryonnaires. Certains sont déjà reconnaissables comme stolons, alors qu'ils ne comprennent que trois segments : le pygidium, un segment sétigère antérieur, le zoonite formateur entre eux (Malaquin, p. 363).

[2] D'après cela, les idées de Malaquin se rapprochent des nôtres Cependant, cet auteur (p. 364) termine l'exposé général des phénomènes de reproduction chez les Syllidiens par le passage suivant qui nous semble un peu contradictoire : « Entre la fragmentation des *Ctenodrilus* et la phase épigame des Syllidiens, on suit tous les degrés d'un phénomène qui primitivement est une véritable dissociation du corps et dont le terme ultime est une forme sexuée à caractères spéciaux, se rencontrant non seulement chez les Syllidiens, mais aussi chez les Néréidiens et certains Hésioniens. » D'ailleurs, si, comme le dit Malaquin (p. 364) — et nous sommes complètement de son avis — « le but des phénomènes de reproduction chez les Syllidiens est la dispersion de l'individu, par sa fragmentation multiple », il est difficile d'admettre que le point de départ ait été la schizogénèse et le point d'arrivée l'épigamie, puisque cette dernière aurait supprimé la « dispersion de l'individu par sa fragmentation multiple ».

*
* *

Toutes les transformations précédentes méritaient au premier chef le nom d'épigamiques, en ce sens qu'elles survenaient lors de la maturité sexuelle ; au caractère physiologique elles en joignaient un morphologique, réalisant une adaptation plus complète à la vie errante et pélagique ; fondamentalement, ce dernier est une modification des parapodes. Quel lien les rattache aux autres phénomènes de tronçonnement que présentent les Annélides, en dehors de la période de maturité sexuelle et que l'on peut grouper, si l'on veut, sous le nom de *schizogénèse ?*

Il y a d'abord des cas de tronçonnement épigamique sans modifications de l'appareil sétigère. Tel est celui de *Notomastus lineatus* signalé par Eisig. Au moment de la maturité sexuelle, la région thoracique de ce Capitellien se sépare par autotomie de l'abdomen chargé des produits génitaux, mais ce dernier ne présente aucune adaptation morphologique à la vie errante ou pélagique[1].

Palola viridis représente, autant que nous le savons, chez une Annélide nettement errante, un cas absolument analogue. La mobilité du tronçon amputé est beaucoup plus grande.

Nous croyons pouvoir proposer, comme une hypothèse plausible, que les phénomènes de schizogénèse ont pour origine des cas de schizogamie reportés progressivement, par accélération embryogénique, à une époque de plus en plus précoce de l'évolution individuelle ; on voit cette accélération se produire progressivement chez les Syllidiens *(Autolytus* et *Myrianida)*, et la schizogamie passer à la schizogénèse. De même que *Chætozone* et *Tharyx* représentent des cas d'épitoquie fixée[2],

[1] V. *infra* les phénomènes d'histolyse que présentent à cette phase les *Notomastus*.

[2] Voir p. 126 et *seq.*

de même la schizogénèse serait une schizogamie progénétique et fixée.

Les phénomènes de schizogénèse sont d'ailleurs très répandus parmi les Annélides. Les *Salmacina* et les *Filigrana* chez les Serpuliens, les *Telepsavus* (Lo Bianco, *93)* et peut-être les *Phyllochætopterus* [si l'on interprète certaines observations de Claparède *(69)* qu'il serait intéressant de reprendre] che, les Chétoptériens, les *Ctenodrilus*[1], chez les Cirratuliens, en attestent l'extension chez les Polychètes. Chez les Oligochètes, de nombreux exemples en sont classiques.

Et l'on peut sérier la schizogénèse comme la schizogamie. Chez *Ctenodrilus monostylos*, le corps se coupe en deux, et chacune des parties se complète ultérieurement ; par accélération, chez les *Dero*, les deux tronçons ne s'isolent qu'après régénération, par l'antérieur, d'une extrémité postérieure. Cette accélération s'accentuant, on arrive au cas des *Ælosoma* et aux chaînes d'individus, où le premier et le dernier sont les plus âgés [2]. Enfin, par un nouvelle accélération, chez les *Naïs* et les *Chætogaster*, les individus de la chaîne (au moins les deux premiers) en produisent d'autres, avant d'être isolés.

La conséquence de cette accélération dans les phénomènes de schizogénèse est d'assurer la propagation de l'espèce, indépendamment de la reproduction sexuée. Celle-ci disparaît d'autant plus complètement que la schizogénèse est plus perfectionnée, c'est-à-dire plus hâtive. Et c'est un problème bien tentant que de chercher à la ressusciter dans ces cas où peut-être elle n'a pas disparu définitivement. Dans les conditions actuelles du milieu, l'espèce s'est habituée à se passer d'elle ;

[1] Ces considérations montrent que les cas d'*épitoquie* des *Dodecaceria* et *Heterocirrus* et ceux de *schizogénèse* des *Ctenodrilus* sont reliés par une chaîne ininterrompue de phénomènes intermédiaires.

[2] *Ctenodrilus serratus* et *Ct. parvulus* rentrent dans cette catégorie. Chaque anneau du milieu du corps, avant de s'isoler, a déjà commencé la différenciation d'une tête et, par suite, est en réalité un individu.

elle n'apparaît plus ; ne pourrait-on pas la faire réapparaître en changeant les conditions ambiantes ? Maupas, dont l'originalité et l'habileté ne sont plus à se révéler, est déjà entré dans cette voie féconde et a pu modifier expérimentalement l'apparition de la reproduction sexuée chez les *Naïs* [voir E. Perrier *(96*, p. 1713)].

CHAPITRE III

MODIFICATIONS INTERNES DES ANNÉLIDES AU MOMENT DE LA MATURITÉ SEXUELLE

Dans les chapitres précédents, nous nous sommes bornés à rapprocher et à classer les modifications externes qui caractérisent à ses divers degrés l'épitoquie, ou la schizogamie qui en dérive. En même temps que l'aspect extérieur de l'animal change, celui-ci subit intérieurement de profondes transformations. Nous les avons analysées en détail pour *Dodecaceria concharum*. Or, nous rappelons que, chez la forme épitoque nageuse (B), il y avait, dans toute la période de croissance, accumulation de réserves sous forme de granulations éosinophiles ; puis, qu'au moment de la métamorphose, les réserves étaient rapidement consommées pour l'édification des produits génitaux et qu'en même temps le tube digestif (sauf dans sa région postérieure) subissait une atrophie considérable, se réduisait à un mince cordon ; la paroi du corps, muscles et ectoderme, diminuait beaucoup d'épaisseur ; les organes segmentaires faisaient leur apparition, etc... Chez *Heterocirrus viridis*, des phénomènes analogues marquaient la maturité sexuelle (réduction du tube digestif, etc...) ; nous n'avons pu les suivre aussi minutieusement.

Ces modifications ne sont pas limitées aux Cirratuliens ; elles paraissent très répandues chez les Annélides et il est intéressant de les grouper et de se demander dans quelle mesure elles sont liées à l'épigamie. On verra, en même temps, combien il y aurait intérêt à en reprendre l'étude dans cer-

taines formes. En général, les auteurs n'y font que de brèves allusions ; et sans doute il est des faits déjà entrevus qui ont échappé à notre synthèse.

Atrophie du tube digestif. — Eisig, qui a observé une histolyse de l'intestin chez un Capitellien, est un des seuls auteurs qui aient étudié de près le phénomène, et il a réuni (*87*, p. 437 *et seq.*) les observations antérieures aux siennes. Passons d'abord en revue les différents cas.

Claparède (*64*, p. 21) a signalé que, chez un Ophélien (*Polyophthalmus*), au moment de la maturité sexuelle, le tube digestif est réduit à un mince ruban. Il en est de même chez le mâle de *Pædophylax claviger*, un Syllidien, d'après le même auteur (*64*, p. 212) ; de même, dit-il (*70*, p. 420), « la plupart des Hétéronéréides, ne prenant aucune nourriture, ont l'intestin comprimé par les éléments sexuels et réduit à un étroit ruban, dilaté pourtant aux points d'insertion des dissépiments ».

Ehlers (*68*, p. 697) note la même particularité chez *Glycera capitata* Œrst., sur trois femelles dont la cavité générale était bourrée d'ovules [1].

[1] Nous reproduisons en note le passage d'Ehlers qui est intéressant à rapprocher de nos observations sur les Cirratuliens :

« Die Leibeshöhle war auf's Aüsserste von Eiern gefüllt, welche, theils in grösseren Packeten zusammen, theils locker, aber auf's Dichteste neben einander lagen. Dazwischen fanden sich kürzere oder längere strangartige Gebilde von schwarzer Färbung, die aus einem feinkörnigen, scheinbar in Zerfall begriffenen Gewebe bestanden. Diese Massen hatten offenbar einen nicht unbeträchtlichen Druck auf die Wandung des Körpers und Darmes ausgeübt und dadurch in der Musculatur dieser Theile eine Atrophie hervorgerufen, durch welche diese in auffallendstem Grade verringert war. Die longitudinalen Muskelbänder der Körperwand waren zu feinen Platten verschmächtigt, welche leicht zu bandartigen Strängen auseinander fielen, die Körperwand war in Folge dessen ringsum gleichmässig dünn und fast durchsichtig ; der Bauchstrang des Nervensystems, welcher sonst bei der Ansicht von der inneren Fläche her verdeckt ist, lag offen vor. Noch beträchtlicher war der Einfluss auf die Wand des Darmrohres : dieses war zu einem feinen äusserst leicht zerreisbaren Strange zusammengeschrumpft, welcher, wie eine Längsaxe durche die Eiermassen lief. Die Musculatur des Rüssels und am auffallendsten die so starke Wandung des Kieferträgers und der Kieferwülste

Nous avons vu [1] que chez *Notomastus lineatus,* à maturité sexuelle, l'abdomen se séparait par autotomie. Il se produit en même temps une histolyse de l'intestin, limitée d'ailleurs à des portions, séparées par des parties intactes. Là, l'intestin devient un ruban extrêmement étroit et à paroi mince. Les cellules subissent une dégénérescence et il y aurait, d'après Eisig, une multiplication de noyaux. Le protoplasme transsude dans la lumière de l'intestin, sous forme de gouttelettes ou de bouillie granuleuse, l'épithélium se métamorphose partiellement en grosses vésicules, dont la signification histologique n'est pas bien établie (elles paraissent résulter de la fusion de plusieurs cellules) et, par des processus qu'il serait trop long de détailler ici, qui d'ailleurs ne sont pas très faciles à interpréter, on arrive à une paroi dont l'épaisseur descendrait en certains points à 2 μ [2].

Eisig rapproche l'existence de l'autotomie et l'histolyse chez *N. lineatus,* de l'absence, chez cette espèce, de conduits vecteurs pour les produits génitaux. La rupture de l'Annélide assurerait la dissémination de ceux-ci.

Les cas précédents ne sont pas les seuls. *Palola viridis,* ainsi que nous l'avons vu, subit une autotomie dans des conditions physiologiques analogues et on peut déduire avec certitude des observations publiées par Mac Intosh *(85),* que les fragments recueillis à la surface avaient subi une histolyse avancée

war völlig dünnhäutig geworden und nach aussen schienen als eine schwarze Concretion die Kiefer durch, welche ganz ineinander geschoben waren. Der ganze Zustand des Darmrohres deutete darauf hin, dass während dieser Zeit der höchsten geschlechtlichen Entwickelung die Nahrungsaufnahme unterbrochen sei. In diesem Falle erleidet also das Thier in seinem ganzen Körper die Vorgänge welche bei den Syllideen nur in den hinteren selbständig gewordenen Segmenten erfolgen oder bei den epitoken *Nereis*-Arten die Umgestaltung des Körpers hervorrufen ; die Anhäufung der Eiermassen wirkt aber bei *Glycera* atrophisch, während sie in jenen Fällen zu Neubildungen anregt. »

[1] Page 80.

[2] Les mêmes phénomènes se produisent dans le canal ventral *(Nebendarm),* qui dépend de l'intestin.

de l'intestin. Il semble bien certain aussi qu'à ce moment, il y ait des organes segmentaires par lesquels les produits génitaux sont en partie évacués; la dissémination de ceux-ci se fait donc, d'une part par ces organes segmentaires, d'autre part par tronçonnement de l'Annélide.

Viguier *(86*, p. 381) indique également, sans y insister, l'atrophie du tube digestif, à maturité sexuelle, chez un Phyllodocien pélagique, *Pelagobia longocirrata*. Gravier *(96*, p. 365), sans d'ailleurs mentionner les cas antérieurement connus, l'a constatée chez trois autres Phyllodociens, *Notophyllum alatum* Lghns., *Pterocirrus macroceros* Grube, *Eumida communis* Grav. et corrélativement, la musculature pariétale était fortement réduite; les organes segmentaires prennent vers cette époque un très grand développement; bref, il y a là un ensemble de modifications de l'ordre de celles que nous avons vues chez *Dodecaceria*.

Modifications des organes segmentaires. — C'est encore un des faits saillants de la métamorphose de *Dodecaceria*, que le grand développement que prennent, à ce moment seulement, les néphridies servant à l'expulsion des produits génitaux. Il est très général chez les Annélides que, les organes segmentaires servant primitivement à l'expulsion des spermatozoïdes ou des ovules ainsi qu'à l'excrétion, il se forme une différenciation de certains pour la fonction génitale, les autres restant des organes proprement rénaux; nous n'avons pas à entrer dans le détail à cet égard. Les diverses modifications morphologiques qu'ont subies les néphridies en devenant exclusivement des conduits vecteurs des cellules sexuelles sont réunies dans Eisig *(87*, p. 605-634) et nous y renvoyons. Nous voulons seulement rappeler ici quelques cas d'apparition tardive des organes segmentaires. Souvent, il y a agrandissement considérable des néphridies déjà existantes, quand les produits génitaux mûrissent. C'est ce que Malaquin *(93*, p. 278) a relevé chez divers Syllidiens, c'est-à-dire corrélativement avec des phénomènes d'épigamie. Gravier *(96*, p. 359) indique d'une

façon générale que, chez les Phyllodociens « encore éloignés de l'état de maturité sexuelle, les organes segmentaires sont excessivement réduits; il n'est même pas toujours aisé de les retrouver sur les coupes; lorsque les organes génitaux sont mûrs, ces organes s'accroissent notablement sans changer de structure ». Dans beaucoup d'autres familles, on trouverait sans doute des résultats analogues.

Chez les *Nereis*, ils existent de bonne heure, d'après les indications de Claparède *(70)* pour *Nereis Dumerilii*.

Il ne nous semble pas y avoir, dans l'apparition si tardive des organes segmentaires, une particularité caractéristique de l'épitoquie.

Autres modifications internes. — L'amincissement de la paroi du corps est partagé par beaucoup d'Annélides à formes épitoques *(Dodecaceria, Heteronereis*, etc...) et par beaucoup de celles où la maturité sexuelle s'accompagne d'atrophie du tube digestif, sans qu'il y ait les transformations morphologiques caractérisant l'épitoquie. C'est ce qui résulte du passage d'Ehlers que nous avons cité (p. 163), pour *Glycera;* Gravier signale le même fait chez les Phyllodociens dans les mêmes conditions.

En étudiant systématiquement la période de maturation chez les Annélides, où l'on a déjà indiqué certains phénomènes d'histolyse et les comparant à des formes voisines, on serait amené à constater d'autres transformations internes. La seule étude un peu complète, en ce genre, est celle que Claparède a laissée de *Nereis Dumerilii* et qui d'ailleurs mériterait d'être reprise, étendue et complétée. Il y a chez les Néréidiens en particulier, dans la cavité générale, un tissu de réserve (qui paraît histologiquement très différent de celui de *Dodecaceria)* et aux dépens duquel s'édifient les produits sexuels. Claparède ne pouvait que très vaguement observer dans quelle mesure il variait suivant les états de *Nereis Dumerilii*. Il nous semble probable qu'à la variété dans l'évolution morphologique externe de l'espèce, doit correspondre une plasticité parallèle des équilibres

physiologiques internes. Sur ce point, Claparède a à peine posé un jalon. Les phénomènes de migration pigmentaire, le changement d'aspect des fibres musculaires, etc., indiquent également tout un champ à explorer.

*
* *

Considérons maintenant l'ensemble de ces modifications et des cas où elles se présentent.

Il y a d'abord une corrélation entre les unes et les autres ; leur cortège se montre, d'une façon générale, chaque fois qu'il y a *évolution simultanée d'une abondance considérable de produits sexuels*. On les retrouve donc, avec beaucoup de constance, chez les formes épitoques, appartenant aux familles les plus diverses, et chez d'autres Annélides, où n'existent pas les transformations caractéristiques de l'épitoquie, mais où se retrouve cette maturité génitale subite, en quelque sorte, au lieu d'être progressive.

Les auteurs qui ont décrit ou signalé ces modifications internes ont plus ou moins cherché à les expliquer toutes par une action des produits génitaux sur le reste de l'organisme

Presque tous attribuent, en particulier, l'atrophie du tube digestif à une pression des organes génitaux. Nous avons déjà dit que, chez *Dodecaceria*, cette raison mécanique ne nous paraît pas suffisante. Là, en effet, la cavité générale est déjà bien bourrée par les matières de réserves, alors que l'intestin est encore largement dilaté. A notre avis, la compression mécanique, si elle intervient, n'est qu'une cause secondaire Il semble qu'à partir du moment où s'édifient les produits sexuels, il y ait un changement d'instinct de l'animal ; il cesse de se nourrir et, pendant ce temps, dans sa cavité générale, se fait une consommation énorme de substance pour la masse génitale. Les réserves disparaissent avec rapidité, ainsi que nous l'avons constaté chez *Dodecaceria*. On ne retrouve

plus chez cette Annélide une seule granulation éosinophile, alors que les spermatozoïdes ou les ovules sont loin d'être mûrs; l'animal ne se nourrissant plus, ce sont ses divers tissus qui doivent fournir les substances nécessaires. L'atrophie du tube digestif est, suivant nous, un phénomène d'autophagie plutôt que le résultat d'une compression mécanique.

Peut-être aussi les muscles pariétaux se réduisent-ils de volume ; nous n'avons pas pu nous rendre compte avec précision de cette réduction ; la paroi des formes épitoques paraît plus mince que celle des individus non métamorphosés. Nous n'avons pas constaté de phagocytose par des éléments étrangers. Mais peut-être y a-t-il une phagocytose musculaire, analogue à celle que Metchnikoff *(92)* a décrite chez les larves d'Amphibiens [1]. Les circonstances sont pourtant assez différentes, car, pour le têtard de grenouille, la phagocytose musculaire survient dans un organe qui se résorbe, tandis qu'ici, on ne peut concevoir une disparition de la musculature pariétale, au moment où l'animal va acquérir un surcroît de mobilité. Il est vrai que celle-ci est assurée surtout par les muscles moteurs des faisceaux des soies pélagiques, mais ces muscles eux-mêmes s'appuient, en dernière analyse, sur la paroi qui doit rester résistante.

En tout cas, il ne nous semble pas que l'on puisse envisager, ainsi que l'indique Gravier *(96*, p. 365), ces phénomènes comme une phagocytose par les ovules. Le mot phagocytose perdrait tout sens précis si on lui donnait une telle extension.

Eisig tendait à croire que l'histolyse de l'intestin et l'autotomie, chez *Notomastus lineatus*, résultaient de l'absence d'organes servant à l'évacuation des produits génitaux ; la dissémination de ceux-ci est assurée par cette autotomie ; mais il

[1] Claparède et certains auteurs ultérieurs ont noté un changement d'aspect des muscles chez les Néréidiens et les Syllidiens sous leur forme épitoque ; ces fibres musculaires montrent, suivant leur axe, une traînée granuleuse.

est difficile d'attribuer à cette nécessité une valeur causale en ce qui regarde les phénomènes d'histolyse. Dans tous les autres cas où nous rencontrons cette histolyse, et plus étendue que chez *Notomastus*, les produits génitaux sont rejetés par de nombreux organes segmentaires (Phyllodociens, Syllidiens, *Heteronereis*, Cirratuliens, et même *Palola).*

La maturation simultanée de tous les produits génitaux n'est pas, ainsi qu'on vient de le voir, propre aux formes épitoques; elle existe ailleurs et elle y entraîne les mêmes phénomènes histologiques et physiologiques ; elle apporte les mêmes troubles dans le fonctionnement réciproque des organes. On ne peut se refuser à grouper ensemble tous les cas où les phénomènes d'histolyse interviennent. On peut les répartir dans les catégories suivantes :

1° Phénomènes d'histolyse, sans métamorphose externe, ni phénomènes de scissiparité.	*Glycera capitata.*	Ehlers.
	Phyllodociens	Viguier. Gravier.
	Polyophthalmus.	Claparède.
2° Phénomènes d'histolyse, sans métamorphose externe, mais suivis de scissiparité.	*Clistomastus lineatus*, Eisig.	
	Palola viridis[1].	
3° Phénomènes d'histolyse, accompagnés de métamorphose externe (épitoquie) et quelquefois de scissiparité (schizogamie).	*Hétéronéréides.*	
	Cirratuliens.	
	Syllidiens.	

Les phénomènes d'épitoquie ne sont donc pas très rares dans les Annélides. Non seulement ils se relient à l'évolution normale, par les divers degrés de complication de la métamorphose externe (nous avons vu que celle-ci pouvait être presque insignifiante), mais les processus internes eux-mêmes ont leurs analogues dans certaines Annélides, où cette métamorphose externe ne se produit à aucun degré. La place de ces modifications dans la vie des individus est d'ailleurs partout

[1] *Palola* rentrerait peut-être dans la troisième catégorie, s'il était mieux connu.

la même ; c'est un phénomène corrélatif de la maturité génitale. Nous conclurons donc de tout cela que *les phénomènes histolytiques, accompagnant la maturité sexuelle, sont très généraux chez les Annélides.* Les exemples s'en multiplieront certainement encore ; et, de pair avec eux, marche le plus souvent un changement d'instinct de l'animal, une excitation au mouvement, à la période où la transformation est accomplie. Ainsi est assurée la dissémination des produits génitaux. C'est sur des espèces possédant ces particularités que les phénomènes d'épitoquie proprement dite, c'est-à-dire le perfectionnement des appareils du mouvement (organes locomoteurs et organes des sens), ont dû s'établir.

*
* *

Il n'entre pas dans notre intention de faire une comparaison détaillée avec tous les phénomènes rappelant, dans d'autres groupes, de près ou de loin, ceux que nous venons d'étudier. On pourrait citer, dans le règne animal, bien des exemples de modifications externes survenant lors de la maturité sexuelle. La parure de noces de certains oiseaux vient immédiatement à l'esprit, pour n'en citer qu'un exemple. A considérer isolément aussi les phénomènes internes, des cas similaires se présenteraient en foule. Toutes les fois qu'il y a rupture d'équilibre entre la fonction génitale et les autres organes, que la production sexuelle s'exagère par réaction contre des facteurs divers[1],

[1] Il y aurait intérêt à étudier en détail beaucoup de faits de ce genre. Les poissons en offrent de typiques. Le saumon (sur lequel Miescher, de Bâle, a fait des études biologiques et histo chimiques si importantes, reprises en ces derniers temps par Noël Paton et ses élèves) cesse de s'alimenter à sa montée dans les fleuves, et c'est à ce moment qu'il édifie sa volumineuse glande génitale. Ce sont les autres organes qui en fournissent la substance, en particulier les muscles pariétaux où des réserves s'étaient accumulées. Quant au mécanisme histologique de ces transformations, il n'est pas connu ; il serait intéressant à étudier. On y trouverait un parallélisme, probablement très net

le reste de l'organisme contribue, à ses dépens, à l'édification de l'appareil hypertrophié. Les parasites nous offriraient nombre d'exemples. Limitons-nous à des catégories de faits très générales et aussi semblables que possible à celles que nous venons d'étudier, c'est-à-dire, où les animaux considérés puissent être regardés comme ayant une éthologie normale, ainsi que c'est le cas pour les Annélides précédentes.

Nous nous contenterons dans ces conditions d'un seul parallèle. On ne peut s'empêcher de comparer les formes épitoques des Annélides et les métamorphoses complètes des Insectes. Quand Ed. Perrier écrit que l'*Heteronereis* est un être hybride, chenille en avant, papillon en arrière, il nous semble y avoir là plus qu'une métaphore, ou plutôt on peut dire que la *Nereis* est comparable à la chenille, l'*Heteronereis* (tout entière) au papillon.

En effet, *au point de vue physiologique*, n'y a-t-il pas analogie entre les Annélides, telles que *Glycera capitata*, dont les organes internes, à la maturité sexuelle, sont atrophiés, et les Acridiens, ou divers autres insectes à métamorphoses incomplètes, dont le corps, au moment de la ponte et surtout après, est également réduit pour ainsi dire à la paroi. Le tube digestif n'est plus qu'un cordon non fonctionnel : les divers organes de réserve ont disparu.

Chez les Insectes à métamorphoses complètes, les transformations morphologiques, qui constituent la métamorphose, peuvent être mises en parallèle avec celles qui constituent l'épitoquie, car elles se distinguent des métamorphoses incomplètes par la condensation en une période de tous les phénomènes jusque-là disséminés sur une série de mues. A cette période où l'insecte passe à l'état d'*imago*, nous voyons très

avec les transformations des Annélides que nous venons d'examiner, si l'on en juge par les faits indiqués déjà (consommations de réserves, migrations de pigments, etc.). Mais l'intérêt serait dans une étude détaillée et non dans des rapprochements superficiels. C'est pourquoi nous nous bornons à cette courte remarque.

répandus les phénomènes d'histolyse, comme chez les Annélides épitoques. Et surtout, l'*imago* n'est, dans bien des cas, qu'un stade de l'individu spécialement et uniquement destiné à la dissémination des produits génitaux. Il ne se nourrit plus, son tube digestif est fréquemment atrophié, la fonction sexuelle est prépondérante ; d'autres n'ont subsisté qu'en tant qu'elles servent à celle-ci.

Quant à son rôle dans la biologie de l'espèce, un papillon est rigoureusement l'homologue d'une *Heteronereis* ou d'une forme épitoque de *Dodecaceria ;* l'éclosion a été préparée par des phénomènes analogues, et l'existence à l'état définitif est aussi éphémère dans les deux cas.

Tout nous semble indiquer, en effet, que les formes épitoques ne survivent pas à la ponte, ou au moins ne régénèrent pas les organes histolysés, ni ne produisent une nouvelle poussée génitale. Il en est de même des Annélides, telle que la *Glycera* d'Ehlers, où il y a histolyse, sans métamorphoses externes. Le cas de *Palola viridis*, autant que nous le connaissons, nous paraît le plus typique à cet égard. Nous avons dit qu'une fois vidés de leur masse sexuelle, les *Dodecaceria* perdaient leur mobilité et tombaient inertes au fond de l'aquarium. Des matériaux considérables ont été recueillis par nous à la côte ; parmi eux, aucun indice n'est venu indiquer que l'existence de l'individu se prolongeât au delà de la ponte. Nous n'avons, en d'autres termes, jamais trouvé d'individu se reconstituant, ou que l'on pût interpréter comme provenant d'une reconstitution. Gravier (*96*, p. 366) semble au contraire porté à le croire, mais il ne nous paraît pas autorisé à émettre cette hypothèse par les faits qu'il relate. Il a vu, dit-il, les femelles de *Phyllodoce mucosa* survivre à la ponte. Mais il ne dit pas que cette espèce présente les modifications histolytiques en question ici. Il est fort naturel que, quand les phénomènes de maturité sexuelle se font graduellement, le commencement et la fin n'en sont pour ainsi dire pas marqués. Dans les cas présentés ici, au contraire, l'accumulation des phénomènes à une pé-

riode, produit une sorte de *discontinuité physiologique*, que l'on conçoit fort bien être l'occasion de la fin de l'individu ; jusqu'à la preuve de faits positifs contraires, nous ne croyons donc pas que l'individu continue à vivre et reconstitue ses tissus atrophiés[1].

Il nous suffit de ces indications pour montrer que, dans les Annélides, les phénomènes d'épitoquie, à leurs divers degrés et par leurs diverses manifestations, jouent, dans l'évolution des espèces, un rôle équivalent aux métamorphoses complètes chez les Insectes.

[1] Cependant, peut-être y a-t-il des exceptions à cette disparition des formes épitoques immédiatement après la ponte; il est vrai que l'on peut les expliquer. Nous songeons surtout au cas des Exogonés. La femelle porte ses embryons extérieurement, jusqu'à ce qu'ils aient atteint un stade très avancé. Elle ne meurt donc pas aussitôt après avoir pondu, et même actuellement, rien n'indique qu'elle ne puisse pas avoir plusieurs poussées successives de produits génitaux ; ce serait dans cette hypothèse une forme épitoque se reproduisant plusieurs fois. Malheureusement nos connaissances sur ce cas sont encore très incomplètes. Il est probable (il faudrait le vérifier) que, chez les femelles, le tube digestif ne subit pas d'atrophie, lors de la maturité sexuelle. Claparède, qui a vu cette atrophie chez *Pædophylax claviger*, spécifie qu'il s'agit du mâle. D'ailleurs, dans cette tribu de Syllidiens, le mâle paraît subir, d'une façon générale, une métamorphose plus complète que la femelle. Il n'est pas sûr que toutes les Exogonées femelles acquièrent des soies de puberté. Il semble aussi résulter nettement des observations faites que, chez quelques espèces, ces soies tombent après que la femelle a pondu; la parure de noces serait donc transitoire.

Notons que cette dernière particularité, exceptionnelle pour les formes épitoques des Annélides, est au contraire normale dans les phénomènes parallèles qu'offrent d'autres groupes; tel est le cas pour la parure de noces des oiseaux. Nous rappellerons, à cet égard, un fait signalé récemment par G.-W. Müller [Ein Fall von Selbstverstümmlung bei einem Ostracoden *(Philomedes brenda* Baird), *Mitth. d. Naturw. Ver. f. Neu-Pommern und Rügen*, 1897] et sur lequel M. Giard a appelé notre attention. *Philomedes brenda*, un Ostracode, acquiert, lors de la maturité sexuelle, de très longues soies sur les antennes, grâce auxquelles il peut plus facilement nager et planer. Après l'accouplement, la femelle retourne vivre au fond et perd ces longues soies; d'après Müller, elle les briserait avec ses pattes thoraciques. Chez les insectes, la chute des ailes, chez les femelles des fourmis, après l'accouplement, offre également une certaine analogie avec les faits que nous venons de signaler.

CHAPITRE IV

LES DIVERS CAS D'ADAPTATION DES ANNÉLIDES A LA VIE PÉLAGIQUE

Les faits d'épitoquie bien caractérisés amènent, chez les Annélides qui en sont le siège, une adaptation au moins temporaire à la vie pélagique ; il y a lieu, par conséquent, de se demander, s'il y a ou non un rapport direct entre ces phénomènes et l'adaptation plus complète et plus permanente à l'existence en haute mer, dont le groupe des Annélides nous offre plusieurs exemples. La principale question est la suivante : est-ce par des phénomènes d'épitoquie que l'adaptation définitive de certaines Annélides à la vie pélagique a commencé ?

D'après les circonstances où on les rencontre en haute mer, on peut faire trois catégories parmi les Annélides :

1° Annélides pélagiques à maturité sexuelle ;

2° Annélides à larves pélagiques ;

3° Annélides toujours pélagiques.

I. Les formes épitoques rentrent dans la première catégorie. Il est à peine besoin d'y insister. L'adaptation est loin d'être toujours profonde, puisqu'elle peut être réduite à l'addition des soies aidant l'animal à nager et à planer. C'est au reste une adaptation temporaire. Nous avons dit que la plupart des formes épitoques, sinon toutes, celles au moins chez lesquelles il y avait histolyse du tube digestif, ne survivaient pas à leur ponte. La vie pélagique ne dure donc que quelques heures. Le cas le plus typique à cet égard est celui de *Palola viridis* où,

presque aussitôt à la surface, l'animal se rompt en fragments ; on pourrait dire qu'il y a là une agonie pélagique, plus qu'une vie pélagique. Les formes telles que les Exogonés, dont nous avons déjà eu à dire un mot, sont intéressantes à rappeler ici. La femelle survit à la ponte et porte ses embryons, jusqu'à ce que ceux-ci aient atteint un stade très avancé. Le plus souvent, on la trouve dépourvue de soies de puberté et l'on a cru longtemps que celles-ci étaient propres au mâle. En réalité, chez certaines espèces, ces soies tombent lors de la ponte. L'adaptation à la vie pélagique cesse pour la période de gestation et l'animal retourne à l'éthologie habituelle des Syllidiens. C'est là tout à fait une adaptation transitoire [1].

II. Beaucoup d'Annélides, sédentaires ou errantes, ont une larve pélagique qui, à un certain stade, tombe au fond. Pendant la période de vie à la surface, elle a des organes provisoires, surtout de longues soies capillaires fines, telles que celles que nous voyons apparaître chez beaucoup de formes épitoques. Inutile d'insister sur ces larves bien connues. Haecker, étudiant les matériaux du *Plankton*, vient d'en décrire quelques formes particulièrement différenciées. Les longues soies ne sont pas seulement des organes de propulsion pour les larves ; elles sont sans doute, et plus encore, des dispositifs aidant l'animal à planer. Chun a fait cette remarque, d'ailleurs, pour les larves pélagiques des Crustacés, où les appendices atteignent une longueur et une complication étonnantes.

[1] On a constaté quelquefois la présence, au milieu des animaux pélagiques, d'Annélides sexuellement mûres et chez lesquelles rien n'indiquait une adaptation, même temporaire, à la vie de surface. C'est ainsi qu'Ehrenbaum a pêché, en haute mer, des Arénicoles chargés de produits génitaux. Nous penchons à croire que, dans ces cas, l'animal a été arraché au fond et se maintient quelque temps à la surface.

Nous interpréterions de même l'occurrence pélagique d'*Ophryotrocha puerilis* (*Paractius mutabilis* d'après Saint-Joseph), dans les pêches de surface, à Alger (Viguier), de *Clymenides sulfureus* (Mesnil, Wimereux), de *Wartelia gonotheca* (prise par Claparède *(64)* pour une larve de Térébelle), etc

III. Les Annélides vraiment pélagiques sont nombreuses. La plupart convergent autour de la famille des Phyllodociens et ont subi une adaptation profonde à la vie en haute mer : allongement, affinement des soies, transparence du corps, souvent développement énorme des yeux (Alciopiens). On suit tout l'enchaînement, à partir des Phyllodociens typiques, par les formes que divers auteurs, et, en dernier lieu, Viguier *(86)* et Reibisch *(96)* ont fait connaître (g. *Pelagobia*, *Maupasia*, *Hydrophanes*, *Lopadorhynchus*, etc...), puis on passe aux Alciopiens, Typhloscoléciens et aux Tomoptériens où les soies ont disparu.

Pour ces formes vraiment pélagiques, l'origine de l'adaptation est-elle une forme épitoque ? Nous ne le croyons guère, car, chez les Phyllodociens, on trouve des formes épitoques (*Eulalia problema*, etc.) et, là, il y a adjonction, aux soies typiques de la famille, d'un faisceau de soies capillaires supplémentaires. Si des modifications, telles que celles de *Eulalia problema*, avaient été le principe de la différenciation des Lopadorhynchiens, Alciopiens, etc..., on retrouverait, semble-t-il, largement représenté, ce faisceau supplémentaire. Or, chez celles-ci, tel n'est pas le cas. L'adaptation a dû se faire par une durée de plus en plus considérable de la vie pélagique larvaire. Aucune raison n'indique actuellement de préférer à cette dernière hypothèse, celle d'une adaptation graduelle à la vie de surface, qui d'abord aurait été limitée à la période de maturité sexuelle (formes telles que *Mystides limbata).*

Il est embarrassant de se prononcer sur le cas des Polynoïdiens pélagiques, signalés par Viguier *(86)*, Michaelsen *(92)*, von Marenzeller *(92)*, à cause du peu d'observations faites. Sont-ce des formes épitoques ou des espèces différenciées comme les Lopadorhynchiens, parmi les Phyllodociens ? Il nous semble que seule, l'espèce de Michaelsen peut être regardée comme une forme épitoque, soit proprement dite, soit fixée.

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous croyons

devoir admettre une adaptation à la vie pélagique, indépendante du phénomène de l'épitoquie. Celui-ci, quand il conduit à une vie nageuse bien nette, est marqué par une métamorphose externe assez considérable et, en particulier, par l'apparition de soies nouvelles, qui même sont souvent de types différents des soies habituelles de la famille (Syllidiens, Phyllodociens). Or, nous ne voyons pas trace de ces particularités, chez les Annélides complètement pélagiques.

CHAPITRE V

LA VIVIPARITÉ CHEZ LES ANNÉLIDES POLYCHÈTES

Il semblera peut-être étrange, au premier abord, que nous fassions un chapitre sur la viviparité chez les Polychètes, dans cette troisième partie, consacrée aux phénomènes connexes de l'épitoquie chez les Annélides ; mais, d'une part, la viviparité est si exceptionnelle dans le groupe des Polychètes, qu'il nous a semblé intéressant de réunir ici tout ce que l'on en sait actuellement, et, d'autre part, l'énumération même des cas connus montrera que, peut-être, des connaissances plus complètes mettront en évidence une connexité assez générale avec les phénomènes étudiés dans les pages précédentes.

Historiquement, le premier cas de viviparité signalé chez une Polychète est de Koch *(47)*. Cet auteur vit sortir, d'une *Marphysa sanguinea* mutilée, des œufs et des embryons à tous états de développement. Les stades avancés lui permirent de les caractériser comme appartenant au genre *Lumbriconereis;* il interpréta son observation en admettant que la Marphyse était vivipare et produisait, par alternance de générations, des *Lumbriconereis*. Cette explication a naturellement été abandonnée. Ehlers *(68,* p. 364) suggéra que les embryons devaient provenir d'une Annélide parasite interne de la Marphyse; de Saint-Joseph *(88*, p. 224-230) a renforcé la vraisemblance de cette opinion en découvrant un Eunicien, *Labrorostratus parasiticus*, parasite interne dans divers Syllidiens. Le cas de Koch n'est donc pas de la viviparité.

Il en va tout autrement de celui que Krohn *(69)* a fait con-

naître chez une *Syllis* qu'il a observée à Nice, qu'il appelle *S. vivipara* et qui est très voisine de *S. prolifera*. Il a vu, dans un certain nombre d'individus, des jeunes, logés dans la cavité générale et occupant le tiers ou le quart postérieur du corps de la mère. Ces jeunes étaient à tous les stades du développement. Le tube digestif du parent subissait, de par leur présence, une atrophie progressive. Finalement, la partie du corps, où se faisait cette incubation, était autotomisée, soit en totalité, soit par fragments. Les embryons les plus avancés mesuraient environ $2^{mm},5$, *ressemblaient complètement à la mère* et comptaient 23 segments. Krohn en donne une description assez détaillée. Il s'agit donc incontestablement d'une viviparité proprement dite et normale (comme le prouvent les observations répétées de Krohn). Cette espèce n'a pas été réétudiée depuis.

Nous rapprocherons immédiatement de l'exemple précédent celui que Levinsen *(83)* a signalé chez *Syllis incisa*, forme voisine, d'après lui, de *S. vivipara*. Mais l'auteur danois ne donne pas de détails sur le phénomène en question ici.

Claparède et Metchnikoff *(69)* ont observé, une fois, à Naples, une viviparité également indiscutable, chez un Cirratulien, qu'ils n'ont d'ailleurs pas rigoureusement déterminé. Il se rapproche beaucoup de *Cirratulus chrysoderma*, dont il différerait surtout par la présence de deux yeux sur le prostomium. A l'intérieur de cet animal, ils ont vu des jeunes ayant jusqu'à 5 ou 6 segments sétigères et l'ébauche d'un certain nombre d'anneaux en arrière. L'ectoderme offrait le même pigment que chez la mère ; il y avait deux yeux sur le prostomium, deux paires de branchies ; les divers organes internes étaient parfaitement reconnaissables. Cette observation, qui n'a malheureusement pas pu être renouvelée, suffit pour ne laisser aucun doute sur la réalité du phénomème.

Le cas que nous avons trouvé à notre tour, chez *Dodecaceria* n'était donc pas le premier dans la famille des Cirratuliens.

Il y a tout lieu d'admettre, jusqu'à preuve précise du con-

traire, pour les espèces précédentes, qu'elles sont unisexuées. La série des exemples suivants porte au contraire sur des formes hermaphrodites, dans les familles des Néréidiens et des Serpuliens.

Chez les Néréidiens, on a signalé de la viviparité dans *Nereis diversicolor* et dans *N. Dumerilii.*

N. diversicolor est une forme hermaphrodite protandrique, qui peut se reproduire à l'état de *Nereis*, sans subir de métamorphose (peut-être même n'y a-t-il pas d'*Heteronereis* correspondante). M. Schultze *(55*, p. 214) en vit sortir des embryons ciliés, piriformes, rouge jaunâtre, munis d'une bouche, d'un intestin incomplètement formé, et s'échappant par de petits orifices latéraux (pores segmentaires). Schröder *(86)* a constaté aussi qu'elle renfermait parfois des œufs en segmentation. D'autre part, on a vu ces œufs se développer, dans d'autres circonstances, à l'extérieur. Mendthal *(89)* pense donc avec raison, suivant nous, que la viviparité n'est pas, chez cette espèce, un phénomène nécessaire, que le cas normal est l'oviparité, mais que les œufs peuvent exceptionnellement évoluer dans le corps maternel. — Peut-être se produit-il alors une autofécondation.

Pour *Nereis Dumerilii*, la viviparité a été observée par Metchnikoff, chez la forme hermaphrodite qu'il a découverte à San-Remo et que Claparède a décrite *(70*, Suppl.), d'après ses indications. Le phénomène n'est pas douteux, comme suffit à le prouver l'examen des planches (pl. IV, fig. 7). Cette forme hermaphrodite de *N. Dumerilii* n'avait pas été rencontrée à nouveau, du moins à notre connaissance. Or, nous l'avons retrouvée en grande abondance, à la Hague, où elle pullule, dans les algues des mares à *Lithothamnion* et de la zone des marées en général. Nous n'y avons pas observé de viviparité. On trouve, d'autre part[1], ses embryons dans les tubes habités par elle. Nous concluons donc, comme pour *N. diver-*

[1] M. P. Fauvel a appelé notre attention sur ce point.

sicolor, que la viviparité est occasionnelle, mais non nécessaire.

Il en est peut-être aussi de même chez les Serpuliens. Là, les deux cas connus sont ceux de *Salmacina dysteri* et de *Pomatoceros triqueter*, que nous devons à de Saint-Joseph *(94*, p. 342 et 359). Remarquons qu'il s'agit encore d'espèces hermaphrodites. Mais von Drasche *(83)* a étudié le développement de *P. triqueter*, sans y constater autre chose que l'oviparité. Les œufs évoluaient parfaitement à l'extérieur. Il y a donc probablement ici encore une viviparité occasionnelle.

La famille des Serpuliens offre, d'autre part, un groupe de cas que l'on est tenté, tout d'abord, de ranger dans la viviparité; c'est celui des Spirorbes, dont les embryons se développent dans l'opercule, chez un très grand nombre d'espèces [v. Caullery et Mesnil *(97)*]. On ne sait pas encore comment les œufs passent dans l'opercule. Il nous semble probable qu'ils sont d'abord expulsés du corps, puis repris à hauteur de l'appareil branchial pour être incubés. Il y a donc là sans doute *incubation,* plutôt que *viviparité* proprement dite.

A cela se bornent les faits de viviparité signalés chez les Polychètes. On voit qu'ils sont tout à fait exceptionnels. On peut, d'après ce qui précède, les ranger en deux catégories :

1° Ceux des Néréidiens et des Serpuliens, où la viviparité est liée à l'hermaphrodisme et paraît occasionnelle plutôt que nécessaire ;

2° Ceux des Syllidiens et des Cirratuliens.

Revenons sur ces derniers. Nous concluons de nos observations sur *Dodecaceria concharum* que, chez la forme A de cette espèce, la viviparité est le cas normal, probablement même nécessaire. Nous avons dit aussi qu'il était accompagné de parthénogénèse.

Les cas de *Syllis vivipara*, *S. incisa*, *Cirratulus chrysoderma* se présentent dans des conditions analogues. Jusqu'à preuve du contraire, on doit considérer ces espèces comme unisexuées.

La copulation étant rare chez les Polychètes, la viviparité est probablement associée là aussi à de la parthénogénèse.

Si l'on songe qu'à l'heure actuelle la morphologie des Annélides et leur spécification sont encore bien imparfaites et que les observations sur les conditions de leur évolution sexuelle sont tout à fait rudimentaires, on doit se dire que les phénomènes, tels que la viviparité, existent peut-être dans bien des cas, où ils ont passé inaperçus.

Dès lors, il est intéressant de noter que le petit nombre des cas connus sont répartis dans des familles, où se présente l'épitoquie ou la schizogénèse ; nous sommes portés à croire d'ailleurs, que, chez les Syllidiens et les Cirratuliens en particulier, si l'attention des zoologistes se porte de ce côté, on trouvera une certaine généralité à la viviparité.

L'étude que nous avons faite de *Dodecaceria* nous montre que la viviparité est exclusive de l'épitoquie. Krohn n'indique pas non plus que sa *Syllis vivipara* offre de l'épitoquie.

La viviparité est-elle survenue chez des formes où l'épitoquie ne s'est pas constituée ? A-t-elle devancé l'épitoquie, chez des formes où celle-ci existait déjà et réalise-t-elle ainsi une parthénogénèse progénétique[1] ?

Il nous semble que toutes ces questions méritent d'être posées ; mais, pour les résoudre, il nous faudrait des données plus complètes, ne fût-ce que sur les cas actuellement signalés. En tout cas, la coexistence de la viviparité et de l'épitoquie ou de la schizogénèse, dans les familles où la première est dès à présent connue, les faits que nous avons nous-mêmes établis chez *Dodecaceria*, suffisent à légitimer l'hypothèse d'une connexité entre tous ces phénomènes et c'est pourquoi nous avons voulu poser ici les éléments d'un problème, auquel nous désirerions voir les zoologistes s'intéresser.

[1] Ce serait un phénomène comparable à la viviparité que N. Wagner *(60)* a découverte chez les larves de certaines Cécidomies.

*
* *

Nous arrêtons ici ce mémoire. Peut-être, eût-il convenu d'y ajouter une quatrième partie, où nous aurions fait un parallèle précis, entre les phénomènes d'épitoquie chez les Annélides et les faits comparables qu'offrent les différents autres groupes du règne animal. L'épitoquie est, nous l'avons vu, une métamorphose plus ou moins importante, qui est contemporaine de la maturité sexuelle. Tous les groupes offrent, à cette phase de l'existence de l'individu, des transformations qui, chez certains types, sont mieux marquées que dans d'autres. Des rapprochements ont déjà été faits depuis longtemps. Nous nous sommes bornés à l'examen comparé des Annélides. L'étude des mêmes faits dans tout le règne animal nous paraît, d'ailleurs, mériter mieux qu'un appendice à un travail particulier. Elle vaut la peine d'être faite d'une façon indépendante, et puisque l'examen d'un groupe tel que les Annélides montre combien on peut encore espérer des recherches ultérieures dans cette direction, il nous paraît que mieux vaut attendre quelque temps encore pour synthétiser.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DES MÉMOIRES CITÉS

Les renvois à l'index sont faits dans le texte, lors de chaque citation, par l'indication, à côté du nom de l'auteur, et en *italiques*, des deux derniers chiffres du millésime auquel a paru le mémoire. Ce millésime n'est indiqué, ici aussi, que par ces deux chiffres.

Benham *(97)*, Polychæta, in *The Cambridge Natural History*, t. II.

Bernard (H. M.) *(96)*, Hermaphroditism among the Apodidæ *(Ann. a Mag. Nat. Hist.* (6), t. XVII).

Bles *(94)*, On the anatomy of the *Chlorhæmidæ (Rep. Brit. Ass. Adv. Sc.*, 61 Meet., Cardiff.)

Bogdanoff *(98)*, Ueber das Vorkommen und die Bedeutung der eosinophilen Granulationen *(Biolog. Centrbl.*, t. XVIII).

Buchanan (Fl.) *(90)*, *Hekaterobranchus Shrubsolii*, a new genus and species of the family *Spionidæ (Quart. Journ. of Micr. Sc* , t. XXXI).

Caullery et Mesnil *(97)*, Études sur la morphologie comparée et la phylogénie des espèces chez les Spirorbes *(Bull. scient. France et Belgique*, t. XXX).

— *(98)*, Sur une grégarine cœlomique nouvelle, présentant, dans son cycle évolutif, une phase de multiplication asporulée *(C. R. Ac. Sc.*, t. CXXVI, et *C. R. Soc. Biol.* (10), t. IV).

V. aussi Mesnil.

Chun *(92)*, Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung *(Festsch. f. Leuckart*, Leipzig).

Claparède *(63)*, *Beob. üb. Anat. u. Entw. wirbell. Thiere, an der Küste von Normandie angestellt*, Leipzig.

— *(64)*, Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres *(Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève*, t. XVII).

— *(69)*, Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples, 2e partie *(Ibid*, t. XX).

— *(70)*, Supplément aux Annél. Chét. du golfe de Naples *(Ibid.*, t. XX).

Claparède et Metchnikoff *(69)*, Beiträge zur Kentniss der Entwicklung der Anneliden *(Zeits. f. wiss. Zool.*, t. XIX).

Cuénot *(95)*, Études physiologiques sur les Orthoptères (*Arch. de Biol.*, t. XIII).
— *(97)*, Études physiologiques sur les Oligochètes *(Ibid.*, t. XV).
— *(98)*, L'hermaphrodisme protandrique d'*Asterina gibbosa* et ses variations suivant les localités *(Zool. Anzeiger*, t. XXI).
Cunningahm *(87)*, On some points in the Anatomy of Polychæta *(Quart. Journ. microsc. Science*, t. XXVIII).
Cunningham et Ramage *(88)*, The Polychæta sedentaria of the firth of Forth *(Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, t. XXIII)

Dalyell *(53)*, The powers of the creator, etc , t. II, Londres.
Delle Chiaje *(28)*, Memor. su gli animali senza vertebre, Naples, t. III.
Von Drasche *(83)*, Ueber die Entwicklung von *Pomatoceros (Zool. Anzeiger*, t VI).
Durham *(97)*, The mechanism of reaction to peritoneal infection *(The Journ. of pathol. and bacteriol.*, t. VI)

Ehlers *(68)*, *Die Borstenwürmer*, Leipzig.
— *(92)*, Zur Kentniss von *Arenicola marina* L. *(Nachr. v. d. k. Ges. d. Wiss. z Göttingen*, n° 12).
Eisig *(87)*, Die Capitelliden des Golfes von Neapel *(Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel* n° 17).

Giard *(77)*, *Principes généraux de Biologie.* Introduction aux *Eléments d'anat. comp. des Invertébrés* d'Huxley; trad. Darin.
— *(78)*, Sur les *Wartelia*, nouveau genre d'Annélides, etc... *(C. R. Ac. Sc.*, t. LXXXVII).
— *(81)*, Deux ennemis de l'ostréiculture *(Bull. Scientif. France et Belgique*, t. XIII).
— *(86)*, Article Annélides, *Grande Encyclopédie.*
— *(91)*, Sur le bourgeonnement des larves d'*Astellium spongiforme* Gd., et sur la pœcilogonie chez les Ascidies composées. *(C. R. Ac. Sc.*, t. CXII).
— *(92)*, Nouvelles remarques sur la pœcilogonie *(C. R. Ac. Sc.*, t. CXIV).
— *(96)*, *Exposé des titres et travaux scientifiques de A. Giard*, in-4° Paris (Lahure).
Gravier *(96)*, Recherches sur les Phyllodociens *(Bull. Scient. France et Belgique*, t. XXIX).
Grube *(50)*, Die Familien der Anneliden *(Arch. für Naturgesch.*, t. XVI).
— *(55)*, Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden *(Ibid*, t. XXI).
— *(60)*, Id. *(Ibid.*, t. XXVI).
— *(72)*, Die Familie der Cirratuliden *(Jahresb. d. Schlesisch. Gesellsch. für 1872*, t. L).

Haswell *(86)*, On some Australian Polychæta *(Proc. of the Linn. Soc. of N. S. Wales*, t. IV).

Hatschek *(91)*, Lehrbuch der Zoologie. Jena (G. Fischer).

— *(93)*, System der Anneliden, ein vorläufiger Bericht *(Lotos*, (2), t. XIII).

Horst *(89)*, On a remarkable *Syllis*-bud, with extrudible segmental Organs. *(Notes from the Leydens Museum*, t. XI).

Johnston *(65)*, A Catalogue of British non parasitical worms. Londres.

Keferstein *(62)*, Unters. üb. niedere Seethiere *(Zeits. für wiss. Zool.*, t. XII).

Kennel *(82)*, Ueber *Ctenodrilus pardalis (Arbeit. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg*, t. V).

Koch *(47)*, Einige Worte z. Entwicklungsgesch. von *Eunice (Neue Denksch. d. allg. schweiz. Gesells.*, t. VIII).

Kræmer *(97)*, Ueber den Bau der Corallenriffe..... an die samoaïschen Küsten, etc Kiel et Leipzig.

Krohn *(69)*, Ueber eine lebendiggebärende *Syllis*-Art. *(Arch. für Naturg.* t. XXXV).

Labbé et Racovitza *(97)*, *Pterospora maldaneorum* n. sp., grégarine nouvelle parasite des Maldaniens *(Bull. Soc. Zool. France*, t. XXII).

Langerhans *(80* et *84)*, Die Wurmfauna von Madeira, III, IV. (*Zeitsch. für wiss. Zool.*, t. XXXIV et t. XL).

Léger *(97)*, Études sur la *Lithocystis Schneideri (Bull. Scient. France et Belgique*, t. XXX).

Leidy *(55)*, Contr. tow. a knowledge of the Invert. Fauna of the coast of Rhode-Island and New-Jersey (*Journ. of the Acad. of nat. sc. Philadelphia* (2) t. III).

Levinsen *(83-84)*, Syst. geogr. oversigt over de nordiska Annul. etc. *(Vid. meddel. nat. Forhand*, Copenhague, 1883).

Lo Bianco *(93)*, Gli Annelidi tubicoli trovati nel Golfo di Napoli *(Atti. R. Accad. di Napoli* (2), t. V).

Mac Intosh *(68)*, On the boring of certain Annelids *(Ann. a. Mag. of. Nat. Hist.* (4) t. II).

— *(85)*, Rep. on the Annelida Polychæta coll. by H. M. S. *Challenger (Rep.* Challenger, *Zool.* t. XII).

— *(78)*, Beitr. z. Anat. v. *Magelona (Zeits. f. wiss. Zool.*, t. XXXI).

Malaquin *(93)*, Rech. sur les Syllidiens *(Mém. Soc. Sciences et Arts de Lille).*

— *(96)*, Épigamie et Schizogamie chez les Annélides *(Zool. Anz.*, t. XIX).

Malmgren *(65)*, Nordiska Hafs-Annulater *(K. Vet. Akad. Förh.* Stockholm, t. XXII).

— (67), Annulata Polychæta Spetsbergiæ, etc. (*Ibid.*, t. XXIV).

Von Marenzeller (79), Süd-Japanische Anneliden *(Denksch. d. k. k. Ak. d. Wiss. z. Wien*, t. XLI).

— *(88)*, Polychæten der Angra-Pequæna Bucht *(Zool. Jahrb.*, Abth. f. Syst. t. III.)

— *(92)*, Sur une polynoïde pélagique *(Nectochæta Grimaldii) (Bull. Soc. Zool. France*, t. XVII).

Marion et Bobretzki *(75)*, Études sur les Annélides du golfe de Marseille *(Ann. Sc. nat., Zool.* (6), t. II).

Mendthal *(89)*, *Unters üb die Moll. u. Anell. des Frischen-Haffes* (Inaug. Dissert., Königsberg).

Mesnil *(95)*, Sur la résistance des vertébrés inférieurs aux invasions microbiennes artificielles *(Ann. Inst. Pasteur*, t. IX).

— *(96* et *97)*, Études de morphologie externe chez les Annélides, I-III *(Bull. Sc. France et Belgique*, t. XXIX et XXX).

Mesnil et Caullery *(96)*, Sur l'existence de formes épitoques chez les Annélides de la famille des Cirratuliens *(C. R. Ac. Sc.*, t. CXXIII).

— *(97)* Sur la position systématique du genre *Ctenodrilus*, ses affinités avec les Cirratuliens *(C. R. Ac. Sc.*, t. CXXV).

— *(98)* Études de morphologie externe chez les Annélides. — Les Levinséniens *(Bull. scient. France et Belgique*, t. XXXI).

— *(98 b)* Formes épitoques et polymorphisme évolutif chez une Annélide du groupe des Cirratuliens *(Dodecaceria concharum) (C.R. Soc. Biol.* (10), t. V, et *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXV).

— *(98 c)* Sur la viviparité d'une Annélide polychète *(Dodecaceria concharum.* forme A) *(C. R. Soc. Biol.* (10), t. V, et *C. R. Ac. Sc.*, t. CXXVI).

V aussi Caullery.

Metchnikoff *(92)* Sur la phagocytose musculaire *(Ann. Inst. Pasteur*, t. VI).

— *(92)* Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation, Paris (Masson).

Meyer (Ed.) *(88* et *87)*, Studien üb. den Körperbau der Anneliden *(Mitth. d. zool. St. z. Neapel*, t. VII et VIII).

Michaelsen (*92*), Polychæten von Ceylon (*Jahrb. d. wiss. Anst. Hamburg*, t. IX).

Monticelli (*92*), Notizia prelim. intorno ad alcuni inquilini degli Holothurioidea del Golfo di Napoli (*Monit. Zool. Ital.*, t. III).

— (*93*), Sullo *Ctenodrilus serratus* (*Boll. Soc. Natur. Napoli*, t. VII).

— (*95-96*), Sulla fauna di Porto-Torres (Sardegna) (*Boll. Soc. Natur. Napoli*, t. IX).

— (*97*), Adelotacta zoologica (*Mitth. zool. Stat. Neapel*, t. XII).

Müller (G. W.) (*97*), Ein Fall von Selbstverstümmelung bei einem Ostracoden (*Philomedes Brenda*) (*Mitth. d. naturw. Ver. für Neu-Pommern und Rügen*, J. XXIII).

Œrsted (*43*), *Annulatorum Danicorum conspectus*, Copenhague.

Pelseneer (*95*), L'hermaphrodisme chez les Mollusques (*Arch. de Biol*, t. XIV).

Pereyalawsewa (*91*), Recherches sur la faune de la Mer noire *(Trudui. Kharkow Univ.* t. XXV, en russe).

Perrier (Ed.) (*81*), *Les colonies animales*, in-8°, Paris (Masson).

— (*96*) *Traité de zoologie*, in-8°, Paris (Masson).

Pruvot (*85*), Système nerveux des Annélides Polychètes (*Arch. zool. Expér.* (2), t. III).

De Quatrefages (*65*), Histoire naturelle des Annelés *(Suites à Buffon)*.

Racovitza (*96*), Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes (*Arch. zool. exp.* (3), t. IV).

Reibisch (*96*), Die pelagischen Phyllodociden und Typhloscoleciden der *Plankton* Expedition (*Ergebn. Plankton-Exped., etc.*, t. II).

Sacharoff (*95*), Ueber die Entstehung der eosinophilen Granulationen des Blutes (*Arch. für mikr. Anat.*, t. XLV).

De Saint-Joseph (*86*, *88*, *94*, *95*), Annélides Polychètes des côtes de Dinard, I-IV (*Ann. sc. nat., Zool.* (7), t. I, IV, XVII, XX).

— (*98*), Annélides Polychètes des côtes de France (*Ann. sc. nat. Zool* (8), t. V).

Sars (M.) (*35*), *Beskrivëlser og Jattagelser over nogle maerkelige eller nye a havet ved den bergenske kyst levende Dyr.*

Scharff (*87*), On *Ctenodrilus parvulus*, n. sp. (*Quart. Journ. Micr. Science* (2), t. XXVII).

Schröder (*86*), Anat. Hist. Unters. von *Nereis diversicolor* (Inaug. Dissert., Kiel).

Schultze (M) (*55*), Ueber die Entw. von *Arenicola piscatorum* (*Abh. d. Naturf. Gesells. Halle*, t. III).

Soulier (*91*), Étude sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette (*Mém. Ac. Sc. Montpellier*, N. S., n° 2).

Tettenhamer (*93*), Ueber die Entstehung der acidophilen Leucocytengranula aus degenerirender Kernsubstanz (*Anat. Anz.*, t. VIII).

Theel (*79*), Les Annélides polychètes des mers de la Nouvelle-Zemble (*Kongl. Svensk. Vet. Ak. Handl.*, t. XVI).

Verrill (*73*) Invertebrate Animals of Vineyard-Sound (*U. S. Comm. of Fish. and Fisheries for 1871-72*).

— (*79*), Notice of recent additions to the marine Invertebrata of the north-eastern coast of America, etc. (*Proc. of the U. S. nat. Museum*, t. II).

Viguier (*86*), Études sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger (*Arch. Zool. Exper.* (2), t. IV).

Wagner (N.) *(60)* Beit. z. Lehre d. Fortpfl. d. Insectenlarven *(Zeits. f. wiss. Zool.*, t. XIII).

Webster et Benedict (*84*), The Annelida Chætopoda von Provincetown and Wellfleet Mass. (*U. S. Comm. of Fish a. Fisheries for 1881*).

— (*87*), The Annelida Chætopoda von Eastport, Maine (*Ibid. for 1885*).

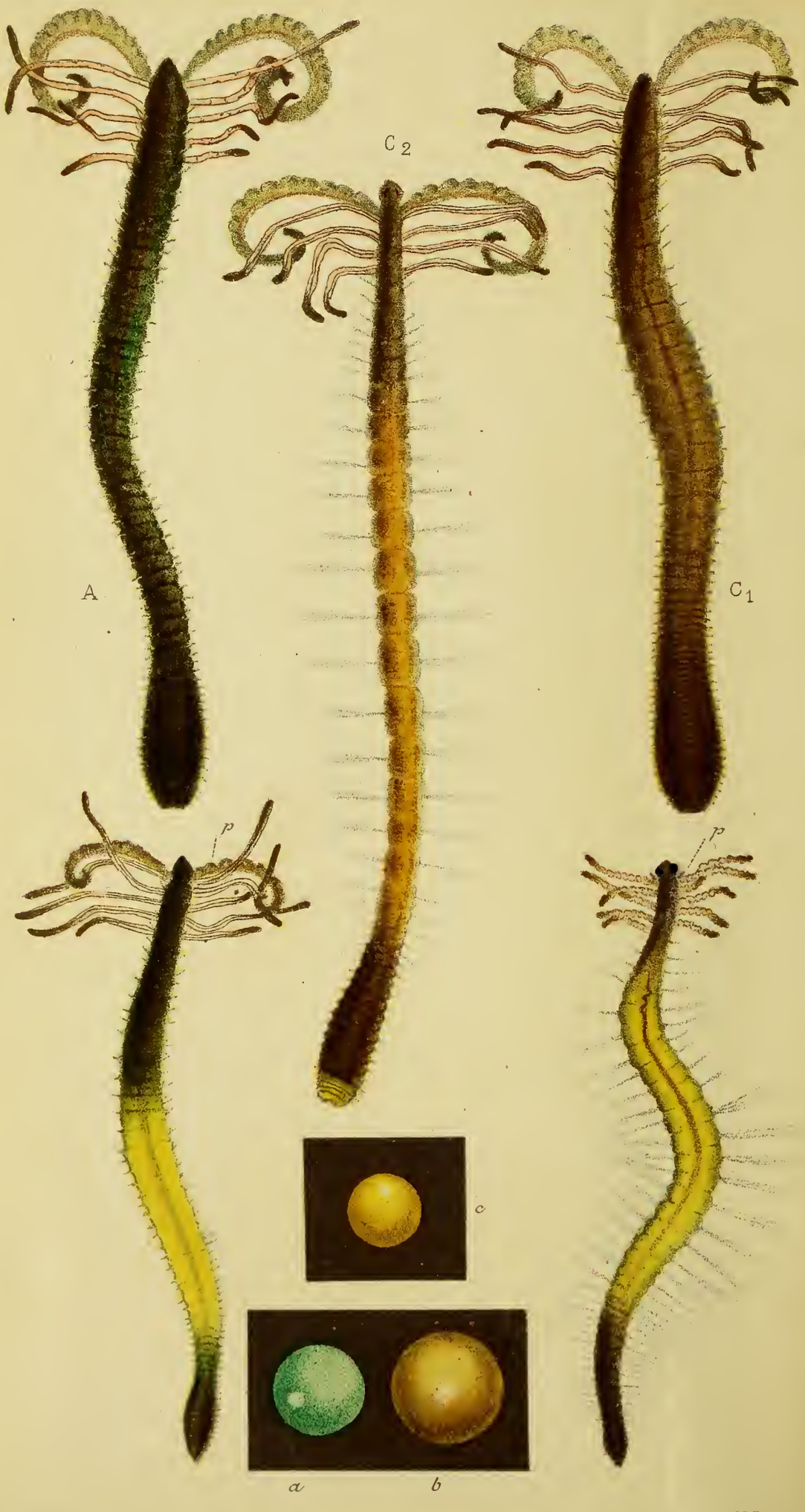
Wheeler (*97*), The sexual phases of *Myzostoma (Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel*, t. XII).

Wistinghausen (*91*), Unters. üb. d. Entwick. von *Nereis Dumerilii* (*Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel*, t. X)

Zeppelin (*83*), Ueb. den Bau und die Theilungsvorg. des *Ctenodrilus monostylos (Zeitsch. für wiss. Zool.*, t. XXXIX).

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY.

Univ. de Lyon XXXIX



M. Siedlecki, pinx

V. Roussel, lith

Imp. A Lafontaine & fils, Paris

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Polymorphisme de *Dodecaceria concharum*.

Fig. A. — Forme A, adulte, un peu contractée; G = 4.
Fig. *a*. — Ovule de la forme A; G = 75.
Fig. B_1. — Forme B, avant la métamorphose (B_1); *p*, palpes; G = 4.
Fig. B_2. — Forme B, après la métamorphose (B_2), ou épitoque nageuse; on remarquera que les palpes *p* sont réduits à de très courts moignons, visibles en avant de la première paire de branchies; le prostomium porte deux gros yeux; G = 4.
Fig. *b*. — Ovule de la forme B; G = 75.
Fig. C_1. — Forme C avant la métamorphose (C_1), un peu contractée; G = 4.
Fig. C_2. — Forme C après la métamorphose (C_2) ou épitoque sédentaire; on notera deux yeux rougeâtres sur le prostomium; G = 4.
Fig. *c*. — Ovule de la forme C; G = 75.

PLANCHE II

Fig. 1-8. — Développement de *Dodecaceria concharum* Œrsted.
Fig. 1. — Larve trochophore extraite du corps d'une femelle A, vue dorsalement; *k*, coque de l'œuf; *c*, bande ciliée prototrochale; *v*, reste vitellin G = 160.
Fig. 2. — Larve plus avancée, vue dorsalement (c'est probablement à ce stade que les larves sortent du corps maternel); trois segments métastomiaux (I, II, III) sont ébauchés. — c_1, cils prototrochaux; c_2 cils anaux; *b*, bouche (vue par transparence); *v*, reste vitellin. G = 140.
Fig. 3. — Larve plus avancée; les cils ont disparu, les soies apparaissent sur le 2e segment métastomial. Il y a toujours trois segments métastomiaux. — *ph*, pharynx vu par transparence; le vitellus a complètement disparu. G = 160.

Fig. 4. — Larve plus avancée vue ventralement. — Il y a deux anneaux sétigères; un 4e segment métastomial s'est différencié — *b*, bouche; *ph*, pharynx. G = 160.

Fig. 5. — Larve de 3 segments sétigères, vue de profil — *b*, bouche; *ph*, pharynx; *an*, anus. G = 160.

Fig. 6. — Larve de 8 sétigères, vue dorsalement; les yeux (présents dans tous les stades précédents) ont relativement diminué d'importance; la région glandulaire du tube digestif est mieux individualisée. G = 67.

Fig. 7. — Larve de 17 sétigères, vue de profil, encore dépourvue d'appendices (comparer avec la fig. 13 de *Ct. serratus*). — *œ*, œil; *n*, organe nucal; *o.s.*, néphridies antérieures; *v.d.*, vaisseau dorsal avec corps cardiaque, *ph.* pharynx. G = 40.

Fig. 8. — Individu de 16 sétigères, vu dorsalement; il porte, *du côté droit seulement*, un palpe *p* et une branchie *br*; *vd*, vaisseau dorsal, avec corps cardiaque (à comparer avec la figure 14, représentant *Ctenodrilus monostylos*). G = 29.

Fig. 9. — Individu de 23 sétigères, vu dorsalement; à gauche un palpe et une branchie, à droite un palpe seulement; les yeux ont disparu. — Même signification des lettres. G = 24.

Fig. 10. — Extrémité antérieure de *Dod. concharum* adulte, forme A, vue dorsalement. — *n*, organe nucal; *p*, palpe; *br*, branchie; *os*, néphridie antérieure. G = 15.

Fig. 11. — Extrémité antérieure de *D. concharum*, forme B; la métamorphose n'est pas encore complète, les yeux n'ont pas atteint leur grosseur définitive, les palpes sont en voie d'atrophie. Les branchies sont en bon état (Comparer avec la figure B_2, planche I); *p*, palpe; *br* branchies; *o.s*, néphridie antérieure; *vd*, vaisseau dorsal et corps cardiaque. G = 15.

Fig. 12 — Extrémité postérieure d'un individu A. U_m, urite médian dorsal; U_d, urites dorso-latéraux; U_v, urites ventraux. G = 24.

Fig. 13. — *Ctenodrilus serratus*, O. Schm., vu de profil; *n*, organe nucal; *ph*, pharynx; *os*, néphridie antérieure; *vd*, vaisseau dorsal et corps cardiaque. G = 35.

Fig. 14. — *Ctenodrilus monostylos* [d'après Zeppelin (*83*), pl. XXXVI, fig. 1], vu de profil et montrant le palpe unique *p*, situé du côté droit. G = 25.

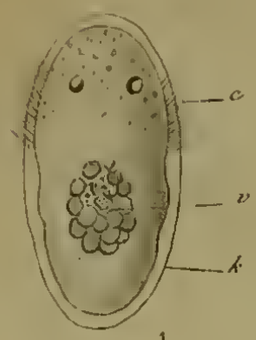
Fig. 15. — Trois segments (vus dorsalement) de la région moyenne du corps d'*Heterocirrus viridis* atoque; on notera la largeur du tube digestif — *br*, branchies. G = 30 environ.

Fig 16. — Trois segments (vus dorsalement) de la région moyenne du corps d'*Heterocirrus viridis* épitoque; on notera la réduction du tube digestif et l'existence de faisceaux de soies pélagiques. G = 30 environ.

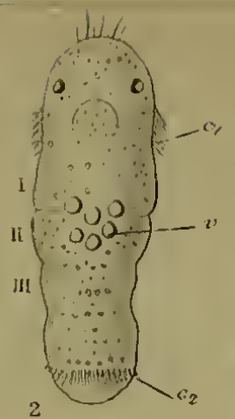
Fig. 17. — Crochet de la rame dorsale d'un parapode d'*H. viridis*. G = 1080.

Fig. 18. — Crochet de la rame ventrale d'un parapode d'*H. viridis*. G = 1080.

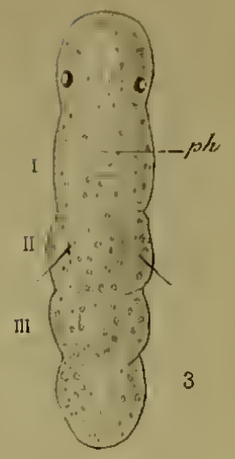
Fig. 19. — *Macrochæta clavicornis* [d'après M. Sars (*35*), pl. IX, fig. 24]. G = 6 (environ).



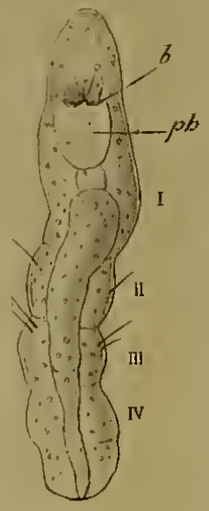
1



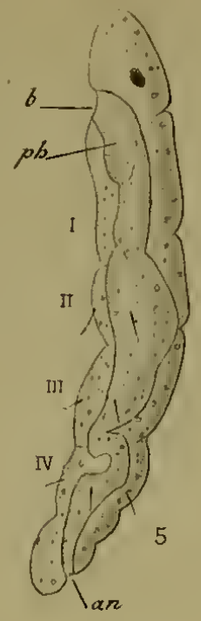
2



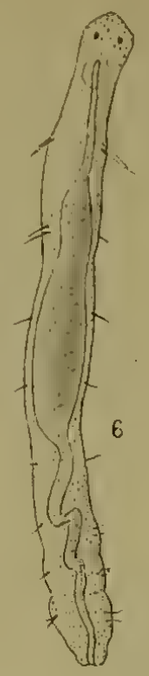
3

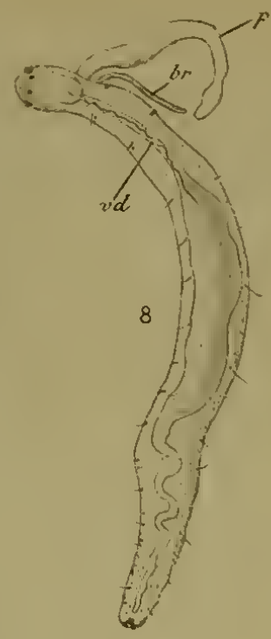


4

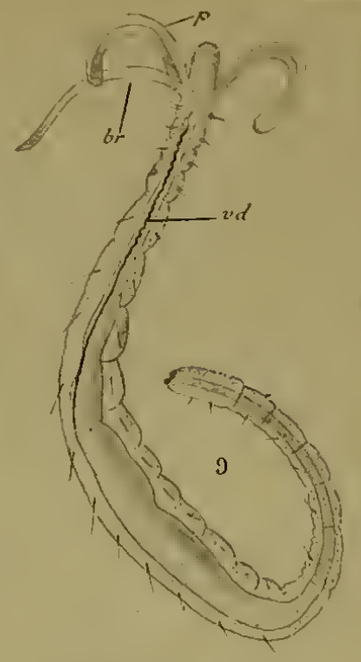


5

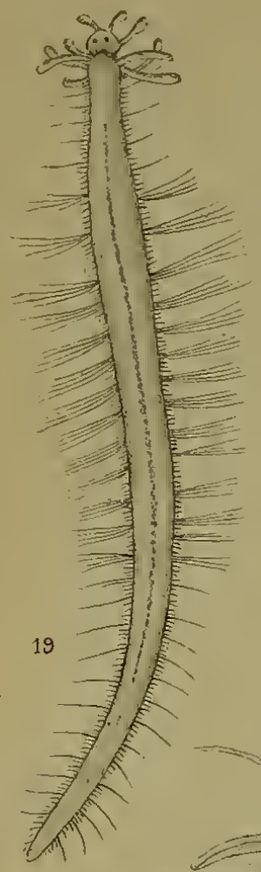

6

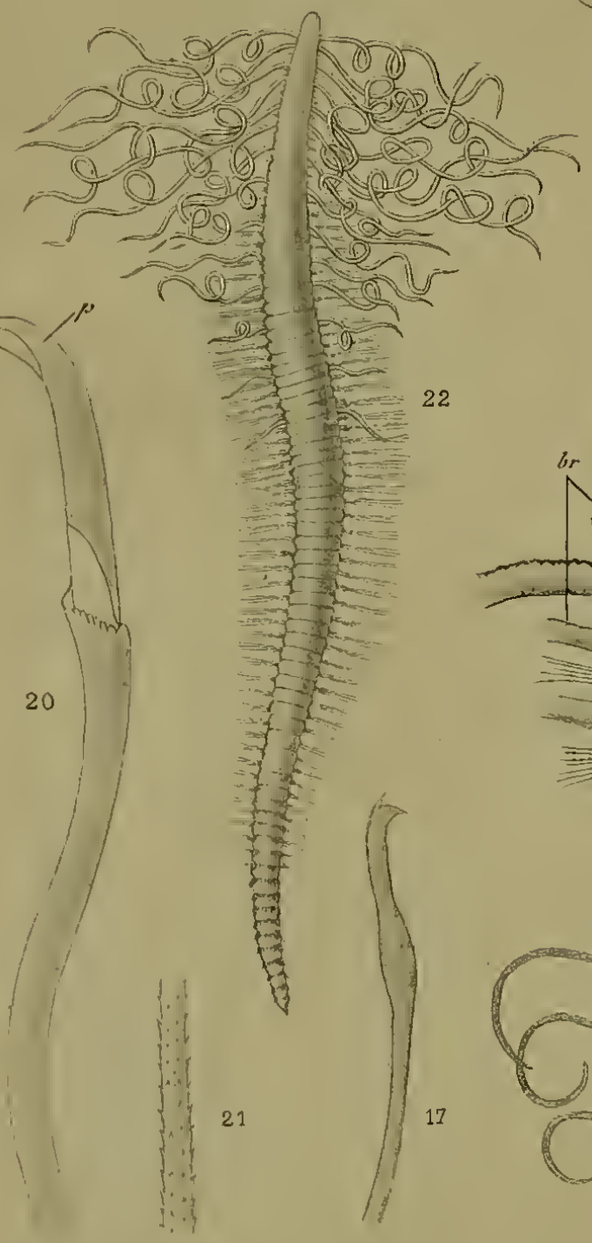


8



9


19

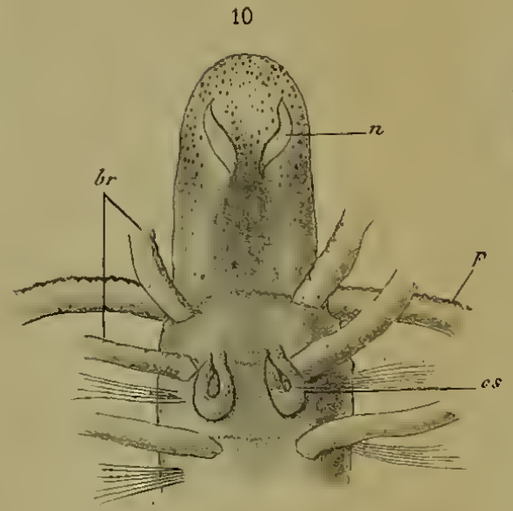


20

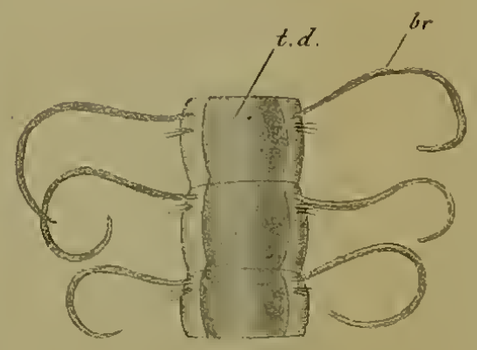
22

21

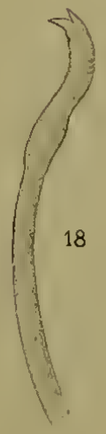
17

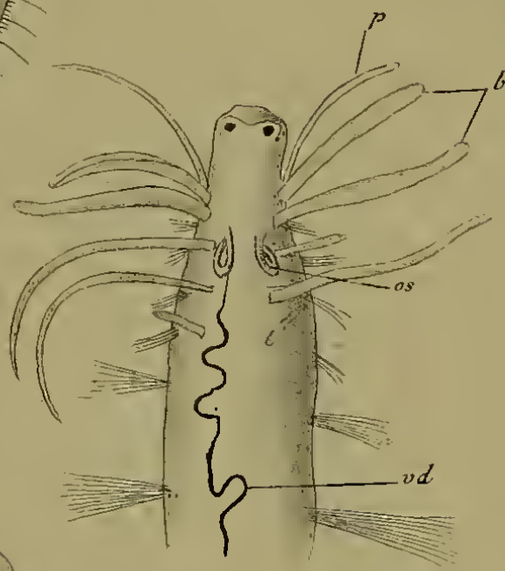


10

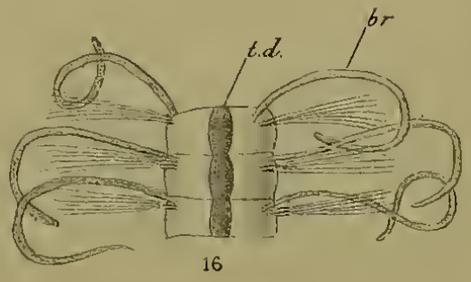


15

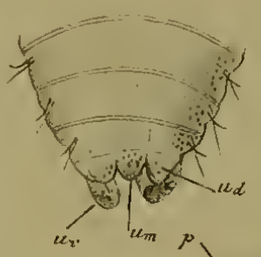

18



11



16



12

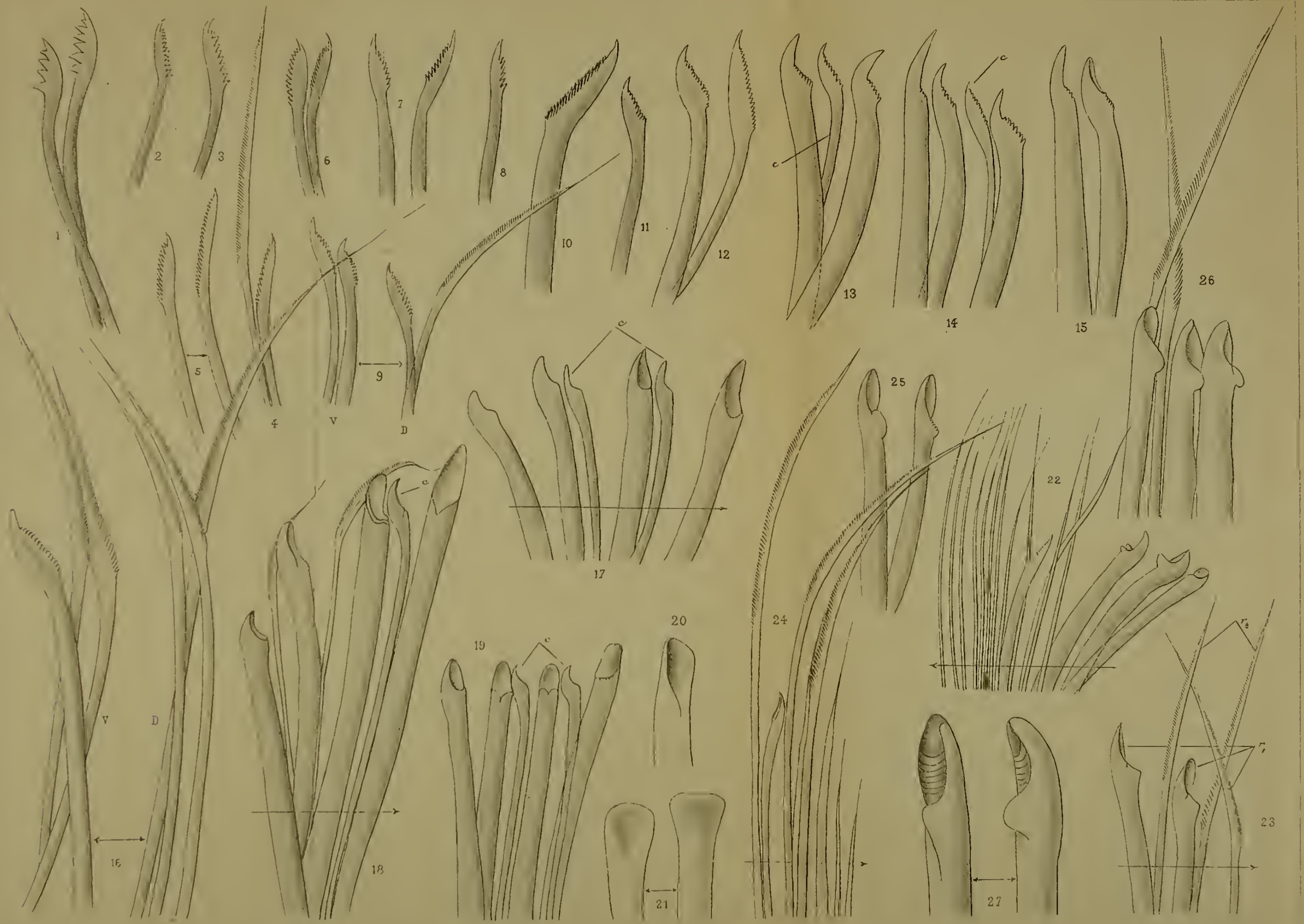
7

13

14

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

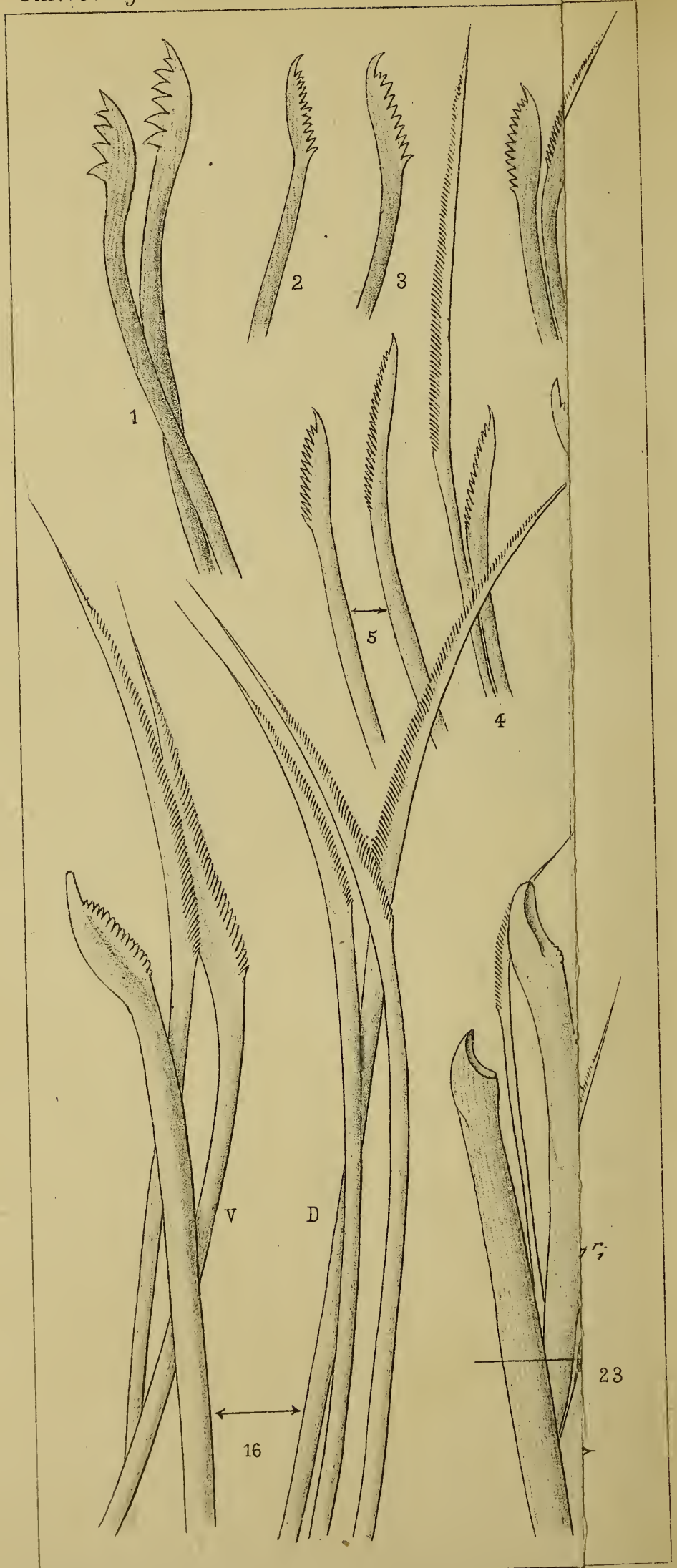
Formes épitoques et Evolution des Cirratulions.



Cauliery & Mesnil, del.

Imp. A. Lafontaine & Fils, Paris.

V. Roussel, lith.



Caullery & Mesnil, del. ssel, lith.

Fig. 20. — Soie composée de *M. clavicornis* (région postérieure du corps) — *p*, pointe propre de la serpe; *l*, lame accessoire. G = 630.

Fig. 21. — Fragment d'une soie simple dorsale de *M. clavicornis*, montrant sa structure épineuse. G = 1080.

Fig. 22. — *Chætozone setosa* [d'après Malmgren (67), pl. XV, fig. 84].

PLANCHE III

Fig. 1. — Deux soies de la 2e rame sétigère de *Ct. serratus*. G = 1080.

Toutes les figures suivantes sont relatives à *Dodecaceria concharum*.

Fig. 2. — Soie du 1er sétigère d'une larve de 2 sétigères. G = 1080.

Fig. 3. — Soie ventrale du 2e sétigère d'une larve de 2 sétigères. G = 1080.

Larve de 4 sétigères (fig. 4-8). G = 1080.

Fig. 4. — Soies dorsales du 1er sétigère.

Fig. 5. — Soies ventrales du 1er sétigère.

Fig. 6. — Soies ventrales du 2e sétigère.

Fig. 7. — Soies ventrales du 3e sétigère.

Fig. 8. — Soie ventrale du 4e sétigère.

Fig 9. — Rames dorsale D et ventrale V du 5e sétigère d'une larve de 8 sétigères. G = 1080.

Fig. 10. — Soie de la troisième rame ventrale. G = 1080 (larve de 18 sétigères).

Fig. 11. — Soie la plus courte de la quatrième rame ventrale de la même larve (l'autre est comme celle de la fig. 10).

Forme A de 15 sétigères (fig. 12-15) G. = 1080.

Fig. 12. — Rame ventrale du 4e sétigère.

Fig. 13. — Rame ventrale du 6e sétigère ; *c*, soie en cuiller mince.

Fig. 14. — Rame ventrale du 7e sétigère ; *c*, soie en cuiller mince.

Fig. 15. — Rame ventrale du 11e sétigère.

Fig. 16. — Forme A de 21 sétigères, rames dorsale D et ventrale V du 4e sétigère. G. = 1080.

Forme A de 30 sétigères (fig. 17-18) G. = 630

Fig. 17. — Rame ventrale du 7e sétigère ; on remarquera les soies en cuiller minces *c*.

Fig. 18. — Rame ventrale du 13e sétigère (Une rangée de grosses soies en cuiller ; une seconde rangée comprenant une soie en cuiller mince *c* récente et deux soies capillaires plus anciennes (voir la flèche).

Fig. 19. — Rame ventrale du 11e sétigère d'une forme A de 43 sétigères. G = 360.

Fig. 20-21. — Soies ventrales d'une sédentaire adulte : 20, de profil ; 21, de face. G = ... Formes B :

Fig. 22. — 9e rame ventrale d'une forme B, montrant l'amincissement progressif des soies en cuiller et leur remplacement par des soies capillaires. La flèche indique dans quelle direction apparaissent les soies nouvelles. G = 360.

Fig. 23. — 15e rame ventrale d'une forme B, montrant une rangée postérieure r_2 de deux soies capillaires, une rangée antérieure r_1, de deux soies en cuiller (les plus anciennes) et une soie capillaire (la plus récente). G = 360.

Fig. 24. — 20e rame dorsale du même individu; elle n'a plus qu'une seule soie en cuiller, aussi mince que les capillaires et placée du côté le plus ancien de la rame. G = 360.

Fig. 25. — Deux soies en cuiller, intermédiaires entre les soies en cuiller pectinées et celles à appendice, caractéristiques de B. G = 630.

Fig. 26. — 39e rame ventrale d'une forme B, avec soies en cuiller vues de profil. G = 630.

Fig. 27. — Deux soies en cuiller vues de 3/4. G = 630.

PLANCHE IV

Les figures 1-24 se rapportent à *Dodecaceria concharum*.

Fig. 1. — Amœbocytes à granulations éosinophiles de la forme A, groupés. G = 630.

Fig. 2. — Amœbocyte à granulations éosinophiles de la forme B. G = 1080.

Fig. 3. — Amœbocyte chargé de substance d'excrétion de nature pigmentaire (pris dans la forme C). G = 1200.

Fig. 4. — Amœbocytes sans granulations de réserves et commençant à excréter du pigment. G = 700.

Fig. 5. — Contenu de la cavité générale chez un individu B, où la spermatogénèse est moyennement avancée. *g*, coupe de *Gonospora longissima* à l'état végétatif; plusieurs phagocytes *ph* sont accolés à elle; *r*, amœbocytes à réserves éosinophiles; *sp*, paquets de spermatoblastes, l'un d'eux en karyokinèses. G = 300.

Fig. 6. — Spore de *Gonospora longissima*. G = 1700.

Fig. 7. — Coupe d'une *Gonospora* attaquée par des phagocytes *ph* et complètement entourée par eux; *n*, noyau de la grégarine. G = 250.

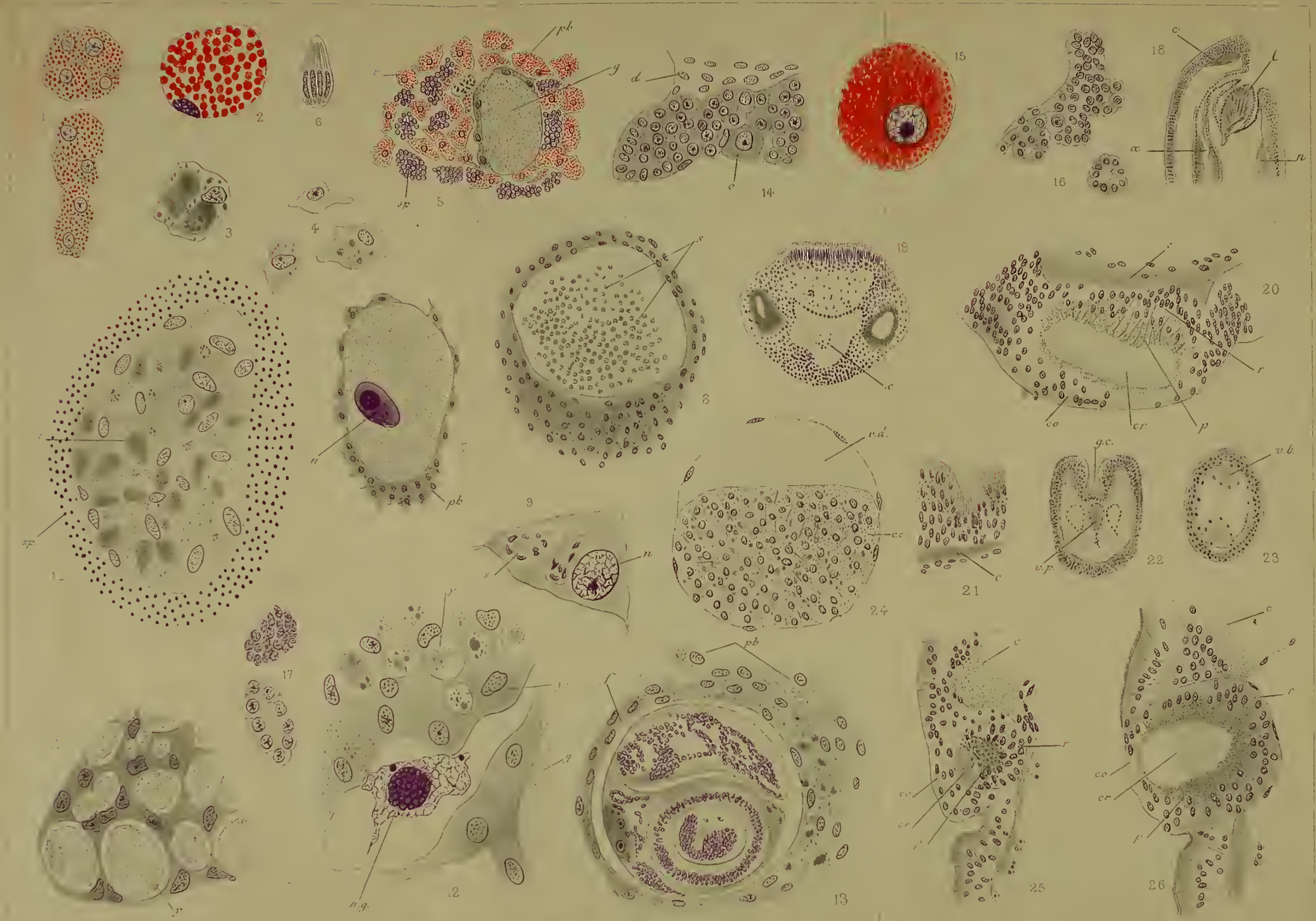
Fig. 8. — Kyste de *Gonospora*, entouré d'une couche d'amœbocytes presque entièrement transformés en tissu conjonctif; *s*, spores.

Fig. 9. — Phagocyte d'un individu B_2, ayant englobé deux spores de *Gonospora*; *n*, noyau du phagocyte, *s*, spores. G = 1700.

Fig. 10. — Association de phagocytes dans un individu B_2; on y distingue des granules pigmentaires de nature excrétrice et de nombreuses spores de *Gonospora s*, englobées; *sp*, spermatozoïdes. G = 600.

Fig. 11. — Association de phagocytes digérant une *Gonospora* à l'état végétatif; on reconnaît nettement le protoplasme de la grégarine γ, dans les mailles du réseau phagocytaire, à sa coloration et à ses fins granules brillants. G = 600.

Fig. 12. — Même phénomène, à un stade plus avancé. Dans quelques points, γ, on reconnaît encore le protoplasme de la grégarine. Ailleurs, γ', il est converti en résidu pigmenté, formé de granules irréguliers; n_g, noyau



Imp. A. Lafontaine & fils Paris

V. Rous. et lith.

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY.

de la grégarine, complètement isolé de tout protoplasme et contracté par la fixation, dans une cavité complètement entourée de phagocytes. A droite, une grégarine *g* (dont le bord seul est représenté) également attaquée, mais non encore pénétrée par des phagocytes. G = 600.

Fig 13. — Distome entouré de phagocytes, qui forment autour de son kyste une enveloppe conjonctive. On peut noter tous les passages entre les fibres conjonctives *f* et les phagocytes encore libres, *ph*. G = 550.

Fig. 14-17. — Évolution des produits génitaux de *Dodecaceria concharum*, forme B.

Fig. 14. — Plage de cellules génitales d'une forme B_1, montrant la différenciation des ovules; *o* ovule au point de se détacher; *d*, dissépiment sur lequel s'est formée la glande génitale G = 300.

Fig. 15. — Jeune ovule libre d'une forme B (coloration hématoxyline-éosine); les granulations vitellines se colorent comme les granules de réserve. G = 550.

Fig. 16. — Plaque d'une glande génitale mâle de la forme B_1, au moment où elle se dissocie en paquets de spermatoblastes libres. Au bas de la figure, un de ces groupes libres. G = 300.

Fig. 17. — Deux groupes de spermatoblastes (à des stades différents) libres, dans un individu B_2 femelle adulte (ébauche d'hermaphrodisme). G = 600. A comparer aux figures 5 et 16.

Fig 18-24. — Anatomie de la région antérieure de *Dodecaceria concharum*.

Fig. 18. — Coupe sagittale de l'extrémité antérieure; *c*, cerveau; *n*, chaîne nerveuse ventrale; *l*, langue dans le pharynx; *œ*, œsophage. G = 65.

Fig. 19. — Coupe transversale de la tête d'un individu B_2, passant par les yeux; *c*, cerveau. G = 120.

Fig. 20. — OEil d'une forme B_2; coupe longitudinale par le bord de l'œil; *c*, cerveau; *r*, rétine; *p*, pigment et bâtonnets; *cr*, cristallin; *co*, cellules ectodermiques transparentes, formant cornée. G = 300. (Par suite d'une erreur d'orientation, la partie antérieure est à droite.)

Fig. 21. — Organe nucal (fossette ciliée) en coupe longitudinale; *c*, cerveau. G = 300. (Par suite d'une erreur d'orientation, la partie antérieure est à gauche).

Fig. 22. — Coupe transversale d'un palpe; *vp*, vaisseau palpaire; *gc*, gouttière ciliée. G. = 120.

Fig. 23. — Coupe transversale d'une branchie, *vb*, vaisseaux branchiaux. G = 120.

Fig. 24. — Coupe transversale du vaisseau dorsal *vd*, avec le corps cardiaque *cc*. G = 600.

Fig. 25-26. — Evolution de l'œil d'*Heterocirrus viridis*.

Fig. 25. — OEil d'une forme atoque, encore dépourvue de produits génitaux. Mêmes lettres que pour la figure 20. G = 360.

Fig. 26. — OEil d'une forme épitoque. Mêmes lettres que pour la figure 20. G = 360. Malgré son énorme développement, l'œil reste bâti sur le même

type que celui de la forme atoque En le comparant à l'œil des divers Syllidiens [v. Malaquin *(93)*], on remarquera que la couche pigmentaire et la couche des bâtonnets (corps vitré) sont ici confondues *(p)*.

Ces deux coupes sont mi-frontales, mi-transversales.

PLANCHE V

Dodecaceria concharum.

Fig. 1. — Coupe transversale, à hauteur de l'œsophage d'un individu C_1. G = 40.

Fig. 2. — Coupe transversale, vers le milieu du corps du même. G = 40.

Fig. 3. — Coupe transversale, à hauteur de l'œsophage d'un individu C_2. G = 40. (A gauche, la coupe montre les deux rames d'un parapode.)

Fig. 4. — Coupe transversale, vers le milieu du corps du même. G = 40.

Fig. 5. — Coupe transversale, vers l'extrémité postérieure d'un individu C_1. G. = 40.

Ces figures montrent les variations dans l'épaisseur de la couche musculaire, dans la répartition des glandes à mucus et dans le calibre de l'intestin, suivant les régions du corps et les phases de l'évolution d'un individu C. On remarquera, dans les figures 3 et 4, relatives à un individu C_2, que l'épithélium intestinal est chargé de pigment.

Fig. 6. — Fragment d'une coupe transversale, légèrement oblique et passant à peu près par le pore externe d'une néphridie (la partie centrale de cette figure est reproduite à un plus fort grossissement pl. VI, fig. 16). G = 40.

Fig 7. — Portion d'une coupe longitudinale et perpendiculaire au plan sagittal, chez un individu C_1 (encore peu évolué), pour montrer la disposition des entonnoirs néphridiens. (L'un des entonnoirs est reproduit à un plus fort grossissement, pl. VI, fig. 21). G. = 50.

Fig. 8. — Profil d'une coupe transversale, à hauteur d'un parapode :

8*a*, chez un individu A ou B_1.

8*b*, chez un individu B_2.

8*c*, chez un individu C_2.

G = 30 environ.

Lettres communes à toutes les figures :

cc, corps cardiaque.
d, dissépiment.
i, intestin.
m, couche musculaire.
n, système nerveux.
œ, œsophage.
p, emplacement d'un parapode.
pv, pavillon vibratile d'une néphridie.
s, sillon intersegmentaire, au fond duquel s'ouvre une néphridie.

D, face dorsale; *V*, face ventrale.

Les glandes à mucus de l'ectoderme sont figurées en violet, telles qu'elles se présentent à un faible grossissement, après coloration de l'hématéine à l'alun de P. Mayer.

Cirratuliens.

Caullery & Mesnil, del.

V. Roussel lith.

Imp A. Lafontaine & fils, Paris

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY.

PLANCHE VI

Dodecaceria concharum.

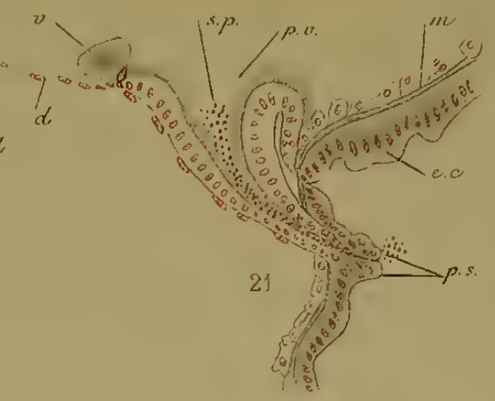
Fig. 1. — Coupe transversale, vers le milieu du corps chez un individu B_1.
Fig. 2. — — chez un individu B_2, ♀.
Fig. 3. — — chez un individu B_2, ♂.
Ces deux dernières figures mettent en évidence l'atrophie du tube digestif. Sur la figure 3, on notera, au milieu des spermatozoïdes, les plasmodes de phagocytes, *pl*, et les grégarines γ. G = 40.
Fig. 4. — Coupe transversale du cordon nerveux ventral. G = 300.
Fig 5. — Epithélium intestinal d'un individu A, B_1 ou C_1, au début de la région glandulaire. G = 380.
Fig. 6. — — Vers le milieu de la région glandulaire. G = 380.
Eig. 7. — Même épithélium chez C_2. Les cellules sont chargées de granulations pigmentaires. G = 600.
Fig 8. — Epithélium intestinal (au commencement de la région glandulaire), chez un individu B, en voie de métamorphose. Les cellules commencent à renfermer du pigment. L'endothélium du sinus sanguin a presque complètement perdu son caractère pavimenteux et contient déjà du pigment concrétionné. G = 620.
Fig. 9. — Epithélium intestinal (même région), chez un individu B_2; les cellules épithéliales sont bourrées de pigment insoluble; les cellules du sinus sanguin contiennent du pigment concrétionné. G. = 620.
Fig. 10 — Coupe transversale de la paroi du corps, dans la région antérieure d'un individu A. G = 600.
Fig. 11. — Paroi du même individu, dans la région moyenne. G = 600.
Fig. 12. — Paroi du corps d'un individu B_2, début de la région moyenne. G = 600.
Fig. 13. — Paroi du corps d'un individu B_2, vers le milieu du corps. G = 600.
Fig. 14. — Paroi latérale d'un individu C_1, montrant le passage de l'ectoderme normal au bourrelet glandulaire. G = 140.
Fig. 15. — Rudiment d'organe segmentaire chez un individu A (coupe transversale). G = 300
Fig. 16. — Pavillon vibratile d'un organe segmentaire de C_1 (coupe transversale, portion agrandie de la figure 6, planche V). G = 300.
Fig. 17, 18, 19 — Coupes transversales, à diverses hauteurs, dans le pavillon vibratile d'un organe segmentaire, chez un individu B_2 ♂. G = 300
Fig. 20 — Pavillon vibratile d'un organe segmentaire chez un individu B_2 ♀. Le pavillon se présente de face sur la coupe qui est transversale et est presque tout entier contenu dans cette coupe, tandis qu'il est très profond chez les ♂. G. = 300.
Fig. 21. — Coupe longitudinale du pavillon vibratile d'un organe segmentaire chez un individu B_2 ♂. G. = 300.

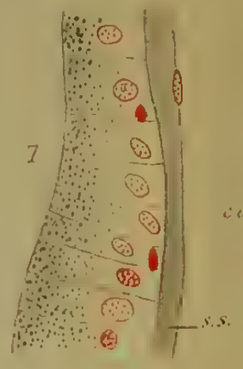
Fig. 22. — Pavillon vibratile d'un organe segmentaire chez un individu C, en coupe longitudinale (portion agrandie de la figure 7, planche V). G = 300.

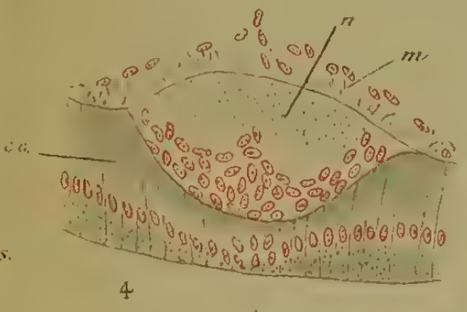
Fig. 23. — Portion de pavillon vibratile d'organe segmentaire, chez un individu B_2, ♂, mûr. Le dissépiment est en voie de disparition. Ses cellules deviennent hautes, se chargent de granulations pigmentaires et tendent à se détacher. La figure en montre une déjà isolée. G = 600.

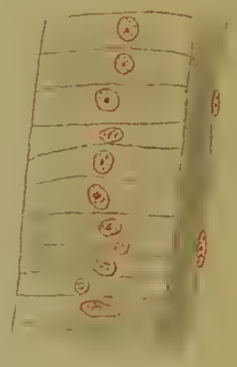
Lettres communes à toutes les figures :

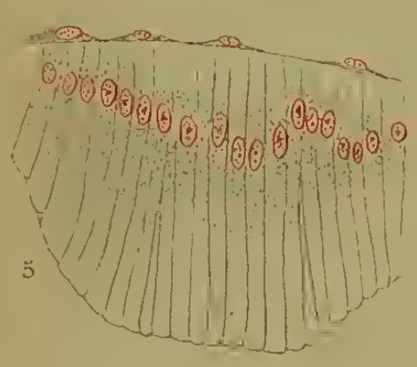
c, contact du dissépiment et de l'ectoderme au point où se forme le pore segmentaire.
d, dissépiment.
ec, ectoderme.
ec. g, ectoderme glandulaire (Indiv. C).
g, glande génitale.
γ, grégarine *(Gonospora)*.
i, intestin.
m, couche musculaire.
ma, muscles annulaires.
ml, muscles longitudinaux.
n, cordon nerveux.
pl, plasmode de phagocytes.
ps, pore segmentaire.
pv, pavillon vibratile.
s, sillon où s'ouvre le pore segmentaire
sp, spermatozoïdes.
ss, sinus sanguin péri-intestinal.
v, vaisseau sanguin.

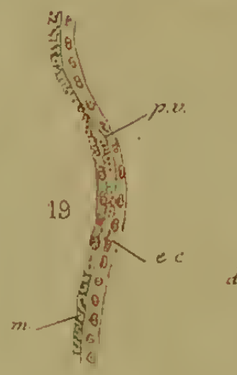


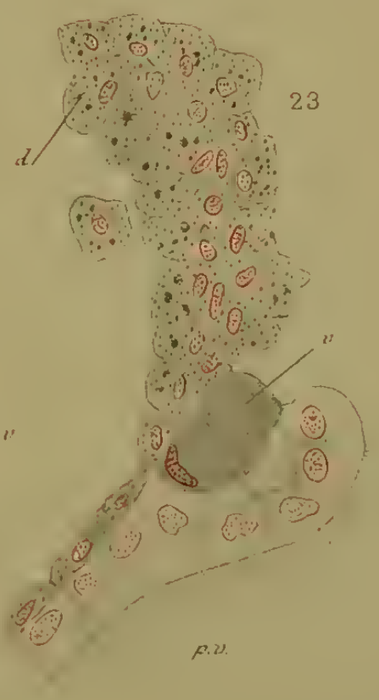


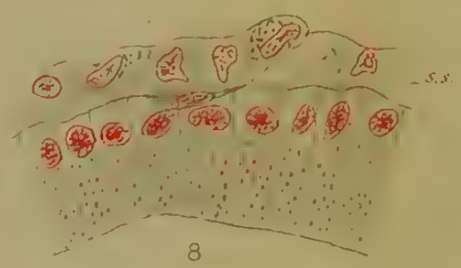


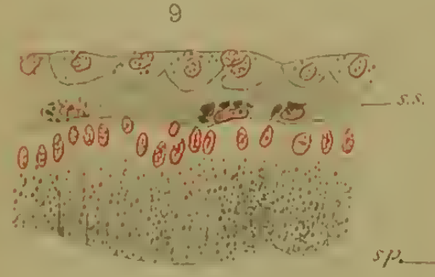


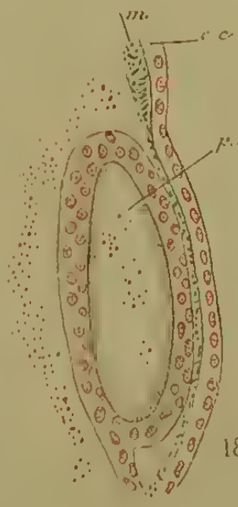


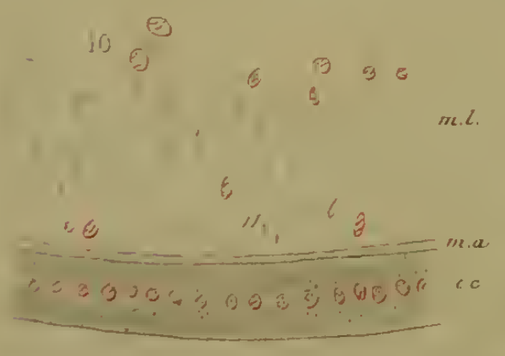












Imp A. Lafontaine & Fils, Paris.

L. Roussel, lith.

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

TABLE DES MATIÈRES

Préface 1

PREMIÈRE PARTIE. — Évolution de *Dodecaceria concharum* . . . 5

Chapitre préliminaire. — *Habitat. Mares à* Lithothamnion *de la Hague.* 5

Chapitre premier. — *Description générale des individus adultes.* . . 11

§ 1. — Forme A. 11
§ 2. — Forme B_2. 16
§ 3. — Forme C_2 22
§ 4. — Observations antérieures, extension géographique . . . 24

Chapitre II. — *Morphologie externe* 29

§ 1. — Morphologie générale de l'appareil sétigère. 30
§ 2. — Premiers stades du développement. 36
§ 3 — Étude des individus ayant moins de 15 sétigères 41
§ 4. — Étude des individus évoluant vers la forme A 48
§ 5. — Étude des individus B_1 évoluant vers la forme B_2. . . . 56
§ 6. — Étude des individus C_1 évoluant vers la forme C_2 . . . 62

Chapitre III. — *Transformations internes au cours du développement.* 67

§ 1. — Forme A 70
§ 2. — Forme B. 73
§ 3. — Forme C 90

Chapitre IV. — *Résumé et conclusions générales.* — *Rapports des diverses formes de* Dodecaceria. 96

DEUXIÈME PARTIE. — Les formes épitoques et les rapports des divers cirratuliens 107

Chapitre premier. — *Les genres dans la famille des Cirratuliens* . . 107

Chapitre II — *Genre* Heterocirrus 116
§ 1. — Étude particulière de *H. viridis* 116
§ 2. — Étude particulière de *H. caput-esocis* 122
§ 3. — Conclusions. 123

Chapitre III. — Les cas d'épitoquie fixée 126
§ 1. — Genre *Tharyx* 126
§ 2. — Genre *Chætozone* 127
§ 3. — Remarques sur *Macrochæta clavicornis* 130

Chapitre IV. — *Genre* Ctenodrilus 132

TROISIÈME PARTIE. — L'épitoquie et les phénomènes connexes chez les Annélides. 139

Chapitre premier. — *Les diverses formes épitoques actuellement connues* 141

Chapitre II. — *Les rapports de l'*épitoquie *ou* épigamie *avec la* schizogamie *et la* schizogénèse 155

Chapitre III. — *Les modifications internes des Annélides au moment de la maturité sexuelle* 162

Chapitre IV. — *Les divers cas d'adaptation des Annélides à la vie pélagique* 175

Chapitre V. — *La viviparité chez les Annélides polychètes* 17

Index bibliographique 185

Explication des planches 191

11 FEB. 99
BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

Lyon. — Imprimerie A. REY, 4, rue Gentil. — 1879

Librairie GAUTHIER-VILLARS, 55, quai des Grands-Augustins.

(Suite.)

Sur la représentation des courbes gauches algébriques, par L. Autonne, ingénieur des Ponts et Chaussées, maître de conférences à la Faculté des Sciences *(Fasc. 20)* 3 fr.

Sur le résidu électrique des condensateurs, par L. Houllevigue, maître de confér. à la Faculté des Sciences. *(Fasc. 32).* 3 fr.

Synthèse d'aldéhydes et d'acétones dans la série du naphtalène au moyen du chlorure d'aluminium, par L. Rousset, docteur ès sciences, chef des trav. de chimie génér. à la Faculté des Sciences *(Fasc. 30)* 3 fr.

Recherches expérimentales sur quelques actinomètres électro-chimiques, par H. Rigollot, docteur ès sciences, chef des travaux de physique à la Faculté des Sciences *(Fasc. 29)*. . . . . 5 fr.

Librairie J.-B. BAILLIÈRE et Fils, 19, rue Hautefeuille.

Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures, par E. Bataillon, professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Dijon, avec 6 pl. hors texte *(Fasc. 2)* 4 fr.

Anatomie et Physiologie comparées de la Pholade dactyle. Structure, locomotion, tact, olfaction, gustation, action dermatoptique, photogenie, avec une théorie générale des sensations, par le Dr Raphaël Dubois, professeur à la Faculté des Sciences, 68 fig. dans le texte et 15 pl. hors texte *(Fasc. 3)* . . . . . 18 fr.

Sur le pneumogastrique des oiseaux, par E. Couvreur, docteur ès sciences, chef des travaux de physiologie à la Faculté des Sciences, avec 3 planches hors texte et 40 figur. dans le texte *(Fasc. 4)* 4 fr.

Recherches sur la valeur morphologique des appendices superstaminaux de la fleur des Aristoloches, par Mlle A. Mayoux, élève de la Faculté des Sciences, avec 3 planches hors texte *(Fasc. 5)*. . . . . 4 fr.

Etude stratigraphique sur le Jurassique inférieur du Jura méridional, par Attale Riche, docteur ès sciences, chef des travaux de géologie, 2 pl. hors texte *(Fasc. 10)* 12 fr.

Etude expérimentale sur les propriétés attribuées à la tuberculine de M. Koch, faite au laboratoire de médecine expérimentale et comparée de la Faculté de Médecine, par M. le professeur Arloing, M. le Dr Rodet, agrégé, et M. le Dr Courmont, agrégé, avec 4 planches en couleurs *(Fasc. 11)* . . . . . 10 fr.

Histologie comparée des Ebénacées dans ses rapports avec la Morphologie et l'histoire généalogique de ces plantes, par Paul Parmentier, professeur de l'Université, avec 4 planch. hors texte *(Fasc. 12)* 4 fr.

Recherches sur la production et la localisation du Tanin chez les fruits comestibles fournis par la famille des Pomacées, par Mlle A. Mayoux, élève de la Faculté des Sciences, 2 pl. hors texte *(Fasc. 13)* 3 fr.

Etude sur le Bilharzia hæmatobia et la Bilharziose, par M. Lortet, doyen de la Faculté de médecine, et M. Vialleton, professeur à la Faculté de médecine de l'Université de Montpellier, 8 pl. hors texte et 8 figures dans le texte. *(Fasc. 16).* 10 fr.

La Botanique à Lyon avant la Révolution et l'histoire du Jardin botanique municipal de cette ville, par M. Gérard, professeur à la Faculté des Sciences, avec 9 fig. dans le texte et 1 pl. hors texte *(Fasc. 23)* 3 fr. 50

Physiologie comparée de la Marmotte, par Raphaël Dubois, professeur à la Faculté des Sciences, avec 119 fig. et 125 planches hors texte *(Fasc. 25)*. . . . . 15 fr.

Etudes sur les terrains tertiaires du Dauphiné, de la Savoie, et de la Suisse occidentale, par H. Douxami, docteur ès sciences, professeur au Lycée de Lyon. 1 vol. in-8° avec 6 planches hors texte et 31 figures *(Fasc. 27)* . . . . . 6 fr.

Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux, par J.-M. Soum, docteur ès sciences, professeur au Lycée de Bordeaux. 1 vol. in-8° avec 40 figures dans le texte *(Fasc. 28)* . . . 3 fr. 50

Résultats scientifiques de la campagne du Caudan dans le golfe de Gascogne (août-septembre 1895), par R. Kœhler, professeur de zoologie à la Faculté des Sciences *(Fasc. 26)*

Fascicule I. 1 vol. in-8° avec 6 pl. . 6 fr.
Fascicule II. 1 vol. in-8° avec 11 pl. 6 fr.
Fascicule III. 1 vol. in-8° avec 21 pl. 20 fr.

Anatomie pathologique du système lymphatique dans la sphère des néoplasmes malins, par le Dr C. Regaud, chef des travaux, et le Dr F. Barjon, préparateur d'anatomie générale et d'histologie à la Faculté de médecine (Mémoire couronné par l'Académie de médecine), avec 4 pl. hors texte *(Fasc. 34)* . . . . . 5 fr.

Recherches stratigraphiques et paléontologiques dans le Bas-Languedoc, par Frédéric Roman, docteur ès sciences, préparateur de géologie à la Faculté, avec 40 figures dans le texte et 9 planches hors texte *(Fasc. 34)* . . . . . 8 fr.

Étude du champ électrique de l'Atmosphère, par Georges Le Cadet, docteur ès sciences, assistant à l'Observatoire de Lyon, 3 fig. et 10 pl. dans le texte *(Fasc. 35)* 6 fr

Les formes Épitoques et l'Évolution des Cirratuliens, par Maurice Caullery, maître de confér. à la Faculté des Sciences et Félix Mesnil, chef de Labor. à l'Instit. Pasteur, 6 pl. hors texte *(Fasc. 39)* 7 fr. 50

Lyon. — Imprimerie A. Rey, 4, rue Gentil. — 18799