



OAK ST. HDSE

**THE UNIVERSITY
OF ILLINOIS**

LIBRARY

570.5

BU

V.49-50

NATURAL
HISTORY

BIOLOGY

the
A
due

Return this book on or before
Latest Date stamped below.
charge is made on all overdu
books.

U. of I. Library

SE 1 1942

MAY 26 1947

MAY 11 1948

DEC 1 - 1948

JAN 29 1951

JUL 13 1955

JUL 24 1956

JAN 16 1970

MAY 20 1971

MAR 01 1979



Comité de rédaction :

L. BLARINGHEM (Paris).

G. BOHN (Paris).

M. CAULLERY (Paris).

CH. JULIN (Liège).

F. MESNIL (Paris).

P. PELSENEER (Gand).

CH. PÉREZ (Paris).

ET. RABAUD (Paris).

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

TOME I.



PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm
Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Co, Soho-Square, 37.

Digitized by the Internet Archive
in 2018 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign

<https://archive.org/details/bulletinbiologiq4950univ>

TABLE

TRAVAUX ORIGINAUX

BEQUAERT (J.) (V. RODHAIN).	
BRÖLEMANN (H. W). — Une monstruosité chez un Myriapode (<i>Schizophyllum sabulosum</i> L.) (7 fig. dans le texte)	277
HERLANT (MAURICE). — Le mécanisme de la parthénogenèse expérimentale chez les Amphibiens et les Echinodermes	381
KEILIN (ANITA). — Etude embryologique d'un monstre double Monocéphalien (11 fig. dans le texte et pl. I).	36
LAMEERE (AUG.). — Contributions à la connaissance des Dicyé- mides (24 fig. dans le texte)	1
MASSART (JEAN). — Pourquoi les graines ne germent pas dans les fruits charnus (avec 2 tableaux).	167
PICARD (F.). — Sur quelques Laboulbéniales d'Europe (pl. VI).	440
RABAUD (ETIENNE). — Les chenilles parasitées de <i>Zygæna occi- tanica</i> VILL	204
RABAUD (ETIENNE). — Essai sur la vie et la mort des espèces	287
RODHAIN (J.) et BEQUAËRT (J.). — Matériaux pour une étude monographique des Diptères parasites de l'Afrique. — II. Révision des OEstrinæ du continent africain (30 fig. dans le texte et pl. II)	33
ROUBAUD (E). — Observations biologiques sur <i>Nasonia brevi- cornis</i> . Chalcidide parasite des pupes de Muscides	425
SELYS-LONGCHAMPS (MARC DE). — Sur le bourgeonnement des Polystyélinés (23 fig. dans le texte et pl. IV et V)	170
TABLE GÉNÉRALE DES TOMES XLI à L.	

Le tome L a été publié en 3 fascicules sortis
de presse aux dates ci-après :

- FASCICULE 1-2 (pages 1 à 166) 25 nov. 1916.
- FASCICULE 3 (pages 167 à 286) 10 févr. 1917.
- FASCICULE 4 (pages 287 à 471) 30 juin 1917.

Aug. LAMEERE

Professeur à l'Université de Bruxelles.

CONTRIBUTIONS A LA CONNAISSANCE

DES DICYÉMIDES

AVANT-PROPOS

En 1914, Mme Jacques ERRERA mit généreusement à la disposition de l'Université de Bruxelles une stalle à la station biologique de Roscoff. Cette stalle a été dénommée en souvenir du fils tant regretté de la donatrice, le savant botaniste qui fut mon maître et mon collègue, stalle Leo ERRERA.

Avec l'agrément de M. le Professeur Yves DELAGE, l'Université de Bruxelles me désigna ainsi que mes collègues M. BRACHET et M. Marc de SELYS LONGCHAMPS pour aller à Roscoff: j'arrivai au laboratoire le 21 juillet, dans l'intention d'y étudier les Dicyémides, cette énigme capitale de la Zoologie.

Surpris par la guerre et mis dans l'impossibilité de rentrer en Belgique avec ma famille, je séjournai à Roscoff jusqu'en novembre; alors se produisit spontanément une manifestation émouvante de la confraternité et de la sincérité des sentiments des savants français: les professeurs bruxellois, ayant épuisé leurs ressources, furent appelés à Paris où les autorités scientifiques s'ingénierent, avec une bonté touchante et une noble délicatesse, à nous placer dans des conditions matérielles et morales qui en des temps moins amers nous auraient fait oublier l'exil.

Pour ma part, ne voulant parler ici que des interventions relatives à la continuation de mes travaux, je trouvai un asile scientifique réconfortant au Muséum national d'Histoire naturelle, dans le laboratoire d'Entomologie de M. le Professeur BOUVIER: j'y poursuivis mes recherches sur les Prionides et je fis un cours sur les Sociétés animales.

L'Académie des Sciences de Paris m'alloua alors une subvention sur le fonds Roland BONAPARTE pour me permettre de repren-

dre l'étude des Dicyémides, et je fis un nouveau séjour à Roscoff, du 20 juillet au 24 septembre 1915.

Entre temps, M. le Professeur CAULLERY, qui avait été le premier avec M. le Professeur YVES DELAGE à s'intéresser en 1914 au sort des naturalistes belges exilés à Roscoff, avait obtenu en ma faveur de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris une bourse sur le fonds COMMERCY. M. CAULLERY m'accueillit à partir du 1^{er} octobre 1915 au Laboratoire d'évolution des Êtres organisés fondé par GIARD et qu'il dirige, assisté de M. BORDAGE. C'est dans ce milieu, où l'ardeur pour la science s'allie à l'esprit critique le plus affiné, que j'ai mis sur pied le présent mémoire.

Grâce à l'amabilité de M. DELAGE, j'ai pu faire encore plusieurs voyages à Roscoff en 1916.

Au moment où j'écris ces lignes, la guerre n'est point terminée : le moment n'est pas encore venu pour les Belges de pouvoir témoigner à la France la gratitude qu'ils lui ont vouée ; je dirai simplement que toutes les marques de bienveillance dont j'ai été l'objet m'ont profondément ému, et surtout par la manière dont elles m'ont été prodiguées.

Paris, le 1^{er} juillet 1916.

INTRODUCTION

Matériel. — J'ai pu étudier à Roscoff les Dicyémides de la Seiche (*Sepia officinalis* L.) et du Poulpe (*Octopus vulgaris* L.).

Trois Dicyémides ont été observés jusqu'ici dans *Sepia officinalis* L. : deux Dicyémides proprement dits, *Dicyema truncatum* WHITM. et *Dicyemenea gracile* WAGENER, et un Hétérocyémide, *Microcyema vespa* Ed. van BENED.

J'ai trouvé à Roscoff en abondance dans toutes les Seiches le *Dicyema truncatum* WHITM., mais je n'ai jamais rencontré le *Dicyemenea gracile* WAGENER qui se présente assez souvent avec le premier dans les Seiches de la Méditerranée.

Par contre, le *Microcyema vespa* que Ed. van BENEDEN n'a vu que quatre fois, dans des Seiches de la Méditerranée, et sur lequel il n'a pu donner que des renseignements très incomplets, est commun à Roscoff.

De l'*Octopus vulgaris* L. on connaît un Dicyémide proprement dit, *Dicyema typus* Ed. van BENED., et un Hétérocyémide, *Conocyema polymorpha* Ed. van BENED. Tous les Poulpes de Roscoff renferment le *Dicyema*, mais je n'ai jamais observé le *Conocyema*.

Je n'ai rencontré à Roscoff de Dicyémides ni dans *Sepiola atlantica* d'ORB. ni dans *Loligo vulgaris* LAM.

Procédés. — Outre l'examen des Dicyémides vivants, j'ai utilisé principalement des frottis faits en passant sur des lamelles ou des lames des morceaux de reins de Céphalopodes fraîchement tués. Je me suis servi également de coupes d'embryons de Seiche, de Seiches très jeunes ou de fragments de reins de Seiche et de Poulpe ; je dois ces coupes à l'amabilité de mon assistant, M. Marc de SÉLYS LONGCHAMPS ; bien que moins favorables que les frottis pour l'étude de la structure des Dicyémides, elles présentent cependant une certaine utilité, notamment pour établir la localisation des parasites dans l'hôte.

Comme fixateurs, j'ai employé l'acide osmique, le liquide de Flemming, le formol acétique et le liquide de Bouin (solution saturée d'acide picrique, 75 c³, formol, 20 c³, acide acétique, 5 c³), ce dernier réactif étant le plus avantageux.

Comme colorants, j'ai utilisé avec plus ou moins de succès le carmin boracique, l'hématoxyline de Delafield et surtout l'hématoxyline au fer de Heidenhain.

Les meilleurs résultats ont été obtenus au moyen du liquide de Bouin et de l'hématoxyline au fer avec un peu d'éosine.

Le carmin acétique, employé directement ou après l'action de l'acide osmique en vapeurs, donne des préparations qui ne se conservent malheureusement pas, mais qui sont très recommandables comme procédé d'investigation rapide.

Je me suis servi d'un excellent objectif à immersion homogène 1,15 de Stiassnie, mis à ma disposition par M. le Professeur CAULLERY.

Bibliographie. — Un exposé complet de nos connaissances sur les Dicyémides et la liste des travaux consacrés à ces organismes se trouvent dans le *Traité de Zoologie concrète* de DELAGE et HÉROUARD, t. II, 1^{re} partie, 1899; depuis la publication de cet ouvrage, un seul mémoire a paru sur la question : M. HARTMANN. *Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden* (Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique, nouvelle série, collection in-4^o, t. I, 1906).

Récemment j'ai présenté à l'Académie des Sciences de Paris deux notes préliminaires qui ont été insérées dans les Comptes rendus : *Le mâle des Dicyémides* (t. CLIX, 1914, p. 667) : *Une phase nouvelle des Dicyémides* (t. CLXIII, 1916, p. 16).

PREMIÈRE PARTIE

I. — Une phase nouvelle du <i>Dicyema truncatum</i>	5
II. — Les premières phases du <i>Microcyema vespa</i>	16
III. — Signification de la cellule axiale	31

I. — UNE PHASE NOUVELLE DU *DICYEMA TRUNCATUM*.

Les auteurs ont pensé jusqu'ici que le premier stade du cycle biologique des Dicyémides était l'individu nématogène primaire ; HARTMANN admet même, mais sans preuves à l'appui, que l'infection est produite par l'arrivée dans le Céphalopode d'un nématogène primaire qui proviendrait d'un œuf fécondé du nématogène secondaire et qui, supportant l'eau de mer, émigrerait.

Si l'on s'adresse en effet, comme l'ont fait antérieurement la plupart des naturalistes qui se sont occupés des Dicyémides, à des Céphalopodes déjà âgés de quelques mois, l'on constate que le premier stade observable est le nématogène primaire. HARTMANN a cependant eu à sa disposition des Seiches n'ayant que 2 cm. de longueur, mais il prétend n'y avoir trouvé que des nématogènes primaires.

Des coupes faites dans des embryons de Seiche prêts à éclore, ou dans de très jeunes Seiches sorties de l'œuf dans un aquarium et qui avaient nagé pendant quelques jours, ne m'ont montré dans aucun organe des traces de Dicyémides.

Par contre, de toutes jeunes Seiches, pêchées dans la baie de Penpoull le 7 septembre 1913 au moyen de la senne, et sacrifiées le lendemain, avaient dans les sacs rénaux des individus du *Dicyema truncatum* et surtout du *Microcyema vespa*, les autres organes n'en contenant pas.

Les Seiches les plus petites que j'ai eues à ma disposition avaient une coquille longue de 1 cm. Des coupes et des frottis des organes urinaires ne renferment comme représentants du *Dicyema truncatum* ni infusoriformes ni même de nématogènes primaires, mais bien des individus appartenant à une phase nouvelle précédant dans le cycle biologique le nématogène primaire auquel elle donne naissance.

J'appellerai *larve* la forme la plus simple que j'ai observée ; cette larve qui est très probablement l'agent d'infection du Céphalopode, se transforme directement en un individu que je nommerai *nématogène fondateur*, très différent, ainsi qu'on va le voir, du nématogène primaire qu'il engendre.

Pour bien faire saisir ces différences, je crois devoir rappeler ici les caractères très spéciaux du nématogène primaire du *Dicyema truncatum* tels que les a parfaitement définis WHITMAN.

Outre l'unique cellule axiale, qui ne renferme encore qu'une cellule germe à la naissance de l'individu, le corps offre 22 cellules périphériques dont 8 cellules polaires, 2 cellules parapolaires et 2 cellules granuleuses terminales piriformes (fig. 1).

Les deux cellules parapolaires forment la plus grande partie de la tête, qui est largement tronquée, la coiffe polaire faisant à peine saillie et étant perpendiculaire à l'axe, de telle sorte qu'il est impossible dans cette espèce de distinguer la face ventrale de la face dorsale.

Dans la coiffe polaire (fig. 2), les quatre cellules propolaires, sensiblement égales, sont beaucoup plus petites que les quatre cellules métapolaires ; celles-ci alternent avec les cellules propolaires, contrairement à ce que l'on observe chez les autres *Dicyema*, où deux cellules métapolaires sont dorsales et les deux autres ventrales, comme dans la couronne propolaire.

Dans le nématogène embryonnaire ou jeune, la coiffe polaire est conique et saillante, c'est-à-dire qu'elle offre temporairement une disposition qui est permanente dans les autres espèces de *Dicyema*.

A. Larve. — C'est un petit organisme entièrement cilié de 70 μ de longueur et large de 20 μ , ressemblant comme aspect au nématogène primaire qui vient de naître. Il nage vivement et en tournoyant dans le liquide urinaire ; j'ai vu également la phase correspondante du *Microcyema vespa*, que je ferai con-

naître dans le deuxième chapitre de ce travail, libre dans le sac rénal.

Cette larve est formée de *trois cellules axiales* et de **28 cellules périphériques** (fig. 3).

Les trois cellules axiales sont placées l'une derrière l'autre,

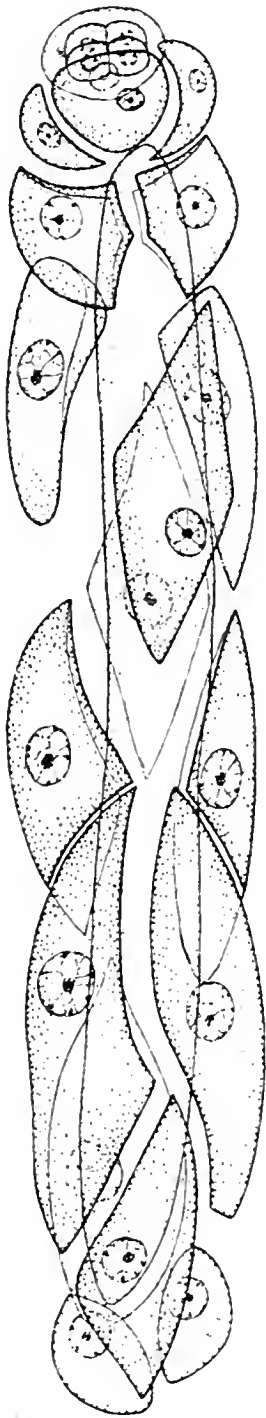


Fig. 1. — *Dicyema truncatum*, jeune nématogène primaire, montrant les 22 cellules périphériques dissociées par les réactifs et la cellule axiale, dont le contenu n'est pas représenté. — G. : 900.

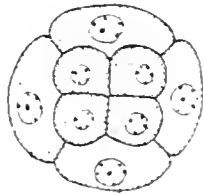


Fig. 2. — *Dicyema truncatum*, coiffe polaire du nématogène primaire. — G. : 1000.

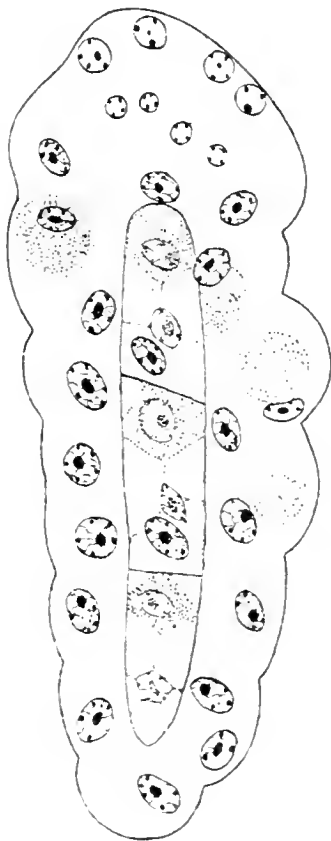


Fig. 3. — *Dicyema truncatum*, larve montrant les 28 noyaux périphériques et les trois cellules axiales. — G. : 1000.

leur ensemble formant un boyau allongé, terminé de part et d'autre par une extrémité arrondie. La cellule qui est au milieu

est séparée des cellules terminales par une cloison transversale double (les réactifs écartent parfois les deux parois accolées), qui continue la membrane séparant ces cellules des cellules périphériques.

Ces trois cellules axiales, semblables et égales, sont vacuolisées, et elles offrent des travées sarcodiques comme la cellule axiale unique observée jusqu'ici chez les individus vermiformes des *Dicyémides*.

Chacune d'elles présente un noyau et une cellule germe, celle-ci étant située en avant du noyau, auquel elle est rattachée par une travée sarcodique.

Le noyau des cellules axiales est identique au noyau de la cellule axiale unique du nématogène primaire ; il est entouré d'une mince couche de sarcode rattachée elle-même par des travées à la mince couche sarcodique périphérique ; il renferme un gros caryosome un peu ovoïde, et, contre sa membrane, se voient quelques granulations chromatiques plus ou moins fortes.

La cellule germe de chacune des cellules axiales est grande : elle est polyédrique, et elle occupe toute la largeur de la cellule axiale, dont elle touche l'extrémité antérieure, remplissant même entièrement celle-ci parfois ; le sarcode est plus ou moins granuleux ; le noyau, à peu près de même grandeur que celui de la cellule axiale, a la même constitution, le caryosome étant plus arrondi et les granulations chromatiques périphériques moins fortes.

Les cellules périphériques sont au nombre de 28, et non de 22 comme dans le nématogène primaire ; on distingue huit cellules polaires, deux cellules parapolaires et six cellules correspondant à chacune des trois cellules axiales, ces cellules étant disposées en hélice comme chez tous les *Dicyema* (fig. 4).

La coiffe polaire est conique et saillante, comme dans un jeune nématogène, et elle offre tous les caractères de celle du *Dicyema truncatum*. Les noyaux de ses huit cellules sont plus petits que ceux des autres cellules périphériques, et les noyaux des quatre cellules propolaires sont encore plus petits, et moins riches en chromatine, que ceux des quatre cellules métapolaires ; celles-ci alternent avec les autres.

Les deux cellules parapolaires ne se distinguent guère à ce stade des 18 cellules du tronc : elles ont les mêmes noyaux que

celles-ci, c'est-à-dire des noyaux ressemblant à ceux des cellules axiales, mais à contours moins définis, et à granulations chromatiques périphériques moins fortes.

Mais, alors que chez le nématogène primaire les deux cellules parapolaires, qui sont latérales, se touchent dorsalement et ventralement sur une certaine étendue, comme chez tous les Dicyémides, dans cette larve il y a une cellule du tronc qui sépare com-

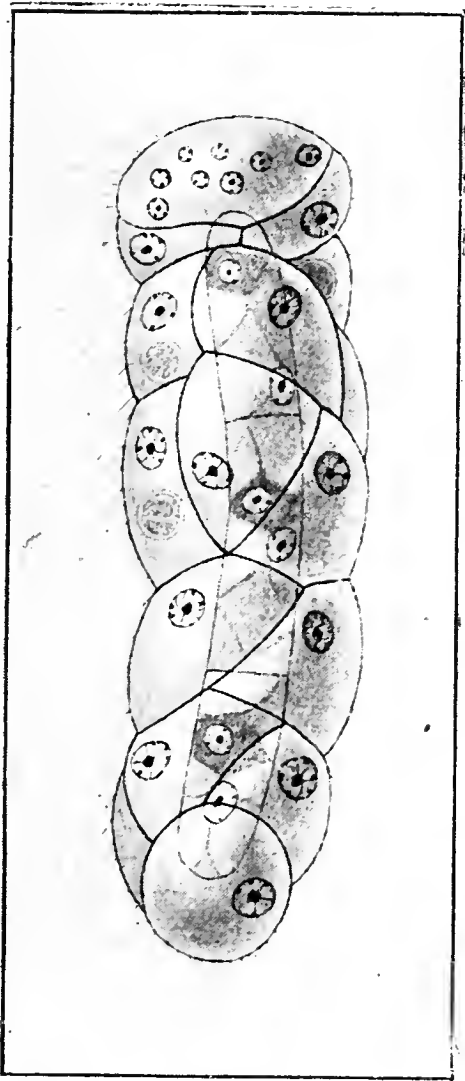


Fig. 4. — *Dicyema truncatum*, larve vue par la face ventrale. — G. : 4000.

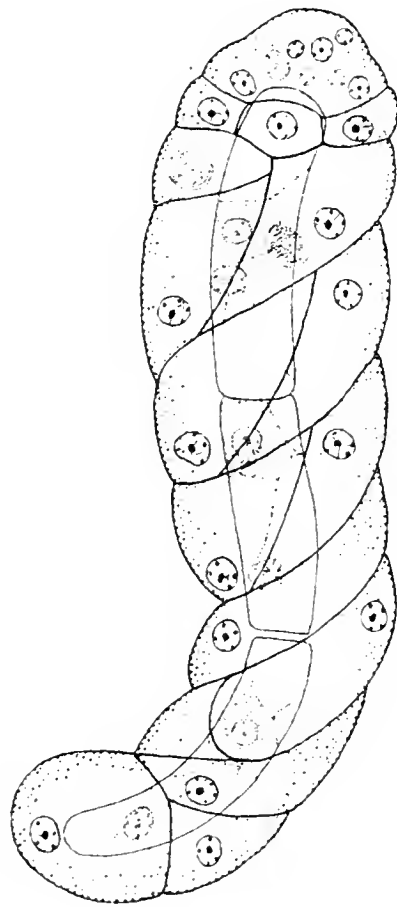


Fig. 5. — *Dicyema truncatum*, larve vue par la face dorsale, montrant les trois cellules parapolaires. — G. : 4000.

plètement sur unedes faces les deux cellules parapolaires, et qui atteint la coiffe polaire (fig. 5). Cette cellule est assez large, et elle est en contact en arrière avec deux cellules du tronc ; son noyau est situé au même niveau transversal que celui des cellules parapolaires. C'est en quelque sorte une troisième cellule parapolaire, et, comme chez les autres Dicyémides l'on est convenu d'appeler dorsale la face du corps où les cellules du tronc occupent une position plus avancée, nous pouvons considérer

cette cellule comme dorsale, la larve offrant une symétrie bilatérale que ne possède pas le nématogène primaire du *Dicyema truncatum*.

En outre, le corps se termine, non par deux cellules granuleuses, comme dans le nématogène primaire, mais par une cellule granuleuse unique, dans laquelle est enchassée l'extrémité de la dernière cellule axiale.

Enfin, l'on trouve constamment quatre cellules périphériques situées immédiatement en arrière des cellules parapolaires qui sont boursoufflées : elles renferment, dans une vacuole, un gros corpuscule sphérique, que je considère comme constituant une réserve alimentaire, car ces productions disparaissent peu à peu et ne se retrouvent plus dans le nématogène fondateur ; dans ces

corpuscules l'on observe assez souvent un ou plusieurs grains d'une substance que les réactifs colorent comme la chromatine.

Des cils vibratiles qui recouvrent l'organisme, ceux qui procèdent des cellules polaires sont dirigés en avant, tous les autres en arrière, comme dans tous les individus vermiformes des Dicyémides.

J'ai vu cette larve dans toutes les Seiches dont la coquille était longue de 1 cm. Un exemplaire s'en est encore trouvé dans une Seiche dont la coquille avait déjà atteint une longueur de 2 cm. Les Seiches plus âgées ne m'en ont jamais montré.

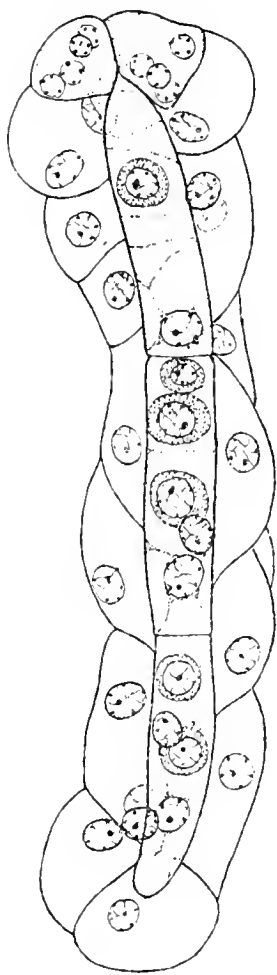


Fig. 6.— *Dicyema truncatum*, passage entre la larve et le nématogène fondateur. — G. : 1000.

B. Nématogène fondateur. — La larve que je viens de décrire se transforme directement, comme un embryon vermiforme devient un nématogène primaire ou un rhombogène, en le nématogène fondateur. La figure 6 représente un stade de transition : la coiffe polaire est encore saillante, mais les corpuscules de

réserve ont déjà disparu. C'est probablement un peu avant ce moment que l'organisme se fixe par la tête à l'épithélium rénal.

Le nématogène fondateur (fig. 7) a l'aspect général du néma-

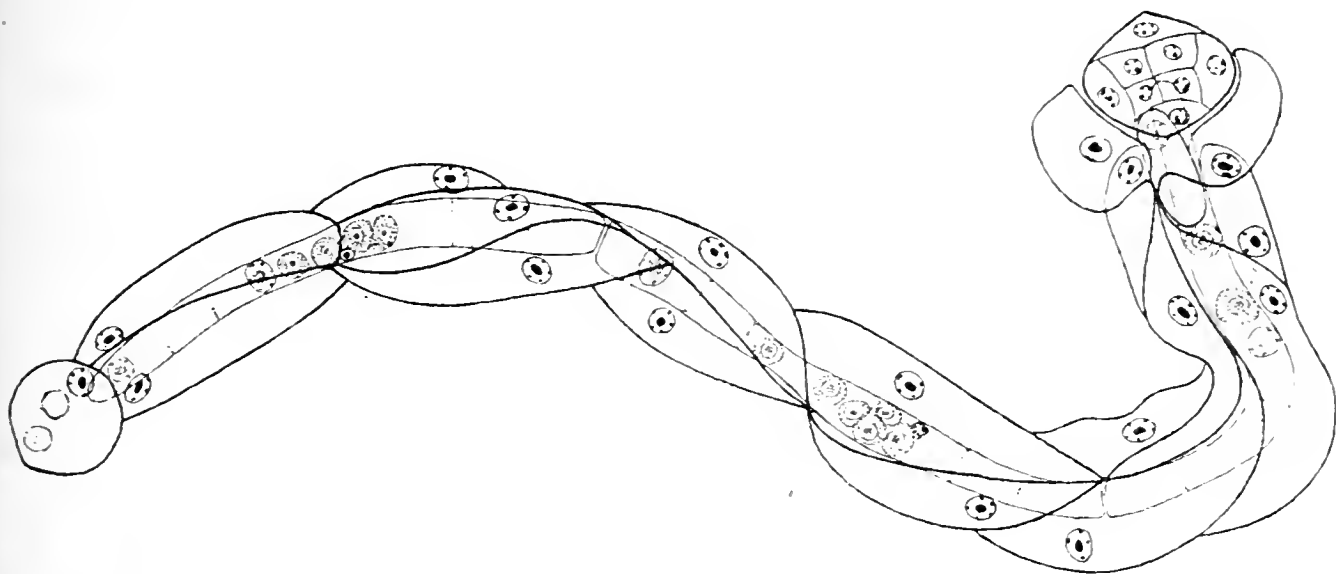


Fig. 7. — *Dicyema truncatum*, nématogène fondateur vu par la face ventrale. — G. : 600.

togène primaire adulte dont il montre la coiffe polaire si caractéristique ; mais il diffère complètement du nématogène primaire par les caractères qu'il tient de la larve : il a trois cellules axiales, 28 cellules périphériques au lieu de 22, et une seule cellule terminale granuleuse qui se charge d'inclusions résiduelles.

La tête (fig. 8) offre, comme celle de la larve, une troisième cellule parapolaire interposée entre les deux cellules parapolaires ordinaires : cette cellule, qui était large et courte dans la larve, est devenue assez étroite, ovulaire et plus longue que les deux autres cellules parapolaires, dont elle est séparée en arrière par les deux cellules périphériques qui lui étaient adjacentes dans la larve.

Celle-ci s'est donc allongée, et ses cellules se sont agrandies, en même temps que leurs noyaux, phénomène identique à celui qui caractérise le passage à l'état adulte d'un embryon vermiforme.

Leur croissance terminée, les nématogènes fondateurs peuvent atteindre une longueur de 300 μ , taille moindre par conséquent

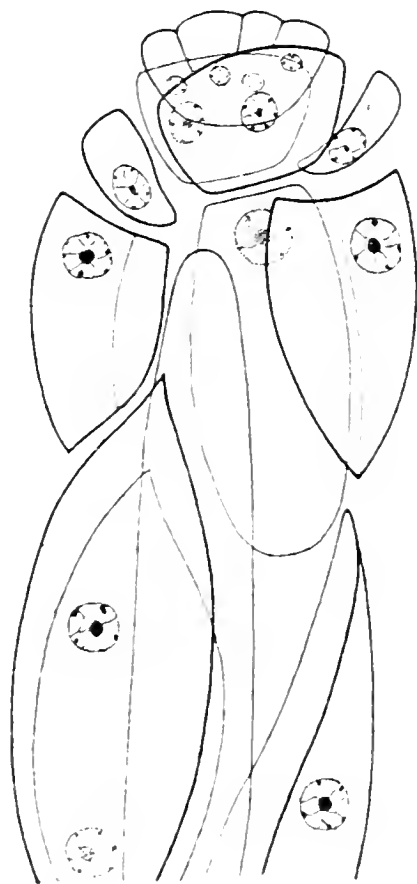


Fig. 8. — *Dicyema truncatum*, tête du nématogène fondateur, montrant les trois cellules parapolaires. G. : 1000.

que celle des nématogènes primaires qui mesurent jusqu'à 750 μ .

Les trois cellules axiales du nématogène fondateur conservent leur individualité ; dans chacune d'elles la cellule germe primitive s'est multipliée, et l'organisme montre trois groupes de germes qui évoluent en embryons vermiformes (fig. 9).

Il y a un remarquable synchronisme dans l'évolution des trois

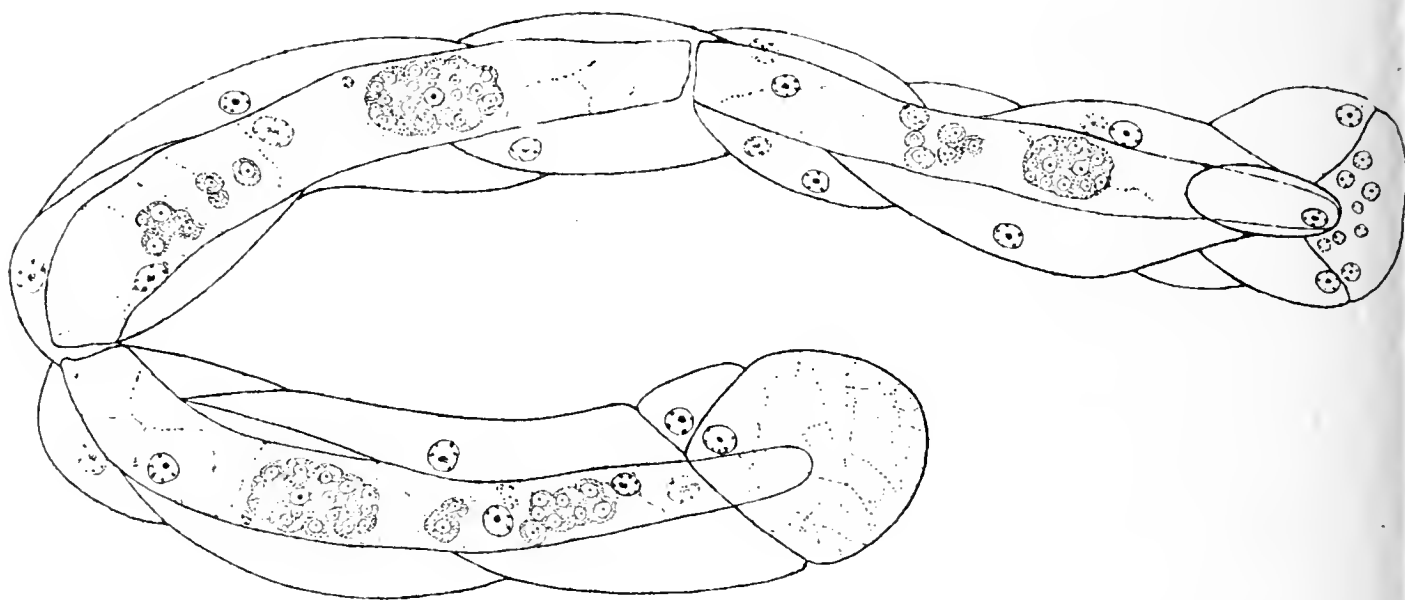


Fig. 9. — *Dicyema truncatum*, nématogène fondateur vu par la face dorsale. — G. : 600.

groupes d'embryons, mais assez souvent l'on constate que les embryons de la cellule axiale antérieure sont en retard par rapport à ceux des deux autres cellules axiales.

Le développement de ces embryons est absolument le même que celui des embryons que produisent les nématogènes primaires : très souvent notamment l'on trouve à côté d'eux un petit corpuscule chromatique résiduel tout à fait analogue à celui que l'on voit fréquemment aussi près des embryons dans les nématogènes primaires, et dont HARTMANN a décrit la formation.

Lorsque les embryons que renferme le nématogène fondateur ont terminé leur évolution, l'on voit qu'ils ont une cellule axiale et 22 cellules périphériques, dont deux cellules terminales et deux cellules parapolaires, c'est-à-dire qu'ils sont identiques aux embryons à terme du nématogène primaire (fig. 10).

Je n'ai jamais constaté dans les nématogènes fondateurs d'embryons ayant la structure de la larve décrite ci-dessus ;

celle-ci ne provient donc pas d'un autre nématogène fondateur, et le nématogène fondateur n'offre qu'une seule génération. en opposition avec le nématogène primaire qui présente de nombreuses générations successives.

Les jeunes Seiches de la baie de Penpoull pêchées le 7 septembre avaient une coquille dont la longueur variait de 10 à 22 mm. : toutes renfermaient un certain nombre de nématogènes fondateurs, ceux-ci d'autant plus développés que la taille de l'hôte était plus forte ; les plus petites Seiches ne montraient pas encore de nématogènes primaires, tandis que ceux-ci commençaient à être nombreux dans les individus les plus grands.

Je n'ai pas eu à ma disposition de Seiches d'une taille intermédiaire entre celles dont la coquille a 22 mm. et celles dont la coquille a 55 mm. de long. Ces dernières ne renfermaient plus de larves ni de nématogènes fondateurs, pas plus d'ailleurs que toutes les Seiches plus âgées, qu'elles aient été pêchées en juin, en juillet, en août, en septembre ou en octobre. Deux exceptions se sont pourtant présentées. J'ai trouvé dans un frottis des reins d'une Seiche dont la coquille avait 8 cm. et qui avait été pêchée et sacrifiée à Roscoff à la fin de juillet, l'exemplaire représenté dans la figure 6 : il semble être seul dans la préparation au milieu d'innombrables nématogènes primaires. En outre dans un frottis de Seiche pêchée le 24 août et sacrifiée immédiatement (la coquille avait 13 cm.), j'ai vu un grand nématogène fondateur bourré d'embryons.

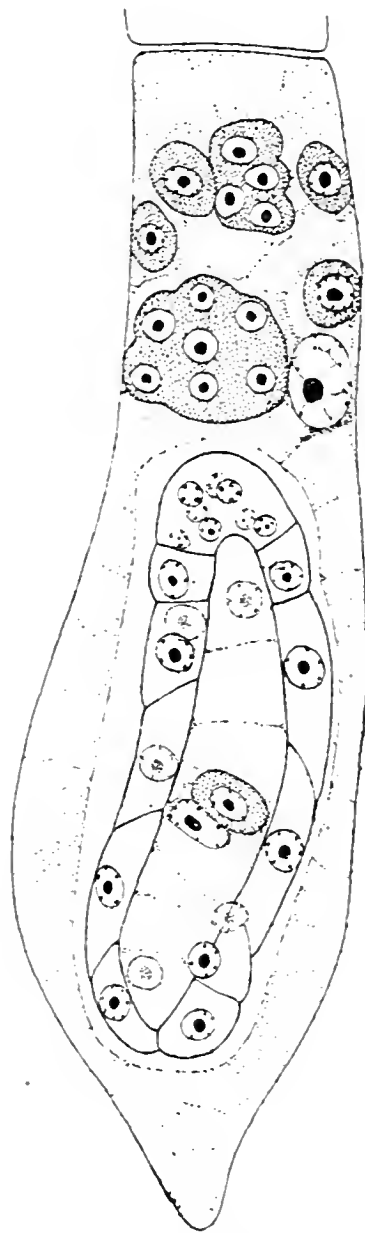


Fig. 10. — *Dicyema truncatum*. cellule axiale postérieure d'un nématogène fondateur montrant un embryon de nématogène primaire complètement développé. — G. : 1000.

C. Considérations générales. — 1. — Dans le cycle biologique

du *Dicyema truncatum*, le nématogène primaire est précédé d'une phase constituée par une génération unique d'un individu, le nématogène fondateur, qui résulte de la transformation directe d'une larve émigrante : il est évident que le point de départ de l'infection de la Seiche est l'arrivée dans les sacs rénaux de celle-ci, en plus ou moins grand nombre, de cette larve à trois cellules axiales. Ce n'est donc ni l'infusoriforme ni le nématogène primaire issu d'un nématogène secondaire qui sont l'agent de transmission du parasite au Céphalopode.

La larve pénétrerait dans les Seiches très jeunes, vraisemblablement par les orifices rénaux, et exceptionnellement dans les Seiches plus âgées déjà infectées depuis longtemps.

L'époque de son apparition à Roscoff coïncide avec celle de l'éclosion des œufs de l'hôte.

2. — D'où provient cette larve ? Deux hypothèses sont possibles : ou bien elle est produite dans des Seiches âgées ou bien elle est sortie d'un hôte différent.

Dans la première hypothèse, la larve doit être engendrée par une forme qui émigrerait du rein dans un autre organe du Céphalopode, car je ne l'ai jamais vue prendre naissance aux dépens de parasites des reins même chez des Seiches de grande taille, et il serait d'ailleurs impossible, s'il en était ainsi, que les savants qui ont étudié les Dicyémides ne l'aient pas aperçue.

Dans la seconde hypothèse, la forme qui produit la larve doit quitter les reins du Céphalopode et nager vers l'autre hôte.

Entre ces deux alternatives, il nous est difficile de décider actuellement d'une manière absolument certaine.

Remarquons seulement que la larve est dépourvue de tout appareil de perforation ; de plus elle est bien équipée pour nager, vu ses longs cils vibratiles ; enfin, si j'interprète correctement comme étant des substances de réserve les gros corpuscules dont certaines de ses cellules périphériques sont chargées, corpuscules qui disparaissent peu de temps après sa pénétration dans les reins du Céphalopode, nous voyons qu'elle a de quoi supporter un jeûne plus ou moins prolongé ; elle doit donc venir de loin, et je serais porté à supposer l'existence d'un hôte intermédiaire.

3. — Les nématogènes fondateurs n'ont qu'une existence

éphémère, puisque ils sont rapidement remplacés par des nématogènes primaires : ils n'ont qu'une seule cellule granuleuse où s'amassent les résidus de l'alimentation, tandis que les nématogènes primaires en ont deux.

4. — L'existence d'une 3^e cellule parapolaire dans la larve et dans le nématogène fondateur nous permet peut être de comprendre l'origine du genre *Dicyemenea* WHITM. L'on sait en effet que les *Dicyema* ont quatre cellules métapolaires, tandis que les *Dicyemenea* en ont cinq, dont une dorsale. Il est permis de supposer qu'une cellule du tronc après avoir progressé dorsalement vers l'avant pour constituer une 3^e cellule parapolaire, progresse encore davantage dans le même sens et soit finalement incorporée à la couronne métapolaire. L'embryogénie seule pourrait trancher cette question.

5. — La larve et le nématogène fondateur du *Dicyema truncatum* ont 28 cellules périphériques tandis que le nématogène primaire n'en a plus que 22. Si nous défalquons les 8 cellules polaires et les 2 cellules parapolaires ordinaires, il nous reste 18 et 12 cellules, six cellules périphériques correspondant à chacune des trois cellules axiales dans le premier cas, et douze à l'unique cellule axiale dans le second. Je me contente de faire cette remarque, ne voyant pas pour le moment si le fait a une valeur morphologique.

6. — Les trois cellules axiales de la larve et du nématogène fondateur dérivent vraisemblablement d'une cellule unique qui s'est divisée en deux, l'une des cellules filles ayant encore subi une bipartition. Le fait que la cellule antérieure est souvent en retard dans le développement de ses embryons sur les autres, qui montrent au contraire presque toujours un remarquable synchronisme, semble indiquer que la cellule antérieure est la cellule tante, tandis que les cellules postérieures seraient les cellules sœurs.

La présence de ces trois cellules axiales triple la production de nouveaux individus, et assure une multiplication plus rapide du parasite dans son hôte au début de l'infection.

7. — L'existence de trois cellules internes dans la larve et dans le nématogène fondateur établit évidemment un rapprochement entre les Dicyémides et les Orthonectides, ceux-ci ayant toujours plusieurs cellules internes, tandis que jusqu'ici les

Dicyémides, à part l'infusoriforme, n'en montraient qu'une.

8. — Cette larve des Dicyémides, que nous allons retrouver avec des caractères identiques chez *Microcyema vespa*, ne correspond ni comme structure générale ni comme évolution à celle des Orthonectides : elle ressemble plutôt à une femelle d'Orthonectide, ce qui laisse supposer que nous ne connaissons que la seconde partie de l'histoire des Dicyémides : il est possible qu'il y ait dans un premier hôte inconnu une succession de phases analogues à celles des Orthonectides, et que tout ce que nous observons de la vie du parasite dans le Céphalopode soit un épiphénomène intercalé dans le cycle biologique originel.

II. — LES PREMIÈRES PHASES DU *MICROCYEMA VESPA*.

WAGENER avait observé dans les reins de *Sepia officinalis* de la Méditerranée de très petits organismes qu'il avait considérés comme étant les embryons infusoriformes du *Dicyemenea gracile* WAGENER : mais Ed. van BENEDEX ayant vu les véritables infusoriformes des Dicyémides ordinaires de la Seiche, a regardé l'embryon de WAGENER comme constituant un type distinct auquel il a donné le nom de *Microcyema vespa*, et qu'il a placé dans ses Hétérocyémides.

Ed. van BENEDEX n'a pu étudier ce parasite que d'une manière très fragmentaire, vu sa rareté. Il l'a vu naître dans la cellule axiale de Dicyémides allongés à revêtement périphérique formé d'une enveloppe sarcodique non ciliée avec différenciation granuleuse à l'une des extrémités. Il a pensé que ces derniers organismes résultaient de la transformation de l'embryon de WAGENER, et il a donné trois figures de stades qu'il considère comme intermédiaires (*Archives de Biologie*, III, 1882, t. VIII, fig. 24-32).

J'ai observé l'embryon de WAGENER dans les reins d'un grand nombre de *Sepia officinalis* à Roscoff en 1914, en 1915 et en 1916, de la fin de juin à la mi-septembre, et les très jeunes Seiches pêchées le 7 septembre 1915 à Penpoull, qui renfermaient les premiers stades du *Dicyema truncatum*, m'ont donné également les phases du début du développement du *Microcyema vespa*. Il est possible que cet organisme ne soit pas aussi rare que le pen-

sait Ed. van BENEDEX, et qu'il ait passé souvent inaperçu à cause de sa petitesse; celle-ci rend l'étude de ce Dicyémide fort pénible, et j'ai dû consacrer un temps considérable à débrouiller son histoire.

Je décrirai d'abord l'embryon de WAGENER (fig. 11), qui ressemble à un bilboquet. Cette forme n'a que 25 μ de longueur; le

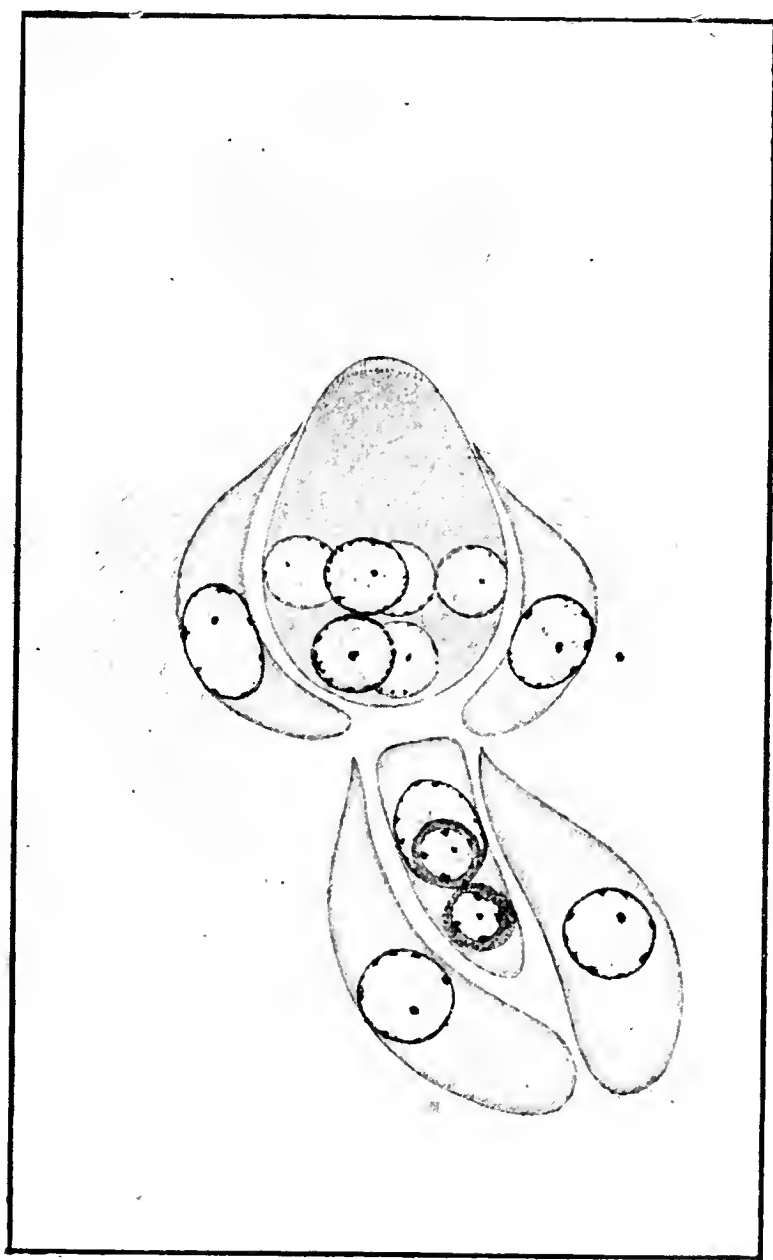


Fig. 11 — *Microcyema vespa*, embryon de WAGENER. — G. : 2400.

corps peut être considéré comme constitué d'une tête et d'un tronc, séparés par un fort étranglement.

La tête, presque sphérique, est formée d'une sorte de bouchon médian très colorable qui renferme six noyaux, et de deux grandes cellules périphériques enveloppant le bouchon, à l'exception de l'extrémité antérieure de celui-ci qui reste libre. Les deux grandes

cellules se rejoignent dorsalement et ventralement ; elles sont renflées dans leur partie latérale qui contient le noyau, et leur sarcode est très transparent, tout en contenant des granulations résiduelles analogues à celles des autres Dicyémides.

Le tronc, guère plus long que la tête, et fusiforme, renferme une cellule axiale recouverte par deux grandes cellules périphériques seulement, lesquelles se comportent comme les deux grandes cellules périphériques de la tête ; elles se rejoignent en arrière de la cellule axiale qui est anguleuse à son extrémité postérieure et tronquée en avant, où elle touche le bouchon.

Le corps est donc un peu déprimé dorsi-ventralement, à cause du renflement latéral des quatre grandes cellules périphériques, mais il n'est pas possible de distinguer la face dorsale de la face ventrale.

La cellule axiale, vacuolisée, renferme un grand noyau, de la grandeur du noyau des cellules périphériques du tronc, et deux cellules germes dont le diamètre est environ de moitié plus petit. Des deux cellules germes, l'une est en avant, l'autre en arrière du noyau de la cellule axiale ; dans l'individu représenté par la figure 11, la cellule germe antérieure n'a pas encore sa place définitive : elle est occupée à passer sur le noyau de la cellule axiale, car elle résulte, comme l'autre, de la division de la cellule germe primitive, qui se trouvait en arrière du noyau de la cellule axiale.

Les noyaux des deux cellules enveloppantes de la tête sont semblables à ceux des deux cellules périphériques du tronc, tandis que les noyaux du bouchon céphalique sont plus petits ; mais tous ces noyaux, comme celui de la cellule axiale et comme celui des cellules germes, ont la même structure : ils offrent un petit caryosome, et ils montrent des granulations chromatiques contre la membrane.

Nous avons donc affaire à un Dicyémide formé d'une cellule axiale et de dix cellules périphériques seulement ; je n'ai pu distinguer les limites des cellules du bouchon céphalique, et il est probable qu'elles forment un plasmode ; elles sont en tous cas indépendantes dans l'embryon.

Des six noyaux du bouchon, il y en a quatre antérieurs placés dans un même plan transversal, un dorsal, un ventral et deux latéraux, et deux autres postérieurs, un peu plus grands, un

dorsal et un ventral, qui alternent avec les deux noyaux latéraux des cellules enveloppantes.

Nous avons donc en tout dans la tête deux rangées successives de quatre noyaux, la seconde rangée n'alternant pas avec la première. La première rangée peut être considérée comme constituée par les cellules propolaires des autres Dicyémides, la seconde par les cellules métapolaires des *Dicyema*, mais avec une forte différenciation des deux cellules métapolaires latérales.

Si cette interprétation est correcte, les deux cellules périphériques du tronc sont homologues aux deux cellules parapolaires des Dicyémides, et par conséquent toutes les autres cellules auraient disparu.

Les quatre grandes cellules périphériques portent de longs cils vibratiles dirigés en arrière ; la partie libre terminale du bouchon polaire montre des cils encore plus longs, plus épais, un peu raides et dirigés en avant.

J'ai vu, comme Ed. van BENEDEX, cet organisme nager vivement dans le liquide urinaire de la Seiche, la tête en avant, en offrant des mouvements de balancement, ou en tournoyant parfois sur lui-même.

L'embryon de WAGENER est précédé dans le cycle biologique du *Microcyema vespa* par une série de phases des plus intéressantes.

A. Larve. — Les petites Seiches à coquille longue de 10 à 22 mm., pêchées le 7 septembre 1915 dans la baie de Penpoull, renfermaient toutes, mais celles-là seulement, des organismes ressemblant singulièrement comme structure générale à la larve du *Dicyema truncatum*, nettement distincts cependant par diverses particularités ; leur sort ultérieur montre qu'ils représentent la larve qui devient le nématogène fondateur du *Microcyema vespa*.

Cette larve (fig. 12) est formée de trois cellules axiales et de 28 cellules périphériques, comme celle du *Dicyema truncatum*, mais sa forme est ovoïde au lieu d'être allongée, et sa taille est seulement de 45 μ . Les cils vibratiles sont plus longs, et ceux de la coiffe polaire, dirigés en avant, sont particulièrement allongés. Ainsi que je l'ai dit dans le premier chapitre de ce mémoire j'ai vu cette larve nager dans le sac rénal.

Des 28 cellules périphériques, huit plus colorables et plus petites, forment une coiffe polaire normale, les cellules métapolaires n'alternant pas avec les cellules propolaires ; les autres sont disposées en hélice, trois cellules occupant un tour ; les cellules qui suivent la coiffe polaire sont pareilles aux autres, et elles constituent morphologiquement trois cellules parapolaires.

Les noyaux des cellules périphériques sont bien distincts de

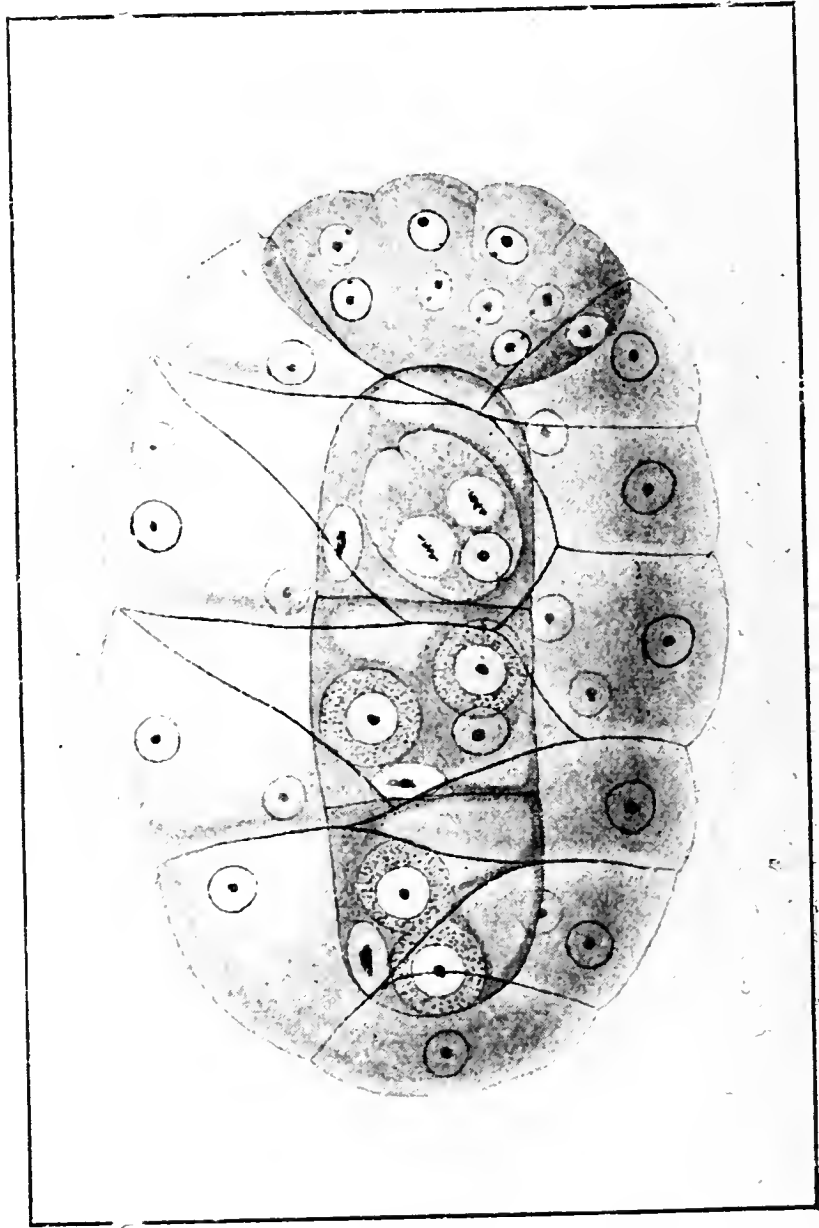


Fig. 12. — *Microcyema vespa*, larve. — G. : 1600.

ceux de la larve du *Dicyema truncatum* : ils n'offrent qu'un gros caryosome et n'ont pas de corpuscules chromatiques à la périphérie ; les huit noyaux de la coiffe polaire sont plus petits, et ils montrent, outre le caryosome, un gros grain chromatique contre la membrane.

Dans un certain nombre de cellules qui suivent les cellules parapolaires, il y a des corpuscules de réserve analogues à ceux

de la larve du *Dicyema truncatum* et renfermant souvent aussi des grains colorables comme la chromatine.

Le corps axial est formé de trois cellules disposées les unes derrière les autres, les cellules terminales ayant leur extrémité arrondie.

Dans le stade le plus jeune que j'ai pu observer (fig. 13), chaque cellule interne est formée uniquement par une grande cellule germe, et par deux vacuoles postérieures entre lesquelles le sarcode de la cellule germe forme un pédoncule rattaché à la couche sarcodique doublant la membrane. Le noyau offre

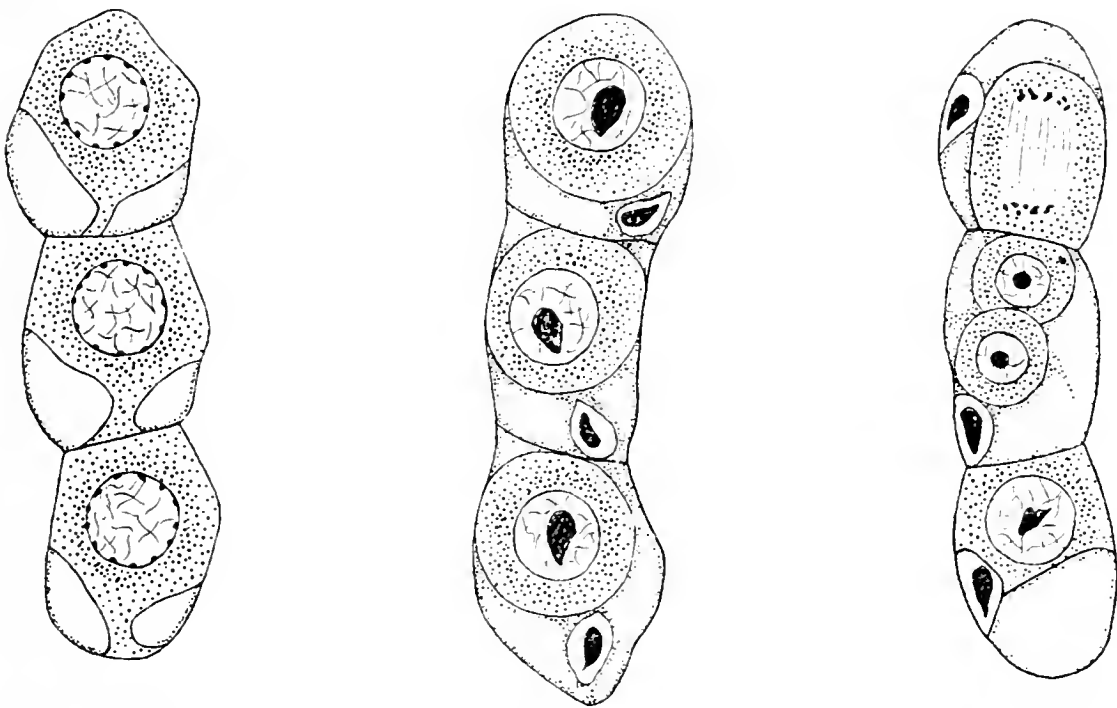


Fig. 13. — *Microcyema vespa*, larve : trois stades successifs du corps axial.
G. : 1600.

des granulations chromatiques dispersées ; il semble être en prophase cinétique. Il n'y a donc pas encore de noyau de la cellule axiale, et l'organisme pourrait être considéré comme une femelle d'Orthonectide.

Dans un stade subséquent, la disposition est la même, sauf que, en arrière du corps de chaque cellule germe se trouve un noyau, celui de la cellule axiale ; il semble occuper la place du pédoncule de la cellule germe du stade précédent. Ce noyau a la même structure que celui de la cellule germe, mais il est bien plus petit : dans l'un comme dans l'autre, il y a un caryosome volumineux et allongé.

Ultérieurement, des vacuoles apparaissent en avant de la cellule germe, qui s'arrondit et semble se rétracter dans sa mem-

brane, tout en restant rattachée par des travées à la couche sarcodique qui tapisse celle-ci.

Que l'on compare les stades de la figure 13 aux figures 3 à 5, pages 7 et 9, représentant la larve du *Dicyema truncatum*, et l'on verra que chez cette dernière les choses doivent se passer exactement de la même manière, c'est-à-dire que, contrairement à ce que tous les auteurs ont admis jusqu'ici, ce n'est pas la cellule axiale qui donne naissance à la cellule germe primitive, « par voie endogène », mais bien la cellule germe primitive qui, en se vacuolisant à sa périphérie et en produisant par division un noyau, constitue la cellule axiale. Celle-ci n'est autre chose que l'ensemble des vacuoles, limitées par de minces couches sarcodiques, entourant la masse principale de la cellule germe, et c'est la membrane de la cellule germe primitive qui est la membrane de la cellule axiale.

Ces constatations sont corroborées par l'embryogénie des phases à une seule cellule axiale, et elles donnent lieu à des considérations générales que l'on trouvera au chapitre III.

B. Nématogène fondateur. — La larve que nous venons de décrire se transforme directement en un individu, correspondant au nématogène fondateur du *Dicyema truncatum*, qui conserve ses trois cellules axiales, mais dont les cellules périphériques perdent leur revêtement cilié et se fusionnent pour constituer un plasmode.

Dans chaque cellule axiale, la cellule germe primitive se divise, et, vu la forme ramassée de l'organisme, ses deux premières cellules filles se disposent en général transversalement (fig. 14), alors qu'elles sont placées l'une derrière l'autre dans la larve du *Dicyema truncatum* plus allongée.

La région céphalique du plasmode périphérique émet des pseudopodes pour se fixer à l'épithélium du rein, ainsi que je l'ai vu sur des coupes; le corps s'allonge, et son revêtement sarcodique multinucléé s'amincit, sauf à l'extrémité antérieure qui forme une masse dans laquelle on distingue toujours les huit noyaux polaires (fig. 15).

L'organisme grandit et prend peu à peu l'aspect d'un tube; la tête qui ressemble à un marteau enfonce des racines dans les replis des corps spongieux (fig. 16).

En s'adaptant aux anfractuosités du rein, le corps se déforme singulièrement, de manière à prendre souvent la forme d'un Y dont l'une des petites branches est constituée par la cellule

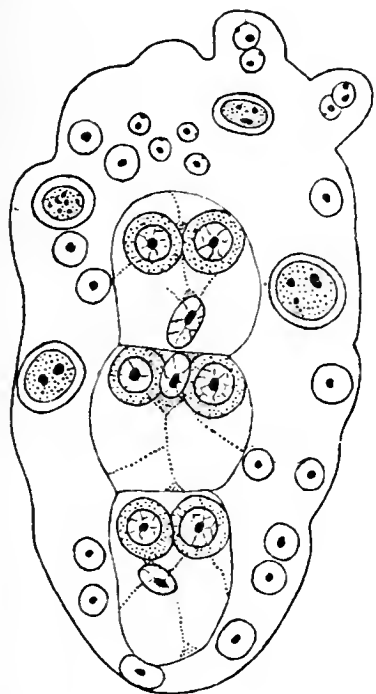


Fig. 14. — *Microcyema vespa*, passage de la larve au nématogène fondateur. — G. : 1000.

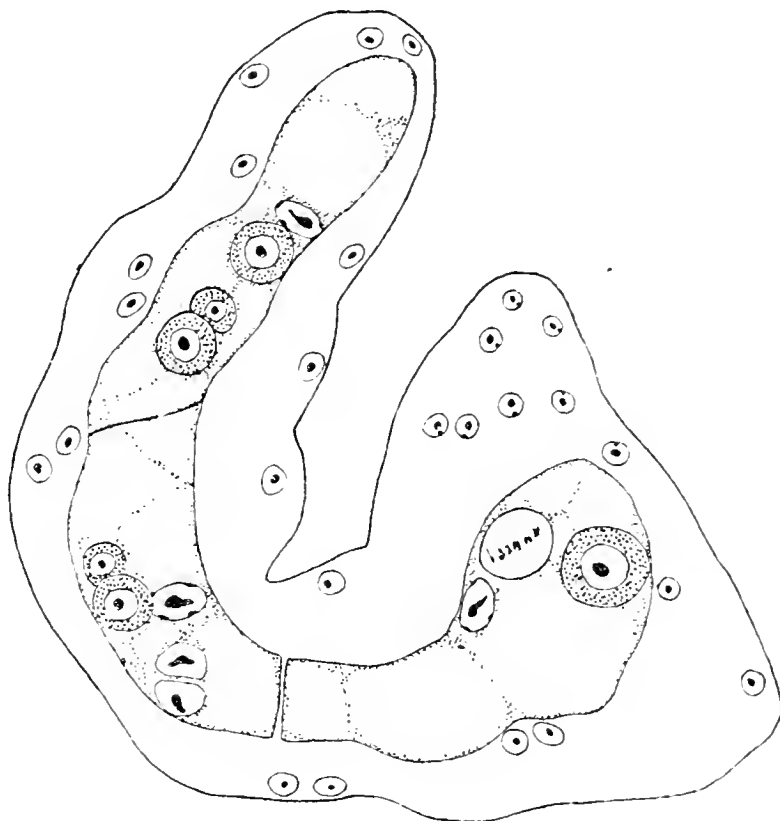


Fig. 15. — *Microcyema vespa*, jeune nématogène fondateur. — G. : 1000.

axiale antérieure, et l'autre par une bifurcation de celle-ci ou par un prolongement de la cellule axiale intermédiaire (fig. 17).

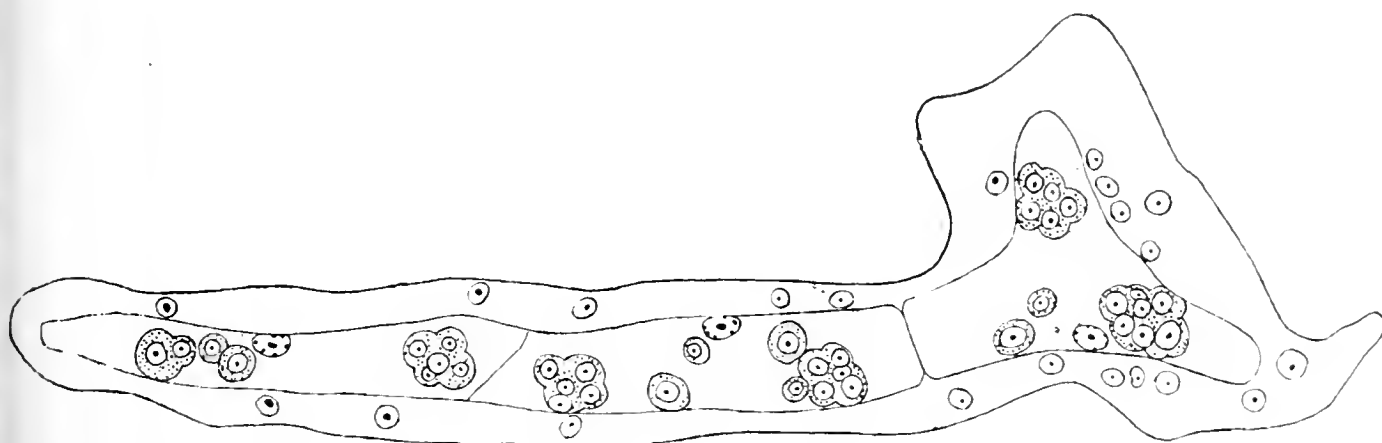


Fig. 16. — *Microcyema vespa*, nématogène [fondateur] presque adulte — G. : 800.

La couche plasmodiale périphérique se charge de produits d'excrétion dont la présence détermine des gibbosités comparables à celles que montrent les autres Dicyémides.

Les cellules germes se sont en même temps multipliées, et elles ont évolué en embryons dont les nématogènes fondateurs

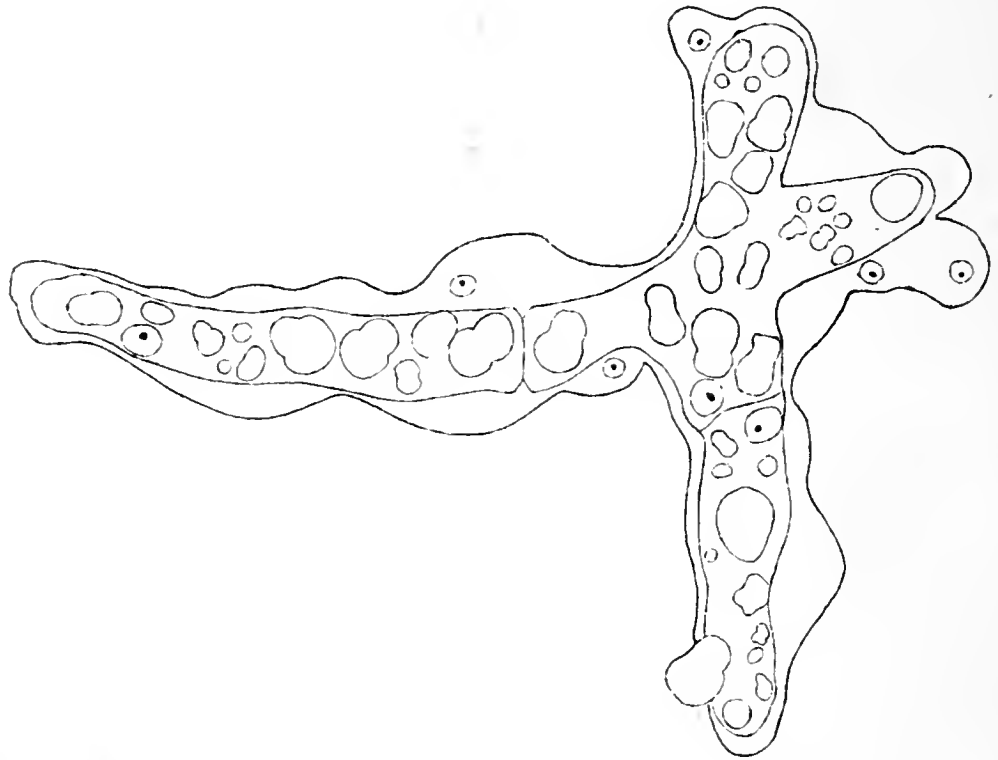


Fig. 17. — *Microcyema vespa*, nématogène fondateur adulte avec embryons de nématogènes primaires. — G. : 480.

adultes sont bourrés. Très rarement, cela seulement dans une Seiche dont la coquille avait 22 mm. de long et qui avait

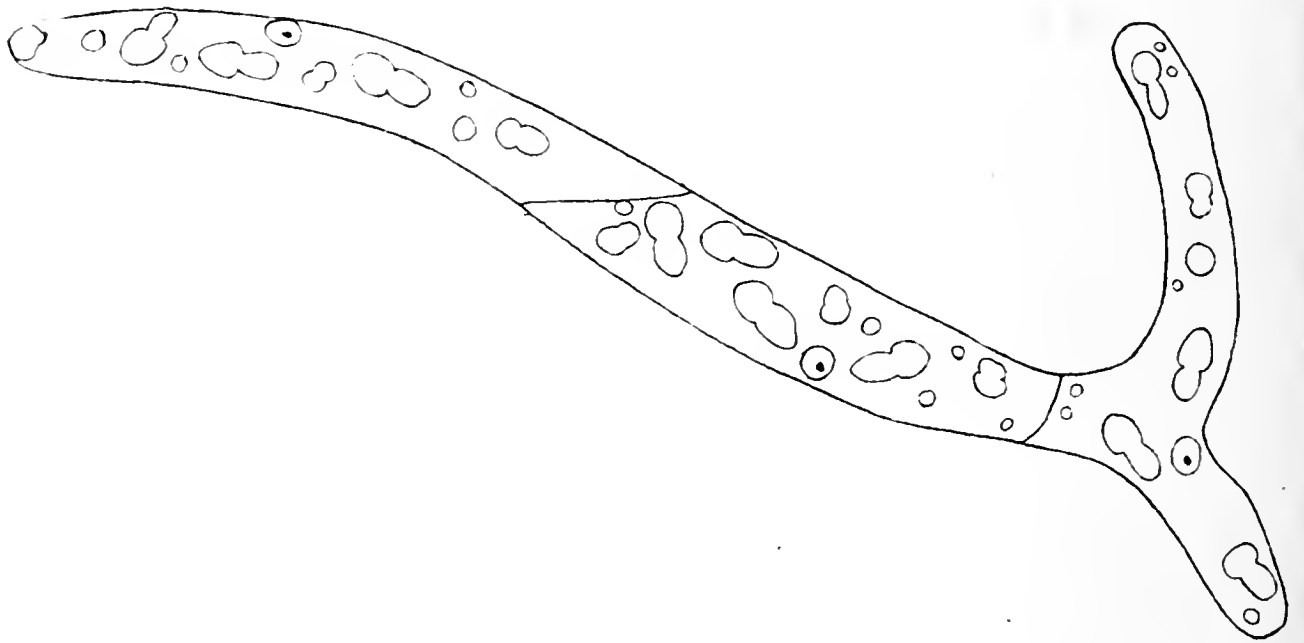


Fig. 18. — *Microcyema vespa*, corps axial d'un nématogène fondateur adulte avec embryons de WAGENER. — G. : 480.

jeûné pendant quelques jours, j'ai constaté que ces embryons avaient la structure de l'embryon de WAGENER (fig. 18). Norma-

lement, ils sont différents de celui-ci, et ils deviennent l'individu qui correspond au nématogène primaire des autres Dicyémides.

C. Nématogène primaire. — Il est formé d'une cellule axiale unique et de dix cellules périphériques, comme l'embryon de WAGENER, mais il est tout autre que ce dernier, auquel il donne toujours finalement naissance après un certain nombre de générations. Ed. van BENEDEN a représenté ce nématogène primaire (*Arch. de Biologie*, III, 1882, t. VIII, fig. 31 et 32), mais il a cru que cette forme procédait de l'embryon de WAGENER, alors qu'elle l'engendre ; les stades de transition figurés par mon illustre maître sont le passage de l'embryon de WAGENER à une phase ultérieure.

Il y a lieu d'envisager pour le nématogène primaire un stade embryonnaire, un stade postembryonnaire et un stade adulte.

L'embryon prend naissance aux dépens d'une cellule germe du nématogène fondateur ou d'un autre nématogène primaire. Cette cellule se divise en deux autres cellules, dont l'une est notablement plus grosse que l'autre ; je n'ai malheureusement pas pu établir jusqu'ici la filiation des blastomères à cause de l'extrême petitesse de l'organisme ; cette filiation n'a d'ailleurs pu être débrouillée par aucun auteur pour les autres Dicyémides ; j'y reviendrai plus tard. A la fin de la segmentation, l'embryon a l'aspect d'une morula : il offre dix cellules périphériques et une cellule interne, celle-ci plus volumineuse que les autres ; c'est alors seulement que le noyau de cette cellule se divise pour donner, en avant, le noyau de la future cellule axiale, et, en arrière, le noyau de la cellule germe primitive.

Cet embryon, dans sa constitution définitive (fig. 19), tend à ressembler à l'embryon de WAGENER ; il s'aplatit un peu dorsiventralement, mais il s'allonge beaucoup moins, conservant une

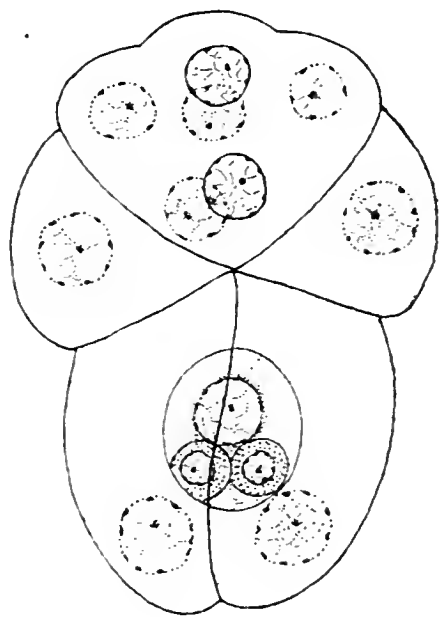


Fig. 19. — *Microcyema respa*, embryon du nématogène primaire à sa naissance — G. : 2400.

forme ovoïde, la tête n'étant pas séparée du tronc par un fort étranglement.

L'on aperçoit un bouchon polaire renfermant six noyaux, flanqué de deux cellules latérales plus grandes, mais moins renflées que les cellules correspondantes de l'embryon de WAGENER : la cellule axiale est arrondie, et elle renferme déjà deux

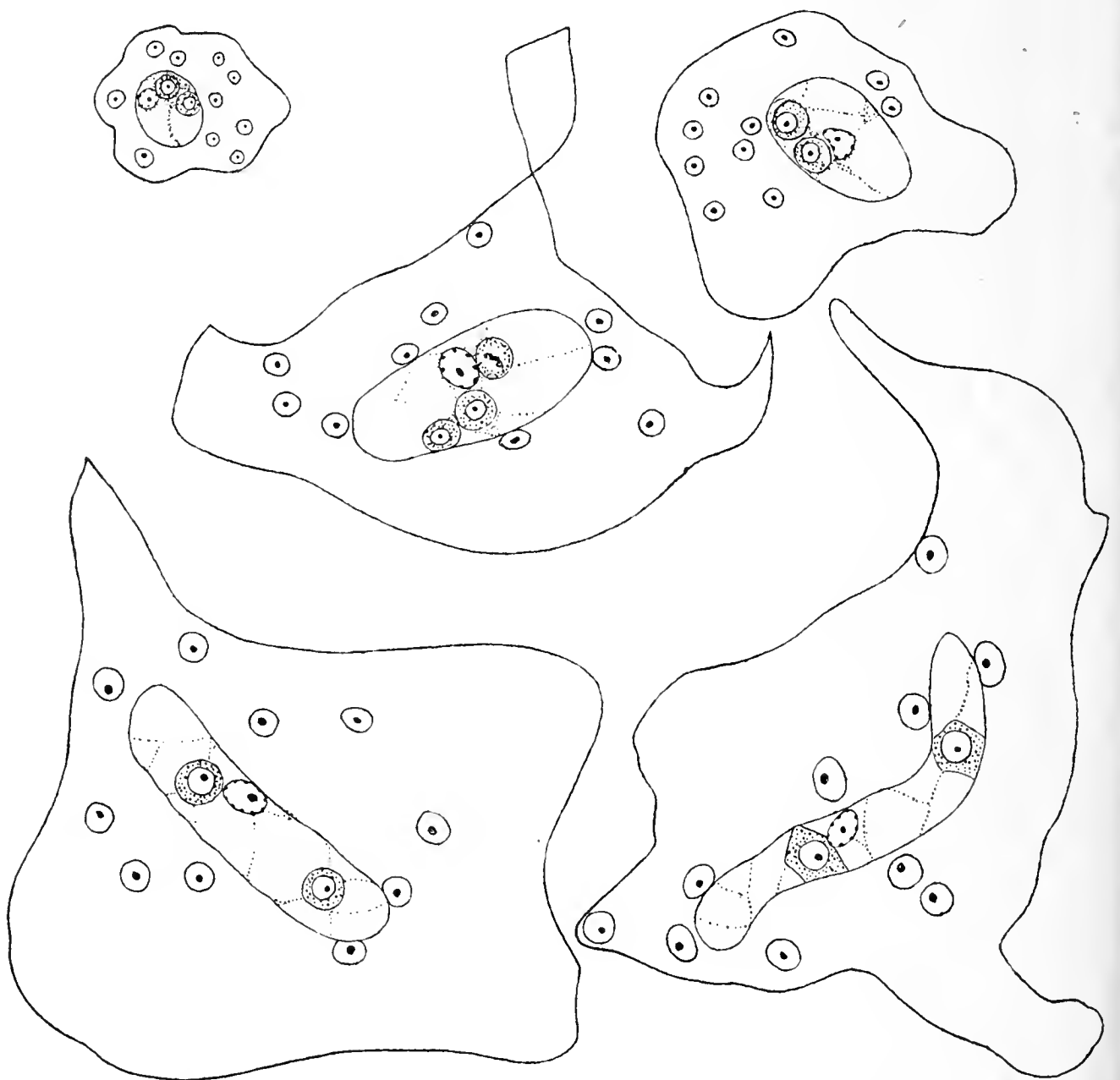


Fig. 20. — *Microcyema vespa*, jeunes nématogènes primaires au stade amöbilforme. — G. : 4000.

cellules germes ; elle est enveloppée par deux cellules latérales qui ne sont guère plus renflées que les cellules latérales de la tête. Cet embryon se recouvre des mêmes cils vibratiles que ceux de l'embryon de WAGENER, et il passe à travers le revêtement plasmedial du nématogène pour arriver dans la cavité du rein.

Nous entrons dans la phase postembryonnaire. Parvenu dans

le liquide urinaire, le jeune nématogène primaire nage et va se fixer à la paroi du corps spongieux ; là il se gonfle et il s'aplatit progressivement.

Alors la limite des cellules périphériques s'efface, et l'organisme prend dans les frottis un aspect inattendu. L'on dirait une amibe dont le sarcode renfermerait dix noyaux, et qui offrirait en guise de noyau une cellule axiale de Dicyémide (fig. 20).

La masse plasmodiale périphérique est aplatie sur ses bords et émet des prolongements ; son sarcode est très clair, avec un réticulum à mailles très larges. Les dix noyaux ont la même structure que ceux du nématogène fondateur : ils renferment un gros caryosome, et ils ne montrent pas de granulations chromatiques ailleurs. Ils semblent répartis irrégulièrement, l'un ou l'autre étant même parfois très près du bord et engagé dans un prolongement ; cependant l'on peut quelquefois constater que, à chaque extrémité de la cellule axiale, qui tend à s'allonger, se trouve un couple de noyaux, et que trois noyaux se montrent de part et d'autre, ce qui accuse la conservation de la disposition préétablie.

La cellule axiale, arrondie en principe, s'allonge de plus en plus ; elle renferme deux cellules germes, l'une en avant, l'autre en arrière de son noyau, et ces cellules germes commencent à se multiplier.

Sous cet état, le jeune grandit et peut atteindre un diamètre de 50 μ au moins, alors que l'embryon à sa naissance ne mesurait que 20 μ .

Ayant observé ces organismes vivants, j'ai pu constater que leur aspect provient de ce que le jeune nématogène primaire, fixé par le bouchon polaire, se moule sur la surface convexe et irrégulière du rein en s'aplatissant, la cellule axiale s'allongeant dans le sens perpendiculaire à l'axe de l'embryon. Celui-ci perd assez tardivement ses cils vibratiles, et il ne manifeste pas de mouvements amiboïdes.

L'on trouve dans les préparations des formes intermédiaires entre le stade amœbiforme et l'état adulte du nématogène primaire (fig. 21).

Le Dicyémide s'allonge ; la masse plasmodiale s'amincit pour former un fourreau autour de la cellule axiale agrandie qui a pris l'aspect d'un tube ou d'un sac ; l'organisme semble niché

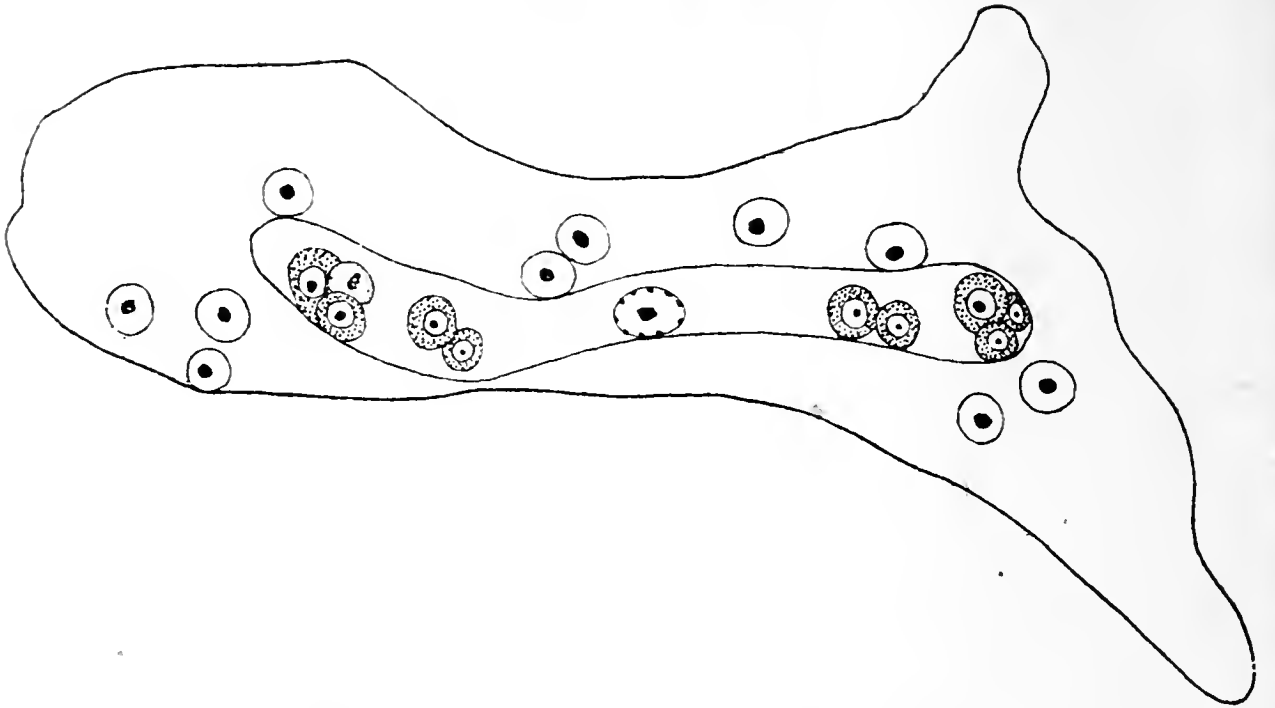


Fig. 21. — *Microcyema vespa*, passage du stade amœbilorme au nématogène primaire adulte. — G. : 1000.

profondément dans les anfractuosités du rein, car on le trouve rarement dans les frottis ; le revêtement périphérique montre souvent à l'une des extrémités une agglomération de produits de désassimilation (fig. 22).

Dans la cellule axiale, les cellules germes se sont multipliées,

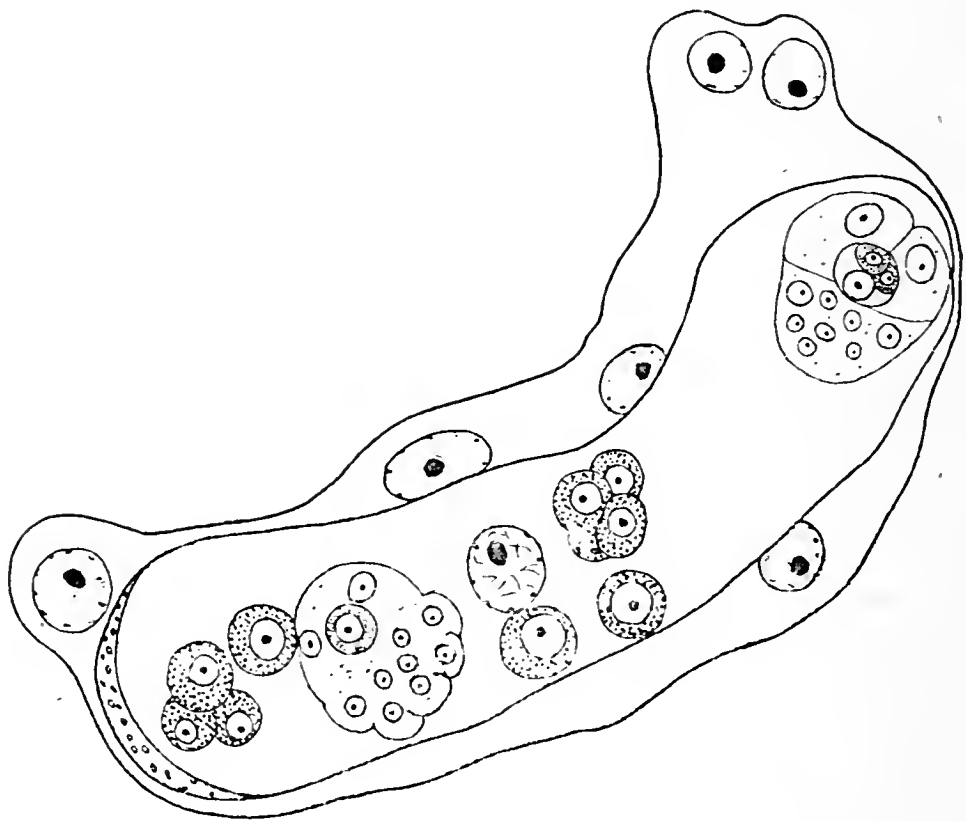


Fig. 22. — *Microcyema vespa*, nématogène primaire adulte avec embryons d'autres nématogènes primaires. — G. : 1000.

et elles évoluent en embryons de nouveaux nématogènes primaires ou en embryons de WAGENER.

J'ai trouvé à Roscoff des nématogènes primaires du *Microcyema vespa* dans des Seiches de toutes tailles, aussi bien dans les jeunes individus pêchés en septembre que dans les grands spécimens récoltés en d'autres temps. C'est dans les jeunes Seiches que j'ai vu les nématogènes primaires produire d'autres nématogènes primaires ; dans les Seiches plus âgées, au moins dans les individus pêchés en juillet et en août, les nématogènes primaires donnent surtout naissance à des embryons de WAGENER.

D. Embryon de Wagener. — Il est engendré normalement par le nématogène primaire (fig. 23), et exceptionnellement,

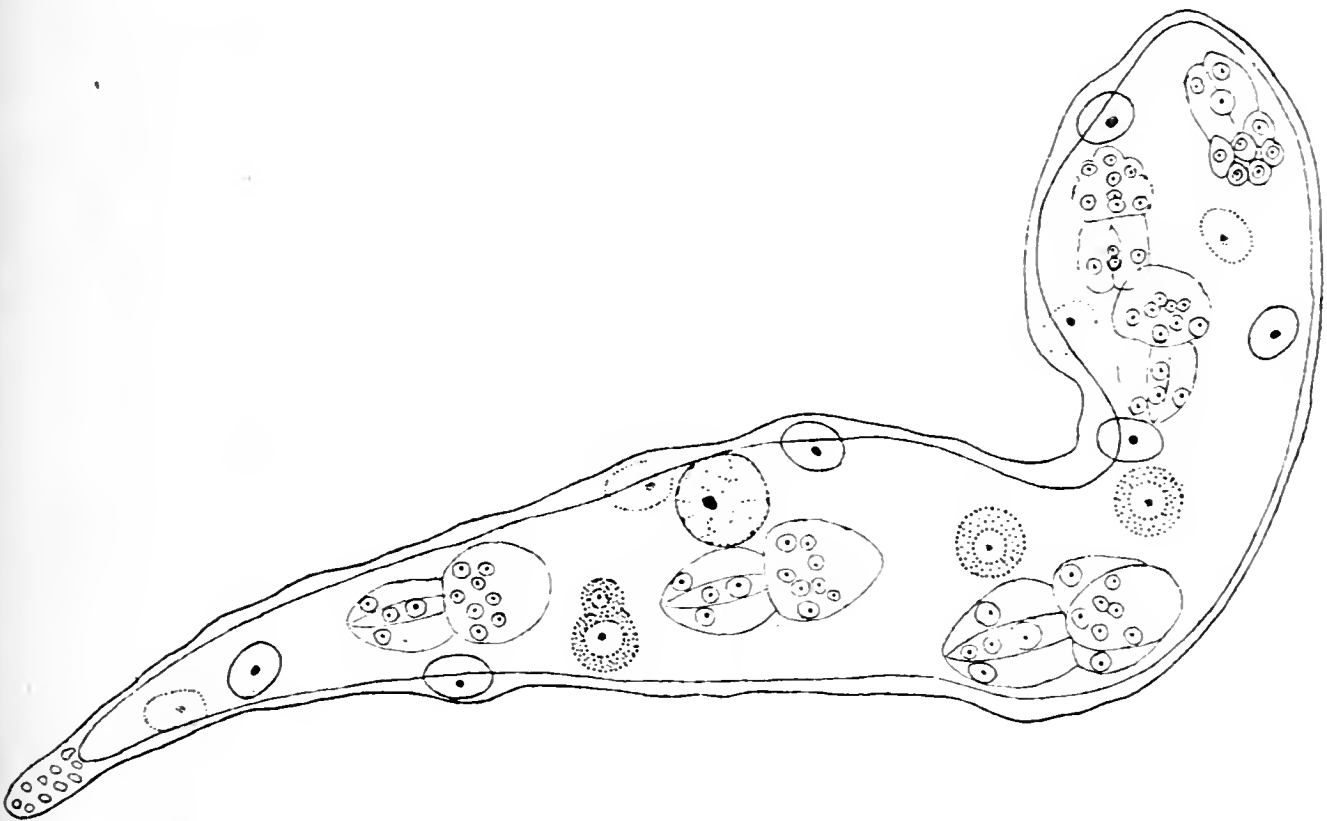


Fig. 23. — *Microcyema vespa*, nématogène primaire adulte avec embryons de WAGENER. — G. : 1000.

ainsi que nous l'avons vu plus haut, par le nématogène fondateur (fig. 18). Son embryogénie est la même que celle du nématogène primaire, sauf qu'il prend assez rapidement sa forme de champignon caractéristique, due surtout à l'étranglement qui sépare la tête du tronc et à l'allongement de la cellule axiale : les deux cellules enveloppantes du bouchon polaire, comme les cellules périphériques du tronc, se renflent, s'allongent et deviennent très claires ; en même temps les cils vibratiles se manifestent.

L'embryon de WAGENER a dès sa naissance la conformation que

nous avons décrite au commencement de ce chapitre. Après avoir nagé un certain temps dans le liquide urinaire, il se fixe par le bouchon polaire à l'épithélium rénal, et il entre alors dans une nouvelle phase que j'étudierai dans la deuxième partie de ce travail.

E. Considérations générales. — 1. — L'existence d'une larve orthonectiforme et d'un nématogène fondateur chez *Microcyema vespa* vient confirmer les conclusions auxquelles nous a conduit l'étude des stades correspondants chez *Dicyema truncatum*; la présence de cette phase nouvelle de l'évolution chez un Hétérocyémide et chez un Dicyémide proprement dit tend à montrer qu'elle doit être générale dans tout le groupe.

2. — L'on serait tenté d'établir un rapprochement entre la réunion des cellules périphériques en plasmode chez *Microcyema vespa*, et la formation de plasmodes aux dépens de la larve chez les Orthonectides; il est intéressant de constater le même phénomène dans deux groupes évidemment étroitement apparentés, mais à cela doit se borner la comparaison, car les phases connues du développement du *Microcyema* ne semblent pas correspondre du tout à celles que présentent les Orthonectides; c'est dans un hôte différent de la Seiche que nous devons probablement trouver le point de contact.

3. — Contrairement à l'assertion de Ed. van BENEDEN, *Microcyema vespa* ne vit pas librement dans le liquide urinaire de la Seiche, et il doit en être de même pour l'autre représentant des Hétérocyémides, *Conocyema polymorpha* du Poulpe. Toutes les phases de l'organisme, dans leur période d'accroissement, ont la tête fixée à l'épithélium rénal, ou sont logées dans les anfractuosités du rein. Comment pourraient-elles d'ailleurs se nourrir autrement?

4. — La réunion du *Microcyema vespa* au *Conocyema polymorpha* en un groupe des Hétérocyémides, distinct des Dicyémides, est parfaitement justifiée. Ed. van BENEDEN s'était basé, pour établir ce rapprochement et cette séparation, sur la perte des cils vibratiles et sur la fusion des cellules périphériques en plasmode. A ces caractères viennent s'en ajouter d'autres plus importants. La description et les figures que Ed. van BENEDEN a données du *Conocyema polymorpha*, trouvé seulement jusqu'ici

dans des Poulpes de la Méditerranée, nous montrent que le nématogène primaire de cet organisme ne possède que douze cellules périphériques, deux de plus seulement que celui du *Microcyema vespa*, et moitié moins au minimum que celui des Dicyémides proprement dits : de plus, l'embryon en forme de grenade de *Conocyema* ressemble bien davantage aux embryons de *Microcyema* qu'à ceux des Dicyémides vrais, car il est évident que les quatre cellules amiboïdes de l'une des extrémités du corps de *Conocyema* sont les cellules propolaires, et non des cellules granuleuses terminales, contrairement à ce que pensait ED. VAN BENEDEK; enfin, chez les Hétérocyémides, les cellules parapolaires ne prennent pas part à la constitution de la tête comme chez les Dicyémides proprement dits. *Microcyema* semble être allé plus loin dans l'évolution que *Conocyema*, puisque chez ce dernier les cellules métapolaires ne font pas encore partie de la tête ; remarquons que le *Dicyema typus* du Poulpe est également plus primitif que le *Dicyema truncatum* de la Seiche.

Le nombre des genres étant très limité, il me paraît inutile de les répartir en deux familles et de donner au groupe le nom de Rhombozoaires : nous continuerons à parler de Dicyémides, avec deux tribus, les *Heterocyeminæ* et les *Dicyeminæ*.

III. — SIGNIFICATION DE LA CELLULE AXIALE.

L'une des particularités les plus énigmatiques des Dicyémides est leur cellule axiale, que tous les naturalistes ayant eu l'occasion d'étudier ces singuliers organismes représentent comme donnant naissance à des spores endogènes. Jusqu'ici les Dicyémides étaient considérés comme n'offrant qu'une seule cellule de ce genre, mais l'on a vu dans les chapitres précédents que la forme que nous avons appelée nématogène fondateur en présente trois.

Reportons-nous à la figure 13, page 21, qui représente les trois stades les plus jeunes que nous ayons pu observer dans le développement du corps axial tricellulaire de la larve du nématogène fondateur du *Microcyema vespa*. Chaque cellule est formée d'abord uniquement d'un gonocyte recouvert d'une membrane ; des vacuoles se montrent à la périphérie, dans la région

qui est tournée du côté postérieur de la larve, de telle sorte que la cellule remplit encore entièrement son enveloppe en avant, tandis qu'en arrière, elle est rattachée par un pédoncule à la mince couche sarcodique qui double sa membrane. Si les vacuoles n'existaient pas, chacune de ces cellules serait évidemment comparable à un œuf d'Orthonectide.

Dans le deuxième stade figuré, au gonocyte se trouve annexé le noyau de la future cellule axiale, qui occupe précisément la place du pédoncule sarcodique du stade précédent, et dans lequel il a l'air d'être inclus. En même temps, des vacuoles ont apparu en avant, le gonocyte ayant une tendance à s'arrondir, mais des travées continuent à le rattacher à sa membrane, qui reste doublée d'une mince couche sarcodique, ce que montrent toutes les cellules axiales de Dicyémides.

Les figures 3 à 5, pages 7 et 9, nous font voir que le même processus se passe dans la larve du *Dicyema truncatum* : là aussi la cellule germe primitive occupe toute l'extrémité antérieure de la cellule axiale, et le noyau de celle-ci occupe une des travées sarcodiques qui rattachent le gonocyte à la membrane.

Il n'est pas douteux que dans ces larves le noyau des futures cellules axiales ne provienne d'une division du noyau primitif du gonocyte, comme on peut l'observer dans l'embryon pour l'unique cellule interne du nématogène primaire ; tout est comme si le gonocyte s'était vacuolisé à sa périphérie et avait donné naissance à deux noyaux, l'un qui est celui de la cellule germe primitive, l'autre, le noyau de la cellule axiale, qui est logé dans une des travées du réseau sarcodique enveloppant.

Ce que l'on appelle la cellule axiale des Dicyémides est donc la partie périphérique vacuolisée du gonocyte primordial, qui lui abandonne sa membrane et qui lui fournit un noyau. C'est une portion du gonocyte jouant le rôle d'une cellule folliculeuse, et ne donnant pas naissance à la cellule germe primitive, contrairement à ce que l'on a cru jusqu'ici. La cellule axiale, avec la cellule germe primitive qu'elle contient, est une seule cellule avec deux noyaux. l'un périphérique et mortel, et l'autre intérieur et immortel.

Or cette cellule est une spore ou un œuf : n'avons-nous pas affaire à un œuf parthénogénétique expulsant un seul globule polaire, sous forme d'un noyau qui reste à la périphérie, et qui

continue à vivre jusqu'à la mort de l'organisme, par un phénomène d'apothanasie, suivant l'expression de MASSART ?

Nous connaissons bien des cas où les globules polaires ne sortent pas de l'œuf, particulièrement chez les Insectes.

Nous savons aussi qu'un globule polaire peut ne pas mourir immédiatement, et même donner un embryon, comme FRANCOTTE l'a observé chez le *Prostheceraeus vittatus*.

D'autres faits viennent à l'appui de cette manière de voir.

Dans l'embryogénie du nématogène primaire du *Dicyema truncatum* et du *Microcyema vespa*, la cellule interne renferme d'abord un noyau qui se divise en deux avant toute trace de vacuolisation, mais il n'y a pas de division du

corps de la cellule. On ne voit ni une cellule s'individualiser dans l'autre, ni l'une des cellules enrober sa sœur, mais des vacuoles apparaissent à l'une des extrémités de la masse binucléée, à l'extrémité qui correspond au noyau de la future cellule axiale, puis à l'autre, conformément à ce que nous avons observé dans les larves ; et alors que le noyau de la cellule germe primitive conserve autour de lui une masse compacte et granuleuse de vitellus, le noyau de la cellule axiale est pris dans le réticulum sarcodique périphérique.

L'embryon du *Dicyema truncatum* de la figure 10, page 13, et l'évolution de la cellule axiale du nématogène primaire du *Microcyema vespa* représentée dans la figure 20, page 26, nous montrent les faits sous leur véritable jour, et nous rappellent ce que nous avons observé chez la larve.

En outre j'ai eu la chance de découvrir dans l'un de mes frottis, la métaphase cinétique de la cellule interne d'un embryon de nématogène primaire du *Microcyema vespa* (fig. 24), et ce que j'ai observé est absolument conforme à ce que HARTMANN a vu dans l'embryon du nématogène primaire chez le *Dicyemenna gracile* (*l. c.*, t. II, fig. 14 et 15). Les fibrilles achromatiques du fuseau se rejoignent, pour former un cône, à l'un des pôles de la figure dicentrique, où l'on ne voit pas cependant de centrosome, tandis qu'elles restent parallèles sans se rejoindre, dans l'autre sens. Le cône est dirigé vers l'arrière de l'organisme, alors

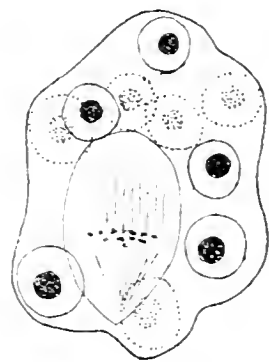


Fig. 24. — *Microcyema vespa*, embryon montrant la métaphase cinétique de la cellule interne. — G. : 2000.

que le cylindre est en avant. J'ai la certitude que l'extrémité conique du fuseau correspond à la future cellule germe primitive, ce que HARTMANN n'a pu établir, car cette cellule germe est toujours en arrière du noyau de la cellule axiale dans le nématogène primaire du *Microcyema vespa* comme dans l'embryon de WAGENER.

Or, ainsi que le rappelle HARTMANN, mais sans insister davantage, une hétéropolie identique du fuseau a été constatée dans la formation du globule polaire unique des Rotifères du genre *Asplanchna* par von ERLANGER : le pôle du fuseau où ne convergent pas les fibrilles achromatiques coïncide avec le point de sortie du globule polaire.

Enfin le noyau de la cellule axiale se divise quelquefois en deux noyaux, et cela quand le Dicyémide est encore jeune, ainsi que l'a montré HARTMANN.

L'ensemble de ces faits nous amène donc à considérer que la cellule germe primitive est un œuf qui a expulsé un globule polaire, et non pas une spore.

Nous en tirons cette conséquence, qui est en quelque sorte sa confirmation, que la multiplication des cellules germes est un phénomène de polyembryonie, conclusion corroborée par la ressemblance extrême entre les cellules germes et les blastomères, et par le fait que les blastomères périphériques de l'infusorigène, chez les *Dicyeminae*, se détachent pour constituer des cellules germes.

La cellule axiale des Dicyémides serait donc une oogonie recouverte de sa membrane vitelline ; dans celle-ci prennent naissance par division deux oocytes de premier ordre, un œuf parthénogénétique et son unique globule polaire réduit au noyau ; la partie périphérique de l'oogonie s'est vacuolisée, et elle peut fonctionner comme follicule, grâce à la persistance du noyau du globule polaire. L'œuf se segmente en blastomères qui se dispersent dans les travées sarcodiques du follicule, lequel les nourrit ; ces blastomères se développent en embryons dont les cellules offrent ce phénomène singulier d'augmenter de volume, ce qui s'explique par les conditions d'alimentation spéciale causant aussi l'accroissement des cellules germes. En passant à leur naissance à travers la membrane de la cellule axiale, les embryons ne font que sortir de l'œuf en franchissant la membrane vitelline.

La polyembryonie suppléant à la diminution du nombre des gonocytes, l'on comprend que dans le nématogène primaire des Dicyémides il puisse ne plus y avoir qu'une seule cellule axiale, c'est-à-dire un seul œuf ; s'il y en a encore trois dans le nématogène fondateur, c'est probablement en partie par souvenir de l'ascendance commune avec les Orthonectides, en partie par l'avantage qui résulte pour l'organisme d'une augmentation des chances d'infection de l'hôte et d'une multiplication rapide du nombre des parasites.

En donnant cette interprétation de la cellule axiale des Dicyémides, en la considérant comme un œuf parthénogénétique et polyembryonique, nous faisons rentrer la particularité la plus singulière de ces organismes dans l'ordre des faits connus : nous abattons en même temps la barrière principale qui les séparait des Orthonectides. Il est vraisemblable, en effet, que les plus jeunes stades larvaires que nous avons pu observer ne représentent pas tout à fait l'état sous lequel le Dicyémide arrive dans le Céphalopode : le passage des larves de l'eau de mer dans le liquide urinaire détermine probablement l'apparition de vacuoles dans leurs œufs, et il est possible que ces vacuoles n'existent pas lors de l'entrée de ces parasites dans le sac rénal de leur hôte. S'il en est ainsi, l'organisme ressemblerait alors complètement à une femelle d'Orthonectide renfermant trois œufs seulement, et le Dicyémide serait peut-être une forme d'Orthonectide qui, au lieu de se reproduire dans la mer, pénétrerait dans un Céphalopode, s'y multiplierait abondamment en devenant parthénogénétique et polyembryonique, puis retournerait à son premier hôte après avoir récupéré sa reproduction sexuelle. C'est de celle-ci que je m'occuperai dans les chapitres suivants.

ÉTUDE EMBRYOLOGIQUE

D'UN

MONSTRE DOUBLE MONOCÉPHALIEN

(Avec la Planche I)

Avant d'aborder la description du monstre double, dont j'ai fait l'étude, je dois passer rapidement en revue les autres cas de monstruosité analogue figurés et décrits par RAUBER, DARESTE, GERLACH, KLAUSSNER, HOFFMAN, GRUNDMANN, MANKOWSKY, MITROPANOW, PTIZIN, KAESTNER et HUCHER.

Certains de ces auteurs l'ont simplement figuré, d'autres l'ont décrit *in toto*, MANKOWSKY, GRUNDMAN l'ont coupé et HUCHER a même fait la retro-construction, mais aucun d'eux ne s'est appliqué à rechercher le mécanisme de la formation de cette monstruosité.

DARESTE le classe dans la famille des Sycéphaliens ; de plus il l'appelle omphalocéphale. Il en donne la description suivante : « La partie qui se forme la première est la tête unique résultant de la fusion de deux éminences céphaliques. Lorsque les embryons sont en ligne droite, chaque encéphale se constitue isolément d'une manière à peu près complète. Mais lorsque les deux têtes ne sont pas en ligne droite et forment entre elles un angle plus ou moins obtus, les différentes parties des deux encéphales se confondent plus ou moins.

Un fait remarquable que j'ai rencontré plusieurs fois et qui a été également figuré par RAUBER, c'est que la tête commune, au lieu de se soulever un peu au-dessus du blastoderme, pénètre parfois entre les lames latérales de deux sujets et vient aussi faire hernie dans la cavité du jaune. Dans ce cas, le pharynx manque complètement. Cette disparition de la tête pourrait au premier abord sembler étrange, mais elle n'a rien qui doive nous

étonner, car c'est tout simplement un cas de cette monstruosité que j'ai découverte chez les embryons d'oiseaux et désigné sous le nom d'Omphalocéphalie. Dans ce cas, les chambres cardiaques ne se forment point et les deux cœurs sont à nu des deux côtés de la tête. »

« Ainsi donc, chez ces monstres, l'union commence par les extrémités céphaliques, puis elle se propage peu à peu par les lames latérales jusqu'à l'ombilic. Elle est donc si l'on peut parler ainsi bilatérale et antérieure ». Je cite seulement ces deux passages de la description de DARESTE, car je serai obligée de les discuter plus loin.

KAESTNER présente un embryon analogue, dont les deux composants se rencontrent sous un angle de 180°. Les deux cœurs disposés latéralement, appartiennent par moitié à chaque composant.

D'après KAESTNER, les deux têtes qui se rencontrent tout en continuant à s'accroître, doivent prendre suivant le cas, une incurvation dirigée dans un sens ou dans un autre. Elle peut être dirigée ventralement du côté du vitellus, et si cela arrive à un stade relativement avancé, de pareils embryons seraient des monstres doubles omphalocéphales dont l'origine ne lui paraît pas bien établie actuellement.

L'incurvation ventrale de la tête dans ces formations doubles diffère sous beaucoup de rapports de la vraie Omphalocéphalie du monstre simple. Dans l'Omphalocéphalie vraie la tête se trouve derrière le cœur embryonnaire complet et se distingue par là d'une pseudo-omphalocéphalie, caractérisée par l'existence d'un cœur dédoublé, les deux moitiés du cœur ne pouvant aboutir à la soudure. De même chez ces monstruosité la tête, qui est d'ailleurs toujours très déformée, peut s'engager entre les deux moitiés du cœur et simuler une vraie Omphalocéphalie. Et RABAUD appelle cette monstruosité de « faux omphalocéphales ». Dans les omphalocéphales doubles, la tête peut s'engager entre les deux cœurs complets.

Le cas décrit par GRUDMANN entre dans la même catégorie de faits.

Dans ce cas, la formation du pharynx n'a pas eu lieu. Cette constatation dénote une grande différence entre l'Omphalocéphalie des monstres simples où la portion antérieure du tube

digestif existe toujours. GRUNDMANN constate dans la diplogénèse qu'il a décrite l'ectopie des deux cœurs. Ce phénomène a été déjà signalé par DARESTE et lui a suggéré l'idée de l'Omphalocéphalie.

I. — Aspect extérieur.

La planche représente la photographie de l'embryon grossi 15 fois.

Cet embryon provient d'un œuf qui a subi 32 heures d'incubation à une température de 38°. Il a été extrait vivant de l'œuf, sous l'eau salée à 6/1000.

Le blastoderme sectionné largement autour de l'embryon a été transporté ensuite, au moyen d'un porte objet, et examiné à un faible grossissement. Je me suis servi du binoculaire (foyer 55, oculaire — 2) pour établir un diagnostic provisoire.

La pièce a été ensuite transportée dans l'acide nitrique à 3 0/0, qui coagule le blanc, celui-ci devient donc facilement détachable et la pièce devient plus transparente.

Puis elle a été fixée dans l'alcool à 90°. Lorsque l'embryon est devenu d'un blanc opaque, on a pu considérer la fixation comme obtenue.

Le blastoderme avec son aire opaque et l'aire transparente paraît tout à fait normal ; il possède les dimensions d'un blastoderme d'un embryon normal du même âge. Sa forme est légèrement ovale : sa longueur est de 9 mm. et sa largeur de 7 mm. 9, l'aire transparente a la forme irrégulière, vaguement losangique.

Sa longueur est de 6 mm. 2, la largeur de 5 mm. 1. Les formations vasculaires y semblent normales. La région céphalocardiaque a une longueur de 1 mm. et une largeur de 2 mm. Les régions médianes et caudales, sensiblement pareilles, ont une longueur de 3 mm., la longueur totale de chaque composant est d'environ 3 mm. 5.

L'angle de divergence des deux composants est égal à 135°. Chaque composant présente une double rangée de 14 segments primordiaux. Ceux-ci, en arrivant à la région céphalique, s'incurvent en formant un angle obtus, ouvert à gauche chez le composant inférieur et à droite chez le composant supérieur. De plus, les segments primordiaux sont disposés symétriquement de cha-

que côté de la cavité médullaire chez le composant inférieur, tandis qu'ils semblent ne former qu'une seule rangée et être disposés de telle façon qu'ils couvrent la gouttière médullaire chez le composant supérieur. Dans son ensemble, la partie médiane du composant supérieur semble avoir subi une torsion légère, grâce à laquelle les protovertèbres paraîtraient être vues non de face mais de côté, en masquant la seconde rangée.

En réalité, cette dernière existe au-dessous, mais cette disposition n'est nullement l'effet d'une torsion, je l'expliquerai au cours de ma description anatomique.

D'ailleurs l'incurvation que présentent les deux composants semble être d'origine purement mécanique et due à une insuffisance des territoires pour la croissance.

La région céphalique est commune au deux composants : on ne peut distinguer aucune formation cérébrale. Tout paraît irrégulier et très désordonné. De chaque côté de cette tête commune, on voit les deux cœurs formés par la réunion des deux veines omphalo-mésentériques. Ces cœurs semblent appartenir par moitié à chaque composant.

II. — Constitution anatomique

Les deux composants, de taille sensiblement égale, diffèrent par leur constitution anatomique, comme nous allons le voir.

Les coupes sériées commençant par le composant inférieur intéressent ensuite la région commune et finalement le composant supérieur.

Sur le schéma (fig. 1) d'ensemble j'ai indiqué le niveau de chaque coupe.

Sur les coupes passant par la ligne 1 (fig. 2), l'ectoderme, peut-être légèrement plus épais que chez les embryons normaux, donne une formation cérébrale normale avec cavité médullaire régulièrement circonscrite. Les formations mésodermiques, la corde dorsale, les deux segments primordiaux, sont normalement constitués. Il existe des formations wolliennes ; la somatopleure et la splanchnopleure délimitent la cavité coelomique. Le revêtement endodermique est complet et tout à fait normal.

Au niveau de la ligne 2 (fig. 3) on constate des malformations qui sont probablement d'origine mécanique. En effet, en regardant l'embryon *in toto*, tel qu'il est représenté sur la pho-

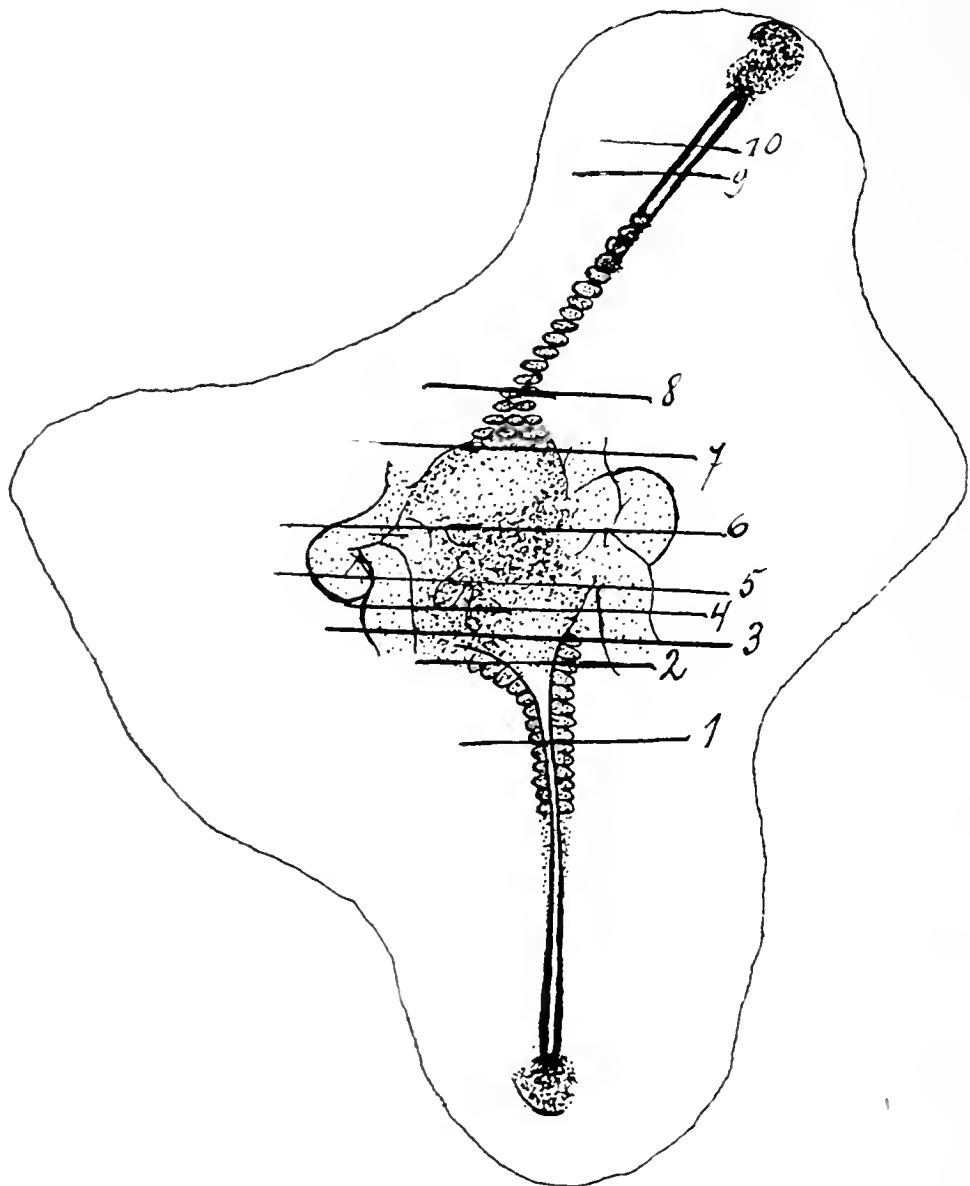


Fig. 1

tographie, on voit que l'axe du corps a subi une incurvation, formant un angle obtus ouvert à gauche. Les protovertèbres

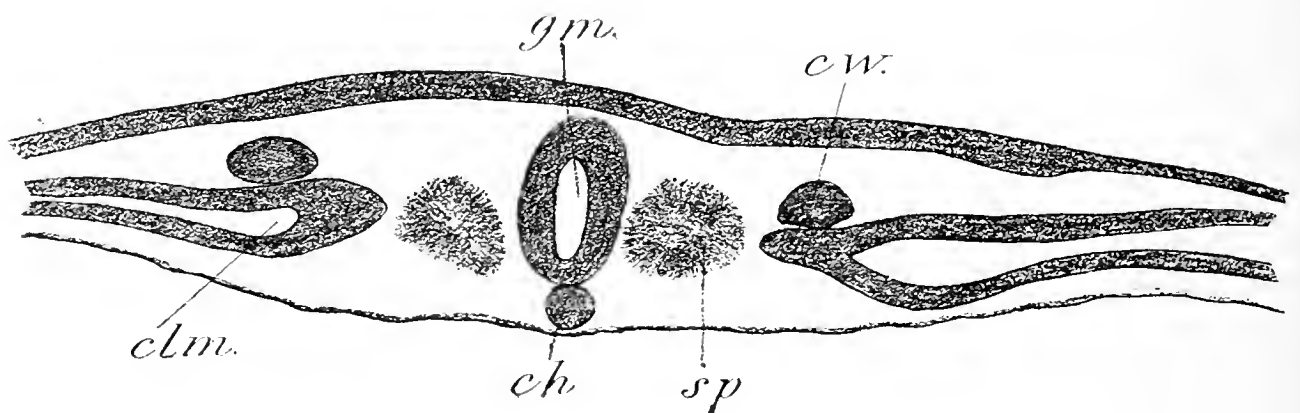


Fig. 2

situées symétriquement de chaque côté de l'axe médullaire, ont non seulement subi un tassement, mais encore un écartement qui a rendu leur direction presque perpendiculaire par rapport à la direction qu'elles ont dans leurs portions normales. Dès lors il

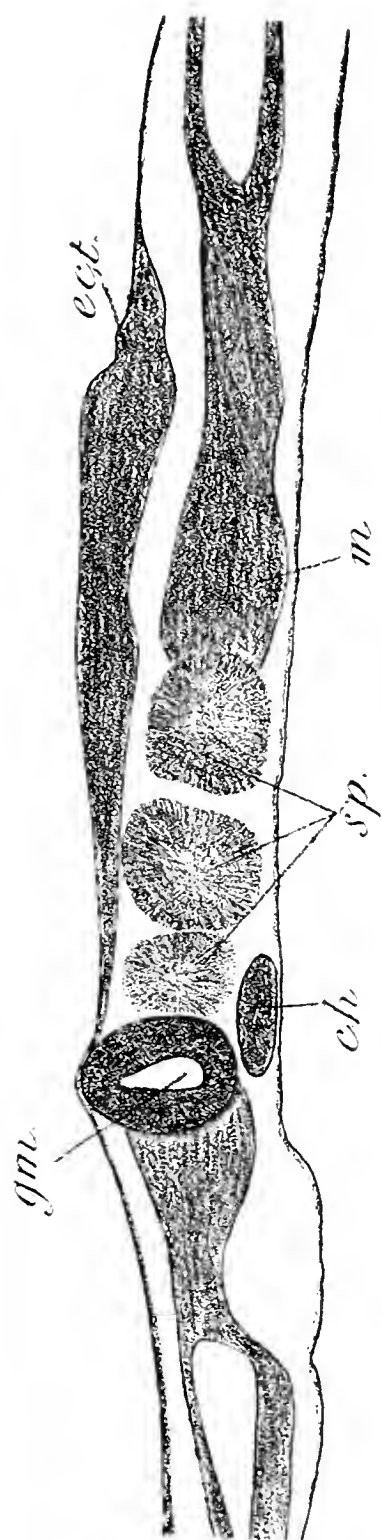


Fig. 3

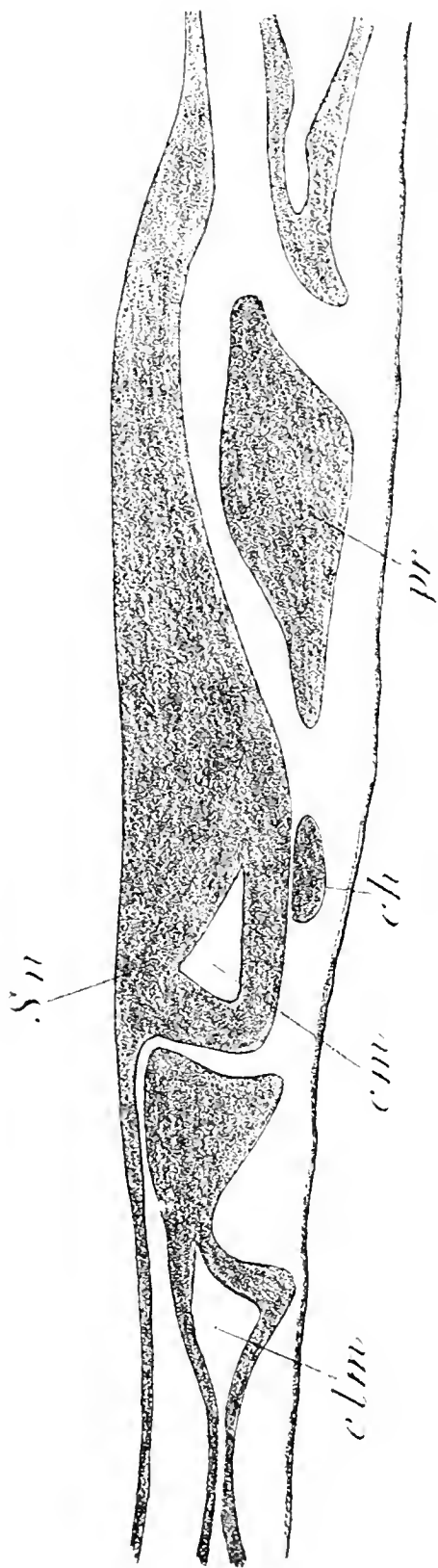


Fig. 4

est facile de comprendre que la coupe, passant avec une légère obliquité à leur niveau, embrasse d'un côté trois protovertèbres à la fois.

La corde dorsale, légèrement déplacée, est aplatie et de

forme ovale. Une lame mésodermique épaisse se divise et délimite le cœlome. L'ectoderme, d'aspect irrégulier, présente un fort épaissement du côté droit qui contraste sensiblement avec

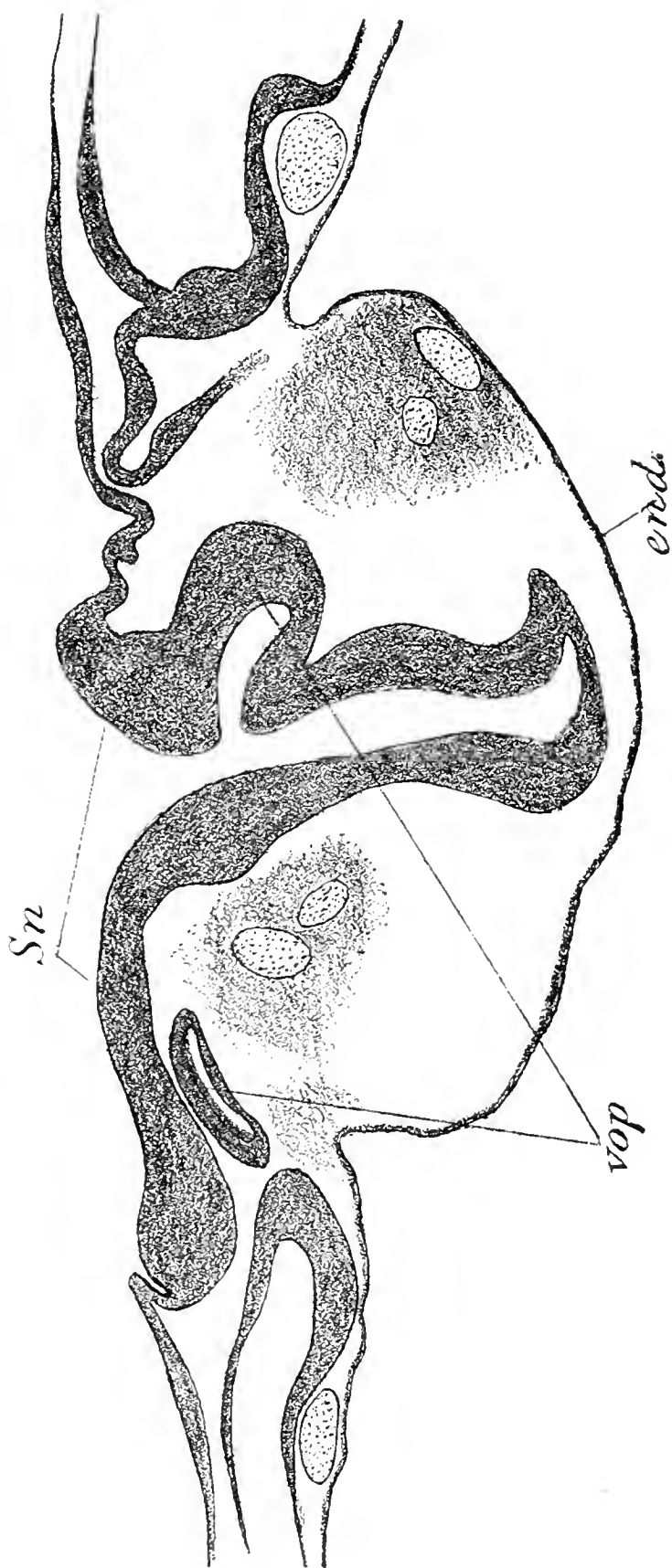


Fig. 3

la minceur de ce feuillet du côté gauche. L'endoderme est normal.

L'épaississement du feuillet ectodermique (fig. 4), ébauché sur

la coupe précédente, a gagné ici d'une façon considérable ; en s'étendant, il se confond avec le tube médullaire qui était encore régulier sur la fig. 3. La cavité médullaire a subi une déformation et, de circulaire, est devenue nettement triangulaire.

La chorde dorsale est aplatie et déplacée, elle ne se trouve plus sur le plan vertical passant par la cavité médullaire. Le tissu mésodermique est assez abondant à ce niveau.

Sur la figure 5, le feuillet ectodermique donne une vague esquisse d'une formation rappelant la vésicule cérébrale. On y voit les deux vésicules optiques primitives ; celle de droite est déjà complètement circonscrite et par contre la gauche commence à se pédiculiser et ne devient circonscrite que beaucoup plus haut, avec un contour assez irrégulier et des parois plus épaisses. Le mésoderme péri-encéphalique est peu abondant : on y voit quelques vaisseaux dont je n'ai pas pu établir l'origine. Le feuillet endodermique est toujours normal.

Les veines omphalo-mésentériques qui présentaient, sur la coupe précédente, des lumières relativement petites, ont acquis sur la figure 6 un calibre beaucoup plus important. Celle du côté gauche s'ouvre dans la dilatation ampullaire qui correspond au cœur.

L'ectoderme, probablement dissocié par action mécanique, donne une formation nerveuse très irrégulière. On note un épaississement assez prononcé de l'endoderme, surtout à droite, en face de la splanchnopleure, contournant la veine omphalo-mésentérique droite.

La partie médiane de la région commune (fig. 7) est occupée par les deux formations cardiaques.

Celles-ci sont disposées symétriquement sur les deux côtés de la tête commune. Le cœur du côté droit présente un étranglement à sa partie supérieure qui correspond à l'abouchement de la veine omphalo-mésentérique droite. la coupe intéresse celle-ci à deux niveaux.

Le cœur gauche est formé, ainsi que le cœur droit, par un endothélium protégé par une enveloppe mésodermique. La splanchnopleure et la somatopleure sont normalement développées.

Le système nerveux, de configuration étrange, occupe l'espace situé entre les deux formations cardiaques : le mésoderme péri-

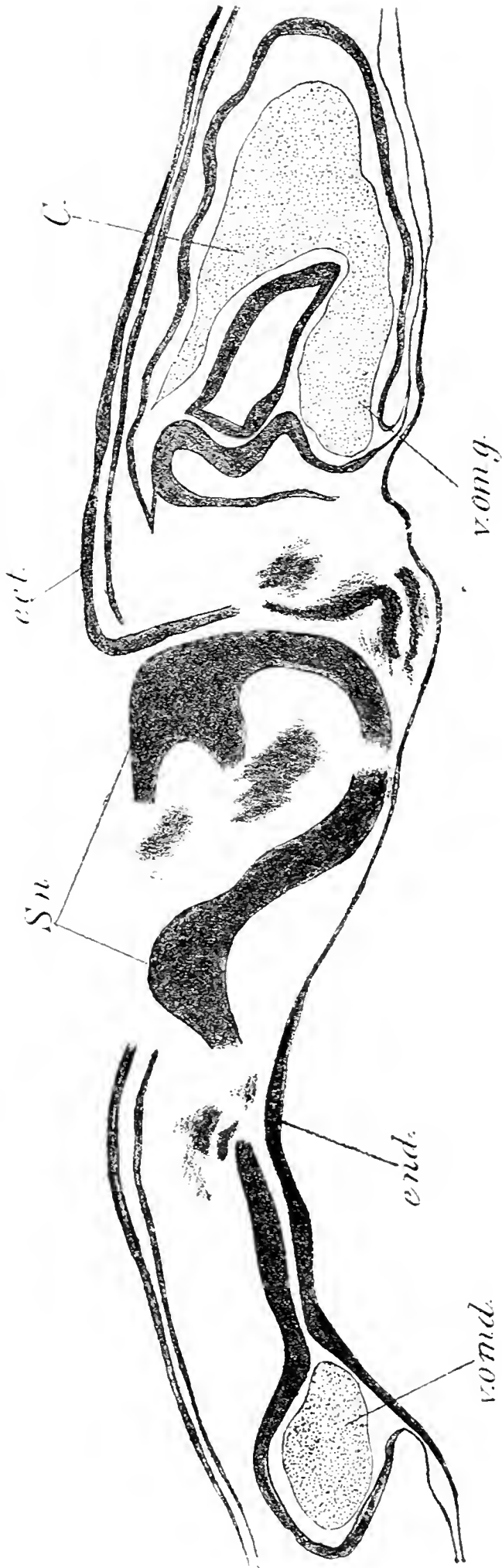


Fig. 6

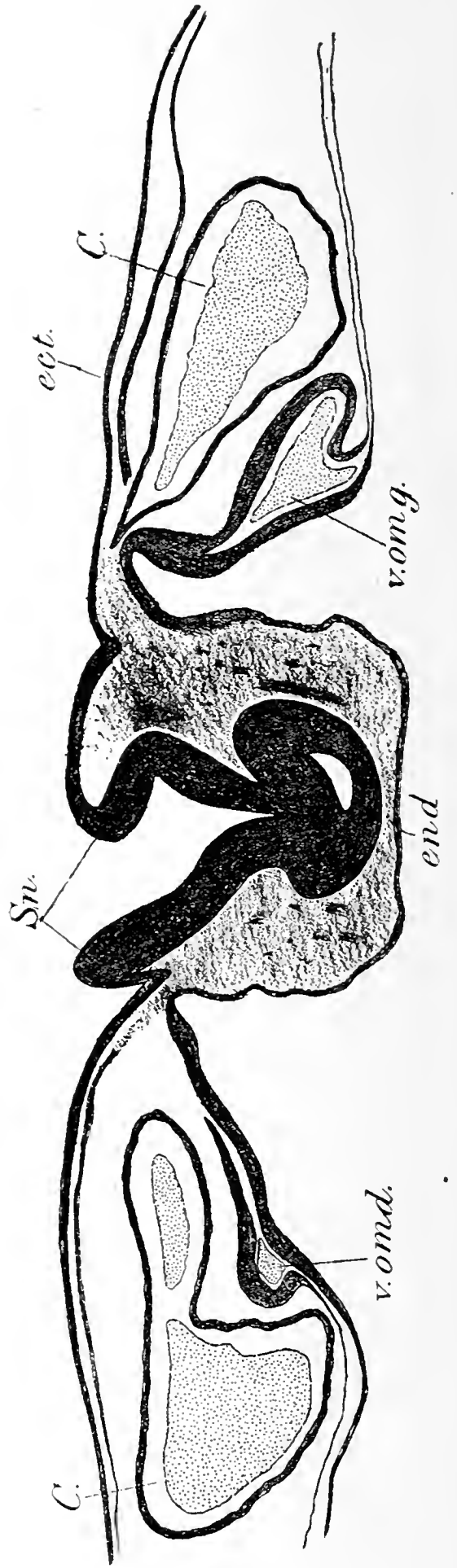


Fig. 7

encéphalique forme une couche assez étendue; l'endoderme présente un épaissement très marqué, surtout au niveau des régions cardiaques.

Sur les coupes suivantes, que je ne représente pas, on voit les lumières des deux cœurs devenir de plus en plus petites et disparaître finalement.

Sur la figure 8 nous voyons la masse cérébrale réduite à une

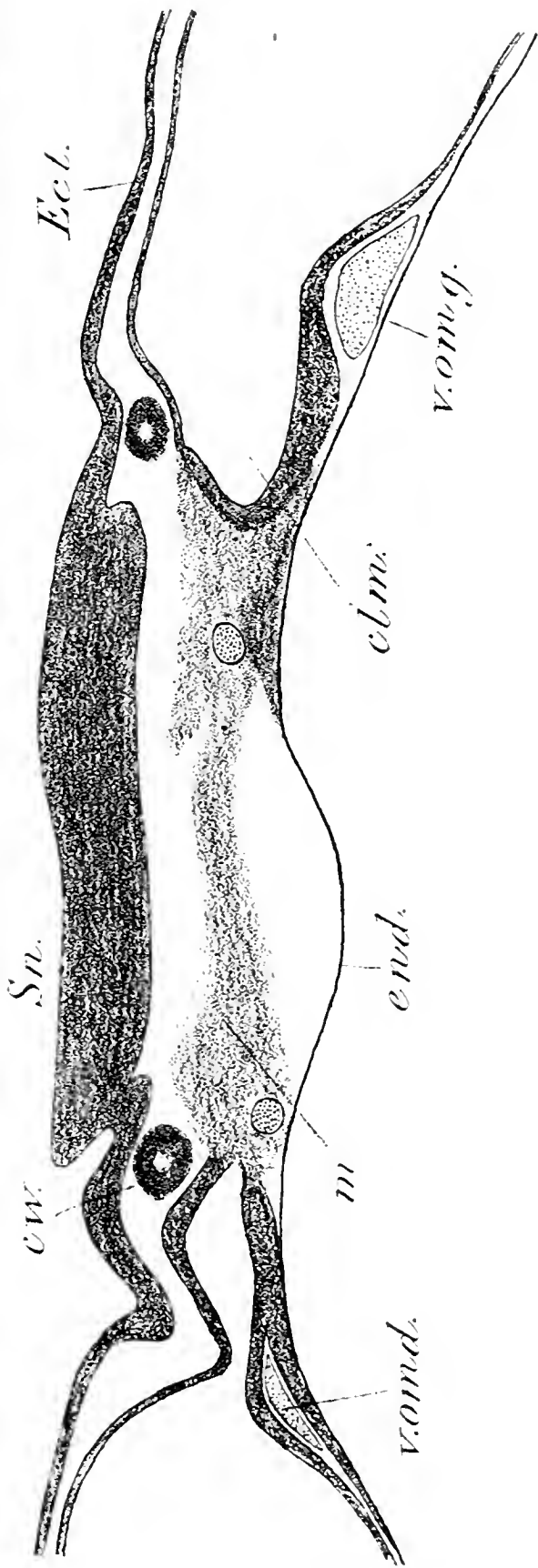


Fig. 8

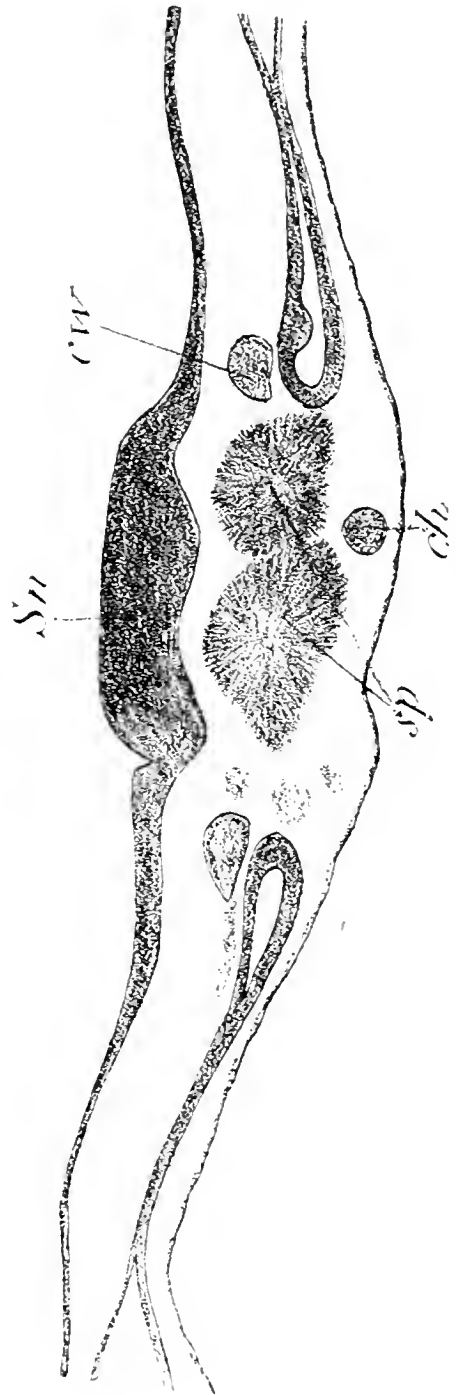


Fig. 9

lame assez régulière étendue presque en ligne droite. Sur la même coupe on constate les formations wolffiennes de chaque

côté de la lame cérébrale. L'endoderme est régulier et possède son épaisseur normale.

La lame cérébrale est mieux circonscrite (fig. 9); les deux segments primordiaux, au lieu d'être séparés par le tube médullaire, circulaire à l'état normal, sont tellement voisins qu'ils se touchent presque. Ceci se traduit sur la reproduction *in toto* par

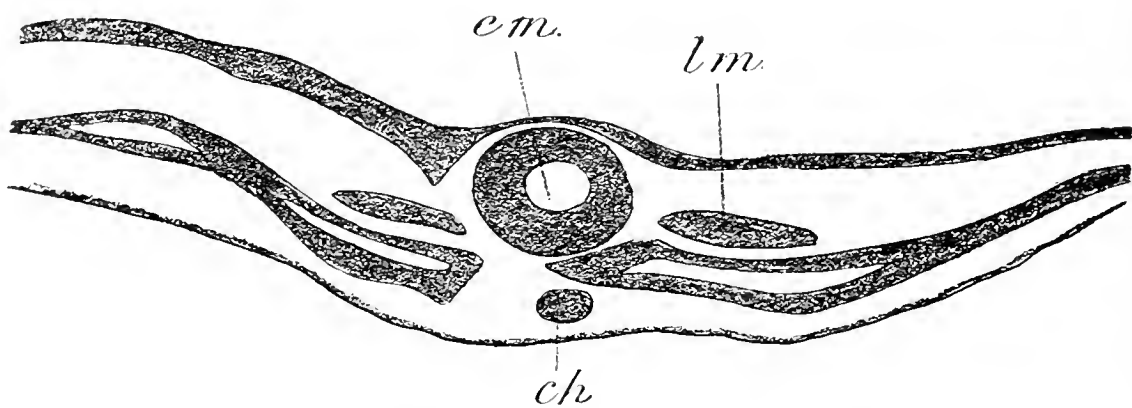


Fig. 10

un seul plan de protovertèbres qui, n'étant pas séparées par le tube médullaire et étant légèrement tordues, semblent être superposées. La chorde dorsale occupe sa place habituelle, de même les formations wolffiennes.

La formation du système nerveux se régularise de plus en plus et, finalement, nous la voyons former un tube médullaire circu-

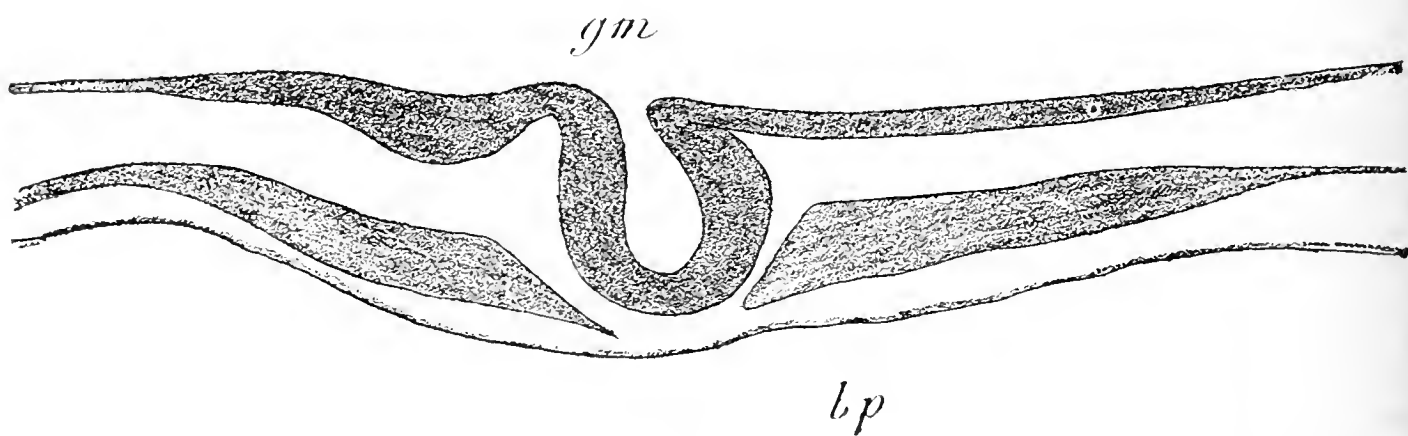


Fig. 11

laire (fig. 10) avec une lumière au centre. Les formations mésodermiques et endodermiques sont aussi normales. Seul l'ectoderme présente encore un épaissement par places.

La figure 11 présente un aspect presque normal.

III. — Mécanisme de formation

Pour interpréter la description qui précède et pour chercher par quel procédé l'évolution embryonnaire a pu aboutir à la constitution d'un tel monstre double monocéphalien il convient de rejeter d'emblée toute hypothèse de soudure secondaire de deux individus évoluant à la rencontre l'un vers l'autre.

Présentant le même degré de développement, ayant la même taille et le même nombre de segments primordiaux, deux individus devraient être en grande partie superposables. Rien de pareil n'a lieu dans notre cas. La masse nerveuse est différenciée d'une façon désordonnée. Ce qui prouve que sa formation s'est opérée sur place et que les deux individus ont puisé simultanément dans une seule et même masse de cellules. Cette formation nerveuse est accompagnée de chaque côté de deux formations cardiaques.

Ces cœurs appartiennent par moitié à chaque individu. La tête commune se constituant sur un territoire peu étendu, s'est étalée et insinuée entre les protovertèbres et entre les deux ébauches cardiaques primitives. Cet étalement a empêché la soudure de ces dernières. Les deux moitiés cardiaques de chaque individu venant en contact par suite de leur accroissement se sont soudées et dès lors il s'est formé un cœur double de chaque côté de la tête commune. Ce cœur très simple correspond à la réunion des dilatations ampullaires de deux veines omphalo-mésentériques provenant chacune d'un individu différent. La même cause mécanique qui a empêché la soudure des deux moitiés du cœur de chaque individu, a empêché aussi la formation du pharynx. Sur la figure 7 on voit l'endoderme épaissi esquisser un mouvement d'invagination qui pourrait aboutir à la délimitation d'un tube pharyngien, si la masse cérébrale ne l'avait empêché en le repoussant.

En résumé, après l'exposé et l'étude complète de coupes sériées de ce monstre double, il est visible que sa genèse diffère essentiellement de la genèse admise par DARESTE et par nombre d'auteurs à sa suite.

Ainsi notre embryon double a évolué sur un blastoderme d'apparence unique, mais ce blastoderme est néanmoins diplo-

génique. On peut admettre avec J. TUR que si chaque foyer de segmentation aboutit à la construction d'un demi-blastoderme, l'autre blastoderme lui fait équilibre. Cet équilibre dépend dans ses manifestations morphogéniques ultérieures de l'éloignement respectif des deux centres. Dans les cas où ceux-ci sont très rapprochés il se forme un blastoderme simple en apparence, dont le caractère diplogénique apparaîtra lors de la formation des lignes primitives. Celles-ci conservent leur individualité, laquelle se manifeste au moins par la formation de 2 nœuds de Hensen ou nœuds primitifs de Mitrophanow, foyers initiaux du développement de deux chordes dorsales et de différenciations consécutives les plus importantes. Pour DARESTE et plusieurs autres auteurs la genèse des monstres doubles reposait sur le principe de l'union des parties similaires — loi tératologique formulée par Et. GEOFFROY SAINT-HILAIRE. Celle-ci se faisait au niveau du contact des régions entrées en collision.

Au cours de cette étude j'ai pu me convaincre que ce n'est pas de cette manière que les faits se présentent en réalité.

Si la duplicité est un fait précoce, il existe aussi une région commune, région dans laquelle apparaissent les ébauches simples ou doubles d'emblée.

Ces ébauches sont le résultat d'un processus qui dans les grandes lignes correspond à celui que Mathias DUVAL ⁽¹⁾ a exposé *a priori*, que LAGUESSE et BUÉ ⁽²⁾ ont confirmé ensuite. Deux organes homologues, dit Mathias DUVAL, deux moitiés de tête, la moitié gauche de la tête d'un sujet et la moitié droite de celle de l'autre ne trouvent à leur disposition pour se former qu'une seule et même partie du blastoderme, tant sont voisins et contigus les deux centres de formation de deux têtes et de deux cous, de telle sorte que les parties naissent d'emblée soudées, leurs portions intermédiaires et communes ayant pris leur origine dans une seule et même masse de cellules blastodermiques. Etienne RABAUD ⁽³⁾, en faisant l'étude de son monstre

⁽¹⁾ Mathias DUVAL. Pathogénie générale de l'embryon. Tératogénie. *Traité de pathologie générale de Bouchard*, t. 1, 1895, p. 218.

⁽²⁾ LAGUESSE et BUÉ. Sur un embryon humain dérodyme de 19 millimètres et sur l'origine des monstres doubles en général (*Journal d'anatomie et de la physiologie*, 1898, n° 1).

⁽³⁾ Etienne RABAUD. Etude sur un embryon de poulet sternopage (*Bibliographie anatomique*, fascicules 5 6, année 1901).

double sternopage, a formulé d'une façon concrète cette idée.

Si le territoire commun se trouve placé simultanément sous la dépendance de deux individus, la même masse indivise de tissu sera entraînée d'une part comme de l'autre à subir la même différenciation, il naîtra une seule ébauche sous cette double influence. Cette ébauche se transformera en un organe simple qui n'est nullement le résultat de la fusion de deux organes distincts. Sa simplicité est primitive.

Tout se passera pour cette ébauche prise en elle-même comme dans l'état normal des individus simples. Toute soudure secondaire des parties similaires en se produisant d'une façon mécanique n'est que la conséquence de la duplicité elle-même. Ainsi on voit que l'hypothèse de l'union des parties similaires n'est nullement fondée. L'unicité apparente est le résultat de la naissance d'une seule et unique ébauche, qui se transforme en un organe simple.

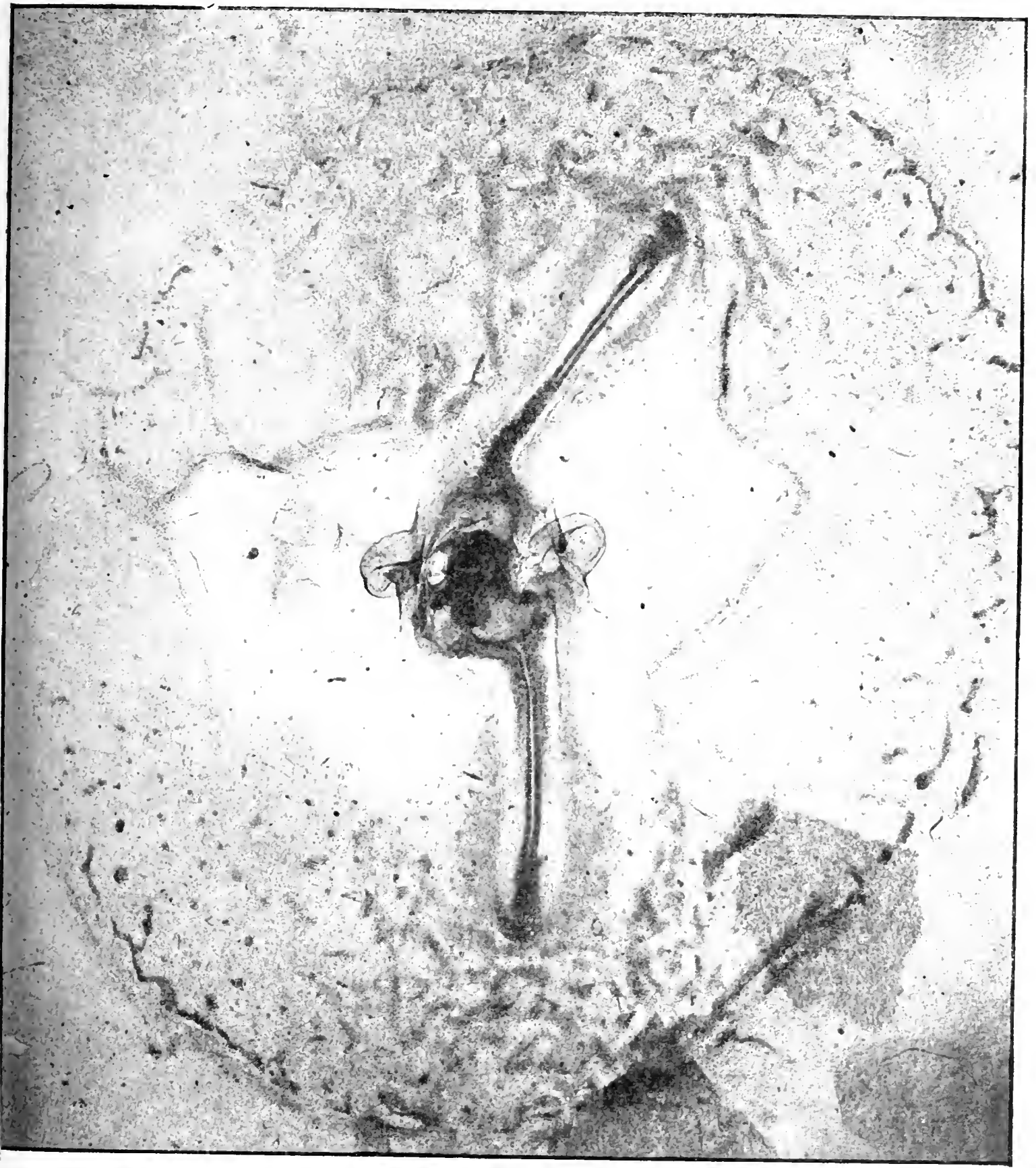
Pour terminer j'admets, avec mon maître Etienne RABAUD que la genèse d'un monstre double est une. Les deux composants forment dès le principe un tout ; c'est un seul et même organisme qui a ses procédés spéciaux de développement.

Pour établir l'origine de processus initiaux dans la formation des polygénèses en général et des diplogénèses en particulier, il serait peu prudent d'émettre telle ou telle opinion. Pour aboutir à une conclusion fondée de nombreux auteurs, à maintes reprises, ont fait les expériences les plus diverses. Leur nombre et leurs résultats variés démontrent que la question est encore loin d'être élucidée d'une manière satisfaisante pour répondre à toutes les objections et toutes les critiques.

LÉGENDE COMMUNE A TOUTES LES FIGURES

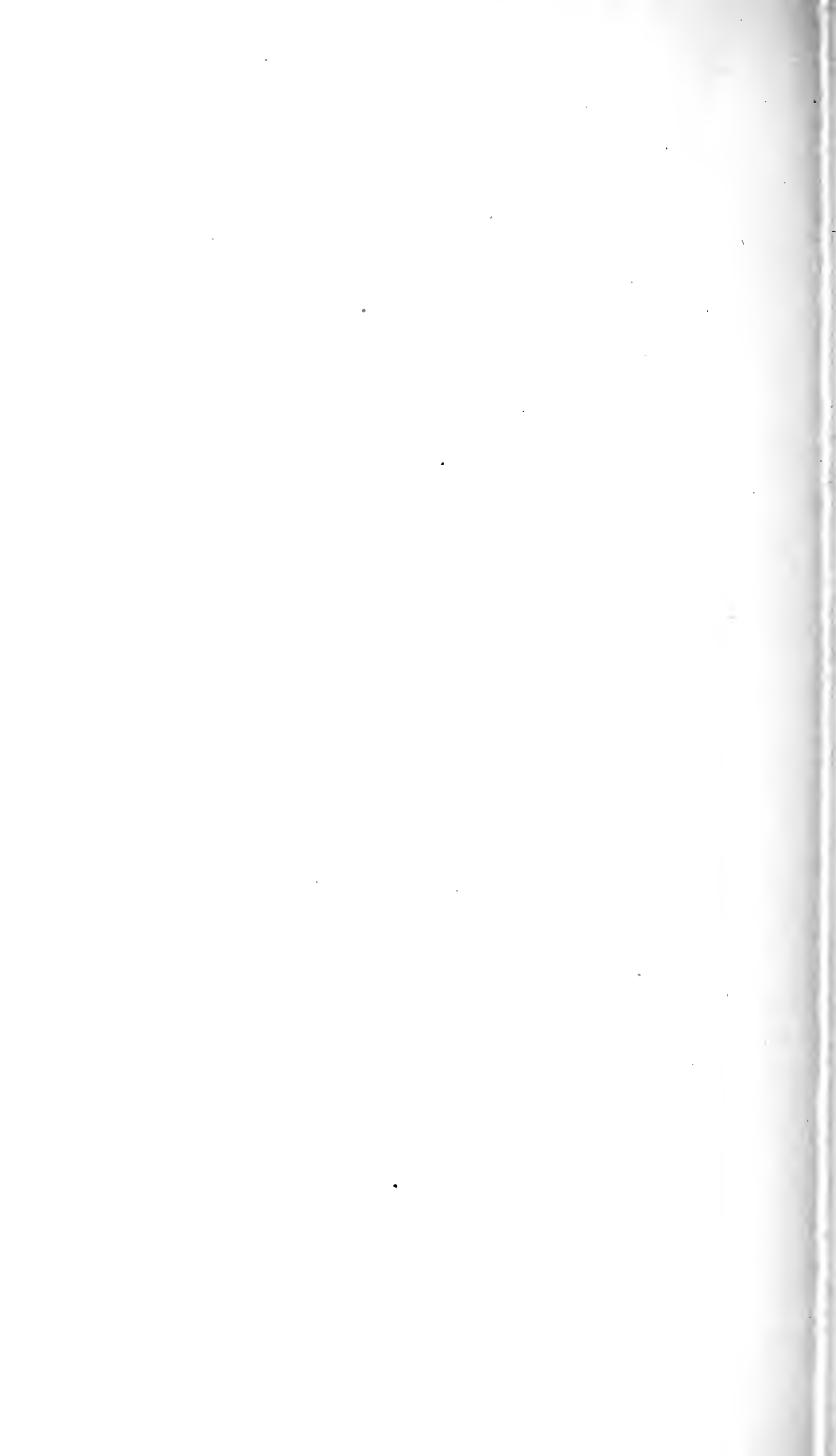
gm	—	cavité médullaire.
clm	—	cœlome.
ch	—	chorde dorsale.
sp	—	segments primordiaux.
ew	—	corps de Wolff.
m	—	mésoderme.
ect	—	ectoderme.
Su	—	différenciation nerveuse.
cm	—	cavité médullaire.
pr	—	protovertèbre.
vop	—	vésicules optiques primitives.
end	—	endoderme.
v. omd	—	veine omphalo-mésentérique droite.
v. omg	—	veine omphalo-mésentérique gauche.
C	—	cœur.
lm	—	lames musculaires.
gm	—	goutière médullaire.
lp	—	lames prévertébrales.

PLANCHE I



CHAPPELIER, phot.

Embryon double monocéphalien.



BIBLIOGRAPHIE

1903. P. BAR. — Un œuf à deux jaunes peut-il donner naissance à des jumeaux adhérents? *Soc. d'Obstetr.*, Paris.
1891. DARESTE. — Recherches sur la production artificielle des monstruosités ou essais de la tératogénie expérimentale. Paris, 2^e édition.
1891. — — Nouvelles recherches sur le mode de formation des monstres doubles. *C. R. Ac. Sc.*, t. CIV, p. 715.
1892. Mathias DUVAL. — Atlas d'embryologie.
1895. — — Pathogénie générale de l'embryon. Tératologie. *Traité de path. générale de Bouchard.*
1861. August FORSTER. — *Die Missbildungen des Menschen systematisch dargestellt mit 26 Tafeln.* Iena. 2. Auf.
- 1832-1836. ISIDORE GEOFFROY SAINT-HILAIRE. — *Traité de Tératologie*, t. III, Paris.
1906. Emil GRUNDMANN. — Ueber Doppelbildungen bei Sauropsiden. *Inaug. Diss. Giessen.*
1892. O. HERTWIG — *Aeltere and neuere Entwicklungstheorien.* Berlin.
1903. — — Miss. u. Mehrfachbildungen die durch Störung der ersten Entwicklungsprozesse herfergerufen werden. *Handb. d. vgl. u. exp. Entwicklungsthere.* 14-15, Iena.
1892. Erich HOFFMANN. — Ueber einem sehr jungen Anadidymus des Hühnchens. *Aus. d. anat. Inst. d. Univ. Berlin. Inaug. Diss. u. Arch. f. mikr. Anat.*, XLI, p. 40.
1898. S. KAESTNER — Doppelbildungen bei Wirbeltieren, Ein Beitrag zur Kasuistik. *Arch. Anat. u. Phys.* II. 2. 3, pp. 81-94.
1899. — — Neuer Beitrag zur Kasuistik der Doppelbildungen bei Hühnerembryonen. *Arch. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. H. 1, 2.* pp. 28-32.
- 1901-1902. — — Doppelbildungen an Vogelkeimscheiben. III-IV. *Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* Leipzig.
1898. LAGUESSE et BUÉ. — Sur un embryon humain dérodyme de 19 millim. et sur l'origine des monstres doubles en général. *Jour. de l'Anat.*, janv.-fév.
1899. P. I. MITROPHANOW. — Notes embryologiques et tératologiques. *C. R. Assoc. des Anatom.*, 1^{re} sess., Paris.
1899. — — Les études tératogéniques. *Trav. du Laboratoire zootomique de Varsovie*, XXII (en russe).
1887. A. DE QUATREFAGES. — Tératologie et tératogénie. *J. des Savants*, III.
1888. — — Mémoire sur la monstruosité double chez les poissons. *Mém. publié par la Soc. philom. à l'occasion du centen. de sa fonction, 1788-1888*, Paris.

1898. Etienne RABAUD. — Essais de tératologie. Embryologie des poulets Omphalocéphales. *Th. Fac. de Paris*, 1898, et *Journal de l'Anatom. et Physiol.*, 1898.
1901. — — — Etude sur un embryon de poulet sternopage. *Bibl. anat.*
1901. — — — Un cas de dédoublement de l'embryon. *Bibl. anat.*
1901. — — — Union des parties similaires. *Bull. Sc. de France et de Belgique.*
1911. — — — *Le transformisme et l'expérience*. 1 vol. Alcan.
1914. — — — *La tératogenèse*. 1 vol. O. Doin.
1894. W. ROUX. — Ueber die verschiedene Entwicklung isolierter erster Blastomeren. *Arch. f. Entw. Mech.*, Bd. 1.
- 1906 Ernst SCHWALBE — Die morphologie der Missbildungen des Menschen u. der Tiere :
1906. — — — Teil I. Allgemeine Missbildungen.
1907. — — — Teil II. Die Doppelbildungen.
1901. H. SPEEMANN. — Experimentell erzeugte Doppelbildungen. *Verh. f. Intern. Zool. Kongress*. Berlin.
- J. TUR. — Contribution à la théorie des polygénèses. *C. R. Soc. Biol.*, t. LVI. p. 108.
1913. J. TUR. — Sur le diplogénèse à centres rapprochés. *Arch. de Biologie*, t. XXVII, 1913.
-

J. RODHAIN et J. BEQUAERT

MATÉRIAUX POUR UNE ÉTUDE MONOGRAPHIQUE DES DIPTÈRES
PARASITES DE L'AFRIQUE

DEUXIÈME PARTIE

RÉVISION DES OESTRINAE

DU CONTINENT AFRICAÏN

(Avec la planche II)

SOMMAIRE

Introduction.

Subfam. *Œstrinae*. — Caractères généraux de l'imago et de la larve au 3^e stade. Règles à suivre dans la délimitation des genres de ce groupe. Biologie larvaire. Précautions à prendre pour l'éducation des mouches. Tableau des hôtes.

Parasites des *Œstrinae*. — *Herpetomonas œstrorum*.

Tableau synoptique des genres d'*Œstrinae* : A. Mouches adultes. — B. Larves au 3^e stade.

Observations.

1. Position systématique du genre *Aulacephala* MACQ. — 2. Sur *Cephenomyia* LATR. et *Pharyngomyia* SCHIN. — 3. Sur *Pharyngobolus* BR. — 4. Ces trois derniers genres offrent divers caractères communs. — 5. Sur l'*Œstrus macropi* FROGGATT.

Genre 1. *Cephalopsis* TYL. TOWNS — Synonymie ; caractères génériques.

Cephalopsis titillator (B. CLARK). — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago ; larve au 3^e stade ; larve au 2^e stade ; puppe.

Genre 2. *Œstrus* L. — Synonymie ; caractères génériques — Tableau synoptique des espèces à l'état adulte et larvaire. — Le genre *Œstrus* L. ne peut être scindé en sous-genres.

1. *Œstrus ovis* L. — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago ; biologie de la mouche adulte ; larve au 3^e stade ; larve au 2^e stade ; larve au 1^{er} stade ; puppe ; cycle évolutif ; rôle pathogène.

2. *Œstrus aureo-argentatus* RODH. et BEQ. — Distribution géographique ;

description de l'imago ; larves au 3^e et au 2^e stade d'*Hippotragus equinus* ; larves au 3^e et 2^e stade de *Bubalis lelwel jacksoni*.

3. *Æstrus variolosus* (H. LÆW). — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago : les stades larvaires ne sont pas connus avec certitude. — Larve au 3^e stade d'*Æstrus Bertrandi* RODH. et BEQ. : larves rapportées par ROUBAUD à *Æ. variolosus* ; larves décrites par BRAUER et SJÖSTEDT.

4. *Æstrus Macdonaldi* GEDOELST. — Distribution géographique ; larves au 3^e stade.

Genre 3. *Rhinæstrus* BR. — Synonymie : caractères génériques. — Tableau synoptique des espèces à l'état adulte et larvaire.

1. *Rhinæstrus hippopotami* GRÜNIB. — Distribution géographique ; description de l'imago : larve au 3^e et 2^e stade ; pupes.

2. *Rhinæstrus Nivarleti* RODH. et BEQ. — Distribution géographique ; description de l'imago : larve au 3^e et 2^e stade ; pupes : larves d'un sanglier du Congo français décrites par R. BLANCHARD.

Larves de *Rhinæstrus (Nivarleti ?)* de *Cephalophus melanorrhæus*.

3. *Rhinæstrus phacochæri* RODH. et BEQ. — Distribution géographique ; description de l'imago ; larve au 3^e et au 2^e stade ; pupes.

4. *Rhinæstrus purpureus* BR. — Synonymie : distribution géographique ; description de l'imago : ponte ; larve au 3^e stade ; pupes.

Genre 4. *Gedoelstia* RODH. et BEQ. — Caractères génériques.

Larves de ce genre décrites par BRAUER et SJÖSTEDT.

Gedoelstia cristata RODH. et BEQ. — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago ; larve au 3^e et 2^e stade de *Bubalis Lichtensteini* ; pupes ; larves de *Bubalis lelwel jacksoni*, *B. major*, *Cobus* sp. et *Damaliscus korrigum jimela*.

Genre 5. *Kirkiæstrus* RODH. et BEQ. — Synonymie ; caractères génériques ; caractères distinctifs des espèces.

1. *Kirkiæstrus Surcoufi* GED. — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago ; larve au 3^e stade de *Bubalis lelwel jacksoni* ; pupes ; larve de *Bubalis major* et *Cobus* sp.

2. *Kirkiæstrus Blanchardi* GED. — Synonymie ; distribution géographique ; larve au 3^e stade.

3. *Kirkiæstrus minutus* RODH. et BEQ. — Synonymie ; distribution géographique ; description de l'imago : larve au 3^e stade de *Bubalis lelwel jacksoni* ; pupes ; larve de *Damaliscus korrigum jimela*.

Index bibliographique.

Introduction

La collection relativement importante d'Æstrides africains que nous avons eue à notre disposition nous a permis d'entreprendre une étude générale des Æstrides cavicoles d'Afrique, dont nous avons pu examiner nous-mêmes presque toutes les espèces tant sur les larves qu'à l'état adulte.

Les *OÆstridae cavicolae* de BRAUER ne correspondent pas exactement à la section des *OÆstrinae*, telle que nous la délimitons

ici et à laquelle nous donnerions volontiers le rang de sous-famille. Nous en excluons tout d'abord le genre *Aulacephala* MACQ., dont les stades larvaires sont inconnus et qui paraît se classer plus rationnellement dans le voisinage de *Trixa* B. B. ⁽¹⁾; en outre *Cephenomyia* LATR. et *Pharyngomyia* SCHIN. que nous rangeons, à l'exemple de GIRSCHNER, près des *Calliphorinae* (*Pharyngobolus* BR. est imparfaitement connu à l'état adulte). Nous indiquons plus loin les raisons pour lesquelles nous croyons devoir écarter complètement des *Œstrinae* ces deux derniers genres, qui n'ont guère de commun avec celles-ci que le mode de vie analogue des larves.

Subfam. Œstrinae

GIRSCHNER, *Berlin. entom. Zeitschr.*, XXXVIII, 1893, p. 312; *Ill. Wochenschr. f. Entom.*, I, 1896, p. 106; II, 1897, p. 668. — BEZZI et STEIN, *Kat. d. paläarkt. Dipt.*, III, 1907, p. 589.

Syn. : *Œstridae cavicolae pro parte*. BRAUER, *Wien. entom. Zeitg.*, VI, 1887, pp. 8 et 12; *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien. math. naturw. Cl.*, LXIV, 1897, p. 281. — BRAUER et v. BERGENSTAMM., *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien. math. naturw. Cl.*, LVI, 1889, p. 159.

Caractères généraux. — *Imago.* — Vertex large dans les deux sexes; front et joues renflés-proéminents; face bien développée en dessous des yeux. Ailes à membrane régulièrement parcourue de rides sinueuses bien marquées, à alula très développée, relativement pointue; 4^e nervure longitudinale coudée en une nervure transverse apicale qui se termine sur la 3^e nervure longitudinale bien avant l'extrémité de celle-ci (1^{re} cellule marginale postérieure par suite fermée). Cuillerons alaire et thoracique contigus à la base, séparés par un angle étroit et aigu; le cuilleron alaire normal, très courtement cilié au bord; le cuilleron thoracique très développé, élargi vers le dehors et vers la ligne médiane, atteignant le bord du scutellum, à marge très courtement ciliée. Suture transverse médiane du dorsulum complète. Pas de traces de soies sternopleurales. Les hypopleures par

⁽¹⁾ Cfr. F. BRAUER — Ueber die systematische Stellung der Muscarien Gattung *Aulacocephala* GERST. *Anzeiger Akad. Wiss. Wien*, 1899, p. 238-239.

contre portent une rangée de faibles soies ⁽¹⁾. Membrane ventrale très largement développée ; 3^e sternite abdominal du ♂ à bord postérieur presque droit, à peine distinctement arqué. Hypopygium ♂ très petit, peu apparent, caché sous le dernier tergite. A la face dorsale de l'abdomen 4 segments visibles, les 1^{er} et 2^e tergites étant complètement fusionnés. Clypeus (arête médiane de la face) très étroit, pourvu d'un sillon déprimé. Trompe et palpes rudimentaires.

Larves au 3^e stade. — Cavicoles. Une seule paire de crochets buccaux. Bourrelets antennaires tuberculiformes, largement écartés l'un de l'autre à la base, pourvus de un à trois points ocellaires. Larves constituées en apparence de 11 anneaux, les 2 premiers étant complètement fusionnés en un pseudocéphalon ⁽²⁾ ; l'anneau anal (12^e) libre, réuni par une large base au précédent, formant seul la cavité stigmatique ; celle-ci plus ou moins profonde, limitée en dessous par un large bourrelet ambulateur. Larves métapneustiques ; les stigmates antérieurs sans fonction et ordinairement invisibles extérieurement (d'après BRAUER, ils existeraient chez *Cephalopsis*) ; les stigmates postérieurs se présentent sur la face postérieure du segment anal, sous forme de deux plaques chitineuses criblées de nombreux faux-pores.

Pupes en tonnelets (comme chez tous les Diptères cyclorrhaphes), la peau larvaire contractée et durcie renfermant la nymphe proprement dite (*Larva pupigera* de BRAUER) ; lors de l'éclosion, le tonnelet se fend sous la pression de l'ampoule frontale de l'imago (*Schizophora*) le long de sutures arquées (Bogennaht de BRAUER) préformées sur la larve ; il se détache ainsi un opercule en demi-calotte à la partie antéro-dorsale de la coque.

Ainsi caractérisée, la sous-famille des *æstrinae* ne comprend que les genres : *Æstrus* L., *Cephalopsis* TYL. TOWNS., *Rhinæstrus* BR., *Kirkiaæstrus* RODH. et BEQ. et *Geddoelstia* RODH. et BEQ.

Nous avons récemment (*Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, pp. 688-690) publié un aperçu synoptique des larves au 3^e stade et des insectes adultes des divers genres d'Æstrides cavicoles, destiné à remplacer celui que nous avons établi en 1913 (*Rev. Zoolog. Afric.*, II, fasc. 2, p. 182). Antérieurement déjà (*Bull.*

(1) Celles-ci représentent certainement les macrochètes hypopleuraux ; les *Æstrinae* doivent donc se placer dans la famille des *Tachinidae* de GIRSCHNER.

(2) Il sera bon de noter que dans la suite de ce mémoire nous comptons douze anneaux aux larves. L'anneau céphalique comprend toujours les 1^{er} et 2^e fusionnés.

Soc. Path. exot., VIII, 1915, p. 458) nous avons émis l'avis que dans la classification des Œstrides, l'on ne peut pas s'écarter des règles admises pour la systématique générale de l'ordre des Diptères. Dès lors il ne nous paraît pas discutable qu'il faut attribuer une importance primordiale, dans la délimitation des genres, aux caractères offerts par les Insectes parfaits. Une classification basée exclusivement sur les particularités des larves ne peut être que provisoire et ne se justifiait en pratique que par l'ignorance des stades adultes ; elle ne pouvait aboutir qu'à créer un système artificiel qui ne rentre pas dans le cadre de la classification générale des Diptères.

Si l'on se place à ce point de vue, on constate que les 5 genres actuellement admis dans la sous-famille des *Œstrinae* et que nous avons énumérés plus haut, sont très voisins ; leurs caractères distinctifs sont difficiles à préciser et ne paraissent avoir qu'une valeur secondaire, qui diminue à mesure que l'on connaît un plus grand nombre d'espèces à l'état adulte. Ils forment un groupe homogène, dont on pourrait former avec raison un genre unique : *Œstrus* L. ; les différents groupements génériques actuels conserveraient alors leur valeur comme sous-genres.

En particulier, nous sommes de plus en plus persuadés que les caractères tirés de la spinulation des larves au 3^e stade n'ont qu'une valeur très minime pour la délimitation des genres chez les *Œstrinae* ; nous sommes même enclins à croire qu'ils peuvent être très variables chez les divers individus au même stade d'une espèce donnée.

a) *Spinulation dorsale*. — La présence d'une spinulation dorsale a été considérée comme caractéristique des larves de *Rhinœstrus* BR. ; mais nous avons fait connaître une espèce (*Rh. phacochoeri*) chez laquelle elle fait défaut et qui pourtant par tous ses autres caractères larvaires et par les particularités de la mouche adulte rentre indiscutablement dans le genre *Rhinœstrus* BR.. D'autre part nous avons décrit en 1912 un véritable *œstrus* (*OE. aureo-argentatus*), chez lequel existe une spinulation dorsale très nette quoique moins développée que chez la plupart des *Rhinœstrus*.

b) *Spinulation du segment céphalique*. — Elle est excessivement variable dans les limites d'un même genre : dans le genre

æstrus L. on trouve à cet égard diverses combinaisons (v. plus loin, p. 83) ; dans le genre *Rhinæstrus* BR. on la trouve à la face dorsale et ventrale chez *Rh. purpureus* BR., *Rh. hippopotami* GR. et *Rh. Nivarleti* R. et B. ; elle fait complètement défaut chez *Rh. phacochoëri* R. et B.

c) *Spinulation latérale aux bords postérieurs des segments ventraux.* — Elle serait, d'après GEDÖELST, caractéristique du genre *Kirkiastrus* R. et B. (= *Kirkia* GED.) ; mais nous avons décrit récemment une espèce (*K. minutus*) qui ne la possède pas et qui pourtant par tous ses autres caractères appartient à ce genre. D'autre part, certains *Rhinæstrus* (*Rh. purpureus* BR. et *Rh. Nivarleti* R. et B.) offrent très nettement des groupes d'épines sur les côtés, aux bords postérieurs des segments ventraux.

La distinction *spécifique* des larves se base presque uniquement sur des détails de spinulation ; mais ici encore il faut tenir compte dans une large mesure de la variabilité individuelle, de l'âge (même pour des larves arrivées au même stade) et aussi de l'action des liquides conservateurs. Après avoir étudié de très nombreuses larves d'*Œstrinae*, nous en sommes arrivés à être très réservés dans la détermination précise des espèces d'après les larves seules ; celle-ci reste toujours douteuse, si elle ne peut être confirmée par l'examen de la Mouche adulte correspondante. A plus forte raison il n'y a, croyons-nous, guère de progrès à réaliser dans ce domaine, par la description d'espèces nouvelles sur des larves dont l'imagó correspondant n'a pas été obtenu.

Biologie larvaire. — Les larves des *Œstrinae* parasitent les sinus des os du crâne (fosses nasales, sinus frontaux et sinus maxillaires) de divers Mammifères sauvages et domestiques ; on les a rencontrées accidentellement chez l'Homme, où elles n'atteignent d'ailleurs pas leur complet développement ⁽¹⁾. Toutes ces cavités du crâne communiquent entre elles et avec la gorge, de sorte que les larves peuvent parfois se déplacer jusque dans le pharynx et le larynx ; on en a même trouvé chez le Mouton, à la bifurcation de la trachée-artère et jusque dans les grosses bronches (cfr. F. RUPPERT, *Zeitschr. f. Infektionskrankh. d.*

⁽¹⁾ Les larves d'*Œstrinae* que l'on trouve chez l'Homme sont ordinairement localisées aux yeux et provoquent alors une conjonctivite ; plus rarement elles se trouvent dans les fosses nasales.

Haust., XIII, 1913, p. 470). Ces déplacements se font souvent après la mort de l'hôte; les larves se récoltent alors aisément dans la gorge, tandis que pour opérer leur extraction des sinus mêmes, il est nécessaire de fracturer les os du crâne; pendant cette opération, on brise généralement la voûte osseuse de la cavité cérébrale et certaines larves peuvent ainsi pénétrer dans le cerveau; mais nous ne croyons pas qu'elles se rencontrent dans cet organe à l'état vivant; nous tenons pour erronées toutes les indications concernant la trouvaille de larves d'Œstres dans la cavité cérébrale elle-même.

Le mécanisme de la nutrition des larves cavicoles est très mal connu. RÉAUMUR (*Mém. p. s. à l'hist. d. Ins.*, IV, 1738, p. 552) écrit à propos des cavités habitées par l'Œstre du Mouton: « Ces sinus, dont la capacité est assez considérable, sont remplis d'une matière blanche et molle, qui est un assemblage de glandes abreuvées d'un mucilage que les Moutons rendent par le nez. C'est de ce mucilage que les vers se nourrissent. » Pour ROUBAUD (*Et. faune paras. Afr. occ. franç.*, 1^{er} fasc., 1914, p. 177) les larves d'*Oestrus ovis* « ne paraissent pas se nourrir de sang, mais de produits muqueux dont leur présence exagère la sécrétion; probablement aussi de sérosité et de débris épithéliaux. »

Les larves adultes gagnent par reptation l'orifice des fosses nasales et tombent hors du nez sur le sol où elles s'enfoncent pour s'empurger; par leurs mouvements le long des muqueuses nasales, les larves provoquent ordinairement chez leur hôte un éternuement qui les chasse au dehors. Ce rejet violent des larves par le nez paraît avoir été observé parfois chez le gibier par des chasseurs; nous n'avons jamais eu l'occasion d'y assister nous-mêmes.

Il nous paraît intéressant de citer à ce propos ce qu'écrivait un des premiers naturalistes qui aient exploré le Natal et le Transvaal, A. DELEGORGUE [*Voyage dans l'Afrique australe* (1838 à 1844). Paris, II, 1847, p. 353]: « Les animaux sauvages de cette partie de l'Afrique avaient cela de particulier, que toutes les espèces étaient habitées par des quantités considérables d'Œstres. Les *Catoblepas gnou* et *gorgon*, en laissaient tomber à tout moment par les narines. L'*Acronotus lunata*, dont je sciais fréquemment les cornes avec une partie du crâne, présentait sous leur naissance une cavité qui en était toujours remplie. »

Il est assez piquant de constater qu'à l'heure actuelle nous ne possédons guère de renseignements plus précis sur ces *Oestrinae* de l'Afrique du Sud; nous apprenons bien de temps à autre que les Œstres y sont communs chez diverses Antilopes (cfr. e. a. D. HUTCHEON, *Agric. Jl. Union S. Afr. Pretoria*, VIII, 1914, p. 194-200), mais aucun entomologiste ne paraît avoir eu l'idée de tenter l'élevage de ces larves.

Nous ne pouvons pourtant engager assez vivement les observateurs africains à pousser activement l'étude des larves parasites des grands Mammifères; l'existence de ceux-ci est en effet fortement en péril par la mise en valeur intensive de l'Afrique centrale. Les grandes Antilopes seront les premières victimes du progrès et leur extinction entraînera la disparition de nombreux parasites intéressants. L'exemple regrettable de la destruction totale ou presque totale de plusieurs espèces par l'Européen en Afrique du Sud ne permet guère de conserver des illusions à cet égard.

A tous ceux qui voudraient apporter des observations nouvelles dans ce domaine, nous conseillerons de ne jamais négliger de tenter l'élevage des larves; car, nous le répétons, c'est avant tout par l'étude des mouches adultes qu'il nous sera permis de combler les lacunes trop nombreuses de cette partie de la diptérologie. L'éducation de l'imago n'est d'ailleurs pas aussi difficile qu'il pourrait sembler au premier abord. Nous ne pouvons mieux faire que de reproduire à cet égard les conseils judicieux de ROUBAUD (*Et. faune paras. Afr. occ. franç.*, 1^{er} fasc., 1914, p. 196-197) :

« On opérera naturellement toujours sur des animaux fraîchement abattus. La recherche des vers cavitaires se fait très facilement en fendant le crâne dans sa longueur, mais alors on risque toujours d'endommager les larves. On peut aussi briser les cornes à la base du crâne, ou le sommet de celui-ci. En heurtant alors violemment la tête sur le sol, les larves roulent à terre. On peut aussi suspendre le crâne ouvert au dessus d'un plateau ou d'un cristalliseur. Les larves ne tardent pas à s'échapper des sinus et se reçoivent toutes dans ce dernier.

« Les larves recueillies seront divisées en deux lots. Celles qui sont de couleur blanche uniforme, c'est-à-dire les larves non parvenues ou parvenues trop récemment au troisième stade,

seront simplement conservées dans l'alcool à 90° ou mieux le formol à 5 0/0, pour étude. Ces larves ne sont en effet pas encore susceptibles d'éducation ultérieure. Il est impossible de les nourrir à l'extérieur du corps de l'hôte. Les larves de couleur blanche annelées de larges bandes brunes ou noires qui sont des larves au troisième stade âgées et prêtes à la nymphose, seront soigneusement placées dans un bocal fermé par une bande de mousseline, sur une couche de sable fin, bien sec, de plusieurs centimètres d'épaisseur.

« Après un temps variant de quelques heures à un ou deux jours, on verra ces larves s'enfoncer au sein de la couche de sable et se transformer en pupes de couleur brune, puis noire, dures et rigides. Ces pupes maintenues dans cet état, sans autres précautions ultérieures, écloreont au bout d'un mois environ, en donnant naissance à des mouches adultes qui seront soigneusement tuées et conservées à sec pour la détermination.

« Les Œstrides ne s'élèvent pas à l'état adulte en captivité. Ce sont des mouches qui ne prennent pas de nourriture, et ne s'accouplent pas dans les cages. On ne devra donc pas chercher à les conserver à l'état vivant ; il vaudra mieux les préparer pour la détermination avant qu'ils ne se détériorent dans les bocaux ou dans les cages. »

Ajoutons encore que chez les Antilopes on trouve généralement plusieurs espèces d'Œstres en mélange dans le même crâne ; il est par suite important de recueillir et de conserver séparément chaque mouche avec la coque nymphale qui lui a donné naissance, afin de pouvoir, lors de l'étude des matériaux, rapprocher avec certitude l'adulte et les larves qui lui correspondent.

Hôtes. — Les larves d'*Œstrus* L., *Geddoelstia* R. et B. et *Kirkius-trus* R. et B. ne sont connues que chez les Cavicornes (Moutons, Chèvres, Antilopes) : celles de *Rhinæstrus* BR. se rencontrent chez les Equidés, Hippopotamidés et Suidés : celles de *Cephalopsis* T. Towns sont particulières aux Camelidés (1).

Dans le tableau suivant nous avons classé les diverses espèces d'*Œstrinæ* d'après leurs hôtes : pour plus de détails à ce sujet, notamment en ce qui concerne les références, il faudra consulter la suite du mémoire.

(1) D'après BRAUER (*Denkschr. k. Ak. Wiss. math. naturw. Cl. Wien*, LXIV, 1897, p. 263, en note), les *Hyrax* (Procaviidés) d'Afrique seraient infestés d'Œstrides ; il y aurait grand intérêt à rechercher ces parasites.

HÔTE	ESPÈCE PARASITE	DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE
Equidés		
<i>Equus caballus</i> L. » sp. (zèbre)	<i>Rhinæstrus purpureus</i> BR. id. (?)	Europe, Asie mineure, Afri- du Nord. Afrique orientale (?)
Camélidés		
<i>Camelus bactrianus</i> L. et » <i>dromaderius</i> L.	<i>Cephalopsis titillator</i> B. CL.	Caucase, Afrique du Nord, Sahara soudanais, Syrie, Arabie, Inde, Hongrie (?)
Hippopotamidés.		
<i>Hippopotamus amphibius</i> L.	<i>Rhinæstrus hippopotami</i> GRÜN B.	Congo, Cameroun, Ht-Nil (?)
Suidés.		
<i>Potamochoerus porcus</i> L. <i>Phacochoerus æthiopicus</i> PALL	<i>Rhinæstrus Nivarleti</i> R. et B. » <i>phacochoeri</i> R. et B.	Congo. Congo
Cavicornes.		
<i>Buffelus bubalus</i> BRISSON. <i>Ovis aries</i> L.	<i>Rhinæstrus purpureus</i> BR. (?) <i>Æstrus ovis</i> L.	Egypte (?). Cosmopolite.
<i>Capra hircus</i> L. <i>Cephalophus melanorrhæus</i> GRAY.	id. <i>Rhinæstrus Nivarleti</i> R. et B.	id. Congo-Cameroun.
<i>Bubalis major</i> BLYTH.	<i>Æstrus variolosus</i> LW. » <i>aureo-argentatus</i> R. et B. <i>Gedoelstia cristata</i> R. et B. <i>Kirkiæstrus Surcoufi</i> GED.	} Afrique occidentale, Chari.
<i>Bubalis cokei</i> GENTH.	<i>Gedoelstia cristata</i> R. et B. <i>Æstrus variolosus</i> LW. (?) <i>Æstrus Macdonaldi</i> GED.	} Afrique orientale.
<i>Bubalis Lichtensteini</i> PET.	<i>Gedoelstia cristata</i> R. et B. <i>Kirkiæstrus Blanchardi</i> GED. <i>Æstrus aureo-argentatus</i> R. et B.	} Katanga, Rhodésie.
<i>Bubalis lelwel jacksoni</i> THOM.	» <i>Bertrandi</i> R. et B. » <i>variolosus</i> LW. <i>Gedoelstia cristata</i> R. et B. <i>Kirkiæstrus Surcoufi</i> GED. » <i>minutus</i> R. et B.	} Ouellé (Congo).
<i>Damaliscus korrigum</i> <i>jimela</i> MATSCHIE.	<i>Gedoelstia cristata</i> R. et B. <i>Kirkiæstrus minutus</i> R. et B.	} Kivou (Congo).
<i>Connochortes albojubatus</i> THOM.	<i>Gedoelstia cristata</i> R. et B. <i>Æstrus variolosus</i> LW. (?)	} Afrique orientale.
<i>Hippotragus equinus</i> DESM.	<i>Æstrus aureo-argentatus</i> R. et B.	} Katanga.
<i>Cobus defassa</i> REPP. ?	<i>Gedoelstia cristata</i> R. et B. <i>Kirkiæstrus Surcoufi</i> GED.	} Afrique occidentale.

Des larves cavicoles ont en outre été signalées incidemment, mais sans descriptions, chez *Damaliscus korrigum senegalensis* CHILDR. (Niger, ROUBAUD); *D. lunatus* BURCH., *Connochoetes gnuzimm.* et *C. taurinus* BURCH. (= *gorgon* GRIEF.) (Transvaal, DELEGORGUE); *Ovis ammon* L. (= *argali* PALL.) et *Gazella gutturosa* PALL. (Asie, PALLAS, 1776). Il y aurait grand intérêt à recueillir des données positives sur tous ces parasites.

Parasites des Œstrinae. — On n'a pas signalé jusqu'à présent, pensons-nous, de parasites véritables chez les Œstrides. L'un de nous (J. RODHAIN, *Herpetomonas* parasites de larves d'Œstrides cavicoles. *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 369-372, Tab. II) a décrit récemment de curieux flagellés intestinaux rencontrés en abondance chez diverses larves d'Œstrinae au Congo.

Ces parasites présentent la division précoce de l'appareil flagellaire donnant lieu à des formes constamment biflagellées, ainsi que le développement très marqué de l'axostyle (axoplaste) caractéristiques du genre *Herpetomonas* VON PROWAZEK (*Arb. a. d. Kais. Gesundh.*, XX, 1904, p. 440). Nous croyons que la morphologie particulière de ce flagellé mérite qu'on lui donne un nom spécifique.

Herpetomonas œstrorum (fig. 1). — La forme typique du parasite a été rencontrée en abondance chez les larves de 3 espèces d'Œstrinae cavicolae habitant les sinus du crâne de *Bubalis lelwel jacksoni* THOM. dans la savane de l'Ouellé (Congo belge): *Œstrus aureo-argentatus* R. et B., *œ. Bertrandi* R. et B., *Gedoelstia cristata* R. et B., *Kirkiaestrus Surcoufi* GED. et *K. minutus* R. et B.

Vus à l'état frais, ces flagellés sont de grands organismes lancéolés, se mouvant activement et montrant un flagelle antérieur épais. Après coloration⁽¹⁾, le corps apparaît faiblement acuminé à l'extrémité postérieure, présentant sa plus grande largeur un peu en avant du noyau principal; le protoplasme, sans vacuoles distinctes, renferme chez certaines formes de fines granulations chromatophiles irrégulièrement dispersées. Quelques-unes parmi les formes étroites ont le corps nettement incurvé. Le noyau occupe une position sensiblement médiane; son contour paraît circulaire ou légèrement ovale à l'état de repos; mais le plus souvent il présente

(¹) Description faite d'après des frottis fixés aux vapeurs d'acide osmique et colorés au LAVERAN-BORREL.



Fig. 1. — *Herpetomonas astrorum*, des larves d'Oestrides cavicoles de *Bubalis leliet jacksoni*. 1 et 2. individus adultes montrant deux axostyles nettement développés ; 3. forme petite à deux rhizoplastes simples ; 4 à 8. différents stades de division. $\times 1000$ (dessins à la chambre claire ; oc. compens. 8 ; obj. imm. 2 mm. 1,40 Zeiss.).

des signes de division active et se montre constitué de nombreux corps chromatiques. En avant du nucléus, se trouve le blépha-

roplaste épais, ovalaire, qui lui aussi s'élargit fréquemment en vue de la segmentation; en connexion avec lui naît antérieurement l'appareil flagellaire à structure assez compliquée : il comporte une partie basale intraprotoplasmique épaissie, constituant un rhizoplaste qui part d'un corpuscule basal peu prononcé, mais pourtant nettement reconnaissable, placé en avant ou un peu sur le côté du blépharoplaste; au rhizoplaste fait suite le flagelle proprement dit, entouré d'une mince membrane périplastique. Le rhizoplaste et le flagelle sont toujours dédoublés même chez les parasites au repos; mais la plupart d'entre eux montrent un couple de flagelles séparés dont chacun est lui-même déjà dédoublé. Les formes à deux filaments rhizoplastiques simples se rencontrent parmi les parasites les plus petits, à blépharoplaste rapproché du noyau principal (fig. 1, 3). Parmi les deux flagelles qui font suite au double rhizoplaste, l'un est toujours plus épais que l'autre qui s'accôle à lui, de sorte qu'il est rare qu'on puisse distinguer sur tout leur parcours les deux filaments flagellaires séparés. Les fig. 1, 1 et 2 montrent qu'il peut exister dans le protoplasme deux axostyles qui, sous forme de minces filaments chromatophiles, s'étendent des rhizoplastes jusqu'à l'extrémité postérieure du corps en s'entrecroisant en avant et en arrière du noyau. La division du noyau et du blépharoplaste et la division des flagelles précèdent la segmentation du corps; celle-ci débute entre les deux couples de rhizoplastes (fig. 1, 6 et 8).

Les dimensions des parasites sont assez considérables :

Longueur du corps : 30 à 45 μ .

Largeur du corps : 3,5 à 6,25 μ .

Longueur des flagelles : 30 à 48 μ .

Longueur du noyau : 3 à 7,5 μ .

Largeur du noyau : 2,25 à 4 μ .

Dimensions du blépharoplaste : en moyenne 1,5 μ sur 2 μ .

Distance du blépharoplaste au noyau : 2,5 à 9 μ .

Les infections de ces larves d'Estres étaient excessivement intenses, mais limitées à l'intestin, les flagellés étant absents du liquide cœlomique. Sur les frottis que nous avons dû faire assez hâtivement, nous n'avons pas trouvé de formes kystiques nettes. En grattant la surface de la muqueuse qui tapisse les sinus frontaux des Bubales, nous avons trouvé de rares protozoaires contractés en sphères avec le flagelle accolé à la surface du corps arrondi :

mais il ne s'agissait pas de kystes proprement dits. — Nous avons vainement recherché des flagellés chez 6 mouches adultes obtenues de larves infectées; la transmission du parasite de la larve à l'insecte parfait paraît donc ne pas se faire.

Six larves de *Rhinæstrus Nivarleti* R. et B. provenant d'un même *Potamochoerus porcus* L. de la forêt de l'Ouellé, étaient toutes infectées d'un flagellé très voisin de celui que nous venons de décrire et que nous rapportons provisoirement à la même espèce. — Les dimensions sont un peu plus faibles et le double flagelle des formes adultes est moins distinct que chez l'*Herpetomonas* des larves des Bubales; le blépharoplaste volumineux est plus rapproché du noyau. — Nous avons observé pour ce parasite des formes en voie d'enkystement: petites et étroites, elles ont le blépharoplaste intimement accolé au noyau (peut-être même fusionné avec lui) et le flagelle réduit à sa partie intraprotoplasmique. — Le liquide cœlomique de ces larves parasitées est aussi indemne de flagellés; bien plus, ceux-ci paraissent perdre de leur mobilité au contact de ce liquide. — Nous avons inoculé sous la peau d'un jeune Cobaye le contenu de l'intestin de deux larves très fortement infectées, mais sans résultat.

TABLEAU SYNOPTIQUE DES GENRES D'ÆSTRINAE

A. — Mouches adultes.

1. a) Ailes à tronçon relevé de la n. transverse apicale placé à peu près verticalement sur le diamètre longitudinal de l'aile; les 2^e, 3^e et 4^e nervures longitudinales à peu près de même longueur, se terminant avant le dernier quart de l'aile; nervure transverse marginale s'arrêtant avant le milieu de la 1^{re} cellule marginale postérieure. Cupules antennaires séparées sur la face par un large rebord aplati. . . . *Cephalopsis* TYL. Towns.

b) Nervure transverse apicale jamais placée à peu près verticalement sur le diamètre longitudinal de l'aile; n. transverse marginale se terminant sur le milieu de la 1^{re} cellule marginale postérieure ou au delà. . . . 2

2. a) Rudiment de la trompe allongé, se prolongeant en arrière et vers le bas entre les palpes, divisé à l'extrémité en 3 bourrelets longitudinaux représentant les labelles et la lèvre rudimentaires. Cupules antennaires plus ou moins confluentes, non séparées par un large rebord médian aplati. Corps trapu, couvert de grosses papules. Abdomen court, cylindrique, à peu près dépourvu de pilosité. Pattes courtes et grêles. Nervure transverse apicale dépourvue d'appendice. . . . *Rhinæstrus* BRAUER.

b) Rudiment de la trompe conique, ne dépassant pas les palpes vers le

bas et en arrière, sans traces de labelles à l'extrémité. Face ventrale et extrémité postérieure de l'abdomen à pilosité longue et fine 3

3. a) Cupules antennaires confluentes, non séparées par un rebord médian aplati. Abdomen allongé, faiblement aplati dorso-ventralement, rétréci et recourbé vers le bas en arrière. Corps dépourvu de papules et de grosse sculpture, à pilosité courte, mais abondante, notamment sur l'abdomen. Pattes relativement longues et robustes. Nervure transverse apicale pourvue extérieurement d'un appendice. *Kirkiæstrus* RODH. et BEQ.

b) Abdomen trapu, cylindrique, non aplati dorso-ventralement, ni recourbé vers l'arrière. Corps à sculpture grossière, à crêtes ou à papules, au moins sur le thorax, à pilosité peu abondante. Pattes courtes et grêles. Nervure transverse apicale dépourvue d'appendice 4

4. a) Cupules antennaires non confluentes, séparées sur la face par un large rebord médian aplati. Abdomen pourvu de paires de crêtes dentées sur la face dorsale des 2^e, 3^e et 4^e segments . . . *Gedoelstia* RODH. et BEQ.

b) Cupules antennaires plus ou moins confluentes, non séparées par un large rebord aplati. Abdomen dépourvu de crêtes à la face dorsale. *Œstrus* L.

B. — Larves au 3^e stade

1. a) Anneaux pourvus chacun d'une ceinture complète de gros tubercules mous, coniques, terminés en pointe et en outre d'une fine spinulation. Bourrelets antennaires portant chacun un point ocellaire chitineux. Plaques stigmatiques postérieures réniformes, à face concave dirigée vers le bord inféro-interne, n'enclosant pas complètement le faux stigmate. Dans les sinus du crâne des Camélidés *Cephalopsis* TYL TOWNS.

b) Anneaux dépourvus de gros tubercules mous, pointus, mais à spinulation abondante à la face ventrale et parfois aussi à la face dorsale. Bourrelets antennaires pourvus chacun de deux ou trois points ocellaires distincts 2

2. a) Plaques stigmatiques postérieures en forme de croissant, de faux ou de demi-lune, le faux stigmate faisant saillie dans une échancrure profonde et largement ouverte du bord interne ou inféro-interne. Bourrelet médian postanal pourvu de deux protubérances coniques latérales. Dans les sinus du crâne des Equidés, Suidés et Hippopotamidés. *Rhinæstrus* BRAUER.

b) Plaques stigmatiques postérieures arrondies pentagonales, renfermant complètement le faux stigmate 3

3. a) Bourrelets antennaires pourvus chacun de trois points ocellaires. Bourrelet médian postanal dépourvu de protubérances coniques latérales. Plaques stigmatiques postérieures présentant une ligne suturale transverse qui rattache le faux stigmate au bord interne de la plaque. Dans les sinus du crâne des Cavicornes *Kirkiæstrus* RODH. et BEQ.

b) Bourrelets antennaires portant chacun deux points ocellaires. 4

4. a) Bourrelet médian postanal dépourvu de protubérances coniques latérales. Plaques stigmatiques postérieures présentant une ligne suturale dorso-ventrale qui rattache le faux stigmate au bord inférieur de la plaque. Dans les sinus du crâne des Cavicornes . . . *Gedoelstia* RODH. et BEQ.

b) Bourrelet médian postanal pourvu de deux protubérances coniques latérales. Plaques stigmatiques postérieures à ligne suturale transverse rattachant le faux stigmate au bord interne de la plaque. Dans les sinus du crâne des Cavicornes. *Æstrus* L.

Observations. — 1. Nous avons écarté de ce tableau le genre *Aulacephala* MACQ. (= *Aulacocephala* GERST.) dont on connaît actuellement 3 espèces : *A. maculithorax* MACQ., 1850, de Madagascar : *A. badia* GERST., 1863, de l'Afrique du Sud et du Nyassaland ; et *A. braueri* KERTÉSZ (*Term. Füzetek*, XXII, 1899, p. 481) de Nouvelle-Guinée. Nous n'avons pu examiner ces mouches en nature : leurs stades larvaires sont encore inconnus. BRAUER (*Anz. Ak. Wiss. Wien*, t. XVIII, 1899, p. 238) les a exclues des *Œstrides*, et les rapproche de *Trixa* B. B. : elles sont aussi voisines de diverses autres (*Æstridae dubiosae* décrites récemment par VILLENEUVE (Sur quatre formes nouvelles se rapportant aux *Æstridae dubiosae* B. B. *Ann. Mus. nat. Hungar.* XII, 1914, pp. 436-442), notamment de *Xystomima* WILL. (voir aussi M. BEZZI, *Boll. Labor. zool. gen. agr. Portici*, VI, 1914, p. 64).

2. Nous excluons aussi du groupe des (*Æstrinae*) les genres *Cephenomyia* LATR. et *Pharyngomyia* SCHNER, dont les larves sont fixées aux parois du larynx et de la trachée-artère des Cervidés. Ces parasites ne sont pas connus en Afrique, il y aurait lieu de les rechercher dans la partie septentrionale de ce continent.

Nous avons pu récemment examiner 2 ♀ de *Pharyngomyia picta* MG. de France (1) et avons reconnu que cette espèce s'écarte par un ensemble important de caractères des (*Æstrinae*) véritables : La membrane ventrale de l'abdomen est très faiblement développée ou absente : le 2^e sternite abdominal a la forme d'une écaille qui recouvre sur les côtés les bords latéraux recourbés en dessous du tergite correspondant. Le thorax et le scutellum sont pourvus de macrochètes assez nombreux : il y a notamment une rangée de 10 à 12 sternopleurales postérieures : d'abondantes soies hypopleurales, un groupe dense de ptéropleurales ; des supraalaires, notopleurales et scutellaires marginales. La 4^e nervure longitudinale de l'aile est courbée en une nervure transverse apicale pourvue d'un appendice au coude et qui se termine sur la costale au delà de l'extrémité de la 3^e nervure longitudinale (la 1^{re} cellule marginale postérieure est par suite ouverte). Trompe rudimentaire en forme de stylet terminé par deux labelles et dirigé vers le bas entre les gros palpes courts. Front, joues et face renflés proéminents. Corps à pilosité faible, à taches miroitantes blanches et noires-veloutées. *Cephenomyia*, dont nous avons pu étudier les deux espèces : *C. stimulator* CLARK et *C. auribarbis* MG., présente presque tous les mêmes caractères, mais le front, les joues et la face ne sont pas renflés-proéminents, et le corps, dépourvu de macrochètes, est densément et longuement velu. A l'exemple de GIRSCHNER (*Illustr. Wochenschr. f. Entom.*, I, 1896, p. 108) nous pensons que ces deux genres doivent être rapprochés des *Calliphorinae* ; ils mériteraient peut-être de constituer une sous-famille particulière des *Tachinidae*.

(1) Ces précieux insectes, qui font partie des collections du Muséum de Paris nous ont été communiqués grâce à l'obligeance de Mlle L. Guyon, que nous prions de vouloir accepter toute notre gratitude.

3. Il est impossible de fixer actuellement la place de *Pharyngobolus* BRAUER dans la classification ; mais il est probable qu'il faut exclure aussi ce genre des *Œstrinae* ; peut-être devra-t-on le ranger près de *Pharyngomyia* ; seule la découverte de l'imago pourra nous fournir des précisions à ce sujet.

4. Les larves de *Pharyngomyia*, *Cephenomyia* et *Pharyngobolus* offrent différents caractères communs : le corps est à peu près cylindrique ou très faiblement déprimé ; les anneaux portent une spinulation abondante formant des ceintures complètes, mais pas des aires de reptation : les stigmates antérieurs sont bien développés ; les plaques stigmatiques postérieures sont en forme de demi-lune, le faux-stigmate faisant saillie dans une échancrure largement ouverte du bord interne ; les bourrelets antennaires tuberculi-formes portent chacun deux ou trois points ocellaires.

5. Nous devons à FROGGATT (1) la découverte récente d'un parasite très intéressant qui habite communément en Australie la trachée-artère du Kangourou (*Macropus giganteus* ZIMM.) et que cet auteur a nommé *Œstrus macropi* ; cette espèce, dont l'imago n'est pas connu, n'appartient certainement pas aux *Œstrinae*, tel que nous avons défini ce groupe plus haut : elle nous paraît plutôt d'après la description sommaire et les figures, représenter un type générique nouveau peut-être voisin de *Pharyngomyia* ; la larve est « blanche, à demi transparente le long des bords externes, très convexe à la surface dorsale, chaque segment étant distinctement arrondi : surface inférieure parfaitement plane, avec la surface des 8 segments médians couverte de fines arêtes ou plaques cornées transverses et de fines épines : forme générale allongée ovale, arrondie en avant, avec les crochets buccaux plutôt grêles, noirs et recourbés, cachés sous le segment céphalique. Le 1^{er} segment petit, encerclant le segment céphalique : les 8 suivants avec de profondes impressions sur les côtés, avec les séparations bien marquées ; le 10^e segment étroit, arrondi en arrière, portant les stigmates : ce 10^e segment ou s. anal est divisé transversalement sur environ 2/3 de sa profondeur au centre : la face basale est tronquée et porte deux grandes plaques irrégulièrement arrondies, séparées par une bande médiane verticale étroite ; au centre de ces plaques sont placés les stigmates (= faux-stigmates !) au milieu d'une petite élévation : la 1/2 apicale du segment est plane en avant et arrondie en arrière et chez la larve vivante elle peut être contractée ou étalée à volonté, de sorte qu'elle peut former un couvercle au-dessus des plaques stigmatiques. » Il serait du plus haut intérêt de posséder des données plus précises sur la morphologie de ce parasite et surtout d'en obtenir la Mouche adulte : c'est en effet le premier et seul Muscide à larve parasite de Mammifères réellement indigène que l'on ait signalé de la région australienne ; les autres espèces qui y sont connues, ont été introduites par l'Homme avec les animaux domestiques (2).

(1) W. W. FROGGATT. The Kangaroo Bot-fly (*Œstrus macropi* n. sp.). *Agric. Gaz. of N. S. Wales*, XXIV, July 1913, p. 567-568, Tab.

(2) Depuis la rédaction de ce travail G. H. T. TOWNSEND a créé pour *Œstrus macropi* le genre nouveau *Tracheomyia* TOWNSEND (*Canadian entomologist*, XLVIII, 1916, p. 160), sur la description et les figures de FROGGATT.

Genre 1. *Cephalopsis* C. H. TYLER TOWNSEND.

Proc. entom. Soc. Washington, XIV, 1912, p. 53.

Génotype : *OEstrus titillator* B. CLARK, 1816 (= *Æ. maculatus* WIED. 1830).

Syn. : *Cephalemyia* MACQUART *pro parte*, *Dipt. exot. nouv. ou peu connus*, II, 3^e p., 1843, p. 25 (nec LATREILLE 1818, MACQUART 1835).

Cephalomyia BRAUER, *Verh. k. k. z. bot. Ges. Wien.*, 1860, p. 657; *Monogr. d. Æstr.*, 1863, p. 162; *Wien. entom. Zeitg.*, VI, 1886, p. 10 et 14; *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien. math. naturw. Cl.*, XLVII, 1883, p. 37. — BRAUER et v. BERGENSTAMM, *Ibidem*, LVI, 1889, p. 159. — BAU, *Gen. Insect. Æstrinae*, 1906, p. 13. — BEZZI et STEIN, *Kat. paläarkt. Dipt.* III, 1907, p. 596.

Æstrus pro parte, SCHINER, *Fauna austr. Die Fliegen*, I, 1862, p. 392.

Le genre *Cephalemyia* fut créé en 1818 par LATREILLE, dans le *Nouveau Dictionn. d'Hist. nat.*, t. XXIII, p. 273, pour l'*Æstrus ovis* de LINNÉ, qui doit être considéré comme l'espèce-type du genre *Æstrus* LINNÉ, ainsi que nous l'exposerons plus loin *Cephalemyia* LATR. est donc synonyme d'*OEstrus* L. ; il en est de même de *Cephalemyia* MACQUART, *Hist. nat. des Ins. Diptères*, II, 1835, p. 51, où est citée la seule espèce *Æ. ovis* L. ; MACQUART cite CLARK comme auteur de ce genre, mais à tort, car nous n'avons pu trouver trace de cette dénomination générique dans les ouvrages de BRACY CLARK. Dans les *Dipt. exot. nouv. ou peu connus*, *loc. cit.*, MACQUART fait rentrer dans le genre *Cephalemyia* l'*æstrus maculatus* WIEDEMANN ; c'est à cette dernière espèce seule que BRAUER veut réserver le nom générique *Cephalomyia*, mais ce procédé n'est pas admis par les règles actuelles de la nomenclature ; pour ce motif T. TOWNSEND a proposé la dénomination nouvelle *Cephalopsis* pour l'*æ. maculatus* WIED (1).

Caractères génériques. — *Larves au 3^e stade.* — Contour elliptique allongé, nettement élargi vers l'extrémité antérieure, la plus grande largeur vers le 4^e ou 5^e segment ; corps faiblement

(1) Ce procédé ne paraît pourtant pas à l'abri de toute critique. Nous croyons la différence entre *Cephalemyia* et *Cephalomyia* suffisante pour ne pas considérer ces deux noms comme identiques ; en ce cas *Cephalomyia* BRAUER aura la priorité sur *Cephalopsis* TOWNSEND, ces deux genres ayant le même génotype.

aplati dorso-ventralement, fortement convexe à la face dorsale, un peu moins à la face ventrale. Bourrelets antennaires largement écartés l'un de l'autre à la base, portant chacun un point ocellaire. Dernier segment tronqué à la face dorsale, à bourrelet postanal conique proéminent, avec deux tubercules arrondis terminaux, à cavité stigmatique profonde mais étroite. Anneaux 3 à 11 pourvus chacun d'une ceinture de grosses apophyses coniques, molles à la base, terminées en pointe plus ou moins épineuse, rétrocurvées, et en outre d'une fine spinulation. Plaques stigmatiques postérieures réniformes, à concavité large renfermant le faux-stigmate dirigée vers le bord inféro-interne.

Imago. — Tête grosse, renflée, hémisphérique, plus large que le thorax en avant. Yeux plus grands chez le ♂ que chez la ♀, largement séparés sur le front dans les 2 sexes, mais plus largement chez la ♀. Vertex légèrement renflé au-dessus des yeux; tempes distinctes; front faiblement proéminent. Dépressions cupuliformes de la face renfermant les antennes petites, ovales, peu profondes, bien délimitées, complètement séparées l'une de l'autre sur la ligne médiane par un large rebord aplati qui descend sans interruption du ptilidium jusqu'au péristome. Rudiment de la trompe conique, très court. Corps trapu; dorsulum à peu près carré vu de dessus, sa partie antérieure s'emboitant dans la nuque fortement concave; abdomen très court, à peu près de la

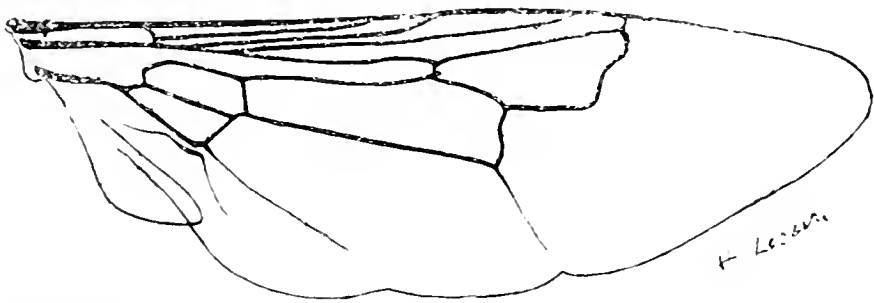


Fig. 2. — Nervation alaire de *Cephalopsis titillator* B. CLARK. $\times 40$.

longueur du thorax. tronqué largement et un peu renflé vers l'extrémité postérieure. Tégument dépourvu de sculpture grossière et presque dénudé. Pattes courtes, mais assez robustes. Nervation alaire (fig. 2) très remarquable par le raccourcissement des nervures longitudinales qui s'arrêtent très près l'une de l'autre avant le quart terminal de l'aile. Nervure transverse apicale dépourvue d'appendice, à tronçon relevé placé à peu près

verticalement sur le diamètre longitudinal de l'aile. Nervure transverse marginale, se terminant avant le milieu de la 1^{re} cellule marginale postérieure.

Ce genre ne renferme qu'une seule espèce.

1. *Cephalopsis titillator* (B. CLARK). ♀ ♂.

- Syn. : *Estrus titillator* BRACY CLARK (imago), *An Essay on the bots. Supplementary Street.*, 1816, 4^e page, Tab. II, fig. 22.
Estrus maculatus WIEDEMANN (imago). *Aussereurop. Zweifl. Ins.*, II, 1830, p. 256.
Estrus libycus BRACY CLARK (imago ♂), *Trans. Linn. Soc. London.* XIX, pt. 2, 1843, p. 93.
Cephalemyia maculata MACQUART (imago), *Dipt. exot. nouv. ou peu connus.* II, 3^e p., 1843, p. 25.
Cephalomyia maculata BRAUER (larve), *Verh. k. k. z. bot. Ges. Wien*, 1860, p. 657 : (imago ♀ ♂, larve), *Monogr. d. Œstrid.*, 1863, p. 163, t. III, fig. 4 : VII, fig. 3 et VII, fig. 9. — PORTSCHINSKY, *Hor. soc. entom. ross.* XVIII, 1883-1884, p. 122. — G. G. NURSE, *Journ. Bombay N. H. Soc.*, XIV, 1902, p. 609. — BAU, *Genera Ins. Œstrinae*, 1906 p. 14, Tab. II, fig. 9 et 9 a. — BEZZI et STEIN, *Kat. paläarkt. Dipt.*, III, 1907, p. 590. — H. KING, 4th *Rept. Wellc. Res. Labor. Khartoum*, vol. B, 1911, p. 127. — D. SHARP (imago), *Cambr. N. Hist. Ins.* II, 1909, p. 515, fig. 245). — E. ROUBAUD (larve), *Et. faune paras. Afr. occ. franç.*, 1^{er} fasc., 1914, p. 187, fig. 51.
Estrus maculatus SCHINER (imago), *Fauna austr., Die Fliegen*, I, 1862, p. 393.
Pharyngobolus cameli J. H. STEEL (larve), *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, II, n^o 1, 1887, p. 27, Tab. (la planche porte le nom « *Estrus cameli* »).
Cephalopsis maculata C. H. TYLER TOWNSEND, *Proc. entom. Soc. Washington*, XIV, 1912, p. 53.
Cephalopsis titillator RODH. et BEQ., *Bull. Soc. Path. Exot.*, VIII, 1915, p. 691.

Larves dans les sinus frontaux, les cavités nasales et le pharynx des Camélidés (*Camelus dromedarius* L. et *C. bactrianus* L.). BRAUER (*Monogr. d. Œstrid.*, 1863, p. 167), les signale aussi, d'après WEDL, chez le Buffle d'Égypte (*Buffelus bubalus* BRISS.) où elles ne paraissent pas avoir été retrouvées. L'espèce est connue avec certitude de l'Afrique du Nord (Égypte, Algérie : 1 ♀ de Sidi Okba, leg. BLEUSE. — coll. VILLENEUVE), du Sahara Soudanais (d'après ROUBAUD), du Soudan anglo-égyptien (KING), de l'Asie occidentale (Syrie, Arabie, Inde, Caucase, Afghanistan). BRAUER et SCHINER l'ont signalée de Hongrie, d'après ROGENHOFER.

BRACY CLARK décrit comme suit son *OEstrus titillator*: « Thorace cinereo, abdomine rotundo albo. segmento primo atro. Habitat in Syria. — *Œ. ovino* bis minor. Caput griseum. Stenmatibus tribus atris. Thorax cinereus. Abdomen breve rotundum album primo segmento totius atro. Alae albae venis crebris ad costam fuscescentibus ultra medium abrupte desinentibus c. venis transversis crassioribus coloratis. Pedes rufescentes, annulis duobus tibiarum nigris. Scutellum griseum, punctis lineisque duobus flexuosis nigris. »

Cette description et la bonne figure donnée par CLARK ne permettent pas à notre avis, le moindre doute sur l'identité de cet insecte avec l'*OEstrus maculatus* de WIEDEMANN; le nom de *titillator* a incontestablement la priorité, mais il est difficile d'en fixer la date exacte de publication. L'*Essay on the bots* de BRACY CLARK date de 1813; mais l'exemplaire du Muséum de Paris que nous avons consulté est suivi d'une double feuille sans pagination intitulée « *Supplementary Sheet* », sans date et qui renferme la description de l'*œ. titillator*. Ce supplément a certainement été rédigé postérieurement à l'*Essay*, mais CLARK paraît l'avoir distribué en même temps que l'ouvrage principal, comme le prouve la figure de l'espèce à la planche II de ce travail. BRAUER (*Monogr. d. œstrid.* p. 10) donne avec doute la date 1816 pour le *Supplem. Sheet* (HAGEN, *Bibliotheca entomologica*, 1862, p. 131, ne donne pas la date d'apparition du *Supplementary Sheet*).

OE. titillator a été décrit une deuxième fois par CLARK en 1843 sous le nom de *OE. libycus*; ce fait n'a rien de surprenant chez cet auteur qui ne conservait pas les exemplaires ayant servi à ses descriptions. Déjà BRAUER avait reconnu l'identité d'*OE. libycus* avec *OE. maculatus* WIED. et il est aisé de s'en rendre compte d'après la description de B. CLARK: « cinereus, thorace punctis 4 alisque punctis 3 nigris. — Hab. in Aegypto. — ♂ magnitudine et statura fere *OE. ovis*. Totum corpus cum capite cylindriforme. Facies magna, pars inferior cum antennis flavescenti-alba; vertice fusco, stenmatibus 3 nigris. Oculi rufescentes, majores. Thorax cinereus, antice foveola impressus, utrinque punctis duobus per-tusis atris, posterioribus elongatis. Scutellum magnum, cinereum, lateribus nigro inquinatum, atomisque duobus mediis nigris. Abdomen breve, obtusum, argenteo-albidum, ad atera scabriusculum, punctis fuscis nonnullis elevatis quasi respirato-

riis ; subtus album. Pedes rufescentes, femoribus annulo unico tibiis annulis duobus nigris. Alae albo-pellucidae, basi nigricantes, puncto fasciaque transversa flexuosa costae adnexa lineolaque atris. »

Imago. ♀. Tête très grande, renflée, hémisphérique, beaucoup plus large que le thorax en avant, nettement plus large que haute vue de face. Face en-dessous des yeux, sur la tête vue de profil, à peu près de la longueur du grand diamètre oculaire. Yeux relativement petits, largement séparés sur le front, à bords internes légèrement convergents des joues au vertex, où la bande frontale mesure environ la moitié de la largeur de la tête vue de face (BRAUER écrit le tiers, mais c'est là évidemment une erreur, comme il résulte de l'examen des figures de cet auteur, Tab. III, fig. 4 et Tab. VI, fig. 3). Tête dépourvue de papules, cupules ou grosse sculpture. Vertex convexe, proéminent. Champ ocellaire large, en triangle équilatéral, descendant en avant jusqu'à mi-longueur du front. Aire longitudinale médiane du front relativement étroite, mate, peu déprimée, dépourvue de sculpture nette ; elle est la plus large au-dessus du ptilidium où elle n'atteint pas le quart de la largeur totale du front ; elle se rétrécit d'abord légèrement, puis s'étale en branches d'Y de part et d'autre du champ ocellaire ; en réalité cette aire longitudinale médiane se compose sur la moitié inférieure du front de deux bandes parallèles, légèrement canaliculées et séparées par un fin sillon qui va en s'élargissant vers le champ ocellaire ; au niveau de ce dernier, ces bandes se séparent et se rétrécissent rapidement pour se terminer en un fin sillon linéaire au bord postérieur du vertex. Côtés du front faiblement ondulés-bosselés, lisses, luisants. Joues et tempes sans sculpture apparente ; les joues étroites, les tempes bien développées, un peu proéminentes, à bords parallèles. Cupules antennaires petites, ovales, peu profondes, largement séparées sur la ligne médiane par un rebord aplati qui descend du ptilidium semi-lunaire et s'étrangle légèrement au-dessous de la base des antennes ; en dessous des cupules le rebord aplati se rétrécit très rapidement en une fine arête médiane qui descend jusqu'au péristome. Ptilidium lisse et luisant ; face en dessous des antennes mate, finement rugueuse-chagrinée, le rebord médian entre les cupules antennaires couvert de fines rides transversales. Vertex non abrupt-vertical immédiatement en arrière des ocelles, le champ ocellaire se continuant un peu vers l'arrière. Nuque fortement concave, le devant du dorsulum s'emboîtant dans la concavité. Front, tempes et joues d'un jaune brunâtre ; l'aire longitudinale médiane plus foncée, passant au brun acajou dans sa partie supérieure bifurquée : la partie antérieure du champ ocellaire également rembrunie, les ocelles placés sur le vertex dans une tache brun noir. Ptilidium et face en dessous des antennes d'un blanc jaunâtre. Une pruinosité blanc d'argent couvre la moitié inférieure du front, les joues et les tempes ; mais elle fait défaut sur une série de taches d'un jaune brunâtre luisant régulièrement rangées contre les bords de l'œil (sur le front, les joues et les tempes). Antennes d'un jaune brunâtre, le 3^e article un peu plus foncé. Trompe et palpes d'un blanc jaunâtre. Pilosité de la tête à peu près nulle ; quelques rares poils bruns sur les côtés du front.

Thorax large et court, le dorsulum à peu près carré vu de dessus, d'un brun acajou un peu violacé, couvert de pruinosité grise. Sur les côtés du dorsulum, en avant de la suture transversale dorsale, une tache allongée

d'un brun noir, qui se continue en une strie de même couleur en arrière de la suture ; de part et d'autre de la ligne médiane une bande longitudinale d'un brun noir, mate, qui descend fortement derrière la nuque en avant et s'arrête en arrière près de la suture transverse dorsale ; tous ces dessins du dorsulum sont indistinctement délimités. Scutellum de même coloration que le dorsulum, pourvu sur les côtés de deux sillons luisants arqués, à convexité dirigée vers l'intérieur, qui partent chacun de l'angle antéro-externe et se rejoignent en angle arrondi un peu avant le milieu du bord postérieur où elles se continuent en arrière dans une large dépression mate ; le scutellum offre en outre quelques ponctuations noires produites par la base renflée des poils. Flancs et face ventrale du thorax d'un brun acajou, entièrement couverts de pruinosité blanc-jaunâtre. Thorax et Scutellum sans papules ni grosse sculpture. Pilosité très rare, très courte et d'un noir foncé sur le dorsulum et le scutellum ; un peu plus longue et d'un jaune doré sur les flancs et la face ventrale.

Abdomen très court et trapu, à peu près de la longueur du thorax, tronqué largement et un peu renflé vers l'extrémité postérieure. La coloration foncière des téguments paraît être d'un brun pâle, mais elle est complètement cachée par un dense revêtement de pruinosité blanche faiblement argentée ; les segments dorsaux 2 à 4 sont parsemés de taches noires veloutées irrégulières ; le 1^{er} segment et la base du 2^e sont presque complètement d'un noir-velouté. Le 5^e segment dorsal est à peu près vertical, très large, presque demi-circulaire ; il porte deux paires de bosses arrondies plus ou moins prononcées ; celles de la paire antérieure sont rapprochées près du bord antérieur du segment et séparées par une large dépression en forme de selle ; celles de la paire postérieure occupent à peu près le milieu du segment et sont plus largement écartées l'une de l'autre (chez l'exemplaire que nous avons sous les yeux, ces bosses se devinent, mais sont beaucoup moins développées que ne le figure BRAUER). Abdomen dépourvu de papules et de grosse sculpture, à pilosité à peu près nulle.

Pattes courtes, mais assez robustes, les fémurs légèrement renflés vers la base, d'un brun jaunâtre, avec des anneaux d'un brun noir aux fémurs et aux tibias, à poils courts et rares, d'un brun noir.

Ailes (fig. 2) petites, dépassant nettement l'extrémité postérieure de l'abdomen, hyalines, toutes les nervures transverses bordées de brun, avec une tache de même couleur dans l'extrémité de la cellule cubitale et de la première cellule marginale postérieure et une autre d'un brun pâle dans la cellule costale près de la nervure transverse basilaire. Cuillerons très grands, blancs, avec une large bordure jaune pâle ; balanciers jaune-brunâtre pâle. Nervures d'un jaune-brunâtre, les extrémités des n. longitudinales et les n. transverses plus foncées, d'un brun noir. Les nervures longitudinales sont toutes rapprochées de la costale et fortement raccourcies de façon à s'arrêter très près l'une de l'autre avant le quart terminal de l'aile. Nervure transverse marginale placée à peu près verticalement sur le diamètre longitudinal de l'aile et coupant la première c. marginale postérieure avant son milieu. Nervure transverse apicale à tronçon horizontal basal très long, environ aussi long que le tronçon terminal relevé : ce dernier est coudé à angle droit à la base et fortement sinueux en S au milieu. Nervure transverse médiane épaissie, légèrement oblique, placée vis-à-vis de la terminaison de la branche inférieure de la 1^{re} nervure longitudinale sur la costale, coupant la cellule discoïdale un peu au-delà de son tiers terminal ; la distance de la n. transverse médiane à la n. transverse marginale est plus courte que le

tronçon basal non relevé de la n. transverse apicale. 3^e nervure longitudinale relevée à angle droit avant l'extrémité de la 1^{re} cellule marginale postérieure en une courte nervure transverse qui se termine sur la costale près de l'extrémité de la 2^e nervure longitudinale ; la cellule cubitale se termine par suite à peu près vis-à-vis de l'extrémité de la 1^{re} cellule marginale postérieure. Cellule discoïdale relativement longue, plus de 3 1/2 fois aussi longue que large, beaucoup plus longue que la 1^{re} cellule marginale postérieure ; cette dernière 2 1/2 à 3 fois aussi longue que large. Nervure costale avec quelques rares épines très courtes brunes, peu visibles et espacées ; la base de la 3^e nervure longitudinale porte 2 ou 3 soies noires.

Longueur : 9 mm.

La description ci-dessus est faite d'après une ♀ d'Algérie, qui nous a été soumise par le D^r VILLENEUVE. Le ♂ nous est inconnu ; d'après BRAUER il ne diffère de la ♀ que par le développement plus considérable des yeux ; la face en dessous des yeux sur la tête vue de profil est beaucoup plus courte que le grand diamètre

oculaire : le front au vertex n'occupe que le quart de la largeur totale de la tête. Longueur : 8 à 9 mm. La ♀ serait toujours plus grande que le ♂ : 10 à 11 mm.

La ponte et la larve au 1^{er} stade ne sont pas connues.

Larves au 3^e stade (fig. 3) ⁽¹⁾. — Elles deviennent très grandes, atteignant 32 mm. de long sur 8-9 mm. de plus grande largeur ; elles sont remarquables par leur forme générale très allongée, cylindrique, bien différente de celle des autres larves d'*OEstrinae cavicolae* ; elles sont nettement plus larges en avant qu'en arrière, les segments augmentant en largeur du 1^{er} au 6^e ; les 6^e, 7^e et 8^e ont à peu près la même largeur, puis les suivants se rétrécissent vers le 12^e qui est conique et n'a plus que la 1/2 de la largeur du 6^e ; par contre la longueur des segments croît régulièrement du 3^e au 10^e. Dans la partie antérieure, ces larves sont légèrement aplaties dorso-ventralement, fortement convexes à la face dorsale, un peu moins à la face

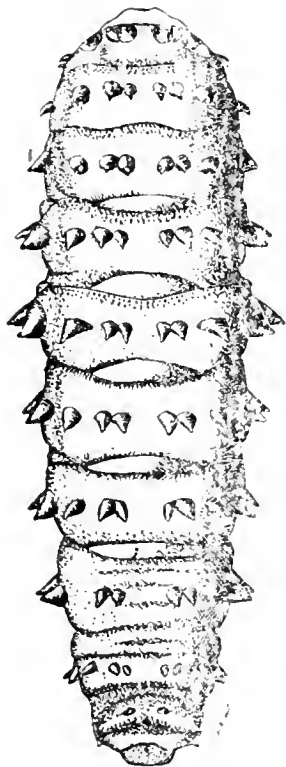


Fig. 3. — Larve au 3^e stade de *Cephalopsis titillator* B. CLARK. des dromadaires soudanais $\times 2$ (d'après ROUBAUD).

antérieure, ces larves sont légèrement aplaties dorso-ventralement, fortement convexes à la face dorsale, un peu moins à la face

(1) Nous avons pu étudier une larve provenant du Soudan saharien, déjà décrite par ROUBAUD et qui fait partie des collections de l'Institut Pasteur de Paris.

ventrale ; les 3 derniers anneaux sont presque cylindriques. La couleur générale est blanc jaunâtre sale : sur l'exemplaire conservé dans l'alcool que nous avons examiné les protubérances coniques étaient d'un brun pâle.

Sur les flancs, un sillon en zigzag plus ou moins net sépare la face dorsale de la face ventrale, mais les bourrelets latéraux sont très peu apparents et mal délimités. Les anneaux 3 à 11 portent à peu près vers leur milieu une couronne régulière de fortes apophyses coniques, épineuses, rétrocurvées, qui sont les plus fortes sur les bourrelets latéraux, les plus faibles sur le milieu de la face ventrale. Leur nombre est assez constant : on en trouve généralement 16 par segment, sauf sur le 3^e où il n'y en a que 12 ; parfois une des apophyses est dédoublée : à la face dorsale elles sont disposées en 4 paires, une sur chacun des bourrelets latéraux et une de part et d'autre de la ligne médiane ; à la face ventrale on en trouve aussi quatre paires disposées d'une façon analogue, mais ici les deux paires médianes font défaut sur le 3^e segment qui ne présente généralement au milieu de la face ventrale qu'une faible indication de 1 ou 2 tubercules rudimentaires.

Le segment anal (12^e) est largement tronqué à la face dorsale et épaissi en un rebord demi-circulaire surplombant la cavité stigmatique ; ce rebord est pourvu de 4 petits tubercules coniques, un de chaque côté et deux près de la ligne médiane ; la face ventrale est proéminente et divisée par un profond sillon transversal en un bourrelet préanal étroit et portant 4 petites bosses peu apparentes dirigées vers la face dorsale et un large bourrelet conique postanal pourvu de 2 petites protubérances arrondies vers la face ventrale.

Le segment céphalique (1 + 2) est tourné vers la face ventrale et peu visible du dos ; il porte deux crochets buccaux très vigoureux, recourbés vers le dessous ; les deux bourrelets antennaires coniques, fortement écartés l'un de l'autre et divergents, portent chacun un anneau ocellaire chitineux ; la face dorsale et la face ventrale de la tête sont séparées sur les côtés par un pli en sillon très profond.

Il existe des champs intermédiaires très nets à la face dorsale et à la face ventrale, au nombre de cinq, entre les anneaux 5 à 10.

Spinulation très fine, irrégulière. A la face dorsale on la trouve

au bord antérieur des 3^e à 5^e ou 7^e segments en plusieurs rangées irrégulières serrées ; mais sur les 6^e et 7^e anneaux, elle est ordinairement largement interrompue au milieu ; on peut même en trouver de faibles traces sur les côtés du 8^e segment. A la face ventrale on trouve des épines en plusieurs rangées irrégulières au bord antérieur des 3^e à 10^e anneaux, mais surtout abondantes et serrées sur les anneaux 3 à 5 ; sur les segments suivants la spinulation se réduit à 1 ou 2 rangées plus ou moins complètes et elle est presque absente sur le 10^e. Le segment céphalique porte une aire épineuse en arrière et à côté des bourrelets antennaires, ainsi que sur le bourrelet labial inférieur ; sur ce dernier les épines sont beaucoup plus petites. Sur le segment anal (12^e), la face postérieure du rebord épaissi limitant en haut la cavité stigmatique, ainsi que la face supérieure du bourrelet postanal portent de nombreuses épines assez fortes ; d'autres, beaucoup plus petites, couvrent toute la surface du bourrelet préanal.

Cavité stigmatique demi-circulaire, profonde, à ouverture étroite ; plaques stigmatiques postérieures relativement grandes, réniformes à concavité largement ouverte renfermant le faux-stigmate, dirigée vers le bord inféro-interne ; les plaques obliques, leurs angles supérieurs plus rapprochés de la ligne médiane que leurs angles inférieurs.

D'après BRAUER, les stigmates antérieurs ont la forme de boutons et sont relativement grands ; nous n'avons pu les apercevoir sur notre larve et nous n'avons pu recourir à la dissection.

Larves au 2^e stade. — Elles ne nous sont pas connues en nature. D'après BRAUER, elles sont très allongées, atteignant 13 mm. de long et à peine 4 mm. de large (au niveau du 4^e segment) ; elles sont nettement plus larges en avant qu'en arrière ; deux crochets buccaux bien développés ; bourrelets antennaires petits, très largement séparés à la base ; segment céphalique proéminent, en capuchon, paraissant aussi long que large ; segment anal tronqué à la face dorsale, avec un bourrelet conique proéminent à la face ventrale ; cavité stigmatique profonde ; plaques stigmatiques postérieures falciformes, petites, obliques, leurs angles inférieurs plus écartés que leurs angles supérieurs ; spinulation microscopique et localisée à la face ventrale au bord antérieur des segments et sur le dernier anneau en arrière ; le bourrelet labial inférieur est finement spinuleux.

D'après ROUBAUD, qui a pu examiner de jeunes larves provenant du Sahara soudanais, les larves diffèrent notablement au 2^e stade de l'aspect général du stade III. Les protubérances épineuses sont remplacées par de simples tubercules mousses et peu saillants qui ont d'ailleurs la même disposition qu'au 3^e stade. Les orifices stigmatiques sont arrondis.

Pupe. — Elle est d'après BRAUER relativement allongée, mesurant 17 mm. de long. sur 7 mm. de large ; elle est fortement bombée à la face dorsale, convexe d'avant en arrière, concave à la face ventrale dans la même direction. Les larves se transformeraient en pupes en extension complète, sans contraction musculaire préalable, comme c'est la règle chez les autres *Œstrinae cavicolae*.

VON FRAUENFELD observa le premier les métamorphoses de cette espèce ; il recueillit dans le désert des larves rejetées par éternuement hors des nasaux des chameaux ; ces larves placées dans du sable sec lui donnèrent les mouches adultes au bout de 14 jours.

Genre 2. *Œstrus* LINNÉ.

Fauna suecica. ed^o altera, 1761, p. 428.

Génotype : *Œstrus ovis* LINNÉ, 1761.

Syn. : *Cephalemyia* LATREILLE, *Nour. Dictionn. d'Hist. nat. Déterville*, XXIII, 1818, art. Œstre, p. 273 ; *Les Crust., Arachn. et Ins. distr. en fam. nat.*, II, 1829, p. 503, *in nota* (dans ces deux ouvrages *Œstrus ovis* L. est cité comme génotype).

« *Cephalèmyie* » LATREILLE, *Fam. natur. du Règne animal*, 1825, p. 497 (sans indication de génotype).

Cephalemyia MACQUART, *Hist. nat. Ins. Diptères*, II, 1835, p. 51 (nec MACQUART, 1843) ; *Ins. Dipt. Nord d. l France*, 1833, p. 195. ŒSTRUS parte, B. CLARK, *Essay on Bots*, 1815, p. 65 ; — LEACH, *on the arrang. of Œstrid. Ins.*, 1817, p. 1. — LATREILLE, *Genera Crust. et Ins.*, N, 1809, p. 341. — SCHINER, *Fauna austriaca, Die Fliegen* I, 1862, p. 392. — BRAUER, *Monogr. d. Œstrid.*, 1863, p. 147. — ZETTERSTEDT, *Diptera scandinaviae*, III, 1844, p. 970.

Œstrus s. str. BRAUER, *Wien. entom. Zeitschr.*, VI, 1887, p. 9 et p. 14. — *Denkschr. K. Ak. Wiss. math. naturw. Cl. Wien*, XLVII, Abth. 1, 1883, p. 37. — BRAUER et BERGENSTAMM, *Denkschr. K. Ak. Wiss. math. naturw. Cl. Wien*, LVI, 1889, p. 159. — BAU, *Genera Insect. Œstrinae*, 1906, p. 14. — BEZZI et STEIN, *Kat. paläarkt. Dipt.* III, 1907, p. 591.

Il n'est pas douteux que le type du genre *OEstrus* L. soit *OE. ovis* L. — Dans la *Fauna suecica*, 1761, LINNÉ cite 5 espèces de ce genre : *OE. bovis*, *OE. tarandi*, *OE. nasalis*, *OE. hæmorrhoidalis* et *OE. ovis*. — En 1817, LEACH crée le genre *Gasterophilus* pour les espèces *OE. bovis* L. (imago = *OE. equi* CLARK) et *OE. hæmorrhoidalis* L. ; enfin il y fait rentrer un *Gasterophilus Clarkii* LEACH qui d'après CLARK (*Trans. Linn. Soc. London*, XIX, pt. 2, 1843, p. 93) n'est autre que *OE. veterinus* CLARK (= *OE. nasalis* L. imago). Il ne restait donc pour le genre *OEstrus* de LINNÉ que les espèces *OE. tarandi* et *OE. ovis*. Lorsqu'en 1818, LATREILLE entreprit la classification des *CEstrides* en genres naturels, il ignorait le genre *Gasterophilus* de LEACH ; dans le *Nouv. Dict. d'Hist. nat.* XXIII, p. 272, il crée le genre *OEdemagena* pour *OE. tarandi* L. ; puis p. 273, le genre *Cephalemyia* pour *OE. ovis* L. ; mais nous venons de voir que l'une de ces 2 espèces doit rester le type du genre *OEstrus* et comme la description du genre *OEdemagena* précède celle du genre *Cephalemyia*, ce dernier genre ne peut être admis et devient synonyme de *OEstrus* L. avec type : *OE. ovis* L.

Remarquons encore que le genre *OEstrus* LATREILLE, 1818 et 1829 ; MACQUART, 1833, 1835 et 1853 ; JOLY, 1846 ; RONDANI 1857 est synonyme de *Gasterophilus* LEACH.

Caractères génériques. — *Larves au 3^e stade.* — Contour ovalaire, régulièrement et largement arrondi aux deux extrémités, un peu plus rétréci vers l'extrémité antérieure ; corps fortement convexe à la face dorsale, plan à la face ventrale. Bourrelets antennaires largement séparés à la base, pourvus chacun de deux points ocellaires. Dernier segment largement tronqué à l'extrémité postérieure, à cavité stigmatique large et profonde ; le bourrelet médian postanal transversal, court, pourvu de deux protubérances coniques latérales. Anneaux dépourvus de ceinture de gros tubercules pointus, avec des épines petites et nombreuses disposées en aires plus ou moins larges. Stigmates antérieurs non visibles extérieurement. Plaques stigmatiques postérieures arrondies pentagonales, renfermant complètement le faux-stigmate, avec une ligne suturale transverse dirigée vers le bord interne de la plaque.

Imago. — Tête grosse, renflée, aplatie-hémisphérique, aussi large que le thorax. Front, joues et vertex fortement saillants.

Yeux largement séparés dans les deux sexes, mais plus largement chez la ♀. Tempes larges chez la ♀, plus étroites chez le ♂. Dépressions cupuliformes de la face renfermant les antennes profondes, plus ou moins confluentes, non séparées au milieu par une carène aplatie. Rudiment de la trompe conique, très court, ne dépassant pas les palpes vers le bas et en arrière, sans traces de labelles. Corps trapu. Abdomen cylindrique, non recourbé vers le bas à son extrémité postérieure. le dos dépourvu de crêtes dentées. Tégument à papules de moyenne grosseur, particulièrement sur le thorax, couvert de pruinosité miroitante, à pilosité peu abondante, l'extrémité postérieure de l'abdomen portant quelques poils longs et fins. Nervation alaire assez variable : 1^{re} cellule marginale postérieure complètement fermée et plus ou moins pédonculée à son extrémité. Nervure transverse apicale dépourvue d'appendice, à tronçon relevé jamais placé presque verticalement sur le diamètre longitudinal de l'aile, mais plutôt parallèle au bord postérieur. Nervures longitudinales non raccourcies, se terminant successivement sur la costale à une certaine distance l'une de l'autre ; la 2^e et 3^e s'arrêtant bien au delà du quart terminal de l'aile. Nervure transverse marginale postérieure se terminant sur le milieu de la 1^{re} cellule marginale postérieure ou au delà.

On connaît actuellement à l'état adulte 3 espèces de ce genre : on pourra les distinguer à l'aide du tableau suivant :

1. a) Ailes longues et étroites, dépassant de beaucoup l'extrémité postérieure de l'abdomen, à cellules étirées : la cellule discoïdale plus de 4 fois et la première cellule marginale postérieure de 5 à 6 fois aussi longue que large. La 3^e nervure longitudinale se relève en angle obtus vers la costale à l'extrémité de la première cellule marginale postérieure, qui se termine ainsi à peu près vis-à-vis de l'extrémité de la cellule cubitale. Nervure transverse médiane placée bien avant l'extrémité de la branche supérieure de la première nervure longitudinale et coupant la 4^e nervure longitudinale avant le milieu de la cellule discoïdale. Nervure transverse apicale coudée à angle presque droit vers son tiers inférieur. Front d'un brun jaunâtre, l'aire médiane et certaines cupules enfoncées passant au brun acajou ; aire longitudinale médiane presque plane, mesurant au niveau du ptilidium environ le tiers de la largeur du front. Côtés du front fortement rugueux par un réseau grossier de forts plis anastomosés séparés par de nombreuses et larges cupules irrégulières, avec un escarpement abrupt prononcé à peu de distance du bord interne des yeux. Tempes dépourvues de papules. Nuque abrupte verticale immédiatement en arrière des ocelles. Dos de l'abdomen avec un petit nombre de très petites papules punctiformes dispersées. Ver-

lex ♂ atteignant le tiers de la largeur de la tête vue de face. Longueur : ♀ : 13 à 15,5 mm. : ♂ : 12 à 14,5 mm. *Œ. variolosus* Lw.

b) Ailes courtes et larges, dépassant peu l'extrémité postérieure de l'abdomen, à cellules élargies : la cellule discoïdale environ 3 fois et la première cellule marginale postérieure de 2 1/2 à 3 fois aussi longue que large. La 3^e nervure longitudinale non relevée en angle vers la costale à l'extrémité de la première cellule marginale postérieure, qui se termine bien en deçà de l'extrémité de la cellule cubitale. Nervure transverse médiane placée à peu près vis-à-vis de l'extrémité de la branche supérieure de la première nervure longitudinale et coupant la 4^e nervure longitudinale sur ou au delà du milieu de la cellule discoïdale. Nuque d'abord légèrement déclive en arrière des ocelles, puis abrupte-verticale. Vertex ♂ mesurant environ le cinquième de la largeur de la tête vue de face. 2

2. a) Aire longitudinale médiane du front en gouttière peu profonde, relativement étroite, occupant au niveau du ptilidium environ un cinquième de la largeur totale du front, presque noire, luisante. Côtés du front d'un brun acajou, grossièrement rugueux, avec un petit nombre de larges cupules d'un noir luisant (on en compte de 4 à 6 le long du bord de l'aire médiane), entremêlées de nombreux sillons tordus et anastomosés. Tempes portant un petit nombre (4 ou 5) de papules d'un noir luisant. Papules du dorsulum relativement grossières et moins nombreuses. Face dorsale de l'abdomen avec quelques papules arrondies d'un noir luisant. Longueur : ♀ : 11,5 à 12 mm. : ♂ : 12,5 mm. *Œ. aureo-argentatus* R. et B.

b) Aire longitudinale médiane du front faiblement déprimée, relativement large, occupant au niveau du ptilidium du quart au tiers de la largeur totale du front, mate, d'un jaune brunâtre sale. Les côtés du front d'un jaune brunâtre, faiblement rugueux par quelques plis anastomosés entremêlés de nombreuses petites cupules circulaires d'un noir luisant (on en compte de 7 à 12 le long du bord de l'aire médiane). Tempes à série linéaire de très fines ponctuations noires. Papules du dorsulum petites et nombreuses. Face dorsale de l'abdomen sans papules véritables, avec quelques rares points noirs pilifères. Longueur : ♀ : 10,5 à 12 mm. : ♂ : 10 à 11 mm. . . . *Œ. ovis* L.

Les larves cavicoles que l'on a rapportées au genre *Œstrus* L. sont beaucoup plus nombreuses ; bon nombre d'entre-elles ont été rangées ultérieurement dans les genres voisins *Rhincæstrus* BRAUER et *Kirkiæstrus* RODH. et BEQ. ; d'autres n'appartiennent même pas au groupe des *Œstrinae* et devront en être éliminées. Parmi celles qui présentent indubitablement les caractères du genre *Œstrus*, tels que nous les avons exposés plus haut, il n'y en a qu'un petit nombre dont l'identité spécifique a été définitivement établie par l'élevage des mouches adultes : ce sont *Œ. ovis* L. et *Œ. aureo-argentatus* R. et B. — Quoique *Œ. variolosus* Lw. ait été obtenu à plusieurs reprises d'éclosion, sa larve n'est pas connue avec certitude : on trouvera plus loin le résultat de nos investigations à ce sujet. — Parmi les espèces décrites.

SPINULATION :	<i>Œstrus ovis</i> L.	<i>Œstrus aureo argen- tatus</i> ROUQ. et BEQ.	<i>Œstrus Macdonaldi</i> GEB. (d'après GEDDELST)	<i>Œstrus variolosus</i> LW. (?) (d'après ROUBAUD)	<i>Œstrus Bertrandii</i> ROUQ. et BEQ.
A. du pseudo-céphalon :	absente.	présente.	présente.	présente.	absente.
face dorsale,	ordin ^l . absente.	id.	id.	absente.	présente.
face ventrale,	absente.	quelques rares épines.	absente.	id.	absente.
à côté des antennes.					
B. de la face dor-	absente.	présente (écailles).	absente.	absente.	absente.
sale :					
(au bord antérieur)		aire complète.			
3 ^e anneau.		id.			
4 ^e		aire incomplète.			
5 ^e		groupes latér. nets.			
6 ^e		id.			
7 ^e		id.			
8 ^e		id.			
9 ^e		id.			
10 ^e		id.			
11 ^e		id.			
12 ^e		id. (très petits)			
C. de la face ven-					
trale :					
(au bord antérieur)					
3 ^e anneau.	1 à 2 rangées	1 à 2 rangées	3 rangées	1 à 2 rangées	1 à 2 rangées
4 ^e	2 à 3 id.	2 à 3 id.	3 à 4 id.	2 à 3 id.	2 id.
5 ^e	2 à 3 id.	3 à 4 id.	4 à 5 id.	4 à 5 id.	2 id.
6 ^e	3 à 4 id.	3 à 5 id.	6 à 7 id.	4 à 5 id.	3 à 3 id.
7 ^e	3 à 4 id.	4 à 5 id.	6 à 7 id.	4 à 5 id.	3 à 4 id.
8 ^e	4 à 5 id.	4 à 5 id.	6 à 7 id.	4 à 5 id.	3 à 4 id.
9 ^e	4 à 5 id.	3 à 5 id.	6 à 7 id.	4 à 5 id.	3 à 4 id.
10 ^e	4 à 5 id.	3 à 4 id.	6 à 7 id.	4 à 5 id.	3 à 4 id.
11 ^e	4 à 5 id.	2 à 3 id.	3 à 4 id.	4 à 5 id.	2 à 3 id.
12 ^e	2	3 à 4 id.	4 à 5 id.	4 à 5 id.	1 à 2 id.
D. Sur le bourrelet	2 à 4 rangées	3 rangées	4 à 5 rangées	2 à 3 rangées	3 rangées
médian postanal.					
E sur le bourrelet	à peine indiquée.	quelques écailles épim.	?	?	absente.
médian préanal.					

sur les larves seulement, il y en a une *OE. Macdonaldi* GED., que nous considérons au moins provisoirement comme distincte.

Nous réunissons dans le tableau p. 83, les caractères distinctifs de spinulation des principales larves d'*æstrus* connues à l'heure actuelle et qui nous paraissent provisoirement du moins représenter des espèces distinctes ; les autres sont signalées plus loin à propos des espèces auxquelles nous croyons pouvoir les rapporter.

Observations.

1. Il est fort difficile de dire ce que représente la larve n° 4 d'*Antilope* sp. de BRAUER (*Denkschr. math. naturw. Cl. K. Ak. Wiss. Wien*, LXIV, 1897, p. 261) ; l'auteur la rapproche de sa larve n° 2, qui est notre *Gedoelstia cristata* (voir plus loin, p. 46) ; mais il décrit les plaques sigmatiques « mit dem Innenrande gegeneinander gestellt und die falsche öffnung liegt diesem näher », ce qui fait ranger ce parasite dans le genre *Æstrus* L. ; par contre la spinulation du segment céphalique est la même que chez la larve n° 2, c'est-à-dire qu'il y a des épines sur plusieurs rangs en arrière des bourrelets antennaires et sur le bourrelet labial inférieur. A la face ventrale les derniers anneaux montrent 3 à 4 rangées d'épines ; souvent 2 seulement sur les 10^e et 11^e segments. Cette larve est peut-être notre *Æ. aureo-argentatus* dont la spinulation rudimentaire dorsale aurait échappé à BRAUER ; mais elle présente aussi quelque ressemblance avec la larve décrite et figurée par ROUBAUD sous le nom d'*Æ. variolosus* et qui d'après nous n'appartient pas à cette espèce (voir plus loin, p. 111).

2. GEDOELST (*Revue Zoolog. Afric.* I, fasc. 3, 1912, p. 431) se basant uniquement sur l'étude des larves a proposé de subdiviser *Æstrus* L. en deux sous-genres qu'il caractérise comme suit :

a. S.-G. *Æstrus s. str.* — Anneau céphalique inerme ; tubercules sur la face ventrale des anneaux probablement toujours présents ; — l'auteur range ici *Æ. ovis* L. ; la larve n° 1 de BRAUER 1897 et la larve n° 4 de SJÖSTEDT, 1908.

b. S.-G. *Æstroïdes* GEDOELST. — Anneau céphalique armé d'épines en arrière des renflements antennaires sur le bourrelet en dessous des crochets buccaux ; tubercules sur la face ventrale des anneaux probablement toujours absents. — A ce groupe appartiendraient : *Æ. Macdonaldi* GED. ; *Æ. aureo-argentatus* R. et B. ; la larve n° 2 de BRAUER 1897 et la larve n° 2 de SJÖSTEDT, 1908 (ces deux dernières ne sont en réalité pas des *Æstrus*, mais bien *Gedoelstia cristata* R. et B. : v. plus loin, p. 145).

La spinulation de l'anneau céphalique présente diverses combinaisons : chez *Æ. ovis* L. elle fait ordinairement complètement défaut, pas toujours cependant comme nous avons pu le constater ; BRAUER remarque déjà d'ailleurs que le bourrelet labial inférieur peut être rugueux ; chez *Æ. aureo-argentatus* R. et B. la spinulation existe à la face dorsale et ventrale et il en serait de même pour *Æ. Macdonaldi*, d'après GEDOELST, ainsi que chez les larves décrites et figurées par ROUBAUD sous le nom d'*Æ. variolosus* (qui d'après nous n'appartiennent peut-être pas à cette espèce). Chez notre *Æ. Bertrandi* (= *Æ. variolosus* Lw ?) elle fait défaut complètement à la

face dorsale, mais existe sur le bourrelet labial inférieur. En général, les caractères tirés de la spinulation nous paraissent assez variables chez ces larves d'*Œstrinae* et avoir à peine une valeur spécifique.

L'absence ou la présence de tubercules médians ventraux nous semble encore de moindre importance; nettement développés chez *Œ. ovis* ces petits tubercules peuvent être, pensons-nous, retrouvés à un examen attentif chez toutes les autres espèces; nous en avons découvert au moins des traces chez les nombreuses larves qui nous sont passées par les mains; fréquemment ils s'effacent par suite du mauvais état de conservation et des déformations des parasites.

Enfin on remarquera qu'à l'état adulte, *Œ. ovis* et *Œ. aureo-argentatus* R. et B. sont deux espèces très voisines; elles ne se distinguent que par les caractères de minime valeur résumés dans le tableau dichotomique p. , qu'aucun diptériste, pensons-nous, n'estimera suffisants pour classer ces mouches dans des sous-genres particuliers. — De tout ceci nous pensons pouvoir conclure qu'il est impossible d'adopter les sous genres de GEDOELST pour le groupement naturel des espèces d'ailleurs très peu nombreuses d'*Œstrus* L.

I. *Œstrus ovis* LINNÉ

(Imago et larve) *Fauna Suecica*, ed. 2^a, 1761, n° 1734, p. 430. — (larve et imago ♀ ♂) BRAUER, *Monogr. d. œstrid.*, 1863, p. 151, t. III, fig. 1; t. VI, fig. 1; tab. VII, fig. 10.

Syn. : « Vers qui naissent dans les nez des moutons ». RÉAUMUR, *Mém. pour servir à l'histoire des Insectes*, IV, 1738, p. 552. Tab. XXXV, fig. 8-25.

Œstrus ovinus FISCHER. *Dissert. observ. de œstro*. Leipz. Cont. III, 1787. Tab. II, fig. 1-5.

Cephalemyia ovis LATREILLE, *Nouv. Dict. Hist. Nat. Déterville*, 2^e éd., XXIII, 1818, art. Œstre, p. 273; *Les Crust., Arachn. et Ins. distr. en fam. nat.* II, 1829, p. 503. — MACQUART, *Ins. Dipt. N. France, Athér.* 1833, p. 195; *Hist. nat. Ins. Dipt.* II, 1835, p. 51. — ROB. DESVOIDY, *Hist. nat. Dipt. env. Paris*, I, 1863, p. 57. — JOLY, *Ann. Sc. phys. nat. Soc. Agr. Lyon*, IX, 1846, p. 212 et 283. — RONDANI, *Dipt. Ital. Prodr.*, II, 1857, p. 23.

Œstrus ovis LATR. *Gen. Crust. et Ins.*, IV, 1809, p. 341. — B. CLARK, *Trans. Linn. Soc. London*, III, 1797, p. 329; *Essay on bots*, 1815, p. 68. — LEACH, *Arrang. of Œstrid. Ins.* 1817, p. 1. — MEIGEN, *Syst. Besch. europ. Zweifl. Ins.*, IV, 1824, p. 165. — ZETTERSTEDT, *Dipt. Scand.*, III, 1844, p. 970. — SCHINER, *Fauna austriaca, Die Fliegen*, I, 1862, p. 393. — BEZZI et STEIN, *Kat. paläarkt. Dipt.*, III, 1907, p. 591. — BAU, *Gener. Insect. Œstrinae*, 1906, p. 14, Tab. I, fig. 5 et 5 a. — EDM. et ET. SERGENT, *Ann. Inst. Pasteur Paris*, XXI, 1907, p. 392 et *Bull. Soc. Path. exot.*, VI, 1913, p. 487. — F. BRAUER (larve), *Denkschr. Kk. A. Wiss. Wien, math. naturw. Cl.*, Bd. LXIV, 1897, p. 261. — Y. SJÖSTEDT (imago ♀), *Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Exped. Kilimandjaro, u. s. w.* (1905-1906), Bd. II, Abth.

10. 2. 1908, p. 20. — H. KING, *4th Rep. Wellc. Res. Labor. Khartoum*, vol. B, 1911, p. 127. — G. BOUET et E. ROUBAUD (larve et imago), *Bull. Soc. Path. exot.*, V, 1912, p. 733. — E. ROUBAUD (larve et imago), *Et. Faune paras. Afr. occ. Franç.*, fasc. 4, 1914, p. 172, fig. 48-50 et Tab. IV, fig. 5 (imago ♀). — J. A. PORTSCHINSKY (biologie, larve et imago), *Mém. du Bur. d'Entom. du Comité Scientif. de l'Agric., St-Petersbourg*, X, n° 3, 1913. — BRUMPT, *Précis de Parasit.* 2^e éd., 1913, p. 700, fig. 504 et 505. *Oestrus nasalis ovinus* NUMAN, *Tijdschr. v. d. Wetensch.* Deel IV, 1851, p. 132-152, 2 Tab.

Oestrus perplexus G. V. HUDSON (imago), *Elem. Man. New Zeal. Entom.*, 1892, p. 63 (sans description), Tab. VII, fig. 12.

Larves dans les cavités nasales et les sinus frontaux du Mouton (*Ovis aries* L.) et de la Chèvre (*Capra hircus* L.); cosmopolite (connu de toute l'Europe, d'Asie, d'Afrique, d'Australie, de Nouvelle Zélande et de l'Amérique du Nord et du Sud). — Les larves se sont rencontrées exceptionnellement chez l'Homme en Russie (PORTSCHINSKY), en Italie (FRANCAVIGLIA, DE STEFANI), en Algérie et au Sahara (EDM. et ET. SERGENT); cette myiase humaine est toujours accidentelle et le parasite ne dépasse presque jamais le premier stade larvaire : le plus souvent les larves se trouvent dans les yeux où elles provoquent une conjonctivite; plus rarement elles se rencontrent dans les fosses nasales ou dans l'oreille.

En Afrique tropicale *Oestrus ovis* L. n'est pas rare : il a été signalé au Soudan nigérien et au Sénégal (BOUET et ROUBAUD), au Soudan Anglo-Egyptien (KING), en Afrique orientale (BRAUER, SJÖSTEDT), à Zanzibar (ADERS) ⁽¹⁾, au Damaraland (SCHEBEN ⁽²⁾, F. RUPPERT) et en Afrique du Sud (D. HUTCHEON) ⁽³⁾.

Au Congo belge, nous l'avons rencontré abondamment chez les Moutons dans le massif du Rouwenzori, dans la vallée de la Semliki (Kasindi, au N. du lac Albert Edouard), dans les montagnes du Kivu ainsi que dans la région de Stanleyville (2 Moutons parasités sur 4). M. le vétérinaire VAN RAES nous a remis autrefois des larves trouvées chez les Moutons et les Chèvres à Moliro (rive Sud-ouest du Tanganika).

D'après GRÜNBERG (1906), des larves d'*Oestrus ovis* L. auraient été rencontrées dans le crâne d'Antilopes en Afrique orientale; mais ce fait devrait être rigoureusement contrôlé; le même

(1) W. M. ADERS, *Zanzibar protect. Med. Sanit. Rept.*, 1913, p. 83.

(2) L. SCHEBEN, *Centralbl. f. Bact. Paras. Jena*, 1. LVI, 1910, p. 50-54.

(3) D. HUTCHEON, *Agric. Jl. Union S. Afr. Pretoria*, VIII, 1914, p. 194-200.

auteur a signalé la présence, purement accidentelle, de larves de cet Cestre dans l'estomac de *Connochoetes albojubatus* et d'un lion.

Imago. ♀. Tête à peu près circulaire vue de face, un peu plus large que le thorax en avant. Yeux petits, séparés par une large bande frontale qui occupe au vertex la moitié de la largeur de la tête, à bords internes divergeant du ptilidium très légèrement vers le vertex, très fortement vers les joues. Bande frontale munie en son milieu d'une aire longitudinale relativement large, faiblement déprimée, mate, à très fines stries longitudinales; cette aire est la plus étroite en dessous des ocelles où elle se bifurque en branches d'Y sur le vertex; puis elle s'élargit fortement vers le bas jusqu'au ptilidium, au niveau duquel elle occupe du quart au tiers de la largeur totale du front. Le reste du front faiblement rugueux par suite de la présence de quelques gros plis anastomosés, entremêlés de nombreuses petites cupules circulaires d'un noir luisant, portant chacune au centre un poil à base renflée (on compte de 7 à 10 de ces cupules le long du bord de l'aire longitudinale médiane). Les ocelles sont placés sur le vertex légèrement relevé, et non dans une dépression limitée par des replis; la nuque derrière les ocelles est légèrement déclive et y porte un groupe serré de nombreuses petites papules noires luisantes; c'est en arrière seulement de ces papules que la nuque est abrupte verticale. Tempes bien développées, à bords parallèles, portant une série linéaire de très fines ponctuations noires, qui passe à un groupe serré de petites papules placé à la limite de la nuque et du vertex, de part et d'autre des ocelles. Tout le front, y compris l'aire longitudinale médiane, est d'un jaune brunâtre sale; seules les cupules enfoncées sont d'un noir luisant. Ptilidium, cupules antennaires, joues et face en dessous des yeux variant du blanc jaunâtre au jaune brunâtre, faiblement striés, sans papules, les joues avec quelques rares points enfoncés concolores. Côté du front légèrement abrupts vers le bord interne des yeux, l'escarpement peu prononcé et seulement visible sur le milieu de la longueur du front. — Antennes à deux articles basilaires et soie terminale d'un jaune brunâtre, le 3^e article brun noirâtre. Trompe et palpes rudimentaires d'un jaune brunâtre, les palpes plus foncés vers leur extrémité. La tête ne présente que quelques faibles traces de pruinosité blanc d'argent sur les joues, les tempes et la nuque; pilosité très peu abondante, courte, d'un jaune brunâtre.

Thorax. : Couleur générale d'un jaune brunâtre sale, plus foncé sur le milieu de la face ventrale. Dorsulum avec 4 bandes longitudinales d'un brun noir, mates, mal délimitées, largement interrompues au niveau de la suture transverse dorsale et s'arrêtant bien avant la suture présentellaire; le dorsulum est couvert d'une faible pruinosité dorée jaunâtre, sauf sur les bandes longitudinales brunes et est parsemé uniformément de nombreuses et petites papules arrondies d'un noir luisant, d'où naissent de courts poils jaune brunâtre. Scutellum d'un jaune brunâtre pâle, avec des papules d'un noir luisant; petites, nombreuses et uniformément dispersées sur la moitié antérieure et sur les côtés du bord postérieur, elles deviennent plus grandes, un peu aplaties et plus espacées vers le milieu et en arrière. Face ventrale sans papules, à pilosité assez longue et fournie, luisante, d'un jaune pâle, qui remonte en avant de la base des ailes et sur les bosses humérales.

Abdomen court, trapu, à peu près de la longueur du thorax, se rétrécissant graduellement vers le 4^e segment, à coloration foncière d'un brun noir presque complètement cachée par un revêtement dense de pruinosité chatoyante, à reflets blancs ou gris argentés, avec des taches irrégulières noires veloutées. Face dorsale avec quelques rares ponctuations noires dispersées uniformément et portant un poil brun noir, sans papules ni grosse sculpture. — Pilosité très peu abondante, courte et d'un brun noir sur le dos, plus longue et blanche sur les flancs et la face ventrale.

Pattes courtes et grêles, les fémurs renflés vers la base, entièrement d'un blanc jaunâtre sale, à pilosité de même couleur, sauf à la face inférieure des fémurs et des tarsi où l'on trouve quelques soies raides noires.

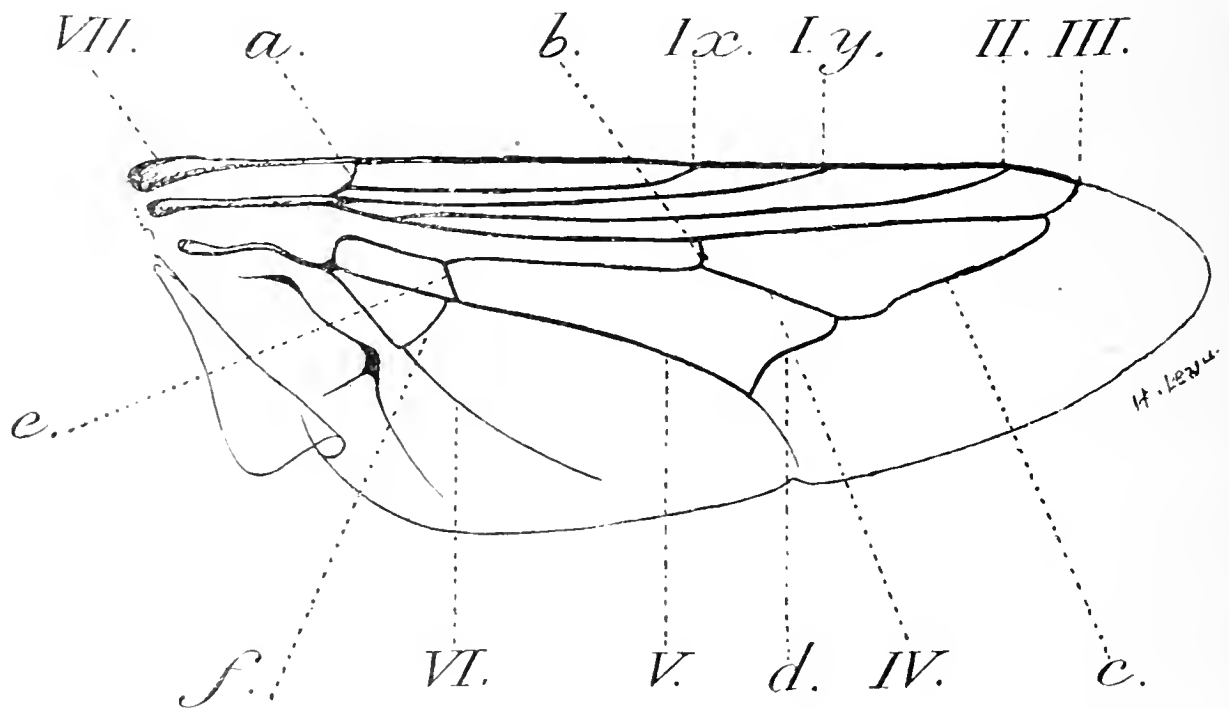


Fig. 4. — Nervation alaire d'*Estrus oris* L. $\times 10$. — Ix, branche supérieure et Iy, branche inférieure de la 1^{re} nervure longitudinale; II, III, IV, V et VI, 2^e, 3^e, 4^e, 5^e et 6^e nervure longitudinale; VII, nervure costale. — a, nervure transverse médiastinale ou humérale; b, nerv. transverse médiane ou antérieure; c, nerv. transverse apicale; d, nerv. transverse marginale; e, nerv. transverse postérieure ou basale; f, nerv. transverse anale.

Ailes (fig. 4) complètement hyalines, parfois avec une petite tache brune autour de la n. transverse médiane, les nervures d'un jaune brunâtre, avec quelques épaississements noirs vers la base de l'aile: la costale porte une série de courtes épines noires. Cuillerons blancs; balanciers d'un blanc jaunâtre. Ailes relativement courtes et larges, dépassant très peu l'extrémité postérieure de l'abdomen. Cellule discoïdale environ 3 1/2 fois, et 1^{re} cellule marginale postérieure de 2 1/2 à 3 fois aussi longue que large. La 3^e n. longitudinale n'est pas recourbée en angle vers le haut à l'extrémité de la 1^{re} cellule marginale postérieure; cette dernière se termine bien en deçà de l'extrémité de la cellule cubitale. Nervure transverse apicale recourbée vers le haut presque à partir de sa base, sans tronçon basal bien distinct, à peu près dans le prolongement de la transverse marginale, parallèlement au bord externe de l'aile. Nervure transverse médiane légèrement oblique, un peu épaissie et rembrunie, placée à peu près vis-à-vis de la terminaison de la

branche supérieure de la 1^{re} nervure longitudinale sur la costale ; elle coupe par suite la 4^e nervure longitudinale nettement au delà du milieu de la cellule discoidale.

Longueur : 10,5 à 12 mm.

♂. Yeux très développés, à bords internes divergeant fortement du vertex vers les joues. Front atteignant au vertex environ le cinquième de la largeur totale de la tête vue de face. — Pilosité plus longue et plus abondante que chez la ♀, particulièrement sur le front et sur les pattes. Le reste comme chez la ♀.

Longueur : 10 à 11 mm.

Biologie de la Mouche. — En Europe et dans les autres pays tempérés, la Mouche adulte apparaît en été (de mai à septembre, en Europe). PORTSCHINSKY a étudié son anatomie : le caractère rudimentaire de la trompe et du tube digestif indiquent suffisamment que la Mouche ne prend pas de nourriture, contrairement à l'opinion de COLLINGE (*Rept. Inj. Ins.* 1904, p. 53) qui prétend qu'elle lèche le nectar des fleurs. Son vol est excessivement rapide ; l'Insecte est très actif pendant les heures chaudes de la journée, par temps sec ; le matin et le soir, ainsi que pendant les jours pluvieux, il se cache dans des trous ou crevasses de murailles où il se laisse alors capturer aisément. PORTSCHINSKY a attiré l'attention sur le mimétisme de la mouche avec les pierres et les excréments d'oiseaux, et a publié des remarques analogues pour *Rhinaestrus purpureus*.

L'accouplement ne paraît jamais avoir été observé ; les œufs non fécondés dans le corps de la ♀ sont cylindriques, largement arrondis aux deux extrémités et courbés réniformes en leur milieu. LÉON DUFOUR a trouvé à la dissection des ♀, des larves au 1^{er} stade dans leur abdomen, d'où l'on pouvait déjà conclure au viviparisme de cette espèce. COLLINGE il est vrai (*Jl. Econ. Biol.* I, 1906, p. 72-73) a prétendu qu'*OE. ovis* dépose parfois des œufs et non des larves autour des narines des Moutons. Mais c'est là, d'après PORTSCHINSKY, un cas anormal, car en Russie cette espèce est toujours larvipare. RUPPERT (1913) a prétendu que les mouches pondent des œufs sur les murs et les enclos ; par frôlement les œufs ou les jeunes larves passeraient sur les moutons, qui, en se lècheant les introduiraient dans la bouche ; l'auteur base sur cette théorie une méthode de lutte contre les Œstres qui consiste à donner à des intervalles réguliers des bains arsénicaux (dipping) aux Moutons et à désinfecter les étables et il prétend avoir déjà obtenu des résultats. — Le mécanisme de la

ponte, qui ne paraît jamais avoir été vue directement, est donc encore imparfaitement connu.

Larves au 3^e stade (fig. 5, 2 et 3). — Elles ont été signalées pour la première fois par REDI (1686) et VALLISNIERI (1710); RÉAUMUR (*Mém.* 1734) les a très bien décrites : « Ce ver est composé de 11 anneaux, qui ensemble forment une espèce de cône un peu aplati, dont la tête est le sommet. Tant qu'il est jeune et qu'il n'a pas fait tout son croît, il est très blanc, il n'a presque de brun que deux plaques circulaires posées à côté l'une de l'autre à son bout postérieur : ce sont les deux stigmates postérieurs. Chaque plaque est partagée en deux parties par un cercle concentrique, dont le rayon n'a pas la moitié de la longueur de celui de la circonférence extérieure. La séparation de la petite plaque circulaire et de la plaque annulaire est sensible et blanchâtre ; c'est cette séparation apparemment qui donne passage à l'air (ce qui est évidemment une erreur). Souvent le ver montre ces deux stigmates, mais quand il lui plaît, il les renferme dans son dernier anneau comme dans une bourse. En dessous du même

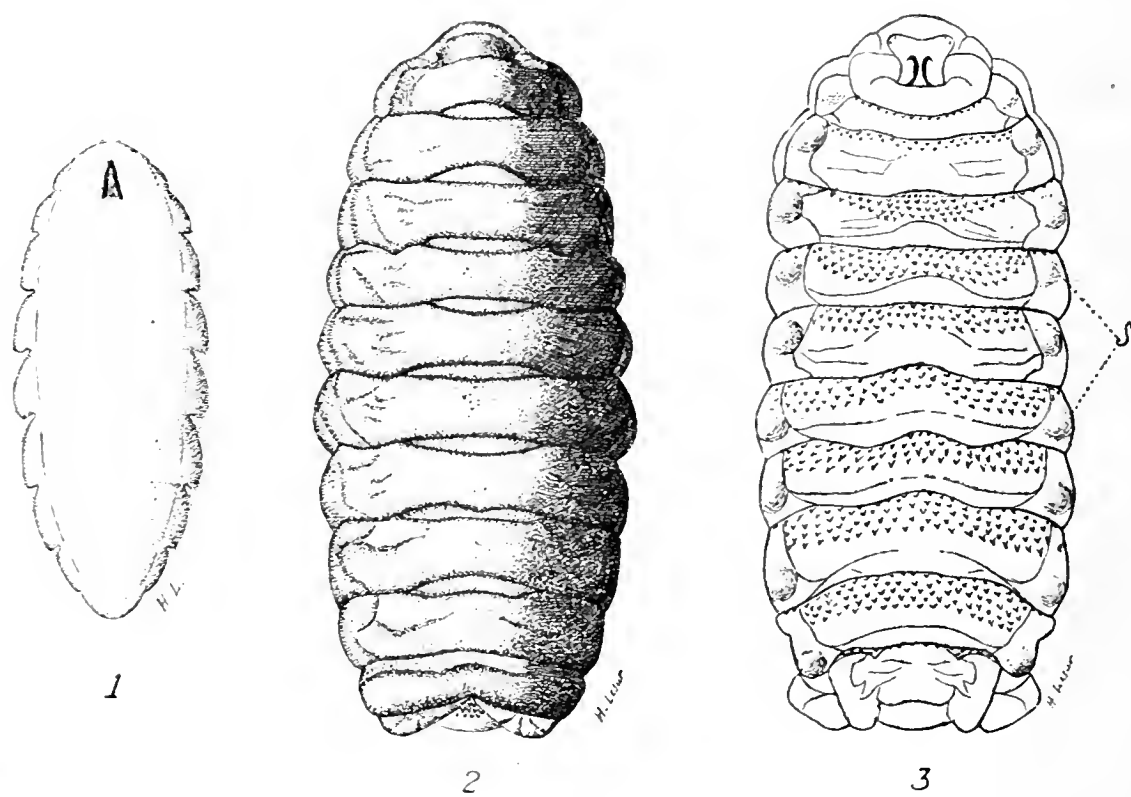


Fig. 5. — Larves d'*Eustrus ovis* L. — 1, larve au 4^{er} stade, vue dorsalement $\times 30$; 2, larve au 3^e stade vue dorsalement; 3, la même vue ventralement; s, protubérance des bourrelets latéraux. $\times 5$ (d'après ROUBAUD).

anneau, assez près de son extrémité, est l'anus, ordinairement caché dans les replis des chairs. De chaque côté il est accompa-

gné d'un appendice charnu, d'un gros mamelon. Les deux crochets dont la tête du ver est armée sont bruns et forts ; la base de chacun de ces crochets est solide et s'élève au-dessus des chairs, de manière qu'elle a l'air d'une grosse et courte corne.... Le ver a de plus au-dessus des crochets, deux cornes charnues ; la bouche est placée entre les deux crochets, près de leur base » (p. 555). RÉAUMUR signale aussi la spinulation ventrale ; il a obtenu la mouche de ces vers ; la nymphose (en France) dura 63 jours, alors qu'elle n'était pour VALLISNERI (en Italie) que de 40 jours ; la mouche est bien décrite et l'auteur attribue le vertige des Moutons à la présence des larves d'*Œstrus* dans le crâne.

Nous avons pu examiner de nombreuses larves à ce stade provenant du Congo et de l'Afrique occidentale. Cette espèce étant d'une étude facile, nous avons cru utile d'en donner une description un peu détaillée permettant de saisir la morphologie générale des larves d'*Œstrinae*.

Le contour est ovale-allongé, l'extrémité postérieure nettement plus large que l'extrémité antérieure ; la face dorsale est convexe, la face ventrale plane ; la larve vue de profil est un peu moins épaisse à l'extrémité antérieure qu'à l'extrémité postérieure et la face ventrale est souvent un peu courbée-concave dans le sens de la longueur. Le segment céphalique (1 + 2) est petit et court, recourbé vers la face ventrale, beaucoup plus large que long ; les segments suivants augmentent de largeur jusqu'au 8^e et 9^e, puis restent sensiblement égaux jusqu'au 11^e et 12^e qui sont légèrement plus étroits ; mais le 11^e a toujours encore la largeur du 4^e. La longueur des segments augmente jusqu'au 11^e. Cet aspect de la larve varie d'ailleurs beaucoup suivant le mode de conservation. Sur les flancs se trouvent de part et d'autre deux rangées longitudinales superposées de bourrelets latéraux, séparées par un profond sillon en zig-zag. La surface dorsale est lisse et ne présente que quelques rides superficielles ; la face ventrale de chaque segment montre sur chaque bourrelet latéral une protubérance en mamelon arrondi, faisant fonction de pseudopode et en outre sur la moitié postérieure inerme une paire médiane de très petits tubercules rapprochés.

Sur le segment céphalique, les pièces buccales sont tournées vers la face ventrale ; les deux crochets buccaux sont puissants, rapprochés l'un de l'autre, seulement séparés par un mince repli

des téguments ; un bourrelet labial inférieur passe transversalement au-dessus de la base des crochets et limite ainsi en bas la cavité buccale. Au-dessus des pièces buccales se trouvent deux fortes protubérances arrondies-obtuses que l'on désigne généralement sous le nom de bourrelets antennaires ou d'antennes ; celles-ci sont épaisses, courtes, et si largement séparées à la base qu'elles viennent se placer à côté des crochets buccaux ; sur leur bout libre arrondi se voient deux petits anneaux cornés d'un jaune-brunâtre les ocelles ou points ocellaires (taches ocelliformes) ; entre les antennes et le bourrelet labial inférieur est interposée une protubérance hémisphérique. — La face dorsale du segment céphalique présente dans sa partie postérieure un profond sillon transversal en arc de cercle (Deckelnaht de BRAUER) qui se continue par une fine ligne enfoncée dans la partie supérieure des bourrelets latéraux ventraux jusqu'au bord antérieur du 3^e anneau ; ce sillon limite en arrière un large champ céphalique (Scheitelfeld) subdivisé par deux impressions longitudinales en une portion médiane plus grande et deux petits bourrelets latéraux ; en avant du sillon transversal, la surface dorsale antérieure présente

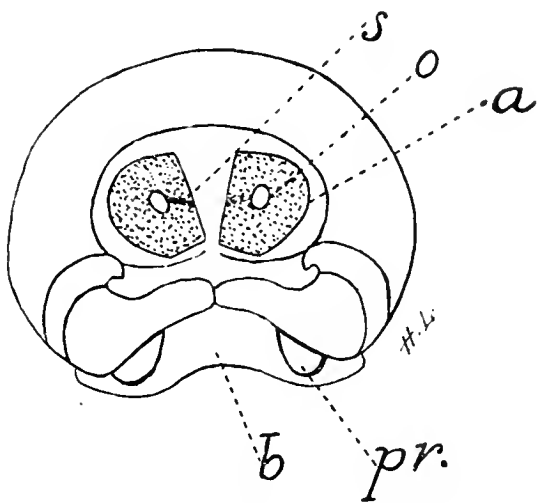


Fig. 6. — Segment anal de la larve au 3^e stade d'*Æstrus ovis* L. vue par la face postérieure. — *o*, faux stigmate ; *a*, plaque stigmatique ; *s*, suture transverse ; *b*, bourrelet médian postanal ; *pr.*, ses protubérances latérales (d'après ROUBAUD).

4 bosses superficielles. Le *champ céphalique dorsal* se retrouve plus ou moins nettement indiqué chez toutes les larves d'*OEstrinae cavicolae* ; il est très fortement développé dans le genre *Kirkiæstrus*.

Le segment anal (fig. 6) est court ; il présente une partie dorsale verticalement tronquée au bord postérieur qui est épaissi en un bourrelet demi-circulaire surplombant la profonde cavité stigmatique. Sur la partie ventrale la dépression de l'anus délimite en arrière un bourrelet postanal peu proéminent, transversal, demi-circulaire, pourvu de chaque côté

d'une protubérance charnue conique et qui remplit les fonctions de bourrelet ambulateur (Nachschieber). Le bourrelet préanal est très peu développé et profondément divisé en son milieu par

une impression longitudinale; il présente en outre un sillon transversal à sa face supérieure à l'intérieur de la cavité stigmatique.

La coloration de ces larves est au début uniformément blanche avec les plaques stigmatiques d'un brun rouge et les crochets buccaux bruns; plus tard, à mesure qu'elles avancent en âge, apparaissent des bandes transversales assombries qui finissent par couvrir la majeure partie de la face dorsale des segments; les plaques stigmatiques et les crochets passent alors au noir.

La longueur des larves varie de 15,5 à 20 mm.: quelques-unes peuvent atteindre 30 mm. en extension complète; nous en avons vu qui ne mesuraient que 12 mm. de long et appartenaient déjà au 3^e stade; leur largeur est de 7 à 10 mm.

1. Champs intermédiaires. — On trouve à la face dorsale 8 champs intermédiaires fusiformes entre les anneaux 3 à 11, qui augmentent de taille d'avant en arrière; à la face ventrale ils sont très vaguement indiqués.

2. Spinulation. — A la face dorsale, la spinulation fait complètement défaut, même sur le segment céphalique en arrière des antennes, ainsi que sur les bourrelets latéraux.

A la face ventrale, le bourrelet labial inférieur est ordinairement complètement inerme; rarement on y découvre de faibles traces de très petites épines. — Sur les segments suivants la spinulation est localisée au bord antérieur et y couvre des aires assez étendues pouvant atteindre jusque près de la moitié de la longueur des segments; les épines ont une base charnue pâle assez large et une pointe brune apprimée ou légèrement courbée en crochet; elles forment des rangées contiguës alternantes irrégulières. La spinulation varie suivant l'âge de la larve; dans les cas les plus typiques on trouve sur le 3^e segment, 1 rangée au milieu et l'amorce d'une 2^e sur les côtés; sur les 4^e et 5^e, 2 à 3 rangées; sur les 6^e et 7^e, 3 rangées au milieu et 4 sur les côtés; sur les 8^e à 11^e, 4 rangées au milieu et 3 sur les côtés; enfin le bord antérieur du 12^e porte généralement 2 rangées. Le bourrelet postanal est garni sur sa face supérieure de quelques épines assez fortes, mais très espacées (de 2 à 4 rangées); par contre le bourrelet préanal est presque inerme; sa surface est finement rugueuse en râpe.

3. Stigmates. — Les deux stigmates antérieurs sont à peine

visibles et certainement sans fonction ; on les découvre sur les côtés comme un petit point légèrement foncé et faiblement surélevé au fond du sillon séparatif des anneaux 2 et 3 et ils paraissent bien appartenir au bord antérieur du 3^e segment.

Les stigmates postérieurs ont la forme de deux larges plaques chitineuses arrondies-pentagonales, occupant la majeure partie de la surface de la cavité stigmatique ; le faux stigmate (ou cicatrice de la plaque stigmatique du 2^e stade) est complètement enfermé dans la plaque et est relié au bord interne de celle-ci par une suture transverse souvent très peu visible (fig. 6). La structure intime de cette plaque stigmatique et son rapport avec la trachée qui y aboutit sont encore fort mal connus : à la face externe elle se montre criblée d'une multitude de faux orifices ovales-incurvés, distribués par groupes et séparés par des travées chitineuses qui rayonnent, en se ramifiant, du faux stigmate vers la périphérie de la plaque. C'est par ces multiples faux orifices que se font les échanges gazeux de la respiration ; il est encore douteux s'ils sont fermés par une membrane ou réellement ouverts.

Larves au 2^e stade. — Les larves que nous avons vues à ce stade mesuraient de 3,5 à 10 mm. de long sur 2 mm. de plus grande largeur ; elles étaient d'un blanc uniforme, les crochets buccaux noirs, les plaques stigmatiques postérieures d'un jaune-brunâtre passant au jaune doré : leur tégument est très mou et délicat. Leur forme générale est la même qu'au 3^e stade.

Les champs intermédiaires sont bien développés à la face dorsale, en même nombre qu'au 3^e stade et relativement plus larges ; on n'en trouve pas de traces à la face ventrale.

La spinulation est totalement absente sur le segment céphalique et à la face dorsale. A la face ventrale, les segments 3 à 12 sont recouverts sur les 2/3 ou les 3/4 antérieurs de lamelles cuticulaires blanc-sale à pointe proéminente, très nombreuses et très serrées, absolument analogues à celles que nous avons décrites à ce stade chez *OE. aureo-argentatus* R. et B. Sur le bourrelet médian postanal on trouve par contre plusieurs rangées d'épines véritables, à base incolore, à pointe brune.

Les stigmates antérieurs ne sont pas visibles. Les plaques stigmatiques postérieures sont relativement petites, mais leur forme générale et leur structure ne diffèrent pas sensiblement de ce qui

s'observe au 3^e stade : en particulier, le faux-stigmate est déjà complètement inclus dans la plaque, comme nous l'avons figuré pour *OE. aureo-argentatus*. D'après ROUBAUD, elles seraient nettement échancrées à leur face interne et rappelleraient ainsi le stade définitif du genre *Rhinœstrus* (*Et. s. la faune parasitaire de l'Afr. occ. franç.*, 1^{er} fasc. 1914, p. 176 et fig. 49) ; mais cette disposition nous paraît exceptionnelle : nous ne l'avons rencontrée qu'une seule fois, chez une larve relativement grosse atteignant déjà 9,5 mm. de long ; chez plusieurs autres larves, plus petites, les 2 cornes de la plaque étaient en contact de façon à enfermer complètement le faux-stigmate. Dans tous les cas, la suture qui relie le bord interne de la plaque au faux-stigmate est très apparente.

Larves au 1^{er} stade (fig. 5, 1). — Elles ont été décrites par PORTSCHINSKY (1913) et ROUBAUD (1914). D'après le premier de ces auteurs elles ressemblent beaucoup aux larves du même âge de *Rhinœstrus purpureus*, mais les papilles anales sont absentes. ROUBAUD, qui la rencontra dans les narines des Moutons, la décrit comme suit : « Elle est ovoïde et présente une extrémité postérieure sensiblement plus atténuée qu'aux stades ultérieurs. Elle est pourvue de deux crochets buccaux, blanche, à peu près nue, sauf quelques touffes de petites épines incolores sur les bords latéraux des segments. Les orifices respiratoires ou stigmatiques postérieurs, affleurent à la face dorsale du dernier segment, sous la forme de deux petits orifices arrondis, peu visibles, non bordées de plaques chitinisées. » Le stade le plus jeune étudié mesurait 1 mm. 5 (*Et. faune parasit.* 1^{er} fasc., 1914, p. 176).

Pupe (fig. 7). — Longueur : 15 à 16 mm. ; largeur maxima : 5,5 à 7 mm. — Elle est d'abord molle et rouge avec des bandes transversales noires ; plus tard elle devient brune, puis noire ; elle est fortement convexe à la face dorsale où elle se gonfle très nettement d'avant en arrière ; à la face ventrale, elle est légèrement concave dans le sens de la longueur. Sa surface luisante

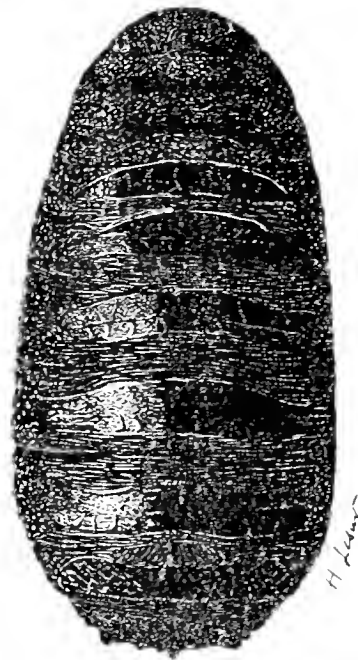


Fig. 7. — Pupa d'*Eustrus ovis* L. < 5 (d'après ROUBAUD).

présente de nombreux plis provenant de la contraction et de la dessiccation des téguments de la larve ; les plaques stigmatiques postérieures sont profondément cachées dans une fente provenant de la contraction des bourrelets limitant la cavité stigmatique. ROUBAUD a fait remarquer la ressemblance de cette puppe avec une crotte de Mouton ou de Chèvre.

Cycle évolutif. — En Europe, la durée de l'évolution larvaire paraît être assez longue et il n'y a qu'une seule génération de Mouches adultes tous les ans. D'après PORTSCHINSKY (1913), lorsque les larves au 1^{er} stade ont pénétré par les narines dans les cavités nasales, les sinus de l'ethmoïde, du frontal et du maxillaire, elles perdent toutes leurs épines et se transforment en un 2^e stade, qui semble être un stade de repos ; dans cet état elles passent l'automne et l'hiver sans subir de modifications sensibles ; au printemps suivant elles passent au 3^e stade et sont ensuite rapidement adultes ; elles gagnent alors les narines où elles sont le plus souvent expulsées par ébrouement ; puis s'enfoncent dans le sol et s'y transforment en pupes en 12 à 24 h. La durée de la nymphose paraît très variable, pouvant durer de 4 à 12 semaines ; elle est sensiblement accélérée par une température favorable et est la plus rapide vers 35° à 37° C. (MASSONAT et VIREY, *C. R. Soc. Biologie*, LXXV, 1913, p. 49-51 ; RUPPERT, *Zeitschr. Inf. Krankh. Haust.*, XIII, 1913, p. 469-474). — L'évolution du parasite est sans doute beaucoup plus rapide en Afrique et largement indépendante des saisons ; les Moutons peuvent s'y infecter probablement en tout temps ; chez tous les animaux examinés nous avons toujours trouvé à côté de larves au 3^e stade de toute taille, d'autres beaucoup plus petites appartenant au 2^e stade.

Rôle pathogène. — Les larves sont souvent peu nombreuses, au nombre de 1 à 8 par tête et leur présence ne produit pas alors de troubles apparents. C'est le cas ordinaire au Congo, où le Mouton s'élève, en règle générale, en nombre restreint. Dans les pays où l'élevage des Ovidés se pratique en grand, le parasite peut se multiplier beaucoup et on peut rencontrer de 20 à 80 larves chez le même animal. Il se produit alors souvent des accidents plus ou moins graves, bien connus en Europe des éleveurs sous le nom de « vertige d'Estres » ou « faux-tournis » : c'est d'abord le jetage, c'est-à-dire un écoulement morveux par

les narines ; puis du catarrhe et du vertige : l'animal s'écroule sur le sol, les mâchoires serrées, la nuque raidie ; les yeux sont exorbités ; une salive abondante s'échappe des lèvres, tandis que des narines sort un jetage muco-purulent.

Nous n'avons jamais observé ces symptômes graves chez les Moutons et les Chèvres au Congo. ROUBAUD a déjà fait remarquer que chez les Moutons indigènes d'Afrique, la présence des larves d'Œstres ne se traduit guère que par le jetage nasal : « ils sont doués d'une véritable accoutumance naturelle, très intéressante, et qui est du même type que celle qu'offrent les grandes Antilopes sauvages à l'égard des nombreuses larves d'Œstrides cavicoles qui les infestent » (*Et. faune paras.*, 1^{er} fasc. 1914, p. 179 ; il n'en serait pas de même des Moutons introduits dont certaines races succomberaient rapidement à l'attaque des Œstres en Afrique occidentale.

Dans le Sud-ouest africain, l'Œstre du mouton paraît être un obstacle sérieux à l'élevage ; la présence de ce parasite se traduirait chez les animaux par un fort amaigrissement, un abondant jetage nasal purulent, l'œdème de la tête, la rougeur des conjonctives, une forte toux et un éternuement opiniâtre. l'abattement, enfin un tremblement prononcé du pied postérieur pouvant provoquer la chute de l'animal : le plus souvent il n'y a pas d'élévation de température ; lorsque des larves pénètrent dans la trachée artère ou les bronches, elles peuvent provoquer une bronchite ; enfin on a observé des métastases purulentes dans le foie et la rate (RUPPERT, 1913).

Les différentes méthodes que l'on a préconisées pour combattre l'Œstre du Mouton, ne paraissent pas être très efficaces. Les indigènes de certaines parties de l'Afrique pratiquent dans ce but des fumigations. En Europe, on a expérimenté l'injection de diverses substances liquides ; un grave obstacle est la résistance vitale considérable qu'offrent ces larves à beaucoup de substances toxiques, résistance qui paraît due à la structure spéciale de l'appareil respiratoire externe.

Æstrus aureo-argentatus RODHAIN et BEQUAERT

2. (Larve et imago ♀) *Rev. Zool. Afric.*, I, fasc. 3, 1912, p. 381 ; (imago ♂), *Ibid.*, II, fasc. 2, 1913, p. 182 ; (larve et imago ♀ ♂), *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 453.

Larves dans les sinus des os du crâne d'*Hippotragus equinus* DESM. (Katanga) et de *Bubalis lelwel jacksoni* THOM. (Ouellé, sur les rives de la Doungou). — Nous rapportons aussi à cette espèce quelques-unes des larves recueillies dans les sinus frontaux de *Bubalis major* BLYTH. en Afrique occidentale (Boromo, Haut-Sénégal-Niger et Odienné, Haute-Côte d'Ivoire) et que nous avons pu examiner dans les collections de l'Institut Pasteur de Paris (v. plus loin). — Afrique centrale.

Imago ♀. — Couleur générale d'un brun très foncé, relevée de nombreuses taches miroitantes argentées et dorées.

Tête vue de face un peu plus large que haute (4,5 mm. sur 4 mm.) (Pl. I, fig. 1). Yeux petits, séparés par une large bande frontale qui occupe au vertex environ la moitié de la largeur de la tête, à bords internes nettement convergents sur la face, parallèles au niveau du ptilidium ; très légèrement divergents au vertex. Front d'un brun acajou foncé uniforme, avec quelques rares reflets argentés contre le bord interne des yeux au niveau du ptilidium. Cette bande frontale est munie en son milieu d'un sillon longitudinal en gouttière peu profonde, presque noir, luisant, couvert de fines stries longitudinales confluentes : ce sillon est relativement étroit ; il est élargi et bifurqué en branches d'Y au vertex, se rétrécit jusque vers le milieu du front, puis s'élargit progressivement jusqu'au ptilidium, au niveau duquel il occupe environ $\frac{1}{5}$ de la largeur totale du front. Tout le reste de la bande frontale (parafrontalia) est fortement rugueux par suite de la présence d'un petit nombre de larges cupules circulaires dispersées, d'un noir luisant, portant chacune au centre une légère papule d'où sort un court poil noir ; le long du rebord qui limite la bande médiane frontale, on compte de part et d'autre 4 à 6 cupules. Les cupules sont entremêlées de nombreux sillons irréguliers, moins profonds, tordus et anastomosés. Ptilidium d'un blanc jaunâtre sale. Joes (entre le ptilidium et le bord inféro-interne de l'œil) couvertes entièrement d'une pruinosité à reflets argentés, portant en outre une rangée longitudinale de 4 à 5 papules punctiformes noires pilifères très espacées. Face (en dessous des antennes) d'un blanc jaunâtre sale, passant par endroits au brun pâle, sans tubercules ni pubescence, lisse à l'œil nu, très faiblement striée sous la loupe. Tempes bien développées, à bords parallèles, couvertes d'une pruinosité à reflets argentés et portant en outre une rangée de 4 ou 5 papules pilifères d'un noir luisant : un petit groupe circulaire de 6 à 8 papules noires analogues, mais plus petites, se trouve sur la nuque déclive en arrière des ocelles et se relie par quelques papules isolées à la rangée des tempes. La bande argentée se prolonge encore sur une faible longueur vers le bas,

au delà de l'angle inférieur de l'œil et y porte en outre une légère pilosité jaunâtre. Nuque (face postérieure de la tête) couverte uniformément d'une pruinosité à reflets argentés. Palpes rudimentaires noirs. Antennes à deux articles basilaires d'un brun jaunâtre très pâle, le dernier article noir, à soie dorsale d'un jaune cuir.

THORAX : Couleur générale d'un brun très foncé, presque noir. Face dorsale parsemée de très nombreux tubercules noirs, portant chacun un court poil noir; elle est traversée par cinq bandes longitudinales couvertes de pruinosité jaune à reflets dorés, trois médianes et deux latérales au dessus de la base des ailes : ces cinq bandes miroitantes dorées sont à peu près équidistantes et séparées par des bandes mates, d'un brun noir, de même largeur. Sur la surface des bandes dorées, les tubercules pilifères noirs sont plus gros, moins nombreux et plus espacés que sur les bandes mates intermédiaires; en avant de la suture transversale dorsale et de la suture préscutellaire, on trouve une zone transversale à pruinosité dorée et à tubercules plus gros et moins nombreux, analogue aux bandes longitudinales miroitantes. En avant du scutellum on trouve même quelques taches à reflets argentés. Bosses de l'épaule couvertes de pruinosité blanche argentée et d'une fine pilosité brune. Scutellum d'un brun pâle, finement rugueux, avec des tubercules noirs pilifères, petits et nombreux au bord antérieur, plus gros et plus espacés au milieu; en arrière sa surface est légèrement relevée en un rebord semi-circulaire terminal, couvert d'une pruinosité argentée et portant sur les côtés une série de petites papules noires pilifères et au milieu une paire de gros tubercules à poil noir. Face ventrale d'un brun sombre uniforme, sans tubercules, couverte d'une pruinosité à reflets dorés et argentés, et d'une courte et fine pilosité d'un brun pâle qui remonte sur les côtés du thorax entre l'épaule et la base de l'aile.

Abdomen d'un brun noir foncé, la coloration foncière complètement cachée par la pruinosité. Face dorsale couverte d'une pruinosité à reflets dorés et argentés, produisant des taches chatoyantes brunes, jaunes dorées et blanches argentées, dont les contours se modifient suivant la position de l'insecte. La zone médiane de chaque segment dorsal porte en outre un certain nombre de tubercules noirs pilifères, qui, très peu nombreux sur le 1^{er} segment, deviennent plus serrés sur les segments suivants, où l'on peut même en rencontrer quelques-uns sur les côtés. Vers leur bord postérieur, les segments 3, 4 et 5 portent quelques poils noirs plus longs. Face ventrale couverte uniformément de pruinosité blanche argentée miroitante et portant en outre une pilosité jaunâtre peu dense, dont chaque poil sort d'une très légère papule noire. La faible cupule allongée qui se trouve sur le milieu de chaque segment ventral est concolore et traversée en son milieu par une fine bande transversale noire, produite par une série de petits tubercules serrés de cette couleur.

Pattes d'un jaune brunâtre sale à peu près uniforme, un peu plus foncées vers leur base, à pilosité courte, d'un brun noirâtre. Fémurs, surtout ceux des pattes postérieures, légèrement renflés dans leur moitié basilaire.

Ailes (Fig. 8) hyalines, très faiblement enfumées contre la base. Nervures d'un jaune brunâtre pâle, d'un brun plus foncé vers la base de l'aile. Nervure costale portant une série de courtes épines noires. Balanciers d'un blanc sale, à massue tronquée. Cuillerons très grands, d'un jaune pâle. Ailes relativement courtes et larges. La 3^e n. longitudinale n'est pas recourbée à angle vers le haut à l'extrémité de la 1^{re} cellule marginale postérieure; cette dernière se termine, comme chez *Oestrus oris* L., bien en deça de l'extrémité de la

cellule cubitale. Nervure transverse apicale recourbée vers le haut bien, avant son milieu, le tronçon terminal relevé a de 3 à 4 fois la longueur du



Fig. 8. — Nervation alaire d'*Estrus aureo-argentatus* R. et B. $\times 10$.

tronçon basal : ce dernier peut même devenir indistinct. Nervure transverse médiane légèrement oblique, fortement épaissie et plus foncée, pourvue d'un très court appendice qui fait saillie dans la 1^{re} cellule marginale postérieure ; elle est placée vis-à-vis de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} n. longitudinale sur la costale et coupe par suite la cellule discoïdale à peu près en son milieu (plutôt un peu au delà). 1^{re} cellule marginale postérieure relativement courte, $2 \frac{1}{2}$ à 3 fois et cellule discoïdale environ $3 \frac{1}{2}$ fois aussi longue que large.

Longueur : 11,5 à 12 mm.

♂. — Ne diffère de la ♀ que par la structure de la tête, où les yeux sont beaucoup plus développés, le vertex n'occupant plus que le cinquième de la largeur de la tête vue de face ; le bord supéro-interne de l'œil diverge par suite fortement du vertex vers les joues.

Longueur : 12,5 mm.

Nous avons obtenu de larves récoltées dans l'Ouellé chez *Bubalis leliwel jacksoni* et que nous décrivons plus loin, une série de mouches ♀ et ♂ qui concordent parfaitement par tous leurs caractères avec la description ci-dessus, faite d'après les individus obtenus d'éclosion au Katanga (larves d'*Hippotragus equinus*). Nous les rapportons avec certitude à *a. aureo-argentatus* R. et B. ; toutefois les circonstances nous ont mis dans l'impossibilité de les comparer au type de l'espèce.

Larves trouvées chez Hippotragus equinus au Katanga

Larves au 3^e stade (fig. 9). — Longueur : 18 à 20 mm. en extension incomplète, sur 8 mm. de plus grande largeur. Contour

en ovale allongé, s'élargissant insensiblement jusque vers son milieu, puis se rétrécissant légèrement vers son extrémité postérieure. La face dorsale est fortement bombée, la face ventrale est légèrement convexe vers le bas. Les petites larves ont le tégument de couleur pâle; à mesure qu'elles grandissent, la coloration devient plus foncée, d'un jaune de paille ou même d'un brun très pâle.

1. Champs intermédiaires. — A la face dorsale on en trouve huit entre les anneaux 3 et 11, mais le premier (entre l'anneau 3 et 4) est très petit; les deux derniers sont les mieux développés, les antérieurs diminuent d'importance vers le 3^e segment. A la face ventrale, il n'y a pas à proprement parler de champs intermédiaires; on y trouve près du bord postérieur des 5^e et 6^e segments, deux plis transversaux peu profonds.

2. Spinulation. — *a.* Face dorsale. — Le segment céphalique porte en arrière des bourrelets antennaires une double rangée de petites épines le plus souvent géminées, disposée en demi-cercle. Le 3^e segment présente, à droite et à gauche, un certain nombre de plaques chitineuses plus développées et légèrement saillantes, se terminant en arrière par une petite pointe brun foncé qui leur donne l'apparence d'écailles épineuses implantées par une large base; de semblables formations chitineuses s'observent sur les bourrelets latéraux dorsaux correspondants. Sur les segments 4 à 11 on peut constater une spinulation de même nature sur les larves les plus âgées, mais d'autant moins abondante

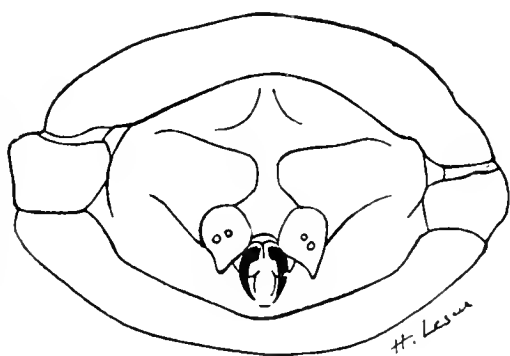


Fig. 9. — Segments antérieurs de la larve au 3^e stade d'*Estrus aureo-argentatus* R. et B., vus de face, partiellement rétractés. $\times 7$.

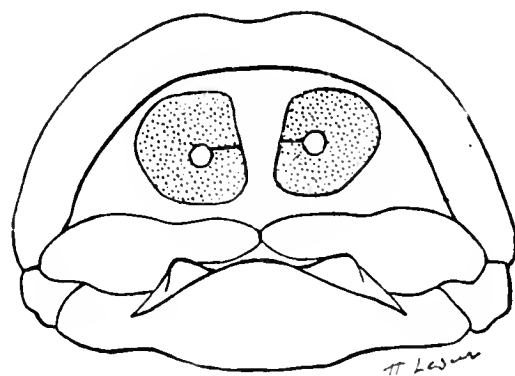


Fig. 10. — Segment anal de la larve au 3^e stade d'*E. aureo-argentatus*. $\times 7$.

qu'on examine un segment plus postérieur. Sur des larves plus jeunes, ces productions ne se retrouvent que sur les segments

antérieurs, et, sur les larves qui viennent d'effectuer leur mue, elles font totalement défaut et toute la spinulation dorsale se réduit à la double rangée du segment céphalique.

b. Face ventrale. — La spinulation du segment céphalique se réduit à 2 ou 3 rangées de minuscules épines à peine visibles, insérées sur le bourrelet labial inférieur.

Tous les autres segments portent près de leur bord antérieur une large aire de reptation, constituée par de fortes épines à base triangulaire élargie d'un jaune brunâtre et terminées en une pointe noire, courte, souvent un peu recourbée. Toutes ces épines ont leur pointe dirigée vers l'arrière.

Sur le 3^e segment on trouve 1 ou 2 rangées d'épines très espacées; sur le 4^e, 2 ou 3 rangées couvrant le tiers antérieur; les segments 5 à 8 sont recouverts sur leur moitié antérieure, par des rangées multiples d'épines, 3 ou 4 sur le 5^e, 4 ou 3 sur le 6^e, et 3 sur les 7^e et 8^e. Cette armature épineuse acquiert son maximum de développement sur les 9^e et 10^e segments, dont les deux tiers antérieurs sont recouverts par 6 et 5 rangées d'épines. Sur le 11^e segment on ne constate plus que 3 ou 4 rangées occupant la moitié du segment, et sur le 12^e, 2 ou 3 rangées recouvrant le huitième antérieur. Toutes ces aires épineuses sont légèrement rétrécies sur la ligne médiane.

On trouve de plus une armature épineuse sur la face supérieure du bourrelet médian postanal.

3. Plaques stigmatiques postérieures (fig. 10). — Leur forme et leur structure ne diffèrent pas de celles que l'on observe chez les larves au 3^e stade d'*Oestrus ovis* L.

Larves au 2^e stade. — Elles atteignent 3 à 10 mm. de long sur 2 à 3,5 mm. de large. Leur tégument est uniformément pâle et leur forme générale reproduit déjà celle du stade suivant.

Il n'existe pas de champ intermédiaire ventral distinct; à la face dorsale, au contraire, les champs intermédiaires sont bien développés, au nombre de sept, à partir du bord postérieur du 4^e segment, jusqu'au bord antérieur du 11^e; l'antérieur est très petit et à peine indiqué, les suivants sont bien développés et, comme chez la larve au 3^e stade, augmentent de volume jusqu'au 5^e qui est le plus large.

Le tégument est dépourvu d'épines véritables, sauf sur le bourrelet médian postanal. Le tégument de la face ventrale porte

des productions cuticulaires blanches, qui constituent de véritables lamelles transversales et occupent en rangées de nombre

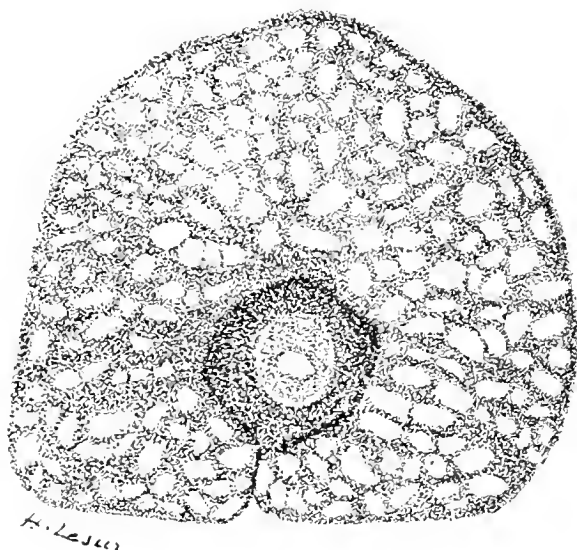


Fig. 11. — Plaque stigmatique postérieure d'une larve d'*CE. aureo-argentatus* au 2^e stade. $\times 150$.

variable la presque totalité de la surface ventrale, à l'exception des bords postérieurs des segments. Nous n'avons pas observé ces productions à la face dorsale, qui paraît complètement inerme.

Les plaques stigmatiques postérieures (fig. 11) sont très petites et se présentent à l'œil nu comme deux petits points brun noir. Leur forme générale ne diffère pas de celle des plaques du 3^e stade; comme chez ce dernier, la cicatrice stigmatique du stade larvaire précédent est renfermée complètement dans la plaque.

Le segment céphalique est déjà muni des deux crochets buccaux; mais les proéminences latérales qui représentent les bourrelets antennaires ne montrent pas de points ocellaires distincts.

Pupe. — Elle mesure 17 mm. de long sur 8,5 mm. de plus grande largeur. Ses deux faces sont bombées, mais la convexité de la face dorsale est de beaucoup la plus accusée. Rétrécie régulièrement en avant, la coque s'élargit en arrière jusqu'au niveau du 9^e et 10^e anneau; le dernier segment est fortement rétracté vers l'intérieur, fermant à peu près complètement les deux lèvres de la cavité stigmatique; il s'ensuit que la partie dorsale du 11^e anneau est entraînée en bas et en arrière.

L'imago s'échappe par l'extrémité dorsale antérieure et brise la coque le long d'une fente qui court à la face dorsale entre le 4^e et le 5^e anneau jusqu'au sillon latéral, où elle se prolonge en avant

le long de ce sillon jusqu'à l'extrémité antérieure. — L'imago apparut 43 jours après que la larve se fut enfoncée dans le sol.

Larves trouvées chez Bubalis lelwel jacksoni dans l'Ouélé

Ces larves appartiennent au 2^e et au 3^e stade. Au 2^e stade, nous n'avons pu découvrir de différences avec les larves de même âge d'*Hippotragus equinus*, décrites ci-dessus.

Larves au 3^e stade. — Les plus grandes mesurent 25 mm. de long sur 10 mm. de plus grande largeur ; par leur aspect et leurs caractères essentiels elles ne s'écartent guère de celles de l'Antilope-cheval. A un examen attentif, les différences se réduisent à une spinulation rudimentaire dorsale nettement plus abondante et à un léger développement moindre des épines véritables de la face ventrale chez l'Œstre de *Bubalis lelwel*.

La spinulation du segment céphalique est la même que chez les larves d'*Hippotragus* ; signalons à ce propos qu'elle fait défaut sur les côtés des antennes, à droite et à gauche de l'atrium buccal. — A la face dorsale, le bord antérieur des segments 3 et 4 est muni d'une aire d'épines en forme d'écailles à pointe noire, plus étendue sur les côtés ; sur le bord antérieur du 5^e segment, ces écailles épineuses sont encore abondantes latéralement, mais elles se réduisent à une série linéaire sur la ligne médiane ; chez les larves complètement adultes on trouve encore ces productions chitineuses spéciales représentant des rudiments d'épines, sur les côtés, au bord antérieur de tous les autres segments ; mais leur nombre va en diminuant progressivement vers l'arrière, le dernier anneau n'en possédant plus qu'un petit groupe de cinq ; sur les flancs de la larve, on voit se prolonger ces productions épineuses le long du sillon latéral, pour aller se fusionner avec les aires épineuses de la face ventrale ; quelques écailles épineuses analogues, très petites, se retrouvent sur la face supérieure du bourrelet préanal et à côté des renflements coniques du bourrelet postanal ; ajoutons que les larves non complètement adultes ne montrent pas cette spinulation écailleuse sur les segments postérieurs. A la face ventrale, les aires de reptation se composent d'épines véritables et sont localisées au bord antérieur des segments ; leur importance croît du 3^e au 7^e segment, pour dimi-

nuer sur les 3 derniers ; le 3^e segment porte une double rangée d'épines ; le 4^e une triple sur les côtés, qui se réduit à une double sur la ligne médiane ; les segments 5 et 6 en ont 3, avec des indications d'une 4^e sur les côtés du 6^e segment ; sur les anneaux 7 à 11 on trouve 4 rangées, mais la 4^e n'est plus complète sur les 10^e et 11^e segments et le 12^e n'a plus que 3 rangées incomplètes ; à la face supérieure du bourrelet médian postanal existe un groupe de fortes épines disposées sur trois rangs.

Ces différences nous paraissent extrêmement minimes, et nous croyons qu'elles sont dues en majeure partie à l'âge des larves et à leur mode de fixation qui provoque des contractions tégumentaires d'intensité variable augmentant ou diminuant en apparence le nombre des rangées d'épines ; l'appréciation de ce dernier caractère est au surplus malaisée, car les épines sont disposées assez irrégulièrement. Nous n'avons pu comparer nos larves de *Bubalis* aux échantillons décrits par nous précédemment d'*Hippotragus*, mais nous ne doutons pas qu'il s'agisse de la même espèce ; l'identité des Mouches adultes fournit un argument décisif en faveur de cette manière de voir.

Parmi les larves recueillies chez *Bubalis major* BLYTH. en Afrique occidentale (par le Dr DRAMARD, à Boromo et par le Dr BOUET dans la Haute Côte d'Ivoire) et qui ont été rapportées par ROUBAUD à *Oestrus variolosus* LW., nous en avons rencontré un certain nombre qui ne paraissent pas se différencier d'*OE. aureo-argentatus* R. et B. ; elles possèdent notamment une spinulation dorsale rudimentaire bien nette sur les anneaux 3 et 4. Toutefois nous n'avons pas vu de mouches adultes de cette provenance, de sorte que la présence de cette espèce dans ces régions soudanaises devra être confirmée par des recherches ultérieures ; à notre avis la détermination spécifique des *œstrinae cavicolae* sur les larves seules ne peut donner des résultats définitifs.

3. *Oestrus variolosus* [H. LÖEW] ♀ ♂.

Syn. : *Cephalomyia variolosa* LÖEW (imago ♂), *Wiener entom. Monatschr.*, VII, n° 1, 1863, p. 15.

Oestrus variolosus BRAUER (imago ♂), *Monogr. d. Estrid.*, 1863, p. 156, Tab. III, fig. 2. — BAU, *Genera Ins. Œstrinae*, 1906, p. 14. — E. ROUBAUD (imago), *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 1914, p. 213 [an larva ? *Ibid.*].

p. 214] : (imago ♂), *Et. Faune parasit. Afr. occ. Franç.*, 1^{er} fasc., 1914, p. 190, Tab. IV, fig. 6 [an larva ? *Ibid.*, p. 191, fig. 53]. H. KING (imago ♀), *4th Rep. Wellcome Res. Lab. Khartoum*, vol. B, 1911, Tab. IV, fig. 4 [an larva et pupa ? *Ibid.*, p. 127, fig. 15 et 16].

Gedoelstia paradoxa RODHAIN et BEQUAERT (imago ♀ ♂), *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, n^o 7, juill. 1915, p. 454 (à l'exclusion de la larve).

Peut-être faut-il aussi rapporter à cette espèce diverses larves décrites antérieurement chez *Bubalis Cokei* GÜNTH (larve n^o 1 de BRAUER, 1897, p. 260), *Connochoetes albojubatus* THOS. (larve n^o 1 de SJÖSTEDT, 1908, p. 20) et *Bubalis lelwel jacksoni* THOM. (*Æ. Bertrandi* RODH. et BEQ., 1915, p. 453) ; nous reviendrons plus loin sur cette question très compliquée de la larve d'*Æ. variolosus*.

Si l'on s'en tient aux déterminations fournies par l'étude de la Mouche adulte, les larves de cette espèce vivent dans les sinus des os du crâne de *Bubalis* sp. dans le Soudan Anglo-Egyptien (H. KING), de *Bubalis major* BLYTH. en Afrique occidentale (Boromo, Haut-Sénégal Niger, D^r DRAMARD) et de *Bubalis lelwel jacksoni* THOM. (Ouellé, sur les rives de la Doungou, D^r RODHAIN). La mouche décrite par LÖEW était originaire de l'Afrique du Sud (Etat d'Orange, Bloemfontein) ; l'espèce a donc en Afrique une très large distribution géographique encore imparfaitement connue ; elle doit parasiter un grand nombre d'Antilopes différentes. La description originale de LÖEW, quoique fort courte, permet aisément de reconnaître cette espèce : « *Cephalomyiae ovis similima*, sed major : frons latior quam in illà ; sulci faciei supra latius distantes, infra multo magis approximati ; verrucae thoracis minores, scutelli rariores ; segmentum costae, quod interest inter venas primam et secundam, multo longius. Long. corp. 6 1/2 lin. ; long. al. 5 1/4 lin. »

Imago. — La description suivante est basée sur l'examen de 7 ♀ et 6 ♂ obtenus de larves recueillies dans l'Ouellé chez *Bubalis lelwel jacksoni*. On remarquera qu'elle concorde parfaitement avec celle de BRAUER et la diagnose très courte de H. LÖEW⁽¹⁾.

♀. Tête (Pl. I, fig. 2) vue de face un peu plus large que haute. Yeux petits, occupant chacun à peu près le quart de la largeur de la tête vue de face ; leurs bords internes sensiblement parallèles au niveau du ptilidium, divergeant faiblement vers les joues et très légèrement au vertex ; sur la tête vue de profil, la face en dessous des yeux est plus courte que le grand diamètre oculaire. Toute la tête est à peu près unicolore (sauf les yeux et les ocelles), variant du blanc jaunâtre sale au brun jaunâtre pâle ; seule l'aire longitudinale médiane du front et les cupules enfoncées passent au brun acajou ; la prui-

(1) BRAUER et LÖEW n'ont connu que le ♂ de cette espèce. La ♀ n'a pas encore été décrite, pensons-nous, quoiqu'elle ait été figurée par KING (1911).

nosité chatoyante fait à peu près complètement défaut sur la tête, sauf sur la nuque, les tempes et une très petite tache contre le bord interne de l'œil au niveau du ptilidium, qui sont d'un blanc d'argent. Sur le vertex les ocelles sont placés dans une dépression triangulaire, à base formant le bord postérieur du front, limitée par trois replis en crêtes élevées arrondies. Nuque abrupte immédiatement en arrière des ocelles ; la face postérieure verticale qui limite le vertex en arrière, est occupée par un large champ limité en bas par un fin sillon transversal, plissé transversalement et portant en outre quelques fines ponctuations pilifères noires éparses. Front muni en son milieu d'une aire presque plane, indistinctement limitée par des rebords, couverte de fines stries longitudinales confluentes ; elle est la plus étroite sous le vertex, où elle n'atteint pas le cinquième de la largeur totale du front et se bifurque en branches d'Y pour border très finement les deux crêtes limitant le champ ocellaire ; elle s'élargit progressivement vers le ptilidium au niveau duquel elle mesure près du tiers de la largeur du front. Le reste du front est fortement rugueux : on y trouve un réseau grossier de forts plis anastomosés, séparés par de nombreuses et larges cupules à contour irrégulier ; ces cupules ont la même coloration brun jaunâtre que le reste du front, ou bien leur fond passe au brun acajou ; chacune d'entre elles porte au centre un court poil faiblement renflé et noir à la base. Cette sculpture plissée est moins grossière vers le vertex et le long du bord oculaire interne ; elle se continue aussi, mais peu accusée, vers le bas, sur les joues. Le front présente en outre à peu de distance du bord interne de chaque œil, un escarpement fortement abrupt vers l'œil et surtout net sur la moitié inférieure du front : ce rebord escarpé s'abaisse fortement sur les joues et diminue aussi graduellement sur le vertex vers l'angle supéro-interne de l'œil. Le reste de la face en dessous des yeux presque lisse, avec quelques faibles stries transversales en dessous des joues : bord inférieur de la tête portant de rares poils jaune doré. Tempes largement développées, à bords parallèles, lisses, sans sculpture, avec quelques poils noirs espacés en série linéaire. Antennes à 2 articles basilaires d'un jaune brunâtre : le 3^e d'un brun foncé, presque noir ; la soie dorsale d'un brun noir, sauf la base épaissie, qui est d'un brun jaunâtre. Rudiment de la trompe d'un brun jaunâtre. Palpes noirs.

Thorax : Face dorsale d'un brun acajou, couverte en majeure partie de pruinosité chatoyante dorée ; celle-ci fait défaut, de chaque côté de la ligne médiane, sur deux larges bandes rapprochées longitudinales, incomplètes, qui sont d'un brun très foncé, presque noir : la bande externe (latérale) commence un peu au-dessus de l'épaule et se continue ininterrompue jusqu'un peu avant la suture présentellaire, la bande interne (médiane) débute derrière la nuque sur la partie verticale antérieure du dorsulum et s'interrompt avant la suture transverse dorsale, pour se continuer au delà en une tache peu étendue. A peu près toute la surface dorsale est semée de très nombreuses petites papules noires arrondies, uniformément dispersées aussi bien sur les bandes noires mates que sur les espaces dorés chatoyants. Chacune de ces papules donne naissance à un court poil brun roux foncé. Face ventrale d'un brun acajou, avec une tache jaune brunâtre sale au bord supérieur des sternopleures, sans papules, à pilosité longue et dense d'un jaune doré. Scutellum jaune brunâtre, le tégument très finement rugueux, avec un petit nombre de papules pilifères aplaties d'un noir luisant : de part et d'autre de la ligne médiane, contre la suture présentellaire, ces papules se fusionnent en une large tache irrégulière d'un noir luisant.

Abdomen relativement allongé, un peu plus long que le thorax, d'un brun roux clair à la base, à la face ventrale et sur les flancs; d'un brun très foncé presque noir au bord postérieur du 1^{er} segment et sur la région dorsale des anneaux suivants. Le tégument est à peu près complètement couvert d'une pruinosité chatoyante à reflets noirs veloutés, dorés ou dorés-argentés. Les téguments sont très finement rugueux, dépourvus de grosse sculpture; on y trouve de rares et très fines papules punctiformes pilifères, un peu plus nombreuses sur la ligne médiane dorsale. Pilosité à la base de l'abdomen, fine, espacée, assez longue, dressée, d'un jaune doré soyeux; sur les 3 premiers segments elle est très courte et d'un brun noir luisant; sur les deux derniers, très longue, d'un brun doré, dirigée vers l'arrière où elle dépasse nettement l'extrémité postérieure de l'abdomen. Face ventrale à cupules médianes des segments noires, à pilosité courte, éparsée, dorée.

Pattes grêles, les fémurs légèrement renflés, avec un épaississement basal distinct à la face supérieure; leur couleur est uniforme, variant du brun jaunâtre au brun acajou pâle; pilosité assez longue, d'un roux doré.

Ailes (fig. 12) très légèrement enfumées, à peu près hyalines, les nervures d'un brun jaunâtre pâle, passant de-ci de-là au brun noir. Les ailes dépassent de beaucoup l'extrémité postérieure de l'abdomen; elles sont relativement longues et étroites et toutes les cellules ont une tendance évidente à s'étirer en longueur. Nervure transverse médiane non épaissie, placée bien avant l'extrémité de la branche supérieure de la 1^{re} n. longitudinale sur la costale et coupant par suite la 4^e n. longitudinale bien avant le milieu de la cellule discoïdale. La 3^e nervure longitudinale se relève en angle obtus à l'extrémité de la 1^{re} cellule marginale postérieure, qui se termine ainsi à peu près vis-à-vis (ou très légèrement au delà) de l'extrémité de la cellule cubitale. Nervure transverse apicale coudée à angle presque droit bien avant son milieu; le tronçon terminal relevé a environ deux fois la longueur du tronçon basal. Cellule discoïdale plus de 4 fois aussi longue que large; 1^{re} cellule marginale postérieure très étroite, de 5 à 6 fois aussi longue que large.

Longueur: 43 à 45,5 mm.

♂. Les yeux sont notablement plus développés que chez la ♀, mais la bande frontale est encore plus large que chez les autres *Æstrus* ♂: au vertex elle atteint environ le tiers de la largeur de la tête vue de face; bords internes des yeux convergeant nettement des joues au vertex. Tempes nettement développées, mais rétrécies du bas vers le haut. Abdomen de coloration brun acajou uniforme, passant au brun noir sur la ligne médiane du dos; la pruinosité chatoyante argentée est beaucoup moins vive que chez

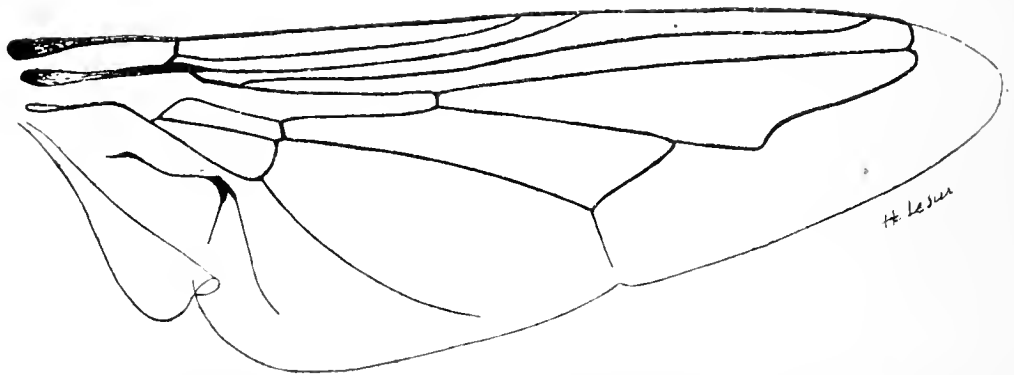


Fig. 12. — Nervation alaire d'*Æstrus variolosus* Lw. $\times 7$.

la ♀. Pilosité plus courte et plus uniforme, d'un brun foncé sur tout le corps. L'abdomen est plus trapu que chez la ♀, plus court que le thorax. Tout le reste comme chez la ♀.

Longueur : 12 à 14,5 mm.

Stades larvaires. — H. KING (4th Rept. Wellc. Res. Lab. Khartoum, vol. B, 1911, p. 127, fig. 15) a le premier figuré, sans la décrire, une larve trouvée dans les crânes de *Bubalis* sp. et qu'il rapporte à *OE. variolosus* Lw. (dont il avait obtenu simultanément la Mouche); cette assimilation est à notre avis, probablement exacte. La figure représente la face ventrale d'un parasite allongé ovale, de 28 mm. de long sur 10 mm. de plus grande largeur, avec une indication faible de champs intermédiaires, sans traces de tubercules médians, de bourrelets latéraux ventraux, ni surtout de tubercules latéraux de reptation; le bourrelet labial inférieur paraît inerme. La spinulation ventrale est peu abondante et réduite au bord antérieur des segments 3 à 12; les épines sont petites et sur les segments où elles sont les plus nombreuses elles ne couvrent pas plus du tiers de la surface totale; le nombre de rangées varie de 2 à 3 ou 4 sur les anneaux 4 à 12; sur le segment 3, la spinulation paraît réduite à une rangée sur les côtés, le milieu du bord antérieur étant largement inerme.

Cette larve de KING se rapproche par beaucoup de particularités de celle que nous avons décrite récemment sous le nom d'*Œstrus Bertrandi* RODH. et BEQ. (*Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, n° 7, juill. 1913, p. 453) et dont la Mouche adulte nous était restée inconnue. Voici une description plus détaillée de ce parasite, que nous avons recueilli chez *Bubalis leluvel jacksoni* THOM. dans l'Ouélé (savane boisée des rives de la Doungou, entre 29° et 30° long. E).

Larves au 3^e stade. — Elles sont d'un blanc sale, un peu jaunâtre; leur contour est en ovale allongé; les plus grandes mesurent 27,5 mm. de long sur 10 mm. de plus grande largeur. A la face dorsale, on distingue 7 champs intermédiaires entre les anneaux 4 à 11; on en trouve 6, plus ou moins nettement délimités à la face ventrale, entre les segments 3 à 11. La face ventrale paraît dépourvue de tubercules médians (tout au plus en trouve-t-on de vagues indications); les bourrelets latéraux sont mal délimités et ne présentent pas de tubercules ou pseudopodes proéminents. Les bourrelets antennaires portent deux points

ocellaires. Au segment anal, on trouve les deux renflements coniques latéraux caractéristiques du genre *OEstrus* L., mais ils sont moins prononcés que chez *OE. ovis* L. ; leur base est déjà plus ou moins confluyente avec le bourrelet médian postanal. Les plaques stigmatiques postérieures ont la même forme et la même orientation que chez *OE. ovis* L. La spinulation fait complètement défaut sur la face dorsale ; il n'en existe pas même de traces sur le segment céphalique en arrière des antennes. A la face ventrale, on trouve un groupe de très petites épines, difficilement visibles, disposées sur 5 à 6 rangées irrégulières, sur le bourrelet labial inférieur ; mais on n'en découvre pas à côté des antennes ; pour le surplus, la spinulation ventrale est localisée au bord antérieur des segments : on trouve 1 à 2 rangées d'épines sur le segment 3 ; mais ces rangées y sont rarement continues ; chez la plupart des larves que nous avons examinées, l'aire épineuse est plus ou moins largement interrompue sur la ligne médiane ; le plus souvent le 3^e segment est donc complètement lisse au milieu. Sur les anneaux suivants les épines ne couvrent jamais plus du tiers antérieur de la surface : 2 rangées sur les anneaux 4 et 5 ; 2 à 3 rangées sur le 6^e ; 3 rangées sur le 7^e ; 3 à 4 rangées sur les 8^e, 9^e et 10^e ; 2 à 3 rangées sur le 11^e et 1 à 2 sur le 12^e ; le bourrelet postanal porte sur sa face supérieure un groupe de fortes épines sur 3 rangs irréguliers qui envahissent même la base des renflements coniques latéraux ; le bourrelet préanal paraît inerme.

Nous avons reconnu que les Mouches que nous avons décrites sous le nom de *Geddoelstia paradoxa* n. sp. (1915) étaient en réalité des *OEstrus variolosus* Lw. (les larves décrites sous le nom de *G. paradoxa* par contre appartiennent à *G. cristata* ; cfr. p. 142) ; comme ces Mouches provenaient, sans doute possible, de larves recueillies chez *Bubalis lehwel jacksoni* dans l'Ouélé, il était tout indiqué de rechercher parmi nos larves parasites de cette Antilope, celles qui pouvaient leur avoir donné naissance. Or les seules larves de *Bubalis lehwel* dont l'adulte ne nous soit pas connu, sont précisément celles que nous avons décrites sous le nom d'*OE. Bertrandi* et il est par suite très probable que ces dernières sont les larves d'*OE. variolosus* Lw. ; la grande similitude de la larve de KING et de notre *OE. Bertrandi* rend cette assimilation encore plus vraisemblable.

Nous l'aurions certainement acceptée sans réserves, si ROUBAUD n'avait décrit récemment comme appartenant à *OE. variolosus* Lw., des larves qui s'écartent totalement de celle figurée par KING et de notre *OE. Bertrandi*. Nous croyons utile de reproduire la description de cet auteur (*Bull. Soc. Path. exot.*, VII, n° 3, mars 1914, p. 214: *Et. faune paras. Afr. occ. franç.* 1^{er} fasc. 1914, p. 191, fig. 53) :

Larves au 3^e stade (fig. 13). Longueur : 18 à 23 mm. en extension.

« Face ventrale nettement plane, dorsale convexe, à huit champs intermédiaires dorsaux. Segment céphalique pourvu dorsalement, en arrière des bourrelets antenniformes, d'une spinulation courte, clairsemée, peu distincte, en plusieurs rangées. Les autres segments inermes dorsalement. Bourrelets parabuccaux inermes. Pas de tubercules latéraux à la face ventrale. Armature épineuse augmentant de largeur aux 5 premiers segments, réduite aux 2 derniers. Deux rangées d'épines irrégulières sur les côtés du 1^{er} segment postcéphalique; une seule sur la ligne médiane; deux ou trois rangées au 2^e; quatre ou cinq rangées aux suivants les plus larges. Les aires de reptation épineuses forment des bandes régulièrement amincies aux deux extrémités latérales et occupant la moitié de la largeur du segment dans la partie moyenne du corps. La dernière bande ne s'incurve pas en arrière, au dernier segment. Pas de champs intermédiaires ventraux. Epines en forme d'écailles à base large, incolore, à extrémité aiguë, noire. Quelques-unes en deux ou trois rangées, au bourrelet médian postanal.

« Aires stigmatiques larges, à bord interne parallèle, la suture au quart inférieur. »

Grâce à l'obligeance de M. ROUBAUD, nous avons pu examiner diverses larves recueillies chez *Bubalis major* en Afrique occidentale et qui sont conservées à l'Institut Pasteur de Paris; nous avons ainsi pu constater que ces larves appartiennent cer-

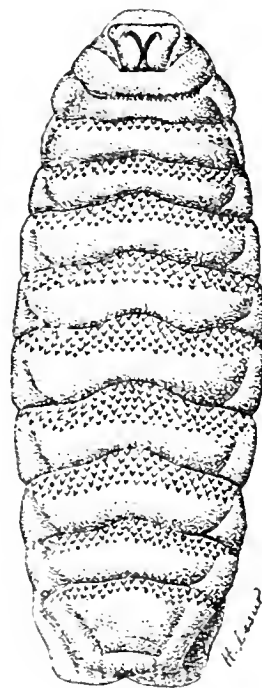


Fig. 13. — Larve au 3^e stade provenant de *Bubalis major* et rapportée par ROUBAUD à *Æstrus variolosus* Lw., vue par la face ventrale. $\times 3,5$ (d'après ROUBAUD).

tainement à plusieurs espèces et nous les groupons en 3 catégories (toutes ces larves ont les caractères du genre *OEstrus* L., tels que nous les avons établis plus haut) :

1. Deux larves de Odienné (Haute Côte d'Ivoire, D^r BOUET) et 1 larve de Boromo (D^r DRAMARD) se caractérisent par la présence bien nette de plusieurs rangées de petites épines rudimentaires au bord antérieur des segments dorsaux 3 et 4 ; les segments suivants sont inermes à la face dorsale, aussi sur les bourrelets latéraux ; mais la spinulation dorsale existe en arrière des bourrelets antennaires ; face ventrale à spinulation abondante, couvrant à peu près la moitié de la surface sur les 9^e et 10^e segments ; les rangées irrégulières au nombre de 1 ou 2 sur le 3^e segment (l'aire épineuse non interrompue au milieu) ; 2 ou 3 sur le 4^e ; 3 ou 4 sur les 5^e à 8^e ; 4 ou 5 sur le 9^e ; 3 ou 4 sur le 10^e et 2 ou 3 sur les 11^e et 12^e ; en outre un groupe d'épines sur le bourrelet postanal et d'autres, très petites, sur le bourrelet labial inférieur. — Les tubercules latéraux ventraux sont peu proéminents et les médians à peu près invisibles. — Les renflements coniques latéraux du bourrelet postanal sont très proéminents et le bourrelet préanal est finement rugueux en râpe. Il existe des champs intermédiaires dorsaux au nombre de 7 entre les anneaux 4 et 11 ; à la face ventrale ils sont indistincts. Nous rapportons ces larves provisoirement à notre *Œ. aureo-argentatus* (v. plus haut, p. 105).

2. Quatre larves de Boromo (D^r DRAMARD) correspondent sensiblement à la description de ROUBAUD : la spinulation dorsale y est réduite à 2 ou 3 rangées en arrière des bourrelets antennaires ; les bourrelets parabuccaux sont inermes ; mais il existe une fine spinulation sur le bourrelet labial inférieur. L'aire épineuse du 3^e segment ventral est continue au milieu. Les tubercules médians ventraux sont bien nets, mais sur les bourrelets latéraux ils sont peu apparents.

3. La majeure partie des larves de Boromo (D^r DRAMARD) s'écarte complètement des précédentes par l'absence totale de spinulation dorsale, même sur le segment céphalique en arrière des antennes ; mais il existe de fines épines sur le bourrelet labial inférieur. Sur les bourrelets latéraux ventraux des tubercules proéminents constituent de vrais pseudopodes. La spinulation ventrale est à peu près la même que chez les larves précédentes.

Pour le surplus la spinulation ventrale de ces 3 types de larves est très semblable, mais elle s'écarte beaucoup de celle de la larve de KING et de notre *Œ. Bertrandi*. Nous sommes portés à croire qu'aucune des larves étudiées par ROUBAUD n'appartient à *Œ. variolosus* LW.

Il y aura donc lieu de déterminer avec certitude le type larvaire de cette dernière espèce par des élevages rigoureusement contrôlés et en tenant compte du fait bien établi à l'heure actuelle de l'existence simultanée de plusieurs espèces d'Œstres dans le même crâne d'Antilope.

Dans la bibliographie on trouve signalées deux larves parasites d'Antilopes et qui appartiennent peut-être à l'espèce qui nous occupe ici ; mais cette question ne pourra être examinée que le jour où la larve d'*Œ. variolosus* sera connue avec certitude :

a. Larve n° 1 de *Bubalis Cokei* GÜNTH. de BRAUER (*Denkschr. math. naturw. Cl. K. Ak. Wiss. Wien*, LXIV, 1897, p. 260). — Afrique orientale allemande. — Longueur : 23 mm. ; largeur au niveau du 9^e segment : 10 mm. Très voisine de la larve d'*Œ. ovis* d'après BRAUER, qui signale comme seule différence, l'existence à la face ventrale entre les anneaux 7 et 10 de champs intermédiaires, grands, nus, transversaux. L'auteur pense que ces larves sont probablement celles d'*Œ. variolosus* LW.

b. Larve n° 1 de *Connochoetes albojubatus* THOS. de SJÖSTEDT [*Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Exped. Kilimandjaro* (1905-06). Bd. II, Abth. 10, 2, 1908, p. 20]. — Kilimandjaro. — Longueur : 21 mm. ; largeur : 9 mm. L'auteur la rapproche de la précédente de BRAUER. Champs intermédiaires indistincts à la face dorsale. Spinulation complètement absente au segment céphalique ; à la face ventrale : 1 à 2 rangées d'épines sur le 3^e segment ; 3 à 5 rangées sur les 4^e à 11^e ; le 12^e anneau avec 2 rangées. Larves ordinairement d'un jaune de cire pâle ; quelques-unes d'entre elles plus ou moins teintées de brun, avec les pointes des épines noires.

Pupes. — La puppe d'*Œstrus variolosus* a la même forme générale que celle d'*Œ. ovis*, mais elle est un peu plus grande : nous en avons mesuré une qui avait 19 mm. de long sur 9 mm. de plus grande largeur.

La durée de la nymphose est d'un mois environ.

4. *Œstrus Macdonaldi* GEDOELST.

(Larve). *Rev. Zool. Afric.*, 1, fasc. 3, 1912, p. 430, fig. 2.

Larves dans les narines de *Bubalis Lichtensteini* PET. au Katanga (par 10° lat. S, près du Louapoula) (1).

Larves au 3^e stade : Longueur : 26,5 mm. et 23,5 mm. ; largeur : 9,5 mm. et 9 mm. Corps à contour en ovale allongé, à face ventrale plus ou moins plane, à face dorsale nettement convexe. Tégument de coloration blanche passant au blanc sale ou au gris jaunâtre.

1. Champs intermédiaires. — A la face dorsale au nombre de huit entre les anneaux 3 à 11 ; à la face ventrale ils sont absents ou faiblement accusés. Pas de tubercules médians ventraux.

2. Spinulation. — *a.* Face dorsale. — On trouve sur l'anneau céphalique une double rangée de petites épines disposées en demi-cercle en arrière des renflements antennaires. Tous les autres anneaux du corps sont totalement inermes à la face dorsale.

b. Face ventrale. — Le bourrelet labial inférieur, qui limite l'atrium buccal, porte de minuscules épines insérées sur 4 à 5 rangées. — Les anneaux portent au bord antérieur une armature épineuse qui augmente en épaisseur du 3^e au 10^e anneau et se réduit sur les 2 derniers. Cette armature comporte trois rangées sur le 3^e anneau, trois à quatre rangées sur le 4^e, quatre à cinq rangées sur le 5^e, six rangées sur le 6^e, six à sept rangées sur les 7^e, 8^e et 9^e ; sept rangées sur le 10^e ; six rangées sur le 11^e et trois à quatre rangées sur le 12^e. — Le bourrelet médian post-anal porte aussi quelques petites épines disposées sur 4 à 5 rangées.

3. Plaques stigmatiques postérieures. — Elles ont la forme arrondie, à bords internes parallèles ; les pseudo-stigmates sont renfermés à l'intérieur des plaques et plus rapprochés du bord interne que du bord externe (donc comme chez *œstrus ovis* L.).

Quoique l'imagó de cette espèce n'ait pas été obtenu, nous la maintenons provisoirement comme distincte. Elle est certaine-

(1) C'est par erreur que l'hôte de ce parasite a été désigné sous le nom de *Bubalis leluel jacksoni* ; cette espèce d'Antilope n'existe pas au Katanga (cfr. H. SCHOUTEDEN, *Rev. Zool. Afr.*, II, fasc. 1, 1912, p. 142).

ment très voisine de notre *OE. aureo-argentatus* ; la différence capitale est l'absence de spinulation dorsale rudimentaire ; mais celle-ci peut échapper facilement à l'observation et exige un examen minutieux. — Nous n'avons pu étudier par nous-mêmes les larves d'*OE. Macdonaldi* ; nous ne les connaissons que par la description de GEDOELST résumée ci-dessus. — Si des observations ultérieures prouvent l'identité de ces deux espèces, *OE. Macdonaldi* GED. devra passer dans la synonymie d'*OE. aureo-argentatus* RODH. et BEQ., la description de cette dernière espèce ayant paru à la même date, mais quelques pages avant l'autre.

Genre 3. *Rhinœstrus* BRAUER.

Wien. Entom. Zeitg., V, 1886, p. 286 et VI, 1887, pp. 9, 14 et 16.

Géno type : *Cephalomyia purpurea* BRAUER, 1858.

Syn. : *Œstrus pro parte*, SCHINER, *Fauna austr. Die Fliegen*, I, 1862, p. 392. — BRAUER, *Monogr. d. Œstrid.*, 1863, p. 447.

Rhinœstrus BRAUER et VON BERGENSTAMM, *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien. math. naturw. Cl.*, LVI, 1889, p. 159. — BAU, *Genera Ins. Œstrinae*, 1906, p. 15. — BEZZI et STEIN, *Kat. paläarkt. Dipt.*, III, 1907, p. 592.

Caractères génériques. — *Larves au 3^e stade.* — Contour elliptique, à peu près rétréci également aux deux extrémités. Corps fortement convexe à la face dorsale, sensiblement plan à la face ventrale. Bourrelets antennaires largement écartés à la base, pourvus chacun de deux points ocellaires. Dernier segment tronqué, à cavité stigmatique large et profonde ; bourrelet médian postanal court, transversal, pourvu de deux protubérances coniques latérales ; bourrelet préanal bien développé et divisé par un profond sillon transversal en une partie dorsale orientée vers la cavité stigmatique et pourvue de 4 bosses superficielles, et une partie ventrale proéminente ; cette dernière est découpée par une profonde dépression médiane en deux protubérances parfois pointues, saillantes. Anneaux dépourvus de ceintures de gros tubercules pointus, mais à spinulation fine et abondante, groupée, à la face ventrale, en aires de reptation aux bords antérieurs des segments. Stigmates antérieurs non visibles

TABLEAU COMPARATIF DE LA SPINULATION DES LARVES DE *RIINCESTRUS* AU 3^e STADE

SPINULATION :	<i>Rh. hippopotami</i> (GRÜNB.)	<i>Rh. Nivarleti</i> ROUÏ. et BEQ.	<i>Rh. phacochoari</i> ROUÏ. et BEQ.	<i>Rh. purpureus</i> BR. (d'après BRADIER).
A. du pseudocéphalon : face dorsale, face ventrale,	présente. id.	présente. id.	absente. id.	présente. id.
B. de la face dorsale : (au bord antérieur)	2 à 3 rangées. 2 à 3 id. petits groupes latéraux. id. id. parfois petits groupes latér. ordinairement absente. id. id. id.	3 à 4 rangées. 3 à 4 id. 3 à 4 id. petits groupes latéraux, parfois petits groupes latér. id. absente. id. id. id.	absente. absente.	3 rangées. 3 id. 3 id. (± interrompues) 3 id. petits groupes latéraux. id. absente. id. id. id.
C. de la face ventrale : (au bord antérieur)	4 à 2 rangées. 4 à 2 id. 2 à 3 id. 2 à 3 id. 2 à 3 id. 2 à 3 id. 3 id. 3 id. 2 à 3 id. ordinairement absente.	2 à 3 rangées. 2 id. 3 à 4 id. 5 id. 6 id. 6 id. 6 id. 6 id. 3 à 4 rangées 4 à 4 id.	1 rangée. 2 rangées. 2 id. 2 id. 2 à 3 id. 2 à 3 id. 2 à 3 id. 2 à 3 id. 2 à 3 id. absente.	3 à 4 rangées. 3 à 4 id. 3 à 4 id. 4 id. 4 id. 4 id. 4 id. 4 id. 4 id. abondante.
D. du bord postérieur des bourrelets latéraux ven- traux.	absente.	un petit groupe d'épines de chaque côté sur cer- tains segments.	absente.	présente.
E. du bourrelet médian postanal.	présente.	présente.	présente.	?
F. du bourrelet médian				

extérieurement. Plaques stigmatiques postérieures en forme de croissant, portant à la face interne une encoche profonde et largement ouverte qui renferme la cicatrice stigmatique du 2^e stade.

Imago. — Tête grosse, renflée, à peu près hémisphérique, légèrement plus large que haute vue de face; le front, les joues, la face et le vertex proéminents; tempes larges chez la ♀, peu développées chez le ♂. Dépressions cupuliformes de la face renfermant les antennes plus ou moins confluentes, non séparées par un large rebord médian aplati. Rudiment de la trompe allongé, se prolongeant en arrière et vers le bas entre les palpes, divisé à l'extrémité en trois bourrelets représentant les labelles et la lèvre rudimentaires; les labelles sont plus longs et renflés au bout, la trompe paraissant fourchue à son extrémité. Corps trapu, l'abdomen court et cylindrique, non aplati dorso-ventralement, ni rétréci vers l'arrière. Tégument à sculpture grossière composée de papules plus ou moins développées, couvert de pruinosité miroitante, à peu près dépourvu de poils. Pattes courtes et grêles. Nervation alaire comme chez *Œstrus ovis* L. en principe: la 3^e nervure longitudinale non recourbée en angle vers le haut à l'extrémité de la 1^{re} cellule marginale postérieure; la nervure transverse apicale dépourvue d'appendice.

Nous avons laissé complètement de côté dans notre diagnose générique, la spinulation dorsale qui a été considérée jusqu'ici comme caractéristique des larves au 3^e stade de *Rhinæstrus*; nous avons en effet fait connaître récemment une espèce (*Rh. phacochæri*) chez laquelle elle manque complètement, quoique par tous les autres caractères larvaires et surtout par ceux de la Mouche adulte il s'agisse incontestablement d'un *Rhinæstrus*. Signalons encore à ce propos que la spinulation latérale aux bords postérieurs des segments ventraux existe chez plusieurs espèces de ce genre. BRAUER la décrit expressément chez *Rh. purpureus* et nous l'avons rencontrée chez *Rh. nivarleti* RODH. et BEQ.; elle fait par contre défaut chez *Rh. phacochæri* et *Rh. hippopotami*.

On connaît actuellement avec certitude de ce genre 4 espèces, qui toutes existent en Afrique. On trouvera page 116 un tableau comparatif de leurs larves adultes (au 3^e stade). Les insectes parfaits se distinguent beaucoup plus difficilement que les larves et le nombre restreint d'exemplaires dont on dispose généralement

ainsi que leur mauvais état de conservation laissent souvent planer des doutes sur la valeur spécifique de certains caractères.

Dans la clef dichotomique que nous proposons ici, nous nous sommes basé principalement sur la sculpture des téguments ; celle-ci permet aisément de distinguer les espèces lorsqu'on peut les comparer entre elles ; mais elle se prête difficilement à une définition concise ; aussi devra-t-on contrôler chaque détermination par la description détaillée de l'espèce. Au point de vue de la sculpture les 4 espèces forment une série débutant par *Rh. Nivarleti* et passant par *Rh. hippopotami* et *Rh. purpureus* vers le *Rh. phacochæri* ; c'est chez cette dernière espèce que la sculpture est la plus grossière.

Nous avons fait abstraction de la coloration, celle-ci étant rarement bien conservée sur les exemplaires des collections. Chez toutes les espèces la coloration foncière des téguments est d'un brun acajou plus ou moins foncé, souvent plus pâle et d'un brun jaunâtre chez le ♂, plus noir et d'un brun chocolat chez la ♀ ; il s'y superpose des teintes pourpres ou violacées plus ou moins étendues et une pruinosité jaune dorée ou blanche argentée, se résolvant en taches miroitantes ; ces dernières disparaissent généralement en tout ou en partie après la mort de l'insecte ; on peut les faire réapparaître partiellement en dégraissant l'insecte par l'éther ou le xylol.

4 a. Sculpture des téguments constituée par de nombreuses, mais très fines papules punctiformes, sauf sur les côtés de la bande frontale où ces papules sont beaucoup plus grosses, tuberculiformes. Pas de papules noires distinctes sur les tempes (au bord externe des yeux), ni sur les joues en dessous de l'œil. Antennes d'un brun jaunâtre très pâle. Nervure transverse médiane placée vis-à-vis ou en deça de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} nervure longitudinale sur la costale. Longueur : 11 à 12,5 mm. *Rh. Nivarleti* RODH. et BEQ.

b. Sculpture des téguments composée sur tout le corps de grosses papules tuberculiformes, mais moins nombreuses (surtout sur le scutellum). Antennes d'un brun foncé, presque noir, du moins le 3^e article. Nervure transverse médiane placée au delà de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} nervure longitudinale sur la costale (ceci est surtout net chez *Rh. phacochæri*) 2

2.a. Espèce petite : 8 à 11 mm. de long. Papules noires indistinctes sur les tempes, presque complètement absentes sur les joues en dessous de l'œil. Sculpture des téguments très grossière : les papules du dos de l'abdomen

ont la forme de tubercules coniques à dent obtuse dirigée vers l'arrière (ceci est un peu moins prononcé que chez *Rh. phacochoeri*)

. *Rh. purpureus* BRAUER.
b. Papules noires distinctes sur les joues et les tempes. 3

3.*a.* Espèce plus grande : 11 à 12,5 mm. de long. Sculpture des téguments moins grossière ; les papules tuberculiformes du dos de l'abdomen arrondies, non en forme de dents obtuses inclinées. *Rh. hippopotami* GRÜNBERG.

b. Espèce plus petite : 9,5 à 10 mm. de long. Sculpture des téguments très grossière ; les papules du dos de l'abdomen ont la forme de tubercules coniques à dent obtuse dirigée vers l'arrière. *Rh. phacochoeri* RODH. et BEQ.

1. *Rhincœstrus Nivarleti* RODHAIN et BEQUAERT.

(Larve et imago ♂), *Rev. Zoolog. Afric.*, Bruxelles, I, fasc. 3, 1912, p. 370.

Syn : Larves « des narines d'un sanglier » du Congo français. R. BLANCHARD, *Ann. Soc. Entom. France*, LXV, 1896, p. 668, tab. XVIII, fig. 7 à 11 (dans l'explication des planches, p. 677, ce parasite porte sans doute par erreur le nom d'*Æstrus oris*).

Larves dans les sinus des os du crâne de *Potamochoerus porcus* L. ⁽¹⁾ (Cochon roux sauvage de la forêt). — Dans la figure 14, qui représente une coupe longitudinale schématisée du crâne de Potamochère, nous avons indiqué en pointillé les diverses cavités où nous avons rencontré les larves de cet Œstride. — Afrique équatoriale (Congo).

Cette espèce est très commune au Congo belge : on la rencontre probablement partout où vit son hôte ; nous la connaissons du Stanley-Pool (Kounzoulou, près Kwamouth), de l'Arouwimi (Yambouya), de la Lomami (Yongama), de l'Ouellé (Bambili, la Bili, la Likati) et de la région de Stanleyville.

Imago. -- L'insecte parfait a été décrit originairement sur le ♂ ; nous reproduisons cette description ici.

♂. Couleur générale brun acajou, relevée de quelques taches miroitantes argentées.

Tête (Pl. I, fig. 3) à peu près circulaire vue de face. Yeux relativement grands, séparés par une bande frontale qui atteint environ 1/5 de la largeur de la tête

(1) C'est par erreur que nous avons désigné dans notre première note l'hôte de *Rh. Nivarleti* sous le nom de *Potamochoerus choropotamus* : cette dernière espèce n'existe pas dans la forêt centrale du Congo.

au sommet (sur le vertex), à bords internes régulièrement convergents vers les ocelles, à la hauteur desquels ces bords sont à peu près parallèles. Face en

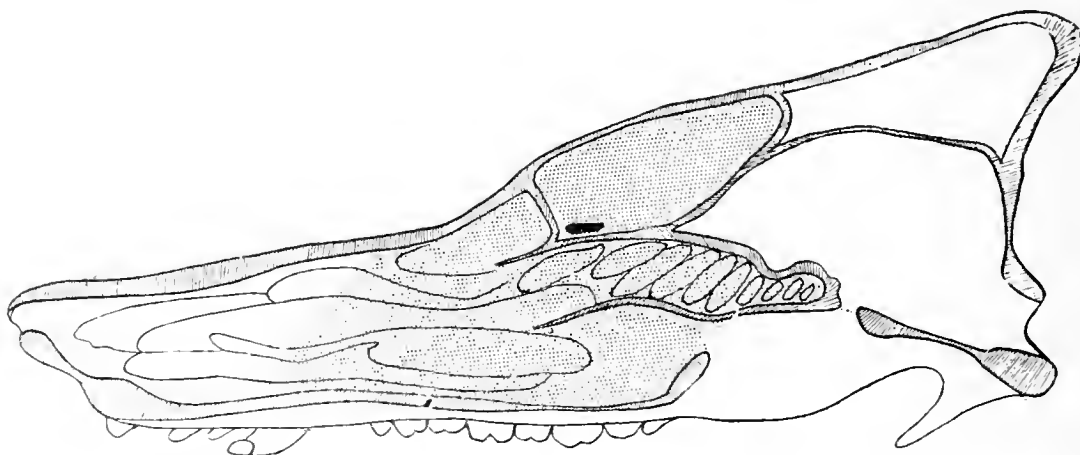


Fig. 14. — Coupe longitudinale d'un crâne de Potamochère, montrant en pointillé les diverses cavités où se trouvent les larves de *Rhinaëstrus*. 1/4.

dessous des yeux, sur la tête vue de profil, beaucoup plus courte que le grand diamètre oculaire. Front d'un brun acajou, couvert d'une très faible pruinosité à reflet doré, surtout développée contre le bord interne de l'œil et au niveau du ptilidium. Le front porte en son milieu un large sillon longitudinal peu profond, dont la surface est couverte de nombreuses et fines stries longitudinales confluentes. Le reste de la bande frontale jusqu'au niveau des antennes présente d'assez nombreuses petites papules brun noirâtre, donnant chacune naissance à un poil noir. Joues d'un brun jaunâtre clair, sans pruinosité, faiblement rugueuses, avec quelques rares poils. Ptilidium d'un blanc jaunâtre sale. Face, en dessous des antennes de même coloration, parfois à taches plus sombres, surtout à la partie supérieure vers la base des antennes, sans tubercules, lisse et luisante à l'œil nu. Tempes très peu marquées, diminuant de largeur de l'angle postéro-inférieur de l'œil au vertex, couvertes d'une fine pruinosité blanche argentée, sans tubercules. La trompe et les palpes rudimentaires sont d'un jaune brunâtre très pâle. Antennes entièrement d'un brun jaunâtre très pâle, la soie dorsale du 3^e article de même couleur.

Thorax. Face dorsale d'un brun acajou foncé, couverte d'une très légère pruinosité miroitante jaune dorée, avec de-ci de-là quelques reflets violacés; elle porte en outre de nombreux poils noirs issus chacun d'une faible papule noire; ces papules pilifères sont moins nombreuses sur le parcours de deux bandes longitudinales qui traversent le milieu du dorsulum en divergeant de la tête vers le scutellum; tout à fait en arrière de la tête, la surface de ces bandes est à peu près lisse et même luisante. Scutellum d'un brun acajou, avec quelques rares papules noires pilifères dispersées uniformément, couvert en outre d'une pruinosité à léger reflet jaunâtre doré. Face ventrale entièrement d'un noir brunâtre très foncé, à fine pubescence noire.

Abdomen: Coloration foncière d'un brun acajou pâle, plus foncée vers la base de l'abdomen. A la face dorsale, cette couleur foncière est très imparfaitement cachée par une pruinosité blanche argentée miroitante, qui se résoud en taches assez peu distinctes. La surface des téguments dorsaux porte, en outre, de nombreuses petites papules pilifères noires dispersées; sur la ligne médiane, on observe une bande très étroite, dépourvue de papules et de poils, surtout nette sur les segments antérieurs, où elle est

luisante et couverte de fines stries longitudinales. A la face ventrale, les bords repliés des segments dorsaux ont le même aspect général que la face dorsale, mais leur coloration foncière est un peu plus foncée. La membrane est très développée et entoure les sternites réduits, déprimés, largement cupuliformes, d'un brun noirâtre foncé et à pilosité noire éparsée : à droite et à gauche, chacune de ces cupules est encadrée d'un espace couvert d'un feutrage de poils couchés très serrés, d'un brun jaunâtre, sans reflets.

Pattes : Hanches et fémurs d'un brun noir très foncé ; genoux, tibias et tarsi d'un jaune brunâtre pâle. Pilosité noire. Fémurs renflés en massue dans leur moitié basilaire surtout ceux des pattes postérieures.

Ailes complètement hyalines ; nervures d'un jaune brunâtre très pâle avec quelques taches d'un brun noir vers la base : nervure transverse médiane très peu épaissie, de même coloration que les autres nervures. Nervation (fig. 15) un peu différente de celle des autres espèces du même

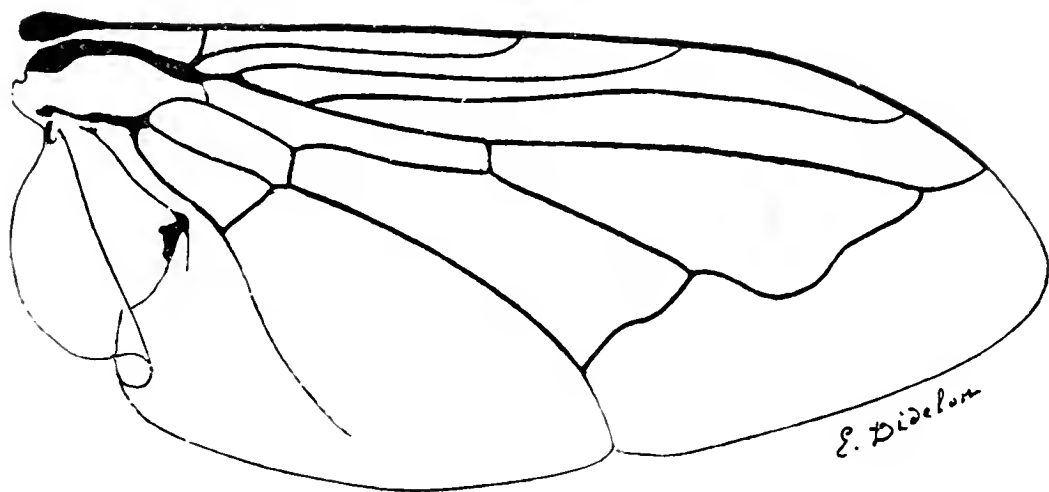


Fig. 15. — Nervation alaire de *Rhinœstrus Nivarleti* R. et B. $\times 10$.

genre : la nervure transverse médiane est placée vis à-vis de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} nervure longitudinale sur la costale, ou même en deçà (c'est-à-dire plus près de la base de l'aile) ; elle coupe par suite la 4^e nervure longitudinale à peu près au milieu de la cellule discoïdale. Les deux tronçons de la transverse apicale sont beaucoup moins inégaux que chez les autres espèces, le tronçon relevé ayant $1\frac{1}{3}$ à $1\frac{1}{2}$ fois la longueur du tronçon basal : 1^{re} cellule marginale postérieure et cellule discoïdale environ 3 fois aussi longues que larges.

Longueur : 11 à 12 mm.

La ♀ n'a pas été décrite jusqu'ici. Elle diffère surtout du ♂ par sa coloration générale plus foncée. Tête vue de face nettement plus large que haute ; yeux petits, séparés par une large bande frontale, à bords internes à peu près parallèles ; la bande frontale est environ 2 fois aussi large que chaque œil ; face en dessous de l'œil, sur la tête vue de profil, un peu plus courte que le grand diamètre oculaire ; tempes bien développées, à bords sensiblement parallèles. Les ailes ne sont pas hyalines, mais nettement enfumées, surtout dans la moitié basilaire entre la costale et la 4^e nervure longitudinale, où les cellules sont presque complètement teintées de brun pâle : dans le reste de l'aile, les nervures sont bordées d'une bande assombrie plus ou moins large, le centre des cellules et le bord externe de l'aile y sont par suite plus transparents ; les nervures elles-mêmes sont d'un brun plus foncé, les taches brun noir des nervures à la base de l'aile étant par

suite moins appréciables que chez le ♂; la moitié terminale de la 3^e nervure longitudinale et la nervure transverse apicale sont ordinairement un peu plus pâles. Tout le reste comme chez le ♂.

Longueur : 11.5 à 12 mm.

Larves au 3^e stade. — Elles atteignent à l'état adulte des dimensions beaucoup plus considérables que celles que nous avons indiquées dans notre description première; nous en avons mesuré qui avaient 19 mm. de long sur 8 mm. de plus grande largeur.

Elles sont elliptiques, un peu plus rétrécies en avant qu'en arrière, convexes à la face dorsale, planes à la face ventrale.

1. Champs intermédiaires. — Il existe des champs intermédiaires à la face dorsale au nombre de 4, à partir du bord postérieur du 3^e segment jusqu'au bord antérieur du 8^e. A la face ventrale, ils sont très peu développés et nous n'en avons reconnu, d'une façon indiscutable, qu'un seul, situé entre le 9^e et le 10^e segment: les bords postérieurs des 7^e et 8^e segments présentent, il est vrai, des sillons transversaux peu profonds, mais, d'après nous, ils ne délimitent pas de véritables champs intermédiaires. Les tubercules médians ventraux sont très nettement développés.

2. Spinulation. — Les épines ont la forme d'un cône régulier très allongé, à base circulaire, de couleur pâle, à pointe foncée, droite et très effilée.

a. Face dorsale. — Seuls le segment céphalique et les segments 3 à 8 y portent des épines

Sur le segment céphalique la face dorsale en arrière des renflements antennaires porte 2 à 3 rangées de petites épines.

Au bord antérieur des 3^e, 4^e et 5^e segments, existe une aire continue formée de 3 à 4 rangées d'épines, légèrement moins large sur la ligne médiane, qui se prolonge sur les bourrelets latéraux dorsaux. Le 6^e segment porte latéralement, près de son bord antérieur, à droite et à gauche du champ intermédiaire dorsal, un petit groupe d'épines (4 à 6) dont la pointe est dirigée en arrière. Enfin chez certaines larves seulement, nous avons trouvé sur les 7^e et 8^e segments un petit groupe d'épines sur les côtés, analogue à celui du 6^e, mais beaucoup moins développé.

b. Face ventrale. — Tous les segments, à partir du 3^e portent de larges aires de reptation épineuses: Sur le bord antérieur du

3^e segment sont implantées 2 à 3 rangées d'épines à pointes dirigées vers le bas ; on en trouve 3 rangées en avant du 4^e segment, les pointes du 1^{er} rang sont dirigées en avant, celles du 2^e en arrière ; le 5^e segment porte 3 à 4 rangées. — Sur les segments suivants, du 6^e au 11^e inclus, la spinulation est beaucoup plus abondante, couvrant sur le 6^e le tiers antérieur, sur les suivants la moitié antérieure de la surface : on trouve 3 rangées d'épines sur le 6^e segment, 6 rangées sur les 7^e à 10^e segments, 3 à 4 rangées sur le 11^e et 1 à 4 rangées sur le 12^e segment. Chez certaines larves, la moitié antérieure du 12^e segment est densément spinuleuse. Toutes ces aires épineuses sont légèrement moins larges sur la ligne médiane et vont *en s'élargissant* ⁽¹⁾ vers les bourrelets latéraux ventraux. On trouve en outre sur le bord postérieur du 12^e segment un groupe de nombreuses épines sur la face supérieure du bourrelet médian postanal et un autre, très faible, sur le bourrelet médian préanal.

Il est à remarquer que les épines des aires de reptation sont beaucoup plus petites et plus serrées, et par suite plus nombreuses, chez cette espèce que chez *Rh. hippopotami* et *phacochæri* ; de plus elles sont disposées beaucoup plus irrégulièrement, en rangées moins nettes.

Le segment céphalique porte sur le bourrelet labial inférieur un petit groupe transversal de faibles épines et 4 à 5 petites épines à côté des bourrelets antennaires.

Outre ces aires épineuses au bord antérieur des segments on trouve un petit groupe très net d'épines au bord *postérieur* des bourrelets latéraux ventraux, du 5^e au 10^e segment inclusivement, et une faible amorce d'un groupe analogue sur le 4^e segment. Nous avons déjà indiqué ce fait, mais peu clairement, dans notre description primitive, mais nous tenons à y attirer spécialement l'attention ici, car ces épines postérieures occupent la même position que les épines disposées latéralement au bord postérieur des anneaux ventraux de certains *Kirhiæstrus* RODR. et BEQ. (= *Kirkia* GEDOELST, 1911). Ce caractère n'a donc pas l'importance que GEDOELST y attache ; on le retrouve d'ailleurs chez l'espèce type du genre *Rhinæstrus*, *Rh. purpureus* BRAUER (voir

(1) Un lapsus nous a fait écrire *en s'amincissant*, dans notre description primitive (*Rev. zool. afric.* 1, p. 368).

plus loin chez cette espèce). Ajoutons que ces épines postérieures des segments ventraux font complètement défaut chez *Rh. hippopotami* et *Rh. phacochœri*.

3. Stigmates. — Les orifices stigmatiques antérieurs ne sont pas extérieurement visibles; les larves sont par suite métapneustiques.

Les plaques stigmatiques postérieures ont la forme caractéristique de *Rhinœstrus*. L'encoche qui renferme incomplètement le pseudo-stigmate s'ouvre par un col assez large à l'angle inféro-interne de la plaque; les axes longitudinaux prolongés des deux encoches se croisent bien en dehors de l'aire stigmatique.

Larves au 2^e stade. — Elles diffèrent des larves au 3^e stade par les particularités suivantes :

1. Les champs intermédiaires sont à la face dorsale comme chez la larve adulte; par contre on n'en découvre pas d'indication nette à la face ventrale.

Les bourrelets antennaires sont déjà indiqués au segment céphalique, mais nous n'avons pu y découvrir la trace de points ocellaires. Les crochets buccaux sont déjà bien développés.

2. Spinulation. — Les épines que porte le tégument uniformément pâle affectent à la face ventrale plutôt la forme d'écailles demi-circulaires, dont le bord arrondi libre très aplati offre une mince bande de chitine brun-noirâtre parfois finement denticulée. A la face dorsale, les épines ont la forme caractéristique décrite chez la larve du 3^e stade.

a. Face dorsale. — La spinulation y est sensiblement la même que chez la larve au 3^e stade, sauf pour le 6^e segment où l'on ne trouve qu'un groupe d'épines sur les bourrelets latéraux dorsaux.

b. Face ventrale. — La disposition de la spinulation rudimentaire est bien différente de celle de la larve adulte : Les segments 3 à 11 sont pourvus, sur leur bord antérieur, d'une armature composée de 4 rangées d'écailles chitineuses, sauf au niveau du 11^e segment où l'on observe 5 rangées de ces formations tégumentaires. Elles sont à peine indiquées sur le bord postérieur des bourrelets latéraux ventraux.

3. Plaques stigmatiques postérieures (fig. 16). — Elles sont proportionnellement beaucoup plus petites que chez la larve adulte; chaque plaque est irrégulièrement pentagonale arrondie, d'un brun-jaunâtre, et présente près de son angle inféro-interne

une très légère échancrure ; sa surface est criblée de 37 à 40 dépressions irrégulières correspondant à autant d'orifices creusés dans la chitine. L'échancrure de l'angle inféro-interne est occupée par une tache de chitine beaucoup plus claire, qui paraît elle-même perforée en son centre ; c'est la cicatrice du stigmate du 1^{er} stade.

Pupes. — Elles mesurent 14 à 15 mm. de long sur 6,5 à 7 mm. de plus grande largeur ; leur forme est celle des pupes des autres espèces du genre ; leur spinulation est celle des larves adultes. L'imago s'échappe en faisant sauter la partie dorsale des 4 segments antérieurs de la coque ; la fente se fait en haut et en arrière au niveau du sillon dorsal séparant le 4^e segment du 5^e, se prolonge en bas jusqu'au sillon latéral et suit ce dernier jusqu'à l'extrémité antérieure. La durée de la nymphose est d'un mois environ (28 à 35 jours).

R. BLANCHARD a décrit en 1896 des larves trouvées dans les narines d'un sanglier au Congo français. Une comparaison des figures de cet auteur et de notre description suffit, pensons-nous, pour se convaincre que ce parasite n'est autre que *Rh. Nivarleti* R. et B. A remarquer spécialement l'abondante spinulation ventrale et la présence d'épines au bord postérieur des bourrelets latéraux ventraux.

Larves de *Rhinæstrus* sp. (*Nivarleti* R. et B. ?) de *Cephalophus melanorrhæus* GRAY.

ROUBAUD (*Faune parasitaire de l'Afrique occidentale franç.* 1^{er} fasc. 1914, p. 189, fig. 52) a signalé des larves de *Rhinæstrus* recueillies dans les sinus crâniens de *Cephalophus melanorrhæus* GRAY, par le D^r RINGENBACH lors de la Mission de délimitation Congo Cameroun ; elles font partie des collections de l'Institut Pasteur de Paris où nous avons pu les examiner.

Ces larves, dont l'état de conservation est médiocre, appartiennent par tous leurs caractères au genre *Rhinæstrus* BR. Elles sont arrivées au 3^e stade ; la plus complète mesure 16 mm. de

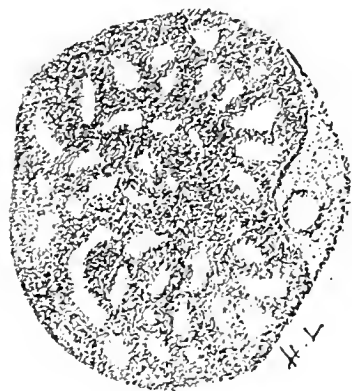


Fig. 16. — Plaque stigmatique postérieure d'une larve de *Rh. Nivarleti* R. et B. au 2^e stade. $\times 150$.

long et 7,5 mm. de plus grande largeur, mais elle est déformée et atteignait probablement des dimensions plus fortes à l'état vivant. La forme générale est la même que chez les autres espèces du genre ; sa coloration est d'un blanc sale.

1. Champs intermédiaires. — Ils sont bien délimités à la face dorsale entre les anneaux 4 et 9 ; on en trouve même une trace entre le 3^e et 4^e ; à la face ventrale, ils ne sont pas visibles. La paire de tubercules médians ventraux est nettement indiquée à partir du 5^e au 11^e segment ; les bourrelets latéraux ventraux sont dépourvus de protubérances saillantes.

2. Spinulation. — Elle est fortement développée ; les épines sont petites, mais très nombreuses et en rangées assez régulières.

a. Segment céphalique. — En arrière des antennes, la face dorsale porte un arc d'épines sur 2 à 3 rangs irréguliers qui descend à côté des bourrelets antennaires ; à la face ventrale, on trouve sur le bourrelet labial inférieur un groupe serré de très petites épines nombreuses.

b. Face dorsale. — La spinulation est bien fournie sur les anneaux 3 à 5 qui portent au bord antérieur 2 à 3 rangées continues, même jusqu'à 4 sur les bourrelets latéraux dorsaux. Sur les segments 6 à 8, elle est réduite à un groupe latéral plus ou moins étendu, sur 1 à 2 rangs, au bord antérieur des bourrelets latéraux.

c. Face ventrale. — Les aires épineuses sont très larges, couvrant, sur les segments 7 à 11, la moitié antérieure de la surface ; elles s'étendent sur les côtés aux bords antérieurs des bourrelets latéraux ventraux. Ces aires de reptation comportent 2 à 3 rangées sur le segment 3 ; 3 rangées complètes sur les 4^e et 5^e ; 4 à 5 rangées sur le 6^e ; 5 à 6 rangées sur les 7^e à 10^e et 3 à 4 rangées sur le 11^e ; le bord antérieur du 12^e porte aussi 2 à 3 rangées. — Il existe en outre une spinulation au bord postérieur des bourrelets latéraux ventraux du 6^e au 10^e anneau ; elle est faiblement amorcée sur le 5^e. — Un groupe de grosses épines couvre la face supérieure du bourrelet médian postanal et on en trouve d'autres, très petites, sur le bourrelet préanal.

3. Stigmates. — Les stigmates antérieurs ne sont pas visibles. Les plaques stigmatiques postérieures sont arrondies-pentagonales ; encoche profonde renfermant le faux-stigmate largement ouverte et dirigée vers l'angle inféro-interne de la plaque.

Cette larve présente tous les caractères de notre *Rhinœstrus Nivarleti* et après comparaison il nous est impossible de retenir des différences. Nous croyons donc pouvoir la rapporter, au moins provisoirement à l'espèce du Potamochère. Sa présence chez les Céphalophes paraît être accidentelle ; nous avons nous-mêmes au Congo pu examiner de nombreux crânes de ces petits Antilopes sans rencontrer de larves cavicoles et ROUBAUD et BOUET ont eu le même résultat négatif en Afrique occidentale. Il serait important de faire de nouvelles recherches à ce sujet et surtout d'obtenir l'Insecte adulte de ces parasites.

2. *Rhinœstrus hippopotami* GRÜNBERG.

(Larve), *Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr. Berlin*, 1904, p. 37, tab. fig. 1-2. — SURCOUF et GEDOELST (larve, imago ♀ ♂), *Bull. Soc. Path. exot.*, II, 1909, p. 613, tab. VII, fig. 1-2. — BAU, *Genera Ins., Œstrinae*, 1906, p. 15.

Larves dans les fosses nasales d'*Hippopotamus amphibius* L. — Afrique (Cameroun, Congo). — Cette espèce n'est pas rare au Congo belge ; nous l'avons rencontrée dans le Bas-Congo (Stanley Pool), dans l'Ouellé (riv. Oueré, près d'Ango) et au Bas-Katanga (Kongolo).

Imago ♀ ⁽¹⁾ — Couleur générale brun acajou jaunâtre, le thorax plus foncé ; la coloration relevée de nombreuses taches miroitantes.

Tête un peu plus large que haute vue de face. Yeux petits, séparés par une large bande frontale, à bords internes nettement convergents du vertex vers les joues ; la bande frontale deux fois aussi large au niveau du ptilidium que chaque oeil. Face en dessous de l'œil, sur la tête vue de profil, nettement plus courte que le grand diamètre oculaire. Front occupé en son milieu par un large sillon longitudinal peu profond, d'un brun jaunâtre, plus foncé par endroits, à surface couverte de grosses stries longitudinales confluentes, nettement rétréci vers le milieu, dilaté vers les ocelles et le ptilidium. De part et d'autre du sillon, la bande frontale est d'un brun jaunâtre, couverte de pruinosité blanche argentée et lisse dans son tiers inférieur et le long du bord interne des yeux ; dans ses deux tiers supérieurs elle est finement rugueuse et porte une tache irrégulièrement triangulaire d'un brun acajou foncé, qui occupe toute la largeur du vertex, se rétrécit et est très mal délimitée au niveau du ptilidium ; la partie lisse inférieure présente quelques rares (2 à 4) papules noires luisantes ; celles-ci sont beau-

(1) Description faite d'après 2 mouches ♀ obtenues d'éclosion au Congo belge.

coup plus nombreuses (15 à 20) sur la partie supérieure rugueuse ; ces papules sont aplaties, ombiliquées-sétifères, non confluentes. Un gros tubercule testacé, luisant se trouve sur le vertex à l'angle supéro-interne de l'œil. Joues (au bord inféro-interne de l'œil) d'un blanc jaunâtre avec un groupe allongé de 10 à 12 petites papules noires luisantes, plus petites que celles de la bande frontale. Face en dessous des yeux d'un blanc jaunâtre, luisante, lisse, à pilosité courte et rare. Tempes bien développées, à bords sensiblement parallèles, d'un brun acajou, à pruinosité blanche, avec une rangée de 6 ou 7 papules noires luisantes. Antennes, trompe et palpes d'un brun presque noir.

Thorax d'un brun chocolat foncé, avec de nombreuses taches d'un rouge pourpre sombre et d'autres miroitantes argentées. Tégument finement rugueux, semé de nombreux petits tubercules arrondis d'un noir luisant. Le dorsulum est traversé par quatre bandes longitudinales finement striées, dépourvues de tubercules, mais ces bandes sont mal délimitées et beaucoup moins nettes que chez les autres espèces du genre. Scutellum rugueux, d'un brun acajou, avec un petit nombre (20 à 25) de papules aplaties d'un noir luisant ; ces papules sont plus larges que sur le dorsulum, particulièrement vers le bord postérieur du scutellum.

Abdomen à coloration foncière d'un brun acajou, beaucoup plus pâle que celle du thorax, sauf à la base et sur la ligne médiane du 1^{er} segment où elle passe au brun noir. Face dorsale versicolore, à reflets pourpres et à nombreuses taches miroitantes argentées. Tégument finement rugueux ; sur la base du premier segment on observe un triangle médian légèrement enfoncé et couvert de fines stries longitudinales. Papules noires luisantes, de moyenne grandeur, arrondies, assez nombreuses, uniformément dispersées sur la face dorsale, moins abondantes sur le 1^{er} segment. Surface ventrale d'un jaune clair, portant sur la ligne médiane les sternites cupuliformes brunâtres à pubescence noire.

Pattes à fémurs d'un brun chocolat foncé dans la moitié basale ; la moitié terminale des fémurs, les tibias et les tarsi d'un jaune brunâtre : pilosité noire. Fémurs fortement renflés en massue vers la base, surtout ceux des pattes postérieures.

Ailes complètement hyalines, les nervures d'un jaune testacé avec quelques taches brun noir vers la base : la nervure transverse médiane très légèrement épaissie, est d'un jaune testacé.

Nervation alaire (fig. 17) s'écartant très peu de celle de *Rh. purpureus*. La n. transverse médiane est placée un peu au delà de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} n. longitudinale sur la costale ; les deux tronçons de la transverse apicale sont très inégaux, le tronçon terminal relevé ayant près de deux fois la longueur du tronçon basal.

Longueur : 11 à 12 mm.

Le ♂ ne nous est pas connu : il ne paraît pas avoir été décrit jusqu'ici, quoique GEDOELST et SURCOUF l'aient eu à leur disposition.

Larves. — J. MURIE (On a larval *æstrus* found in the Hippopotamus. — *Proc. zool. Soc. London*, 1870, pp. 77-80, fig.) a le premier signalé une larve d'Æstride trouvée dans le tissu adipeux de l'orbite d'un Hippopotame du Haut-Nil blanc ; il est probable qu'il s'agissait de l'espèce qui nous occupe ici, mais la

figure très mauvaise ne permet pas de s'en rendre compte. — Ces parasites furent décrits en détail par GRÜNBERG d'après des échantillons recueillis à Ngaundere (8° lat. N. et 15° long. E.) dans la « cavité frontale » (Stirnhöhle) d'un Hippopotame.

La ponte et les larves au 1^{er} stade sont encore inconnues. Nous avons pu étudier de nombreuses larves au 3^e stade prove-

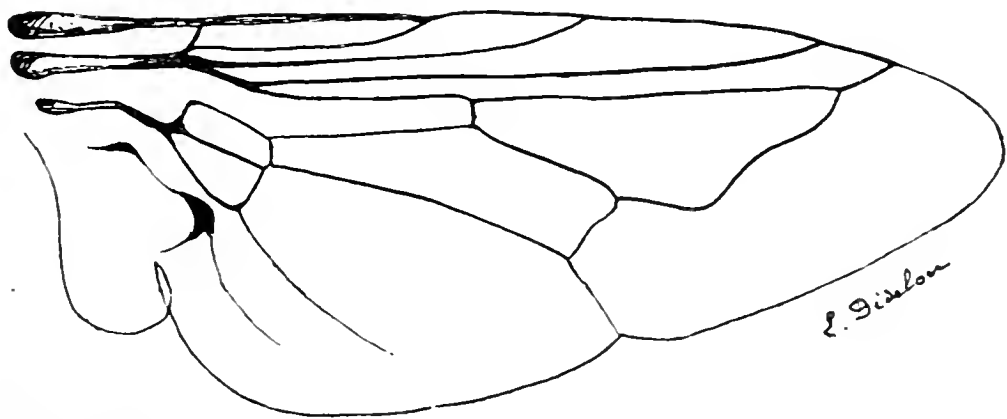


Fig. 17. — Nervation alaire de *Rhinestrus hippopotami* GRÜNBERG. $\times 10$.

nant de l'Ouellé; elles concordent parfaitement avec la description de GRÜNBERG.

Larves au 3^e stade. — A l'état adulte, elles peuvent atteindre 22 mm. de long sur 8,5 mm. de plus grande largeur. Leur contour est allongé-elliptique, régulièrement rétréci-arrondi aux deux extrémités; la face dorsale fortement convexe, la face ventrale sensiblement plane.

1. Champs intermédiaires. — A la face dorsale, ils existent au nombre de 7 entre les 4^e et 11^e anneaux, le dernier parfois indistinct. A la face ventrale, ils sont très peu marqués, entre les 6^e et 11^e segments. La paire de tubercules médians ventraux est nettement indiquée sur les segments 5 à 11. Les bourrelets latéraux sont fort peu prononcés et ne présentent pas de protubérances marquées à la face ventrale.

2. Spinulation. — Elle est peu étendue, en rangées assez régulières, mais lâches; les épines ont la même forme que chez *Rh. Nivarleti* R. et B., mais sont un peu plus grandes.

a. Segment céphalique. — En arrière des antennes, à la face dorsale un arc d'épines sur 2 à 3 rangées; sur le bourrelet labial inférieur, à la face ventrale un groupe de très petites épines sur plusieurs rangs.

b. Face dorsale. — Le bord antérieur des anneaux 3 et 4 est

garni de 2 à 3 rangées d'épines, dont l'une est souvent interrompue au milieu ; sur les anneaux 5 à 8 on trouve de petits groupes épineux sur les côtés, qui s'effacent déjà souvent sur le 8^e ; très rarement on trouve quelques épines à l'angle antérieur des bourrelets latéraux dorsaux sur les 9^e et 10^e anneaux.

c. Face ventrale. — Les aires épineuses des 3^e à 11^e anneaux ne couvrent jamais plus du tiers antérieur ; le 12^e anneau est souvent complètement inerme ; parfois on y trouve quelques très faibles épines en une rangée espacée tout près du bord antérieur.

Sur les anneaux 3 et 4, les épines sont disposées sans ordre sur 1 à 2 rangées ; on en compte généralement 3 sur les anneaux 3 à 11, mais une des rangées peut être largement interrompue sur la ligne médiane ou même manquer sur les anneaux 5 et 6. — Le bourrelet médian postanal, ainsi que la portion ventrale du bourrelet médian préanal portent de nombreuses épines vers leur face supérieure ; la portion dorsale du bourrelet préanal est inerme.

3. Stigmates. — Les stigmates antérieurs ne sont pas extérieurement visibles. SURCOUF et GEDOELST, qui les ont recherchés par dissection, écrivent à leur sujet : « Nous n'avons eu aucune difficulté à retrouver les troncs trachéens antérieurs et à reconnaître leur disposition. Ces troncs présentent leur calibre maximum au niveau de leur première bifurcation, où ils mesurent 416 μ . Si l'on suit leur parcours vers leur aboutissement au tégument, on constate qu'ils diminuent de calibre pour atteindre un minimum de 160 μ et se terminer par un anneau chitineux de coloration brunâtre, au delà duquel ils se continuent en un cordon membraneux de 80 μ de diamètre qui aboutit au niveau des téguments par un élargissement en forme d'entonnoir aplati. Comme la structure trachéale s'arrête au niveau de l'anneau chitineux que nous venons de signaler, le cordon membraneux représente plutôt une dépendance du tégument et constitue une invagination tubulaire au fond de laquelle vient s'ouvrir le tronc trachéal antérieur. La larve de *Rhinaestrus* se rapprocherait donc par la situation profonde des stigmates antérieurs des larves de *Gastrophilus*, *Pharyngobolus* et *Rogenhofera*. »

Les plaques stigmatiques postérieures sont larges, à contour presque circulaire, un peu étiré du côté inféro-interne ; à ce

niveau la plaque présente une profonde échancrure, à col très étroit, qui enferme incomplètement le faux stigmate ; cette encoche est beaucoup plus étroitement ouverte que chez *Rh. Nivarleti* R. et B. et *Rh. phacochæri* R. et B. et son orien-

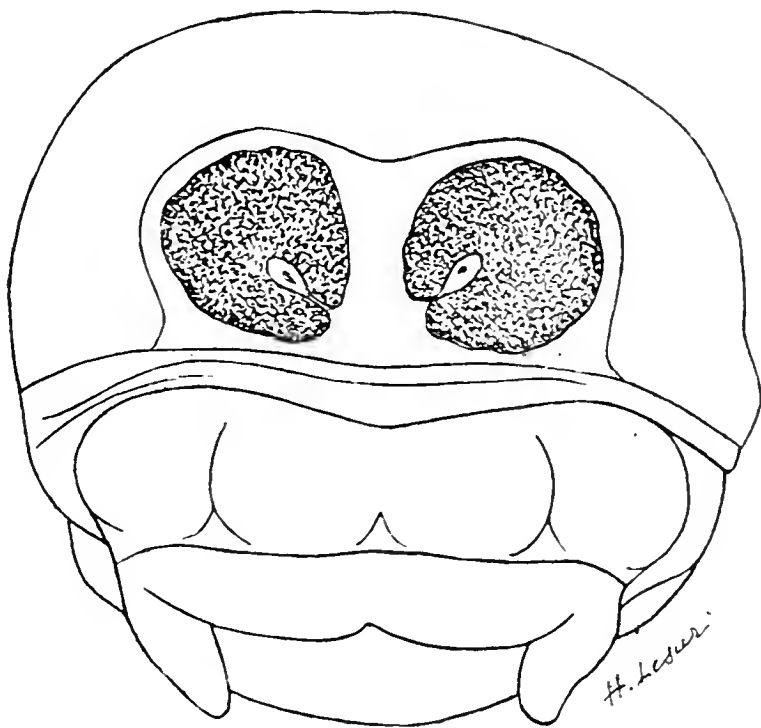


Fig. 18. — Segment anal de la larve au 3^e stade de *R. hippopotami* GRÜNBERG.
(d'après SURCOUF et GEDOELST).

tation est différente : la direction générale est inféro-interne, de telle sorte que les axes longitudinaux prolongés des deux échancrures se rencontrent sur la ligne médiane à l'intérieur de l'aire stigmatique, à peu près au niveau du bord inférieur des plaques (fig. 18).

Larves au 2^e stade. — Elles ne paraissent pas avoir été décrites jusqu'ici ; celles rapportées avec doute par SURCOUF et GEDOELST à ce stade, ont déjà des plaques stigmatiques conformées comme chez la larve adulte ; ce sont vraisemblablement de jeunes larves au 3^e stade. Nous avons en effet reconnu que chez *Rh. Nivarleti* R. et B. et *phacochæri* R. et B., les plaques stigmatiques ont un aspect tout particulier au 2^e stade.

Pupes. — Elles ont la même forme que chez les autres espèces de *Rhinæstrus* ; elles atteignent 14,5 à 15,5 mm. de longueur.

La métamorphose nymphale exige un mois environ : les larves enfouées en terre le 18 août, donnèrent les mouches le 15 et 16 septembre suivant.

3. *Rhinoestrus purpureus* BRAUER ♀ ♂.

Syn. : « OEstre de la tête du cheval » DE GEER (larve), *Mém. Ins.* VI, 1776, p. 295-296, Tab. 15, fig. 20-21 (sans dénomination binaire) C'est à tort que BRAUER (*Monogr. d. Œstrid.*, 1863, p. 87) cite *Œstrus nasalis* DE GEER 1776 comme synonyme de *Œstrus nasalis* L. ; ce dernier est *Gasterophilus nasalis* L. (= *veterinus* CLARK).

Cephalomyia purpurea BRAUER (imago ♂), *Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien*, 1858, p. 457.

Œstrus purpureus SCHINER (imago), *Fauna austriaca, Die Fliegen*, I, fasc. 5, 1862, p. 393. — BRAUER (imago ♀ ♂), *Monogr. d. Œstrid.*, 1863, p. 158, Tab. III, fig. 3 et Tab. VI, fig. 2 et 2 a, et *Wien. Entom. Zeitg.*, V, 1886, p. 275.

Rhinoestrus purpureus BRAUER (imago ♀ ♂, larve), *Wien. Entom. Zeitg.* V, 1886, p. 289, Tab. IV. — J. PORTSCHINSKY (imago ♀ ♂, larve), *Mém. du Bur. d'entom. du Comité Sc. Serv. centr. agric. St-Petersbourg*, VI, 6, 1906, p. 1-44, Tab. 1 (2^e édit. 1908). — BAU, *Genera Ins. Œstrinae*, 1906, p. 15, Tab. I, fig. 4.

Rhinoestrus nasalis BRUMPT, *Précis de Parasitologie*, 2^e éd. 1913, p. 700, fig. 506 (nec Linné ; *Œ. nasalis* L. imago est un *Gasterophilus* et syn. de *G. veterinus* CLARK).

Larves dans les fosses nasales du Cheval (*Equus caballus* L.). Les femelles pondent parfois de jeunes larves dans les yeux de l'Homme et provoquent ainsi une myiase dangereuse ; ces accidents sont assez fréquents en Russie (J. PORTSCHINSKY) ; on les a aussi signalés en Italie. — Europe (Autriche, Russie, Caucase, Andalousie), Asie mineure (Anatolie : Brousse), Afrique du Nord (Algérie : Sidi Okba, 1 ♂ leg. L. BLEUSE ; Boghari, 1 ♀ leg. SURCOUF).

ROUBAUD (*Et. faune paras. Afr. occ. franc.*, 1^{er} fasc., 1914, p. 185) a signalé l'existence au Sénégal (Dakar) de larves dont l'identification exacte n'a pu être faite et qui appartiennent peut-être à *Rh. purpureus* : elles se rencontrent assez rarement chez le Cheval, plus fréquemment dans les sinus frontaux des Bœufs.

FÜLLEBORN a recueilli au lac Nyassa (Afrique orientale) dans la tête de Zèbres (*Equus* sp. ?) des larves qui d'après GRÜNBERG ne peuvent être distinguées de celles de *Rh. purpureus* (*Sitz. Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin*, 1904, p. 36). Ce fait, très intéressant, mériterait d'être confirmé par l'éducation de ces parasites.

Imago ♀ ♂ (1). — D'un brun chocolat assez uniforme, avec des taches

(1) Description faite d'après des exemplaires provenant de l'Algérie.

pourpres plus ou moins nettes au thorax, qui disparaissent souvent après la mort de l'insecte; la coloration relevée de nombreuses taches miroitantes argentées.

♀. — Tête à peu près hémisphérique, un peu plus haute que large vue de face. Yeux relativement petits, à bords internes presque parallèles; au vertex le front mesure environ $\frac{3}{5}$ de la largeur totale de la tête vue de face. Face en dessous des yeux très développée, nettement plus longue que le grand diamètre oculaire sur la tête vue de profil. Front d'un brun chocolat, avec quelques taches de pruinosité blanche contre le bord oculaire interne; aire médiane longitudinale plus foncée, étroite, légèrement enfoncée en gouttière, mate, couverte de nombreuses et fines stries longitudinales confluentes; au niveau du ptilidium elle ne mesure qu' $\frac{1}{6}$ de la largeur totale du front. Parafrontalia faiblement rugueux, à rares papules assez grosses d'un brun foncé, pourvues chacune d'un court poil brun; ces papules sont surtout groupées vers les orbites internes; on en compte 4 ou 5 de part et d'autre au bord de la bande frontale médiane. Joues d'un brun jaunâtre clair, sans pruinosité, finement rugueuses, avec quelques faibles papules indistinctes et de rares poils courts. Ptilidium et face en dessous des joues et des antennes d'un jaune testacé sale, mats, à peu près dépourvus de pilosité. Tempes bien développées, à bords parallèles, couvertes de pruinosité blanche, avec quelques très faibles papules d'un brun foncé. Nuque couverte de pruinosité argentée, avec 3 bandes longitudinales luisantes d'un brun noir, dont la médiane est la plus large. Trompe et palpes rudimentaires d'un brun noir. Antennes à 2 articles basilaires et soie dorsale d'un jaune brunâtre, le 3^e article d'un brun noir.

Thorax: Face dorsale d'un brun chocolat pâle, à reflets pourpres, le milieu de la face ventrale et des taches sur les pleures plus foncés, à nombreuses taches miroitantes dorées et argentées. Dorsulum avec quatre bandes longitudinales d'un brun noir luisant, largement interrompues en avant de la suture transverse dorsale et n'atteignant pas la suture préscutellaire; la surface de ces bandes est finement striée, mais dépourvue de papules. Entre les bandes on trouve un petit nombre d'assez grosses papules d'un noir luisant. Scutellum de même coloration que le dorsulum, à reflets pourpres dorés, à nombreuses papules d'un noir luisant uniformément dispersées. — Pilosité très rare, courte et d'un brun noir à la face dorsale, un peu plus longue et d'un jaune pâle sur les flancs et la face ventrale.

Abdomen d'un brun chocolat, avec des taches plus foncées sur la moitié postérieure des segments dorsaux et sur les flancs; avec quelques reflets violacés, couvert presque totalement de pruinosité blanche argentée miroitante. Abdomen trapu, environ aussi long que le thorax, tronqué à l'extrémité postérieure. Sur le milieu du dos on trouve un petit nombre de grosses papules tuberculiformes d'un noir luisant, coniques, à dent obtuse pilifère dirigée vers l'arrière; sur les 3 premiers segments, ces papules sont groupées de part et d'autre de la ligne médiane et en avant du bord postérieur; mais elles y font défaut sur une fine bande longitudinale médiane luisante. Sur les 4^e et 5^e segments, les papules, plus petites, sont assez uniformément dispersées. Face ventrale d'un blanc vilieux, avec une série de larges cupules médianes d'un brun-noir. — Pilosité très peu abondante et très courte, à peine distincte, d'un brun-noir.

Pattes courtes et grêles, d'un jaune-brunâtre, plus foncées vers la base renflée des fémurs, à pilosité assez longue et fournie d'un jaune-brunâtre, entremêlée de courtes soies noires.

Ailes (fig. 19) complètement hyalines, les nervures d'un jaune testacé très pâle, avec quelques taches rembrunies dans la base; la costale avec une série de courtes épines noires; la 3^e nervure longitudinale nue à la base.

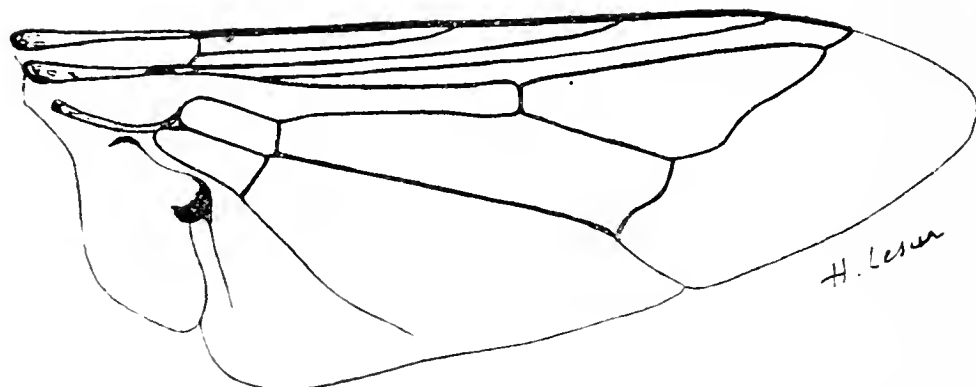


Fig. 19. — Nervation alaire de *Rhinestrus purpureus* Br. $\times 10$.

Nervure transverse médiane faiblement épaissie, d'un jaune testacé, placée nettement au-delà de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} n. longitudinale sur la costale et coupant par suite la 4^e n. longitudinale bien au-delà du milieu de la cellule discoïdale. Nervure transverse apicale nettement condée au-delà de sa base, à tronçon terminal relevé environ 2 1/2 fois aussi long que le tronçon basal. Cuillerons blancs. Balanciers blanc-jaunâtre.

Longueur : 9 mm.

♂. — Ne diffère guère de la ♀ que par la tête qui est très légèrement plus haute que large vue de face. Yeux relativement grands, à bords internes nettement convergents des joues au vertex : sur ce dernier le front mesure un peu moins du 1/4 de la largeur totale de la tête vue de face. Face en dessous des yeux un peu moins de la longueur du grand diamètre oculaire sur la tête vue de profil. Aire médiane frontale un peu plus large que chez la ♀. Tempes peu développées, distinctes seulement près de l'angle inféro-externe de l'œil.

Abdomen très court, beaucoup plus court que le thorax.

Longueur : 9,5 mm.

(D'après BRAUER, cette espèce peut mesurer de 8 à 11 mm.)

Ponte. — Elle a été observée par PORTSCHINSKY (1906, *b*); l'abdomen d'une ♀ peut contenir 700 à 800 œufs, qui y restent jusqu'à leur complet développement; la Mouche est vivipare et dépose en plusieurs fois les jeunes larves dans les yeux et peut-être aussi dans les narines du Cheval; chaque ponte comporte 8 à 40 larves et se fait très rapidement.

Les larves de cette espèce nous sont inconnues en nature.

Larves au 3^e stade (d'après BRAUER). — Corps d'un blanc jaunâtre, les crochets buccaux et les plaques stigmatiques noirs. Longueur : 17,5 mm.; largeur maxima : 7 mm. Contour elliptique, à plus grande largeur vers les 7^e, 8^e et 9^e anneaux, rétréci

graduellement vers les deux extrémités qui sont largement arrondies. Corps fortement convexe à la face dorsale, plan et souvent un peu recourbé-concave dans le sens de la longueur à la face ventrale.

1. Champs intermédiaires. — A la face dorsale, ils existent entre les 3^e et 11^e anneaux, augmentant en importance de l'avant vers l'arrière. A la face ventrale, ils sont indistincts ; mais on y trouve, sur chaque segment à partir du 3^e, une paire de petits tubercules sur la ligne médiane, ainsi qu'une protubérance sur les côtés sur les bourrelets latéraux. Les bourrelets latéraux dorsaux et ventraux sont très distinctement séparés par de profonds sillons.

2. Spinulation. — Les épines sont placées en rangées serrées, régulières ; leur pointe brune est apprimée contre les téguments.

a. Segment céphalique. — En arrière des antennes, à la face dorsale, 2 rangées d'épines relativement grandes ; à côté des antennes, quelques petites épines ; sur le bourrelet labial inférieur, 3 rangées.

b. Face dorsale. — Le bord antérieur seul y porte des épines sur les segments 3 à 8 ; sur les anneaux 3 et 4, elles sont relativement grosses, alternantes, placées sur 3 rangées ; sur les 5^e et 6^e, il y a 3 rangées sur les côtés, mais la ligne médiane est plus ou moins largement inerme ; les 7^e et 8^e portent sur les côtés quelques épines en une rangée. Cette spinulation se continue sur le bord antérieur des bourrelets latéraux dorsaux, où on la retrouve même sur les 9^e et 10^e segments.

c. Face ventrale. — Les 3^e, 4^e et 5^e segments portent 3 rangées d'épines courtes et, de part et d'autre de la ligne médiane, l'armure d'une 4^e rangée ; les épines des 1^{re} et 3^e rangées sont les plus fortes. — Sur les anneaux 6 à 11, on trouve 4 rangées complètes ; la 4^e la plus forte sur les 6^e à 9^e segments ; à partir du 9^e les épines deviennent plus faibles et sur les 10^e et 11^e elles sont d'égale grandeur partout. Le bord antérieur du 12^e segment est densément couvert d'abondantes épines. — En outre BRAUER dit expressément : « Bourrelets latéraux inférieurs [= ventraux] avec de grosses épines au bord antérieur et postérieur des segments ; entre les deux une protubérance ; les épines de la 1^{re} rangée du bord antérieur les plus fortes » ; ces épines sont un peu courbées en crochet et plus fortes que sur les aires de reptation.

tion proprement dites. Cette disposition est donc analogue à celle qu'on rencontre chez *Rh. Nivarleti* R et B. et chez *Kirkiæstrus Surcoufi* GED. et *K. Blanchardi* GED.

3. Stigmates. — Stigmates antérieurs non visibles extérieurement.

Plaques stigmatiques postérieures en demi-lune, les cornes supérieures un peu plus rapprochées, le faux-stigmate faisant saillie dans le bord interne.

Larves au 1^{er} et 2^e stade. — Elles ont été décrites par PORTSCHINSKY (1906, b.).

Pupe (d'après BRAUER). — Longueur : 12,5 mm. ; largeur au 10^e segment : 6 mm. Elle est allongée-ovale, plus grosse en arrière, à contour en parabole et plus déprimée en avant, fortement convexe à la face dorsale, relativement plane à la face ventrale. Sur les côtés elle est fortement ridée et plissée transversalement : les stigmates postérieurs sont complètement cachés au fond d'une fente étroite, par rétraction et dessiccation des lèvres de la cavité stigmatique. Epines comme sur la larve, peu étalées-dressées. Stigmates antérieurs non visibles. Pupe mûre noire, les limites des segments marquées par des plis d'un brun pâle. La Mouche sort en faisant sauter un demi-capuchon à la face dorsale antérieure.

Rhincæstrus phacochæri RODHAIN et BEQUAERT

4. (*Bull. Soc. Path. exot. Paris*, VIII, 1913, p. 452 larve et imago ♀ ♂).

Larves dans les sinus des os du crâne de *Phacochærus æthiopicus* PALL. — Afrique équatoriale (Congo belge : dans la savane boisée qui s'étend au nord de l'Ouellé, sur le territoire du Lebo entre la Bili et la Bomou, à quelques kilomètres au sud de Rafai, vers 24° long. E. et 4°30' lat. N.).

Cette espèce paraît assez rare ; nous avons examiné sans avoir pu la rencontrer, d'assez nombreux crânes de Phacochères de diverses régions, e. a. du Katanga et des rives du lac Albert Edouard (1).

(1) Dans la forêt de l'Itouri nous avons examiné deux crânes d'*Hylochærus Meinertzhageni ituriensis* MATSCHIE, sans trouver de larves d'Œstrides.

Imago ♀♂. — D'un brun acajou, à nombreuses taches argentées ; antennes d'un brun foncé presque noir. Sculpture des téguments très grossière, composée de grosses papules tuberculiformes ; les papules du dos de l'abdomen ont la forme de tubercules coniques à dents obtuses dirigées vers l'arrière ; tempes et joues avec quelques papules noires. Nervure transverse médiane placée au-delà de l'extrémité de la branche supérieure de la 1^{re} n. longitudinale sur la costale.

♀. Tête à peu près circulaire vue de face. Yeux très petits (relativement plus petits que chez *Rh. Nivarleti* et *Rh. hipponotami*), séparés par une très large bande frontale (environ 2 1/2 fois aussi large que chaque œil sur la tête vue de face), à bords internes presque parallèles, très faiblement convergents au niveau du ptilidium. Face en dessous de l'œil (sur la tête vue de profil) nettement plus longue que le grand diamètre oculaire. Front occupé en son milieu par un large sillon longitudinal peu profond, d'un brun foncé, rétréci légèrement au milieu, dilaté vers les ocelles et le ptilidium, à surface couverte de grosses stries longitudinales confluentes. De part et d'autre de ce sillon, le front est sur les deux tiers supérieurs finement rugueux, d'un brun acajou, avec quelques taches de pruinosité jaunâtre, et y porte de grosses papules tuberculiformes d'un noir foncé, luisantes, pilifères, peu nombreuses (15 environ de chaque côté) ; le tiers inférieur par contre est occupé par une large tache transversale à peu près lisse, blanche, s'étendant du ptilidium au bord interne de l'œil, à très rares papules noires (1 ou 2 de chaque côté). Joues d'un jaune-brunâtre sale, passant vers le haut au brun acajou, avec un petit groupe irrégulier de 7 ou 8 papules noires, luisantes, plus petites que sur le front. Face en dessous des yeux d'un blanc-jaunâtre sale, lisse et luisante à l'œil nu, à pilosité rare. Tempes (au bord externe de l'œil) bien développées, à bords parallèles, d'un brun acajou, portant une rangée de 4 à 5 papules noires, luisantes, qui se continue sur le vertex en arrière des ocelles. L'angle supéro-interne de l'œil porte une callosité testacée. Antennes, palpes et rudiment de la trompe d'un brun très foncé, presque noir.

Thorax : Face dorsale d'un brun acajou, avec 4 larges stries longitudinales plus foncées, presque noires, ornée de stries et taches de pruinosité miroitante blanc-jaunâtre et de-ci de-là de quelques reflets pourpres. Les téguments sont finement rugueux, avec une tendance à constituer des stries irrégulières transversales en avant du scutellum ; on y trouve en outre un petit nombre de gros tubercules coniques luisants, à pointe faiblement dirigée en arrière et terminée en un poil noir ; ces tubercules sont plus petits et dispersés uniformément sur le devant du dorsulum en arrière de la nuque ; mais sur le dorsulum lui-même ils sont plus gros et ne forment plus que 5 bandes étroites (chacune à 2 ou 3 rangées irrégulières de papules) séparant les 4 larges stries longitudinales presque noires que nous avons signalées plus haut. — Face ventrale d'un noir-brunâtre très foncé, sans papules. le tégument finement et uniformément rugueux, à pubescence noire assez fournie. Scutellum d'un brun acajou, avec d'assez nombreux (35 à 40) tubercules coniques noirs ou d'un brun foncé, pilifères, analogues à ceux du dorsulum, mais devenant plus gros vers le bord postérieur ; le tégument finement strié transversalement.

Abdomen : Coloration foncière d'un brun acajou plus pâle que le thorax, sauf à la base et sur les flancs où elle passe au brun-noir. Face dorsale à nombreuses taches miroitantes argentées. Tégument finement rugueux ; sur la ligne médiane des 3 segments basaux la sculpture passe à des stries con-

fluentes (surtout prononcées sur le 2^e segment) ; sur les 2/3 postérieurs du segment ces stries sont transversales ; sur le 1/3 antérieur la ligne médiane est occupée par un petit triangle (à sommet dirigé vers l'arrière) de stries longitudinales. Cette ligne médiane striée est dépourvue de papules. Le reste de la face dorsale porte d'assez nombreuses papules d'un noir luisant, irrégulièrement et uniformément dispersées ; sur le 4^{er} anneau et sur

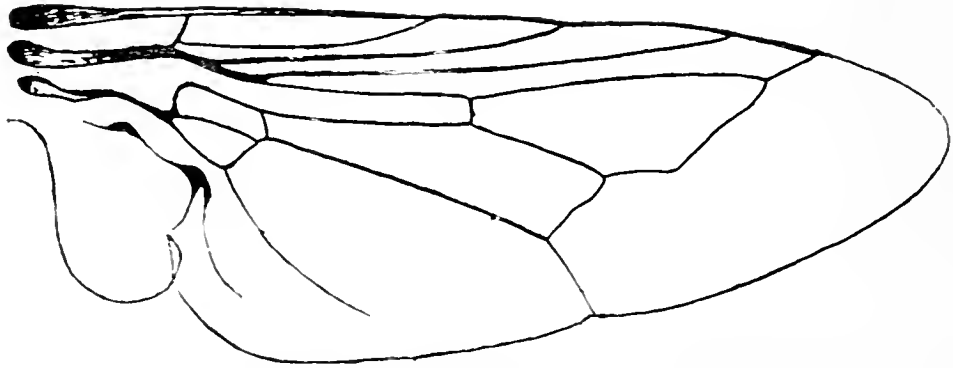


Fig. 20. — Nervation alaire de *Rhinæstrus phacochæri* R. et B. $\times 10$.

les flancs des segments suivants ces papules sont petites et plus serrées ; sur le dos des segments 2 à 5, elles deviennent très prononcées, en forme de tubercules coniques, à dent obtuse inclinée vers l'arrière et terminée par un court poil noir : vers la ligne médiane ces tubercules sont plus gros mais moins nombreux que vers les côtés où ils passent peu à peu aux papules des flancs. — La face ventrale de chaque segment est occupée au bord antérieur par un large enfoncement cupuliforme demi-circulaire, d'un brun foncé, à pilosité noire éparsée : la cupule est limitée en arrière et sur les côtés par une aire plus élevée, d'un blanc-jaunâtre, sans pilosité noire.

Pattes d'un brun noir très foncé, les tibias un peu plus pâles ; les genoux et les tarsi d'un jaune brunâtre pâle : pilosité noire. Fémurs fortement renflés en massue vers la base.

Ailes (fig. 20) faiblement enfumées dans la moitié basilaire autour des nervures. Nervures d'un jaune brunâtre pâle, plus foncées vers le milieu de l'aile : nervure transverse médiane épaissie, d'un brun noir, pourvue d'une légère saillie dans la 1^{re} cellule marginale postérieure. Nervure transverse médiane placée nettement au delà de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} nervure longitudinale sur la costale ; elle coupe la 4^e nervure longitudinale nettement au delà du milieu de la cellule discoïdale. Les deux tronçons de la transverse apicale sont inégaux, le tronçon terminal relevé ayant à peu près deux fois la longueur du tronçon basal.

Longueur : 9,5 mm.

♂. Ne diffère de la ♀ que par la structure de la tête : les yeux sont plus développés, occupant chacun à peu près les 2/5 de la tête vue de face, à bords internes fortement convergents vers le vertex ; la bande frontale qui les sépare au vertex est relativement plus large que chez *Rh. Nivarleti* ♂.

Longueur : 10 mm.

Larves au 3^e stade (fig. 21). — Par leur aspect général elles ressemblent à celles des autres *Rhinæstrus* : Leur contour est elliptique, inégalement rétréci aux deux extrémités, plus étroit en avant qu'en arrière ; les plus grandes mesurent 16 mm. de

long et 6,5 mm. de plus grande largeur. La face dorsale convexe est en grande partie d'un brun sale foncé, la face ventrale plane est de couleur jaune paille.

1. Champs intermédiaires. — On en découvre 7 à la face dorsale entre les 4^e et 11^e anneaux, le dernier très peu marqué. A la face ventrale ils sont très réduits et plus ou moins nettement indiqués entre les 3^e et 11^e segments. Faisons remarquer ici que le nombre des champs intermédiaires nous paraît variable chez la même espèce d'Œstre et nous semble constituer un caractère spécifique de peu de valeur. A partir du 5^e anneau, les bourrelets latéraux ventraux présentent une protubérance bien marquée, plus ou moins nettement dirigée vers l'arrière, particulièrement sur le 12^e anneau; ces protubérances des bourrelets latéraux ventraux sont beaucoup plus faiblement indiquées sur les larves de *Rh. Nivarleti* et *Rh. hippopotami*. Nous n'avons pu découvrir de traces de tubercules médians sur la face ventrale.

Sur le segment anal (12^e) (fig. 22) il convient de ne pas confondre les fortes protubérances des bourrelets latéraux ventraux avec les deux renflements coniques très nets qui se trouvent, comme chez les autres *Rhinœstrus*, de chaque côté du bourrelet médian postanal.

Le segment céphalique porte les crochets buccaux courts et forts, surmontés de chaque côté par les bourrelets antennaires trapus, pourvus chacun de deux points ocellaires.

2. Spinulation. — *a.* Face dorsale. — Une des caractéristiques des larves de cette espèce est l'absence complète de spinulation dorsale. Le segment céphalique lui-même est complètement inerme, aussi bien à la face ventrale que dorsale.

b. Face ventrale. — On y trouve des aires de reptation épineuses étroites au bord antérieur des 3^e à 11^e segments. Les

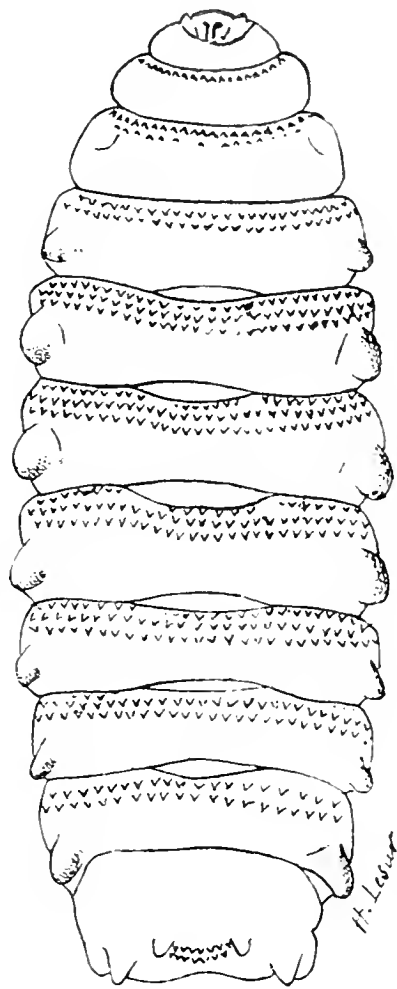


Fig. 21. — Larve au 3^e stade de *Rh. phacochoeri* R. et B., vue de la face ventrale. $\times 5$.

épines sont beaucoup plus grandes que chez *Rh. Nivarleti* et par suite beaucoup moins nombreuses ; par contre elles sont disposées très régulièrement en rangées. Sur le 3^e segment on trouve

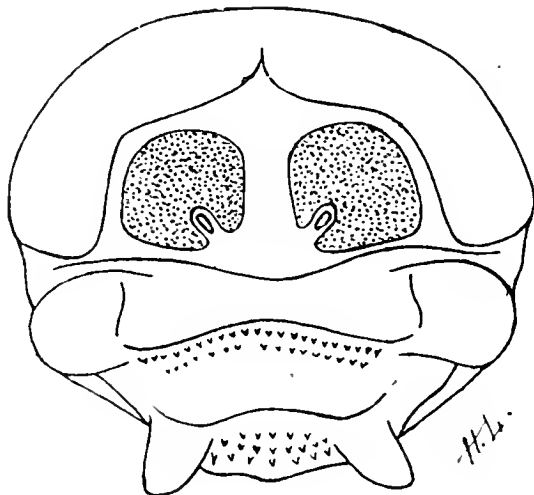


Fig. 22. — Segment anal de la larve au 3^e stade de *Rh. phacochaeri*
R. et B. $\times 10$.

une rangée simple d'épines ; sur les segments 4 à 11 elles sont sur deux rangées complètes ; les anneaux 7 à 10 montrent en outre une indication plus ou moins nette d'une 3^e rangée, souvent fort incomplète, constituée par un nombre variable de petites épines sur la ligne médiane et sur les côtés en avant de la première rangée complète.

Le segment anal (12^e) est dépourvu de spinulation au bord antérieur, ce qui distingue cette espèce de *Rh. Nivarleti*. Le bourrelet médian postanal porte sur sa face supérieure un petit groupe d'épines assez fortes ; on rencontre de plus une double rangée incomplète de petites épines sur le bourrelet médian pré-anal.

Nous n'avons pu découvrir de trace de spinulation au bord postérieur des bourrelets latéraux ventraux.

3. Stigmates. — Les orifices stigmatiques antérieurs ne sont pas extérieurement visibles.

Les plaques stigmatiques postérieures (fig. 22) sont du type *Rhinæstrus*. La cicatrice de l'orifice stigmatique du 2^e stade est incomplètement enfermée dans une encoche en forme de massue de la plaque stigmatique ; cette encoche s'ouvre par un col assez large à l'angle inféro-interne de la plaque, disposition qui se rapproche de ce qui s'observe chez *Rh. Nivarleti*.

Larves au 2^e stade. — Celles que nous avons pu étudier mesu-

rent à peu près 8 mm. de long sur 3 mm. de large ; leur coloration est d'un blanc laiteux.

1. Spinulation. — La face dorsale et le segment céphalique sont inermes.

A la face ventrale, la spinulation s'écarte sensiblement de celle des larves adultes ; les épines sont pâles, aplaties, plus ou moins squamiformes ; on en trouve au bord antérieur des segments 3 à 12 ; une simple rangée sur le 3^e ; une double rangée sur les 4^e et 5^e ; 3 rangées sur les segments 6 à 10 ; 4 rangées sur le 11^e ; enfin le 12^e anneau (segment anal), qui est inerme au 3^e stade, au bord antérieur, est au 2^e stade presque complètement couvert d'épines, qui occupent 3 rangs. On y retrouve en outre la spinulation des bourrelets postanal et préanal.

2. Plaques stigmatiques postérieures. — Elles sont très petites, mais leur forme et leur structure sont absolument analogues à ce que nous avons décrit et figuré pour *Rh. Nivarleti* à ce stade.

Pupes. — Elles sont plus petites que chez les autres espèces du genre, mesurant environ 12 mm. de long sur 3 mm. de plus grande largeur ; mais leur forme générale est la même.

Elles nous ont donné l'imago 30 jours après que les larves s'étaient enfoncées dans la terre.

Genre 4. *Gedoelstia* RODHAIN et BEQUAERT

Rev. Zoolog. Afric., II, fasc. 2, 1913, p. 173.

Géno type : *Gedoelstia cristata* RODH. et BEQ., 1913.

Caractères génériques. — *Larves au 3^e stade.* — Contour ovulaire, nettement plus rétréci vers l'extrémité antérieure, la plus grande largeur étant située vers les 7^e et 8^e segments. Corps fortement convexe à la face dorsale, sensiblement plan à la face ventrale, à coupe transversale à peu près demi-circulaire. Bourrelets antennaires largement écartés l'un de l'autre à la base, portant chacun deux points ocellaires. Dernier segment tronqué, à cavité stigmatique large et profonde ; bourrelet médian postanal court, transversal, dépourvu de protubérances coniques latérales. Anneaux dépourvus de ceintures de gros tubercules

pointus, les épines conformées comme chez *OEstrus* L. Stigmates antérieurs non visibles extérieurement. Plaques stigmatiques postérieures arrondies pentagonales, renfermant complètement le faux stigmate ; le bord rectiligne où aboutit la suture menant au faux stigmate est orienté vers la face ventrale ; la ligne suturale est par suite dorso-ventrale (Les plaques stigmatiques ont donc subi une rotation de 90° par rapport à celles d'*OEstrus*).

Imago. — Tête grosse, renflée, hémisphérique, aussi large que le thorax. Yeux plus grands chez le ♂ que chez la ♀, séparés largement sur le front dans les deux sexes, mais plus largement chez la ♀. Vertex fortement renflé au-dessus des yeux, portant à droite et à gauche des ocelles un pli élevé longitudinal. Tempes distinctes aussi bien chez le ♂ que chez la ♀. Front fortement renflé, un peu plus proéminent que la face, le passage de l'un à l'autre se faisant assez brusquement au niveau des antennes. Dépressions cupuliformes de la face renfermant les antennes, courtes, en ovale irrégulier élargi vers le bas et l'extérieur, bien délimitées, profondes et cachant les antennes presque complètement lorsqu'on voit la tête de profil ; la séparation des cupules antennaires est très complète par suite de l'existence sur la ligne médiane entre les antennes d'un large rebord aplati, atteignant en bas à peu près la moitié de la largeur d'une des cupules et qui descend sans interruption du ptilidium jusqu'au péristome. Ce caractère rapproche *Gedoclstia* du genre *Cephalopsis*, mais la forme du rebord est différente. Rudiment de la trompe conique, très court. Corps trapu, l'abdomen court et cylindrique, non aplati dorso-ventralement ni rétréci vers l'arrière. Tégument à sculpture grossière, presque dénudé, couvert de pruinosité miroitante ; chez l'unique espèce connue, les 2^e, 3^e et 4^e segments dorsaux portent une paire de crêtes dentées. Pattes courtes et grêles. Ailes à nervure costale portant dans sa moitié basilaire une série de courtes épines noires ; 3^e nervure longitudinale recourbée presque à angle aigu avant l'extrémité de la 1^{re} cellule marginale postérieure, en une courte nervure transverse qui s'arrête sur la nervure costale très près de l'extrémité de la 2^e nervure longitudinale ; la cellule cubitale se termine par suite au bord costal bien avant l'extrémité distale de la 1^{re} cellule marginale postérieure ; cette dernière est complètement fermée,

mais non pédonculée. Nervure transverse apicale sans appendice. Les nervures transverse apicale et transverse marginale sont sensiblement parallèles au bord postérieur de l'aile.

L'espèce unique de ce genre paraît un des Œstrides les plus communs d'Afrique. Nous avons décrit récemment sous le nom de *Gedoelstia paradoxa* Nob. une seconde espèce (*Bull. Soc. Path. Exot.*, VIII, 1913, p. 433), mais une étude plus approfondie de nos matériaux nous a montré que nous avons été induits en erreur. Nous avons reconnu que les mouches adultes décrites sous ce nom appartiennent à *Œstrus variolosus* Lw.; les larves par contre appartiennent par tous les caractères au genre *Gedoelstia* et les différences qu'elles présentent à la comparaison avec celles de *G. cristata* RODH. et BEQ. sont si minimes que nous les rapportons à cette dernière espèce.

Parmi les larves décrites par les auteurs il y en a deux qui se rangent indiscutablement dans le genre *Gedoelstia* et que nous considérons comme synonymes de *G. cristata* :

a. Larve n° 2 d'*Alcelaphus Cokei* de BRAUER (1897). — La larve atteint 22 mm. de long, sur 9 à 10 mm. de large au niveau du 8^e segment. De petites épines noires sur plusieurs rangs se trouvent sur les côtés de la tête, de chaque côté des bourrelets antennaires, et sur le bourrelet labial inférieur. Spinulation à la face ventrale : 1 à 2 rangées d'épines sur les segments 3 à 5 ; 3 rangées sur les segments 6 à 8 ; 2 rangées, rarement 3, sur les segments 9 à 12. Les plaques stimagtiques postérieures sont tournées de 90° par rapport à celles d'*Œstrus ovis* L.

b) Larve n° 2 de *Connachoetes albojubatus* de SJÖSTEDT (1910). — L'auteur la rapproche de la larve n° 2 de BRAUER. Longueur : 24 mm.; largeur : 6 à 7 mm. Plusieurs rangées de petites épines à pointe noire autour des antennes et sous les crochets buccaux. Spinulation de la face ventrale un peu variable ; les anneaux 3 à 5 portent 1 à 2 rangées d'épines : les anneaux 6 à 11 de 3 à 4 rangées ; le 12^e souvent 2 rangées.

BRAUER (*Denkschr. Ak. Wien.*, Bd. 64, 1897, p. 261) rapproche sa larve n° 4 d'*Antilope* Sp. de sa larve n° 2, par suite de la spinulation analogue du segment céphalique et de la face ventrale. Mais il dit expressément : « Die Stigmenplatten sind mit dem Innenrande gegeneinander gestellt und die falsche öffnung-

liegt diesem näher, und hier zeigt sich auch der Einschnitt », ce qui évidemment écarte ces larves de *Gedoelstia*.

1. *Gedoelstia cristata* RODHAIN et BEQUAERT (larve et imago ♀ ♂).
Rev. Zoolog. Afric., II, fasc. 2, 1913, p. 176.

Syn. : Larves n° 2 d'*Alcelaphus Cokei* de BRAUER, *Denkschr. math. naturw. Cl. K. Ak. Wiss. Wien.*, LXIV, 1897. p. 260.

Larve n° 2 de *Connochoetes albojubatus* THOS. de SJÖSTEDT, *Wiss. Ergebn. Schwed. Zool. Exped. Kilimandjaro* (1905-1906), Bd II, Abth. 10, 2. 1908, p. 20.

Gedoelstia paradoxa RODH. et BEQ. (larve), *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, n° 7, juillet 1915, p. 453 (imago exclus).

Gedoelstia cristata E. ROUBAUD (larve et imago), *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 1914, p. 214. — *Et. Faune parasit. Afr. occ. franç.*, fasc. 1, 1914, p. 192, Tab. IV, fig. 7 et 7¹.

Larves dans les sinus des os du crâne de diverses Antilopes : *Bubalis Lichtensteini* PET. (Katanga), *B. Cokei* GÜNTHER. (Afrique orientale), *B. major* BLYTH. (Haut-Sénégal-Niger, Haute-Côte d'Ivoire), *B. lelwel jacksoni* THOM. (Ouellé, dans la savane boisée des rives de la Doungou, vers 29°-30° long. E.); *Connochoetes albojubatus* THOS. (Kilimandjaro); *Cobus* sp. (? *defassa* RÜPP.) (Haute-Côte d'Ivoire); *Damaliscus korrigum jimela* MATSCH. (Kivou : plaine de Kabare au sud du lac Albert-Edouard). — Steppes et savanes de l'Afrique équatoriale (du Soudan sénégalais au Kilimandjaro et au Katanga).

Imago ♀ ♂. — D'un brun foncé : la tête couverte en grande partie de pruinosité argentée ; thorax à nombreuses taches miroitantes dorées ; abdomen à reflets chatoyants d'un noir velouté et blanc argenté, l'extrémité complètement gris argenté : à la base des crêtes dorsales on trouve en outre des reflets miroitants dorés.

♀. Tête : Yeux petits, occupant chacun à peu près le tiers de la largeur de la tête vue de face, à bords supéro-internes convergeant légèrement du vertex vers le ptilidium, à bords inféro-internes divergeant très fortement vers les tempes : la direction du bord supéro-interne et celle du bord inféro-interne forment entre elles un angle d'à peu près 90°, qui est largement arrondi au niveau de la fente du ptilidium. Vertex portant derrière les ocelles une dépression elliptique plane, légèrement déclive vers la nuque, couverte d'un duvet velouté noir : de part et d'autre des ocelles, le vertex est d'un brun pâle et y porte dans le tiers rapproché de l'ocelle latéral un fort pli en zig-zag longitudinal, puis tout près du bord supéro-interne de l'œil un deuxième pli très faible ; la crête de ces plis présente des reflets argentés. Front muni en son milieu d'une aire longitudinale limitée de

part et d'autre par un rebord élevé, et qui occupe à peu près le tiers de la largeur de la bande frontale au niveau du ptilidium ; elle se rétrécit vers le haut jusque vers son tiers supérieur, puis s'élargit de nouveau pour atteindre au vertex à peu près la même largeur qu'au dessus du ptilidium ; cette aire longitudinale se termine sur le vertex par une profonde échancrure triangulaire, à l'intérieur de laquelle est placé l'ocelle impair ; elle est plane au dessus du ptilidium, très faiblement enfoncée en gouttière vers son tiers postérieur, d'un brun foncé presque noir sans taches miroitantes et couverte de nombreuses fines stries longitudinales confluentes. Ptilidium, rebord médian séparant les antennes, pourtour relevé des cupules antennaires et bande médiane de la face descendant des antennes jusqu'au tour des pièces buccales, d'un blanc jaunâtre sale, sans reflets argentés. Le reste du front, les joues et les tempes (en dessous et en arrière des yeux) d'un brun foncé ; le reste de la face d'un blanc sale ; mais sur toutes ces parties la coloration du tégument est à peu près complètement cachée par un revêtement de pruinosité blanc argenté. Autour des yeux on trouve une série de grosses taches, irrégulièrement délimitées, où la pruinosité argentée est moins développée et laisse percer la couleur foncière brune ; ces taches sont au nombre de six au bord interne (sur le front et les joues), au nombre de quatre au bord externe (sur les tempes, ces dernières les mieux visibles). Nuque d'un brun foncé, couverte de pruinosité miroitante dorée, sauf derrière le vertex où se trouve une large tache veloutée noire en connexion avec la tache noire du vertex. Antennes à deux articles basaux d'un brun jaunâtre ; le dernier article d'un brun foncé, presque noir, à soie dorsale noire dans la majeure partie du renflement basal, d'un blanc sale dans sa portion terminale (Pl. I, fig. 4).

Thorax à tégument d'un brun foncé presque noir, cette coloration foncière à peu près complètement cachée par un revêtement dense de pruinosité à reflets chatoyants dorés ; la couleur du tégument n'apparaît que sous forme de taches luisantes dorsales, lisses et noires, disposées comme suit : 1^o une paire de minces bandes médianes antérieures, partant du bord antérieur où elles sont très rapprochées, rétrécies et fortement divergentes vers l'arrière où elles se terminent en pointe mousse bien avant la suture transverse dorsale ; 2^o à peu près à égale distance du bord latéral du thorax et des deux bandes médianes divergentes, de part et d'autre une petite tache triangulaire à sommet dirigé vers la tête, un peu avant la suture transverse ; 3^o deux petites taches carrées en arrière de la suture dorsale, dans le prolongement des deux bandes médianes antérieures. Le thorax proprement dit ne porte à sa face dorsale qu'un très petit nombre de papules, peu élevées et localisées dans sa moitié postérieure ; on n'y observe pas d'autre sculpture. Par contre, l'écusson est irrégulièrement plissé-rugueux et porte d'assez nombreuses papules noires disposées en deux groupes, de part et d'autre de la ligne médiane. Sur les côtés, la face dorsale antérieure du thorax se prolonge en un petit tubercule proéminent, arrondi, placé devant la base de l'aile. Face ventrale du thorax à pruinosité dorée et couverte, en outre, de nombreux poils soyeux d'un brun doré.

Abdomen d'un brun noir très foncé, la coloration du tégument à peu près complètement cachée par la pruinosité. Face dorsale : 1^{er} segment entièrement revêtu d'une pruinosité épaisse d'un blanc argenté ; segments 2 et 3 sur les côtés à reflets chatoyants noir velouté et blanc d'argent ; sur la ligne médiane se trouvent de nombreuses taches miroitantes dorées autour de la base des crêtes ; segments 4 et 5 entièrement blanc d'argent, sauf au

milieu du bord antérieur du 4^e, où la base des crêtes est dorée. Les 2^e, 3^e et 4^e segments portent sur la ligne médiane une paire de crêtes saillantes dirigées longitudinalement et légèrement obliques vers l'arrière, ornées de dents aiguës, en scie, rétrocurvées, noires et se terminant en un poil noir très court, au nombre de 3 ou 4 par crête ; les crêtes des segments 2 et 3 sont très fortes, celles du 4^e beaucoup plus faibles. En fait de sculpture on ne trouve en outre que quelques papules noires minuscules au bord postérieur des segments 2 et 3. — Face ventrale dépourvue de sculpture, couverte d'une pruinosité d'un gris cendré uniforme, interrompue sur les côtés par des taches irrégulières d'un noir velouté.

Pattes d'un brun noir dans leur ensemble, à taches d'un roux clair à la face inférieure des hanches et des trochanters, à l'extrémité distale et le long du bord inférieur des fémurs, sur la face externe et interne des tibias ;

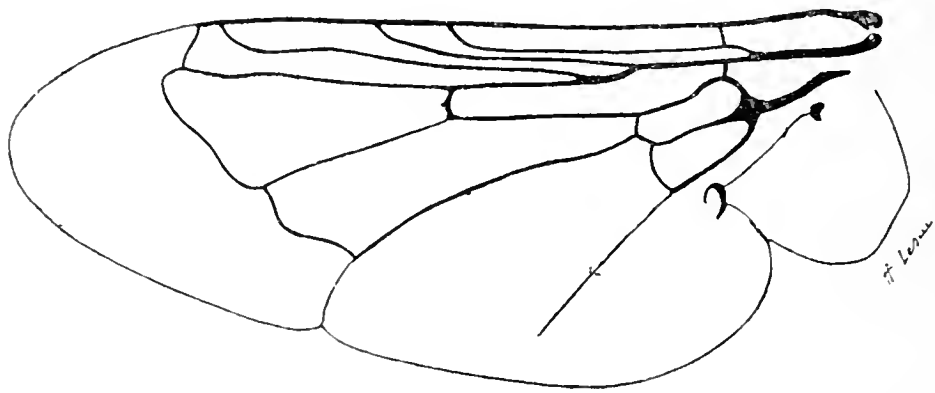


Fig. 23. — Nervation alaire de *Gedoelstia cristata* R. et B. $\times 7$.

tarses d'un blanc jaunâtre sale, à mince anneau d'un brun noirâtre à l'extrémité des 4 premiers articles (tarses annelés) ; crochets des tarses d'un jaune sale à la base, d'un brun foncé à l'extrémité. Fémurs nettement renflés, ceux des pattes postérieures à épaissement basal distinct à la face supérieure. Pilosité des pattes assez longue, d'un roux doré.

Ailes (fig. 23) enfumées légèrement, d'un brun jaunâtre pâle de la base jusqu'aux nervures transverses marginale et apicale : au delà, le bord terminal est hyalin. Nervures d'un brun roux pâle, à épaisissements noirs sur la base des nervures longitudinales et sur la transverse médiane. Cuillerons blancs. Balanciers d'un blanc jaunâtre sale. Nervure transverse apicale recourbée très près de l'extrémité de la cellule discoïdale, à tronçon basal très court ; nervure transverse médiane placée à peu près vis-à-vis de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} n. longitudinale sur la costale, coupant par suite la 4^e n. longitudinale à peu près au milieu de la cellule discoïdale : 1^{re} cellule marginale postérieure environ 2 1/2 fois et cellule discoïdale environ 3 1/2 fois aussi longue que large.

Longueur : 14 à 15 mm.

♂. Ne diffère de la ♀ que par les yeux qui sont plus grands, occupant chacun à peu près les 3/8 de la largeur de la tête vue de face, et à bords supéro-internes divergeant du vertex vers les joues.

La sculpture et la coloration comme chez la ♀.

Longueur : 15 mm.

Larves trouvées chez Bubalis Lichtensteini au Katanga.

Larves au 3^e stade. — Longueur : 20 mm. ; plus grande largeur : 8 mm. Le contour est ovale, à extrémité antérieure rétrécie. Le segment céphalique (1 + 2) atteint 3 mm. de large ; les segments suivants vont en s'élargissant progressivement jusqu'au niveau des 7^e et 8^e anneaux, qui sont à peu près de même largeur ; plus en arrière, ils se rétrécissent de nouveau jusqu'au 12^e, qui a encore le double de la largeur du segment céphalique. Les larves, même les plus âgées, sont d'une couleur blanc sale uniforme.

1. Champs intermédiaires. — A la face dorsale on en observe sept entre les anneaux 4 à 11, mais le 1^{er} et le dernier sont très peu accusés et doivent être recherchés avec soin. A la face ventrale ils ne sont pas nettement limités : il en existe des indications difficilement visibles entre les 8^e et 9^e et les 9^e et 10^e anneaux.

A partir du 3^e segment jusqu'au 12^e, chaque anneau porte à sa face ventrale deux petits tubercules transversaux situés symétriquement de chaque côté de la ligne médiane.

2. Spinulation. — *a.* Face dorsale. — Elle est complètement inerme, aussi sur le segment céphalique en arrière des bourrelets antennaires.

b. Face ventrale. — La spinulation est dans son ensemble peu accusée et, même sur les segments où elle est la mieux développée, elle n'occupe jamais plus du tiers antérieur de l'anneau. Les épines sont toujours petites, espacées, placées en rangées lâches et irrégulières : leur base est incolore, leur pointe noire : cette dernière est dirigée vers l'arrière, les épines étant toutes fortement couchées ; celles de la rangée antérieure sont les mieux développées et couvrent partiellement les rangées suivantes.

Les anneaux 3 à 7 et 10 à 12 portent une double rangée d'épines au bord antérieur ; sur les 8^e et 9^e anneaux on peut en distinguer jusqu'à 3 rangées, mais la postérieure n'est jamais bien complète. Le dernier anneau ventral porte en outre une armature épineuse sur la face supérieure du bourrelet médian postanal ; le bourrelet médian préanal paraît complètement

inerte. Sur le segment céphalique la spinulation est bien développée à la face ventrale : on y trouve à droite et à gauche de l'atrium buccal, en dessous des bourrelets antennaires, un groupe de petites épines assez nombreuses sur 4 et même 5 rangées ; de

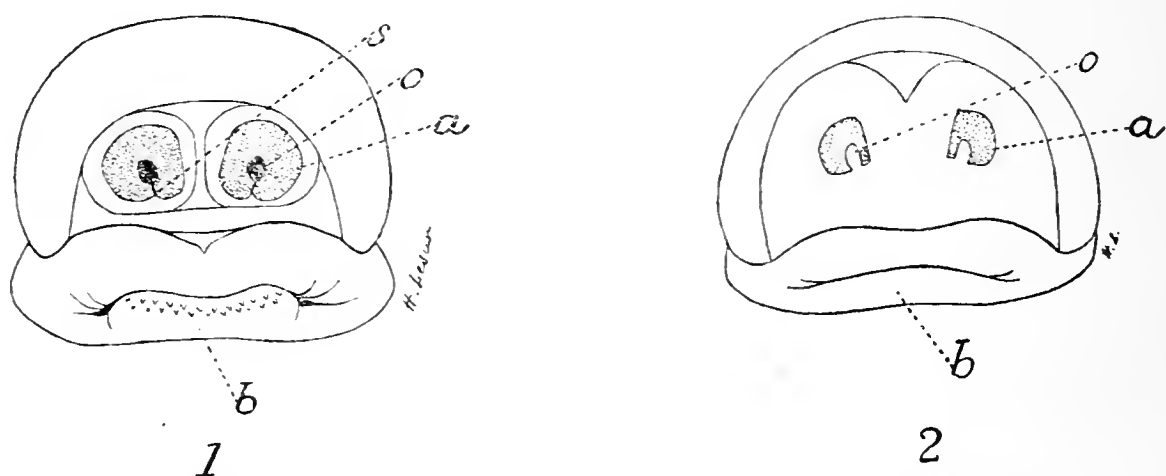


Fig. 24. — Segment anal de la larve de *Gedoelstia cristata* R. et B. — 1, au 3^e stade ; 2, au 2^e stade — a, plaque stigmatique ; o, faux-stigmatum ou cicatrice de la plaque stigmatique du stade antérieur ; s, suture unissant le faux stigmatum au bord de la plaque ; b, bourrelet médian post-anal (d'après ROUBAUD).

plus, le bourrelet labial inférieur limitant en dessous l'atrium buccal est garni de 2 ou 3 rangées d'épines.

Le bord postérieur des bourrelets latéraux ventraux ne porte aucune trace de spinulation.

3. Plaques stigmatiques (fig. 24, 1). — Nous en avons signalé plus haut les caractères particuliers. Pour le surplus, leur structure et leur forme générale est la même que chez *OEstrus*.

Larves au 2^e stade. — Les plus grandes parmi les larves que nous rapportons à ce stade, mesurent 12 mm. de long sur 3,5 mm. de plus grande largeur ; les plus petites ont 4,5 mm. de long sur 1,25 mm. de large. Leur forme générale est plus vermiforme qu'au 3^e stade ; leur tégument est d'un blanc sale uniforme.

La spinulation ventrale de ces larves ne diffère pas essentiellement de celle que nous venons de décrire pour les larves au 3^e stade ; elle se voit surtout bien chez les plus grandes. Sur le segment céphalique, on trouve déjà, mais à l'état rudimentaire, les trois groupes d'épines décrites plus haut.

Les plaques stigmatiques postérieures (fig. 24, 2 et 25) sont petites et très espacées ; leur forme s'écarte beaucoup de celle de

la larve au 3^e stade; elles sont en fer à cheval, à concavité dirigée vers la face ventrale et renfermant dans une encoche profonde

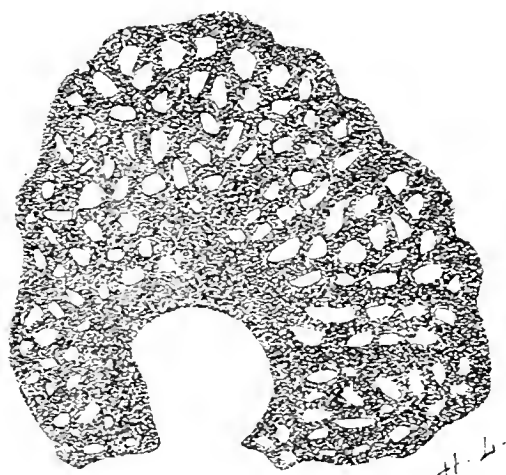


Fig. 25. — Plaque stigmatique postérieure d'une larve de *Gedoelstia cristata* au 2^e stade. \times env. 100.

le pseudo-stigmate. Cette disposition rappelle quelque peu celle qui s'observe chez les larves au 3^e stade des *Rhinœstrus*.

Pupes. — Elles ont la même forme que chez *Œstrus*. Nous avons mesuré comme longueur : 19 mm. et comme plus grande largeur : 8 à 9 mm.

Les larves qui s'étaient enfoncées dans le sol le 20 novembre nous ont donné les Mouches le 30 décembre.

Larves au 3^e stade de Bubalis lelwel jacksoni de l'Ouellé. — Ces larves mesurent en extension complète 22 à 27 mm. de long sur 6,5 à 8 mm. de plus grande largeur; elles sont donc notablement plus développées que celles que nous venons de décrire. Les différences que présentent ces larves avec celles de *Bubalis Lichtensteini*, décrites ci-dessus, sont excessivement minimes et ne justifient pas leur séparation spécifique. Nous devons abandonner complètement le « plus faible développement des bourrelets ventraux médians » et la « spinulation plus abondante du bourrelet postbuccal (à la face ventrale; jusqu'à 6 rangées d'épines) », que nous avons indiqués précédemment comme caractères distinctifs de ces larves (*Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 454); après comparaison ces différences ne nous paraissent plus appréciables.

En ce qui concerne la spinulation ventrale, il se manifeste à cet égard une variabilité assez grande. Les larves les plus âgées paraissent présenter une spinulation plus abondante des segments

ventraux 5 à 12; chacun de ceux-ci porte en général une rangée d'épines de plus que chez les larves de *Bubalis Lichtensteini*.

Les larves recueillies chez *Bubalis major* et *Cobus* sp. en Afrique occidentale et que nous avons pu examiner grâce à l'obligeance de M. ROUBAUD, ne diffèrent pas de celles de *Bubalis Lichtensteini* du Katanga. L'évolution nymphale de ces larves a duré 18 à 27 jours (ROUBAUD, *Et. faune paras. Afr. occ. fr.*, 1914, p. 193).

Dans un crâne de *Damaliscus korrigum jimela* nous avons recueilli au Kivou, une seule larve appartenant au genre *Gedoelstia*; elle est au 3^e stade et mesure 20 mm. de long sur 8 mm. de plus grande largeur. Elle présente la même spinulation que les larves de *Bubalis ielwel jacksoni* de l'Ouellé et nous la rapportons à *G. cristata*.

Genre 5. **Kirkicæstrus** RODHAIN et BEQUAERT.

Bull. Soc. Path. exot., VIII, 1915, p. 694.

Genotype **Kirkia Blanchardi** GEDOELST 1914.

SYN. *Kirkia* GEDOELST, *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 1914, p. 210.

[nec *Kirkia* POLLONERA, *Sped. Ruwenzori, Parte scientif.*, vol. I, 1909, p. 192 (Mollusca)].

Espèce type : *Kirkia Blanchardi* GEDOELST, 1914.

Caractères génériques. — *Larves au 3^e stade.* — Contour en ovale très étiré, presque elliptique, régulièrement et largement arrondi aux deux extrémités, un peu plus rétréci vers l'extrémité antérieure; les côtés des anneaux médians à peu près parallèles. Corps convexe à la face dorsale, sensiblement plan à la face ventrale. Bourrelets antennaires largement écartés à la base, pourvus chacun de trois points ocellaires. Dernier segment tronqué, à cavité stigmatique large et profonde; bourrelet médian préanal peu développé, très aplati, à face dorsale plane présentant un faible sillon transversal un peu en arrière des plaques stigmatiques; bourrelet médian postanal fortement saillant, conique, dépourvu de protubérances coniques latérales. Anneaux sans ceintures de gros tubercules pointus, mais à spinulation

abondante analogue à celle d'*OEstrus*. Stigmates antérieurs non visibles extérieurement. Plaques stigmatiques postérieures arrondies, pentagonales, renfermant complètement le faux stigmate, orientées comme chez *OEstrus* : la ligne suturale transverse relie le faux stigmate au bord interne de la plaque.

Imago. — Tête aussi large que le thorax, nettement plus large que haute vue de face, peu renflée ; sur la tête vue de profil, le front, les joues et la face sont peu proéminents, le vertex ne l'est guère ; vue d'en haut, la tête n'est pas hémisphérique, mais nettement aplatie d'avant en arrière, le front étant légèrement proéminent devant les yeux. Yeux relativement très grands, même chez la ♀, largement séparés sur le front dans les deux sexes, mais plus largement chez la ♀. Tempes distinctes aussi bien chez le ♂ que chez la ♀. La forme de la tête s'écarte beaucoup de celle d'*OEstrus* s. str. et rappelle plutôt ce qui s'observe chez *Gasterophilus*. Dépressions cupuliformes de la face renfermant les antennes confluentes, non séparées par un rebord sur la ligne médiane, mais formant une seule large cavité presque circulaire qui cache les antennes complètement sur la tête vue de profil. Rudiment de la trompe conique, très court. — Corps élancé. Abdomen nettement plus long que le thorax, légèrement aplati dorso-ventralement, rétréci et faiblement recourbé vers la face ventrale à son extrémité postérieure. Téguments dépourvus de sculpture grossière et de papules. Pilosité courte, mais abondante et serrée, couchée sur l'abdomen à la face dorsale, dépassant longuement l'extrémité postérieure. — Pattes longues et robustes. — Nervation alaire comme chez *OEstrus* s. str., mais la nervure transverse apicale est coudée près de sa base et ce coude est pourvu d'une courte nervure appendiculaire qui se dirige vers le bord marginal de l'aile sans atteindre celui-ci.

Le facies tout particulier de ces Mouches, produit e. a. par la forme de l'abdomen, la pilosité abondante et l'absence de grosse sculpture, les distingue immédiatement des autres *cestrinae* et rappelle certains *Gasterophilus* à pilosité courte, tel *G. asininus* BRAUER.

GEDOELST en 1914 (*loc. cit.*) a fondé le genre *Kirkia* pour la « larve de KIRK » de *Bubalis Lichtensteini* décrite par BLANCHARD en 1893 et des larves rencontrées chez les Bubales en Afrique

occidentale. L'auteur admet qu'il s'agit de deux espèces différentes ; malheureusement il n'en a pas indiqué les caractères particuliers ; il nous apprend seulement que les larves de l'Afrique occidentale, pour lesquelles il propose le nom de *K. Surcoufi*, diffèrent principalement par une spinulation plus abondante de la larve de KIRK, qu'il nomme *K. Blanchardi*. Il nous paraît plus probable qu'il s'agit d'une seule et même espèce.

Dans la diagnose générique du stade larvaire, nous avons négligé complètement la spinulation, qui n'a pas pour nous la valeur qu'on y attache généralement pour la caractéristique des genres. GEDOELST cite parmi les caractères de son genre *Kirkia* (*Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 1914, p. 211) : « Bourrelets parabuccaux inermes ; spinulation exclusivement ventrale consistant en rangées d'épines disposées au bord antérieur des anneaux 3 à 12 et en petits groupes linéaires composés généralement de 4 à 6 épines, disposés latéralement au bord postérieur des anneaux 5 à 11 ».

Chez les 2 espèces qui nous sont connues en nature, *K. Surcoufi* GED. et *K. minutus* RODH. et BEQ., le segment céphalique offre à la face ventrale un groupe d'épines très petites, mais pourtant bien nettes sur le bourrelet postbuccal (en dessous de l'atrium buccal) ; nous n'en avons pas trouvé sur les côtés de la bouche, à la base des antennes. Nous avons retrouvé la même disposition chez les larves de l'Afrique occidentale qui ont servi à Gedoelst pour fonder l'espèce *K. Surcoufi*. — Il n'y a aucune raison de croire qu'il en soit autrement chez *K. Blanchardi*, quoique BLANCHARD n'y fasse pas allusion dans sa description de la « larve de KIRK ». Cette faible spinulation peut échapper aisément à l'observation.

Chez toutes les espèces connues jusqu'ici du genre *Kirkiæstrus*, la spinulation est exclusivement ventrale. Mais tandis que chez *K. Surcoufi* GED. et *K. Blanchardi* GED. (qui sont probablement synonymes) il existe des épines au bord postérieur des bourrelets latéraux, cette spinulation fait défaut chez une espèce récemment décrite, *K. minutus* RODH. et BEQ. ; cette dernière appartient pourtant par tous ses autres caractères larvaires et par ceux de l'imago, au genre *Kirkiæstrus* (v. plus loin).

Les deux espèces connues à l'état adulte se distinguent comme suit :

A. Espèce plus grande : 12,5 à 14 mm. — 3^e nervure longitudinale recourbée en angle droit avant son extrémité : la cellule cubitale se terminant vis-à-vis de la 1^{re} cellule marginale postérieure : pruinosité chatoyante très vive et d'un jaune doré sur la moitié antérieure de l'abdomen, d'un blanc grisâtre en arrière : coloration foncière de l'abdomen chez la ♀ d'un brun noir, les bords postérieurs des 3 segments basaux roux ; chez le ♂ d'un brun noir, avec de larges taches latérales d'un brun acajou qui occupent presque la totalité des 2 segments basaux. Pattes entièrement d'un roux vif.

1. *K. Surcoufi* GED.

B. Espèce plus petite : 11,5 mm. — 3^e nervure longitudinale droite à l'extrémité, la cellule cubitale se terminant au-delà de la 1^{re} cellule marginale postérieure ; pruinosité grisâtre, avec de faibles taches argentées miroitantes ; coloration foncière de l'abdomen chez la ♀ d'un brun noir, avec de larges taches d'un jaune brunâtre sur les 4 segments basaux. Pattes d'un brun acajou, les fémurs et tibias partiellement noirs (♂ inconnu).

2. *K. minutus* RODH. et BEQ.

1. *Kirkicæstrus Surcoufi* (GEDOELST).

Syn. *Kirkia Surcoufi* GEDOELST (larve), *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 1914, p. 212 (sine descript.) — E. ROUBAUD (larve), *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 1914, p. 245 ; *Et. Faune parasit. Afr. occ. Franç.* fasc. 4, 1914, p. 194, fig. 55 56.

Kirkia sp. (? *Blanchardi*) (larve et imago ♀ ♂) RODHAIN et BEQUAERT, *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 454.

Kirkicæstrus Surcoufi RODH. et BEQ., *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 694.

Larves dans les sinus des os du crâne de *Bubalis major* BLYTH. (Haut-Sénégal-Niger, Haute Côte d'Ivoire), *Cobus* sp. (? *defassa* RÜPP.) (Haute Côte d'Ivoire), *Bubalis lelwel jacksoni* THOM. (Ouélé, sur les rives de la Doungou). Steppes et savanes de l'Afrique équatoriale.

Imago. ♀. — Tête arrondie, à peu près d'un tiers plus large que haute vue de face, ce qui est dû au faible développement de la face en dessous des yeux. Yeux grands, très largement séparés sur le front, à bords internes presque parallèles ; le front occupe au vertex plus du tiers de la largeur de la tête vue de face. Face en dessous des yeux très courte, atteignant seulement le tiers du grand diamètre oculaire sur la tête vue de profil. Téguements de la tête d'un brun acajou, la face en dessous des joues et une large tache en arrière des ocelles d'un jaune brunâtre ; la coloration est en majeure partie cachée par une pruinosité argentée passant au jaune doré sur la bande frontale. Aire médiane du front longue et étroite, presque plane, non limitée par des rebords, d'un brun foncé, sans pruinosité, avec un petit nombre de stries longitudinales peu prononcées, à bords latéraux

parallèles, s'élargissant graduellement au niveau du ptilidium et se bifurquant en courtes branches d'Y autour des ocelles. Le reste du front, les joues, les tempes et la nuque sans grosse sculpture ni papules, les téguments très finement rugueux, presque mats. La face en dessous des yeux presque lisse, faiblement luisante. Tempes nettement développées, à bords parallèles. Pilosité courte et assez abondante, surtout sur le front, où elle est d'un brun foncé. Antennes entièrement d'un jaune brunâtre, y compris la soie dorsale; le 3^e article allongé, plus long que large. Rudiment de la trompe et palpes d'un jaune brunâtre.

Thorax : Tégument d'un brun foncé, presque noir; les bosses humérales, une tache au bord supérieur des sternopleures, une bande transverse avant la suture préscutellaire (prolongée en avant par une large strie au-dessus de la base de chaque aile jusque contre la suture transverse dorsale et par 3 amorces plus courtes sur le milieu du dorsulum) et une mince strie transverse avant la suture transverse dorsale, d'un jaune brunâtre (ces dessins pâles irréguliers et mal délimités). Tégument très finement rugueux, complètement dépourvu de papules. Sur le dorsulum la couleur foncière est cachée par une faible pruinosité jaune dorée. Scutellum d'un jaune brunâtre clair, sans papules. Thorax et scutellum à pilosité assez dense, d'un jaune doré; à la face ventrale et au bord postérieur du scutellum, les poils sont plus fournis et plus longs.

Abdomen à tégument d'un brun foncé presque noir; le bord postérieur des 3 segments basaux étroitement bordé de brun roux clair; la couleur foncière est presque totalement cachée par une pruinosité jaune dorée et très vive sur les deux segments basaux et la partie antérieure du 3^e segment, blanche grisâtre sur la partie postérieure de l'abdomen. Tégument uniformément et finement rugueux, mat, dépourvu de papules. Pilosité fournie: sur les 3 segments basaux elle est d'un jaune doré, courte et apprimée; sur le 4^e segment elle est plus longue, relevée, d'un brun noir.

Pattes longues et robustes, entièrement d'un jaune roussâtre clair, à pilosité courte, éparse, d'un jaune doré. Fémurs nettement renflés, ceux des pattes postérieures légèrement courbés à la face interne.

Ailes (fig 26) larges et courtes, ne dépassant guère l'extrémité postérieure de l'abdomen, faiblement teintées de jaune, les nervures d'un jaune brunâtre clair. La 3^e nervure longitudinale se recourbe à peu près à angle droit à l'extrémité distale de la 1^{re} cellule marginale postérieure, qui se termine ainsi vis-à-vis de l'extrémité de la cellule cubitale. La transverse apicale présente un tronçon basal très court, n'atteignant pas le quart de la longueur du tronçon relevé et qui se prolonge en une courte nervure appendiculaire vers l'extérieur; au niveau de l'appendice, la transverse apicale se relève presque à angle droit. 1^{re} cellule marginale postérieure un peu plus de 3 fois aussi longue que large. Nervure transverse médiane non épaissie, relativement longue un peu oblique, placée vis-à-vis ou un peu au-delà de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} nervure longitudinale sur la costale; il en résulte qu'elle coupe la 4^e nervure longitudinale nettement au-delà du milieu de la cellule discoïdale. Nervure transverse marginale brusquement coudée à angle avant son milieu.

Longueur : 13,5 à 14 mm.

♂. Yeux relativement plus grands que chez la ♀, à bords internes fortement convergents des joues au vertex; le front occupe au vertex environ le cinquième de la largeur de la tête vue de face. Tempes bien développées, très légèrement rétrécies vers le haut. — Sur le thorax les dessins jaune

brunâtre sont souvent moins développés et plus indistincts que chez la ♀. — Abdomen à coloration des téguments différant notablement de celle de la ♀ : Les 2 segments basaux sont presque entièrement d'un brun acajou, passant à quelques taches mal délimitées d'un brun noir sur la

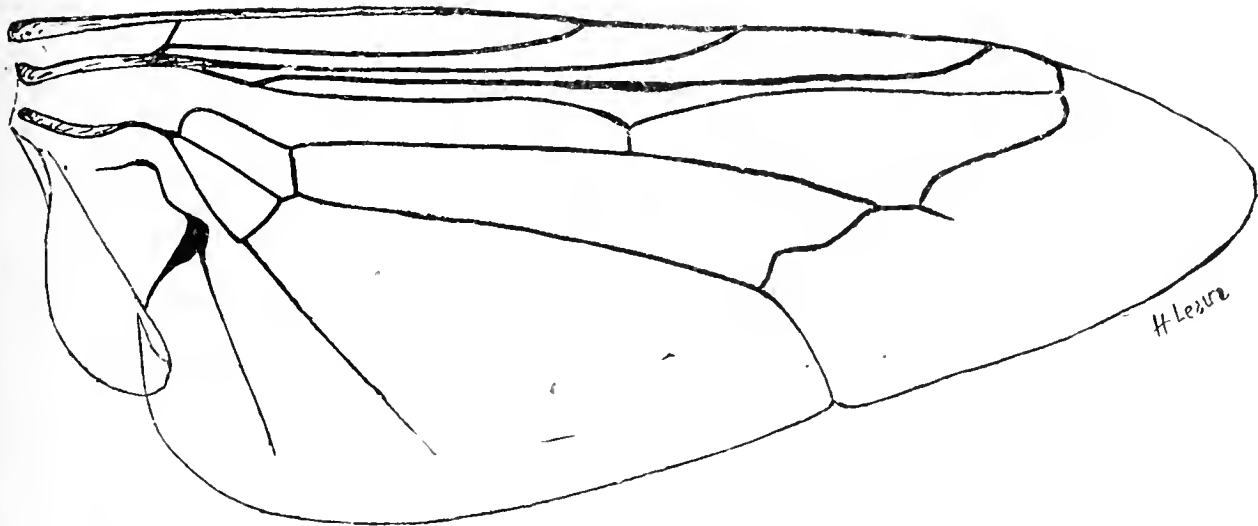


Fig. 26. — Nervation alaire de *Kirkiaestrus Surcoufi* GED. $\times 10$.

ligne médiane du dos ; le 3^e segment est brun noir avec 2 larges taches latérales brun acajou au bord antérieur, les deux teintes mal délimitées et se fusionnant graduellement ; les segments suivants d'un brun noir. Le tout est caché par la pruinosité comme chez la ♀. — Ailes un peu plus enfumées le long des nervures longitudinales. — Le reste comme chez la ♀.

Longueur : 12,5 à 13 mm.

Larves trouvées chez Bubalis lelweljacksoni dans l'Ouellé.

Larves au 3^e stade (fig. 27). — Longueur en extension complète : 30 mm.; plus grande largeur : 9 mm. Couleur jaune paille, allant jusqu'au brun sale sur les derniers segments ; à l'état vivant, la face dorsale est souvent ornée de quatre séries linéaires de taches brunes sombres ; au niveau des deux derniers segments, ces taches se fondent pour recouvrir toute la surface dorsale ; on pourrait les considérer à première vue comme produites par une pigmentation spéciale de la cuticule ; mais nous croyons qu'elles sont formées en réalité par un dépôt de matières étrangères dans les petites dépressions que présente le tégument ; des taches analogues se retrouvent sur la face ventrale et sur l'aire stigmatique ; elles s'effacent souvent complètement par la conservation dans l'alcool, les substances adhérentes se lavant mécaniquement par les mouvements du liquide conserva-

teur. En général ce sont les parasites adultes qui sont ainsi le plus fortement tachetés.

1. Champs intermédiaires. — A la face dorsale ils sont complètement absents; ils sont très réduits à la face ventrale, au nombre de 6, s'étendant entre les anneaux 5 à 11. Nous n'avons pas trouvé d'indication de bourrelets médians à la face ventrale.

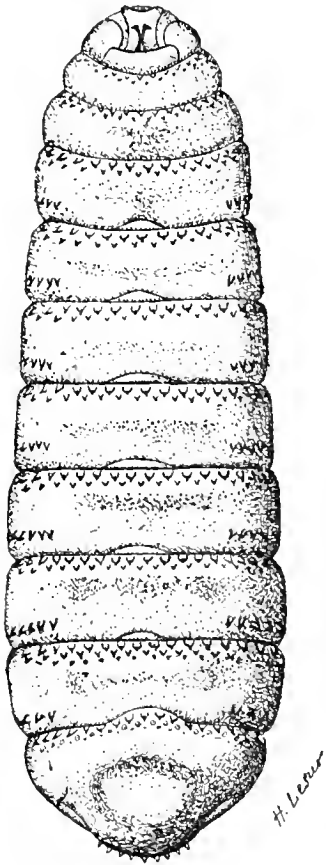


Fig. 27. — Larve au 3^e stade de *Kirkiæstrus Suroufi* GED., vue de la face ventrale. $\times 4$ (d'après ROUBAUD).

2. Spinulation. — a) *Face dorsale.* — Complètement inerme, aussi sur le segment céphalique.

b) *Face ventrale.* — Sur le segment céphalique, le bourrelet postbuccal porte un groupe restreint de très petites épines sur 2 à 4 rangs.

Sur le reste de la face ventrale, la spinulation est forte; les épines se touchent par leur large base incolore; leur pointe, légèrement redressée, est d'un brun noir. On trouve au bord antérieur des segments 4 à 12 une double rangée complète de fortes épines; parfois il y existe une faible indication d'une 3^e rangée, d'ailleurs toujours incomplète, d'épines beaucoup plus petites. Le 3^e segment ne porte généralement qu'une rangée complète et des traces d'une deuxième. En outre on trouve sur les segments 3 à 11, latéralement près du

bord postérieur (sur le bord postérieur des bourrelets latéraux ventraux) un petit groupe linéaire de fortes épines coniques dont le nombre varie de 2 à 7. Le bourrelet médian postanal est garni sur sa face supérieure de fortes épines coniques à pointe crochue, en 2 ou 3 rangées irrégulières. La face supérieure du bourrelet préanal est densément couverte de très petites épines incolores formant une véritable râpe.

3. Les plaques stigmatiques postérieures (fig. 28, 1) n'offrent aucune particularité (v. la diagnose générique).

Le 2^e stade larvaire ne nous est pas connu.

Pupes (fig. 29). — Leur forme générale est la même que chez les autres *OEstrinae*; la face dorsale est très fortement bombée

dans sa moitié postérieure. Longueur : 19 mm. ; largeur : 9 mm. ; épaisseur : 8,5 mm.

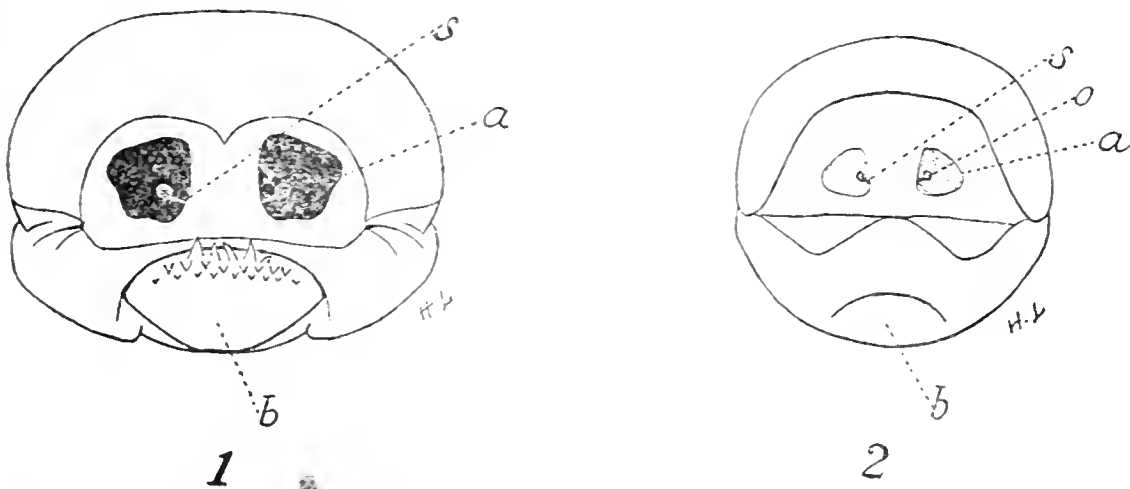


Fig. 28. — Segment anal de la larve de *Kirkiæstrus Surcoufi*. — 1, au 3^e stade : 2, au 2^e stade. — a. plaque stigmatique ; o. cicatrice de la plaque stigmatique du stade antérieur ; s. suture unissant la cicatrice au bord de la plaque ; b. bourrelet médian postanal (d'après ROUBAUD).

Nous devons à l'obligeance de M. ROUBAUD d'avoir pu examiner les larves de l'Afrique occidentale (de *Bubalis major* et de *Cobus*

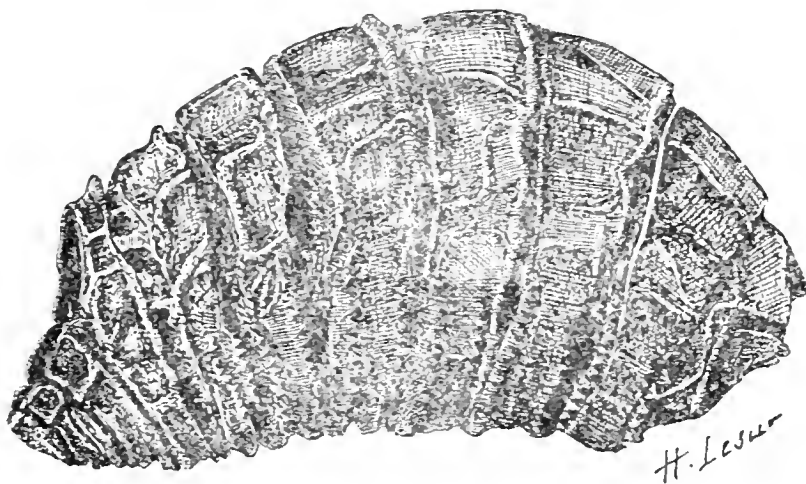


Fig. 29. — Pupa de *Kirkiæstrus Surcoufi*. \times env. 3.

sp.) qui ont été dénommées *K. Surcoufi* par GEDOELST. Un examen comparatif minutieux ne nous a pas permis de découvrir de différences entre ces larves et celles de l'Ouellé décrites ci-dessus. Ces matériaux de l'Afrique occidentale renferment aussi des exemplaires au 2^e stade. ROUBAUD écrit à leur propos (*Bull. Soc. Path. erot.*, VII, 1914, p. 215) : « A ce stade la larve ne diffère guère que par ses dimensions de la larve au stade III. Les stigmates postérieurs (fig. 28, 2), semblables à ceux des larves d'*Œstrus* au 3^e stade, sont pleins, non échancrés,

à bord interne parallèle, la suture atteignant le faux stigmate obliquement vers son quart inférieur; la spinulation en petits groupes linéaires latéralement situés au bord postérieur des anneaux 3 à 11, est également visible. Comme au 3^e stade, ces larves se différencient tout de suite de celles des larves d'*Æstrus*, par un bourrelet médian postanal simple, fortement saillant, hérissé d'épines en plusieurs lignes, et dépourvu de renflements coniques latéraux. »

GEDOELST (*Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 1914, p. 210) rapporte aussi à *K. Surcoufi* des larves recueillies dans les sinus d'un Bubale, dans la région du Chari, par le Dr J. DECORSE.

2. *Kirkicæstrus Blanchardi* (GEDOELST).

Syn. : Larve de KIRK. de *Boselephas Lichtensteini* de BLANCHARD. *Bull. Séances Soc. entom. France*, 1893 p. 132, fig. 5. BRAUER, *Denkschr., math. naturw. Cl. K. Ak. Wiss. Wien.*, LXIV, 1897, p. 261 (l'auteur la rapproche mais à tort de sa larve n° 1 de *Bubalis cokei*, qui est certainement un *Æstrus* s. str.; voir p. 112).

Kirkia Blanchardi GEDOELST (larve), *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 1914, p. 211 (sine descript.).

Larves dans les sinus frontaux de *Bubalis Lichtensteini* PET. au Zambèze. — Imago inconnu.

Voici un résumé de la description de Blanchard : Longueur : 20 à 22 mm.; largeur : 6 à 7 mm. Aspect et structure très particuliers. Chacun des anneaux 3 à 12 est comme formé de 2 parties soudées l'une à l'autre sur la ligne latérale, par une suture ondulée : l'arceau dorsal est bosselé, lisse et totalement dépourvu de spinulation; l'arceau ventral est aplati et porte des épines en rétroversion : au bord antérieur des anneaux 3 à 6, une rangée; au bord antérieur des anneaux 7 à 11, deux rangées, mais la 2^e rangée est incomplète sur le 7^e segment; le 12^e anneau porte une rangée marginale antérieure. Sur les anneaux 5 à 11, « à peu de distance du bord postérieur, on observe en outre deux petites rangées symétriques, l'une à droite, l'autre à gauche, partant du bord latéral et s'arrêtant à peu de distance de celui-ci; chacune d'elles ne comprend pas plus de 4 à 6 épines. Sur les côtés du 12^e segment se voit une large échancrure qui divise

l'anneau en une portion dorsale arrondie et mamelonnée et une portion ventrale plus mince et se prolongeant quelque peu en arrière. Le bord postérieur de la portion ventrale est arrondi et armé d'une rangée de 8 épines ; une autre rangée semblable se voit à la face postérieure ou dorsale de cette portion ventrale. Vue de face, l'extrémité postérieure est largement béante et laisse voir deux grandes plaques stigmatiques dont la structure n'a pas été suffisamment élucidée.

Il nous paraît extrêmement probable que ces larves appartiennent à la même espèce que *K. Surcoufi* GED. ; si cette hypothèse se vérifie, le nom de *Kirkicæstrus Blanchardi* GED. aura la priorité et *K. Surcoufi* GED. passera en synonymie.

3. *Kirkicæstrus minutus* RODH. et BEQ. ♀.

Syn. : *Kirkia minuta* RODHAIN et BEQUAERT (larve et imago ♀), *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 456.

Kirkicæstrus minutus RODH. et BEQ., *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, 1915, p. 694.

Larves dans les sinus des os du crâne de *Bubalis leluwel jacksoni* THOM. (Ouélé, sur les rives de la Doungou) et de *Damaliscus korrigum jimela* MATSCH. (Kivou : plaine de Kabare, au sud du lac Albert Edouard). — Steppes de l'Afrique équatoriale (Congo boréo-oriental, région des Grands Lacs).

Imago ♀. — Tête arrondie, nettement plus large que haute vue de face (ce qui est pourtant moins prononcé que chez *K. Surcoufi*). Yeux plus petits que chez *K. Surcoufi*, très largement séparés sur le front, à bords internes presque parallèles ; le front occupe au vertex à peu près la moitié de la largeur de la tête vue de face. Face en dessous des yeux plus longue que chez *K. Surcoufi*, atteignant sur la tête vue de profil environ la moitié du grand diamètre oculaire. Tégument de la tête d'un brun acajou, d'un brun jaunâtre sombre sur la face en dessous des joues, plus foncé passant au brun noir sur les tempes, la coloration en majeure partie cachée par une pruinosité grisâtre ou jaune dorée. — Ocelles placés sur une légère élévation triangulaire du vertex. Aire longitudinale médiane du front étroite : dans sa moitié supérieure (en dessous des ocelles) elle est plane et mal délimitée, couverte de la même fine sculpture que les côtés du front ; dans sa moitié inférieure (au-dessus du ptilidium), elle est légèrement élargie et enfoncée en faible gouttière rebordée, très irrégulièrement striée longitudinalement. Le reste du front, les joues, les tempes et la nuque très finement rugueux, sans grosse sculpture ni papules ; la face en dessous des joues presque lisse.

Pilosité courte et assez abondante, d'un brun foncé sur le front, d'un jaune doré ailleurs. Rudiment de la trompe d'un brun jaunâtre; palpes noirs. Antennes d'un brun acajou jaunâtre, la soie dorsale concolore, l'extrémité supérieure du 3^e article plus foncé; le 3^e article est un peu plus long que large, mais beaucoup moins allongé que chez *K. Surcoufi*.

Thorax d'un brun noir, avec des taches et bandes irrégulières et mal délimitées d'un brun acajou; les callus huméraux jaunes brunâtres. Les téguments sont finement rugueux, sans papules. Scutellum d'un brun acajou, avec la même fine sculpture que le dorsulum. Thorax et scutellum à pilosité assez dense, plus longue à la face ventrale et au bord postérieur du scutellum, plus sombre sur le dorsulum; pruinose grisâtre, faiblement argentée.

Abdomen d'un brun foncé presque noir; la face dorsale et les flancs avec de larges taches d'un jaune brunâtre qui forment sur les 4 segments basaux des bandes transversales interrompues sur la ligne médiane du dos. Sur le 1^{er} segment, ces taches, relativement étroites et très largement séparées au milieu, sont placées sur les côtés du dos et sur les flancs un peu en avant du bord postérieur. Sur les segments 2 et 3 les bandes claires occupent

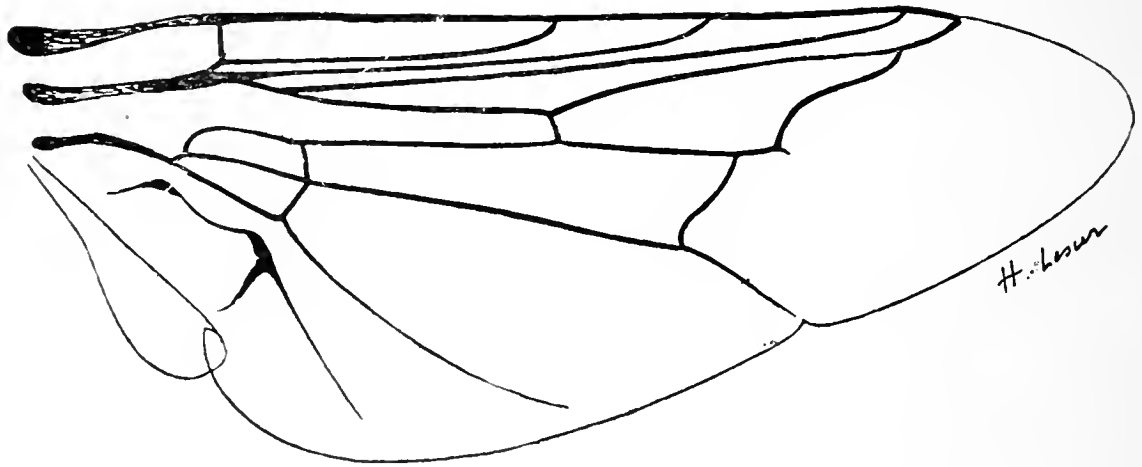


Fig. 30 - Nervation alaire de *Kirkiæstrus minutus* R. et B. $\times 10$.

presque toute la surface à l'exception d'un mince liseré brun noir au bord postérieur et d'une large bande médiane de même couleur; sur le 4^e segment, les bandes se réduisent à deux taches, largement séparées au milieu et placées contre le bord antérieur. Tégument très finement rugueux, sans grosse sculpture ni papules. Pilosité relativement abondante, les poils courts et couchés sur le dos, plus longs et étalés à la face ventrale et à l'extrémité postérieure. Pruinosité faible, grisâtre, formant quelques taches miroitantes argentées indistinctes.

Pattes longues et robustes; fémurs renflés vers la base, ceux des pattes postérieures légèrement courbés à la face interne. Coloration d'un brun acajou, passant au brun noir dans la moitié basale des fémurs et sur la face interne des tibias postérieurs. Pilosité assez longue, blanche, entremêlée de poils plus courts, noirs.

Ailes (fig. 30) larges et courtes, presque hyalines, très faiblement teintées de jaune; nervures d'un jaune brunâtre clair. La 3^e nervure longitudinale n'est pas recourbée à angle vers le haut à l'extrémité de la 1^{re} cellule marginale postérieure; cette dernière se termine, comme chez *Æstrus ovis* L, bien en deça de l'extrémité de la cellule cubitale. La transverse apicale est

coudée à angle droit près de sa base ; le tronçon basal très court, atteint à peu près le quart de la longueur du tronçon relevé et se prolonge au coude en une courte nervure appendiculaire vers l'extérieur. 1^{re} cellule marginale postérieure assez longue, environ 3 fois 1/2 aussi longue que large. Nervure transverse médiane non épaissie, relativement longue, un peu oblique, placée vis-à-vis de la terminaison de la branche supérieure de la 1^{re} n. longitudinale sur la costale ; elle coupe par suite la 4^e n. longitudinale nettement au-delà du milieu de la cellule discoïdale. Nervure transverse marginale brusquement coudée à angle avant son milieu (ceci est moins prononcé que chez *K. Surcoufi*).

Longueur : 11,5 mm.

♂ inconnu.

L'unique exemplaire que nous ayons pu étudier n'est pas en très bon état : aussi faudra-t-il ultérieurement revoir et compléter notre description sur de meilleurs matériaux.

Cette mouche a été obtenue de larves trouvées chez *Bubalis lelwel jacksoni*, que nous décrivons ci-après :

Larves au 3^e stade. — Elles mesurent en extension complète 25 mm. de long sur 7 mm. de plus grande largeur ; elles sont toujours plus petites que celles de *K. Surcoufi*. Le tégument a une couleur jaune paille pouvant passer au brun sale et peut présenter des taches analogues à celles décrites pour *K. Surcoufi*.

1. Champs intermédiaires. — Ils font défaut à la face dorsale ; à la face ventrale on les trouve très réduits au nombre de 5, entre les anneaux 5 à 10. — Pas de trace de bourrelets médians ventraux.

2. Spinulation. — *a.* Face dorsale complètement inerme, aussi sur le segment céphalique.

b. Face ventrale. — Le segment céphalique porte 2 à 3 rangées d'épines très courtes et espacées sur le bourrelet postbuccal. Les segments 4 à 12 offrent près du bord antérieur deux rangées d'épines ; on n'y trouve qu'une simple rangée sur le 3^e segment. Chez certaines larves on peut retrouver des indications d'une 3^e rangée de très petites épines sur quelques anneaux. Le bourrelet médian postanal est garni de 4 à 6 fortes épines.

On ne trouve pas de trace de spinulation latérale près des bords postérieurs des segments ventraux.

3. Plaques stigmatiques. — Elles sont du type *Cestrus*.

Chez *Damaliscus korrigum jimela* nous avons rencontré quelques larves au 3^e stade qui ne diffèrent par aucune particularité de celles que nous venons de décrire et que nous rapportons donc à *K. minutus*. — Ce dernier lot renfermait aussi deux larves au

2^e stade mesurant respectivement 8 mm. de long sur 2 mm. et 3 mm. de plus grande largeur. Ces petites larves, d'un blanc opaque, présentent les caractères des parasites adultes. Les plaques stigmatiques postérieures sont minuscules, d'un jaune paille et percées d'une série d'orifices ovalaires; mais elles portent déjà près du bord interne le faux stigmate du 1^{er} stade complètement inclus dans la plaque. — Nous avons vu qu'il en est de même, d'après ROUBAUD, chez *K. Surcoufi*. La structure des plaques stigmatiques au 2^e stade de *Kirkiæstrus* est donc la même que chez les larves d'*Æstrus* au 2^e stade (voir plus haut, p. 102, fig. 11).

Pupes. — La puppe qui nous a donné la Mouche décrite ci-dessus a la même forme générale que chez *K. Surcoufi*, mais elle est beaucoup plus petite, mesurant 16 mm. de long, sur 7 mm. de plus grande largeur. L'imagó apparut un mois après que la larve se fut enfoncée dans le sol.

(Travail du Laboratoire de Léopoldville et de l'Institut Pasteur de Paris).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE RELATIF AUX OESTRINAE D'AFRIQUE

- E. BAU. — Genera Insectorum. Diptera. Fam. Muscaridae, Subfam. Oestrinae. Bruxelles, 1906, p. 1-31, Tab. I-II.
- R. BLANCHARD. — *a.* Sur la présence de la larve d'*Æstrus ovis* chez la Chèvre. *Bull. Soc. entom. France*, 1892, p. CCXLVI-CCXLVII.
- *b.* Contributions à l'étude des Diptères parasites. IV. Sur une larve extraite du sinus frontal d'une Antilope. *Bull. Soc. entom. France*, 1893, p. CXXXII-CXXXIV.
- *c.* Contributions, etc. XIII. Sur un Oestre du Congo. *Ann. Soc. entom. France*, LXV, 1896, p. 668. Tab. XVIII.
- G. BOUET et E. ROUBAUD. — L'Oestre des Moutons au Sénégal. *Bull. Soc. Path. exot.*, V. n° 9, nov. 1912, p. 733-736.
- F. BRAUER. — *a.* Neue Beiträge zur Kenntniss der europäischen Oestridenten. *Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien.*, 1858, p. 449-470, Tab. X-XI.
- *b.* Neue Beiträge, etc. *Ibidem*, 1860, p. 641-658.
- *c.* Monographie der Oestridenten. Wien, 1863, p. 1-292, Tab. I-X.
- *d.* Systematische Studien auf Grundlage der Dipteren-Larven. *Denkschr.*

PLANCHE II

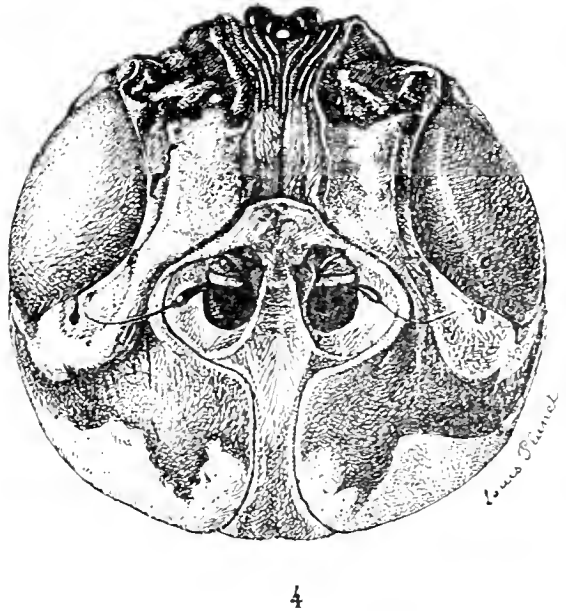
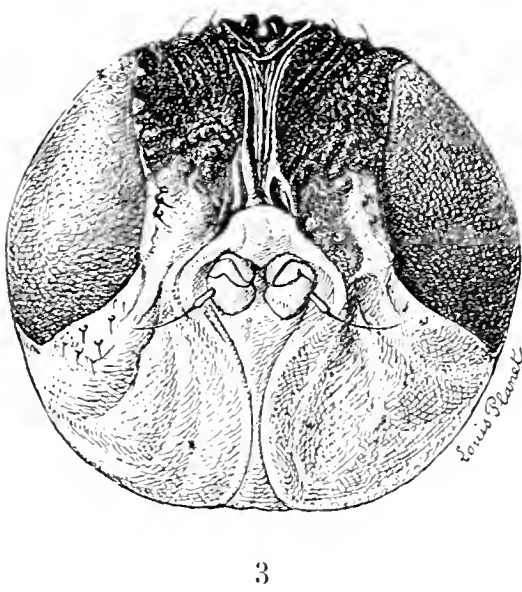
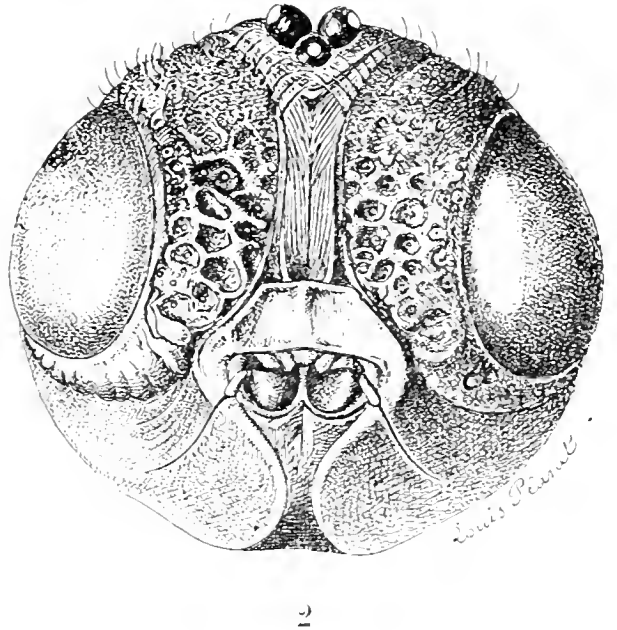
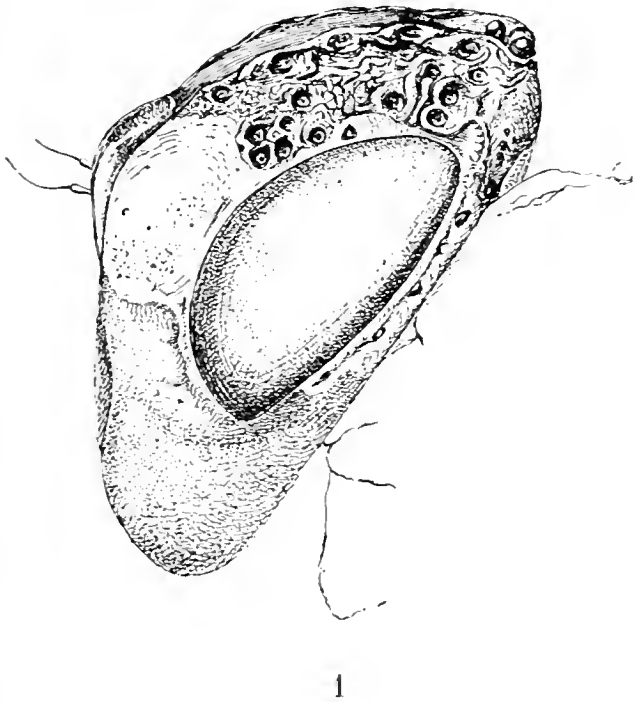
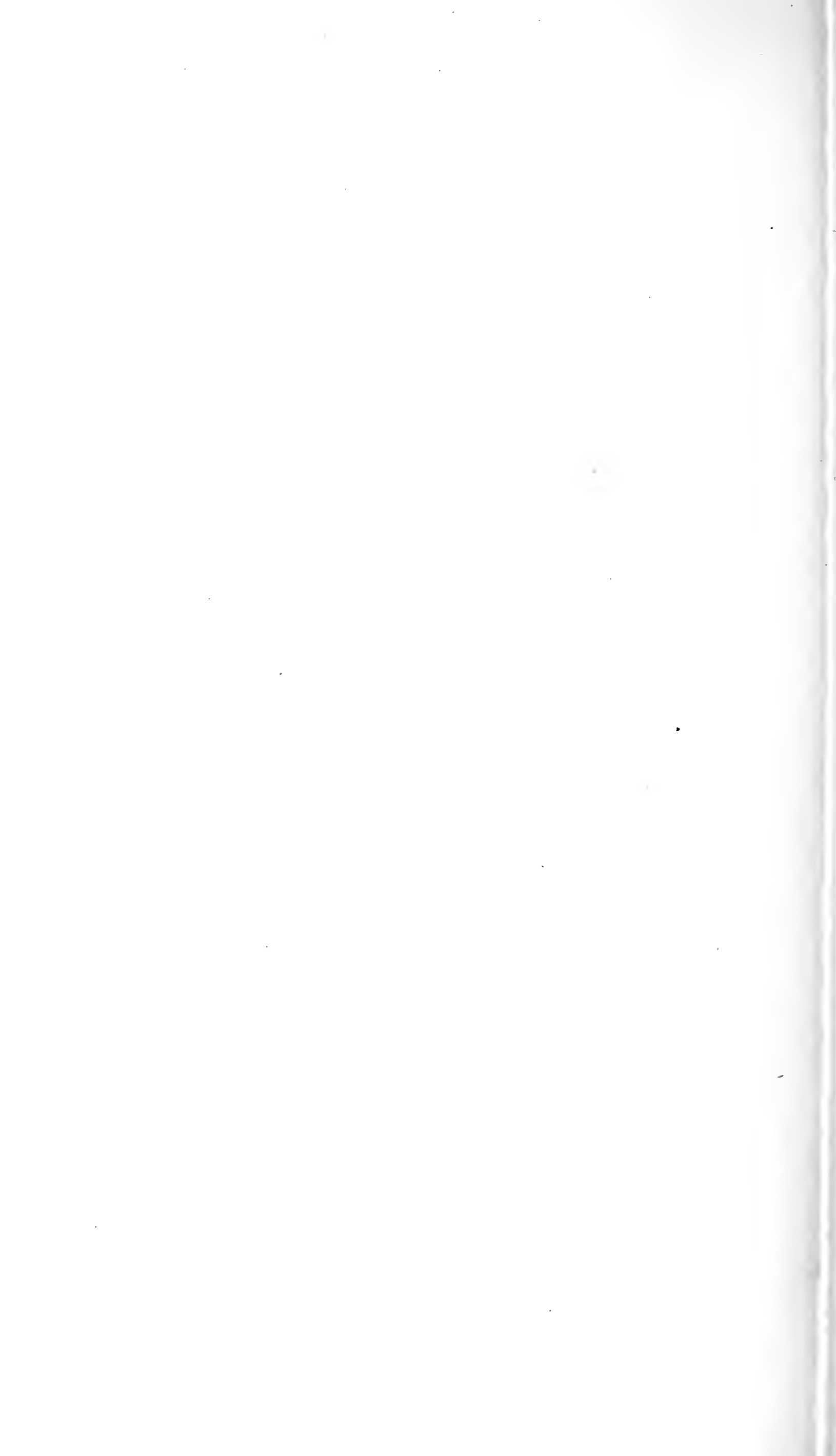


Fig. 1. — *Æstrus aureo-argentatus*, RODHAIN et BEQUAERT.
Tête vue de profil.

Fig. 2. — *Æstrus variolosus*, Lw. Tête vue par la face antérieure.

Fig. 3. — *Rhinæstus Nivarleti*. RODHAIN et BEQUAERT.
Tête vue par la face antérieure.

Fig. 4. — *Gedælstia cristata*, RODHAIN et BEQUAERT.
Tête vue par la face antérieure.



- K. Ak. Wiss. Wien. math.-naturw. Cl.*, XLVII, 1883, Abth. 1, p. 1-100, Tab. I-V.
- *e.* Nachträge zur Monographie der OEstriden. I. Ueber die von Frau A. ZUGMAYER und Herrn F. WOLF entdeckte Lebensweise des *Œstrus purpureus*. *Wien. entom. Zeitg.*, V, 1886, p. 289-304, Tab. IV (Vorläufige Mitteilung, *Ibidem*, 1886, p. 275).
- *f.* Nachträge, etc. II. Zur Charakteristik und Verwandtschaft der OEstridengruppen in Larven und vollkommenen Zustände. *Ibidem*, VI, 1887, p. 4-16.
- *g.* Ueber die aus Afrika bekannt gewordenen OEstriden. *Sitz.-Ber. math.-naturw. Cl. K. Ak. Wiss. Wien*, Cl. Abth. 1, 1892, p. 4-16, Tab. I.
- *h.* Beiträge zur Kenntniss aussereuropäischer OEstriden und parasitischer Muscarien. *Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien. math.-naturw. Cl.*, LXIV, 1897, p. 259-282, Tab. I.
- F. BRAUER et J. VON BERGENSTAMM. — Die Zweiflügler des kaiserlichen Museums zu Wien. IV. Vorarbeiten zu einer Monographie der Muscaria Schizometopa (exclus. Anthomyidae). Pars 1. *Ibidem*, LVI, 1889, p. 69-180, Tab. I-XI.
- BRACY CLARK. — *a.* Observations on the genus *Œstrus*. *Trans. Linn. Soc. London*, III, 1797, p. 289-329, Tab. XXIII.
- *b.* An essay on the bots of horses and other animals. London, 1815, p. 1-72, Tab. I-II.
- *c.* An appendix or supplement to a treatise on the *Œstri* and *Cuterebrae* of various animals. *Trans. Linn. Soc. London*, XIX. pt. 2, 1843, p. 81-94 (Le travail fut déposé en 1841, mais le vol. des *Proc. Linn. Soc.* I, p. 99-100, qui l'annonce ne parut qu'en 1849).
- M. C. FRANCAVIGLIA. — Larva de *Œstrus ovis* L., per la primavolta rinvenuta nell'orechio umano. *Bull. Sédute Accad. Gioenia, Catania*, n° 31, 1914, p. 23-27.
- L. GEDOELST. — *a.* Contribution à la faune des OEstrides du Congo belge. *Rev. Zoolog. Africaine*, I, fasc. 3, 1912, p. 426-432.
- *b.* Note sur un genre nouveau d'OEstride. *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, n° 3, mars 1914, p. 210-212.
- K. GRUNBERG. — *a.* Ueber eine neue OEstridenlarve (*Rhinæstrus hippopotami* n. sp.) aus der Stirnhöhle des Nilpferdes. *Sitz. Ber. Ges. Naturf. Fr. Berlin*, 1904, p. 35-39, Tab.
- *b.* Einige Mitteilungen über afrikanische OEstriden. *Ibidem*, 1906, p. 37-49.
- N. JOLY. — Recherches zoologiques, anatomiques, physiologiques et médicales sur les OEstrides. *Ann. Sc. phys. et nat. Soc. d'Agric. Lyon*, IX, 1846, p. 157-305, Tab. I-VIII.
- LATREILLE. — Article OEstre. *Nouv. Dictionn. d'Hist. nat. Déterville*. Nouv. éd., XXIII, 1818, p. 264-274.
- W. E. LEACH. — On the arrangement of OEstrideous insects. Edinburgh, 1817, p. 1-2 (*Mem. Wernerian Nat. hist. Soc. Edinburgh*, II, pt. 2, 1818, p. 567-568).
- H. LOEW. — Enumeratio dipterorum quae C. TOLLIN ex Africa meridionali misit. *Wiener entom. Monatschr.*, VII, n° 1, 1863, p. 9-16.
- J. PORTSCHINSKY. — *a.* Diptera europaea et asiatica nova aut minus cognita. *Hor. soc. entom. ross.*, XVIII, 1883-1884, p. 122-134.
- *b.* Die russische Pferdebießfliege (*Rhinæstrus purpureus* BR.) welche

- ihre Larven in die Augen der Menschen spritzt. *Mém. du Bur. d'entom. de la comm. sc. du Serv. central d'Agric.*, VI, 6, 1906, p. 1-44, Tab. I (2^e édition, 1908) (en russe).
- *c. Oestrus ovis*, sa biologie et son rapport à l'homme. *Ibidem*, X, 3, 1913, p. 1-63 (en russe).
- J. RODHAIN. — *Herpetomonas* parasites de larves d'œstrides cavicoles. *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, n^o 6, juin 1915, p. 369-372, Tab. II.
- J. RODHAIN et J. BEQUAERT. — *a.* Sur deux OÉstrides nouveaux parasites du Potamochère et de l'Antilope chevaline au Congo belge. *Rev. Zoolog. Africaine*, I, fasc. 3, 1912, p. 365-383.
- *b. Gedoelstia cristata* n. gen. n. sp., OÉstride parasite de *Bubalis Lichtensteini* au Katanga. *Ibidem*, II, fasc. 2, 1913, p. 171-186.
- *c.* Sur quelques OÉstrides du Congo (communication préliminaire). *Bull. Soc. Path. exot.*, VIII, n^o 7, juillet 1916, p. 452-458.
- *d.* Sur quelques OÉstrides du Congo (2^e communication préliminaire). *Ibidem*, VIII, n^o 9, novembre 1915, p. 687-695.
- E. ROUBAUD. — *a.* OÉstrides gastriques et cavicoles de l'Afrique occidentale française. *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, n^o 3, mars 1914, p. 212-215.
- *b.* Etudes sur la faune parasitaire de l'Afrique occidentale française. 1^{er} fasc. Paris, Larose, 1914, p. 1-251, Tab. I-IV.
- F. RUPPERT. — Untersuchungen über die Entwicklung der *Oestrus* larven und die Bekämpfung der *Oestrus* larvenkrankheit. *Zeitschr. Infekt.-krankh. Haustiere*, XIII, 1913, p. 469-474.
- H. SCHOUTEDEN. — Note sur l'hôte de l'*Oestrus Macdonaldi* GEDOELST. *Rev. Zoolog. Africaine*, II, fasc. 1, 1912, p. 142.
- EDM. et ET. SERGENT. — *a.* La « Thim'ni », myase humaine d'Algérie causée par *Oestrus ovis* L., *Ann. Institut Pasteur Paris*, XXI, 1907, p. 392-399.
- *b.* La « Tamné », myase humaine des montagnes sahariennes touareg. identique à la Thimni des Kabyles, due à *Oestrus ovis*. *Bull. Soc. Path. exot.*, VI, n^o 7, juillet 1913, p. 487-488.
- Y. SJÖSTEDT. — Diptera, OÉstridae. *Wiss. Ergebn. Schwed. Zoolog. Exped. Kilimandjaro, Meru, etc. (1905-1906)*. Bd. II, Abth. 10, 2, 1908, p. 11-24, Tab.
- J. H. STEEL. — On bots of the horse and camel. *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, II, n^o 1, 1887, p. 27-30, Tab.
- T. DE STEFANI. — Note di Myiasis negli animali e nell'uomo. *Il Renov. Econ. Agrario, Tropani*, IX, 1915, p. 89-92 et 110-113.
- J. SURCOUF et L. GEDOELST. — Description d'un OÉstride nouveau, parasite de l'Hippopotame. *Bull. Soc. Path. exot.*, II, n^o 10, décembre 1909, p. 615-619, Tab. VII.
- C. H. TYLER TOWNSEND. — A readjustment of muscoid names. *Proc. entom. Soc. Washington*, XIV, 1912, p. 45-53.
-

TABLE ALPHABÉTIQUE DES GENRES ET ESPECES

(*Les synonymes en italiques*).

Aulacephala MACQ.	<i>nasalis</i> BRUMPT.
<i>Aulacocephala</i> GERST.	nasalis L.
aureo-argentatus R. et B.	<i>nasalis ovinus</i> NUM.
auribarbis MG.	nivarleti R. et B.
badia GERST.	Œdemagena LATR.
<i>bertrandi</i> R. et B.	Œstrinae
blanchardi GED.	<i>Œstroides</i> GED.
bovis L.	Œstrus L.
braueri KERT.	<i>ovinus</i> FISCH.
<i>cameli</i> STEEL.	ovis L.
<i>Cephalomyia</i> LATR., MACQ.	<i>paradoxa</i> R. et B.
<i>Cephalomyia</i> BR.	<i>perplexus</i> HUDS.
Cephalopsis T. TOWNS.	phacochæri R. et B.
Cephenomyia LATR.	Pharyngobolus BR.
<i>clarkii</i> LEACH.	Pharyngomyia SCHIN.
cristata R. et B.	picta MG.
Gasterophilus LEACH.	purpureus BR.
Gedoelstia R. et B.	Rhinæstrus BR.
haemorrhoidalis L.	stimulator CL.
hippopotami GRÜN.B.	surcoufi GED.
<i>Kirkia</i> GED.	tarandi L.
Kirkicæstrus R. et B.	titillator B. CL.
<i>libycus</i> B. CL.	Tracheomyia T. TOWNS.
macdonaldi GED.	Trixa B. B.
macropi FROGG.	variolosus LW.
<i>maculatus</i> WIED.	<i>veterinus</i> CL.
maculithorax MACQ.	Xystomima VILL.
minutus R. et B.	



Jean MASSART,
Professeur à l'Université de Bruxelles.

POURQUOI LES GRAINES

NE GERMENT PAS DANS LES FRUITS CHARNUS

Pour qu'une graine germe, disent les traités de botanique, il suffit qu'elle ait à sa disposition de la chaleur, de l'eau et de l'oxygène. Or, à l'intérieur d'une Tomate ou d'un Melon, les graines trouvent réunies ces trois conditions; et pourtant elles ne germent pas. Mais dès qu'on les retire du fruit, et qu'on les sème, la germination s'opère.

La germination n'est pas seulement empêchée lorsque les graines sont en place dans leur fruit. Celles qui sont déposées dans du suc obtenu par pression ne lèvent pas davantage. Ainsi des graines mûres de Melon, baignant dans du suc de Melon journellement renouvelé, à la température de 20 à 25°, n'ont pas commencé à pousser au bout de dix jours, tandis que les mêmes graines, mises en terre, germent en trois ou quatre jours.

L'action inhibitrice des sucs de fruit n'est pas spécifique. En effet des semences de Tomate ou de Melon, placées dans du suc d'Orange ou d'*Arum italicum*, ne germent pas plus que dans leur propre suc.

Le tableau A résume les résultats d'une centaine d'expériences relatives à l'action des sucs de fruits. Les graines sont plongées dans les sucs, à la température d'environ 12°, pendant 7 jours. On les lave ensuite soigneusement dans l'eau courante, puis on les sème sur du papier à filtrer humide, à la température de 12 à 15°, de 18 à 23°, ou de 25 à 30°, suivant les espèces.

On constate que les graines de fruits charnus ne subissent aucun dommage irréparable par le séjour dans les sucs, pas plus dans un suc étranger que dans celui de leur propre fruit. La comparaison avec la 1^{re} colonne du tableau B fait voir qu'après ce traitement elles germent en général aussi vite que les graines neuves. Disons, pourtant que si les graines traitées par les sucs

de la moitié droite du tableau A ne subissent aucun retard, celles qui ont été imbibées des suc de la partie gauche du tableau ne germent qu'après un retard parfois considérable. Ainsi les graines de Pastèque neuves ont normalement germé toutes en 15 jours, mais si elles ont baigné dans le suc de Raisin ou de Ronce (*Rubus discolor*) il y en a 90 0/0 qui sont encore inertes après 30 jours. Toutefois elles ne sont pas mortes.

Ainsi donc la germination de graines de fruits charnus est complètement arrêtée par les suc de fruits, sans que la faculté germinative soit le moins du monde altérée. En est-il de même pour les graines provenant de fruits secs? On voit par le tableau A que beaucoup de celles-ci sont tuées par les suc, et que cette nocivité est plus accusée pour les suc de la moitié gauche du tableau que pour ceux de la moitié droite.

En quoi consiste maintenant la différence entre les suc de la partie gauche du tableau A et ceux de la partie droite? En tête de chacune des colonnes est inscrite la pression osmotique propre aux divers suc; ceux-ci sont rangés dans l'ordre décroissant des concentrations, depuis le suc de Raisin, dont la pression osmotique équivaut à 24 atmosphères, jusqu'à la Tomate et à la Courgette, où elle n'est que de 5 atmosphères (1).

D'une façon générale, l'action simplement empêchante des suc sur les graines de fruits charnus, et leur action destructive sur les graines de fruits secs, décroissent parallèlement à la pression osmotique. On est donc autorisé à supposer que c'est la concentration des suc qui est l'agent essentiel.

Ainsi qu'on pouvait le supposer, les graines sont très inégale-

(1) La pression osmotique des suc a été mesurée approximativement par la méthode suivante.

On commence par déterminer la pression des cellules épidermiques de la face supérieure des feuilles d'un *Coleus* hybride, et des cellules épidermiques du fruit d'un *Begonia semperflorens* rouge. Ces dernières se plasmolysent dans une solution de saccharose à 0,2 môle (= 684 gr. 0/0). La pression osmotique d'une solution à 0,1 môle étant égale à 2 atm., l'épiderme de *Begonia* a donc une pression intracellulaire de 4 atm. Les cellules de *Coleus* se plasmolysent dans une solution de saccharose à 0,275 môle (= 9405 gr. 0/0), dont la pression osmotique est de 5,5 atm. Il suffit maintenant de diluer les divers suc jusqu'à ce que ces mêmes cellules y subissent un commencement de plasmolyse.

Certains suc ont une action nocive indépendante de leur pression osmotique. Par exemple, le suc d'Orange amère tue rapidement les cellules de *Coleus* quand il est dilué de 6 volumes d'eau, et qu'il n'a donc plus aucun pouvoir plasmolysant. Les suc d'*Arum italicum*, de *Tamus communis* et de *Physalis edulis* manifestent aussi une action toxique, mais à un moindre degré. Les mesures de la pression osmotique ne peuvent donc avoir qu'une valeur approximative.

Posées s suc écrit (0 atm.)	Graines déposées 7 jours dans suc de <i>Tamus communis</i> (press. osm. 8 atm.)				7 Past (p	
	Nombre de germinations					
	après					
30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jour	
1	9/60		43	50	50/100	
2	15		43	50	50	
22	32/50		1	3	3/20	
4	64		5	15	15	
	0/50	1	1	1	1/50	
	0	2	2	2	2	
	0/50	14	20	25	25/50	
	0	28	40	50	50	
2	5/40	4	6	9	9/20	
5	12.5	20	30	45	45	
	1/15			2	2/25	
	7			4	4	
1	1/10			3	3/20	
0	10			15	15	
8	8/8		1	1	1/10	
00	100		10	10	10	
8	8/8	3	10	10	10/10	
00	100	30	100	100	100	
5	20 25			2	7/10	
20	80			20	70	
	50/100	3	35	42	42/50	
50	50	6	70	82	82	

TABLEAU A

	Graines déposées 7 jours dans suc de Raisin blanc (press. osm. 24 atm.)				Graines déposées 7 jours dans suc de Rubus discolor (press. osm. 22 atm.)				Graines déposées 7 jours dans suc d'Orange amère (press. osm. 20 atm.)				Graines déposées 7 jours dans suc de Physalis edulis (press. osm. 13 atm.)				Graines déposées 7 jours dans suc d'Arum italicum (press. osm. 13 atm.)				Graines déposées 7 jours dans suc de Melon écrit (press. osm. 10 atm.)				Graines déposées 7 jours dans suc de Tamus communis (press. osm. 8 atm.)				Graines déposées 7 jours dans suc de Pastèque à graine noire (press. osm. 8 atm.)				Graines déposées 7 jours dans suc de Courgette ronde (press. osm. 5 atm.)				Graines déposées 7 jours dans suc de Tomate (press. osm. 5 atm.)													
	Nombre de germinations après				Nombre de germinations après				Nombre de germinations après				Nombre de germinations après				Nombre de germinations après				Nombre de germinations après				Nombre de germinations après				Nombre de germinations après																					
	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours										
FRUITS SECS																																																		
Chicorée frisée d'hiver de Provence en O/O			3 7,5	3/40 7.5				0/00 0				15/60 25			7 20	7 20	7/35 20	2 2	9 9	15 15	22/100 22			1 2	9 15	43 43	50 50	50/100 50					0/40 0	6 10	60 100	60 100	60/60 100	50 50	100 100	100 100	100/100 100									
Euphorbia Peplus en O/O			1 8	4/12 8				0/12 0	1 4		4 4	5/12 40								0/20 0	2 4	22 44	32/50 64			1 5	3 15	3 15	3 15	3 15							7 12	40 67	40/60 67	3 15	8 40	8 10	8/20 10							
Cresson alénois en O/O				0.50 0				0/50 0				0/50 0								2/50 4				1 2			1 2	1 2	4/50 2					0/50 0					2 4	2 4	2/50 4	3 6	4 8	10 20	10/50 20					
Radis demi-long rose en O/O				0/50 0				0/50 0				0/50 0					1 2	1 2	4 8	1/50 8				0/50 0			14 28	20 40	25 50	25/50 50					0/50 0					2 4	5 10	5/50 10	11 22	15 30	15 30	15/50 30				
Convolvulus cantabricus en O/O																	5 25	13 65	13 65	13/20 65				1 2.5	2 5	3/40 12.5	6 30	9/20 45					1 8	1/12 8	3 7.5	4 10	5/40 10	7 35	7 35	7/20 40										
Linum angustifolium en O/O				0/25 0				0/25 0				0/25 0								0/25 0				1/15 7			2 4	2/25 4					0/25 0									2 4	8 16	8 16	11/25 44					
Lupinus reticulatus en O/O																	1 6	4 24	5/16 30				1 10	1 10	1/10 10			3 15	3/20 15					0/10 0					2 8				9 36							
FRUITS CHARNUS																																																		
Physalis edulis en O/O				25/35 73																30/40 75																														
Melon écrit d'Antibes en O/O			13 56	23 100	23/23 100			13 70	18 100	18/18 100			17 85	17 95	20/20 100			12 95	13 100	13/13 100				9 55	16 100	16/16 100	4 50	8 100	8 100	8/8 100	1 10	1 10	1/10 10			15 100	15 100	15/15 100	14 100	14 100	14 100	14/14 100	10 100	10 100	10 100	10/10 100				
Pastèque à graine noire en O/O			2 5	4/40 10			2 5	4 10	4/40 10			5 26	10/20 50																			7 70	10 100	10/10 100																
Courge (longue d'hiver) en O/O																								5 50	10 100	10/10 100	8 100	8 100	8 100	8/8 100	3 30	40 100	40 100	10/10 100																
Solanum miniatum en O/O				4/10 40																				2 31	2 31	3/60 50			2 20	7/40 70									4 40				20 66	25 84	25/30 84	5 15	5 84	5 84	9/11 84	
Ecballium Elaterium en O/O			19 16	21/40 52				2/40 5			2 5	25 62	28/40 70																			6 20	11 36	11/30 36																
Tomate précoce d'Antibes en O/O			3 5	41 69	44/60 69			1 2	15/60 25			4 44	40/65 59			1 1	28 37	60/75 80							7 12	20 34	40/60 67			16 16	50/100 50	3 6	35 70	42 82	42/50 82					3 3	32 43	43/75 60	2 3	20 50	30 75	30/40 75	6 15	18 45	22/40 55	

Les graines de fruits secs qui n'ont pas germé sont mortes.
 Les graines de fruits charnus qui n'ont pas germé sont restées vivantes.

TABLEAU B

	Graines neuves n'ayant subi aucun traitement				Graines déposées 3 jours dans Saccharose à 34,2 0/0 (Press. osm. 20 atm.)				Graines déposées 3 jours dans Saccharose à 17,1 0/0 (Press. osm. 10 atm.)				Graines déposées 3 jours dans Saccharose à 8,55 0 00 (Press. osm. 5 atm.)				Graines déposées 3 jours dans l'eau			
	Nombre de germinations après				Nombre de germinations après				Nombre de germinations après				Nombre de germinations après				Nombre de germinations après			
	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours	2 jours	5 jours	10 jours	30 jours
FRUITS SECS																				
Chenopée frisée d'hiver de Provence <i>en O/O</i>	50 100	50 100	50 100	50/50 100	5 ¹ 10 ¹	5 ¹ 10 ¹	5 ¹ 10 ¹	5/50 ¹ 10 ¹	5 12	12 20	12 30	12/30 30	10 25	20 50	20 50	20/40 ¹ 50 ¹	35 70	50 100	50 100	50/50 100
Euphorbia Peplus <i>en O/O</i>		12 48	15 52	13/25 52				0/20 0		3 15	5 25	5/20 25	15 60	19 76	19 76	19/25 76	11 55	14 70	14 70	14/20 70
Cresson alénois <i>en O/O</i>	12 24	30 60	40 80	10/50 80		5 ¹ 12 ¹	5 ¹ 12 ¹	5/40 ¹ 12 ¹			4 ¹ 2,5 ¹	3/40 ¹ 7,5 ¹	1 ¹ 2,5 ¹	1 ¹ 2,5 ¹	1 ¹ 2,5 ¹	1/40 ¹ 2,5 ¹	7 11	23 41	30 50	30/60 50
Radis demi-long rose <i>en O/O</i>	9 26	30 87	30 87	30/35 87				0/25 0							1 4	2/25 8	17 68	20 80	20 80	20/25 80
Convolvulus cantabricus <i>en O/O</i>	1 :	30 87	30 87	30/35 87	7 ¹ 2,1 ¹	10 ¹ 33 ¹	18 ¹ 60 ¹	18/30 ¹ 60 ¹	12 ¹ 40 ¹	14 ¹ 56 ¹	19 ¹ 63 ¹	14/30 ¹ 63 ¹	3 ¹ 10 ¹	3 ¹ 10 ¹	8 ¹ 27 ¹	8/30 ¹ 27 ¹	15 44	15 44	20 59	25/35 72
Linum angustifolium <i>en O/O</i>		12 80	19 95	20/20 100				0/20 0		1 ¹ 5	8 ¹ 40	11/20 ¹ 55	1 7	1 7	1 10	6/15 10	1 7	4 26	4 61	9 67
Quarantaine <i>en O/O</i>								0/40	4 ¹ 2,1 ¹	2 ¹ 5 ¹	2 ¹ 5 ¹	2/40 ¹ 5 ¹	7 12	16 25	12 30	12/40 30	20 80	25 100	25 100	25/25 100
FRUITS CHARNUS																				
Physalis edulis <i>en O/O</i>			37 100	100/100 100			6 6	60/100 ² 60 ²			20 20	80/100 ² 80 ²		30 30	80/100 ² 80 ²				65 65	100/100 100
Melon écrit d'Antibes <i>en O/O</i>		12 100	12 100	12/12 100			5 3	11/15 ² 69 ²		6 60	10/10 100		2 18	41 100	41/11 100	13 80	13 86	13 86	13 86	13/15 86
Pastèque à graine noire <i>en O/O</i>		2 10	12 60	20/20 100			2 10	10/20 ² 50 ²			8 28	20/30 ² 67 ²		14 70	20/20 100				15 75	20/20 100
Courgette ronde de Nice <i>en O/O</i>			2 20	10/10 100			10 100	10/10 100			10 100	10/10 100		10 100	10/10 100				9 90	10/10 100
Solanum minutum <i>en O/O</i>			6 12	30/50 ² 60 ²																
Erythraea Elaterium <i>en O/O</i>		1 5	5 25	9/20 ² 45 ²																
Tomate précoce d'Antibes <i>en O/O</i>		4 11	15 50	21/30 ² 70 ²			35 70	40/50 ² 80 ²		1 2	35 70	42/50 ² 84 ²		1 3	30 88	30/35 ² 88 ²		10 25	30 87	35/40 ² 87 ²

(1) Plantules malades, mourant bientôt.
 (2) Les graines qui n'ont pas germé sont vivantes.
 (3) Les cinq dernières plantules sont bien portantes.

ment sensibles aux sucs. Certaines espèces ne subissent d'autre action que l'inhibition de la germination : dès qu'elles sont débarrassées des sucs, elles lèvent comme avant. Citons *Phleum pratense*, *Phalaris cœrulescens*, *Erysimum australe*, *Plantago Lagopus*, *Conyza ambigua*. D'autres, au contraire, succombent déjà dans des sucs à faible concentration, par exemple *Linum angustifolium* (voir le tableau A).

Il y a certainement aussi à côté de la concentration, d'autres particularités des sucs qui agissent sur les graines : ainsi, le suc de la Ronce et celui de la Pastèque semblent être spécialement nocifs (1).

Il fallait encore rechercher si des liquides n'agissant qu'en vertu de leur concentration auraient sensiblement la même influence que les sucs. Je me suis servi de solutions de saccharose. Afin de ne pas agir trop brutalement, je n'y ai laissé séjourner les graines que pendant 3 jours, à 12° environ. Il y avait aussi des expériences de contrôle, où les graines plongeaient dans l'eau pure. Les graines étaient ensuite semées sur du papier à filtrer humide, à une température appropriée.

Le tableau B résume les résultats. Ceux-ci correspondent tout à fait à ceux qu'ont donnés les sucs : beaucoup de graines de fruits secs sont tuées par la concentration, tandis que les graines de fruits charnus ont simplement leur germination arrêtée.

En résumé, les expériences montrent que le défaut de germination des graines dans les fruits charnus tient essentiellement à la concentration du suc de ces fruits. Ceci explique pourquoi le sucre des fruits est presque toujours de la glycose, et non de la saccharose, puisque, à poids égal, la glycose a une pression osmotique presque double de celle de la saccharose.

Ces expériences ont été faites au laboratoire de la villa Thuret, à Antibes. Je suis heureux de pouvoir exprimer toute ma reconnaissance au directeur, M. Georges POIRAULT.

(1) Il eût été intéressant de tâcher de démêler ces divers facteurs. Malheureusement il était impossible de recommencer les expériences avec les mêmes fruits : en effet, même en choisissant des graines à germination rapide, la saison du fruit est généralement passée lorsqu'une première série d'expériences avec ce fruit est terminée.

Marc de SELYS-LONGCHAMPS

Bruxelles

SUR LE
BOURGEONNEMENT
DES POLYSTYÉLINÉS

STOLONICA et *HETEROCARPA*

avec quelques notes sur l'anatomie
de ces deux genres

(Planches III à V).

SOMMAIRE

INTRODUCTION	171
MATÉRIEL ET TECHNIQUE	173
I. SYNONYMIE DES DEUX ESPÈCES étudiées, et notes sur quelques-uns de leurs caractères anatomiques	175
1. <i>Stolonica socialis</i>	175
2. <i>Heterocarpa glomerata</i>	178
<i>Styelopsis grossularia</i> , plis branchiaux	185
3. <i>Polycarpa comata</i> supposée bourgeonnante	190
II. FORMATION DES BOURGEONS ou BLASTOGENÈSE PROPREMENT DITE.	191
1. <i>Stolonica socialis</i>	193
Rapports des stolons avec le parent.	194
Formation des bourgeons	197
2. <i>Heterocarpa glomerata</i>	205
Rapports des bourgeons avec le parent	212
Formation des bourgeons	214
III. DÉVELOPPEMENT DES BOURGEONS ou « BLASTOLOGIE »	221
1. <i>Heterocarpa glomerata</i>	225
2. <i>Stolonica socialis</i>	238
IV. ORGANOGÈNESE	252
V. BLASTOGENÈSE ET RÉGÉNÉRATION	259
VI. CYCLE ÉVOLUTIF.	263
VII. SUR LES MODES DIVERS DE BOURGEONNEMENT DES TUNICIERS	268

Introduction

Dans une note récente à la Société Zoologique de France (1916), j'ai fait connaître, dans ses traits essentiels, le mode de formation des bourgeons chez *Stolonica*. Il était mal établi, jusqu'alors, que ce Tunicien fût doué de la faculté blastogénétique ; à plus forte raison ignorait-on tous les détails du processus. Dans la note à laquelle je fais allusion, je constatais que les stolons du type étudié sont des expansions creuses de la paroi du corps, le tube interne qui parcourt les stolons dans toute leur longueur n'étant autre chose qu'un diverticule de l'épithélium péribranchial, tandis que la cavité du tube interne communique avec la cavité péribranchiale de l'individu gemmipare. Le bourgeonnement de *Stolonica* se ramenait donc, ainsi qu'il était à prévoir, au mode palléal ou péribranchial, et ne différait de celui des Botryllidés que par la pédiculisation extrêmement accusée des bourgeons. Je constatais d'autre part que les bourgeons de *Stolonica* accumulent, dans l'épaisseur de leur paroi, une énorme quantité de substances de réserve, sous la forme d'innombrables globules nucléés, chargés de gouttelettes graisseuses, et qui constitue un *pseudo-vitellus*, bien que représentant des globules sanguins modifiés. Enfin je notais que les bourgeons, une fois élaborés au cours de l'été, perdaient leurs connexions avec le parent, et entraient en repos pour plusieurs mois au moins, circonstance qui me permettait de les qualifier de *statoblastes*. J'ai noté, dans ma communication, les difficultés techniques inhérentes à l'étude de ces statoblastes : coque fibreuse coriace et plus ou moins incrustée de sable, contenu friable, opacité de l'objet entier. En outre, les bourgeons que j'avais conservés, même pendant 3 mois, en aquarium, n'avaient pas subi de modifications visibles. C'est pourquoi je n'avais pu étudier que la *formation* des bourgeons et non leur *développement*.

Depuis lors, ma position s'est beaucoup améliorée, car, d'une part, des statoblastes de *Stolonica* laissés en aquarium depuis l'été dernier s'étaient développés dès le mois de février et, d'autre part, j'ai eu des matériaux frais dragués en mars. Enfin, fait plus important, j'ai constaté que le genre *Heterocarpa*, chez lequel la blastogenèse, bien que soupçonnée, n'avait jamais été

vérifiée, bourgeonne effectivement, et cela suivant un processus essentiellement semblable à celui de *Stolonica*, mais dans des conditions plus favorables à l'étude. Aussi l'exposé qui suit est-il basé autant sur *Heterocarpa* que sur *Stolonica*, deux types dont il était particulièrement intéressant d'étudier comparative-ment la blastogenèse.

*
* *

A des titres multiples, j'ai contracté des dettes de reconnaissance profonde envers la Faculté des Sciences de la Sorbonne, où j'ai trouvé l'accueil le plus cordialement bienveillant, en même temps que l'aide la plus réconfortante. Alors que mon malheureux pays, la petite Belgique, martyre du Droit, se raidit sous le joug étranger, la France, grande sœur pitoyable à tous ceux qui souffrent, bien que douloureusement meurtrie elle-même, nous a, réfugiés innombrables, tendrement tendu les bras, mettant en pratique l'adage bien français que la manière dont on donne vaut mieux que ce que l'on donne !

C'est avec empressement que je saisis la présente occasion de remercier M. le Professeur Yves DELAGE pour la cordialité généreuse de l'hospitalité qu'il m'a accordée à la station biologique de Roscoff, où j'ai trouvé, malgré la guerre, toutes facilités pour mes recherches. Ce fut, pour les autres Belges et moi, que la tourmente surprit à Roscoff, un bien grand réconfort que les sympathies trouvées au Laboratoire, et celui-ci demeurera, dans nos souvenirs de ces temps cruels, comme un asile et un refuge.

L'étude des matériaux recueillis à Roscoff a été poursuivie au Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, où j'ai trouvé, de la part de mon ami M. le Professeur M. CAULLERY et de ses collaborateurs, l'accueil le plus chaleureux, à tel point que ce n'est pas sans regrets que j'envisage le temps, pourtant si heureux sous d'autres rapports, où je quitterai la vieille Maison de la rue d'Ulm. Là aussi, je me suis trouvé dans les meilleures conditions de travail, mis à l'abri des soucis matériels par une subvention d'études de la Faculté des Sciences de Paris (Fondation Commercay). De ce chef encore, j'exprime ma profonde gratitude à tous ceux qui, au nom de la France hospitalière, m'ont si délicatement soutenu.



C'est avec joie que je vois paraître ce travail dans un périodique dont le titre associe la France et la Belgique. Ces deux pays, jusqu'à ce que des souffrances communes, endurées pour le triomphe d'un même idéal de Justice et de Liberté, les eussent rapprochés, avaient des rapports trop peu nombreux et trop peu suivis, car des défiances subsistaient. Mais l'épreuve terrible à laquelle nous sommes soumis les aura définitivement dissipées, et les Belges sauront désormais où sont leurs vrais amis !

Morzine (Haute-Savoie), 21 août 1916.

Matériel et technique

Les abondants matériaux, tant de *Stolonica* que d'*Heterocarpa*, dont j'ai disposé, ont été entièrement recueillis par moi à Roscoff, au cours des séjours prolongés que j'y ai faits pendant les étés de 1914 et 1915. Des statoblastes de *Stolonica*, dragués le 20 août 1915, et maintenus en aquarium, se sont développés, et les jeunes Ascidies en résultant ont été fixées par moi en février 1916. Enfin, j'ai eu des matériaux frais de *Stolonica*, dragués spécialement pour moi en mars 1916.

A une seule exception près (quelques exemplaires récoltés lors d'une forte marée, à l'îlot du *Cery*), tous les matériaux de *Stolonica* proviennent de dragages, et ce exclusivement à l'endroit dit les *Cochons Noirs* ou de leur voisinage immédiat, fond à coquilles brisées de 30 à 40 mètres environ. J'en ai eu pendant l'été de 1914, en août 1915 et en mars 1916.

Les *Heterocarpa* viennent en majeure partie des rochers de *Duon*, et particulièrement des « grottes » à Ascidies (ce ne sont en réalité que des crevasses à ciel ouvert, mais à parois inclinées) de l'îlot *Estellen Bihan*, où les *Heterocarpa* sont fixées sur les parois rocheuses. Cette Ascidie se trouve d'ailleurs en une foule de points, sur les rochers ne découvrant qu'aux grandes marées. Entre le rocher principal du *Duon* et celui d'*Estellen Bihan*, sur le bas-fond les séparant à marée basse et qui est cou-

vert de Laminaires, j'ai trouvé des *Heterocarpa* en quantité considérable, fixées sur ces grandes algues; toutefois, je ne les ai pas rencontrées sur les frondes, mais seulement sur les tiges et surtout sur les crampons de fixation de ces algues, ainsi que sur les bulbes de *Saccorhiza*.

Les *Stolonica* et *Heterocarpa*, après cocaïnisation ou non (celle-ci est inutile pour l'étude de la blastogenèse), ont été fixées au Liquide de Bouin, ou simplement au formol acétique (en ajoutant à l'eau de mer, préalablement jaugée et renfermant les animaux, 20 0/0 de formol pur et 3 0/0 d'acide acétique glacial); et conservées soit à l'alcool à 90°, soit au formol à 10 0/0. Tous ces matériaux se sont trouvés dans un état de conservation parfait pour le genre de recherches auxquelles je les destinais, et les difficultés que j'ai rencontrées ne venaient pas de la conservation, mais de la nature même des objets. Toutefois, il me paraît utile de noter que, pour la dissection des adultes, les matériaux conservés au formol sont beaucoup plus favorables que ceux qui l'ont été à l'alcool, et cette observation ne s'applique pas seulement aux *Stolonica* et *Heterocarpa*, mais aussi aux Styélinés simples, telles que *Styelopsis* et *Polycarpa* et aux Cynthiades, comme *Cynthia* et *Microcosmus*.

Sur le conseil de M. CAULLERY, j'ai eu recours aux coupes épaisses faites au rasoir à main levée, et c'est là un procédé très efficace, soit qu'il donne d'emblée des préparations démonstratives, soit qu'il facilite les opérations ultérieures pour l'obtention de ces préparations. dissections ou coupes au microtome. Comme il est extrêmement difficile de décortiquer les bourgeons, il arrive qu'en les coupant en deux au rasoir, on obtienne une bonne vue d'ensemble de leur organisation interne; d'autres fois, la coupe n'entamant que légèrement le bourgeon, la décortication en est grandement facilitée.

Comme on le verra par les figures accompagnant ce travail, j'ai étudié des objets entiers, préalablement colorés et éclaircis (par de l'essence de cèdre ou de girofles quand ils devaient ultérieurement être microtomisés, sinon montés au baume de Canada); des coupes épaisses faites au rasoir et des coupes au microtome. Enfin, malgré la difficulté de l'opération, j'ai réussi, non sans gâcher beaucoup de matériaux, non seulement à décortiquer des bourgeons d'*Heterocarpa*, mais à énucléer par dilacération la

vésicule interne de quelques-uns d'entre eux, ce qui m'a fourni des images très démonstratives.

I

SYNONYMIE DES DEUX ESPÈCES ÉTUDIÉES

et notes sur quelques-uns de leurs caractères anatomiques

Stolonica socialis HARTMEYER (1903) ⁽¹⁾. Il s'agit ici de l'espèce désignée par LACAZE et DELAGE (1893) sous le nom de *S. aggregata*, et sur laquelle ils ont fondé leur genre *Stolonica*. Comme je l'ai déjà constaté dans ma note préliminaire, HARTMEYER (1903) a montré que c'est par erreur que cette espèce a été rapportée à l'*Ascidia aggregata* de RAIBKE (1806), et il faut dès lors appliquer le nouveau nom spécifique de *socialis* que le réviseur acharné de la nomenclature ascidiologique lui a conféré.

Par le nom générique qu'ils lui ont donné, LACAZE et DELAGE (1893) ont exprimé toute l'importance qu'ils attribuaient aux stolons de cette espèce, stolons auxquels ils reconnurent la faculté blastogénétique. Mais, tout en constatant que *Stolonica* est ainsi une vraie « *Ascidie sociale*, au sens physiologique du mot » (p. 253) — qui n'en a d'ailleurs plus d'autre aujourd'hui, — les auteurs laissèrent néanmoins ce genre parmi les Styélidés, le groupe des Polystyélinés étant à cette époque encore insuffisamment établi.

En 1906, dans le Bronn, SEELIGER (p. 1116) classait toujours *Stolonica* parmi les Styélinés, car la réalité d'un bourgeonnement chez cette forme lui paraissait sujette à caution, tandis que, en 1909, dans le même ouvrage, HARTMEYER (p. 1372) la rangeait dans les Polystyélinés, suivant en cela MICHAELSEN (1904, p. 68) qui, dès 1904, lui avait assigné cette place.

(1) Les citations bibliographiques sont données par la date de publication sous laquelle les travaux figurent dans JOHN HOPKINSON : *A Bibliography of the Tunicata, 1469-1910* (Ray Society, n° 94, London, 1913).

La description donnée par LACAZE et DELAGE de leur *Stolonica aggregata* (maintenant *S. socialis*) est telle que cette espèce est actuellement parfaitement définie, et je ne puis ajouter à leur diagnose que de minimes détails.

Le *cæcum pylorique* de l'estomac n'a pas été vu par LACAZE et DELAGE, qui ne le mentionnent pas ni ne le figurent. Toutefois, l'existence de ce *cæcum*, qui paraît caractéristique des Polystyélinés — bien qu'il existe aussi chez les Styélinés et les Botryllidés — avait été vérifiée par HARTMEYER, ainsi que le constate MICHAELSEN (1904, p. 69). Mais, jusqu'à présent, aucune figure de cet organe de *Stolonica* n'a été donnée. Aussi ai-je saisi l'occasion de le représenter, dans ma figure 2, Pl. IV, où ce diverticule se voit très bien, dans le prolongement de la gouttière stomacale, c'est-à-dire dans des rapports qui sont exactement ceux qui sont réalisés chez *Styelopsis*.

Ma fig. 2, Pl. IV montre aussi la façon dont se comportent les côtes de l'estomac vis-à-vis de la gouttière stomacale et du *cæcum pylorique*. Le nombre de ces côtes varie suivant le développement de l'animal considéré, et il ne constitue donc qu'un médiocre caractère spécifique, d'autant plus qu'il n'est pas facile à relever.

Tentacules cloacaux. — Ces organes me paraissent constituer un caractère très répandu, si même il n'est pas constant, chez les Polystyélinés, et je suis surpris de ce que MICHAELSEN (1904), dans sa révision du groupe, n'en fasse pas plus souvent mention. Ils existent d'ailleurs aussi chez nombre de Styélinés, telles que *Styelopsis*, *Polycarpa tenera*, et beaucoup d'autres, où les auteurs les ont incidemment signalés. Je ne pense pas que des formations comparables aient été reconnues chez des Cynthiadés, et c'est pourquoi il me paraît nécessaire de mentionner ici que les « petites papilles claviformes clairsemées », observées par LACAZE et DELAGE (1893, p. 121) chez leur *Microcosmus spinosus*, et que j'ai examinées à mon tour, me font absolument l'effet de correspondre aux tentacules cloacaux des Styélinés simples ou composés. Il est vrai que, sur mes préparations de *Microcosmus*, ces appendices sont digitiformes ou filiformes, et non pas claviformes, ainsi que l'ont observé LACAZE et DELAGE; mais cette différence peut venir de ce que j'ai examiné des exemplaires conservés aussitôt après récolte, tandis que les auteurs cités ont eu

recours à des exemplaires soumis à une anesthésie peut-être trop prolongée, au cours de laquelle des altérations ont pu se produire. Sans doute les papilles de *Microcosmus spinosus* sont-elles éparpillées sans ordre à la face interne du siphon cloacal, mais c'est là une disposition qui se rencontre également chez certains Styéliés (voir à *Heterocarpa*, p. 183).

Chez *Stolonica socialis*, les tentacules cloacaux n'ont pas été mentionnés jusqu'ici, que je sache, et pourtant, non seulement ils existent, mais encore ils affectent une disposition très parti-

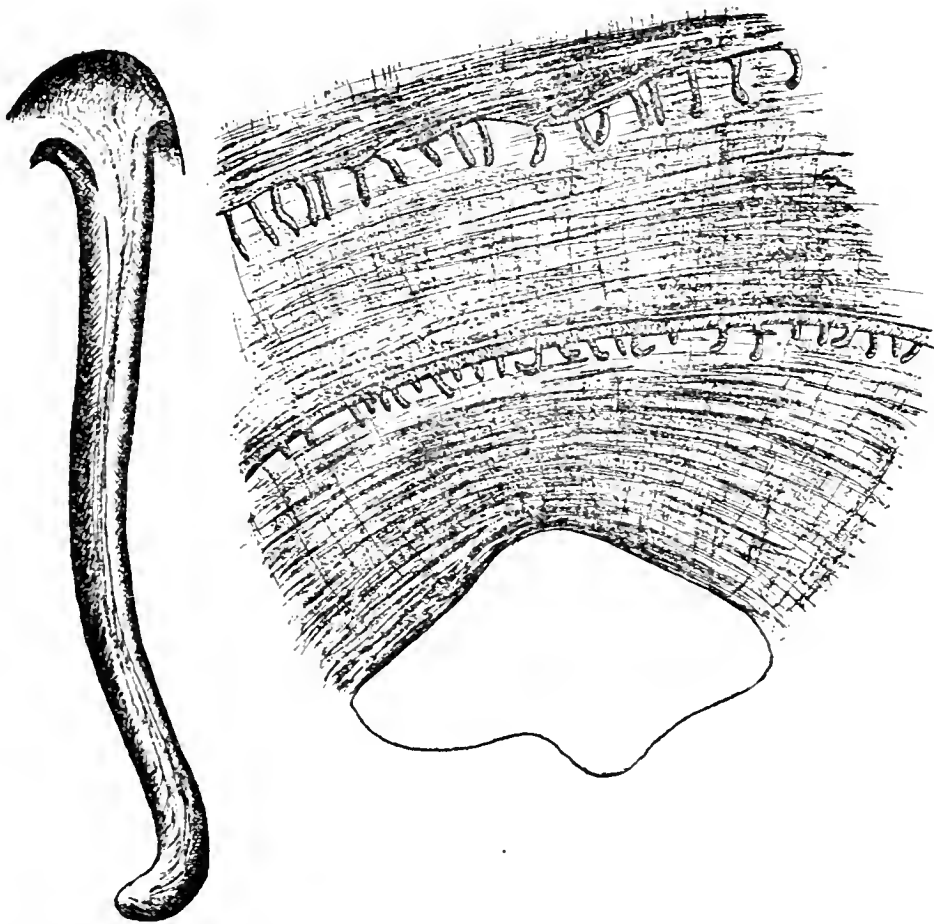


Fig. A ($\times 50$). — *Stolonica socialis*. Portion de la paroi du siphon cloacal, vue par la face interne, montrant les deux cercles de tentacules cloacaux. A gauche, un tentacule coronal, au même grossissement.

culière, et qui est, je crois, sans analogue dans les descriptions publiées d'autres espèces : les tentacules cloacaux forment *deux cercles* distincts et concentriques. Le cercle interne, plus petit et plus proche de l'orifice cloacal, correspond au bord libre de la tunique réfléchié ; il est le mieux marqué, étant formé par un bourrelet épithélial, au bord duquel sont insérés les tentacules. Quant au cercle externe, séparé de l'interne par une zone de 0,5 mm. de largeur seulement, il correspond à la base même du siphon cloacal, marquée par une condensation des fibres muscu-

laires circulaires. Les tentacules y sont implantés avec moins de régularité, quelques uns d'entre eux pouvant s'égarer jusqu'à quelque distance dans la zone annulaire intertentaculaire. L'étroitesse même de cette zone montre que les tentacules cloacaux doivent être très petits : ceux du cercle externe ont une longueur ne dépassant pas 0,075 mm., avec un calibre 6-10 fois moindre ; ceux du cercle interne sont plus courts et un peu plus gros. A titre de comparaison, je dirai que les tentacules coronaux atteignent une longueur de 1,5 mm., soit 20 fois celle des tentacules cloacaux les plus grands. Quant au nombre des tentacules cloacaux, il est considérable, atteignant au moins 120 pour le cercle externe et guère moins pour le cercle interne.

Organe vibratile — LACAZE et DELAGE (1893, p. 255) disent que, chez leur *Stolonica*, cet organe est « simple, bien évident, formé d'une simple papille percée au centre d'un large orifice ». J'ajouterai que dans les grands exemplaires, l'orifice affecte, comme si souvent chez d'autres Ascidies, la forme d'un fer-à-cheval, mais à cornes non enroulées, et présentant cette particularité que la concavité s'ouvre *en arrière*, contrairement à ce qui est généralement le cas ailleurs.

2. Heterocarpa glomerata ALDER (1863). Il s'agit ici de l'espèce pour laquelle LACAZE et DELAGE ont fondé le genre *Heterocarpa*, et qu'ils ont rapportée, à bon droit sans doute, à la *Cynthia glomerata* de ALDER.

Jusqu'à présent, aucun bourgeonnement n'avait pu être constaté chez cette espèce. LACAZE et DELAGE eux-mêmes ayant admis, sans prétendre être absolument affirmatifs, que les agglomérations qu'elle constitue seraient, comme chez *Stylopsis*, le résultat de la réunion de nombreux oozoïdes.

Toutefois MICHAELSEN (1900, 1904) et HARTMEYER (1909), tout en laissant provisoirement *Heterocarpa* parmi les Styéliés, n'ont pas été sans soupçonner qu'elle pourrait bien être bourgeonnante, et MICHAELSEN (1900, 1904) a fondé le genre provisoire *Allæocarpa* pour des Polystyélinés qui ne diffèrent d'*Heterocarpa* que par leur faculté blastogénétique. MICHAELSEN prévoit lui-même que si l'on venait à constater qu'*Heterocarpa* est bourgeonnante, le genre provisoire *Allæocarpa* tomberait en synonymie du genre plus ancien *Heterocarpa*. Voilà donc une chose

faite, et le genre *Heterocarpa* enrichi des espèces qui, dans la révision de MICHAELSEN (1904), formaient le genre *Allœocarpa*.

Il est extrêmement probable que *Heterocarpa glomerata* est identique avec *Allœocarpa apolis* MICHAELSEN (1904, p. 81), bien qu'il soit impossible, actuellement d'aboutir à une certitude à ce sujet. Je n'ai guère de doute non plus qu'il s'agit bien ici, ainsi que le suppose MICHAELSEN, d'un synonyme du *Distomus variolosus* GAERTNER (1774, bien qu'il me paraisse difficile et relativement sans importance d'arriver à une certitude à cet égard ; certitude qui aurait d'ailleurs cette conséquence absurde d'amener les partisans intransigeants de la loi de priorité à restaurer, pour *Heterocarpa*, le nom de *Distomus* ! Pour ma part, je trouve que l'on rend suffisamment justice à GAERTNER en mentionnant son genre *Distomus* parmi les synonymes douteux ou même probables d'*Heterocarpa*.

Il me paraît très probable aussi qu'une grande partie au moins des synonymes douteux d'*Allœocarpa apolis*, que MICHAELSEN (1904) énumère p. 81, sont effectivement des synonymes de cette espèce, et par conséquent d'*Heterocarpa glomerata*, mais ce n'est pas ici le lieu d'entrer dans des développements à ce sujet.

Toutefois, ainsi que LACAZE et DELAGE (1893, p. 274) l'ont déjà fait, je ne puis me dispenser de me demander si cette espèce n'est pas identique avec les *Polystyela* ou *Synstyela* de GIARD (1873). GIARD ayant reçu des matériaux de Noirmoutiers conservés dans l'alcool, y trouva un Tunicier qu'il nomma *Polystyela Lemirri*, mais sans en donner une diagnose précise, et sans avoir pu s'assurer « si les cornus de cette Ascidie étaient bien le résultat d'une gemmation ou s'ils étaient dus à la conerescence d'individus issus de larves distinctes » (p. 433) D'autre part, GIARD recueillit à Roscoff, dans des stations qui sont exactement celles d'*Heterocarpa*, une Ascidie pour laquelle il proposa le nom générique de *Synstyela*, mais sans décrire d'espèce-type, les renseignements qu'il donne étant ici aussi absolument insuffisants pour assurer la validité du nom.

Pour ma part, je ne doute pas que les *Synstyela* observées par GIARD à Roscoff soient des *Heterocarpa glomerata*, et je pense bien que les *Polystyela Lemirri* appartenaient vraisemblablement à la même espèce. Sans doute, il peut sembler que GIARD n'a pas pu fonder deux genres sur des échantillons d'un

seul et même animal, mais le vague même de ses descriptions dénote qu'il n'a pas examiné les échantillons de très près, et d'autre part ils étaient, ceux de Noirmoutiers, conservés d'une façon peut-être insuffisante, tandis que ceux de Roscoff étaient frais; ce à quoi il faut encore ajouter qu'*Heterocarpa* varie grandement, non seulement avec l'âge des colonies, mais aussi avec la nature du support, et sans doute aussi avec la saison.

Bref, ayant reconnu qu'*Heterocarpa* est une forme bourgeonnante, je la considère comme devant prendre la place, parmi les Polystyélinés, du genre *Allœocarpa*. Je crois qu'*H. glomerata* est synonyme d'*Allœocarpa apolis* MICH., de *Synstyela nom nud.* GIARD (et de *Polystyela Lemirri* GIARD), ainsi que de l'antique *Distomus variolosus* GAERTNER. Mais, mon but n'étant pas de faire de l'histoire, je n'entrerai pas dans les longues considérations auxquelles cette manière de voir pourrait donner lieu, l'identité de l'espèce envisagée étant suffisamment établie en disant qu'il s'agit d'*Heterocarpa glomerata* telle que LACAZE et DELAGE l'ont définie.

Il me faut pourtant encore mentionner qu'il ne me paraît pas du tout certain que la forme méditerranéenne, que MICHAELSEN appelle (1904, p. 73) *Allœocarpa fusca* D. Ch. soit différente de son *A. apolis*, que je crois identique avec notre *Heterocarpa glomerata*. Les différences sur lesquelles MICHAELSEN se fonde pour nier cette identité viennent peut-être de différences dans l'état de développement des échantillons comparés, comme je le montrerai ci-dessous, en passant en revue quelques-uns des caractères considérés comme spécifiques.

Structure du cormus et des ascidiozoïdes

Dans sa diagnose spécifique d'*H. (Allœocarpa) incrustans*, MICHAELSEN (1904, p. 88-89) a noté que, dans les stades jeunes, les ascidiozoïdes peu nombreux sont presque isolés, « tout au plus par leurs bords ». Ce n'est donc que plus tard que les ascidiozoïdes peuvent être enfouis dans la tunique commune, et il faut bien admettre que toutes les transitions sont ménagées, chez cette espèce, entre les stades extrêmes.

Chez *H. glomerata*, l'agencement des ascidiozoïdes associés varie également dans de grandes limites, suivant l'âge de la colonie et suivant le support sur lequel elle est étalée. Dans les stades jeunes, la disposition rappelle celle qui a été décrite par HERDMAN (1886, Pl. XLVI, fig. 2) chez *Chorizocormus reticularis* [*Polyzoa reticulata* selon MICHAELSEN 1904, p. 65)] : la colonie n'a pas encore de lame basilaire continue, mais elle est formée par un réseau irrégulier, dont émergent de place en place les ascidiozoïdes, ce qui paraît bien répondre à la disposition initiale d'*H. incrustans*. Dans les stades avancés, au contraire, l'intercalation de nombreux blastozoïdes nouveaux fait que les individus sont plus ou moins serrés et empâtés dans la tunique commune, dont leur région antérieure, portant les orifices, émerge seule plus ou moins, suivant les cas, et aussi suivant le plus ou moins de contraction subi par les ascidiozoïdes lors de la conservation. Ce n'est guère que sur les colonies bien épanouies que l'on voit les ascidiozoïdes faire une saillie à peu près égale à la moitié de leur longueur totale. Très souvent, la saillie individuelle est bornée aux proportions d'une calotte peu bombée, portant les orifices. L'agencement des ascidiozoïdes dans le cormus varie donc dans de grandes limites suivant l'âge de la colonie considérée, et cette variation paraît être la même chez *H. glomerata* que chez *H. incrustans*.

Chez *H. glomerata*, la disposition des ascidiozoïdes varie encore avec la nature du support. Sur les parois rocheuses, plus ou moins surplombantes, *Heterocarpa* n'est que rarement fixée à même la pierre. Le plus souvent, elle recouvre d'autres Ascidies, surtout des Cynthiadés ou des Styélinés. LACAZE et DELAGE la mentionnent en compagnie de *Styelopsis*, tandis que MICHAELSEN a trouvé *H. apolis* (= *glomerata*?) sur *Cynthia morus* (p. 84). Pour ma part, je l'ai recueillie sur *Polycarpa errans* HARTMEYER (Bronn, p. 1364, en note), aux rochers du Duon, et une fois sur *Ascidia mentula* (fig. 2, Pl. III).

Il ne me paraît donc pas que la disposition des ascidiozoïdes dans le cormus puisse être utilisée, ainsi que le fait MICHAELSEN (1904, p. 73) pour la distinction des espèces du genre *Heterocarpa* (*Allæocarpa*). ce caractère variant peut-être plus, dans le cours du développement d'une même espèce, qu'il ne varie d'une espèce à l'autre. Si cette disposition peut être utilisée pour la

diagnose spécifique, nous ne savons actuellement pas encore comment.

Les orifices des siphons, même sur les individus bien conservés, sont de simples trous ronds, ne montrant aucune indication d'une subdivision en lobes. Sur le matériel conservé, on ne retrouve aucune trace des six rayons rouges si caractéristiques des deux siphons des animaux vivants, et ceux-ci ne constituent dès lors qu'un caractère de la livrée, et non un caractère anatomique. L'expression d'*oscula substellata* appliquée par GAERTNER (1774) aux orifices de son *Distomus* convient parfaitement à ceux d'*H. glomerata*.

Cæcum pylorique. — Cet organe est très développé chez *Hete-*

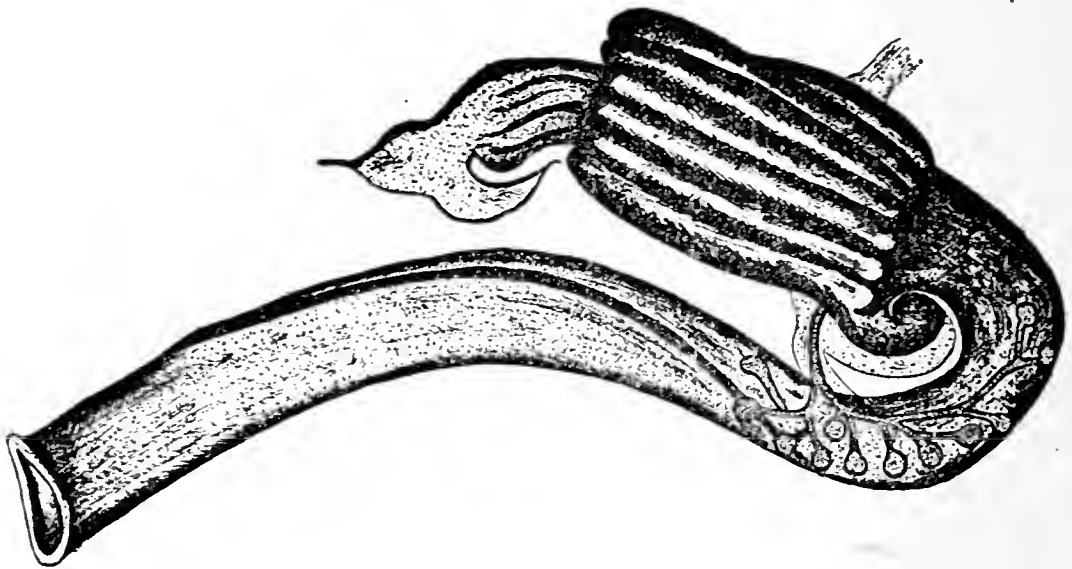


Fig. B (× 20). — *Heterocarpa glomerata*. Tube digestif avec cæcum pylorique en crochet.

rocarpa, et c'est avec raison que SEELIGER, dans le Bronn (p. 1116), aussi bien que HARTMEYER, dans le même ouvrage (p. 1367) et MICHAELSEN (1911, p. 138), l'introduisent dans la diagnose générique. Pourtant, ce diverticule stomacal paraît appartenir à toutes les Polystyélinés, qui l'ont d'ailleurs en commun avec beaucoup de Styélinés et les Botryllidés. Il ne suffit donc pas de mentionner l'existence de cet organe dans la diagnose générique, mais il faudrait en outre indiquer ce qu'il peut avoir de caractéristique.

Les figures données du tube digestif d'*H. glomerata* par LACAZE et DELAGE étant peu démonstratives, il me paraît utile de fournir ici une vue d'ensemble de cet organe, tel qu'il apparaît sur les matériaux conservés. On y reconnaît un œsophage très

court, un estomac relativement peu renflé, cannelé suivant la longueur, un cœcum pylorique très grand et incurvé en crochet, au voisinage duquel aboutit le canal de la glande intestinale, et un intestin très long avec gouttière bien marquée; enfin un anus à bord lisse. D'une manière générale, ce tube digestif rappelle beaucoup celui des autres espèces d'*Heterocarpa* (*Allœocarpa*) figurées par MICHAELSEN et tout particulièrement celui d'*H. incrustans*, dont on trouvera une représentation figure 5, Planche IX des Tuniciers de la « Belgica » (1913), où cette espèce est encore rangée dans le genre *Allœocarpa*. Il ne me paraît pas que l'on puisse trouver dans le tube digestif d'*Heterocarpa* des particularités pratiquement utilisables pour la distinction des espèces du genre, et c'est tout au plus si l'on peut en tirer un caractère générique. Peut-être la principale caractéristique du tube digestif d'*H. glomerata* est-elle dans la longueur de l'intestin relativement peu arqué, vu qu'il se porte assez loin vers l'avant, sans croiser l'œsophage

Tentacules cloacaux. — Ces appendices existent également chez *H. glomerata*, et présentent la plus grande analogie avec ce qui est connu chez *H. (Allœocarpa) incrustans*, à tel point que je puis me borner à renvoyer aux figures 9 et 10, Pl. IX, des Tuniciers de la « Belgica » (1913). Ces tentacules, extrêmement fins, forment un seul cercle complet, correspondant au cercle externe de *Stolonica*, mais il y en a en outre un grand nombre éparpillés sans ordre dans la zone correspondant à celle qui, chez *Stolonica*, sépare les deux cercles.

La longueur de ces tentacules atteint 0,12 mm. sur une épaisseur de 0,01 environ, tandis que, pour *H. (Allœocarpa) incrustans*, j'ai indiqué 0,2 et 0,02. Néanmoins, je ne crois pas que ces petits tentacules cloacaux puissent intervenir pratiquement dans les diagnoses spécifiques; tout au plus pourrait-on les introduire dans la diagnose générique, à condition de ne pas se borner à mentionner leur existence, celle-ci étant réalisée chez beaucoup de Polystyélinés, sinon chez tous.

Organe vibratile. — Son orifice constitue une fente transversale légèrement arquée, la concavité regardant en arrière, c'est-à-dire que nous avons ici, comme chez *Stolonica*, un fer à cheval ouvert en arrière, mais beaucoup moins incurvé que chez cette dernière. Tout comme je le mentionnais pour *H. (Allœocarpa)*

incrustans (« Belgica », p. 43), « l'organe vibratile est situé en avant du cercle péricoronal, de sorte que celui-ci n'a pas à faire, pour l'entourer, un cul de-sac plus ou moins allongé, comme c'est souvent le cas ». La figure 12, Pl. I, que MICHAELSEN (1904) donne de l'orifice vibratile d'*H. (Allæocarpa) apolis* a bien la forme d'un croissant peu arqué, mais l'auteur ne dit pas comment il est orienté. S'il est ouvert en arrière, il ne diffère pas de la disposition réalisée chez *H. glomerata*.

Plis branchiaux. — Dans la dernière diagnose qu'il ait donnée du genre *Heterocarpa*, MICHAELSEN (1911, p. 158) mentionne l'existence de 4 ou 3 plis de chaque côté, généralement étroits, parfois partiellement ou totalement rudimentaires. Plus anciennement, le même auteur disait de son *Allæocarpa (Heterocarpa)*, que sa branchie est avec ou sans plis. Je me suis trouvé d'accord avec MICHAELSEN pour reconnaître que la branchie d'*H. (Allæocarpa) incrustans* manque totalement de plis (« Belgica », p. 45).

Dans le cas d'*H. (Allæocarpa) apolis*, que je crois identique avec *H. glomerata*, au contraire, MICHAELSEN (1904, p. 79) mentionne l'existence, de chaque côté, dans la région dorsale, d'un large pli, faiblement mais nettement saillant, ne surplombant pas, et sur lequel les barres longitudinales sont plus rapprochées. Il y a environ 12 barres longitudinales sur chaque moitié de la branchie.

LACAZE et DELAGE (1893, p. 268), par contre, ont dit de *H. glomerata* que sa branchie « n'a pas de vrais replis, mais, comme chez la *Styelopsis grossularia*, des bandes saillantes formées de sinus longitudinaux plus pressés les uns contre les autres et produisant des ondulations, des sortes de boursoufflements longitudinaux de la membrane branchiale. Ces replis rudimentaires sont beaucoup plus larges que les espaces situés entre eux. Il y en a trois de chaque côté... » Le nombre des barres longitudinales, variable, atteindrait une quinzaine au moins de chaque côté.

Comme on le voit, les données de MICHAELSEN sur *H. apolis* et de LACAZE et DELAGE sur *H. glomerata* sont à ce point discordantes que la réunion des deux espèces en une seule, dont je suis pourtant partisan, paraît impossible. Je crois que le désaccord n'est qu'apparent, L. et D. appelant « replis rudimentaires » ce que M. considère comme de « larges plis... non surplombants »

[*Styelopsis grossularia*].

L. et D. disant que *H. glomerata* ne possède pas plus de « vrais replis » que ce n'est le cas chez *Styelopsis grossularia*, je me suis naturellement livré à l'examen comparatif des branchies de ces deux formes. Pour *Styelopsis*, pourtant, une vérification pouvait paraître superflue, car il n'est peut-être pas un l'unicier qui ait fait l'objet d'autant de publications, parmi lesquelles je mentionnerai seulement la monographie de JULIN (1892). Partielle étendu que lui consacrent LACAZE et DELAGE (1893) et la monographie de RIEDLINGER (1903), dont l'étude a porté sur une forme de la Baltique. Celle ci me paraît réaliser une transition entre les deux types extrêmes que L. et D. ont distingués comme forme solitaire et forme sociale. Fait singulier, cette distinction n'a pas été faite par d'autres auteurs, et pourtant elle s'impose absolument. Ainsi que l'ont noté L. et D. la forme et la taille des deux types sont extrêmement différentes, ce qui est en rapport avec leur habitat dissemblable, l'habitat de la forme baltique, sur des algues, étant autre encore, et bien rarement réalisé, je crois, si tant est qu'il le soit, dans la Manche. *Styelopsis grossularia*, que RIEDLINGER appelle l'« enfant d'adoption » des auteurs français, varie considérablement par son habitus, autant que par son habitat ; malgré cela les auteurs, très nombreux, sont absolument d'accord pour reconnaître que la branchie de cette Ascidie est dépourvue de replis, et c'est même là la seule raison qui ait été invoquée pour maintenir le genre *Styelopsis*, dont l'unique espèce a d'ailleurs, et à bon droit selon moi, été incorporée par HARTMEYER (Bronn, p. 136!) au genre *Dendrodoa*.

Il peut donc sembler étonnant — et j'en ai été le premier surpris — que des échantillons de *Styelopsis*, recueillis à Roscoff dans plusieurs stations, au *Loup*, au *Duon* au *Cerf* et même à Locquirec, montrent des replis qui, sans atteindre l'amplitude qu'ils ont chez certaines Styélidés et chez les Cynthiadés, n'en sont pas moins de « vrais replis », pour autant que l'on puisse s'entendre sur la valeur de ce mot. Ma foi dans l'absence de replis chez *Styelopsis* était pourtant telle que, en constatant leur existence sur mes échantillons, j'ai d'abord pensé qu'ils constituaient un critérium suffisant pour exclure leur identification avec *Styelopsis*, auquel cas je me serais trouvé en présence d'une espèce, apparemment nouvelle d'ailleurs, de *Dendrodoa* ; celle-ci, à part les replis branchiaux, aurait eu tous les caractères de *Styelopsis*, et aurait ménagé la transition entre les deux genres au point d'imposer définitivement leur fusion. Mais, à moins d'admettre le fait invraisemblable que, dans toute la région de Roscoff, les *Styelopsis* aient été remplacées par des *Dendrodoa* nouvelles, il ne reste le choix qu'entre deux hypothèses : ou bien les *Styelopsis* se sont modifiées en acquérant des replis branchiaux, ou bien ces replis ont échappé à l'examen de mes devanciers. Bien que la moins sensationnelle, c'est à cette dernière supposition que je me rallie, et je ne puis guère la justifier que par les différences individuelles que les échantillons ont pu présenter, par les différences de méthodes techniques, et sans doute aussi par des différences de définition. En effet, si, comme je vais chercher à le montrer, *Styelopsis* et *Heterocarpa* possèdent des replis branchiaux, ce ne sont toutefois que des replis non surplombants — ou à peine surplombants, mais ce n'en sont pas moins des dénivellations dont la profondeur égale au moins la largeur, c'est-à-dire beaucoup plus que de simples ondulations.

La figure G montre l'ensemble d'une coupe transversale de la branchie de

Styelopsis, et est absolument comparable à la figure 1. Taf. XXII, de SEELIGER (Bronn) et à la figure 2. p 44, de RIEDLINGER Mais. tandis que les figures de ces deux auteurs ne montrent pas de replis appréciables, la figure ci contre montre un très grand repli du côté droit (à gauche) et un autre repli, symétrique quoique beaucoup moins accusé. La coupe montre qu'il n'y a pas de barres longitudinales dans la zone séparant les replis de la lamelle dorsale; il n'y a pas moins d'une dizaine de barres sur le repli droit, tandis qu'il n'y en a que cinq sur le repli gauche. Par contre, du côté droit, il n'y a que cinq ou six barres pour tout l'espace compris en dehors du



Fig. C ($\times 25$). — *Styelopsis grossularia*. Coupe transversale de la branchie, montrant les plis branchiaux, celui de droite (à gauche sur la fig.) beaucoup plus développé que celui de gauche.

repli, tandis que l'on en compte onze à gauche (droite de la figure). Le nombre des barres est donc sensiblement le même sur les deux côtés, mais elles sont beaucoup plus régulièrement réparties à gauche qu'à droite : à droite elles sont déplacées vers le dos, au profit du repli branchial, laissant un large espace libre du côté de l'endostyle.

Une coupe transversale, comme celle que nous venons de voir, peut laisser un doute : ne s'agit il pas d'un plissement *post-mortem* ?

Les dissections de branchies répondent négativement, car elles montrent les plis courant suivant la plus grande partie de la longueur de la branchie ; le pli de droite est toujours de beaucoup le plus accusé, mais celui de gauche

est généralement bien visible, et il n'est pas rare qu'il y ait, sur l'une ou l'autre face, ou sur les deux, des indications d'un deuxième repli, marqué non seulement par le rapprochement des barres lui correspondant, mais aussi par un plissement de la paroi. C'est en examinant la branchie par sa face externe que l'on peut le mieux juger de la réalité des replis : le faisceau de barres longitudinales ne masquant plus la vue, on plonge dans la concavité du pli, on peut juger de sa profondeur, et voir qu'il est maintenu par des cloisons transversales, expansions des sinus transverses, et dont le bord libre, renflé, franchit comme un pont la vallée par laquelle se traduit, du côté péribranchial, le repli saillant dans la cavité branchiale.

Ces barrages du repli, avec leur bord renflé, dans lequel courent des fibres musculaires, font que le repli ne peut pas s'ouvrir au-delà d'une certaine mesure, et montrent qu'il constitue bien une disposition permanente.

Il est très difficile de donner une bonne figure d'ensemble d'un repli branchial, et cela d'autant plus qu'il s'agit d'un repli plus profond. Dans la figure 3 Pl., IV on trouvera cependant la reproduction d'une portion de branchie de *Styelopsis*, montrant une partie du repli branchial gauche — le moins développé, de beaucoup — vu par la face externe. Le pli apparaît donc comme une dépression longitudinale, et l'on voit que celle-ci est barrée par les sinus transverses, comme si ceux-ci ne participaient pas au plissement. L'examen par l'autre face montre qu'ils y participent au contraire, et que les barrages du repli ne sont que des expansions membraneuses, à bord libre renflé, des sinus transverses. Sur la figure C le bord libre de l'un de ces septums se voit coupé suivant sa longueur, franchissant en pont le repli du côté gauche, et montrant que ce repli n'est pas le résultat d'une contraction accidentelle. A plus forte raison en est-il ainsi pour le repli symétrique, qui lui aussi est barré et maintenu par des septums péribranchiaux.

Comme conclusion de cette longue parenthèse sur les replis de la branchie de *Styelopsis* — motivée par le rapprochement que LACAZE et DELAGE en ont fait avec le même organe d'*Heterocarpa* — je dirai donc que, chez les individus bien développés de la forme sociale, la branchie présente au moins deux replis symétriques, vrais replis encore que replis non surplombants, celui de droite étant de beaucoup le plus développé. Parfois même il y a des indications d'un ou deux autres replis, moins marqués, sur l'une ou l'autre face, ou même sur les deux, mais le seul repli que l'on rencontre habituellement est situé du côté dorsal, répondant au premier repli — à partir de la lamelle dorsale — des autres Styélinés. La comparaison avec ce qui est réalisé chez des espèces du genre *Polycarpa*, ayant, de chaque côté quatre plis branchiaux, vrais replis surplombants, montre que les plis de *Styelopsis* sont absolument semblables, l'amplitude de leur ondulation étant seulement moindre, et le nombre des barres longitudinales groupées suivant leur longueur beaucoup moins élevé. D'autre part, les plis n'existant pas chez les jeunes *Styelopsis*, la présence de ces éléments peut n'être qu'un résultat de l'âge, et il n'est pas douteux que certains individus ou certaines variétés de l'espèce peuvent ne pas les acquérir, leur indication se retrouvant toutefois dans les groupements réalisés par les barres longitudinales, suivant des zones leur correspondant. On trouverait donc chez *Styelopsis*, suivant l'âge des individus, suivant les variations des individus ou des variétés, toutes les transitions entre le manque total des replis et la présence d'au moins un repli vrai de chaque côté. Cette condition est aussi celle qui est réalisée chez certaines *Dendrodoa*, genre auquel il me paraît légi-

time d'abandonner *grossularia*, l'unique espèce de *Styelopsis*, ainsi que l'a déjà fait HARTMEYER (BRONN, p. 1361).

Heterocarpa étant, de l'avis de LACAZE et DELAGE, comparable à *Styelopsis*, il n'est pas surprenant qu'après avoir trouvé que cette dernière possède de vrais replis, j'en trouve également chez *Heterocarpa*. Je considère, en effet, comme de vrais replis les ondulations, au nombre de trois de chaque côté, que L. et D. ont reconnues à *Heterocarpa*, non sans admettre que le degré de développement de ces plis soit sujet à de grandes variations. De ces replis, les deux dorsaux, de chaque côté, sont habituellement les plus marqués, et le deuxième parfois plus que le premier; le troisième, par contre, est beaucoup moins accusé. Les uns comme les autres ne courent pas toujours suivant toute la longueur de l'organe, mais sont parfois limités à sa région moyenne ou antérieure. Il peut arriver qu'un seul repli soit bien marqué de chaque côté, cas réalisé dans *H. apolis* d'après MICHAELSEN (1904, p. 79). Aussi ne vois-je pas qu'il y ait dans la branchie de ce type rien qui s'oppose à son identification avec *H. glomerata*; les différences, mal établies d'ailleurs, qui existeraient entre l'une et l'autre ne dépassent pas les limites de la variation suivant les individus et leur développement.

La figure 4 Pl. IV est directement comparable à celle donnée plus haut à propos de *Styelopsis*. Elle représente une petite portion de la moitié gauche de la branchie d'*H. glomerata*, prise sur le trajet du deuxième repli. On voit que le repli est, ici aussi, barré par des septums dépendant des sinus transverses. Mais ce qu'il y a ici de très particulier, c'est l'existence, dans l'épaisseur de ces septums, de *nodosités* relativement volumineuses, logées dans la concavité du repli, et constituées par des amas compacts et opaques de cellules granuleuses. Ces nodosités, disposées en séries longitudinales dans les replis branchiaux, donnent à l'organe respiratoire un aspect très caractéristique; mais il faut ajouter que, si elles existent dans la majorité des cas, leur degré de développement varie beaucoup, et l'on trouve toutes les transitions entre l'absence totale de ces renflements des septums péribranchiaux et leur maximum de volume, qui est celui d'une sphère aussi large que le repli lui-même. Je ne sais pas quelle est la signification de ces nodosités branchiales, mais je pense que leur rôle pourrait bien être analogue à celui des *endocarpes*;

c'est-à-dire que les unes et les autres seraient le siège de modifications subies par les globules sanguins dont ils sont bourrés.

Organes sexuels (polycarpes). — LACAZE et DELAGE (1893, p. 271) disent de leur *H. glomerata* que les testicules y sont ovoïdes, et voient dans ce caractère un obstacle à l'identification de leur espèce avec celle de la Méditerranée, celle, du moins, que MICHAELSEN a désignée depuis sous le nom d'*H. (Allœocarpa) fusca*, et chez laquelle les testicules ont la forme de saucisse.

Or, à différentes reprises, j'ai rencontré chez les *Heterocarpa* de Roscoff des testicules ayant absolument la forme de saucisse,

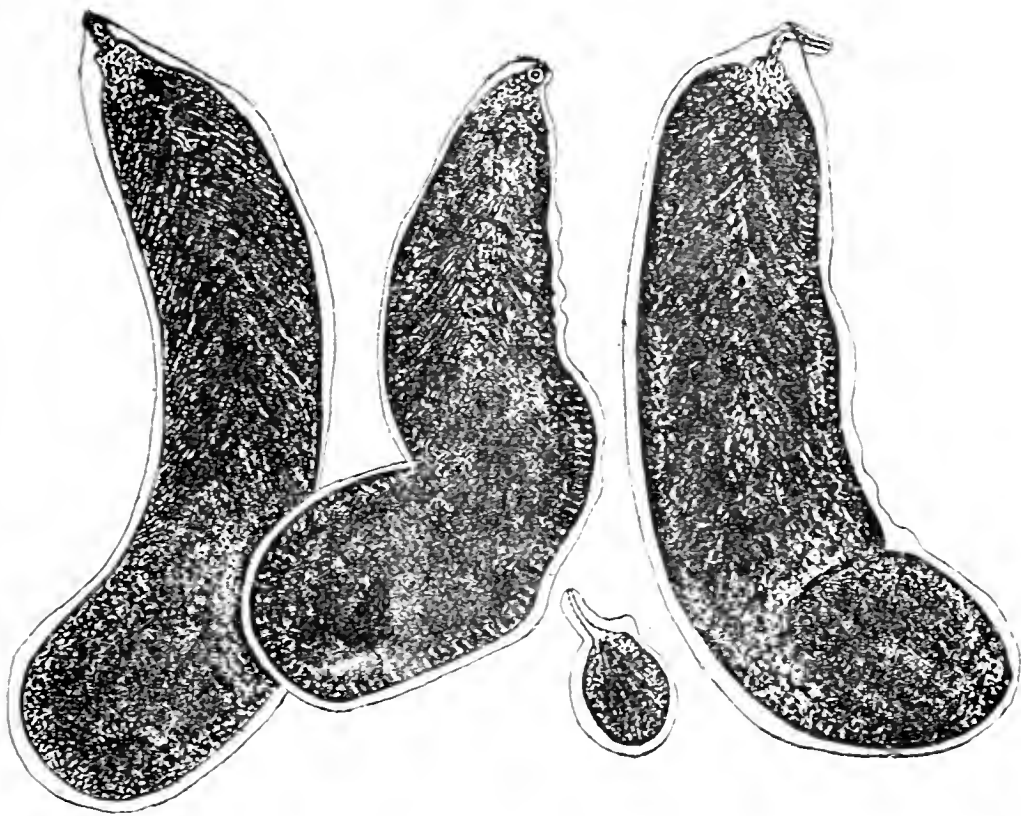


Fig. D ($\times 50$). — *Heterocarpa glomerata*. Groupe de testicules mûrs. trois grands en forme de saucisse, un petit piriforme, tels qu'on les trouve dans des ascidiozoïdes bourgeonnants.

ainsi que l'on peut en juger par la figure D, qui représente un petit groupe de ces organes. Trois d'entre eux, les plus grands, du moins, ont cette forme. tandis qu'un quatrième, considérablement plus petit, est ovalaire ou piriforme. Tous les quatre sont bourrés de spermatozoïdes, et il ne semble pas que le petit eût été appelé à grandir encore. Il faut donc admettre, ou bien que nous avons sous les yeux, dans un même groupe, les formes extrêmes que peuvent présenter les testicules d'*H. glomerata*, tous les intermédiaires existant entre elles — bien qu'on ne les ait pas observés — ou bien qu'il n'y a pas d'intermédiaires, mais

deux types distincts qui peuvent se rencontrer soit séparés, soit réunis, comme dans la figure. Dans l'immense majorité des cas, je me suis trouvé en présence de petits testicules piriformes, mais ils étaient incomplètement développés, et rien ne permettait de préjuger de la forme qu'ils auraient ultérieurement affectée. La vérité est que nous sommes incomplètement renseignés sur la façon dont, dans les colonies d'*Heterocarpa* — et des Polystyélinés en général — les organes sexuels se comportent chez les différents ascidiozoïdes. On sait que, chez *Heterocarpa*, l'oozoïde peut atteindre la maturité sexuelle avant de bourgeonner, mais on ignore le moment de la maturation des polycarpes chez les blastozoïdes.

Sans rien vouloir enlever aux organes sexuels de leur valeur comme caractère de classification des Styélinés, la constatation, que nous venons de faire, de la variabilité des testicules chez une même espèce, montre qu'il faut être prudent dans l'utilisation de ce caractère, les différences réelles et considérables constatées pouvant, comme tant d'autres différences, tenir à l'état de développement ou être individuelles (différences entre l'oozoïde et les blastozoïdes?). Toujours est-il que les testicules digitiformes d'*Heterocarpa glomerata* ne paraissent différer en rien de caractéristique de ceux que MICHAELSEN a représentés figures 13 et 18, Taf. II de sa Révision (1904), respectivement chez *H. (Allæocarpa) Hupferi* et chez *H. (A.) fusca*. Quant au testicule d'*H. (A.) apolis*, que reproduit la figure 10, Taf. I, de cet auteur, rien ne s'oppose à ce que ce soit un petit testicule d'*H. glomerata*. Il en résulte que ce n'est pas encore dans les testicules que nous pouvons trouver, avec les renseignements dont nous disposons, un critérium au sujet de l'identité supposée entre *H. glomerata* et *H. apolis* d'une part, et *H. glomerata* et *H. fusca* d'autre part.

Quant aux ovaires, je n'ai rien à ajouter à ce qui est connu à leur sujet, mais, là aussi, nous manquons de renseignements précis sur le moment où ils se développent chez les générations successives, cette remarque étant, encore une fois, applicable à tout le groupe des Polystyélinés.

3. *Polycarpa comata*. Je n'ai eu, de dragages multiples, que deux exemplaires du Styéliné que LACAZE et DELAGE (1893) désignent sous ce nom, ces auteurs eux-mêmes disant n'en avoir obtenu qu'un petit nombre. Si cette

espèce est réellement rare. ce serait un argument opposé à l'hypothèse. qui n'a d'ailleurs jamais été faite, qu'elle pourrait être bourgeonnante, et pourtant c'est là une hypothèse que je dois soulever.

L'un des deux exemplaires dont j'ai disposé est étroitement fixé sur une petite pierre, portant, tout autour de la base de fixation, des statoblastes épars, les uns accolés à la pierre, les autres soudés aux prolongements radiculaires dont le corps de la *comata* est hérissé. Ces statoblastes sont, à première vue, absolument semblables à ceux de *Stolonica*, et il se pourrait, s'ils appartenait à celle-ci, que ce soit fortuitement qu'ils se sont formés autour de la *Polycarpa*, et même en partie sur elle. Toutefois, en examinant de plus près les statoblastes entourant la *P. comata*, je les trouve différents de ceux de *Stolonica*, notamment en ce qu'ils présentent quelques prolongements radiculaires, longs et minces, expansions de la tunique, logeant un vaisseau, semblables aux filaments constituant le chevelu de la *Polycarpa*. Ces prolongements des statoblastes émergent bien réellement de leur intérieur, et ne sont pas des filaments de l'animal adulte voisin, simplement appliqués sur eux; ce sont bien des expansions des statoblastes, telles que l'on n'en observe jamais dans le cas de *Stolonica*, et suffisantes, ce me semble, à exclure qu'il s'agisse de cette espèce. Des coupes, très imparfaites d'ailleurs, que j'ai faites dans ces statoblastes, tout en me montrant qu'ils sont, à l'égal de ceux de *Stolonica*, remplis d'une énorme masse pseudo-vitelline m'ont paru révéler quelques différences, au moins histologiques, ce qui me confirme dans l'hypothèse que ces statoblastes sont ceux de *Polycarpa comata*. Si, dans le cas unique que j'ai observé, les statoblastes étaient sans connexions avec la *Polycarpa*, cela pourrait dépendre de ce que ces statoblastes deviendraient indépendants, comme chez *Stolonica*.

Je crois donc que *Polycarpa comata* est un Polystyéliné à statoblastes, mais je n'ai pas eu les matériaux nécessaires pour arriver à une certitude à cet égard. Il n'est guère douteux d'ailleurs que la faculté blastogénétique doit appartenir à plus d'un Styéliné jusqu'ici réputé non bourgeonnant.

II

FORMATION DES BOURGEONS

ou blastogenèse proprement dite

Les observations de RITTER (1896) sur *Goodviria dura* [*Metandrocarpa* pour MICHAELSEN (1904, p. 70)] ont déjà fait connaître que la blastogenèse de cette espèce appartient au mode palléal, et il était à prévoir que ce mode se vérifierait chez les autres Polystyélinés. Effectivement, ainsi que je l'ai annoncé dans ma note préliminaire, la blastogenèse de *Stolonica*, quoique s'effectuant par des « stolons vrais », dérive du mode palléal, et ne diffère de ce qui est réalisé chez les Botryllidés que par la pédi-

culisation extrême des bourgeons. Dans un cas comme dans l'autre il s'agit d'une évagination creuse de la paroi du corps, la cavité du bourgeon étant un diverticule de la cavité péribranchiale. Chez *Heterocarpa*, au début de la cormogénèse, le processus est identique à celui de *Stolonica*, et l'on observe de part et d'autre des bourgeons très pédiculisés ; mais, tandis que, chez *Stolonica*, il n'y a jamais formation d'une colonie véritable, chez *Heterocarpa* il se constitue un cormus au sein duquel les nouveaux bourgeons ne sont pas plus pédiculisés que chez la *Goodsiria* de RITTER, car les nouveaux blastozoïdes naissent au contact immédiat du parent.

Le terme de *paroi du corps*, appliqué à toute la paroi qui délimite la cavité péribranchiale vers l'extérieur, n'est sans doute pas strictement correct, au point de vue morphologique du moins, mais il me paraît être le plus clair parmi ceux qui ont été employés, et assurément préférable à ceux de *derme* ou de *tunique interne*. Sans doute, morphologiquement, la paroi du corps est-elle interposée entre la *cavité du corps* et l'extérieur, mais, dans le type qui nous occupe, il n'existe aucune cavité générale, celle-ci ayant été refoulée, selon toute vraisemblance, par le développement considérable qu'a pris la cavité péribranchiale. Celle-ci étant, suivant la terminologie de HUXLEY, un *épécèle*, ce n'est donc qu'en l'assimilant à une véritable cavité du corps que l'on peut, dans un sens descriptif, appliquer le terme de *paroi du corps* à l'ensemble des couches qui séparent cette cavité de l'extérieur. Dans un sens descriptif aussi, on dira que toute l'organisation de notre type se ramène à deux sacs emboîtés, la paroi du corps et le sac branchial (dont le tube digestif n'est que le prolongement). Il est donc bien clair que, par *paroi du corps*, j'entendrai l'ensemble constitué par la tunique, l'épiderme, la couche conjunctivo-musculaire vascularisée, et l'épithélium péribranchial. N'employant pas le terme de *tunique interne*, il est inutile d'ajouter un qualificatif à la seule tunique maintenue, et de l'appeler externe ou cellulosique. La tunique ayant été, par les anciens auteurs, comparée à la coquille des Mollusques, l'ensemble des couches sous-jacentes était désigné sous le terme de *manteau* : celui-ci correspond donc à notre *paroi du corps* moins la tunique. Le terme de *bourgeon-*

nement palléal exprime donc convenablement que le processus consiste essentiellement en la formation d'un diverticule de la paroi du corps, et il est bon d'ajouter que toutes les couches de cette paroi participent à l'évagination, qui se présente comme une hernie, poussée vers l'extérieur, de la cavité péribranchiale. Le bourgeonnement palléal ou péribranchial a ceci de particulier que la formation du bourgeon est assurée par la seule paroi du corps, sans aucune intervention du sac branchio-intestinal.

La blastogénèse proprement dite et le développement ultérieur du bourgeon sont ici nettement séparés : au cours de la blastogénèse la paroi du corps ou sac externe du parent donne naissance à un sac vide, représentant d'ores et déjà la paroi du corps du futur blastozoïde ; le développement du bourgeon consiste essentiellement en la formation du sac branchio-intestinal, qui se constitue au sein du bourgeon, sans que les mêmes organes du parent y participent en aucune façon.

Stolonica socialis

Chez cette espèce, bien que je possède tous les stades de la blastogénèse et une série suffisante des stades ultérieurs, je n'ai pas vu le début du phénomène par rapport à l'individu bourgeonnant, je veux dire que je n'ai pas pu déterminer à quel moment les bourgeons apparaissent, ni si la faculté blastogénétique est limitée aux seuls oozoïdes, ou bien si, au contraire, les blastozoïdes bourgeonnent à leur tour. Toutefois, je puis affirmer que le bourgeonnement n'est assurément pas précoce comme chez les Botryllidés : les larves urodèles et les oozoïdes issus de leur métamorphose, conservés pendant plusieurs semaines en aquarium, ne montrent aucune indication de bourgeonnement. Il en est de même pour des blastozoïdes issus de bourgeons laissés six mois en observation, et pour des individus, encore reconnaissables comme blastozoïdes, pêchés au printemps. D'autre part, les *Stolonica* adultes, draguées en été, sont presque toujours associées en plus ou moins grand nombre, et je n'ai trouvé aucun moyen de distinguer parmi elles les blastozoïdes des oozoïdes. La nature du support, l'enchevêtrement et la fragilité des stolons plus ou moins incrustés de sable, tout

cela fait qu'il est très difficile de déterminer si tous les individus du groupe, ou quelques-uns d'entre eux seulement, émettent des stolons. Je n'ai pas davantage constaté un rapport quelconque entre l'activité sexuelle et la formation des bourgeons, les deux processus étant très souvent concomitants. Mais, jusqu'à preuve du contraire, je pense que les blastozoïdes et les oozoides ont les uns et les autres le pouvoir de bourgeonner et celui de se reproduire sexuellement.

Rapports des stolons avec le parent. — N'ayant pas vu le début de la formation des stolons de *Stolonica*, je ne puis décrire que les rapports de stolons déjà constitués, et dont l'extrémité libre a déjà commencé à se renfler en bourgeon.

La figure d'ensemble 1 Pl. III montre une *Stolonica*, de la base de fixation de laquelle s'irradient en tous sens, une série de stolons, dont le nombre n'est pas inférieur à 7 ou 8, plusieurs étant en outre ramifiés. Pour la plupart d'entre eux, on voit nettement, par transparence à travers la tunique, qu'ils sont parcourus par un prolongement issu de la région postérieure du parent, les rapports exacts et la structure de ce prolongement n'étant à vrai dire pas analysables sur cette figure d'ensemble. Dans l'épaisseur de la tunique du parent et des stolons se voient en outre des vaisseaux sanguins, de calibre moindre que les prolongements stoloniaux ; ces vaisseaux, accompagnant les prolongements stoloniaux dans leur trajet, sont ramifiés et leurs extrémités sont renflées en ampoules ovalaires, comme chez les autres Polystyélinés.

Les rapports exacts du stolon ne sont que rarement vérifiables autrement que sur des coupes, et la figure E *a* à *e* montre quelques images choisies dans une série considérable de coupes transversales à travers la paroi du corps d'une *Stolonica*, seule la portion de paroi avoisinant le point de départ d'un stolon ayant été représentée. En *a*, on observe une profonde dépression de l'épithélium péribranchial, qui s'enfonce dans l'épaisseur de la couche conjonctivo-musculaire ; on pourrait la prendre pour un simple plissement, mais l'examen des coupes immédiatement voisines montre qu'il s'agit d'une invagination tubulaire, que la coupe transversale de la paroi intéresse suivant sa longueur. Sur la coupe *b*, la communication du tube péribranchial avec la cavité de même nom n'est plus marquée que par une encoche.

mais la coupe du tube lui-même se retrouve, dans l'épaisseur du « manteau », tout près de l'épiderme. On voit que sa section est ovale. Dans la tunique, sur cette figure comme sur la précédente et la suivante, se voit la section circulaire d'un vaisseau sanguin. simple tube épidermique.

Sur la figure *c*, le tube péribranchial, plus aplati encore, s'engage dans un soulèvement de l'épiderme, qui lui-même fait sail-

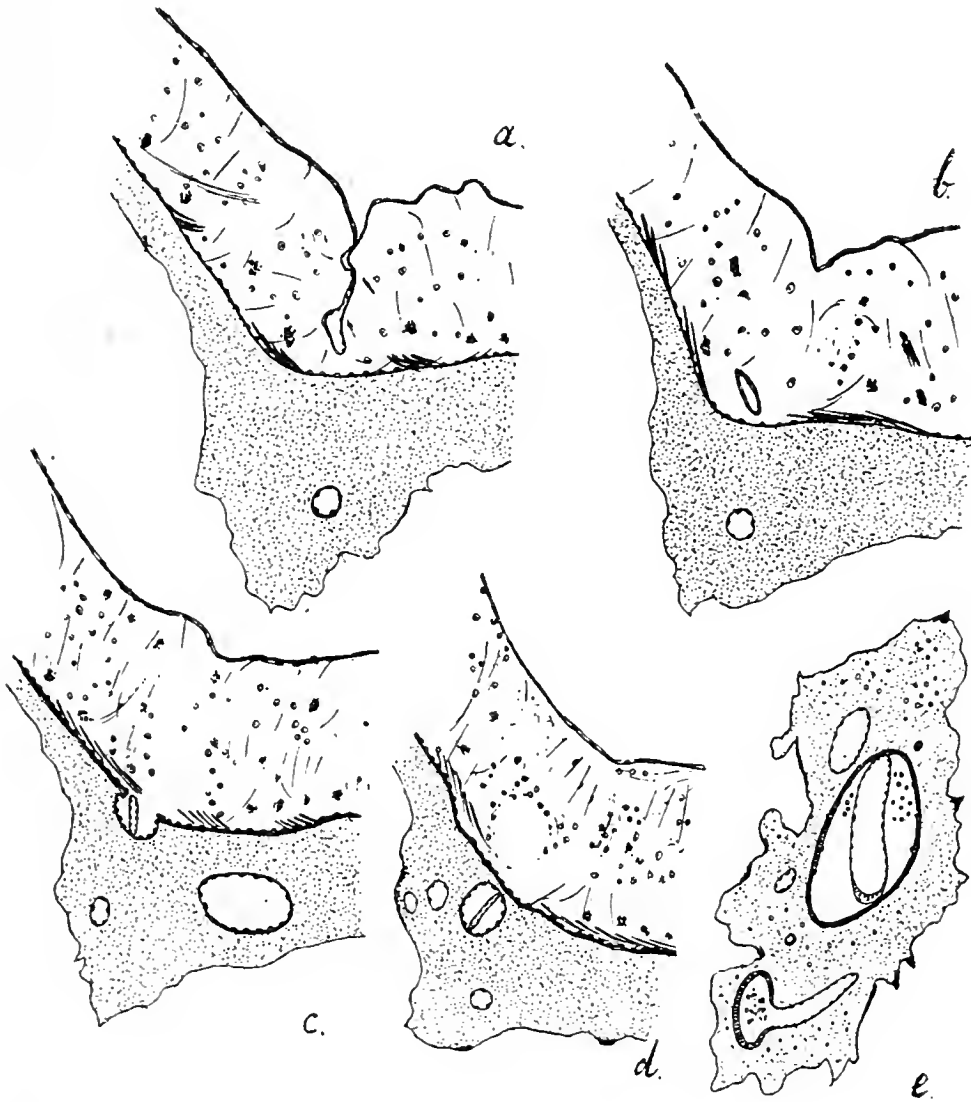


Fig. E ($\times 50$). — Coupes transversales à travers la paroi du corps d'un individu stolonifère, pour montrer les rapports du stolon, dont on voit le tube interne se continuer avec l'épithélium péribranchial.

lie dans la tunique. Nous sommes au point d'émergence du stolon. La grande cavité dans la tunique est une ampoule vasculaire.

La figure *d* se rapporte à une coupe passant au-delà du point de sortie du stolon, qui est maintenant libre dans la tunique, et se montre constitué de deux tubes emboîtés ; l'épiderme circonscrivant le tube péribranchial, que nous appellerons désormais le tube interne du stolon.

Tandis que la figure *d* se rapporte à la portion tout à fait proximale du stolon, la figure *e* montre une coupe passant par l'extrémité distale, libre et renflée en bourgeon naissant, du même stolon. La tunique renferme plusieurs vaisseaux, et notamment une ampoule terminale, mais nous retrouvons le stolon proprement dit avec la même structure qu'à la base, à la seule différence près que le calibre des deux tubes emboîtés est ici beaucoup plus considérable.

La figure 2 Pl. IV montre, sur une préparation d'ensemble, les rapports du stolon avec la paroi du corps d'une façon exceptionnellement nette. Il s'agit d'une section épaisse dans la région postérieure d'une *Stolonica*, comprenant notamment l'anse digestive, et montrant le mésentère qui la rattache à la paroi du corps. Un peu en arrière de ce mésentère, plus bas sur la figure, en *, se voit l'orifice de communication, avec la cavité péribranchiale, du tube interne d'un stolon, ce tube traversant toute la couche conjonctivo-musculaire, pour s'engager dans un gros tube épidermique se distinguant des simples vaisseaux de la tunique précisément parce qu'il loge un tube interne. La différence entre les stolons et les vaisseaux est ainsi fondamentale, mais, en l'absence de données sur la formation des stolons, on ne peut pas exclure absolument l'hypothèse que les stolons dériveraient de vaisseaux dans lesquels aurait pénétré secondairement un prolongement péribranchial. Pourtant, vu l'épaisseur de la couche conjonctivo musculaire, on ne se figure pas comment un vaisseau pourrait « attirer » un tel prolongement; il est beaucoup plus vraisemblable que l'initiative de la formation d'un stolon appartient au feuillet péribranchial, qui enfoncerait un cul-de-sac dans l'épaisseur de la paroi du corps et provoquerait son soulèvement.

La série des coupes de la figure E, tout comme la fig. 2, Pl. IV montrent que la portion du tube péribranchial logée dans l'épaisseur de la couche conjonctivo-musculaire est d'un calibre beaucoup moindre que dans le tube stolonial lui-même; je crois que, dans la plupart des cas, la cavité s'oblitére, cette portion de tube pouvant se transformer en un tractus plein, et la communication entre le tube interne du stolon et la cavité péribranchiale du parent cessant d'être effective. Il ne paraît pas, d'ailleurs, que le contenu du tube interne soit simplement de l'eau, car on y

observe parfois un précipité floconneux et assez souvent des cellules en petit nombre, dont la présence ne s'explique qu'en supposant qu'elles ont passé à travers la paroi du tube interne, agissant à la manière de leucocytes.

Sur la fig. 2 Pl. IV dont la portion essentielle est reproduite à un plus fort grossissement en haut et à gauche, on voit que le tube interne du stolon est fortement renflé à l'endroit où il s'engage dans le tube épidermique. J'ignore si cette disposition est constante, auquel cas la vésicule aurait peut être pour rôle de fermer plus ou moins l'entrée des espaces vasculaires logés dans le stolon, de part et d'autre de son tube interne, de manière à régler l'afflux du sang qui y est admis.

Formation des bourgeons. — Un stolon vrai, ayant la faculté de « bourgeonner », est réalisé dans toute sa pureté chez *Perophora* : chez ce genre, le stolon possède une extrémité distale libre, par laquelle il s'accroît et qui reste indifférenciée. Qu'il se ramifie ou non, il produit de proche en proche des bourgeons latéraux, mais on ne sait pas si le bout libre peut finalement se transformer directement en bourgeon.

Chez *Stolonica*, il en est tout autrement : c'est l'extrémité libre du stolon qui se transforme en bourgeon, de telle sorte que le stolon n'a guère que la valeur d'un pédicule, et il semble bien que si le stolon se ramifie, ce n'est qu'après que son extrémité libre s'est renflée en bourgeon, et même, le plus souvent, après que ce bourgeon, suivant le processus particulier à *Stolonica*, s'est séparé, par étranglement de la communication, du stolon qui l'a produit. L'extrémité amputée du stolon, redevenue libre, peut donner sur place un nouveau bourgeon, plus rapproché du parent que le premier ; ou bien cette extrémité peut recommencer à s'accroître, et aller donner un nouveau bourgeon, qui sera plus éloigné ; ou bien encore, avant que le premier bourgeon ne se soit séparé de son stolon, celui-ci produit un diverticule sur l'extrémité libre duquel un nouveau bourgeon se formera. Ces faits expliquent que seuls les jeunes bourgeons se rencontrent au bout de longues branches stoloniales indivises, tandis que les bourgeons plus avancés, et à plus forte raison ceux qui sont complètement formés, sont sur de courtes branches. Celles-ci donnent l'illusion d'être des branches latérales, bien qu'elles représentent en réalité l'ancien bout libre du stolon, mais des branches plus

jeunes se sont formées en dessous de l'ancien sommet du stolon, s'accroissant au-delà du bourgeon qui tient désormais sa place. C'est ainsi aussi que seuls les jeunes stades se trouvent bien isolés, tandis que les bourgeons avancés sont généralement au milieu d'un plus ou moins grand nombre d'autres bourgeons.

La figure F, *a* à *h*, représente les stades successifs de la formation des bourgeons de *Stolonica*, tels qu'on peut les observer sur les objets entiers. Tous les stades ayant été figurés au même grossissement (17 diamètres) on peut juger de l'accroissement considérable subi par le bourgeon préalablement à son développement.

La figure *a* représente l'extrémité libre d'un stolon dont la terminaison commence à peine à se renfler en bourgeon, entouré d'un bouquet d'ampoules vasculaires dont la plus grosse, dépassant le bourgeon, est à peu près aussi volumineuse que le bourgeon lui-même. Toutefois, l'objet est assez transparent pour que l'on puisse vérifier que la massue centrale, à la différence des ampoules qui l'entourent, est constituée par deux vésicules emboîtées. L'externe est l'épiderme constituant à lui seul les ampoules vasculaires, tandis que l'interne est la dilatation terminale du tube interne du stolon, que nous avons vu prendre son origine en une évagination de l'épithélium péribranchial de l'individu stolonifère. On verra plus loin, figure G, deux coupes transversales à travers un stolon de ce stade (p. 202).

La figure *b* nous montre un bourgeon plus dilaté et déjà moins transparent, bien qu'il laisse encore reconnaître sa vésicule interne. Celle-ci ne transparait déjà plus sur la figure *c*, bourgeon déjà opaque, et remarquable par l'abondance des ramifications vasculaires qui l'entourent. Sur ces deux figures on constate, et ce sera encore le cas sur la suivante, qu'une branche vasculaire, particulièrement forte, dépasse notablement le sommet du bourgeon. Cette disposition peut se maintenir chez des bourgeons plus avancés, quoique, le plus souvent, l'extension prise par le bourgeon ait pour effet que celui-ci recouvre bientôt en grande partie l'ampoule vasculaire antérieure.

C'est pendant les premiers stades que le système vasculaire de la tunique du bourgeon atteint son plus grand développement, entourant le bourgeon de toutes parts de ses ramifications (figure F, *c*). Plus tard, le bourgeon, jusqu'ici claviforme, va s'aplatir

contre son support, et devenir à peu près hémisphérique ou lenticulaire. Cet étalement du bourgeon paraît se faire par un déve-

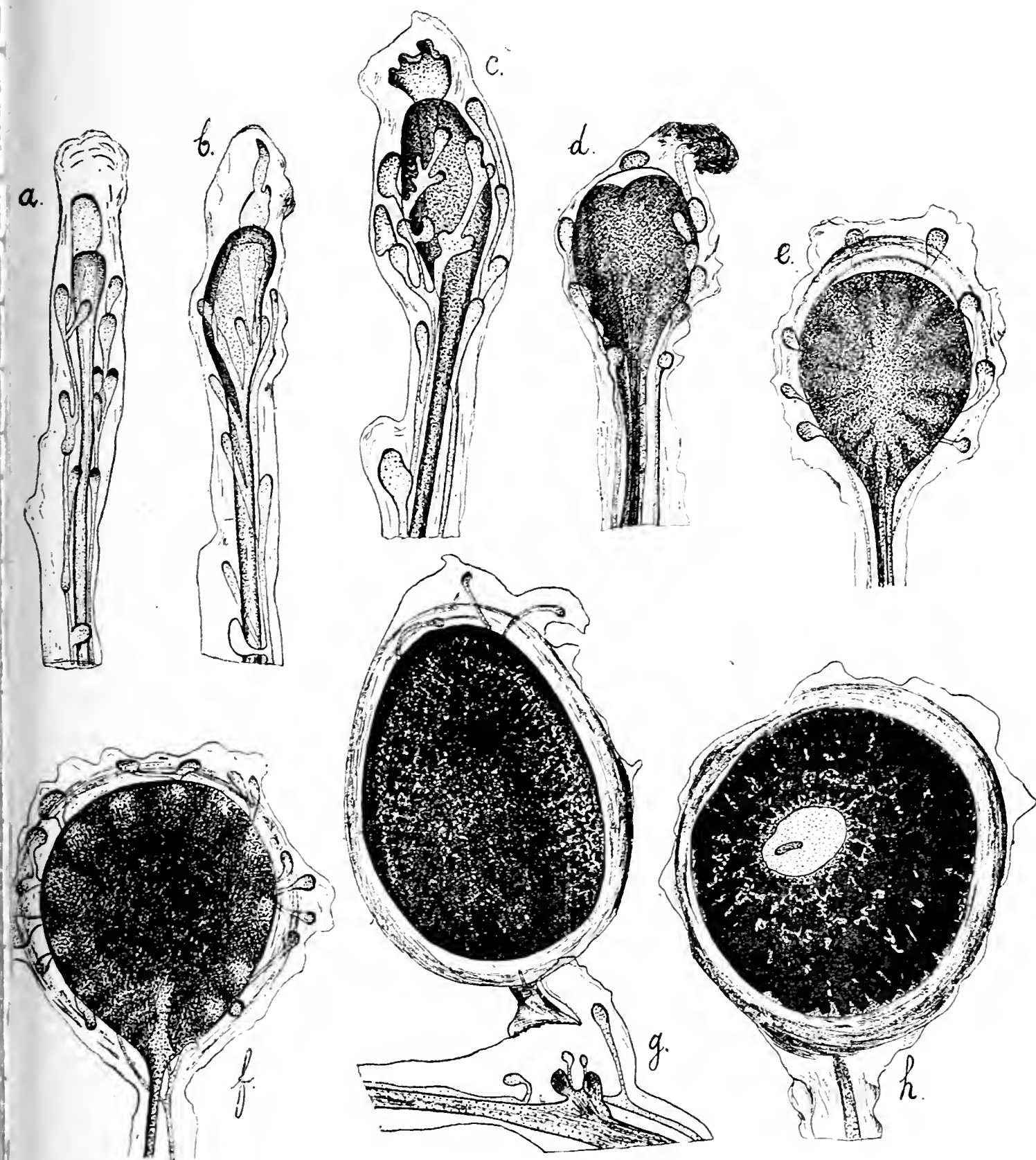


Fig. F (X 17). — *Stolonica socialis*. Série des stades de la formation des bourgeons, dont chacun constitue un renflement de l'extrémité libre des stolons, entouré de vaisseaux sanguins sans rapports immédiats avec lui. En *g* le bourgeon mûr s'est séparé du stolon original, qui a continué à s'accroître au delà du point de séparation et montre à ce niveau le début d'une nouvelle prolifération. En *h*, le bourgeon montre la vésicule interne affleurant sous la face supérieure, avec, en son milieu, le tube dorsal du futur blastozoïde.

loppement prépondérant de sa surface libre ; toujours est-il qu'il a pour effet de refouler les vaisseaux de la tunique de sa surface libre, de sorte que les vaisseaux finissent par être confinés à la surface inférieure, les ampoules seules dépassant le bord circulaire du bourgeon, et se disposant radiairement avec une assez grande régularité. Les stades *d*, *e*, *f* de la figure F montrent fort bien ces changements.

L'analogie de la disposition des vaisseaux de la tunique⁽¹⁾ aux stades *e* et *f* avec celle qui est réalisée chez l'oozoïde nouvellement fixé est frappante ; mais il y a pourtant cette différence que, contrairement à ce qui est naturellement le cas chez l'oozoïde, les vaisseaux de la tunique sont, chez le bourgeon en voie de formation, sans aucune continuité avec ce bourgeon, n'étant en rapport qu'avec les vaisseaux venant du parent, et qui accompagnent, dans toute sa longueur, le tube stolonial, pédicule du bourgeon.

Dans les stades ultérieurs de la blastogenèse de *Stolonica*, comme le montrent les stades *g* et *h*, figure F, les vaisseaux de la tunique diminuent considérablement, jusqu'à disparaître totalement, à ce que je crois, dans les bourgeons complètement formés, et ayant cessé d'être en continuité avec le stolon qui leur a donné naissance.

Revenant au bourgeon lui-même, il est facile de constater, sur les objets entiers, que l'opacité de plus en plus grande qui le caractérise à mesure qu'il grossit, résulte de l'accumulation, en son intérieur, d'innombrables granules, dans la disposition desquels il est tout d'abord impossible de reconnaître aucun ordre. A partir du moment où le bourgeon s'aplatit (fig. F, *e*), on constate que la masse granuleuse est parcourue par des espaces plus clairs, rayonnant autour du centre du bourgeon. Plus tard (stade *f*), on voit que seules les portions périphériques de ces espaces ont subsisté sous la forme d'autant de taches claires, correspondant au bord du bourgeon. Mais, plus tard encore (stades *g* et *h*), ces taches elles-mêmes s'oblitérent, les vides dont elles résultent s'obstruant à leur tour, comblés par de nouveaux granules. Le bour-

(1) Les auteurs anglais désignent généralement les vaisseaux de la tunique sous le nom de *test-vessels*, mais, par une singulière innovation. RITTER (1896) a employé le terme de *testicular vessels*, ce qui, pour un lecteur non averti, pourrait prêter à confusion.

geon devient alors complètement opaque, du moins si on le considère par le pôle supérieur ou par la face inférieure. En l'examinant de profil, et à plus forte raison en étudiant des coupes, on peut vérifier qu'il renferme toujours une cavité, celle de la vésicule interne, mais celle-ci est réduite aux proportions d'une fente étroite. Elle est plus rapprochée de la face supérieure que de la face de fixation et affecte la forme d'une cuvette très évasée, à concavité tournée vers le bas. C'est, si l'on préfère, la forme d'une cuiller, dont le manche, et surtout le col, correspondrait au tube interne du stolon. tandis que la cuiller elle-même figure-rait la vésicule interne du bourgeon. La convexité de la cuiller, tournée vers le haut, n'est qu'à une assez petite profondeur en dessous du pôle supérieur. la couche des granules, entourant de toutes parts la vésicule interne. et comblant tout l'espace qui la sépare de l'épiderme, partout ailleurs très épaisse, ayant en cette région polaire du bourgeon une épaisseur relativement faible. Dans des bourgeons ayant déjà subi un commencement de développement (fig. F, *h*) on aperçoit au pôle supérieur une tache ovulaire claire, qui représente la partie centrale, visible par transparence, parce qu'elle affleure presque sous l'épiderme, de la vésicule interne du bourgeon. Au centre de la tache claire se détache un organe épithélial cylindrique, qui n'est autre que le *tube dorsal*, caractérisant la région intersiphonale du futur blastozoïde, et sur lequel nous aurons à revenir à propos du développement du bourgeon.

La figure F, *a* à *f*, montre encore que le pédicule du bourgeon, au fur et à mesure que celui-ci se développe, non seulement ne grossit pas, mais au contraire diminue de calibre, et au moment où le bourgeon a atteint toute sa taille (2 mm. de diamètre environ) la communication entre le bourgeon et le stolon dont il représente le renflement terminal s'étrangle, se nécrose et se résorbe, et cela aussi bien pour le tube stolonial lui-même que pour les vaisseaux qui l'accompagnent. Qui plus est, la tunique stoloniale elle-même voit se former comme un septum transversal, qui établit désormais une séparation complète entre le bourgeon mûr et le stolon dont il est issu. Ce septum constitue une zone de moindre résistance, suivant laquelle le plus petit effort détache très facilement le bourgeon. Dans la figure F, *g*, on voit ainsi un bourgeon qu'une courte branche morte rattache encore au stolon originel,

sur lequel elles s'applique par l'intermédiaire du septum séparateur, d'une manière rappelant la disposition réalisée par les pétioles des feuilles caduques vis-à-vis du rameau qui les porte.

Une fois que la branche morte, portant le bourgeon mûr, s'est ainsi affranchie de toute continuité organique avec le stolon originel, celui-ci a recommencé à s'accroître pour former de nouveaux

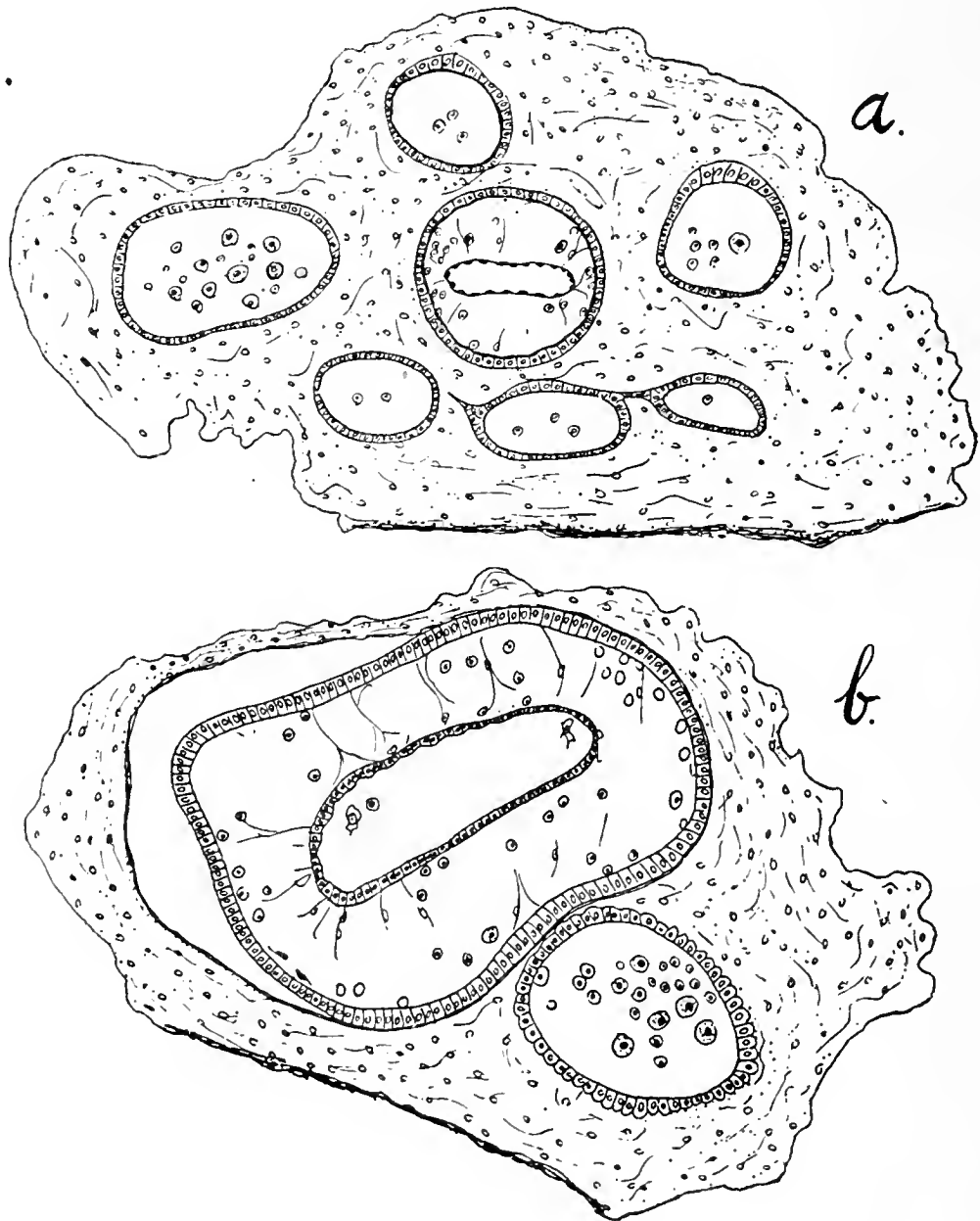


Fig. G ($\times 150$). — *Stolonica socialis*. Deux coupes transversales à travers un stolon du stade *a* de la figure F. La première passe en dessous du renflement terminal, tandis que la seconde passe par ce renflement, représentant un bourgeon à son début.

bourgeons, mais on voit très bien sur la figure *g* que la région du stolon suivant laquelle s'est faite la séparation du bourgeon mûr est le siège d'une active prolifération, tant de la part du tube stolonial que des vaisseaux sanguins voisins. Suivant toute apparence, des branches collatérales du stolon étaient en voie de formation en cet endroit.

Il est évidemment nécessaire de contrôler sur des coupes les faits constatés sur les objets entiers relativement à la formation des bourgeons, et je n'y ai pas manqué. En ce qui concerne *Stolonica*, je me contenterai pourtant de donner ici les figures G, *a* et *b*, se rapportant à des coupes transversales à travers un stolon du stade *a* de la figure F. La coupe *b* passe au niveau du renflement terminal du stolon, ébauche du bourgeon, là où le tube stolonial dilaté, caractérisé parce qu'il renferme un tube interne, n'est plus accompagné que d'un seul vaisseau sanguin, vaisseau qui dépasse même sensiblement le bout libre du tube stolonial. La coupe *a*, au contraire, passe par la base du renflement stolonial, et intéresse en même temps plusieurs vaisseaux de la tunique, ou leurs ampoules terminales, dont le calibre approche de celui du tube stolonial.

Les deux vésicules emboîtées, l'épiderme et la vésicule interne, qui constituent l'ébauche du bourgeon, sont, ainsi que le montre la figure G, *b*, séparées par un large espace, représentant la couche conjunctivo-musculaire, mais il n'y a pas, à ce stade, de fibres musculaires, et le tissu conjonctif lui-même est réduit à quelques fines travées, de telle sorte que tout l'espace compris entre les deux feuillets épithéliaux est occupé par des sinus sanguins. Ceux-ci sont incomplètement cloisonnés par les travées conjonctives et communiquent largement, à la base du bourgeon, avec les larges espaces vasculaires qui, dans le stolon, sont situés de part et d'autre du tube interne (fig. G, *b*). A la base du stolon, ces espaces se perdent dans les sinus sanguins dont la paroi du corps du parent est elle-même creusée. Le diverticule creux de la paroi du corps du parent qui constitue le bourgeon est donc richement vascularisé. Le fait particulier, c'est que le bourgeon, au lieu de se borner à puiser dans le sang qu'il reçoit les substances nécessaires à son accroissement, retient, dans l'épaisseur de sa paroi, les éléments figurés de ce sang, y accumulant une énorme quantité de globules, qui obstruent de plus en plus complètement les cavités séparant les deux vésicules épithéliales, distendent la vésicule externe, épidermique, et dépriment la vésicule interne en ramenant sa cavité aux proportions d'une fente étroite.

Au stade de la figure F, *a*, les globules sanguins ne sont encore que fort peu nombreux dans la paroi du bourgeon, et

c'est ce qui explique la transparence qu'il possède toujours. Mais, à mesure que le bourgeon grossit, les globules s'accumulent de plus en plus, sans ordre apparent d'abord, puis suivant une disposition rayonnée plus ou moins nette, qui résulte évidemment d'une disposition identique des sinus sanguins dans la paroi du bourgeon. Mais les espaces libres, maintenus dans la paroi alors que les globules ont déjà commencé à s'y accumuler, se combent à leur tour, le bourgeon devenant absolument opaque, et sa paroi est dès lors bourrée de globules serrés les uns contre les autres, au point de constituer une masse cohérente, mais friable. Ces phénomènes se retrouvant chez *Heterocarpa*, plus favorable à leur étude, je n'y insisterai pas davantage ici. Je dois pourtant constater que, pas plus chez *Heterocarpa* que chez *Stolonica*, je n'ai pu observer de multiplication des globules dans les bourgeons, et je crois qu'ils sont tous élaborés dans l'individu stolonifère, et en particulier dans les endocarpes de cet individu. Il s'agit de globules arrondis, nucléés, et chargés de gouttelettes de réserve, l'accumulation, en masse compacte, de ces éléments, constituant dans la paroi du bourgeon ce que l'on ne peut mieux appeler qu'un *pseudo-vitellus*.

Même dans le cas où, comme je le crois, les éléments cellulaires de ce pseudo-vitellus ne subiraient pas de multiplication dans la paroi du bourgeon, il n'en est pas moins certain qu'ils doivent être le siège de transformations intimes. La réaction du bourgeon mûr vis-à-vis du stolon se modifie en effet radicalement, ainsi qu'en atteste leur séparation, et cette modification vient, selon toute vraisemblance, de la masse globulaire, qui forme à elle seule la presque totalité de la substance du bourgeon. Le bourgeon de *Stolonica* se détache comme un fruit mûr. Tout comme une graine, il renferme des réserves qui permettront au nouvel être de se développer par lui-même. Comme beaucoup de graines encore, il n'est pas susceptible de développement immédiat, mais constitue, au sens physiologique du mot, un véritable *statoblaste* : élaboré en été ou en automne, il passe les mois d'hiver sans subir de changements appréciables, pour se développer rapidement ensuite.

Heterocarpa glomerata

Pas plus que chez *Stolonica*, je ne puis dire ici si les blastozoïdes bourgeonnent, ou bien si cette faculté n'appartient qu'aux oozoïdes. Ce qui est certain, comme chez *Stolonica*, c'est que le bourgeonnement est tardif chez l'oozoïde.

Les deux exemplaires de l'Ascidie décrite dans les Résultats de la « Belgica » (1913), p. 41, sous le nom d'*Allæocarpa incrustans*, espèce qui doit maintenant être incorporée au genre *Heterocarpa*, ne montraient aucune indication d'un bourgeonnement futur, bien qu'ils fussent complètement développés, renfermant même des larves urodèles. En fait, il me paraissait très douteux qu'ils eussent jamais dû bourgeonner, et si je les avais rapportés à cette espèce de Polystyéliné, c'était sur la foi des indications de MICHAELSEN (1900), d'après lequel on rencontre des individus adultes de son *A. Emilionis* (= *H. incrustans*) ne montrant encore aucune trace d'un bourgeonnement quelconque.

Quand j'ai recueilli à Roscoff des matériaux d'*Heterocarpa*, je ne croyais pas qu'elle fût bourgeonnante, et l'examen sommaire des objets vivants ne m'avait rien appris à ce sujet. C'est ainsi que j'avais récolté une grosse *Ascidia mentula*, de la variété blanche, dont la tunique était constellée de petites *Heterocarpa* éparpillées, et j'avais cru me trouver en présence d'un semis d'oozoïdes de cette espèce et conservé l'objet dans cette idée. Grande a été ma surprise, en étudiant, après fixation, le fragment de tunique de la *mentula*, de voir que les petites *Heterocarpa* disséminées à sa surface n'étaient, en grande partie, que des bourgeons très semblables à ceux de *Stolonica*, bourgeons ovoïdes, opaques et nacrés, et rattachés à des exemplaires adultes par des prolongements comparables aux stolons de *Stolonica*. Toutefois, ces prolongements de la tunique d'*Heterocarpa* sont si minces et si transparents, et si intimement soudés à la tunique de la *mentula* qu'il n'est pas étonnant qu'ils m'aient échappé sur l'objet frais. Sur l'objet conservé, au contraire, les prolongements de la tunique d'*Heterocarpa* se distinguent relativement bien de la tunique sous-jacente de l'*Ascidia*, surtout après coloration légère, au carmin, de la pièce. Les ramifications de la tunique d'*Heterocarpa* se colorent en effet beaucoup moins que

le substratum et se détachent en blanc nacré sur le fond rosé de la tunique de l'Ascidie simple. On peut alors sans trop de peine détacher la colonie ramifiée constituée par *Heterocarpa* de l'épaisse tunique, beaucoup moins coriace, de la *mentula*, et l'on obtient des préparations comme celles dont la figure 2 Pl. III donne l'exemple. Ce que cette figure montre ne représente d'ailleurs qu'une petite partie, le quart à peine, de ce que portait la tunique de mon *Ascidia mentula*, seul cas où j'aie trouvé l'*Heterocarpa* sur ce support exceptionnellement favorable à l'étude.

En examinant des *Heterocarpa* conservées, mais constituant des colonies beaucoup plus compactes que ce n'était le cas pour celle de la fig 2 Pl. III, et fixées sur des *Polycarpa errans* HARTMEYER (= *P. rustica* L. et D.), j'ai vu que, dans quelques cas, les bords de la colonie émettent également des prolongements dont l'extrémité se renfle en bourgeons, mais ces prolongements sont beaucoup plus difficiles à voir et à isoler sur la tunique de cette *Polycarpa* que ce n'était le cas pour la *mentula*. Pourtant, je possède des préparations obtenues en détachant une portion marginale d'une colonie d'*Heterocarpa* de la tunique de *Polycarpa*, qui ne diffèrent en rien des dispositions réalisées dans la fig. 2 Pl. III. Il n'est pas douteux que ce stade *Chorizocormus* représente le début de la formation de la colonie d'*Heterocarpa*, qui constituera plus tard une croûte continue, dans laquelle les ascidiozoïdes seront pressés les uns contre les autres.

Dans le cas de la figure 2, Pl. III, les rapports des bourgeons avec plusieurs ascidiozoïdes sont bien manifestes, mais il est déjà trop tard pour reconnaître à combien d'oozoïdes l'on a affaire. Il ne me paraît pas douteux qu'il y en ait au moins deux ou trois, ceux qui émettent des bourgeons, mais j'ignore si deux ou trois autres ascidiozoïdes, de taille moyenne, que l'on voit sur la figure, sont issus de bourgeons ou bien de larves. Le fait certain, c'est que, même sur des colonies beaucoup plus avancées, et recouvrant complètement le support, on trouve presque toujours des oozoïdes, encore bien reconnaissables comme tels, fixés sur la colonie, à laquelle ils sont déjà fortement soudés, et qui les aurait incorporés (fig. N, p. 218). Je crois que les grandes colonies, de plusieurs décimètres carrés, que l'on trouve fréquemment, doivent toujours provenir de la condescence de nombreux oozoïdes, indé-

pendamment, bien entendu, du bourgeonnement actif dont ils sont l'objet. Il serait à souhaiter que l'on recherchât les oozoïdes isolés, afin d'assister au début de la blastogenèse, de déterminer quand elle débute, ainsi que l'extension que peut prendre une colonie issue d'un seul oozoïde, seul moyen de nous éclairer sur le cycle biologique de cette Ascidie. Je crois que c'est sur les tiges de Laminaires, dans les stations où les *Heterocarpa* abondent, que l'on aurait le plus de chances de trouver des oozoïdes isolés, avec la certitude qu'ils le sont réellement, grâce à la propriété du substratum. C'est là aussi que l'on pourrait rencontrer les premiers stades de la blastogenèse aux dépens d'oozoïdes authentiques. N'ayant pas eu mon attention dirigée sur ce point, car je ne croyais pas que les *Heterocarpa* fussent bourgeonnantes, j'ai dû passer à côté de ces stades intéressants. Comme pour *Stolonica*, je ne puis donc que décrire la formation des bourgeons, sans savoir si elle s'effectue aux dépens des blastozoïdes comme des oozoïdes, quoique ce soit bien mon impression.

Dans les colonies jeunes, Pl. III. fig. 2, ou bien sur les bords de colonies déjà compactes, la formation des bourgeons se fait, comme chez *Stolonica*, au bout de très longs prolongements « stoloniaux » de la paroi du corps, prolongements qui sortent de la région postérieure de l'animal bourgeonnant et s'irradient en tous sens, s'étendant à des distances égales à une ou deux fois la longueur du parent, sans dépasser notablement 1 centimètre. Les stolons se portent d'autant plus loin, et d'autant plus en ligne droite, que le terrain est plus étendu et plus libre.

En fait, les choses se passent absolument comme si, en prenant possession d'une surface libre, les *Heterocarpa* voulaient occuper le plus rapidement possible une certaine étendue de terrain, sur lequel les nouveaux ascidiozoïdes iront ensuite en se serrant de plus en plus.

J'ai déjà indiqué, à propos de *Stolonica*, que les prolongements blastogènes de cette forme ne méritent peut-être pas le nom de « vrais stolons bourgeonnants », attendu que, malgré leur longueur, ils ne représentent, en fait, que le pédicule du bourgeon qui se forme par renflement de leur extrémité. Chez *Stolonica*, cette distinction pouvait sembler un peu spécieuse, d'autant plus que, chez cette forme, la séparation du bourgeon mûr d'avec

son pédicule fait que celui-ci acquiert une nouvelle extrémité libre, ou même une branche collatérale, qui formeront à leur tour un bourgeon. Un même « stolon » peut donc, chez *Stolonica*, produire successivement plusieurs bourgeons, ce qui fait du prolongement blastogène un peu plus qu'un simple pédicule blastifère.

Mais chez *Heterocarpa*, le prolongement blastogène n'est pas capable de donner plusieurs bourgeons, et il n'a positivement que la valeur d'un pédicule assurant la nutrition du bourgeon aussi longtemps qu'il est en voie d'accroissement, après quoi il se résorbe. Toutefois, chez *Heterocarpa*, la séparation du bourgeon mûr n'entraîne pas, comme chez *Stolonica*, une fracture de la tunique suivant la base du bourgeon. La tunique dans laquelle celui-ci est logé reste au contraire en continuité parfaite avec les parties voisines : et le système vasculaire de la tunique, qui se comporte vis-à-vis du bourgeon et de son pédicule d'une façon semblable à celle que nous avons vue chez *Stolonica*, reste continu à travers toute la portion profonde — appliquée sur le support — de la colonie naissante. Ici, non seulement les ascidiozoïdes n'ont aucune tendance à se séparer les uns des autres, mais, du moment où ils arrivent en contact, qu'il s'agisse des blastozoïdes d'une même colonie ou de nouveaux oozoïdes fixés sur elle, leurs tuniques se fusionnent sans laisser de démarcation.

La colonie dendritique n'a ainsi qu'une durée éphémère, et elle ne tarde pas à être remplacée par une colonie sympodiale, dans laquelle les ascidiozoïdes sont implantés plus ou moins profondément dans la lame de tunique commune, les ascidiozoïdes faisant d'autant moins saillie que la colonie est plus avancée. En outre, dans un même cormus, les ascidiozoïdes émergent d'autant plus qu'ils sont plus développés ; les plus grands sortiront à peu près de la moitié de leur longueur totale, tandis que les moyens ne se manifesteront que par une saillie bombée, portant les deux siphons, et que les plus jeunes blastozoïdes, à plus forte raison les bourgeons en voie de formation, seront entièrement empâtés dans la tunique commune. Dans ce cas, aucune dénivellation ne trahira leur présence, à moins qu'ils ne soient situés, cas fréquent, sur le bord du cormus : ils font alors fortement saillie à l'extérieur, et peuvent même, comme nous l'avons

vu, n'être rattachés à la colonie que par un pédicule plus ou moins long, comme dans les stades jeunes de la cormogénèse.

C'est en pratiquant des coupes épaisses, les unes perpendiculaires, les autres parallèles à la surface du cormus, que l'on obtient les meilleurs renseignements sur la répartition des bourgeons dans les colonies massives d'*Heterocarpa*.

La figure 1 Pl. IV représente une portion de coupe épaisse normale à la surface d'un fragment de cormus, et dans laquelle les grands ascidiozoïdes sont coupés suivant leur longueur. Dans le fragment représenté, deux de ceux-ci seulement ont été touchés en plein, tandis que deux autres sont à peine entamés. Le fragment montre deux jeunes blastozoïdes : à droite un bourgeon dont la formation est achevée, et dont la vésicule interne a déjà formé, à sa voûte, un diverticule en cul-de-sac relativement considérable (c'est le *tube dorsal* que nous avons déjà rencontré dans le bourgeon mûr de *Stolonica*) ; à gauche le fragment de cormus montre un bourgeon très avancé déjà dans son développement, car l'on y reconnaît, à l'intérieur d'une paroi encore très épaisse, un sac branchial bien constitué, sur le côté duquel s'identifie aussi le tube digestif. On constate que les bourgeons, isolés déjà de l'ascidiozoïde dont ils sont issus, sont logés au milieu de la tunique commune, au dessus de la couche profonde qui renferme, seule, des vaisseaux sanguins. Ces vaisseaux, quand il s'agit de bourgeons naissant à l'intérieur d'un cormus compact, comme c'est le cas dans la fig. 1, Pl. IV, n'entourent en aucune façon ces bourgeons. On peut en conclure que si les bourgeons produits à l'extrémité de prolongements libres sont entourés de vaisseaux, comme chez *Stolonica*, c'est qu'ils ont là pour rôle principal de fournir la tunique de ces bourgeons éloignés, ce qui s'accorde bien avec l'absence de rapports directs entre ces vaisseaux et les bourgeons qu'ils entourent. Bien que ce soit anticiper sur le chapitre suivant, je crois devoir constater dès maintenant que je n'ai jamais vu les bourgeons jeunes se mettre en rapport avec les vaisseaux préexistants de la tunique environnante, ainsi que RITTER suppose que ce serait le cas chez sa *Goodsiria*. Je crois que ce n'est que relativement tard que les blastozoïdes émettent des vaisseaux, mais j'ignore jusqu'à quel point les vaisseaux de la tunique deviennent communs à plusieurs ascidiozoïdes.

La figure H se rapporte également à un fragment de coupe épaisse dans un cormus compact, mais elle est menée parallèlement à la surface, au milieu de la hauteur de la tunique commune. Les ascidiozoïdes sont ici coupés à peu près transversalement et on remarque que la tunique dans laquelle ils sont logés ne renferme, à ce niveau, aucun vaisseau. Le fragment représenté renferme deux bourgeons beaucoup plus jeunes que sur la figure précédente, et encore en rapport avec l'ascidiozoïde dont

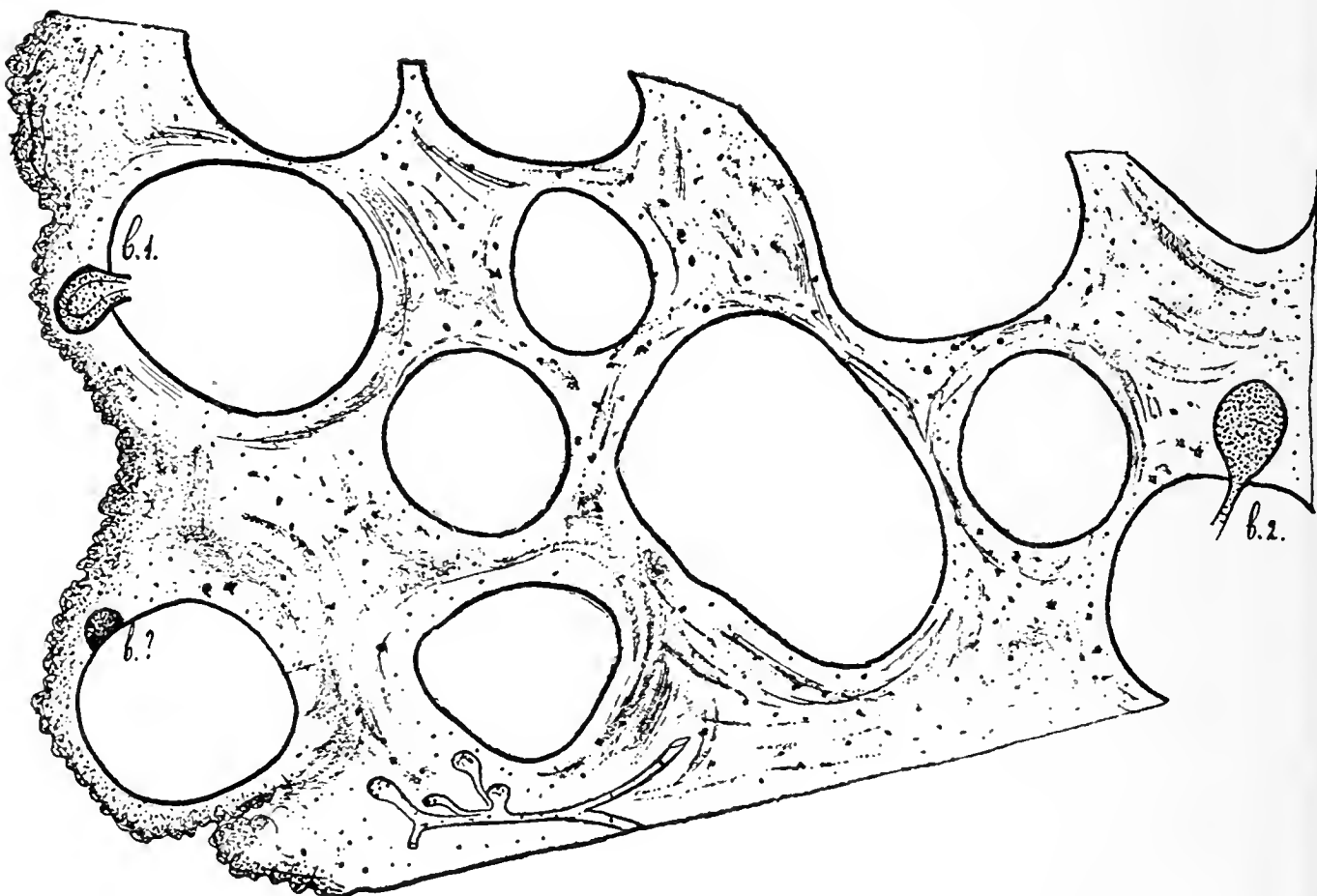


Fig. H ($\times 10$). — *Heterocarpa glomerata* Coupe épaisse, parallèle à la surface, dans un cormus compact, montrant plusieurs bourgeons très jeunes. *b. 1*, *b. 2*, *b. ?*, dans leurs rapports avec les ascidiozoïdes, dont les contours sont seuls indiqués. A gauche, le bord libre du cormus.

ils sont issus. L'un de ces bourgeons (*b. 1*), tout près du bord crénelé du cormus, constitue une hernie qui commence seulement à se pédiculiser, et l'on voit par transparence que le bourgeon est formé de deux vésicules emboîtées. L'autre bourgeon, dans l'angle droit du fragment, est au contraire nettement pédiculé, et ne diffère des bourgeons libres, tels qu'on les observe aux premiers stades de la blastogenèse, que par la brièveté relative de son pédicule. Le fragment de cormus qui nous occupe renferme d'ailleurs encore deux ou trois autres jeunes blasto-

zoïdes plus ou moins avancés dans leur développement ; et il est plus que probable, d'après l'état de la colonie, que tous les ascidiozoïdes, même ceux qui bourgeonnent, sont ici des blastozoïdes.

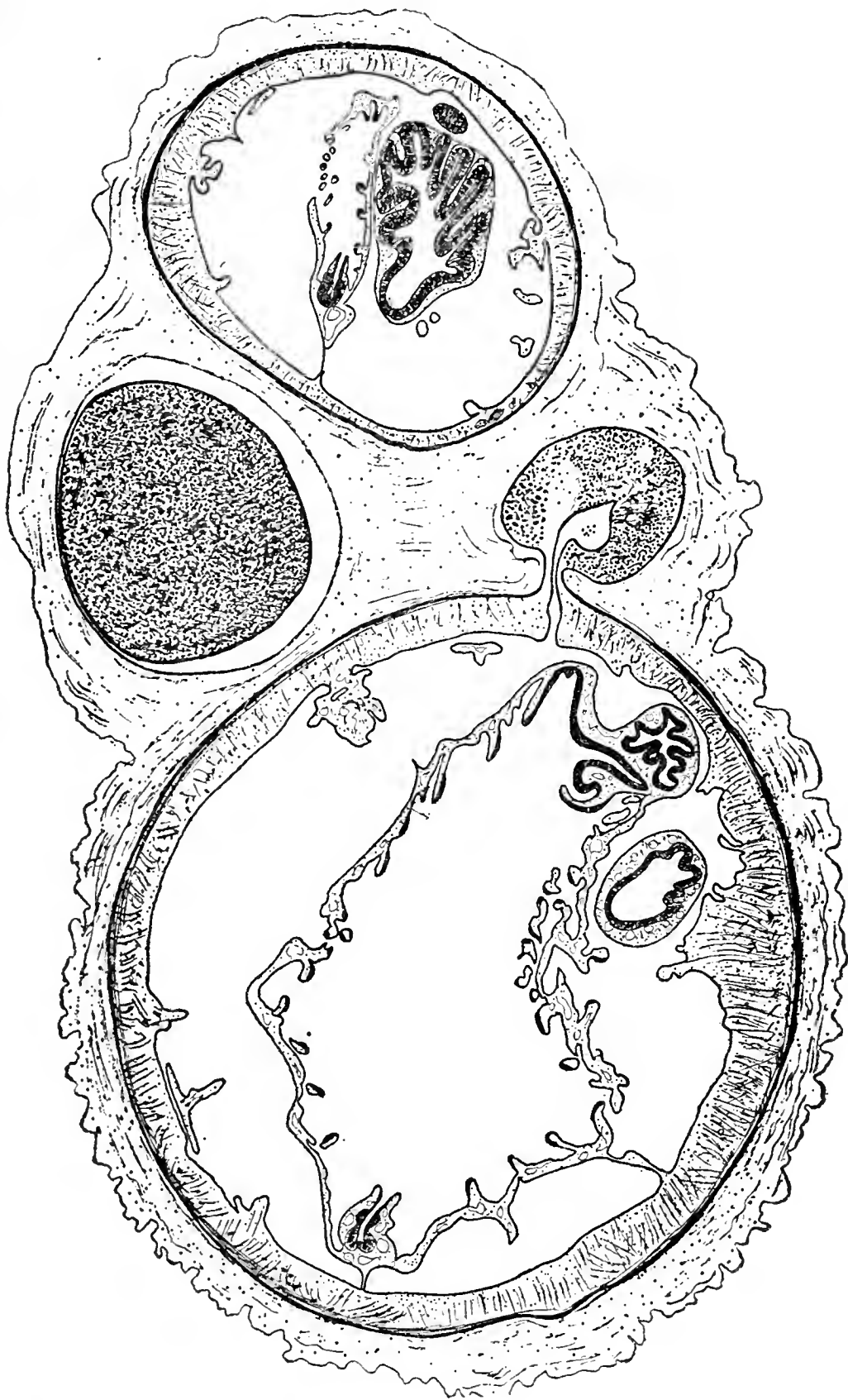


Fig. J ($\times 25$). — *Heterocarpa glomerata*. Coupe dans une portion marginale de cormus, montrant un grand ascidiozoïde émettant un bourgeon dorsal, en regard de son pavillon œsophagien. On voit en outre deux autres blastozoïdes plus grands, probablement issus du même géniteur.

Rapports des bourgeons avec le parent. — Qu'il s'agisse de bourgeons longuement pédiculés ou non, leurs rapports avec le parent ne peuvent être clairement élucidés que sur des coupes fines. La figure J montre une de ces coupes, exceptionnellement heureuse. Il s'agit d'une coupe parallèle à la surface d'une petite portion marginale d'un grand cormus, et ne renfermant qu'un seul grand individu, très probablement blastozoïde lui-même, ainsi que trois autres blastozoïdes, nettement reconnaissables comme tels, et d'autant plus avancés dans leur développement qu'ils sont plus éloignés du grand ascidiozoïde qui, selon toute vraisemblance, leur a successivement donné naissance à tous. Du moins le plus jeune est-il encore en rapport avec lui; quant à celui qui lui fait pendant, et dont la partie pleine (cf. le blastozoïde de gauche sur la fig. 1 Pl. IV) a seule été coupée, il est déjà beaucoup plus avancé et s'est complètement détaché de son parent. Le grand blastozoïde, dans le haut de la figure, a très probablement été refoulé par l'intercalation de ses puinés.

Le grand ascidiozoïde, occupant à lui seul plus de la moitié de la figure J, a été coupé transversalement au niveau du pavillon œsophagien et c'est précisément en regard de ce pavillon, exactement du côté dorsal donc, que la paroi du corps constitue une évagination creuse, ébauche d'un nouveau bourgeon. Mais, pour autant que j'aie pu en juger par l'examen de nombreux objets, les bourgeons naissent en des points quelconques de la région postérieure du corps, et il faut entendre par là au moins le quart postérieur de la longueur totale. Les bourgeons peuvent ainsi naître assez haut sur la paroi pour ne pas être simplement postérieurs, mais nettement dorsaux, comme sur la figure J, ou bien latéraux, ou encore ventraux, s'ils se forment en regard de l'endostyle. Dans les jeunes stades de la blastogenèse, nous avons déjà noté que les pédicules blastifères s'irradient en tous sens autour de la base de fixation de l'ascidiozoïde initial, exactement comme chez *Stolonica*.

La figure J montre avec la plus grande évidence que le jeune bourgeon à très court pédicule, constitue un diverticule creux de la paroi du corps du parent, et l'on voit nettement, dans l'étendue d'une même coupe, que la vésicule interne du bourgeon est en continuité, par le court tube interne du pédicule, avec l'épithélium péribranchial de l'individu blastogène. Ce sont exacte-

ment les rapports constatés chez *Stolonica*, avec cette seule différence que les pédicules des bourgeons, toujours très longs chez cette forme, ne sont ici longuement pédiculés qu'au début de la cormogénèse. Je rappelle qu'il y a en outre cette différence secondaire que, chez *Heterocarpa*, un même pédicule ne produit qu'un bourgeon, tandis que chez *Stolonica*, les pédicules peuvent en donner successivement plusieurs.

Dès le stade, pourtant peu avancé, du jeune bourgeon de la

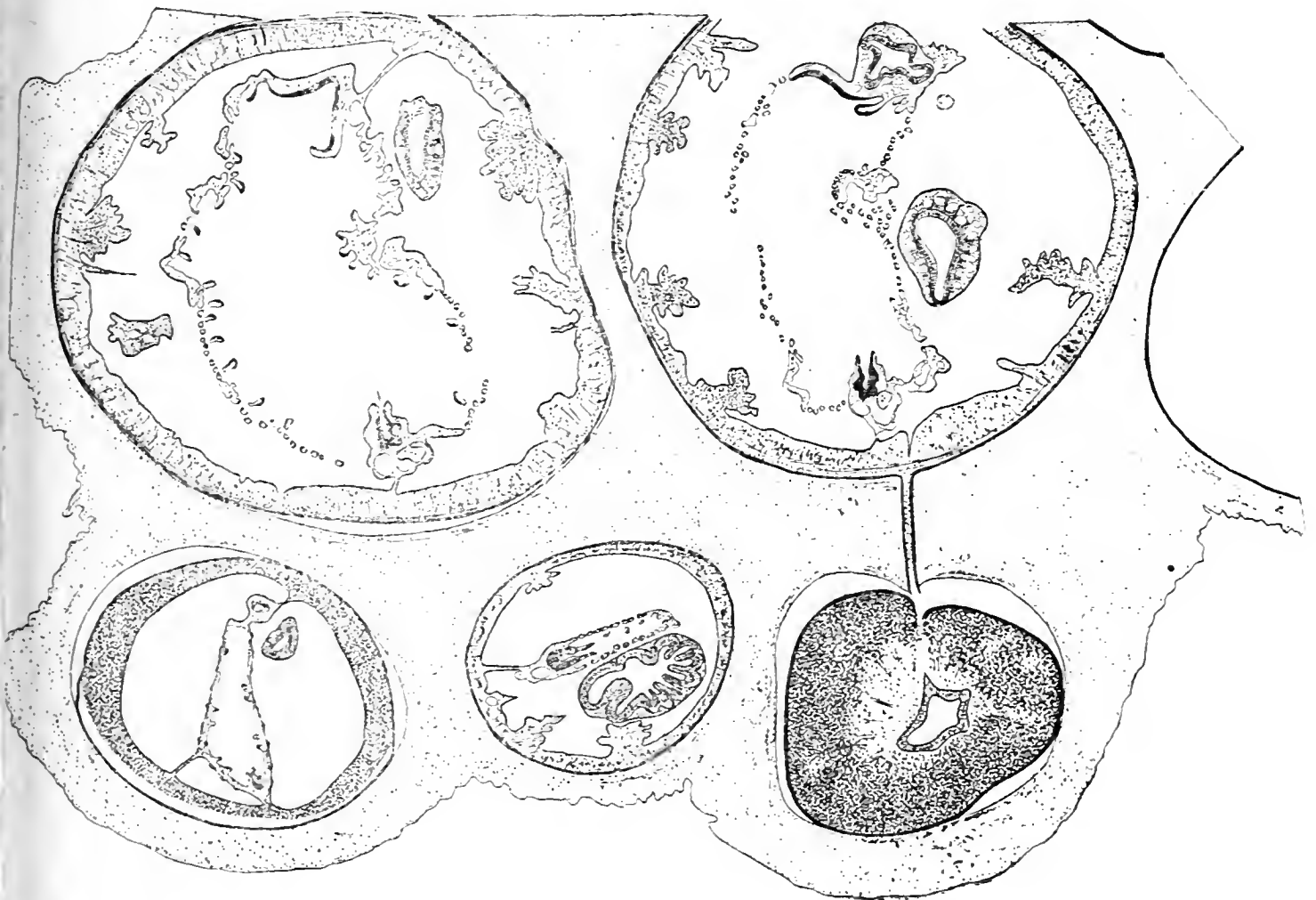


Fig. L ($\times 16,5$). — *Heterocarpa glomerata*. Coupe dans une portion marginale de cormus. Deux grands ascidiozoïdes, celui de droite en rapport avec un bourgeon ventral, en regard de son endostyle, tandis qu'à celui de gauche correspond un blastozoïde déjà bien développé, quoique non encore dilaté. Entre les deux bourgeons, un ascidiozoïde en régression.

figure J, on voit que la paroi du corps du bourgeon se charge de globules sanguins, et ceux-ci iront en s'accumulant, jusqu'à former, comme chez *Stolonica*, une énorme masse de réserve, refoulant la vésicule interne, dont la cavité se réduit ici aussi aux proportions d'une fente étroite.

La figure L représente également une coupe parallèle à la surface dans un fragment marginal de cormus. Les ascidiozoïdes y

sont coupés transversalement. et ici aussi, l'on est à un niveau supérieur à celui qui renferme les vaisseaux sanguins. Le fragment représenté montre, en haut, deux grands ascidiozoïdes semblables, et qui sont à peu près certainement des blastozoïdes, et trois petits ascidiozoïdes, dont les deux extrêmes sont nettement identifiables comme blastozoïdes. Celui de droite, encore en relation par un pédicule avec le grand ascidiozoïde correspondant, n'est encore — ainsi qu'en témoignent les coupes voisines — qu'un bourgeon à la fin de sa formation. Une rétraction, survenue au cours des manipulations, a rompu le pédicule à la base du bourgeon, et les coupes de cette série sont d'autre part trop épaisses pour que j'aie pu établir, dans ce cas, si la vésicule interne du bourgeon, dont la paroi est relativement épaisse, est encore en continuité avec l'épithélium péribranchial du parent ; mais c'est là un détail surabondamment vérifié sur d'autres préparations, et que l'on a notamment constaté dans le cas du jeune bourgeon de la figure J. Tandis que ce jeune bourgeon était nettement dorsal, celui de la figure L est au contraire exactement ventral, le pédicule émergeant du parent juste en regard de l'endostyle.

A gauche sur la figure L se voit un blastozoïde déjà fort avancé dans son développement, quoique sa paroi soit encore fortement chargée de réserves ; selon toute probabilité, il est issu du grand ascidiozoïde voisin, par rapport auquel il est également ventral.

Quant à l'ascidiozoïde situé entre les deux jeunes blastozoïdes de la figure L, il représente un individu âgé, et très probablement en voie de résorption. La résorption est en effet un processus qui atteint à un moment donné les vieux ascidiozoïdes, mais je n'ai pas pu me documenter à ce sujet, la saison pendant laquelle mes matériaux ont été recueillis n'étant peut-être pas favorable.

Formation des bourgeons. — La figure M *a* à *d* représente quelques stades de la formation des bourgeons d'*Heterocarpa* au début de la cormogénèse, c'est-à-dire chez des colonies du stade *Chorizocormus*, comme celle dont la figure 2, Pl. III, donne l'ensemble.

En *a* et *b* se voient deux très jeunes bourgeons issus d'un même individu blastogène, qui présentait cette particularité d'être

fixé sur le substratum par la plus grande partie de sa région ventrale, les deux bourgeons représentés prenant leur origine au voisinage de l'extrémité *antérieure* de l'endostyle, situation exceptionnelle, car, ainsi que je l'ai dit plus haut, sur les ascidiozoïdes fixés par l'extrémité postérieure, les bourgeons nais-

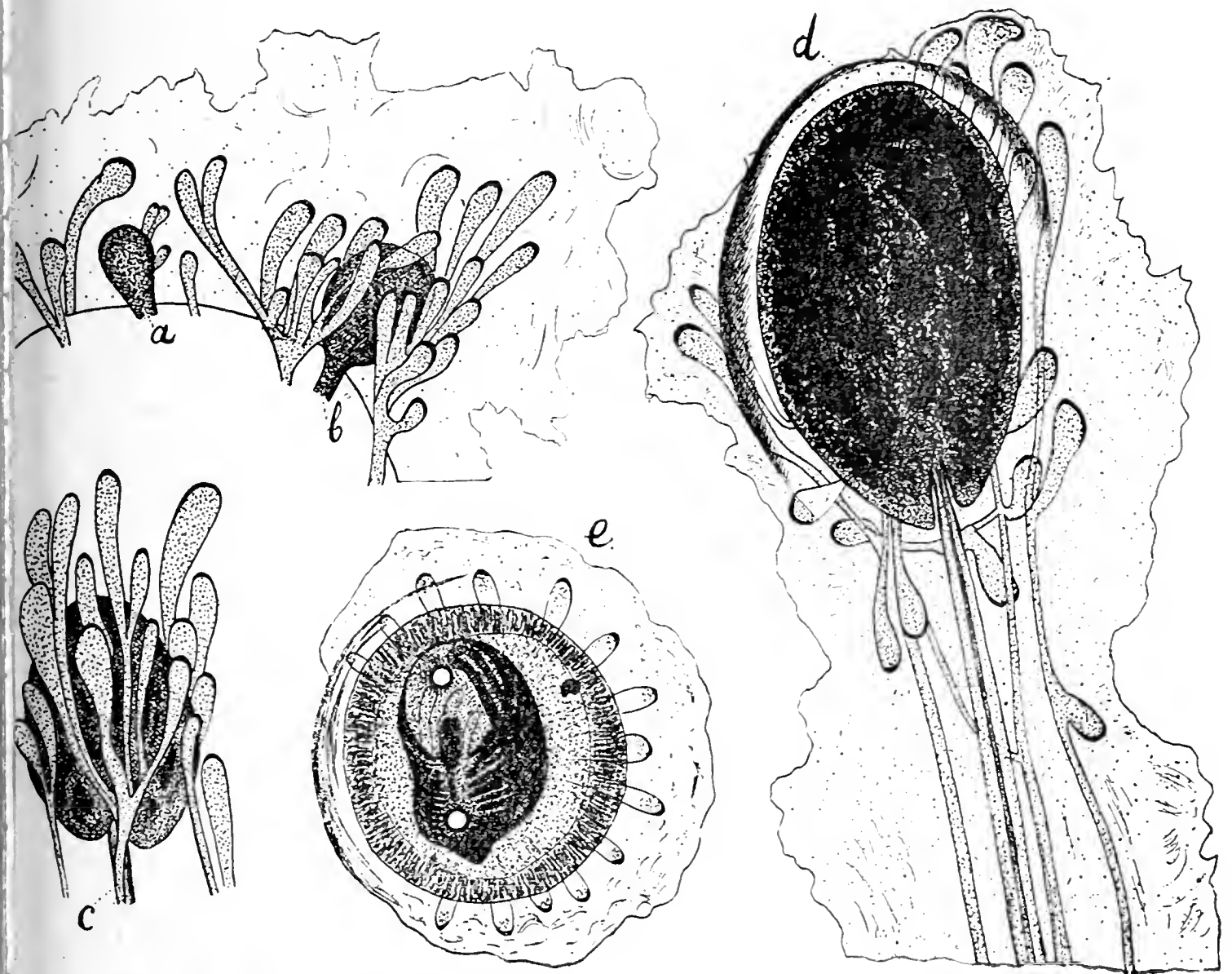


Fig. M ($\times 42$). — *Heterocarpa glomerata*, a à d, stades de la formation des bourgeons, au début de la cormogénèse, ou dans le limbe marginal de cormus compacts. Les bourgeons a et b sont issus de la face ventrale d'un même ascidiozoïde, au voisinage de l'extrémité *antérieure* de son endostyle. Le bourgeon c est vu par la face inférieure. Quant au bourgeon d, bien qu'il n'ait encore atteint que la moitié de la grosseur maxima, il dépasse déjà le jeune oozoïde e, figuré au même grossissement.

sent dans la région postérieure, et cela aussi bien dorsalement que ventralement. Dans le cas qui nous occupe, les bourgeons a et b sont au contraire issus de la région ventrale antérieure. Il faut donc en conclure que la faculté blastogénétique est dévolue à toute la région ventrale et à toute la région postérieure de la

paroi du corps, en entendant par là au moins le quart postérieur de la longueur totale.

Tandis que, chez *Stolonica*, les bourgeons naissent, en fait, comme renflement de l'extrémité libre de stolons minces et longs, chez *Heterocarpa* la première ébauche du bourgeon (fig. H, b. 1, p. 210, et fig. M, a) naît au contraire au voisinage immédiat de l'ascidiozoïde blastogène, sous la forme d'une excroissance renflée dès l'origine et tout d'abord peu pédiculée. Ce n'est que secondairement que le pédicule se forme et s'allonge pendant que le bourgeon grossit. Cet allongement, peu accentué dans les cormus déjà massifs, peut au contraire être considérable au début de la cormogenèse, ou bien sur les bords de colonies déjà âgées, quand il y a de la place libre sur le support. Quand les circonstances s'y prêtent, le pédicule peut ainsi s'allonger considérablement. le bourgeon grossissant s'éloignant progressivement de son géniteur, de telle sorte que, contrairement à ce que nous avons constaté chez *Stolonica*, ce sont ici les bourgeons les plus gros qui sont le plus longuement pédiculés.

Sur la figure M, les bourgeons *a* et *b*, issus d'un même géniteur, sont réunis dans le limbe marginal formé par la tunique de cet ascidiozoïde : la ligne courbe que franchissent, sur le dessin, les pédicules des deux bourgeons et les vaisseaux sanguins correspond au bord antérieur de cet ascidiozoïde.

Le bourgeon *a*, figure M, ne représente encore qu'une petite masse piriforme à peine pédiculisée, et les vaisseaux issus de la paroi du corps du géniteur, autour du point où le bourgeon en est lui-même sorti, n'ont pas encore nettement entouré ce bourgeon nouveau-né. Le bourgeon *b*, au contraire, non seulement est déjà beaucoup plus gros, mais il est bien pédiculisé, et les vaisseaux voisins forment autour de lui des arborisations. sans contracter toutefois aucun rapport direct avec lui. Dès ces stades jeunes, les bourgeons sont trop opaques pour que l'on puisse vérifier qu'ils sont creux. fait qui était pourtant reconnaissable sur le bourgeon *b. 1* de la figure H (p. 210), et dont les coupes nous ont également fourni la démonstration. La figure M *c* se rapporte à un bourgeon plus avancé encore, et vu par la face inférieure, suivant laquelle il adhérerait au support. C'est sur cette face que sont surtout développés les vaisseaux sanguins, dont la disposition est essentiellement la même que chez *Stolonica*, avec cette différence

que les branches vasculaires ne montrent pas ici une disposition rayonnée aussi nette, la plupart des branches s'étendant dans le sens de la longueur du bourgeon et tendant à le dépasser en avant.

Dès ce stade, les bourgeons d'*Heterocarpa* affectent une forme nettement ovulaire, et celle-ci est toujours bien accusée quand les bourgeons ont pu se développer librement. Cette forme peut au contraire être plus ou moins altérée quand les bourgeons se sont, au cours de leur développement, heurtés à un obstacle, autre bourgeon ou corps étranger quelconque. La longueur de l'ovoïde l'emporte généralement à peu près de moitié sur sa largeur, le rapport pouvant même atteindre exceptionnellement 2 à 1. Cette forme allongée des bourgeons d'*Heterocarpa* les distingue de ceux de *Stolonica*, presque toujours nettement circulaires (lenticulaires).

La figure M, *d* montre un bourgeon beaucoup plus développé, bien que fort éloigné encore du maximum de taille qu'il aurait pu atteindre (plus du double). Il fait fortement saillie sur la lame basilaire de la tunique, et la portion de tunique qu'il soulève s'est beaucoup épaissie, en même temps qu'elle devenait plus compacte. Les vaisseaux de la tunique sont localisés à la face inférieure, et ne s'étendent pas dans la coque bombée du bourgeon. Le pédicule de ce dernier est devenu très long, et sa partie terminale, en rapport avec le bourgeon, a seule été représentée. On voit qu'il se distingue des troncs vasculaires qui l'accompagnent par la présence d'un tube interne semblable à celui des stolons de *Stolonica*. On voit très bien sur la figure M, *d* que le bourgeon présente une profonde encoche au fond de laquelle se fait l'insertion du pédicule, et cette disposition avait déjà commencé à se marquer sur le bourgeon *c*. Il existe aussi des indications de cette disposition chez *Stolonica*, mais, tandis que chez celle-ci toute trace de l'encoche disparaît après que le bourgeon s'est séparé du stolon, chez *Heterocarpa* elle se retrouve encore chez des bourgeons libérés de toute connexion d'avec le pédicule.

La séparation des bourgeons se fait quand ceux-ci ont achevé toute leur croissance, c'est-à-dire atteint une longueur dépassant le plus souvent 2 mm., ce qui représente le diamètre habituel des statoblastes de *Stolonica*. J'ai vu des bourgeons d'*Heterocarpa* atteindre, préalablement à tout développement, une

longueur de 2,5 mm., sur une largeur de 1,5 mm., et même les dimensions exceptionnelles de 3 mm. sur 1,3 mm., en y comprenant la coque, dont l'épaisseur n'est pas inférieure à 0,2 mm. Il s'agit donc là de bourgeons libres, du début de la cormogénèse ou bien des bords de cormus avancés.

Quant aux bourgeons qui naissent au sein de cormus compacts,

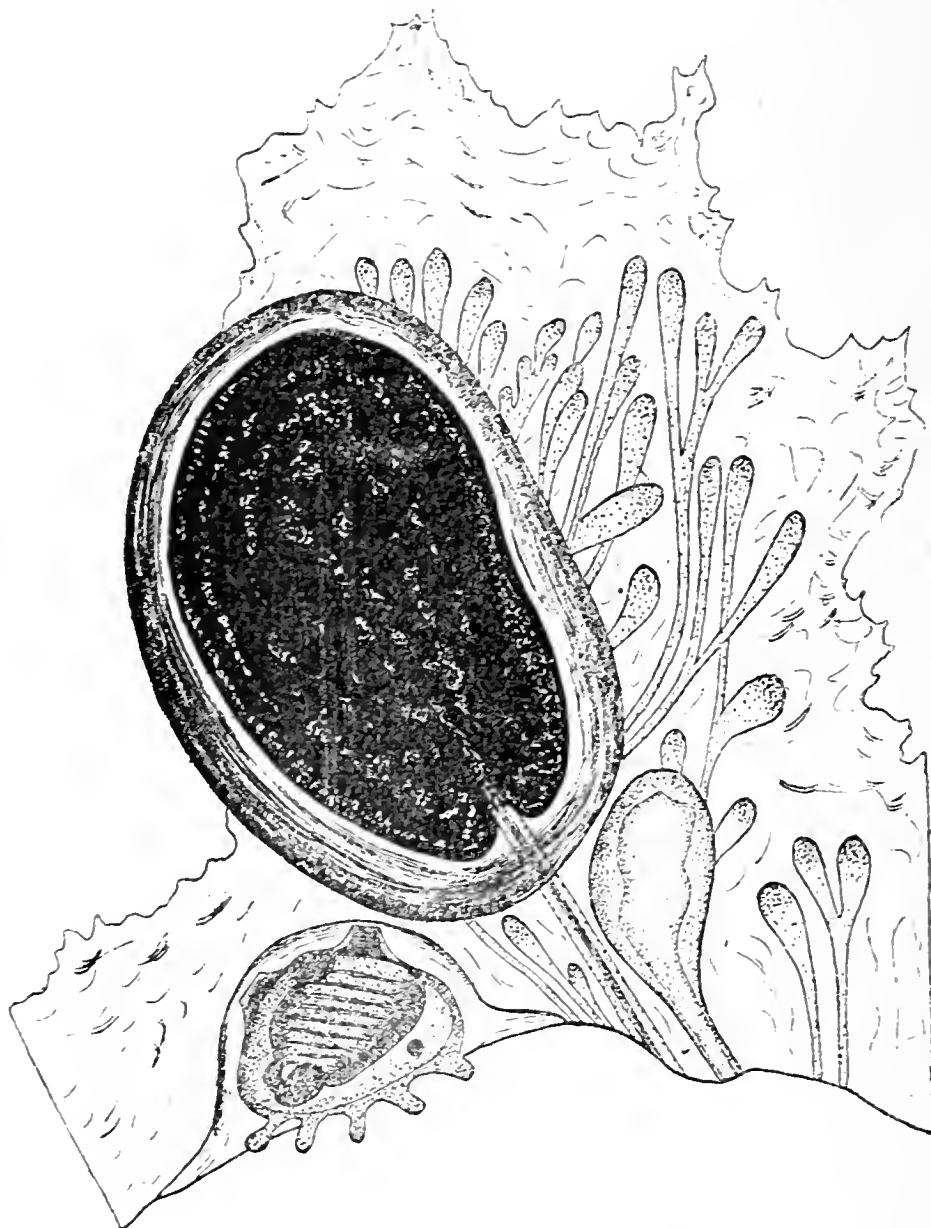


Fig. N ($\times 25$). — *Heterocarpa glomerata*. Portion du limbe marginal d'un cormus, montrant les termes extrêmes de la formation des bourgeons : des deux bourgeons visibles, et probablement issus d'un même ascidiozoïde, dont la paroi correspond à la limite inférieure du dessin, l'un est encore petit et transparent, laissant reconnaître sa vésicule interne, tandis que l'autre, ayant atteint 2 mm. de long. est opaque et entouré d'une coque épaisse. Sur le cormus s'est fixé un oozoïde, vu par la face droite, et dont la taille est considérablement inférieure à celle du bourgeon voisin.

en pleine masse tunicale commune, ils se distinguent de ceux auxquels se rapportent les stades de la figure M, non seulement

parce que leur pédicule ne s'allonge jamais beaucoup, mais encore, ainsi que je l'ai déjà noté, parce qu'ils ne sont pas entourés de vaisseaux sanguins, et enfin parce que leur forme est très variable en raison de ce qu'ils s'insinuent dans les espaces laissés libres entre les ascidiozoïdes préexistants. Le plus souvent, ils sont plus ou moins piriformes, à grosse extrémité tournée vers le bas, tout en étant parfois tordus sur eux-mêmes, par suite de la poussée qu'ils ont exercée, pour se loger, sur la tunique environnante. Cette torsion peut avoir pour effet qu'un même bourgeon se trouve, dans une série de coupes, intéressé différemment dans ses différentes régions, par exemple frontalement dans sa région ventrale et sagittalement dans sa région dorsale, circonstance qui complique singulièrement l'interprétation de telles séries de coupes.

Les coupes transversales à travers des bourgeons du stade *d*, figure M (p. 215), montrent très bien les rapports du bourgeon avec le pédicule. La figure N reproduit, de *a* à *d*, quatre coupes à travers un bourgeon de ce stade, suivies dans le sens proximo-distal. La coupe *a* passe au niveau de l'encoche au fond de laquelle s'insère le pédicule, et la coupe de celui-ci se voit entre les deux moitiés, séparées par l'encoche, du bourgeon, le tout étant noyé dans la tunique. Le pédicule est composé de deux tubes emboîtés, dont l'interne, déprimé, sépare en deux espaces la cavité du tube externe, qui paraît ainsi renfermer trois cavités superposées : les deux moitiés de sa cavité propre, et la cavité du tube interne, interposée entre les deux autres. La cavité du tube interne est, comme nous le savons, en rapport avec la cavité péribranchiale de l'ascidiozoïde gemmipare, tandis que les deux moitiés de la cavité du tube externe sont des espaces sanguins en continuité avec ceux de la paroi du corps de ce même individu.

La coupe figure N, *b*, passe déjà au delà du point d'attache du pédicule, le bourgeon étant déjà coupé en plein, quoique encore dans son extrémité proximale. On retrouve, presque au centre du bourgeon, les trois cavités du pédicule, les deux cavités vasculaires n'étant toutefois plus délimitées par l'épiderme, comme dans le pédicule, mais bien par des travées conjonctives. Quant à la cavité du tube interne, elle présente ici encore à peu près le même calibre que dans le pédicule.

Sur la coupe *c*, la cavité du tube interne se retrouve considérablement dilatée, constituant dorénavant la vésicule interne, de part et d'autre de laquelle se reconnaissent encore les deux espaces vasculaires, mais avec des contours beaucoup plus irréguliers, car ils vont se ramifiant dans les lacunes dont est encore creusée la paroi du bourgeon, c'est-à-dire l'espace compris entre

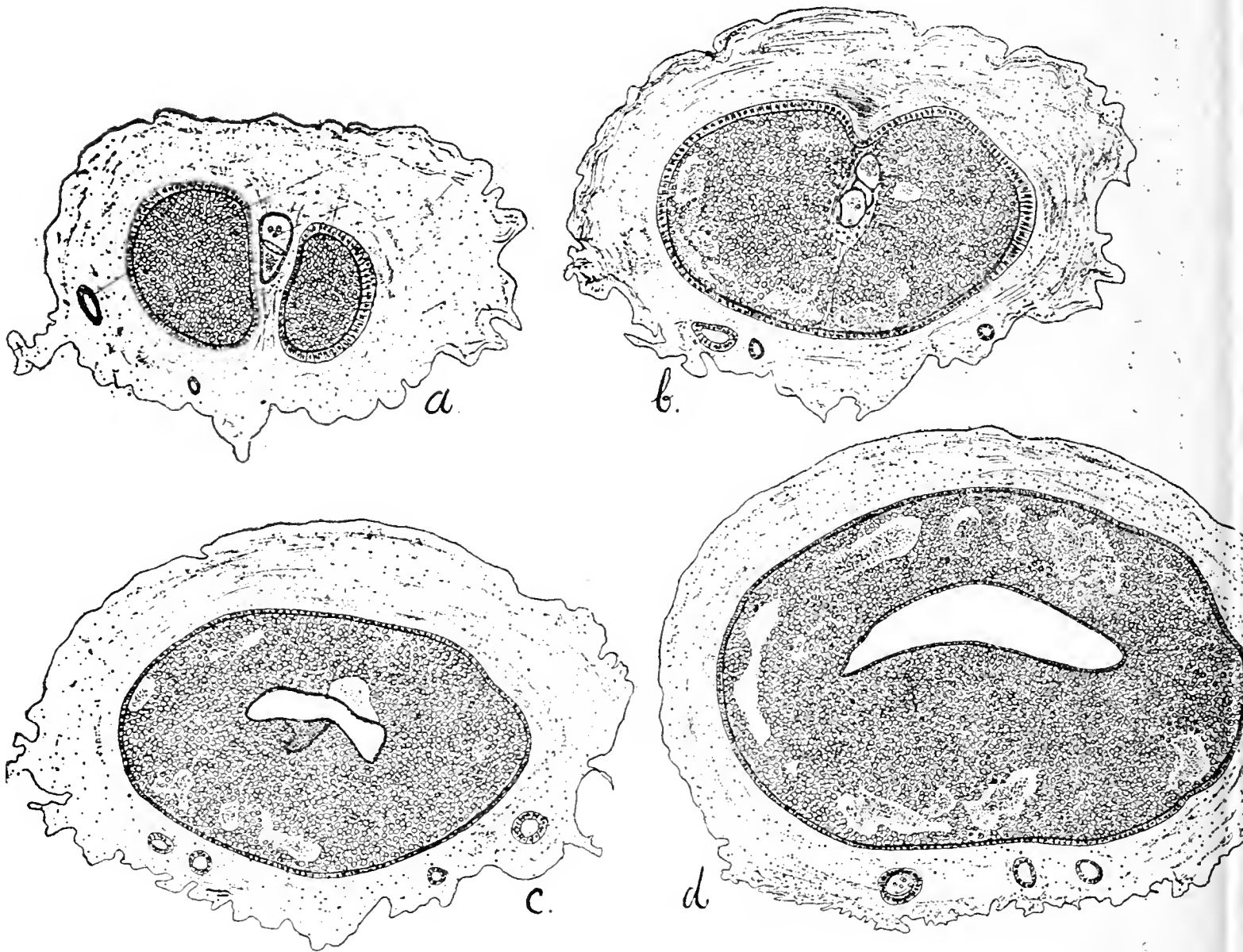


Fig. 0 ($\times 60$). - *Heterocarpa glomerata*. Quatre coupes transversales dans un bourgeon encore en voie d'accroissement, et montrant les rapports du stolon avec la vésicule interne et les espaces lacunaires de ce bourgeon.

l'épiderme et la vésicule interne, et cet espace, à part les lacunes enfractueuses qu'il renferme, est bourré d'innombrables globules sanguins venus de l'individu blastogène. Comme chez *Stolonica*, toutes les lacunes sanguines de la paroi du bourgeon finiront par être obstruées par ces globules, dont le lieu d'origine et de multiplication me paraît être les « endocarpes » du parent, ainsi que

les nodosités si particulières de la branchie (fig. 4, Pl. IV). Il y aurait certainement matière à constatations intéressantes sur la formation de ces globules sanguins destinés à donner dans les bourgeons d'énormes masses de réserves, mais je ne puis malheureusement apporter aucun renseignement précis sur ce phénomène.

Tandis que, chez *Stolonica*, l'accumulation de ces réserves dans les bourgeons est suivie d'une longue hibernation des statoblastes survivant seuls, chez *Heterocarpa*, encore que j'ignore si, au début de l'hiver, quelques bourgeons arrêtés dans leur développement y assureraient également la survivance des colonies, la majorité des bourgeons se développent certainement sans repos préalable bien prolongé, peut-être même sans aucun repos ; car l'on trouve, dans les colonies recueillies en août-septembre, des bourgeons non seulement à tout état de formation, mais aussi à tout état de développement, contrairement à *Stolonica*, où tous les bourgeons sont, à cette saison, arrêtés à un stade précoce de leur évolution. Cette différence contribue pour beaucoup à rendre l'étude du développement des bourgeons plus facile chez *Heterocarpa* que chez *Stolonica*.

III

DÉVELOPPEMENT DES BOURGEONS

ou « blastologie »

Ainsi que je l'ai déjà noté, la formation des bourgeons et leur développement ultérieur sont deux processus bien distincts, et d'autant mieux définis, chez *Stolonica*, que les bourgeons complètement formés, les « statoblastes » de cette Ascidie, subissent un long repos avant de se développer. De même que l'ovogenèse désigne la formation de l'œuf, la blastogenèse devrait désigner la formation du bourgeon, celui-ci étant, comme l'œuf, le point de départ d'une évolution ; et de même que l'embryologie est l'histoire du développement de l'œuf, le terme de « blastologie » devrait s'appliquer à l'histoire du développement du bourgeon. Chez *Heterocarpa* comme chez *Stolonica* la blastogenèse

s'effectue aux frais de l'ascidiozoïde gemmipare, tandis que la blastologie est l'histoire des transformations subies par les bourgeons autonomes, exploitant les réserves qu'ils ont accumulées au cours de la blastogenèse proprement dite.

Toutefois, comme il s'en faut de beaucoup, chez d'autres groupes zoologiques et même chez quantité de Tuniciers, que les deux temps du bourgeonnement soient aussi nettement séparés que dans notre cas, on comprend très bien que le terme de blastogenèse ait été appliqué, non pas seulement à la formation des bourgeons, mais aussi à leur développement en blastozoïdes. Si l'on veut prendre le terme de blastogenèse comme signifiant la formation des blastozoïdes, ce qui est parfaitement légitime aussi, on se contentera de distinguer deux temps à ce processus, la *formation* et le *développement* des bourgeons. C'est à l'étude du développement blastologique que nous passons maintenant.

Le bourgeon mûr, point de départ de la formation du blastozoïde, est constitué par un sacule entièrement clos, formé par un diverticule creux de la paroi du corps du parent, et secondairement séparé de lui par étranglement du pédicule qui les rattachait l'un à l'autre. La paroi du sacule est formée des mêmes couches que la paroi du corps du parent dont il est issu, et qui sont, de dehors en dedans : la tunique, l'épiderme, la couche conjunctivo-musculaire et l'épithélium péribranchial. La cavité centrale du bourgeon dérive de la cavité péribranchiale de l'individu gemmipare, et se présente sous la forme d'une fente étroite, dont l'ensemble détermine comme une cuiller renversée. Tout l'espace séparant l'épiderme de la cavité centrale du bourgeon, c'est-à-dire la couche conjunctivo-musculaire, est bourré d'innombrables globules sanguins, constituant une masse compacte, et formant ce que j'ai appelé déjà un *pseudo-vitellus*. Celui-ci, représentant à lui seul la presque totalité de la masse du bourgeon, fait que la paroi de celui-ci est absolument massive, ce qui n'empêche pas l'épiderme, qui délimite cette couche vers l'extérieur, de constituer une vésicule épithéliale externe, tandis que l'épithélium séparant la masse vitelloïde de la cavité centrale forme la vésicule interne du bourgeon.

Chez *Stolonica*, la vésicule interne est constituée, en dehors de quelques ébauches auxquelles elle donne de bonne heure

naissance, par un épithélium plat excessivement mince et adhérent à la masse vitelloïde limitrophe. Chez *Heterocarpa*, au contraire, la paroi de la vésicule interne, tout en étant constituée par un épithélium cubique simple, est relativement épaisse, et c'est ce qui fait que l'on peut énucléer la vésicule interne, en dissociant la masse vitelloïde dans laquelle elle est enchassée, opération qu'il m'a été impossible de réussir chez *Sto'onica*.

Nous avons déjà pris acte de ce que l'organisation des adultes dont nous étudions le bourgeonnement pouvait se ramener à deux sacs emboîtés, l'externe étant la paroi du corps et l'interne le sac branchio-intestinal. Il est à peine besoin de répéter encore que le bourgeon est uniquement constitué par une évagination de la paroi du corps, sans aucune participation du sac branchio-intestinal; et si nous parlons de la vésicule interne du bourgeon, il doit être bien entendu qu'il représente seulement le feuillet interne de la paroi du corps, c'est-à-dire le feuillet externe ou pariétal du sac péribranchial. La constitution du bourgeon est donc essentiellement celle d'un adulte auquel manquerait le sac branchio-intestinal, et qui serait réduit à la paroi du corps, enfermant une vaste cavité centrale, celle-ci délimitée de toutes parts par le feuillet pariétal de l'épithélium péribranchial. Comme on le sait depuis longtemps par les nombreuses recherches dont les Botrylles ont été l'objet, ainsi que par les observations de RITTER chez *Goodsiria*, l'évolution du bourgeon résultera surtout des modifications dont la vésicule interne sera l'objet, et il est bien connu qu'elle subit une série de plissements à la suite desquels on a coutume de dire que sa cavité, primitivement indivise, se partage en cavité branchiale médiane et cavités péribranchiales latérales; qui plus est, on a souvent exprimé le processus en disant que la vésicule interne produit les cavités péribranchiales par évagination de diverticules latéraux. Pour ma part, attachant plus d'importance aux parties pleines qu'aux cavités je préfère exprimer le phénomène essentiel du développement du bourgeon en disant que sa paroi représente, d'ores et déjà, dans sa plus grande partie, la paroi du corps du futur blastozoïde, tandis que le sac branchio-intestinal s'édifie, à la suite de la formation de replis du feuillet interne de la paroi du corps, amenant nécessairement la subdivision de la cavité primitive en cavité branchiale et cavité péribranchiale.

Au moment où je ne disposais que de statoblastes de *Stolonica* recueillis en été, ignorant encore qu'*Heterocarpa* fut bourgeonnante et beaucoup plus favorable à l'étude du phénomène que ce n'est le cas pour *Stolonica*, j'avais vainement cherché à élucider l'histoire des bourgeons de cette espèce, ce qui venait en grande partie de ce qu'ils se trouvaient tous arrêtés à un stade peu avancé du développement. Mais il y avait à mon insuccès un autre motif : c'est que je méconnaissais totalement l'orientation du blastozoïde naissant, par rapport à l'axe du bourgeon. Les bourgeons de *Stolonica* comme ceux d'*Heterocarpa* ont naturellement un axe proximo-distal, dans le prolongement du pédicule, et suivant lequel ils sont plus ou moins allongés. Quand bien même cet allongement serait à peine sensible, comme chez *Stolonica*, l'extrémité proximale de cet axe se retrouve même chez les bourgeons libérés de leur pédicule, étant marquée, chez *Stolonica*, par la cicatrice laissée par la déhiscence du statoblaste, et chez *Heterocarpa*, où le grand axe du bourgeon ovoïde correspond d'ailleurs à l'axe proximo-distal, par l'encoche au fond de laquelle se faisait l'insertion du pédicule.

Jusqu'à preuve du contraire, il était assez naturel de supposer que l'axe proximo-distal du bourgeon correspondrait à l'axe principal du blastozoïde ou, tout au moins, que le plan de symétrie de ce blastozoïde serait orienté suivant l'axe du bourgeon. C'est ainsi que, dans ma note préliminaire, j'ai qualifié, p. 13, fig. 4. de « sagittale médiane » une coupe menée dans un statoblaste de *Stolonica* suivant son axe proximo-distal et perpendiculairement aux surfaces, seule coupe que l'on put supposer devoir couper le statoblaste lenticulaire en deux moitiés symétriques. Depuis lors, j'ai reconnu que le plan de symétrie du blastozoïde s'établit perpendiculairement à l'axe supposé principal parce que proximo-distal du bourgeon. Les extrémités distale et proximale du bourgeon correspondent donc non pas aux futures extrémités du blastozoïde, mais à ses faces latérales ; et, dans la majorité des cas, c'est l'extrémité proximale du bourgeon qui représente le côté droit du futur blastozoïde. Cette disposition est donc l'inverse de celle qui est réalisée chez *Perophora*, où l'on sait que la dernière communication — c'est-à-dire l'extrémité proximale — du bourgeon avec le stolon correspond à la cavité péribranchiale gauche.

La discordance d'axes du bourgeon et du blastozoïde fait que, dans un bourgeon en voie de développement, les coupes menées perpendiculairement à l'axe proximo-distal du bourgeon sont en réalité sagittales par rapport au blastozoïde tandis que les coupes faites « sagittalement » dans le bourgeon, suivant son axe proximo-distal, sont en fait transversales par rapport au blastozoïde. La coupe « médiane » d'un statoblaste de *Stolonica* que j'ai donnée antérieurement, et qui n'avait d'ailleurs pas d'autre but que de montrer la structure du statoblaste mûr, était en réalité transversale par rapport au futur blastozoïde. Le statoblaste mûr, représenté en *h*, figure F, p. 199, suffisamment transparent pour laisser voir la partie centrale de la vésicule interne, affleurant la région apicale du statoblaste, montre, au centre de la vésicule, une ébauche épithéliale allongée perpendiculairement à l'axe proximo-distal du statoblaste. Cette ébauche est le tube dorsal, allongé suivant le plan médian du blastozoïde et correspondant à sa région intersiphonale. La Planche V, donnant une série de vésicules internes énucléées d'*Heterocarpa*, va nous permettre de vérifier que, chez cette forme aussi, le plan médian du blastozoïde s'établit perpendiculairement à l'axe proximo-distal du bourgeon.

Heterocarpa glomerata

Ayant pu, chez cette espèce, réussir l'énucléation de quelques vésicules internes à divers stades du développement, j'ai eu ainsi une vue d'ensemble des principales transformations de cette vésicule, aux dépens de laquelle s'édifient tous les organes internes. La Planche V reproduit une série de ces vésicules, colorées et éclaircies, de sorte que l'on voit à travers leur paroi les particularités essentielles pouvant être réalisées du côté opposé.

Les figures *a-1* et *a-2* se rapportent à une même vésicule très jeune, présentant, comme je l'ai dit plus haut, la forme d'une cuiller. La figure *a-1* montre la face supérieure, bombée, de la vésicule, tandis que la figure *a-2* la représente de profil et renversée, la convexité tournée vers le bas, précisément comme dans une cuiller en position normale. La vésicule ne montre encore aucune différenciation, et le seul axe principal que l'on puisse

lui reconnaître est celui qui correspond à sa longueur, dans le prolongement du pédicule, avec lequel elle communique encore largement.

La figure *b* se rapporte à une vésicule considérablement élargie, dans le sens perpendiculaire à celui que nous venons de reconnaître à l'axe principal. La continuité entre la vésicule et le pédicule, bien que brisée, était manifestement fort large encore. Aucune différenciation n'est encore reconnaissable sur cette vésicule dont la forme générale, en faisant abstraction de quelques irrégularités de son contour, qui sont peut être individuelles, est ovulaire aplatie.

Les figures *c* et *d* se rapportent à des vésicules sensiblement plus avancées, et présentant l'une et l'autre, abstraction faite de plissements de leur paroi, deux ébauches épithéliales épaissies. L'une de ces ébauches, développée sur le milieu de la face supérieure, est le *tube dorsal*, tandis que l'autre, marginale, représente le futur *tube digestif*.

Dès ce moment, on peut orienter avec certitude les vésicules, car le plan médian du blastozoïde en voie de formation passe nécessairement par les deux ébauches épithéliales, le tube dorsal caractérisant la face dorsale en même temps que l'extrémité antérieure, tandis que l'ébauche digestive détermine l'extrémité postérieure. Les figures montrent nettement que ce plan médian du blastozoïde est à angles droits avec l'axe du bourgeon que nous avons considéré comme principal, ce qui revient à dire que le blastozoïde s'organise perpendiculairement à l'axe proximodistal du bourgeon. Sur la fig. *c* Pl. V on voit, du côté droit de la vésicule et à voie d'évolution, une pointe brisée qui représente le hile de la vésicule, autrement dit son extrémité proximale, par laquelle elle se continuait avec le pédicule, tandis que sur la fig. *d* Pl. V, les rapports sont renversés, la pointe brisée marquant la dernière trace de la communication de la vésicule avec le pédicule se trouvant à gauche. Pour autant que j'aie pu en juger, c'est le premier cas qui est normal chez *Heterocarpa*, et cette disposition est conforme à celle que j'ai toujours constatée chez *Stolonica*. Dans le cas de la fig. *d*, Pl. V, nous nous trouverions en présence d'une inversion accidentelle, dont un blastozoïde à tube digestif situé à droite (fig. P, *f*) offrirait sans doute un second exemple.

Je n'ai pas vu les tout premiers stades de la formation, aux dépens de la vésicule interne, du tube dorsal et du tube digestif. C'est ainsi que, sur les figures *c* et *d*, Pl. V, ils se présentent déjà sous la forme de diverticules très accentués de la vésicule, prédominant fortement dans la masse pseudo-vitelline enveloppante. Dans ces conditions, je ne saurais dire si ces diverticules sont le résultat d'une évagination proprement dite, ou bien d'une constriction, quoique, en présence de la résistance que doit offrir la masse pseudo-vitelline, ce dernier mode me paraisse plus vraisemblable. Quoi qu'il en soit, le tube dorsal se présente comme un diverticule en doigt de gant de la paroi de la vésicule et ce diverticule est dirigé vers l'avant, c'est-à-dire dans le sens opposé à la région occupée par l'autre ébauche différenciée, celle du tube digestif. Celle-ci, aux stades *c*, *d*, *e* et *f* de la Planche V se présente sous une forme que je ne puis mieux comparer qu'à celle d'un bérêt basque, dont le large orifice circulaire assure la communication béante entre l'ébauche et la cavité générale de la vésicule. Disons tout de suite que l'orifice de communication ira en se rétrécissant, par accentuation du phénomène de constriction qui paraît avoir été l'origine de la séparation de l'ébauche ; mais l'orifice rétréci subsistera en tant qu'entrée de l'œsophage, le saccule lui-même représentant en somme dès son origine dans sa majeure partie l'estomac définitif, sur lequel se formera par diverticule l'intestin terminal.

Les fig. *c* et *d* Pl. V montrent d'autre part que la vésicule se plisse par introflexion et notamment suivant une ligne arquée entourant incomplètement le tube dorsal. Je crois, sans en être absolument sûr, que ce sont les mêmes replis qui se retrouvent, sous la forme de deux profondes échancrures, sur la fig. *e* Pl. V, où ils représentent les involutions branchiales. Je pense qu'il vaut mieux employer ce terme, pour désigner les ébauches de la branchie, que celui de plis ou replis branchiaux, qui ont déjà une signification, toute différente d'ailleurs, dans l'anatomie de l'adulte.

Sur la fig. *d* Pl. V on voit, par transparence, trois sillons parallèles antéro-postérieurs, occupant la face ventrale suivant son milieu, et allant en s'atténuant vers l'arrière. L'examen d'une préparation comme celle de la fig. *f* Pl. V, ne comprenant que la paroi ventrale d'une vésicule interne, montre que la ligne

médiane seule est occupée par un sillon, délimité par deux bourrelets, et représentant l'ébauche de l'endostyle. Celui-ci est flanqué de part et d'autre, non pas d'un sillon, mais bien d'un bourrelet représentant la première indication des involutions branchiales. Il va sans dire que celles-ci, introflexions de la vésicule interne, se présentent comme des sillons sur la face externe de la vésicule. Sillons dans lesquels s'engage le pseudo-vitellus ambiant. A mesure que ces introflexions iront s'accroissant, la vésicule, en raison de ces plissements mêmes, s'ancre de plus en plus profondément dans le pseudo-vitellus qui l'enrobe, et d'où il devient de plus en plus difficile de l'énucléer.

Les fig. *e1* et *e2*. Pl. V, se rapportent à un très beau stade, encore bien déchiffirable malgré le développement pris par les involutions branchiales. La figure *e1* représente la vésicule vue par la face dorsale, les ébauches branchiales étant par conséquent vues par transparence dans la plus grande partie de leur étendue, sauf dans leur partie antérieure, où elles se présentent sous la forme de deux profondes échancrures, ceci parce que les involutions s'étendent non seulement de part et d'autre de la région endostylo-médio-ventrale, mais, à l'extrémité antérieure de cette région, remontent sur les côtés en décrivant des demi-cercles tendant à se rejoindre dorsalement — et qui y arriveront plus tard — correspondant à l'insertion antérieure circulaire de la branchie sur la paroi du corps. L'examen de l'objet, en variant la mise au point, mieux que la figure *e1*, mais aussi la figure *e2*, représentant le même objet de profil, montrent que les échancrures sont en continuité avec les replis ventraux et ne sont en fait que le prolongement antérieur et remontant, de ces replis. Quant au bord libre de ces replis, il correspond au gros trait festonné qui, sur la figure *e1*, prolonge vers l'arrière les deux échancrures antérieures. En arrière, les replis aboutissent au pourtour de l'orifice œsophagien, encore très large, et qu'ils finiront par envelopper complètement quand ils se rejoindront dorsalement.

La formation des replis a pour effet de subdiviser la cavité générale de la vésicule interne en trois parties, dont la médiane, tout d'abord en forme de gouttière largement ouverte vers le haut, représente la cavité branchiale, tandis que les latérales constitueront les cavités péribranchiales. Les involutions bran-

chiales, s'étendant, iront en se rejoignant dorsalement, et cette réunion sera d'abord effectuée en avant, suivant l'insertion circulaire de la branchie sur la paroi du corps, la communication entre la branchie et la cavité générale se fermant en dernier lieu dans la région postéro dorsale, c'est-à dire immédiatement en avant de l'entrée de l'œsophage. On arrivera ainsi à un stade auquel le blastozoïde est constitué dans toutes ses parties essentielles, tout en présentant encore une grande lacune dans sa branchie (fig. P, c).

L'étude des stades avancés de la formation de la branchie n'est plus guère possible sur des vésicules énucléées les images que l'on obtient, quand on réussit l'opération désormais très difficile, étant très compliquées, et variant dans une trop grande mesure suivant la mise au point. La fig. *g*, Pl. V, montre une vésicule dont la branchie est déjà fort avancée, à en juger par l'état de l'endostyle, mais je n'ai pas réussi à l'interpréter convenablement. Les deux poches à contours singulièrement irréguliers et peut-être déchirées au cours de l'énucléation, correspondent visiblement aux échancrures de la figure *e1*, c'est à dire que c'est suivant ces poches que les involutions branchiales s'ouvrent dans les espaces lacunaires de la paroi du corps, absolument obstrués par le pseudo-vitellus, dont la masse n'a pas encore diminué de manière appréciable.

Les coupes épaisses, faites à main levée dans des bourgeons, donnent aussi de fort bonnes préparations, surtout si elles sont pratiquées, non dans des bourgeons isolés, mais dans des cormus compacts, dans la tunique commune desquels des bourgeons à tout état de développement peuvent être empâtés. Les meilleurs résultats sont ceux que l'on obtient en coupant le cormus normalement à sa surface, de telle sorte que les grands ascidiozoïdes soient intéressés suivant leur longueur comme c'est le cas pour la section représentée figure 1 Planche IV, et dans laquelle se trouvent précisément deux bourgeons, l'un au début de son développement, à droite, l'autre très avancé au contraire, à gauche. La comparaison entre ces deux bourgeons de la fig. 1 Pl. IV montre que les dimensions extérieures du bourgeon n'augmentent tout d'abord pas sensiblement au cours de la formation du blastozoïde en son intérieur : aussi ne peut-on nullement préjuger de la dimension d'un bourgeon quant à l'état du

blastozoïde qu'il renferme. Les bourgeons n'atteignant pas toujours la même taille avant de se développer, il arrive même que ce soit le plus petit bourgeon qui héberge le blastozoïde le plus avancé.

La figure P montre, de *a* à *e*, une série de bourgeons ren-

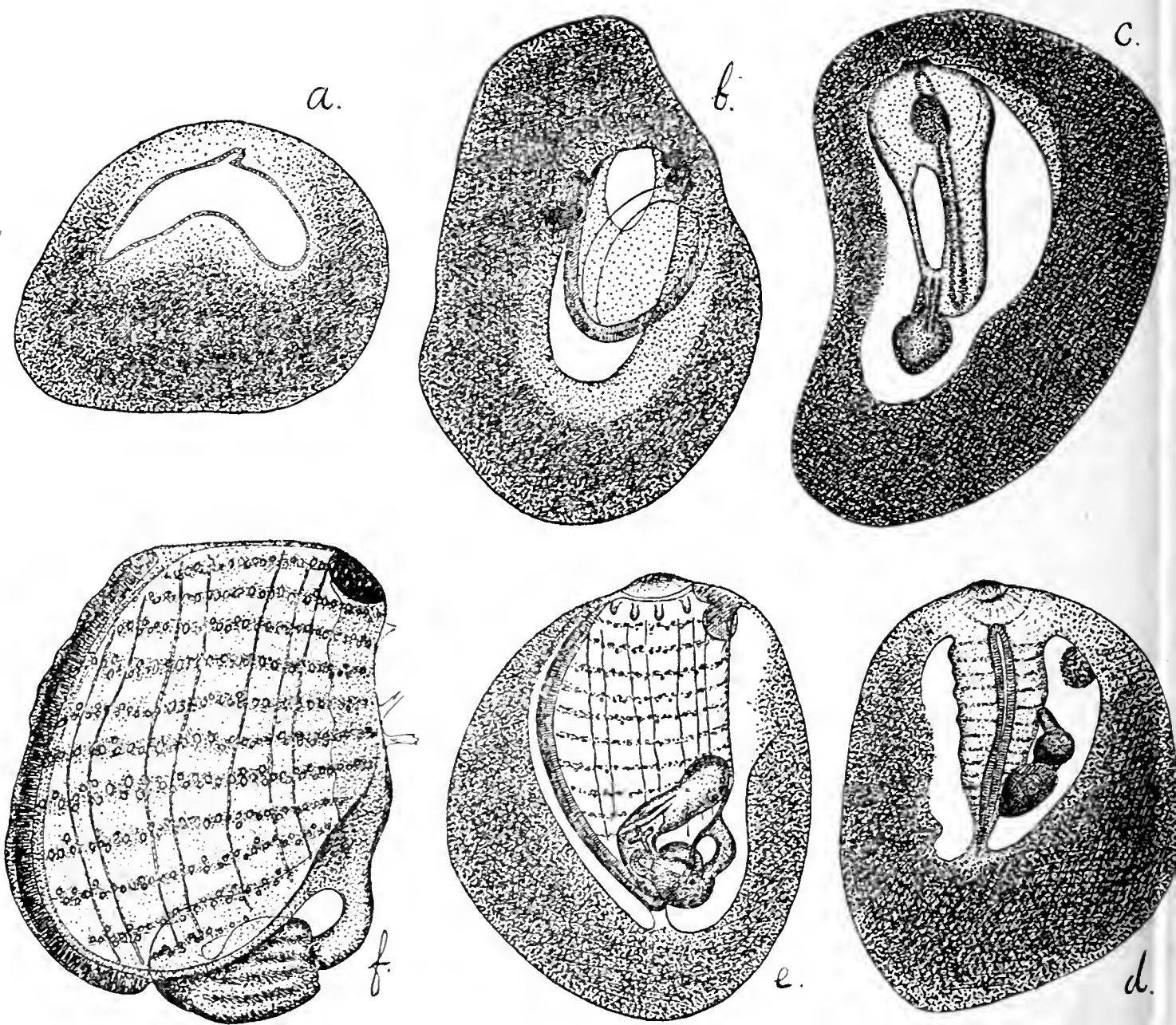


Fig. P ($\times 50$). — *Heterocarpa glomerata*. Coupes épaisses dans des bourgeons en voie de développement (Les fig. *c* et *f* sont grossies moitié plus que les autres). La préparation de la fig. *f* présente cette anomalie que l'intestin est du côté droit de la branchie.

fermés dans des coupes épaisses, et touchés de telle sorte que le rasoir n'a fait qu'entamer la paroi, de façon à pratiquer une fenêtre dans la vésicule interne, dont on peut dès lors apercevoir l'intérieur.

La figure P *a* se rapporte au plus jeune stade rencontré dans ces conditions, et il est emprunté à la coupe dont la fig. 1 Pl. IV

donne l'ensemble. La vésicule interne est à un stade voisin de celui des fig. *c* et *d* Pl. V, probablement même un peu plus jeune, et la seule ébauche intéressée par la coupe est celle du tube dorsal, correspondant à l'apex de la vésicule. Le sens de la coupe, nécessairement menée au hasard, est difficile à préciser; toutefois, il paraît bien qu'elle n'est pas sagittale, sans quoi elle renfermerait, en même temps que le tube dorsal, l'ébauche digestive, qui caractériserait la région postérieure, mais nulle trace ne se voit de cette ébauche, sans doute masquée dans l'épaisseur de la coupe. Il est très probable que, tout en étant oblique, la coupe se rapproche beaucoup de la transversale, par rapport, bien entendu, à l'axe antéro-postérieur du blastozoïde ébauché dans le bourgeon. La coupe figure *a* montre que la vésicule interne siège dans la moitié supérieure du bourgeon, l'accumulation des réserves pseudo-vitellines étant surtout considérable au plancher de la vésicule et minima à sa voûte, là où apparaît le tube dorsal. Celui-ci, caractérisant la future région intersiphonale, est, de toutes les parties internes, celle qui est la plus rapprochée de l'épiderme délimitant tout le bourgeon.

La figure *P b* se rapporte à un bourgeon déjà beaucoup plus avancé, au moins autant, je pense, que celui de la fig. *e* Pl. IV, mais la figure qu'il donne n'est pas facile à interpréter complètement. Sans aucun doute, le bourgeon est vu par la face droite, et le rasoir a produit, dans la paroi de la vésicule, une grande fenêtre ovale, par laquelle on voit une partie des ébauches différenciées à l'intérieur. Parmi celles-ci un grand arc de cercle, ouvert en haut, représente apparemment l'endostyle, et celui-ci conduit, vers la gauche, à une ébauche massive, transparaissant à travers la masse pseudo-vitelline, et qui ne peut être autre chose que l'intestin, sur lequel se projette le bord de la grande fenêtre ovale. Sur le bord opposé de cette fenêtre transparaît, mais d'une façon indistincte, une autre ébauche épithéliale, en laquelle j'identifie le tube dorsal, tandis qu'entre les deux ébauches s'interpose une petite fenêtre, ovale également, mais celle-ci n'est pas située dans le plan de la coupe, et répond au bord libre d'une membrane s'élevant à partir de l'endostyle: cette membrane doit être l'ébauche branchiale droite, tandis que la petite fenêtre n'est autre que le trou par lequel la cavité branchiale communique encore avec la cavité primitive de la vésicule,

orifice que nous allons d'ailleurs retrouver sur la figure suivante.

Celle-ci, la figure *c*, s'applique à un bourgeon ouvert de telle sorte que le jeune blastozoïde inclus est vu dorsalement. Son extrémité antérieure, dirigée vers le haut, est marquée par l'ébauche du siphon buccal, en arrière de laquelle se voit une ébauche ovulaire opaque, qui est le tube dorsal, ou plus exactement le complexe dérivé de ce tube. L'endostyle, complètement formé, n'est donc vu que par transparence à travers la paroi de la branchie, qui est continue, à l'exception d'un grand trou ovulaire, situé dorsalement, en avant de l'entrée de l'œsophage, et régissant encore suivant presque toute la longueur de l'organe. La figure *c* étant à un grossissement moitié plus fort que les autres du même cliché, il en résulte que, à ce stade pourtant avancé du développement du blastozoïde, les dimensions extérieures du bourgeon en cause n'ont encore que très peu augmenté, les dimensions de la vésicule interne elles-mêmes s'étant fort peu accrues, et la masse pseudo-vitelline enveloppante n'ayant toujours pas sensiblement réduit son volume.

La figure P, *d* reproduit un bourgeon ouvert ventralement, de telle sorte que le blastozoïde qu'il renferme est vu l'endostyle en avant, et l'intestin, qui est sur la face gauche, à droite. La branchie montre déjà une série de bandes transversales correspondant aux futures rangées de stigmates, bref, l'organisation est déjà complètement celle d'une petite Ascidie, et ne diffère essentiellement de l'état définitif que par l'épaisseur énorme de la paroi du corps toujours encombrée par les masses de réserve. La paroi fait, dans la cavité péribranchiale gauche, une forte saillie, qui n'est autre chose qu'un endocarpe, la formation de ces organes étant parfois très précoce, surtout pour deux d'entre eux, qui se montrent symétriquement, de part et d'autre de la région intersiphonale.

La figure P, *e* montre un bourgeon ouvert par le côté, de sorte que le blastozoïde logé en son intérieur se présente par la face gauche, et l'on reconnaîtra, maintenant encore, que, malgré l'état avancé de ce blastozoïde, l'enveloppe du bourgeon s'est à peine dilatée. Mais, cette fois, le sac branchial et le tube digestif qui lui est appendu se sont accrues en refoulant la cavité péribranchiale, et la paroi du corps, tout en étant fort épaisse encore,

a commencé à réduire ses réserves, dont la résorption, par le blastozoïde qu'elle enclôt, marchera désormais de pair avec l'accroissement de ce blastozoïde.

La figure P, *f* représente la branchie d'un stade à peine plus avancé que le précédent, mais qui avait cette particularité sans autre exemple, que l'intestin se trouvait sur la face droite de l'organe respiratoire, ainsi que l'on peut s'en rendre compte par la figure.

Je n'insiste pas sur une série de détails que présentent ces stades avancés *e* et *f*, devant y revenir dans le chapitre sur l'organogenèse.

Indépendamment des vésicules internes énucléées et examinées *in toto* et des coupes épaisses dont nous venons de nous occuper, j'ai évidemment eu recours à la microtomisation, mais celle-ci, pour des raisons techniques et pratiques inhérentes à la nature même des objets, ne donne pas de résultats très satisfaisants. La grande difficulté, qui est en même temps une cause d'erreurs, vient de ce que l'opacité de l'objet, résultant de la masse pseudo-vitelline, empêche à la fois de reconnaître le stade que l'on traite et de l'orienter pour le couper. Quand l'examen ultérieur des coupes révèle que l'on a sectionné un stade avancé, la structure caractéristique des organes permet de déterminer après coup le sens des coupes ; mais dans le cas de stades jeunes, où toutes les ébauches élaborées par la vésicule interne sont encore peu différenciées histologiquement, l'interprétation est fort aléatoire RITTER (1896), tout en ayant déjà reconnu que la formation de la branchie procède, chez sa *Goodsiria*, de replis ventraux de la vésicule interne, a pourtant donné deux figures (20 et 21, Pl. XIII), qui se rapportent à des coupes de jeunes stades, et sur lesquelles des diverticules, désignés par *br. s. a.*, représenteraient la première ébauche des cavités péribranchiales. Or, j'ai obtenu des coupes absolument semblables aux figures de RITTER : je ne les reproduis pas, parce que je ne les considère pas comme démonstratives, en l'absence de certitude au sujet de leur orientation, mais j'ai la conviction que ce sont des coupes frontales dans des stades analogues à ceux de mes fig. *c* et *d* Pl. V, sur lesquelles l'évagination, d'ailleurs unique, représente non pas une cavité péribranchiale, mais bien l'ébauche digestive, la séparation de celle-ci précédant de beaucoup la subdivision de

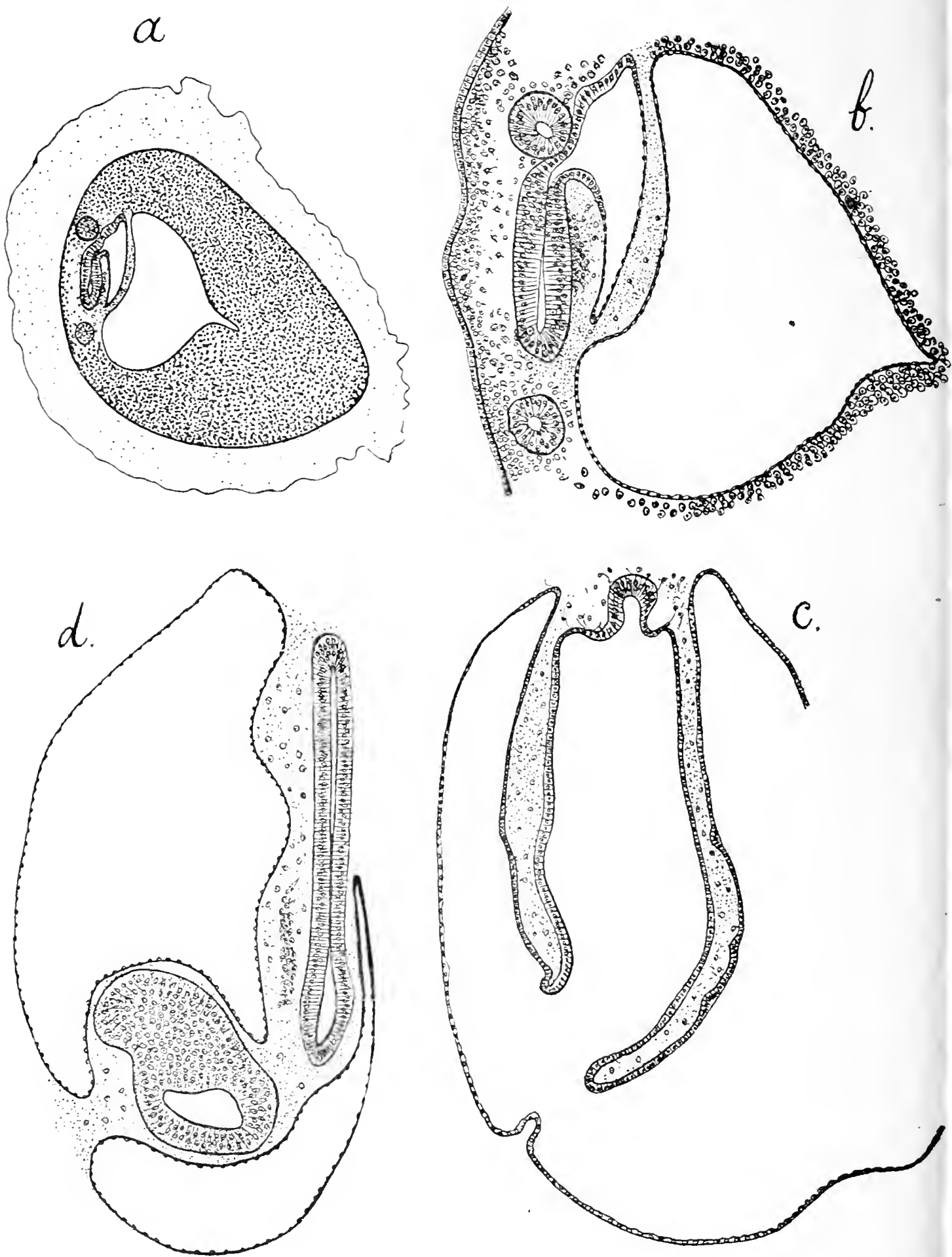


Fig. Q ($\times 165$). — *Heterocarpa glomerata*. Trois coupes frontales dans un blastozoïde du stade *c* de la fig. P. La fig. *a* donne l'ensemble d'une coupe passant dans la région intersiphonale, dont le détail est reproduit fig. *b*. La fig. *c* montre les replis branchiaux saillants dans la cavité générale de la vésicule interne, tandis que, sur la fig. *d*, la portion postérieure de l'endostyle est coupée suivant sa longueur, l'ébauche intestinale étant en arrière et à gauche.

la cavité primitive en cavité branchiale et péribranchiale.

Laissant de côté les coupes de jeunes stades, qui ne m'ont guère apporté de précisions, je passe à quelques coupes dans un stade avancé, coupes qui, dans leur ensemble, doivent être qualifiées de frontales. Le stade auquel elles sont empruntées devait être voisin de celui dont la figure P, *c* donne l'ensemble, c'est-à-dire que sa branchie présentait encore un grand orifice branchio-péribranchial.

La figure Q, *a* reproduit l'ensemble d'une coupe passant dans la région intersiphonale, et le détail de la même coupe est rendu dans la figure *b*. La grande cavité cordiforme est la cavité péri-

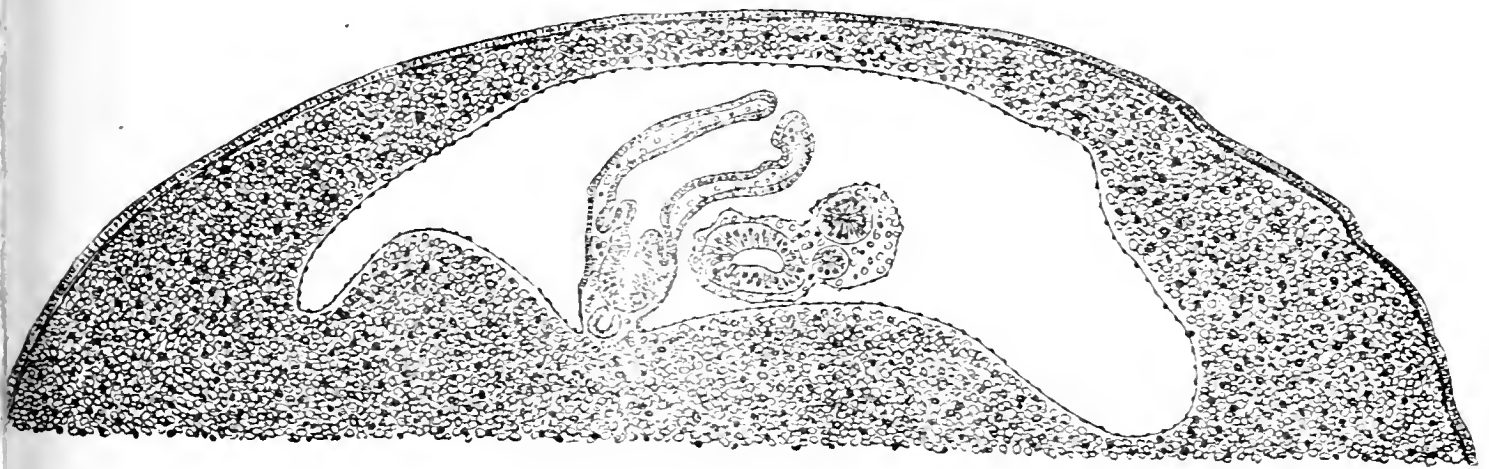


Fig. R ($\times 400$). — *Heterocarpa glomerata*. Coupe transversale à travers un bourgeon du même stade que le précédent, et montrant également l'ébauche branchiale constituée par deux replis non encore réunis dorsalement.

branchiale droite, séparée de la partie tout à fait antérieure de la cavité branchiale par le repli branchial droit. Le tube dorsal s'ouvre, en avant, dans la cavité branchiale, et il est compris entre les deux ébauches ectodermiques des siphons, qui sont coupées en travers.

La coupe *c* passe beaucoup plus bas. Elle intéresse les deux replis branchiaux et cela dans la région où ils ne sont pas encore soudés dorsalement — en bas sur la figure — c'est-à-dire qu'elle passe par le grand orifice branchio-péribranchial. La coupe *d*, passant plus bas encore, a touché l'endostyle suivant la plus grande partie de sa longueur, et la fente endostylaire est tout ce qui reste, sur cette coupe, de la cavité branchiale. En arrière de l'endostyle, compris entre les deux cavités péribranchiales, dont les parois lui constitueront un revêtement et un mésentère, se

voit l'ébauche digestive, déviée vers la gauche. Les rapports instructifs que présentent les organes dans la figure *d* sont assez clairs pour qu'il soit inutile d'y insister.

La coupe reproduite figure R est également intéressante. La figure ne montre que la moitié supérieure du bourgeon, logeant la vésicule interne, et celle-ci, à son tour, renferme un blastozoïde bien développé, quoique fort largement à l'aise dans la cavité générale du bourgeon. Le blastozoïde est coupé transversalement, au niveau, cette fois encore, de l'orifice branchio-péribranchial. L'état du tube digestif et la présence du cœur déjà constitué, sous l'endostyle, permettent de juger que le développement de ce blastozoïde était plus avancé encore que dans le cas de la figure Q. Il n'en est que plus remarquable de voir combien il est encore petit par rapport à l'ensemble du bourgeon, dont la coupe transversale n'est représentée que dans sa moitié à peine sur la figure R. Ce bourgeon était d'ailleurs libre, et non inclus dans un cormus, ce qui entraîne quelques différences dans la position du blastozoïde, qui reste couché dans le bourgeon, tandis que, dans le cas des bourgeons empâtés dans le cormus, le blastozoïde se redresse au fur et à mesure de son développement, en même temps que le bourgeon s'allonge suivant l'épaisseur du cormus, autrement dit normalement à la surface libre. Au début de la cormogénèse, les ascidiozoïdes même adultes sont d'ailleurs souvent étendus sur le support, et ce n'est que lorsqu'ils deviennent plus serrés qu'ils se mettent debout.

Pour en finir avec *Heterocarpa*, je donnerai encore deux coupes à peu près sagittales médianes dans des blastozoïdes, l'un très jeune et l'autre déjà très avancé, figures obtenues par la superposition de plusieurs coupes réelles peu distantes les unes des autres.

La coupe figure S, *a* se rapporte à un stade suivant de près celui que nous avons vu figure P, *a*. La vésicule interne montre deux diverticules, qui se présentent comme des évaginations, tout en pouvant avoir été produits par constriction : le tube dorsal et le tube digestif, communiquant encore largement l'un et l'autre avec la cavité générale. La vésicule interne devait être, à peu de chose près, au stade des fig. *c* et *d* Pl. V, et sans doute un peu plus jeune que celle de la fig. *e* Pl. V. Toujours est il que, sur la figure S, *a*, la vésicule interne montre une introflexion

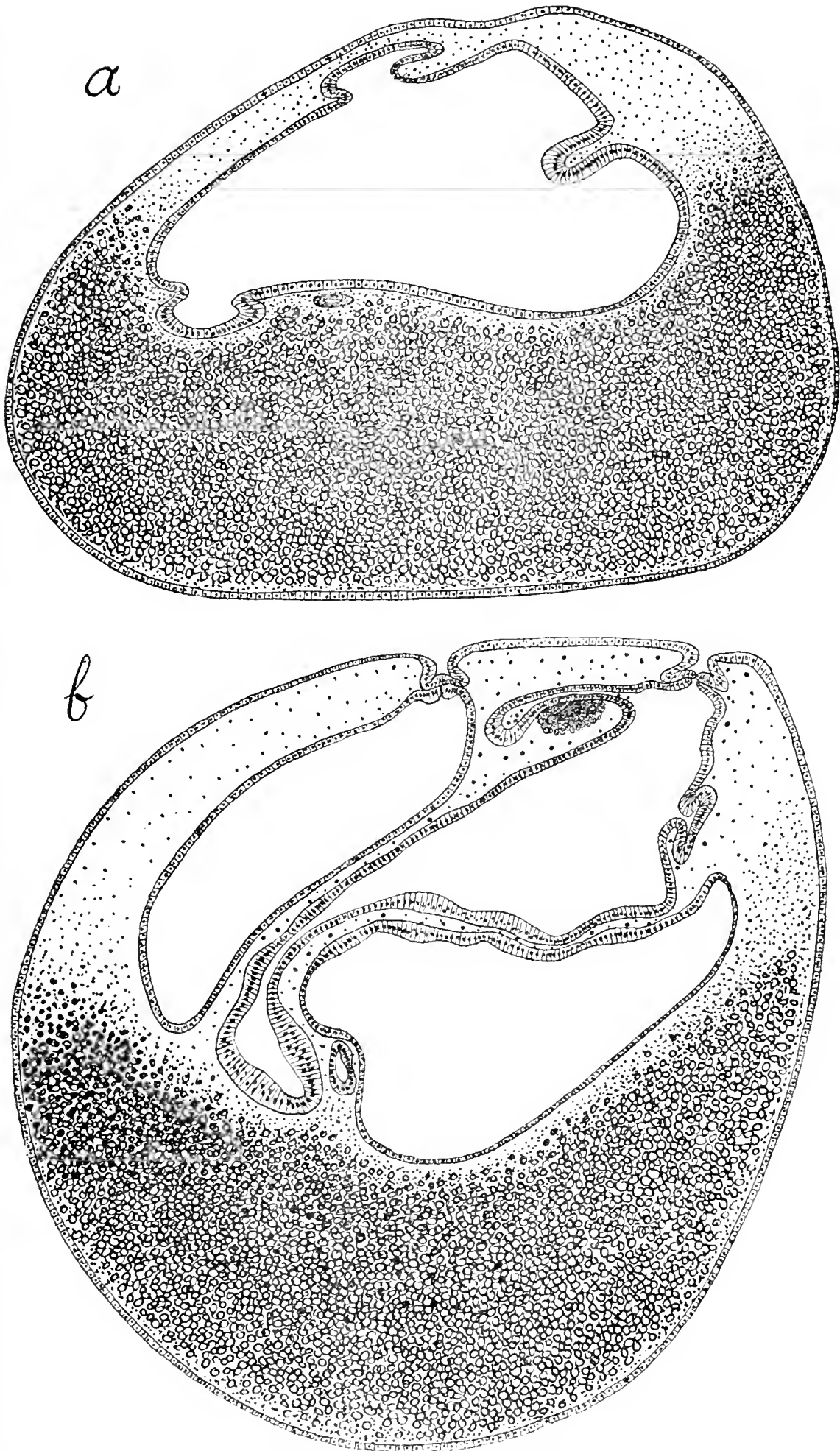


Fig. S ($\times 150$) — *Heterocarpa glomerata*. Figures combinées, par superposition de plusieurs coupes réelles, et donnant les coupes à peu près sagittales médianes de deux bourgeons. le premier très peu avancé encore (stade de la Fig. c Pl. V), le second très développé déjà (au moins le stade fig. f Pl. V),

représentant l'une des involutions branchiales, et se manifestant à l'extérieur sous forme de profonde échancrure.

La coupe figure S, *b* nous montre un état de choses beaucoup plus évolué. L'épiderme a produit les deux introflexions siphonales, et entre elles se retrouve le tube dorsal, débouchant en avant dans la cavité branchiale, qui est juste sur le point de se mettre en rapport avec le siphon buccal. Sous le tube dorsal se voit une masse cellulaire représentant le ganglion, mais je n'y insiste pas actuellement. La coupe, qui est à peu près exactement sagittale dans la région intersiphonale est au contraire assez oblique dans le reste du blastozoïde, ce qui dépend naturellement de ce que celui-ci était plus ou moins tordu sur lui-même, et cette torsion, à laquelle j'ai déjà fait allusion, résulte sans doute des difficultés que le blastozoïde, serré entre ses devanciers, trouve à se loger entre eux. La coupe, dans son ensemble, n'en est pas moins fort instructive et intéressante à comparer avec celle dont elle est rapprochée.

Stolonica socialis

Les parois de la vésicule interne sont ici, dans leur ensemble, beaucoup plus minces, en même temps que plus adhérentes au pseudo-vitellus, que ce n'était le cas chez *Heterocarpa*, et il m'a été impossible de réussir à énucléer cette vésicule. Toutefois, comme celle-ci, de même que chez *Heterocarpa*, siège presque entièrement dans la moitié supérieure du bourgeon (voir les coupes de la fig. V, p. 243), un procédé efficace consiste à trancher le bourgeon parallèlement à sa face de fixation, ce qui permet de décortiquer l'hémisphère supérieur du bourgeon, renfermant la vésicule interne, et l'on peut dès lors colorer, éclaircir et examiner *in toto* cet hémisphère, qui donne une vue incomparablement plus claire de l'intérieur du bourgeon que celles que l'on peut avoir en étudiant des bourgeons entiers. Après examen préalable, ces préparations peuvent être microtomisées, dans de bien meilleures conditions que les bourgeons intacts.

Ainsi que je l'ai déjà mentionné, les bourgeons de *Stolonica*, une fois constitués, non seulement se séparent de leur stolon comme le ferait une graine mûre, mais ils restent au repos, sans

se développer sensiblement, pendant un temps plus ou moins long, et c'est ce qui leur confère la valeur de statoblastes. A mon grand regret, je ne puis pas faire l'histoire complète de leur évolution, car les bourgeons les plus avancés que j'aie eus, à l'automne, laissent entre eux et les moins avancés du printemps suivant, une lacune que je n'ai pu combler entièrement. Les statoblastes se développant admirablement en aquarium, il faudrait en garder à partir de l'automne, et les fixer, au moins de mois en mois, au cours de l'hiver, mais on pourrait aussi obtenir la série complète des stades par des dragages effectués à intervalles réguliers, d'octobre à mars.

La figure T représente, en *a* et *b*, deux statoblastes recueillis en août 1915, et conservés au Liquide de Bouin, le premier immédiatement, le second en février suivant après avoir été maintenu pendant 6 mois en aquarium. Le premier, tout en laissant reconnaître la présence de certaines ébauches, est tout au début de son développement, tandis que, dans le cas du second, le blastozoïde est complètement formé, bien qu'il ait à peine commencé à exploiter ses réserves pseudo-vitellines, et que les dimensions extérieures du statoblaste ne se soient pas modifiées.

Tous les statoblastes mûrs, c'est-à-dire séparés de leur stolon originel sont en quelque sorte « embryonnés », car leur vésicule interne présente toujours une série de différenciations, celles qui sont visibles sur la figure T, *a*, et dont l'une au moins, très superficiellement placée, est souvent reconnaissable même sur des statoblastes entiers, comme sur la fig. F, *h* p. 199, car elle se projette sur la partie centrale de la vésicule interne, affleurant sous l'épiderme, dans la région apicale du statoblaste. Cette ébauche superficielle, constituant une masse cellulaire allongée, n'est autre que le tube dorsal ; on le voit bien sur la figure T, *a* et le retrouve sur la figure T, *b*. Dans les cas favorables, comme la figure T, *a*, on voit en outre que la vésicule interne (dont la partie centrale apparaît sous la forme d'une tache claire au milieu du statoblaste) est partagée suivant son milieu par une bande ou saillie épithéliale, siégeant au plancher de la vésicule, et dont la direction correspond à la longueur du tube dorsal. Du côté opposé au tube dorsal, la bande épithéliale se continue jusqu'à un saccule épithélial, qui est l'ébauche digestive, souvent difficile à discerner dans le pseudo vitellus ambiant. Le plan de

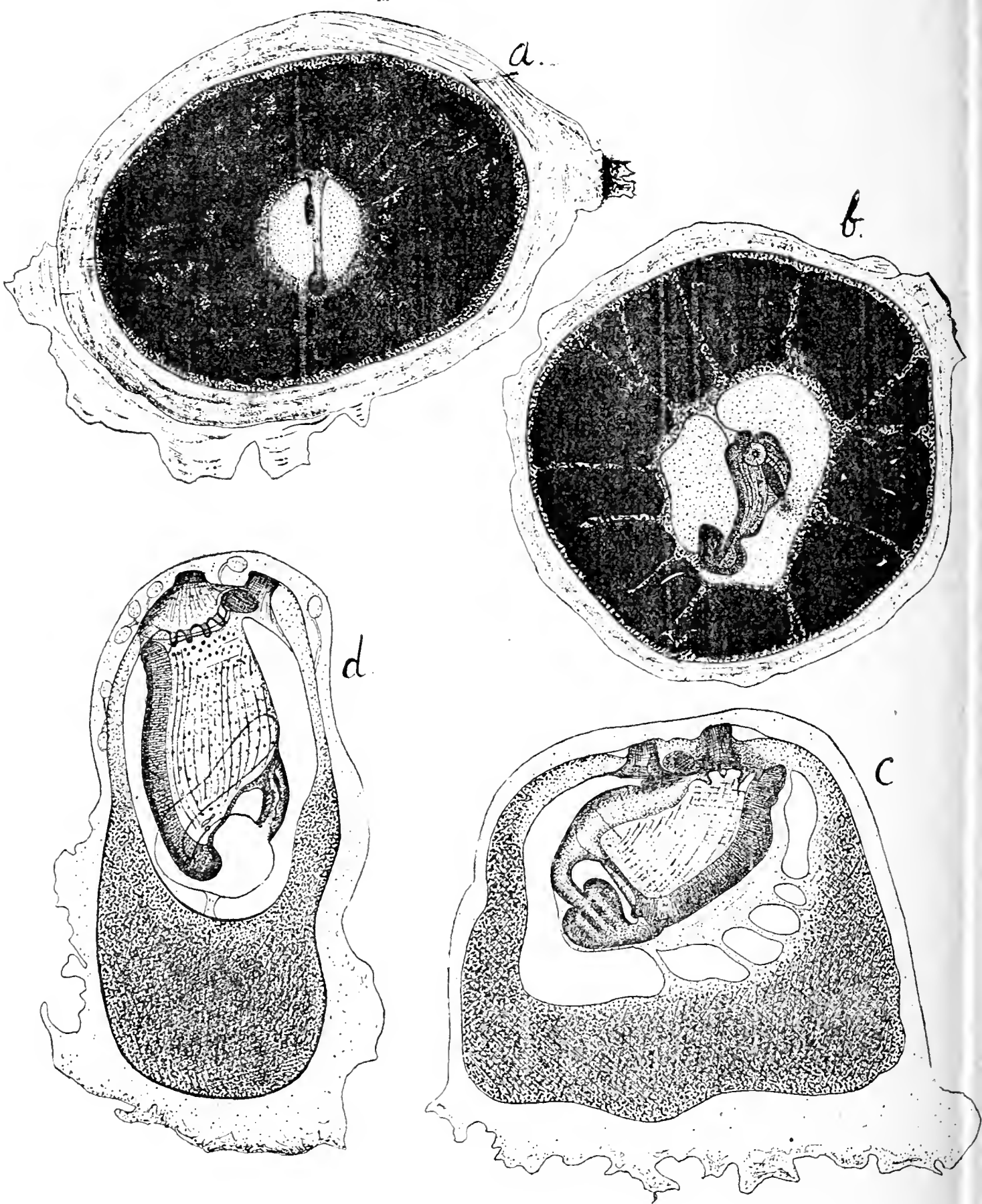


Fig. T ($\times 24$). — *Stolonica socialis*. *a* et *b*, deux statoblastes vus par leur face supérieure, le premier très peu développé, montrant très bien que l'axe du blastozoïde s'établit perpendiculairement à l'axe principal du bourgeon, dont le hile est à droite, le second très avancé déjà. *c* et *d* deux statoblastes ouverts suivant leur longueur et renfermant chacun un blastozoïde déjà constitué dans toutes ses parties essentielles. *c* est vu par la face droite tandis que *d* présente sa face gauche.

symétrie du futur blastozoïde est donc marqué par la bande épithéliale ventrale, qui est médiane, les extrémités antérieure et postérieure correspondant respectivement au tube dorsal et à l'ébauche digestive. On voit nettement sur la figure T, *a*, et l'on reconnaît encore même sur la figure T, *b*, que le plan sagittal du blastozoïde est à angles droits avec l'axe proximo-distal du bourgeon, dont le hile, dernière trace du pédicule, se reconnaît du côté droit, sur les deux figures.

Je ne sais si les différenciations que nous venons de reconnaître au statoblaste de la figure T, *a* s'établissent après sa libération d'avec le stolon, ou immédiatement après celle-ci ; mais il est certain qu'elles doivent se produire très rapidement. Je pense que la maturation du bourgeon amène à la fois la libération du bourgeon et son changement de polarité, car, pour autant qu'il soit polarisé avant sa libération, il ne paraît pouvoir l'être que suivant l'axe proximo-distal, prolongeant le stolon, tandis que l'axe définitif est perpendiculaire à cette direction. Pour colorer un peu l'exposé des faits, on peut dire que c'est au moment où le bourgeon acquiert son individualité qu'il fait tourner de 90° l'axe morphologique du statoblaste.

Quoi qu'il en soit, une fois ces premières différenciations hâtivement réalisées, le statoblaste entre en repos, pour un temps sans doute variable, suivant le moment de l'année où il a été constitué, ainsi que, peut-être, pour d'autres causes. En été, on trouve des statoblastes déjà « embryonnés », à côté d'autres à tous les stades de la formation, de sorte que si, dès l'automne et surtout au printemps suivant, on constate des différences dans l'état de développement des statoblastes, cela peut dépendre de ce que ces statoblastes ont été formés à des moments différents, ou bien d'influences actuellement indéterminables. Toujours est-il que des statoblastes, recueillis en août, au stade de la figure T, *a*, et gardés en aquarium, ne s'étaient pas modifiés trois mois plus tard, et je pense que leur repos doit pouvoir durer au moins le double, par exemple de juin à décembre.

La figure U, *a* montre l'ensemble d'une vésicule interne un peu plus évoluée que ce n'est le cas pour celle du statoblaste de la figure T, *a*, et vue par transparence à travers la masse pseudo-vitelline enveloppante. La partie centrale de la vésicule, constitue comme une tache embryonnaire, de contour cordiforme, et

apparaît en clair parce qu'elle affleure sous l'épiderme de la région apicale du statoblaste; elle n'est pas, comme les parties périphériques, masquée par le pseudo-vitellus. Comme dans le statoblaste entier, on voit le tube dorsal et la bande épithéliale médio-ventrale, sur laquelle il se projette, cette bande allant en s'évasant et s'effaçant vers l'arrière, où elle aboutit à l'ébauche digestive, dont les rapports exacts ne sont pas reconnaissables dans ces conditions.

Mais si l'on cherche à énucléer la vésicule interne on arrivera, tout en brisant ses parties latérales, à détacher du pseudo-vitellus sous-jacent l'ébauche épithéliale médio-ventrale, et l'on extraira

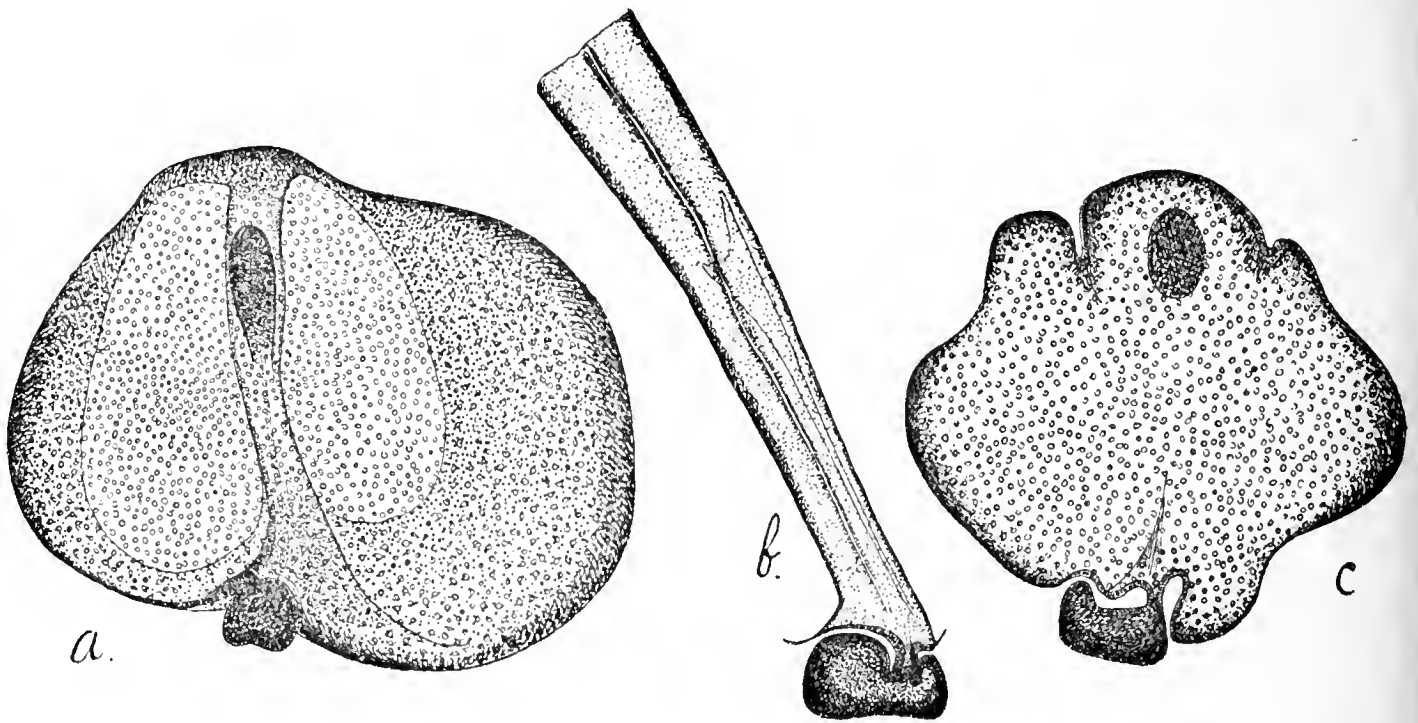


Fig. U (*a* et *c* $\times 50$, *b* $\times 75$). — *Stolonica socialis*. *a* et *c*, vésicules internes de bourgeons peu développés, la première complète, la seconde sans la face ventrale. *b*, ébauche médio ventrale, ou bourrelet branchio-intestinal, d'une vésicule d'un stade analogue à la fig. *c*.

du même coup l'ébauche digestive, ce qui donnera une image semblable à celle qui est reproduite figure U, *b*. Cette opération réussira surtout si, comme dans le cas de cette figure, la bande épithéliale s'est quelque peu soulevée au-dessus du niveau général du plancher de la vésicule, constituant un bourrelet saillant dans la cavité centrale. Ce bourrelet, ébauche du sac branchial, est dès l'origine en continuité, en arrière, avec l'ébauche digestive, comme le montrent les séries de coupes, et comme on le reconnaît aussi sur la figure U, *b*. Cette figure montre que le tube digestif, dont l'ébauche se forme très tôt, est aussi fortement en

avance, dans son évolution. sur l'ébauche branchiale, car on reconnaît déjà l'œsophage, séparé par un étranglement du sac lui faisant suite, tandis que l'ébauche branchiale est encore si peu différenciée que seule l'étude des stades ultérieurs permettra de montrer sa signification. Au stade de la figure U, *b*, l'ébauche médio-ventrale n'est, en effet, encore constituée que par un bourrelet à peine saillant, creusé en son milieu d'un léger sillon,

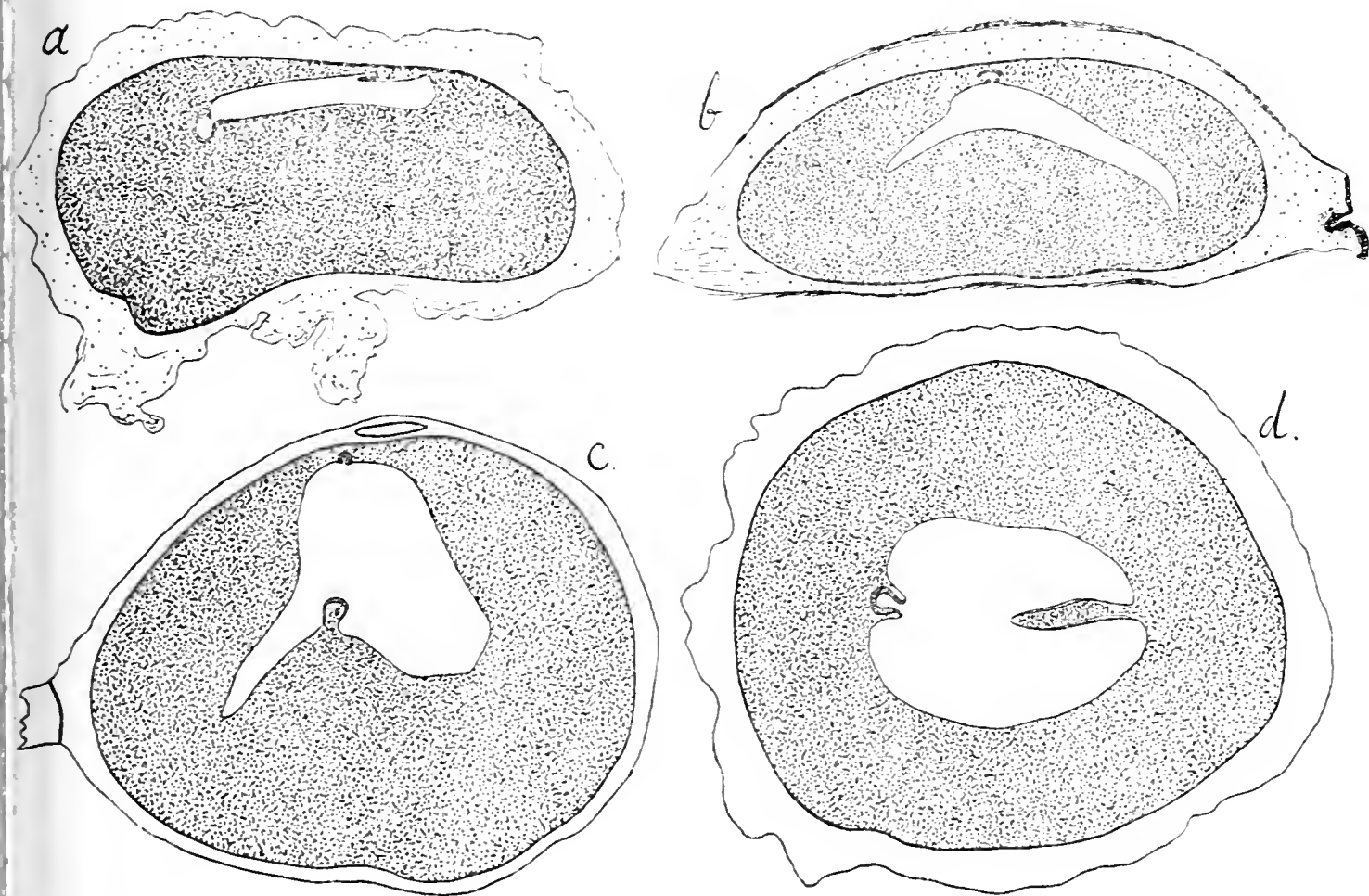


Fig. V ($\times 25$). - *Stolonica socialis*. Vues d'ensemble de coupes dans des statoblastes peu développés : *a*, *sagittale médiane*, montrant le tube dorsal et l'ébauche intestinale ; *b* et *c*, *transversales* par rapport à l'axe du blastozoïde, mais suivant le grand axe du bourgeon, dont le hile se voit à droite pour la coupe *c* ; *d*, *frontale*, avec l'ébauche intestinale à gauche et le bourrelet médio-ventral, coupé tangentiellement suivant sa moitié antérieure, à droite.

et l'on serait certes plus tenté de n'y voir que l'ébauche de l'endostyle, plutôt que celle de toute la branchie, bien qu'elle ait en réalité cette dernière valeur.

La figure U, *c* représente une vésicule interne plus avancée, à laquelle manque malheureusement la face ventrale, mais telle qu'elle est, elle montre néanmoins l'ébauche digestive plus évoluée encore que sur la figure voisine, de même qu'une expansion

de la vésicule, correspondant à ce qui sera plus tard la partie postérieure de la cavité péribranchiale droite, qui tend à revêtir l'ébauche digestive. Enfin, dans la région antérieure, de part et d'autre du tube dorsal, se voient deux profondes échancrures de la paroi, semblables à celles que nous avons vues chez *Heterocarpa*, figure *e 1*, Planche V, et ayant la même signification : involutions branchiales suivant l'insertion antérieure de la branche.

Avant de passer à la revue rapide de quelques séries de coupes dans des vésicules internes en voie de développement, la figure V nous donne les vues d'ensemble de quelques coupes, menées suivant les différents axes, à travers des statoblastes au repos.

La coupe figure *a* montre une coupe sagittale médiane, par rapport à la vésicule interne, qui porte, à son extrémité postérieure, — à gauche — le diverticule intestinal, tandis que sa face dorsale présente, vers l'avant, le tube dorsal.

La coupe figure *b*, la même exactement que j'ai présentée, dans ma note préliminaire, comme « sagittale médiane d'un statoblaste », est bien réellement menée suivant l'axe principal du statoblaste, ainsi que l'atteste la situation du hile, à droite sur la figure ; mais elle est en réalité transversale par rapport à l'axe du blastozoïde en voie de développement. La méconnaissance où j'étais du changement d'axe subi par le statoblaste n'était d'ailleurs pas pour peu de chose dans les difficultés que j'avais à me représenter la marche de l'évolution.

La coupe figure V, *b* étant donc transversale par rapport au blastozoïde, et passant par le tube dorsal, ce n'est que sur des coupes assez éloignées que nous trouverons l'ébauche digestive, et je n'y insiste pas ici, cette série de coupes étant reprise plus loin (fig. X, *a 1* à *a 3*). Je noterai seulement que l'ébauche médio-ventrale, non encore saillante, n'est pas discernable à un aussi faible grossissement.

Les contours de la coupe figure V, *b* sont ceux que donne toute coupe menée perpendiculairement à la face de fixation dans des statoblastes normaux, c'est-à-dire lenticulaires, tels qu'ils se présentent quand ils ont pu s'étaler sur le support, sans rencontrer d'obstacles. J'ai déjà indiqué qu'ils peuvent avoir une forme plus ou moins irrégulière, par suite de compression réciproque ou de contact d'un corps étranger quelconque. Mais il

arrive aussi, exceptionnellement, que les stolons se soient étendus sur un support grêle, n'offrant pas de base à l'étalement, par exemple sur des tiges de Gorgone, comme dans la figure donnée par LACAZE et DELAGE (1893, Pl. XIX), ou sur celles d'une algue, cas que je n'ai observé qu'une fois. Dans ce cas, non seulement les stolons s'allongent outre mesure, mais les bourgeons auxquels ils finissent par donner naissance restent ovoïdes, presque sphériques, de telle sorte que leur coupe transversale donne un contour à peu près circulaire (fig. V, *c*) ne différant guère de celui des coupes frontales menées dans des statoblastes lenticulaires (fig. V, *d*).

La coupe figure V, *c* est transversale, dans un statoblaste exceptionnellement ovoïde, et montre, à gauche, la trace du pédicule stolonial. Comme la coupe *b*, elle passe par le tube dorsal, mais elle se rapporte à un stade un peu plus évolué, en ce que l'ébauche médio-ventrale est ici nettement saillante, constituant un bourrelet dont l'épithélium est beaucoup plus épais que dans le reste de la vésicule.

La coupe figure *d* est frontale, dans un stade analogue au précédent, mais a été faite dans un statoblaste lenticulaire. Elle montre particulièrement bien les rapports du diverticule intestinal, à gauche; et l'image donne bien plutôt l'impression d'une constriction de cette ébauche, que de sa formation par évagination véritable. Le bourrelet médio-ventral a été coupé tangentiellement suivant la moitié antérieure de sa longueur. Sur les coupes passant plus bas de la même série, on peut suivre ce bourrelet vers l'arrière jusqu'à l'ébauche intestinale.

Reprenons maintenant, avec un peu plus de détails, les coupes transversales dont l'une est reproduite, dans son ensemble, figure V, *b*. Les figures X, *a 1* à *a 3*, montrent trois coupes de cette série transversale, la première étant la même que celle de la figure V, *b*. Sur cette figure X, *a 1*, on constate que la paroi de la vésicule est, dans toute son étendue, constituée par un épithélium plat, très mince, dont les noyaux font saillie dans la cavité, sauf en deux points opposés, le diverticule médio-dorsal et la plaque épithéliale médio-ventrale. Celle-ci ne se soulève encore que de l'épaisseur de ses cellules au dessus du niveau général du plancher de la vésicule, mais la plaque est déjà nettement partagée en deux moitiés symétriques par un sillon médian,

qui se poursuit sur toutes les coupes et aboutit en arrière à l'ébauche intestinale.

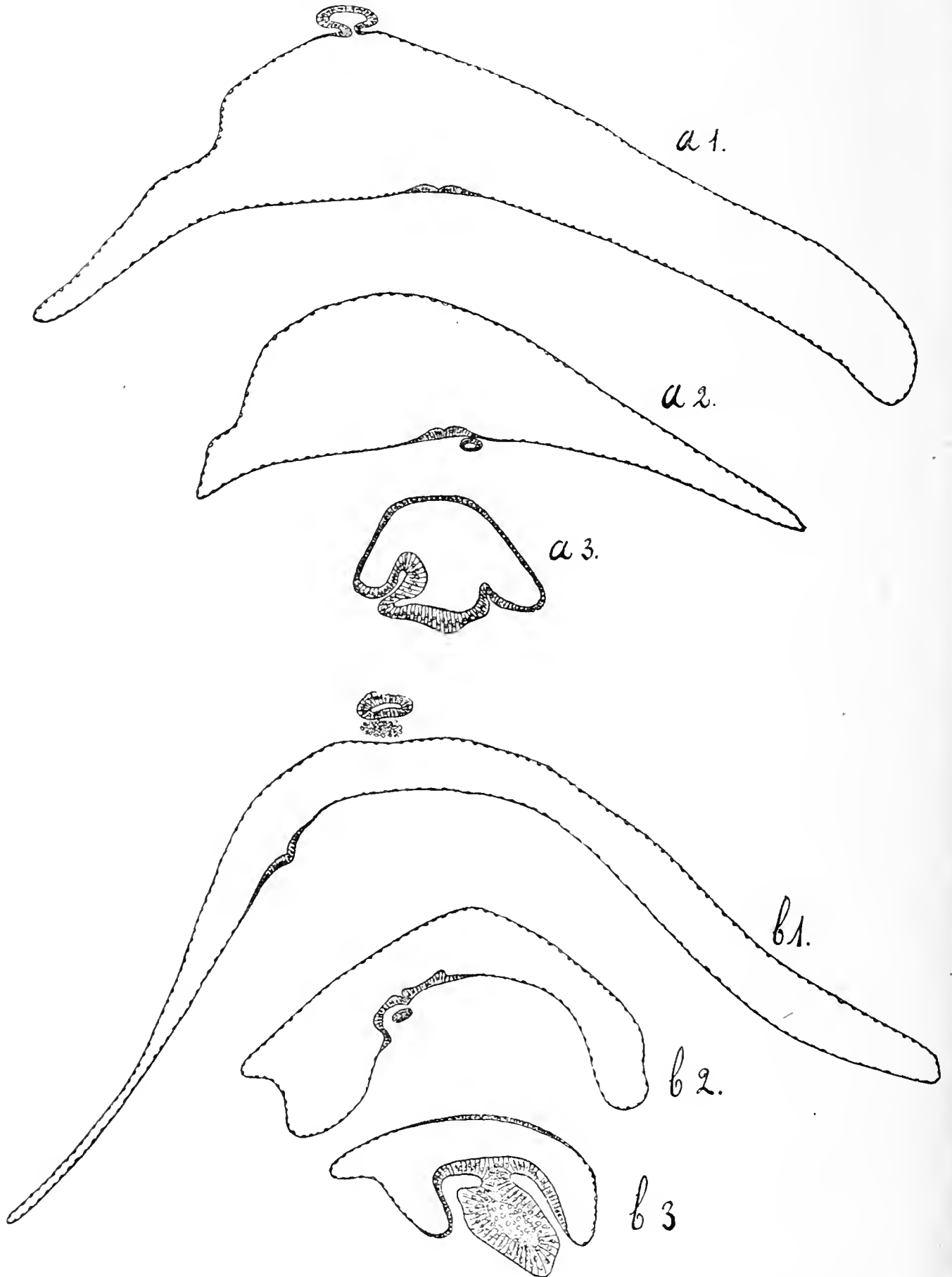


Fig. X ($\times 100$). — *Stolonica socialis*. a 1 à a 3, trois coupes transversales dans un statoblaste du stade fig T a. la première de ces coupes étant celle dont la fig V, b donne l'ensemble La vésicule interne et ses dérivés sont seuls représentés b 1 à b 3, trois coupes transversales dans un autre bourgeon, un peu plus avancé.

La coupe figure X, *a 2*, située en arrière de la précédente, nous montre la vésicule déjà beaucoup moins étendue, et présentant toujours l'ébauche médio-ventrale, en dessous de la moitié droite de laquelle — à droite aussi sur la figure — se voit la section d'un petit tube. C'est le tube péricardique, sur la formation duquel nous reviendrons plus loin.

La coupe figure X, *a 3*, enfin, passe par l'ébauche intestinale, qui se continue encore largement avec le fond de la cavité générale de la vésicule.

Passons rapidement sur les trois coupes suivantes, empruntées à un autre statoblaste. En *b 1*, le tube dorsal est séparé de la voûte par une masse cellulaire diffuse, qui nous occupera plus loin. Quant aux deux coupes *b 2* et *b 3* il suffit de les comparer à celles qui leur correspondent dans la série précédente.

La figure Y donne également les coupes transversales dans des statoblastes de plus en plus avancés, la vésicule interne étant seule représentée. En *c 1* se trouve l'ensemble d'une coupe passant par le point de continuité primitif du tube dorsal avec la vésicule dont il est issu, tandis que, du côté ventral, se voit le bourrelet branchial, avec son sillon médian et l'ébauche péricardique. La figure *c 2* n'est que la portion dorsale d'une coupe située plus en avant et montrant le tube dorsal avec la masse cellulaire sous-jacente, tandis que la coupe *c 3*, plus antérieure encore, et correspondant à la même région, montre le tube dorsal qui s'est mis en continuité, à son extrémité antérieure, avec la paroi de la vésicule. Il est donc, à ce stade, en rapport avec la vésicule interne par ses deux extrémités, et c'est la connexion secondairement acquise qui subsistera seule.

La figure Y, *d* donne l'ensemble d'une coupe qui renferme le tube dorsal en même temps que le bourrelet branchial, celui-ci devenu surplombant et comprenant l'ébauche péricardique.

Sur la figure Y, *e*, la partie ventrale d'une vésicule coupée transversalement est seule reproduite, montrant l'ébauche branchiale bien symétrique, avec son sillon médian et deux lobes latéraux proéminents.

La figure Y, *f*, enfin, reproduit la coupe transversale du stade le plus avancé que j'aie eu avant l'hiver, et cette coupe est heureusement assez démonstrative pour établir que le bourrelet médio-ventral représente l'ébauche de toute la branchie. fait que

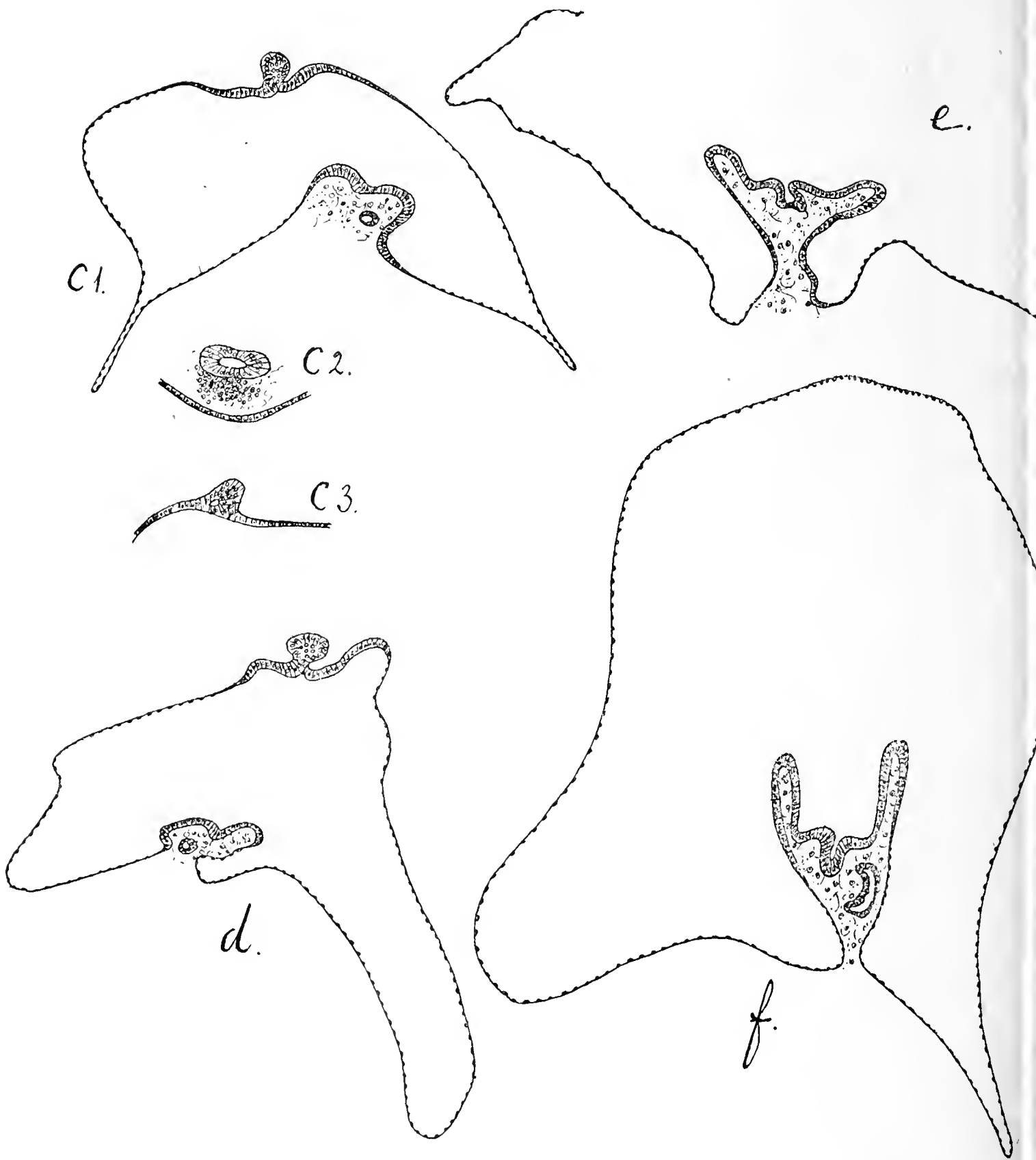


Fig. Y ($\times 100$), suite de la précédente. — *c 1* à *c 3*, trois coupes transversales successives dans un même statoblaste, les deux dernières reproduisant seulement la région médio-dorsale, pour montrer que le tube dorsal est en rapport à ses deux extrémités, avec la vésicule interne; *d*, coupe transversale d'un stade plus avancé, à bourrelet branchial bien saillant; *e*, partie ventrale d'une coupe transversale d'un stade plus avancé encore; *f*, coupe transversale d'une vésicule interne dont l'ébauche médio-ventrale présente de chaque côté un repli branchial, la gouttière endostyloire étant déjà bien marquée. L'ébauche tubulaire sous-jacente est le péricarde, déjà différencié au stade *a* de la fig. X.

les documents empruntés à *Stolonica* suffiraient déjà à établir, et qui devient plus manifeste encore si on s'en rapporte aux résultats acquis chez *Heterocarpa*. Que l'on veuille bien comparer la figure Y, *f*, coupe de *Stolonica*, à la figure Q, *c*, coupe d'*Heterocarpa*, et l'on sera convaincu que, dans l'un comme dans l'autre cas, la vésicule interne renferme l'ébauche complète du sac branchial, celui-ci étant représenté par deux replis qui n'ont plus qu'à se rejoindre dorsalement pour que l'état définitif soit atteint. La formation observable sur la figure Y, *f*, dérivée du bourrelet, et en dernière analyse de la simple plaque médio-ventrale, comprend une gouttière médiane, ébauche de l'endostyle, et deux replis latéraux symétriques, ébauches des parois droite et gauche de la branchie. Sous l'endostyle se voit le tube péricardique, dont l'une des faces a déjà commencé à s'invaginer pour délimiter la cavité cardiaque.

Il n'est donc pas douteux que la formation de la branchie, chez *Stolonica*, procède de deux introflexions de la paroi de la vésicule interne, comme chez *Heterocarpa*, et il n'y a entre les deux types que cette différence secondaire que chez *Stolonica* les involutions branchiales naissent secondairement sur un bourrelet commun, dont le milieu se creuse en endostyle, tandis que, chez *Heterocarpa*, les deux involutions branchiales se soulèvent, du plancher de la vésicule, indépendamment de la gouttière endostyloïde. Dans les deux types, la formation des ébauches du tube dorsal et de l'intestin est très précoce, et la branchie ne s'achève qu'alors que ces deux ébauches ont déjà beaucoup évolué. C'est ainsi que, chez *Heterocarpa*, et sans doute aussi chez *Stolonica*, le sac branchial n'est pas encore fermé alors que le tube digestif s'est déjà différencié dans toutes ses parties.

La comparaison des statoblastes *a* et *b* de la figure T, p. 240, l'un tout au début de son développement, l'autre renfermant un blastozoïde entièrement constitué, montre que le développement du blastozoïde se fait à l'intérieur du statoblaste, sans que celui-ci se modifie en rien extérieurement. Aussi, de même que nous avons distingué le développement des statoblastes de leur formation, le développement du bourgeon consistant en la formation du blastozoïde, de même pourrait-on distinguer, à la suite de la formation du blastozoïde tout d'abord minuscule, la croissance

de cet organisme, aux dépens des réserves pseudo-vitellines accumulées dans sa paroi.

La figure T, *c* représente un statoblaste, dragué en mars 1916, ouvert verticalement, et à l'intérieur duquel on aperçoit un blastozoïde un peu plus avancé que celui du statoblaste vu par transparence en *b*. Dans la figure T, *c*, le blastozoïde est vu par le côté droit, et il a déjà toute l'organisation d'une petite Ascidie. Mais la paroi du corps est encore fort épaisse, du fait qu'elle est chargée de réserves, surtout dans sa partie basilaire. Pourtant, les parois ont commencé à s'étendre, à se dilater, et l'organisme s'élève perpendiculairement à son support, ayant déjà presque doublé la hauteur du statoblaste originel. Le blastozoïde, qui se trouvait, à ses débuts étendu dans le statoblaste, avec sa face ventrale allongée suivant la base de fixation, est en voie de redressement, ainsi que nous l'avons aussi observé chez *Heterocarpa*. Sur la figure T, *d*, qui montre un jeune blastozoïde ouvert par la gauche, la longueur, correspondant à l'endostyle, s'est maintenant établie normalement au support, ce qui est la position des *Stolonica* adultes. Mais il reste encore une énorme masse pseudo-vitelline, enflant démesurément la paroi du corps dans sa région postérieure, et dont la résorption prendra fort longtemps. Le blastozoïde représenté figure T, *d* a été choisi parmi les plus petits de ce stade, étant sans doute issu d'un statoblaste peu volumineux, mais j'en possède, parmi ses congénères, dont la taille dépasse le double, dimensions s'opposant à ce qu'il en soit donné, au grossissement uniforme de la figure T, une vue d'ensemble instructive.

Comme conclusion de ce chapitre, je retiendrai que le blastozoïde s'édifie à l'intérieur du bourgeon sans que les dimensions de celui-ci s'accroissent. On peut même préciser que le blastozoïde se constitue à l'intérieur de la vésicule interne, sans que celle-ci s'étende beaucoup, et ceci, rigoureusement vrai pour le sac branchial, est pratiquement vrai pour le tube digestif aussi. En effet, bien que celui-ci naisse par évagination ou par constriction de la vésicule interne, et lui soit par conséquent dès l'origine extérieur, les parties postérieures de la vésicule représentant le fond des futures cavités péribranchiales, viennent à ce point envelopper le tube digestif, que celui-ci finit par être « dans » ces cavités au même titre que les viscères d'un Cœlomate sont

dans le cœlome, et que, plus tard, au cours des dissections, on dira que le tube digestif est dans la cavité péribranchiale. Mais cela n'est vrai qu'en apparence : morphologiquement, le tube digestif siège dans l'épaisseur de la paroi du corps, et fait très fortement saillie dans la cavité péribranchiale, dont il est séparé par la membrane péribranchiale. Peu importe, d'ailleurs, la grosse question du bourgeonnement ayant toujours été celle de la « formation des cavités péribranchiales », comme on l'a appelée, préjugant par cette désignation même de la marche du processus, car on implique par là que la cavité centrale du bourgeon, celle de la vésicule interne, représente essentiellement la future cavité branchiale, d'où naîtraient les cavités péribranchiales. Pour le cas, du moins, de nos Polystyélinés, je crois devoir traduire les faits d'une manière absolument opposée, et dire que la cavité générale primitive du bourgeon, évagination de la cavité péribranchiale du géniteur, représente aussi la cavité péribranchiale du blastozoïde, car, ce qui détermine la valeur d'une cavité, c'est la nature de sa paroi, et il est matériellement vrai que la paroi, toute chargée de réserves, du bourgeon, subsiste telle quelle, en tant que paroi du corps, dans la majeure partie de son étendue, chez le blastozoïde. J'ai noté déjà que l'organisme de notre type est essentiellement constitué de deux sacs emboîtés, dont l'externe peut être désigné sous le nom de paroi du corps, tandis que l'interne est le sac branchial. Le bourgeon de nos Polystyélinés, diverticule creux de la paroi du corps de l'adulte, représente essentiellement la paroi du corps du blastozoïde, c'est-à-dire le sac externe, à l'intérieur duquel un processus de plissements, localisé aux régions correspondant aux insertions de la future branchie, donne naissance au sac interne, dont les parois sont ainsi entièrement de nouvelle formation, tandis que le feuillet pariétal de la cavité péribranchiale dérive directement de la paroi de la vésicule interne. Sans doute la formation des involutions branchiales amène-t-elle, en dernière analyse, la subdivision de la cavité primitive en une portion médio-ventrale, ou branchiale, la plus grande partie subsistant sous forme de cavité péribranchiale chevauchant la branchie, mais je crois que la façon la plus adéquate de rendre le processus consiste à dire que le sac branchial s'édifie de toutes pièces à l'intérieur de la cavité primitive de la vésicule. Comme nous le verrons plus loin, c'est exacte-

ment ce qui se passe au cours de la régénération, consécutive à l'éviscération, d'une espèce non blastogène, *Polycarpa tenera* L. et D., processus où l'on a l'avantage d'être sûr que le point de départ est le sac externe, car tout le sac interne a été rejeté.

IV

ORGANOGENÈSE

Je passerai rapidement sur cette question — pourtant susceptible de longs développements — car je me suis surtout attaché à l'étude de l'évolution des bourgeons dans ses grandes lignes, attendu que c'est le processus dans son ensemble qui est affecté par l'accumulation, dans la paroi des bourgeons, d'énormes réserves pseudo-vitellines, bien plus que les détails de la formation des organes. La présence de ces réserves constitue d'ailleurs un obstacle pratique à l'étude de l'organogenèse ; et il vaut donc mieux poursuivre celle-ci chez des formes dont les bourgeons sont moins encombrés d'éléments nutritifs, comme par exemple la *Goodsiria dura* de RITTER (1896), où les bourgeons paraissent tout aussi dépourvus de réserves que ceux des Botryllidés, et sont par conséquent plus favorables à l'étude. En outre, l'étude de l'organogenèse du bourgeon, bien qu'intéressante par elle-même, gagnerait beaucoup en intérêt si l'on pouvait la comparer à l'organogenèse de l'embryon, mais nous sommes, jusqu'à présent, sans renseignement sur l'embryogenèse des Polystyélinés.

Pourtant, tout en m'attachant surtout aux grands processus de l'évolution des bourgeons, j'ai nécessairement eu l'occasion de faire quelques observations sur l'organogenèse, et ce sont ces observations que je vais consigner ici.

Tube dorsal. — Cette ébauche, maintes fois mentionnée au cours du chapitre précédent, est remarquable par la précocité de sa formation, en même temps que par l'importance relativement considérable qu'elle présente, dès l'origine, surtout chez *Heterocarpa* (fig. *c* et *d* Pl. V), où elle n'est guère moins volumineuse que l'ébauche digestive elle-même. La formation du tube dorsal doit être simultanée de celle de l'ébauche digestive ; du moins les

blastozoïdes les moins évolués ne m'ont-ils jamais présenté l'une des différenciations sans l'autre.

Le tube dorsal apparaît comme un diverticule creux de la vésicule interne, en une région correspondant à ce qui sera plus tard la région intersiphonale. Il est allongé suivant le plan médian, d'arrière en avant, c'est-à-dire que son orifice primitif est postérieur, et son fond antérieur, ce qui est en conformité avec les observations de mes devanciers. Je ne puis que confirmer aussi leurs observations sur la destinée ultérieure de ce tube : il perd sa connexion primitive avec la vésicule interne pour venir s'y ouvrir par un nouvel orifice, antérieur et définitif, qui se retrouvera dans l'orifice de l'organe vibratile, le tube lui-même constituant le canal de la glande neurale. La glande neurale est, chez nos deux types, extrêmement réduite, et bornée à quelques courtes ramifications de l'extrémité postérieure du tube dorsal. Quant au ganglion nerveux, sous-jacent au tube glandulaire, il semble bien, conformément toujours à ce qui a été décrit, qu'il procède d'une prolifération cellulaire de la paroi ventrale du tube dorsal. Les deux coupes sagittales médianes reproduites figure S, p. 237, sont parmi les plus démonstratives relativement à l'évolution du tube dorsal. La figure *a* montre le tube dorsal, à ses débuts, alors qu'il communique encore largement, en arrière, avec la vésicule interne dont il est issu. Sur la figure *b*, au contraire, stade où les dispositions définitives sont réalisées, non seulement le tube dorsal a perdu sa continuité primitive postérieure avec la vésicule, mais il est venu s'ouvrir en avant dans la portion de la vésicule dès maintenant individualisée en cavité branchiale. Dans cette figure, on voit très bien le tube s'ouvrir dans la région antérieure de ce qui constitue en réalité l'espace prébranchial, immédiatement en arrière de l'endroit où cet espace va se mettre en continuité avec l'invagination buccale ectodermique. Sous le tube dorsal se voit la masse cellulaire représentant l'ébauche du ganglion, et dont l'origine, aux dépens de la paroi ventrale du tube, n'est évidemment pas démontrable par une seule figure telle que celle qui nous occupe. En arrière, à son extrémité aveugle, le tube dorsal ne montre pas encore les courtes ramifications qui constitueront à elles seules toute la glande neurale, mais il renferme déjà, dans sa lumière, quelques cellules de rebut, qui seront expulsées par son orifice antérieur.

Chez l'adulte, le ganglion, sous-jacent au tube dorsal, devient très volumineux. ce qui a pour effet de rendre les quelques ramifications de l'extrémité postérieure du tube, appliquées contre l'extrémité postérieure du ganglion, relativement négligeables, et pourrait faire croire à l'absence totale de glande neurale, alors que, manifestement, ce sont ces quelques ramifications qui la représentent.

Péricarde. — Le péricarde se constitue de très bonne heure, sous la forme d'un tube sous-jacent à l'ébauche branchiale, un peu à droite du plan médian. Sa formation exacte doit être plus facile à élucider chez *Stolonica*, parce que, chez celle-ci, l'ébauche branchiale constitue d'emblée une seule bande épithéliale médiane, en regard de laquelle apparaît le tube péricardique. Dès le moment où l'ébauche branchiale commence à se renfler en bourrelet saillant dans la cavité de la vésicule interne, le tube péricardique se trouve compris dans l'épaisseur du mésenchyme remplissant le bourrelet, mésenchyme toujours bourré des globules pseudo-vitellins, dont l'ébauche péricardique se distingue toutefois très bien. Les figures X, *a 2, b 2*, et Y, *c 1, d* et *f* montrent plusieurs stades de l'ébauche péricardique tubulaire, trop avancés déjà pour nous renseigner sur l'origine exacte de cette ébauche. J'en ai vu des stades plus jeunes, dans lesquels l'ébauche paraît pleine, ou creusée d'une cavité discontinue, moment où ses éléments constitutifs ressemblent déjà beaucoup plus à ceux de l'ébauche branchiale qu'aux éléments mésenchymatiques ambiants. Malgré cela, comme je n'ai pas pu observer de continuité entre l'ébauche péricardique et la plaque épithéliale médio-ventrale immédiatement voisine, il n'y a donc pas de preuve que l'ébauche péricardique dérive de la paroi de la vésicule interne; mais, jusqu'à démonstration d'une origine mésenchymatique de cette ébauche, il faut bien admettre son origine aux dépens de la vésicule interne. Dès le moment où le péricarde est tubulaire, sa longueur est considérable, et il se peut très bien que, au moment de sa séparation d'avec la vésicule, si telle est son origine, il ne constitue encore qu'une petite masse, en continuité suivant une courte distance avec la paroi ventrale de la vésicule. Chez sa *Goodsiria*, RITTER (1896) admet également l'origine du péricarde aux dépens de la vésicule interne, mais sans en donner, à mon avis, de figure absolument probante, car je ne puis consi-

dérer comme telle la figure 41, Pl. XV, de cet auteur, n'étant d'ailleurs pas certain qu'il ait toujours interprété avec exactitude les coupes, très peu démonstratives, des jeunes stades.

Tube digestif. — C'est un fait remarquable, à mon sens, que la précocité de la séparation de l'ébauche digestive, ainsi que l'avance prise par l'évolution de cette ébauche par rapport à celle de la branchie. Chez les deux types que nous avons étudiés, nous avons en effet pu voir que le tube digestif est constitué, dans toutes ses parties, œsophage, estomac — ayant déjà quelques côtes longitudinales — avec cœcum pylorique et glande digestive, intestin avec gouttière (voir fig. P. e), alors que la branchie commence à peine à se percer de stigmates, c'est-à-dire n'est pas encore capable de fonctionner.

Un autre fait intéressant, qui apparaît surtout nettement chez *Stolonica*, c'est la continuité de l'ébauche digestive avec l'ébauche branchiale, dont la première ne constitue que le prolongement en arrière.

C'est à tel point que, dans les statoblastes de *Stolonica*, on peut extraire d'une seule pièce l'ébauche branchio-intestinale (fig. U, b), qui est constituée dans sa plus grande partie, par le bourrelet branchial, se continuant en arrière avec le sac intestinal. Les involutions branchiales s'étendent, en arrière, jusqu'à l'entrée de l'œsophage, et c'est ce qui fait que, quand les involutions se rejoignent dans cette région, autrement dit quand se ferme l'orifice branchio-péribranchial préœsophagien, l'orifice œsophagien se trouve déboucher dans le fond du sac branchial. Ce qui revient à dire que le tube branchio-intestinal reste pendant longtemps ouvert, sous forme de gouttière, dans sa région branchiale, alors qu'il est déjà fermé dans sa partie postérieure intestinale. Il pourrait être intéressant de rechercher si l'avance prise, dans le développement, par l'intestin par rapport à la branchie a une raison actuelle, ou bien au contraire trouve son explication dans la phylogénie, mais je m'abstiendrai de cette discussion, la croyant sans issue, du moins actuellement.

Organes sexuels. — Les organes sexuels, multiples, se constituent au sein de la masse pseudo-vitelline, à la face ventrale de la vésicule interne et très près de sa paroi, de part et d'autre du plan médian. Dans le cas de la figure f, Planche V, la paroi ventrale de la vésicule énucléée a même entraîné avec elle une série

de masses cellulaires, visibles par transparence, et qui représentent les ébauches des polycarpes, à l'exception de l'une d'entre elles, beaucoup plus grande, médiane, qui a peut-être une autre signification (péricarde ?). Les ébauches sexuelles sont constituées par des amas de petites cellules, d'origine apparemment mésenchymatique, question d'ailleurs difficile à résoudre ici, par suite de ce qu'elles sont serrées dans la masse pseudo-vitelline.

Il est toutefois bien manifeste qu'il n'y a pas ici, comme chez les Botrylles, transmission d'un ascidiozoïde aux bourgeons qu'il produit de cellules sexuelles déjà bien différenciées, et qu'il ne s'agit pas même de cellules sexuelles primordiales, mais de simples cellules mésenchymatiques, qui ne s'élèveront au rang de gonocytes que postérieurement à leur groupement en ébauches sexuelles. Bien que je n'aie pas pu étudier le phénomène de la résorption qui finit par atteindre tous les ascidiozoïdes, je n'ai vu aucune indication de ce que, au cours de cette résorption, les cellules sexuelles inutilisées de l'ascidiozoïde résorbé passeraient aux bourgeons voisins, chez *Heterocarpa*; processus dont la possibilité même est exclue chez *Stolonica*, par suite de l'indépendance complète qu'acquièrent chez elle les blastozoïdes.

Branchie. — J'ai suffisamment insisté, dans le chapitre précédent, sur la formation de cet organe, en tant que sac à parois pleines, pour n'avoir plus à y revenir, et je ne m'occuperai ici que de sa complication ultérieure, en particulier en ce qui concerne l'apparition des stigmates.

Nos connaissances sur la formation de l'appareil branchial chez les Styélidés sont à peu près bornées à ce que nous savons d'une forme non bourgeonnante, *Styelopsis*, chez laquelle on sait que les premières perforations de la paroi branchiale sont des fentes allongées transversalement, perpendiculairement à l'endostyle. Comme chez l'oozoïde des Botrylles, il se forme successivement, d'avant en arrière, un certain nombre de ces protostigmates, qui se subdivisent ensuite de manière à donner finalement des rangées transversales de stigmates définitifs, longitudinaux. J'ai pu m'assurer que le processus était le même, non seulement chez *Polycarpa tenera* L. et D., autre Styélidé simple, mais aussi chez les oozoïdes de nos deux Polystyélinés,

Heterocarpa et *Stolonica*, résultat qui n'a d'ailleurs rien d'inattendu. Sachant donc que chez les oozoïdes de *Stolonica* et d'*Heterocarpa*, la branchie se développe avec intervention de protostigmates, il devenait intéressant de voir la marche du processus chez les blastozoïdes de ces deux types. C'est *Stolonica* qui, grâce à la grande taille de ses blastozoïdes, m'a donné les meilleurs résultats, car j'ai trouvé chez elle, à différentes reprises, et de la manière la plus nette, chez des blastozoïdes authentiques, élevés de statoblastes, et d'ailleurs encore chargés de substances de réserves, semblables à celui dont j'ai donné une vue d'ensemble, figure T, *d*, p. 240, des protostigmates bien manifestes, dans l'angle postéro-inférieur de la branchie; cet angle représente, au cours du développement de l'organe, la région la plus jeune, celle par laquelle se fait l'accroissement. Le blastozoïde de la figure T, *d* lui-même est dans ce cas, mais il est difficile d'en faire la démonstration par une figure d'ensemble aussi petite. Ce blastozoïde montre, dans la presque totalité de l'étendue de sa branchie, des rangées transversales, au nombre d'une douzaine au moins, de stigmates encore tout petits et arrondis, apparaissant comme des points, mais dans sa région postéro inférieure, dans l'angle compris entre l'extrémité postérieure de l'endostyle et le raphé postérieur, région qui est aussi celle qui, dans une branchie de *Styelopsis*, renferme les derniers protostigmates, nous voyons deux de ces éléments, l'un tout petit, sur lequel passe exactement le bord antérieur de l'estomac, l'autre plus grand, antérieur en même temps qu'antérieurement formé, et qui est allongé perpendiculairement à l'endostyle, en vrai protostigmate qu'il est. J'ai d'ailleurs d'autres préparations, beaucoup plus nettes, de blastozoïdes montrant des protostigmates en voie de subdivision, exactement comme dans une branchie d'oozoïde. Chez *Heterocarpa*, beaucoup moins favorable pour l'étude de la branchie, qui est ici encombrée de cellules mésenchymatiques opaques, je n'ai pas vu de protostigmates chez le blastozoïde, et je ne crois pas que ces éléments interviennent jamais, en tant que fentes béantes. Je crois au contraire que, dans toute l'étendue de la branchie d'*Heterocarpa*, et il me paraît en être de même pour les dix premières rangées transversales au moins de *Stolonica*, les protostigmates n'apparaissent que sous la forme

d'ébauches pleines, d'un bourrelet épithélial transversal, différencié sur la face externe — péribranchiale — de la branchie, et qui se subdiviserait en îlots, ébauches chacun d'un stigmaté définitif; chacune de ces ébauches se perforerait ensuite indépendamment de ses voisines, sans que l'ébauche protostigmatique se soit ouverte alors qu'elle était encore continue. Les blastozoïdes de *Botrylloides rubrum*, que j'ai examinés comparativement à ce point de vue, me paraissent se comporter de la même manière : il apparaît sur les faces latérales de leur branchie des bandes transversales épithéliales massives, au sein desquelles se percent directement les stigmates définitifs, et nous nous trouvons là aussi, selon toute apparence, en présence d'une série de protostigmates qui se subdivisent avant de s'être ouverts.

Je ne suis donc formel que relativement à la formation de protostigmates béants dans la partie postérieure de la branchie du blastozoïde de *Stolonica*, et c'est sous réserves que j'exprime l'hypothèse que les protostigmates se subdivisent, alors qu'ils sont encore pleins, dans la dizaine environ des premières rangées chez *Stolonica* et pour toutes les rangées chez *Heterocarpa*, dont le blastozoïde ne verrait jamais de protostigmates complètement développés, mais seulement des ébauches protostigmatiques massives.

Tant chez *Stolonica* que chez *Heterocarpa*, et il en est de même pour le *Botrylloides rubrum*, on constate facilement, chez les blastozoïdes, que les ébauches protostigmatiques sont des bourrelets transversaux produits par la face externe de la branchie, et ces bourrelets croisent à angles droits les ébauches des barres longitudinales, constituées par des bourrelets épithéliaux de la face interne, ce qui donne à la branchie de ce stade un aspect grillagé caractéristique. La différenciation de ces bourrelets commence alors que la paroi branchiale n'est pas encore complète, et que subsiste toujours l'orifice branchio-péribranchial dorsal.

V

BLASTOGENÈSE ET RÉGÉNÉRATION

L'an dernier, dans une courte note à l'Académie des Sciences (C. R., t. 160, p. 366), j'ai fait connaître à grands traits la régénération consécutive à l'éviscération chez *Polycarpa tenera* L. et D., un Styélidé simple, chez lequel, du moins, aucune observation ne permet de supposer la faculté blastogénétique. Comme il se fait que le développement du bourgeon présente, surtout chez *Stolonica*, une similitude frappante avec le processus régénérateur de la *Polycarpa*, il me paraît intéressant de revenir ici sur cette question, et de donner deux figures relatives à la régénération, en vue de leur comparaison avec celles qui ont trait à la blastogenèse.

L'éviscération de *Polycarpa*, ayant pour résultat l'expulsion de la branchie et du tube digestif qui lui fait suite, l'organisme éviscéré est pratiquement réduit à son sac externe, c'est-à-dire à sa paroi du corps, et la grande cavité qu'il délimite est la cavité péribranchiale, ne renfermant plus de branchie. Au point de vue morphologique, c'est exactement la même structure qu'un bourgeon non évolué de *Polystyéliné*, celui-ci représentant, lui aussi, un sac formé par la paroi du corps, et renfermant une cavité qui n'est autre que la cavité péribranchiale. Le bourgeon est une paroi du corps ne renfermant pas encore de branchie, de sorte que le point de départ de la régénération d'une part, et de l'évolution du bourgeon d'autre part est essentiellement le même.

Dans ma note sur la régénération, j'ai dit que l'expulsion des viscères était suivie d'une réduction énorme du volume de l'organisme, ce qui entraîne cette conséquence, dont je suis seulement frappé maintenant, que la paroi survivante s'épaissit beaucoup, et augmente encore la ressemblance de l'organisme en instance de régénération avec le bourgeon de nos *Polystyélinés*.

La figure Z, a montre la coupe transversale d'un stade du début de la régénération de *Polycarpa*. La vésicule a été décorquée, opération au cours de laquelle l'épiderme est parti avec

la tunique, de sorte qu'il manque à la paroi du corps, constituée, sur la figure. par la couche conjonctivo-musculaire épaissie (au point de rappeler ce qui est réalisé dans les bourgeons chargés de pseudo-vitellus) et par l'épithélium péribranchial, délimitant la cavité interne. Du côté dorsal se voit, dans l'épaisseur de la paroi, le ganglion nerveux, qui se maintient purement et sim-

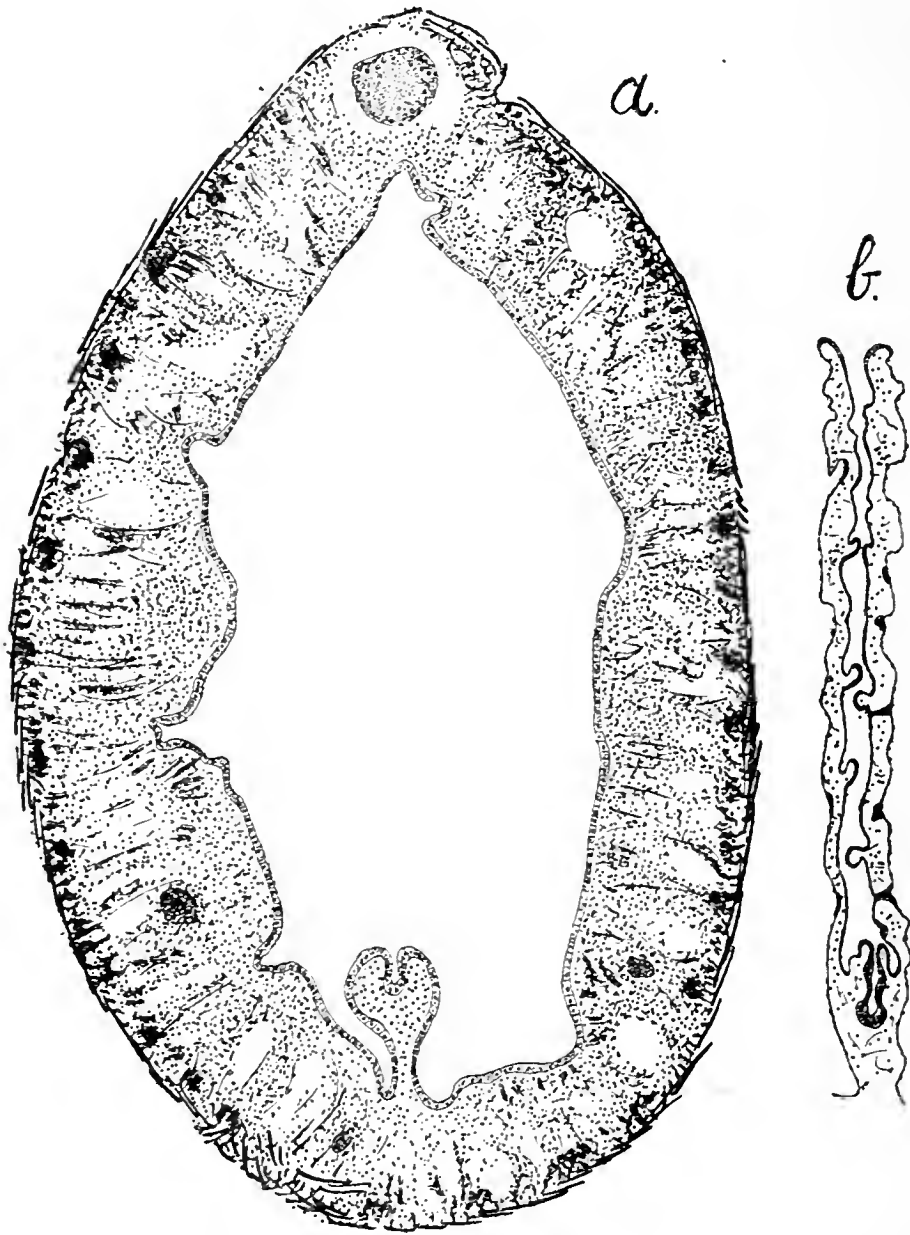


Fig. Z ($\times 50$). — *Polycarpa tenera*. Régénération de la branchie. Coupes transversales. *a*, Individu dépouillé de la tunique et de l'épiderme, avec ébauche branchiale peu développée. *b*, Cette même ébauche à un stade plus avancé, les deux replis branchiaux non encore réunis dorsalement.

plement, tandis que du côté ventral se voit un bourrelet médian, formé par un soulèvement de l'épithélium péribranchial, et creusé d'un sillon en son milieu. Les stades suivants, par exemple la figure *b* voisine, montrent que ce bourrelet est l'ébauche de la branchie tout entière, exactement comme nous l'avons vu chez *Stolonica* (figure Y, *f*, p. 248), l'identité étant telle que je me dis-

pense d'insister. Je rappellerai seulement que, au cours de la régénération aussi, j'ai déjà noté que la formation de l'anse digestive précède de beaucoup l'achèvement de la branchie, ce qui constitue une ressemblance de plus avec ce qui se passe au cours de la blastogenèse.

L'identité du processus évolutif, dans la régénération de *Polycarpa* d'une part, et dans l'évolution des bourgeons de *Stolonica* et *Heterocarpa* d'autre part, me paraît fort intéressante, et c'est elle qui m'a, en partie, poussé à insister sur ce que les bourgeons de ces Polystyélinés, diverticules de la paroi du corps du parent, constituent d'ores et déjà, la paroi du corps du blastozoïde, car il est de fait que la paroi du bourgeon se retrouve telle quelle dans la majeure partie de son étendue, dans la paroi du corps du blastozoïde, étant donné que ce n'est qu'une région limitée de la face ventrale de la vésicule interne qui donnera le sac branchial.

L'identité entre la régénération chez le Styéliné et le bourgeonnement des Polystyélinés est telle qu'il est difficile de n'y pas chercher une relation, et l'on se pose nécessairement la question de savoir lequel des deux processus dérive de l'autre, si toutefois, hypothèse plus vraisemblable, ils ne dérivent pas d'une même disposition ancestrale. Toujours est-il que, *a priori*, on se figure mieux l'origine d'un processus blastogénétique dans un mode de régénération que l'inverse, et il est très probable d'ailleurs, quand on tient compte de ce qui se passe chez les Diplosomidés, chez lesquels blastogenèse et régénération sont étroitement mêlées, et ont manifestement retenti l'une sur l'autre, il est très probable que la blastogenèse des Tuniciers a plus d'une fois été influencée par des facultés préalables de régénération.

Ces idées ne sont assurément pas nouvelles et, sans vouloir faire l'historique de la question, je me contenterai de donner une citation de CAULLERY (1895), intéressante par sa portée générale : « ... le bourgeonnement me paraît aller toujours de pair avec une grande facilité de régénération ; la régénération étant d'ailleurs un phénomène beaucoup plus général, beaucoup plus ancien, je serai très porté à croire que le bourgeonnement a pour origine des phénomènes de régénération devenus plus faciles dans les conditions éthologiques de la vie fixée » (p. 131).

*
* *

Sans doute y aurait-il lieu d'établir aussi une confrontation entre la blastogenèse et l'ontogenèse, mais c'est là chose actuellement irréalisable, car nous ne savons rien du développement embryonnaire des Polystyélinés. Il était dès lors impossible de rapporter la vésicule interne des bourgeons à l'un des feuillet de l'embryon, et je me suis contenté de dire que cette vésicule représente une extroflexion de l'épithélium péribranchial de l'individu gemmipare. Dans un sens descriptif, on pourra qualifier la vésicule interne du bourgeon d'*endodermique*, quand bien même l'épithélium péribranchial dont elle dérive serait *ectodermique*, ce que j'ignore. Mais, en tant que point de départ de l'évolution blastologique, la vésicule interne du bourgeon a perdu, à mon sens, toute spécificité, conformément, ici aussi, aux vues de CAULLERY (1895) qui estime que, de même que « l'œuf n'est pas un élément mésodermique, de même les tissus qui composent le bourgeon ne sont pas ectoderme et endoderme » (p. 133). Dès l'année suivante, la même idée se retrouve chez RITTER (1896), à propos précisément des bourgeons d'un Polystyéliné, sa *Goodsiria dura*.

En somme, si la régénération et le développement du bourgeon sont essentiellement identiques, c'est que le point de départ des deux évolutions est le même, et constitué, de part et d'autre, par une vésicule tridermique. Si l'ontogenèse et la blastogenèse révèlent au contraire des différences radicales, c'est que leur point de départ, l'œuf et la vésicule tridermique, sont sans aucune analogie. Dans les bourgeons de Tuniciers, tandis que le feuillet externe ne cesse pas d'être l'épiderme et ne redevient nullement de l'ectoderme, le feuillet interne, qu'il soit d'origine pharyngienne ou péribranchiale, perd sa spécificité et devient par là même l'élément actif du processus évolutif.

VI

CYCLE ÉVOLUTIF

La blastogenèse de *Stolonica* diffère essentiellement de celle d'*Heterocarpa* en ce que, chez la première, les bourgeons s'isolent complètement, leur tunique elle-même voyant s'établir une séparation d'avec le stolon originel, tandis que, chez *Heterocarpa*, bien que la continuité assurée par le pédicule blastifère se résorbe, les bourgeons restent logés dans une tunique commune. En un mot, il y a, chez *Heterocarpa*, constitution d'une colonie, qui devient de plus en plus compacte à mesure que se poursuit la blastogenèse, tandis que, chez *Stolonica*, il ne se forme pas de colonie véritable, mais de simples agglomérations.

La figure 1, Planche III, montrant une *Stolonica* bourgeonnante, répond à celle de mes préparations qui, entre toutes, pouvait le mieux être considérée comme constituant une colonie de *Stolonica*. L'ascidiozoïde central, stolonifère, irradie en tous sens des prolongements producteurs de bourgeons, et l'on observe des statoblastes à divers stades de leur formation, et notamment, en bas sur la figure, un statoblaste mûr, qui s'est complètement séparé, par un phénomène de nécrose limité à une zone étroite, sectionnant littéralement le pédicule à sa base. Le tube stolonial, amputé de son bourgeon terminal, a déjà commencé à produire un nouveau bourgeon. Mais, en plus des statoblastes, on peut voir de petits ascidiozoïdes déjà bien développés, dont il m'est impossible de dire s'ils proviennent de bourgeons, bien que cela semble probable, ou bien d'oozoïdes venus se fixer à proximité de l'individu central. Si même ce sont des blastozoïdes, il n'est pas encore certain qu'ils soient issus de l'animal formant le centre du groupe, car ils pourraient être des statoblastes ayant passé l'hiver, et n'ayant contracté que des continuités secondaires les uns avec les autres. En réalité, bien qu'ils soient rattachés à l'ascidiozoïde central par des rubans de tunique, il n'y a pas entre eux de véritables connexions, chacun des ascidiozoïdes ayant son système propre de vaisseaux tunicaux. La formation même de ces vaisseaux à la base des petits ascidiozoïdes dénote d'ailleurs que la

tunique basilaire de chacun de ceux-ci est en voie de prolifération, de sorte que, si ces ascidiozoïdes proviennent de statoblastes ayant hiverné, les connexions, très peu intimes, qu'ils présentent avec l'individu central, seraient secondaires, et le résultat d'une condescence bornée à une soudure lâche des tuniques.

Il se peut d'ailleurs aussi qu'une colonie comme celle de la fig. 1 Pl. III résulte de l'intervention, au début de la blastogenèse, d'un bourgeonnement direct, sans production de statoblastes : il y aurait un bourgeonnement d'été, sans repos des bourgeons, et un bourgeonnement d'automne, à bourgeons hivernants, les statoblastes. Ce serait en examinant des *Stolonica* draguées d'avril à juin que l'on pourrait vérifier s'il se produit, chez ce type, un développement immédiat des bourgeons. Dans l'affirmative, les petits ascidiozoïdes entourant l'individu central de la fig. 1 Pl. III seraient sans doute issus du bourgeonnement immédiat, et nous aurions côte à côte des blastozoïdes nés sans repos des bourgeons originels, et des bourgeons destinés à passer l'hiver à l'état de repos. Mais, en l'absence d'observations positives, je ne puis qu'émettre l'hypothèse d'un bourgeonnement sans stade de repos chez *Stolonica*, hypothèse légitimée par la connaissance d'*Heterocarpa*, chez laquelle les bourgeons, tout aussi chargés de réserves pourtant, se développent au fur et à mesure de leur achèvement. A l'inverse de ce que j'ai pu observer chez *Stolonica*, en effet, j'ai constaté que, chez *Heterocarpa*, non seulement en été, mais même jusqu'en octobre, les cornues renfermaient des bourgeons à tout état de développement, et je n'ai rien trouvé qui semblât des statoblastes. Si les bourgeons d'*Heterocarpa* s'arrêtent à un moment donné dans leur évolution, ce doit donc être plus tard dans la saison.

Stolonica ne forme pas de colonies véritables, et, d'après ce que j'ai pu observer, les individus ayant, durant l'été, produit des larves et des statoblastes, meurent avant l'hiver, les statoblastes survivant seuls, ainsi que, sans doute, les jeunes oozoïdes. J'ai eu, en août 1916, de très belles colonies de *Stolonica*, qui ont vécu pendant six semaines en aquarium, donnant journellement des larves, après quoi les animaux sont morts en peu de jours, non pas résorbés mais décomposés, et de nombreux statoblastes sous-jacents, accolés au support, sont apparus dès que les débris des adultes ont été éliminés. Ces statoblastes n'ont

commencé à se développer qu'au début de l'année suivante, et, au mois de février, avaient déjà donné naissance à de petits blastozoïdes complètement formés, bien que très loin d'avoir encore épuisé leurs réserves nutritives.

Un dragage fait comme contrôle au début de mars, à l'endroit même qui avait, l'été précédent, fourni les adultes, a procuré une grande quantité d'exemplaires tous petits, parmi lesquels les plus gros étaient généralement encore reconnaissables comme blastozoïdes, par suite de la présence du pseudo-vitellus non encore résorbé. Je n'ai pas pu identifier parmi eux d'oozoïdes, et j'ignore par conséquent si les oozoïdes nés à la fin de l'été peuvent ou non hiverner ; mais je crois bien pouvoir conclure, du dragage fait en mars, que les grands ascidiozoïdes meurent avant l'hiver, et que la survivance de l'espèce est surtout le fait des statoblastes. Un argument, assez faible à vrai dire, en faveur de la disparition des adultes à chaque automne, c'est que jamais on ne voit les larves se fixer sur la tunique de leurs géniteurs ; tandis que, chez *Heterocarpa*, comme chez *Styelopsis* et une foule d'autres espèces, les oozoïdes s'établissent couramment sur la paroi de leurs aînés. Dans le cas d'un adulte dont le corps se désagrège, les oozoïdes qui se seraient fixés sur lui seraient voués à une perte certaine. Les larves de *Stolonica* se fixent au fond, sur des pierres ou des coquilles.

J'ai déjà noté que la blastogenèse est tardive chez l'oozoïde, et je n'ai pas assisté à la formation des premiers stolons. D'autre part, la production des bourgeons n'est certainement pas très précoce chez le blastozoïde issu d'un statoblaste, car des exemplaires déjà longs d'un bon demi-centimètre, dragués en mars, ne montraient encore aucune trace de bourgeonnement. N'ayant aucun moyen pratique de distinguer, chez les adultes, les oozoïdes et les blastozoïdes — les uns et les autres pouvant montrer des protostigmates dans la région postérieure de leur branchie — je n'ai aucune preuve formelle de ce que les blastozoïdes soient doués de la faculté blastogénétique. C'est là une question que l'on ne pourrait résoudre que par l'élevage de blastozoïdes à partir des statoblastes, et encore un résultat positif serait-il seul probant.

Jusqu'à preuve du contraire, je crois qu'il faut admettre que les blastozoïdes bourgeonnent tout comme les oozoïdes, mais que

chez les uns et les autres le bourgeonnement est tardif, ne se produisant que lors de la maturité sexuelle, car les individus bourgeonnants renferment le plus souvent des larves urodèles.

Chez *Heterocarpa*, nous savons positivement que le bourgeonnement est également tardif, à tel point que l'on peut rencontrer chez ce genre des individus complètement développés, sexuellement mûrs, et qui ne montrent encore aucun indice de bourgeonnement. Je n'en ai pas rencontré qui fussent dans ce cas chez *H. glomerata*, mais ne les ai pas spécialement cherchés. Par contre, deux exemplaires d'un Styéliidé antarctique de la « Belgica », rapportés par moi à *Allæocarpa incrustans* à une époque où la synonymie d'*Allæocarpa* avec *Heterocarpa* n'était pas encore établie, ces deux exemplaires ne montraient, bien que bourrés de larves, aucune indication de future blastogenèse, et c'est uniquement d'après leurs caractères anatomiques qu'ils avaient pu être rapportés à un Polystyéliidé. Chez *Heterocarpa*, l'oozoïde produit donc non seulement des larves, mais aussi des bourgeons, et ceux-ci, à la différence de *Stolonica*, restent enfermés dans la tunique commune, la colonie débutant par un stade *Chorizocormus*, pour devenir de plus en plus compacte, jusqu'à constituer une association dans laquelle tous les ascidiozoïdes sont empâtés dans une masse tunicale commune. Il y a d'ailleurs longtemps, à ce moment, que l'on ne peut plus reconnaître les blastozoïdes de l'oozoïde fondateur, ou plutôt des oozoïdes, car il est certain que, le plus souvent, les grands cormus incrustants sont formés par la condescence de plusieurs colonies, qui s'augmentent encore sans cesse de nouveaux oozoïdes fixés à leur surface.

Dans un cormus compact d'*Heterocarpa*, des bourgeons se produisent un peu partout, s'intercalant entre les ascidiozoïdes, mais la blastogenèse est surtout active dans les bords du cormus, qui émet souvent des prolongements stoloniformes, à l'extrémité desquels se développent les bourgeons. Par leur position marginale même, les ascidiozoïdes blastogènes ont toutes chances d'être des blastozoïdes, et je considère comme probable, encore que non démontré, que les blastozoïdes bourgeonnent à l'égal des oozoïdes.

J'ignore totalement quel est, à la longue, le sort des cormus, quelle est leur durée et quelle est celle des ascidiozoïdes consi-

dérés individuellement. Mais, tout en n'ayant pas pu suivre les détails du phénomène, j'ai vu que, dans des cormus en pleine activité blastogénétique, des ascidiozoïdes sont résorbés, de sorte qu'il y a certainement une mort des ascidiozoïdes indépendante du déclin du cormus, au sujet duquel je n'ai aucune observation. Je ne sais si les cormus persistent d'une année à l'autre, ou bien s'ils se désagrègent en hiver, quelques bourgeons subsistant peut-être seuls, à l'état de statoblastes, pour régénérer le cormus au printemps suivant. C'est assez dire qu'il reste beaucoup à observer sur la biologie de ces cormus.

Au point de vue de leur évolution générale, les bourgeons de *Stolonica* et d'*Heterocarpa* présentent une grande analogie en même temps que quelques différences frappantes. Si l'on se demande lequel des deux modes est le plus primitif, et éventuellement dérivé de l'autre, il faut bien reconnaître que l'un est primitif à certains égards, tandis que l'autre l'est à d'autres points de vue.

J'ai déjà noté que c'est surtout le développement du bourgeon de *Stolonica* qui est identique au processus de la régénération de *Polycarpa*. Or, c'est évidemment sur des bourgeons hivernants, comme les statoblastes de *Stolonica*, que l'on peut s'attendre à voir retentir des acquisitions faites au cours de la régénération, si souvent consécutive aux influences de la mauvaise saison. Chez quantité d'Ascidies mérosomes, la réduction préalable à l'hibernation consiste essentiellement en une perte du thorax. Chez les Ascidies holosomes, une réduction analogue ne peut consister qu'en l'éviscération, semblable à celle qui se produit chez certains Styélidés, par exemple *Polycarpa tenera*. On conçoit très bien, quoique le fait n'ait pas été constaté, que cette éviscération pourrait être un phénomène de réduction préalable à l'hibernation, disposition dont serait facilement sortie la formation de statoblastes, puisque la structure morphologique de ceux-ci est essentiellement celle d'un adulte éviscéré.

Le fait que le statoblaste est chargé de réserves se comprend aussi beaucoup mieux que dans le cas du bourgeon ne se développant pas immédiatement, et, sous ce rapport aussi, les statoblaste de *Stolonica* apparaît comme primitif par rapport au bourgeon d'*Heterocarpa*.

Par contre, *Heterocarpa* se montre primitive dans le fait que

ses bourgeons naissent sur de simples pédicules, tandis que chez *Stolonica* ces pédicules sont devenus susceptibles de produire successivement plusieurs bourgeons, s'élevant ainsi à la dignité de « stolons ».

Mais qu'est-ce donc exactement qu'un stolon de Tunicier ?

VII

SUR LES DIVERS MODES DE BOURGEONNEMENT DES TUNICIERS, ET EN PARTICULIER LE MODE STOLONIAL

GIARD est, je crois, le premier auteur qui ait tenté une classification des modes de bourgeonnement chez les Tuniciers. Dès 1872, en effet, il en distinguait quatre modes : 1. le *stolonial* (*Clavelina* et *Perophora*), 2. le *palléal* (Botryllidés), 3. l'*ovarien* — c'est à-dire post-abdominal — (Polycliniens) et 4. le *pylorique* (Didemnidés et Diplosomidés).

D'une manière générale, ces catégories ont été conservées par les auteurs qui ont suivi, et notamment le mode stolonial a été l'objet d'une faveur croissante, sans que personne l'ait pourtant jamais exactement défini.

GARSTANG (1895) est le seul, à ma connaissance, qui n'ait pas fait place au mode stolonial dans sa classification, qui ne comprend que trois modes principaux : 1. *œsophago-atrial* — pylorique de G. — (Didemnidés, Diplosomidés), 2. *atrial* (Botryllidés, Polystyélidés) et 3. *pharyngien*, ou épocardique (avec des variantes, chez tous les autres Tuniciers bourgeonnants), mode réunissant le stolonial et l'ovarien de G.

SEELIGER (1905) distingue quatre groupes, qui sont essentiellement ceux de G. : 1. *stolonial* (*Clavelina*, *Perophora*), 2. *palléal* (Botryllidés, Polystyélidés), 3. *épocardial* (Polyclinidés, Distoimidés), 4. *pylorique* (Didemnidés, Diplosomidés).

ED. PERRIER, dans son *Traité*, ne reconnaît de nouveau que trois types, car il fusionne en un seul deux des modes admis par GIARD et SEELIGER et conserve les deux autres modes de ces auteurs, en leur appliquant des noms nouveaux : 1. *péribranchial* (Botryllidés, Polystyélidés), 2. *épocardique* ou stolonial — ici la

fusion, identique d'ailleurs à celle déjà opérée par GARSTANG, mais sous le nom de b. pharyngien — et 3. *entéro-épocardique* (Didemnidés).

Sans chercher à faire un historique complet de la question, je rappellerai encore que, dans la partie de leur Traité parue en 1910, KORSCHOLT et HEIDER reconnaissent de nouveau quatre modes, qui sont encore une fois ceux de GIARD: 1. *palléal*, 2. *pylorique*, 3. *pseudostolonial* (Distomidés et Polyclinidés), 4. *stolonial* (Clavelinidés et Perophoridés). K. et H., tout en constatant (p. 831) que l'on ne connaît pas suffisamment de stades de transition entre les différents modes de bourgeonnement des Tuniciers, admettent pourtant que le mode stolonial « si caractéristique » domine l'ensemble, et paraissent disposés à y voir le mode primitif de blastogenèse du groupe entier. La même idée était exprimée dès 1899 (Miscell. biol. Giard) par CH. JULIN, qui estimait que l'« on admet généralement aujourd'hui que chez la plupart des Ascidies composées — peut-être même chez toutes — la blastogenèse se rattache à un type unique, le *bourgeonnement stolonial* » (p. 311).

KORSCHOLT et HEIDER font toutefois cette restriction que le mode stolonial ne peut pas être primitif en lui-même, mais doit avoir été dérivé d'un bourgeonnement s'opérant au contact immédiat du corps du parent. Mais ces auteurs, mettant leur précision habituelle en défaut, négligent totalement de définir au juste ce qu'il faut entendre par un stolon, terme qu'aucun ascidiologue n'a jamais précisé clairement, et que l'on a appliqué indistinctement à toute espèce de prolongement du corps du parent, parfois même à des prolongements non bourgeonnants; et cela a entraîné à préciser, en parlant de « stolons vrais, doués de la faculté de bourgeonner », ainsi que de « stolons prolifères ».

En réalité, on a confondu sous le nom de stolons, chez les Tuniciers, des formations essentiellement différentes au point de vue morphologique. Il est inadmissible, si l'on veut conserver le nom de stolon à tout prolongement gemmipare du corps des Tuniciers, que l'on voie dans la production de ces prolongements autre chose qu'une forme extérieure du bourgeonnement, forme extérieure commune à plusieurs modes différents, car ce serait attacher une importance absolument injustifiée au plus ou moins de pédiculisation que peuvent présenter les bourgeons. Aussi

longtemps que la définition des stolons ne tient pas compte des rapports exacts des parties internes du stolon avec l'individu stolonifère. rapports qui déterminent seuls le mode réel du bourgeonnement, on ne s'avance pas plus, en formulant que la blastogénèse de tous les Tuniciers se ramène au type unique du bourgeonnement stolonial, que si l'on disait que les bourgeons des Tuniciers dérivent d'une excroissance du corps blastogène ! Dans tous les cas. en effet, le bourgeon est constitué par une hernie de la paroi du corps, hernie qui peut être plus ou moins pédiculisée, sans que les différences dans la longueur du pédicule blastifère aient aucune importance réelle, étant donné qu'elles peuvent s'observer aux différentes étapes de la cormogénèse d'une même espèce. Ce qui est important, et peut seul servir de base à une distinction des modes de bourgeonnement, c'est de savoir quels sont les rapports du tube interne du bourgeon ; car, dans tous les cas connus, la hernie ectodermique renferme une ébauche épithéliale interne, ou même plusieurs ébauches, dont la provenance, c'est-à-dire l'origine aux dépens de l'ascidiozoïde gemmipare, varie beaucoup, pouvant dériver de l'épithélium péribranchial, ou bien au contraire de l'épithélium pharyngien.

Je crois que, pour ne parler d'abord que des Ascidiacés (excl. Pyrosomidés) il faut distinguer deux grands modes de bourgeonnement seulement.

Le premier est le bourgeonnement palléal (GIARD, SEELIGER, KORSCHOLT et HEIDER), ou atrial (GARSTANG) ou encore *péribranchial* (ED. PERRIER), cette dernière qualification ayant le mérite d'une précision absolue. Le propre de ce mode blastogénique, c'est que le bourgeon est exclusivement constitué par une évagination creuse de la paroi du corps, dont l'épithélium péribranchial forme le revêtement interne, c'est-à-dire la vésicule interne du bourgeon. Ce mode, assurément le plus simple, est réalisé chez les Botryllidés et chez les Polystyélinés, le processus pouvant affecter ou non la forme stoloniale.

Le deuxième grand mode blastogénique des Ascidiacés serait le mode *pharyngien*, comprenant tous les cas où le tube interne du bourgeon dérive d'un prolongement du fond du pharynx, issu du voisinage de l'extrémité postérieure de l'endostyle du parent, le tube pharyngien pouvant d'ailleurs être impair ou pair dans tout ou partie de son étendue. Comme ce n'est qu'except-

tionnellement que ces tubes pharyngiens présentent des rapports tels qu'ils méritent le nom d'épicarde, le bourgeonnement pharyngien comprend les cas de bourgeonnement épicaudique. Il me paraît qu'il doit comprendre aussi les cas de bourgeonnement entéro-épicaudique des Didemnidés, pour appliquer ici encore le terme employé par ED. PERRIER pour le bourgeonnement des Didemnidés (incl. Diplosominés).

Nous en tenant toujours aux seuls Ascidiacés, le bourgeonnement pharyngien comprend donc tous les cas autres que le péribranchial, et, si nous n'avions pas les Thaliacés, on pourrait croire que le mode pharyngien dérive du mode péribranchial : la paroi du corps aurait produit, au lieu d'une hernie creuse, une saillie pleine, dans laquelle aurait pénétré, non plus une expansion de la cavité péribranchiale, mais un prolongement du pharynx. A en croire les résultats de KERB (1908), qui méritent confirmation, les bourgeons d'hiver de *Clavelina*, de véritables statoblastes en somme, sont dépourvus de vésicule interne. Ils constitueraient donc un stade intermédiaire possible entre le bourgeon péribranchial et le bourgeon pharyngien, ou le point de départ des uns et des autres.

Mais il y a les Thaliacés (incl. Pyrosomidés), chez lesquels les deux modes des Ascidiacés sont réunis, car les stolons de ces formes renferment à la fois des prolongements pharyngiens et péribranchiaux, en même temps d'ailleurs que d'autres organes. Comme les Thaliacés ne sont évidemment pas dérivés de deux ancêtres différents, l'un à bourgeonnement péribranchial, l'autre à bourgeonnement pharyngien, il faut bien admettre que les Thaliacés, encore que secondaires, suivant moi, au point de vue de la structure des adultes et de leur embryologie, sont primitifs en ce qui concerne la blastogenèse (formation du stolon). Si la faculté blastogénétique n'a pas été acquise à différentes reprises dans le groupe des Tuniciers, et c'est pourtant l'hypothèse qui me paraît la plus vraisemblable, il faudrait donc admettre que la forme ancestrale commune aux Thaliacés et Ascidiacés était douée d'un mode blastogénique pharyngo péribranchial, différant en réalité fort peu d'une simple division transversale, avec laquelle la blastogenèse des Thaliacés a conservé tant d'analogie : les Thaliacés actuels auraient conservé le bourgeonnement pharyngo-péribranchial, tandis qu'une partie des Ascidiacés auraient

acquis le bourgeonnement pharyngien, d'autres le péribranchial ; d'autres encore auraient perdu toute faculté blastogénétique, et n'auraient gardé qu'une grande aptitude à la régénération. Ces considérations phylogénétiques demanderaient évidemment à être développées, mais ce serait m'écarter de mon but, qui est seulement de faire le procès du soi-disant mode stolonial de bourgeonnement. Bien loin que ce soit là un mode dominant l'ensemble des processus blastogénétiques des Tuniciers, ce n'est qu'une forme extérieure du bourgeonnement, sans aucune signification morphologique réelle.

Le mode stolonial a été établi par GIARD à la fois pour *Perophora* et pour *Clavelina*, mais, pour autant que je sache, il n'a fait d'observations un peu étendues que sur le bourgeonnement de la première, et cela encore sans se préoccuper des relations du stolon avec l'oozoïde, question non résolue encore à l'heure actuelle. GIARD, sur la foi de ressemblances extérieures, me paraît s'être borné à admettre que la marche du bourgeonnement de *Clavelina*, réalisé sur des prolongements analogues — sinon homologues — à ceux de *Perophora*, était la même de part et d'autre. Par un même excès de confiance dans le déplorable groupe des Ascidies sociales, SEELIGER, qui a tant étudié *Clavelina*, me paraît avoir suppléé aux lacunes de ses observations personnelles sur ce genre, par les données positivement acquises, par d'autres auteurs, chez *Perophora* ; de sorte que les notions classiques sur la blastogenèse stoloniale de ces deux genres sont basées sur des observations incomplètes de l'un et de l'autre, arbitrairement complétées sur chacun par ce que l'on savait de l'autre !

La question des rapports exacts du tube interne du stolon avec le parent d'une part et le blastozoïde d'autre part ne se posait pas à l'époque reculée où GIARD établissait sa première classification des modes blastogénétiques, et il admettait implicitement qu'ils étaient les mêmes chez *Clavelina* que chez *Perophora*. Mais, bien que la question de ces relations ne soit pas encore complètement résolue, on sait du moins que le tube interne du stolon reste, chez *Perophora*, en rapport avec la cavité péribranchiale gauche du blastozoïde, tandis que, chez *Clavelina*, c'est dans la cavité branchiale du blastozoïde, dont il constitue l'épicarde, que s'ouvre en dernière analyse le tube interne du stolon.

Je répète que l'on ignore totalement comment le stolon de *Perophora* prend naissance chez l'oozoïde, mais, jusqu'à preuve du contraire, en l'absence de toute formation « épocardique » chez ce type, il faut bien admettre que le tube interne du stolon est issu, chez lui, de l'épithélium péribranchial de l'oozoïde. Rien ne permet de supposer que les rapports du tube interne du stolon seraient différents entre l'oozoïde et les blastozoïdes, comme on l'a d'ailleurs soutenu pour *Clavelina*, où les rapports du stolon avec l'oozoïde ne sont peut-être pas suffisamment éclaircis non plus.

Le mode blastogénique stolonial étant fondé par GIARD d'après ses observations sur *Perophora*, l'assimilation injustifiée qu'il fit ensuite entre ce genre et *Clavelina* est non avenue, et c'est donc chez *Perophora* qu'il faut chercher le type de ce mode de bourgeonnement. Il existe d'ailleurs à peine un autre Tunicier qui, au point de vue des phénomènes externes du bourgeonnement, montre d'une façon aussi belle ce que l'on peut appeler des stolons vrais. Ce sont des prolongements minces et longs, sur lesquels les bourgeons se forment à distance et de proche en proche, à la suite de la production de zones de prolifération localisées, l'extrémité distale du stolon, par laquelle il s'accroît, restant au moins pendant longtemps indifférenciée. Le stolon apparaît ici comme un organe bourgeonnant, c'est-à-dire comme quelque chose de bien plus perfectionné qu'un simple pédicule blastifère.

Toutefois, ce que nous avons vu chez nos Polystyélinés montre qu'un stolon comme celui de *Perophora* peut être dérivé d'un simple pédicule blastifère, bien plutôt que véritablement blastogène : chez *Heterocarpa*, le bourgeon, naissant au contact immédiat du corps de l'adulte, ne se pédiculise qu'ultérieurement ; le pédicule est produit par l'étirement de l'étranglement séparant le bourgeon de son géniteur, mais il n'est aucunement vrai de dire que le pédicule « donne » le bourgeon. Chez *Stolonica*, le stolon, pourtant morphologiquement identique au pédicule blastifère d'*Heterocarpa*, est déjà quelque chose de plus, de spécialisé dans la fonction blastogénétique : la formation du pédicule précède en quelque sorte celle du bourgeon terminal, l'extrémité distale du stolon étant au début indifférenciée, et douée de la faculté de s'allonger avant qu'elle ne se renfle en bourgeon. Une fois un premier bourgeon formé et séparé, l'extrémité libérée peut

recommencer à s'accroître, ou bien former sur place un nouveau bourgeon, c'est-à-dire qu'il y a successivement production de plusieurs bourgeons sur un même pédicule, faculté que nous retrouvons, plus perfectionnée, chez *Perophora*.

Si l'on admet qu'un stolon de Tunicier représente un prolongement blastogène quelconque, dont les rapports essentiels avec l'oozoïde peuvent être fondamentalement différents, les expansions bourgeonnantes de *Stolonica* sont incontestablement des stolons ainsi entendus, et nous dirons que le bourgeonnement de ce type, appartenant au *mode* péribranchial, affecte la *forme* stoloniale. Quant au bourgeonnement de *Perophora*, type de la forme stoloniale, il est très probablement lui aussi de mode péribranchial. Dans ce cas, *Perophora* devrait être rapprochée, au point de vue du bourgeonnement, des Botryllidés et Polystyélinés, rapprochement qui, eu égard aux différences anatomiques considérables qui les séparent, n'implique évidemment aucune parenté. Que le bourgeonnement péribranchial soit ou non une survivance d'un bourgeonnement ancestral pharyngo-péribranchial, ou qu'il ait été acquis à différentes reprises, il peut se rencontrer chez des types ayant évolué dans des directions différentes, ainsi que c'est assurément le cas pour *Perophora*, d'une part, que toute son anatomie rapproche des Ascidiidés, et pour les Botryllidés et Polystyélinés, d'autre part.

Passons à *Clavelina*, qui, dès l'origine, s'est trouvée confondue avec *Perophora* comme réalisant le bourgeonnement stolonial, et qui, à la longue, a usurpé les droits de *Perophora* à représenter le type de ce mode blastogénique. Il ne me paraît y avoir aucun doute que le bourgeonnement de *Clavelina* appartient, dans toute sa pureté, au mode pharyngien, puisqu'il semble établi que c'est l'épicarde de l'oozoïde qui produit la vésicule interne des bourgeons. Par contre, il ne me paraît pas démontré que ce bourgeonnement affecte la forme stoloniale, car je crois que les figures classiques, représentant un stolon de *Clavelina* émettant des bourgeons successifs ont été inspirées par la comparaison avec *Perophora* bien plus que par des observations positives sur *Clavelina* elle-même. En réalité, les prolongements blastogènes de *Clavelina* sont très difficiles à détacher de leur support, surtout sur le frais, et le mieux est de faire les observations sur de grosses touffes de *Clavelina*,

conservées avec leur support, conditions dans lesquelles on arrive beaucoup mieux à préparer des individus avec les prolongements qu'ils émettent. Je ne puis pas entrer dans le détail de cette question, que je n'ai pas suffisamment résolue, mais mon impression a été que *Clavelina* produit, non pas un stolon rampant et bourgeonnant de proche en proche, mais une série de prolongements relativement courts, s'irradiant autour de l'adulte, et donnant chacun un seul blastozoïde. En tout cas, si la forme stoloniale se rencontre réellement chez *Clavelina*, ce qui ne me paraît pas démontré, il est certain, d'après ce que j'ai vu, que dans bien des cas il se produit des expansions se transformant chacune en un seul blastozoïde. Fait intéressant, que je n'ai observé qu'une fois, mais avec une netteté parfaite, j'ai vu un petit blastozoïde dont l'extrémité postérieure répondait à l'extrémité distale, libre, du « stolon », de sorte que, si le stolon avait été dans le prolongement de l'axe antéro postérieur de l'adulte, le blastozoïde se serait trouvé orienté comme le parent, au lieu d'être retourné par rapport à lui, comme c'est généralement le cas. On peut en conclure que, malgré toutes les observations dont il a déjà été l'occasion, le bourgeonnement de *Clavelina* mérite de faire l'objet de nouvelles investigations, et ce aux points de vue de l'origine exacte des « stolons » de l'oozoïde, de la polarité de ces stolons, de la multiplicité des bourgeons produits par un même stolon, enfin des bourgeons d'hiver, dont les recherches de KERB (1908) ont insuffisamment éclairci l'histoire. Ce que je veux retenir, c'est que, si même la blastogenèse de *Clavelina* est de forme stoloniale, elle appartient au mode pharyngien. Le bourgeonnement stolonial, pouvant être péribranchial ou pharyngien, ne constitue donc rien de plus qu'une forme extérieure de la blastogenèse et ne saurait être considéré comme un mode morphologique. Ce n'est qu'un aspect que peuvent présenter des modes fondamentalement différents.

..

On a vu que je ne reconnaissais que deux grandes catégories dans les modes si variés du bourgeonnement des Tuniciers : le b. péribranchial et le b. pharyngien. La même opposition a déjà été maintes fois mise en relief, notamment par CAULLERY (1893),

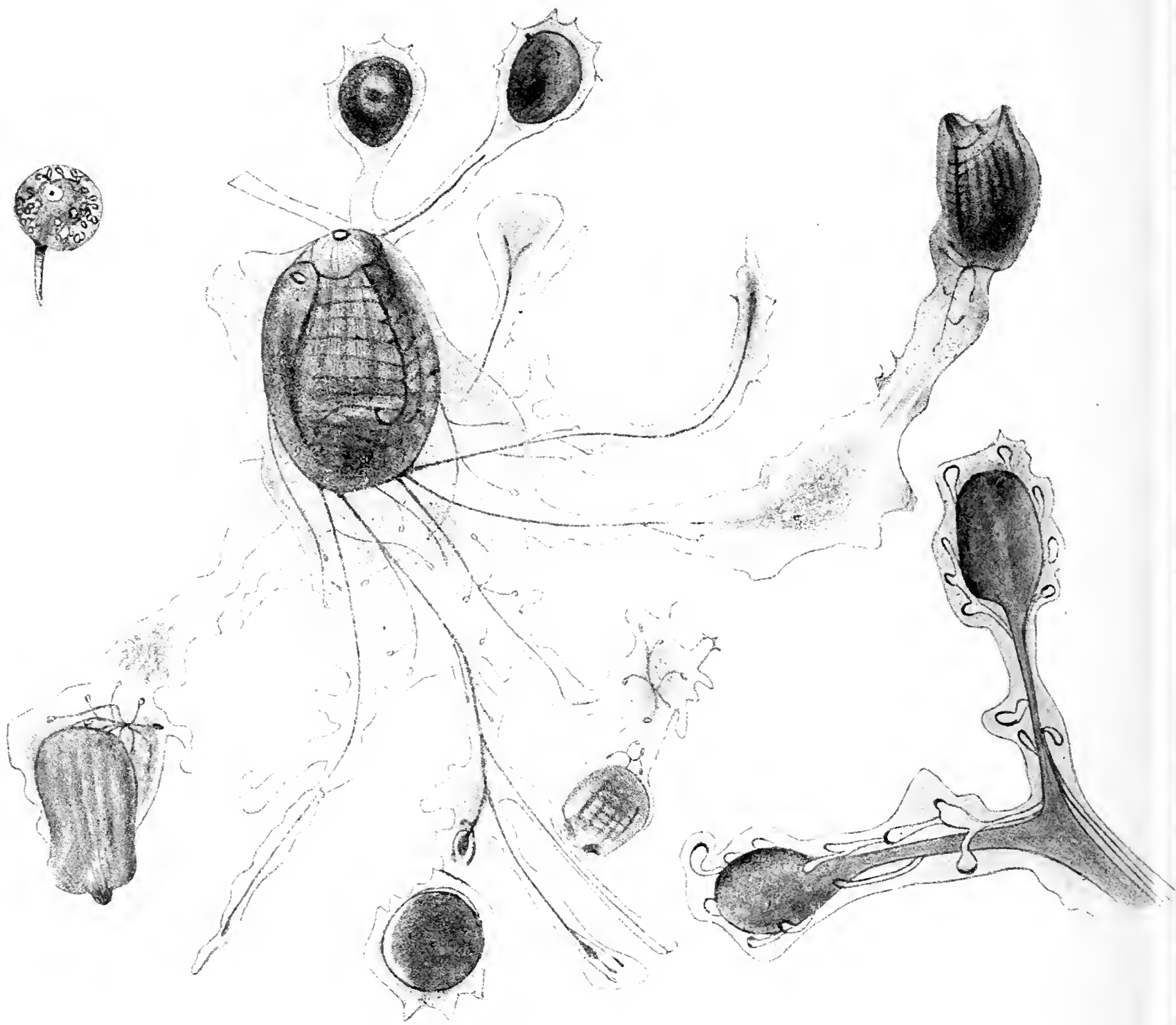
qui ne croit pas que le bourgeonnement palléal [péribranchial] puisse être une modification du b. épocardique [pharyngien] : « on n'a pas fait assez remarquer, dit-il, que dans la blastogenèse palléale des Botrylles, les bourgeons se développent aux dépens d'une portion de l'organisme progéniteur, sans relation avec le plan de symétrie de celui-ci, tandis qu'ailleurs l'ébauche des bourgeons a toujours la même symétrie que le parent » (p. 135). Cette remarque de CAULLERY est étonnamment confirmée par la constatation que j'ai faite que, dans les bourgeons de *Stolonica* et d'*Heterocarpa*, le plan de symétrie du blastozoïde s'établit à angles droits avec l'axe principal du bourgeon, axe qui correspond au prolongement du pédicule blastifère. Il y a donc un changement complet de polarité du bourgeon par rapport au « stolon ».

PLANCHE III

EXPLICATION DE LA PLANCHE III.

Fig. 1. — ($\times 6,5$). — *Stolonica socialis*. Petit exemplaire émettant de nombreux stolons aux extrémités desquels se voient des bourgeons à tout état de développement. Sur la branche du bas, un statoblaste mûr s'est séparé. — En haut, à gauche, un oozoïde au même grossissement. — En bas, à droite, ramifications stoloniales, renflées en bourgeons.

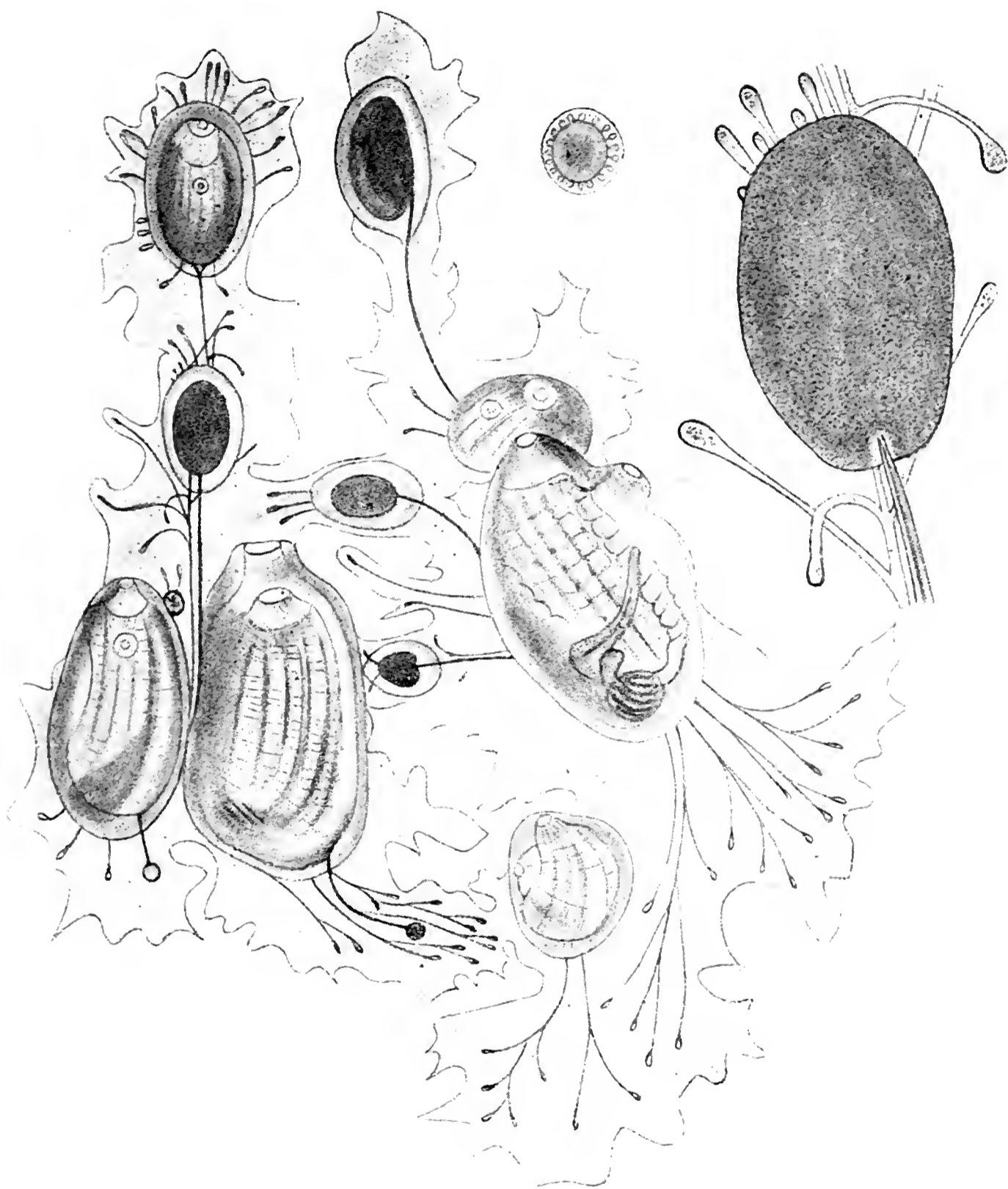
Fig. 2 ($\times 10$). — *Heterocarpa glomerata*. Portion d'une jeune colonie au stade *Chorizocormus*, détachée de la tunique d'une *Ascidia mentula*. En haut, un oozoïde isolé, nouvellement métamorphosé, au même grossissement. A droite, un bourgeon $\times 40$.



1

M. DE SELYS *del.*

Bourgeonnemen



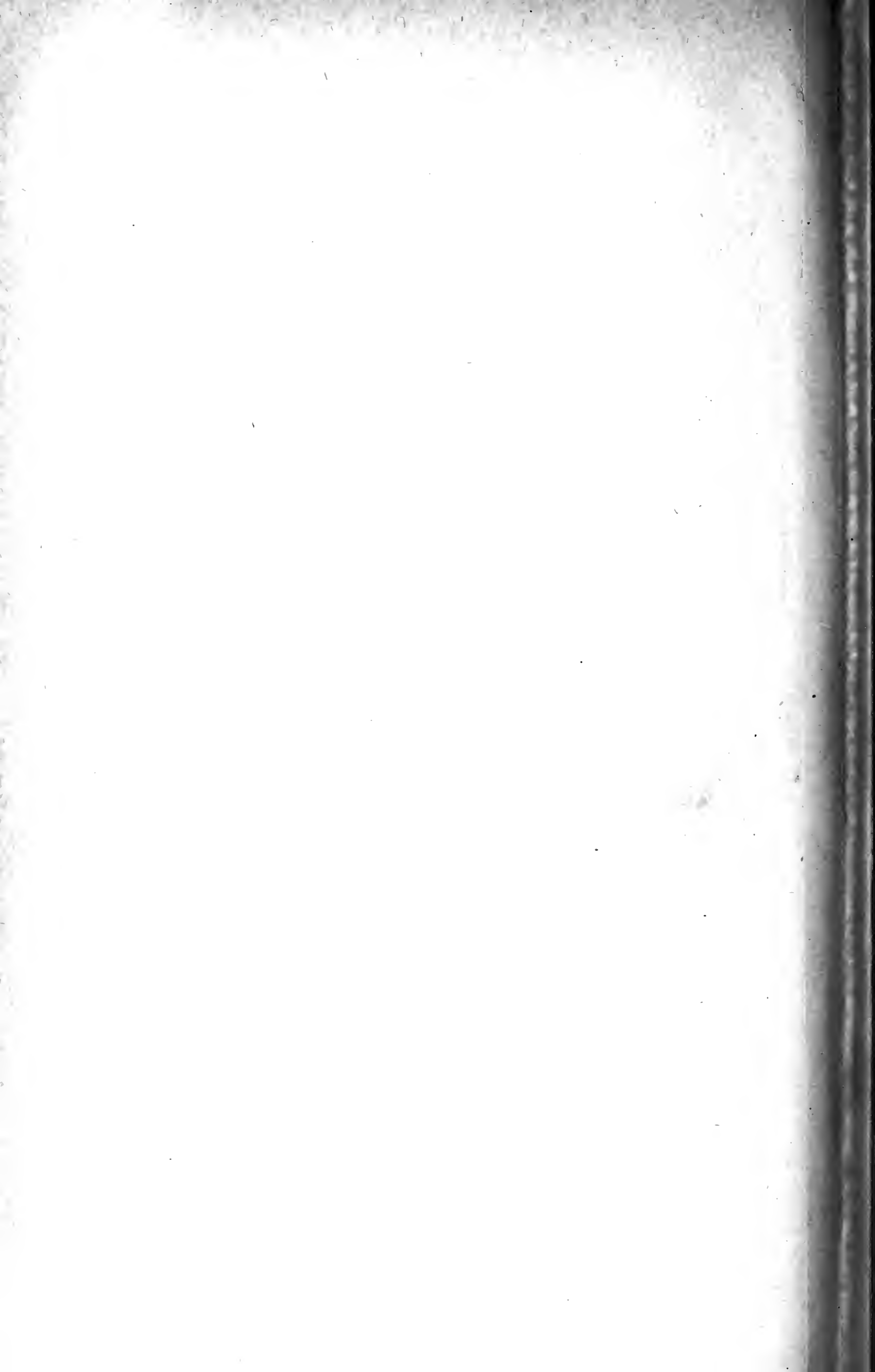


PLANCHE IV

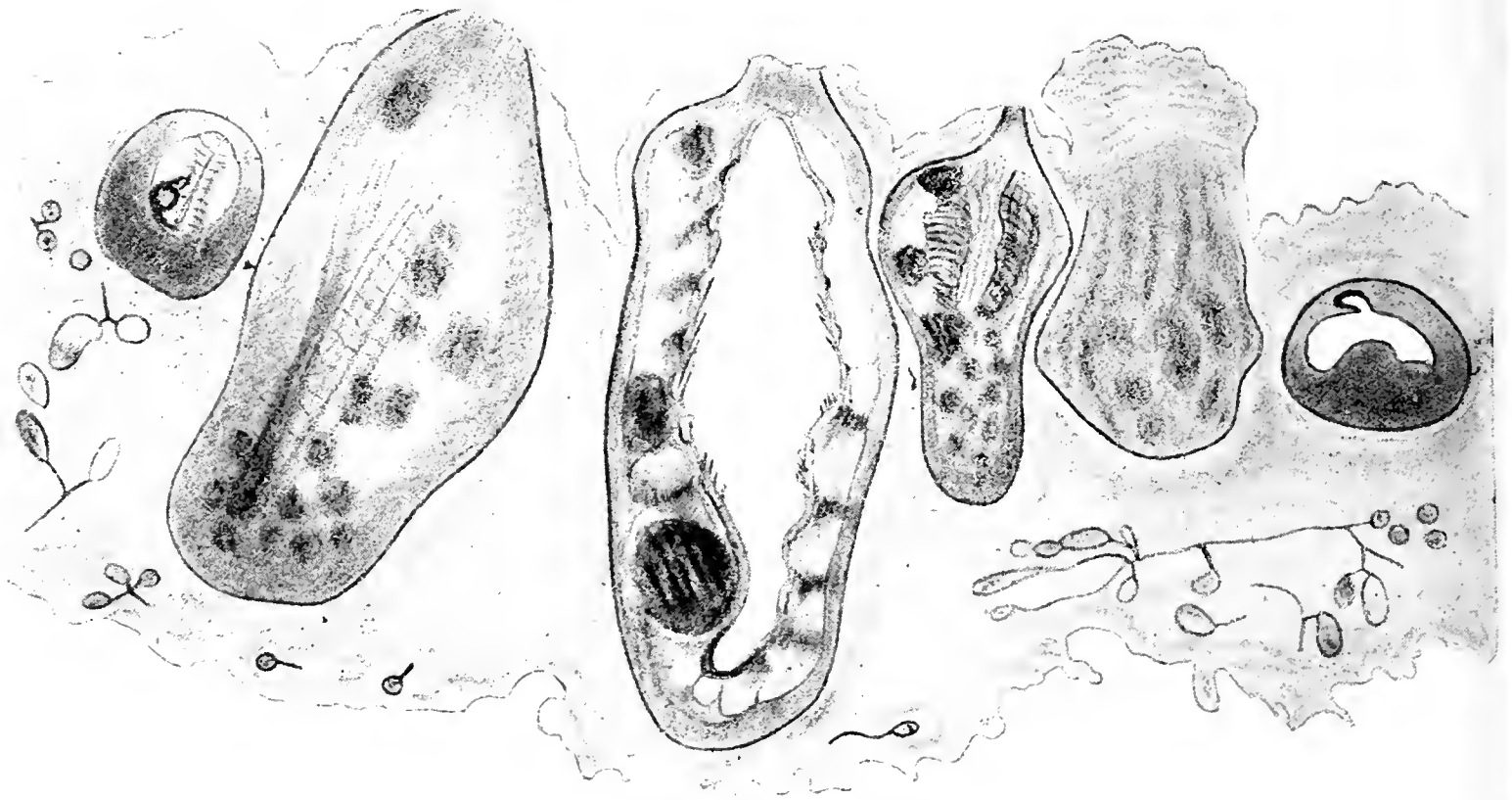
EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Fig. 1 ($\times 20$). — *Heterocarpa glomerata*. Coupe épaisse, normale à la surface, d'une colonie avancée — cormus compact, montrant à droite un très jeune blastozoïde et à gauche un blastozoïde déjà constitué à l'intérieur de son épaisse paroi.

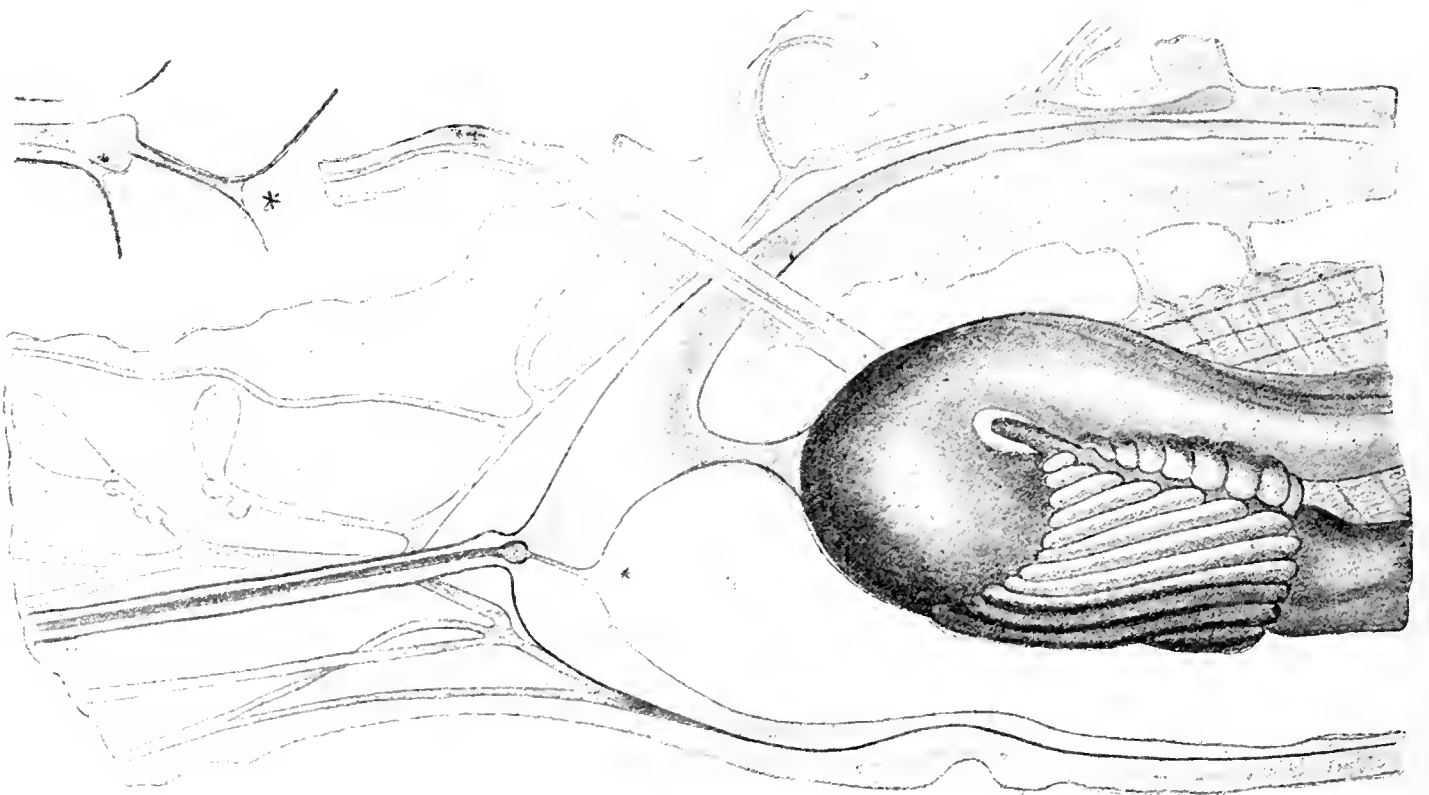
Fig. 2 ($\times 15$). — *Stolonica socialis*. Préparation montrant l'extrémité postérieure d'un individu stolonifère, l'anse digestive de cet individu, avec son cœcum pylorique, et les rapports du stolon, dont le tube interne débouche en * dans la cavité péribranchiale. En bas, à gauche, détails des rapports du stolon avec la paroi du corps.

Fig. 3 ($\times 50$). — *Styelopsis grossularia*. Portion de la branchie, vue par la face externe, dans l'étendue du pli de la moitié gauche, montrant qu'il s'agit bien là d'un « vrai repli » (celui de droite étant toutefois beaucoup plus accentué).

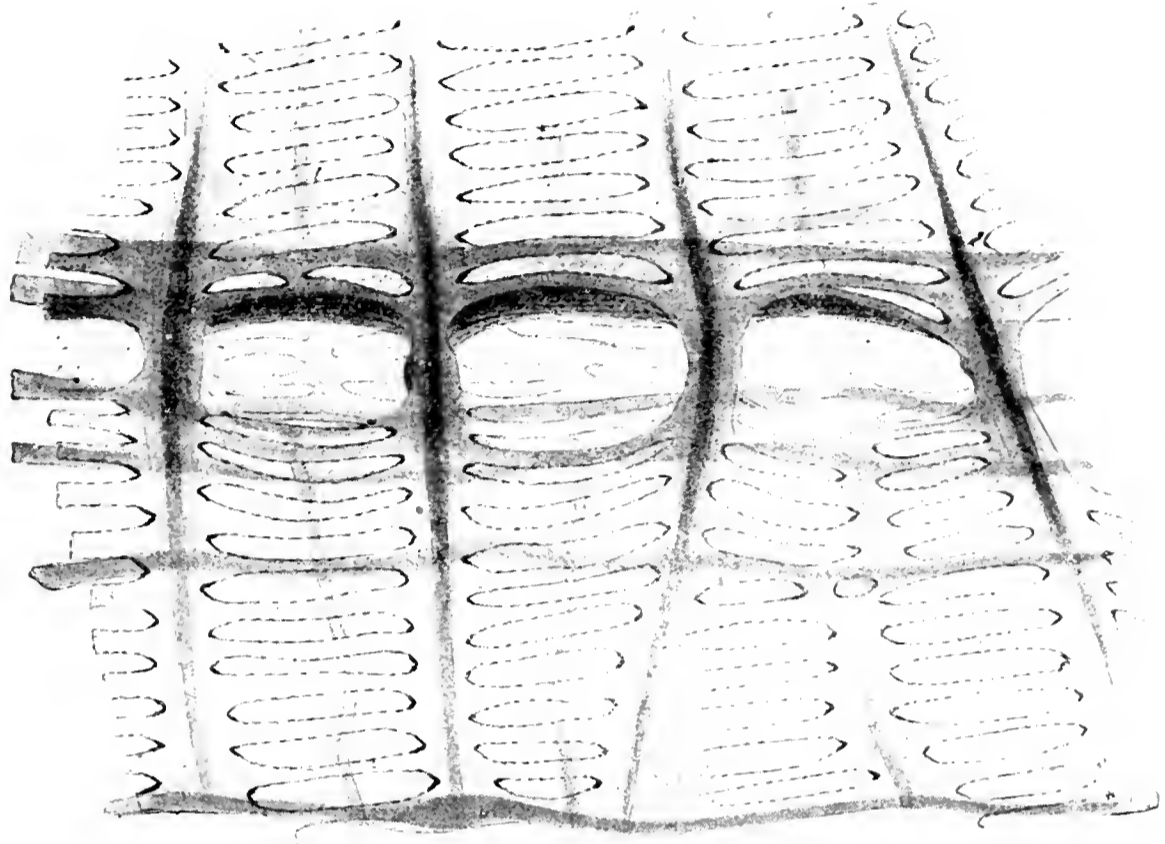
Fig. 4 ($\times 50$). — *Heterocarpa glomerata*. Portion de la branchie vue par la face externe, dans l'étendue de l'un des replis de la moitié gauche, montrant les nodosités caractéristiques — renflements des sinus transverses (endocarpes ?) — logées dans le repli.



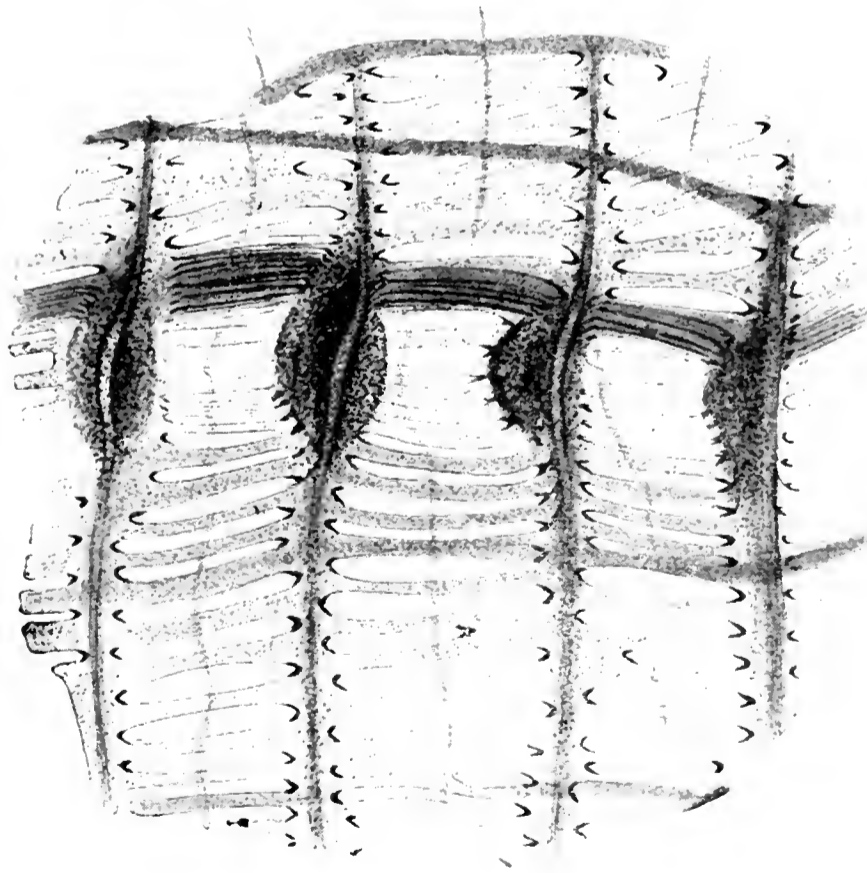
1



2



3



4

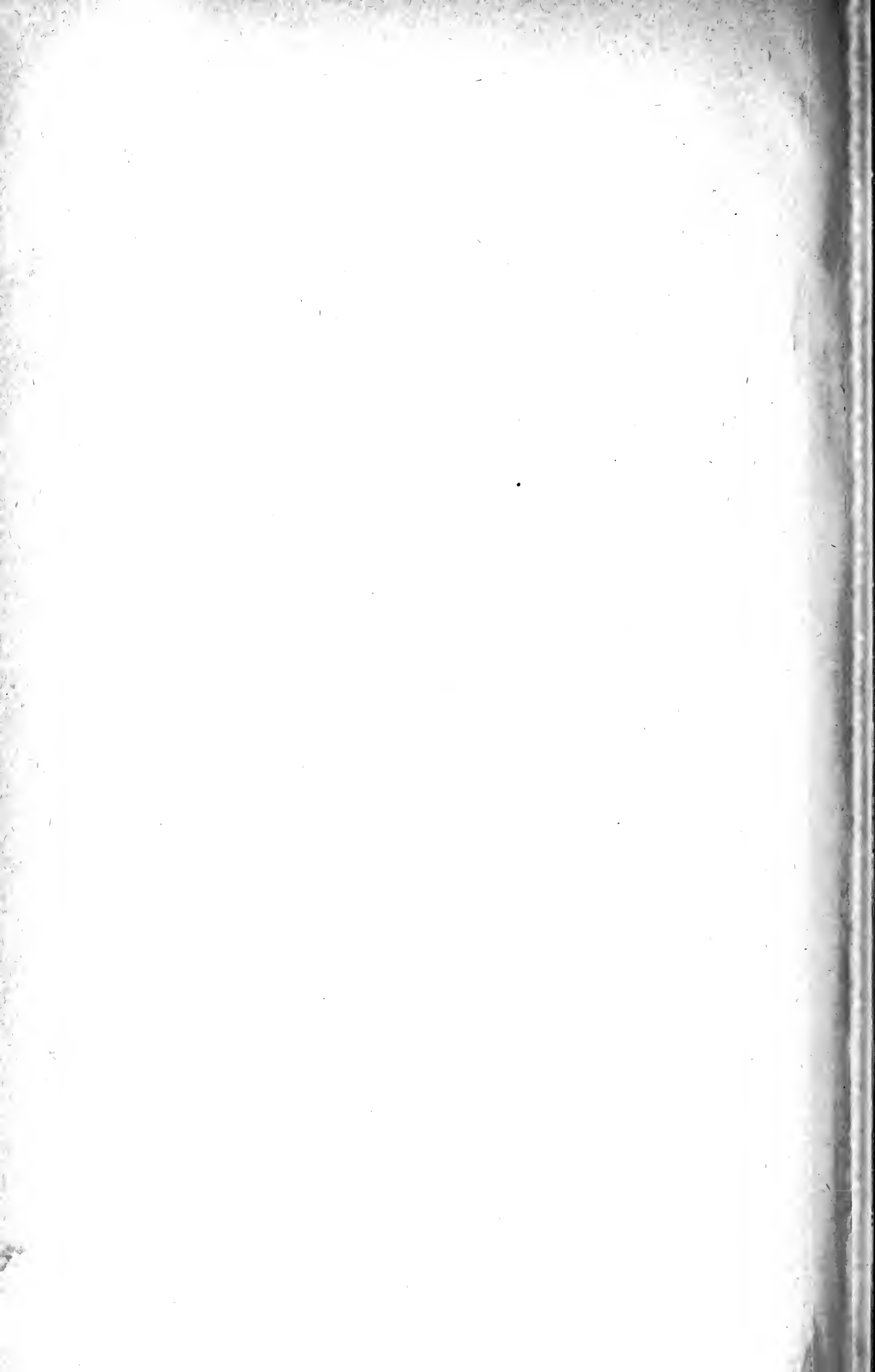
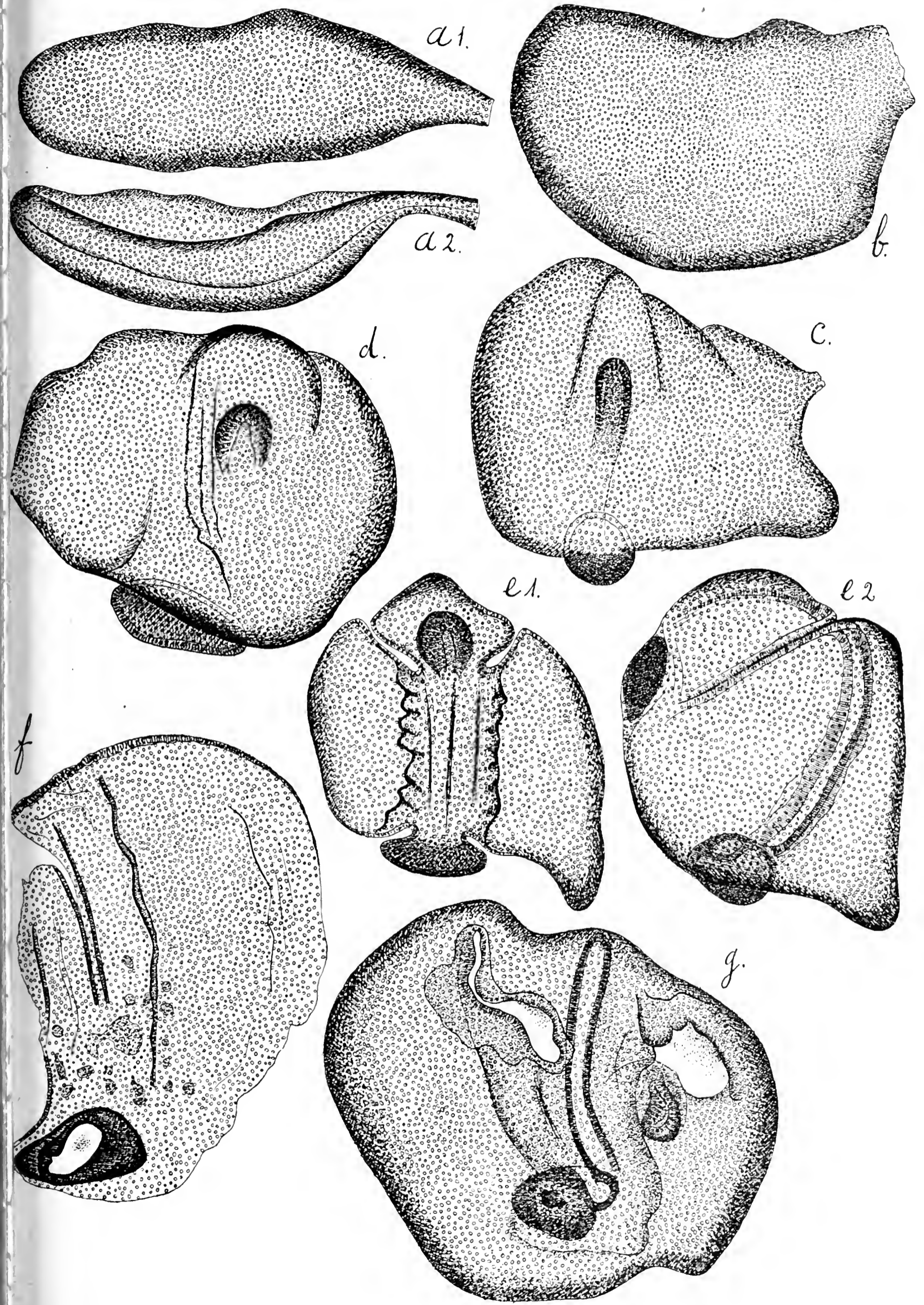


PLANCHE V

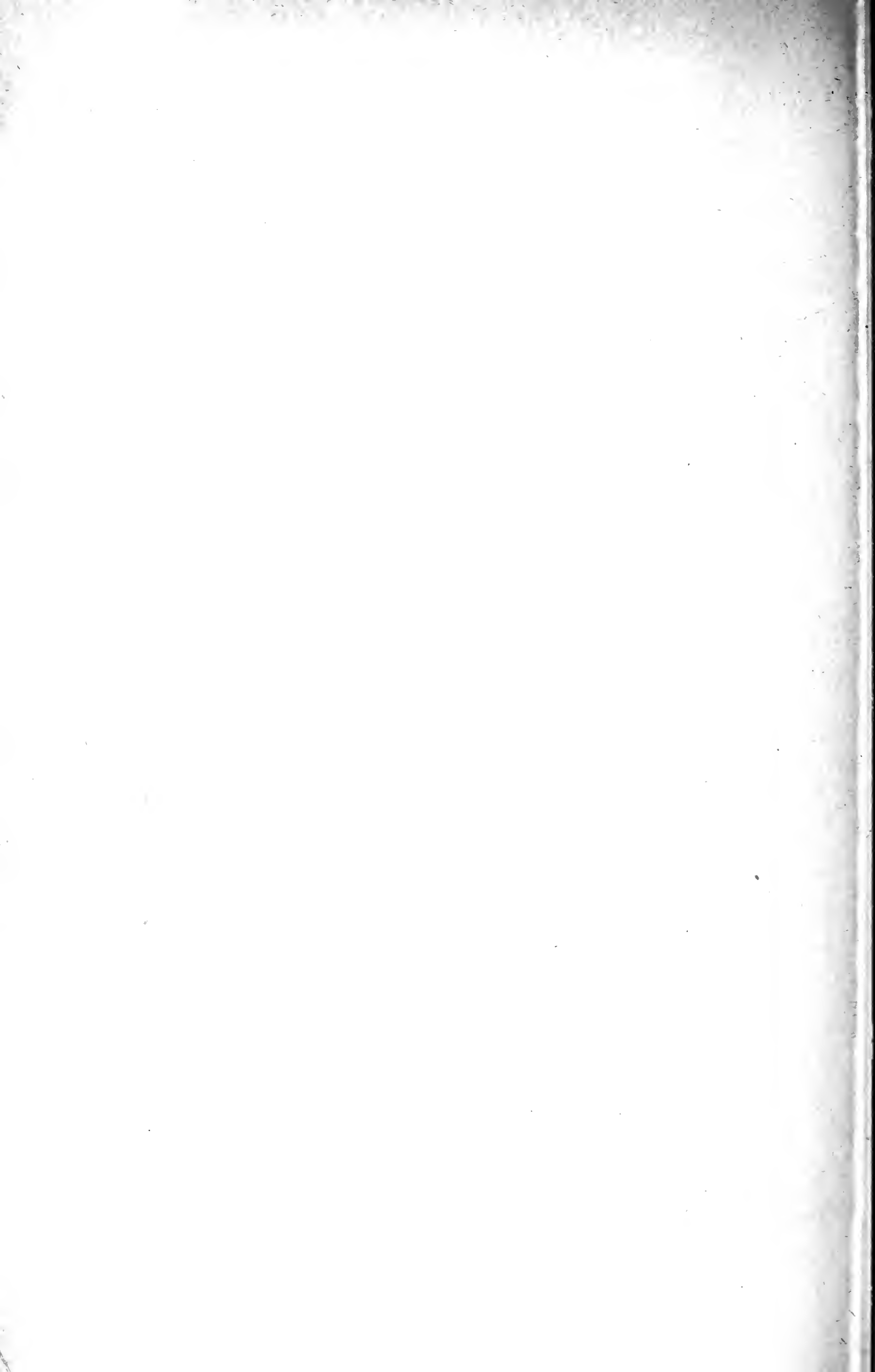
EXPLICATION DE LA PLANCHE V

Heterocarpa glomerata (× 60). — Vésicules internes énucléées, de bourgeons en voie de développement. *a1* et *a2*, une même vésicule, en forme de cuiller, vue par la face convexe et de côté. — *b*, vésicule plus avancée, mais encore sans différenciations, vue par la face bombée. *c*, vésicule ayant subi des plissements et portant deux ébauches épithéliales, le tube dorsal et l'intestin. *d*, stade analogue au précédent, mais inversé (la continuité avec le stolon étant à gauche au lieu d'être à droite). *e1* et *e2*, une même vésicule, plus avancée, vue de dos et de profil à droite. *f*, paroi ventrale d'un stade analogue à celui des fig. *c* et *d*. *g* (× 90), stade beaucoup plus avancé, vu par la face dorsale.



DE SELYS del.

Bourgeoisement des Polystyélinés



UNE MONSTRUOSITÉ CHEZ UN MYRIAPODE

(*SCHIZOPHYLLUM SABULOSUM* (L.)).

Un mâle de *Schizophyllum sabulosum* (L.), recueilli le 16 août dernier dans un pré en aval de Gèdre (Hautes-Pyrénées), fournit un cas intéressant de dédoublement de membre.

L'individu mesurait environ 33 millimètres de longueur et 2 millimètres de diamètre. Il comptait 34 segments, dont le dernier apode, et 99 paires de pattes. Il était d'apparence normale, bien que sa coloration rappelât plutôt celle du *Schizophyllum ilicis* que celle de l'espèce de LINNÉ. La première paire de pattes était transformée en crochets, mais le crochet gauche avait son extrémité brisée : la fracture remontait certainement à un certain temps, puisque la cicatrice était envahie par du pigment foncé. D'autre part, la patte droite de la 10^e paire (paire antérieure du 8^e segment) était réduite à une pièce trapézoïdale de moitié moins longue que la hanche du côté opposé, à bord apical aminci en biseau. L'absence de cicatrice pigmentée semble exclure la possibilité d'un accident du vivant de l'animal ; d'autre part, ayant employé, pour fixer l'animal pendant la dissection, une pince droite à mors lisses et à pointe arrondie, il est peu probable que l'ablation de la patte ait pu se produire par déchirement pendant la dissection. Malheureusement l'absence de la patte de la 10^e paire n'a été constatée qu'après l'enlèvement des gonopodes, ce qui ne permet pas d'exclure la possibilité de cette éventualité.

La principale anomalie résidait dans les gonopodes postérieurs, ou gonopodes proprement dits, dont la moitié droite était dédoublee, tandis que la moitié gauche était simple et normale.

Le gonopode normalement conformé est constitué par les pièces suivantes (fig. 1-2).

1^o Sur la face antérieure est une pièce oblique *a*) plongeant

vers l'intérieur à la rencontre de l'homologue de la patte opposée, à laquelle elle est reliée par une membrane coriace formant le plancher de l'organe vers l'arrière. Cette pièce, qui est sillonnée de rides, est soudée d'une part à la poche trachéenne endosquelettique (*pt*), qui fait saillie dans la cavité générale; d'autre part,



Fig. 1. -- Gonopode gauche de *Schizophyllum sabulosum* (L.) normal, vu par la face interne.

Fig. 2. — Gonopode gauche normal, vu par la face externe.

elle est soudée à un prolongement exosquelettique (*b*) faiblement arqué, à bords subparallèles et à pointe arrondie. Cet ensemble constitue ce que VERHOEFF a appelé « Mittelblatt » ou « Mésomérite »; le prolongement exosquelettique est assimilé par lui à un fémorite. L'ensemble des pièces qui suivent est son « Hinterblatt ».

2° En arrière de l'extrémité interne de la pièce oblique *a*, se place une pièce triangulaire parallèle au plan sagittal (*c*) ; elle présente à chaque angle une forte saillie arrondie. La saillie proximale antérieure s'appuie dans une fossette de la pièce oblique du mésomérite ; la saillie proximale postérieure est libre. Sur la saillie distale s'articule la pièce principale du gonopode.

3° Cette troisième pièce est composée d'un montant fortement chitinisé (*d*), qui forme l'arête postéro-interne de l'organe. Ce montant est coudé au second tiers de sa longueur environ ; au delà il devient grêle et abrite la rainure séminale. A la partie proximale du montant est soudé un épanouissement lamellaire développé (*e*). Sa base, profondément excavée, constitue l'ampoule séminale dont l'orifice est tourné vers l'intérieur. L'ampoule est bordée antérieurement par un épais bourrelet (*f*) qui fait partie de l'épanouissement lamellaire. Le bourrelet s'appuie antérieurement sur la pièce transversale du mésomérite. L'ampoule est en partie fermée postérieurement par un repli qui se détache du montant principal ; elle est en communication avec la rainure séminale.

4° Sur la face postérieure de l'organe et à sa base (fig. 2) est une pièce en croissant couleur d'ambre (*g*). Cette pièce est libre, c'est-à-dire qu'elle n'est reliée aux autres pièces que par des parties membraneuses ou faiblement chitinisées.

5° Enfin, sur la face externe de l'organe, se place une cinquième pièce (*h*), arquée vers l'intérieur, graduellement amincie et terminée par un renflement. Sa base est oblique et épaissie en bourrelet. D'un côté, elle confine à l'extrémité externe de la pièce en croissant *g* ; d'autres côtés elle est reliée au mésomérite et à la partie lamellaire de la pièce principale *e* par des membranes coriaces ou faiblement chitinisées.

Cette composition normale des gonopodes de *Schizophyllum sabulosum* se retrouve dans la moitié gauche de l'organe de l'individu en question, presque sans déformation.

La partie de la moitié droite de l'organe, qu'on peut considérer comme le gonopode fondamental, comporte les mêmes éléments et ceux-ci sont peu déformés. Mais elle a subi une torsion sur elle-même de 45° environ, qui a amené l'orifice de l'ampoule sur la face antérieure, refoulant la pièce *h* vers la face postérieure (fig. 3). En outre, entre elle et la moitié correspondante

du peltogonopode ⁽¹⁾ se trouve un gonopode supplémentaire,



Fig. 3. — Gonopode droit dédoublé, vu par la face externe. Le membre fondamental est à droite de la figure; le membre surajouté à gauche.
x = fracture du mésomérite surajouté, dont l'extrémité adhère au peltogonopode, b' figure 5.



Fig. 4. — Le membre surajouté vu par la face interne.
a, b = mésomérite du membre fondamental qui n'est pas représenté.

qui est articulé sur une arête de la pièce oblique du mésomérite du gonopode fondamental.

(1) Le terme « Gonopodes antérieurs » ayant été appliqué, au cours des 40 dernières années, à des formations qui ne sont pas comparables entre elles, nous proposons le nom de « PELTOGONOPODES » pour les gonopodes antérieurs (8^e paire de membres, ou membres antérieurs du 7^e segment des *Métagonozonia*, chez lesquels cette paire de membres se trouve ne jouer qu'un rôle de protection des gonopodes postérieurs (9^e paire de membres, ou membres postérieurs du 7^e segment : c'est à ces derniers seuls qu'est dévolue la fonction essentielle du transfert du sperme et qui, par cela même, méritent seuls le nom de « GONOPODES ». Chez les *Progonozonia*, au contraire, la paire antérieure de membres du 7^e segment constitue les Gonopodes, la paire postérieure étant généralement atrophiée, et il n'existe pas de Peltogonopodes.

Ce gonopode supplémentaire ne reproduit pas le gonopode droit dont il émane ; il a, au contraire, une structure de gonopode gauche et il est, en conséquence, placé de telle sorte que l'orifice de son ampoule se trouve vis-à-vis de celui de l'ampoule du gonopode droit, qui est en arrière de lui. On y reconnaît sans peine les pièces essentielles qui sont cependant un peu déformées (fig. 3 et 4). On distingue la pièce basale triangulaire *c'*, dont la saillie proximale postérieure est déviée ; le montant principal *d'*, surmonté de la tigelle parcourue par une rainure séminale, mais



Fig. 5. — Peltogonopode, face postérieure, auquel adhère l'extrémité du mésomérite du membre surajouté (*b'*), fracturé en *x*.

avec un épanouissement lamellaire *e'* incomplètement développé ; l'excavation de l'ampoule bordée de son bourrelet épais *f'*, mais qui est moins profonde et à fond aplani. La pièce externe *h'* existe aussi, mais sa base est atrophiée. Quant au mésomérite, il n'est représenté que par le prolongement exosquelettique *b'*, qui est soudé par la base à la pièce transversale du mésomérite du gonopode fondamental et qui est également soudé par sa partie médiane au bord externe du peltogonopode droit (fig. 5). Ainsi la poche trachéenne et la pièce oblique du mésomérite du gono-

gode surajouté manquent complètement, comme aussi l'homologue de la pièce en croissant *g*.

Quant au peltogonopode droit, on y remarque aussi des déformations. En raison de la présence du gonopode surajouté, avec lequel elle était en contact, la base de sa face postérieure n'a pu se développer et le bouquet de soies qui marque le sommet du renflement marginal interne a été refoulé vers la pointe de l'organe (fig. 5).

Il y a lieu de remarquer que ce qui manque au gonopode surajouté équivaut à ce qui reste de la patte droite de la 10^e paire, dont nous avons parlé au début. Est-il alors légitime de considérer qu'il y a eu déplacement de formation, et que l'un est le complément de l'autre? La chose nous semble douteuse.

Nous l'envisagerons plutôt comme un dédoublement de membre, tel qu'on en connaît de nombreux cas parmi les Arthropodes. Chez les Myriapodes, il en a été signalé par LÉGER et DUBOSCQ pour *Schendyla Vizzavonae* (*Arch. Zool. exper. gén.*, 1903 (4), I, p. 321) et par SILVESTRI pour *Rhinocricus anomalus* (*Ber. zool. anthrop. ethnogr. Mus. Dresden*, VI, n° 9, 1897).

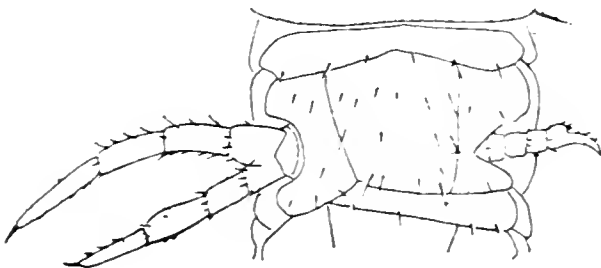


Fig. 6. — 40^e segment d'une *Schendyla Vizzavonae* L. et D. (D'après Léger et Duboscq).

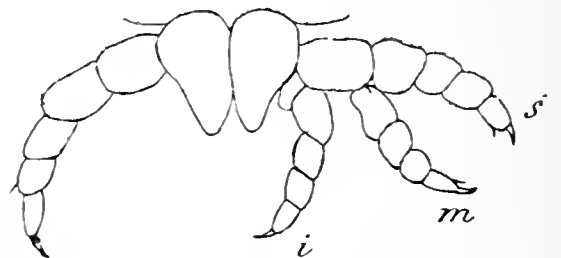


Fig. 7. — Pattes de la 5^e paire de *Rhinocricus anomalus* S. (D'après Silvestri).

Outre la rareté incontestable de ce cas, deux circonstances concourent encore à en augmenter l'intérêt. C'est d'abord le fait que, le membre dédoublé étant un membre qui se métamorphose normalement en gonopode, la partie surajoutée a subi la même transformation; ce qui implique que le mode de développement de ces membres est déterminé alors que les membres ne sont encore qu'à l'état d'ébauches. Le dédoublement se produirait après que l'ébauche a subi l'effet de l'agent qui détermine la transformation en gonopode, et la partie surajoutée suivrait le même déterminisme que le membre fondamental.

C'est, d'autre part, le fait que la partie surajoutée ne reproduit pas identiquement le membre dont il dérive (dans l'espèce, le membre droit), mais bien le membre du côté opposé du corps. Nous voyons du reste que, chez la *Schendyla Vizzavonae* de LÉGER et DUBOSCQ (fig. 6), les deux parties du membre droit dédoublé sont affrontées, le membre surajouté ayant la position d'une patte gauche. Bien mieux, chez le *Rhinocricus anomalus* de SILVESTRI (fig. 7), le membre supérieur (*s*), qui est évidemment l'équivalent du membre fondamental, est une patte droite à concavité normalement tournée vers le sol. Alors que, des deux membres surajoutés, le médian (*m*), qui se détache du trochanter, reproduit une patte gauche, et l'inférieur (*i*), qui se détache du coxoïde, reproduit une patte droite formant la paire avec la patte normale du côté gauche du corps. Les formations surajoutées obéissent donc aux lois qui déterminent la symétrie bilatérale du corps.

Pau, le 27 septembre 1916.

Etienne RABAUD.

LES CHENILLES PARASITÉES

DE

ZYGÆNA OCCITANICA VILL.

C'est une croyance assez répandue parmi les naturalistes que les chenilles parasitées se comportent d'une manière différente de celle des chenilles saines. Suivant les uns, les premières abandonneraient leur habitat et se déplaceraient sans orientation précise, suivant les autres, ces chenilles iraient se chrysalider dans des conditions favorables à leurs parasites. J'ai déjà montré, à propos des larves parasitées par les *Rhogas* ⁽¹⁾, qu'il s'agissait d'une interprétation fautive d'apparences très superficielles, que la présence et le développement d'un parasite ne se traduisaient pas par un changement visible du comportement de son hôte.

L'idée cependant paraît enracinée et j'en ai rencontré récemment une manifestation nouvelle. Dans son excellent ouvrage sur *Les premiers états des Lépidoptères français* ⁽²⁾, FRIONNET affirme que les chenilles parasitées d'*Anthrocera* (*Zygæna*) *occitanica* VILL., au lieu de tisser leur cocon sur une plante, vont le tisser sous une pierre bien abritée. L'affirmation affecte les allures d'un fait bien observé et définitivement acquis; on pourrait aussitôt en conclure que la larve parasitée se comporte de manière à protéger son parasite mieux qu'elle ne se protégerait elle-même si elle était indemne.

Jamais assertion ne fut plus inexacte. *Zygæna occitanica* m'est particulièrement familière; je l'observe tous les ans et j'en ai recueilli plusieurs centaines de cocons. Ceux-ci sont toujours situés sur des tiges de Graminée ou de Lavande, généralement à l'extrémité des tiges, toujours en pleine lumière, toujours

⁽¹⁾ Etienne RABAUD. Le comportement des larves parasitées. *Bulletin de la Société philomathique de Paris*, 1912.

⁽²⁾ T. II, p. 241.

exposés à toutes les intempéries ; on les aperçoit de loin, car ils tranchent assez nettement, par leur coloration claire, sur le fond de la végétation. De ces cocons, j'ai obtenu de nombreux imagos et de non moins nombreux parasites, Diptères ou Hyménoptères, et je n'ai pu constater aucune différence, ni dans la situation, ni dans la forme, ni dans l'épaisseur, entre ceux qui renfermaient une chrysalide vivante et ceux qui renfermaient un parasite. J'ai soulevé bien des pierres, exploré bien des rochers en surplomb, sans y trouver jamais aucun cocon de cette Zygène.

Une fois cependant, une fois entre mille, j'ai découvert sous un rocher un cocon de Zygène, de *Z. transalpina* Esp., pour qui, du reste, la situation était aussi exceptionnelle qu'elle aurait pu l'être pour *Z. occitanica*. Et cette exception, en relation, sans doute, avec des circonstances locales et momentanées, ne portait même pas sur un individu parasité : la chrysalide a donné un imago complètement indemne.

Il n'est donc pas exact de dire que la présence d'un parasite transforme le comportement de *Zygæna occitanica* et l'entraîne vers un habitat différent de son habitat normal. Sans doute, une chenille qui nourrit une larve de Diptère ou d'Hyménoptère n'est pas dans le même état physiologique qu'une chenille saine, et l'on pourrait en déduire la possibilité d'une variation de comportement. Or, les observations multipliées que j'ai pu faire à ce sujet avec diverses larves m'ont constamment montré que le comportement normal ne subissait aucun changement appréciable. Tant que le parasite vit aux dépens du tissu adipeux de son hôte, celui-ci se nourrit et s'accroît, sans que rien trahisse la présence de la larve qui le ronge ; mais au moment où ses organes commencent à être atteints, l'allure de la chenille se modifie et traduit un état physiologique nouveau. Cet état physiologique, cependant, fait encore partie du comportement normal : c'est l'état des chenilles en instance de mue ou aux approches de la nymphose. Durant cette période, on le sait, les chenilles restent actives, mais elles ne mangent plus. Les unes vont et viennent sur leur plante nourricière, les autres l'abandonnent et circulent dans des directions diverses.

Tel est le cas de *Zygæna occitanica* : saine ou parasitée, cette chenille ne fait presque jamais son cocon sur sa plante nourricière, de sorte qu'on la trouve un peu partout et qu'elle se fixe

finalement sur une plante quelconque, sauf sur *Dorycnium suffruticosum*. La présence d'un parasite hôte peut-être parfois la venue de cet état physiologique de la chenille, qui cesse alors de manger plutôt qu'elle ne le ferait normalement et construit son cocon d'une manière précoce, mais la présence de ce parasite ne détermine pas un état physiologique inaccoutumé dans l'espèce considérée. La conclusion vaut pour *Zygæna occitanica* comme pour un grand nombre d'autres larves, et elle vaut, quel que soit le parasite dont il s'agisse. En effet, parmi les cocons que j'ai recueillis en situation normale, un grand nombre renfermaient un parasite et ne renfermaient pas tous le même. Jusqu'à ce jour, j'ai obtenu l'éclosion de trois Diptères : *Tricholyga major* B. B., *Compsilura concinnata* MEIG., *Blepharomyia pagana* MEIG., le même cocon renfermant parfois deux ou trois pupes de la même espèce ou d'espèces différentes ⁽¹⁾, et de trois Hyménoptères, *Atrometus insignis* FÖRST, *Monodontomerus dentipes* WALK et *Spilocryptus* sp. ⁽²⁾. La plupart de ces parasites sortent de l'hôte une fois le cocon terminé et avant que la nymphose ait eu lieu : la chenille est donc déjà très atteinte au moment même où elle tisse. Rien, cependant, n'est changé dans la façon dont elle effectue son travail, ni dans la situation, ni dans la forme, ni dans la coloration du cocon.

Tout un ensemble de données nous conduit donc à affirmer que le parasitisme ne produit pas, chez les chenilles du moins, des variations du comportement ; il détermine simplement un état comparable à celui que les chenilles acquièrent au moment des mues ou de la nymphose. Celle-ci s'effectue, ou se prépare, dans les conditions mêmes où elle s'effectuerait normalement et jamais on n'assiste à ce phénomène paradoxal d'une variation qui aurait pour effet de placer le parasite dans des conditions plus favorables que la chrysalide elle-même.

Les observations relatives aux Zygènes sont, à cet égard, particulièrement démonstratives ; elles corroborent les observations analogues faites avec d'autres espèces.

(1) J'ai obtenu, une fois, deux *B. pagana* et une *C. concinnata*.

(2) *Zyg. occitanica* est, en outre, fréquemment atteint par *Botrytis bassiana*.

ESSAI SUR

LA VIE ET LA MORT DES ESPÈCES

SOMMAIRE

I. LE PROBLÈME FONDAMENTAL.

Les influences cosmiques et l'interaction des organismes. Le système anthropomorphique des « moyens de défense » : l'exploitation d'un truisme. Le vrai fondement de la question ; l'organisme et ses conditions d'existence ; le régime alimentaire (géophages, phytophages, zoophages) et la complexité des conditions. Vue d'ensemble du phénomène ; importance des parasites.

II. LES AFFINITÉS ET LA SPÉCIFICITÉ.

L'entraînement actif vers les substances nutritives. Les organismes paraissent faire un choix ; nature de l'affinité ; rôle du sens de la vue ; nécessité des sensations olfactives, gustatives et autres : affinité et substances nocives.

La dispersion passive. La rencontre des conditions favorables ; Bactéries et Protozoaires ; les plantes ; les « défenses » de l'organisme.

III. LA DENSITÉ ET LA QUANTITÉ DES INDIVIDUS.

Définitions. Densité, quantité, affinités : les places vides.

La densité ; l'attraction par la masse ; influence du groupement sur la venue et l'extension des agresseurs ; la multiplication d'une espèce et la genèse des épidémies ; cultures intensives et grandes cultures.

La quantité ; la multiplication des Champignons entomophytes et faits analogues ; quantité individuelle et quantité spécifique ; le Cirse lancéolé, la Stéhéline.

Rôle du polyphagisme des agresseurs.

IV. COMPÉTITION ET ASSOCIATION.

Hyperprédation et hyperparasitisme. Accumulation des organismes dans un espace limité ; genèse du parasitisme, expériences de MOLLIARD ; observations et expériences de FERTON, BORDAGE, RABAUD.

Les Associations ; les insectes de l'Orme ; Champignons et Bactéries.

V. LA DISPERSION DIFFÉRENTIELLE ; la disjonction des aires et le jeu des affinités.

Les différences locales ; les Stéhélines et les Charançons parasites ; *Cacæcia costana* et les vignobles immergés ; dispersion verticale de *Zygæna occitanica* ; dispersion différentielle des Phanérogames parasites et de leurs hôtes ; faits analogues ; importance des différences locales.

Différences entre les aires générales de dispersion ; Moustiques, fièvre jaune et paludisme ; plantes et insectes phytophages.

Variations des aires de dispersion ; moyens d'extension des aires ; disjonction des agresseurs et des victimes : *Icerya purchasi* et *Novius cardinalis* ; faits analogues ou différents ; zones de protection ; apparition d'agresseurs nouveaux ; hypothèse de COPE ; variation des aires et parasites internes.

VI. VARIATIONS MÉTÉOROLOGIQUES, ÉDAPHIQUES ET AUTRES.

Discordances et coïncidences saisonnières ; floraison prolongée des Cirses ; larves et pupes tardives de Cécidomyies,

Variations hygrométriques ; variations quantitatives des Cryptogames ; animaux hygrophiles et xérophiles.

Variations thermiques ; réduction de l'aire de *Planaria alpina* ; *Attacus cynthia* dans la région parisienne ; invasions et destruction d'*Euproctis chrysorrhæa* ; le froid et les organismes marins ; conditions de développement de l'Oïdium du Chêne ; variations de la faune et de la flore de l'Elbe.

Variations édaphiques ; effets du drainage ; disparition des forêts ; organismes à conditions de vie limitées.

VII. CONSÉQUENCES ET CONCLUSIONS.

Vue d'ensemble ; multiplication parallèle des agresseurs et des victimes. Le prétendu équilibre des espèces ; proportion relative des espèces, ses variations ; disparition actuelle des espèces ; les variations de la proportion et l'interaction générale des organismes. — *Le rôle des « moyens de défense »* ; leur intervention occasionnelle, son importance véritable ; valeur relative des dispositions morphologiques et des manifestations physiologiques ; inefficacité de la sélection darwinienne ; la persistance du plus apte et les aptitudes momentanées ; les affinités et leur genèse ; les affinités et les conditions qui règlent la fréquence des rencontres.

LE PROBLÈME FONDAMENTAL

Le problème de la persistance et de la disparition des espèces préoccupe depuis longtemps naturalistes et philosophes. Sans doute, les constatations géologiques, aussi bien que l'observation des phénomènes actuels, montrent que des influences cosmiques diverses plus ou moins intenses sont et ont été nuisibles ou favorables à la vie de certaines espèces. Ces influences jouent un rôle indéniable et incontesté. Mais le mécanisme de leur action n'apparaît pas toujours clairement. Quand elles interviennent, et hors les cas de violence destructrice exceptionnelle, elles ne produisent guère d'effets directs et immédiats sur un organisme déterminé ; elles modifient bien plutôt les conditions générales de la vie qui, à leur tour, règlent l'interaction de tous les organismes. Or, précisément, de cette interaction dépend, d'une façon constante et en dernière analyse, la vie et la mort des espèces, de sorte que le problème se ramène, en définitive, à rechercher comment, influant les uns sur les autres, les organismes empêchent mutuellement leur persistance et leur multiplication ou, au contraire les facilitent.

La solution du problème parut un moment trouvée, lorsque la sélection naturelle, comprise dans le sens de DARWIN et de WALLACE, vint donner l'illusion de la réalité. Une conception anthropomorphique des phénomènes biologiques en découlait, en effet : la sélection impliquait une « lutte pour l'existence », une bataille incessante et nécessaire avec toutes ses conséquences. Il était cependant aisé de constater que ces conséquences n'allaient pas jusqu'où elles pourraient aller. Bien que, chaque jour nombre d'organismes servent de nourriture à d'autres organismes, les disparitions quotidiennes n'affectent que des vies individuelles, sans aboutir souvent à l'extermination d'espèces. Dès lors, cette question se posait : par quels moyens s'échappe de la mêlée un nombre d'individus suffisant à perpétuer l'espèce ?

Pour répondre à la question, l'Homme ne pouvait songer dès

l'abord qu'aux moyens dont il dispose lui-même pour triompher dans les conflits où il est personnellement engagé. Parce qu'il reconnaissait à ces moyens quelque efficacité, quand il les met en œuvre contre ses semblables ou pour sa défense, l'Homme crut qu'ils devaient remplir un office analogue, et de la même manière, pour tous les organismes. Ce point de vue conduisit fatalement à ne voir dans la sélection naturelle que l'ensemble des procédés par lesquels seules sont fixées et se développent les variations qui donnent à une espèce le moyen le meilleur pour échapper à ses ennemis de tous ordres ⁽¹⁾.

La théorie du Mimétisme prit ainsi naissance. BATES et WALLACE, en jetant les premiers fondements, faisaient naître du même coup tout le système des « moyens de défense », vaste construction inspirée par une idée morphologique étroitement limitée aux possibilités humaines. Le système a longtemps passé et passe encore pour l'expression de la réalité. Né de la morphologie, il a gagné de proche en proche la physiologie, envahissant tous les domaines, se pliant à tous les usages. Sous sa forme la plus stricte, le système s'exprime en disant que tout organisme posséderait une disposition anatomique ou, subsidiairement, une propriété physiologique protectrice et que cet organisme ne survivrait que si la protection arrêtaient les ennemis qui l'attaquent et le mangent. Sous sa forme générale, le système signifie que l'organisme est un agrégat de parties et de fonctions qui ont toutes pour effet, sinon pour but, de le défendre contre ce qui l'entoure ; il ne vit et ne se maintient que grâce à cette puissante organisation défensive.

Cependant, l'examen critique, fondé sur l'observation ou la recherche expérimentale, a suscité, chez plusieurs naturalistes, des doutes sérieux, quant à la valeur du système et à la signification des prétendus moyens de défense ou de protection.

S. JUDD ⁽²⁾, PRITCHETT ⁽³⁾, C. PICADO ⁽⁴⁾, PUNNETT ⁽⁵⁾, MAC ATEE ⁽⁶⁾,

⁽¹⁾ Cf. Ch. DARWIN. *Origine des espèces*, p. 93. Trad. française de Barbier. Paris, 1882.

⁽²⁾ Sylvester D. JUDD. The efficiency of some protective adaptations in securing Insects from Birds. *The American Naturalist*, t. 33, 1899.

⁽³⁾ Annie H. PRITCHETT. Some experiences in feeding lizards with protectively colored Insects. *Biol. Bull.*, t. 5.

⁽⁴⁾ C. PICADO. Documents sur le Mimétisme recueillis à Costa-Rica. *Bul. Sci France-Belgique*, t. 44, 1910.

⁽⁵⁾ PUNNETT. Mimicry in Ceylan... etc. *Spolia Zeylanica*, t. 7, 1910.

⁽⁶⁾ Mc ATEE. The experimental Method of Testing the Efficiency of Warning

H. GADOW ⁽¹⁾, entre autres, ont porté à la théorie des coups extrêmement sérieux. De mon côté, je me suis efforcé, à diverses reprises, de montrer l'inefficacité de certains « moyens de défense », qu'il s'agisse de mimétisme, d'homochromie, d'habitats spéciaux dans une feuille, une tige ou une galle, de phénomènes réflexes, tels que le dégorgeement des Acridiens ou la soi-disant « simulation de la mort » ⁽²⁾.

De l'ensemble de ces travaux, il ressort que l'interprétation des faits dans un sens favorable à la théorie découle de l'incapacité où se trouvent nombre d'observateurs de se dégager de l'anthropomorphisme le plus strict, comme si l'homme, centre du monde, avait fait le monde à son image et pour son usage. Or, quelle que soit la nature des rapports qui unissent les organismes, ils diffèrent les uns des autres, et suffisamment pour que chacun d'eux soit contraint d'apprécier le monde extérieur sous un angle qui lui est propre, ne correspondant en aucune manière à celui du voisin. Le système des « moyens de défense » dérive donc d'une conception unilatérale et fort étroite, qui se ramène, au fond, à l'exploitation d'un truisme.

Dire, en effet, que telle manière d'être, morphologique ou physiologique, réalise un « avantage », une « défense » capable de mettre un organisme à l'abri des agresseurs, revient à exprimer cette évidence que tous les organismes, n'ayant pas la même constitution, n'ont pas et ne peuvent avoir le même régime alimentaire, que ce qui fait pour l'un une excellente nourriture en fait une mauvaise pour l'autre. Pour s'en convaincre, il suffit de relever deux ou trois faits caractéristiques, choisis entre mille. Si les Chenilles tordeuses, enfermées dans une feuille, passent inaperçues de certains prédateurs, les

and crypting coloration in Protecting animal from their Enemies. *P. Acad. Philad.* 1912.

⁽¹⁾ Hans GADOW. Isotely and Coralsnakes. *Zool. Jahrb.*, t. 31, 1911.

⁽²⁾ Etienne RABAUD. a) Qu'est-ce que le Mimétisme ? *Revue du mois*, 1912.

b) Parasitisme et homochromie. *Archives de Zool. gén. et exp.* (N. et R.), 1912.

c) Inefficacité d'un moyen de protection. *Feuille des Jeunes naturalistes*, 1912.

d) Contribution à l'Étude psychologique du Mimétisme. *Feuille des Jeunes naturalistes*, 1911.

e) Un cas de ressemblance mimétique sans valeur protectrice. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1915.

f) Le phénomène de la simulation de la mort. *Bul. Soc. de Biol.*, 1916.

g) Le dégorgeement réflexe des Acridiens. *Bul. Soc. Zool. Fr.*, 1915.

Moineaux ⁽¹⁾ aussi bien que les Mammifères insectivores ⁽²⁾ les découvrent et les dévorent ; de même, les larves enfermées dans une galle sont la proie d'Oiseaux cécidophages ⁽³⁾ et de parasites nombreux ; CUÉNOT ⁽⁴⁾ a montré que si les Carabes ne mangent pas les Cantharides, les Grenouilles les mangent sans hésitation. Ces faits, et d'autres semblables déjà fort nombreux, que des recherches ultérieures augmenteront certainement encore, n'autorisent évidemment pas à dire que les feuilles enroulées, les galles, les produits de sécrétion sont une défense contre tel ou tel agresseur. Ils conduisent beaucoup plus naturellement à conclure que tous les animaux n'ont pas les mêmes « goûts », les mêmes affinités, que les victimes échappent aux agresseurs que rien n'attire vers elles, mais deviennent la proie de ceux qui ont un régime alimentaire différent. Si nous exprimons ce fait en employant le mot de « défense », nous devons alors dire, — pour donner à la théorie des « moyens de défense » son développement complet et logique, — que les plantes sont *définies* contre les carnivores et ceux-ci contre les phytophages.

Je ne prétends pas, cependant, que toute disposition morphologique ou tout mode de fonctionnement soit incapable de jouer un rôle dans la persistance d'une espèce déterminée. Un organisme, en effet, ne vit et ne fait souche de descendants que si sa constitution est adaptée à l'ensemble des conditions du milieu et, suivant toute évidence, chacune des parties de cet organisme traduit cette adaptation. Mais c'est méconnaître le caractère de l'une quelconque de ces parties que de lui attribuer exclusivement le rôle d'assurer la survie et la multiplication de cet organisme. Ce rôle ne peut être qu'une conséquence accessoire, parmi toutes les autres, et non la signification essentielle, la raison d'être de ce fonctionnement ou de cette disposition.

Toutefois, une démonstration négative ne suffit pas. Si un

⁽¹⁾ Étienne RABAUD. Inefficacité d'un moyen de protection. *Feuille des Jeunes naturalistes*, t. 42, 1912.

⁽²⁾ L. CHOPARD. Inefficacité d'un moyen de protection chez les Tortricides. *Feuille des Jeunes naturalistes*, t. 42, 1912.

⁽³⁾ a) A. CHAPPELLIER. Inefficacité d'un moyen de protection. *Feuille des Jeunes naturalistes*, t. 42, 1912.

b) J. COTTE. Un Oiseau cécidophage, la Mésange bleue. *Feuille des Jeunes naturalistes*, t. 43, 1913.

⁽⁴⁾ L. CUÉNOT. Sur la saignée réflexe et les moyens de défense de quelques Insectes. *Archives de Zool. exp. et gén.*, 1896.

travail de déblayage était avant tout nécessaire, et s'il convient de ne point en négliger la continuation, il importe davantage de résoudre le problème lui-même, c'est-à-dire de dresser le tableau d'ensemble des conditions de la vie et de la mort des espèces. Certes, bien des données nous manquent encore ; mais peut-être sommes-nous dès maintenant en mesure de grouper quelques indications générales qui, plaçant la question sur son vrai terrain, auront tout au moins pour effet d'orienter les recherches dans la bonne direction.

*
* *

D'abord et avant tout, nous devons envisager la question largement et de haut, au lieu de borner notre horizon aux effets d'une lutte supposée entre des individus soi-disant munis de moyens d'attaque, de défense ou de protection. Nous devons examiner l'organisme non seulement en lui-même, mais aussi dans ses rapports avec tout ce qui l'entoure. Trop aisément, les observateurs font abstraction des conditions de vie ; satisfaits de constater, d'une manière un peu vague, que l'organisme est adapté, ils négligent les particularités essentielles du milieu et portent leur attention sur un point spécial de ce milieu ; ils n'ont de regards que pour d'autres organismes, dont ils parlent sans précision, qui seraient les « ennemis » du premier. Avec obstination, ils recherchent comment un être vivant parvient à éviter ses « ennemis ».

Ainsi rétrécie, la recherche ne saurait aboutir à un résultat positif. Le problème fondamental de la vie et de la mort des espèces est certainement tout autre. Quel est-il ?

Un organisme quelconque, une collection d'organismes, une espèce ne doit pas être envisagée isolément. Puisque cet organisme vit et se reproduit, c'est qu'il est adapté à toute une série de conditions, c'est qu'il fait partie d'un vaste ensemble où tout se tient si étroitement que la variation d'une seule partie retentit nécessairement sur les autres. L'adaptation est la nécessité inéluctable manifestant, pour une espèce qui persiste, que les causes de survie l'emportent sur les causes de mort. Dans les conditions habituelles de climat, de sol, de nourriture, d'organismes cohabitants, le nombre des individus d'une espèce adaptée qui dis-

paraissent reste toujours inférieur au nombre de ceux qui persistent et font souche. Mais il pourra suffire d'une modification légère pour que, l'ensemble des conditions changeant dans un sens ou dans un autre, les individus se multiplient avec excès ou diminuent jusqu'à disparaître entièrement.

Ce changement, quel qu'il soit, résultera-t-il d'une simple variation morphologique ou fonctionnelle assurant une meilleure « défense » ou affaiblissant au contraire la « protection » des individus ? Dans l'enchaînement complexe des influences qui entrent en jeu, tout ce qui est d'ordre climatérique, édaphique, hygrométrique, nutritif demeurera-t-il pour nous négligeable en regard d'une particularité de l'organisme ? Non certainement. Si les dispositions morphologiques et les activités fonctionnelles traduisent l'adaptation, si elles entrent, par suite, dans l'ensemble des conditions de vie, elles n'y entrent que pour une part et n'en sauraient en être la raison unique et exclusive. C'est donc l'ensemble qu'il faut envisager et analyser ; nous ne parviendrons à comprendre la signification des parties et leur importance relative, surtout nous ne saisirons le phénomène dans son entier, tant dans ses manifestations habituelles que dans ses variations, qu'après avoir terminé l'analyse. A ce moment, une espèce étant donnée, nous ne demeurerons plus hypnotisés sur une carapace ou sur un système de coloration, nous évertuant à connaître le prédateur auquel s'opposerait cette carapace ou ce système de coloration, mais nous comprendrons que de tels moyens ne sauraient arrêter ce prédateur, s'il existe, et parce qu'il existe. Bien des individus sans doute deviennent sa proie : il n'est, malgré tout, qu'un incident dans l'ensemble des conditions de vie de l'espèce considérée, puisque cette espèce persiste et se multiplie.

Nous en arrivons ainsi à accorder toute son importance à ce fait que l'adaptation comprend le régime alimentaire qui, pour les plantes, se trouve dans le sol et, pour les animaux, dans les plantes ou d'autres animaux. Du même coup, nous touchons à un phénomène extrêmement banal d'apparence, dont chacun peut, à son gré, suivre les manifestations quotidiennes. Banal, le phénomène l'est, si, nous contentant d'un examen superficiel, nous nous arrêtons à ses grandes lignes que voici : les organismes vivent aux dépens les uns des autres et puisent,

en dernière analyse, leurs matériaux nutritifs dans le sol. D'une manière schématique, on peut dire, en effet, que les zoophages mangent les phytophages qui se repaissent de végétaux, ceux-ci tirant de la terre les éléments de leur nourriture. Mais, en réduisant ainsi le phénomène à cette forme simple, comme on le fait à l'ordinaire, on le rend entièrement méconnaissable, non pas simplement parce qu'un zoophage, surtout un parasite, s'attaque aussi bien à un autre zoophage — ce qui ne modifie pas l'essence du phénomène —, mais parce qu'on supprime toute possibilité de comprendre qu'il est le phénomène fondamental de la vie et de la mort des espèces. Son apparente simplicité cache, en effet, une extrême complexité, car il est la résultante de toute une série de conditions qui diffèrent ou varient dans des sens divers, et dont les différences comme les variations se traduisent par des modalités nombreuses.

Les conditions qui entrent ainsi en jeu ne sont pas inconnues, quelques-unes d'entre elles, du moins ; mais leurs relations sont assez constamment méconnues, voire ignorées, au point que chacune d'elles passe pour un phénomène autonome, indépendant de tous les autres. Pour peu qu'on y regarde, cependant, l'enchaînement des conditions se présente de lui-même. Un zoophage ne fait sa proie d'un phytophage, ou celui-ci d'un végétal, que s'il le rencontre ; et la rencontre, loin d'être un fait nécessaire, dépend de circonstances nombreuses et variées. Parmi elles, l'attraction, l'affinité de l'agresseur pour la victime doit entrer en ligne de compte, car un zoophage ne se nourrit pas plus du premier animal qui passe, qu'un phytophage d'une plante quelconque. Si peu exclusif que soit un régime alimentaire, il ne comprend néanmoins que des végétaux ou des animaux déterminés ; ceux-ci à leur tour ne vivent et ne se développent que dans des conditions de climat, de sol, de régime également définies. De plus, quel que soit le jeu des affinités, l'attraction qu'un organisme exerce sur un autre ne se produit pas en toutes circonstances et tous les organismes, en outre, subissent l'influence du milieu. Soit qu'il y ait entre deux contrées voisines des différences depuis longtemps acquises, soit que, dans une même contrée, surviennent des changements durables ou passagers, périodiques ou irréguliers, les effets produits sur les êtres vivants sont variés. Ils sont aussi bien la diminution du nombre des individus d'une espèce que

leur augmentation ou leur disparition ; ils sont des modifications plus ou moins importantes dans la répartition des individus, des migrations lointaines ou des déplacements locaux, en somme, une redistribution constante. Par suite, à tout instant les organismes se trouvent dans des conditions qui diffèrent, à des degrés divers, de celles dans lesquelles ils se trouvaient auparavant. Ce sont, en fin de compte, des variations incessantes dans l'interaction générale des êtres, qui se traduisent par la fréquence ou la rareté des rencontres entre espèces qui vivent aux dépens les unes des autres.

Une espèce zoophage ne vivra donc que si toutes les conditions qui favorisent l'existence de ses victimes sont exactement réalisées ; l'espèce victime, par contre, ne persistera que si le jeu des conditions est assez élastique pour qu'un nombre suffisant d'individus échappe à l'agresseur et fasse souche de descendants. De sa reproduction, du reste, dépend à la fois sa persistance et celle de l'agresseur, car celui-ci périrait naturellement, s'il épuisait la source de sa nourriture. Que celle-ci soit un autre zoophage ou un phytophage, c'est à la plante qu'il faut aboutir en fin de compte. A son tour celle-ci ne persistera que si le phytophage ne la détruit pas en entier, destruction qui entraînerait du reste la mort du phytophage.

Lorsque la balance des suppressions et des persistances s'établit de telle sorte qu'à tout instant survive un certain nombre d'individus des espèces en présence, nous disons que ces espèces sont adaptées et, considérant seulement ce résultat, nous le constatons, comme s'il s'agissait d'un phénomène nécessaire, sans nous préoccuper de son déterminisme. C'est pourtant lui qu'il faudrait examiner ; nous verrions alors que, suivant les lieux ou suivant les moments, les conditions du phénomène présentent des différences qui se répercutent d'une manière ou d'une autre sur les relations des organismes entre eux. Ces différences sont parfois importantes, aussi bien que leur répercussion. Mais, trop souvent, le lien qui unit les événements nous échappe ; et il nous échappe, précisément parce que, ne songeant pas à y voir l'essentiel de la vie et de la mort des espèces, nous négligeons d'en tenir compte ; or, sa recherche nous conduirait justement à comprendre le phénomène dans son ensemble.

Ainsi, les êtres vivent indissolublement liés à un complexe de conditions perpétuellement changeantes. Ce perpétuel changement échappe à l'observateur superficiel. Frappé par ce qui dure et non par ce qui cesse, il ne voit, dans son horizon, ni les espèces qui meurent, ni celles qui apparaissent ou se transforment. Sa connaissance du monde reste bornée au moment seul où il le regarde ; l'état qu'il constate à ce moment devient pour lui un « équilibre » ou une « harmonie » ; il le croirait, volontiers, nécessaire ou préétabli, et son imagination crée les rouages simples qui, suivant lui, le maintiennent en dépit des fluctuations : la machine qu'il vient ainsi de construire masque à ses yeux la réalité.

Or, c'est la réalité que je voudrais essayer de mettre en relief. Non pas que je prétende la montrer tout entière et dans sa parfaite exactitude ; je désire simplement, grâce aux documents que j'ai groupés, tracer un cadre général où des recherches ultérieures feront entrer des données nouvelles entraînant des modifications. Quelques observations personnelles, faites au cours des années, ont orienté ma conception du phénomène ; autour d'elles sont venus se placer une série de faits connus, utilisés dans d'autres domaines ou à un point de vue tout autre. En les rattachant étroitement au problème général de la vie et de la mort des espèces, je crois en avoir dégagé la signification profonde, qui, pour n'être point passée inaperçue aux yeux de tous, n'a cependant pas été placée en complète évidence.

Avant tout il importe de donner au parasitisme toute l'importance qui lui revient. Si les auteurs lui accordent une mention, si les agriculteurs en font un usage efficace, son rôle dans l'interaction générale paraît néanmoins en partie méconnu, le prédatisme attirant surtout l'attention. Certes, l'action destructive des prédateurs n'est pas négligeable ; mais, pour quiconque a regardé dans la nature et s'applique à cultiver bêtes ou plantes, l'action destructive des parasites n'a pas une moindre importance. Du reste, la démarcation qui sépare parasitisme et prédatisme manque trop de précision pour qu'il soit possible d'opposer vraiment l'un à l'autre. En fait, mieux vaut les envisager constamment ensemble et les désigner par le vocable unique d' « agresseur » : au même titre, mais avec des modalités très

diverses, ils interviennent dans le phénomène que nous tentons présentement d'analyser.

II

LES AFFINITÉS ET LA SPÉCIFICITÉ

Ce phénomène réside essentiellement dans le fait de la rencontre de deux organismes, dont l'un vit aux dépens de l'autre, et notre recherche doit précisément avoir pour objectif les conditions qui facilitent la rencontre ou lui font obstacle.

Négligeant, pour le moment, les influences qui entraînent deux organismes déterminés dans une même région, constatons qu'ils y sont venus, et demandons-nous comment ils vont maintenant entrer en contact immédiat. L'entraînement peut être actif ou passif; les deux cas, d'ailleurs, ne diffèrent pas autant qu'il le semble au premier abord, car tous deux se ramènent au même processus général, dont la signification n'a pas été, jusqu'ici, complètement comprise.

L'entraînement actif

Qu'il y ait entraînement actif d'organismes les uns vers les autres, le fait ne soulève aucune contestation, lorsqu'il s'agit de l'attraction spéciale qui s'exerce entre individus de même espèce, mais de sexe différent. On admet généralement aussi que les animaux qui se nourrissent de substances à odeur forte, telle que la chair corrompue, sont attirés par cette odeur. L'évidence nous frappe, ici, parce que nous croyons en saisir le mécanisme. Mais, avons-nous bien le droit de raisonner anthropomorphiquement, et de supposer que quelques organismes seulement subissent une attraction de ce genre ? Parce que nous avons lieu de penser que l'odorat joue un rôle prépondérant dans quelques cas particuliers, est-ce un motif pour admettre, par préterition, que l'odorat — ou un sens équivalent — n'inter-

vient pas, lorsque nous ne percevons nous-mêmes aucune odeur et que la vue reste, sinon notre seul guide, du moins le plus important? Bien au contraire, un fait s'impose à notre observation : tout animal capable de déplacement actif est attiré par des substances déterminées dont il se nourrit, ou sur lesquelles il dépose sa progéniture. Ce fait, nous le constatons, non seulement parce que l'animal va vers ces substances, mais parce que tout se passe comme s'il en « choisissait » une entre plusieurs.

Du reste, la simple opposition entre les organismes qui mangent uniquement de la chair et ceux qui mangent uniquement des tissus végétaux marque, d'une manière globale, cette affinité entre un être vivant et les matières inertes ou organisées qui lui servent d'aliment. Il ne suffit pas, toutefois, d'une constatation globale, et le phénomène mérite d'être analysé avec quelque soin. Nous constatons alors, tant pour les zoophages que pour les phytophages, que le régime alimentaire ne comporte assez souvent qu'une variété limitée et, parfois même, se réduit exclusivement à une seule substance. Les Astéries, par exemple, ne mangent guère que des Mollusques acéphales ; le *Glochidium* de l'Anodonte se fixe sur les Poissons ; les larves des Bopyriens passent, suivant leur stade, des Copépodes aux Décapodes ; les *Miracidium* pénètrent dans divers Mollusques. — Chez nombre d'Insectes, la spécialisation du régime se montre avec toute sa netteté. La chenille de *Zygæna occitanica* VILL. ne mange que les feuilles de *Dorycnium suffruticosum* VILL., *Epilachna argus* FOURÉ, larve et imago, ne vit que sur *Bryonia dioïca* JACQ., et *Ep. chrysomelina* F. sur *Ecballium elaterium* RICH. C'est uniquement aux dépens des capitules du *Dipsacus sylvestris* MILL. que se nourrit *Olethreutes oblongana* Hw., et *Balaninus nucum* L. aux dépens des Noisettes. Parmi les Criocères, *Crioceris asparagi* L., n'a d'autre aliment que les cladodes de l'Asperge, *C. 12-punctata* L. les fruits de la même plante, *C. lilii* SCOP. les feuilles de Lys et *C. meridigera* L. celles du Muguet. Une spécialisation aussi étroite se rencontre encore chez bien des larves ou imagos tels que diverses Cassides, des Charançons, etc. A vrai dire, il n'existe pas d'animal vraiment polyphage, et quelle que soit la diversité des substances qu'il mange, la liste en est toujours relativement restreinte.

Du reste, là n'est pas l'essentiel. Ce qui caractérise l'affinité

toute spéciale d'un organisme pour une substance nutritive, c'est que cette substance ne constitue pas, pour cet organisme, l'aliment unique et nécessaire. Si, par exemple, *Zygæna occitanica* mange exclusivement les feuilles de *Dorycnium suffruticosum*, les feuilles d'autres Légumineuses lui fourniraient cependant une nourriture très suffisante. On élève fort bien cette chenille avec des feuilles de *Medicago sativa* L., d'*Onobrychis sativa* LAM., de *Lotus corniculatus* L. Ces plantes poussent où pousse *D. suffruticosum*, les pieds des uns s'entremêlent souvent avec les pieds des autres, de sorte qu'aucun obstacle matériel ne s'oppose, soit à ce que les femelles de Zygènes pondent sur l'une quelconque de ces plantes, soit que la chenille quitte l'une et aille sur l'autre. Si donc larve et imago demeurent strictement sur *D. suffruticosum*, c'est en raison d'une attraction qui les entraîne vers lui et les y retient, contrebalançant l'attraction qui pourrait les entraîner vers d'autres plantes. *Olethreutes oblongana* donne lieu à une observation semblable. La chenille vit dans le réceptacle des capitules de *Dipsacus sylvestris*, mais on l'élève cependant fort bien avec les fleurs ou les feuilles des Scabieuses qui croissent en abondance dans les lieux mêmes où croissent les *Dipsacus*.

Le phénomène d'attraction se présente sous un aspect également très saisissant, lorsqu'on suit le comportement de certaines espèces, dont les larves, moins spécialisées que les précédentes, mangent les feuilles de plusieurs plantes. On les rencontre tantôt sur l'une, tantôt sur l'autre, mais elles ne subissent pas cependant, dans tous les cas, une attraction de même valeur. Si, en effet, les femelles de ces espèces se trouvent, au même instant, en présence de plusieurs de ces plantes, que font-elles ? pondent-elles sur la première venue ? vont-elles, au contraire, sur l'une plutôt que sur l'autre ? Voici des faits précis. Les femelles d'un Microlépidoptère, *Myelois cribrella* HB. ⁽¹⁾ pondent sur diverses Carduacées, (*Cirsium lanceolatum* Scop., *C. eriophorum* Scop., *Carduus hamulosus* L. etc.). Toutefois, elles ne pondent pas indifféremment sur l'une ou sur l'autre ; elles ne pondent sur certaines d'entre elles que si celles-ci existent seules dans une région. Mais lorsque *C. lanceolatum* et *C. eriophorum* poussent côte à côte,

⁽¹⁾ Etienne RABAUD. Ethologie et comportement de diverses larves endophytes ; *Myelois cribrella* et quelques autres chenilles des capitules de Carduacées. *Bul. Sci. France-Belgique*, t. XLVIII, 1914.

les chenilles de *M. cribrella* se trouvent exclusivement sur le dernier ; lorsque *C. lanceolatum* et *C. hamulosus* coïncident dans une même zone, la chenille se trouve sur le premier. L'affinité va ainsi décroissant d'un Cirse à l'autre et de ceux-ci au Chardon. — J'ai pu constater des différences de même ordre entre divers Cistes relativement à *Apion cyanescens* GYLL. Quand *Cistus salviæfolius* L. et *C. albidus* L. existent ensemble, ce dernier porte un grand nombre de galles de Charançon, tandis que le premier, sans en être entièrement dépourvu, en porte très peu. JACOB DE CORDEMOY ⁽¹⁾ a fait la même observation et il a constaté, en outre, l'absence de galles sur *C. monspeliensis* L. qui vit mélangé avec les deux autres Cistes. Tout en contestant l'immunité absolue de *C. salviæfolius* et de *C. monspeliensis*, GERBER ⁽²⁾ confirme la moindre fréquence des galles sur ce dernier. Le fait paraît donc acquis ; les différents Cistes n'exercent pas sur *Apion cyanescens* une attraction de même intensité.

Où gît la différence ? C'est ce que nous ne pouvons pas dire et qu'il serait, du reste, prématuré de rechercher, n'ayant aucun élément d'information. Sans doute, entre deux substrats n'existe pas toujours, et nécessairement, une différence assez marquée relativement à l'animal pour que celui-ci soit entraîné vers l'un plutôt que vers l'autre, et des contingences diverses le dirigent alors ; mais cela n'empêche par qu'une incontestable affinité entraîne un organisme vers une ou plusieurs substances à l'exclusion de toutes les autres. Et dès lors, l'affinité, phénomène évident, d'observation courante, se présente à l'analyse comme réglant dans une large mesure, sinon d'une façon complète, le régime alimentaire des organismes vivants.

De quelle nature est cette « affinité » ? On l'appelle volontiers « instinct » ; mais le mot n'explique rien ; il laisse planer un certain air de mystère qui donnerait facilement à penser que l'organisme, conduit vers une fin prévue, est soumis à un régime alimentaire indispensable. Or, l'affinité ne répond pas à une nécessité véritable, je viens de le montrer par l'exemple de *Zygæna occitanica* et d'*Olethreutes oblongana*. Le régime ali-

⁽¹⁾ H. JACOB DE CORDEMOY. Sur trois Zoocécidies de la région méditerranéenne. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1902, p. 119.

⁽²⁾ C. GERBER. Habitat de l'*Apion cyanescens* GYLL. aux environs de Marseille. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1902, p. 208.

mentaire est plutôt l'effet que la cause de l'attraction qui s'exerce entre organismes.

Peut-être aurions-nous quelques données sur sa nature, si nous savions comment l'affinité s'exerce. S'exerce-t-elle par l'intermédiaire de la vue? La théorie du Mimétisme le suppose implicitement : l'animal ne capturerait sa victime que dans la mesure où il la verrait ; la victime aurait donc avantage à passer inaperçue. Admettons que la vue joue ce rôle essentiel. Elle ne le jouera, cependant, que si elle évoque une série de sensations associées, olfactives, gustatives et autres, renseignant l'organisme sur ce que cachent les apparences visuelles. Ces sensations associées existent-elles toutes formées dans la constitution héréditaire de l'organisme? Il semble bien qu'une telle association ne puisse se former que secondairement et résulte toujours d'une série d'expériences individuelles. Nous n'avons aucune preuve que ces expériences individuelles soient passées dans la lignée, devenant ainsi des expériences spécifiques ; du reste, à l'immense majorité des êtres, le temps manque pour que cette expérience individuelle puisse se faire.

Ne constatons-nous pas, en outre, que l'affinité s'exerce sur des animaux aveugles ou doués, tout au plus, d'une vision imparfaite? Le *Glochidium* voit-il les Poissons? Le *Miracidium*, au moyen de sa tache pigmentaire, discerne-t-il les Mollusques? Les prédateurs aveugles ou vivant dans l'obscurité des cavernes ont-ils la vue pour guide? Enfin, peut-on raisonnablement supposer que la plupart des êtres distinguent vraiment les contours généraux, l'aspect caractéristique des substances qui forment leur nourriture? Les faits connus inclinent à dire non ; ils tendent bien plutôt à montrer que l'attraction s'exerce d'une manière élective, en dépit des similitudes morphologiques. Voici, par exemple, trois chenilles, *Strenia clathrata* L., *Tephрина murinaria* FAB., *Plusia gamma* L. ⁽¹⁾ qui se ressemblent extérieurement par la forme générale, le système de coloration et la taille ; la troisième, il est vrai, se distingue des deux premières par l'existence d'une paire de pattes membraneuses supplémentaire, mais les différences entre les deux autres sont assez peu marquées pour qu'il soit malaisé de les apprécier en dehors d'un examen com-

(1) Et. RABAUD. Parasitisme et homochromie.

paratif assez minutieux. Ces chenilles vivent constamment ensemble dans les champs de Luzerne et un seul coup de fauchoir les cueille toutes trois, en nombre presque égal ; elles se trouvent, par suite, en contact avec les mêmes agresseurs. Ceux-ci, cependant, ne se laissent point tromper par les ressemblances extérieures : deux Braconides attaquent *Plusia gamma* à l'exclusion des deux autres, et *Rhogas testaceus* compte pour moitié dans les *S. clathrata* parasitées, tandis qu'il est exceptionnel chez *P. gamma* ou *Tephрина murinaria*. Que penser alors ? l'œil de l'Insecte accentuerait-il les différences, discernerait-il sans peine des pattes membrancuses que d'autres discernent si mal ? Tout ce que nous savons sur la vision de l'Insecte ne s'accorde guère avec un pareil résultat, et nous sommes contraints d'admettre que d'autres sens le mènent.

La vue ne joue certainement pas le rôle prépondérant dans la très grande majorité des cas, et l'on s'étonne que tout un système biologique ait pu naître, se développer, s'implanter, qui accorde à la vision une importance primordiale dans la « recherche » de la nourriture. Sans doute, la vision prend part au phénomène, et l'on ne peut nier qu'elle ne soit, pour les Vertébrés, par exemple, un sens très utile. Mais, outre que, même pour eux, elle n'est pas tout, pour l'ensemble des autres animaux, la vision, quand elle existe, n'intervient qu'à titre secondaire. En aucune façon, elle ne constitue l'essence de l'affinité qui guide les animaux. D'autres excitations que les visuelles entrent sûrement en ligne de compte, olfactives, gustatives ou analogues, soit ensemble, soit séparément, les dernières surtout chez les animaux aquatiques. Peut-être aussi existe-t-il tel organe des sens spécial qui recueille des excitations extérieures entièrement inconnues de l'Homme.

Du reste, l'observation la plus élémentaire, portant sur les Vertébrés les plus voisins de l'homme, ne montre-t-elle pas que la subtilité des organes des sens varie, d'une espèce à l'autre, dans des limites considérables ? Et ne devons nous pas nécessairement conclure que tels animaux discernent une odeur ou un goût, là où d'autres n'éprouvent aucune impression appréciable et inversement ? Les uns et les autres sont donc entraînés vers les substances odorantes ou sapides pour eux, à la manière dont le chien de chasse est entraîné vers le gibier.

L'absence de données positives ne permet pas de préciser davantage la nature de « l'affinité ». Nous devons nous borner pour l'instant à savoir qu'elle existe, qu'elle ne dépend pas exclusivement ni essentiellement de la vue. L'important est de connaître ses effets principaux et de savoir qu'elle est le facteur fondamental dans le déplacement actif des organismes vers leur nourriture. Suivant toutes probabilités, d'ailleurs, si certaines substances attirent tels animaux, d'autres substances exercent sur eux une véritable répulsion, tandis que d'autres leur sont indifférentes, de sorte que le terme général d'*affinité* désigne finalement un phénomène complexe, résultant de tout un jeu d'attractions et de répulsions qui règlent, pour une grande part, l'interaction générale des êtres.

*
* *

Etablir l'existence de cette affinité ne suffit pas ; il faut encore examiner si l'organisme entraîné vers une substance, fut-elle un autre organisme, trouve nécessairement en elle des conditions favorables à son existence.

Que l'attraction eut cette conséquence obligatoire, on se l'expliquerait fort bien, si l'on admet que tous les organismes entraînés à vivre dans des conditions défavorables auraient rapidement disparu. Mais, en fait, rien ne prouve qu'une sélection rigoureuse se soit produite. Tout comme la lumière attire des animaux qui se brûlent à la flamme, des organismes en attirent d'autres, pour qui ils sont un aliment médiocre, ou même un véritable poison. On sait, par exemple, que l'affinité qui conduit certaines femelles à pondre sur une plante n'a pas toujours pour résultat de placer les larves dans les meilleures conditions alimentaires. J'ai expérimentalement constaté que si la femelle de *Myelois cribrella* dépose, le plus souvent, ses œufs sur *Cirsium lanceolatum* ou *C. eriophorum*, la larve, placée entre l'un quelconque de ces capitules et un capitule de *C. acaule* ALL. ou de *Lappa minor* L. va directement vers l'un des deux derniers ; *L. minor*, surtout, l'attire fortement et la nourrit fort bien ⁽¹⁾. F. PICARD a fait une constatation analogue, à propos

(1) E. RABAUD. *Op. cit.*, p. 108.

de la Teigne des Pommes de terre⁽¹⁾. Ce n'est pas tout ; d'autres faits prouvent que les animaux ne reculent pas nécessairement devant des substances dangereuses pour eux. DARWIN rapporte que les Porcs blancs de Virginie mangent les feuilles d'une Amaryllidée, *Lachnantes tinctoria* ELLIOT, qui occasionne la chute des sabots. *Polygonum fagopyrum* L. serait également toxique pour les mêmes Porcs. En Sicile, les Moutons blancs mangent *Hypericum crispum* L. qui est, pour eux, violemment toxique ; de même, *Æthusa cynapium* L. ne repousse pas les chevaux, bien qu'elle soit, pour eux, très purgative et leur occasionne des crevasses, voire des ulcères, sur le nez et les lèvres. Des observations récentes montrent, enfin, que des parasites pondent parfois sur des hôtes impropres au développement des larves ; tel est le cas de deux Tachinaires américaines, *Tachina mella* WALK. et *Parexorista chelonix* ROND.⁽³⁾, qui pondent, l'une sur les chenilles de *Lymantria dispar* L. et l'autre sur celles d'*Euproctis chrysorrhœa* L.

Ces faits donnent toute sa valeur au phénomène de l'affinité : l'attraction qui s'exerce entre organismes ne dépend en aucune manière de ses conséquences, et celles-ci sont nuisibles aussi bien que favorables. On n'envisage d'ordinaire que ces dernières, car les morts ne comptent plus, les adaptés seuls retiennent l'attention. Mais, à tout instant, les conditions dans lesquelles ceux-ci vivent risquent de subir un changement tel qu'eux-mêmes varient, ou que la substance qui les attirait avec le plus de force disparaisse. Leurs affinités seront, dès lors, modifiées et ils pourront, par suite, se trouver attirés par une substance toxique pour eux.

Ainsi, la toxicité n'existe pas en soi et ne doit pas être confondue avec un « moyen de défense » qui, du même coup, éloignerait l'agresseur et sauverait la victime. Les plantes qui nuisent aux Porcs ou aux Moutons blancs restent sans effet sur les Porcs ou les Moutons noirs, et les premiers les mangent aussi bien que les

(1) F. PICARD. La Teigne des Pommes de terre. *Annales du service des Epiphyties*, t. I, 1913

(2) CH. DARWIN. *De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication* Trad. Moulinié, 1868, t. II, pp. 240 et 359.

(3) L. O. HOWARD and W.-F. FISKE. The importation into the United States of the parasites of the Gipsy-Moth and the Brown-tail Moth. *U. S. Depart. of Agricult. Bureau of entomology Bull. 91*, 1911.

seconds. Limaçons, Moutons, Chèvres, Lapins broutent impunément les feuilles de Belladone toxiques pour l'Homme et le Chien ; Moutons, Lièvres, Lapins, l'Homme lui-même recherchent le Persil qui tue les petits Oiseaux. Des larves, telles que celle d'une Tachinaire, *Erynnia nitida* Rond., se développent dans la Galérucele de l'Orme qui contient une substance toxique pour d'autres Insectes ou pour le Lézard ⁽¹⁾. Les expériences de Marcel MIRANDE, dans l'ordre botanique, appuient nettement dans le même sens ⁽²⁾. La Cuscute végète le mieux du monde sur *Atropa belladonna* L., sur diverses *Nicotiana*, sur de nombreux *Datura*, les suçoirs plongeant entièrement dans le sein des tissus imprégnés des substances « toxiques » ; par contre, elle ne végète pas sur la Bryone, dont l'alcaloïde est toxique pour elle, mais ne l'est pas pour *Epilachna argus*. Et peut-être, dans le même ordre d'idée, convient-il de retenir les phénomènes anaphylactiques qui transforment, pour un même individu, une même substance inoffensive ou favorable, en un toxique parfois violent.

La « toxicité » n'entre donc pas en compte dans l'« affinité » et celle-ci, par suite, ne correspond pas forcément à la *spécificité*, en ce sens que l'attraction exercée sur un organisme ne le place pas à coup sûr dans des conditions favorables à son existence. Néanmoins, et quelle qu'en soit la raison, affinité et spécificité, spécificité relative du moins, coïncident dans un très grand nombre de cas.

La dispersion passive

Tous les organismes, cependant, ne se déplacent pas activement. Nombre d'entre eux, les graines, les spores, les Bactéries, les Sporozoaires, n'arrivent au contact des substances nutritives que par des procédés indirects, soit que le vent ou les courants, soit qu'un organisme à déplacement actif les transporte. Ainsi entraînés, tout en restant eux-mêmes passifs, comment trouveront-ils les conditions suffisantes pour leur vie ou leur dévelop-

⁽¹⁾ W.-R. THOMPSON. Les conditions de la résistance des Insectes parasites internes dans l'organisme de leurs hôtes. *C. R. Soc. biol.*, 1914.

⁽²⁾ Marcel MIRANDE. Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacées. *Bul. sc. France-Belgique*, t. XXXIV, 1901. p. 104.

pement? Nulle affinité ne guide évidemment ces organismes ; leur dispersion s'effectue au hasard et comporte un déchet considérable d'individus, car ceux-là seuls vivent et se multiplient qui tombent sur un milieu convenable. Le déchet sera d'autant plus considérable que la variété du régime alimentaire compensera moins l'absence d'attraction.

Souvent, en effet, le régime est lié à des conditions de milieu assez étroites. Ainsi la Bactéridie charbonneuse ne peut vivre chez les Vertébrés dont la température moyenne n'atteint pas 36° ou dépassé 39°. Le Sporozoaire du paludisme, celui de la maladie du sommeil, le microbe de la fièvre jaune manifestent également une spécialisation assez étroite, quoique d'une nature différente. Si tous trois se développent chez l'Homme, chacun d'eux, cependant, ne rencontre les conditions vraiment favorables à sa dispersion que dans un hôte intermédiaire déterminé. Il est, à cet égard, très significatif que *Glossina palpalis* R. DESV., *Anopheles maculipennis* MEIG., *Stegomyia fasciata* F. constituent respectivement un excellent milieu pour un seul de ces Sporozoaires à l'exclusion des deux autres. Certainement, un *Stegomyia* ou un *Anopheles* pique parfois un Homme porteur de *Trypanosoma gambiense* DUTTON, ou bien un *Glossina* ou un *Anopheles* pique un Homme infecté par la Fièvre jaune, qu'arrive-t-il alors ? Sans doute, le *Trypanosoma* se reproduit dans l'intestin des Moustiques, mais, comme l'a montré Em. ROUBAUD, l'envahissement direct de la trompe, phénomène spécifique condition de l'infestation humaine, a lieu seulement chez la Mouche tsé-tsé (1). De même, il est prouvé que les Anophèles ne convoyent pas le microbe de la Fièvre jaune, bien qu'ils existent dans les régions où ce microbe pullule (2). Aucun fait n'illustre avec autant de netteté que ceux-là la question de la spécificité, de terrain favorable ou défavorable au développement : les Trypanosomes absorbés par *Stegomyia* ou *Anopheles* ne supportent pas mieux ce milieu que *Hæmamoeba* ne supporte le milieu constitué par *Stegomyia* ou *Glossina*.

Les plantes, du reste, se comportent d'une manière exacte-

(1) Emile ROUBAUD. La « *Glossina palpalis* » R. DESV., sa biologie, son rôle dans l'étiologie des Trypanosomiasés. *Rapport de la mission d'Etudes de la maladie du Sommeil au Congo français*, 1909 et *Th. de la Fac. des Sc. de Paris*.

(2) E. MARCBOUX. La fièvre jaune, *Revue scientifique*, t. IX, 1908.

ment comparable. Dispersées par des procédés variés, les graines tombent au hasard, elles germent ou ne germent pas suivant la nature du sol sur lequel elles tombent. Le calcium nuit à certaines d'entre elles, il imprègne leur sarcode et le tue. A d'autres, au contraire, le calcium ne nuit pas, mais ne sert pas non plus ; il est, pour elles, une substance neutre. Leurs graines, par suite, germeront, se développeront dans les terrains calcaires aussi bien que dans les terrains dépourvus de chaux, de sorte que les conditions du sol, l'aire de dispersion et les moyens de vivre de ces plantes se trouvent largement étendus, et n'apportent aucune gêne au jeu normal de leurs affinités.

Ainsi, la dispersion passive des organismes aboutit au même résultat que leur entraînement actif vers les substances diverses qui constituent leur régime alimentaire. Dans la dispersion passive, l'affinité n'intervient que secondairement ; aucune attraction ne conduit l'organisme vers son aliment, il tombe au hasard, ici ou là. La spécificité, néanmoins, entre en jeu de la même manière : suivant son point de chute l'organisme persiste ou disparaît. Et ce fait s'ajoute à tous les faits qui empêchent d'admettre l'action de la vue comme condition principale de vie ou de mort des espèces. L'entraînement mécanique qui porte sur un milieu ou sur un autre le Sporozoaire, la Bactérie, la graine, le parasite enkysté, les place dans des conditions favorables, déterminant parfois même une intensive multiplication, sans que la vue puisse être mise en question, sans que les organismes sur lesquels ils tombent ou dans lesquels ils pénètrent aient, pour se défendre, aucun moyen matériel vraiment efficace.

Sans doute, on fait état des « défenses de l'organisme », de l'attaque par les phagocytes, du pouvoir antitoxique, de la réaction fébrile. De ces moyens, les uns, tels que la fièvre, sont plus dangereux, tout au moins aussi dangereux pour l'hôte qui se « défend » que pour le parasite qui « attaque » ; les autres sont insuffisants ou simplement illusoires. Tout prouve, en particulier, que l'activité des leucocytes se déploie surtout au détriment des parasites morts, quels que soient d'ailleurs ces parasites. En dehors des faits de pathologie humaine, KEILIN a montré que la larve de *Pollenia rudis* FABR., qui habite et dévore un Ver de terre (*Allolobophora chlorotica* SAV.), ne subit l'action des

phagocytes de son hôte que si elle a été préalablement tuée (1). En outre, il ressort de ces recherches et de celles de P. MARCHAL (2) que la réaction mécanique qui détermine la formation d'un kyste autour de tout corps étranger ne suffit pas à enfermer définitivement ce corps étranger : les larves de *Trichacis remulus* WALK, Hyménoptère parasite des Cécidomyies, mangent le tissu qui s'organise autour d'elles, de même que les larves de *Pollenia rudis* rompent le kyste qui les enveloppe et continuent à dévorer le Ver.

En définitive, et d'une manière générale, la réalisation des conditions favorables à la persistance des espèces est affaire de chance ; chance pure pour les organismes à déplacement passif, chance mitigée par les attractions qui s'exercent entre organismes, pour les organismes à déplacement actif. Ces attractions, en effet, ne produisent pas leur action à toutes distances ; elles ne commencent à le faire que lorsque l'organisme intéressé arrive dans la zone d'influence de la substance attractive. A ce moment les affinités entrent en jeu et les agresseurs rencontrent alors le terrain spécifique indispensable à leur existence. L'affinité, — attraction et répulsion — intervient donc toujours, en dernière analyse, directement ou indirectement ; mais, si elle est la condition essentielle, elle ne suffit pas cependant à conduire l'organisme vers sa nourriture. D'autres conditions, nombreuses du reste, aident, gênent ou modifient la mise en œuvre de l'affinité.

III

LA DENSITÉ ET LA QUANTITÉ DES INDIVIDUS

Entre toutes ces conditions, la densité et la quantité relative des individus jouent un rôle important.

(1) D. KEILIN. Recherches sur les larves de Diptères cyclorhaphes. *Bul. sc. France-Belgique*, t. XLIX, 1915-16.

(2) MARCHAL. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Les Platygasters, *Archives de Zoologie exp. et gén.*, IV^e série, t. IV, 1906.

Définitions

Le terme de « densité » s'applique au mode de répartition des individus d'une espèce dans une région donnée. Ces individus peuvent être répartis par groupes d'importance variable, ou séparés les uns des autres et disséminés, ou répartis à la fois par groupes et par unités isolées. Au point de vue qui nous occupe, les deux premiers modes s'équivalent sensiblement, tandis que l'un et l'autre s'opposent au troisième.

La « quantité » exprime à la fois le nombre des individus d'une espèce et le nombre des espèces qui habitent une région. Quantité *individuelle* ou quantité *spécifique* sont naturellement indépendantes du mode de dispersion des individus et des espèces ; toutes deux désignent plus spécialement le nombre des agresseurs envisagé proportionnellement au nombre des individus d'une espèce victime.

Ni la densité ni la quantité n'ont de rapport nécessaire avec l'existence ou l'absence d'affinités entre espèces ; elles ne créent pas l'attraction ou la répulsion, elles en règlent simplement le jeu. Depuis longtemps, A. GIARD ⁽¹⁾ a remarqué que des espèces à très nombreux individus, *Melolontha vulgaris* F., *Mytilus edulis* L., *Arenicola piscatorum* LAM., *Asteracanthium rubens* L., *Crangon vulgaris* L., ont très peu de parasites, tandis que des formes moins répandues, *Tapes pullastra* MONTAGU, *Capitella capitata* FAB., *Amphiura squamata* DELLE CHI., *Pagurus bernhardus* L., en ont en abondance. La même remarque s'impose dans le domaine botanique où des plantes se multipliant avec surabondance, telles que *Calamintha officinalis* MOENCH., *Inula dysenterica* L., *Bellis perennis* L., paraissent aussi bien à l'abri des prédateurs que des parasites.

Une telle constatation appuie et précise les définitions qui précèdent, puisqu'elle met hors de doute le fait que ni le nombre, ni un certain mode de dispersion ne suffisent pour entraîner un organisme vers sa victime. Cependant, l'idée des « places nouvelles » des « stations inoccupées » émise par DARWIN ⁽²⁾, reprise et généralisée depuis par L. CUÉNOT ⁽³⁾ sous le nom de « places

⁽¹⁾ Alfred GIARD, *L'Isaria densa* (LINK) FRIES. Champignon parasite du Hanneton vulgaire. *Bul. sc. France-Belgique*, t. XXIV, 1893.

⁽²⁾ Ch. DARWIN, *Origine des espèces*. Traduction Barbier, 1882, p. 465.

⁽³⁾ L. CUÉNOT, *La Genèse des espèces animales*. Paris, 1911, p. 412.

vides », conduirait au contraire à penser que la multiplicité des individus, équivalant à un habitat à large surface, attirerait précisément des parasites, tandis que le petit nombre des individus, facilitant la concurrence vitale, les repousserait. En réalité, les influences qui dirigent l'interaction des organismes sont tout autres et nous aurons l'occasion de le constater encore. La densité et la quantité ne sont que des conditions secondes, dominées par le jeu des affinités.

Sous quelle forme et de quelle manière ces conditions interviennent-elles ? nous allons maintenant l'examiner.

La densité

L'attraction qu'exerce un organisme sur un autre se mesure évidemment à la distance qui les sépare et à la masse relative de l'organisme qui attire. La preuve, partielle tout au moins, en est donnée par divers faits d'observation courante. P. FAUVEL ⁽¹⁾ remarque que les Etoiles de mer arrivent de tous les environs quand les moulières prennent de l'extension. L'extension ne peut intervenir que par l'augmentation de la masse, qui agit à plus grande distance et par une plus grande surface. Une Moule isolée, voire un groupe de quelques Moules, ne mettraient certainement pas en branle les Astéries éloignées ; elles n'attireraient que les plus immédiatement proches.

Les individus isolés, même un groupe de quelques individus situés à grande distance de leurs semblables, ont donc de multiples chances d'échapper aux agresseurs ; en effet, les probabilités pour que ceux-ci, se déplaçant dans une vaste étendue, passent dans la zone d'influence de l'individu ou des groupes isolés seront évidemment très peu nombreuses. On peut prévoir, *a priori*, que l'individu ou le groupe resteront indemnes un très long temps. Ils le resteront un temps d'autant plus long que la quantité des agresseurs sera moindre. C'est ainsi que, depuis plusieurs années, j'observe attentivement une touffe de *Satureia montana* L., qui occupe une surface d'un mètre carré environ au pied d'un rocher des

(1) Pierre FAUVEL, Les variations de la faune marine. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 31, 1901.

Causses aveyronnais; cette touffe est la seule station de la plante connue à plusieurs dizaines de lieues à la ronde ⁽¹⁾. J'ai soigneusement recherché ses parasites ou ses prédateurs, sans jamais en trouver aucun. Sans doute, les phytophages qui mangent habituellement *S. montana* sont peu nombreux, tant en espèces qu'en individus, et cette quantité restreinte expliquerait que la touffe demeure depuis longtemps indemne; mais, à leur défaut, d'autres phytophages appartenant à des espèces répandues dans la région auraient pu profiter de cette place inoccupée. Or, elle reste indéfiniment inoccupée et le restera jusqu'au jour où des influences incidentes entraîneront dans son voisinage assez proche l'un ou l'autre des organismes qu'elle attire. En attendant *S. montana* croît et se développe, sans le concours d'aucun « moyen de défense », sous une forme quelconque.

Les probabilités de rencontre entre deux organismes se multiplient, lorsque, au lieu d'un seul groupe isolé au milieu d'une immense surface, plusieurs individus sont disséminés sur cette surface. Le phénomène devient alors significatif au point de vue de la vie et de la mort des espèces. En effet, si éloignés soient-ils les uns des autres, à quantité égale les individus constituent une masse attractive plus considérable que les individus concentrés en un seul bloc. Une large dispersion accroît nécessairement la zone d'influence et augmente, par suite, les probabilités de l'arrivée d'agresseurs dans la région.

Une fois ceux-ci installés dans la région, quelles seront les conditions nécessaires pour qu'un individu plutôt qu'un autre devienne leur victime? Ces conditions sont évidemment complexes. J'ai essayé de les démêler en examinant les pieds de *Cirsium lanceolatum* portant des chenilles du *Myelois cribrella*, dans une zone où la plante est généralement dispersée par pieds isolés. La répartition des chenilles m'a paru quelconque. Ni le voisinage, ni l'éloignement d'une rivière, ni l'abri formé par une haie ou un repli de terrain, ni l'action de l'éclairement ne paraissent en relation avec la présence ou l'absence du parasite. Certains pieds portaient deux et parfois plus de deux

(1) L'abbé H. COSTE l'auteur de la remarquable *Flore de France*, qui connaît à fond la flore de l'Aveyron, admettait l'absence de *Satureia montana* dans le département, au moment où je lui ai signalé la station dont je parle ici.

chenilles, tandis qu'un grand nombre d'autres en restaient constamment dépourvus. Les influences agissantes sont vraisemblablement légères et variables suivant les instants. Un courant d'air, un jet de lumière ou d'ombre, un rehaussement ou un abaissement très localisé de température, l'un de ces facteurs insaisissables pour les sens humains suffit, entraînant le Microlépidoptère ici ou là et le conduisant à portée d'un Cirse qui l'attire. Pour chaque Cirse, les chances d'éviter la ponte de *M. cribrella* sont sensiblement égales, elles se mesurent au nombre et à la diversité des changements de ces variables infiniment petites, parmi lesquelles n'entrent vraiment ni les épines de la plante, ni aucune des « défenses » que les naturalistes envisagent à l'ordinaire. Toutefois, si nous ne pouvons préciser, pour un individu déterminé, ses chances de persistance ou de destruction, nous pouvons néanmoins prévoir que le nombre des individus victimes augmentera ou diminuera en raison du nombre des agresseurs : nous y reviendrons tout à l'heure.

Il convient, auparavant, d'examiner le second mode de répartition des individus d'une espèce et son importance pour la vie et la mort de cette espèce. Lorsque les individus se répartissent de telle sorte que les uns demeurent isolés et que les autres se groupent en nombre variable, les plus grandes chances de destruction vont à ces derniers. Je l'ai constaté de la façon la plus nette pour *Cirsium lanceolatum* attaqué par *Myelois cribrella*, pour *Cistus albidus* attaqué par *Apion cyanescens*, pour *Stehelina dubia* L. attaquée par *Larinus stehelinæ* BEDEL. Les pieds isolés des plantes restent le plus souvent indemnes de phytophages, au contraire des pieds réunis en touffes. Ces dernières exercent évidemment une attraction plus forte que n'en peut exercer un seul individu. Certes, le groupement n'implique pas la présence nécessaire des parasites ; encore faut-il que ces parasites vivent dans la région ; mais s'ils y vivent, presque fatalement attirés par les agglomérations, ils s'accumuleront sur les touffes et laisseront les pieds isolés : la destruction se trouvera, par là-même, limitée.

Le groupement favorise ainsi une partie des victimes et nuit aux autres. A celles-ci, non seulement il nuit, parce qu'il augmente leur puissance attractive, mais encore parce que, la ren-

contre une fois effectuée, l'agresseur trouve à sa portée un plus grand nombre d'individus à détruire. La preuve la plus nette que j'en puisse donner est celle de la ponte de *Meigenia floralis* MEIG sur les larves de *Croceris asparagi* L. Tandis que les larves isolées ou, tout au moins, très clairsemées sur un pied d'Asperge paraissaient à peu près à l'abri des Tachinaires parasites, les larves groupées en nombre sur un seul pied portaient, presque toutes, deux ou trois œufs, sinon davantage. J'ai suivi pendant un long moment le va-et-vient de la Mouche. Quittant une larve, une fois l'œuf déposé, elle se trouvait aussitôt dans le voisinage immédiat de la larve voisine, qui l'attirait et sur laquelle elle pondait. De proche en proche, toutes les larves entraient successivement dans la zone d'action du parasite qui, retenu en quelque sorte par ses victimes agglomérées, passait de l'une à l'autre, revenait indéfiniment sur chacune d'elles, si bien que pas une ne pouvait échapper.

De même, l'extension de la Cuscute dépend du mode de groupement des plantes aux dépens desquelles elle se développe. « Par son mode de propagation dans tous les sens à partir d'un foyer initial, la plante parasite a besoin d'une aire assez spacieuse d'envahissement qui lui sera donnée par des plantes croissant en touffes, ou sur de larges espaces. » (1)

Sous une forme à peine différente, le même phénomène se reproduit, quand l'infestation d'un organisme s'opère d'une manière indirecte. Certaines Tachinaires, par exemple, pondent, comme on sait, non sur l'hôte, mais sur les feuilles, et les œufs ne se développent que s'ils sont ultérieurement avalés par les larves qui mangent les feuilles. Que la Tachinaire disperse ses œufs sur une grande surface ou les concentre sur une faible étendue, les chances pour qu'un grand nombre d'entre eux soient absorbés par des larves seront évidemment faibles, si ces larves vivent isolément; mais si ces larves vivent réunies en groupes, les chances augmenteront d'autant plus que la ponte des Tachinaires sera moins dispersée. Ainsi, sur une colonie de chenilles de *Vanesse io* L. recueillie après la deuxième mue sur une touffe d'Ortie dont la surface n'atteignait pas 50 centimètres carrés, la moitié, environ, des individus renfermait une larve de *Sturmia*

(1) Marcel MIRANDE. *Op. cit.*, p. 275.

bella MEIG ⁽¹⁾. Faut-il ajouter que si les mêmes œufs avaient été répartis sur les Orties voisines, distantes d'un à deux mètres, le nombre des chenilles atteintes aurait été beaucoup moindre ?

Les épizooties contagieuses offrent encore un autre aspect des conséquences de la « densité », car elles montrent comment la proximité et, à plus forte raison, le groupement des animaux facilite le passage des parasites d'un individu à l'autre. Bactéries ou Sporozoaires demeureraient souvent inactifs, si la multiplicité des hôtes ne multipliait pour eux les chances de trouver un terrain favorable. L'invasion des Lapins par les Coccidies, les épizooties charbonneuses, la propagation de la rougeole, de la scarlatine. etc., résultent de la « densité » des victimes, de la même manière que le passage de *Meigenia floralis* d'une larve de Criocère à l'autre ou que l'infestation de *Vanessa io* par *Sturmia bella*, ou que l'invasion des vignobles par le Phylloxera. Parfois même l'extension d'un parasite dépend *exclusivement* de la densité. Ainsi, la propagation de *Sporotrichum globuliferum* SPEG sur *Blissus leucopterus* SAY (Chinch bug), Hémiptère qui ravage les céréales d'Amérique, ne peut se faire que si les Insectes sont « massés en nombre tel que le contact entre eux soit facile » ⁽²⁾. Dans l'ensemble, le procédé ne diffère par aucun trait essentiel de ce fait banal qu'un Renard égorge, dans un poulailler, autant de Poules qu'il en trouve à sa portée.

La « densité » suffit donc à déterminer une destruction importante, quel que soit le nombre des agresseurs : une Mouche suffit pour cent larves. Ces effets, à vrai dire, n'avaient point passé absolument inaperçus et DARWIN, traduisant sur ce point une opinion fort répandue, dit ⁽³⁾ : « Quand une espèce se multiplie démesurément dans une petite région, des épidémies se déclarent souvent chez elles », mais il n'en aperçoit point les causes. Je viens d'en indiquer une ; il y en a d'autres, qui pèsent d'un poids très effectif dans le phénomène de la vie et de la mort des espèces. Lorsque, par exemple, la densité résulte d'une culture intensive, elle peut entraîner dans les organismes des changements suffisants pour en faire un milieu plus favorable au déve-

⁽¹⁾ Et. RABAUD. Parasitisme et homochromie.

⁽²⁾ A. PAILLOT. Les microorganismes parasites des insectes, leur emploi en agriculture. *Annales du service des Épiphyties*, t. II, 1915.

⁽³⁾ Ch. DARWIN. *Origine des espèces*, p. 75.

loppement des parasites. Elle peut aussi, en quelque mesure, influencer les affinités, non pas en les modifiant, ce qu'elle ne saurait faire, mais en accroissant la force d'attraction, par effet de masse, sur un agresseur qui, en d'autres circonstances et en raison d'affinités plus grandes, aurait été attiré par une victime différente. Les plantes cultivées sur une grande étendue attirent ainsi les parasites d'autres plantes. Tel est certainement, en particulier, le cas des Microlépidoptères qui ont envahi la Vigne.

La quantité proportionnelle

Cependant, la densité proprement dite ne fait pas tout ; il n'y a pas toujours une masse qui attire, et la contagion n'est pas toujours possible. Les *Miracidium* de Trématodes, les *Glochidium* d'Anodontes, les Epicarides et tant d'autres n'essaient point une fois fixés et la densité de leurs victimes, souvent insuffisante en tant que masse attractive, ne joue plus aucun rôle pour favoriser une destruction intense. Cette destruction, quand elle se produira proviendra alors surtout de la *quantité*, tant individuelle que spécifique, des agresseurs.

L'affirmation semblerait pouvoir se passer de démonstration, tant elle porte sur des faits appartenant au domaine de l'observation courante. Ne suffirait-il pas de rappeler les dégâts dus à la pullulation des Lapins dans certaines régions, les invasions du Criquet migrateur ? A diverses reprises n'a-t-on pas signalé les multiplications locales, telles que celles de *Parapleurus allia-ceus* GERM. ⁽¹⁾ ou d'*Ephippigera provincialis* YERS. ⁽²⁾ qui ont porté de sérieux préjudices aux récoltes dans les régions envahies par eux ? Bien mieux : n'est-ce pas une application anticipée des effets de la quantité sur la persistance et la disparition des espèces que les essais, réalisés par divers expérimentateurs, consistant à utiliser la multiplication des parasites d'une espèce nuisible à l'agriculture ? Préconisé par PASTEUR en 1874, comme conséquence de ses découvertes microbiologiques et de leur impor-

⁽¹⁾ Alfred GIARD. Sur les ravages d'un Orthoptère indigène, *Parapleurus allia-ceus*. *Le Naturaliste*, t. X, 1888, p. 203.

⁽²⁾ H. L. Invasion de Sauterelles dans le département du Var. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 48, p. 438.

tance dans la genèse des maladies, ce procédé a été repris en France par A. GIARD avec *Isaria densa*, Champignon parasite des Hannetons ⁽¹⁾, et plus tard par VANEY et CONTE avec *Botrytis bassiana* pour infester l'Altise de la Vigne ⁽²⁾. Mis en œuvre en d'autres pays, il a tout spécialement pris aux Etats-Unis une extension considérable ⁽³⁾.

A de pareils faits, cependant, les naturalistes n'accordent pas une attention suffisante ; ils les considèrent volontiers comme des accidents, de simples épisodes, négligeables au point de vue général. L'erreur est flagrante, car il s'agit en réalité de la question même de la persistance et de la disparition des espèces, se présentant dans des circonstances où n'entre en ligne de compte aucun des prétendus moyens de défense. Il faut donc insister et mettre en valeur l'influence de la *quantité*.

Cette influence apparaît avec toute sa netteté, lorsque l'on examine les parasites. Alors s'opposent d'une manière saisissante l'inutilité des « défenses » et l'importance du nombre, tout au moins du nombre relatif. Dans certaines régions, par exemple, les *Donax trunculus* L. renferment des Sporocystes ; tous les individus de ce Lamellibranche qui habitent le port en eau profonde de Boulogne sont ainsi détruits chaque année, à de très rares exceptions près, si bien que GIARD a admis l'hypothèse d'un repeuplement toujours renouvelé, pour expliquer la présence constante de *D. trunculus* dans la même station. Or, l'infestation d'un Lamellibranche par un Trématode ne se produit pas par contagion directe, puisque le cycle évolutif du parasite comprend un hôte intermédiaire : la destruction simultanée de si nombreuses victimes exige donc la venue simultanée d'un nombre considérable de *Miracidium*.

Le résultat pourrait être le même si les individus, au lieu de se grouper en stations étroitement localisées, se dispersaient sur une certaine étendue, car il suffirait que la quantité relative de parasites soit assez considérable pour porter au maximum les chances de rencontre. A cet égard, j'ai observé des faits vraiment

(1) *Op. cit.*

(2) VANEY et CONTE. Utilisation des Champignons entomophytes pour la destruction des larves d'Altise. *C. R. Acad. Sci.*, t. CXXXVIII, 1904.

(3) Paul MARCHAL. Les Sciences biologiques appliquées à l'Agriculture et la lutte contre les ennemis des plantes aux Etats-Unis. *Annales du service des Épiphyties*, t. III, 1916.

significatifs. La chenille d'*Olethreutes oblongana* vit, comme on sait, dans les capitules de la Cardère sauvage dont elle détruit le réceptacle et quelques graines (1). Cette plante pousse un peu partout ; on la rencontre en France dans les régions les plus diverses et presque toujours en abondance, répartie par pieds isolés généralement peu distants les uns des autres, ou formant de véritables massifs. Or, d'une manière constante et dans toutes les régions, chaque capitule renferme une chenille, les capitules qui n'en renferment pas constituent une véritable et très rare exception. Dans le Boulonnais, aux environs de Paris, en diverses parties du Sud-Ouest, j'ai ouvert plusieurs centaines de *Dipsacus* et constaté cette extrême fréquence de la chenille. Voici donc une plante représentée par un très grand nombre d'individus dont chacun nourrit un parasite. Si tous ces individus formaient un champ d'un seul tenant, cette infestation généralisée pourrait résulter de la ponte de quelques femelles passant d'une Cardère à l'autre ; mais, bien au contraire, ces individus sont dispersés sur un vaste territoire et répartis de façon telle qu'un petit nombre de pondeuses ne pourrait les atteindre tous ; de nombreux capitules resteraient forcément indemnes. Pour aboutir à une infestation d'une pareille intensité sur une plante si abondante, il faut, suivant toute nécessité, qu'une nuée de femelles s'abatte sur les Cardères et les enveloppent au point qu'aucune ne puisse échapper à la ponte. Bien entendu, le même pied reçoit plusieurs œufs, de sorte que plusieurs chenilles pénètrent dans le même capitule ; mais elles s'entre-tuent au moment où elles se rencontrent. Généralement une d'entre elles persiste et arrive à maturité ; parfois, cependant, toutes succombent, et l'on peut se demander si l'intégrité de certains capitules ne tiendrait pas plus tôt à la disparition précoce des parasites qu'à l'absence complète de ponte.

Quoi qu'il en soit, ce cas vraiment typique montre bien que la multiplicité des individus d'une espèce victime ne met pas nécessairement cette espèce à l'abri, car le nombre des agresseurs peut toujours être plus considérable encore. Par là, ressort toute l'importance et la signification de la *quantité relative*.

D'autres faits deviennent dès lors très clairs, tel le suivant. En

(1) Et. RABAUD, *op. cit.*

parcourant en tous sens un plateau d'environ 60 hectares, j'ai recueilli 24 capitules de *Carduncellus mitissimus* D.C. Sans être rare, cette Composée n'abonde pas dans la région; du moins, les individus qui la représentent sont constamment isolés et séparés les uns des autres, chaque pied ne portant guère plus d'un capitule. Les conditions paraissent donc excellentes pour que le plus grand nombre d'entre eux échappe à tout agresseur représenté par une petite quantité d'individus. Seulement *C. mitissimus* attire *Larinus flavescens* GERM., Charançon très répandu un peu partout. Sans doute, d'autres Carduacées l'attirent également, mais elles font défaut sur le plateau, de sorte que les Charançons subissent l'influence exclusive de la Cardoncelle. En conséquence, 20 des capitules recueillis renfermaient une larve de *L. flavescens* ou ses traces. Il y a plus. De ces 20 larves une seule vivait encore; des 19 autres, la dépouille restait seule et à côté d'elle se trouvait une larve de *Pimpla*. Or, cet Hyménoptère, lui aussi très abondant, vit aux dépens de plusieurs Curculionides. Mais comme ceux-ci manquent, de même que manquent d'autres Carduacées, *C. mitissimus* attire seul les *Pimpla* qui passent dans la région, venant des pentes de la montagne ou nées sur le plateau même. Tous les ans, je constate ce parasitisme extrême et les chiffres précis que j'ai relevés une fois se correspondent d'années en années.

Cette double destruction de la plante par le phytophage et de celui-ci par le zoophage est, par elle-même, caractéristique. En raison de la dissémination de la plante sur une étendue relativement vaste, le résultat observé ne peut provenir que de la présence d'un assez grand nombre de *Larinus* et de *Pimpla*. Peu importe, d'ailleurs, que tous les individus de chaque espèce soient simultanément présents, puisque tous les bourgeons floraux de *C. mitissimus* ne se forment pas tous au même moment; l'essentiel est de constater la multiplicité des agresseurs. Supposer qu'un nombre très limité de femelles — moins de 20 par exemple — aurait suffi pour infester presque tous les pieds de Cardoncelle ne correspondrait sûrement pas à la réalité, car il faudrait supposer en même temps une activité et une durée de ponte qui ne sont assurément pas le cas chez *L. flavescens* et ne le sont guère davantage chez *Pimpla*. Il faudrait supposer encore une activité et une méthode de « recherche » tout à fait invraisemblable.

Lorsqu'un parasite, en effet, s'éloigne de la plante dans laquelle il vient de pondre, cette plante n'est pas exclue de la « recherche » ; le parasite y reviendra tout aussi bien, si les circonstances l'y ramènent, et il y reviendra même aussitôt après l'avoir quittée, tout comme *Meigenia floralis* revient à diverses reprises pondre sur la même larve de Criocère. Pour le parasite, le champ d'exploration possède donc toujours la même étendue, puisque la portion qu'il vient d'explorer ne limite pas l'exploration suivante. Si tous les pieds croissaient côte à côte, en un groupe très-cohérent, une seule femelle de Charançon finirait, au bout d'un temps relativement court, par rencontrer chaque pied ; la dissémination rend cette possibilité pratiquement irréalisable et exige la présence, simultanée ou successive, d'un grand nombre de pondeuses.

D'ailleurs, le cas de *Larinus flavescens* n'est pas unique. *Larinus turbinatus* GYLL., également très commun, arrive à parasiter, sinon tous les Cirses lancéolés d'une région, du moins la très grande majorité d'entre eux ; *Larinus carlinæ* OL. fait de même pour le Cirse des champs. Ici, la quantité individuelle du phytophage n'est plus simplement une déduction ressortant logiquement des faits ; elle est, elle-même, un fait. Peu importe, du reste, que les plantes soient isolées ou groupées, toutes sont atteintes. Pour peu que l'on s'applique à observer les Cirses dès la mi-juin, on constate aisément, sur nombre d'entre eux, la présence d'un ou plusieurs couples de *Larinus*, présence qui se prolonge pendant 3 à 4 semaines pour *L. carlinæ*, pendant plus de deux mois, de juillet jusqu'à la fin de septembre, pour *L. turbinatus*. Les pontes succèdent aux pontes, les couples passent d'un Cirse à l'autre. Leur quantité est telle qu'ils couvrent pour ainsi dire le pays et ne laissent finalement indemnes qu'un nombre fort restreint de capitules ; le même capitule, d'ailleurs, reçoit souvent plus d'une ponte.

Si, pour obtenir une infestation pareillement intense, il faut nécessairement une quantité d'individus assez grande, relativement au nombre des victimes, il n'est pas indispensable que ces individus appartiennent tous à la même espèce. Fréquemment, du reste, la quantité spécifique s'ajoute ou se substitue à la quantité strictement individuelle. Parfois, l'un des parasites domine nettement quant au nombre, les autres n'apportant à la

destruction qu'un faible concours ; parfois, au contraire, la multiplicité des individus provient surtout de la multiplicité des espèces.

Cirsium lanceolatum offre un bel exemple de la première éventualité. Outre les larves de *Larinus turbinatus*, bien d'autres larves vivent encore dans ses capitules : celles d'un autre Curculionide, *Rhinocyllus conicus* FRÖEHL., les chenilles de divers Microlépidoptères, *Myelois cribrella*, *Homæosoma nimbella* ZELL., *Epiblema cana* HW., *Ep. luctuosana* DUP., les larves d'*Urophora stylata* F. qui déterminent de volumineuses galles aux dépens des réceptacles. L'ensemble de ces parasites n'équivaut pas, tant s'en faut, comme nombre, à celui de *L. turbinatus* ; les dégâts qu'ils font, cependant, s'ajoutent à ceux que fait ce dernier, car si, parfois, plusieurs individus de l'une de ces espèces se rencontrent sur un capitule où vit déjà *L. turbinatus*, beaucoup d'entre eux, aussi, détruisent des capitules indemnes jusque-là. La persistance des Cirses lancéolés en serait fort compromise, si certaines conditions végétatives, dont nous aurons à parler, n'assuraient la conservation d'une quantité très suffisante de graines.

Quant à la seconde éventualité, où la masse des agresseurs résulte de l'accumulation des espèces, *Zygæna occitanica*, *Larinus stehelinæ*, *Plusia gamma*, *Lymantria dispar*, *Euproctis chrysorrhœa* en fournissent des exemples frappants.

La chenille de *Z. occitanica* vit solitaire sur *Dorycnium suffruticosum*, et les pieds de celui-ci, sans être très isolés les uns des autres, forment rarement un champ continu de quelque étendue. En conséquence, les chenilles ne se rassemblent jamais en groupe qui permette à un seul agresseur de faire un grand nombre de victimes. Ces chenilles, cependant, sont victimes de nombreux parasites, fait reconnu depuis longtemps et que j'ai vérifié : trois Hyménoptères, deux Diptères et un Champignon, au moins, vivent à ses dépens ; ce sont : *Monodontomerus dentipes* DALM., *Atrometus insignis* FRST., *Spilocryptus* sp., *Compsilura concinnata* MEIG., *Blepharomyia pagana* MEIG. et *Botrytis bassiana* BALS. Aucun de ces parasites pris à part ne commet de ravages sérieux et chacun, s'il était seul, serait négligeable quant à la vie spécifique du *Z. occitanica*. Comparés entre eux, bien que je n'aie point établi de statistique précise,

leur action destructive paraît être sensiblement équivalente. Mais, si faibles que soient ces actions isolées, leur somme ne laisse pas que d'avoir un effet considérable, au point que, d'une manière générale, plus de la moitié des cocons renferme l'un ou l'autre des parasites, quelquefois deux d'entre eux. Et je ne parle que des chenilles qui, en dépit du parasite, ont néanmoins filé un cocon. Toutes les chenilles détruites avant ce moment, tous les adultes victimes de prédateurs échappent à notre observation. Il s'ensuit que le déchet des individus de *Z. occitanica* est vraiment très grand, si bien que cette espèce, sans être rare, n'est cependant pas très commune.

Les faits relatifs à *Larinus stehelinæ* sont très comparables. Je puis, en outre, à leur sujet, donner quelques chiffres précis. Enfermés dans les capitules de *Stehelina dubia*, ces Insectes se développent à l'abri de bractées coriaces qui devraient leur assurer une protection efficace ; de plus, les capitules parasités étant disséminés au milieu d'un grand nombre de capitules indemnes, chaque larve est, en fait, isolée de ses congénères et cet isolement constitue une défense véritable contre des agresseurs en quantité moyenne. Cependant, et en dépit de conditions si favorables en apparence, ces Charançons n'atteignent que rarement leur état parfait ; j'en avais été frappé depuis longtemps et une étude statistique le montre clairement. Sur 938 capitules parasités, soigneusement recueillis, touffe après touffe, en septembre 1915, 4 0/0 seulement renfermaient un Charançon vivant et sain. D'une touffe à l'autre, le pourcentage se maintient dans des chiffres peu différents, de sorte que la moyenne a ici un sens très précis. Que deviennent donc les 96 0/0 des larves manquant ? Elles meurent victimes de parasites appartenant à plusieurs espèces : *Pimpla roborator* L., *Eurytoma aterrima* SCHRANK, *Pteromalus elevatus* WALKER, sans compter les Champignons entomophytes que je n'ai point recueillis. Parmi ces espèces, *P. roborator* est peut-être plus riche en individus que les deux autres, la différence n'est cependant pas très sensible et toutes trois contribuent à la destruction intense de *L. stehelinæ*. Si quelques accidents frappent les imagos, en tenant compte de l'activité des prédateurs, le nombre des Charançons qui reste, est, tous les ans, fort restreint. Ce nombre suffit à maintenir l'espèce, dont l'existence serait

évidemment très menacée, si la quantité des agresseurs augmentait même légèrement, si, par exemple, un Proctotrupide, négligeable en raison de sa rareté, — je n'en ai trouvé que deux individus — se multipliait d'une façon marquée. Mais, dans le jeu normal des phénomènes, comme nous le verrons, la quantité des agresseurs ne se maintient guère constamment avec la même valeur.

Mes élevages de *Plusia gamma* ⁽¹⁾, Lépidoptère abondant dans les champs de Luzerne, m'ont fourni quatre parasites différents, *Micropletis mediator* HOL., *M. spinolæ* NEES, *Rhogas testaceus* SPIN., *Rh. reticulator* NEES qui détruisent les 5/6 au moins des chenilles élevées. Encore faut-il remarquer qu'une fois en captivité ces chenilles se trouvent à l'abri des Araignées prédatrices, des larves de Chrysopes et des autres prédateurs qui réduiraient sensiblement le sixième non parasité.

HOWARD et FISKE, de leur côté, apportent à la question de la *quantité spécifique* une importante contribution, grâce à la statistique qu'ils ont faite des agresseurs de *Lymantria dispar* et d'*Euproctis chrysorrhœa*; en Europe; ils en ont compté 25 pour le premier et 26 pour le second, en spécifiant que les uns s'adressent spécialement aux œufs, les autres aux chenilles jeunes, d'âge moyen ou adulte, les autres enfin aux chrysalides ⁽²⁾. Ensemble, ils ne laissent évidemment survivre qu'un nombre insignifiant d'individus.

Rôle du polyphagisme

Ces exemples suffisent. Une objection, cependant, se présente. La spécificité du régime d'un grand nombre d'agresseurs n'est pas absolument stricte et plusieurs d'entre eux sont polyphages, dans des limites variables. Le polyphagisme n'aurait-il pas pour effet d'opposer à une quantité considérable d'agresseurs une quantité équivalente de victimes? et, dans ces conditions, la question du nombre relatif des premiers ne perd-elle pas la majeure partie de son importance? Je pourrais me contenter, sans doute, pour répondre, de renvoyer aux faits précis que je viens

⁽¹⁾ Parasitisme et homochromie.

⁽²⁾ *Op. cit.*, pp. 132 et 136.

de relater et qui montrent que le polyphagisme n'a point de telles conséquences, mais il convient d'en rechercher la raison. Une remarque, alors, s'impose : s'il ne s'agissait que du nombre d'individus d'une seule espèce d'agresseur, l'extension de ses affinités augmenterait effectivement la quantité des espèces victimes. entre lesquelles les pertes seraient évidemment partagées, en fonction de conditions diverses : la quantité d'un côté s'opposerait vraiment alors à la quantité de l'autre. Mais, en réalité, les agresseurs « polyphages » sont nombreux et beaucoup, parmi eux, ont, en partie, le même régime alimentaire. Tout se passe alors, quant au résultat, comme si les victimes se multipliaient, les agresseurs se multipliaient aussi, et, par suite, comme si chaque victime était, pour chaque agresseur, une proie spécifique. Pour que le polyphagisme augmentât la proportion des victimes vis-à-vis d'un agresseur, il faudrait que ces victimes ne soient pas et ne puissent être en même temps celles d'un autre agresseur ; en fait le même organisme peut devenir la proie de plusieurs polyphages.

Il importe de ne pas oublier, en outre, que polyphagisme ne signifie pas indifférence. Certaines substances attirent l'agresseur plus fortement que d'autres et il ne va vers celles-ci qu'en l'absence des premières. Il s'ensuit que, dans une région donnée, tout agresseur se comporte comme s'il avait un régime très limité. J'en ai fourni la preuve en montrant, par exemple, que *Myelois cribrella* placée entre *Cirsium eriophorum* et *C. lanceolatum* va vers le premier, ou que *Rhogas testaceus* se porte de préférence sur *Strenia clathrata*, alors qu'il rencontre dans les mêmes lieux, sur la même plante, *Plusia gamma* et *Tephрина murinaria* (1).

Du reste, les diverses victimes ne se trouvent pas toujours simultanément ni dans les mêmes lieux, ni dans le même temps. Ainsi, certains des *Larinus* attaqués par *Pimpla roborator* habitent des localités où n'habitent pas les autres et de plus, lorsque *P. roborator* éclôt en été, il ne peut plus vivre aux dépens des larves de ces Charançons, puisque ceux-ci ne pondront que dans le début de l'été suivant. L'Hyménoptère infestera, bien entendu, un hôte différent, mais ni cet hôte, ni le précédent n'augmente-

(1) V. p. 303.

ront le nombre des victimes de ce « polyphage » au moment considéré.

Assurément, le polyphagisme joue un rôle dans la vie et la mort des espèces ; mais ce rôle n'est pas celui que les naturalistes lui attribuent d'ordinaire. Ce rôle se borne à diminuer les pertes des espèces les moins nombreuses en individus ; pour elles, en effet, la faible quantité augmente les chances de survie. Cette affirmation s'oppose, en apparence, aux données fournies par le calcul des probabilités, suivant lesquelles les pertes devraient être proportionnelles entre toutes les espèces. Mais il importe de remarquer que l'influence des affinités et de la masse attractive faussent, ici, le calcul. Réunis en quantité suffisante, des individus à affinités faibles en valeur absolue forment une masse capable de contrebalancer l'attraction qu'exercent d'autres individus à affinités plus fortes, mais isolés ou réunis en quantité beaucoup moindre ; la multiplication et la simultanéité de petits effets produisent nécessairement ce résultat. L'agresseur va vers les espèces dont les individus, par leur nombre et l'importance des groupes qu'ils forment, réalisent un pouvoir attractif assez puissant. Les pertes ne pourraient donc être proportionnelles que si, pour des affinités égales, les individus de toutes les espèces étaient répartis d'une façon comparable.

L'importance de la quantité reste, par suite, entière. Aussi bien s'agit-il d'un phénomène dont l'évidence s'impose, puisque, sans en mesurer la portée générale, les agriculteurs l'utilisent pour la destruction des espèces nuisibles aux plantes cultivées. Néanmoins, ce phénomène devait être soumis à une analyse serrée. Il faut surtout ne pas perdre de vue que la proportion relative des victimes et des agresseurs varie infiniment, suivant les cas particuliers. Si, très souvent, la quantité des premières dépasse suffisamment celle des seconds, pour que les pertes ne mettent point en péril l'existence de l'espèce, souvent aussi les agresseurs sont assez nombreux pour atteindre la très grande majorité, et parfois la totalité des victimes. Par là ressort avec tout son relief la véritable et très grande valeur de la quantité, sa généralité et ses effets, en dépit de conditions en apparence « défavorables », telles que l'existence d'enveloppes minérales ou végétales « protégeant » les victimes.

IV

COMPÉTITION ET ASSOCIATION

Toutefois, une analyse complète des effets de la densité et de la quantité ne doit pas se restreindre à la seule interaction des agresseurs et des victimes. L'accumulation d'organismes, semblables ou différents, dans une zone restreinte entraîne également et nécessairement une interaction aussi bien entre les victimes qu'entre les agresseurs eux-mêmes, et il en résulte de nouvelles causes de persistance ou de destruction.

Hyperprédation et Hyperparasitisme

L'accumulation d'individus dans un espace limité ne saurait se prolonger indéfiniment. S'il s'agit d'organismes libres, ils se dispersent simplement, quand toute substance nutritive vient à manquer ; mais s'il s'agit d'organismes incapables de se déplacer, l'absence de nourriture produit forcément d'autres effets. Les plantes trouvent pendant longtemps, presque indéfiniment, à la même place, les matériaux indispensables à leur existence, puisque la chute des feuilles, l'absorption des gaz atmosphériques par le sol, les substances qu'entraîne le ruissellement, renouvellent constamment le milieu. Néanmoins, quand les individus poussent en grand nombre très près les uns des autres, le moment arrive où la ration de chacun d'eux devient trop petite. De même, pour les animaux fixés, l'apport quotidien, dû aux circonstances diverses de l'environnement, qui assure l'existence d'une colonie, ne l'assurera plus si cette colonie augmente, sans que la surface qu'elle occupe augmente en proportion.

Si nous envisageons plus spécialement les agresseurs, nous apercevrons aussitôt les conséquences de la rencontre de deux ou de plus de deux d'entre eux sur une même victime. La fréquence de cette rencontre sera fonction de la quantité relative des agresseurs. Pendant longtemps, les naturalistes ont admis qu'un ins-

inct spécial empêchait un agresseur de venir là où un autre se trouvait déjà ; ils faisaient remarquer que, d'une manière constante, un seul parasite vit dans un hôte dont la masse, suffisante pour lui, ne suffirait pas pour deux. J'ai montré que cette remarque reposait sur une illusion (1). L'examen systématique de toutes les Noisettes d'une touffe de Noisetiers m'a permis d'établir que quelques-unes d'entre elles ont reçu plus d'un œuf de *Balaninus nucum* L., et l'étude statistique prouve que la rencontre de deux larves dans un même fruit se produit conformément au calcul des probabilités, étant donné le nombre des fruits et celui des femelles pondeuses. De plus, j'ai montré que lorsque deux larves entrent en contact, quelle que soit l'abondance de la nourriture, et même si ces larves sont arrivées à la période de la nymphose, elles échangent des coups de mandibules, d'où résulte la mort de l'une d'entre elles, sinon des deux. Précédemment, PANTEL (2) avait observé que plusieurs des œufs de *Meigenia floralis* déposés sur une larve de Criocère arrivent à éclosion, mais que la première larve née tue les suivantes à mesure qu'elles éclosent. P. MARCHAL (3), de son côté, a constaté fréquemment la coexistence de plusieurs parasites dans un même hôte, et cependant il n'en sort jamais qu'un : *Inostemma piricola* KIEFFER, par exemple, et *Platygaster lineatus* KIEFFER, ou bien plusieurs *Inostemma* se rencontrent presque constamment, à l'état larvaire, dans une Cécidomyie, *Diplosis pisivore* RILEY. D. KEILIN (4) a récemment confirmé ces conclusions et ces faits en montrant que plusieurs larves de *Pollenia rudis* pénètrent souvent dans un même Ver de terre, mais qu'il n'en persiste jamais qu'une seule, à la suite des morsures qu'elles échangent. L'isolement est donc un fait secondaire.

De toutes ces données, il résulte que la rencontre d'individus, semblables ou non, provoquée par leur affinité commune pour un substrat déterminé, fait surgir aussitôt un conflit. La mort d'un certain nombre d'entre eux s'ensuit, mais non pas forcé-

(1) Étienne RABAUD. L'instinct de l'isolement chez les Insectes. *L'Année psychologique*, t. XIX, 1913

(2) J. PANTEL. Sur la biologie de *Meigenia floralis* Mg. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 1902.

(3) Paul MARCHAL. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Les Platygasters. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, IV, t. IV, 1906, pp. 572, et 603.

(4) D. KEILIN. *Op. cit.*

ment la mort pure et simple. Si, parfois, les plantes meurent et se désagrègent, si le cadavre de l'agresseur tué se désorganise sur place, une autre éventualité peut cependant se produire : l'un des individus ne deviendrait-il pas parasite de l'autre ? Bien que n'ayant pas été directement constaté, le fait semble très probable, et affirmer sa réalité revient certainement à exprimer plus qu'une simple hypothèse. L'expérience cruciale de MOLLARD⁽¹⁾ prouve, sans discussion, qu'une plante libre quelconque se transforme directement en plante parasite, si les circonstances l'y contraignent, tant au point de vue physiologique qu'au point de vue morphologique. D'emblée, les racines qui s'enfoncent dans les tissus de l'hôte secrètent un suc digestif et prennent la forme de suçoirs, tout comme les racines des plantes depuis longtemps adaptées à la vie parasitaire. Dès lors, nous concevons fort bien que parmi les racines des végétaux accumulés dans un espace restreint, les unes puissent pénétrer dans les tissus des autres et détourner à leur profit tout ou partie des matières minérales absorbées. L'existence à l'état spontanée de parasites partiels, sinon facultatifs, tels que *Osyris alba* L., *Odontites rubra* PERS., *Thesium divaricatum* JAN.⁽²⁾, *Melampyrum arvense* L.⁽³⁾ dérive vraisemblablement de ce phénomène. On pourrait en voir, peut-être, un commencement de preuve directe dans ce fait que *Os. alba* et *Od. rubra* développent des suçoirs jusque sur leurs propres racines.

Du reste, la réduction de la ration alimentaire, dans les régions où surabondent les individus, prépare le parasitisme des uns en affaiblissant les autres. Sans doute, le parasitisme pourrait se produire sans cet affaiblissement préalable ; mais il y aide d'une manière très efficace. Emile LAURENT⁽⁴⁾ le montre clairement en rendant parasites et virulentes des Bactéries (*Bacillus coli commune*, *B. fluorescens putidus*) qui ne le sont point dans les conditions habituelles. Il suffit de fournir à diverses plantes cultivées une nourriture défectueuse, pour que les Bactéries se dévelop-

(1) M. MOLLARD. Le *Lepidium sativum* rendu semi-parasite expérimentalement. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLVI, 1913.

(2) A. FRAYSSE. Contribution à la biologie des plantes phanérogames parasites. *Thèse de la Fac. des Sciences de Paris*, 1906.

(3) Gaston BONNIER. Recherches physiologiques sur les plantes vertes parasites. *Bul. Sc. France-Belgique*, t. XXV, 1893.

(4) Emile LAURENT. Recherches expérimentales sur les maladies des plantes. *Annales de l'Institut Pasteur*, t. XIII, 1899.

pent à leurs dépens et acquièrent une virulence qu'elles garderont et qui les rendra capables d'attaquer des plantes mieux nourries.

Quoique la preuve expérimentale manque, il est vrai, certains faits indiquent que des phénomènes analogues se produisent chez les animaux, que, dans certaines conditions, parasites et prédateurs, en arrivent à prendre leurs compétiteurs pour victimes. Qu'un prédateur rencontre un autre prédateur attaché à la même proie, et l'un des deux tue l'autre puis le dévore. Incident banal et dont la signification biologique passe inaperçue, car le prédatisme n'intéresse guère et l'hyperprédatisme paraît un non sens. De l'hyperprédatisme, cependant, considéré sous un certain angle, découlent d'importantes conclusions, que suggèrent les judicieuses observations de Ch. FERTON sur *Pompilus rufipes* L. et *P. pectinipes* V. DE L. Le premier de ces Pompiles habite en colonies, et les membres d'une colonie poursuivent forcément les Araignées d'une même zone. Suivant que, dans cette zone, la quantité de celles-ci dépasse la quantité de ceux-là, l'égale ou lui est inférieure, les chances de compétition entre les agresseurs diminuent ou augmentent. En fait, il semble que, souvent, le nombre des Araignées ne suffit pas à la consommation de *P. rufipes*; deux d'entre eux, ainsi que FERTON l'a vu, tirent alors sur la même proie, jusqu'à ce que l'un d'eux lâche prise.

Mais il y a plus et, suivant FERTON, la rareté relative des Araignées conduirait certains Pompiles à s'introduire dans le nid des autres. *Pompilus pectinipes*, en effet, pénètre dans les nids de *P. rufipes*, détache l'œuf pondu sur les Araignées paralysées et dépose son œuf à la place. Or, en raison des rapports morphologiques très étroits qui unissent ces deux espèces, FERTON n'hésite pas à admettre que *P. pectinipes* est un *P. rufipes* adapté à ce genre d'hyperprédatisme. Ces déductions très vraisemblables trouvent un ferme appui dans les expériences d'Edmond BORDAGE⁽²⁾ et les observations d'E. ROUBAUD⁽³⁾. BORDAGE empêche diverses femelles de *Trypoxylon scutifrons* SAUSS et *T. errans* SAUSS de

(1) Ch. FERTON. Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs, 3^e série. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, t. 74, 1905, p. 73.

(2) Edmond BORDAGE. Notes biologiques recueillies à l'île de la Réunion. *Bul. sc. France-Belgique*, t. 46, 1912.

(3) E. ROUBAUD. Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. *Annales des Sciences naturelles. Zoologie*, 10^e série, t. 1, 1916.

construire et d'approvisionner leur nid ; en conséquence, ces femelles finissent par perforer des nids construits par d'autres femelles des mêmes espèces ou d'espèces différentes et y pondent. Avant de pondre, même, *T. scutifrons* extrait « l'Araignée qui porte sur son flanc l'œuf de la propriétaire légitime du nid ». Quant à ROUBAUD, il constate un comportement analogue provoqué par la disette (difficulté d'approvisionnement) chez *Eumenes tinctor* CHRIST. : des femelles déposent leur œuf dans des loges construites par d'autres femelles de même espèce.

Ces expériences et ces observations concordantes montrent qu'un organisme passe, sans transition, du prédatismo pur à une sorte d'hyperprédatismo se manifestant par la substitution d'un œuf parasite à un autre ; elles montrent, surtout, que la condition déterminante de cette variation du comportement réside dans l'insuffisance du nombre des proies.

De cet hyperprédatismo, l'hyperparasitisme ne diffère pas essentiellement ; il n'en diffère probablement pas quant à l'une de ses causes immédiates possibles. Placé en face d'un autre parasite, comme le prédateur en face d'un autre prédateur, comme la plante à l'étroit au milieu d'autres plantes, le parasite se trouve du même coup placé dans un milieu nouveau pour lui, puisqu'il rencontre un organisme différent de celui aux dépens duquel ses pareils vivent habituellement. Il se peut qu'il meure ; mais il se peut aussi qu'il se comporte vis-à-vis du premier parasite comme il se serait comporté vis-à-vis de son hôte normal et en fasse sa victime, — ou inversement, suivant le sens des affinités.

Cette manière de comprendre le phénomène découle surtout de ce fait que, parmi les hyperparasites, tous ne sont pas hyperparasites stricts et vivent aussi bien en parasites directs qu'indirects, aux dépens de la même espèce. La différence dépend sans aucun doute d'une rencontre fortuite entraînant une compétition. *Mesochorus confusus* HIGR. s'attaque soit à un Lépidoptère, *Simæthis fabriciana* L., soit à *Microplitis fumipennis* parasite direct de ce dernier. De même, *Monodontomerus obsoletus* F. vit directement sur *Aporia cratægi* L., *Vanessa antiopa* L. diverses Zygènes, les Cimex, les Chalicodomes, les Osmies ou sur leurs parasites, *Pimpla* et *Tachina*. J'ai obtenu le même

Proctotrupide, aussi bien des larves de *Larinus stehelinæ* que de celles de *Pimpla roborator* L. son parasite. HOWARD et FISKE ⁽¹⁾ signalent aussi l'hyperparasitisme de *Schedius kuvanæ* HOV. sur *Anastatus bifasciatus* FOVSC, ou son parasitisme direct sur *Lymantria dispar* ; de même *Monodontomerus æneus* WALK. et *Pteromalus egregius* FORST. se comportent comme parasites indifféremment primaires ou secondaires, l'un de *Lymantria dispar*, l'autre d'*Euproctis chrysorrhœa*.

Sans vouloir prétendre que l'hyperparasitisme ⁽²⁾ reconnaît constamment pour origine la rencontre de deux parasites directs, je crois que telle est, du moins, l'une de ses origines. Elle est, à coup sûr, l'une des principales, lorsqu'il s'agit de deux animaux enfermés dans une enceinte — végétale ou animale — d'où ils ne peuvent sortir.

Assurément, quand l'hyperparasite a pour victime un organisme qui vit à découvert, tel que la Sacculine parasite des Crabes et victime elle-même des Liriopsidæ, le jeu des affinités et de toutes les autres conditions est celui du parasitisme direct, avec lequel l'hyperparasitisme se confond alors. Mais, en d'autres circonstances, il offre à notre analyse l'un des procédés par lesquels certaines espèces échappent à la destruction, tandis que d'autres perdent le bénéfice d'un genre de vie, en apparence favorable à leur persistance. A cet égard, il convient de préciser. Une espèce ne devient hyperparasite que dans des conditions déterminées. Souvent, lorsque deux agresseurs se rencontrent, ils n'ont l'un pour l'autre aucune affinité spéciale ; si la victime commune les attire tous deux, aucun des deux n'attire l'autre. En conséquence, lorsqu'ils entreront en contact, ils échangeront bien des coups et l'un des deux, au moins, succombera ; mais il devra sa perte à des conditions locales et momentanées qui n'ont rien de spécifique et qui, si elles ont favorisé son compétiteur, auraient aussi bien pu le favoriser. Changeant au gré des cas particuliers, ces conditions locales et momentanées procurent aujourd'hui bénéfice à une espèce et

⁽¹⁾ *Op. cit.*

⁽²⁾ La distinction établie par FISKE (Superparasitism ; an important factor in the natural control of Insects, *Journal of Economic Entomology*, t. III, 1910) entre *superparasitisme* et *hyperparasitisme* est une simple distinction de fait, qui ne touche en aucune manière à la question d'origine.

ne le lui procureront peut-être plus demain : on ne saurait alors parler d'hyperparasitisme, mais seulement d'incidents variables de la compétition.

S'il existe, au contraire, entre les agresseurs une affinité marquée, telle que l'un d'eux attire l'autre, le premier deviendra parasite du second et celui-ci succombera dans la très grande majorité des cas. Chaque fois, en effet, que ces organismes d'espèces différentes se rencontreront dans le corps ou au voisinage d'un hôte, l'attraction s'exercera, bien avant que le contact direct ne s'établisse entre eux et, par suite, les chances de détruire son compétiteur augmenteront, pour l'organisme attiré, en raison même de l'attraction qui l'entraîne. Venant vers sa victime éventuelle, immobile ou fixée, il se trouvera naturellement, vis-à-vis d'elle, dans des conditions d'agression plus favorables que si, sa victime marchant à sa rencontre, tous deux risquaient de se trouver face à face. En cette dernière éventualité, les chances de destruction sont à peu près également partagées ; dans la première les plus grandes chances vont à celui qui tombe à l'improviste sur l'autre et le prend de dos ou de flanc ; l'hyperparasite court cependant quelques risques, peu nombreux, mais indéniables.

On se rend compte que l'hyperparasitisme occasionnel qui s'installe ainsi deviendra parfois de l'hyperparasitisme strict ; le passage s'effectuera d'une manière fort simple, en vertu des affinités que les organismes ont les uns pour les autres. Il suffira que l'un des agresseurs ait pour son compétiteur plus d'affinité qu'il n'en a pour leur victime commune.

Occasionnel ou strict, l'hyperparasitisme modifie les chances de persistance. Ces chances augmentent forcément pour l'espèce hyperparasite, tandis qu'elles diminuent pour le compétiteur devenu victime. Mais, du même coup, les chances de survie de l'hôte commun augmentent à leur tour, puisque l'établissement de l'hyperparasitisme entraîne constamment la mort d'un certain nombre de parasites directs qui, se multipliant, auraient augmenté la quantité des agresseurs de cet hôte.

Ainsi la compétition transforme, et en divers sens, les conditions de la vie et de la mort des espèces.

Les Associations

L'accumulation des organismes n'a pas nécessairement pour effet la destruction d'une partie d'entre eux ; de cette accumulation résulte parfois, au contraire, une sorte d'association, telle que la présence des uns favorise l'existence des autres. Le phénomène revient à une sorte de commensalisme, mais commensalisme très élargi, jouant un rôle considérable dans l'interaction des organismes. Alfred GIARD, le premier, en a compris l'importance. Dès 1876 ⁽¹⁾, il attirait l'attention sur la succession des parasites de l'Orme, dont chacun semble préparer la venue du suivant. *Scolytes* (*Eccaptogaster*) *multistriatus* RATZ. attaque tout d'abord les jeunes rameaux ; ceux-ci meurent et leur mort retentit sur les grosses branches d'où ils proviennent, qui deviennent alors la proie de *Scolytes* (*Eccaptogaster*) *geoffroyi* RATZ. Par suite, à la base de ces grosses branches pousse un Champignon du genre *Tubercularia*. Dans ces arbres très délabrés vient pondre *Zeuzera æsculi* L., tandis qu'*Orchestes alni* L. mange les feuilles des dernières pousses. Peut-être faut-il encore ajouter que l'action des Galéruques sur les feuilles de l'Orme sain commence à diminuer sa résistance.

Quelques années plus tard, A. GIARD et BONNIER ⁽²⁾ faisaient remarquer la coïncidence très fréquente, sur *Carcinus mœnas* PENNANT, d'une Sacculine et d'un Bopyrien (*Portunion mœnadis* GIARD), coïncidence précédemment constatée par Fritz MUELLER ⁽³⁾ pour *Entoniscus porcellanæ* FR. MUELL. avec *Lernæodiscus porcellanæ* FR. MULL., et par FRAISSE ⁽⁴⁾ pour *Sacculina benedenii* FRAISSE avec *Entoniscus cavolinii* FRAISSE. F. MUELLER voyait « la raison de cette fréquente coïncidence dans ce fait que *Lernæodiscus* produit un fort écartement entre la queue et le bouclier sternal et facilite ainsi l'arrivée du jeune *Entoniscus* à la

⁽¹⁾ Alfred GIARD. Les ennemis des Ormes. *Bulletin Scientifique du Nord*, t. VIII, 1876.

⁽²⁾ Alfred GIARD et Jules BONNIER. Contributions à l'étude des Bopyriens. *Travaux du Laboratoire de Wimereux*, t. V, 1887 (Voir aussi A. GIARD. *Œuvres diverses*, t. II, p. 406 et 409, Paris, 1913).

⁽³⁾ Fritz MUELLER. *Entoniscus porcellanæ*, eine neue Schmarotzerassel. *Archiv. für Naturgesch.*, t. XXVIII, 1862.

⁽⁴⁾ FRAISSE. *Entoniscus cavolinii* n. sp. nebst. Bemerkungen über die Umwandlung und Systematik der Bopyriden. *Arch. a. d. Zool. Institut. Würzburg*, t. IV, 1878.

face ventrale de la Porcellane ». GIARD montre que cette raison strictement mécanique ne s'applique pas à toutes les dispositions connues ; c'est par un autre moyen que la Sacculine prépare le terrain à l'*Entoniscus* : elle transforme le métabolisme du Crabe.

Une observation attentive permet de multiplier les faits de cet ordre. On sait, par exemple, que les larves d'*OEdemera*, Insecte coléoptère, vivent dans les vieilles tiges de plantes diverses. Ces tiges peuvent être, comme le dit Ed. PERRIS, « desséchées par la mort et ramollies par le temps » ⁽¹⁾. Mais de telles tiges ne se rencontrent pas constamment et en toutes saisons ; tandis que fréquemment, le bois de tiges encore vivantes est labouré par des larves d'autres Insectes qui, peu à peu, réalisent les conditions favorables à la vie des *OEdemera*. PERRIS lui-même a trouvé des larves d'*OE. nobilis* Scop. dans des ramilles sèches de *Spartium junceum* L. habitées par les larves d'un Cérambycide (*Dilus fugax* OL., et « dans des tiges sèches de *Cirsium palustre* Scop. ayant déjà nourri la larve assez grosse d'un Diptère de la tribu de Syrphydes ». Pour ma part ⁽²⁾, confirmant et précisant ces observations, j'ai montré que les larves d'*OE. nobilis* se trouvent constamment et en abondance dans des tiges sèches de *Cirsium lanceolatum*, où vivent également des larves de *Mordellistena episternalis* MULS. et d'*Agromyza æneiventris* MEIG. Il s'agit donc bien d'une relation entre divers organismes, dont les uns profitent des modifications apportées au milieu par les autres.

Des relations du même ordre aboutissent à « l'équilibre biologique » qui s'établit peu à peu dans un aquarium d'élevage et que VERNON ⁽³⁾ a tenté d'analyser. Il montre que les Algues vertes, en supprimant l'ammoniaque libre, favorisent le développement des larves d'un Oursin (*Strongylocentrotus lividus* BRIT.), tandis que les Algues rouges, en augmentant à la fois l'ammoniaque libre et l'ammoniaque combiné, nuisent à ces mêmes larves. L'intérêt du travail de VERNON réside surtout en ce qu'il montre qu'une eau précédemment habitée par des Poissons, des Crabes, des Mollusques, des Holothuries, constitue pour les larves de

⁽¹⁾ Edouard PERRIS. Larves de Coléoptères. *Annales de la Société linnéenne de Lyon*, t. XXII, 1876.

⁽²⁾ Etienne RABAUD. Ethologie de la larve d'*OEdemera nobilis* Scop. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1912.

⁽³⁾ H.-M. VERNON. The relations between marine animal and vegetable life. *Mittheil. Zool. St-Neapel*, t. XIII, 1898.

S. lividus un excellent milieu, tandis qu'une eau où ont vécu les larves d'autres Oursins en constitue un mauvais. Ces larves puisent dans l'eau les mêmes substances qu'y puisent celles de *S. lividus*; elles appauvrissent donc cette eau, tandis que le résidu des échanges des autres organismes forme, pour ces larves, un bon régime alimentaire.

P. FAUVEL ⁽¹⁾, de son côté, a mis en évidence des faits concordants, en notant les conséquences du développement des Moules sur une côte rocheuse. La multiplicité des coquilles et l'abondance des filaments de byssus retiennent la vase et déterminent son accumulation. Par suite, tous les animaux qui vivent en eau pure, Éponges, Bryozoaires, Hydriaires, Ascidies composées disparaissent, tandis que le nombre des Annélides s'accroît. Pour être d'ordre mécanique, le rôle des Moules n'en reste pas moins significatif, en ce qu'il fait ressortir l'un des effets possibles de la quantité sur la persistance ou la disparition des organismes.

Les associations végétales montrent un autre aspect du même phénomène. Ainsi, comme l'a montré MOLLIARD ⁽²⁾, *Ascobolus furfurascens* cultivé en culture pure ne fructifierait pas et ne donnerait guère qu'un mycélium stérile. Mais, mis en présence d'une Bactérie isolée de cultures accidentellement impures, il donne des périthèces normaux. Généralisant ces résultats, MOLLIARD supposait que d'autres Champignons coprophiles ou humicoles devaient se comporter de la même manière. Les recherches ultérieures de PINOY et de SARTORY ont montré la justesse de cette vue. PINOY ⁽³⁾ ne parvient à cultiver une Myxobactérie, *Chondromyces crocatus*, qu'en l'associant avec un *Micrococcus*; SARTORY ⁽⁴⁾, pour sa part, n'obtient la fructification d'une Levure (voisine de *Willia saturna* KLÖEKES) ou d'un *Aspergillus* qu'en présence d'une Bactérie.

Sans doute, dans l'ensemble de ces cas, la présence de l'orga-

(1) P. FAUVEL. *Op. cit.*

(2) M. MOLLIARD. Rôle des Bactéries dans la production des périthèces des *Ascobolus*. *C. R. Acad. Sci.*, t. CXXXVI, 1903.

(3) E. PINOY. Sur la nécessité d'une association bactérienne pour le développement d'une Myxobactérie, *Chondromyces crocatus*, *C. R. Acad. Sci.*, t. CLVII, 1913.

(4) Aug. SARTORY. a) Sporulation d'une Levure sous l'influence d'une Bactérie. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXII, 1912.

b) De l'influence d'une Bactérie sur la production des périthèces chez un *Aspergillus*. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXIX, 1916.

nisme ou des organismes qui modifient et préparent le milieu n'est pas indispensable ; d'autres influences, telle que le simple apport d'une substance chimique inerte, pourraient assurément produire une modification équivalente. Mais ces influences n'entrent spontanément en jeu que rarement et, en fait, la succession ou l'association des organismes remplissent seules les conditions nécessaires. Il ne s'ensuit nullement, du reste, que l'association soit, en toutes circonstances, favorable aux associés. De l'association à la compétition la distance n'est pas longue et la transformation de l'une dans l'autre s'accomplit parfois. SARTORY note, par exemple, que la fructification de l'*Aspergillus* ne se produit pas si la Bactérie prend une trop grande extension, de sorte que, pour une différence légère, l'une des conditions même qui assurait la persistance d'un organisme devient une condition de sa disparition.

Par là, se trouve nettement caractérisée la vraie nature des liens qui unissent entre elles les espèces associées ; ces liens n'ont rien de nécessaire ; ils résultent de la convergence de ces espèces vers un centre attractif commun et des circonstances diverses qui règlent leur multiplication.

Mais pour que cette convergence ait lieu et que ces circonstances interviennent, pour qu'un groupement d'organismes se produise sur une surface restreinte, encore faut-il que ces organismes soient soumis à une même influence et viennent en contact. Certes, suivant la répartition et le nombre de ces influences, les chances de convergence diminuent ou augmentent en fonction des affinités ; cependant, d'autres conditions interviennent encore qui éloignent les organismes les uns des autres, annihilant ainsi les affinités, ou les rapprochent, au contraire, favorisant ces mêmes affinités.

V

LA DISPERSION DIFFÉRENTIELLE

Ces conditions appartiennent à un autre ordre de faits. Pour qu'un organisme vive, l'aliment est une condition nécessaire, mais non suffisante ; les échanges de cet organisme ne s'effec-

tuent que si toute une série de facteurs interviennent ; température, état hygrométrique, état du sol, intensité et qualité de l'éclairement, altitude et bien d'autres encore, formant un complexe climatérique. Le complexe diffère suivant les régions ; dans une même région, il subit des variations périodiques ou accidentelles. Tout changement influe directement sur les organismes, qu'ils soient transportés d'une région dans une autre, ou soumis sur place aux variations climatériques. Seulement, les changements qui surviennent ne produisent pas les mêmes effets sur les divers organismes ; les uns continuent de vivre, bien ou mal, les autres meurent, d'autres encore émigrent.

Dans leur ensemble, ces faits, relatifs aux différences ou aux variations climatériques, édaphiques et autres, sont anciennement connus ; leurs conséquences sur l'interaction des organismes ont été beaucoup moins remarquées. Et cependant, si la dispersion géographique ou saisonnière, examinée dans ses grandes lignes, offre un indubitable intérêt pour l'histoire particulière de chaque espèce, elle n'en offre pas moins pour la question générale, qui nous occupe, des causes de la persistance ou de la disparition des espèces.

Ce dernier point de vue n'a pas échappé et ne pouvait échapper aux paléontologistes. L'étude stratigraphique des fossiles conduisait nécessairement à remarquer le changement des faunes et des flores suivant les étages ; elle conduisait, par suite, à rechercher les causes de ces changements : parmi elles, les variations considérables des facteurs cosmiques s'imposaient avec évidence. A l'époque actuelle, l'amplitude de ces variations paraît beaucoup diminuée et peu capable d'entraîner, comme aux périodes géologiques anciennes, la destruction d'espèces, jusque-là nombreuses en individus. Mais il y a d'autres variations, d'autres différences dont les documents géologiques ne portent aucune trace, et qui jouent, dans la nature actuelle, un rôle prépondérant quant à la vie des espèces. Ces variations et ces différences se résument dans le phénomène général suivant : tous les organismes ne supportent pas de la même manière les mêmes influences ; tandis que ces influences ne déterminent aucun changement chez certaines espèces, parfois au contraire elles en déterminent d'assez marquées chez certaines autres, allongeant ou abrégant leur cycle évolutif, leur rendant même la vie impossible.

Quels qu'ils soient, ces changements aboutissent souvent à séparer victimes et agresseurs, parce qu'ils suppriment la concordance exacte de leurs aires de dispersion géographique ou saisonnière. La dispersion des unes déborde celle des autres, si bien que, dans la portion où elles vivent seules, les victimes échappent nécessairement aux atteintes des agresseurs. Cette disjonction des aires, opposant un obstacle absolu à l'exercice des affinités, fait ressortir toute l'importance des variations et des différences cosmiques.

L'examen des différences nous retiendra tout d'abord. A son sujet, l'observation simple fournit des faits précis assez caractéristiques qui, sans montrer peut-être la dispersion différentielle tout entière, donnent du moins des indications nettes sur ses divers aspects.

Les différences locales

Des différences climatériques légères et locales suffisent le plus souvent à séparer un organisme de ses agresseurs et lui permettre de persister. J'ai constaté, par exemple, que les capitules des pieds de *Stehelina dubia* qui croissent sur le versant nord des montagnes aveyronnaises ne renferment pour ainsi dire jamais de *Larinus stehelinae*, tandis que les capitules des pieds qui croissent sur le versant sud en renferment constamment. Ce n'est pas que le Charançon ne puisse vivre sur les pentes nord, la différence des conditions locales n'entraîne certainement pas une telle impossibilité ; mais cette différence suffit pour modifier la végétation de la plante et la mettre à l'abri du parasite. En effet, les Stehélines exposées au nord fleurissent sensiblement plus tard que les autres et cela provient, suivant toutes probabilités, de la brièveté relative de l'insolation quotidienne sur le versant nord. Il en résulte un abaissement de la température moyenne qui, si faible soit-il, provoque un retard appréciable de la végétation. Par suite, au moment où les *L. stehelinae* sortent de leur coque, ils trouvent vers le sud des bourgeons développés, qui n'existent pas encore vers le nord ; ils pondent alors sur les premiers, et ils ont terminé leur ponte quand apparaissent les seconds.

On objectera, peut-être, que les causes qui retardent le bour-

geonnement de *S. dubia* devraient également retarder le développement et la ponte de *L. stehelinæ*, et rétablir ainsi la concordance. Sans doute ; mais il convient de remarquer que le Charançon arrive à l'état adulte vers la mi-septembre, passe l'hiver enfermé dans le capitule même dont il a mangé le contenu, et se trouve près à sortir dès le printemps. A quelques jours de distance, tous les imagos acquièrent leur maturité sexuelle durant la période de réclusion ; tous l'acquièrent, par conséquent, bien avant le moment de leur sortie, et le retard que déterminerait l'influence des zones septentrionales ne compenserait en aucune manière le retard que la végétation subit sous la même influence. Les premières chaleurs, la température extérieure, souvent très élevée aux heures où le soleil darde sur ces pentes, provoquent la sortie des Insectes et la provoqueraient aussi bien du côté nord que du côté sud ; mais, c'est de ce dernier côté seulement qu'il trouveront des bourgeons formés. En conséquence, même si un *L. stehelinæ* venait tardivement pondre dans un capitule exposé au nord, le fait demeurerait exceptionnel : la discordance entre la sortie de l'Insecte et le développement des bourgeons floraux s'opposerait à ce que le parasite se multipliât dans ces zones. Peut-être pourrait-on penser que la différence de la température moyenne suffit à maintenir l'Insecte vers les régions sud ; ce n'est guère probable ; mais serait-ce vrai, qu'il s'agirait encore de conditions climatiques ; peu importerait au fond que leur action s'exerçât uniquement sur la plante et par contre-coup sur l'Insecte, ou simplement sur l'Insecte, ou à la fois sur l'Insecte et la plante. Je remarque, cependant, que, relativement à la plante, la ponte est précoce. D'une manière constante, les capitules parasités sont les plus anciens d'une touffe ; les capitules jeunes des touffes exposées au midi, de même âge que les premiers capitules des touffes exposées au nord, sont généralement indemnes. La coïncidence mérite attention ; elle justifie complètement et impose l'explication que je viens de donner. Grâce à l'influence retardatrice de conditions locales, la victime échappe à l'agresseur dans une zone déterminée, ce qui assure la persistance de l'espèce, tant que ne surviennent pas de nouvelles influences.

Les conditions qui déterminent une dispersion différentielle locale varient naturellement avec les organismes. Ainsi, *Caca-*

cia costana F., Microlépidoptère très nuisible aux vignobles, ne vit et ne se développe que sur les plantes croissant à proximité de l'eau ; dès lors il n'envahira que les Vignes inondées. L'humidité étant donnée, toutes choses égales d'ailleurs, l'Insecte hygrophile subira l'attraction qu'exerce l'énorme masse d'un vignoble, même si ses affinités les plus fortes l'entraînent vers d'autres plantes. Partout où ces conditions manqueront, *Cacæcia costana* n'attaquera pas la Vigne, quoique vivant à sa proximité.

Zygæna occitanica et *Dorycnium suffruticosum* fournissent un autre exemple, très significatif, de disjonction locale entre agresseur et victime. Seulement, au lieu que la différence géographique résulte d'une dispersion horizontale, elle résulte ici d'une dispersion verticale ⁽¹⁾ ; le sens de la différence ne modifie du reste en rien la signification générale du phénomène. Tandis que la Légumineuse pousse, et pousse abondamment, du haut en bas de hauteurs dont le sommet atteint 800 mètres en moyenne, le Lépidoptère ne vit que dans la zone supérieure, qui débute à 450 mètres, environ. Bien que j'aie parcouru la région dans toutes les directions, je n'ai jamais rencontré ni une chenille, ni un cocon, ni un papillon, pas plus dans la vallée que dans les parties basses des pentes. Quant à la cause de cette localisation de l'Insecte, je ne la connais point. Suivant toute évidence, la plante ne réalise pas à elle seule toutes les conditions de vie de *Z. occitanica*, puisque celui-ci, même adulte, ne descend pas vers le fond de la vallée, alors qu'aucune barrière visible ne s'oppose à sa descente et que la plante vit à tous les niveaux. S'agit-il d'un état hygrométrique différent, en raison de la rivière qui coule au pied des hauteurs ? s'agit-il d'un courant d'air plus marqué ici que là ? je n'ai recueilli aucune donnée qui permette de formuler une hypothèse valable ; néanmoins, l'absence de séparation marquée, entre les zones où vit la Zygène et les zones immédiatement voisines où elle ne vit pas, conduit à penser qu'il s'agit d'un obstacle d'ordre climatérique inappréciable par nos sens.

Les relations géographiques locales des parasites végétaux et de leurs victimes donnent lieu à des observations compara-

(1) Etienne RABAUD. La dispersion verticale de *Zygæna occitanica* et la notion de milieu. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 40, 1909.

bles et fort instructives. Ainsi, *Orobanche minor* SUTTON se développe mal en milieu humide. Dans une parcelle de terrain plantée de Trèfle sur une longueur de 100 mètres et s'élevant en pente douce à partir d'un pré humide, Fernand GUEGUEN ⁽¹⁾ constate que l'abondance du parasite augmente à mesure que l'humidité diminue. Cinq segments consécutifs, de la base au sommet, donnent par mètre carré, un nombre d'Orobanches constamment progressif : 4, 12, 13, 30, 60. GUEGUEN observe en outre que, pour des conditions édaphiques sensiblement égales, l'orientation influe sur la répartition des parasites : les parties du champ de Trèfle le plus constamment soumises à la pluie, en raison des vents dominants, sont les moins atteintes.

Une Rafflésiacée, *Cytinus hypocistis* L., subit une influence exactement contraire, mais qui n'en aboutit pas moins à limiter sa destruction des Cistes. FRAYSSE ⁽²⁾ remarque, en effet, que le parasite se rencontre de préférence dans les terrains humides, surtout dans les sols riches en humus. Par suite, les Cistes restent indemnes dans une partie du bois, plantée de Pins, relativement sèche, tandis qu'ils sont infestés dans l'autre partie, relativement fraîche, où poussent *Quercus*, *Calluna*, *Lavandula*, *Phillyrea*.

Ici, à vrai dire, la question se modifie sensiblement et se complique, bien que le phénomène conserve son entière signification au point de vue de la vie et de la mort des espèces. La dispersion du végétal parasite dépend-elle des influences extérieures agissant directement sur lui, ou des modifications que ces influences impriment au végétal parasité ? L'état hygrométrique du sol fait-il obstacle à la vie de *Cytinus* et d'*Orobanche* indépendamment du Ciste et du Trèfle, ou bien le Ciste et le Trèfle qui croissent dans un terrain sec diffèrent-ils assez de ceux qui croissent dans un terrain humide pour changer les affinités et les possibilités de vie de *Cytinus* et d'*Orobanche* ?

La première éventualité répond au cas des parasites qui ont une période initiale de vie libre. MIRANDE le met clairement en évidence pour la Cuscute et nul doute que ces résultats ne vail-

(1) Fernand GUEGUEN. Recherches sur l'Orobanche. *Annales du Service des Epiphyties*, t. I, 1913.

(2) *Op. cit.*, p. 417.

(3) M. MIRANDE. *Op. cit.*

lent aussi pour le Cytinet et l'Orobanche. Le développement de la Cuscute exige, pour se produire, une chaleur humide de 10 à 12 degrés au moins ; l'absence ou l'insuffisance d'humidité supprime, sans recours, toute germination, et MIRANDE conclut que « la répartition géographique de ces plantes parasites est indifférente de celle de leurs plantes nourricières et réglée surtout par les conditions climatériques propres à chaque espèce ou à chaque groupe d'espèces. » L'action directe des conditions externes suffit donc, lorsque les parasites germent hors de leurs hôtes, pour empêcher les rapprochements utiles à la mise en jeu des affinités ; l'espèce victime se développe alors librement.

Mais, une fois le parasite fixé sur son hôte, ou quand le parasite accomplit sur cet hôte tout son cycle évolutif, l'influence directe du milieu ne saurait produire le même effet. A ces cas, répond la seconde éventualité. Les recherches d'Emile LAURENT ⁽¹⁾ montrent précisément que la dispersion de tels parasites ne suit pas forcément celle de l'hôte. Ainsi, la Cuscute croît avec le plus de vigueur sur les végétaux semés dans les terrains mélangés de chaux et surtout de potasse ; on la trouve, d'ailleurs, communément dans les terrains calcaires. De même, le Gui subit l'influence du sol, et LAURENT constate qu'il se développe de préférence sur les arbres plantés en terrain calcaire : l'expérience confirme ces observations.

Les variations du métabolisme de l'hôte en raison du changement des conditions de vie — partant, suivant le mode de dispersion — ne laissent place à aucune discussion ; pour une plante qui végète aussi bien dans les terrains calcaires que dans les autres, la constitution des sucres varie nécessairement en fonction de la nature du sol. L'expérience et l'observation prouvent que les différences ainsi acquises peuvent transformer les plantes d'une manière assez marquée pour influencer sur les affinités des parasites.

De ces faits, il convient de rapprocher l'observation des forestiers, relative à la répartition des diverses essences d'arbres dans une forêt et sa répercussion sur le développement des Insectes

(1) Emile LAURENT. a) Essais sur la dispersion du Gui en Belgique. *Bull. Soc. roy. bot. belge*, t. XXXVIII. 2, 1895.

b) De l'influence du sol sur la dispersion du Gui et de la Cuscute en Belgique. *Bull. de l'Agriculture*, t. XVI, Bruxelles, 1900.

xylophages. Une forêt formée d'arbres « d'âges gradués, composée de plusieurs espèces d'essences de conifères ou mélangée de feuillus, poussant sur un sol fertile et dans les conditions d'humidité atmosphérique suffisante, présente plus de résistance aux déprédations des Insectes, et particulièrement des Bostryches, que le massif équien végétant sur un sol maigre et pas trop ensoleillé... les forêts résineuses pures et régulières offrent le meilleur champ d'activité aux Bostryches (1) ». Certains mélanges, néanmoins, favorisent le développement des phytophages. Ainsi, *Lymantria dispar* n'envahit les Conifères, aux Etats-Unis, que s'ils poussent dans le voisinage du Chêne. La chenille de ce Lépidoptère, en effet, ne peut, au moment où elle vient d'éclorre, manger les aiguilles des Conifères, trop épaisses pour l'écartement de ses mandibules ; elle vit alors sur le Chêne et le dévaste. Mais, quand elle a accompli une partie de son évolution larvaire, elle devient capable de dévorer les aiguilles de Conifères. Par conséquent, si les résineux existent seuls, les jeunes Chenilles meurent sans exception, par impossibilité de se nourrir. Les conditions de milieu se traduisent ici par une action mécanique ; elles n'en offrent pas moins une particularité fort importante (2).

L'influence des conditions de milieu de l'hôte sur ses agresseurs se retrouve dans les relations des animaux et de leurs parasites. Em. ROUBAUD (3) constate, par exemple, que la virulence des Trypanosomes augmente ou diminue, disparaît même, suivant le mode de vie de *Glossina palpalis*. La captivité fait de la Mouche un milieu très défavorable au Sporozoaire, de sorte que l'on doit prévoir le cas où la Glossine rencontrera des conditions locales aboutissant au même résultat. Tout se passerait alors comme s'il s'agissait d'une dispersion différentielle vraie.

De cet ensemble de données se dégage une importante conclusion. Les différences locales de dispersion, dues à des causes variées, montrent qu'à de très brefs intervalles existent des différences climatériques, édaphiques ou autres, suffisantes pour

(1) A. BARBEY. *Traité d'entomologie forestière*, Paris, Berger-Levrault, 1913, p. 155.

(2) Paul MARCHAL. *Les Sciences biologiques appliquées à l'agriculture*.

(3) Em. ROUBAUD. *Glossina palpalis*.

influencer la répartition géographique des animaux et des plantes. A quelques dizaines de mètres de distance, et moins encore, les changements dans l'interaction des complexes organisme \times milieu s'accusent à ce point que les conditions de vie, qui d'un côté satisfont à la fois à l'agresseur et à la victime, de l'autre, ne satisfont plus qu'au premier ou à la seconde. Et tandis que celle-ci bénéficie de la disjonction, celui-là, bien au contraire, risque d'en subir des conséquences graves. Par suite, ces différences entre deux zones immédiatement contiguës, si légères et si négligeables en apparence, jouent un rôle de premier plan au point de vue général, rôle aussi considérable que les différences qui existent entre des régions éloignées. Séparant agresseurs et victimes, les unes et les autres influent directement sur la constitution des faunes et des flores, puisqu'elles correspondent à des causes qui entraînent la persistance ou la disparition d'organismes ; mais les différences locales, en raison même de leur localisation restreinte, concourent efficacement au maintien d'une espèce dans les diverses parties de son habitat. Son aire générale de dispersion reste la même ; elle ne disparaît, sur une surface de faible étendue, que pour y revenir aussitôt, grâce au repeuplement par les individus venus des zones contiguës. L'espèce persiste ainsi intégralement.

Différences entre les aires générales de dispersion

Mais les différences portant sur de vastes étendues doivent également attirer et retenir toute notre attention. Si elles n'ont point pour effet de maintenir complètement une espèce, elles la maintiennent du moins dans la zone où son aire générale de dispersion déborde celle de son agresseur.

Ce débordement d'une aire sur une autre se produit, à coup sûr, très souvent. Mais les recherches de géographie biologique envisagent rarement la question sous cet angle, de sorte que les exemples précis font en grande partie défaut. A ce titre, le travail de MARCHOUX ⁽¹⁾ sur la fièvre jaune, celui de CONTE et VANEY sur le Moustique du paludisme constituent deux exceptions importantes.

⁽¹⁾ *Op. cit.*

Comparant la répartition de *Stegomyia fasciata* et du Microbe de la fièvre jaune, MARCHOUX constate que celle du premier s'étend sensiblement plus que celle du second. Le Moustique peut vivre et évoluer à une température moyenne de 20°, tandis que le Microbe perd toute virulence, et disparaît peut-être, dans ces mêmes conditions thermiques. D'autres conditions, non encore précisées, entrent certainement en jeu, car le degré moyen de la température ne rend pas entièrement compte de la dispersion différentielle. Pour le point de vue que nous examinons ici, il suffit de savoir que les deux habitats ne se superposent pas exactement, qu'une zone existe où l'Homme rencontre *S. fasciata*, sans courir le risque de contracter la fièvre jaune.

Quoique portant sur une étendue plus restreinte, l'étude de CONTE et VANEY (1), relative à *Anopheles maculipennis* MEIG. et au paludisme, donne une indication nette de même sens. Le Moustique se rencontre en abondance dans la région lyonnaise, tandis que le paludisme en a presque complètement disparu — quelles qu'en soient d'ailleurs les raisons.

En dehors de ces faits de parasitisme intéressant directement l'Homme, la comparaison de l'aire de dispersion de divers Insectes phytophages et de leurs plantes nourricières fournit quelques résultats intéressants. Sans avoir fait un travail complet, j'ai cependant réuni des indications relatives à *Larinus maurus* OL. et *Asteriscus spinosus* GG. d'une part ; à *Apion cyanescens* et *Cistus salviaefolius* d'autre part. Dans les deux cas, la distribution des plantes dépasse très sensiblement celle des Insectes. Ceux-ci ne franchissent guère, en France, les confins de la région méditerranéenne, tandis que celles-là, *Asteriscus spinosus* surtout, s'étendent très au delà. Si l'on remarque que peu d'animaux vivent aux dépens d'*A. spinosus*, l'existence d'une zone où il ne risque point d'attirer l'un de ses rares agresseurs acquiert tout son intérêt.

L'étude que L. FRÉDERICQ consacre à *Colias palæno* L. (2) fournit une indication entièrement superposable : à l'ouest et au sud de l'Europe, les isothermes d'hiver limitent la distribution

(1) A. CONTE et VANEY. Répartition de l'*Anopheles maculipennis* MEIGEN dans la région lyonnaise. *C. R. Acad. Sci.*, 1906.

(2) L. FRÉDERICQ. Influence de la température sur la distribution géographique de *Colias palæno*. *Arch. int. de Phys.*, 1905.

géographique de ce Lépidoptère. Or, ses plantes nourricières, *Vaccinium uliginosum* L. et *Hydrocotyle vulgaris* L. vivent au delà de ces limites, les terrains marécageux, les lieux humides constituant pour elles des conditions qui ne sont pas nécessairement liées aux conditions réalisées par les isothermes d'hiver.

L'aire de dispersion d'un autre Lépidoptère. *Gonepteryx cleopatra* L., qui se nourrit de *Rhamnus alaternus* L. et *R. alpina* L., est limitée d'après les recherches de G. DE ROCQUIGNY-ADANSON ⁽¹⁾, par les lignes isothermes de 12°, tandis que les plantes remontent sensiblement plus haut. De même, la distribution géographique de *Saturnia pyri* SCHIFF, également étudiée par cet auteur ⁽²⁾, ne recouvre pas celle des plantes qu'elle mange. Dans le sens horizontal, la courbe limite passe, en France, entre le 48° et le 30° degré de latitude, elle descend plus bas en Suisse, puis se dirige vers l'est et gagne les parties méridionales de la Russie, pour se terminer au Caucase. Dans le sens vertical l'Insecte vit jusqu'à 1.450 mètres. Les plantes nourricières, Amandiers, Poiriers, Pommiers, Pruniers, débordent ces limites, tant horizontales que verticales.

Enfin, si nous considérons la faune lépidoptérologique d'Angleterre ⁽³⁾, nous constaterons l'absence de diverses espèces, alors que les végétaux dont elles font leur pâture y croissent normalement : *Lycæna argus* L., *Papilio podalirius* L., *Thecla ilicis* Esp., *Limenitis populi* L., *L. camilla* L. La non-concordance entre ces Lépidoptères et leurs plantes nourricières relève, sans doute, de causes géologiques, car les mêmes espèces vivent en France dans des régions faisant exactement face à l'Angleterre et où règnent des conditions très sensiblement analogues.

Variation des aires générales de dispersion

Ces exemples suffisent. Aussi bien se multiplieront ils le jour où les naturalistes orienteront dans ce sens les études de Géoné-

⁽¹⁾ G. de ROCQUIGNY ADANSON. Géonémie de *Rhodocera cleopatra*. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 28, 1898.

⁽²⁾ G. de ROCQUIGNY ADANSON. a) Géonémie de *Saturnia pyri* SCHIFF. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 27, 1897 ; t. 29 1898 ; t. 30, 1899.

b) Altitude d'habitat de *Saturnia pyri* SCHIFF, *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 28, 1898.

⁽³⁾ Charles OBERTHÜR. Observations sur la Faune anglaise comparée des Lépidoptères. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 31, 1900.

mie. Dans ces exemples, toutefois, la dispersion différentielle apparaît comme un fait permanent, depuis longtemps acquis. Or, toute distribution géographique s'établit en fonction de facteurs essentiellement variables ; elle peut et doit changer. Si l'importance des changements est souvent négligeable, parfois cependant elle devient considérable, sinon par les dimensions de la surface sur laquelle porte la variation, du moins par la disjonction qui en résulte fréquemment entre agresseurs et victimes. Les conséquences qu'un tel changement entraîne dans la vie d'une espèce méritent d'être examinées avec soin.

L'extension des aires de dispersion se produit, semble-t-il, plus souvent que leur réduction. Cela tient à ce que la répartition actuelle des êtres ne correspond pas strictement aux seules régions qui réalisent, pour eux, les conditions favorables d'existence. Par suite, il suffira quelquefois de peu pour élargir l'habitat d'une espèce. Bien au contraire, la réduction d'une aire exige des changements climatériques importants et durables qui se produisent rarement.

A la suite de quelles circonstances une espèce élargit-elle les limites de son extension ? Cette extension s'effectue par des procédés divers. Les courants marins, les bois flottés, le vent, les Oiseaux, l'Homme surtout, servent de véhicules à des plantes, à des animaux, à des germes divers et les transportent souvent à de grandes distances. Les déplacements verticaux dépendent également de courants dans cette direction, qui modifient, entre autres, la répartition du plancton ⁽¹⁾. Verticaux ou horizontaux, d'ailleurs, les courants marins sont particulièrement importants pour les organismes sédentaires, au point de vue de la répartition de leurs matériaux nutritifs ou de leurs agresseurs. Toute variation des courants facilitera, en général, la rencontre et le jeu des affinités.

Du reste, qu'il s'agisse d'organismes terrestres ou aquatiques, sédentaires ou errants, leurs déplacements les mettent nécessairement dans des conditions nouvelles. Parfois, la nouveauté réside surtout dans le climat, mais souvent elle réside dans la disjonction qui s'opère entre victime et agresseurs.

(1) A. NATHANSON. Sur l'influence de la circulation verticale des eaux sur la production du plancton marin. *Bull. Océanog. de Monaco*, n° 62, 1906.

Certes, la disjonction ne s'opère pas forcément, car le transport de l'agresseur avec sa victime est toujours possible. L'étude du repeuplement des îles Krakatoa en donne une preuve. Dans ces îles, en effet, on signale un Chryside, Hyménoptère parasite, qui ne peut avoir été transporté que dans le nid de sa victime, ainsi qu'une larve de *Toxophora*, Diptère parasite d'Eumène, dont la présence coïncide précisément avec celle d'*Eumenes circinalis* FABR. Ces faits font entrevoir à Edmond BORDAGE ⁽¹⁾ d'autres possibilités : les sacs ovigères des Blattes transportés sur les bois flottés, les chrysalides fixées aux troncs d'arbres, les végétaux chargés de larves mineuses emportent avec eux leurs parasites. Toutefois, il ne suit pas de là que l'existence simultanée d'une espèce et de ses agresseurs dans des contrées très éloignées de leur aire principale de dispersion résulte nécessairement d'un transport. Surtout s'il s'agit d'une distribution géographique très ancienne, toutes les chances sont pour que la présence de ces organismes dans des régions situées à grande distance les unes des autres tienne à une dispersion jadis très étendue et continue, ultérieurement fragmentée sous l'action de phénomènes géologiques. Les conditions générales de vie diffèrent alors assez peu et, en raison même de la continuité antécédente, victimes et agresseurs se rencontrent aussi bien dans une région que dans une autre.

Cette circonstance mise de côté, le transport simultané d'un parasite ou d'un prédateur avec son hôte n'est pas un fait constant ; assez souvent, au contraire, le déplacement porte sur la victime seule, qui se développe alors avec intensité, si l'ensemble des conditions du milieu ne lui font pas obstacle.

L'histoire type de ces transports est certainement celle d'*Icerya purchasi* MASK. ⁽²⁾, Cochenille polyphage qui ravage diverses plantes, notamment les Orangers et les Citronniers. Originnaire d'Australie, où sa présence passe inaperçue, elle est successivement transportée en Californie (1868), en Portugal (1896), en Italie (1900) et en France (1910). Dans chaque habitat nouveau, elle se multiplie au point de devenir, au bout de

⁽¹⁾ Edmond BORDAGE. Le repeuplement végétal et animal des îles Krakatoa depuis l'éruption de 1883. *Annales de Géographie*, 1916.

⁽²⁾ Paul MARCHAL. *Icerya purchasi* en France et l'acclimatation de son ennemi, le *Novius cardinalis*. *Annales du service des Epiphyties*, t. 1, 1913.

deux ou trois ans, un véritable danger, car elle envahit, les uns après les autres, les végétaux les plus variés. La cause de cette multiplication intense peut tenir, soit à l'influence de conditions climatériques ou nutritives meilleures dans le nouvel habitat que dans l'habitat originel, soit à l'absence des agresseurs habituels. Cette dernière hypothèse paraissant la plus vraisemblable, les recherches furent orientées dans ce sens et, en 1888, KOEBEL porta d'Australie en Californie une Coccinelle, *Novius cardinalis* MULS., qui se nourrit d'*Icerya purchasi*. Le résultat ne se fit guère attendre; un an après l'introduction du prédateur, la Cochenille devenait quantité négligeable. Depuis, le même résultat a été obtenu partout où la Cochenille prenait une extension inquiétante. Pareille expérience, faite sur une si vaste échelle, montre clairement qu'il suffit de modifier les conditions de rencontre des agresseurs et des victimes pour modifier en même temps les chances de vie ou de mort de l'une et de l'autre.

L'exemple d'*Icerya purchasi* n'est d'ailleurs pas le seul, car le procédé qui consiste à introduire ou à multiplier le parasite d'une espèce nuisible à l'Agriculture est devenu courant. Assurément, il ne donne pas toujours des résultats aussi satisfaisants, mais il ne faut pas oublier que l'interaction des organismes n'est pas simple. Si agresseurs et victimes ont en commun certaines conditions de vie, ils n'ont cependant pas exactement les mêmes. Le phénomène que nous avons noté pour la Zygène et le Dorycnium, l'Orobanche et le Trèfle, et d'où résulte la dispersion différentielle de ces organismes est vraiment un phénomène général, et s'il arrive, comme pour *I. purchasi* et *N. cardinalis*, que victimes et agresseurs supportent également bien des influences très diverses, l'éventualité contraire se produit aussi. La lutte contre l'invasion de *Lymantria dispar* aux Etats-Unis en fournit une preuve. Importé d'Europe il y a 30 ans environ, ce Lépidoptère a pris une extension considérable, contre laquelle l'acclimation d'entomophages n'a pas donné tous les résultats attendus. En particulier, l'infestation par un Champignon, *Empusa aulicor*, liée à la chaleur des nuits et à l'humidité de l'atmosphère, ne réussit que très irrégulièrement ⁽¹⁾. De son

(1) PAILLOT. *Op. cit.*

côté, l'action des Insectes parasites se heurte à des conditions défavorables diverses : les uns deviennent hyperparasites, les autres ne trouvent pas l'hôte intermédiaire utile à leur cycle évolutif, et d'autres encore sont attaqués par des agresseurs autochtones ⁽¹⁾.

A. GIARD, qui a essayé de limiter l'envahissement du Hanneton vulgaire en contaminant le sol avec *Isaria densa* ⁽²⁾, a, lui aussi, reconnu qu'il ne suffit pas de mettre en contact les Insectes avec leur parasite. La nature du sol, entre autres conditions, joue un rôle important dans le succès de l'infestation. Les expériences de GIARD et les essais pratiqués sur ses indications montrent qu'*Isaria densa* se propage mal dans les terrains arénacés, de sorte que les Vers blancs, pour qui le sable est au contraire un milieu favorable aux déplacements, s'y trouvent à l'abri du parasite ; du moins, le nombre des individus atteints paraît infiniment restreint.

On sait également que le *Sporotrichum globuliferum* SPEG. ne vit pas tout à fait dans les mêmes conditions atmosphériques que sa victime, *Blissus leucopterus* SAY.

Nous pourrions aisément, du reste, multiplier ces exemples, qui montrent bien que l'extension de l'aire des agresseurs ne suit pas forcément celle des victimes. Il importe dès lors de retenir et de comprendre que les conditions éthologiques, infiniment complexes, qui conviennent aux organismes, varient suivant les organismes, quelles que soient leurs relations les uns avec les autres. Le fait qu'un animal vit aux dépens d'un végétal ou d'un autre animal n'implique nullement que l'éthologie du premier se superpose exactement à l'éthologie des seconds. Il faut donc se garder de penser et de dire, comme bien des naturalistes le font encore, qu'un prédateur et qu'un parasite partagent complètement l'aire de dispersion de leurs victimes. Entre les deux existent souvent des différences qui, formant des zones où ces êtres ne se rencontrent pas, constituent pour la victime la protection la plus efficace.

On pourrait néanmoins objecter que, dans la zone où elle vit isolée de ses agresseurs, l'espèce victime trouvera des agresseurs

⁽¹⁾ HOWARD and FISKE. *Op. cit.*

⁽²⁾ A. GIARD. *Op. cit.*

nouveaux qui annihilent l'effet de la dispersion différentielle. En fait, l'expérience prouve que ces espèces disjointes se multiplient abondamment. Ni *Icerya purchasi*, ni *Lymantria dispar*, ni *Euproctis chrysorrhœa* ne rencontrent, dans les régions qu'elles envahissent, d'agresseurs très actifs ; la place vide qu'elles représentent n'est donc pas forcément comblée. Cependant, l'attaque par un agresseur nouveau reste toujours possible et se produit parfois, en raison de circonstances locales qui modifient le jeu des affinités. Mais si le nouvel hôte attire un agresseur indigène, ce n'est pas qu'il lui offre nécessairement des conditions de développement favorables ⁽¹⁾. *Lymantria dispar*, par exemple, attire quelques Hyménoptères ou Diptères américains, une douzaine environ suivant le relevé de HOWARD et FISKE ; néanmoins, l'action combinée de ces agresseurs ne donne qu'un résultat insignifiant, car la plupart d'entre eux n'arrivent pas à effectuer tout leur cycle évolutif dans cet hôte nouveau.

Il faut toutefois envisager le cas des espèces ubiquistes qui vivent dans les régions les plus diverses et dans des conditions assez variées. Ces espèces ont souvent, comme le Chêne entre autres, un nombre prodigieux de parasites ou de prédateurs. Si tous existaient simultanément partout où croît le Chêne, cette espèce disparaîtrait rapidement. Mais les conditions qui suffisent à l'arbre dans les différentes contrées ne suffisent pas à tous ses agresseurs, de sorte que les aires de dispersion de chacun d'eux sont sensiblement moins étendues que celles de leur hôte. Tout se passe donc comme si, dans les zones nouvellement envahies par elle, l'espèce ubiquiste avait attiré des parasites qui vivaient jusque-là aux dépens d'autres victimes.

Inversement, nous devons admettre que l'influence des conditions nouvelles, telles que celles qui résultent d'une extension d'habitat, peut transformer une espèce au point d'en faire pour d'autres espèces un facteur de destruction. Nous ne connaissons aucun fait précis de cet ordre, mais il faut le considérer comme réalisable. C'est à l'un d'eux, sans doute, que pensait COPE lorsqu'il faisait l'hypothèse, rapportée par OSBORN : « Among such theories, the most ingenious is that of the late Professor COPE, who suggested that some of the small, inoffensive, and inconspicuous

(1) V. p. 305.

forms of Jurassic mammals... contracted the habit of seeking out the nests of these Dinosaurs, guawing through the shells of their eggs and thus destroying the young... » (1). La vie ou la mort d'une espèce se trouve ainsi dépendre de phénomènes en apparence insignifiants. Toutefois, des conséquences aussi graves que celles qui découlent de l'hypothèse de COPE ne semblent se produire que très rarement.

Quand il s'agit de parasites strictement internes, dont le cycle ne comporte aucune phase de vie libre, la question de la variation des aires de dispersion ne se pose pas tout à fait de la même manière. Dans ce cas, en effet, l'hôte réunit en lui toutes les conditions éthologiques du parasite. Cependant, si sous une influence quelconque — climatérique, nutritive ou autre — l'hôte subit une modification, les conditions de vie du parasite changent et sa disparition peut s'ensuivre. Les « cures d'altitude », les « cures climatériques » fournissent, à cet égard, des faits précis qui doivent être rapprochés des observations relatives à la dispersion du Gui ou à la virulence du Trypanosome dont j'ai précédemment parlé. Du reste, pour certains parasites strictement internes, mais dont le cycle évolutif comprend deux hôtes successifs, la dispersion différentielle porte sur ces deux hôtes, ce qui nous ramène au cas général. Que l'un de ces deux hôtes manque, en effet, et le parasite disparaît, ainsi qu'il arrive pour le paludisme, la fièvre jaune, la maladie du sommeil dans les contrées où n'existent ni *Anopheles*, ni *Stegomyia*, ni *Glossina*. Par contre, la coexistence des deux hôtes défie tout système de « protection » morphologique ou physiologique.

VI

VARIATIONS MÉTÉOROLOGIQUES, ÉDAPHIQUES ET AUTRES

Après les différences provenant de la diversité des conditions suivant les régions, nous devons examiner les différences qui se produisent sur place, d'une manière durable ou momentanée,

(1) OSBORN, *Century magazine*, 1904, vol. 58.

périodique ou accidentelle, et entraînent, dans des limites d'importance variable, la disjonction des agresseurs et des victimes ou des changements dans leurs proportions relatives. Les différences de cet ordre modifient, en effet, les conditions locales et, par là, rendent la vie difficile, même impossible, à divers organismes, ou plus facile, au contraire, à certains autres. L'action favorisante ou destructrice directe qu'elles exercent est aussi une action indirecte, car la suppression, la diminution d'une espèce ou sa multiplication, se répercutent sur une ou plusieurs autres.

Discordances et coïncidences saisonnières

Lorsque deux espèces, dont l'une se nourrit aux dépens de l'autre, vivent d'une manière exactement parallèle, la première détruira constamment la seconde, dont les risques de disparition seront alors très grands. Si, au contraire, la vie de l'agresseur est relativement courte par rapport à celle de la victime, les chances de persistance augmentent, naturellement, pour celle-ci.

Les deux éventualités se réalisent, mais je ne saurais dire laquelle est la plus fréquente ; je puis simplement affirmer que la seconde se réalise souvent, en particulier, et d'une façon marquée, pour certains végétaux. Nous avons vu précédemment quelle quantité de parasites variés s'attaquaient à *Cirsium lanceolatum*, quantité considérable au point que la disparition de cette Carduacée, tout au moins sa diminution très importante, pourrait s'ensuivre. Pour d'autres plantes, telle que *Cirsium arvense*, la même crainte serait justifiée. Et de fait, la très grande majorité des capitules de ces plantes qui éclosent au printemps et au début de l'été ne fournissent qu'un nombre insignifiant de graines. Mais la végétation et la floraison de ces Cirses se prolongent presque jusqu'au début de l'automne ; de nouveaux capitules se forment et éclosent quelques temps après que le plus grand nombre des parasites importants par leur quantité ont déposé leur dernier œuf (*Larinus turbinatus*, *Rhinocyllus conicus*, *Urophora stylata*, *Myelois cribrella* pour *Cirsium lanceolatum* ; *Larinus carlinæ* pour *C. arvense*). A partir de ce moment, la plupart des capitules restent indemnes et assurent la persistance de l'espèce végétale. Il en est de même pour *Stehelina dubia* et le *Larinus* son parasite :

beaucoup de bourgeons floraux se développent une fois la ponte terminée. Ainsi encore pour *Colias palæno* dont la chenille vit d'octobre à mai, tandis que les plantes nourricières, *Vaccinium uliginosum* et *Hydrocotyle vulgaris* fleurissent et fructifient entre ces deux dates. Pour toutes ces plantes, en conséquence, le changement de saison n'apporte aucune modification sensible dans le métabolisme, tandis que pour leurs parasites il entraîne soit la mort, soit un changement d'état qui limite leur activité.

Le même phénomène se produit, lorsque victimes et agresseurs sont l'un et l'autre des animaux. P. MARCHAL a précisément observé que la multiplicité des parasites de *Cecidomyia destructor*, Army-Worm, Sésamie, etc. aboutirait presque nécessairement à la destruction de ces espèces, si quelques larves ou pupes retardataires n'éclosaient à une époque où le parasite a disparu ⁽¹⁾.

Mais il n'en va pas ainsi pour tous les organismes. Au moment où *Balaninus nucum* commence à pondre, toutes les Noisettes sont formées et il ne s'en formera plus aucune autre. De même, la floraison de beaucoup de plantes s'effectue tout entière dans un court espace de temps, de sorte qu'un accident qui surviendrait à ce moment risquerait de compromettre la reproduction de l'espèce : une quantité suffisante de parasites réalise parfois cet accident. En définitive, les organismes dont la reproduction se prolonge, en dépit des changements de saison, possèdent un avantage incontestable au point de vue de leur persistance, dans le cas où leurs parasites ont une vie limitée.

Variations hygrométriques

Outre ces discordances et coïncidences saisonnières périodiques, des variations accidentelles se produisent fréquemment. Quand elles ne sont que passagères, elles n'ont aucune répercussion appréciable sur la vie des espèces, sinon elles favorisent le développement des unes et nuisent, par contre-coup, à l'existence des autres.

Depuis longtemps, les agronomes connaissent et publient des

(1) Paul MARCHAL. L'équilibre numérique des espèces et ses relations avec les parasites chez les Insectes. *C. R. Soc. de Biolog.*, t. 49, 1897.

faits de cet ordre, sans réussir à attirer l'attention des naturalistes, comme si les plantes cultivées ou les animaux domestiques subissaient seuls l'influence des variations du milieu, comme si la persistance, la multiplication, la diminution ou la mort de tous les organismes n'en dépendaient pas au même titre et de la même façon.

L'état hygrométrique change constamment, sans périodicité reconnue, et ces changements, de durée variable, portent souvent sur de grandes étendues de territoire : on parle couramment d'années humides. Or, l'humidité coïncide fréquemment avec une température douce ; elle affecte alors les organismes, directement ou indirectement, aide au développement des uns, arrête ou retarde le développement des autres, modifie la proportion relative des espèces et, par suite, leur interaction. Les Cryptogames, en général, parasites ou saprophytes, se multiplient durant les périodes humides ; inversement, la sécheresse — ou une température froide — nuit à leur développement.

Quand il s'agit de saprophytes, leur abondance ou leur rareté se répercute peu sur les autres organismes ; elle intéresse toutefois les mycophages, et surtout les mycophages stricts. Quand il s'agit de parasites, la répercussion de l'état hygrométrique est évidemment plus importante. Si la quantité des parasites augmente, la mort d'un grand nombre d'individus des espèces qu'ils attaquent peut s'ensuivre. Les ravages du Mildiou des céréales, aussi bien que ceux du Mildiou de la Vigne dépendent assez étroitement des variations hygrométriques. L'extension du Cryptogame correspond constamment aux périodes pluvieuses du printemps et de l'été, tandis que la sécheresse met régulièrement un terme à l'invasion. Les maladies cryptogamiques des animaux subissent des influences analogues, puisque le nombre des individus atteints croît en proportion du nombre des parasites.

Les animaux, parasites ou prédateurs, éprouvent, eux aussi, l'action directe de l'état hygrométrique. Les animaux hygrophiles ne supportent pas la sécheresse, tandis qu'ils se multiplient avec l'humidité. L'histoire de la *Cochylis* en fournit un frappant exemple. Ainsi que l'a remarqué F. PICARD ⁽¹⁾, ce

(¹) F. PICARD. Sur quelques points de la biologie de la *Cochylis* et de l'*Eudemis*. *C. R. Acad. Sc.*, t. 152, 1911.

Microlépidoptère vole activement par les temps humides et se montre peu par les temps secs. Par suite, si la sécheresse se prolonge pendant une longue période, la *Cochylis* ne pondra pas, ou pondra peu. En fait, après une invasion fort grave pour la Vigne, qui a duré plusieurs années, l'été sec et chaud de 1911 a suffisamment réduit le nombre des individus de cette espèce pour rendre ses dégâts insignifiants. Les rapports des agents chargés du service des Epiphyties dans les diverses régions à vignobles de France, concordent tous sur ce point ⁽¹⁾.

La même influence affecte d'autres animaux à des degrés différents. L'*Eudemis*, également parasite de la Vigne, supporte mieux la sécheresse, sans y être insensible, tandis que *Cacœcia costana*, nous l'avons vu, ne se répand que dans les vignobles inondés ou, du moins, très humides. En outre, un grand nombre d'animaux hygrophiles meurent ou émigrent en l'absence d'humidité; l'émigration, d'où résulte la persistance, ne peut d'ailleurs se produire que s'il existe une zone humide suffisamment proche pour exercer son attraction ⁽²⁾.

Variations thermiques

L'influence de la température, liée ou non à l'état hygrométrique, aboutit à des résultats de même ordre sur divers organismes. Cette influence, dans ce qu'elle a de constant, agit d'une manière évidente sur la distribution géographique de certains êtres vivants dont l'aire de dispersion coïncide avec des isothermes déterminés ⁽³⁾. Et bien que, pour eux, la température n'entre peut-être pas seule en ligne de compte, il suffit cependant d'une élévation thermique pour réduire leur extension, ou mettre leur vie en question, si la réduction devenait trop forte. Inversement, une baisse thermique peut, à la fois ou séparément, augmenter la dispersion et aider au développement des espèces soumises à ces changements.

C'est ainsi que, suivant les observations concordantes de

⁽¹⁾ *Annales du Service des Epiphyties*, t. I, 1913.

⁽²⁾ Etienne RABAUD. Le peuplement des cavernes et le comportement des êtres vivants. *Biologica*, t. I, 1912.

⁽³⁾ V. pages 345 et 346.

W. VOIGT ⁽¹⁾ et de C. BRUYANT ⁽²⁾, la température règle la répartition des Planaires : *Planaria alpina* DANA vit dans les sources des régions élevées dont la température ne dépasse pas 4 à 6°, *Polycelis cornuta* O. SCHMIDT commence à apparaître dans les eaux dont la température atteint 5 à 6° et *Planaria gonocephala* DUG. ne vit que dans la partie inférieure plus chaude des cours d'eau. STEINMANN ⁽³⁾ remarque du reste que les écarts de température déterminent la multiplication par division et entraînent la mort. Par suite, *Pl. alpina* a progressivement reculé à mesure que la température s'élevait dans son habitat, tandis que *P. cornuta* se substituait à elle.

Une surélévation de température prolongée, mais passagère, aboutit parfois, par un processus différent, à des conséquences non moins importantes. E. MOREAU ⁽⁴⁾ en fournit un exemple précis et fort instructif en analysant les causes qui ont provoqué la disparition presque complète d'*Attacus cynthia* DRURY dans la région parisienne. Ces causes sont évidemment multiples, un Diptère parasite et un Oiseau prédateur, la Corneille entre autres, détruisent une certaine quantité d'individus, sans compter l'échellage administratif. Mais ces causes permanentes laissent subsister chaque année assez de chenilles pour que l'espèce se perpétue, tandis que sa réduction à de rares individus, constatée depuis environ cinq ans, relève d'une cause occasionnelle qui a modifié le cycle évolutif. Dans les conditions normales, en effet, les chenilles d'*Attacus cynthia* évoluent en juillet et août, se chrysalident en septembre, passent l'hiver en cet état et donnent le papillon en juin de l'année suivante. Cette année-là, sous l'action d'un été chaud et calme, les chenilles évoluent rapidement et l'éclosion de l'imago a lieu, pour le plus grand nombre, en octobre. A peine nés, ces imagos précoces s'accouplent, donnent des œufs et les œufs des chenilles qui se mettent aussitôt à manger. Mais elles ne mangent pas longtemps, car si l'élévation de

⁽¹⁾ W. VOIGT. Die Ursachen des Austerbens von *Planaria alpina* im Hunnsrück und im Hohen Venn. *Verh. nat. hist. Verh.*, 1906.

⁽²⁾ C. BRUYANT, Sur la présence de *Planaria alpina* DANA en Auvergne. *C. R. Acad. Sci.*, t. 147, 1908.

⁽³⁾ P. STEINMANN. Geographisches und Biologisches von Gebirgsbachplanarien. *Arch. f. Hydrobiol. und Planktonk.*, t. 2, 1906.

⁽⁴⁾ E. MOREAU. Notes sur *Attacus cynthia* DRURY, dans la région parisienne. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1915.

température active l'évolution de l'Insecte, elle n'arrête pas la chute des feuilles d'Ailante, de sorte qu'à la fin d'octobre les jeunes chenilles se trouvant sans nourriture sont vouées à la mort. Seuls restent quelques cocons non éclos.

Ce fait permet de mesurer l'importance d'une variation thermique intéressant une région étendue, et met en évidence le déterminisme de son action. Ce déterminisme appelle quelques réflexions, relativement à l'opposition apparente qui se manifeste dans les rapports respectifs du végétal et de l'animal avec l'influence incidente. Tandis que cette influence accélère le cycle évolutif de celui-ci, elle demeure sans effet appréciable sur celui-là. Ce phénomène ne doit pas surprendre ; l'action d'une température élevée sur la chute des feuilles ne se fait sentir qu'à la longue. Edmond BORDAGE ⁽¹⁾ a montré qu'un Pêcher à feuilles caduques ne se transforme pas en Pêcher à feuilles permanentes avant plusieurs années. L'Ailante se comporte évidemment de même et d'autres végétaux sans doute aussi. Il s'ensuit que tout phytophage à régime limité court le risque de disparaître par suite d'une variation thermique qui modifie la durée de son cycle évolutif.

Des variations de cet ordre ne sont d'ailleurs pas exceptionnelles et, pour se produire dans les conditions différentes, leurs effets n'en sont pas moins comparables. Une invasion d'*Euproctis chrysorrhœa* qui, en 1903, gagnait les taillis de Chêne des environs de Nîmes s'étendant à tous les sous-bois, a fini brusquement, en mai de l'année suivante, parce qu'un brouillard épais et froid a provoqué la mort immédiate des chenilles en période d'activité nutritive ⁽²⁾.

Les Invertébrés marins sont extrêmement sensibles au froid et un hiver rigoureux détermine, parmi eux, de véritables désastres. FAUVEL ⁽³⁾ rapporte que l'hiver de 1894-95 a fait disparaître *Chaetopterus variopedatus* et *Portunus puber* de la région de Saint-Vaast : à la suite de gelées exceptionnelles une immense quantité de cadavres fut rejetée à la côte. Le même auteur indique que les effets d'une élévation trop forte ou trop rapide de

⁽¹⁾ Edmond BORDAGE. A propos de l'hérédité des caractères acquis ; DETMER CONTRE WEISMANN. *Bul. Sc. France-Belgique*, t. 44, 1910.

⁽²⁾ BARBEY, *Op. cit.*

⁽³⁾ P. FAUVEL, *Op. cit.*

la température, quoique moins désastreux peut-être, sont cependant fort sérieux : les très fortes chaleurs des étés de 1899 et 1900 ont vraisemblablement aidé à la multiplication d'*Octopus vulgaris* LAM. et il s'en est suivi la destruction d'une quantité considérable de Crustacés, dont la diminution a été constatée.

Parmi les Vertébrés, enfin, il convient de signaler la raréfaction marquée de *Talpa europæa* L. observée en France et en Allemagne au cours de l'été très chaud de 1911. La température n'influe sur la Taupe que d'une manière indirecte ; ce Mammifère, en effet, a besoin d'une assez grande quantité d'eau : quand il vit auprès d'une rivière ou d'un ruisseau suffisamment abondant pour ne point tarir, les conditions sont, pour lui, excellentes. Quand il vit loin de tout cours d'eau, les pluies qui remplissent ses galeries suffisent normalement à sa consommation ; mais, durant la saison sèche, ces mares souterraines disparaissent et les Taupes meurent de soif autant et plus que de chaleur ⁽¹⁾.

Les actions thermiques ne se présentent pas toujours sous une apparence aussi simple. Au lieu de porter directement sur un seul organisme — agresseur ou victime — dont elle change les conditions de persistance ou modifie l'évolution, elle porte parfois sur les deux, déterminant la multiplication de l'un et préparant la réceptivité de l'autre. Suivant les recherches de DUCOMET ⁽²⁾, le développement de l'Oïdium sur le Chêne exige une sorte de préparation de l'arbre, qui en fasse un milieu favorable. Cette préparation est effectuée lorsque, à une période de végétation ralentie, succède une période de forte poussée. La sécheresse ou le froid ralentissent la végétation ; une température douce, avec faible intensité lumineuse, avec ou sans pluie, l'activent. Des conditions accessoires interviennent, du reste : les taillis simples sont plus attaqués que les taillis sous futaie vivant à la lumière diffuse, de sorte que, dans une même région, quelques individus échappent à l'invasion cryptogamique.

D'une manière indirecte encore, des chaleurs persistantes modifient la dispersion des organismes aquatiques. Les effets de l'été de 1904 sur la faune et la flore de l'estuaire de l'Elbe,

(1) L. FALCOZ. Taupe commune. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 42, 1913.

(2) DUCOMET. Recherches sur les maladies du Chêne et du Châtaignier en Bretagne. *Annales du service des Epiphyties*, t. I, 1913.

étudiés par R. VOLK ⁽¹⁾ sont, à cet égard, fort intéressants : la baisse des eaux augmente la salinité, en même temps qu'elle augmente la teneur en matières organiques, sans modifier sensiblement la teneur en oxygène. L'envahissement de diverses Infusoires et d'Algues d'eau saumâtre s'ensuit.

Variations édaphiques

Aux variations thermiques se rattachent, dans une certaine mesure, les variations qui se produisent dans le régime des eaux et, d'une façon générale, dans diverses conditions locales. A cet égard, Geo. B. WALSH ⁽²⁾ insiste sur les causes de la persistance et de l'extinction des Insectes dans le district de Hull. Il s'agit surtout des causes d'origine humaine, que nous ne saurions négliger ; quelques-unes, telles que les gaz délétères émis par les usines, semblent n'avoir cependant qu'une médiocre importance ; mais d'autres doivent être retenues, tel le drainage qui, dans un pays marécageux, entraîne nécessairement des modifications profondes. WALSH signale la disparition, dans ce pays de plusieurs Insectes, en particulier de *Papilio machaon* L., et probablement d'*Hydrophilus piceus* L.

Dans le même sens, il convient de signaler l'hypothèse de VOIGT ⁽³⁾ qui considère, comme cause adjuvante de la disparition de *Planaria alpina* à Hunnsrück, la substitution du régime des marais et des landes au régime forestier.

De ces hypothèses et de ces faits doivent être rapprochées les données relatives à la dispersion, en fonction de la constitution du sol, de diverses plantes parasites, dont l'indication venait tout naturellement à propos de la dispersion différentielle.

Enfin, des modifications très locales peuvent avoir des conséquences très importantes, si elles portent sur des espèces à conditions de vie assez étroitement limitées. J'ai constaté, par exemple, les effets de la rupture d'un barrage retenant les eaux

⁽¹⁾ R. VOLK. Studien über die Einwirkung der Trockenperiode in Sommer 1904 auf die biologische Verhältnisse der Elbe bei Hamburg. *Mitt. Naturhist. Mus. Hamburg*, t. 23, 1906.

⁽²⁾ Geo. B. WALSH. Observations on some of the causes determining the survival and extinction of insects, with special reference to the Coleoptera. *Entomologist's Monthly Magazine*, t. 51, 1915.

⁽³⁾ W. VOIGT. *Op. cit.*

d'une rivière. Reprenant leur cours normal, les eaux ont subi une baisse considérable, en amont de la rupture, et laissé à sec presque la moitié de l'ancien lit : la partie asséchée du sol était jonché d'Anodontes qui vivaient auparavant sur les bords d'une eau à très faible courant. De même, à la suite des inondations de 1910 L. FALCOZ ⁽¹⁾ a constaté la diminution d'*Arvicola arvalis* PALLAS dans la région de Vienne (Isère), où il était jusque-là très abondant : l'envahissement des terriers par l'eau, l'humidité persistante qui s'en est suivie, ont entraîné la mort d'un nombre considérable d'individus.

Assurément, ces accidents locaux ne diminuent pas d'une manière notable l'espèce Anodonte ou l'espèce Campagnol, qui comprennent un très grand nombre d'individus répandus sur une étendue considérable ; mais qu'un accident du même ordre arrive à une espèce comme *Dianoüs cœrulescens* GYL, à stations peu nombreuses et occupant des surfaces restreintes, c'est l'existence même de l'espèce qui est en jeu. Ce Staphylin vit, en effet, dans la Mousse bien exposée au soleil et maintenue constamment humide, conditions qui ne se trouvent guère réalisées que sur les bords des ruisseaux tombant en cascades. Que le ruisseau tarisse, ou que, simplement, son débit diminue assez pour supprimer le rejaillissement de l'eau qui arrose la Mousse, et la station de *D. cœrulescens* en sera fort compromise.

VII

CONSEQUENCES ET CONCLUSIONS

Si nous jetons maintenant un regard d'ensemble sur les phénomènes que nous venons d'examiner, et si nous essayons de les placer dans leurs liaisons naturelles, nous verrons aisément qu'ils font étroitement partie de l'interaction du complexe organisme \times milieu ; nous comprendrons, par suite, que, en dehors de toute considération anthropomorphique, la survivance ou l'extinction des espèces résulte nécessairement de cette inter-

⁽¹⁾ L. FALCOZ. Le Campagnol des champs. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 42, 1912.

action, conçue de la façon la plus large. Il n'est pas question, en effet, de substituer un moyen de défense à un autre, mais d'expliquer comment l'interaction constante des organismes n'aboutit, en fin de compte, qu'à la destruction partielle de chacun d'eux ; comment il reste, presque toujours, un nombre d'individus de chaque espèce suffisant pour la maintenir, sans qu'intervienne aucune action sélective ; comment enfin des espèces peuvent cependant disparaître par le simple jeu des influences qui règlent les relations des organismes et du milieu. La vie et la mort des espèces dépendent donc étroitement, non pas de procédés particuliers à un organisme, mais d'un ensemble de conditions communes à tous, qui interviennent isolément ou réunies, limitant ou accentuant soit la destruction, soit la multiplication.

L'attraction qui entraîne les organismes les uns vers les autres, et dont les conséquences varient au gré des cas particuliers, domine le phénomène. Mais elle ne s'exerce pas en toutes circonstances ; liée qu'elle est à des conditions bien définies, des influences nombreuses et diverses la favorisent ou lui font obstacle. Tout d'abord, la puissance attractive change en fonction de la masse qui attire. Or, dans une région quelconque, les organismes ne sont pas répartis d'une manière uniforme ; les uns sont isolés et les autres réunis en groupes plus ou moins importants : ceux-ci attirent alors plus fortement et de plus loin que ceux-là les agresseurs qui habitent la même région et se trouvent dans leur zone d'influence. De plus, le nombre de ces agresseurs qui entrent dans la zone d'influence des victimes ne demeure pas forcément constant ; suivant le cas, il augmente ou diminue, dans des proportions très diverses. Corrélativement, un nombre variable d'individus isolés des espèces victimes reste indemne ou risque d'être détruit, car les chances de rencontre augmentent ou diminuent en raison directe de la « densité » et du nombre relatif.

L'abondance d'une espèce en individus et, par suite sa capacité reproductrice ne joue donc aucun rôle comme moyen de persistance ; de sorte que, contrairement à l'opinion courante, ni une grande fécondité, ni une fécondité limitée ne modifient sérieusement les chances d'une espèce. En effet, l'observation montre que les espèces peu nombreuses se perpétuent aussi bien que

les autres ; de tout ce qui précède découle que la multiplicité des individus ne procure aucun avantage, peut même constituer un inconvénient grave. D'une part, la multiplicité des agresseurs suffit à neutraliser l'effet d'une multiplication intense des victimes, et d'autre part, l'abondance de celles-ci favorise la formation de groupements en masses étendues, tandis que leur petit nombre favorise, au contraire, leur dispersion et leur isolement. La valeur relative des affinités se modifiant en fonction du mode de répartition des individus, l'espèce dont les affinités seront développées par le groupement courra les risques les plus graves ; c'est elle qui attirera le plus et le plus fortement : la multiplicité des individus facilitant leur concentration créera fréquemment ces conditions défavorables à la persistance. Sans doute, les espèces nombreuses échappent souvent à la destruction totale, en raison de leur nombre ; mais les espèces peu nombreuses, de leur côté, y échappent également, pour la même raison. La capacité reproductrice ne modifie vraiment pas les conditions de la vie ou de la mort des espèces.

La dispersion différentielle des agresseurs et des victimes a une toute autre importance. L'étendue des régions où peut vivre un organisme victime dépassant l'étendue de celles où peuvent vivre les agresseurs, ceux-ci n'entrent plus dans la zone d'influence de ceux-là ; une disjonction s'ensuit. Durable ou momentanée, strictement locale ou largement régionale, la disjonction importe surtout par ses effets, qui se manifestent par l'établissement de zones où les victimes vivent seules, à l'abri de leurs agresseurs.

Variations et différences dans la répartition, dans l'habitat, dans le nombre relatif, ne sont jamais définitives ; elles dépendent, et dépendent exclusivement, de conditions extérieures aux organismes, parmi lesquelles le régime alimentaire n'entre que rarement en jeu. Les qualités et l'intensité de l'éclairement, la température, l'état hygrométrique, la constitution de l'atmosphère, la nature du sol et mille autres influences agissent sur ces organismes et les mènent. Elles les groupent, les dispersent, les rapprochent, les éloignent, à la suite d'interférences d'une infinie complexité, qui ont pour conséquences ultimes de faciliter, diminuer ou supprimer l'exercice normal des affinités. A

tout instant, les conditions de vie changent, différant des précédentes ou leur ressemblant ; à tout instant, par suite, naissent de nouvelles possibilités de persistance ou des risques de disparition. Ces changements constants n'ont, en général, qu'une faible amplitude et n'exercent qu'une action très localisée ; ils suffisent néanmoins pour provoquer une incessante redistribution des organismes, et modifier ainsi les chances de rencontre entre victimes et agresseurs.

Les organismes fixés subissent toutes les variations, ils succombent ou survivent suivant le cas ; les autres se déplacent, et les directions qu'ils prennent sont toujours la résultante de l'ensemble des modifications du milieu. Les variations de l'humidité de l'air ou du sol, celles de la température, les jeux d'ombre ou de lumière, les émanations diverses qui imprègnent l'atmosphère, les actions purement mécaniques entraînent les êtres dans une direction ou les en détournent. Chaque espèce, chaque individu, possédant une organisation qui lui est propre, les mêmes influences ne les entraînent pas tous du même côté, de sorte que la redistribution qui s'effectue est un véritable chassé-croisé dans toutes les directions. Les individus vont et viennent, passent d'un endroit à l'autre, stationnent un instant ici, s'arrêtent plus longtemps ailleurs ou traversent simplement une zone, revenant aux mêmes lieux pour en repartir aussitôt. Ce va et vient peut nous paraître incohérent et dominé par la « fantaisie » de l'animal : mais il dépend étroitement, en réalité, de toutes les incidences qui se croisent, se contrarient ou s'associent. En toute occurrence, la question alimentaire ne se pose qu'après les changements subis et les déplacements effectués. Suivant le sens dans lequel elle se résoud, suivant les rencontres, telles espèces survivent et telles autres meurent ou, tout au moins, diminuent. En particulier, si comme conséquence de la redistribution, la dispersion de l'organisme victime cesse de coïncider avec celle de l'agresseur, et la déborde, celui-ci prospère librement par endroits, tandis que celui-là perd quelques chances de survie.

Parfois, les conditions nouvelles, en entraînant la multiplication des individus d'une espèce, entraînent, du même coup, la multiplication d'une autre qui vit à ses dépens. Pendant un certain temps, la quantité des individus de la première augmente

d'une façon assez notable pour constituer une population nombreuse et dense ; elle exerce alors sur son agresseur une attraction considérable et lui offre, d'ailleurs, des conditions de vie très favorables. Cet agresseur, dès lors, se multiplie, décimant l'espèce victime, en réduisant peu à peu la quantité. A mesure que celle-ci diminue, les rencontres se raréfient, car l'attraction qu'elle exerce s'affaiblit jusqu'à devenir négligeable, de sorte que l'agresseur, subissant le contre-coup de ses propres ravages, diminue de nombre et disparaît presque. A ce moment, les conditions peuvent redevenir favorables pour l'espèce victime. Son agresseur n'étant plus qu'en faible quantité, les chances de rencontre et d'attraction se réduisent de plus en plus, elle recommence à pulluler et le même cycle se reproduit. Il se reproduit suivant une périodicité qui serait régulière, si de multiples influences qui favorisent tantôt une espèce, tantôt l'autre ou leur nuisent, ne la modifiaient à tout instant et d'une façon variable.

Cette histoire est, au fond, celle de tous les êtres vivants ; elle résulte de l'interaction générale, qui change constamment les rapports des organismes entre eux ; mais elle n'acquiert pas pour tous une amplitude qui attire l'attention. Les naturalistes, toutefois, ont, depuis longtemps, remarqué la variation périodique du nombre des Insectes. Je l'ai constatée pour *Zygæna occitanica* dont le petit nombre d'individus, en 1905 et 1908, correspondait assez nettement à ce fait que la plupart des cocons recueillis renfermait un parasite. De même, *Polistes gallicus* L. particulièrement abondante en 1907 est devenue, depuis, moins commune. Je n'en ai point démêlé les raisons ; mais elles appartiennent sans aucun doute à l'ensemble des mêmes influences ⁽¹⁾. Ces influences interviennent sûrement dans les variations périodiques d'*Arctia caja* L. bien connue des agriculteurs. Très commune dans le Gard en 1906, la chenille pullule en 1907 au point que A. HUGUES ⁽²⁾ peut en ramasser jusqu'à 12 par mètre carré, dans les chemins, dans les fossés, dans les champs de céréales. On devait donc s'attendre à voir paraître des nuées de papillons ; mais, il n'en paraît que relativement peu, car les chenilles, pour le plus grand nombre, ont

(1) Etienne RABAUD. Sur la variation périodique du nombre des Insectes. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 38, 1908.

(2) Albert HUGUES. Sur la diminution des papillons. *Feuille des jeunes naturalistes*, t. 38, 1908.

succombé sous l'action des parasites ⁽¹⁾. Aussi, l'année suivante, les chenilles sont elles peu communes et les papillons presque rares.

La Cochenille floconneuse (*Pulvinaria coccifera* WESTWOOD) prête à des observations comparables ⁽²⁾. La Cochenille se multiplie avec intensité sur le Fusain du Japon ou sur l'Oranger et la multiplication se poursuit pendant près de trois ans. Vers la troisième année, les agresseurs, deux Coccinelles (*Exochomus quadripustulatus* L. et *Rhizobius litura* L.), la première surtout, se multipliant à leur tour réduisent fortement la quantité de Cochenilles. Mais la réduction peut être arrêtée par les parasites des Coccinelles, dont l'un, *Lygellus epilachnae* GIARD est particulièrement actif. Une nouvelle pullulation de la Cochenille s'ensuivrait évidemment et sans doute aussi, à brève échéance, une nouvelle pullulation de la Coccinelle, débarrassée pour un temps de son parasite.

Assurément, l'intense multiplication d'une espèce n'entraîne pas forcément une multiplication parallèle de ses agresseurs. Bien des organismes répandus à foison n'attirent qu'une quantité de parasites ou de prédateurs, très réduite tant en espèces qu'en individus. Des animaux ou des végétaux comme *Musca domestica* L., *Bellis perennis* L., *Inula dysenterica* L., et tant d'autres couvrent d'immenses étendues et se perpétuent presque en toutes saisons, sans que l'on observe jamais ni une diminution sensible de leur côté, ni une multiplication intense du côté de leurs agresseurs. Si donc l'extrême abondance d'une espèce est la condition nécessaire à la pullulation d'un prédateur ou d'un parasite, elle n'en est pas la condition suffisante. Prédateurs ou parasites peuvent être, à leur tour, victimes d'agresseurs qui limitent constamment leur extension, à moins que, plus simplement, des conditions cosmiques diverses qui conviennent très bien aux uns fassent relativement obstacle aux autres. L'extension de la Cochyliis, par exemple, dépend à tout instant de l'état hygrométrique, en dépit de l'abondance persistante de la Vigne.

(1) L'auteur ne nomme pas les parasites qui ont détruit *Arctia caja*; mais l'absence de cette indication n'enlève rien de son intérêt au fait principal.

(2) P. MARCHAL. La Cochenille floconneuse, *Pulvinaria coccifera* WESTWOOD. *Bul. Soc. nation. acclim.* 1907.

Très souvent, néanmoins, une extrême pullulation aboutit à la raréfaction des espèces qui pullulent. D'une part, la consommation qu'elles font des matériaux nutritifs provoque parfois la disette, au moins relative, qui limite la pullulation ; d'autre part, prises elles-mêmes pour aliment par d'autres espèces, leur quantité ne tarde pas à diminuer dans des proportions considérables. Un balancement s'ensuit. Ce balancement, certes, n'a pas toujours une grande amplitude ; pour un certain nombre d'espèces, même, il se réduit à de faibles oscillations. Quelles qu'elles soient, ces oscillations donnent l'impression d'un « équilibre » constamment détruit et constamment rétabli, comme si, constamment, grâce à une protection efficace, la reproduction annuelle des espèces comblait exactement les vides qui se font dans le même temps.

L'impression ne correspond à aucune réalité et rien n'autorise à parler d'« équilibre », surtout si, par ce mot, on entend désigner un phénomène nécessaire, tel que, sous peine de cataclysme, une quantité déterminée d'espèces ou d'individus doit constituer la faune et la flore d'une région. Bien des auteurs, cependant, acceptent, implicitement du moins, une pareille conception. Ils envisagent même, volontiers, comme conséquence nécessaire, le rôle « régulateur » des parasites, distinguant ainsi et opposant deux classes d'organismes, les parasites et les non-parasites, ceux-ci peuplant la Terre et ceux-là chargés de maintenir la paix, en limitant le domaine de chacun. Est-il bien utile de faire remarquer que parasitisme, prédatisme, non-parasitisme, sont des états très relatifs ? que tous les organismes vivent en définitive au détriment les uns des autres ; que l'agresseur d'aujourd'hui sera la victime de demain et inversement ? que la vie de tous dépend d'influences innombrables, si bien que le phénomène de la variation numérique, sous son apparente simplicité, est la résultante d'une interaction prodigieusement complexe, qui détermine à chaque instant la dispersion et la répartition des individus comme des espèces, modifie sans cesse les conditions générales d'existence, aboutit enfin à régler le sens et l'intensité de l'attraction qui s'exerce entre les organismes ? Abandonnons donc ces conceptions simplistes.

Pourquoi, du reste, attribuer une importance spéciale à la persistance ou à la disparition d'une espèce ? Relativement à la ques-

tion qui nous occupe et dont nous poursuivons la solution, ni l'une ni l'autre éventualité n'a d'intérêt. Nous plaçant, en effet, à un point de vue général, la vie ou la mort d'une espèce se ramène à la vie ou à la mort d'une certaine quantité d'individus : espèce ou individu doivent se confondre. Ce que nous constatons, en fait, ce n'est pas un équilibre, c'est l'état de la faune et de la flore à un moment donné, c'est la proportion relative des espèces et des individus à ce moment. Mais cette proportion ne se maintient pas indéfiniment la même ; à chaque instant elle change : des variations surviennent, une espèce envahit, une autre émigre ou disparaît. Influences climatériques, influences édaphiques, influences biologiques, et particulièrement humaines, l'une quelconque d'entre elles, la plus insignifiante en apparence, suffit pour modifier la proportion, parce qu'elle modifie l'interaction générale.

Cependant, il importe de le remarquer, ce phénomène intéresse, suivant le cas, des régions d'étendue variable. Souvent, il demeure localisé, de sorte que la modification quantitative que subit une espèce n'a pour elle qu'une faible importance. Le plus ordinairement même, les causes de destruction, pour ne parler que de celles-là, n'existent pas simultanément partout où vit une espèce, ou n'y existent pas, du moins, avec une égale intensité, de sorte que, finalement, quelle que soit sa perte numérique d'un côté, l'espèce n'en persiste pas moins de l'autre. Parfois, au contraire, quoique d'une façon moins fréquente, les actions destructrices portent, simultanément ou successivement, sur de vastes étendues. Des épizooties, des épi-phyties, se propagent indéfiniment durant des mois, plus longtemps même, et rapidement ou lentement, aboutissent à une destruction complète. Pareil effet peut, d'ailleurs, résulter de la répétition de causes locales, analogues ou identiques, sur des régions différentes ; sans compter qu'une influence localisée suffit, si elle tombe précisément sur une espèce à dispersion restreinte.

De toutes façons, il y a des espèces qui s'éteignent. Les données paléontologiques en fournissent la preuve décisive ; elles montrent, en outre, que les extinctions ne sont pas des faits exceptionnels. Ce ne sont pas non plus, du reste, des faits spéciaux aux périodes géologiques ; la disparition d'espèce demeure un fait actuel, quelle qu'en soit la raison. L'Homme

moderne a vu et fait disparaître un Sirénien, *Rhytina stelleri* Cuv., le Grand Pingouin (*Alca impennis* L.) qui s'est éteint vers 1845. Chassé par l'Homme, le Chien, le Chat et le Porc, *Didus ineptus* L., un Oiseau, n'existe plus dans l'île Maurice depuis 1693 ; la même île a perdu 4 Tortues ⁽¹⁾. Les Castors sont maintenant réduits à quelques individus dont le nombre ne cesse de diminuer. Les Loups, peu à peu refoulés par l'extension de la culture et le déboisement, n'ont-ils pas entièrement abandonné des régions très étendues, si bien que, constamment décimés, leur suppression complète ne demandera que peu d'années ? le Coq de Bruyère n'a-t-il pas disparu du Danemark, comme le pense VIRCHOW ⁽²⁾, à la suite de la suppression des Pins, dont il mangeait les jeunes pousses ? Rappellerai-je enfin que la chasse intensive que lui fait l'Homme raréfie chaque jour la Baleine ? Pour peu que nous cherchions, nous trouverions à citer bien d'autres espèces, et dans tous les groupes.

Ainsi, lentement ou brusquement, mais d'une manière incessante, le nombre et la proportion des espèces varient. Ces variations, quelle que soit leur nature, n'affectent pas seulement une ou deux espèces. Bien que notre observation, toujours limitée, ne nous la montre pas dès l'abord tout entière, l'interaction générale des organismes ne s'interrompt jamais. Pour ne point se manifester toujours d'une façon visible, elle s'exerce constamment et ne peut cesser de le faire. Tout changement se répercute donc forcément sur l'ensemble, sans que nous puissions prévoir le sens ni la forme de cette répercussion. Dans un bocal d'élevage, nous l'avons vu, la présence d'une Algue verte donne à une série d'Êtres la possibilité de vivre, tandis que la disparition de l'Algue entraîne leur mort à brève échéance, quoi qu'il n'y ait pas, cependant, action destructrice directe ; ou encore, des larves d'Oursins se développent bien ou mal, suivant que dans leur voisinage séjournent ou ont séjourné des Poissons, des Crabes, des Mollusques, ou une autre espèce d'Oursin.

Ce qui se passe en petit dans un aquarium se passe en grand dans la nature, sans arrêt et sous les formes les plus variées. Directes ou indirectes, les interactions locales se propagent de

⁽¹⁾ L.-J. MOREAU. L'extinction des espèces animales. *Bul. Soc. Zool. Fr.*, 1898.

⁽²⁾ R. VIRCHOW. Les tumuli et les habitations lacustres. *Revue scientifique*, t. 4, 1866.

proche en proche, tant en raison du déplacement des organismes que du contact et de l'intrication des zones habitées. Sans doute, ces répercussions lointaines échappent le plus souvent à notre attention, du moins nous ne rattachons pas toujours les phénomènes constatés à leurs causes médiatees, nous ne suivons pas l'enchaînement des influences dont nous voyons les effets. Il suffit, tout de même, qu'en un point restreint du globe survienne un incident d'apparence banale, pour qu'une espèce se multiplie et que cette pullulation engendre une conséquence générale. Il pourra s'ensuivre, par exemple, une migration en masse, l'envahissement de contrées étendues, qui entraînera des perturbations profondes très diverses. Les invasions, dans tous les temps, dans tous les lieux et pour tous les organismes, n'ont, au fond, pas d'autre cause. Mais pour rattacher ces perturbations entre elles et à la série des événements qui les précèdent, il faut une analyse souvent difficile à faire, même lorsqu'il s'agit de l'Homme.

Dans cette série complexe d'événements qui se succèdent et se déterminent, quelle place reste-t-il aux « moyens de défense » sur lesquels la plupart des naturalistes font actuellement reposer la persistance des espèces? A vrai dire, ces moyens de défense paraissent ne tenir qu'une place très restreinte. Tombant dans une foule envahissante de phytophages, le prédateur ne se laisse point détourner par une simple disposition morphologique. Les ressemblances affectées par les Cochenilles n'empêchent pas les Coccinelles de les voir, de les saisir, de les détruire, à l'exception de quelques individus clairsemés, préservés par leur isolement même. Le Braconide insinue ses œufs dans la chenille d'*Arctia caja*, en dépit des poils longs et touffus de sa victime, et la ponte suffit pour enrayer une véritable invasion. Qu'importe alors si ces poils rebutent d'autres animaux tels que les Crapauds? ces poils n'en deviennent pas pour cela des « moyens de défense ». Singulière défense, en effet, que celle qui arrête un ennemi peu actif et laisse le champ libre au plus dangereux. Ne vaut-il pas mieux constater simplement que le Crapaud ne joue aucun rôle important dans la persistance ou la disparition d'*Arctia caja* (1)?

Quel que soit le « moyen de défense » que nous envisagions,

(1) CUÉNOT (*Op. cit.*) fait très judicieusement remarquer que les expériences

la même conclusion s'impose à nous. Dans quelle mesure la coquille protège-t-elle le Bivalve ? les Oiseaux de mer l'avalent, les Astéries le digèrent et les *miracidium* l'envahissent au point de mettre en question l'existence d'une population tout entière. Ailleurs, les larves de Charançon, cependant enfermées dans un capitule de Composée, périssent sous l'action de parasites dans l'énorme proportion de 96 pour cent. Ailleurs encore, l'aiguillon de l'Abeille n'arrête ni l'activité destructrice d'*Acherontia atropos* et des Galleries, ni l'attaque directe et efficace des Mésanges, des Moineaux, des Crapauds, des Philanthes et des Mantes. Certes, l'Abeille pique ; sa piqûre réussit-elle au moins à la libérer des étreintes d'un prédateur ? Sous mes yeux, une Mante saisit une Abeille par le thorax, de telle façon que l'abdomen, resté libre de ses mouvements, se meut en tous sens ; l'aiguillon finit par se planter dans l'articulation fémoro-tibiale d'une patte ravis-seuse et fait sourdre une goutte de sang ; la Mante ne lâche pas prise pour si peu, elle lèche la goutte qui s'écoule, puis recommence à manger l'Abeille. Deux jours après, une légère ankylose persiste, la flexion s'effectue avec moins de force, mais la possibilité de saisir et de maintenir n'est pas abolie : la « défense » n'a eu d'effet utile à aucun point de vue.

Mieux encore. A la faveur de la similitude du système de coloration certains animaux s'approcheraient, dit-on, de leur victime et pénétreraient dans leur nid. Ainsi procéderait la Volucelle vis-à-vis de la Guêpe. Assurément, *Volucella zonaria* MEIG., pour préciser, entre dans les nids de *Vespa germanica* F., sans rencontrer la moindre opposition ... ; mais, par une contradiction singulière, si une *Vespa germanica* étrangère tente de pénétrer dans ce même nid, elle est aussitôt massacrée ⁽¹⁾. Une Guêpe, cependant, ressemble plus à une autre Guêpe de même espèce que ne lui ressemble un Diptère, si mimétique soit-il, et la similitude spécifique pourrait à bon droit passer pour un mimétisme parfait. J. LUBBOCK ⁽²⁾ rapporte, avec expériences à l'appui, une intolérance semblable des Fourmis d'un nid déterminé pour toute

sur les animaux en captivité ne donnent pas toujours des résultats très exacts. Il a trouvé des animaux munis de « défenses » diverses dans le tube digestif de Lézards libres, en particulier des chenilles velues que les Lézards captifs refusaient.

(1) P. MARCHAL. Reproduction et évolution des Guêpes sociales. *Arch. de Zool. exp. et gén.* 1896.

(2) John LUBBOCK. *Fourmis, Abeilles et Guêpes*. Paris, Alcan, 1883, t. I, p. 100.

Fourmi de même espèce, mais d'un nid différent ; elles acceptent du reste des commensaux ou des parasites variés, mimétiques ou non. Continuerons-nous à proclamer le rôle protecteur du système de coloration ? Ne penserons-nous pas que l'immunité de la Volucelle tient à des causes toutes différentes et que la similitude de la teinte pourrait bien n'avoir, à ce point de vue, aucune importance véritable ?

De cet ensemble de faits, dont la réalité s'impose, une première conséquence ressort d'elle-même : dans l'immense majorité des cas la vue reste étrangère au fait de la rencontre des organismes ; elle ne la facilite ni ne lui fait obstacle. Pas plus une ressemblance qu'une enveloppe ne parviennent à dissimuler suffisamment un organisme et à le soustraire à ses agresseurs habituels. Du reste, même quand la vue entre véritablement en jeu, des similitudes fort étroites, en apparence, ne le mettent pas en défaut, ainsi que le prouvent les expériences de Judd.

Peut-être cependant, pour se garder d'une conclusion excessive, convient-il d'admettre que, d'une manière occasionnelle, certaines dispositions morphologiques, aiguillons, piquants, carapaces, ressemblances, arrêtent parasites ou prédateurs. Le jeu normal des vraies conditions de la vie et de la mort des espèces n'exclut nullement une telle possibilité. On sait, par exemple, depuis les expériences de LHOTELIER ⁽¹⁾ et celles de MOLLIARD ⁽²⁾ que les piquants se développent surtout chez les plantes qui poussent dans un milieu sec et bien éclairé ; une fois les piquants formés, la perte d'eau diminue, l'assimilation augmente et DROIT ⁽³⁾ a montré leur importance dans les échanges que le végétal effectue avec l'extérieur. Ont-ils, en outre, une fonction de défense ? Des animaux variés « recherchent » ces plantes, les mangent et les détruisent, sans que les piquants y apportent le moindre obstacle ; mais, évidemment, quelque prédateur inaccoutumé pourra se trouver empêché de dévorer un bout de tige : ce ne sera jamais que la conséquence lointaine et accessoire d'une disposition ana-

(1) A. LHOTELIER. Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. *Th. Fac. Sc. Paris*, 1893.

(2) M. MOLLIARD. Influence de la concentration des solutions sucrées sur le développement des piquants chez *Ulex europæus*. *C. R. Acad. Sc.* 1907.

(3) L. G. DROIT. Structure et fonctions de quelques organes de protection chez les végétaux. *Th. Fac. Sc. Paris*, 1908.

tomique qui n'a, par elle-même, aucun rapport nécessaire avec la protection de l'individu ou de l'espèce.

Si accessoire soit-elle, cependant, la conséquence peut se produire. Et dès lors, en admettant, avec OSBORN ⁽¹⁾, que sous l'influence de causes successives et différentes la disparition d'une espèce se fait en deux temps, d'abord une diminution très grande, puis la disparition totale, ne pourrait-on penser que de simples dispositions anatomiques neutralisent précisément les causes secondes, les plus graves, puisque décisives ? L'hypothèse ne paraît guère probable. Quand, sous l'action d'un prédateur, une espèce en est réduite à quelques individus, sont-ce les « moyens de défense » qui arrêtent le prédateur et limitent la destruction ? Comment le feraient-ils à ce moment, puisqu'ils ne l'ont pas fait plus tôt ? Autrement efficace et sûr est l'effet de l'isolement et la dissémination, effet toujours le même, quelle que soit la cause de l'extrême diminution.

En réalité, il n'existe guère de faits positifs et indiscutables montrant l'efficacité des « moyens de défense » ; il serait assurément abusif de prétendre qu'il n'en existe aucun ; leur extrême rareté, néanmoins, défend d'admettre que les « moyens » dont il s'agit concourent d'une manière utile à la persistance ou l'extinction des espèces. Rien ne prouve que la protection due à l'une quelconque de ces « défenses » diminue le nombre des victimes dans une mesure appréciable. Par contre, il est un fait, supérieur à toutes les discussions, c'est qu'en dépit de ces « moyens de défense » anthropomorphiques, toutes les espèces subissent l'atteinte de parasites et de prédateurs, d'un effet indubitable et sûr. Certes, cette atteinte est liée à tout un complexe de conditions, mais dans ce complexe l'apparence extérieure, les manifestations fonctionnelles n'ont qu'une faible importance ; ce qui domine, ce sont les possibilités de rencontre des organismes. Cette rencontre est une question de chance, en fonction du nombre d'individus de chaque espèce et de leur mode de dispersion, de leur redistribution. Mais il faut plus encore. Une fois les individus en présence, il n'y aura d'agresseur et de victime que si l'un d'eux subit, de la part de l'autre, une attraction suffi-

(1) H. F. OSBORN, The causes of the extinction of Mammalia. *The American nat.*, t. 40, 1906.

sante qui détermine le contact, quelle que soit d'ailleurs la nature de cette attraction. Du moment où cette attraction se produit, l'organisme qui attire est-il désormais sans défense? Il arrive parfois, assurément, qu'une fois en contact avec l'organisme qui attire, (la victime) l'organisme attiré (l'agresseur) éprouve quelques difficultés : l'expérience et l'observation montrent que, parasite ou prédateur, il les surmonte généralement.

Mais lorsque cette attraction ne se produit pas, lorsque rien n'entraîne deux organismes l'un vers l'autre, le terme de « défense » est-il vraiment justifié? Evidemment non, et rien ne le pourrait justifier : parce qu'un zoophage passe à côté d'un végétal sans le manger, peut-on dire vraiment que ce végétal est « défendu » contre ce zoophage? D'une manière plus générale, ne serait-ce point jouer sur les mots que de considérer un organisme défendu contre un autre, alors qu'il n'existe entre eux aucune affinité, que rien n'attire le premier vers le second, ou réciproquement? Volontiers, par exemple, on admet qu'un animal qui produit une substance « corrosive » ou « puante » possède un moyen de défense : comme l'expérience prouve que le pouvoir « corrosif » ou « puant » n'a rien d'absolu, qu'il existe des agresseurs vis-à-vis desquels ce pouvoir n'existe pas, ne vaut-il pas mieux exprimer simplement le fait, et en tirer cette conclusion évidente que les organismes diffèrent les uns des autres, qu'ils n'ont pas les mêmes affinités, les mêmes goûts, si l'on veut? Chacun d'eux possède sa constitution propre ; la substance qui le constitue ne se renouvelle semblable à elle-même qu'à la condition de rencontrer des matériaux déterminés. Le nombre de ces matériaux assimilables varie suivant les organismes, mais ce nombre est toujours assez limité, et jamais les matériaux ne sont quelconques. Le phénomène se présente sous sa forme concrète dans l'action du calcium sur les sarcodes végétaux : tandis qu'il est assimilable par les uns, il désorganise les autres. Il s'agit donc d'une action purement chimique et dire, alors, que le calcium est défendu contre certaines plantes devient un langage dont la singularité frappe. Nous employons pourtant ce langage à propos de faits exactement comparables, et il ne nous choque point parce qu'il s'applique aux interactions des êtres vivants. Cependant, la nature des affinités qui existent entre eux ne diffère point de la nature des affinités qui existent entre un végétal et un minéral ;

elle est, dans les deux cas, d'ordre physico-chimique, et l'on ne peut, sans abus, parler de « défense » dans un cas plus que dans l'autre.

Nous ne nous arrêterons donc plus à rechercher directement, et pour elle-même, l'origine de telle ou telle disposition morphologique sous l'influence de la sélection darwinienne ; la recherche devra bien plutôt porter sur la genèse des affinités. Les deux points de vue s'opposent irréductiblement. La sélection darwinienne s'effectuerait entre individus de même espèce ou d'espèces différentes se faisant directement concurrence, parce qu'ils vivraient aux dépens des mêmes matériaux ou se trouveraient exposés à la poursuite des mêmes agresseurs. Les uns ne persisteraient, et les autres ne disparaîtraient, que si les premiers possédaient sur les seconds un « avantage » quelconque. L'origine de cet avantage importe d'ailleurs fort peu, ainsi que son mode d'apparition brusque ou lent, pourvu qu'il existe. Telle est la thèse. Mais l'observation réfléchie des faits permet de voir qu'il ne se passe, en réalité, rien de semblable. Dans le cas fameux des Papillons-feuille, les *Kallima*, comment aurait pu jouer la sélection ? Avant l'apparition de l'aspect feuille parfait, des Papillons plus ou moins semblables par la coloration, la forme ou les dessins des ailes existaient et persistaient ; s'ils persistaient, c'est que leurs conditions d'existence permettaient, sans doute, à un nombre suffisant d'individus d'échapper aux agresseurs. En quoi la venue d'individus ressemblant à une feuille changerait-elle alors la situation ? Les individus non mimétiques deviendraient-ils aussitôt visibles, au point de tomber, sans exception, sous les coups des prédateurs ? Puisqu'ils échappaient auparavant à ces prédateurs, pourquoi n'échapperaient-ils plus maintenant ? Pour eux, les conditions restent les mêmes, car la venue d'espèces invisibles pour les prédateurs ne saurait rendre plus vulnérables celles qui n'ont subi aucun changement ; en raison même de l'invisibilité des premières, aucun effet de contraste ne pourra se produire. En fait, d'ailleurs, les Papillons non mimétiques ou imparfaitement mimétiques n'ont jamais cessé de vivre et de se reproduire. Et s'ils ont ainsi survécu, ce ne peut être que pour une cause complètement étrangère à leur système de coloration.

De nombreuses observations montrent, au surplus, que si plusieurs individus entrent en concurrence d'une manière ou d'une autre, le conflit ne se résoud pas forcément en faveur du plus « apte ». Les graines emportées par le vent ou disséminées par les Oiseaux tombent au hasard sur des sols variés; les mieux constituées tomberont aussi bien sur des sols stériles que les chétives sur des sols fertiles, et l'espèce ne gagnera rien à conserver ces individus de constitution médiocre. De même, tous les individus d'une espèce quelconque peuvent devenir, sans distinction, la proie de parasites. Assurément, pour tous les parasites, tout individu ne réalise pas un bon « terrain », mais il n'existe pas d'organisme qui défie tous les parasites; mauvais terrain pour l'un, bon terrain pour l'autre, finalement chacun d'eux succombera : la valeur du « terrain » n'a vraiment rien d'absolu. Bien plus, contre l'attaque de larves diverses, les résistances individuelles ne jouent qu'un rôle très limité et l'immunité tient aux chances de rencontre, bien plutôt qu'à un état constitutionnel particulier; mais surtout, sous l'action de contingences diverses, les résistances individuelles se modifient, soit que la victime s'affaiblisse, soit que le parasite s'exalte. De quel droit, alors, donnerons-nous aux survivants le qualificatif de « plus apte » ou les estimerons-nous mieux « défendus »? Nous savons d'eux, simplement, qu'ils existent, et qu'ils sont des individus quelconques, parmi tous ceux qui auraient pu persister.

Notre information n'est pas plus précise, quand il s'agit d'apprécier la valeur des organismes qui survivent, dans le cas de concurrence directe entre individus de même espèce. La force ou la faiblesse dépendent souvent d'une question d'âge; le plus jeune succombe sous l'action du plus âgé, dont la force, toute relative, ne correspond pas nécessairement à une supériorité physique véritable, liée à un état constitutionnel meilleur. Mille circonstances, d'ailleurs, procurent un avantage momentané, dont tire bénéfice le premier venu, indépendamment de ses aptitudes réelles. KEILIN ⁽¹⁾ montre, par exemple, que lorsque deux larves de *Pollenia rudis* arrivent au voisinage l'une de l'autre, si l'une d'elles est « mortellement blessée, ce n'est pas toujours la larve la plus faible dans la lutte pour l'existence, mais celle qui, grâce

(1) *Op. cit.*

à quelque condition spéciale, a pris une position fâcheuse en plaçant une partie quelconque de son corps dans le champ d'action du crochet mandibulaire de sa voisine ». J'ai constaté, de mon côté, que si une chenille endophyte pénètre dans une galerie déjà habitée, c'est généralement la nouvelle venue qui reçoit le coup de mandibule mortel, en raison même de sa situation⁽¹⁾. La sélection qui s'opère, ici comme ailleurs, demeure donc sans effet pour la protection de l'espèce.

Une remarque générale s'impose, du reste : les organismes ne persistant, en vertu de la sélection, qu'à la faveur de moyens de défense vraiment efficaces, il semble que les agresseurs auraient dû depuis longtemps disparaître, ou trouver leur nourriture, soit dans les minéraux, soit dans les substances organiques en décomposition, à moins que ces matériaux eux-mêmes n'aient acquis un « moyen de défense ». A cette objection, les darwiniens répondent par l'hypothèse d'une contre sélection. A mesure que la sélection isolerait des victimes de mieux en mieux défendues, elle isolerait également, par un travail inverse, des agresseurs de mieux en mieux armés. L'acuité visuelle de l'Oiseau s'améliorerait assez pour discerner une proie confondue avec l'environnement; zoophages et phytophages s'habitueraient à l'ingestion de substances amères, urticantes ou toxiques; tous, d'une manière générale, parviendraient à vaincre les « défenses » qui leur sont opposées. Mais, on le voit, l'hypothèse revient à admettre un travail sans fin, car, à peine l'agresseur aura-t-il perfectionné ses « moyens d'attaque », que la victime, à son tour, perfectionnera ses « moyens de défense ». En définitive la sélection darwinienne, sur laquelle repose le système entier, se réduit, comme l'a si bien montré F. LE DANTEC, à un simple truisme : un organisme survit, parce qu'il ne meurt pas. Comment, dès lors, ce système nous montrerait-il le mécanisme de la vie et de la mort des espèces, comment rendrait-il compte de la nature et de la genèse des affinités qui lient les organismes entre eux ? L'exposé qui précède jette, au contraire, quelque clarté sur les deux premières parties du problème ; quant à la genèse des affinités, que pouvons-nous savoir à son sujet ?

(1) Ethologie et comportement de diverses larves endophytes. I et II, 1912-1914.

Cette genèse réside nécessairement dans l'ensemble des conditions qui régissent l'interaction du complexe organisme \times milieu. Parmi ces conditions, la constitution des divers sarcodes possède, au point de vue qui nous occupe, une importance de premier plan ; elle dépend de la nature des corps composants, de l'état chimique et physique de ces corps, de leurs proportions relatives. Qu'ils dérivent tous d'un sarcode initial commun ou de plusieurs sarcodes nés en divers points du globe, les différences qui les séparent sont de même ordre. Mais, en raison même de leur constitution chimique, mis en présence les uns des autres, tous ces sarcodes — les organismes — ne se comportent pas de la même manière, les uns s'attirent et les autres se repoussent. L'origine des affinités que nous constatons remonte donc très loin ; ces affinités se sont établies au fur et à mesure que les sarcodes initiaux se différenciaient, sous des influences variées que nous n'avons pas à examiner ici, et sans qu'il y ait eu besoin d'aucune action sélective au sens habituel du mot ; elles dérivent, en conséquence, des phénomènes généraux qui déterminent les variations et les adaptations.

Des affinités, faibles ou marquées, peuvent aussi bien exister entre organismes topographiquement éloignés les uns des autres ; ces affinités restent alors sans emploi, et le restent aussi longtemps que les circonstances maintiennent entre eux les distances. Mais il suffira d'une influence climatérique, édaphique ou autre pour provoquer leur rencontre ; de même qu'il suffira d'une influence semblable pour séparer un organisme de ceux avec lesquels il a des affinités. Dans l'une ou l'autre de ces éventualités les conséquences sont diverses.

La rencontre peut créer, pour l'un des organismes mis en présence ou pour tous à la fois, des conditions pires que celles dans lesquelles ils vivaient auparavant ; la disparition de l'un d'eux, de tous ou de quelques-uns pourra s'ensuivre, ou bien au contraire l'adaptation s'établira au bout d'un temps et ils persisteront, non sans que l'adaptation ne se traduise cependant, d'une manière ou d'une autre, dans la morphologie ou le comportement. Le polyphagisme, par exemple, ne résulterait-il pas, chez certaines espèces, des conditions de vie très étroites de ces espèces ? Ainsi, *Cacæcia costana*, hygrophile avant tout, reste constamment au bord de l'eau ; il faut qu'elle mange les plan-

tes qui croissent dans le voisinage ou qu'elle meure. En fait, elle mange des plantes très variées et, attirée par la masse des vignobles inondés, elle mange aussi bien les feuilles de Vigne. Ne serait-ce pas que les affinités de *C. costana* ont été développées par la rencontre de végétaux très différents qu'entraîne pour elle la vie dans des conditions d'intense humidité ?

Si la rencontre de deux ou plusieurs organismes crée pour l'un d'eux des conditions aussi bonnes ou meilleures que les conditions antécédentes, l'adaptation se produit évidemment d'une manière immédiate, mais n'en entraîne pas moins des variations. Le cas de *Lecanium corni* BOUCHÉ⁽¹⁾, cette Cochenille si bien étudiée par P. MARCHAL, entraîné vers l'Acacia, est un exemple frappant à la fois de cette adaptation rapide et des variations qui s'ensuivent, puisque, en conséquence du régime nouveau, ont apparu des modifications morphologiques.

Du reste, en pareille occurrence, le régime nouveau n'entraîne pas seul des modifications. L'excellence des conditions a pour corollaire fréquent la multiplication des individus attirés et, par suite, la diminution plus ou moins rapide de l'espèce qui attire et sa disparition, locale tout au moins. La pullulation de l'agresseur devient alors forcément pour lui, si la nourriture vient à manquer, ou une cause de destruction prochaine, en l'absence d'autres affinités, ou une cause de migration plus ou moins lointaine dans le cas contraire. Mais alors ce sont de nouveaux changements, des modifications nouvelles d'affinités, des variations en tous sens ; par suite se pose la question d'hérédité ; car ces variations n'ont de sens et de valeur, quant à la persistance de l'espèce, que si elles se maintiennent au-delà de l'individu chez qui elles sont apparues.

Ainsi la vie ou la mort des espèces étroitement liées à l'interaction générale des organismes et du milieu ne résultent nullement d'une disposition morphologique ou d'un comportement. Cessons d'admettre que l'organisme vivant doit se défendre contre une horde d'ennemis et qu'il ne peut vivre que si sa forme et ses fonctions assurent cette défense. En fait, tout organisme réalise un système anatomo-physiologique dont les parties dépendent

(1) P. MARCHAL, Le *Lecanium* du Robinia. *C. R. Soc. biol.*, t. 75, 1908.

étroitement les unes des autres. Le système n'est jamais définitif; il varie en même temps que varient les conditions extérieures, il varie dans son entier, et chaque nouveau système ne persiste que dans la mesure où il est compatible avec les conditions extérieures.

Celles-ci comprennent aussi bien les influences du milieu cosmiques que les influences du milieu biologique; or, nul organisme ne vit que s'il rencontre des conditions cosmiques auxquelles, en raison de sa constitution, il puisse être adapté, et des conditions biologiques favorables, tout au moins non nuisibles; s'il en est autrement, l'organisme disparaît en dépit de ses « défenses ». Ces rencontres sont affaire de chance; elles dépendent alors, non d'une forme ou d'un fonctionnement, mais de tout un ensemble d'influences qui dispersent ou groupent les individus, les répartissent en tous sens, favorisent le jeu de leurs affinités diverses ou y mettent obstacle.

Les conséquences des changements qui peuvent ainsi se produire dépassent, du reste, la question même de la survivance ou de l'extinction des espèces, car les espèces qui survivent ne restent pas forcément pour cela semblables à elles-mêmes. Sous l'influence des conditions qu'imposent les variations constantes du milieu, les espèces se transforment, du moins quelques individus acquièrent des propriétés nouvelles, qui deviennent, à leur tour, l'origine de changements nouveaux: et sans qu'il intervienne d'autres défenses que l'activité de ses échanges avec l'extérieur et sa situation relative vis-à-vis des autres organismes, l'organisme persiste, l'espèce survit chaque fois qu'une adaptation résulte des changements accomplis; sans cette adaptation l'organisme disparaît, l'espèce meurt.

Maurice HERLANT

LE MÉCANISME

DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE

CHEZ LES AMPHIBIENS ET LES ECHINODERMES

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

I. — LE MÉCANISME CYTOLOGIQUE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE CHEZ LA GRENOUILLE.

- a) L'activation parthénogénétique.
- b) Evolution abortive des œufs activés.
- c) Action cytologique du second facteur de la parthénogenèse.

II. — LE MÉCANISME CYTOLOGIQUE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE CHEZ L'OURSIN.

- a) Activation parthénogénétique de l'œuf d'Oursin.
- b) Le second facteur de la parthénogenèse chez l'Oursin.

III. — VUE D'ENSEMBLE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE CHEZ LA GRENOUILLE ET CHEZ L'OURSIN.

IV. — LE POINT DE VUE MORPHOLOGIQUE ET LE POINT DE VUE PHYSICO-CHIMIQUE DANS L'ÉTUDE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE ET DE LA FÉCONDATION. LA THÉORIE DE LOEB.

§ 1. — *La théorie de la parthénogenèse.*

- a) Formation de la membrane et cytolyse.
- b) Cytolyse et activation.
- c) Le rôle du second facteur.

§ 2. — *La théorie de la fécondation.*

CONCLUSION.

Les remarquables travaux de J. LOEB, de DELAGE et de BATAILLON ont poussé fort loin l'étude de la parthénogenèse expérimentale. Mais de profondes divergences séparent leurs interprétations et, à lire leurs travaux, il semble que le mécanisme de la parthénogenèse expérimentale soit tout différent chez l'Oursin, chez l'Astérie, chez les Mollusques, les Annélides ou chez les Amphibiens. Si l'on considère que le développement de l'œuf est, au plus haut point, un problème d'une portée générale, il

paraît *a priori* étonnant que son déterminisme ne présente pas, au moins dans les grandes lignes, un ensemble de conditions identiques chez toutes les espèces. BATAILLON (12) déclare avec raison que « s'il y a une Biologie générale il n'y a pas une parthénogenèse expérimentale des Oursins et une des Amphibiens ». Une théorie unique, embrassant tous les cas, est un but d'autant plus essentiel à poursuivre qu'on ne peut séparer la parthénogenèse expérimentale de la fécondation normale, et que ce qu'il s'agit en somme de savoir clairement, c'est *ce qu'il faut à un œuf vierge pour qu'il se développe*.

Ce but ne peut être atteint, pensons-nous, que si une étude cytologique approfondie fournit au préalable des bases solides à l'interprétation : l'œuf étant une cellule, doit être étudié comme tel, c'est-à-dire par des méthodes cytologiques. Or c'est assurément ce qui, dans l'état actuel de nos connaissances, manque le plus. Que l'on parcoure les travaux des auteurs cités plus haut, on ne peut manquer d'être frappé de la pauvreté des données cytologiques qu'ils nous fournissent et de l'importance minime qu'ils paraissent leur attacher. Le plus souvent ils ne nous donnent aucune précision sur la façon dont se fait le développement mis en marche par l'action de tel ou tel facteur : on a le point de départ et le résultat final, mais seules des hypothèses relient l'un à l'autre, sans s'appuyer sur des faits bien établis et étudiés avec tout le soin et le détail nécessaires.

Dès lors il devient extrêmement difficile de comparer entr'eux les résultats obtenus par des méthodes différentes. Ces méthodes, par le fait même qu'elles sont artificielles, comportent une série de phénomènes accessoires qui viennent plus ou moins masquer le fait essentiel, c'est-à-dire *l'enchaînement des étapes indispensables du développement de l'œuf*. Définir strictement ces étapes, les sérier, les séparer nettement des épiphénomènes et les retrouver à travers les modifications qu'elles peuvent subir chez des espèces différentes ou traitées par d'autres méthodes, tel est le but que nous poursuivons depuis plusieurs années.

La première partie de ces recherches, relative à la parthénogenèse expérimentale chez la Grenouille, a été publiée en 1913 ; je n'en rappellerai donc ici que les faits essentiels à la discussion. La deuxième partie concerne la parthénogenèse chez l'Oursin. La majeure partie du texte et les dessins sont prêts, les résultats

principaux ont été publiés dans des notes préliminaires (14 *a*, 14 *b*, 17), mais les circonstances actuelles s'opposent à la publication du travail *in extenso*. Je puis toutefois dès maintenant esquisser dans ses grandes lignes l'interprétation générale des données de cette double étude.

Je remercie tout particulièrement la Direction du *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique* d'avoir bien voulu accepter de publier cette mise au point. Par son titre même, le *Bulletin Scientifique* évoque l'accueil infiniment touchant fait par les savants français aux universitaires belges. Grâce à la généreuse intervention de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris, il m'a été possible de faire face à une situation des plus pénibles et de poursuivre, dans la mesure où me le permettait une maladie contractée pendant mon service militaire à l'armée belge, des recherches entreprises dès avant la guerre au *Laboratoire Arago*, à Banyuls-sur-Mer, où MM. PRUVÔT et RACOVITZA ont bien voulu m'accorder pendant 15 mois la plus large hospitalité. Je prie respectueusement MM. les Professeurs de la Faculté des Sciences de Paris de trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

I. — LE MÉCANISME CYTOLOGIQUE DE LA PARTHÉNOGÈNE EXPÉRIMENTALE CHEZ LA GRENOUILLE

Lorsque j'ai commencé mes recherches cytologiques sur le mécanisme de la parthénogenèse expérimentale chez la Grenouille, la méthode à suivre était déjà parfaitement mise au point par les beaux travaux de BATAILLON (10 *a*, 10 *b*, 11 *a*, 11 *b*, 12), confirmés par DEHORNE (10), HENNEGUY (11), BRACHET (11) et Mc CLENDON (12). La question que je me proposais d'étudier spécialement se trouve tout entière dans ce fait capital établi par BATAILLON : la simple piqure (ou l'excitation électrique) d'un œuf vierge de Grenouille suffit à produire *l'activation*, c'est-à-dire un ensemble de phénomènes qui, chez l'œuf fécondé, suivent la pénétration du spermatozoïde, mais elle ne produit *rien*

de plus : pour que l'œuf piqué se divise et se développe, il faut en outre que le stylet introduise à l'intérieur du protoplasme un élément figuré du sang ou de la lymphe (BATAILLON, 13, 16).

La parthénogenèse « traumatique » est donc un phénomène à deux « temps », nécessitant l'intervention de deux facteurs : le premier (piqûre ou excitation électrique) produit l'activation, le second (inoculation) provoque ou permet la division de l'œuf.

BATAILLON, qui a toujours reconnu (04, 12) que le problème fondamental de la parthénogenèse est une question de division cellulaire, décrit sommairement qu'au cours de l'activation simple, l'œuf non inoculé édifie tardivement, autour du pronucleus femelle, un monaster « à radiations peu étendues » (12, p. 287) et qui est impuissant à assurer la segmentation. Les conséquences cytologiques de l'inoculation d'un élément figuré du sang sont plus obscures. Il note (12, p. 273) que « là où la cinèse se déroule dans les délais normaux, on retrouve en dehors d'elle des blocs chromatiques accompagnés d'asters. L'élément introduit... accélère la cinèse du pronucleus femelle et provoque sur lui une extension considérable du système hyaloplasmique centré ; de là, la possibilité d'un clivage parfait dans le délai normal ».

Quiconque a étudié d'un peu près la division cellulaire se rend compte de tout ce que cette explication laisse dans l'ombre.

Si remarquable que soit la série des travaux de BATAILLON, elle laissait un vaste champ libre à la recherche des conditions cytologiques de la parthénogenèse, et spécialement de ce qui manque à l'activation simple pour assurer le développement et de ce que lui apporte le deuxième facteur, l'inoculation à l'œuf d'un élément figuré.

a) L'activation parthénogénétique

Aussitôt que l'œuf de Grenouille est piqué, sa maturation s'achève par la formation du second globule polaire. En même temps, le pigment qui était épars en traînées dans le vitellus se rassemble vers la périphérie de l'œuf. Ces phénomènes reproduisent exactement ce qui se passe dans l'œuf fécondé, après la pénétration du spermatozoïde. Il en est de même pour les signes

extérieurs de l'activation : contraction de l'œuf, soulèvement de la membrane vitelline, expulsion d'un fluide (BATAILLON), apparition du croissant gris et stabilisation des localisations germinales (BRACHET, 11).

Une première différence très caractéristique entre la fécondation et la parthénogenèse se révèle dans la façon très différente dont le pronucleus femelle se comporte après la formation du deuxième globe polaire. Chez l'œuf fécondé il semble s'enfouir simplement dans le vitellus et gagne le centre de l'hémisphère protoplasmique sans que rien ne révèle qu'il soit le siège d'une activité quelconque. Chez l'œuf parthénogénétique il en est tout autrement. Sitôt la maturation achevée, le pronucleus femelle s'entoure d'un double anneau pigmenté très apparent et a ainsi, dès le début, des propriétés qu'il ne possède jamais à aucun moment dans l'œuf fécondé, mais qui rappellent beaucoup les phénomènes similaires qui, chez ce dernier, accompagnent la pénétration du noyau spermatique.

Bientôt, au bout de 40 à 45 minutes, se produit le fait assurément le plus typique et le plus important de l'activation parthénogénétique : autour du pronucleus femelle comme centre, apparaît une irradiation qui s'étend progressivement à tout l'hémisphère supérieur de l'œuf. Je ne reviendrai pas ici sur les raisons qui, dans mon travail de 1913, m'ont fait donner à cet ensemble, noyau et protoplasme irradié autour de lui, le nom d'*énergide femelle*.

Ces différents épisodes, achèvement de la maturation, phénomènes pigmentaires et formation de l'énergide femelle caractérisent la première partie de l'activation : elle est la même pour tous les œufs piqués, que la piqûre ait été simple ou qu'elle ait été accompagnée de l'inoculation d'un élément figuré du sang. Mais à partir de ce moment nous devons scinder notre description et étudier séparément les œufs simplement activés et ceux sur lesquels a agi le « second facteur » de la parthénogenèse traumatique.

b) Evolution abortive des œufs activés

Après avoir atteint, en 2 heures environ, son développement maximum, l'irradiation de l'énergide femelle s'estompe progres-

sivement à partir du centre. Le noyau de l'œuf se résout en chromosomes et un fuseau très court apparaît entre deux asters, dont les irradiations vont s'étendre progressivement et former, aux dépens de l'énergide femelle, deux énergides-filles représentant les deux premiers blastomères qui, on le verra, restent virtuels.

Cette mitose ne diffère que par ses dimensions de la première figure de division d'un œuf fécondé, et il semble qu'ici aussi la segmentation va suivre. En fait il n'en est rien. La segmentation, chez l'œuf simplement activé, reste limitée aux noyaux. La réaction du protoplasme à la mitose qui vient de s'achever est tellement ralentie que le plan de segmentation, avant d'être complet, rencontre déjà sur sa route l'obstacle de la mitose suivante, qui le sollicite dans une direction opposée. Dès la troisième ou la quatrième division nucléaire, toute segmentation effective de l'œuf est *mécaniquement* impossible par suite de la disposition même des cinèses, qui se superposent en désordre et se contrarient l'une l'autre.

J'ai longuement décrit dans une étude sur les œufs di- et trispermiques (11), les conséquences fatales de cet état de choses : les noyaux continuant à se multiplier, les mitoses finissent par se toucher et se combiner en formant des figures multipolaires ; des noyaux géants se forment par fusion de noyaux trop rapprochés ; puis les centrosomes seuls continuent à se multiplier et le protoplasme prend un aspect étoilé.

A ce moment, c'est-à-dire 20 à 24 heures après l'activation, l'œuf se détruit, se creuse de vacuoles, les plaquettes vitellines gonflent et se dissolvent et on a le tableau complet de la cytolyse. *La similitude des œufs activés avec certains types d'œufs polyspermiques est parfaite à cet égard*, et c'est un fait important sur lequel nous reviendrons.

La véritable, l'unique cause de l'évolution abortive des œufs simplement activés est donc, en dernière analyse, *le retard considérable de la réaction du protoplasme à la première cinèse*. Tout le reste, jusqu'à la mort de ces œufs, n'est que la conséquence de ce fait, *telle que la dictent des lois très simples et très générales de mécanique cellulaire*. Aussi longtemps que l'absence de segmentation n'a pas créé des conditions cytologiques incompatibles avec la vie de l'œuf, celui-ci ne montre aucun symptôme

d'un amoindrissement quelconque de sa vitalité : *il ne meurt pas parce qu'il a été activé, il meurt parce qu'il ne s'est pas segmenté.*

c) **Action cytologique du second facteur de la parthénogenèse**

Chez les œufs qui ne sont qu'activés, la cicatrice de la piqure n'est jamais, à n'importe quel moment, qu'un simple trou par où un peu de vitellus fait hernie au dehors sous forme d'un petit extra-ovat.

Chez les œufs inoculés de sang on trouve parfois, au fond de ce trou, un corps étranger apporté par le stylet. Sa nature exacte est difficile à déterminer, mais (les expériences de BATAILLON (13) paraissent décisives à cet égard) il semble bien qu'il s'agisse d'un élément figuré, leucocyte ou débris de leucocytes qui s'étaient attachés au stylet souillé de sang.

L'essentiel, d'ailleurs, est la réaction qui se manifeste au bout d'une heure à une heure et demie autour de ce corps étranger. Sans qu'il soit possible de préciser davantage leur origine, de petits asters, en nombre variable, naissent sur place dans le protoplasme de l'œuf et grandissent peu à peu. Bientôt un ou deux semblent l'emporter définitivement sur les autres. Chacun d'eux forme une zone de protoplasme fortement irradié et condensé, délimitant à l'intérieur de l'œuf un territoire nettement défini, séparé de l'aster voisin par une bande claire : ce sont des *énergides accessoires*.

Cherchant chacune à s'étendre le plus possible, ces énergides non seulement se repoussent l'une l'autre, mais se heurtent aussi à l'énergide femelle qui, plus âgée, a déjà atteint à ce moment son plus grand développement et commence à s'estomper ; c'est à ses dépens que les énergides accessoires vont se développer, en la déprimant et la refoulant devant elles. Le pronucleus femelle suit le mouvement et, restant au centre d'équilibre de son énergide réduite, se rapproche lentement avec elle de la périphérie de l'œuf : lorsqu'il entrera en division, au même moment que chez l'œuf simplement activé, l'équilibre dynamique de l'œuf inoculé est tout différent de ce qu'il est chez ce dernier.

Ici l'énergide femelle est seule et occupe tout l'hémisphère

supérieur de l'œuf; le noyau se trouve situé profondément et, lorsqu'il se divisera, l'excitation partie du fuseau devra se propager à travers une masse considérable de protoplasme avant d'arriver à la périphérie de l'œuf, où doit se former le plan de segmentation. La situation est la même que pour la première division de l'œuf fécondé. Mais, chez l'œuf activé, un autre facteur, très important, vient encore rendre la segmentation plus difficile. Ainsi que je l'ai montré (11, 13), *il existe une relation constante entre la longueur du fuseau mitosique et la nature haploïdique ou diploïdique du noyau* : le fuseau qui se forme lors de la division d'un noyau contenant n chromosomes est plus court, de $1/5$ environ, que celui qui se forme lors de la division d'un noyau qui en contient $2n$. Or, ainsi que l'a montré TEICHMANN (03), pour que la segmentation se produise dans les délais normaux, *la longueur de l'axe mitosique doit être proportionnelle à la distance séparant le fuseau de la surface de l'œuf*. Chez l'œuf fécondé ce rapport est assuré par l'union du pronucleus mâle avec le pronucleus femelle, union donnant au noyau de segmentation une masse suffisante pour que le fuseau ait les dimensions voulues. Chez l'œuf simplement activé ce rapport ne peut s'établir parce que son noyau est haploïdique et ne donne qu'un fuseau trop court : ainsi s'explique que, chez lui, *le premier plan de segmentation se forme trop tard pour pouvoir être complet*.

Voyons maintenant ce qui se passe chez l'œuf inoculé.

Refoulée et réduite par le développement des énergides accessoires, l'énergide femelle ne représente plus qu'une partie de l'hémisphère supérieur de l'œuf. Tout le reste de celui-ci, partagé entre les énergides accessoires, échappe complètement à l'influence du noyau. Celui-ci est haploïdique et n'édifie lui aussi qu'un fuseau trop court; mais, *rejetée plus près de la surface de l'œuf par l'action des énergides accessoires, la mitose pourra aboutir en temps voulu à une segmentation effective*.

Ce que nous venons de voir permet donc de ramener l'effet du second facteur de la parthénogenèse traumatique aux conséquences d'une loi cytologique et explique comment l'inoculation d'un élément du sang peut rendre la segmentation de l'œuf activé possible et, par là, assurer son développement.

Dans beaucoup de cas, pour des raisons également très sim-

ples et que j'ai exposées en détail en 1913, les énergides accessoires, dont la formation a ainsi indirectement assuré la division de l'œuf, disparaissent progressivement au cours des premiers stades du développement ; la masse de protoplasme soustraite à l'influence du pronucleus femelle et de ses descendants se réduit à presque rien et il se produit une lente colonisation de l'œuf par les noyaux indispensables à son évolution.

Mais il arrive fréquemment aussi que le jeu des énergides accessoires et leur multiplication troublent plus ou moins la segmentation ou même la rendent complètement impossible. Il suffit pour cela, ainsi que je l'ai montré (13), de causes très simples : mauvaise disposition des fuseaux, refoulement de l'énergide femelle vers l'hémisphère inférieur de l'œuf, etc. Dans ce cas, les mêmes accidents que nous avons rencontrés chez les œufs polyspermiqes (BRACHET, 10) et chez les œufs simplement activés se retrouvent ici et entraînent rapidement la destruction de l'œuf. *Le second facteur, dans la parthénogenèse traumatique chez la Grenouille, ne préserve l'œuf activé de la cytolyse que dans la mesure où il permet la segmentation.*

II. — LE MÉCANISME CYTOLOGIQUE DE LA PARTHÉNOGÈSE EXPÉRIMENTALE CHEZ L'OURSIN

La même question qui se posait pour la parthénogenèse chez la Grenouille se pose pour la parthénogenèse chez l'Oursin : *par quels phénomènes cytologiques se traduit l'activation et comment se relie-t-elle à la segmentation de l'œuf ?*

Pour résoudre ce problème, le choix de la méthode présentait une grande importance. Parmi les nombreux procédés qui permettent d'obtenir le développement parthénogénétique de l'œuf d'Oursin, celui de DELAGE (tannin-ammoniaque en solution sucrée), et celui de LOEB (acide gras et solution hypertonique) se distinguent par leur fidélité et la beauté remarquable des résultats.

Mais si l'obtention d'un grand nombre de larves est un point

important, il était beaucoup plus essentiel, pour l'étude que je voulais entreprendre, d'utiliser une méthode qui dissocie le plus possible les éléments du problème et permette de rapporter chaque épisode de la parthénogenèse à l'action de tel ou tel facteur bien déterminé.

A ce point de vue, la méthode de DELAGE est assurément moins favorable : les agents employés agissant tous ensemble, il est impossible de fixer avec précision la part qui revient à chacun dans le déterminisme de la parthénogenèse. Ce défaut est encore plus évident dans le procédé mixte de SHEARER et LLOYD (13), qui, pourtant, a donné à ces expérimentateurs de brillants résultats au point de vue du nombre et de la qualité des larves obtenues.

Pour établir une comparaison avec la parthénogenèse des Amphibiens, où la dissociation des phénomènes de l'activation et de ceux de la segmentation est sinette, la méthode de LOEB présente au contraire les plus grands avantages. BATAILLON (12) a fort bien mis en évidence le parallélisme évident entre la piqûre (ou l'activation électrique) et l'action de l'acide gras d'une part, l'inoculation d'un élément du sang et l'action de la solution hypertonique d'autre part. C'est donc cette méthode que j'ai utilisée de préférence.

La bibliographie cytologique relative à la méthode de LOEB est excessivement pauvre. Les renseignements de LOEB lui-même sont d'une insuffisance étonnante : les croquis schématisés qui illustrent son principal ouvrage (13) montrent assez la nature toute superficielle de ses observations microscopiques et le peu d'importance qu'il leur accorde. Plusieurs d'entr'eux, d'ailleurs, répondent beaucoup plus aux nécessités de sa théorie qu'à la réalité.

Malgré les lacunes de son travail, HINDLE (10) est plus explicite. Il établit, après HERBST (06), que la solution d'acide butyrique agissant seule et à la température ordinaire, détermine la formation, d'un vaste monaster aux dépens du pronucleus femelle : ce monaster, qui s'accompagne, comme une mitose, du dédoublement des chromosomes n'aboutit jamais, ou exceptionnellement (HERBST, 12), à une figure bipolaire ni à une segmentation véritable : le noyau se reconstitue et le même phénomène peut se reproduire deux ou trois fois ; puis l'œuf se détruit « par cytolysse ». HINDLE montre en outre que la solution

hypertonique, agissant au moment convenable, assure au contraire la formation d'un fuseau bipolaire et, par suite, la segmentation de l'œuf. Elle provoque en même temps l'apparition d'un nombre variable d'asters accessoires.

Les deux « temps » de la méthode de LOEB, sur lesquels repose, comme on sait, sa théorie physico-chimique de la parthénogenèse et de la fécondation, se traduisent donc par une différence très nette des structures cytologiques qui y correspondent. D'une part nous avons une figure fatalement abortive, mais qui met en évidence l'activation de l'œuf; d'autre part, une figure bipolaire provoquant directement la segmentation. Comment, *cytologiquement*, ces deux temps se relient-ils l'un à l'autre ?

Sur ce point capital, HINDLE est aussi obscur que l'était BATAILLON.

Il est de toute évidence qu'il considère le fait cytologique comme secondaire et y cherche beaucoup plus ce qui vient à l'appui de la théorie de LOEB que ce qui pourrait être, par soi-même, un élément d'explication en dehors de cette théorie. Il admet que le second temps de la parthénogenèse a rétabli le métabolisme de l'œuf dans la « bonne voie » dont le premier l'avait écarté, et ne s'étonne nullement de voir un monaster, figure anormale, se transformer, par le fait même, en une mitose « normale ».

L'étude de RETZIUS (10) présente ce grand défaut que l'auteur n'ayant pas exécuté lui-même les expériences qui lui ont fourni son matériel, n'a pu faire qu'une simple description, sans pouvoir établir une relation de causalité entre les structures qu'il décrit successivement. Or, une observation très détaillée et très suivie des œufs *vivants* peut seule, dans un chaos de formes anormales comme celui que présente la parthénogenèse expérimentale, permettre la *sériation* correcte des stades que montrent les préparations fixées. Quand RETZIUS rattache l'apparition du fuseau bipolaire à la division du centrosome femelle, il ne fait que traduire la première impression de celui qui se borne à interpréter selon les idées courantes la préparation qu'il a sous les yeux.

En dehors de ces deux travaux de HINDLE et de RETZIUS, qui, comme on voit, ne répondent que très imparfaitement à la question posée, on ne trouve plus dans la bibliographie de la méthode de LOEB, que des données cytologiques éparses, signalées au

passage par des auteurs qui ont utilisé la parthénogenèse expérimentale pour l'étude de questions d'un autre ordre. Ce sont surtout HERBST (07, 09, 12, 13) HINDERER (14), GODLEWSKI (11), TENNENT (12), etc.

En ce qui concerne les autres méthodes, il n'y a guère que deux travaux importants : celui de R. HERTWIG (96) et celui d'EDM. B. WILSON (01 a). Le premier est relatif à l'activation simple des œufs traités par la strychnine ; il contient un grand nombre de faits importants, mais l'époque à laquelle ce travail a été fait et l'insuccès complet de la méthode en tant que procédé de parthénogenèse, ne leur donnent qu'une valeur documentaire. Il en est tout autrement pour le travail extrêmement remarquable de WILSON, où l'étude cytologique de la parthénogenèse par la méthode osmotique pure est poussée fort loin et a établi définitivement des données très importantes auxquelles j'aurai constamment à faire appel. Mais la méthode employée a le même défaut que celle de DELAGE : elle ne sépare pas le déterminisme de l'activation de celui de la segmentation, séparation que WILSON ne pouvait d'ailleurs soupçonner à cette date.

Quelques données purement descriptives se trouvent encore dans DELAGE (01) et DANCHAKOFF (16).

a) **Activation parthénogénétique de l'œuf d'Oursin**

(*Paracentrotus lividus* LAM.)

A part quelques légères modifications de détail, sans importance ici, je m'en suis tenu, dans mes expériences, à la technique établie par LOEB (13). Pour obtenir l'activation pure, les œufs sont traités pendant 1'45 à 2' par la solution convenable d'acide butyrique ; ils sont ensuite lavés rapidement, traités pendant quelques minutes par l'eau de mer légèrement alcalinisée ⁽¹⁾, puis remis dans de l'eau de mer fréquemment renouvelée. Un petit nombre d'œufs sont alors prélevés et observés en cellule,

(1) Ce traitement est nécessaire, à Banyuls-sur-Mer, où toutes mes expériences ont été faites, pour que la membrane de l'œuf se soulève complètement. Il n'a pas d'autre importance.

chacun séparément, pendant tout le temps nécessaire, de façon à suivre leur activation pas à pas sur le vivant. Les autres sont fixés à intervalles réguliers et, entre ces deux séries d'observations, un contrôle minutieux devient ainsi possible.

Tant que les œufs séjournent dans la solution acide, leur structure ne montre aucune autre modification que la dissolution du chorion, fait déjà signalé par LOEB, par HERBST, par ELDER (12), par FR. R. LILLIE (14).

Aussitôt après que les œufs sont remis dans l'eau de mer, la membrane dite « de fécondation » se soulève. Je n'entrerai pas ici dans les détails de ce phénomène ni dans les longues discussions auxquelles le soulèvement de cette membrane et sa signification ont donné lieu. Je mentionnerai seulement pour l'instant que cette membrane, dans l'activation par l'acide butyrique, se forme *toujours* : elle peut être plus ou moins belle, plus ou moins nette, mais elle ne manque jamais.

La membrane intermédiaire, qui se forme un peu plus tard sous la première et qu'on verra, lors de la segmentation, passer comme un pont au-dessus des sillons séparant les blastomères, ne manque jamais non plus.

Si maintenant nous étudions ce qui se passe à l'intérieur de l'œuf, nous voyons que l'aspect du protoplasme ne se modifie pas sensiblement. Le noyau, au contraire, est le siège d'une activité manifeste, se traduisant, dès le début de l'activation, par son accroissement de volume.

J'ai décrit tout récemment (17) la marche de cet accroissement, qui se fait en deux phases, séparées par une période de diminution.

Vers la fin de la deuxième phase d'accroissement, le pronucleus femelle, qui occupait une position plus ou moins excentrique, gagne progressivement le centre de l'œuf. Très peu de temps après il semble disparaître : les préparations fixées montrent qu'il se résout à ce moment en chromosomes. Ceci se passe, à la température de 15° C., 1 h. 45 à 1 h. 50 après l'activation.

A peine le noyau a-t-il disparu qu'apparaît, à l'endroit où il se trouvait, une irradiation très nette et qui s'étend rapidement. C'est un « monaster » typique, où l'étude des coupes montre les chromosomes tantôt éparpillés autour du centre granuleux d'où partent les rayons de l'aster, tantôt distribués d'un côté seule-

ment. Cette forme très particulière de mitose, fréquente chez l'Oursin, est fort bien connue et a été décrite par de nombreux auteurs : BOVERI (95), R. HERTWIG (96), MORGAN, E. B. WILSON (01), HERBST, HINDERER (14), RETZIUS (10), HINDLE (10), M. BOVERI (03) etc., dont je ne puis que confirmer les observations (1).

Au sein de cette figure les chromosomes se clivent longitudinalement, de sorte que leur nombre est doublé. Mais, au lieu de se séparer, comme dans une mitose normale, en deux groupes pour former deux noyaux-filles, ils se refusionnent ici tous ensemble pour former de nouveau un noyau unique

A ce moment des phénomènes très curieux se produisent dans le protoplasme : l'œuf se déforme, se plisse : des sillons se dessinent, isolent parfois une petite portion de protoplasme, puis s'effacent et l'œuf reprend peu à peu sa forme sphérique. Il faut évidemment voir là, comme BOVERI (03, 10) l'a montré, une tentative de l'œuf de se diviser, en réponse à l'excitation partie du monaster. E. B. WILSON (01), HERBST (12), PAINTER (15) ont également signalé ce fait.

Trois heures environ après l'activation, l'œuf a de nouveau l'aspect qu'il avait peu de temps avant l'apparition du monaster dont nous venons de suivre l'évolution : il possède un noyau au repos, sensiblement plus volumineux, et le protoplasme a repris son homogénéité ; seules les préparations fixées montrent encore des traces de l'irradiation. Cette période de repos dure 25 à 30 minutes. Puis le même phénomène se reproduit : un nouveau monaster apparaît, le noyau se résoud en chromosomes qui se dédoublent : ce second cycle monastérien ne diffère en rien du premier ; sa durée est seulement un peu plus courte, de même que le stade de repos qui lui fait suite et après quoi un nouveau cycle recommence. Ordinairement quatre à cinq cycles tout pareils se succèdent ainsi à l'intérieur de l'œuf activé. J'en ai, ainsi que WILSON, observé jusqu'à six chez un même œuf. A

(1) J'insiste cependant sur un fait qui a une certaine importance comme cause d'erreur dans une interprétation du mécanisme de la parthénogenèse, basée sur des observations cytologiques hâtives : c'est la forme que prend le monaster lorsque le noyau se reconstitue après le dédoublement des chromosomes et que les irradiations vont s'estomper : la plage claire qui se trouve au centre et dont l'étendue n'a cessé de s'accroître, prend peu à peu la forme d'une lentille biconvexe. Dès lors, selon qu'on examine cette figure par sa tranche ou par l'une de ses faces, l'aspect est tout différent et, dans le premier cas, simule un fuseau nucléaire. A un grossissement moyen l'illusion est parfois parfaite.

la fin de chaque cycle le protoplasme réagit de même par la formation de plissements, de sillons éphémères et superficiels. Le noyau augmente régulièrement de volume à chaque cycle et le nombre des chromosomes devient considérable. Très fréquemment, au lieu d'un noyau unique, dont le volume peut atteindre celui de la vésicule germinative des œufs immatures, on voit se former des caryomères, qui s'individualisent plus ou moins au centre de l'œuf.

Au bout de 6 à 7 heures il est exceptionnel de voir encore apparaître des monasters typiques. Mais le noyau n'en continue pas moins à présenter des phénomènes rythmiques qui, s'éloignant de plus en plus d'une mitose, n'en constituent pas moins des preuves de la vitalité persistante de l'œuf et de la tendance à la division cellulaire éveillée en lui par l'activation. Il se forme d'abord des monasters partiels, à irradiations réduites et formant éventail. Puis l'activité mitosique semble ne plus pouvoir sortir du noyau, et c'est à l'intérieur de celui-ci que se forment des fuseaux, d'aspect très particulier, très larges, déjà figurés par R. HERTWIG (96) et bien étudiés chez *Maetra* par KOSTANECKI (04, 11). Ces fuseaux sans asters rappelleraient étrangement les mitoses de maturation, n'était le nombre énorme des chromosomes, qui continuent à se disposer régulièrement à l'équateur.

Il m'est arrivé souvent d'observer des œufs activés depuis 18 heures par l'acide butyrique et où aucune trace de cytololyse ne se montrait encore. Mais c'est une extrême limite : en moyenne, la destruction de l'œuf débute 12 à 15 heures après l'activation et, au bout de 24 heures tous les œufs sont cytolysés. KONOPACKI (12) a donné de cette cytololyse une description minutieuse, à laquelle je ne puis que renvoyer le lecteur.

L'activation pure revêt, chez l'œuf d'Oursin, une remarquable uniformité. Les faits qui viennent d'être décrits se retrouvent exactement pareils chez l'immense majorité des œufs activés. Ce n'est que très exceptionnellement qu'on trouve parmi eux, au lieu du monaster, une figure bipolaire normale. Ces cas existent pourtant et sont parfois fréquents dans certaines cultures, sans qu'aucune erreur de technique puisse faire supposer une fécondation accidentelle. Ce fait a été signalé par E. B. WILSON (01), DRIESCH, (05) HINDLE (10), par HERBST (12) et je l'ai observé plusieurs fois également. Mais l'allure particulière que prend l'acti-

vation chez ces œufs n'est jamais qu'une exception. Nous pouvons donc dire, pour résumer ce chapitre, que *l'activation simple*, chez l'œuf d'Oursin, *se caractérise essentiellement par la formation d'un monaster qui se répète rythmiquement sans jamais provoquer la segmentation. Ce n'est qu'après de nombreuses tentatives de division que l'œuf commence à se détruire par cytolysé. Celle-ci n'apparaît que comme le résultat final de conditions cytologiques incompatibles avec la vie et nullement comme leur cause.*

b) Le second facteur de la parthénogenèse chez l'Oursin

Avec l'étude cytologique du deuxième temps de la parthénogenèse expérimentale chez l'Oursin, nous entrons dans un domaine beaucoup moins exploré.

Ici également je m'en suis tenu à la technique de LOEB. Les œufs activés par l'acide butyrique séjournent, à la température de 15° C. environ, 20 minutes dans l'eau de mer normale avant d'être plongés dans la solution hypertonique, où ils restent 30 minutes : généralement on obtient ainsi 80 à 95 0/0 de segmentations, rarement plus ⁽¹⁾.

L'œuf activé est à ce moment dans la première phase d'accroissement du pronucleus femelle. Dès qu'il se trouve dans l'eau de mer hypertonique, cet accroissement cesse et ne reprendra que 10 à 15 minutes après le retour de l'œuf dans l'eau de mer normale. Le protoplasme devient par contre plus opaque, plus grossièrement granuleux.

¹⁾ La méthode de LOEB ne m'a jamais permis d'atteindre une proportion de développements de 100 0/0, que cet auteur aurait réussi à obtenir en Amérique. A vrai dire je n'ai jamais pensé que cela fût possible car, sur les centaines de fécondations artificielles de *Paracentrotus* qu'il m'a été donné de faire depuis 1912, tant à Roscoff qu'à Banyuls, je n'ai jamais vu une culture où *tous* les œufs se soient développés normalement.

Dans mes cultures parthénogénétiques, j'ai fréquemment obtenu 80 à 85 0/0 de blastulas : mais il n'y a pas 50 0/0 de ces larves qui soient bien conformées et susceptibles d'arriver au stade Pluteus. L'expression « larves nageantes », employée couramment par LOEB, ne signifie d'ailleurs pas grand'chose : le fait de nager, même à la surface des cultures, n'est pas incompatible avec un certain degré d'anomalie. Or, on le verra, le second facteur de la parthénogenèse rend extrêmement fréquents les accidents de segmentation d'où résultent les « stereo-blastulas ».

Lorsqu'on le replace dans l'eau de mer, l'œuf reprend peu à peu son aspect antérieur ; son protoplasme absorbe de l'eau et redevient transparent. Très fréquemment de petits extra-ovats se forment à la surface.

Chez l'œuf simplement activé, nous avons vu le noyau disparaître 1 h. 50' environ après l'activation. Le même phénomène se produit, tantôt en même temps, tantôt avec un léger retard, chez les œufs qui ont été traités par la solution hypertonique et, peu après, chez les uns comme chez les autres, apparaît l'aster femelle.

L'étude, suivie attentivement, d'un même œuf vivant prend à ce moment une importance considérable et peut seule permettre l'interprétation correcte des préparations fixées.

En effet, chez l'œuf qui a subi le traitement hypertonique pendant le temps nécessaire, on voit apparaître, en plus de l'aster femelle et sans aucun rapport avec lui, un nombre variable de petits asters accessoires ⁽¹⁾, qui se développent sur place, en des endroits quelconques du protoplasme. Lorsqu'on applique convenablement la méthode de LOEB, ces asters accessoires sont peu nombreux, généralement un à trois par œuf.

Si nous choisissons un œuf présentant la disposition la plus simple, c'est-à-dire ne possédant qu'un seul cytaster et que nous l'observons *in vivo* jusqu'à la segmentation, nous voyons d'abord l'aster femelle et l'aster accessoire s'accroître indépendamment l'un de l'autre. Bientôt, leurs irradiations, envahissant toujours plus le protoplasme qui les entoure, arrivent à se toucher, s'entrecroisent et établissent une liaison *secondaire* entre ces asters qui, primitivement, étaient absolument indépendants. Cette liaison prend de plus en plus l'apparence d'un fuseau et, au bout de peu de temps, une mitose bipolaire complète s'est édifiée au centre de l'œuf. Elle ne diffère d'une mitose ordinaire que par

(1) Ces asters accessoires ou « cytasters », décrits pour la première fois par O. et R. HERWIG (87), reproduits artificiellement par l'action des solutions salines sur les œufs par MORGAN (96), étudiés minutieusement par E. B. WILSON (01, 05), qui établit leur nature de véritables centrosomes formés *de novo* dans le protoplasme de l'œuf, ont été depuis observés chez l'œuf d'Oursin et ailleurs par de très nombreux auteurs : DELAGE (01), STEVENS (02), WASSILIEFF (02), BATAILLON (04), GARBOWSKI (04), BOVERI (07), KOSTANECKI (08), RETZIUS (10), HINDLE (10), BUCHNER (11), CONKLIN (12), KONOPACKI (12), DANCHAKOFF (16) etc. Ils correspondent aux asters accessoires dont j'ai décrit (13) l'évolution et le rôle au cours de la parthénogenèse de l'œuf de Grenouille.

l'inégalité des pôles, l'aster femelle étant constamment plus étendu que l'aster accessoire.

Cette mitose a une évolution entièrement normale. A chaque pôle se reconstitue un noyau puis, tandis que les asters s'estompent, un plan de segmentation coupe l'œuf en deux blastomères légèrement inégaux, le plus grand correspondant à l'aster femelle.

Une fois que l'on a bien suivi sur le vivant la genèse de cette mitose, il devient très aisé de sérier les aspects que montrent les préparations d'œufs fixés à ce stade.

On voit d'abord apparaître, exactement pareil à ce qu'il est chez les œufs simplement activés, le monaster femelle avec ses chromosomes épars. En un endroit quelconque du protoplasme, un (ou deux ou trois) aster accessoire, avec un centrosome très reconnaissable, se développe peu à peu. Bientôt, à mesure que s'établissent les connexions achromatiques entre les deux asters, les chromosomes se déplacent et viennent tous se grouper en regard de l'aster accessoire, qui exerce sur eux une attraction évidente. Enfin, le long des fibres du fuseau, on les voit se disposer en une plaque équatoriale d'aspect entièrement normal. *Quiconque observerait cette figure sans en avoir suivi la formation sur l'œuf vivant n'hésiterait pas un seul instant à l'assimiler à une mitose normale, née de la division de l'aster femelle.* C'est ainsi que l'ont interprétée HINDLE et RETZIUS et que tous les auteurs, en général, à commencer par LOEB, comprennent la division de l'œuf parthénogénétique ; mais pas un n'a réussi à observer ni à figurer cette division de l'aster femelle ; toujours il y a, à ce moment précis, une lacune dans leur description. Ils n'expliquent pas plus, d'ailleurs, pourquoi les deux pôles de la mitose sont inégaux, ni l'inégalité, plus ou moins nette mais constante, des premiers blastomères. Dès 1901, et à propos d'une méthode où le phénomène que je viens de décrire est beaucoup moins évident, le sagace observateur qu'est E. B. WILSON remarque déjà (p. 364) : « No part of the work has proved more baffling than to determine the true relation of the monaster stage to the dicentric figure by which it is succeeded » et il n'admet la division de l'aster femelle que comme une probabilité.

L'établissement de connexions secondaires entre asters primitivement indépendants n'est pourtant pas un fait absolument

nouveau. HERBST (12, pp. 45 et suiv.) décrit minutieusement l'établissement d'un fuseau secondaire entre le monaster femelle et l'aster mâle, dans la fécondation tardive d'œufs activés artificiellement. Il note l'inégalité des pôles, le plus petit étant celui formé par l'aster spermatique ; mais il attribue au hasard le fait que les chromosomes du monaster sont tous ou seulement en partie compris dans le fuseau. Chez l'œuf parthénogénétique il ne peut être question de hasard : les chromosomes émigrent réellement de tous les points du monaster vers le fuseau et, après l'observation directe, la meilleure preuve qu'on en puisse donner c'est la formation d'un noyau à chaque pôle, alors que le pôle « femelle » seul possédait des chromosomes au début.

Le déplacement des chromosomes le long des fibres d'un fuseau formé tardivement a été décrit également par KUPELWIESER (09).

Comme le fait observer HERBST, certaines figures de BALTZER (08) font supposer qu'il a eu affaire à des fuseaux secondaires.

Enfin BONNEVIE (10) et F. R. LILLIE (12) ont décrit, chez *Nereis*, l'établissement de fuseaux analogues, mais qui ne sont que transitoires et ne jouent aucun rôle dans la segmentation de l'œuf.

J'ai choisi, pour ma description, le cas idéal où, sous l'influence du traitement hypertonique, l'œuf ne forme qu'un seul aster accessoire. Même lorsqu'on ne dépasse pas le temps optimum pour la durée de ce traitement, bon nombre d'œufs en forment deux, trois, parfois quatre.

Quand il n'y en a que deux, il arrive souvent qu'un seul contracte avec le monaster les rapports secondaires d'où résultera l'établissement d'une mitose effective. L'autre reste isolé dans le protoplasme et sa présence donne au plan de segmentation une forme très caractéristique et que tous ceux qui ont fait de la parthénogenèse expérimentale ont observée : l'œuf devient bilobé et les deux blastomères restent longtemps unis par un pont protoplasmique, qui traduit l'obstacle mécanique opposé par l'aster isolé à la progression du plan de segmentation. Le développement de ces œufs est entièrement normal.

Il en est tout autrement lorsque les asters superflus se combinent à plusieurs avec le monaster femelle pour former des

figures multipolaires. La segmentation de ces œufs devient alors tout à fait irrégulière et les larves qui se forment sont nettement pathologiques.

Il arrive aussi que la durée du traitement par l'eau de mer hypertonique soit insuffisante. Dans ce cas, aucun aster accessoire ne se forme et tout se passe comme dans l'activation pure : le moment où ces œufs se détruisent par cytolysse n'est même pas retardé.

Enfin, si, au contraire, on dépasse la durée convenable du traitement hypertonique, ou si, comme je l'ai montré (14, 17) on l'applique pendant la période où le volume du noyau de l'œuf activé diminue, le nombre des asters accessoires qui se forment est tellement considérable que toute segmentation devient impossible. Ici également, au même moment et avec les mêmes caractères que chez les œufs simplement activés, ces œufs indivis se détruisent. *La cytolysse n'est nullement l'apanage de l'activation pure et frappe indistinctement tout œuf activé qui ne se segmente pas, que ce défaut de segmentation soit dû à l'absence ou à l'insuffisance du traitement hypertonique, ou aux obstacles mécaniques résultant d'un traitement trop prolongé.*

III. — VUE D'ENSEMBLE DE LA PARTHÉNOGÈNESE EXPÉRIMENTALE CHEZ LA GRENOUILLE ET CHEZ L'OURSIN

Les faits qui viennent d'être décrits permettent de se faire une idée précise de ce que représentent les deux temps et, par suite, les deux facteurs de la parthénogénèse expérimentale.

Le *premier temps*, ou activation, c'est la « réaction propre de l'œuf » (BATAILLON), phénomène dont l'analyse « dépasse le changement direct, dépasse l'action immédiate du facteur externe » (BATAILLON, 16, p. 284), c'est-à-dire dans un cas la piqûre ou le choc électrique, dans l'autre l'action de l'acide gras, et les conséquences physico-chimiques que ces actions externes peuvent avoir sur le moment.

Phase décisive et particulièrement frappante dans le cycle vital

de l'œuf, l'activation ne peut pourtant être séparée de l'ensemble de ce cycle, ni étudiée dans l'ignorance systématique des phases antérieures, qui la conditionnent, et des phases futures, qu'elle prépare.

La parthénogenèse expérimentale, qui ne s'attaque qu'à ce moment précis de l'histoire de l'œuf, ne peut donc nous permettre d'en faire l'analyse complète ni, encore moins, d'en établir une « théorie » sur des bases suffisamment larges. Chez la Grenouille, où l'activation est plus riche en manifestations accessibles à l'observation, la contraction de l'œuf, l'expulsion du liquide périvitellin, l'apparition du croissant gris et la stabilisation des localisations germinales sont des faits dont aucune explication *positive* n'a encore pu être donnée parce que la parthénogenèse expérimentale est un terrain trop étroit pour les analyser : ces phénomènes, qui ont certainement leurs équivalents chez l'Oursin, ne se produisent qu'une fois dans l'ontogenèse et représentent l'aboutissement d'un long travail antérieur dont, jusqu'ici, nous ignorons tout.

Mais, si nous ne savons pas encore ce qui fait cesser brusquement l'inertie cinétique de l'œuf mûr, incapable de se diviser par lui-même, une phase essentielle de l'activation peut au contraire être l'objet d'une analyse méthodique : c'est *la préparation de la première division cellulaire*. Ici des lois précises et communes à toutes les cellules nous enseignent les conditions indispensables que l'œuf doit réaliser pour que cette division puisse se faire et permettre la suite du développement.

Chez l'œuf fécondé ces exigences sont parfaitement remplies et l'activation conduit directement à la segmentation qu'elle a préparée.

Chez l'œuf activé artificiellement l'une au moins de ces conditions n'est pas réalisée. Chez la Grenouille la mitose est trop courte pour la distance à laquelle elle se trouve de la surface de l'œuf. Chez l'Oursin la mitose est monocentrique et incapable de diriger un plan de segmentation.

Dans les deux cas un hiatus sépare l'activation de la segmentation : il faut le franchir, et là est la raison d'être du *deuxième temps*, du deuxième facteur de la parthénogenèse.

Il représente, en dehors de l'activation, en dehors de la réaction propre de l'œuf, une action anormale, surajoutée, un *acci-*

dent. Il *compense*, par une voie très détournée, la mauvaise préparation de la première segmentation ; il rend celle-ci possible. Mais, ni chez l'Oursin ni chez la Grenouille, le second facteur de la parthénogenèse ne change quoi que ce soit au cours même de l'activation : après l'action de la solution hypertonique, ce que l'œuf édifie c'est encore un monaster, abortif par lui-même ; après l'inoculation d'un élément du sang la mitose n'est pas mieux conditionnée qu'après la piqûre simple. Ni au premier ni au second temps de la parthénogenèse l'œuf ne fait retour en arrière : au premier il va aussi loin dans son évolution normale que le lui permet sa structure ; au second il utilise un accident en dehors de son cycle, puis il s'engage dans la phase suivante de celui-ci : l'ontogenèse.

Si après cet aperçu général nous entrons maintenant dans le détail des phénomènes, la superposition parfaite de la parthénogenèse expérimentale chez la Grenouille et chez l'Oursin ne reste pas moins possible en dépit de quelques divergences partielles, sur la signification desquelles il convient d'attirer l'attention.

Chez la Grenouille l'activation pure se traduit par l'apparition, à l'intérieur de l'œuf, de deux structures successives : l'énergide femelle d'abord, la mitose dicentrique ensuite.

Chez l'Oursin il semble à première vue que ces deux structures se confondent en une seule : par sa puissante irradiation le monaster rappelle l'énergide femelle, tandis que ses phénomènes chromatiques le rapprochent essentiellement de la cinèse nucléaire.

Je pense toutefois que c'est là une interprétation erronée et que le monaster de l'œuf d'Oursin a une signification entièrement différente de celle de l'énergide femelle de l'œuf de Grenouille. Celle-ci est caractérisée essentiellement par *l'intégrité du noyau*, qui est le centre d'une activité intense mais reste entier et ne se résout pas en chromosomes comme il le fait dans le monaster. *L'énergide femelle représente incontestablement dans le cycle de l'œuf parthénogénétique la même chose que l'énergide mâle dans celui de l'œuf fécondé.*

A première vue, rien, dans toute la période de l'activation qui précède l'apparition du monaster, ne rappelle, chez *Paracentrotus*, la structure si typique et si intéressante que j'ai désignée sous le nom d'énergide femelle. Mais il ne paraît pas en

être de même chez d'autres espèces. Déjà en 1901 E. B. WILSON signale, au début de la parthénogenèse obtenue chez *Toxopneustes* par les solutions hypertoniques et avant l'apparition du monaster, la formation autour du pronucleus femelle encore intact d'une vague irradiation, plus ou moins nette selon les œufs et qui peut parfois manquer. Il assimile cette irradiation primaire à l'aster mâle de la fécondation. Dans ses préparations d'œufs parthénogénétiques de *Strongylocentrotus purpuratus*, HINDLE (10) retrouve l'irradiation primaire de WILSON et lui donne la même interprétation.

Pour ma part je n'ai jamais observé dans les œufs de *Paracentrotus*, ni sur le vivant ni dans mes préparations, le moindre signe de cette irradiation. Mais cela ne veut pas dire que le fait essentiel dont elle n'est que la manifestation extérieure, c'est-à-dire la « prise de possession du protoplasme de l'œuf par le noyau » (BRACHET, 17), n'existe pas également chez cette espèce. Je crois en voir la trace dans la façon même dont se fait, au cours de l'activation, l'accroissement du volume du noyau : la première phase, accompagnée ailleurs (*Rana*, *Toxopneustes*, etc.) d'une « irradiation primaire », représente chez *Paracentrotus* la formation de l'énergide femelle. La phase de décroissance qui vient ensuite représente sans aucun doute le stade d'effacement de cette énergide, tandis que l'accroissement terminal appartient déjà à la préparation des phénomènes mitosiques.

Une autre différence encore semble exister entre le premier temps de la parthénogenèse chez l'Oursin et chez la Grenouille. Ici il se forme aux dépens du pronucleus femelle une mitose bipolaire, tandis que là c'est un monaster qui apparaît.

En réalité il n'y a là qu'une opposition apparente. J'ai signalé plus haut qu'il arrive parfois chez l'Oursin aussi qu'il se forme une mitose bipolaire à la place du monaster qui est, de très loin, la forme la plus fréquente, et le plus souvent la seule. De même, ainsi que je l'ai observé souvent et que BATAILLON (12) le décrit, il arrive que le pronucleus femelle de l'œuf de Grenouille ne forme qu'un monaster qui, ensuite, se répète plusieurs fois (13) tout comme chez l'Oursin.

La tendance à ne former qu'un monaster au lieu d'une figure bipolaire est d'ailleurs une propriété bien caractéristique du centrosome femelle. Rien ne le prouve mieux que les curieuses

observations de ZIEGLER (96, 98), de BOVERI (96, 00), d'E. B. WILSON (01 b), où l'aster mâle et l'aster femelle existant côte à côte dans le même œuf, le premier seul se divise tandis que celui-ci développe périodiquement un simple monaster.

En tous cas le fait essentiel est certainement celui-ci, et il est commun à l'Oursin et à la Grenouille : *qu'il s'agisse d'un monaster ou d'une figure bipolaire, la première mitose de l'œuf activé est impuissante à assurer par elle-même la segmentation de l'œuf* (1).

En ce qui concerne le second temps de la parthénogenèse, la comparaison des faits observés chez la Grenouille et chez l'Oursin n'offre pas non plus de difficulté sérieuse. *Les asters accessoires et les énergides accessoires sont des formations entièrement homologues*. Si je n'ai pas parlé d'énergides à propos des asters accessoires qui se forment chez l'Oursin, c'est parce que, chez ce dernier, et pour des raisons vraisemblablement en rapport avec la dimension et la composition entièrement différentes de l'œuf, les asters ne constituent pas des unités dynamiques qui s'ignorent et se repoussent mutuellement, ainsi que cela est si net chez la Grenouille.

Pour la même raison, leur façon d'agir sur la mitose n'est pas la même, malgré que dans les deux cas les résultats pratiques soient exactement identiques. Chez l'Oursin les asters accessoires collaborent directement avec l'aster femelle pour édifier une figure bipolaire. Chez la Grenouille, où cette collaboration est impossible par suite de la stricte indépendance des énergides, leur action est tout à fait indirecte.

Je pense également que l'origine en apparence différente des asters accessoires chez les deux espèces ne reconnaît elle-même qu'une seule et même cause, mais ici il ne s'agit encore que d'une simple hypothèse.

Ainsi que l'a montré BATAILLON, la nature nucléaire du corps étranger introduit à l'intérieur de l'œuf de grenouille par le

(1) On pourrait objecter que chez l'Oursin il arrive parfois que l'activation pure soit suivie de segmentation, lorsqu'au lieu du monaster il s'est formé un fuseau bipolaire. Mais même en pareil cas la segmentation est anormale, ralentie et ne dépasse généralement pas le stade à deux blastomères (HINDLE 10, HERBST 12). Le fait est d'ailleurs toujours exceptionnel et n'infirme certainement pas la règle générale. J'examinerai plus loin certaines méthodes de LOEB où le mécanisme de la première segmentation semble bien être entièrement différent de celui que nous étudions ici.

stylet souillé de sang semble bien établie, et la formation de cytasters paraît être l'expression d'une « réaction nucléo-plasmique » particulière, que cet auteur appelle la « caryocatalyse ». Le terme est peut-être mal choisi et, en tous cas, ne représente jusqu'ici qu'une hypothèse de travail, mais il correspond à une idée de plus en plus en faveur parmi les cytologistes. Le fait que la formation d'un aster est la conséquence d'une réaction du protoplasme au contact du noyau est particulièrement net dans les expériences de FR. R. LILLIE (12) sur la fécondation de l'œuf de *Nereis* par des fragments de spermatozoïdes. C'est la confirmation expérimentale d'une vue exprimée dès 1897 par Foot et qui a depuis été fréquemment discutée à propos de l'épineuse question de l'origine du centrosome de l'œuf fécondé.

Dans la formation des asters accessoires chez l'Oursin on ne peut évidemment parler de réaction nucléo-plasmique puisqu'ils se forment en un endroit quelconque du protoplasme, sans aucun rapport avec le noyau.

Mais la question se pose de savoir si, pour que cette réaction se produise, la présence d'un *noyau* est nécessaire et si la *substance nucléaire* ne peut suffire. Celle-ci s'élabore dans le protoplasme, où de nombreux auteurs et, spécialement chez l'Oursin, SCHAXEL (11), GODLEWSKI (12), KONOPACKI (12), BURY (13), DANCHAKOFF (16) ont montré la présence de basi-chromatine. Que des rapports étroits existent entre celle-ci et la formation des cytasters c'est ce que les observations de DANCHAKOFF paraissent bien démontrer. Dès lors on peut se demander si l'effet de la solution hypertonique n'est pas précisément de communiquer à certaines particules de la chromatine du protoplasme les propriétés qu'elle ne manifeste normalement qu'après son incorporation au noyau. La formation des asters accessoires deviendrait ainsi un phénomène du même ordre que celle des centrosomes qui naissent *de novo* au contact du noyau inoculé à l'œuf de grenouille.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons, je pense, terminer ce chapitre en disant que *le mécanisme de la parthénogenèse expérimentale est le même chez l'Oursin et chez la Grenouille.*

IV. — LE POINT DE VUE MORPHOLOGIQUE ET LE POINT DE VUE PHYSICO-CHIMIQUE DANS L'ÉTUDE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE ET DE LA FÉCONDATION

La théorie de LOEB

La théorie de LOEB est assurément l'une des plus vastes synthèses qui ait été réalisée dans ces derniers temps en Biologie. Elle repose sur un nombre énorme d'observations et d'expériences poursuivies depuis près de 20 ans, et embrasse à la fois la parthénogenèse expérimentale et la fécondation normale.

Il n'entre pas dans mes intentions de faire ici la critique générale de cette théorie; elle a été supérieurement écrite par DELAGE et GOLDSMITH (13) dans leur livre sur la parthénogenèse.

Je désire simplement montrer que sur plus d'un point l'étude cytologique des faits est en désaccord avec elle. Nous nous occuperons d'abord de la théorie de la parthénogenèse proprement dite, puis de l'application de cette théorie à l'étude de la fécondation.

§ 1. — LA THÉORIE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE

La théorie de la parthénogenèse de LOEB se résume dans les trois points suivants :

1° la formation de la membrane (ou les « changements corticaux » dont elle est l'expression) est « l'acte le plus essentiel » (11, p. 226) de la parthénogenèse; c'est elle qui provoque l'activation de l'œuf;

2° en même temps qu'elle provoque le développement de l'œuf, la formation de la membrane éveille en lui une tendance à la cytolyse;

3° La raison d'être du second facteur de la parthénogenèse est d'arrêter à temps cette cytolyse et de rétablir le chimisme de l'œuf dans la bonne voie.

a) Formation de la membrane et activation

J'avoue n'avoir jamais bien saisi les raisons qu'a LOEB d'admettre que la formation de la membrane est le phénomène essentiel de l'activation. J'ai reconnu moi-même (p. 393) que, chez l'œuf activé par l'acide butyrique, la membrane se forme *toujours*, qu'elle soit typique ou atypique. Mais de ce que deux phénomènes sont indissolublement liés l'un à l'autre ne résulte pas forcément que l'un soit la cause de l'autre, tous deux pouvant être au même titre conditionnés par un troisième.

Cela ne serait encore qu'une faute de raisonnement, mais ce rapport lui-même entre l'activation et la membrane n'est pas constant et il y a une foule de cas où l'œuf est parfaitement activé et se développe sans avoir formé de membrane. LOEB, dans le chapitre XVI de son livre, en cite toute une série. L'absence de membrane est presque constante dans la méthode dite « osmotique » de parthénogenèse : fréquemment même, les blastomères n'étant pas contenus par une enveloppe commune se détachent les uns des autres. DELAGE, HERBST, RETZIUS ont maintes fois noté l'absence de la membrane chez des œufs qui, pourtant, se développaient parfaitement.

Le fait n'est pas moins fréquent chez les œufs fécondés, où les expériences de BRACHET (13) prouvent directement que la formation de la membrane n'a rien à voir avec l'activation. Tel est aussi l'avis de BATAILLON (16), de FR. R. LILLIE (11), de GLASER (13). Ce dernier auteur a montré en outre que la formation de la membrane peut être obtenue chez des œufs desséchés et sa conclusion résume, je pense, l'opinion la plus sage qu'il convient de se faire : « the relation between the initiation of development and the fertilization membrane is one of association rather than « causal », for the membrane may be made to appear without development, and development may be initiated without the appearance of the membrane » (p. 6).

Dans la plupart des cas où la membrane ne se forme pas, l'œuf et, plus tard, les blastomères ne sont pourtant pas nus : une mince pellicule les entoure, que LOEB (13) appelle « gelatinous film » et considère comme une membrane atypique. En

réalité, ainsi que l'a montré BRACHET (14), le « gelatinous film » de LOEB n'est autre chose que la membrane intermédiaire, qui ne se forme qu'un peu avant la segmentation et n'a rien de commun avec la membrane de fécondation.

Ainsi, loin d'être l'acte essentiel de l'activation et celui qui conditionne tous les autres, la formation de la membrane n'en est qu'un incident, pas même constant et qui ne joue aucun rôle direct dans la mise en marche du développement.

b) Cytolyse et activation

Dans la théorie de LOEB, l'idée que la formation de la membrane est corrélative d'une cytolysse superficielle qui tend ensuite à s'étendre à l'œuf tout entier, repose sur deux données principales ; 1° d'une part le fait que tous les agents de l'hémolyse sont également capables de provoquer la formation de la membrane ; 2° d'autre part le fait que le développement mis en marche par la formation de la membrane aboutit rapidement à la cytolysse si un second facteur, antagoniste du premier, ne vient arrêter celle-ci à temps.

En ce qui concerne le premier fait, remarquons d'abord qu'il serait plus exact de dire que tous les agents hémolytiques sont susceptibles de provoquer l'*activation*, et pas seulement la formation de la membrane, qui n'en est qu'un épisode. Parmi ces substances il en est, comme la saponine, les sels biliaires, les savons, dont l'action cytolytique brutale est bien évidente. Mais, sans parler de l'action du spermatozoïde dont il sera question plus loin, il est d'autres agents activants, comme la piqûre dans le cas de l'œuf de Grenouille, comme l'action d'extraits d'œufs de la même espèce ou le choc de petits Infusoires (GLASER 13), dont la nature « cytolytique » est rien moins que démontrée.

En outre, en admettant même que la cytolysse figure parmi les multiples effets que ces agents doivent produire sur un ensemble aussi complexe que le protoplasme de l'œuf, je ne vois pas bien pourquoi elle serait la seule cause de l'activation. Une fois que l'on a séparé de celle-ci la formation de la membrane, dont l'importance semble minime, aucune des autres manifestations de l'activation ne paraît se rattacher de près ou de loin à la cytolysse.

Tous les œufs simplement activés se détruisent tôt ou tard par cytolysse. Dans la théorie de LOEB, l'explication de ce fait est la suivante : « la formation artificielle de la membrane suffit donc pour déclancher le développement de l'œuf d'Oursin, mais elle le met dans un état pathologique, de sorte que, pendant qu'il se segmente, il devient victime d'une cytolysse d'autant plus précoce que la température est plus élevée » (11, p. 115).

Ainsi donc, selon LOEB, en même temps qu'elle provoque le développement de l'œuf, l'activation exerce sur lui une action nocive : elle est, par elle-même, la cause de la cytolysse.

L'étude cytologique de l'évolution abortive des œufs simplement activés conduit à une conclusion très différente. Elle montre d'abord l'œuf activé parcourant très régulièrement toutes les étapes de l'activation ; tout ce que lui permet sa structure il le réalise, mais rien au-delà, et c'est pour cela qu'arrivé au seuil de la segmentation, il n'édifiera qu'une mitose abortive et ne pourra pas se diviser. Dès ce moment des lois cytologiques très simples et très générales suffisent à expliquer tout le caractère pathologique de la suite du développement. Il est inutile de recourir à des hypothèses compliquées : une structure incompatible avec la vie s'édifie peu à peu à l'intérieur de l'œuf et à *ce moment*, après de nombreuses et vaines tentatives de division, la cytolysse se produit. Elle est le terme ultime d'une longue évolution dont le caractère anormal a sa cause première dans l'insuffisance de la mitose édifiée par l'œuf activé. Elle est, pourrait-on dire, un phénomène *post mortem* et n'a rien de commun avec la cytolysse brutale produite par la saponine ou par un excès d'acide. *Pour échapper à la cytolysse l'œuf activé n'est pas obligé de se guérir : il est obligé de se diviser* (1).

La véritable cause de la mort fatale des œufs simplement activés devait d'autant plus échapper à LOEB que, par suite, sans

(1) On pourrait m'objecter que plusieurs auteurs, notamment LOEB (01,08), F. R. LILLIE (06), SCOTT (03), KOSTANECKI (04,11), MORRIS (17) ont observé la formation de larves ciliées rudimentaires malgré l'absence de segmentation. Cela prouve simplement que certains œufs peuvent se différencier jusqu'à un certain point sans se segmenter tandis que chez d'autres, comme chez l'Oursin, la segmentation est la condition première de toute différenciation. Chez la Grenouille, ainsi que l'a montré BRACHET (10), la cavité de segmentation existe, au moins à l'état de traces, chez les œufs où la segmentation s'est arrêtée.

doute, d'observations cytologiques dont le caractère superficiel se trahit assez dans les figures qu'il donne, il admet que la formation de la membrane suffit à assurer l'édification d'une mitose bipolaire normale à l'intérieur de l'œuf d'Oursin. Il répète plusieurs fois que « même par une température de 13° ou 18°, le fuseau est aussi normal qu'après la fécondation naturelle » (11, p. 112) et couramment il parle *des* astrosphères de l'œuf activé. Pourtant HINDLE (10), sur le même matériel que LOEB, et HERBST (12) ont insisté sur l'extrême rareté de l'apparition d'un amphiaster dans l'activation simple chez l'Oursin. C'est un phénomène si exceptionnel que LOEB n'est vraiment pas autorisé à s'en servir pour prouver que la formation de la membrane suffit à assurer la segmentation régulière de l'œuf.

c) Le rôle du second facteur

L'idée, émise par LOEB, que le second facteur de la parthénogenèse a pour effet essentiel d'arrêter la cytolyse produite par l'activation, se heurte tout d'abord à une question de fait, sur laquelle j'ai déjà attiré l'attention dans la partie descriptive de ce travail : *le second facteur de la parthénogenèse n'empêche la cytolyse de l'œuf activé que dans la mesure où, mécaniquement, il assure sa segmentation.*

Chez la Grenouille il suffit que le hasard amène certaines dispositions des énergides accessoires pour que la première segmentation, qu'elles devraient favoriser, devienne au contraire mécaniquement impossible. Dès lors, ces œufs, où pourtant le deuxième facteur a pleinement agi et a produit les mêmes réactions physico-chimiques que chez ceux qui se développeront, sont infailliblement conduits à la cytolyse, tout comme s'ils étaient simplement activés.

Chez l'Oursin il en est exactement de même. Qu'il se forme, dans les œufs d'une même culture, traités de la même façon, un aster accessoire ou qu'il s'en forme deux, dépend probablement de bien faibles différences dans la façon dont la solution hypertonique a pu agir sur le chimisme de l'œuf. Pourtant, dans un cas le résultat sera une segmentation régulière suivie de développement normal, dans l'autre, au contraire, une segmentation

atypique avec toutes ses conséquences, dont la dernière est toujours la cytolyse. Que celle-ci soit plus ou moins rapide dépend uniquement du degré de segmentation qu'il a été possible à l'œuf d'atteindre. Lorsque le nombre des cytasters est tel que celle-ci est absolument impossible, la cytolyse, chez ces œufs où le second facteur a agi avec excès, est aussi rapide et même plus que chez ceux qui ont été simplement activés.

Il est un autre fait encore que l'étude cytologique de la parthénogenèse met bien en évidence : c'est que *l'intervention d'un second facteur n'est nécessaire que lorsque la première mitose est impuissante à assurer la segmentation ; partout, au contraire, où cette mitose remplit les conditions mécaniques nécessaires à cet effet, l'activation simple suffit à provoquer le développement parthénogénétique.*

J'ai montré (13) que, chez la Grenouille, la première mitose de l'œuf parthénogénétique est abortive parce qu'elle ne divise qu'un noyau haploïdique et est par suite trop courte pour provoquer en temps voulu la formation d'un plan de segmentation. On peut s'attendre d'après cela à ce que l'activation artificielle d'un œuf n'ayant pas encore effectué ses divisions de maturation, et possédant par conséquent un noyau diploïdique, soit au contraire suivie de l'édification d'une mitose présentant toutes les conditions requises pour assurer la segmentation.

Or plusieurs expériences montrent qu'il en est bien ainsi.

Les plus décisives sont celles faites sur les œufs d'Etoile de mer, dont la maturation n'a lieu qu'après la ponte, sous les yeux de l'expérimentateur qui peut ainsi intervenir à tel moment qu'il voudra pendant toute la durée de l'expulsion des globules polaires. Dès 1902, DELAGE, qui obtint chez ces œufs le développement parthénogénétique par la seule action de l'anhydride carbonique, note expressément que celui-ci doit agir avant l'achèvement de la maturation. Un peu plus tard (08) il observe que, contrairement aux œufs immatures, les œufs *mûrs* d'Astérie supportent fort bien le traitement au tannin-ammoniaque et, en général, toutes les méthodes qui provoquent le développement parthénogénétique chez l'Oursin. Donc, avant et pendant la maturation un seul traitement suffit. Une fois l'œuf mûr, il faut recourir aux méthodes à deux temps.

Les expériences de R. S. LILLIE (13) sont encore plus sugges-

tives. Il fait agir sur des œufs d'Astérie et d'*Arbacia* des acides gras, des solutions isotoniques de sels neutres ou la chaleur; il constate que, pour obtenir la segmentation des œufs d'*Arbacia* (œufs mûrs) activés de cette façon, le seul traitement complémentaire qui soit efficace est le traitement hypertonique. Pour les œufs d'Astérie il suffit au contraire de rétablir la perméabilité normale de la membrane : une fois activés, ces œufs se développent. Toutefois il note expressément que la solution hypertonique, qui est nettement nuisible dans ce cas, est au contraire favorable lorsque les œufs ont été activés *après* l'achèvement de leur maturation (13, p. 33). Ces faits s'expliquent facilement. Dans le premier cas (œufs non mûrs), le noyau est diploïdique : un seul facteur, celui qui produit l'activation, suffit à assurer un développement parfait. Dans le second cas, au contraire (Oursin ou œuf mûr), l'œuf ne possède plus qu'un noyau haploïdique et, pour obtenir la parthénogenèse, il faut recourir à l'emploi d'un traitement composite, comportant un « second facteur » destiné à compenser l'insuffisance de la première mitose. Si les méthodes à deux temps sont nuisibles aux œufs immatures, c'est parce que ceux-ci, une fois activés, édifient d'eux-mêmes une mitose normale : dès lors, toute formation d'aster accessoire, fût-ce d'un seul, ne peut être qu'une cause de trouble dans une segmentation déjà parfaitement assurée sans cela.

L'influence du degré de maturation, ou, plus exactement, de la nature haploïdique ou diploïdique du noyau de l'œuf dans la parthénogenèse expérimentale n'est pas moins nette chez *Macra*, où elle a été étudiée très soigneusement par KOSTANECKI (04, 11). Lorsque le traitement activant est appliqué à des œufs n'ayant pas encore formé leurs globules polaires, la première cinèse de maturation, qui divise donc un noyau diploïdique, devient simplement, comme chez l'Astérie, la première mitose de segmentation et celle-ci peut ainsi se produire normalement.

Quand il s'agit au contraire d'œufs complètement mûrs, un phénomène extrêmement intéressant se produit, qui est en quelque sorte la preuve expérimentale de l'importance de la relation entre la nature diploïdique ou haploïdique du noyau, la longueur du fuseau et l'efficacité de la mitose. Chez ces œufs la première cinèse est tantôt de dimensions réduites, tantôt représentée

seulement par une mitose intra-nucléaire, sans asters. Il en résulte la formation de deux noyaux, qui se fusionnent ensuite pour reformer, à l'intérieur de l'œuf, un noyau *diploïdique*. Celui-ci à son tour se divise. *Mais cette fois c'est une mitose normale qui se forme* et, dans nombre de cas, elle assure la segmentation.

Chez un autre Mollusque, *Cumingia*, MORRIS (17) constate que les méthodes qui provoquent la segmentation parthénogénétique sont celles qui ne permettent pas la formation des globules polaires. Au contraire, « in a case where polar body formation is good, cleavage is poor and few larvae develop (p. 15). » En réalité, les quelques larves qui se forment ainsi sont des larves insegmentées, analogues à celles décrites précédemment par LOEB, par F. R. LILLIE chez des Annélides, et que KOSTANECKI (11) a rencontrées également dans le développement d'œufs ayant expulsé leurs deux globules polaires.

La nécessité de l'intervention d'un second facteur toutes les fois que la première mitose est insuffisante à assurer la segmentation de l'œuf, *mais dans ce cas seulement*, se dégagera encore plus nettement lorsque nous discuterons la légitimité de l'application de la théorie de LOEB à la fécondation.

Nous ne pourrions terminer ce paragraphe sans dire quelques mots de deux autres procédés de parthénogenèse expérimentale, imaginés tous deux par LOEB, et où notre interprétation du rôle du second facteur paraît se concilier difficilement avec les faits.

Dans la première forme de sa méthode aujourd'hui classique, LOEB (05) faisait intervenir la solution hypertonique d'abord, le traitement par l'acide gras ensuite. En observant certaines conditions techniques qu'il est inutile de préciser ici, les résultats obtenus de cette manière sont parfois très satisfaisants. J'ai refait avec succès ces expériences et les ai étudiées au point de vue cytologique.

Mes observations me conduisent à penser que le mécanisme de la parthénogenèse est ici entièrement différent de ce qu'il est dans la méthode-type. L'effet de la solution hypertonique n'est pas du tout d'amener la formation d'asters accessoires, mais elle produit *un accroissement considérable du volume du pronucleus femelle*, surtout si, comme l'a fait LOEB (13) dans ses expériences les mieux réussies, on laisse un long intervalle (12 ou 24 heu-

res) entre les deux traitements. Lorsque l'acide gras agit sur ces œufs et les active, bon nombre d'entr'eux, au lieu d'édifier un monaster, forment une magnifique mitose bipolaire, qui provoque rapidement la segmentation. Les deux asters étant égaux, celle-ci se fait en deux blastomères de même taille et ressemble complètement à la segmentation des œufs fécondés. En réalité, sur ces œufs à *noyau grossi au préalable*, l'activation seule semble suffisante pour assurer le développement.

Dans une autre méthode, LOEB remplace la solution hypertonique par la suspension des oxydations de l'œuf, soit en les maintenant à basse température, soit en les traitant par le cyanure de potassium. Malgré de nombreuses tentatives je n'ai encore obtenu aucun succès par ces procédés : je ne puis donc, jusqu'ici, émettre que des hypothèses sur le mécanisme cytologique de la parthénogenèse obtenue dans ces conditions. Il est cependant un fait important noté par LOEB, c'est que la segmentation de ces œufs est absolument normale et donne naissance à des blastomères égaux. Cela seul suffit à faire penser que, dans ce cas, la mitose n'est pas due à la collaboration d'un aster accessoire avec le monaster femelle. Le mécanisme de la segmentation doit sans doute se rapprocher de celui qui intervient dans la méthode inverse, dont il vient d'être question. Pourtant j'ai pu m'assurer que le volume du noyau n'est nullement accru par l'action du cyanure.

En tous cas je ne pense pas que notre ignorance actuelle du mécanisme cytologique de ces méthodes accessoires doive nous faire modifier la conception générale à laquelle nous a conduit l'étude cytologique de la méthode classique.

§ 2. — LA THÉORIE DE LA FÉCONDATION

Appliquant intégralement sa théorie de la parthénogenèse au mécanisme de la fécondation normale, LOEB admet que celle-ci également est un phénomène à deux temps : le spermatozoïde apporte dans l'œuf deux substances, dont l'une est une lysine provoquant la formation de la membrane et dont l'autre, agissant de la même façon que la solution hypertonique, inhibe l'action nocive de la première et empêche la cytolyse.

Cette étrange conception a déjà été l'objet de sévères critiques générales, notamment de la part de DELAGE et GOLDSMITH (13), qui en ont montré le caractère artificiel et illogique, et de FR. R. LILLIE (14). Je ne discuterai ici qu'un seul des arguments invoqués par LOEB à l'appui de sa théorie, à vrai dire celui auquel il attache le plus de poids : le résultat des expériences de fécondation hétérogène. C'est celui pour lequel le terrain cytologique permet le mieux une discussion objective des faits.

L'expérience fondamentale de LOEB est la suivante.

Des œufs de *Strongylocentrotus purpuratus* mis en contact, dans de l'eau de mer légèrement alcalinisée, avec du sperme vivant d'Astérie forment tous la membrane. Mais un très petit nombre se développent (environ 1 0/0) ; les autres, après avoir manifesté des phénomènes préparatoires à la division nucléaire (sans doute une série de monasters) se désagrègent comme des œufs simplement activés. LOEB a fait étudier ces œufs cytologiquement (de façon à vrai dire fort sommaire) par ELDER, qui a constaté que la proportion d'œufs qui se développent correspond à celle des œufs où le spermatozoïde d'Astérie a pénétré. Dans les autres il n'a agi que par contact, celui-ci suffisant à assurer la formation de la membrane et ses conséquences.

Le résultat de l'expérience est tout différent lorsqu'après avoir provoqué la formation de la membrane par le sperme d'Astérie, on traite les œufs par la solution hypertonique ; le nombre de ceux qui se segmentent et se développent augmente alors considérablement. Ainsi donc, le contact du spermatozoïde suffit pour que l'œuf soit activé ; mais pour qu'il se développe il est nécessaire que le spermatozoïde y pénètre, à moins qu'on ne remplace cette deuxième action par un traitement par la solution hypertonique.

LOEB interprète cette expérience de la manière suivante : « Ceci montre, me semble-t-il, de la façon la plus évidente, que le spermatozoïde lui aussi provoque le développement de l'œuf au moyen de deux agents, dont un est une lysine et dont l'autre agit comme la solution saline hypertonique dans une méthode de la parthénogenèse artificielle... La lysine du spermatozoïde sert donc à provoquer la formation de la membrane. Le second agent, encore inconnu, sert à orienter le développement dans la bonne voie, notamment à inhiber la tendance à la cytolysse » (11, p. 317).

Ailleurs il précise encore en ces termes : « tandis que la substance du spermatozoïde qui détermine la formation d'une membrane est placée soit à sa surface, soit au moins dans sa région superficielle, la deuxième substance... doit être placée plus à l'intérieur, car elle ne peut agir que si le spermatozoïde pénètre dans l'œuf même » (11, p. 206).

Je laisse le lecteur juge de ce que cette conception de la fécondation accumule d'hypothèses forgées de toutes pièces pour les nécessités de la question, et qui s'appuient les unes sur les autres sans se démontrer.

Je pense qu'une explication beaucoup plus simple de ces faits peut être donnée en se basant sur les résultats de notre étude cytologique de la parthénogenèse.

Lorsque le spermatozoïde d'Astérie arrive au contact de l'œuf d'Oursin, il ne représente encore pour celui-ci que l'une des formes infiniment variées que peuvent revêtir les agents susceptibles de provoquer ce que BATAILLON a si heureusement appelé « la réaction propre de l'œuf ». FR. R. LILLIE (14) a parfaitement montré toutes les difficultés auxquelles se heurte inévitablement toute théorie de la fécondation normale qui veut ramener les phénomènes de l'activation à l'apport, par le spermatozoïde, de *substances* déterminées, substances qui risquent fort de n'être en réalité que ce que LE DANTEC a si spirituellement nommé des « phénoménines ». En restituant à l'œuf un rôle actif dans l'activation, rôle qui est la conséquence de son évolution antérieure et qui donne à sa réaction propre des caractères totalement indépendants de la nature de l'agent qui la provoque, nous évitons complètement ces objections et rentrons dans le domaine des faits. Or ceux-ci sont fort clairs : l'activation simple prépare la segmentation mais la structure de l'œuf rend la première mitose fatalement abortive. Pour qu'il en soit autrement, il faut qu'un second facteur intervienne, qui compense *mécaniquement* cette impuissance de l'œuf à se segmenter. Et c'est précisément ce que l'expérience réalise. Lorsque le spermatozoïde d'Astérie pénètre à l'intérieur de l'œuf il y développe un aster mâle : une mitose bipolaire normale résultera de la division de celui-ci. Si nous remplaçons le spermatozoïde par la solution hypertonique, l'œuf ne forme qu'un monaster, mais un aster accessoire transforme bientôt celui-ci en mitose bipolaire. Dans les deux cas la segmentation est assurée.

Loin de contredire cette interprétation, qui n'est en somme que la traduction pure et simple des faits, d'autres expériences de fécondation hétérogène viennent au contraire lui fournir de puissants arguments.

Parmi ces expériences, l'une des plus instructives est assurément celle que GODLEWSKI (12) a réalisée en fécondant des œufs d'Oursin par des spermatozoïdes de *Chaetopterus*. Ici le spermatozoïde pénètre effectivement dans l'œuf.

Il semblerait donc, si la théorie de LOEB était exacte, qu'il dût y amener à la fois sa lysine et son « antily sine » ; un traitement correcteur devrait donc être inutile. En fait il en est tout autrement : à moins d'être traités à temps par la solution hypertonique, ces œufs subissent la cytolys e.

L'explication de ce fait nous paraît fort simple : le spermatozoïde de *Chaetopterus* pénètre bien dans l'œuf et son noyau s'unit même au pronucleus femelle, *mais il ne forme pas d'aster mâle*. Autour du noyau ne s'édifie qu'un monaster, c'est-à-dire une figure mécaniquement inapte à assurer la segmentation. Si, au contraire, nous faisons agir la solution hypertonique, l'œuf édifie une mitose bipolaire et se segmente. Mais en ce qui concerne l'origine de cette figure, la même lacune se remarque dans les dessins et la description de GODLEWSKI, que j'ai déjà signalée dans les travaux de HINDLE et de RETZIUS. Tout permet de supposer qu'en réalité cette figure résulte de la collaboration de l'aster femelle avec un aster accessoire.

Avec les expériences de KUPELWIESER (06, 09, 12) nous avons un autre aspect de la fécondation hétérogène. Qu'il s'agisse de la fécondation des œufs d'Oursin par des spermatozoïdes de *Mytilus* ou d'*Auduinia*, aucun traitement « correcteur » n'est nécessaire pour assurer la segmentation. En effet, le spermatozoïde déterminant la formation d'un aster mâle susceptible d'édifier une mitose bipolaire, l'œuf est mis en possession de l'appareil dynamique nécessaire à sa segmentation. Le traitement hypertonique devient au contraire indispensable lorsque, l'expérience étant faite dans certaines conditions (06), les spermatozoïdes de *Mytilus* se bornent à provoquer la formation de la membrane et ne pénètrent pas à l'intérieur de l'œuf. Celui-ci, dans ce cas, est simplement activé et n'édifie qu'un monaster.

Les expériences de fécondation hétérogène réalisées par

BATAILLON (09, 10) chez les Amphibiens cadrent également fort bien avec notre interprétation. Ici les spermatozoïdes pénètrent parfois, au moins dans les couches superficielles de l'œuf. Ils provoquent l'activation de celui-ci et on devrait s'attendre, conformément aux idées de LOEB, à ce que leur « antily sine » empêche la cytolyse. En réalité celle-ci se produit toujours, après que l'œuf a parcouru toutes les étapes caractéristiques de l'évolution abortive des œufs simplement activés. La cause en est, pour nous, que les spermatozoïdes ne se sont même pas comportés comme les fragments de noyaux introduits éventuellement dans l'œuf par le stylet, dans la parthénogenèse traumatique : ils n'ont pas provoqué la formation d'asters et la mitose de l'œuf livré à ses propres ressources a été impuissante à amener la segmentation

Nous croyons pouvoir conclure de ces considérations que *le second temps de la fécondation, loin de s'opposer au premier et de combattre ses effets sur l'œuf, les complète au contraire en assurant à l'œuf la possibilité de se segmenter. L'apport (ou la création) d'un centrosome tendant à se diviser⁽¹⁾ et d'un demi noyau susceptible de rétablir les rapports normaux entre l'étendue du « champ d'action » de la mitose et le volume de l'œuf sont, pensons-nous, les facteurs essentiels de l'action exercée par le spermatozoïde après sa pénétration à l'intérieur de l'œuf.*

*
* *

Nous regretterions beaucoup que les pages qui précèdent puissent être interprétées comme une méconnaissance systématique de la valeur des méthodes physico-chimiques, dans l'étude de la parthénogenèse expérimentale et de la fécondation, au profit d'une conception purement morphologique.

Nous nous sommes efforcé de faire de la cytologie *dynamique*, et non une simple description ; nous avons cherché à expliquer les structures de l'œuf activé l'une par l'autre, en montrant leurs conséquences physiologiques directes. Nous sommes arrivé ainsi à nous faire de la parthénogenèse et de la fécondation une

⁽¹⁾ J'ai insisté plus haut sur la différence qu'il y a, à ce point de vue, entre l'aster spermatique et l'aster femelle, (cf. p. 403).

conception très étroitement liée aux faits et d'où les considérations physico-chimiques sont peut-être *absentes*, mais à coup sûr pas exclues.

Dans un de ses écrits, LOEB s'est plaint de ce que le problème de la fécondation ait été « abandonné aux morphologistes » (11, p. 1), qui n'ont su en donner que des « explications verbales et des définitions morphologiques ».

La majeure partie de l'œuvre de LOEB justifie ce reproche par la riche moisson de faits nouveaux dont la Science lui est redevable et dont, assurément, les morphologistes se souciaient fort peu. Tout ce qu'il a appelé la « chimie de la fécondation » restera toujours un ensemble remarquable de faits solidement établis.

Mais, en laissant systématiquement dans l'ombre tout le côté cytologique de la question, en abusant des méthodes physico-chimiques dans un domaine qui satisfait mal à leurs exigences de précision, LOEB est tombé lui-même dans l'exagération qu'il reprochait aux autres. Lorsque, sortant du cadre des faits, il a voulu bâtir une *théorie*, les explications qu'il a données du mécanisme de la parthénogenèse et de la fécondation méritent au moins autant que les autres le reproche de « verbalisme ». En quoi sommes-nous réellement plus avancés lorsqu'on nous dit que l'activation de l'œuf est le fait d'une « lysine » apportée par le spermatozoïde, lysine qui compromettrait tout le développement si une « substance » antagoniste ne venait en arrêter à temps les effets nocifs ? Personne n'a jamais vu cette lysine, ni encore moins la substance destinée à la combattre. L'idée que le premier temps de la fécondation engage l'œuf dans une mauvaise voie, dont le second temps le retire à temps par l'effet d'oxydations « spéciales », n'est suggérée par aucun détail de la fécondation normale. Elle repose uniquement sur des phénomènes artificiels, dont l'interprétation elle-même est fort discutable.

En réalité le problème de la fécondation ne doit pas plus être « abandonné » aux physico-chimistes qu'aux morphologistes. C'est vouloir stériliser la Science que d'opposer l'une à l'autre ces deux disciplines qui devraient au contraire s'unir étroitement dans la poursuite d'un but commun. Sans l'expérience, la cytologie ne sera jamais qu'une insipide description ; réciproquement,

sans le contrôle de la cytologie, l'expérience perd son meilleur moyen d'être précise.

Villefranche-sur-Mer, 13 mars 1917.

BIBLIOGRAPHIE

- BALTZER (F.). — Uber mehrpolige mitosen bei Seeigelleiern. *Verh. d. Phys.-Med. Ges., Würzburg*, Bd. 39, 1908.
- BATAILLON (E.). — Nouveaux essais de parthénogenèse expérimentale chez les Vertébrés inférieurs. *Arch. f. Entw. Mech.*, Bd. 18, 1904.
- L'imprégnation hétérogène sans amphimixie nucléaire chez les Amphibiens et les Echinodermes (à propos du récent travail de H. KUPELWIESSER). *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 28, 1909.
- L'embryogenèse complète provoquée chez les Amphibiens par piqûre de l'œuf vierge. *C. R. Ac. des Sc.*, avril 1910.
- Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans l'amphimixie et la parthénogenèse traumatique. *Arch. de zool. exp. et gén.*, s. 5, t. 6, 1910.
- Les deux facteurs de la parthénogenèse traumatique chez les Amphibiens. *C. R. Ac. des Sc.*, mars 1911.
- L'embryogenèse provoquée chez l'œuf vierge d'Amphibien par inoculation de sang ou de sperme de Mammifère. *C. R. Ac. des Sc.*, mai 1911.
- La parthénogenèse des Amphibiens et la « fécondation chimique » de LOEB. *Ann. des Sc. nat., Zool.*, 9^e s., 1912.
- Démonstration définitive de l'inoculation superposée à la piqûre en parthénogenèse traumatique. *C. R. Ac. des Sc.*, 1913.
- Nouvelles contributions à l'analyse expérimentale de la fécondation par la parthénogenèse. *Ann. Inst. Pasteur*, t. 30, 1916.
- BONNEVIE (K.). — Uber die Rolle der Centralspindel während der indirekten Zellteilung. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 5, 1910.
- BOVERI (Th.). — Uber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigelleies. Nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. *Verh. d. Phys.-Med. Ges., Würzburg* Bd. 29, 1895.
- Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. *Sitz.-Ber. d. Phys.-Med. Ges., Würzburg*. 1896.
- Uber das Verhalten des Protoplasmas bei monocentrischen Mitosen. *Ibid.*, 1903.
- Uber die Teilung centrifugierter Eier von *Ascaris megalocephala*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 30, 1910.
- BOVERI (M.). — Uber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. 37, 1903.
- BRACHET (A.). — Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'œuf de *Rana fusca*. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 5^e s., t. 6, 1910.

- Etude sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'œuf parthénogénétique de *Rana fusca*. *Arch. de Biol.*, t. 26, 1914.
- Action inhibitrice du sperme d'Annélide (*Sabellaria alveolata*) sur la formation de la membrane de fécondation de l'œuf d'Oursin (*Paracentrotus lividus*). *C. R. Ac. des Sc.*, 1913.
- Bemerkungen zu J. LOEB's Buch « Artificial parthenogenesis and fertilization ». *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 40, 1914.
- L'œuf et les facteurs de l'Ontogénèse. Paris, 1917 (*Encyclopédie scientifique*).
- BUCHNER (P.). — Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 6, 1911.
- BURY (J.). — Über den Einfluss der Temperatur von 0°C. auf die Entwicklung der Echinideneier. *Bull. Ac. des Sc., Cracovie*, 1912.
- CONKLIN (E.-G.). — Experimental studies on nuclear and cell division in the eggs of *Crepidula*. *Journ. of the Ac. of Nat. Sc., Philadelphia*, 1912.
- DANCHAKOFF (V.). — Studies on cell division and cell differentiation. I. Development of the cell organs during the first cleavage of the Sea-Urchin egg. *Journ. of Morphol.*, vol. 27, 1916.
- DEHORNE (J.). — Le nombre des chromosomes chez les Batraciens et chez les larves parthénogénétiques de Grenouille. *C. R. Ac. des Sc.*, 1910.
- DELAGE (Y.). — Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogénèse artificielle chez les Echinodermes. *Arch. Zool. exp. et gén.*, s. 3, t. 9, 1901.
- Nouvelles recherches sur la parthénogénèse expérimentale chez *Asterias glacialis*. *Ibid.*, s. 3, t. 10, 1902.
- Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale. Elevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite. *Ibid.*, s. 4, t. 7, 1908.
- et GOLDSMITH (M.). — La parthénogénèse naturelle et expérimentale. Paris, 1913 (*Bibliothèque de Philosophie scientifique*).
- DRIESCH (H.). — Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von *Strongylocentrotus*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 19, 1905.
- ELDER (J. C.). — The relation of the zona pellucida to the formation of the fertilization membrane in the egg of the Sea-Urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). *Ibid.*, Bd. 35, 1912.
- FOOT (K.). — The origin of the cleavage centrosomes. *Journ. of Morphol.*, vol. 12, 1897.
- GARBOWSKI (T.). — Über parthenogenetische Entwicklung der Asteriden. *Bull. Ac. des Sc., Cracovie*, 1904.
- GLASER (O.). — On inducing development in the Sea-Urchin (*Arbacia punctulata*), together with considerations on the initiatory effect of fertilization. *Science*, vol. 38, 1913.
- GODLEWSKI (E. Jun.). — Studien über die Entwicklungserregung. I. Kombination der heterogenen Befruchtung mit der künstlichen Parthenogenese. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 33, 1911.
- HENNEGUY (F.). — Sur la parthénogénèse expérimentale chez les Amphibiens. *C. R. Ac. des Sc.*, avril 1911.
- HERBST (C.). — Vererbungsstudien. IV. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung). *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 22, 1906.
- Vererbungsstudien. V. Auf der Suche nach der Ursache der grösseren

- oder geringeren Ähnlichkeit der Nachkommen mit einem der beiden Eltern. *Ibid.*, Bd. 24, 1907.
- Vererbungsstudien. VI. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. I. *Ibid.*, Bd. 27, 1909.
- Vererbungsstudien. VII. Die cytologischen Grundlagen, etc. II. *Ibid.*, Bd. 34, 1912.
- (1) Vererbungsstudien. VIII. Die Bastardierung von Eiern mit ruhenden Riesenkernen. IX. Der Einfluss der Behandlung der Geschlechtsprodukte mit Ammoniak auf ihre Fähigkeit, die elterlichen Eigenschaften zu übertragen. *Sitz.-Ber. d. Heidelberger Ak. d. Wiss.*, 1913.
- HERLANT (M.). — Recherches sur les œufs di- et trispermiques de Grenouille. *Arch. de Biol.*, t. 26, 1911.
- Etude sur les bases cytologiques du mécanisme de la parthénogenèse expérimentale chez les Amphibiens. *Ibid.*, t. 28, 1913.
- Sur l'existence d'un rythme périodique dans le déterminisme des premiers phénomènes du développement parthénogénétique expérimental chez l'Oursin. *C. R. Ac. des Sc.*, 25 mai 1914.
- Sur le mécanisme de la première segmentation de l'œuf d'Oursin dans la parthénogenèse expérimentale. *Ibid.*, 10 août 1914.
- Sur les variations du volume du noyau de l'œuf activé. *Ibid.*, mars 1917.
- HERTWIG (O. und R.). — Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. 20, 1887.
- HERTWIG (R.). — Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre der Kernteilung und der geschlechtlichen Differenzierung. *Festschr. f. C. Gegenbaur*, 1896.
- HINDERER (Th.). — Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluss von Kohlensäure. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 38, 1914.
- HINDLE (E.). — A cytological study of artificial parthenogenesis in *Strongylocentrotus purpuratus*. *Ibid.*, Bd. 31, 1910.
- KONOPACKI (M.). — Über den Einfluss hypertotonischer Lösungen auf befruchtete Echinideneier. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 7, 1911.
- Über mikroskopische Veränderungen, welche während der in Echinideneiern mittelst verschiedener chemischer Reagenzien hervorgerufenen Cytolyse auftreten. *Bull. Ac. des Sc., Cracovie*, 1912.
- KOSTANECKI (K.). — Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Macra*. *Arch. f. mikr. anat.*, Bd. 64, 1904.
- Zur Morphologie der künstlichen parthenogenetischen Entwicklung bei *Macra*. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der vielpoligen Mitose. *Ibid.*, Bd. 72, 1908.
- Über parthenogenetische Entwicklung der Eier von *Macra* mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstossung der Richtungskörper. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 78, 1911.
- KUPELWIESER (H.). — Versuche über Entwicklungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. *Biol. Centralbl.*, Bd. 26, 1906.
- Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 27, 1909.

(1) Cité d'après référence.

- Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigelleier durch Wurmsperma. *Arch. f. Zellforsch.*, t. VIII, 1912.
- LILLIE (F. R.). — Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. *Journ. of exp. zool.*, vol. 8, 1906.
- Studies of fertilization in *Nereis*. I. The cortical changes in the egg. II. Partial fertilization. *Journ. of Morph.*, vol. 22, 1911.
- Studies etc. III. The morphology of the normal fertilization of *Nereis*. IV. The fertilizing power of portions of the spermatozoon. *Journ. of exp. zool.*, vol. 12, 1912.
- Studies etc. VI. The mechanism of fertilization in *Arbacia*. *Ibid.*, vol. 16, 1914.
- LILLIE (R. S.). — The physiology of cell division. V. Substitution of anaesthetics for hypertonic sea water and cyanide in artificial parthenogenesis in Starfish egg. *Ibid.*, vol. 15, 1913.
- LOEB (J.). — Experiments on artificial parthenogenesis in Annelids (*Chaetopterus*) and the nature of the process of fertilization. *Amer. Journ. of Physiol.*, vol. 4, 1901.
- On an improved method of artificial parthenogenesis. *Univ. of California publ.*, vol. 2, 1905.
- Über die Entwicklungserregung unbefruchteter Annelideneier (*Polynoë*) mittels Saponin und Solanin. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, Bd. 122, 1908.
- La fécondation chimique (parthénogénèse artificielle). Trad. par A. Drzewina. Paris, 1914 (*Merc. de France*).
- Further experiments on natural death and prolongation of life in the egg. *Journ. of exper. zool.*, vol. 15, 1913.
- Artificial parthenogenesis and fertilization. Chicago, 1913 (*University Press*).
- Mc CLENDON (J. F.). — On the dynamics of cell division. III. Artificial parthenogenesis in Vertebrates. *Amer. Journ. of Physiol.*, vol. 29, 1912.
- MORGAN (T. H.). — The production of artificial astrosphaeres. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 3, 1896.
- Further studies on the action of salt solutions and of other agents on the eggs of *Arbacia*. *Ibid.*, Bd. 10, 1900.
- MORRIS (M.). — A cytological study of artificial parthenogenesis in *Cumina*. *Journ. of exper. zool.*, vol. 22, 1917.
- PAINTER (T. S.). — An experimental study in cleavage. *Ibid.*, vol. 18, 1915.
- RETZIUS (J.). — Über den Bau des Eies der Echinodermen im unbefruchteten und befruchteten Zustand. *Biol. Unters.*, Bd. 15, 1910.
- SCHAXEL (J.). — Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 76, 1911.
- SCOTT. — Morphology of the parthenogenetic development of *Amphitrite*. *Journ. of exp. zool.*, vol. 3, 1903.
- SHEARER (G.) and LLOYD (D. J.). — Artificial parthenogenesis in *Echinus esculentus*. *Quart. Journal of micr. sc.*, n. s., vol. 58, 1913.
- STEVENS (N. M.). — Experimental studies on eggs of *Echinus microtuberculatus*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 15, 1902.
- TEICHMANN (E.). — Über die Beziehungen zwischen Astrosphären und Furchen. *Ibid.*, Bd. 16, 1903.

- TENNENT (D. H.). — Studies in Cytology. I. A further study of the chromosomes of *Toxopneustes variegatus*. II. The behavior of the chromosomes in *Arbacia-Toxopneustes* crosses. *Journ. of exper. zool.*, vol. 12, 1912.
- WASSILIEFF (A.). — Über künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies. *Biol. Centralbl.*, Bd. 22, 1902.
- WILSON (E. B.). — Experimental studies in Cytology. I. A cytological study of artificial parthenogenesis in Sea Urchin eggs. *Arch., f. Entw. Mech.*, Bd. 12, 1901.
- Experimental studies etc. II. Some phenomena of fertilization and cell division in etherised eggs *Ibid.*, t. 13, 1901,
- Cytasters and centrosomes in artificial parthenogenesis. *Zool. Anz.*, Bd. 28, 1905.
- ZIEGLER (H. E.). — Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. *Verh. d. deutsch. zool. Ges.*, 1896.
- Experimentelle Studien über die Zellteilung. II. Furchung ohne chromosomen. *Arch. f. Entw. Mech.*, Bd. 6, 1898.
-

E. ROUBAUD

OBSERVATIONS BIOLOGIQUES

SUR *NASONIA BREVICORNIS* ASHM.

CHALCIDIDE PARASITE DES PUPES DE MUSCIDES

Déterminisme physiologique de l'Instinct de ponte;
Adaptation à la lutte contre les Glossines

SOMMAIRE

GÉNÉRALITÉS.

Nasonia brevicornis parasite de Muscides variés dans le monde entier.

I. — L'INTÉRÊT INDIVIDUEL ET LE DÉTERMINISME DES ACTES LIÉS A LA REPRODUCTION DE L'ESPÈCE.

Emploi de la tarière pour la nutrition des femelles. — Influence de l'alimentation aux dépens des pupes sur le développement des ovaires et sur la ponte. — Nécessité de cette alimentation.

II. — DÉTERMINISME MÉCANIQUE DE LA SPÉCIFICITÉ DES HOTES.

L'instinct de ponte subordonné aux nécessités alimentaires.

III. — LA BIOLOGIE DU *NASONIA* AU POINT DE VUE DU RÔLE D'AUXILIAIRE.

Capacité reproductrice. — Longévité. — Efficacité du parasitisme. — Adaptation de l'insecte à la lutte contre les glossines.

GÉNÉRALITÉS

Dans un travail publié en 1909 et 1910 ⁽¹⁾ les auteurs américains, A. GIRAULT et E. SANDERS, de l'Université de l'Illinois, ont fait connaître la biologie détaillée d'un Chalcidien Ptéromalide parasite des pupes de Mouches diverses, et décrit par ASHMEAD

(1) A. A. GIRAULT et G. E. SANDERS. The Chalcidoid parasites of the common house or typhoid fly (*Musca domestica* L.) and its allies. Psyche XVI, 1909, p. 119. 132; XVII, 1910, pp. 9-28.

sous le nom de *Nasonia brevicornis*. Ce petit Hyménoptère, qui offre l'aspect d'un moucheron vert bronzé, sombre, attaque aux Etats-Unis les pupes de la Mouche domestique et celles de différents Muscides sarcophages, en particulier *Chrysomyia macellaria*, *Phormia regina*, *Cynomyia cadaevrina*.

Les auteurs en question ont réuni à son sujet une série d'observations très précises. La femelle est capable de voler, mais sautille plutôt qu'elle ne vole; quant au mâle, ses ailes très réduites sont pour ainsi dire non fonctionnelles. La ponte, la durée du développement, la proportion relative des différents sexes, le chiffre de la descendance, etc. sont exposés avec détails. Des essais de propagation artificielle ont été également réalisés, à vrai dire sans résultats appréciables.

Fait bien inattendu, le même intéressant petit parasite a été retrouvé plus récemment par FROGGATT⁽¹⁾ en Australie, dans la Nouvelle-Galles du Sud et au Queensland; il s'attaque, dans ces régions, aux pupes de différents Muscides, en particulier à ceux dont les larves vivent en parasites soit dans la laine, soit sur les plaies des moutons. Son utilisation comme auxiliaire a déjà été envisagée et sa diffusion entreprise au point de vue de la lutte contre ces parasites. Le même auteur signale également son existence au Chili, d'après une information reçue de L. O. HOWARD à son sujet, ce qui témoigne, on le voit, d'une extension géographique singulièrement étendue.

Enfin, en Europe même sa présence peut être aujourd'hui considérée comme certaine. G. S. GRAHAM-SMITH⁽²⁾, dans une publication récente consacrée à la biologie des Mouches communes, mentionne, dans une courte note sans autres détails, avoir obtenu ce même parasite, en 1911, aux dépens des pupes de *Calliphora erythrocephala*, à Cambridge.

Nasonia brevicornis ne paraît point avoir été jusqu'ici signalé en France, au moins sous ce nom. Il y doit être cependant fort répandu si l'on en juge d'après l'observation suivante. Au mois de juin dernier, je recevais de l'Allier, par l'obligeant intermédiaire de M. H. DU BUYSSON, un lot de pupes de *Calliphora ery-*

(1) FROGGATT et Mc CARTHY. The Parasite of the Sheep-maggot Fly (*Nasonia brevicornis*); Notes and Observations in the Field and Laboratory. *Agric. Gaz. N. S. W.* Sydney XXV, n° 9, sept. 1914.

(2) *Parasitology*, vol. VIII, 4, 1916, p. 534 en note.

throcephala, la Mouche à viande vulgaire, qui s'étaient développées dans un trou d'arbre, aux dépens d'un cadavre de Rat. Près de la moitié des pupes ne parvenaient pas à l'éclosion, mais donnaient naissance au bout de quelques semaines, dans mon laboratoire, à une éclosion massive d'un Chalcidien entièrement conforme à la description du *Nasonia* des Etats-Unis. Un peu plus tard, dans le courant de juillet, le même auteur m'adressait de l'Allier des pupes de *Phormia sordida* ZETT, dont les larves vivent en parasites hémophages dans les nids d'Oiseaux. Avec ces pupes se trouvaient convoyés plusieurs individus ♂ du même parasite, qui déjà avaient commencé leur ponte à l'intérieur des pupes de *Phormia*.

Il est bien vraisemblable dès lors que ce parasite infeste largement les pupes de Muscides, aussi bien dans nos régions que dans le monde entier. Mon attention a été attirée tout de suite sur l'intérêt possible de l'éducation expérimentale de ce Chalcidien en vue de son emploi comme auxiliaire, et j'ai cherché à tirer parti du matériel survenu fortuitement à ma disposition. Je n'ai pas tardé à me rendre compte que son étude offrait un intérêt réel à des points de vue divers, à la fois théoriques et pratiques. Je mettrai en évidence, dans les lignes qui suivent, les principaux résultats qui me paraissent dès maintenant se dégager des observations et expériences que j'ai pu réaliser sur ce parasite.

I. — L'INTÉRÊT INDIVIDUEL ET LE DÉTERMINISME DES ACTES LIÉS A LA REPRODUCTION DE L'ESPÈCE

Plusieurs auteurs ont cherché à justifier par l'intérêt individuel, l'avènement des actes complexes qui, chez les Hyménoptères prédateurs et parasites, sont liés à l'exercice de la reproduction. En particulier MARCHAL, dans ses remarquables recherches sur les Sphégiens, et surtout sur les Chalcidiens des genres *Tetrastichus* et *Aphelinus* ⁽¹⁾ a fourni à la question des données

(1) Observations biologiques sur un parasite de la Galéruque de l'Orme, le *Tetrastichus xanthomelaenae*. Bull. Soc. Ent. Fr. 1905: La ponte des *Aphelinus* et l'intérêt individuel dans les actes liés à la conservation de l'espèce. C. R. Ac. Sc., 3 mai 1905.

positives. Chez *Tetrastichus xanthomelænæ*, Chalcidide parasite des œufs de la Galéruque de l'Orme, et chez *Aphelinus mytilaspidis*, parasite de Cochenilles du groupe des Diaspides, Marchal a nettement mis en lumière l'emploi de la tarière pour un tout autre usage que pour la ponte. L'organe est utilisé pour l'alimentation de la femelle, celle-ci s'en servant comme d'une épingle pour percer les téguments de l'hôte et lécher ensuite la plaie produite par la piqûre. Par suite, le mobile fondamental, sinon le seul, de l'emploi de la tarière réside avant tout dans la satisfaction des besoins de nutrition de l'adulte. En Amérique, Samuel DOTEN ⁽¹⁾ s'inspirant de ces observations leur a donné une confirmation importante et a reconnu l'influence très grande que ces habitudes alimentaires peuvent exercer d'autre part sur la longévité, la reproduction et le cycle de certains Hyménoptères parasites.

L'observation de *Nasonia brevicornis* permet d'apporter à cette question une contribution des plus manifestes, et qui n'a pas été suffisamment dégagée par les différents auteurs qui ont étudié la biologie de ce parasite. Aucun doute ne peut cependant subsister à cet égard.

Emploi de la tarière pour la nutrition des femelles. — Très peu d'heures après son éclosion, on voit la femelle de *Nasonia brevicornis* rechercher les pupes qui se présentent à sa portée, les palper en tous sens à l'aide de ses antennes et faire usage de sa tarière comme pour la ponte. L'insecte choisit les pupes fraîches. Les pupes âgées, dans lesquelles la mouche est prête à éclore, sont laissées de côté. L'emploi de la tarière s'observe parfois aussi sur les larves, mais plus difficilement en raison des mouvements de celles-ci. C'est sur les pupes jeunes, aux trois ou quatre premiers jours de leur formation, et surtout sur celles qui n'ont pas encore acquis leur coloration définitive, que la manœuvre nourricière de l'insecte s'observe avec le plus d'efficacité.

Aussitôt qu'une femelle a rencontré une puce à son choix, elle la palpe, s'installe sur elle et ne la quitte pour ainsi dire plus. On la voit alors enfoncer verticalement sa tarière, qui se dégage de l'abdomen vers le tiers antérieur (fig. 1). L'organe est enfoncé avec plus ou moins de précautions et des mouvements réitérés de

(1) Agric. Exp. Stat. of Univ. Nevada, Technic. Bull. nos 73 et 78, 1910-1911.

ponctionnement. L'opération dure un temps variable, puis, brusquement, l'insecte retire sa tarière, se recule et vient lécher avidement la minuscule gouttelette liquide qui perle au niveau de la piqûre. Le même manège recommence ensuite à un autre endroit de la pupa : alternativement, on voit se succéder les actes de ponctionnement et de léchage, si bien que la pupa ne tarde pas à être criblée de piqûres, qui se marquent par des taches d'abord brillantes puis blanchâtres, provenant des liquides internes coagulés sur les bords.

Les auteurs américains, qui ont décrit avec détails le mode d'emploi de la tarière, et l'oviposition, ne paraissent point s'être rendu compte du manège de nutrition du Chalcidien. Ils ont noté

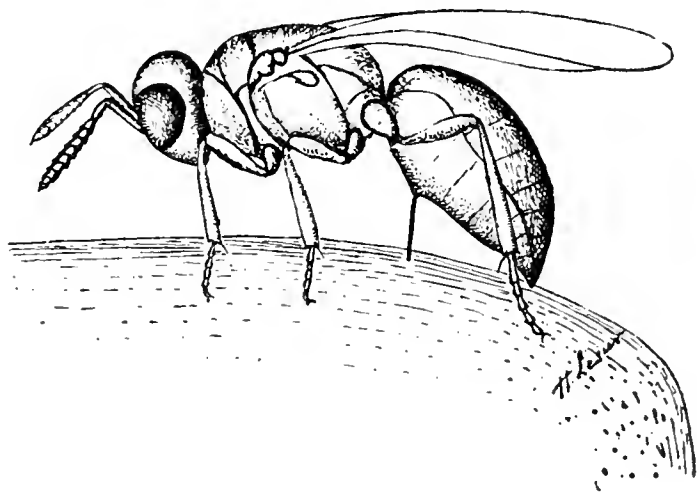


Fig. 1. — *Nasonia brevicornis* ASHM. perforant de sa tarière une pupa de glossine $\times 20$ env.

cependant qu'après chaque piqûre, le parasite examine soigneusement le point de percée et le palpe longuement avec ses antennes et ses mandibules; mais l'objet réel d'un tel examen leur a échappé. Ils n'ont pas davantage apprécié la nature des taches blanchâtres d'aspect mycélien nettement observées pourtant par eux sur les pupes piquées par la tarière.

FROGGATT et MAC CARTHY qui ont également étudié avec soin le manège de ponte de l'insecte, ont fait un pas de plus dans l'observation des faits, mais l'interprétation qu'ils en donnent témoigne qu'ils n'ont nullement saisi non plus leur véritable nature, ni leur signification et leur portée biologique. Pour ces derniers auteurs, la gouttelette liquide qui vient sourdre à l'endroit de la piqûre et dont ils ont bien constaté le léchage par l'insecte lorsqu'il a effectué sa percée, ne sert vraisemblablement qu'à lubrifier

les stylets de l'oviscapte pendant le ponctionnement. « The only evidence of a puncture remaining is a small bead of clear fluid at the point of insertion, but she almost immediately afterwards turns round and sucks up the liquid, and thers leaves no visible signs of her work. This liquid is probably used in the first case as a lubricant by bathing the styles as they work on the sheath while puncturing ».

Tout autre est cependant le rôle de cette gouttelette liquide et son utilisation par l'insecte. Il est facile en effet d'observer que cette gouttelette, empruntée aux liquides internes de la puppe et que la ponction de la tarière fait sourdre au dehors, sert à la nutrition du Chalcidien. Si l'on observe comparativement des lots de parasites conservés à jeun ou sur jus sucrés, et des lots de parasites placés depuis quelques heures en contact avec des pupes, on peut voir que l'abdomen de ces derniers est dilaté d'une façon particulière et qu'il a acquis des dimensions inusitées. Chez les parasites conservés au contact de pupes âgées, prêtes à l'éclosion, ce gonflement de l'abdomen ne s'observe pas.

De plus, des lots de parasites conservés à jeun, en l'absence de pupes, meurent au bout de 4 ou 5 jours. Il en est de même pour ceux qui sont conservés au contact de pupes âgées. Ceux, au contraire qui sont placés avec des pupes récentes, sans aucune nourriture et sans eau, vivent normalement pendant des semaines, si l'on prend soin de leur renouveler les pupes. Il est donc hors de conteste que les femelles de *Nasonia* se nourrissent aux dépens des pupes.

Des observations plus précises démontrent, de plus, que ces femelles piquent avant tout les pupes pour s'en nourrir, avant d'être en état de ponte, et que d'autre part cette alimentation exerce sur le développement de leurs glandes génitales une action telle qu'on doit la considérer comme indispensable à l'exercice normal de leur reproduction.

La dissection comparée de femelles nourries les unes de jus sucré (glucose), les autres aux dépens exclusifs des pupes, montre de grandes différences dans le développement respectif de leurs ovaires. Douze jours après leur éclosion, des femelles nourries de glucose ne montrent guère que 4 à 5 œufs bien développés mais encore immatures ; le reste des ovaires est encore à l'état embryonnaire. Vingt-quatre jours plus tard, ces mêmes femelles

toujours conservées sur glucose ne montrent encore que 10 à 12 œufs ayant atteint des dimensions voisines de celles de la maturité, dans leurs gaines ovariennes. Au contraire, chez des femelles exactement de même âge mais placées pendant 4 à 5 jours seulement avec des pupes, on trouve les gaines ovariennes surchargées d'ovules mûrs qui distendent exagérément l'abdomen. On peut donc déjà conclure de cette première observation que : les femelles nourries aux dépens des pupes mûrissent beaucoup plus rapidement leurs ovules que les femelles nourries de jus sucrés.

Les expériences exposées ci-après, révèlent d'autre part que les femelles conservées sur jus sucrés seuls, *sont inaptes à la ponte* ; que les femelles piquent les pupes et s'en nourrissent *bien avant d'être en état de ponte*, et qu'enfin, lorsque l'alimentation aux dépens des pupes a pu s'établir, les femelles *deviennent aptes à la ponte au bout de vingt-quatre heures* et le demeurent ensuite indéfiniment.

Exp. I. — Une puppe de *Glossina morsitans* est placée les 27 et 28 juin en contact avec 3 Chalcidiens éclos le 26. La puppe est piquée un grand nombre de fois. Résultat : *aucune ponte* n'a lieu à l'intérieur de la puppe, qui cependant ne résiste pas aux piqûres qu'elle a reçues et ne se développe pas.

Exp. II. — Deux pupes de *Calliphora* sont piquées du 5 au 8 juillet par des Chalcidiens qui viennent d'éclore. Résultat : *une seule* des pupes donne naissance à 46 Chalcidiens ; la deuxième puppe quoique piquée *n'est pas porteuse de parasites*. Elle éclot normalement 8 jours plus tard.

Exp. III. — 17 Chalcidiens femelles fécondés, et conservés depuis leur éclosion pendant 13 jours sur jus sucrés, sont placés à partir du 9 juillet chaque jour en contact avec 3 pupes fraîches de *Calliphora*. Tous les jours on renouvelle les pupes, en remplaçant par trois pupes fraîches, celles du lot piqué la veille qui sont mises à part et désormais soustraites à la piqûre des parasites. L'expérience est poursuivie pendant onze jours, du 9 au 20 juillet. Toutes les pupes expérimentées portent de nombreuses traces de piqûres. L'évolution de chacun des lots journaliers de pupes piquées est la suivante :

Dates des piqûres pour chaque lot de 3 pupes	Nombre de Mouches écloses	Nombre de parasites produits
9 juillet	3	0
10 —	0	194
11 —	0	121
12 —	0	110
13 —	0	124
14 —	0	60
15 —	0	164
16 —	0	100
17 —	0	120
18 —	0	109
19 —	0	97

Cette dernière expérience exprime clairement que les piqûres portées par les Chalcidiens pendant leurs premières heures de contact avec les pupes ne sont nullement en rapport avec le dépôt des œufs, puisque la ponte n'est pas encore possible, même pour des femelles qui sont depuis treize jours alimentées de jus sucré. Les piqûres sont, au début, exclusivement nourricières. Elles n'entravent point, sinon par excès, le développement normal des Mouches, qui éclosent parfaitement dans le lot piqué du premier jour. Mais, déjà à partir de 24 heures, l'alimentation spécifique aux dépens des pupes rend le parasitisme effectif en permettant la ponte. Toutes les pupes piquées dès ce moment sont infestées ; aucune éclosion ne se produit plus, si ce n'est celle des parasites. Il faut donc conclure de tous ces faits : 1° que les Chalcidiens femelles piquent les pupes *avant tout pour s'en nourrir* ; 2° que l'alimentation aux dépens des pupes *est une alimentation spécifique indispensable à la ponte*.

Ainsi l'oviscapte des femelles doit être considéré comme pré-adapté à la satisfaction des besoins alimentaires. La tarière n'est pas seulement un organe d'évacuation des œufs ; c'est en premier lieu un adjuvant mécanique indispensable pour l'exercice de la nutrition. L'insecte utilise cet organe, d'abord à son point de vue personnel, en s'en servant comme d'un foret pour mettre en perce le tonnelet du Diptère qui contient sa nourriture. Le coup de tarière est commandé d'abord par le besoin de nutrition. L'exercice de la ponte, quoique solidaire de cet acte nourricier, lui est subordonné, et en dérive secondairement.

On saisit donc nettement ici l'origine première et l'enchaînement physiologique des actes liés à la reproduction de l'espèce chez les Hyménoptères parasites. L'emploi de l'aiguillon chez les Paralyseurs, malgré tout le merveilleux dont les observations de FABRE ont voulu l'entourer, ne nous apparaît point comme d'une essence psychique supérieure. L'intérêt individuel se trouve encore à l'origine de ces actes complexes, comme les observations de MARCHAL et d'autres auteurs le démontrent aujourd'hui, et c'est encore un déterminisme de même ordre, qui, comme j'ai tenté récemment de l'exposer, a dirigé l'avènement des habitudes sociales (1).

II. — L'INSTINCT DE PONTE SUBORDONNÉ AUX NÉCESSITÉS ALIMENTAIRES. DÉTERMINISME MÉCANIQUE DE LA SPÉCIFICITÉ DES HOTES.

GIRAULT et SANDERS ont déjà fait ressortir que *Nasonia brevicornis* s'attaque à des Muscides variés. Ses hôtes sont, aux Etats-Unis, la Mouche domestique et différents types de Muscides sarcophages : *Cynomyia cadaverina*, *Phormia regina*, des *Sarcophaga*, et aussi l'agent bien connu de la myiase humaine, *Chrysomya macellaria*.

En Australie, FROGGATT et Mc. CARTHY ont constaté expérimentalement son parasitisme sur les pupes de *Calliphora villosa*, *C. oceanicæ*, *C. erythrocephala*, *C. rufifacies*, *Ophyra nigra*, dont les larves vivent soit dans la laine, soit sur les plaies des Moutons. Ils notent de plus que le parasite accorde une préférence particulière aux pupes lisses et à paroi mince des trois premières espèces, et de l'*O. nigra* ; il n'infeste les pupes épaisses de *Calliphora rufifacies* que lorsqu'il ne peut rencontrer les autres espèces ; aussi dans le Nord-Ouest, le Chalcidien a-t-il amené une grande diminution dans l'abondance des premières, et c'est secondairement qu'il paraît s'être attaqué à *C. rufifacies*.

(1) Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 10^e Sér. 1, n^o 1, 1916.

Personnellement, j'ai constaté le parasitisme naturel du Chalcidien dans les pupes de la Mouche à viande *Calliphora erythrocephala*, et dans celles de *Phormia sordida*, la Mouche à larves hémophages parasites des jeunes Oiseaux. J'ai obtenu d'autre part, expérimentalement, sa ponte dans les pupes de la Mouche domestique, dans celles du Gastrophile du cheval (*Gastrophilus intestinalis*), et enfin, comme je l'indiquerai plus loin, dans celles de Mouches tsétsés d'origine sénégalogambienne (*Glossina morsitans*), dont depuis plus de trois ans je conserve la souche vivante à l'Institut Pasteur. On peut donc dire que ce Chalcidien perce de sa tarière toutes les pupes de Diptères qu'il trouve à sa portée, faisant preuve ainsi d'une latitude extrême dans le choix des hôtes où il doit déposer ses œufs.

En fait, l'expérience montre que ce choix n'a pour guide que les seules nécessités d'alimentation du parasite. Les œufs sont déposés partout où la tarière peut atteindre et faire sourdre les liquides nourriciers dont s'alimentent les femelles et aucun instinct particulier n'intervient pour diriger la ponte sur tel ou tel hôte particulier. Seules les conditions de plus ou moins grande résistance des parois de la pupa à la perforation interviennent pour guider les préférences de l'insecte, mais à son point de vue personnel. Rien ne le démontre mieux que la fréquence des aberrations de la ponte, c'est-à-dire des cas où les œufs sont déposés à l'intérieur de pupes accessibles à la tarière, mais dont les parasites à leur naissance ne peuvent se libérer.

J'ai pu constater, en effet, dans mes essais expérimentaux que les pupes de certaines espèces peuvent bien recevoir la ponte, mais que les parasites parvenus à la fin de leurs transformations sont impuissants à briser les parois qui les retiennent prisonniers et sont condamnés à périr sur place. Il en a été ainsi, notamment, pour certaines pupes de *Musca domestica*, pour les pupes de *Gastrophilus intestinalis* et surtout pour celles de *Glossina morsitans*. Dans toutes les pupes de cette Glossine que j'ai soumises à l'action du parasite, la ponte s'est effectuée normalement, mais aucun parasite n'a pu être émis à l'extérieur. En ouvrant les pupes, près de trois mois après le dépôt des œufs, on y trouvait de nombreux Chalcidiens adultes, morts sur place, sans avoir pu pratiquer leur orifice de sortie. L'épaisseur plus grande des parois de la pupa doit seule être

mise en cause dans le déterminisme du phénomène, car la puppe une fois brisée on pouvait voir quelques-uns des adultes, encore vivants, s'échapper aussitôt au dehors. Ainsi, la ponte peut avoir lieu dans des pupes dont la résistance des parois excède la vigueur des mandibules de l'insecte et rend impossible l'effraction des parasites. De simples raisons mécaniques, indépendantes de l'instinct progéniteur et dépassant sa portée, interviennent donc pour limiter la descendance de l'insecte aux pupes à parois minces. Si aucun instinct maternel spécial ne guide le dépôt des œufs vers un hôte plus ou moins favorable, une spécificité relative ne s'en établit pas moins, indirectement, par sélection mécanique. Dans la nature, ce sont vraisemblablement les pupes à parois minces de Calliphorines et de Muscides sarcophages qui doivent constituer le milieu de reproduction normal du Chalcidien. Les pupes à parois épaisses peuvent bien satisfaire les besoins alimentaires des adultes ; elles sont impuissantes à entretenir leur descendance d'une façon durable.

III. — BIOLOGIE DU NASONIA CONSIDÉRÉ COMME AUXILIAIRE

Il est intéressant de préciser les conditions de développement et les facultés parasitaires de l'insecte au point de vue spécial de l'utilisation de ses facultés d'auxiliaire.

Capacité reproductrice. Longévité. — GIRAULT et SANDERS, FROGGATT et MAC CARTHY ont donné des précisions diverses relatives à la fécondité du parasite, la durée de son cycle évolutif, etc. Mes observations sont en général superposables aux leurs et je n'en exposerai que brièvement les résultats principaux.

Dans mes expériences le chiffre total des parasites produits par une seule femelle a été, au cours de 3 observations successives, respectivement de 46, 103, 105 individus. Les auteurs américains ont compté de 3 à 103 individus ; les australiens 96, 140, 148. Ces derniers chiffres qui sont beaucoup plus élevés que ceux des observations de GIRAULT et SANDERS et des miennes, me paraissent peu éloignés du maximum réel.

Le plus bas chiffre de parasites rencontré par FROGGATT dans une seule puppe, est de deux individus. Dans une puppe parasitée de *Musca domestica* je n'ai compté qu'un seul parasite, un mâle, qui du reste n'a pu se libérer et a été trouvé mort à l'intérieur de la puppe. Les puppes piquées peuvent d'ailleurs être détruites en raison de l'excès des piqûres sans qu'un seul parasite y soit déposé.

La durée du cycle évolutif, qui est de 16 à 18 jours dans les expériences américaines, a varié dans les miennes de 16 à 23 jours pour les puppes maintenues à la température du laboratoire, exception faite pour les formes hibernales. A la température de 25°C au contraire, la durée du cycle s'abrège à 12 jours. Ainsi, des puppes piquées le 13 juillet et placées ce jour à 25°C ont émis leurs parasites le 25.

La longévité des femelles apparaît beaucoup plus grande, dans mes observations, que dans celles de GIRAULT et SANDERS. J'ai noté, dans une expérience, un maximum de 45 jours pour une femelle constamment mise en contact avec des puppes, à la température du laboratoire, au mois d'août. L'aptitude à la ponte s'est conservée jusqu'aux derniers jours : du 39^e au 41^e jour, cette femelle a pu produire encore 31 Chalcidiens, et du 41^e au 45^e jour 24 Chalcidiens.

Sur jus sucré la longévité paraît beaucoup moindre. Elle n'a pas dépassé 28 jours dans mes expériences.

Efficacité du parasitisme. — La grande productivité des femelles m'a incité à tenter quelques essais, *in vitro*, sur l'efficacité de leur parasitisme. J'ai cherché à me rapprocher des conditions naturelles en faisant usage de puppes dissimulées au sein d'une matière peu compacte.

Des puppes ont été placées à l'intérieur d'un récipient de verre de 15 cm. de diamètre, sous une couche de son de Blé de 3 cm. d'épaisseur qui les dissimulait entièrement; puis les Chalcidiens ont été répandus dans le bocal. Au bout de quelques heures aucun parasite n'était plus visible à la surface du son. On pouvait les voir enfouis à l'intérieur de la couche et la plupart déjà parvenus au contact des puppes. Il est donc manifeste que les parasites *recherchent*, guidés par leur odorat, les puppes enfouies à l'intérieur d'un substratum faiblement compact. On peut constater même qu'ils se percent, lorsque le milieu est plus dense

(son mouillé), de petites galeries d'accès jusqu'aux pupes, auprès desquelles ils se tiennent en permanence.

EXP. I. — Dans une première expérience, une trentaine de Chalcidiens ont été dispersés dans le récipient de verre avec une centaine de pupes de *Calliphora*. Résultat : *Une seule* Mouche adulte a pu parvenir à l'éclosion, *toutes les autres pupes ont été tuées par les parasites.*

EXP. II. — Dans cette deuxième expérience, 273 pupes de *Calliphora* ont été soumises à l'action de 60 parasites. Résultat : Aucune Mouche n'a pu parvenir à l'éclosion : *toutes les pupes ont été détruites.*

EXP. III. — Enfin, dans une troisième expérience, 50 Chalcidiens ont été placés au contact de plus de 200 pupes. De ce dernier lot 4 Mouches seulement ont pu parvenir à l'éclosion ; *200 pupes au moins ont été détruites.*

Ainsi, dans ces expériences, les parasites ont eu raison d'un nombre de pupes dissimulées *près de 4 fois supérieur au leur.* Cette proportion est susceptible de varier grandement suivant les circonstances, mais elle met cependant en lumière les grandes facultés destructrices du parasite vis-à-vis des pupes. Il faut d'ailleurs faire remarquer, comme l'ont signalé GIRAULT et SANDERS, que l'âge des pupes joue un très grand rôle dans l'efficacité du parasitisme. Chez les pupes âgées qui sont peu éloignées de leur date d'éclosion (24 heures) celle-ci survient d'habitude malgré la présence du Chalcidien, soit parce que le développement final de l'imago s'accomplit avant celui du parasite, soit plus vraisemblablement parce que le parasite ne fait pas usage de sa tarière contre des pupes âgées, aux dépens desquelles il ne peut plus puiser l'aliment liquide dont il se nourrit. Nous avons dit plus haut, en effet, que le parasite délaisse les pupes renfermant des Mouches prêtes à éclore. D'autre part, les Chalcidiens mis au contact exclusif de pupes âgées, meurent d'inanition parce qu'ils ne peuvent plus se nourrir à leurs dépens. L'efficacité destructrice du parasitisme se limite donc pratiquement aux pupes formées depuis peu de temps et encore éloignées de leur date d'éclosion.

Adaptation de Nasonia à la lutte contre les Glossines. — L'activité destructrice de *Nasonia brevicornis* vis-à-vis des pupes de Muscides variés, ses facultés de recherche qui lui permettent d'atteindre et de percer de sa tarière, dans un but avant tout

nutritif, les pupes dissimulées au sein d'un substratum peu compact, m'ont fait songer à l'utilisation possible, dans la lutte contre les Glossines, des aptitudes particulières de cet auxiliaire. Les pupes des Tsé-tsés sont en effet dissimulées soit sous des écorces, soit dans des trous d'arbres, dans un milieu facilement accessible, humus ou sable léger.

Un certain nombre de parasites spécifiques des pupes de ces Mouches ont été décrits dans ces dernières années, mais la connaissance de leur biologie est encore trop peu avancée pour qu'on puisse tenter de les utiliser en grand comme auxiliaires. Il n'en est pas de même de *Nasonia*, qui peut être obtenu expérimentalement en quantités considérables aux dépens de pupes de Mouches sarcophages banales.

In vitro, le mode d'action de l'insecte vis-à-vis des pupes de *Gl. morsitans* que j'ai soumises à l'expérience a été identique à celui qu'on observe pour les pupes de Muscides de nos régions. Les pupes jeunes ont été recherchées avec empressement et criblées de piqûres : les pupes âgées respectées. Toutefois, la durée d'évolution des pupes de Glossines étant beaucoup plus grande (un mois) que celle des pupes de Calliphorines, les limites de l'infestation possible des pupes sont vraisemblablement plus étendues.

Pour l'espèce de Glossine dont je me suis servi, l'extension du parasitisme se trouve limitée, comme je l'ai dit plus haut, par l'impossibilité mécanique de l'effraction des jeunes. Mais l'expérience, pour permettre des conclusions décisives, devrait être répétée sur des pupes d'origine et d'espèces variées. Elle n'enlève rien d'ailleurs aux facultés destructrices immédiates du parasite et il paraît certain que la diffusion subite, en quantité considérable, de ce Chalcidide dans un gîte à tsé-tsés, au voisinage des lieux de ponte, serait de nature à constituer un élément de perturbation d'une portée pratique réelle, surtout dans des gîtes de faible étendue.

La principale question qui se pose, à ce point de vue, est celle de l'acclimatement de l'insecte.

D'après les expériences que j'ai pu réaliser à l'étuve, *Nasonia* est apte à supporter la température courante des gîtes à Tsé-tsés. Son éducation à 23-28°C, température moyenne habituelle de ces gîtes, se fait dans des conditions très normales ;

l'activité des adultes est plus grande, et comme on l'a vu la durée du cycle évolutif s'abrège notablement. Une femelle éduquée à cette température a produit en 12 jours, 105 individus, chiffre maximum des pontes observées. De ce côté par conséquent un échec ne paraît pas à craindre.

Mais plus grave est la question du maintien des générations de l'insecte dans les gîtes à Tsé-tsés, si la continuité du parasitisme aux dépens des seules Glossines, n'est pas possible. Il est cependant probable que le Chalcidien rencontrera dans ces gîtes, des pupes de Muscides variés, dont certains pourront permettre à sa descendance de se conserver sur place indépendamment des pupes de Glossines.

Des expériences exécutées dans la nature trancheront seules la question. Il serait intéressant de les tenter.

La méthode à suivre pour réaliser la production en grand du parasite et sa diffusion massive au sein des gîtes des Glossines serait très simple. La culture peut être faite très facilement sur des pupes fraîches de Mouches à viandes diverses, *Calliphora*, *Lucilia*, *Sarcophaga*, *Chrysomyia*, *Pycnosoma*, qu'il est beaucoup plus aisé d'obtenir en très grandes quantités que les pupes de Glossines.

Les pupes de Muscides infestées seront, peu de jours avant la libération des parasites, soit semées largement à la main dans le voisinage des lieux de ponte des Tsé-tsés, sous le feuillage ou dans les broussailles denses qui protègent habituellement les pupes, soit déposées de place en place par petits amas qui seront recouverts d'une légère couche d'humus, destinée à les protéger contre les prédateurs.

Pratiquée dans des gîtes permanents nullement délimités et d'étendue restreinte, cette méthode jointe ou non aux pratiques habituelles d'éclaircissement, suscitera vraisemblablement une atteinte redoutable à la multiplication des Glossines. Les expériences d'acclimatation des auxiliaires tentées aux Etats-Unis sur un pied si grandiose, sont de nature à encourager tous les efforts dans la voie qui nous occupe.

F. PICARD

SUR QUELQUES LABOULBÉNIALES D'EUROPE

PLANCHE VI

J'ai publié en 1913 une révision des Laboulbéniales d'Europe et du Nord de l'Afrique. Ce travail, qui ne date cependant que de quatre ans, est devenu tout à fait insuffisant grâce aux publications de SPEGAZZINI sur la flore d'Italie et de MAIRE sur celle d'Algérie. Il faut s'en féliciter, car les Laboulbéniales d'Europe, beaucoup moins connues que celles des autres régions du globe, méritaient d'attirer l'attention des naturalistes.

La présente publication comprend à peu près uniquement l'étude des matériaux qui m'ont été généreusement fournis par MM. CH. FAGNIEZ, H. LAVAGNE et J. LICHTENSTEIN, auxquels j'adresse mes vifs remerciements ; la recherche des Insectes parasités demande beaucoup de patience et de temps toujours précieux pour des spécialistes surchargés de besogne et je leur suis d'autant plus reconnaissant d'avoir bien voulu se livrer à ce travail peu attrayant quoique profitable à la science. Toutes les espèces étudiées proviennent d'Europe et la plupart du midi de la France. Quelques-unes sont nouvelles ; d'autres, déjà connues, sont cependant citées, soit qu'elles aient été trouvées sur un hôte nouveau, soit qu'elles ne fussent pas encore connues de France ou que l'indication de nouvelles localités fut jugée intéressante. Ce travail pourra servir ainsi de supplément à celui que j'ai publié il y a quatre ans, au moins pour la flore française, en attendant que de nouvelles recherches permettent à quelque naturaliste une étude d'ensemble sur les espèces de France ou d'Europe.

Genre *Dimeromyces* THAXTER*Dimeromyces Lavagnei* nov. sp.

Individu femelle. — Couleur entièrement d'un jaune ambré très pâle, presque hyaline.

Réceptacle composé de cinq cellules ; la seconde ou subbasale donnant naissance à un appendice arrondi, tricellulaire, aplati sur deux de ses faces, rétréci en son milieu, ce qui lui donne l'aspect d'une raquette. Cet organe paraît l'homologue de l'appendice axial ou primaire des *Dimorphomyces* et des *Trenomycetes*. Les trois cellules qui suivent, plus hautes que larges, séparées par des cloisons obliques, portent les appendices secondaires.

Périthèce unique, régulièrement ovoïde, avec sa plus grande largeur en son milieu, plus long et plus large que le réceptacle, muni avant son sommet, sur tout son pourtour, d'épaississements formant collerette. Sommet arrondi avec ostiole terminale ; point d'insertion du trichogyne toujours visible latéralement, dans le périthèce mûr.

Appendices secondaires étroits, aplatis, en forme de minces lanières ; hyalins, sauf une de leurs cellules ; située vers le milieu, qui est d'un brun noir et paraît plus rigide que les autres. La seconde moitié, plus souple, souvent repliée, forme comme la lanière du fouet dont la base de l'appendice serait le manche. La cellule d'insertion est plus renflée que les suivantes. Les appendices les plus longs atteignent rarement le sommet du périthèce.

Individu mâle. — Inconnu.

Dimensions : Périthèce, 95-110 μ \times 37-40 μ ; réceptacle, 75 μ ; appendices, 90-100 μ ; longueur totale, 170-185 μ .

Habitat : Sur le bord des élytres du Carabide *Blechnus (Microlestes) minutulus*, provenant de Lattes (Hérault) et récolté par M. LAVAGNE, à qui je dédie cette espèce.

Les individus femelles étaient nombreux sur le seul *Blechnus* parasité que j'aie vu, mais je n'ai pu trouver un seul mâle. Je reste donc dans le doute en ce qui concerne l'attribution de l'espèce au genre *Dimeromyces*, auquel je ne la rattache que provisoirement.

Ce genre *Dimeromyces* est d'ailleurs très peu homogène et *D. Lavagnei* ne peut se comparer à aucune autre espèce. Ses appendices secondaires sont assez spéciaux ainsi que la grande taille du périthèce par rapport au réceptacle. Son appendice primaire le rapproche des *Dimorphomyces* et *Trenomycetes*, mais aussi des *Herpomycetes* et *Dioicomycetes*, et suivant que l'individu mâle présentera des anthéridies composées ou simples, on pourra être amené à le placer dans l'un ou l'autre de ces deux groupes.

Genre **Rickia** CAVARA

Rickia Wasmanni CAVARA

Sur *Myrmica scabrinodis* NYL. Meudon (Seine-et-Oise), recueilli et communiqué par M. BONDROIT.

Cette espèce est nouvelle pour la France. Elle a été découverte à Linz par WASMANN sur *Myrmica laevinodis* NYL et retrouvée en Italie par SPEGAZZINI.

Genre **Dichomyces** THAXTER

Dichomyces inæqualis THAXTER

Sur *Philonthus sp.*, Lattes (Hérault) recueilli par M. LAVAGNE. Espèce déjà signalée en Italie par SPEGAZZINI et nouvelle pour la France.

Dichomyces vulgatus THAXTER

Sur *Philonthus sanguinolentus* GRAV., Lattes (Hérault), communiqué par M. LAVAGNE. J'ai trouvé sur le même individu des formes à périthèces auriculés et d'autres sans auricules ; mais celles-ci représentaient sans exception des stades jeunes, chez lesquels les spores n'étaient pas encore formées. Les fourches sont d'autant plus développées, dans les exemplaires examinés, qu'ils sont plus près de la maturité. Les granulations couvrant la première assise du réceptacle et la base de la seconde, signalées par MAIRE, sont ici bien visibles.

Genre **Peyritschella** THAXTER**Peyritschella protea** THAXTER

Sur *Oxytelus rugosus* L. Castres (Tarn) communiqué par M. LAVAGNE, et sur *Bledius spectabilis* KR., Lattes (Hérault), recueilli par M. J. LICHTENSTEIN.

Genre **Monoicomycetes** THAXTER**Monoicomycetes Britannicus** THAXTER

Sur *Athetha* sp. Saint-Guilhem-le-Désert (Hérault), et sur *Athetha* sp. Lattes (Hérault), communiqués par M. LAVAGNE.

Cette forme, qui n'était connue que d'Angleterre et d'Italie, diffère surtout de *M. homalotæ* THAXT. par les périthèces moins renflés et les filaments terminaux des anthéridies plus allongés, et n'en est peut-être qu'une variété. Les individus observés sont conformes à la description de THAXTER.

Genre **Cantharomyces** THAXTER**Cantharomyces Thaxteri** MAIRE

Cette espèce a été décrite par MAIRE à l'aide de spécimens trouvés sur *Trogophlaeus dilatatus* ER. à Digne (Basses-Alpes). C'est à elle que je rapporte des exemplaires parasites d'un *Trogophlaeus bilineatus* STEPH. récolté à Castelnau (Hérault) par M. LAVAGNE.

MAIRE n'a donné que peu de détails sur l'anthéridie. Dans les échantillons que j'ai examinés, elle embrasse toute la hauteur de la cellule subbasale de l'appendice et les deux tiers de son pourtour; elle est donc très développée, presque autant que celle de *Cantharomyces bledii* THAXTER, espèce certainement très affine. *Cantharomyces Thaxteri* s'écarte au contraire bien davantage de *C. platystheti* THAXT. par la structure et la position de son anthéridie, non moins que par les dimensions des cellules de l'appendice.

Cantharomyces ancyrophori nov. sp.

Couleur jaune miel uniforme, avec le pédoncule du périthèce plus pâle.

Réceptacle formé de deux cellules, la basale petite et presque carrée, la subbasale plus grande et un peu plus haute que large.

Appendice constitué par trois cellules généralement allongées, plus rarement courtes et trapues. Chez la plupart des individus la première cellule est plus longue que large, la seconde, qui porte l'anthéridie, la plus longue des trois. Anthéridie très petite, située sur le côté externe et à la base de la seconde cellule de l'appendice, au contact de la cloison de séparation des première et seconde cellules. Sur la troisième cellule, s'insèrent deux filaments multiseptés plus étroits que le reste de l'appendice ; par exception on peut n'en observer qu'un seul.

Périthèce unique, symétrique, conique ou pyriforme, arrondi à la base et s'atténuant régulièrement jusqu'au sommet, séparé par un étranglement des trois cellules basales qui le supportent. Pédoncule jaune clair, allongé, parfois raccourci chez les individus à appendice trapu.

Dimensions : longueur du périthèce, 140-150 μ ; longueur totale du pied au sommet du périthèce, 300-330 μ ; appendice, 220-310 μ .

Habitat : Sur *Ancyrophorus flexuosus* FAIRM., Saint-Antonin (Tarn-et-Garonne) près de l'entrée de la grotte du Capucin ; exemplaires communiqués par M. LAVAGNE.

Cantharomyces ancyrophori est voisin de *Canth. platystheti* THAXT. Il s'en rapproche par la réduction de l'anthéridie, mais il s'en éloigne par la position externe de celle-ci et sa situation à la base de la cellule anthéridifère ; il s'en distingue encore par l'absence d'élargissement de la cellule basale de l'appendice. On pourrait le comparer encore à *C. occidentalis* THAXT. dont il diffère par son anthéridie très petite et très différemment placée.

Tous les *Cantharomyces* des *Oxytelini* sont très voisins. Ils dérivent vraisemblablement d'une souche unique qui s'est différenciée secondairement par spécialisation de son parasitisme chez les divers genres de la tribu, en donnant : *C. bledii* et *occidentalis* des *Bledius*, *C. pusillus* et *Thaxteri* des *Trogophlaeus*,

C. platystheti des *Platysthetus* et *C. ancyrophori* des *Ancyrophorus*.

En 1913, j'ai décrit dans le *Bullet. de la Soc. entom. de France*, sous le nom d'*Acallomyces Lavagnei*, une Laboulbéniale parasite de *Stenus aceris*. L'examen d'un matériel plus abondant et la découverte d'une espèce voisine m'ont permis d'étudier d'une manière plus approfondie le mode d'insertion des anthéridies, sur lequel est fondé en grande partie la distinction des genres chez les *Stigmatomyceteae*, et m'ont convaincu de la nécessité de placer mes espèces dans un genre nouveau, dont je donne ici la diagnose :

Ilyomyces nov. gen.

Réceptacle consistant en deux cellules obliquement superposées (dans les deux espèces connues), la basale bien développée, la subbasale donnant naissance à un seul périthèce et à un appendice anthéridial. Périthèce contenant une seule cellule ascogène, produisant les asques en deux files parallèles ; six (peut-être parfois cinq) rangées de cellules d'enveloppe :

Appendice formé d'un axe de trois cellules : le pédoncule, la cellule basale et la subbasale, cette dernière se dichotomisant pour donner deux cellules qui portent chacune deux anthéridies. L'appendice est donc couronné typiquement par un pinceau de quatre anthéridies, et ce n'est que par accident ou caducité qu'on peut en trouver trois ou même deux chez quelques individus. L'épine terminale, relicte de la partie distale de la spore, est implantée, non sur une des anthéridies, mais sur une des cellules qui les supportent.

Ce genre diffère beaucoup de tous ceux qui composent la famille des *Stigmatomyceteae*, chez lesquels l'appendice, *jamais ramifié*, porte les anthéridies étagées à des niveaux différents sur diverses cellules de son axe. C'est ainsi que dans le cas d'*Acallomyces homalotae* THAXT. qui reste l'unique espèce du genre, les deux anthéridies s'insèrent sur les cellules terminale et subterminale. *Ilyomyces* se distingue en outre d'*Acallomyces* par l'obliquité des cellules du réceptacle dont la basale est toujours bien développée.

L'espèce que j'ai décrite comme parasite de *Stenus aceris* STEPH. (*aerosus* ER.), provenant de Saint-Guilhem-le-Désert (Hérault), doit donc prendre le nom d'*Ilyomyces Lavagnei* PICARD. Je l'ai retrouvée sur de nouveaux individus du même Insecte communiqués par M. LAVAGNE et récoltés à Barret (B.-du-Rhône), et sur *Stenus elegans* ROSENH. provenant de la Bonde (Vaucluse).

En même temps qu'*I. Lavagnei*, ces *Stenus elegans* hébergeaient une autre espèce, dont voici la description :

Ilyomyces Mairei nov. sp.

Couleur entièrement hyaline. Réceptacle formé de deux cellules séparées par une cloison très oblique, de sorte qu'elles viennent aboutir presque au même niveau. La basale est rembrunie dans la région qui touche au pied, sur le cinquième de sa hauteur : la subbasale donne naissance à deux cellules qui sont le pédoncule du périthèce et celui de l'appendice.

Périthèce hyalin, reposant sur un pédoncule court, déjeté vers l'extérieur, renflé intérieurement, c'est-à-dire du côté de l'appendice, rectiligne, ou même légèrement concave extérieurement : deux fois plus large au milieu qu'à la base et au sommet, qui sont à peu près de même épaisseur. Ostiole terminale entourée de quatre lèvres dont l'externe et l'interne sont en forme de languettes, l'antérieure et la postérieure surbaissées, portant en avant un prolongement cornu, et vers l'intérieur une dent mousse.

Appendice porté par un pédoncule plus long que les autres cellules, séparé de la basale par une cloison légèrement rembrunie : basale plus courte que le pédoncule, plus longue que la subbasale ; celle-ci aussi large que longue, donnant naissance à deux cellules divergentes, en contact seulement par leur base, et portant chacune deux anthéridies en forme de bouteilles, à col étroit et allongé.

Dimensions : longueur totale, 150-155 μ ; réceptacle, 40 μ ; périthèce. 110-115 μ \times 45 μ ; appendice y compris les anthéridies, 75 μ .

Hôte : Sur *Stenus elegans* ROSENH., la Bonde (Vaucluse), mélangé avec *Ilyomyces Lavagnei*.

Je dédie cette espèce au botaniste René MAIRE qui a étudié avec tant de soin les Laboulbéniales de l'Afrique du Nord.

Ilyomyces Mairei, quoique vivant sur le même hôte qu'*I. Lavagnei*, s'en distingue facilement par sa taille moindre de moitié, la réduction de longueur du périthèce par rapport à l'appendice, sa teinte plus pâle, l'obscurcissement de la base du réceptacle et d'une des cloisons de l'appendice, enfin et surtout par la conformation des lèvres de l'ostiole, très différente de celle d'*I. Lavagnei*.

Genre *Stigmatomyces* KARSTEN

Stigmatomyces euconni nov. sp.

Espèce hyaline, avec le périthèce et les anthéridies d'un brun rougeâtre.

Réceptacle très réduit, composé de deux petites cellules entièrement hyalines, la subbasale donnant naissance terminalement au pédoncule du périthèce et latéralement à celui de l'appendice.

Pédoncule du périthèce mince, très allongé. Celui-ci fusiforme très renflé, atténué aux deux extrémités, sa largeur maxima égalant près de la moitié de sa longueur. Ostiole entourée de quatre lèvres dont deux sont arrondies et deux terminées en pointe triangulaire et aiguë. Couleur brun rouge sauf la base et les lèvres qui sont hyalines. Il semble n'exister qu'une seule cellule ascogène.

L'appendice porte une rangée de trois anthéridies. Son pédoncule est court, arrondi, d'un rougeâtre clair, fixé latéralement au réceptacle, et supporte une cellule basale stérile allongée, hyaline, suivie de deux cellules anthéridifères, plus courtes et également hyalines. Chacune de ces deux cellules donne naissance à une seule anthéridie d'un brun rougeâtre, renflée à col assez court. Une troisième anthéridie terminale, est munie à sa base de l'épine que l'on trouve normalement à l'extrémité de l'appendice des *Stigmatomyces*.

Dimensions : Périthèce (non compris le pédoncule), 125-135 μ ; longueur totale, 220-230 μ ; appendice, 70-75 μ .

Habitat : Sur les pattes du Scydménide *Euconnus Wetterhali* GYL. Lattes (Hérault), communiqué par M. LAVAGNE.

En 1913 j'avais signalé la nécessité de rechercher des Laboulbéniales chez les Psélaphides et les Scydménides, dont le genre de vie me paraissait convenir à ces Champignons. Depuis cette époque, MAIRE a découvert deux genres nouveaux chez les Psélaphides et THAXTER a décrit trois espèces parasites des Scydménides indo-malais : deux *Cryptandromyces* et une *Rickia* ; *Stigmatomyces euconni* est donc la quatrième Laboulbéniale que l'on trouve dans cette famille.

La plupart des *Stigmatomyces* vivent aux dépens des Diptères ; quelques-uns sont déjà connus cependant comme parasites des Coléoptères (Staphylinides, Coccinellides), notamment le *St. virescens* qui partage avec *St. euconni* la particularité de n'avoir qu'une cellule ascogène au lieu de quatre. Cette dernière espèce est encore remarquable par la réduction du nombre des anthéridies qui ne forment qu'une simple rangée de trois. Chez *St. purpureus* THAXT. et *St. hydrelliæ* THAXT., qu'on pourrait lui comparer à ce point de vue, la rangée est unique aussi, mais comprend quatre anthéridies ; l'appendice, par là même, se compose d'une cellule de plus. L'appendice est donc ici le plus réduit qui existe chez les *Stigmatomyces*. Il s'agit cependant bien d'un *Stigmatomyces* vrai, mais faisant la transition avec le genre *Acallomyces* qui ne se distingue que par une réduction encore un peu plus grande de l'appareil mâle et la présence de deux anthéridies seulement. Il y a donc tous les passages entre les *Acallomyces* et les *Stigmatomyces* les plus élevés dans la série, comme *St. Baeri*, à anthéridies nombreuses et placées sur deux rangées, passages effectués d'abord par *Stigmatomyces euconni*, puis par *St. purpureus* et espèces voisines.

Genre *Teratomyces* THAXTER

Teratomyces philonthi THAXTER

Sur *Philonthus* sp., Castelnau (Hérault) communiqué par M. LAVAGNE.

Genre **Laboulbenia** ROBIN**Laboulbenia vulgaris** PEYRITSCH

Sur *Bembidium ustulatum* L. et *Bembid. bipunctatum* L., provenant de Castres (Tarn) et communiqués par M. LAVAGNE.

Laboulbenia Thaxteri CÉPÈDE et PICARD.

Sur des *Tachypus flavipes* L., Castres (Tarn), communiqués par M. LAVAGNE.

Les individus observés appartiennent à la forme longue. Il existe en effet dans cette espèce un dimorphisme très accusé, certains individus étant très allongés avec un réceptacle long et grêle à la base, d'autres ayant toutes leurs cellules raccourcies.

Laboulbenia Lichtensteini nov. sp.

D'un brun olivâtre plus ou moins foncé suivant les régions, plus claire, presque hyaline à la base du réceptacle.

Périthèce ovoïde, dégagé du réceptacle vers son premier quart, presque de même largeur depuis la base jusqu'aux deux tiers, se rétrécissant ensuite modérément jusqu'au sommet qui est obtusément arrondi; ostiole terminale. Couleur brun olivâtre, taché de noir de chaque côté du sommet, lèvres de l'ostiole hyalines. Spores de grande taille.

Cellules basale et subbasale du réceptacle hyalines ou d'un brun clair, étroites, la première environ deux fois et demie, la seconde quatre fois plus longue que large. Le reste du réceptacle très élargi et plus foncé; la cellule III la plus foncée de toutes passant au brun noirâtre vers son bord externe. Les cellules IV et V petites, aplaties, presque égales, séparées par une cloison verticale, le bord externe de la cellule IV en retrait sur celui de la cellule III. Toute la partie supérieure du réceptacle recouverte de petites mouchetures ou rides transversales presque noires, parfois peu visibles chez certains exemplaires.

Anneau noir de la base des appendices, ou cellule d'insertion, formant une large assise pour ceux-ci, dépassant très largement le bord externe du réceptacle. Appendices paraissant nombreux, assez courts, n'atteignant pas le sommet du périthèce à maturité, fragiles et caducs, se gélifiant très rapidement pour s'amalgamer en un ensemble inétudiable, même chez les individus jeunes.

Dimensions : longueur totale, 280-300 μ ; périthèce, 130 μ ; spores, 85 μ .

Habitat : sur le thorax, les élytres et les pattes de *Cillemus lateralis* CURT.

Les exemplaires sur lesquels est basée cette description sont très bien conservés sauf en ce qui concerne les appendices. Ils ont été trouvés en juin 1915 à Roscoff (Finistère) par M. Jean LICHTENSTEIN à qui je dédie cette espèce.

Je la connaissais depuis longtemps pour l'avoir trouvée sur des *Cillemus* que j'avais récoltés à Carteret (Manche) et sur d'autres provenant de Brest (collection PERRIS), mais toujours en mauvais état.

Laboulbenia Lichtensteini peut être comparée aux espèces des *Bembidium* et notamment à *Lab. pedicellata* THAXTER et *Lab. luxurians* PEYRITSCH. Elle diffère de la première par son périthèce plus grand, moins renflé vers le milieu, les cellules IV et V aplaties, la cellule noire d'insertion très large et débordant vers l'extérieur, enfin par la taille de ses spores (celle-ci est calculée en tenant compte de la gaine gélifiée qui les entoure). Elle diffère de la seconde par les mêmes caractères, par la forme moins conique du périthèce, l'allongement de la cellule subbasale, et probablement aussi par l'agencement des appendices.

L'hôte, voisin des *Bembidium*, a, comme on sait, des mœurs bien spéciales. Il se laisse recouvrir par la mer et circule à marée basse pour chercher sa nourriture. La profondeur à laquelle il vit lui permet d'être découvert deux fois par jour. A Roscoff, d'après J. LICHTENSTEIN, on le trouvait sous les pierres en compagnie d'*Aepus Robini* LAB. ; il n'en est pas de même dans l'île de Tatihou où j'ai observé les deux Coléoptères à des niveaux très différents. L'*Aepus Robini* qui, dans cette localité, est fréquemment parasité par *Lab. marina* PICARD, se trouve dans des fentes de blocs de granit en compagnie d'Halacarides et

d'*Epophilus Bonnairi*, non loin de la zone des Laminaires, et reste par conséquent immergé lors des petites marées. Le *Cil-lenus*, au contraire, est cantonné beaucoup plus haut, dans la zone des Balanes. J'en ai récolté, en juillet 1913, une centaine d'individus dans la dépression comprise entre le fort de Tatihou et le fortin de l'Ilet; aucun ne portait de *Laboulbenia*.

Laboulbenia atlantica THAXTER

Sur *Lathrobium multipunctatum* GRAV., provenant d'Aix-en-Provence et communiqué par M. LAVAGNE.

Laboulbenia Rougeti ROBIN

Sur *Platynus dorsalis* MÜLL., provenant de Castres (Tarn), communiqué par M. LAVAGNE. Cette espèce, surtout inféodée aux *Brachynus*, se rencontre assez souvent dans le midi de la France sur *Chlaenius chrysocephalus* Ros. et rarement sur les *Platynus* dont le parasite le plus fréquent est *L. flagellata* PEYR. Elle a déjà été trouvée en Italie sur *P. dorsalis* par SPEGAZZINI.

Laboulbenia polystichi PICARD

Sur *Polystichus connexus* FOURC. provenant d'Aigues-Mortes (Gard), communiqué par M. Ch. FAGNIEZ. Cette espèce a été signalée d'Oviedo (Espagne), toujours sur *P. connexus*, par ROMUALDO GONZALEZ FRAGOZO. La figure qu'il donne prouve que sa détermination est exacte, quoique l'exemplaire choisi pour le dessin soit un peu anormal par suite de la fragmentation de quelques cellules du réceptacle et par le développement un peu plus considérable que de coutume des appendices internes.

Les individus provenant d'Aigues-Mortes ne diffèrent pas de ceux de Tournus (Saône-et-Loire) sur laquelle était basée ma description, ni de ceux de Vendres (Hérault).

Laboulbenia dubia THAXTER

Sur *Philonthus fuscipennis* L. provenant de Castres (Tarn), communiqué par M. LAVAGNE. Des individus jeunes, récoltés sur *Philonthus politus* L. de Saint-Guilhem (Hérault), paraissent se rapporter à *L. philonticola* SPEGAZZINI, espèce sur laquelle je ne puis me prononcer, n'ayant pas vu d'adultes.

Laboulbenia rigida THAXTER

Sur *Lagarus vernalis* PANZ., provenant de Lattes (Hérault), collection J. LICHTENSTEIN.

Cette espèce, décrite en Amérique d'après des échantillons parasites de *Pterostichus patruelis* DEJ., a été signalée en Italie par SPEGAZZINI sur *Broscosoma baldense*, Carabide assez éloigné des *Pterostichus*, voisin des *Broscus*. Les *Lagarus*, au contraire, sont apparentés aux *Pterostichus*.

C'est encore la même espèce que SPEGAZZINI a observée sur *Lagarus vernalis* et figurée (1914, pl. III, fig. 30) sous le nom d'*argutoris* CÉPÈDE et PICARD.

Laboulbenia argutoris CÉPÈDE et PICARD

Sur *Pedius siculus*, Ficuzza, Sicile, communiqué par M. CH. FAGNIEZ.

SPEGAZZINI fait remarquer que *L. argutoris* est très voisine de *L. polyphaga*. C'est exact, mais il avait en vue *L. rigida* comme je viens de l'expliquer. *L. argutoris* peut se distinguer de *L. polyphaga* par le pourtour de l'ostiole moins rétréci, moins séparé du périthèce et moins rejeté au dehors. Elle en diffère au moins autant que *L. filifera*, *L. rigida*, *L. pterostichi*, etc. ; ce groupe forme un tout très compact, difficile à différencier ; rien n'empêche d'y voir de petites espèces se rattachant à *polyphaga*. La *Laboulbenia* du *Lagarus* et celle du *Pedius* sont, en tout cas différentes, et c'est à cette dernière que doit se rapporter le nom d'*argutoris*.

Les spécimens observés sur *Pedius siculus* se font remarquer par un appendice externe très allongé, comme chez *filifera*.

Laboulbenia polyphaga THAXTER
= **Laboulbenia filifera** SPEG. n. THAXTER

Sur *Badister bipustulatus* F., Montpellier, collection J. LICHTENSTEIN, et Lattes (Hérault), HENRI LAVAGNE.

Les exemplaires examinés correspondent exactement à ceux que SPEGAZZINI a signalés sur le même hôte et figuré (1914, pl. V, fig. 37) sous le nom de *L. filifera* THAXTER. La forme seule du sommet du périthèce suffit pour montrer qu'il ne s'agit pas de *L. filifera*. C'est bien une *polyphaga* à périthèce plus renflé que le type dessiné par THAXTER, mais correspondant assez bien à la fig. 20 *b* de la pl. III de SPEGAZZINI. Cette espèce est d'ailleurs connue pour parasiter entre autres les *Badister*. On trouve aussi sur les *Acupalpus* des individus à forme courte et ramassée assez analogues à ceux-ci.

Laboulbenia Blanchardi CÉPÈDE 1913
= **Laboulbenia pulchella** SPEGAZZINI 1914

Cette espèce parasite de *Demetrias monostigma* SAM. (CÉPÈDE) et de *Dromius linearis* OL. (SPEGAZZINI), diffère bien, comme le dit CÉPÈDE, de *Laboulbenia casnoniæ* THAXTER, par de légers caractères; mais cet auteur n'insiste pas sur sa distinction d'avec *L. polyphaga*, qui lui est certainement identique. Les figures de SPEGAZZINI, comme celles de CÉPÈDE, ne laissent aucun doute et je ne vois pas bien en quoi la figure 20 *b*. pl. III de SPEGAZZINI (1914), représentant *L. polyphaga*, diffère des fig. 21 *b*, et 22 de la même planche, qui se rapportent à *L. pulchella*.

Je suis très partisan des espèces biologiques, lorsque l'expérimentation en démontre la nécessité. *L. polyphaga* est certainement variable de forme et de taille et vit sur des hôtes divers. Mais ce n'est qu'après des élevages multiples ou l'étude d'un abondant matériel développé sur de nombreuses séries d'Insec-

tes qu'on pourrait tenter, s'il y a lieu, de la fractionner avec fruit, en sous-espèces ou races adaptatives. Des divisions faites prématurément, sans indiquer la plus petite différence morphologique et sans expérience d'infestation croisée, sont plus nuisibles qu'utiles. Les coupes actuelles, *L. pterostichi*, *argutoris*, *casno-niae*, *rigida*, etc., sont, je crois, la limite que l'on ne doit pas dépasser.

Laboulbenia stilicicola SPEGAZZINI

Sur *Stilicus orbiculatus* PAYK., Lattes (Hérault), communiqué par M. LAVAGNE.

Cette espèce a été séparée par SPEGAZZINI de *Lab. subterranea* THAXTER, des *Trechus* et *Anophthalmus*. Peut-être y a-t-il lieu de conserver le nom de SPEGAZZINI, car il existe en effet de petites différences et les hôtes sont fort éloignés.

J'ai trouvé sur les mêmes *Stilicus* des formes relativement courtes, correspondant aux figures de THAXTER et de SPEGAZZINI, et d'autres démesurément grêles, filiformes, très analogues comme port à *L. gracilis* SPEG. des *Sunius*. Il serait intéressant de comparer ces parasites des *Sunius* avec ceux des *Stilicus*, certains de mes exemplaires paraissant intermédiaires. Le nom de *gracilis* SPEG. 1915, ne pourra en tout cas pas être maintenu pour la forme des *Sunius*, car ce terme a été préoccupé par SPEGAZZINI lui-même en 1914, pour *Lab. gracilis* SPEG., parasite d'*Ophonus maculicornis*, sous-espèce de *Lab. flagellata*. Il est contraire aux règles de la nomenclature de décorer du même vocable une espèce et une sous-espèce d'un même genre. Mais avant de donner un nom nouveau, il faudrait revoir l'espèce des *Sunius* et la comparer à celle des *Stilicus*.

Laboulbenia cristata THAXTER

Sur *Paederus ruficollis* F., Castres (Tarn), communiqué par M. LAVAGNE,

Laboulbenia (Laboulbeniella) endogaea nov. sp.

D'un brun olivâtre, avec la base du réceptacle et l'appendice hyalins.

Périthèce presque cylindrique, dégagé du réceptacle vers son premier sixième, ses côtés parallèles jusqu'à son dernier quart, se rétrécissant ensuite très légèrement, avec un sommet obtus, presque tronqué droit. Ostiole terminale à peine orientée vers l'extérieur. Couleur brun olivâtre, plus foncé que le réceptacle, plus noir au sommet ; lèvres de l'ostiole olivâtre clair.

Réceptacle droit, s'élargissant modérément de la base au sommet ; cellule basale deux fois et demie plus longue que large, hyaline à la base, devenant ensuite olivâtre et présentant un anneau plus enfumé à sa jonction avec la subbasale. Les cellules III, IV et V confondues en une seule cellule petite, conique, plus foncée que le reste du réceptacle et donnant naissance à l'appendice unique ; pas de cellule noire d'insertion.

L'appendice interne fertile, sans doute caduc, n'a été observé chez aucun des exemplaires étudiés. L'appendice externe unique, non ramifié, deux fois plus long au moins que le périthèce, est hyalin, sauf une bande rembrunie s'étendant sur la base ou la totalité de la seconde cellule, parfois de la troisième. Les cellules qui composent l'appendice sont légèrement resserrées aux cloisons, les premières courtes et étroites, les dernières courtes et plus grosses, de sorte que l'appendice s'élargit très régulièrement de la base au sommet pour se terminer en une massue ovoïde très caractéristique.

Dimensions : Périthèce, 50-55 μ ; longueur totale, 130-135 μ ; appendice. 75-100 μ .

Habitat : Sur le dessus et le dessous du corps de *Reicheia usslaubii* SAULCY, var. *sardoa*, Sardaigne, exemplaires communiqués par M. CH. FAGNIEZ.

Les *Reicheia* sont des Carabides très voisins des *Dyschirius* dont elles se distinguent par l'absence d'yeux et une éthologie très différente. Alors que ceux-ci sont ripicoles et vivent dans les terriers des *Bledius*, dont ils chassent et dévorent les larves, les *Reicheia* sont sylvicoles et endogées.

En Algérie, MAIRE a signalé sur *Reicheia lucifuga* SAULCY la *Laboulbenia pedicellata* THAXT., que l'on trouve fréquemment sur les *Dyschirius*. Le parasite de l'espèce sarde appartient au contraire à un groupe très éloigné de *L. pedicellata* et doit être rangé dans les *Laboulbeniella* de SPEGAZZINI.

En 1912, SPEGAZZINI créa ce genre *Laboulbeniella* pour des parasites de Chrysomélides de pays tropicaux ou subtropicaux différant des *Laboulbenia* par la réduction du nombre des cellules donnant naissance à l'appendice (*Androsticho* de SPEGAZZINI). Ces cellules, au nombre de trois chez *Laboulbenia*, ne seraient plus que deux chez *Laboulbeniella*; dans le cas présent il n'en existe même qu'une seule. C'est avec raison que THAXTER n'a pas cru devoir maintenir ce genre dont il trouve les caractères trop peu importants. Une considération biologique vient à l'appui de sa manière de voir : une bonne classification doit s'efforcer de ne pas être en contradiction avec la phylogénie. Or si le genre *Laboulbeniella* pouvait à la rigueur s'admettre lorsqu'il ne comprenait que des formes adaptées aux Chrysomélides tropicaux, il deviendrait beaucoup moins naturel si on lui adjoignait une espèce parasite d'un Carabide paléarctique et endogé. Il semble évident que les *Laboulbeniella* sont polyphylétiques et dérivent indépendamment les unes des autres de plusieurs espèces de *Laboulbenia* par réduction numérique des cellules du réceptacle. Ce terme de *Laboulbeniella* peut tout au plus être employé par commodité, sans y attacher la moindre importance phylogénique.

Il est certain que la classification des Laboulbéniales n'est pas toujours superposable à celle de leurs hôtes et l'on ne doit pas se hâter d'invoquer la convergence. Le peuplement ne s'est pas toujours fait d'espèce voisine à espèce voisine et bien d'autres causes ont pu intervenir. L'un des exemples les plus curieux est celui du genre *Rickia*, cité par MAIRE dans ce *Bulletin*. Ses espèces sont réparties dans les groupes les plus divers, Acariens, Formicides, Scarabéides, Passalides, Scaphidides, Staphylinides, etc. Il semble bien que les Acariens aient servi de vecteurs aux *Rickia* sur les hôtes très variés dont ils sont les parasites ou les commensaux. Mais rien de pareil n'existe dans le cas particulier qui nous occupe et aucun mode de contamination ne peut être imaginé entre un Carabide vivant enterré à une certaine profondeur

dans des régions tempérées et des Chrysomélides épigés spéciaux aux pays chauds.

Genre **Compsomyces** THAXTER

Compsomyces lestevae THAXTER

Sur l'abdomen de *Lesteva fontinalis* Kow., Castelnau (Hérault), communiqué par M. H. LAVAGNE. L'hôte paraît très rare dans l'Hérault.

Genre **Rhachomyces** THAXTER

Rhachomyces Fagniezi nov. sp.

Périthèce hyalin ou à peine teinté de jaune pâle, aussi long, ou généralement plus long que le réceptacle, porté sur un court pédoncule, étroit fusiforme ou lancéolé, se rétrécissant fortement vers son dernier tiers, avec le sommet en forme d'ogive ou de fer de lance.

Réceptacle hyalin, presque toujours contourné en un début de spirale, la courbure bien marquée surtout à la base qui est incurvée en crochet. Axe principal constitué par une partie basale s'étendant jusqu'au point d'insertion du périthèce, et par une partie distale libre. Les cellules de la région basale, au nombre d'une dizaine, grandes, un peu plus hautes que larges, séparées par des cloisons rembrunies, contractées au niveau de ces cloisons, surtout à la base. La région distale, libérée de l'axe secondaire, est formée de huit à dix cellules petites, égales, carrées, sur chacune desquelles s'implante un long appendice brun noir, cloisonné, recourbé à l'extrémité et dont l'ensemble forme une touffe ou panache de l'effet le plus gracieux. Cette touffe insérée sur l'extrémité de l'axe principal est beaucoup plus longue que le réceptacle.

L'axe secondaire, formé de cellules plus petites que celles de l'axe principal, porte des appendices bruns rectilignes, plus courts que les précédents; les plus longs d'entre eux prennent

naissance à la base du périthèce qu'ils entourent et qu'ils ne dépassent habituellement pas. Sur l'axe secondaire sont insérées des anthéridies de couleur brunâtre et de forme très particulière : elles sont très allongées et terminées par un long col courbé à angle presque droit.

Dimensions : périthèce, 185-195 μ ; réceptacle, 130-170 μ ; longueur totale du pied au sommet du périthèce, 320-330 μ ; appendices du sommet de l'axe principal, 210-230 μ ; appendice de l'axe secondaire, 100-150 μ ; anthéridies, 42 μ ; spores, 35 μ .

Habitat : sur les diverses parties du corps de *Zuphium Schelkownikowi* provenant du Caucase et communiqué par M. CH. FAGNIEZ à qui je me fais un plaisir de dédier cette espèce en reconnaissance du beau matériel d'étude que je lui dois.

Cet élégant *Rhachomyces* est très caractéristique. On le distinguera de toutes les autres espèces par la tendance à l'enroulement de son réceptacle, la partie libre de l'axe principal bien plus développée que chez *R. furcatus*, le panache d'appendices qui s'y trouve fixé, la forme lancéolée du périthèce, la longueur des anthéridies et la courbure anguleuse de leur col.

Genre *Helodiomyces* PICARD

Helodiomyces elegans PICARD

Sur *Parnus (Dryops) prolifericornis* F., Castres (Tarn), communiqué par M. LAVAGNE.

Genre *Euzodiomyces* THAXTER

Euzodiomyces lathrobii THAXTER

Sur *Lathrobium multipunctatum* GRAV., provenant de Lattes (J. LICHTENSTEIN) et sur *Lathrobium angusticolle* LAC. (hôte nouveau) provenant de Saint-Guilhem-le-Désert (Hérault), récolté par M. LAVAGNE, dans les détritits d'inondation de l'Hérault.

BIBLIOGRAPHIE

1913. CÉPÈDE (Casimir). — *Laboulbenia Blanchardi* n. sp. et son parasite *Fusarium Laboulbeniae* n. sp. — *Archives de parasitologie*, t. XVI, p. 393.
1916. GONZALEZ FRAGOZO (Romualdo). — Micromicetos varios de España y de Cerdaña. — *Trabajos del Museo nacional de ciencias naturales, serie Botanica, num. 9*.
1912. MAIRE (René). — Contribution à l'étude des Laboulbéniales de l'Afrique du Nord. — *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 4^e année, n^o 9, 15 décembre 1912.
1916. MAIRE (René). — Deuxième contribution à l'étude des Laboulbéniales de l'Afrique du Nord. — *Bullet. Soc. Hist. nat. Afr. du N.*, t. VII, n^o 1, 15 janvier 1916.
1916. MAIRE (René). — Sur quelques Laboulbéniales. — *Bullet. Soc. Hist. nat. Afr. du N.*, t. VII, n^o 4, 15 avril 1916.
1916. MAIRE (René) — Sur une nouvelle Laboulbéniale parasite des *Scaphididae*. — *Bullet. scientifique de la France et de la Belgique*, 29 avril 1916.
1913. PICARD (François). — Contribution à l'étude des Laboulbéniales d'Europe et du Nord de l'Afrique. — *Bullet. de la Société mycologique de France*, t. XXIX, 4^e fascicule.
1913. PICARD (François). — Sur une Laboulbéniale parasite de *Stenus aceris* Steph. — *Bullet. Soc. entom. de France*, n^o 18, 26 nov. 1913.
1914. SPEGAZZINI (Carlo). — Primo contributo alla conoscenza delle Laboulbeniali italiane. — *Redia*, vol. X, fasc. 1.
1915. SPEGAZZINI (Carlo). — Laboulbeniali ritrovate nelle collezioni di alcuni musei italiani. — *Anales del Museo nacional de Historia natural de Buenos-Ayres*, t. XXVI, 29 mai 1915.
1915. SPEGAZZINI (Carlos). — Segunda contribución al conocimiento de la Laboulbeniales italianas. — *Anales del Museo nacional de Historia natural de Buenos-Ayres*, t. XXVII, 3 juin 1915.
1895. THAXTER (Roland). — Contribution towards a monograph of the *Laboulbeniaceae*. *Memoirs of the Americ. Acad. of Arts and Sciences*, vol. XII, n^o 3.
1908. THAXTER (Roland) — Contribution towards a monograph of the *Laboulbeniaceae*, part. II. — *Memoirs of the Amer. Acad. of Arts and Sciences*, vol. XIII, n^o 6.

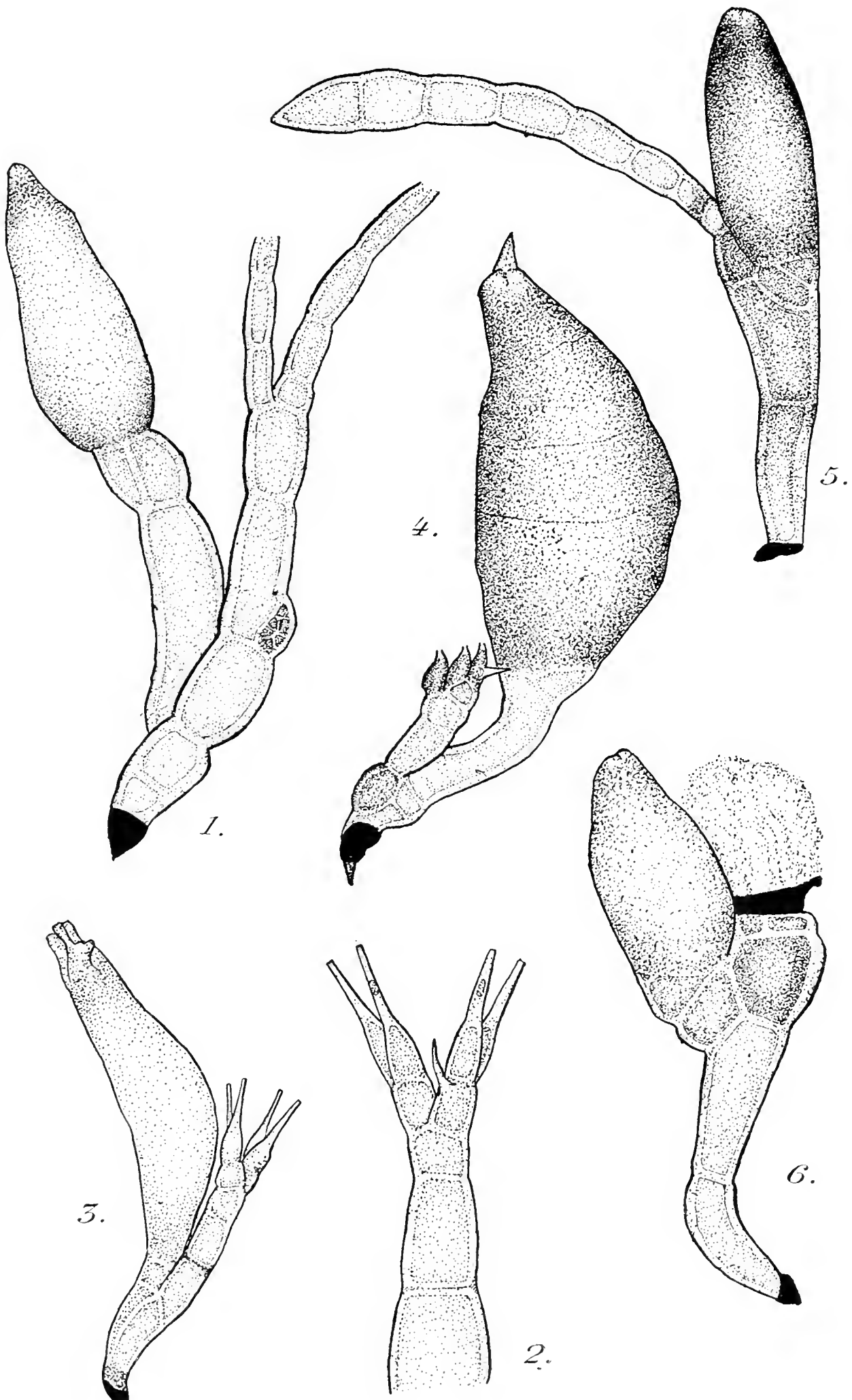
1914. THAXTER (Roland). — Laboulbeniales parasitics on *Chrysomelidae*. — *Proceedings of the Americ. Acad. of Arts and Sciences*, vol. L, n° 2, mai 1914.
1915. THAXTER (Roland). — New Indo-Malayan Laboulbeniales. — *Proceed. of the Am. Acad. of Arts and Sciences*, vol. LI, n° 1, août 1915.

On trouvera dans mon travail de 1913 une liste plus complète des publications antérieures à cette date.

PLANCHE VI

EXPLICATION DES FIGURES

- Fig. 1. — *Cantharomyces ancyrophori*.
Fig. 2. — Appendice et anthéridies d'*Ilyomyces Lavagnei*.
Fig. 3. — *Ilyomyces Mairei*.
Fig. 4. — *Stigmatomyces euconni*.
Fig. 5. — *Laboulbenia Lichtensteini*.
Fig. 6. — *Laboulbenia (Laboulbeniella) endogæa*.
-



F. PICARD *del.*

Laboulbéniales d'Europe

TABLE GÉNÉRALE
DES SIXIÈME ET SEPTIÈME SÉRIES
DU BULLETIN SCIENTIFIQUE
TOMES XLI A L

(1907-1916)

[Cette table renferme l'indication des matières contenues dans les 6^e et 7^e séries (Tomes XLI à L) ; la 6^e série comprend les deux derniers volumes publiés sous la direction de A. GIARD ; la 7^e comprend les huit premiers volumes de la direction actuelle. A l'avenir la division par série sera supprimée].

Dans la présente table existe une lacune relative à l'indication de trois mémoires qui devaient composer le fascicule 4 du tome XLVIII. La publication de ce fascicule ayant été ajournée par la guerre, nous faisons figurer les titres dans la table sans indication de pagination.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

ALENEIEFF (A.). — Sur les kystes de <i>Trichomonas</i> (1 pl. et 2 fig. dans le texte).	XLIV 333
BAUME-PLUVINEL (de la) (V. KEILIN).	
BEAUCHAMP (P. de). — Sur l'organisation de la <i>Nerilla</i> (3 fig. dans le texte)	XLIV 1
BEAUCHAMP (P. de). — Conceptions récentes sur l'anatomie et l'embryogénie comparée des Vers et des groupes voi- sins. Les théories du trophocœle (10 fig. dans le texte)	XLV 106
BEQUAERT (J.). — V. RODHAIN.	
BIBLIOGRAPHIA EVOLUTONIS	XLIV à XLVIII
BLARINGHEM (L.). — Action des trauma-	

tismes sur la variation et l'hérédité. Mutation et traumatismes (2 fig. dans le texte et 8 pl.)	XLII	1
BLARINGHEM (L.). — La parthénogenèse des plantes supérieures (17 fig. dans le texte)	XLIII	113
BLARINGHEM (L.). — Les mutations de la Bourse à pasteur (4 pl. et 14 fig. dans le texte)	XLIV	275
BOHN (GEORGES). — Les variations de la sensibilité périphérique chez les ani- maux. Essai d'application de la chimie physique à la psychologie animale (avec 11 fig. dans le texte)	XLIII	481
BOHN (GEORGES). — Quelques expériences de modification des réactions chez les animaux. suivies de considérations sur les mécanismes chimiques de l'évolution	XLV	217
BONNIER (JULES). — Notice biographique. Discours prononcés à ses obsèques. Liste chronologique de ses travaux scientifiques (1 portrait).	XLII	LXXXIII
BORDAGE (EDMOND). — Mutation et régéné- ration hypotypique chez certains Atyi- dés (avec 7 fig. dans le texte)	XLIII	93
BORDAGE (EDMOND). — Phénomènes histo- logiques de la régénération des appen- dices autotomisés chez les Orthoptères pentamères (2 pl. et 13 fig. dans le texte)	XLIX	199
BORDAGE (EDMOND). — A propos de l'Héré- dité des caractères acquis (2 pl.)	XLIV	51
BORDAGE (EDMOND). — Notes biologiques recueillies à l'île de la Réunion (2 pl. et 11 fig. dans le texte)	XLVI	29
BORDAGE (EDMOND). — Notes biologiques		

recueillies à l'île de la Réunion (2 ^e mémoire) (14 fig. dans le texte)	XLVII	376
BORISIAK (A.). — Pelecypoda du plankton de la mer Noire, traduction française par POYARKOFF (20 fig. dans le texte)	XLII	149
BOUVIER (E.-L.). — Décapodes marcheurs (<i>Reptantia</i>) et Stomatopodes recueillis à l'île Maurice par M. PAUL CARIÉ (4 pl. et 42 fig. dans le texte)	XLVIII	178
BRÖLEMANN (H.-W.). — Une monstruosité chez un Myriapode, <i>Schizophyllum sabulosum</i> L. (7 fig. dans le texte)	L	277
CAULLERY (M.). — L'œuvre scientifique d'Alfred GIARD	XLII	xv
CAULLERY (M.). — Recherches sur les Synascidies du genre <i>Coella</i> et considérations sur la famille des Distomidæ (16 fig. dans le texte et 1 pl.)	XLII	1
CAULLERY (M.). — <i>Ellobiopsis chattoni</i> n. g., n. sp., parasite de <i>Calanus helgolandicus</i> CLAUS appartenant probablement aux Péridiniens (1 pl. et 3 fig. dans le texte)	XLIV	201
CAULLERY (M.) et LAVALLÉE (A.). — Recherches sur le cycle évolutif des Orthonectides (2 pl. et 6 figures dans le texte)	XLVI	139
CAULLERY (M.) et MESNIL (FÉLIX). — Sur deux Monstrillides parasites d'Annélides (<i>Polydora giardi</i> MESN. et <i>Syllis gracilis</i> GR.). (7 fig. dans le texte)	XLVIII	13
CAULLERY (M.) et PELSENEER (P.). — Sur la ponte et le développement du Vignot (<i>Littorina littorea</i>) (1 pl.)	XLIV	357
CAULLERY (V. MESNIL).		
CÉPÈDE (CASIMIR) et PICARD (FRANÇOIS). — Contributions à la Biologie et à la		

Systématique des Laboulbéniciées de la flore française (2 pl.)	XLII	247
CÉPÈDE et POYARKOFF. — Sur un Infu- soire astome parasite du foie des Cyclas (1 pl. et 14 fig. dans le texte)	XLIII	463
CÉPÈDE (C.) et WILLEM (V.). — Observa- tions sur <i>Trichodinopsis paradoxa</i> (1 pl. et 2 fig. dans le texte)	XLV	239
CHAPPELLIER (A.). — Le canal de Wolff chez la femelle adulte des Oiseaux et principalement des Fringillidés (1 pl. et 7 fig. dans le texte)	XLV	149
CHAPPELLIER (ALBERT). — Persistance et développement des organes génitaux droits chez les femelles adultes des oiseaux [une cane (<i>A. boschas</i> ♀) avec deux ovaires et deux oviductes fonc- tionnels] (1 pl. et 3 tableaux)	XLVII	361
CHATANAY (J.). — Piégeage lumineux et Biologie des insectes (7 fig. dans le texte) .	XLVI	219
CHATTON (ED.). — <i>Pleodorina californica</i> à Banyuls-sur-mer. Son cycle évolutif et sa signification phylogénique (1 pl. et 1 fig. dans le texte)	XLIV	309
COUTIÈRE (H.). — Les Ellobiopsidæ des Crevettes bathypélagiques (1 pl. et 6 figu- res)	XLV	186
CUÉNOT (L.). — Les mâles d'abeilles pro- viennent-ils toujours d'œufs parthéno- génétiques?	XLIII	1
DAUDIN (H.). — Travaux et problèmes relatifs à la parthénogenèse artificielle.	XLIII	297
DAUMEZON (GEORGES). — Contributions à l'étude des Synascidies du golfe de Marseille (58 fig. dans le texte)	XLII	269
DELCOURT (A.). — Recherches sur la varia-		

bilité du genre <i>Natonecta</i> . Contribution à l'étude de la notion d'espèce (2 pl. et 1 fig. dans le texte)	XLIII	373
DELCOURT (A.) et GUYÉNOT (E.). — Génétique et milieu. Nécessité de la détermination des conditions, sa possibilité chez les Drosophiles. Technique (1 pl. et 4 fig. dans le texte)	XLV	249
DUESBERG (J.). — Note sur le disque accessoire (Strie N) de la fibre musculaire striée des insectes (2 fig. dans le texte)	XLIV	23
FAURÉ-FRÉMIET (EMM.). — La fixation chez les Infusoires ciliés (17 fig. dans le texte)	XLIV	27
FRANÇOIS (PHILIPPE). — Notice biographique. Discours prononcés à ses obsèques. Liste chronologique de ses travaux scientifiques.	XLII	LXXXV
GALLARDO (ANGEL). — Variation temporaire des caractères sexuels secondaires chez une femme multipare (3 fig. dans le texte)	XLVI	344
GIARD (ALFRED). — L'Evolution dans les Sciences biologiques	XLI	427
GIARD (ALFRED). — Notice sur son œuvre par F. LE DANTEC (1 portrait)	XLII	III
GIARD (ALFRED). — L'œuvre scientifique par M. CAULLERY	XLII	XV
GIARD (ALFRED). — Lexique des principaux termes biologiques qu'il a créés, par E. R.	XLII	XXXIX
GIARD (ALFRED). — Liste chronologique de ses travaux scientifiques	XLII	XLV
GILSON (G.). — <i>Proclajus ostendensis</i> , Epi-		

caride parasite de <i>Gastrosaccus spinifer</i> (2 pl.)	XLIII	19
GUILLIERMOND. — La sexualité chez les champignons (41 fig. dans le texte)	XLIV	109
GUYÉNOT (EMILE). — L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de Mouches (7 fig. dans le texte).	XLI	353
GUYÉNOT (EMILE). — Les fonctions de la vessie natatoire des Poissons téléostiens (1 pl. et 4 fig. dans le texte)	XLIII	203
GUYÉNOT (EMILE). — Les papilles de la trompe des Lépidoptères (2 pl. et 73 fig. dans le texte)	XLVI	279
GUYÉNOT (EMILE). — Action des rayons ultra-violet sur <i>Drosophila ampelophila</i>	XLVIII	160
GUYÉNOT (E.) (V. DELCOURT).		
HAGEDOORN (AREND-L.). — Les facteurs génétiques dans le développement des organismes	XLVI	101
HAMY (E.-T.). — Notes intimes sur Georges CUVIER rédigées en 1836 par le Dr QUOY pour son ami J. DESJARDINS, de l'île Maurice.	XLI	439
HERLANT (MAURICE). — Le mécanisme de la parthénogenèse expérimentale chez les Amphibiens et les Echinodermes .	L	381
KEILIN (ANITA). — Etude embryologique d'un monstre double monocéphalien (1 pl. et 11 fig. dans le texte)	L	36
KEILIN (D.). — Recherches sur les larves de Diptères cyclorhaphes (16 pl. et 26 fig. dans le texte)	XLIX	15
KEILIN (D.). — Recherches sur la morphologie larvaire des Diptères du genre <i>Phora</i> (4 pl. et 5 fig. dans le texte)	XLV	27

- KEILIN (D.). — Recherches sur les Diptères
du genre *Trichocera* (3 pl.). XLVI 172
- KEILIN (D.) et DE LA BAUME-PLUVI-
NEL (G.). — Formes larvaires et Bio-
logie d'un Cynipide entomophage
(*Eucoila keilini*) (2 pl. et 5 fig. dans le texte) . XLVII 88
- KEILIN (D.) et PICADO (C.). — Evolution
et formes larvaires du *Diachasma*
crawfordi, Braconide parasite d'une
Mouche des fruits (1 pl. et 4 fig. dans le texte). XLVII 203
- KEILIN et PICADO. — Sur la Biologie et
morphologie larvaire d'*Anastrepha*
striata, mouche des fruits de l'Amé-
rique centrale XLVIII(fasc. 4).
- KOEHLER (R.). — Révision de la collec-
tion des Ophiures du Museum de Paris
(15 planches) XLI 279
- KOEHLER (R.) et VANEY (C.). — Nouvelles
formes de Gastéropodes ectoparasites
(2 pl.) XLVI 191
- LAVALLÉE (A.) (V. CAULLERY).
- LAMEERE (AUG.). — Les caractères sexuels
des Prionides XLIX 1
- LAMEERE (AUG.). — Une théorie zoologi-
que XLIX 378
- LAMEERE (AUG.). — Contributions à la
connaissance des Dicyémides (24 fig. dans
le texte) L 1
- LÉCAILLON (A.). — La parthénogenèse
naturelle rudimentaire (5 fig. dans le texte). XLIV 233
- LE DANTEC (FÉLIX). — Notice sur Alfred
GIARD. XLII III
- MAIRE (RENÉ). — Sur une nouvelle Laboul-
béniale parasite des Scaphidiidæ (5 fig.
dans le texte) XLIX 290

MASSART (J.). — Pourquoi les graines ne germent pas dans les fruits charnus .	L	167
MENDEL (G.). — Recherches sur les hybrides végétaux (Traduit par A. CHAPPELLIER)	XLI	371
MERCIER. — Bactéries des invertébrés. La « glande à concrétions » de <i>Cyclostoma elegans</i> Drap. (4 fig. dans le texte)	XLV	15
MESNIL (F.) et CAULLERY (M.). — Néofor- mations papillomateuses chez une Annélide (<i>Potamilla torelli</i>) dues pro- bablement à l'influence des parasites (Haplosporidie et levure) (2 pl. et 3 fig. dans le texte)	XLV	89
PALLARY (P.). — Sur l'extension de la faune équatoriale du N.-O. de l'Afri- que et réflexions sur la faune conchy- liologique de la Méditerranée	XLI	421
PELSENEER (PAUL). — A propos de la bipolarité	XLIII	11
PELSENEER (PAUL). — Glandes pédieuses et coques ovigères des Gastropodes (1 pl. et 1 fig. dans le texte)	XLIV	1
PELSENEER (PAUL). — Ethologie de quel- ques <i>Odostomia</i> et d'un <i>Monstrillidæ</i> , parasite de l'un d'eux (3 pl.)	XLVIII	1
PELSENEER (PAUL). — L'inversion chez les Mollusques, au point de vue de la variation et de l'hérédité	XLVIII (fasc. 4)	
PELSENEER (P.) (V. CAULLERY).		
PÉREZ (Ch.). — La signification phylitique de la nymphe chez les insectes méta- boles	XLIV	221
PÉREZ (Ch.). — Observations sur l'ora- gène et la segmentation des Tubu- laires (2 pl. et 15 fig. dans le texte).	XLVI	219

PÉREZ (J.). — Mission J. BONNIER et CH. PÉREZ (golfe Persique, 1901). II. Hyménoptères ⁽¹⁾	XLI 485
PÉREZ (J.). — Sur quelques particularités curieuses du rapprochement des sexes chez certains Diptères.	XLV 1
PICADO (C.). — Documents sur le Mimé- tisme recueillis en Costa-Rica (1 pl. et 9 fig. dans le texte)	XLIV 89
PICADO (C.). — Les Broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique (19 pl. et 54 fig. dans le texte)	XLVII 215
PICADO (C.) (V. KEILIN).	
PICARD (FRANÇOIS). — Hygrophilie et pho- totropisme chez les Insectes	XLVI 236
PICARD (FRANÇOIS). — V. CÉPÈDE.	
PICARD (FRANÇOIS). — Sur quelques Laboul- béniales d'Europe (1 pl.)	L 440
PIÉRON (HENRI). — Le problème de l'Au- totomie (6 fig. dans le texte)	XLII 185
PIÉRON (HENRI). — Contribution à la Biologie de la Patelle et de la Calyptrée (1 fig. dans le texte)	XLIII 183
PIÉRON (HENRI). — Recherches sur le com- portement chromatique des Inverté- brés et en particulier des Isopodes.	XLVIII 30
POYARKOFF (V. CÉPÈDE).	
QUOY (J.-B.-C.). — Notes intimes sur Georges CUVIER (avec avant-propos et annotations par le prof. E. T. HAMY).	XLI 459
RABAUD (ÉTIENNE). — Notes critiques sur les mœurs des Pompiles.	XLIII 171
RABAUD (ÉTIENNE). — Le déterminisme des changements de milieu	XLV 169

(1) La partie I a paru dans le tome XL, p. 19.

- RABAUD (ÉTIENNE). — Ethologie et comportement de diverses larves endophytes. I. *Olethreutes oblongana* (1 fig. dans le texte) XLVI 4
- RABAUD (ÉTIENNE). — Lamarckisme et mendélisme, réponse à M. A. L. HAGEDOORN. XLVI 123
- RABAUD (ÉTIENNE). — Ethologie et comportement de diverses larves endophytes (observations et expériences). II. *Myelois cribrella* H. C. (1 fig. dans le texte). XLVIII 81
- RABAUD (ÉTIENNE). — Les chenilles parasitées de *Zygana occitanica* WILL. L 284
- RABAUD (ÉTIENNE). — Essai sur la vie et la mort des espèces L 287
- RODHAIN (J.) et BEQUAERT (J.). — Matériaux pour une étude monographique des Diptères parasites de l'Afrique. II. Révision des *Œstrinæ* du continent africain (1 pl. et 30 fig. dans le texte) L 53
- RODHAIN (J.) et BEQUAERT (J.). — Matériaux pour une étude monographique des Diptères parasites de l'Afrique (1 pl. et 14 fig. dans le texte) XLIX 236
- ROUBAUD (EM.). — Recherches sur les Auchméromyies, Calliphorines à larves suceuses de sang (2 pl. et 32 fig. dans le texte). XLVII 105
- ROUBAUD (EM.). — Observations biologiques sur *Nasonia brevicornis* ASHM. Chalcidide parasite des pupes de Muscides. Déterminisme physiologique de l'instinct de ponte; adaptation à la lutte contre les Glossines L 425
- SAINTE-CLAIRE-DEVILLE (J.). — Contribution à la faune de Wimereux. Insec-

tes capturés sur la falaise de la Rochette en août 1911	XLVI	93
SELYS-LONGCHAMPS (M. de). — Sur le bourgeonnement des Polystyélinés (3 pl. et 23 fig. dans le texte)	L	170
SEURAT (L.-G.). — Sur les conditions de la ponte du Strongle lisse (4 fig. dans le texte).	XLVIII	171
SEURAT (L. G.). — Contribution à l'étude des formes larvaires des Nématodes para- sites hétéroxènes (14 fig. dans le texte) . . .	XLIX	297
SIMON (EUGÈNE). — Etudes sur les Arach- nides du Tonkin (16 fig. dans le texte) . . .	XLII	69
THOMPSON (WILLIAM R.). — Contribution à la connaissance de la larve Planidium (5 fig. dans le texte).	XLVIII	319
TRAYNARD (G.). — Polygones de variation et courbes normales de fréquence . . .	XLV	207
TUR (JAN). — Observations sur la pervers- sion de l'instinct maternel	XLIII	477
TUR (JAN). — Monstres doubles à centres abortifs (4 pl.)	XLVIII (fasc. 4)	
VAN DER WEELE (H.-W.). — Les Myrmé- léonides de Madagascar (12 fig. dans le texte et 1 pl.)	XLI	249
VAN DER WEELE. — Les <i>Platipennia</i> recueillis par le prof. VOELTZKOW à Madagascar et dans les îles environ- nantes (1 pl. et 2 fig. dans le texte)	XLII	61
VANEY (CLÉMENT). — Adaptation des Gas- tropodes au parasitisme (65 fig. dans le texte)	XLVII	1
VANEY (C.) (V. KÖHLER).		
WILLEM (V.) (V. CÉPÈDE).		

A partir du Tome 51
l'abonnement au **BULLETIN SCIENTIFIQUE**
sera de **40** fr.

7^e Série. T. I.

THE LIBRARY
OF THE

Fascicule 4

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE

ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

ET CONTINUÉ PAR

L. BLARINGHEM (Paris).

G. BOHN (Paris).

M. CAULLERY (Paris).

CH. JULIN (Liège).

F. MESNIL (Paris).

P. PELSENEER (Gand).

CH. PÉREZ (Paris).

ET. RABAUD (Paris).



PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm
Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Co, Soho-Square, 37.

(Sorti des presses le 8 juin 1917).

AVIS: Le fascicule 4 du tome 48 sera publié après la guerre.
(Voir l'avis paru dans le fascicule 3 du tome 48).

BULLETIN SCIENTIFIQUE DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

CINQUANTIÈME VOLUME (1916).

Le *Bulletin scientifique* paraît par fascicules datés du jour de leur publication. Chaque volume, grand in-8°, comprenant 4 fascicules, contient 500 pages environ avec des figures dans le texte et des planches.

Sans négliger aucune des parties des sciences biologiques, la Rédaction s'attache surtout à publier des travaux ayant trait à l'Évolution (ontogénie, phylogénie, variation, hérédité). Les recherches relatives à l'éthologie et à la distribution géographique, dans leurs rapports avec la théorie de la Descendance occupent aussi une large place dans le *Bulletin*.

En outre des travaux originaux, chaque fascicule renferme, sous le titre de **Bibliographia Evolutionis**, des analyses de livres et mémoires récents se rattachant à la théorie de l'évolution; ces analyses sont paginées à part et constituent chaque année un important recueil de documents avec table analytique.

Enfin, ce recueil peut être considéré comme le journal de la Station zoologique de Wimereux (Pas-de-Calais), fondée en 1874 par le Professeur A. GIARD.

PRIX DE L'ABONNEMENT A UN VOLUME :

Pour Paris	40 fr.
Pour les Départements et l'Étranger	42 »

L'abonnement est payable après la livraison du premier fascicule de chaque volume, et sera continué, sauf avis contraire et par écrit.

SÉRIES ANTÉRIEURES.

- 1^{re} Série. — T. I-IX, 1869-1877. *Bulletin Scientifique historique et littéraire du département du Nord et des pays voisins.*
 - 2^e Série. — T. X-XVIII, 1878-1887. *Bulletin Scientifique du département du Nord et des pays voisins.*
 - 3^e Série. — T. XIX-XXI, 1888-1890.
 - 4^e Série. — T. XXII-XXXI, 1891-1900.
 - 5^e Série. — T. XXXII-XL, 1901-1906.
 - 6^e Série. — T. XLI-XLII, 1907-1908.
 - 7^e Série. — T. XLIII-L, 1909-1916.
- } *Bulletin Scientifique de la France
et de la Belgique.*

Pour l'achat de volumes, séries ou collections et pour ce qui concerne la Rédaction, s'adresser à la Rédaction du **Bulletin scientifique**.

3, rue d'Ulm,
Paris (V^e).

Tous envois d'argent doivent être faits à M. l'administrateur du **Bulletin scientifique**.

Les auteurs recevront gratuitement 50 tirages à part. Ils pourront en obtenir un plus grand nombre au prix de revient. Les exemplaires ne peuvent être mis dans le commerce à moins de conventions spéciales.

PUBLICATIONS
DE LA
STATION ZOOLOGIQUE DE WIMEREUX

I.

BULLETIN SCIENTIFIQUE DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

II.

TRAVAUX DU LABORATOIRE

-
- I. JULES BARROIS, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, *in-4°*, 305 pages, 16 planches coloriées et noires (1877) 30 fr.
- II. PAUL HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, *in-4°*, 213 pages, 11 planches (1879) 30 fr.
- III. ROMAIN MONIEZ, Essai monographique sur les Cysticerques, *in-4°*, 190 pages, 3 planches (1880) 10 fr.
- IV. ROMAIN MONIEZ, Mémoires sur les Cestodes, *in-4°*, 238 pages, 12 planches (1881) 20 fr.
- V. A. GIARD et J. BONNIER, Contributions à l'Étude des Bopyriens, *in-4°*, 272 pages, 10 planches dont 6 coloriées, et 26 fig. dans le texte (1887) 40 fr.
- VI. EUGÈNE CANU, Les Copépodes du Boulonnais, *in-4°*, 354 pages, 30 planches dont 8 coloriées, et 20 fig. dans le texte (1892) ÉPUIsé
- VII. MISCELLANÉES BIOLOGIQUES dédiées au professeur ALFRED GIARD à l'occasion du 25^e anniversaire de la fondation de la Station zoologique de Wimereux (1874-1899), *in-4°*, 636 pages, 33 planches et 30 fig. dans le texte (1899) 50 fr.
- VIII. JULES BONNIER, Contribution à l'étude des Épicarides. les Bopyridæ, *in-4°*, 478 pages, 41 planches et 62 fig. dans le texte (1900) 50 fr.

Dépositaires des Publications du Laboratoire de Wimereux

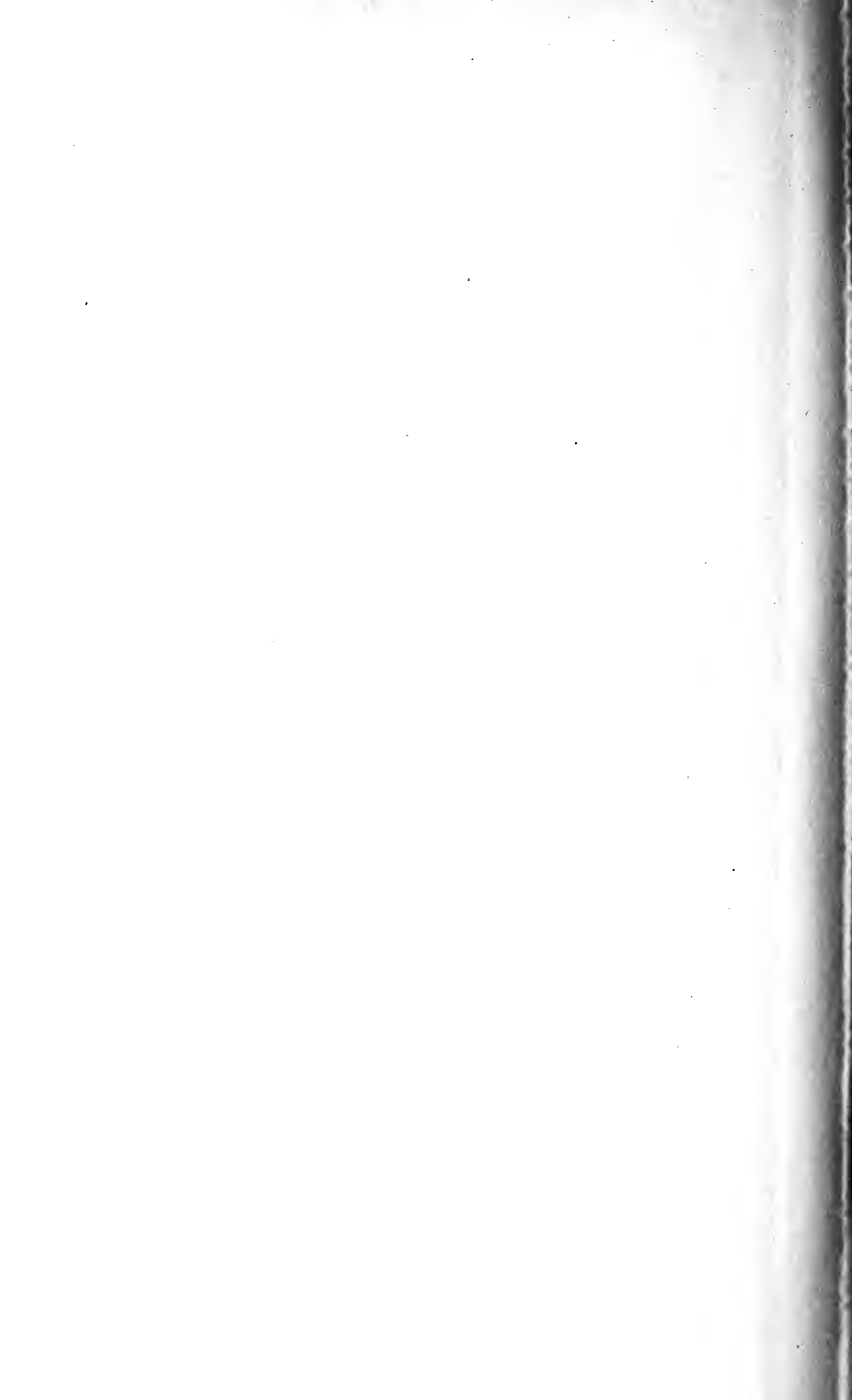
Paris, LÉON LHOMME, 3, rue Corneille ;

Londres, DULAU & C^o, 37, Soho-Square.

SOMMAIRE

	Pages
ET. RABAUD. — Essai sur la vie et la mort des espèces	287
M. HERLANT. — Le mécanisme de la parthénogenèse expérimentale chez les Amphibiens et les Echinodermes	381
E. ROUBAUD. — Observations biologiques sur <i>Nasonia brevicornis</i> , Chalcidide parasite des pupes de Muscides	425
F. PICARD. — Sur quelques Laboulbéniales d'Europe	440
<i>Table générale des matières des tomes XLI à L</i>	







UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA

570.5BU C001
BULLETIN BIOLOGIQUE DE LA FRANCE ET DE L
49-50 1915-17



3 0112 009236057