

ÉTUDES

SUR LES

TYPES INFÉRIEURS DE L'EMBRANCHEMENT DES ANNELÉS,

Par M. A. DE QUATREFAGES.

MÉMOIRE SUR LA GÉNÉRATION ALTERNANTE DES SYLLIS.

Lorsque je communiquai, au mois d'août 1843, à l'Académie des sciences (1) les faits que je venais de constater relativement à la reproduction des Syllis, je ne connaissais pas encore le remarquable ouvrage publié depuis peu par M. Steenstrup (2). Je ne pouvais donc, à cette époque, rattacher ce que j'avais observé au phénomène de la génération alternante. Cependant ce fait ne restait pas pour moi isolé; et, en 1846 (3), j'ai cherché à montrer comment il se reliait pour moi à tout un ensemble de phénomènes qui se passent, soit dans le Règne animal, soit dans le Règne végétal.

Dans l'écrit que je viens de rappeler, je ne pouvais donner des détails techniques. J'avais pourtant indiqué ce fait important que, chez les Syllis, l'individu de nouvelle formation ne ressemble pas à celui qui le produit. Or il m'a paru que les auteurs qui ont traité depuis la même question croient encore, avec Müller, qu'il n'en est pas ainsi. Aucun d'ailleurs, que je sache, n'a représenté et décrit avec détail les *individus souche* et les *nourrices*. Au moment où tout ce qui touche à la génération alternante préoccupe à un si haut degré, et à si juste titre, tous les naturalistes, j'ai pensé que ces descriptions et ces figures, quoique relatives à un fait publié depuis plusieurs années, pourraient intéresser mes confrères.

J'ai observé la génération des Syllis sur deux espèces, mais sur-

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences.*

(2) *Ueber den Generationswechsel.*

(3) *Revue des Deux-Mondes*, 15 février 1846.

tout sur la Syllis monilaire. Cette Annélide est bien connue. Elle a été décrite et figurée, quant à l'extérieur, par Savigny (1), et MM. Audouin et Edwards (2). Son organisation interne ressemble entièrement à celle de la Syllis tachetée, que M. Edwards a fait connaître (3). Je n'ajouterai donc rien à ce qu'ont déjà dit ces naturalistes, et me bornerai à prendre leurs écrits pour termes de comparaison.

Je n'ai pas suivi dès le commencement la formation du nouvel individu; mais les études faites par M. Edwards sur le mode de production des nouveaux anneaux pendant le développement des jeunes, ce que j'ai vu moi-même sur un grand nombre d'espèces d'Annélides en train de reproduire les parties postérieures qu'elles avaient perdues, enfin les faits que les Myrianides ont montrés à M. Edwards, me font adopter l'opinion émise par ce naturaliste (4). Il s'agit bien probablement ici d'un phénomène de gemmation, et non point de scissiparité, comme l'avaient cru les anciens observateurs, et comme je l'avais d'abord pensé moi-même.

Il n'en serait que plus intéressant de suivre avec soin le développement des nouveaux individus, des *nourrices*, pour employer le langage de Steenstrup. Je trouve dans mes cahiers des observations recueillies sur des individus plus ou moins avancés, et ces notes, d'accord avec mes souvenirs, montrent que la distinction est d'abord assez peu prononcée; que les divers organes ne se caractérisent que progressivement; enfin les figures même qui accompagnent ce travail montreront que les caractères différentiels de la mère et de la fille ne se prononcent que peu à peu, et n'acquièrent toute leur valeur qu'après la séparation.

Le plus ordinairement, les Syllis que j'ai rencontrés en train de se reproduire se présentaient dans l'état que j'ai figuré ici (5).

(1) *Système des Annélides*.

(2) *Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France*, t. II.

(3) *Règne animal illustré*, pl. 45. Je ne suis pourtant pas certain que les quatre petits cœcum figurés par M. Edwards à la base de la trompe existent chez la Syllis monilaire.

(4) *Mémoire sur le développement des Annélides* (*Ann. des sc. nat.*, 3^e série, 1845).

(5) Pl. 4, fig. 3, 4, 5 et 12.

L'*individu souche* avait ses proportions normales, et les anneaux postérieurs, en particulier, diminuaient de grandeur comme si l'animal allait se terminer de la manière ordinaire. Le dernier seulement était sensiblement allongé dans sa moitié postérieure (1).

L'*individu adventif*, la *nourrice*, pour employer le langage de Steenstrup, était d'un diamètre bien plus considérable et presque exactement cylindrique (2). Les derniers anneaux seulement diminuaient brusquement en arrière (3), et la tête était à peine distincte. J'ai compté les anneaux chez plusieurs, et j'en ai toujours trouvé quarante-quatre, non compris la tête.

La couleur des Syllis monilaires vivantes est verdâtre, tirant sur le jaune en avant. Plusieurs ont les trois ou quatre premiers anneaux d'une couleur légèrement orangée. Les nourrices varient de couleur seulement selon le sexe. Les femelles sont verdâtres, les mâles d'un orangé rougeâtre (4). Cette différence de teinte est due en partie à la couleur des produits, œufs ou zoospermes qu'elles renferment.

En comparant la figure ci-jointe (5), qui représente en dessus la tête d'une nourrice tenant encore à l'individu souche avec la figure donnée par MM. Audouin et Edwards (6), on constate de grandes différences :

1° La *tête* est beaucoup moins distincte ;

2° L'*antenne médiane* manque complètement, ainsi que les *cirrhes tentaculaires* ;

3° Les *antennes latérales* (7) sont sensiblement plus grêles et plus courtes ;

4° Les *lobes* placés sur les côtés de la bouche, et que Blainville regardait comme représentant les antennes externes, sont plus grêles et plus allongés (8) ;

(1) Pl. 4, fig. 4.

(2) Pl. 4, fig. 3.

(3) Pl. 4, fig. 5.

(4) Pl. 4, fig. 3.

(5) Pl. 4, fig. 4.

(6) Pl. *loc. cit.*, fig. 2.

(7) Pl. 4, fig. 4 *dd.*

(8) Pl. 4, fig. 4 *e.*

5° Les *yeux* (1), au lieu d'être placés sur une ligne courbe transversale, sont placés par paire derrière les antennes;

6° La *séparation des anneaux* est peu marquée (2):

7° Les *pièds* (3), au lieu d'être franchement uniramés, montrent un rudiment de rame supérieure;

8° Indépendamment du faisceau unique et normal que l'on retrouve à la rame inférieure (4) formé de soies composées à tête en forme de serpe dentelée, la rame rudimentaire en porte un second composé de soies simples (5).

Voilà pour les caractères extérieurs, et l'on voit que les différences sont assez grandes pour qu'il y eût lieu à établir deux genres avec ces animaux dont l'un fait encore partie de l'autre.

Nous trouvons à l'intérieur, dans les organes digestifs, une différence non moins frappante. La trompe si développée dans toutes les espèces de *Syllis*, et, dans tous les genres voisins, manque entièrement chez les *nourrices*. L'intestin, au lieu de présenter les dilatactions larges et régulières qu'on trouve dans les *Syllis* adultes (6), est étroit et à peine renflé irrégulièrement (7). On ne voit reparaître la disposition ordinaire que dans les deux ou trois avant-derniers anneaux (8).

Dans les *nourrices* encore peu avancées, la communication entre l'intestin de l'adulte et celui du nouvel individu est largement établie. Le canal servant à cette communication se rétrécit progressivement, mais il existe jusqu'au moment de la séparation complète (9).

Les caractères différenciels que je viens de signaler ne se prononcent, je le répète, que progressivement, et leur développement

(1) Pl. 4, fig. 4.

(2) Pl. 4, fig. 4.

(3) Pl. 4, fig. 4, dans l'individu souche *a a*.

(4) Pl. 4, fig. 4.

(5) Pl. 4, fig. 4 *f*, et fig. 8 *a*.

(6) Voir entre autres la planche de M. Edwards.

(7) Pl. 4, fig. 4.

(8) Pl. 4, fig. 5.

(9) Pl. 4, fig. 4.

coïncide avec l'individualisation de plus en plus complète de la nourrice. Ainsi, dans les premiers temps, à l'époque où l'étranglement est peu considérable, où les yeux sont encore peu marqués, où les muscles sont très irréguliers, cette dernière ne donne presque aucun signe de spontanéité. Elle est trainée par la mère comme un corps inerte. Les pieds n'ont presque pas de mouvements, et les cirrhes dorsaux restent à peu près immobiles. A mesure que le nouvel organisme se perfectionne, la nourrice présente des signes évidents d'une volonté propre. Ses pieds et ses cirrhes s'agitent : souvent on la voit vouloir suivre une direction autre que celle qui lui est imprimée par la mère. Enfin, dans les temps qui précèdent de peu la séparation, j'ai vu souvent la mère rester immobile, tandis que la nourrice s'agitait avec beaucoup de vivacité comme si elle cherchait à rompre les derniers liens qui l'attachaient encore à l'individu souche.

Il est à remarquer que, pas plus à cette époque que plus tard, je n'ai pu voir le système nerveux des nourrices, sans doute à cause des obstacles que mettait à l'observation la présence des œufs ou des spermatozoïdes. J'ai, à diverses reprises, très bien vu celui des mères, et je l'ai décrit ailleurs (1).

La séparation une fois effectuée, les nourrices jouissent d'une vie indépendante, et cette période de leur existence doit se prolonger pendant assez longtemps, car il se passe en elle de nouveaux mouvements organiques qui ont pour résultat de rendre de plus en plus profondes quelques-unes des différences qui les distinguent des individus souches, et d'en affaiblir certaines autres.

Voici quelques faits qui doivent entrer dans la première de ces deux catégories :

Les *antennes latérales* se portent entièrement sur les côtés (2).

Les *yeux* prennent un plus grand volume, et deviennent également tout à fait latéraux (3).

(1) *Nouveau Mémoire sur le système nerveux des Annelides* (*Ann. des sc. nat.*, 3^e série).

(2) Pl. 4, fig. 6 et 7.

(3) Pl. 5, fig. 6 et 7.

Les *mamelons labiaux* s'allongent, et deviennent irrégulièrement claviformes (1).

Le *tube digestif* s'atrophie de plus en plus.

La *cavité générale* du corps se farcit de plus en plus d'œufs ou de spermatozoïdes, et le *diamètre transversal* s'accroît proportionnellement.

Dans la seconde catégorie, je placerai les faits suivants :

La *tête* se sépare nettement des anneaux suivants.

L'*antenne médiane* se montre à peu près à sa place ordinaire sous la forme d'un très petit tubercule (2).

La *bouche*, quoique presque terminale, est placée un peu vers la face inférieure du corps (3).

L'*individu adventif*, jusque-là nourri par l'*individu souche*, saisit et digère des aliments, car l'intestin est rempli d'une matière verte qui ne montre plus dans l'anneau caudal que des molécules dont l'extrême division indique une digestion complète.

Je n'ai jamais rencontré dans les individus souches la moindre trace d'œufs ou de spermatozoïdes. Ces produits se trouvent exclusivement dans les nourrices, et sont toujours portés par des individus différents.

Dans les femelles, j'ai trouvé des œufs à divers âges ; mais je n'ai pas distingué l'ovaire que me cachait, sans doute, la masse très opaque des œufs d'un vert assez foncé.

Chez les mâles, les testicules se montrent sous la forme d'organes arrondis, framboisés (4), formés de granulations assez régulières, qui me semblent ne pouvoir être que des masses spermatogènes. Les Spermatozoïdes eux-mêmes sont extrêmement petits. Dans les nourrices encore attachées à la mère, quoiqu'ils soient déjà isolés et remplis de vivacité, le corps a au plus $1/200$ de millimètre de long, et la queue $1/60$ de millimètre ; en outre, le corps est simplement ovoïde, assez allongé (5). Chez les nourrices devenues indépen-

(1) Pl. 4, fig. 6 et 7.

(2) Pl. 4, fig. 6 et 7.

(3) Pl. 4, fig. 6 et 7.

(4) Pl. 4, fig. 4 gg.

(5) Pl. 4, fig. 10.

dantes, le corps se renfle davantage, et présente antérieurement un petit bourgeon sphérique terminal ; quelquefois même il est bilobé (1).

Je n'ai jamais rencontré de nourrices isolées qui ne fussent gorgées d'œufs ou de Spermatozoïdes. Ces produits remplissent toute la cavité générale du corps, et pénètrent jusque dans les pieds qu'ils distendent. Toutefois on n'en trouve jamais ni dans la tête (2), ni dans les deux ou trois derniers anneaux (3). Une membrane très fine, et qu'on ne distingue que sur ces deux points, paraît s'opposer à leur passage.

Du fait général que je viens d'indiquer, j'ai cru pouvoir conclure que la vie des nourrices avait pour terme le moment où les produits, destinés à la propagation de l'espèce, avaient acquis toute leur maturité, et que la dissémination s'opérait par suite de la rupture du corps distendu outre mesure.

Les observations qui précèdent s'appliquent en tout point à l'espèce de Syllis que j'ai étudiée en Sicile ; toutefois celle-ci m'a montré aussi quelques détails assez intéressants.

Sur l'individu que j'ai représenté, et qui était un mâle, il existait encore une large communication entre la cavité générale de l'individu souche et celle de la nourrice ; aussi la membrane enveloppante des spermatozoïdes faisait-elle de chaque côté du tube digestif une hernie considérable, remontant jusqu'au troisième avant-dernier anneau de la mère (4). Ces deux espèces de sacs étaient remplis d'une matière granuleuse blanche ; mais on n'y distinguait pas de Spermatozoïdes, tandis qu'ils se montraient déjà bien formés dans la cavité générale de la nourrice.

Comme dans la Syllis monilaire, les testicules étaient formés de masses spermatogènes qui étaient ici régulièrement ovoïdes, et avaient environ $1/75$ de millimètre de longueur (5). Les Sperma-

(1) Pl. 4, fig. 11.

(2) Pl. 4, fig. 4 et 12.

(3) Pl. 4, fig. 5.

(4) Pl. 4, fig. 12.

(5) Pl. 4, fig. 12.

tozoïdes mûrs avaient un corps bilobé ou trilobé long d'environ $\frac{1}{180}$ de millimètre, et portant une queue très grêle d'environ $\frac{1}{50}$ de millimètre de longueur (1).

Observations générales.

Dans tout ce qui précède, j'ai désigné la *Syllis agame* par les mots de mère, d'individu primitif, d'individu souche, de parent, qui tous supposent l'idée de préexistence; j'ai appelé la *Syllis sexuée*, l'individu adventif, la fille, exprimant ainsi qu'elle tire son origine de la première, et la nourrice, en donnant à ce mot le sens que lui a attribué Steenstrup. Ces expressions auront, j'espère, été comprises; mais il me semble qu'on fera bien de les remplacer par des termes plus précis, et qu'il sera convenable d'adopter pour l'exposé des phénomènes analogues à celui qui nous occupe, la terminologie proposée par M. Van Beneden.

On sait que ce naturaliste a désigné par le nom de *Scolex* les individus agames qui sortent de l'œuf; par celui de *Strobila*, les êtres polyzoïques sexués ou non, résultant de la transformation ou du bourgeonnement du Scolex; par celui de *Proglottis*, les individus sexués. Ces expressions me semblent très propres à faciliter l'exposé des faits et leur discussion.

Sans sortir de la classe des Annélides, et sans toucher aux animaux qui passent par les états de *Proscolex*, de *Deutoscolex*, etc., avant de devenir *Strobila*, remarquons que les distinctions établies par le naturaliste belge présentent de l'une à l'autre des espèces d'intermédiaires.

Les *Syllis*, décrites jusqu'à ce jour dans les ouvrages, sont indubitablement produites par des œufs; de plus, elles-mêmes ne sont jamais sexuées: ce sont donc de véritables *Scolex*.

Les individus qu'elles produisent par bourgeonnement sont simples et sexués: ce sont donc de véritables *Proglottis*, et ce sont eux dont il faudra donner les caractères, quand on voudra faire connaître les *Syllis* adultes.

Mais, dans les Myrianides étudiées par M. Edwards, les choses

(1) Pl. 4, fig. 45.

ne se passent pas tout à fait aussi simplement. Le Scolex produit non plus un seul individu, mais une série d'individus sexués et réunis en chapelet. Nous trouvons donc ici un véritable *Strobila*, mais adhérant encore au Scolex qui existe toujours avec ses caractères premiers. Il reste à savoir si cet être polyzoïque doit vivre quelque temps isolé après s'être séparé tout d'une pièce du Scolex, ou bien si chacun des *Proglottis* qui le composent se séparera successivement.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE 4.

Fig. 3. *Syllis monilaire en train de se reproduire*, de grandeur naturelle; *a*, l'individu souche, le parent; *b*, l'individu adventif, la nourrice.

Fig. 4. *Extrémité postérieure d'un parent et extrémité antérieure d'une nourrice*. Les deux individus sont sur le point de se séparer, et ne tiennent l'un à l'autre que par les téguments et le tube digestif. — *a*, le parent; *b*, la nourrice qui est du sexe mâle: on aperçoit les testicules *g*; *c*, le tube digestif; *dd*, antennes externes; *ee*, lobes latéraux; *ff*, faisceaux qui n'existent que chez les nourrices.

Fig. 5. *Extrémité postérieure d'une nourrice femelle*. On voit que les œufs *b* remplissent le corps tout entier, à l'exception des cinq derniers anneaux; *a*, tube digestif.

Fig. 6. *Tête d'une nourrice spontanément séparée du parent*, vue en dessus.

Fig. 7. La même vue en dessous.

Fig. 8. *Pied d'une nourrice*. — *a*, faisceau de soies simples, très longues, qui manque aux pieds du parent (figures 4 et 5).

Fig. 9. *Soie composée d'une nourrice*.

Fig. 10. *Zoospermes pris chez une nourrice mâle qui adhère encore au parent*.

Fig. 11. *Zoospermes pris chez une nourrice mâle trouvée séparée du parent*.

Fig. 12. *Syllis de Sicile en voie de reproduction alternante*. On voit que l'étranglement entre le parent *a* et la nourrice *b* est bien moins prononcé que dans l'exemple précédent; les deux cavités générales du corps communiquent encore ensemble. Il y a entre le parent et la nourrice des différences extérieures analogues à celles qu'ils présentent dans la *Syllis monilaire*. (Pour ne pas trop embrouiller les figures, le graveur a représenté imparfaitement les pieds du côté droit; mais on voit au côté gauche les faisceaux de soies simples *cc* qui existent chez la nourrice et manquent aux pieds du parent.)

Fig. 13. *Soie composée de cette Syllis*.

Fig. 14. *Tissu du testicule*, à un grossissement de 300 diamètres.

Fig. 15. *Spermatozoïdes de la même Syllis*, à un grossissement de 500 diamètres.