

## LES ORGANES SEGMENTAIRES DES POLYCHÈTES

Par AUG. LAMEERE

GOODRICH (¹), puis FAGE (²), ont étudié les organes segmentaires des Polychètes; ils ont reconnu qu'ils ne répondaient pas tous au même type d'organisation.

Deux parties différentes entrent en principe dans leur constitution : 1° un entonnoir génital, appelé *cœlomiducte* par RAY LANKESTER, qui est mésodermique et qui résulte d'une modification de la somatopleure d'une cavité cœlomique; 2° une *néphridie* urinaire, ectodermique.

*Cœlomiducte* et *néphridie* se mettent en communication l'un avec l'autre dans le développement; ensemble ils constituent un gonoducte évacuant les gonocytes tombés dans la cavité cœlomique.

Exceptionnellement, cependant, le *cœlomiducte* est détourné de sa fonction première pour former un appareil rénal perfectionné, et cela de diverses façons : dans ce cas, les produits génitaux ne sont plus expulsés par les organes segmentaires.

Chez les *Capitellidæ*, comme chez les Oligochètes et leurs descendants Hirudinées et Plathelminthes, le *cœlomiducte* génital s'ouvre directement à l'extérieur, indépendamment de la *néphridie* rénale.

Lorsque les deux organes se continuent, trois cas se présentent :

I — Le *cœlomiducte* est d'emblée en communication avec la *néphridie* (*Amphinomidæ*, *Chrysopetalidæ*, *Aphroditidæ*, *Eunicidæ* et toutes les Polychètes sédentaires sauf *Capitellidæ*), les deux organes formant une *néphromixie*;

II — La *néphridie* s'ouvre directement dans la cavité cœlomique et le *cœlomiducte* se met tardivement en communication avec elle (*Hesionidæ*, *Syllidæ*), ou bien il se transforme en un organe excréteur associé à la *néphridie* (*Hesionidæ*) ou non (*Nereidæ*);

III — La *néphridie* se prolonge dans la cavité cœlomique par un bouquet de solénocytes et le *cœlomiducte* se met tardivement en communica-

(¹) GOODRICH (E.-S.). — *On the nephridia of the Polycheta* (QUART. JOURN. MICROSC. SC. (N. S.), 40, 41, 43, 1897-1900).

(²) FAGE (L.). — *Recherches sur les organes segmentaires des Annélides polychètes* (ANN. SC. NAT., ZOOL. [9], 3, 1906).

tion avec elle (*Phyllodocidae*, *Goniadinæ*), ou bien il se transforme en un organe excréteur associé à la néphridie (*Glycerinæ*, *Nephthydidæ*).

Se plaçant à un point de vue strictement morphologique, et sans s'inquiéter de l'évolution même des Polychètes, GOODRICH a voulu sérier généalogiquement ces phénomènes. Il a admis que le cœlomiducte et la néphridie doivent être considérés comme ayant été primitivement indépendants et que la néphridie à solénocytes est le type le plus archaïque.

D'après le savant zoologiste anglais, le point de départ, non réalisé dans la nature actuelle, serait une néphridie à solénocytes et un entonnoir génital s'ouvrant directement à l'extérieur dorsalement par rapport à l'organe urinaire.

Chez les *Phyllodocidae* et les *Goniadinæ*, nous assisterions au greffage du cœlomiducte sur la néphridie à solénocytes; chez les *Glycerinæ* et les *Nephthydidæ* le cœlomiducte greffé perdrait sa fonction génitale.

D'autre part, les *Capitellidae* se rattacherait au type archaïque, en ce sens que le cœlomiducte, génital, est encore indépendant de la néphridie, mais celle-ci aurait perdu ses solénocytes et s'ouvrirait directement dans la cavité cœlomique.

De là nous passerions aux cas où le cœlomiducte est greffé tardivement ou d'emblée sur la néphridie ouverte dans le cœlome.

Enfin les *Nereidæ* seraient comparables aux *Capitellidae*, mais leur cœlomiducte serait modifié en organe excréteur.

Si nous devions appliquer ces suggestions à la classification des Polychètes, nous devrions envisager deux groupes : le premier comprendrait les formes soi-disant primitives, *Phyllodocidae*, *Glyceridae* et *Nephthydidæ*, le deuxième se partagerait en deux sections : 1<sup>o</sup> les *Capitellidae* et les *Nereidæ*; 2<sup>o</sup> toutes les autres Polychètes.

Cela répondrait si peu à ce que nous pouvons soupçonner de la phylogénie des Polychètes que GOODRICH, suivi par FAGE et par STORCH (1), est forcé d'admettre que chez les Polychètes les organes segmentaires ont évolué d'une façon absolument indépendante de l'ensemble des autres caractères.

En est-il bien ainsi? Les conséquences bizarres de la sériation établie par GOODRICH ne proviendraient-elles pas de ce que l'idée mère de l'auteur anglais est erronée?

Commençons par examiner si les groupements que l'on obtient en classant les Polychètes d'après la structure des organes segmentaires sont naturels.

Il n'y a de néphridies à solénocytes que dans les trois familles des

(1) STORCH (O.). — *Vergleichend-anatomische Polychätenstudien* (SITZUNGSB. AKAD. WIEN, CXXII, 1913).

*Phyllodocidae*, des *Glyceridae* et des *Nephthydidae*. Or, les représentants de ces trois familles ont d'autres caractères communs qui nous permettent peut-être de les considérer comme devant constituer un groupe légitime : absence de palpes, quatre antennes disposées en carré en avant du lobe préoral, deux yeux au plus, pas de cténidies mais des branchies parapodiales, parapodes à rame dorsale absente (le soi-disant notopode des *Nephthydidae* semble bien être de néoformation).

Les *Hesionidae* et les *Syllidae* sont évidemment apparentées : outre la ressemblance dans leurs organes segmentaires, elles sont encore caractérisées par la présence de palpes et surtout par l'allongement de leurs cirres parapodiaux ; les *Nereidae* semblent devoir se rattacher à ce groupe, tandis que les *Capitellidae* leur sont totalement étrangères et se rattachent certainement aux Polychètes sédentaires.

Le troisième groupe, à néphromixies, comprend les seules Polychètes à cténidies ou à organes qui semblent les remplacer ; ce sont, outre les Sédentaires, les familles d'Errantes des *Amphinomidae*, *Chrysopetalidae*, *Aphroditidae* et *Eunicidae*, quatre familles qui offrent plus d'affinités entre elles qu'avec les autres Polychètes errantes.

L'on peut donc grouper naturellement les Polychètes d'après la structure de leurs organes segmentaires.

Voyons maintenant, en faisant abstraction des organes segmentaires, quelles sont les formes qui ont le plus de caractères primitifs.

L'on pourra probablement maintenir la division des Polychètes en Errantes et Sédentaires, les Sédentaires caractérisées par la conservation, en principe du moins, de la cténidie parapodiale et par la disparition des cirres dorsaux. Ces Polychètes, plus évoluées que les Errantes, et probablement issues des *Amphinomidae*, ont des néphromixies, à l'exception des *Capitellidae* ; ces dernières, par leur cœlomiducte indépendant de la néphridie, offrent des affinités avec les Oligochètes et il n'est guère possible de les considérer autrement que comme voisines des *Opheliidae* et par conséquent comme se rattachant aux Scoléciformes. La conclusion serait que la néphromixie a pu par disjonction engendrer ce qui existe chez *Capitella*, idée absolument opposée à celle de GOODRICH.

Dans le groupe des Errantes ce ne sont pas les familles dont les néphridies offrent des solénocytes qui sont les plus primitives ; si nous voulons en effet hiérarchiser les trois catégories qui se distinguent par la structure des organes segmentaires, nous arrivons au résultat suivant.

Les formes à néphromixies ont le plus de caractères archaïques ; c'est dans la famille de *Amphinomidae* que nous devons chercher les moins évoluées des Polychètes : tous les segments du métasome homonomes, des palpes, quatre yeux, cinq antennes, cirres dorsaux et ventraux des parapodes bien développés, des branchies sanguines cténidiales, noto-

pode et neuropode présents, pas d'acicules, pharynx simple, système nerveux du type tétraneure comme l'a mis en évidence STORCH<sup>(1)</sup>.

Aux *Amphinomidae* se rattachent, mais indépendamment, les *Chrysopetalidae*, les *Aphroditidae*, les *Eunicidae* et aussi les Sédentaires.

Le deuxième groupe des Polychètes errantes, où la néphridie s'ouvre dans le cœlome et se met ultérieurement en communication avec le cœlomiducte, débute par les *Hesionidae* que nous ne pouvons guère considérer autrement que comme dérivant directement des *Amphinomidae*: la branchie sanguine s'est perdue, mais nous voyons ici la première manifestation d'une compensation qui va s'établir. A la branchie sanguine primitive se substitue physiologiquement l'une ou l'autre partie du parapode qui constituera une nouvelle branchie. Chez les *Hesionidae*, c'est l'allongement des cirres qui commence; cet allongement atteindra son maximum chez les *Syllidae* que nous pouvons considérer comme descendant des *Hesionidae*.

Les *Nereidae* sont assez embarrassantes; elles ont comme les *Hesionidae* la néphridie ouverte dans le cœlome, mais leur cœlomiducte en est indépendant et transformé en organe rénal spécialisé; leurs cirres ne sont pas allongés, mais leur parapodes compliqués suppléent à l'absence de cténidie. Dérivent-elles indépendamment des *Amphinomidae* ou bien se rattachent-elles à la souche même des *Hesionidae*? La structure des palpes semble plaider pour cette dernière alternative; s'il en est bien ainsi, *Hesionidae*, *Syllidae* et *Nereidae* forment un groupe naturel, mais un groupe plus évolué que celui des *Amphinomidae* et consorts.

Vient maintenant la catégorie où les néphridies se terminent par des solénocytes: ce groupe, abstraction faite d'abord des néphridies, nous apparaît comme le plus évolué de tous; à la perte des cténidies, correspond chez les *Phyllodocidae* l'élargissement foliacé des cirres, chez les *Glyceridae* et les *Nephthyidae* le développement de branchies parapodiales. Il est difficile de dire si cette catégorie se rattache aux *Amphinomidae* ou si elle a passé par un type primitif d'*Hesionidae*.

Il résulte de ces considérations que la classification des Polychètes se présente de la manière suivante. Il y a des Errantes et des Sédentaires. Le groupe le plus primitif des Errantes (*Amphinomidae*, etc.) offre des néphromixies que nous retrouvons chez les Sédentaires, sauf chez les *Cyphotellidae* où secondairement il y a séparation de la néphridie d'avec le cœlomiducte; un deuxième groupe d'Errantes, plus évolué (*Hesionidae*, etc.) a des néphridies ouvertes dans le cœlome et des cœlomiductes s'y

<sup>(1)</sup> STORCH (O.). — Zur vergleichenden Anatomie der Polychäten (VERHANDL. ZOOL. BOT. GESELLSCH. WIEN, LXII, 1912).

rattachant tardivement ; un troisième groupe, plus évolué encore (*Phyllodocidæ*, etc.), a des néphridies à solénocytes.

C'est absolument l'inverse de ce que voudrait la théorie de GOODRICH ; sans idée préconçue sur l'évolution des organes segmentaires, nous arrivons à une conclusion diamétralement opposée si nous envisageons les caractères des Polychètes dans leur ensemble.

La néphromixie est primitive ; elle s'est modifiée de différentes manières :

1<sup>o</sup> La néphridie ne se rattaché plus d'emblée au cœlomiducte, mais elle s'ouvre dans la cavité cœlomique au préalable, le cœlomiducte se greffant sur elle plus tard (*Hesionidæ*, etc.).

2<sup>o</sup> La néphridie ne se rattaché plus d'emblée au cœlomiducte, mais elle se termine par des solénocytes, le cœlomiducte se greffant sur elle plus tard (*Phyllodocidæ*, etc.).

Dans ces deux alternatives, le cœlomiducte peut être détourné de sa fonction première et devenir rénal.

3<sup>o</sup> La néphridie, comme dans le premier cas, s'ouvre dans le cœlome, mais le cœlomiducte va s'ouvrir directement à l'extérieur (*Capitellidæ*).

Tout ceci cadre complètement avec l'idée que nous devons nous faire de l'origine des organes segmentaires.

Il est évident que GOODRICH, FAGE et STORCH considèrent la néphridie à solénocytes comme primitive parce que cet organe existe dans la trochosphère ; nous savons qu'il y en a deux paires dans la larve de *Polygordius*<sup>(1)</sup>, toutes deux ayant commencé par être des archinéphridies, c'est-à-dire par être des tubes ectodermiques fermés à l'extrémité par une seule cellule, les solénocytes dérivant de celle-ci par multiplication et transformant l'organe en une protonéphridie *sensu HATSCHEK*. La première paire de néphridies disparaît chez l'adulte (elle correspond au dernier segment du lobe préoral, le segment qui porte les palpes), la seconde perd ses solénocytes et va s'ouvrir dans la seconde paire de cavités cœlomiques, celles du segment buccal, par des cœlomiductes.

Ces faits donneraient évidemment raison à GOODRICH s'il était prouvé que ces particularités de la trochosphère sont originelles et non secondaires.

Or nous avons de bonnes raisons de penser que les néphridies à solénocytes ne sont pas les organes segmentaires primitifs des Polychètes.

Si en effet, au lieu d'envisager avec l'école allemande, la trochosphère comme une forme ancestrale, nous admettons avec EDOUARD VAN BENEDEN

(1) WOLTERECK (R.). — *Zur Kopffrage der Anneliden* (VERH. DEUTSCH. ZOOL. GES., 1905).

que les Polychètes dérivent des Cérianthaires, l'axe de nos raisonnements doit être déplacé.

J'ai développé antérieurement en détail la théorie d'EDOUARD VAN BENEDEN avec toutes les conséquences que j'ai cru pouvoir en tirer et je serai bref (¹).

Admettons que le Polychète dérive d'un Cérianthaire retourné, progressant sur la face buccale ou nerveuse, les loges mésentériques devenant les cavités cœlomiques en s'isolant de la cavité gastrique : les gonocytes ne tombent plus dans la cavité digestive, mais sortent par les organes segmentaires qui ne peuvent être que des cinclides. Un organe segmentaire est en principe un orifice génital formé d'un bout mésodermique et d'un bout ectodermique ; le bout mésodermique s'organise en cœlomiducte, le bout ectodermique, ou cœlomodæum, s'allonge en tube, la néphridie, qui évolue en organe rénal. Chez les Mollusques et chez les Arthropodes, soit dit entre parenthèses, c'est le cœlomiducte qui est devenu excréteur.

La néphromixie doit être considérée comme étant l'organe segmentaire primitif.

La trochosphère n'est pas un ancêtre, mais une larve, adaptation momentanée à la vie pélagique, qui représente la larve *antipathula* des Cérianthaires ; c'est une *antipathula* sur laquelle a retenti la structure du Polychète et qui est affectée de caractères d'adaptation encore plus perfectionnés à l'existence planctonique disséminatrice. Elle a ses organes segmentaires purement rénaux, mais comme elle a perdu ses cavités cœlomiques, qu'elle est gonflée de mésenchyme ectodermique, ses néphridies ne peuvent pas évidemment se mettre en rapport avec un cœlomiducte qui n'existe pas ; ces néphridies restent donc fermées et constituent des archinéphridies ; leur transformation en protonéphridies à solénocytes est évidemment un perfectionnement propre à la trochosphère et momentané : quand les cavités cœlomiques du premier segment du métasome sont constituées, les cœlomiductes apparaissent et les solénocytes disparaissent. La néphridie à solénocytes est donc secondaire dans la trochosphère : c'est l'adaptation et le perfectionnement de l'organe rénal dans une région où le cœlomiducte manque. Dès lors nous pouvons parfaitement comprendre que dans l'évolution la néphridie ait été modifiée chez l'adulte aussi dans les mêmes circonstances.

Le point de départ de la transformation de la néphromixie primitive

(¹) LAMEERE (AUG.). — *Une théorie zoologique* (BULL. SCIENT. FRANCE ET BELGIQUE, XLIX, 1916).

ID. — *Sur la signification de la trochosphère* (TRAVAUX DE LA STATION ZOOL. DE WIMEREUX, IX, 1925).

est un retard dans le raccordement du cœlomiducte avec le cœlomodæum. Celui-ci, une archinéphridie, s'ouvre, comme il le ferait si le cœlomiducte était là, mais en l'absence de celui-ci, qui n'est pas encore développé, il s'ouvre dans la cavité cœlomique. Plus tard le cœlomiducte se différenciant, là où débouche le cœlomodæum dans la cavité cœlomique, la néphromixie sera reconstituée (*Hesionidae*, etc.); à moins que le cœlomiducte ne se greffe plus sur la néphridie et aille secondairement s'ouvrir directement au dehors (*Capitellidae* et *Oligochètes*).

Ou bien, l'entonnoir génital étant en retard, la néphridie ne s'ouvre pas d'abord, mais son extrémité, comme dans la trochosphère, produit des solénocytes dont le fonctionnement (dans le liquide cœlomique ici et non dans un mésenchyme comme dans la trochosphère) supplée à l'absence d'entonnoir néphridien; c'est plus tard seulement que la néphridie s'ouvrira pour se mettre en communication avec le cœlomiducte (*Phyllodocidae*, etc.). Les solénocytes sont un retentissement dans le métasome de ce qui s'est produit secondairement dans la trochosphère: ils sont une manifestation de cette tendance au perfectionnement de l'appareil rénal primitif qui se traduit encore par la transformation du cœlomiducte en un excrétophore chez *Hesione*, chez *Nereis*, chez *Glycera*, chez *Nephthys*.

En envisageant les faits de cette manière, tout à fait à l'inverse de la conception de GOODRICH, nous mettons en harmonie l'évolution générale des Polychètes et l'évolution de leurs organes segmentaires; nous confirmons ainsi une fois de plus la valeur explicative de la théorie qui fait dériver les Cœlomates des Cérianthaires.

---