

565-44  
P. FAUVEL  
1967

# RECHERCHES SUR LES OTOCYSTES DES ANNÉLIDES POLYCHÈTES

Par Pierre FAUVEL

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE D'ANGERS

---

## INTRODUCTION

Après le magistral mémoire qu'Ehlers (1892) a consacré aux organes auditifs des Arénicoles, il semble rester bien peu de choses à glaner en étudiant les otocystes des Polychètes.

Néanmoins l'étude de ces organes m'ayant fourni l'occasion de rectifier quelques erreurs et de découvrir un certain nombre de faits nouveaux, j'ai pensé qu'il ne serait peut-être pas inutile de réunir en un travail d'ensemble une série de recherches et d'observations sur toutes les familles de Polychètes pourvues de ces organes.

Les otocystes des Polychètes ont été découverts d'abord par Grube (1838) (1) sur l'*Arenicola marina*. Bientôt après Stanius (1840) et V. Siebold (1841) en reconnaissent la véritable nature, qui avait échappé à Grube. De Quatrefages (1844 a et b) ne tarda pas à signaler des organes analogues chez des Amphicorines et une *Phyllodoce*, puis un peu plus tard (1850) chez l'*Eunice sanguinea*. Claparède (1863) découvrit des organes auditifs chez une larve de Térébelle, puis (1864-1868) chez plusieurs Sabelliens. De nombreux auteurs ne tardèrent pas à montrer, chez les Sabelliens, la fréquence de ces organes, fort rares dans les autres familles, exception faite cependant des Arénicoles chez lesquels ils sont au contraire presque la règle.

(1) Les dates, entre parenthèses, qui suivent les noms d'auteurs renvoient à l'index bibliographique, à la fin du mémoire.

Marion et Bobretzky (1875) signalent la présence d'organes auditifs chez l'*Aricia Ørstedii* et l'année suivante Greeff (1876) décrivit les otocystes des Alciopides. Meyer (1882) crut rencontrer également ces organes chez les Ophéliens (*Polyophtalmus pictus*).

Voici d'ailleurs la liste des Annélides Polychètes chez lesquelles on a décrit jusqu'ici des otocystes plus ou moins authentiques, avec l'indication des auteurs qui les ont découverts ou étudiés particulièrement.

#### Euniciens.

*Marpysa sanguinea* Mont., de Quatrefages (1850, p. 30; 1865, p. 91; 1869, p. 345, 346, pl. VI, fig. 5).

*Halla australis* Haswell, Haswell (1886, p. 22).

#### Phyllodociens.

*Phyllo-locus pellucida* Qfg., de Quatrefages (1844 b, p. 94, pl. II, fig. 4 c).

#### Alciopiens.

*Asterope candida* Clp., Greeff (1876, p. 112-114, pl. VII, fig. 81); Béraneck (1893 a, p. 67, 87, 99, et 1893 b).

*Alciopa Cantraii* Clp., Béraneck (1893 b).

#### Ophéliens.

*Polyophtalmus pictus* Duj., Meyer (1882, p. 801 et 1888, p. 640).

#### Ariciens.

*Aricia capsulifera* Bibr., Bobretzky (1873).

— *Ørstedii* Clp., Marion et Bobretzky (1873, p. 68).

— *acustica* Lgh., Langerhans (1879, p. 88-89).

#### Arénicoliens.

*Arenicola marina* L., Grube (1838); Stanius (1840); Ehlers (1892).

— *Grubii* Clp., Claparède (1868, p. 296, pl. XIX, fig. 2).

— *ecaulata* Johnst., Fauvel (1899 a, p. 24, pl. I, fig. 10, 11, 13; 1899 b, 1899 c); Gamble et Ashworth (1900, p. 503).

— *cristata* (1) Stimp., Ehlers (1892); Gamble et Ashworth (1900, p. 502).

— *Claparedii* Lev., Ehlers (1892).

— *assimilis* Ehl., Ehlers (1901, p. 177-178); Ashworth (1902, p. 752).

#### Térébelliens.

*Lanice conchilega* Pallas, Claparède (1863, p. 65, pl. VIII, fig. 2; pl. IX, fig. 1 à 6); Meyer (1887, pl. XXIII, fig. 3. — 1888, p. 561); Häcker (1896, p. 142, pl. V, fig. 42); Fauvel (1902).

*Wartelia gonotheca* Giard, Giard (1878); Nordenskiold (1901).

*Loimia medusa* Sav., Meyer (1888, p. 640).

— *turgida* Andr., Andrews (1891, p. 298, 300, pl. XVIII, fig. 46).

(1) Sous le nom d'*A. antillensis* Ltk.

*Terebella fulgida* Agass., Agassiz (1866, p. 320, pl. VII, fig. 19).

*Amphitrite Edwardsi* Qfg., de Saint-Joseph (1894, p. 197, pl. VIII, fig. 221).

#### Sabelliens.

*Potamilla incerta* Lgh., Langerhans (1884, p. 267, pl. XVI, fig. 29).

*Potamilla Torelli* Mgr., P. Fauvel (1906, p. 530-533).

— *reniformis* O.-F. Müll., P. Fauvel (1906, p. 530-533).

*Branchiomma vesiculosum* Mont., Brunotte (1888).

*Amphiglena mediterranea* Leydig., Claparède (1864, p. 493, pl. III, fig. 4).

*Jasmineira caudata* Lgh., Langerhans (1880, p. 414, pl. V, fig. 32).

— *oculata* Lgh., Langerhans (1884, p. 270).

— *elegans* St-J., de Saint-Joseph (1894, p. 317, pl. XII, fig. 338 et 345).

*Myxicola infundibulum* Mont., Meyer (1887, pl. XXIII, fig. 40; pl. XXIV, fig. 6; pl. XXVI, fig. 19; 1888, p. 560-561).

— *Dinardensis* St-J., de Saint-Joseph (1894, p. 325, pl. XII, fig. 351).

— *Steenstrupi* Kröyer, Soulier (1903, p. 52).

— *(Leptochone) exsthetica* Clp., Claparède (1870, p. 152).

— *(Leptochone) violacea* Lgh., Langerhans (1884, p. 272, pl. XVI, fig. 36).

— *(Leptochone) parasites* Qfg., Langerhans (1884, p. 272).

*Chone Duneri* Mgr., Langerhans (1880, p. 413, pl. VI, fig. 44).

— *arenicola* Lgh., Langerhans (1880, p. 413, pl. V, fig. 28).

— *collaris* Lgh., Langerhans (1880, p. 416, pl. V, fig. 29).

*Euchone rosea* Lgh., Langerhans (1884, p. 271, pl. XVI, fig. 35).

*Dialychone acustica* Clp., Claparède (1868, p. 431, pl. XXX, fig. 3).

*Oria Armandi* Clp., Claparède (1864, p. 500, pl. III, fig. 2).

— *Eimeri* Lgh., Langerhans (1880, p. 417, pl. V, fig. 31).

— *limbata* Ehl., Ehlers (1897, p. 138, pl. IX, fig. 212).

*Amphicirrus cursoria* Qfg., de Quatrefages (1865), p. 475, pl. IV, fig. 16 et 17).

— *desiderata* Qfg., de Quatrefages (1865, p. 477).

— *argus* Qfg., de Quatrefages (1865, p. 478, pl. XVI, fig. 5).

*Oriopsis Metchnikowii* Caul. et Mes., Caullery et Mesnil (1896, p. 2).

Nous verrons s'il n'y a pas lieu d'ajouter ou de retrancher un certain nombre d'espèces à cette liste, soit par suite de synonymie, soit parce que l'on a décrit comme otocystes des organes qui n'en sont pas.

Mes recherches ont porté principalement sur les espèces suivantes : *Marphysa sanguinea* Mont., *Asterope candida* Clp., *Arenicola marina* L., *A. cristata* Stimp., *A. Grubii* Clp., *A. ecaudata* Johnst., *A. (Branchiomaldane) Vincenti* Lgh., *Aricia Chevalieri* Fauv., *A. fætida* Clp., *A. Latreilli* Aud. Edw., *Scoloplos armiger* (A. Müller Rthke), *Lanice conchilega* Pall., *Loimia medusa* Sav., *Amphitrite Edwardsi* Qfg., *A. gracilis* Gr., *Terebella lapidaria* Kähler, *Nicolea venustula* Mont., *Polymnia nebulosa* Mont., *P. Nesidensis* D. Ch., *Thelepus setosus* Qfg., *Th. cincinnatus* Mgr., *Polycirrus aurantiacus* Gr., *Branchiomma vesiculosum* Mont., *Potamilla incerta* Lgh., *P. Torelli* Mgr.,

*P. reniformis* O.-F. Müll., *Amphiglena mediterranea* Leydig, *Jasmineira elegans* St.-J., *Myxicola infundibulum* Mont., *Myxicola (Leptochone) aesthetica* Clp., *Oria Armandi* Clp., *Dasychone Bombyx* Daly, *Sabella pavonina* et *Spirographis Spallanzani* Ren., c'est-à-dire sur 1 Eunicien, 1 Alciopien, 5 Arénicoliens, 4 Ariciens, 11 Térébelliens et 12 Sabelliens.

J'ai donc pu étudier des représentants de toutes les familles chez lesquelles on a rencontré des otocystes.

Malheureusement, malgré tous mes efforts, il m'a été impossible de me procurer l'*Aricia Ørstedii* Clp., l'*A. capsulifera* Bob. et l'*A. acustica* Lgh., seuls Ariciens chez lesquels les otocystes sont tout à fait développés.

Nous allons examiner maintenant ces différentes familles successivement.

## CHAPITRE I

### EUNICIENS

Dans un mémoire sur les organes des sens des Annélides (1850, p. 30) de Quatrefages, parlant de l'Eunice sanguine (*Marphyse sanguinea* Mont.), s'exprime ainsi :

« Enfin, dans les nombreuses dissections d'Eunice sanguine que j'ai eu l'occasion de faire pendant mon séjour à Bréhat, j'ai trouvé deux fois un organe qui me paraît être analogue aux précédents (otocystes de l'Arénicole). Il consiste en une capsule à parois épaisses, incolores, renfermant un liquide dia-phane, qui baigne un corps sphérique d'un brun jaunâtre entouré lui-même d'une enveloppe transparente. Cet organe reçoit également un nerf, qui cette fois m'a paru pénétrer dans l'intérieur. »

Dans son « Histoire des Annelés » (1865, p. 91) le même auteur ajoute : « J'ai trouvé deux fois dans la Marphyse sanguine un organe qui semble avoir des rapports avec les précédents (otocystes), mais mes observations sur ce point laissent à désirer ».

Nous voyons que l'auteur lui-même est peu affirmatif et qu'il présente son observation avec des doutes.

Cependant, dans une note « Sur l'organe auditif de la

Marphyse sanguine », travail accompagné d'une planche (1869, p. 343-446, pl. VI, fig. 5), de Quatrefages revient sur ce sujet et donne une description plus détaillée :

« Dans un mémoire sur les organes des sens chez les Annélides, j'ai dit que j'avais trouvé deux fois chez la Marphyse sanguine, un organe qu'on pouvait peut-être regarder comme se rattachant à l'audition. Je mets aujourd'hui sous les yeux de mes lecteurs le dessin que j'en fis à l'époque de mes recherches sur cette Annélide.

« C'est dans l'anneau buccal, un peu sur les côtés de la région dorsale et vers le milieu d'anneau que j'ai rencontré ce petit corps. Il se montra sous la loupe comme un corpuscule à peine visible et que sa couleur jaune seule me fit distinguer au milieu des autres tissus. Détaché et porté sous le microscope, il présenta l'aspect que j'ai reproduit (pl. VI, fig. 5). Peut-être quelques-unes des particularités de formes que l'on y remarque et entre autres l'elongation dans le sens transversal de la cavité antérieure, la forme triangulaire arrondie de la masse centrale, etc., tiennent-elles à quelque accident de préparation, car à la loupe l'ensemble m'avait paru sphérique.

« Quoi qu'il en soit, on voit que l'organe dont il s'agit consiste en une forte capsule fibreuse, à parois épaisses, se prolongeant en arrière en un pédicule évidemment coupé par les instruments et présentant dans son intérieur une cavité remplie de liquide. Au milieu de cette cavité et isolé de toute part se trouve un corps composé de granulations confuses qui s'effacent vers la surface, et dont la teinte générale est jaunâtre.

Un tronc volumineux, de nature bien probablement nerveuse, pénètre par le pédicule de l'organe, il vient s'épanouir à la partie postérieure de la cavité. Dans cet épatement il présente une structure granuleuse. Là aussi il est entouré d'une légère couche de pigment jaunâtre pâle à granulations irrégulières. Un amas analogue se trouve à la partie antérieure. On ne voit rien de semblable sur les côtés.

« L'ensemble de cette disposition rappelle bien ce que l'on a tant de fois décrit dans les organes considérés comme auditifs chez les Mollusques, les Annélides, etc. Toutefois la structure,

ou au moins l'aspect de l'otolith me semble assez exceptionnel. »

Je partage absolument l'avis de l'auteur sur ce dernier point, car sa figure ne rappelle que très vaguement l'aspect d'un otocyste.

Il est à remarquer que de Quatrefages, bien qu'ayant disséqué un très grand nombre de *Morphyses*, dont il avait étudié le système nerveux et toute l'anatomie avec une très grande minutie, n'a rencontré cet organe énigmatique que deux fois seulement. Il s'agirait donc d'un organe des sens supplémentaire, spécial à quelques individus isolés, ce qui serait déjà bien extraordinaire. En outre, les otocystes des Annélides sont toujours des organes pairs et l'organe décrit par de Quatrefages est impair.

Depuis, le système nerveux et les organes des sens de la *Morphysa sanguinea* ont été étudiés par plusieurs auteurs, entre autres Ehlers (1868, p. 363) et Jourdan (1887), et aucun n'a retrouvé l'organe décrit par de Quatrefages.

Néanmoins j'ai tenu à vérifier encore par moi-même et j'ai pratiqué des coupes en série dans le lobe céphalique et les premiers segments de la *Morphysa sanguinea*. Conformément à mes prévisions, il m'a été impossible d'y trouver traces d'otocystes.

On doit donc, je pense, considérer comme acquis que ces organes font défaut à cette espèce.

Mais alors, qu'est-ce que de Quatrefages a bien pu prendre pour des organes auditifs ? L'examen de sa figure fait écarter l'hypothèse d'une cellule nerveuse géante (nous verrons plus loin que de semblables cellules ont parfois été prises pour des otocystes). Son dessin suggère plutôt l'idée de quelque parasite enkysté ayant subi une dégénérescence granuleuse. Ceci expliquerait d'ailleurs la rareté constatée de cette anomalie.

Chez un autre Eunicien, *Halla australis* Hasw., Haswell (1886, p. 22) a décrit huit à dix vésicules ovales enfoncées dans la chaîne nerveuse ventrale, du troisième au huitième segment, qu'il présumait être une forme rudimentaire d'otocystes.

Meyer (1888, p. 640), auquel j'emprunte cette citation, prétend que, d'après la figure d'Haswell (1886, pl. IV, fig. 4), il est très clair que ce sont de grosses cellules nerveuses comme

Spengel (1882, p. 37) en a décrit chez d'autres espèces du même genre.

Cela ressort également de la situation de ces vésicules dans la chaîne nerveuse, jamais otocystes n'ayant été rencontrés en pareille place chez les Annélides.

En résumé, on ne connaît actuellement aucun Eunicien pourvu d'otocystes.

## CHAPITRE II

### PHYLLODOCIENS

De Quatrefages (1844 b, p. 94, pl. II, fig. 1, c), dans un « Mémoire sur le système nerveux des Annélides », a étudié la *Phyllodoce pellucida* Qfg., espèce sans doute bien douteuse car elle ne figure pas dans « l'Histoire des Annelés » du même auteur.

La description du cerveau se termine ainsi : « A la face supérieure et antérieure du cerveau, on voit de chaque côté un mamelon très prononcé, dont le sommet correspond aux yeux. Entre deux, et un peu en avant, un nerf gros et court correspond à un organe placé sur la ligne médiane, recouvert par des grains de pigment et qui m'a semblé présenter l'aspect d'une vacuole. »

De Quatrefages ajoute en note : « Cet organe serait-il l'organe de l'ouïe ? J'en doute ; car dans les Annélides où j'ai pu l'observer d'une manière très positive, je l'ai trouvé entièrement semblable à celui des Gastéropodes, et placé dans l'anneau buccal. »

De Quatrefages avait raison de douter, car sa figure montre bien qu'il ne s'agit certainement pas d'un otocyste. Ce renflement impair paraît correspondre à l'organe nucal, ou plus probablement encore au ganglion de l'antenne impaire, sa *Phyllodoce* étant sans doute une *Eulalia*.

Gravier, qui a étudié très complètement un grand nombre de Phyllodociens par les méthodes modernes (1896), n'a jamais rencontré traces d'otocystes chez aucun d'eux.

Jusqu'à nouvel ordre les Phyllodociens doivent donc être considérés comme dépourvus d'otocystes.

## CHAPITRE III

## ALCIOPIENS

L'histoire des prétendus organes auditifs des Alciopiens est assez amusante. Ces Polychètes pélagiques, remarquables par le grand développement et la structure compliquée de leur appareil oculaire, un des mieux différenciés parmi les invertébrés, se sont vu tour à tour, et à différentes reprises, attribuer, puis refuser des organes auditifs.

Greeff (1876, p. 112-114, pl. VII, fig. 81) décrivit le premier les otocystes des Alciopiens comme deux vésicules accolées aux yeux et situées un peu au-dessous et en arrière de ceux-ci. Il reconnaît bien qu'à première vue, chaque otocyste *ressemble à une grosse cellule*; néanmoins il y découvre une petite capsule ovoïde dont la paroi interne lui paraît revêtue de petites cellules, mais il n'en est pas bien certain; au centre se trouve un gros otolith sphérique renfermant lui-même de petits corpuscules. Il décrit même un nerf auditif.

Hering (1892, p. 20, pl. I, fig. 8 et 9) figure encore cet otocyste, qu'il a observé sur le vivant, mais sa description confirme seulement celle de Greeff sans rien y ajouter.

Pourtant Kleinenberg (1886, p. 78) avait déjà relevé l'erreur de Greeff et démontré que le prétendu otocyste n'est autre qu'une cellule glandulaire géante, sécrétant le corps vitré de l'œil.

Béraneck (1893 *a*, p. 67-87-99, pl. IV, fig. 15 à 19), dans un mémoire sur l'œil des Alciopides, confirma l'opinion de Kleinenberg. Il n'en diffère que sur un point; à son avis la glande oculaire est de nature pluricellulaire, tandis que Kleinenberg la considère comme formée d'une seule cellule. Le prétendu nerf auditif de Greeff n'est qu'un faisceau de fibres musculaires disposées transversalement.

Ainsi que j'ai pu m'en assurer moi-même, Greeff a pris le noyau pour l'otocyste et son gros nucléole sphérique pour l'otolith. Malgré ce qu'aurait d'étrange la situation d'un otocyste ainsi accolé à l'œil, l'erreur est jusqu'à un certain point

explicable car, à un examen superficiel, la paroi épaisse de cet énorme noyau simule une capsule dont le gros nucléole sphérique, bien isolé au centre, serait l'otolithe. L'espace séparant le nucléole de la paroi nucléaire est finement granuleux. L'aspect de cette cellule géante rappelle surtout certaines grosses cellules nerveuses qui ont également un gros noyau à membrane épaisse et un volumineux nucléole sphérique fortement coloré ; mais entre les deux se trouvent des granulations chromatiques plus grosses et plus nettes et la taille du noyau est sensiblement moins forte.

Je ne puis trancher le désaccord entre Béraneck et Kleinenberg ; la glande oculaire m'a bien paru unicellulaire, comme à ce dernier, mais je n'ai eu que des adultes entre les mains et Béraneck, qui soutient la structure pluricellulaire, déclare que, d'ordinaire, les petits nuclei secondaires qui accompagnent le gros nucleus glandulaire sont résorbés durant le développement.

Après avoir ainsi contribué, avec Kleinenberg, à démontrer la non existence des prétendus otocystes de Greeff, Béraneck (1893 b) crut néanmoins découvrir des organes auditifs chez les Alciopiens et il consacra un mémoire à leur description.

Chez les jeunes Alciopides « les organes auditifs ne sont pas inclus dans la paroi du corps, mais se présentent sous forme d'appendices de ce dernier. Ce sont de petits sacs, plus ou moins ovoïdes, rattachés à la larve par de courts pédoncules (fig. 8, v. aud.) ; ils dépendent du premier segment troncal ». Ces organes sont *pleins*, renfermant une masse plasmique.

L'auteur décrit une paroi formée de deux couches, l'une externe hypodermique, l'autre interne, sensorielle, avec des glandes unicellulaires qui prolifèrent des granulations chromophiles se déversant dans le milieu plasmique central, otolithes d'une nature spéciale, non calcaires, non réfringents et d'origine glandulaire.

Chez l'*Asterope candida* adulte il existe quatre sacs auditifs, la première paire appendiculée au premier segment troncal et la deuxième au second segment.

L'auteur décrit longuement et minutieusement la forme de ces organes, la structure de l'hypoderme, des cellules sensorielles,

des îlots cellulaires formant des bourgeons de la paroi au centre de la masse plasmique, et celle des prétendus otolithes.

Aussi conclut-il, avec raison, que les otocystes des Alciopides s'éloignent de ceux des autres formes animales et par leur structure et par leur situation.

Ils seraient des organes secondaires, dérivant des cirres parapodiaux transformés et non homologues aux otocystes de la trochosphère ; Béraneck construit là-dessus toute une théorie sur l'origine des otocystes des Annélides.

Des organes aussi volumineux (leur taille atteint chez l'adulte au moins le volume de l'œil lui-même) n'avaient cependant pu échapper entièrement à l'attention des auteurs plus anciens.

Béraneck lui-même prend soin de nous informer que ces organes, déjà figurés par Claparède (1870) comme de simples cirres tentaculaires, ont été considérés par Greeff comme des réservoirs spermatiques.

En poussant plus loin ses recherches bibliographiques, il aurait appris que dès 1860 Hering avait décrit ces réservoirs spermatiques. Ehlers (1864, p. 180) a reproduit ses observations et signalé ces *receptacula seminis* au nombre de 2 ou de 4, suivant les espèces, chez les *femelles à maturité*.

Claparède (1870, p. 107) cite aussi les observations de Hering et confirme l'existence « de réceptacles de la semence chez les femelles, dans les segments qui sont munis de pieds rudimentaires immédiatement derrière le segment buccal. L'existence de ces réceptacles semblait *à priori* si improbable, qu'elle m'était entièrement sortie de la mémoire, malgré ma connaissance du travail de Hering. Aussi ai-je négligé d'étudier sous ce rapport des femelles non encore fécondées. Mais, dans les derniers temps de mon séjour à Naples, j'ai eu entre les mains un grand nombre de femelles de l'*Alciopa Cantrainii* et de l'*Asterope candida*, qui présentaient leur réceptacles extraordinairement distendus par la semence ».

Greeff (1876) cite le travail de Hering, sans parler des poches séminales de la femelle. Mais sa figure (pl. I(II), fig. 8) montre bien ces poches chez l'*Asterope candida* qu'il décrit ainsi : « Les deux premières paires (de parapodes sétigères) portent des cirres dorsaux, larges, foliacés, ponctués de brun à leur face supé-

rière et terminés extérieurement par un mamelon papilliforme (fig. 8 et fig. 10) » (p. 64).

Apstein (1890) dans sa description de *Vanadis fasciata* mentionne la forme sphérique des appendices des segments 6 et 7 et ses figures 1 et 3, pl. XXXVIII, représentent bien l'aspect caractéristique de grosses poches séminales, mais il n'insiste pas autrement.

Dans un autre mémoire, Apstein (1893, p. 442-443) déclare, à propos de l'*Asterope candida*, que chez un exemplaire de Messine, il a trouvé les cirres dorsaux des première et deuxième paires de parapodes très développés, comme ils ont déjà été observés par Greeff (1877) et Levinsen (1885). Il cite l'observation de Greeff (1885) qui a trouvé chez l'*Aciopa longirhyncha* cette paire de cirres gonflés en boule remplie de granulations foncées se mouvant rapidement, qu'il a prises pour des spermatozoïdes. Mais pour lui l'animal est entièrement mâle, tandis que celui de Levinsen était une femelle, car il nomme ces structures globuleuses *cirri mutati feminæ*.

D'après Greeff ce sont des testicules, d'après Levinsen on doit les regarder comme des *receptacula seminis*. L'exemplaire examiné par Apstein était une femelle à maturité, et il croit que si ces organes contiennent de vrais spermatozoïdes ils doivent être regardés comme des *receptacula seminis*. Mais il ajoute qu'il ne voit pas bien comment les spermatozoïdes peuvent arriver là.

En appendice, Apstein cite l'important travail de Hering de l'année précédente, antérieur au mémoire de Béraneck, par conséquent, tandis que le sien est de la même année.

Dans ce mémoire, Hering (1892) donne l'historique de la question et, reprenant ses observations de 1860, décrit longuement les poches séminales d'un certain nombre d'espèces.

L'*Aciopa Edwardsi* Krohn (*A. Cantrainei* Clp.) possède, chez la femelle, une paire de poches séminales (pl. II, fig. 6).

L'*Aciopa candida* Her. (*Vanadis crystallina* Greeff) possède également une paire de poches séminales, en forme de grenade, au cinquième segment de la femelle. L'auteur en a vu sortir du sperme, mais n'a pu découvrir l'ouverture qu'il croit cependant ventrale. La poche est l'homologue d'un cirre dorsal ; sa cavité

ne communique pas avec celle du corps, comme le ferait celle d'un cirre; c'est une invagination ventrale de la paroi dorsale. Il existe un petit cirre microscopique. La forme du réceptacle séminal est caractéristique de l'espèce (pl. III, fig. 4).

L'*Alciopa Krohnii* (*Vanadis formosa* Clp.) porte des poches séminales sur les segments 4 et 5 de la femelle. Le cirre dorsal et le cirre ventral concourent à former par leur accollement une poche séminale à deux loges (pl. IV, fig. 4 à 13).

Chez l'*Alciopa rittata* Her. (*Asterope candida* Clp.), l'espèce qui nous intéresse spécialement, il existe deux paires de poches séminales appartenant aux segments 4 et 5 de la femelle. Homologues du cirre dorsal, elles sont grosses, sphériques, avec une petite papille acuminée. Leur taille atteint celle de l'œil. Le cirre ventral est digitiforme et entre les deux se trouve un rudiment de parapode, avec quelques soies, le type diffère de celui d'*A. Edwardsi* et d'*A. Krohnii* chez lesquels le cirre ventral concourt à la formation de la poche. Chez les *A. Cari*, *A. lepidota* et *A. Bartelsi* il n'y a pas de poches

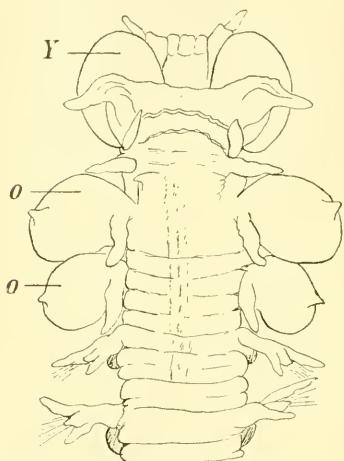


Fig. 1. — *Asterope candida* Clap. ♀, d'après Hering. Face ventrale. — O, poches séminales; Y, yeux.

séminales chez la femelle, mais, au quatrième et cinquième parapodes, une boule de spermatozoïdes agglutinés se loge entre le pied et le cirre ventral (pl. VI, fig. 10-11-12 a) et les colle ensemble, le tout est recouvert par le large cirre dorsal non modifié, qui ne prend pas part à cette formation.

On le voit, il n'y a pas de doutes sur la nature de ces organes, ce ne sont pas des otocystes mais des poches séminales n'existant que chez les femelles. Ce sont bien des cirres adaptés à cette fonction, ainsi que le prouve la série que nous venons de passer rapidement en revue d'après Hering.

Il est même étonnant que Béraneck n'ait pas remarqué que ses prétendus otocystes existaient seulement chez les femelles et

manquaient aux mâles, car ceux-ci semblent plus abondants. Sur une dizaine d'*Asterope candida*, provenant de la Station zoologique de Naples, je n'ai vu que trois femelles.

Les descriptions de Hering ne donnant aucun détail histolo-

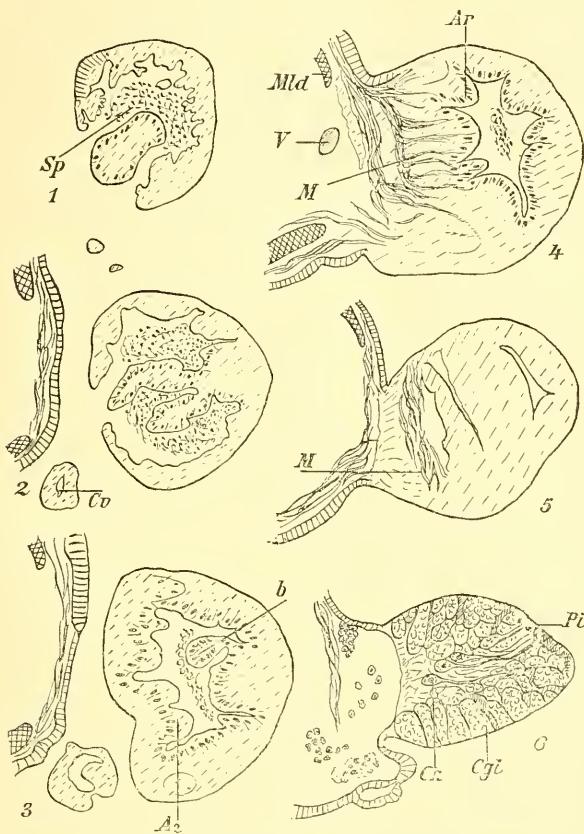


Fig. II. — *Asterope candida* ♀. — 1, 2, 3, 4, 5, coupes successives à travers une poche séminale; Ar, cellules disposées en arcades; C, massif en saillie; Cv, cirre ventral; M, muscles; Mld, muscles longitudinaux dorsaux; V, vaisseau; 6, coupe transversale d'un cirre dorsal normal; Cgl, cellules glandulaires; Cn, cellules nerveuses; Pi, cellules à pigment jaune.  $\times 60$ .

gique, j'ai pratiqué un certain nombre de coupes en série dans les organes en question, afin de comparer mes résultats avec la description faussement interprétée de Bérameck.

Les réceptacles séminaux de l'*Asterope candida* Clp., femelle et adulte, au nombre de deux paires, portés par les segments 4 et 5 (1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> sétigères), ont l'aspect d'une sphère pédonculée,

portant un petit bouton mucroné, qui leur donne un peu la forme d'un citron. Ils sont formés par le cirre dorsal hypertrophié. Au-dessus quelques soies représentent un rudiment de parapode. Le cirre ventral, digitiforme, allongé, est assez développé (fig. I. O.).

Le cirre, globuleux, est creux et communique avec l'extérieur par une petite ouverture ventrale et un peu postérieure. Les parois de sa cavité sont lobées, froncées, faisant hernie au centre dans l'axe de l'ouverture.

La cavité anfractueuse ainsi formée est bourrée de spermatozoïdes dont la tête et la queue sont très nettes et qui sont agglomérés par du mucus. Suivant les régions par où sont menées les coupes, l'aspect est un peu différent.

En allant d'avant en arrière, les premières coupes transversales, tangentielle par rapport au cirre, montrent un stroma plus ou moins fibreux, parsemé de nombreux noyaux, les limites cellulaires sont peu nettes (fig. II, 5). Les coupes suivantes montrent d'abord une petite cavité irrégulière, à bords lobés, remplie de sperme agglutiné par un mucus éosinophile (fig. II, 4). Dans une coupe plus axiale (fig. II, 3) on voit une large cavité avec au centre un massif formant un îlot constitué par des cellules plus nettes, allongées, disposées en couche assez régulière. Elles ont un noyau très foncé, un cytoplasma fibreux avec fines granulations colorées en rouge par l'éosine. Les parties basilaires des cellules forment un stroma central. Les cellules, du côté du pédoncule, sont disposées en arcades (fig. II, 3 et 4, Ar.); elles sont allongées suivant le grand axe de l'organe et leurs prolongements basilaires effilés forment les piliers des arcades et semblent se terminer dans les paquets de muscles des pédoncules (fig. III, a). Le noyau, situé au tiers de la cellule, est ovale, à nucléole sphérique fortement coloré par l'hématoxyline ainsi que le fin réseau chromatique; le cytoplasme, finement fibrillaire, est coloré en rouge par l'éosine. Sous la cuticule, très transparente, on remarque une rangée de granulations, un peu allongées, fortement colorées par l'éosine. Ce sont les prétendues cellules sensorielles de Béraneck, qui n'ont rien de nerveux et qui sécrètent le mucus agglutinant les spermatozoïdes.

Les cellules de l'extrémité opposée de l'organe sont analogues mais forment une paroi plus dentelée. Le bord libre des cellules est saillant, lobé, dentelé, comme rongé et par endroits il envoie dans la cavité centrale des prolongements ramifiés, irréguliers, qui semblent y diffuser. Le cytoplasma en est également fibrillaire, éosinophile; les noyaux sont plus arrondis, avec un gros nucléole et chromatine répartie en nombreuses granulations; les limites cellulaires sont peu nettes. Entre ces cellules et l'épiderme, peu épais en cet endroit, à éléments cubiques peu distincts, se trouve le pigment jaune localisé dans une région fibreuse irrégulière, creusée de vacuoles.

Les cellules de l'ilot central, formé par une évagination de la paroi, sont plus nettes, columnaires, à cytoplasma finement granuleux, coloré par l'éosine et creusé de quelques vacuoles; le noyau est arrondi. Leur bord libre n'est pas déchiqueté, mais limité par un plateau cuticulaire net et droit.

Dans la pointe mucronée de l'organe on trouve quelques cellules sensorielles en rapport avec un filet nerveux.

Sur des coupes plus postérieures (fig. II, 1 et 2) on voit peu à peu la cavité interne communiquer avec l'extérieur par une ouverture de plus en plus large, à bords irréguliers, plissés, entre lesquels vient faire saillie le repli central de la paroi. Les cellules qui bordent l'ouverture, très irrégulières, présentent un bord plus déchiqueté que celles que nous avons déjà décrites plus haut.

Ce sont les spermatozoïdes, dont la tête prend une teinte plus foncée avec les colorants nucléaires, que Béraneck a pris pour des otolithes. Son pseudo-tissu de la masse plasmique est formé par les queues enchevêtrées des spermatozoïdes et par le mucus éosinophile qui les réunit.

Nous avons vu que ses cellules sensorielles sont les grandes cellules épithéliales bordant la cavité interne et sont vraisemblablement des cellules muqueuses sécrétant la matière qui

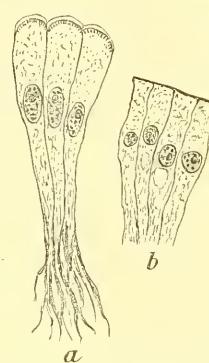


Fig. III. — *Asterope candida* ♀. — a, cellules des arcades; b, cellules du massif central.  $\times 500$ .

agglutine les spermatozoïdes. Ces cellules n'ont en tout cas rien de nerveux et elles ne communiquent qu'avec le stroma conjonctif et musculaire de la base du cirre dans lequel se perdent leur prolongement basal. C'est ce prolongement que Béraneck a pris, à tort, pour un nerf. En réalité, les seules cellules sensorielles de l'organe se trouvent à la pointe mucronée, dirigées vers l'extérieur et entourées par les éléments épithéliaux.

La coupe d'un cirre dorsal normal (fig. II, 6) montre combien les cirres transformés en poches séminales sont profondément modifiés.

En résumé, les premiers organes décrits comme otocystes chez les Alciopiens sont des glandes sécrétant le corps vitré de l'œil et ceux que Béraneck a cru ensuite leur découvrir sont des réceptacles séminaux formés par les cirres dorsaux, modifiés, des premiers segments de la femelle et les Alciopiens sont, en réalité, complètement dépourvus d'otocystes.

## CHAPITRE IV

### OPHÉLIENS

Meyer (1882, p. 801) avait cru découvrir chez le *Polyopthalmus pictus* Clp. trois otocystes enfoncés dans le cerveau.

Ehlers (1892, p. 271), mis en défiance par ce nombre de trois, qui suppose un des organes impair, pense que cette observation demande à être vérifiée. Il ignorait sans doute que l'auteur, lui-même, était déjà revenu sur sa première opinion.

En effet, Meyer (1888, p. 640) reconnaît qu'il avait d'abord décrir trois otocystes placés à l'intérieur du cerveau du *Polyopthalmus pictus* Clp., mais qu'il ne les a pas retrouvés depuis sur les animaux vivants. De nouvelles coupes, soigneusement faites, lui ont montré que ce n'était rien autre que de grosses cellules nerveuses entourées d'une enveloppe spéciale.

En présence de cette rectification de l'auteur, je n'ai pas cru nécessaire d'instituer de nouvelles recherches sur le *Polyopthalmus*, et je pense que les Ophéliens doivent être rayés de la liste des Polychètes à otocystes.

## CHAPITRE V

## ARICIENS

Des otocystes ont été signalés chez quelques Ariciens. D'après Bobretzky, l'*Aricia capsulifera* Bob. de la mer Noire (Sébastopol) porte quelques paires d'otocystes sur un certain nombre de segments, à partir du troisième.

L'*Aricia Örstedii* Clp. de Marseille, offre, d'après Marion et Bobretzky (1875, p. 68), une structure analogue et porte :

« Tantôt cinq, tantôt six paires d'otocystes identiques à ceux de l'*Aricia capsulifera*. Ces organes n'avaient pas été reconnus par Claparède. La première paire existe toujours sur le cinquième segment sétigère, mais le nombre des vésicules auditives peut varier.

« Nous ne voyons que quatre paires et même deux paires d'otocystes. Un individu en portait cinq sur le côté droit et quatre sur le côté gauche. Mais aucun ver n'en était complètement dépourvu. Nous n'avons pu suivre le filet nerveux qui doit rattacher ces vésicules auditives à la chaîne nerveuse ventrale. Cette étude serait sans doute plus facile sur de très jeunes individus. »

Les auteurs ne donnent ni figure, ni description détaillée de ces organes.

Langerhans (1879, p. 88-89) a décrit depuis une espèce nouvelle, l'*Aricia acustica* Lgh., possédant également des otocystes.

Les organes auditifs sont situés dorsalement, sur les segments 8 à 11. Les jeunes animaux n'en ont que deux à trois paires. Le premier segment porteur d'otocystes est toujours le huitième (sixième sétigère). D'après le nombre et la position des otocystes cette espèce diffère donc des deux précédentes.

« Les otocystes sont de petites capsules arrondies ou allongées qui sont situées latéralement, immédiatement sous la peau du dos. Ils se composent d'une quantité de petits otolithes, en partie foncés, en partie incolores, qui sont maintenus en vif mouvement par la ciliation de la paroi de la capsule. En avant de la capsule

(fig. 1, *g*) se trouve une petite fossette dans la peau qui paraît être l'embouchure d'un fin canal faisant communiquer la capsule avec le milieu ambiant. »

Langerhans n'a pu suivre le nerf.

« En arrière des segments porteurs d'otocystes chaque segment porte, à la même place, une petite fossette ciliée ouverte; il est bien à présumer qu'elle représente un rudiment ou un stade jeune des capsules. »

L'auteur ne donne, malheureusement, qu'une figure rudimentaire de cet organe.

Je ne pense pas que des otocystes aient jamais été signalés chez d'autres espèces d'Ariciens.

Les trois espèces d'*Aricia* chez lesquelles des otocystes ont été ainsi mentionnés sont très voisines les unes des autres. Ce sont de petites espèces de 13 à 15 millimètres, dépourvues de franges ventrales, voisines de l'*Aricia lavigata* Gr., du *Scoloplos quadricuspidata* Fabr. et du *Scoloplos armiger* O.-F. Müll. Elles rentrent même dans le genre *Scoloplos* et le sous-genre *Nainereis* tels que les comprend Mesnil (1898). Toutes ont un *prostomium* en cône obtus, pourvu de deux yeux. Elles ne diffèrent guère que par les segments auxquels apparaissent les branchies et les otocystes : chez l'*Aricia capsulifera*, branchies au sixième séti-gère, otocystes au troisième séti-gère ; chez l'*Aricia acutira*, branchies au onzième ou douzième, otocystes à partir du sixième ; chez l'*A. Ørstedii*, branchies à partir du quatorzième, otocystes au cinquième.

Je n'ai malheureusement pu me procurer aucune de ces trois espèces, mais j'ai recherché sur d'autres si je ne trouverais pas un rudiment de ces organes, ou quelque formation homologue. J'ai donc étudié, à ce point de vue, l'*Aricia Latreilli* Aud.-Edw. et l'*A. fastida* Clp. de nos côtes, l'*A. Chevalieri* Fauvel, de la Casamance et le *Scoloplos armiger* O.-F. Müll. (*A. Müllerii* Rathke, *Scoloplos Müllerii* Rathke-Mesnil) (1).

(1) De Saint-Joseph (1898, p. 356) ayant découvert des soies courtes à la rame ventrale de l'espèce de nos côtes, jusqu'ici décrite par tous sous le nom de *Scoloplos armiger*, crut devoir en changer le nom (le genre *Scoloplos*, d'après la diagnose d'Ørsted, ne possédant que des soies longues et minces), et il lui rendit l'ancien nom d'*Aricia Müllerii* Rathke. Cependant les exemplaires mêmes d'Ørsted ont des soies courtes à la rame ventrale, détail qui avait échappé à

Sur les trois *Aricia* je n'ai pas trouvé d'otocystes, mais un organe cilié qui me paraît n'avoir encore été signalé que par Ehlers (1897, p. 93, pl. VI, fig. 446), chez l'*Aricia tribulosa* Ehl. Le texte et la figure le montrent formé de longs cils vibratiles, à la base du cirre.

Cet organe, que j'ai retrouvé chez tous les Ariciens que j'ai

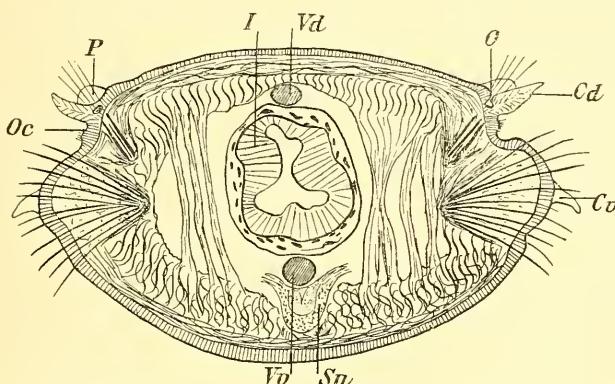


Fig. IV. — *Scoloplos armiger*. Coupe transversale. — Cd, cirre dorsal; Cv, cirre ventral; I, intestin; Oc, otocrypte; Oc, organe cilié; P, rame dorsale; Sn, système nerveux; Vd, vaisseau dorsal; Vv, vaisseau ventral.  $\times 60$ .

examinés, existe probablement chez toutes les espèces de cette famille, seule sa petite taille l'a fait sans doute échapper à l'observation.

Si nous prenons pour type l'*Aricia Latreilli*, nous trouvons l'organe cilié dès le premier sétigère. C'est une très petite plage étroite de cils vibratiles, mesurant de 25 à 40  $\mu$  de long sur 15 à 25  $\mu$  de large, formant un arc cilié situé à la base de la rame dorsale, entre celle-ci et la rame ventrale. A partir des premiers segments l'organe tend à reculer et au premier branchifère il se trouve, non plus à la base du mamelon sétigère de

cet auteur, mais, comme quelques rares exemplaires des mers polaires en sont dépourvus, de Saint-Joseph réserve à ceux-ci le nom de *Scoloplos armiger*. Mesnil basant le genre *Scoloplos*, non sur ce caractère des soies, mais sur l'absence de franges ventrales, appelle notre espèce *Scoloplos Mülleri*. Depuis, Mac-Intosh (1903) a montré que les soies courtes ne sont que des modifications des plus longues et ces modifications, *très variables*, semblent dues à l'influence de l'habitat. Dans ces conditions nous conserverons le nom, jusqu'ici admis, de *Scoloplos armiger* O.-F. Müll. et nous considérerons la forme boréale à longues soies comme une simple variété.

la rame dorsale, mais entre ce mamelon et le cirre dorsal situé en arrière de celui-ci. Au troisième branchifère il a reculé jusqu'à la base du cirre.

L'organe cilié est tantôt saillant en bouton aplati, tantôt de niveau avec l'épithélium qui l'entoure, tantôt légèrement creusé en forme de cupule très évasée (fig. V, 2, Oc).

Sur des coupes transversales, colorées à l'hématoxyline-éosine, l'organe cilié tranche nettement sur l'épithélium tégumentaire qui l'entoure.

La cuticule s'amincit fortement au-dessus de l'organe cilié, tandis que tout autour elle est au contraire plus épaisse que sur le reste du corps. Elle est garnie de longs cils assez denses, minces, incolores et plus ou moins enchevêtrés parfois, longs de 12 à 15  $\mu$ . Leur base, fortement colorée par l'hématoxyline, forme au-dessus de la cuticule une ligne serrée de bâtonnets.

La cuticule est très mince et à peine colorée par l'éosine, au-dessous on trouve une rangée de fines granulations colorées en rouge vif puis un cirre formé par les racines ciliaires. On trouve donc successivement : 1<sup>o</sup> cil, 2<sup>o</sup> bâtonnet cilié, 3<sup>o</sup> granulation basilaire, 4<sup>o</sup> racine ciliaire. Le cytoplasme, finement granuleux, est coloré en rose par l'éosine. A l'extrémité basale des cellules de longues et fines fibrilles ondulées s'enchevêtrant et vont se perdre dans un ganglion situé au-dessous et en avant de l'organe cilié mais plus ventralement : ce ganglion est en rapport avec le nerf du cirre dorsal (Pl. III, fig. 19).

Chez *Aricia fætida*, l'organe cilié ne présente aucune différence sensible avec celui de l'*A. Latreilli*. *Aricia Chevalieri* possède également ce petit bourrelet cilié à la base du cirre dorsal, du côté ventral de celui-ci.

Chez aucune de ces espèces on ne remarque d'invagination de la cuticule, ni à la base du mamelon sétigère dorsal, ni à la base du cirre, ni au voisinage de l'organe cilié.

Chez le *Scoloplos armiger* O.-F. Müll. (*Aricia Mulleri* Rathke) nous retrouvons, à la même place, l'organe cilié des autres Ariciens.

Il se présente, dès les premiers sétigères, comme un petit bourrelet, ou arc transversal cilié, situé latéralement, d'abord à la base du mamelon sétigère dorsal dans les premiers segments,

ensuite à la base du cirre qui se trouve en arrière du mamelon sétigère.

Mais ici l'organe cilié est situé dans une dépression plus ou moins profonde au fond de laquelle il forme une légère saillie (fig. V, 2, Oc.). Sur un spécimen de petite taille l'arc cilié mesure 25 à 30  $\mu$  de long sur 15  $\mu$  de large, les cils ont 8 à 12  $\mu$ .

Mais, outre l'organe cilié, on rencontre chez le *S. armiger* une autre disposition qui n'existe pas chez les espèces que nous avons examinées jusqu'ici. Dès les premiers sétigères on voit apparaître à la base du cirre dorsal, et à l'opposé de l'organe cilié, une petite dépression qui va en s'accentuant aux segments suivants. A partir du quatrième ou cinquième sétigère cette cupule s'invagine en forme de fiole, à la base dorsale du cirre, et s'enfonce profondément en arrière, sous les téguments (fig. V, O.). En même temps la dépression ventrale dans laquelle se trouve l'organe cilié donne aussi naissance à une invagination postérieure qui va rejoindre le diverticule dorsal pour former avec lui, en arrière du cirre, une sorte de gousset transversal, semi-circulaire, profond et étroit. Suivant le cas c'est tantôt l'invagination dorsale, tantôt l'invagination ventrale, partant de l'organe cilié, qui est plus accentuée, mais il y a toujours un cul-de-sac, plus ou moins long, pénétrant obliquement sous les téguments à une assez grande profondeur.

Sur des coupes transversales des premiers sétigères (4<sup>e</sup> ou 5<sup>e</sup> jusqu'au 13<sup>e</sup>-15<sup>e</sup>) on rencontre successivement d'avant en arrière

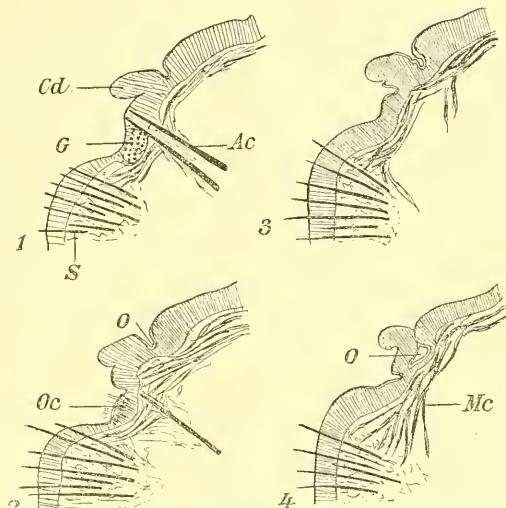


Fig. V. — *Scoloplos armiger*. Coupes transversales successives, 1, 2, 3, 4. — Ac, acicule; Cd, cirre dorsal; G, ganglion; Mc, muscles circulaires; Oc, organe cilié; O, otoocyte.  $\times 60$ .

(fig. V, 1 à 4) : 1<sup>o</sup> le ganglion de l'organe cilié, en rapport avec le nerf pédieux transversal ; 2<sup>o</sup> l'organe cilié, situé au fond d'une dépression entre la rame dorsale et la rame ventrale du parapode ; 3<sup>o</sup> une invagination dorsale à la base du cirre et une invagination ventrale large et peu profonde, partant de la dépression de l'organe cilié ; 4<sup>o</sup> plus en arrière encore le gousset transversal et le diverticule formés par la réunion de ces deux invaginations.

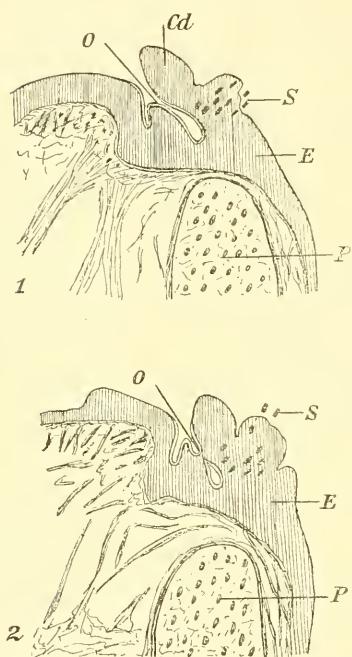


Fig. VI. — *Scoloplos armiger*. Coupes sagittales. — Cd, cirre dorsal; E, épiderme; O, otocrypte; P, rame ventrale; S, soies dorsales coupées.  $\times 100$ .

La structure de l'organe cilié est la même que chez les autres Ariciens, la cuticule qui recouvre l'organe est mince et porte des cils vibratiles, minces, longs, à base fortement colorée en violet par l'hématoxyline, formant comme une couche de bâtonnets. Sous la cuticule on retrouve également la rangée de granulations colorées en rouge par l'éosine. Les cellules de l'organe cilié, toutes semblables, allongées, à noyau ovale, ont un cytoplasme finement granuleux coloré en rose par l'éosine, de sorte que l'organe tranche par sa teinte rose et l'alignement

Sur des coupes sagittales on voit une fente étroite s'enfonçant obliquement sous les téguments, en se bifurquant. La fente postérieure inclinée en arrière (fig. VI, 1, O) représente la section du gousset transversal ; la branche antérieure (fig. VI, 2, O) correspond au canal passant en tunnel sous les téguments et venant s'ouvrir sur le côté dorsal à la base du cirre.

Suivant l'âge et la provenance des spécimens, cette invagination, que je considère comme une otocrypte, est plus ou moins marquée. Elle est surtout développée du cinquième au quinzième stigère.

de ses cellules et des noyaux sur l'épithélium environnant, composé d'un mélange de cellules à mucus et de fibro-cellules très allongées.

Dans les diverticules et le gousset, dont l'ensemble forme l'otocrypte, la cuticule assez épaisse, presque incolore, ne présente pas trace de cils vibratiles (Pl. III, fig. 20, O). Cependant les cellules situées au-dessous ressemblent un peu à celles de l'organe cilié. Elles sont allongées, finement granuleuses, colorées en rose par l'éosine. Au contact de la cuticule elles présentent une couche de granulations rouges, plus foncées, tandis que leur extrémité basale se divise en fines fibrilles. Le noyau court, arrondi, fixe énergiquement l'hématoxyline.

On rencontre parfois dans le diverticule dorsal en cul-de-sac des corps étrangers, de petits grains de quartz (Pl. III, fig. 20).

Chez les Ariciens nous avons donc en somme deux sortes d'organes sensitifs segmentaires : 1° l'organe cilié (organe latéral), 2° l'otocyste.

L'organe cilié existe sur tous les segments, à partir des premiers sétigères ; on le rencontrera probablement chez tous les Ariciens.

La petite fossette ouverte, ciliée, de l'*Aricia acustica*, qui, d'après Langerhans, existe sur chaque segment, en arrière des segments porteurs d'otocystes, n'est sans doute que l'organe latéral que nous venons de décrire et non une otocrypte ou un otocyste rudimentaire comme le pense Langerhans.

Les véritables otocystes n'existent que chez quelques espèces et encore seulement sur un petit nombre de segments antérieurs (4 à 6 ?).

Des organes latéraux, plus ou moins semblables à l'organe cilié, ont été signalés déjà chez plusieurs Polychètes.

Eisig (1887) le premier les a signalés chez les Capitellidés. On en a découvert aussi chez les Ophéliens : *Ophelia neglecta* Schneider (de Saint-Joseph, 1898, p. 374), *Travisia Forbesi* Johnst., *Polyopthalmus pictus* Duj. (Meyer, 1882) ; chez les Scalibregmidés : *Scalibregma inflatum* Rathke, *Eumenia crassa* OErst., *Lipobranchus Jeffreysii* Cun. Ram., par Ashworth (1901) ; Meyer (1887) les mentionne brièvement chez les Amphicténiens ; Allen (1904) décrit chez un Disomidé, voisin des Ariciens, le

*Pæcilocætus serpens* Allen, des organes latéraux ciliés ayant de grandes ressemblances avec ceux que nous venons de décrire. Enfin chez les Errantes Treadwell (1900) a décrit ceux de *Eunice auriculata* Tread.

Pour Eisig ces organes latéraux seraient des cirres modifiés et représenteraient le cirre dorsal disparu de la rame ventrale (neuropodium). Ashworth n'admet pas cette homologie et fait remarquer, avec raison, que l'organe cilié est situé entre les deux rames et souvent sans rapports avec elles. Dans le cas contraire il est plutôt en rapport avec la rame dorsale.

L'homologie avec le cirre des Glycères n'est pas exacte, le parapode des Glycères étant en réalité *birème*, le cirre est donc un cirre dorsal et non le cirre dorsal de la rame ventrale.

Chez les Ariciens l'organe latéral est situé, suivant les régions du corps, à la base du mamelon sétigère dorsal, ou à la base du cirre dorsal. Son ganglion est relié, par un nerf très court, au nerf de ce cirre. Il n'est donc pas l'homologue d'un cirre et je crois plus exact de le considérer comme dérivé des ceintures ciliées larvaires qui subsistent parfois chez l'adulte comme c'est le cas chez l'*Ophyotrocha puerilis* Clp. (Korschelt, 1893), le *Protodrilus*, la *Nerilla antennata* Schmidt (Pereyaslavsewa, 1896) et plusieurs Phyllodociens (Gravier, 1896).

Chez le *Scoloplos armiger* nous voyons en outre cette dépression donner naissance en arrière à un cul-de-sac allant se réunir, en arrière du cirre, à un autre cul-de-sac dorsal pour former l'otocrypte, simple gousset creusé dans les téguments.

Chez l'*Aricia acustica* l'otocrypte devient un véritable otocyste renfermant des otolithes, d'origine externe, mis en mouvement par des cils vibratiles. L'otocyste communique avec l'extérieur par un fin canal. Nous ignorons si les otocystes des *Aricia capsulifera* et *Aricia Ørstedii* sont clos.

L'otocyste, pas plus que l'organe cilié, ne peut être considéré comme l'homologue d'un cirre puisqu'il coexiste avec un cirre dorsal dont il contourne la base. D'ailleurs nous le voyons débuter comme une simple invagination de l'épithélium tandis qu'un cirre est une évagination pleine.

Les rares Ariciens porteurs d'otocystes complètement différenciés, sont des espèces de petite taille, très voisines, apparte-

tenant au genre *Scoloplos* ou à son sous-genre *Nainereis*. Nous verrons que ce sont les seules Annélides possédant des otocystes sur plusieurs segments successifs et assez éloignés du premier sétigère.

## CHAPITRE VI

### ARÉNICOLIENS

#### § I.

Parmi les Polychètes, la famille des Arénicoliens est de toutes la mieux pourvue au point de vue des otocystes.

Sauf l'*Arenicola (Branchiomaldane) Vincenti* et l'*A. Claparedii*, toutes les espèces possèdent ces organes bien développés. Aussi est-ce chez les Arénicoles que les otocystes ont été d'abord découverts par Grube (1838), et c'est dans ce groupe qu'ils ont été le mieux étudiés.

Ehlers (1892) (1) a consacré un important mémoire à l'étude des otocystes des Arénicoles. Il semblerait même qu'après ce magistral travail le sujet fût épousé.

Néanmoins, plus récemment, les Arénicoliens ont été de nouveau étudiés à ce point de vue par Gamble, Asworth et nous-même. Ces nouvelles recherches ont permis d'ajouter encore quelques détails intéressants aux travaux d'Ehlers.

Nous passerons rapidement en revue les différentes espèces de cette famille en résumant les travaux antérieurs, en ajoutant et en développant les observations nouvelles que nos recherches personnelles nous ont permis de faire.

#### § II. — *Arenicola (Branchiomaldane) Vincenti* Lgh.

Cette espèce de très petite taille (8 à 20 mill.), découverte à Madère par Langerhans (1881) et retrouvée aux environs de Cherbourg par Mesnil (1897-1898) et par nous, ne possède pas d'otocystes ainsi que Mesnil et nous-même ensuite, nous en sommes assurés par la méthode des coupes en série venant contrôler l'examen par transparence.

(1) Dans ce travail, Ehlers a donné de ce sujet une bibliographie très détaillée à laquelle nous renvoyons le lecteur.

§ III. — *Arenicola Claparedii* Lev.

Cette espèce représente dans la Méditerranée notre *Arenicola marina* de la Manche et de l'Océan. Claparède, qui la confondait avec cette dernière, dont elle ne se distingue guère que par l'anatomie interne, ne retrouva pas chez elles les otocystes qu'il avait vus chez l'*Arenicola marina* et il supposa alors qu'ils lui avaient échappé.

« Le système nerveux et les organes de l'ouïe me sont restés inconnus », dit-il (1868, p. 302).

Ehlers (1892) en étudiant soigneusement cette espèce, reconnaît en effet l'absence des otocystes, pourtant si développés chez sa voisine l'*A. marina*, mais il décrivit des enfoncements de la face dorsale du tégument, situés à côté des organes nucaux et un peu en arrière de ceux-ci, à l'extrémité du sillon péristomial correspondant au trajet du collier œsophagien. Ces petites cavités sont garnies d'un épithélium non modifié, dépourvu de cils vibratiles, il est formé de cellules assez basses et privé des cellules à mucus si abondantes dans le reste de l'épiderme. Cette structure est exactement celle de l'épithélium garnissant le fond des sillons de la peau, et à ce point de vue cette crypte ne paraît être que l'extrémité d'un profond sillon du tégument. Cet épithélium n'est en rapport avec aucun nerf et la comparaison de ses cellules avec celles de l'organe nucal ne fait pas supposer qu'elles soient de nature nerveuse. Ces enfoncements ne contiennent que de l'eau de mer chez l'animal vivant et leur ouverture se fermerait pour empêcher les corps étrangers d'y pénétrer (?). Pour Ehlers ces otocryptes seraient homologues des otocystes des autres espèces.

Gamble et Ashworth (1900, p. 501) ne partagent pas cet avis. L'examen de nombreuses séries de coupes, pratiquées dans des spécimens de Naples, leur a montré un élargissement de la gouttière métastomiale à son point d'origine, en arrière du prostomium.

C'est la section de cette gouttière qui apparaît comme une dépression dans les coupes horizontales. Chez cette espèce ils n'ont trouvé aucune trace de dépression quelconque à la place ordinaire de l'otocyste. Après un soigneux examen ils

arrivent à la conclusion « qu'il n'y a chez cette espèce aucune trace d'otocyste et qu'on n'y peut localiser la position qu'il occupe dans d'autres formes par aucun diverticule particulier des gouttières métastomiales ».

Il n'y aurait donc, chez cette espèce, ni otocystes, ni oto-cryptes. L'*A. Vincenti* et l'*A. Claparedii* sont donc sous ce rapport les deux seules exceptions de toute la famille.

#### § IV. — *Arenicola marina* L.

##### A. — *Anatomie générale.*

L'*Arenicola marina* a des otocystes très visibles et relativement très développés, aussi ont-ils été découverts de bonne heure.

Grube (1838, p. 18) paraît être le premier à les avoir signalés et figurés (pl. I, fig. 7 p), mais il ne reconnut pas leur nature véritable et les prit pour des ganglions nerveux, représentant les cérébroïdes.

Stanius (1840) en donna une meilleure description et Siebold (1841), le premier, les regarda comme des organes auditifs comparables à ceux des Mollusques. De Quatrefages (1850 et 1865, p. 90-91, pl. IV, fig. 15) étudia ces organes, sans connaître les travaux de ses devanciers. Il ne vit pas de cils vibratiles : « qu'ils soient simples ou multiples, les otolithes sont dans un état de trémulation incessant, bien qu'il m'ait été impossible d'apercevoir la moindre trace de cils vibratiles. »

« Dans tous les cas un nerf qui, chez l'Arénicole, part du cerveau, et peut aisément s'isoler, aboutit à la base de la capsule, s'y épate, et semble l'embrasser en se confondant avec un tissu granuleux très délicat qui complète cette espèce d'enveloppe. »

Nous verrons que de Quatrefages s'est trompé en ce qui concerne l'innervation de l'otocyste ; le nerf part du collier œsophagien et non du cerveau.

Cosmovici (1880, p. 23-24, pl. XX, fig. 9) a étudié ces otocystes sur le frais et en a donné une figure et une description nouvelle qui n'a pas sensiblement avancé la connaissance de

cet organe, et qui renferme, en outre, plusieurs erreurs. Il a reconnu que les otolithes ne sont pas attaqués par l'acide azotique et il a figuré la couche sécrétée, légèrement jaunâtre, qui les entoure. Il représente l'intérieur de l'otocyste tapissé de cils vibratiles.

« Cette poche a une paroi assez épaisse et toute sa surface interne est tapissée par un épithélium ciliaire, de sorte que sur des otocystes récemment arrachés à une Arénicole, on voit parfaitement bien les mouvements que les cils vibratiles impriment aux otolithes... »

« Les mouvements des cils vibratiles tendent à les éloigner le plus possible de la paroi. »

Du mouvement des otolithes, Cosmovici a conclu à la présence des cils vibratiles, il a cru les voir et il les a figurés de confiance sur toute la surface interne de l'otocyste.

Il semble avoir vu l'embouchure du canal de l'otocyste, car il fait continuer la poche auditive « assez loin dans la base du pédoncule », mais comme il rattache ce pédoncule au collier œsophagien, il est évident qu'il y a ici une confusion entre le nerf de l'otocyste et son canal.

Vogt et Yung (1888, p. 492, fig. 250) n'ont pas réussi à se « convaincre de la présence des cils vibratiles admis par quelques auteurs ». Ils ont reconnu la nature musculaire des brides disposées radialement autour de l'otocyste, ils mentionnent et figurent latéralement à l'organe « une ampoule tournée du côté de l'anneau œsophagien et par laquelle pénètre le nerf ». L'examen de la figure fait plutôt songer à la base, rompue, du canal, dont ils n'ont pas plus soupçonné l'existence que les auteurs précédents. Ils ne parlent pas du mouvement des otolithes.

Ehlers (1892) dans son important mémoire, déjà cité, a étudié très soigneusement les otocystes de *Arenicola marina* et en a donné une description à laquelle il reste bien peu à ajouter. Il a étudié ces organes sur le frais et sur des animaux fixés, employant tour à tour l'examen par transparence, la dissection, la macération et la méthode des coupes.

Les principaux points découverts ou précisés par Ehlers sont les suivants : l'existence d'un long canal coudé faisant commu-

niquer l'otocyste avec l'extérieur (1) ; l'absence de cils vibratiles à l'intérieur de la vésicule et la présence de ceux-ci sur un espace restreint à la base du canal (c'est à ces cils qu'est dû le mouvement des otolithes) ; la structure des parois de l'otocyste, la forme et la nature de leurs cellules ; l'origine du nerf auditif, naissant du collier œsophagien et non du cerveau ; la nature siliceuse des otolithes, corps d'origine étrangère, revêtus d'une couche de matière plus ou moins chitineuse sécrétée par l'animal.

Depuis ce mémoire, les otocystes de l'*Arenicola marina* ont été étudiés sur l'adulte et les stades post-larvaires par plusieurs auteurs.

Ehlers (1892 b) lui-même a observé les otocystes sur un stade jeune d'Arénicole. Les organes, visibles seulement sur des coupes, comme deux vésicules relativement grosses, ont une paroi formée d'une seule couche épithéliale reliée à l'épiderme extérieur par une couche cellulaire et contiennent plusieurs otolithes de forme irrégulière.

Benham (1893) mentionne seulement la présence de deux otocystes dans le *prostomium* d'un stade post-larvaire (p. 49).

Le *prostomium* est suivi d'un *péristomium* et d'un segment portant seulement une soie de chaque côté (segment post-bucal). Il considère d'ailleurs, chez l'adulte, la longue région achète qui suit la bouche comme formée de deux segments, à cause de la présence de deux *septa*, antérieurs au premier faisceau de soies.

Kyle (1896, p. 300) décrit sur des larves d'Arénicole de 5 millimètres, deux otocystes situés de chaque côté de la tête, immédiatement sous les cellules de l'épiderme. Une seule couche de cellules, avec de très petits cils, entoure la cavité de l'otocyste. Cette couche de cellules, bien que distincte, ne se différencie pas aussi nettement que chez l'adulte des tissus environnants et elle n'est, ni aussi compacte, ni aussi régulière. Au lieu de se trouver dans l'épaisseur des muscles tégumentaires, mais sans rapport avec eux, l'otocyste touche l'épiderme et est

(1) Ce canal avait été vu par Mettenheimer, mais cette observation était tombée dans l'oubli (*fide* Ehlers, 1892, p. 24).

entouré de cellules de mésenchyme. Les figures (pl. XIV, fig. 11, 13 et 14) laissent un peu à désirer.

Mesnil (1896 et 1897, p. 149), sous le nom de *Clymenides sulfureus* qui lui avait été donné par Claparède, décrit à nouveau la larve de l'*Arenicola marina* et mentionne seulement dans le premier somite du *metastomium* (segment buccal) : « une paire d'otocystes ronds contenant une dizaine d'otolithes de grosseur variable et à bords anguleux ; ces otocystes paraissent tout à fait semblables à ceux d'*Arenicola marina* L. »

Chez l'adulte, depuis le travail d'Ehlers, les otocystes ont été étudiés d'abord par de Saint-Joseph (1894, p. 128) qui confirme la description d'Ehlers sans y rien ajouter de nouveau, puis par Gamble et Ashworth (1898, 1900), par Ashworth (1904) et par nous-même (1902). J'ai pu étudier les cellules sensitives au moyen de la coloration vitale d'Ehrlich au bleu de méthylène.

Nous allons revoir, d'après l'ensemble de toutes ces recherches, la description de ces organes.

Auparavant il est nécessaire de dire quelques mots de la région antérieure des Arénicoles.

Au *prostomium* ou lobe céphalique, plus ou moins développé, suivant les espèces, fait suite un long segment divisé par des sillons de la peau en plusieurs anneaux. Ce long segment, appelé segment buccal par beaucoup d'auteurs qui le considèrent comme unique, est suivi du premier segment sétigère portant, dorsalement, des soies capillaires et, ventralement, des *uncini*, ou soies à crochets.

En réalité ce long segment buccal des auteurs anciens est composé de deux segments : un segment buccal ou péristome, et un segment achète auquel j'ai donné le nom de post-buccal. Cette division résulte des considérations suivantes :

1<sup>o</sup> L'examen des stades post-larvaires montre ce long segment plus nettement divisé en deux parties dont la postérieure porte de chaque côté une soie capillaire dorsale, très fine, très caduque, qui a été vue par Benham, Mesnil et nous-même ; elle ne porte jamais d'*uncini* ;

2<sup>o</sup> L'anatomie interne le montre divisé en deux par un diaphragme (insertion des rétracteurs de la trompe) ; le nombre

des paires de nerfs partant de la chaîne nerveuse et du collier comparé à celui des autres segments du corps vient à l'appui de cette division; enfin Ashworth en trouve une preuve nouvelle dans la position de certaines cellules géantes de la chaîne nerveuse indiquant l'existence d'un segment distinct entre le collier œsophagien et le premier segment uncinigère.

Nous trouvons donc dans la région antérieure des Arénicoles successivement: 1<sup>o</sup> le *prostomium* ou lobe céphalique; 2<sup>o</sup> le premier segment = segment buccal ou *peristomium*; 3<sup>o</sup> le deuxième segment = segment post-buccal (achète chez l'adulte, sétigère chez la larve); 4<sup>o</sup> le troisième segment, premier sétigère chez l'adulte, portant à la fois des soies capillaires et des *uncini*.

Chez les Arénicoles, les otoctystes sont situés dans le péristome ou segment buccal, ce qui est assez remarquable, car chez toutes les autres Polychètes les otoctystes sont situés dans le premier sétigère ou même encore plus bas (Ariciens). Si l'on admettait au contraire la réunion de ces deux segments, buccal et post-buccal, en un seul, les Arénicoles rentreraient dans le cas général il est vrai, mais il faudrait alors admettre que leur péristome porte des soies, caractère qui ne serait pas moins exceptionnel.

Quoi qu'il en soit, les otoctystes de l'*Arenicola marina* se présentent, à la dissection, sous l'aspect de deux petites vésicules blanchâtres, visibles à l'œil nu, faisant saillie dans la cavité générale sous la couche des muscles longitudinaux et entourées de petites bandelettes musculaires rayonnantes qui leur donnent un aspect étoilé. Ces organes sont situés à la face dorsale un peu en arrière et de part et d'autre de l'encéphale et au voisinage externe du collier œsophagien auquel ils sont reliés par un court filet nerveux.

L'examen des coupes en série permet de reconnaître que la vésicule de l'otoctyste communique avec l'extérieur par un canal venant s'ouvrir au fond d'un repli de la peau situé au voisinage du croisement du premier sillon tégumentaire et de la gouttière métastomiale, formée par l'impression du collier œsophagien. Ce canal, d'abord perpendiculaire à la surface des téguments, se recourbe, presqu'à angle droit, pour pénétrer

latéralement dans l'otocyste. L'ensemble de l'organe peut donc être comparé à une fiole à col recourbé ou mieux à une cornue.

Sur les coupes transversales de la région antérieure on voit ainsi la coupe du canal à côté de celle de l'otocyste en forme de D (fig. VII, O). Les dimensions de l'otocyste varient beau-

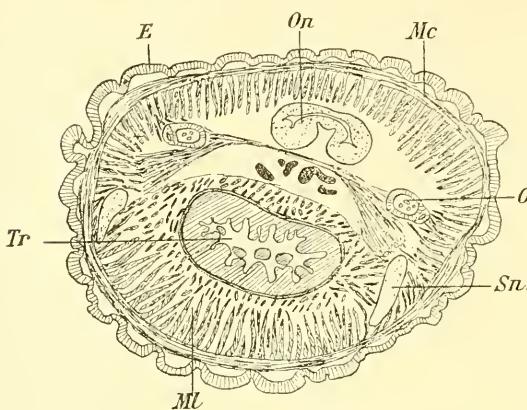


Fig. VII. — *Arenicola marina*. Coupe transversale. — E, épiderme; Mc, muscles circulaires; Ml, muscles longitudinaux; O, otocyste; On, organe nucal; Sn, système nerveux; Tr, trompe.  $\times 30$ .

coup avec la taille de l'animal. Chez une jeune *Arenicola marina*, l'otocyste mesure 110 à 120  $\mu$  de diamètre total, avec une cavité de 90  $\mu$ . La capsule présente extérieurement une membrane basale bien nette ; la cuticule interne, à double contour, est assez épaisse (2  $\mu$ ). Entre

les deux s'étend une seule couche de cellules.

La taille de l'otocyste n'est cependant pas proportionnelle à celle de l'animal. Cet organe est relativement plus gros chez les jeunes.

Chez les adultes, la cavité de l'otocyste atteint 90 à 120  $\mu$ , l'épaisseur de la paroi 50  $\mu$ , le diamètre total 140 à 200  $\mu$  et parfois même 300  $\mu$  chez quelques grands spécimens.

Les parois de l'otocyste sont constituées par un épithélium sensitif formé d'une seule couche de cellules radiales, minces et longues dont les noyaux ovoïdes, allongés, sont disposés à peu près tous à la même hauteur. L'extrémité basale de ces cellules va se perdre dans un stroma fibreux parsemé de quelques noyaux très petits.

Cet épithélium est formé de cellules de soutien et de cellules sensorielles. Sur des coupes ordinaires les deux éléments sont assez difficiles à distinguer. Par macération,

Ehlers est arrivé cependant à isoler des cellules sensorielles fusiformes à nombreux prolongements basilaires. En employant la méthode de coloration vitale au bleu de méthylène j'ai réussi à obtenir de bonnes préparations de l'otocyste montrant très nettement des cellules sensitives fusiformes, un peu renflées au milieu, à prolongement cuticulaire cylindrique ou conique, à prolongement basal fibrillaire, mince, sinueux, allant se perdre dans le plexus entourant l'organe et aboutissant au nerf. Ces cellules sensorielles sont à peu près identiques à celles de l'*Arenicola ecaudata* (pl. III, fig. 34).

Il n'existe pas de cellules ciliées et la cuticule limitant la cavité de l'otocyste est absolument nue.

La structure des parois du canal diffère de celle de la vésicule de l'otocyste.

L'ouverture externe du canal est assez évasée en entonnoir. Les parois en sont identiques à l'épithélium du tégument, dont elles ne sont qu'une invagination, elles sont formées des mêmes cellules de soutien et à mucus et plus ou moins pigmentées par des granulations de mélanine.

A mesure que le canal s'enfonce dans les téguments, sa lumière se resserre en présentant des diverticules et des anfractuosités latérales profondes et étroites. Les cellules à mucus se font de plus en plus rares et bientôt disparaissent. Dans la partie coudée de ce canal précédant immédiatement l'otocyste, il existe des cellules à cils vibratiles. *Ce sont les seuls éléments ciliés de tout l'organe.*

#### B. — Innervation.

Nous avons vu que Benham plaçait, à tort, les otocystes dans le *prostomium*, et que de Quatrefages les croyait innervés

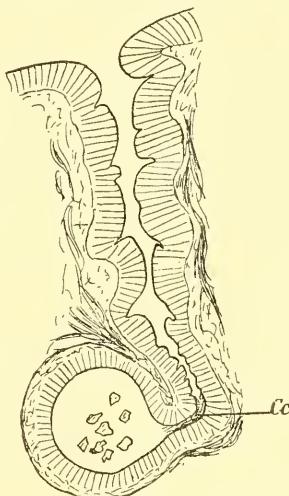


Fig. VIII. — *Arenicola marina*.  
Coupé semi-schématique de l'otocyste, passant par le canal.  
— Cc, coude cilié du canal.

par le cerveau. Nous savons maintenant que ces organes, situés dans le segment buccal, n'ont aucune communication directe avec le cerveau et qu'ils sont innervés par un nerf partant du collier œsophagien.

En suivant la chaîne nerveuse d'arrière en avant, on voit celle-ci se bifurquer en Y pour former le collier œsophagien ; à partir de cette bifurcation on compte d'abord deux paires de nerfs partant du collier et allant aux téguments, puis une troisième paire de nerfs, beaucoup plus courts, qui vont aboutir aux otocystes.

C'est à la base du coude formé par le canal de l'otocyste que le nerf pénètre dans cet organe. En ce point il s'épate et se renfle en ganglion assez volumineux renfermant de grandes cellules nerveuses à gros noyau.

### C. — *Otolithes.*

La cavité de l'otocyste renferme un liquide très légèrement visqueux, sans doute plus ou moins mélangé d'eau de mer, et dans lequel baignent un certain nombre de petits corps solides. Ces otolithes sont d'autant plus gros et plus nombreux que l'animal est plus âgé, près d'une cinquantaine chez l'adulte.

Chez une jeune Arénicole ces otolithes se présentent comme des corpuscules transparents, réfringents, anguleux, de forme très irrégulière, dont la taille varie entre 10 et 30  $\mu$  environ. Ils ne sont pas attaqués par les acides et les colorants sont sans action sur eux. Leur aspect est celui de petits graviers siliceux. L'examen en lumière polarisée les montre en effet constitués par du quartz. Ces otolithes sont donc de petits grains de sable d'origine externe. On en rencontre assez souvent qui sont formés de débris de spicules d'éponges ou de frustules de diatomées bien facilement reconnaissables.

Spicules et frustules sont d'ailleurs aussi de nature siliceuse et jamais on ne rencontre d'otolithes calcaires.

Chez les Arénicoles un peu plus âgées, les otolithes se montrent entourés d'une légère zone pellucide. Chez l'adulte cette couche s'épaissit davantage, arrondit les contours anguleux de l'otolithe et se colore assez facilement par un certain nombre de réactifs tels que l'hématoxyline, par exemple.

Cette couche périphérique, de nature plus ou moins chitineuse, est donc sécrétée par les parois de l'otocyste. Elle est d'autant plus épaisse que l'animal est plus âgé. Lorsque le canal faisant communiquer l'otocyste avec le milieu extérieur vient à se boucher ou à s'oblitérer en partie, l'importance de ce revêtement sécrété autour de l'otolithe s'accroît davantage.

C'est d'ailleurs un phénomène général que nous retrouverons chez d'autres espèces.

#### D. — *Mouvements des otolithes.*

Dès 1850, de Quatrefages avait remarqué que les otolithes animés « d'un mouvement continual assez semblable au mouvement brownien » (p. 29) sont dans un état de trémulation incessant, mais il n'attribuait pas ce mouvement à l'action de cils vibratiles dont il n'avait pu trouver trace, il le regardait comme d'origine moléculaire.

Cosmovici (1880) qui avait également bien vu ces mouvements des otolithes, les attribuait à l'action des cils vibratiles qu'il supposait tapisser les parois de la vésicule de l'otocyste et qu'il a figurés de confiance.

Nous savons que ces cils n'existent pas, mais Ehlers (1892) a montré que si la vésicule en est dépourvue, la partie recourbée du col de l'otocyste en est garnie. C'est aux courants déterminés dans le liquide de l'otocyste par le battement des cils du col qu'est dû le mouvement des otolithes.

Gamble et Ashworth (1898, p. 26, 27) attribuent ce mouvement des otolithes à des courants de diffusion qui se produiraient lorsque l'Arénicole ayant été disséqué sous l'eau de mer ses otocystes sont examinés dans ce liquide. Pour eux ce mouvement ne serait pas un phénomène naturel et ne s'observerait pas quand l'animal, bien vivant, n'est pas disséqué dans l'eau de mer et lorsque ses otocystes sont examinés dans le liquide célonique.

Nous avons déjà montré (Fauvel, 1902) que ces mouvements sont parfaitement normaux et non pas causés par des courants de diffusion dus à une mauvaise technique.

En effet, nous avons toujours constaté le mouvement des

otolithes lorsque l'Arénicole était disséquée vivante et l'otocyste intact, que celui-ci fut monté dans le liquide célonique ou dans l'eau de mer. Le mouvement des otolithes ne peut plus se produire : 1<sup>o</sup> lorsque l'otocyste étant crevé, son liquide s'écoule et ses parois s'accolent; 2<sup>o</sup> lorsque la préparation est trop fortement comprimée; 3<sup>o</sup> lorsque les tissus sont morts. Avec des préparations soigneusement faites ce n'est qu'au bout de plusieurs heures que cette dernière cause produit l'arrêt du mouvement.

Enfin il est possible de se rendre compte d'une façon encore plus convaincante que le mouvement des otolithes est bien naturel et non pas dû à des courants de diffusion. Il suffit de s'adresser à de très jeunes Arénicoles, ou mieux encore aux stades *Clymenides*. On peut les examiner vivantes dans l'eau de mer par transparence, sans dissection ni compression, et on voit ainsi très nettement le mouvement caractéristique des otolithes.

#### § V. — *Arenicola assimilis* Ehlers.

Cette espèce, des côtes de Californie et de l'Amérique Sud, est très voisine de l'*A. marina* dont elle diffère principalement en ce qu'elle possède sept à huit segments sétigères abranches au lieu de six.

Les otocystes en ont été étudiés par Ehlers (1901, p. 177-178) et par Ashworth (1902, p. 752, 753). N'ayant pas eu cette espèce entre les mains, nous nous bornerons à résumer les observations de ces auteurs.

Les otocystes, beaucoup plus volumineux chez cette espèce que chez les autres Arénicoles, mesurent jusqu'à 250 à 370  $\mu$  de diamètre interne. Chez des *Arenicola marina* de grande taille les dimensions correspondantes sont seulement de 120 à 150  $\mu$ .

Ces otocystes, sphériques ou ovoïdes, s'ouvrent à l'extérieur par un fin canal recourbé. Leur pore externe, très petit, est situé un peu plus dorsalement que chez l'*A. marina*, au voisinage de l'origine du connectif œsophagien. La lumière du canal est étroite et souvent oblitérée en partie par l'accolement de ses parois. La cuticule revêtant le canal et la cavité de l'otocyste

est épaisse de 3  $\mu$ . L'épithélium formant les parois de la vésicule est assez mince et composé de cellules de soutien et de cellules sensorielles. Ces dernières sont traversées par une fibrille nerveuse unique venant se terminer sous la cuticule. Sous l'épithélium, des fibres nerveuses mélangées de cellules fusiformes ou étoilées forment une sorte de gaine. Le nerf de l'otocyste, assez gros et court, part du connectif œsophagien et pénètre dans l'otocyste au point de jonction de celui-ci avec son canal.

Les otolithes, au nombre de 40 à 50, sont ordinairement sphériques, parfois ovales ou même irréguliers, mais à contours arrondis. Presque tous présentent des stries concentriques indiquant qu'ils ont été formés par le dépôt de couches successives sécrétées par les parois de l'otocyste. Les plus gros otolithes mesurent 35 à 45  $\mu$ . Au centre de quelques-uns on voit un petit corpuscule réfringent, *évidemment d'origine étrangère*, formant le noyau autour duquel s'est déposée la matière sécrétée. On rencontre en outre dans l'otocyste plusieurs granulations prenant fortement les colorants et qui peuvent former des masses, sphériques, ovales ou allongées, atteignant jusqu'à 10  $\mu$  de diamètre. Leur aspect fait supposer qu'elles sont composées d'une substance semblable à celle qui forme les otolithes, bien que ceux-ci soient ordinairement bien plus légèrement colorés (Ashworth 1902, p. 754).

Sur d'autres spécimens d'*Arenicola assimilis*, provenant des îles Falkland, Ashworth (1902, p. 770) a observé des otolithes un peu différents qu'il décrit ainsi :

« Les otolithes sont tous sphériques, ou à peu près, et sont composés d'une substance sécrétée jaunâtre ou brunâtre. Chaque otocyste renferme deux otolithes beaucoup plus gros que les autres. Leur diamètre est d'environ 55  $\mu$ . Au centre de chacun se trouve un petit corps étranger, irrégulier, sans doute un grain de quartz. Les plus petits otolithes ont ordinairement 20 à 30  $\mu$ , et une granulation étrangère n'y est que rarement visible bien que sans doute chacun ait un très petit noyau central de cette sorte. Les deux gros otolithes décrits ci-dessus sont probablement les premiers otolithes du stade post-larvaire qui se distinguent toujours, par leur plus grande taille, de ceux formés postérieurement. »

Il est à noter que dans ces spécimens la lumière du canal était, soit fortement réduite à son entrée dans l'otocyste, soit même complètement oblitérée. La paroi dorsale du canal était riche en cellules glandulaires, tandis que la paroi ventrale contenait d'assez nombreuses cellules sensorielles.

Dans un spécimen d'Otago (Nouvelle-Zélande), *dont le canal de l'otocyste n'était pas oblitéré*, les otolithes, formés de grains de quartz et de spicules, ne se présentaient pas entourés d'un revêtement chitineux. Ehlers (1901), sur ses spécimens du détroit de Magellan, avait aussi trouvé des otolithes formés de couches sécrétées entourant un petit corpuscule d'origine externe. L'ouverture du canal était fort étroite.

Ces différences dans la structure des otolithes ne correspondent pas à des variétés d'*Arenicola assimilis*. Elles sont uniquement en relation avec l'oblitération plus ou moins complète de la lumière du canal, ainsi qu'Ashworth (1902, p. 771) l'a fort bien fait remarquer. Aussi bien chez l'*Arenicola marina* que chez l'*A. assimilis*, tant que la communication de l'otocyste avec l'extérieur reste facile, les otolithes, formés de grains de quartz d'origine externe, restent nus ou se recouvrent seulement d'une mince couche de sécrétion. Si la lumière du canal vient à s'oblitérer plus ou moins, l'épaisseur de la couche sécrétée augmente.

Mais tandis que chez l'*A. marina* cette oblitération du canal n'est que partielle et tardive, chez l'*A. assimilis* elle est précoce et plus complète. Il en résulte dans ce dernier cas : 1<sup>o</sup> que l'otocyste ne renferme qu'un très petit nombre de très fins graviers ayant pénétré dans l'organe pendant les stades larvaires et post-larvaires ; 2<sup>o</sup> que ces fins granules finissent par être recouverts d'une épaisse couche de sécrétion, masquant parfois ce noyau d'origine étrangère et tendant à donner aux otolithes une forme sphérique.

Nous verrons que chez les Arénicoles dont l'otocyste est dépourvu de canal de communication avec l'extérieur les otolithes sont sphériques et entièrement sécrétés par les parois de l'organe.

§ VI. — *Arenicola cristata* Stimpson.

Les otocystes de cette espèce ont été décrits d'abord par Ehlers (1892, p. 255-257, pl. XIII, fig. 30-32), sous le nom d'*Arenicola antillensis* LtK.

Sur des spécimens d'*Arenicola cristata*, de Naples, j'ai pu vérifier l'exactitude de la description d'Ehlers, mais, vu la mauvaise fixation du matériel, je n'ai pu ajouter de nouveaux détails histologiques (Fauvel, 1899, p. 131).

Gamble et Ashworth (1900, p. 502-503, pl. XXVII, fig. 65), pour la même raison, n'ont pu ajouter grand' chose à la description d'Ehlers.

Les deux otocystes, saillants dans la cavité générale, maintenus sous les téguments par des bandes musculaires, sont situés dans le segment buccal. Ils sont constitués par une vésicule sphérique, ou un peu aplatie, *sans aucune communication avec l'extérieur*, dont le plus grand diamètre atteint 357  $\mu$ . Les parois de l'otocyste, épaisses de 75  $\mu$ , sont constituées par un épithélium renfermant deux sortes de cellules : des cellules de soutien cylindriques et des cellules sensorielles fusiformes. Une cuticule bien distincte limite la cavité de l'organe. L'otocyste est innervé par un filet nerveux venant du connectif œsophagien.

Il n'y a qu'un seul gros otolith de 70  $\mu$  à 100  $\mu$ , lenticulaire chez les jeunes, sphérique chez l'adulte, remplissant en grande partie la cavité de l'organe.

Cet otolith jaunâtre, non calcaire, vraisemblablement de nature chitineuse, est sécrété par les parois de la capsule.

§ VII. — *Arenicola Grubii* Claparède et *Arenicola ecaudata* Johnston.A. — *Historique.*

Les otocystes de ces deux espèces voisines, longtemps confondues sous le nom d'*Arenicola branchialis*, étant semblables, nous ne les décrirons pas séparément, nous bornant à faire ressortir les quelques légères différences qu'ils peuvent présenter.

Claparède (1868, p. 300, pl. XIX, fig. 20 d) a décrit le premier

les otocystes de l'*Arenicola Grubii*. Il remarqua leur présence sur le bord externe du collier œsophagien et décrivit l'otocyste comme un disque dans l'épaisseur duquel sont logés les otolithes, de nombre et de dimensions variables, de forme circulaire et en général jaune pâle : « Un seul parmi eux beaucoup plus grand que les autres (0<sup>mm</sup>,008 en diamètre) est de couleur brun foncé avec une couche périphérique jaune ». Il déclare n'avoir vu dans l'otocyste « ni cavité, ni cils vibratiles ».

Jourdan (1884, p. 75, 1889, p. 201 et 1892, p. 249) en donne une description plus détaillée, mais, confondant sans doute des brides musculaires avec des filets nerveux, cet auteur décrit les otocystes réunis aux connectifs œsophagiens par plusieurs nerfs : « Il nous a été impossible de voir nettement une couche de cils vibratiles ; c'est à peine si sur les pièces les mieux fixées par l'acide osmique nous avons pu en distinguer quelques traces ». A son avis, « les otocystes sont capables de percevoir les vibrations du sol dans lequel l'animal pénètre » (1892, p. 250). Aucune figure n'est donnée à l'appui des descriptions.

Ehlers (1892, p. 249-255, pl. XIII, fig. 33-37, pl. XIV, fig. 38-48) en a donné une description très détaillée et très exacte.

Cet auteur relève les erreurs de Jourdan, montre que le nerf de l'otocyste est unique, que les prétendus cils vibratiles n'existent pas et que les otolithes ne sont pas calcaires, mais probablement de nature chitineuse. N'ayant eu entre les mains que des animaux conservés, Ehlers est muet sur le mouvement des otolithes.

Un peu plus tard (Fauvel, 1899, p. 24-25, pl. I, fig. 10-13), j'ai décrit les otocystes de l'*Arenicola ecaudata* adulte, et aux stades post-larvaires et j'ai insisté sur une différence présentée par les otolithes des deux espèces.

Gamble et Ashworth (1900, p. 503-505, pl. XXVII, fig. 64) ont repris cette description et contesté la différence que j'établissais entre les otolithes des deux espèces. Ces auteurs attribuent le mouvement des otolithes à des courants de diffusion.

J'ai montré (1902) que chez ces espèces, dépourvues de cils vibratiles, le mouvement des otolithes est dû au mouvement

brownien. J'ai réussi aussi à bien colorer les cellules sensorielles et les filets nerveux par la méthode d'Ehrlich au bleu de méthylène.

### B. — Description des otocystes.

Les otocystes des *Arenicola Grubii* et *A. ecaudata* sont situés à la partie antérieure du segment buccal, à la face dorsale, un peu au-dessous et en arrière de l'organe nucal, en dehors des connectifs œsophagiens. Ils sont complètement noyés dans l'épaisseur de la couche des muscles longitudinaux et ne font pas saillie dans la cavité générale. La simple comparaison des figures VII et IX montre, sous ce rapport, la différence avec l'*Arenicola marina*. Chez cette dernière les otocystes situés sous la couche des muscles longitudinaux et soutenus par une bandelette musculaire transversale font fortement saillie dans la cavité générale.

Les otocystes des *A. Grubii* et *A. ecaudata* sont formés d'une petite vésicule blanchâtre, sphérique ou ovoïde, *sans aucune communication avec l'extérieur*. Cette vésicule est limitée extérieurement par une mince basale sur laquelle s'insèrent des fibres musculaires dérivées de la couche longitudinale.

Chez les individus de petite taille les dimensions de l'otocyste sont de 150 à 200  $\mu$ , pour le diamètre total, 90 à 120  $\mu$  de diamètre intérieur, l'épaisseur des parois est de 30 à 60  $\mu$  et celle de la cuticule est de 2  $\mu$ .

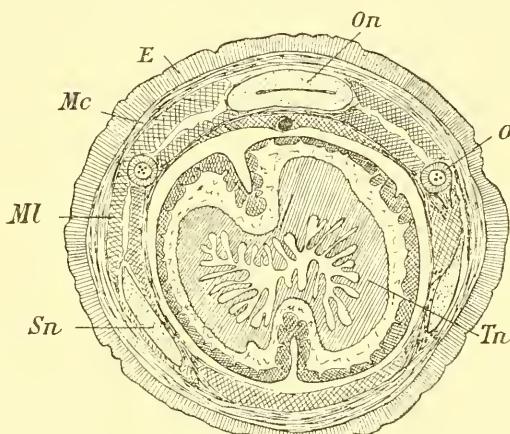


Fig. IX. — *Arenicola Grubii*. Coupe transversale semi-schématique. — E, épiderme; Mc, musculature circulaire; Ml, muscles longitudinaux; O, otocyste; On, organe nucal; Sn, système nerveux (collier œsophagiens); Tr, trompe invaginée.  $\times 30$ .

Aux stades post-larvaires les dimensions sont naturellement plus faibles :  $D = 60 \mu$ ,  $d = 36 \mu$ ,  $e = 12 \mu$ .

Si l'on examine des sections d'*A. ecaudata*, aux stades post-larvaires, on remarque que la capsule de l'otocyste est constituée par un épithélium formé d'une seule couche de cellules assez courtes, presque aussi larges que hautes, à noyau peu allongé, situé à leur extrémité basale. Il n'y a pas de basale bien nette et le plexus nerveux est peu ou pas développé sous l'épithélium sensitif.

Chez les adultes, l'otocyste, profondément enfoncé au sein de la couche des muscles longitudinaux, touche, par son côté interne, une mince couche de muscles circulaires tapissant en cet endroit la cavité générale (fig. IX, 0). L'extrémité opposée, un peu détachée des muscles, est revêtue par une endothélium (pl. I, fig. 3). Une basale assez fine limite entièrement la capsule de l'otocyste et c'est sur cette membrane que viennent s'insérer, par endroits, des bandelettes musculaires. L'épithélium de l'otocyste est formé d'une couche de cellules allongées dont les unes sont des cellules de soutien et les autres des cellules sensorielles fusiformes (pl. I, fig. 4, Cs.). Les dernières, peu faciles à distinguer sur des coupes ordinaires, sont admirablement mises en lumière par la méthode de coloration vitale au bleu de méthylène. Elles sont allongées, les unes, ovoïdes terminées en pointe, ont leur renflement occupé par le noyau. D'autres présentent un renflement fusiforme surmonté d'un prolongement presque cylindrique venant se terminer à la cuticule, tandis que l'autre extrémité se termine par une fibrille nerveuse (pl. I, fig. 4, Cs. et pl. III, fig. 34).

Sous cette couche épithéliale on trouve une couche plus ou moins épaisse, suivant les régions de la capsule, formée d'un réticulum parsemé de quelques noyaux (Pl. I, fig. 3). Ce réticulum est formé par l'enchevêtrement des prolongements basiliers des cellules de soutien, des fibres nerveuses des cellules sensorielles se rendant au nerf et de cellules conjonctives. Il est limité extérieurement par une basale plus ou moins développée.

D'une façon générale chez l'*A. ecaudata* la paroi de l'otocyste paraît moins épaisse, la basale est moins nette, et le contact

de l'otocyste avec les muscles qui l'entourent est plus intime que chez l'*A. Grubii*.

La cuticule, très nette, qui limite de toutes parts la cavité de l'otocyste, est absolument dépourvue de cils vibratiles. Jourdan croyait avoir distingué quelques traces de cils vibratiles sur ses pièces les mieux fixées. Ehlers n'a pu en trouver trace et pense que Jourdan a pris pour des cils de petits fragments de la cuticule déchirée par le rasoir. Gamble et Ashworth n'ont pas vu davantage de cils. Bien que j'aie fait porter mes recherches spécialement sur ce point, je n'ai pu en apercevoir aucune trace, même avec l'immersion, bien qu'ayant employé les méthodes de fixation et de coloration les plus usitées spécialement pour cette étude.

Chez les Annélides dont les otocystes portent des cils vibratiles, il existe un moyen excellent et très simple de les voir. Il suffit d'examiner par transparence, sous le compresseur, un otocyste, enlevé avec précaution, à un individu bien vivant. Tant que le mouvement des otolithes est très vif, il est souvent difficile de bien distinguer les cils, mais à mesure que les tissus perdent leur vitalité, le mouvement des cils se ralentit peu à peu et il arrive un moment où on peut les distinguer avec la plus grande netteté. Ce procédé, qui m'a toujours réussi avec beaucoup d'autres espèces, m'a permis de me convaincre de l'absence complète de cils vibratiles dans les otocystes des *Arenicola ecaudata* et *A. Grubii*, aussi bien aux stades post-larvaires qu'à l'état adulte.

Le nerf de l'otocyste part de la partie antérieure du collier œsophagien. A sa base il présente quelques cellules ganglionnaires mais ne forme pas de ganglion à sa jonction avec l'otocyste, comme c'est le cas chez l'*Arenicola marina*. Il s'épate à la surface de l'otocyste, l'entoure en partie et pénètre à travers la basale en plusieurs points formant renflements, ses fibrilles vont alors se perdre dans le réticulum sous-épithéial dont il a été question plus haut.

#### C. — *Otolithes.*

L'otocyste renferme un certain nombre d'otolithes sphériques, réfringents, jaunâtres, brunâtres, ou incolores. Ordinai-

rement un de ces otolithes (parfois deux) est beaucoup plus gros que les autres et atteint 20 à 25  $\mu$  chez l'*A. Grubii*, 30 à 35  $\mu$  chez l'*A. ecaudata*. Il est accompagné de 6 à 10 autres de taille moyenne, mesurant 10 à 15  $\mu$  et d'un grand nombre de tout petits de 5 à 3  $\mu$  et même au-dessous (1  $\mu$ ).

Chez l'*A. Grubii* le gros otolithe est généralement moins volumineux, par rapport aux autres, que chez l'*A. ecaudata*, les otolithes de taille moyenne sont plus nombreux et les très petits plus rares que chez cette espèce. En un mot, chez l'*A. Grubii* les otolithes sont de taille plus uniforme que chez l'*A. ecaudata*.

Lors de mes premières recherches sur l'*Arenicola ecaudata* (1899, p. 24-25, pl. I, fig. 10-13), j'avais établi, dans les termes suivants, une distinction entre les otolithes de cette espèce et ceux de l'*A. Grubii* : « tandis que chez cette espèce les otolithes sont des sphères claires ou foncées, mais homogènes, se colorant en violet par l'hématoxyline, ceux de l'*A. ecaudata* ne se laissent pas colorer par ce réactif ».

« Sur les individus fixés au liquide de Perenyi ils affectent la forme de sphères régulières, réfringentes, translucides, présentant au centre un amas de fines granulations arrondies, très foncées. Examinées avec un objectif à immersion, ces granulations montrent chacune un cercle noir avec un centre clair (pl. I, fig. 11 et 13).

« Sur le matériel fixé au bichlorure de mercure, les otolithes présentent un centre jaune clair entourant une masse centrale jaunâtre qui se colore légèrement en rose par la safranine. La structure de ce centre plus foncé est très finement granuleuse, mais n'a pas l'aspect que l'on remarque sur le matériel fixé par un réactif acide (pl. I, fig. 10).

« Ces granulations noires du matériel traité par le liquide de Perenyi ont l'aspect des libelles des inclusions du quartz. Ce sont probablement de fines bulles gazeuses produites par l'action des acides sur du carbonate de chaux au sein d'une masse solide ou pâteuse qui s'oppose à leur fusionnement en une seule grosse bulle. Les otolithes de l'*A. Grubii*, traités par le liquide de Perenyi, ne donnent pas ce résultat et Ehlers (1892) a d'ailleurs déjà constaté que les acides sont sans action sur eux. Chez l'*A. ecaudata* le contour des otolithes ne présente

aucune trace de corrosion et c'est seulement dans leur partie centrale que se produisent les bulles gazeuses. Les réactions des otolithes avec les colorants indiquent qu'ils sont probablement de nature chitineuse, au moins dans leur partie périphérique. »

« Aux stades post-larvaires, les otolithes sont moins nombreux et de plus petite taille, mais ils présentent la même structure que chez l'adulte. »

Gamble et Ashworth (1900, p. 504-505) ne trouvent au contraire aucune différence entre les otolithes des deux espèces.

Ehlers (1892) avait déjà noté que l'acide acétique et l'acide chlorhydrique *faible* sont sans action sur les otolithes de l'*A. Grubii*, tandis que l'acide chlorhydrique concentré les éclaircit, les gonfle et leur fait perdre leur forme, sans cependant qu'il y ait dégagement de bulles gazeuses.

C'est à cette absence de dégagement de gaz que je faisais allusion en disant qu'Ehlers avait constaté que les acides sont sans action sur ces otolithes. Gamble et Ashworth ne paraissent pas avoir saisi exactement ma pensée à ce sujet.

Ces auteurs ont traité des otolithes d'*A. ecaudata* « par des acides forts et faibles, froids et chauds, par des alcalis et par des réactifs colorants » et ils ont trouvé que leurs réactions sont exactement les mêmes que pour ceux de l'*A. Grubii*. Il ne se produit pas de dégagement de bulles de gaz. La conclusion est qu'ils sont de nature chitineuse et ne contiennent aucune trace de carbonates.

Cependant Gamble et Ashworth reconnaissent qu'au centre de quelques otolithes frais des deux espèces, on voit quelques petites inclusions, avant le traitement par un acide :

« Certaines sont sphériques et ont presque l'aspect de petites bulles gazeuses ayant des parois réfringentes, mais ce sont, en réalité, de petits granules sphériques. Quelques-uns des granules inclus sont des corps allongés, bacilliformes, d'autres ont une forme un peu irrégulière. »

En présence de ces divergences, voulant éclaircir cette question, j'ai examiné les otocystes d'un très grand nombre de spécimens des deux espèces, près d'une centaine : 1<sup>o</sup> à l'état frais ; 2<sup>o</sup> après conservation dans l'alcool ; 3<sup>o</sup> après fixation,

inclusion et coloration. Ensuite j'ai étudié l'action de l'acide acétique, de l'acide chlorhydrique, de l'acide azotique, et du liquide de Perenyi sur les otolithes des deux espèces, à l'état frais, et après conservation dans le formol et dans l'acool.

Les *Arenicola Grubii* et *A. ecaudata* ayant les téguments épais et pigmentés, l'étude des otocystes ne peut se faire par transparence que sur les plus jeunes individus des stades post-larvaires.

Sur l'adulte on peut très facilement étudier ces organes frais par le procédé suivant :

D'un coup de ciseaux on sectionne l'extrémité antérieure d'une Arénicole bien vivante, un peu en avant du premier segment sétigère. On introduit ensuite la pointe des ciseaux dans la bouche et on fend longitudinalement ce tronçon antérieur, suivant le milieu de la face ventrale, en ayant soin cependant de respecter la chaîne nerveuse. Ensuite on rabat la trompe en avant, on la sectionne un peu en arrière des lèvres et on développe les téguments en les étendant sur une lame de verre, la face interne en dessus. Au besoin, on râcle légèrement avec un fin scalpel de façon à amincir un peu l'épaisse couche musculaire tégumentaire. L'ensemble adhère à la lame de verre et on peut observer très aisément les otocystes au microscope sans qu'il soit même nécessaire d'ajouter ni eau de mer, ni liquide célonique, ou de couvrir d'une lamelle. Les otocystes, ainsi préparés, peuvent être facilement colorés au bleu de méthylène et conservent assez longtemps leur vitalité. On peut d'ailleurs prolonger celle-ci en recouvrant d'une lamelle et en humectant d'eau de mer ou de liquide célonique, pour prévenir la dessiccation de la préparation.

Sur 10 spécimens adultes d'*Arenicola Grubii*, provenant des environs de Cherbourg et examinés par ce procédé, je trouve :

7 fois, tous les otolithes jaunes, transparents, homogènes, sans granulations ;

2 fois, les plus gros otolithes sont bruns, les autres jaunâtres, transparents ;

1 fois, le gros otolithes présente un centre rougeâtre entouré d'une zone claire.

Sur 13 *Arenicola ecaudata* adultes, de même provenance, je trouve :

7 fois, des otolithes noirs, foncés, homogènes, non transparents ;

1 fois, des otolithes à centre homogène brun foncé entouré d'une mince zone périphérique plus claire que le centre ;

2 fois, tous les otolithes sont jaunes, transparents, homogènes ;

3 fois, tous les otolithes sont presque incolores, à peine jaunâtres, transparents, homogènes.

D'une façon générale, on peut dire que, *sur le vivant*, les otolithes de l'*A. Grubii* sont jaunes, transparents, homogènes, tandis que ceux de l'*A. ecaudata* sont fréquemment noirâtres et peu ou pas transparents.

J'ai ensuite examiné des Arénicoles fixées à l'alcool à 90° et conservées depuis six ans dans l'alcool à 70°.

Sur 9 *Arenicola Grubii*, je trouve dans ces conditions :

8 fois, des otolithes jaunâtres, transparents, homogènes ;

1 fois, des otolithes très clairs, presque incolores, transparents, homogènes ;

Sur 8 *Arenicola ecaudata*, je trouve :

5 fois, des otolithes jaune clair, transparents, homogènes ;

2 fois, le gros otolithe brun foncé, les autres transparents, homogènes ;

1 fois, le gros otolithe présente quelques vacuoles.

Après conservation dans l'alcool, les otolithes s'éclaircissent donc et les différences d'aspect entre les deux espèces s'atténuent de plus en plus.

Sur des coupes d'*A. Grubii* fixées au sublimé acétique, à l'alcool absolu, au formol, au liquide de Perenyi, et colorées à l'hématoxyline-éosine, au bleu de méthylène, à l'orange G, les otolithes réfringents, homogènes, sont colorés en bleu verdâtre ou en bleu violet, plus ou moins foncé par l'hématoxyline, en bleu ou en vert jaunâtre par le bleu de méthylène. Une seule fois, après fixation au Perenyi, le gros otolithe principal montre, en son centre, comme de fines bulles

En ce qui concerne l'*A. ecaudata*, toutes les préparations fixées au Perenyi et colorées à l'hématoxyline-éosine, qu'il s'agisse d'adultes ou de stades *Clymenides*, montrent des otolithes *non colorés*, ayant au centre cet amas de petites vacuoles que j'avais comparées aux libelles des inclusions du quartz et qui, à un faible grossissement, vu la réfringence de leurs parois, ont l'aspect de granulations noirâtres (pl. I, fig. 3, pl. III, fig. 23).

Les préparations au liquide de Fol montrent les mêmes granulations, sauf en un cas unique où les otolithes sont jaune pâle, homogènes.

Dans les préparations fixées au sublimé et colorées à l'hémalun et à l'éosine, ou à la fuchsine acide, le centre de l'otolithe est noir ou brun foncé entouré d'une zone claire.

D'une façon générale, je constatais la présence de ces vacuoles chez l'*A. ecaudata* après l'action d'un fixateur acide, et leur absence chez l'*A. Grubii* dans les mêmes conditions. J'en concluais donc à un effet différent des acides sur les otolithes des deux espèces, et cela d'autant mieux que les expériences d'Ehlers sur l'*A. Grubii* montrent que les acides ne déterminent pas la formation de bulles dans l'otolithe de cette espèce.

En présence des résultats obtenus par Gamble et Ashworth sur l'*A. ecaudata*, j'ai cru devoir reprendre l'étude de l'action des acides sur les otolithes des deux espèces.

L'acide acétique paraît sans action sur les otolithes. On ne note aucune effervescence et au bout de vingt-quatre heures les otolithes, à peine légèrement gonflés, sont encore inaltérés.

L'acide chlorhydrique très dilué éclaire et gonfle lentement les otolithes des deux espèces, sans dégagement de bulles.

Lorsque des otolithes d'*A. ecaudata*, très foncés à l'état frais, sont traités par l'acide chlorhydrique, même dilué à 10 p. 100, ils sont d'abord rapidement décolorés, puis ensuite gonflés. A part ce processus de décoloration, l'action est la même sur les otolithes frais ou conservés depuis longtemps dans l'alcool. Lorsque l'acide n'est plus aussi dilué les réactions sont différentes.

ACTION DE L'ACIDE CHLORHYDRIQUE. — a. *Arenicola Grubii*.

— A une préparation d'otocystes frais, ou conservés dans l'alcool, on ajoute une goutte d'acide chlorhydrique pur. Les otolithes s'éclairent, se gonflent rapidement et disparaissent bientôt complètement.

Avec l'acide chlorhydrique étendu de moitié d'eau, ou mieux dilué à 10 p. 100, l'effet n'est plus tout à fait le même.

Les otolithes s'éclairent et se gonflent. Leur contour ne présente pas de marques de corrosion et il n'y a pas de dégagement de bulles gazeuses. Leur bord présente un double contour limitant une zone claire entourant une masse centrale ou excentrée, une sorte de noyau (1) qui reste plus réfringent (Pl. III, fig. 32, 33). A mesure que le gonflement s'accentue, ce noyau prend lui-même un double contour, puis il s'y forme des zones concentriques de réfringence différente, rappelant celles des grains d'amidon gonflés (fig. 33). Lorsque les otolithes sont encore renfermés dans l'otocyste, la membrane qui les limite se déforme au contact des autres, au point de prendre un aspect polygonal quand ils sont assez rapprochés (Pl. III, fig. 31).

Le noyau central s'excentre, comme s'il flottait dans une vésicule formée par la membrane externe. Au bout de deux heures les otolithes sont tellement éclaircis et gonflés qu'ils sont à peine visibles. Ils n'apparaissent plus que par leur contour très mince (la membrane s'est amincie en se distendant), le noyau, quoique très éclairci, semble peu gonflé, l'intérieur n'en est pas granuleux et il ne s'y développe ni bulles gazeuses, ni vacuoles. On dirait deux minces vésicules incluses l'une dans l'autre. Une légère pression sur la lamelle suffit alors pour faire crever les otolithes qui se vident et se fripent, comme des vessies dégonflées, en laissant échapper le noyau. Au bout de vingt-quatre heures on ne retrouve plus que de rares otolithes réduits à deux minces vésicules emboîtées, flottant dans le liquide, les autres ont disparu complètement.

Quelquefois, exceptionnellement, avec l'acide chlorhydrique à 10 p. 100, les gros otolithes, gonflés, éclaircis, déformés,

(1) Ce mot est pris ici au sens de masse centrale et non au sens histologique.

présentent de très fines granulations réparties uniformément dans toute la masse, ou localisées dans une partie centrale entourée d'une large zone claire.

**ACTION DE L'ACIDE CHLORHYDRIQUE.** — *b. Arenicola ecaudata.* — Sur l'*A. ecaudata*, l'action de l'acide chlorhydrique est à peu près semblable. L'éclaircissement et le gonflement des otolithes sont encore plus rapides que chez l'*A. Grubii*. Avec l'acide chlorhydrique pur la disparition est presque instantanée. Avec l'acide dilué, le gonflement et la disparition des otolithes sont plus lents. Lorsqu'on emploie la solution à 10 p. 100, il y a d'abord éclaircissement et gonflement avec formation d'une zone très claire entourant un noyau ou masse centrale, plus ou moins finement granuleuse, qui finit par s'excentrer (Pl. III, fig. 27, 28). Dans le gros otolithe, et dans ceux de taille moyenne, le centre reste légèrement jaunâtre et finement granuleux, avec une petite vacuole centrale. Dans les petits otolithes on distingue 1 à 5 vacuoles, puis peu à peu des otolithes deviennent indistincts comme chez l'*A. Grubii*.

Si l'on prend la précaution de mettre dans chaque préparation quelques soies du même individu, on voit que l'acide chlorhydrique est à peu près sans action sur la hampe et le limbe tandis que la base de la soie, qui était incluse dans le bulbe sétigère, est rapidement et fortement éclaircie et gonflée, de la même façon que les otolithes. Le gonflement de la base des soies paraît aussi plus accentué chez l'*A. ecaudata*. Les otolithes se comportent donc comme la chitine de formation récente qui constitue la base de la hampe des soies.

**ACTION DE L'ACIDE AZOTIQUE.** — *a. Arenicola Grubii.* — Une goutte d'acide azotique pur étendu de moitié d'eau ne produit d'abord aucun effet appréciable; peu à peu, cependant, il se produit un léger gonflement, et au centre de l'otolithe apparaît un point plus clair avec un très petit point noir central. On dirait un très petit vide central dans une capsule à parois épaisses (Pl. III, fig. 29).

Sur le gros otolithe, on aperçoit un gonflement plus marqué mais cependant beaucoup moins considérable qu'avec l'acide chlorhydrique.

Il y a comme formation d'une membrane épaisse, laissant

un espace assez grand entre elle et une masse sphérique très finement granuleuse. Dans la zone claire intermédiaire, on voit quelques points réfringents à contours nets (vacuoles?) (Pl. III, fig. 30).

Au bout de vingt-quatre heures l'aspect est à peu près le même ; la vacuole centrale des otolithes moyens s'est agrandie ; les très petits otolithes ne présentent aucune altération et restent homogènes.

Au bout de quarante-huit heures, la membrane périphérique entourant la vacuole agrandie commence à se déformer.

Lorsque des otoctytes sont maintenus pendant quarante-huit heures dans le liquide de Perenyi, les otolithes ne présentent aucune altération, sauf le gros, à l'intérieur duquel on remarque quelques petites vacuoles.

**ACTION DE L'ACIDE AZOTIQUE.** — b. *Arenicola ecaudata*. — Sauf l'éclaircissement de l'otolithe, l'effet est d'abord peu marqué, il n'y a aucun dégagement de bulles gazeuses extérieurement.

Au bout de vingt-quatre heures les tout petits otolithes ne paraissent pas modifiés, les moyens présentent une vacuole centrale entourée d'une zone claire, réfringente, à stries concentriques (Pl. III, fig. 24), quelques-uns montrent plusieurs vacuoles. Certains sont crénelés sur leurs bords et sont marquées de fines stries rayonnantes (fig. 25). Le gros otolithe est fréquemment éclaté suivant plusieurs lignes radiales (fig. 26). Lorsqu'il n'est pas brisé il est gonflé, transparent, limité par une fine ligne à double contour, au centre on voit un petit cercle un peu plus foncé et quelques vacuoles de 1 à 2  $\mu$ . Au bout de quarante-huit heures l'aspect est à peu près le même. Les otolithes de taille moyenne présentent tous un certain nombre de vacuoles. Le contour foncé de ces vacuoles (granulations d'après Ashworth) éveille tout à fait l'idée de fines bulles gazeuses.

Le liquide de Perenyi produit, à la longue, les mêmes effets : formation de fines bulles dans les otolithes de grande taille et de taille moyenne (Pl. III, fig. 23).

On voit donc que les otolithes des deux espèces ne réagissent pas identiquement avec l'acide chlorhydrique et l'acide azotique.

L'acide chlorhydrique les gonfle rapidement sans corroder leur surface, il ne détermine pas la production de bulles à l'intérieur chez l'*A. Grubii*, tandis qu'il en produit souvent chez l'*A. ecaudata*, mais lorsque son action se prolonge davantage elles disparaissent. L'acide azotique ne gonfle que très légèrement les otolithes et chez l'*A. Grubii* ne détermine pas la formation de bulles internes, sauf très exceptionnellement dans le gros otolithe. Chez l'*A. ecaudata* il y a au contraire presque toujours formation de ces bulles et, en outre, les gros otolithes sont fréquemment crénelés et fissurés radialement.

Il ne faut pas confondre les granulations noirâtres, souvent si abondantes dans les otolithes de l'*A. ecaudata*, et que les acides décolorent rapidement, avec ces bulles produites ensuite par l'action des acides. C'est probablement par suite de cette confusion, d'abord et ensuite pour n'avoir pas expérimenté avec l'acide azotique pendant un temps suffisant que Gamble et Ashworth n'ont pas constaté cet effet et la différence que je signalais entre les deux espèces. Il faut aussi tenir compte de ce que les résultats varient avec la taille des otolithes.

Il me semble que l'on peut conclure de la façon dont les otolithes de ces deux espèces réagissent avec les acides et les colorants, qu'ils sont de nature chitineuse, les soies de ces espèces présentant aussi les mêmes réactions. Néanmoins les vacuoles déterminées par les acides dans les otocystes de l'*A. ecaudata* me paraissent bien être des bulles de gaz incluses dans un milieu pâteux, ce qui indiquerait que chez cette espèce la composition n'en est pas homogène, tout au moins dans la partie centrale. Est-ce à de fines traces de carbonate de calcium qu'il faut les attribuer ? je n'oserais l'affirmer, vu l'action différente de l'acide chlorhydrique et de l'acide azotique.

#### D. — *Mouvements des otolithes.*

Lorsqu'on examine par transparence les otocystes des *Arenicola Grubii* et *A. ecaudata* bien vivantes, on observe toujours un mouvement très vif des otolithes, sauf dans le cas où l'otocyste est crevé ou trop fortement comprimé.

En employant le procédé décrit plus haut, on peut observer

ce mouvement pendant plusieurs heures avec un grossissement de 500 à 600 diamètres.

On observe alors que le gros otolithé (25 à 30  $\mu$ ) ne présente que des mouvements lents et de peu d'amplitude ; les otolithes moyens (6 à 12  $\mu$ ), assez nombreux, ont des mouvements plus accentués de trépidation. L'espace compris entre cette masse centrale d'otolithes et les parois de l'otocyste est presque entièrement rempli par une foule de très petits otolithes de 1 à 3  $\mu$ , parfois moins, qui sont agités d'un mouvement de trépidation très violent et *d'autant plus vif qu'ils sont plus petits*. Ils viennent frapper à chaque instant la cuticule, produisant un véritable bombardement de la paroi, puis ils rebondissent en heurtant violemment les autres otolithes. Ces petits otolithes paraissent seuls avoir un mouvement propre ; ceux dont la taille dépasse 3  $\mu$  à 4  $\mu$  doivent leurs mouvements aux nombreux choes reçus des petits qui leur communiquent ainsi des déplacements dont l'importance est en raison inverse de leur masse. Le gros otolithé est à peine ébranlé.

Nous avons vu qu'il est impossible de trouver trace de cils vibratiles sur la cuticule de l'otocyste. En outre, s'il y avait des cils vibratiles, les petits otolithes ne pourraient arriver au contact immédiat de la cuticule, comme c'est le cas au contraire, et les plus gros participeraient davantage au mouvement général. Quand on crève l'otocyste, les cils continuaient à battre et à faire remuer les otolithes et les divers fragments restés à la surface de l'épithélium.

Or, chaque fois que l'on crève un otoeyste avec une aiguille ou qu'on le dilacère, le mouvement des otolithes s'arrête instantanément.

Gamble et Ashworth, pour expliquer ce mouvement, invoquent l'hypothèse des courants de diffusion produits par l'eau de mer ou les réactifs.

Cette explication n'est pas plus satisfaisante ici que dans le cas de l'*Arenicola marina*. En effet, aussi bien sur les jeunes *Clymenides* examinés par transparence, sans dissection, que sur les otocystes préparés sans l'addition d'aucun liquide, ou montés dans le liquide célor que, ou dans l'eau de mer, on

observe toujours le mouvement des otolithes quand l'otocyste est vivant et intact.

Lorsque l'otocyste est lésé et le mouvement des otolithes arrêté, l'addition d'eau de mer, d'eau douce ou d'alcool à la préparation ne ramène pas ce mouvement malgré les courants de diffusion produits.

Quelle est donc alors la cause du mouvement des otolithes chez ces deux espèces d'Arénicoles ? Je pense qu'elle doit être attribuée au mouvement brownien, d'origine moléculaire. Ce mouvement des otolithes en a, en effet, tous les caractères. Il est d'autant plus vif que ceux-ci sont plus petits et ne paraît plus se produire lorsque leur dimension dépasse 3 à 4  $\mu$ , ceux qui dépassent cette taille étant simplement ébranlés par le choc des plus petits. Le mouvement de ces otolithes est une véritable *trépidation* qui n'a pas l'aspect du mouvement produit par les cils vibratiles.

Lorsqu'on crève l'otocyste ou lorsqu'on ajoute à la préparation un réactif, le mouvement s'arrête parce que la tension superficielle du liquide de l'otocyste se trouve brusquement modifiée.

La mort des tissus produit le même résultat, c'est pourquoi on ne voit plus le mouvement des otolithes dans les otocystes d'Arénicoles mortes depuis un certain temps ou conservées dans l'alcool.

#### § VIII. — Résumé.

En résumé, on rencontre parmi les Arénicoliens :

1° Des espèces sans otocystes : *Arenicola (Branchiomaldane) Vincenti, A. Claparedii* ;

2° Des espèces à otocystes communiquant avec l'extérieur par un canal cilié seulement à son embouchure dans la vésicule qui est dépourvue de cils vibratiles. Les otolithes sont formés de grains de quartz d'origine externe, revêtus d'une couche sécrétée plus ou moins épaisse, suivant que la communication avec l'extérieur reste plus ou moins complète : *Arenicola marina. A. assimilis* ;

3° Une espèce à otocystes clos renfermant un seul gros otolithé sécrété : *Arenicola cristata* ;

4° Des espèces à otocystes entièrement clos, *dépourvus de cils vibratiles*, renfermant un grand nombre d'otolithes sphériques dont un gros et une quantité d'autres de tailles diverses. Ces otolithes *sécrétés*, de nature probablement chitineuse, présentent quelques légères différences suivant les espèces (*Arenicola Grubii*, *A. ecaudata*), ils sont animés de trépidations dues au mouvement brownien. Chez toutes les Arénicoles les otocystes appartiennent au segment buccal, au péristome, et sont innervés par le collier œsophagien.

## CHAPITRE VII

### TÉRÉBELLIENS.

#### § I. — Historique.

Des otocystes ont été mentionnés, pour la première fois, chez les Térébelliens par Claparède (1863, p. 64 à 69, pl. VII et IX) sur une larve rapportée à *Terebella* (*Lanice conchilega* Pall).

Agassiz (1866) en a signalé également chez la larve de sa *Terebella fulgida* (p. 320, pl. VII, fig. 19). Giard (1878) ayant retrouvé en abondance sur les côtes du Pas-de-Calais les Annélides décrites par Claparède comme larves de *Lanice conchilega*, y constate à nouveau la présence des otocystes, mais considérant l'animal comme un adulte, il en fait un genre et une espèce nouvelle : *Wartelia gonotheca*.

Meyer (1887 et 1888) indique simplement la présence d'une paire d'otocystes chez la *Lanice conchilega* et chez la *Loimia medusa*. Andrews (1891, p. 298-300) a trouvé également des otocystes chez les jeunes formes pélagiques de *Loimia turgida*.

Des otocystes ont encore été signalés par de Saint-Joseph (1894) chez l'*Amphitrite Edwardsi* et par Haecker (1896) chez une larve de *Terebella* d'Helgoland.

Enfin Nordenstkiold (1901) a retrouvé la *Wartelia gonotheca* de Giard et mentionné de nouveau les otocystes dans la description plus détaillée qu'il a donnée de cette Annélide.

En résumé, des otocystes ont été signalés chez *Lanice conchilega* Pall., *Wartelia gonotheca* Giard, *Terebella fulgida* Ag.,

*Loimia turgida* Andr., *Loimia medusa* Sav., et *Amphitrite Edwardsi* Qfg.

La *Wartelia gonotheca* est bien identique à l'animal décrit par Claparède, mais s'agit-il, comme le prétend celui-ci, de la larve de *Lanice conchilega*, ou d'une espèce différente adulte, comme le veut Giard ?

Giard interprétant comme des œufs les corps vésiculeux décrits par Claparède comme cellules nerveuses du cerveau, se base sur la présence de ces œufs pour considérer l'animal en question comme un adulte, qui serait alors une microscopique Térébelle de 0<sup>mm</sup>,9 à 1,2 millimètres. Les caractères étant très primitifs, si les cellules en question sont bien des œufs, on pourrait se demander si l'on n'est pas simplement en présence d'un cas de pédogenèse.

Nordenskiold, qui a retrouvé cette forme en abondance dans le plankton de Saint-Andrews et qui l'a étudiée avec détails, ne se prononce pas. Il considère comme hors de doute que les cellules en question sont bien véritablement des œufs, mais admet que la présence d'œufs peut avoir une signification pédogénétique. Il fait remarquer avec raison que l'anatomie de la *Wartelia* a tous les caractères larvaires ; la structure des muscles est très primitive, l'appareil circulatoire fait défaut. Malgré le grand nombre des spécimens examinés, il n'a jamais rencontré de mâles. L'apparition et la disparition subites dans le plankton de Saint-Andrews plaide en faveur de l'hypothèse de Claparède qui a constaté qu'elle est d'abord pélagique, puis qu'ensuite elle tombe au fond et s'y développe. Claparède en a suivi le développement plus loin qu'aucun autre auteur, en ayant eu plus de formes différentes, et ses descriptions mettent bien en lumière ses caractères larvaires.

J'ajouterai à ces remarques de Nordenskiold que Claparède (1863, pl. X, fig. 6) figure un tore dont les *uncini* sont opposés dos à dos ; or cette disposition est extrêmement rare chez les Térébelliens où elle n'existe que dans les genres *Lanice* et *Loimia*. Sur nos côtes seul le genre *Lanice* est représenté par l'unique espèce *L. conchilega* Pall. Je crois donc pouvoir, avec vraisemblance, considérer la *Wartelia gonotheca* comme la forme larvaire de la *Lanice conchilega* puisque Giard et Nordens-

qui admettent l'identité de la première avec la forme décrite par Claparède. La larve de Térébelle d'Helgoland décrite par Haecker doit également être rapportée à *Lanice conchilega*.

Il est assez difficile de savoir ce que peut bien être exactement la larve de *Terebella fulgida* d'Agassiz; cette espèce est indéterminée. On a voulu l'identifier avec la *Lumara flava* Stimpson, mais cette dernière espèce n'est autre que le *Thelepus cincinnatus*, qui n'a pas d'otocystes, ainsi que je m'en suis assuré. D'après Verrill, la *Terebella fulgida* serait le *Thelepus cincinnatus* ou la *Lepræa rubra*, mais les *Lepræa* n'ont pas davantage d'otocystes. Giard se demande si cette larve n'est pas identique à sa *Wartelia gonotheca*.

La plaque uncinigère figurée par Agassiz me ferait plutôt songer à un crochet de *Loimia*. Or sur les côtes d'Amérique, il existe justement une *Loimia turgida* dont la larve possède des otocystes, d'après Andrews (1891, p. 298 et 300, pl. XVIII, fig. 46).

Si ces deux espèces se confondent, le nombre des Térébelliens à otocystes se réduirait à l'*Amphitrite Edwardsi* Qfg., *Lanice conchilega* Pallas, *Loimia medusa* Sav. et *Loimia turgida* Andrews.

Nous allons étudier spécialement les trois premières et voir si elles sont réellement toutes pourvues d'otocystes.

## § II. — **Amphitrite Edwardsi** Qfg.

Voici ce que de Saint-Joseph (1894, p. 197) nous apprend au sujet de l'*Amphitrite Edwardsi*: « Au-dessous du sillon tentaculifère, du côté dorsal, est placé le cerveau sur lequel je trouve deux otocystes juxtaposés de 0<sup>mm</sup>,09 de diamètre, contenant de nombreux otolithes très petits (fig. 221) ». La figure représente un otocyste isolé comme une vésicule à double paroi assez épaisse, sans structure, au centre de laquelle de très petits points figurent des otolithes.

L'*Amphitrite Edwardsi* étant abondante à Saint-Vaast-la-Hougue, où elle atteint une grande taille, j'ai eu toute facilité de l'étudier tant sur le vivant que par la méthode des coupes en série.

Le cas paraissait d'autant plus intéressant à étudier que cette situation de deux otocystes juxtaposés *sur le cerveau* serait unique chez les Polychètes et absolument aberrante.

Sur des préparations fraîches du cerveau je retrouvai, en effet, de petites vésicules, à parois assez épaisses, renfermant une masse de granulations sombres et très fines. Sur quelques-unes de ces vésicules on distinguait même, assez vaguement, comme l'orifice d'un canal débouchant à l'intérieur. A première vue et à un examen superficiel, ces formations pourraient être confondues avec des otocystes, mais, outre leur situation anormale, un autre fait soulève immédiatement des doutes sur leur nature. S'ils manquaient souvent sur le cerveau, j'en rencontrais parfois un, deux, trois et même davantage dans des situations très diverses ; enfin j'en remarquais dans les autres tissus tout à l'entour. J'en conclus que j'avais affaire à tout autre chose qu'à des otocystes et vraisemblablement à des parasites.

Sur des coupes en série il est facile d'élucider l'éénigme. On trouve chez cette Térébelle une quantité de larves de Distomes enkystées un peu dans tous les tissus : système nerveux, glandes ventrales, mais surtout dans le tissu musculaire. Les larves de Distome sont bien reconnaissables, sur les coupes, à leurs deux ventouses très nettes (Pl. I, fig. 6). Les tissus de l'hôte, plus ou moins modifiés, forment autour un kyste plus ou moins ovoïde, à section ovale ou circulaire suivant le plan de la coupe. C'est ce kyste qui figure la vésicule auditive, tandis que les granulations fines, sombres, réfringentes de la larve, simulent, assez mal d'ailleurs, sur le frais, un amas de très fins otolithes immobiles. C'est la projection d'une des ventouses sur le fond du kyste qui simule l'ouverture d'un canal dans les préparations par transparence. Ces larves de Distome sont très abondantes et je les ai invariablement rencontrées sur tous les spécimens d'*Amphitrite Edwardsi* de Tatihou que j'ai examinés. Ces Térébelles entrant dans l'alimentation des poissons, c'est vraisemblablement chez ceux-ci qu'il faudra chercher l'état adulte de ce Distome que je n'ai pu déterminer.

De Saint-Joseph (1894, p. 225, pl. IX, fig. 225) a figuré un Distome enkysté dans une autre Térébelle : *Polymnia nebulosa* Mont.

J'ai recherché sur l'*Amphitrite Edwardsi* les otocystes à la place qu'ils occupent ordinairement chez les Térébelliens qui en sont pourvus, c'est-à-dire au voisinage de la première branchie, mais l'examen le plus attentif ne m'a pas permis de trouver la moindre trace de ces organes chez cette espèce.

L'*Amphitrite Edwardsi* doit donc être rayée de la liste des Térébelliens à otocystes.

L'*Amphitrite gracilis* Gr. que j'ai examinée aussi à ce point de vue, ne m'en a pas montré davantage et j'ai en vain recherché ces organes chez la *Terebellu lapidaria* Kähler, la *Nicolea venustula* Mont., la *Polymnia nebulosa* Mont., la *P. Nesidensis* D. Ch., le *Thelepus setosus* Qfg., le *Thelepus cincinnatus* Mgr., et le *Polycirrus aurantiacus* Gr.

### § III. — *Lanice conchilega* Pallas.

#### A. — *Historique.*

Claparède (1863, p. 64 à 69, pl. VIII et IX), nous l'avons déjà vu, est le premier à avoir décrit les otocystes chez la larve de cette espèce qu'il avait étudiée à Saint-Vaast-la-Hougue.

« La présence inattendue de deux capsules auditives attira mon attention. Ces organes des sens se trouvent à la partie postérieure du premier sétigère, qui est le quatrième segment du corps et à la vérité de chaque côté à la face ventrale. Ils se composent d'une capsule parfaitement sphérique, à parois épaisses, garnies à l'intérieur de cils vibratiles et contenant plusieurs otolithes animés d'un mouvement de trépidation par le battement des cils. »

Claparède raconte ensuite qu'il examina en vain la faune des Annélides de Saint-Vaast dans l'espoir de trouver enfin une espèce adulte pourvue d'otocystes. « Ce fut peine inutile car, sauf l'Arénicole à laquelle n'appartenaient pas mes larves, aucune espèce à otocystes ne fut rencontrée, et effectivement il en ressortit plus tard que les organes en question disparaissent pendant le développement postérieur d'une métamorphose régressive et manquent complètement à la Térébelle adulte (p. 64). »

A un stade plus avancé (1 mill. — 17 sétigères):

« Les otocystes mesurent déjà 0<sup>mm</sup>,024 de diamètre et chacun renferme environ 30 à 40 otolithes. Un organe auditif externe semblable à celui que Georg Meissner aurait trouvé chez *Arenicola* fut en vain cherché (p. 67). »

A un stade encore plus âgé (5 mill.), bien reconnaissable comme Térébelle, à nombreux tentacules et à deux paires de branchies :

« On ne trouve plus trace des otocystes. Je n'ai pas eu la chance de déterminer le moment exact de leur disparition. Je n'ai remarqué que ceci, c'est que chez les larves âgées, ils se déplacent en avant et viennent se placer devant les glandes cémentaires (pl. IX, fig. 6) » (p. 68).

Les points à retenir dans les descriptions de Claparède sont la présence de cils vibratiles, le déplacement de l'otocyste avec l'âge et la croyance de l'auteur à la disparition de cet organe chez l'adulte.

Giard (1878) mentionne très sommairement ces organes chez la même larve, dont il fait sa *Wartelia gonotheca*. Comme Claparède, il constate la présence de « deux otocystes volumineuses, tout à fait semblables à celles des Molusques ».

Meyer (1887, pl. XXIII, fig. 3) dans une figure d'ensemble de *Lanice conchilega* indique l'otocyste un peu en avant de la base de la première branchie, ce n'est que dans la deuxième partie de son mémoire (1888, p. 640) qu'il le mentionne dans le texte en disant simplement avoir trouvé une paire d'otocystes chez *Lanice conchilega* et *Loimia medusa*.

Haecker (1896) cite la description donnée par Claparède des otocystes de la larve de *Lanice* et ajoute :

« J'ai retrouvé chez une larve de Térébelle d'Helgoland la structure en question et en m'appuyant sur la figure de ma coupe (fig. 42) je puis confirmer en tous points la description de Claparède. »

L'auteur donne, en effet, une bonne figure d'une coupe de l'otocyste avec les otolithes et des cils vibratiles sur une partie de la circonférence de la capsule. Celle-ci, assez mince, renferme des noyaux épars et ne présente pas de différenciation cellulaire. D'un côté, elle est en contact avec la néphridie et de l'autre elle

touche l'épithélium de la paroi du corps, formé d'une couche de cellules allongées.

Cet organe a bien les caractères des otocystes des formes larvaires et des espèces de très petite dimension.

Nordenskiold (1901) décrit ainsi les otocystes de cette larve (*Wartelia gonotheca*):

« Les organes des sens les plus intéressants sont sans contredit les vésicules auditives décrites par Claparède. Je les ai vues comme lui à la même place et de la même forme (fig. 4, oc.). Ce sont des formations vésiculeuses dont la face interne est revêtue de cils au moyen desquels un nombre bien considérable d'otolithes anguleux sont mis en mouvement constant. »

En somme, jusqu'à présent, la meilleure description est encore celle de Claparède et la meilleure figure celle de Haecker, les deux s'appliquant d'ailleurs à la larve. Meyer seul a retrouvé les otocystes chez l'adulte, mais il se borne à les mentionner sans les décrire.

### B. — *Description.*

Avant d'aborder l'étude des otocystes, une description sommaire de la morphologie externe des segments antérieurs de la *Lanice conchilega* ne sera pas inutile.

Le lobe céphalique affecte la forme d'une lame arrondie, incurvée, en arrière de laquelle naissent de nombreux tentacules filiformes creusés en gouttière.

De Saint-Joseph (1894, p. 214) décrit ainsi les segments suivants :

« Le segment buccal (premier segment), très bas sur le milieu du dos, se prolonge en deux lobes triangulaires élevés, qui y naissent juste au-dessus de la première paire de branchies du segment suivant; enveloppant les deux côtés de la tête ils se joignent et se fusionnent du côté ventral au-dessous de la bouche pour former une lèvre basse qui, chez quelques exemplaires au contraire, est assez large pour simuler une colleterre. Le deuxième segment (premier branchifère), extrêmement étroit, mais cependant bien visible du côté dorsal, semble disparaître sur les côtés du corps entre les lobes du premier segment

et ceux du troisième dont il va être question. Mais je crois qu'il se prolonge aussi en deux lobes qui sont soudés à ceux du premier segment et qui deviennent apparents seulement du côté ventral, où ils se terminent par deux petites pointes triangulaires ne se rejoignant pas tout à fait, appliquées contre les lobes du premier segment et quelquefois n'y étant pas adhérentes. Ainsi s'expliqueraient les opinions opposées de Grube qui attribue les lobes au deuxième segment et de von Marenzeller et autres auteurs qui les attribuent au premier. Le troisième segment (deuxième branchifère) a aussi deux lobes. En forme de feuille sur les côtés, ils sont coupés à angle droit sous le ventre, de sorte qu'en les regardant du côté ventral ils paraissent rectangulaires. Ils sont un tiers environ plus petits que ceux du premier segment, ne se rejoignent pas et laissent place entre eux au premier écusson ventral...

« Au quatrième segment (troisième branchifère) apparaissent les premiers faisceaux de soies dorsales et au cinquième segment les premiers tores uncinigères. »

La composition de la région antérieure de la *Lanice conchilega* peut être résumée schématiquement dans le tableau suivant :

*Prostomium.* Voile céphalique en forme de spatule portant de nombreux tentacules.

I<sup>er</sup> segment (buccal). — 2 lobes triangulaires.

II<sup>e</sup> — 1<sup>re</sup> branchie. — 2 lobes soudés à ceux du I<sup>er</sup> segment. — Otoocyte. — Pavillon néphridien.

III<sup>e</sup> — 2<sup>e</sup> branchie. — 2 grands lobes foliacés. — 1 néphridie.

IV<sup>e</sup> — 3<sup>e</sup> branchie. — 1<sup>er</sup> sétigère. — 2 néphridies.

V<sup>e</sup> — " — 2<sup>e</sup> sétigère. — 1<sup>er</sup> uncinigère.

Diaphragme entre le V<sup>e</sup> et le VI<sup>e</sup> segment.

Sur l'animal vivant, sauf aux premiers stades larvaires, l'otocyste est complètement invisible par transparence. C'est ce qui nous explique l'idée émise par Claparède que ces organes disparaissent chez l'adulte.

Les lobes foliacés, portés par les premiers segments, venant ajouter leur épaisseur à celle des téguments, il est impossible de rien distinguer, même en employant le compresseur.

On peut cependant arriver à observer les otocystes sur le frais. Il suffit pour cela de fendre la partie antérieure de la

Térébelle suivant le plan sagittal, puis d'étaler les deux côtés rabattus en les raclant légèrement à l'intérieur pour enlever le tube digestif et une partie des muscles et des vaisseaux. En comprimant légèrement la préparation ainsi obtenue, on aperçoit l'otocyste se présentant comme une petite vésicule sphérique, presque entièrement remplie par de nombreux otolithes

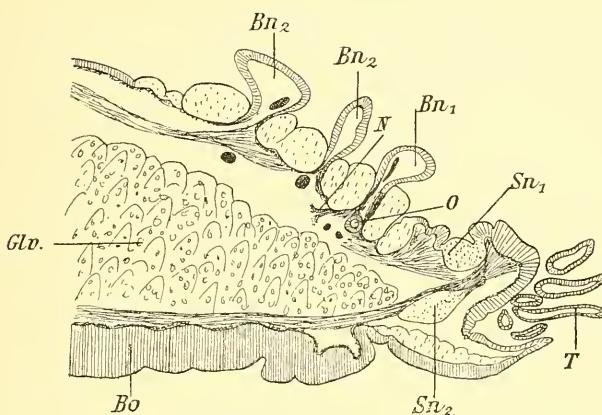


Fig. X. — *Lanice conchilega*. Coupe sagittale. —  $Br_1, Br_2, Br_3$ , 4<sup>e</sup>, 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> branchies; Bo, bouclier ventral; Glv, glandes ventrales; N, pavillon de la néphridie; O, oto-cyste;  $Sn_1, Sn_2$ , système nerveux; T, tentacules.  $\times 20$ .

de taille subégale, anguleux, transparents, réfringents et mis en mouvement très vif par des cils vibratiles.

L'otocyste paraît situé au-dessous du faisceau de soies capillaires du premier sétigère, au voisinage des vaisseaux branchiaux. Mais il ne faut pas oublier que, vu la compression de la préparation, il se produit un glissement.

Suivant les hasards de la compression, l'otocyste se projette en coupe optique sous un aspect tantôt arrondi, tantôt piroiforme. Le contour externe de la capsule est d'ailleurs assez vague et indécis. Les parois ont un aspect nettement radié. La cuticule interne, assez épaisse, porte de nombreux cils vibratiles, que l'on voit battre très nettement lorsqu'au bout de quelque temps de compression leurs mouvements se ralentissent avant de cesser définitivement.

Le mouvement ainsi communiqué aux otolithes est d'ailleurs bien différent de la trépidation, due au mouvement brownien, des otolithes des *Arenicola Grubii* et *A. ecaudata*.

J'ai essayé, sans grand succès d'ailleurs, les colorations vitales au bleu de méthylène, qui m'avaient si bien réussi sur les Arénicoles. Je n'ai pu, après maints essais, obtenir qu'un rudiment de coloration. Quelques cellules radiales forment de minces traînées bleues et l'otocyste se teinte légèrement ainsi que le nerf qui le relie à la chaîne nerveuse ventrale, mais la coloration est médiocre et fugace.

La difficulté de ces colorations chez la *Lanice conchilega*, comme chez beaucoup d'autres Polychètes, tient à l'épais mucus des glandes épidermiques voisines et des glandes ventrales qui fixe énergiquement le bleu de méthylène avec une coloration intense bleue ou d'un rouge violacé suivant le cas.

Heureusement la méthode des coupes permet d'étudier les otocystes d'une façon un peu moins sommaire.

Les individus les plus jeunes donnent les meilleures préparations, car, comme nous le verrons, l'organe tend, sinon à disparaître, du moins à s'atrophier à mesure que la taille de l'adulte augmente.

Nous avons vu que dans les préparations fraîches sous le compresseur, l'otocyste paraît situé sous le faisceau de soies du premier sétigère. L'étude des coupes transversales, sagittales et horizontales nous permettra de déterminer plus exactement cette position.

En réalité, l'otocyste est situé dans le deuxième segment, à la base de la première branchie, un peu au-dessous et en avant du premier pavillon néphridien (fig. X, 0). La première néphridie appartient au troisième segment et son pavillon s'ouvre dans le deuxième.

L'otocyste est situé un peu au-dessus du gros faisceau latéral de muscles longitudinaux.

Chez les jeunes, il a la forme d'une fiole à fond hémisphérique faisant saillie dans la cavité générale et à col effilé s'enfonçant normalement dans l'épais revêtement glandulaire des téguments (fig. XI, 0).

Ce col effilé n'est autre qu'un mince canal venant s'ouvrir à l'extérieur, sous le grand lobe latéral foliacé du troisième segment.

Un muscle oblique s'insère sur le fond de la fiole et s'enfonce à travers les glandes ventrales. Le nerf de l'otocyste pénètre par le côté opposé, vers la base du col (pl. I, fig. 5, N.) et il file en arrière, entre la couche des muscles circulaires

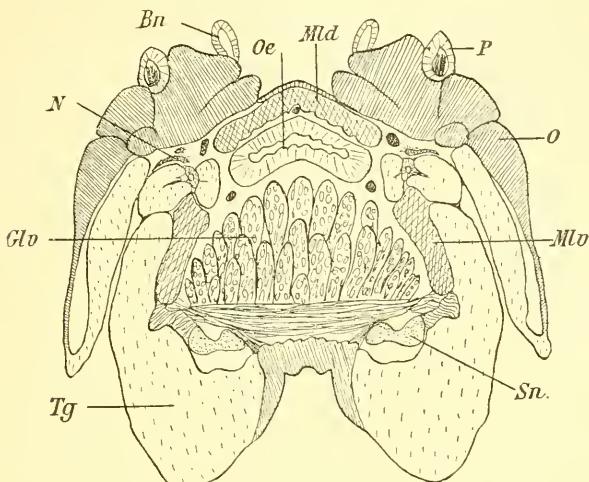


Fig. XI. — *Lanice conchilega*. Coupe transversale. — Br, branchies; Glv, glandes ventrales; Mld, muscles longitudinaux dorsaux; Mlv, muscles longitudinaux ventraux; N, néphridies; O, otoeyste; OE, œsophage; P, parapode; Sn., système nerveux.  $\times 30$ .

et les muscles longitudinaux, pour aller rejoindre le nerf pédieux.

Le fond sphérique de l'otocyste qui fait saillie dans la cavité générale est tapissé par l'endothélium (pl. I, fig. 5).

La structure de l'otocyste présente des différences suivant que l'on s'adresse à des jeunes de petite taille ou à de gros adultes. Elle est d'autant plus nette que l'animal est plus jeune.

Sur une jeune *Lanice conchilega*, dont la région thoracique mesure environ 3 millimètres de diamètre, l'otocyste mesure 120  $\mu$  de diamètre total. Il est formé d'une seule couche de cellules disposées radialement. Ces cellules de 30  $\mu \times 4$  à 6  $\mu$  sont longues et minces, à parois parfois peu nettes. Leur noyau ovale de 4 à 5  $\mu$  sur 9  $\mu$  est situé au tiers inférieur de la cellule et renferme de nombreux grains chromatiques subégaux colorés en violet foncé par l'hématoxyline. La structure

du cytoplasme, à l'extrémité cuticulaire, est finement striée. Ces nombreuses fibrilles colorées en rose par l'éosine, représentent sans doute le cône radiculaire des cils vibratiles (pl. II, fig. 14). Ceux-ci, longs de 5 à 6  $\mu$ , colorés en rose, minces et peu serrés, sont implantés sur la cuticule interne de l'otocyste épaisse de 3  $\mu$ . L'extrémité basilaire des cellules, légèrement granuleuse, se termine en fine pointe ondulée allant se perdre dans un stroma formant une structure fibreuse entremêlée dans laquelle se trouvent quelques noyaux. A la jonction du nerf et de l'otocyste cet ensemble prend un aspect légèrement ganglionnaire.

La cavité de l'otocyste, circulaire sur les coupes sectionnant transversalement l'organe, mesure de 30 à 40  $\mu$  de diamètre et renferme un grand nombre d'otolithes dont la taille, en moyenne de 6 à 7  $\mu$ , peut atteindre 9 à 10  $\mu$  et descendre à 3  $\mu$ .

Ces otolithes, très anguleux, transparents, réfringents, ne sont attaqués, ni par les acides, ni par les différents réactifs fixateurs. Ils ne prennent aucune coloration et paraissent formés de fins grains de quartz ou de débris de spicules siliceux.

Le canal de l'otocyste se raccorde insensiblement avec ce dernier. Sur des coupes longitudinales il se présente comme une bande étroite de 25 à 35  $\mu$ , tranchant par sa coloration rougeâtre sur le fond presque incolore de l'épais revêtement glandulaire des téguments qu'il traverse en ligne droite (fig. XII, 6 Cc.). Il est jalonné de chaque côté par une file de petits noyaux allongés, colorés en violet foncé d'une façon presque uniforme (pl. I, fig. 5, c). Extérieurement, il est parfois accompagné de quelques fines fibres musculaires parallèles à son grand axe. Son étroit lumen (3 à 5  $\mu$ ) est peu net quoique délimité par deux lignes cuticulaires entre lesquelles on distingue mal un contenu plus ou moins granuleux. Ce canal aboutit à l'extérieur par un étroit entonnoir situé sous le lobe latéral, en arrière et en dessous de la première branchie. Sur des coupes transversales, aussi bien que sur des coupes longitudinales, on peut le suivre depuis l'otocyste jusqu'à l'extérieur.

Il se présente alors sous l'aspect d'un étroit lumen de 3 à 5  $\mu$ , plus ou moins oblitéré par une sécrétion colorée en rouge par l'éosine. Sa cuticule interne est également colorée en rouge. Il est entouré d'un seul rang de cellules bordantes, colorées en rose, à parois peu distinctes et à noyau violet. L'ensemble de la section du canal atteint 25 à 35  $\mu$ , et tranche par sa coloration vive sur le fond clair de l'épais épithélium qu'il traverse.

Comme c'est le cas général chez les Annélides Polychètes, sur les très jeunes exemplaires l'otocyste est formé d'une

seule couche de cellules presque cubiques, ensuite ces cellules s'allongent et plus tard encore il se développe des cellules accessoires autour de cette couche primitive.

Chez la *Lanice conchilega*, la dimension de l'otocyste ne croît pas proportionnellement à la taille de l'animal. Ainsi, chez les jeunes dont le diamètre thoracique mesure seulement 2 millimètres, le grand diamètre de l'otocyste est fréquemment de 100 à 120  $\mu$ . Il ne dépasse pas cette taille chez des individus de 4 à 5 millimètres de diamètre, et même souvent il ne l'atteint pas, n'ayant seulement que 90  $\mu$ .

Claparède pensait que l'otocyste disparaît chez l'adulte ; ceci n'est pas entièrement exact, mais il s'atrophie certainement.

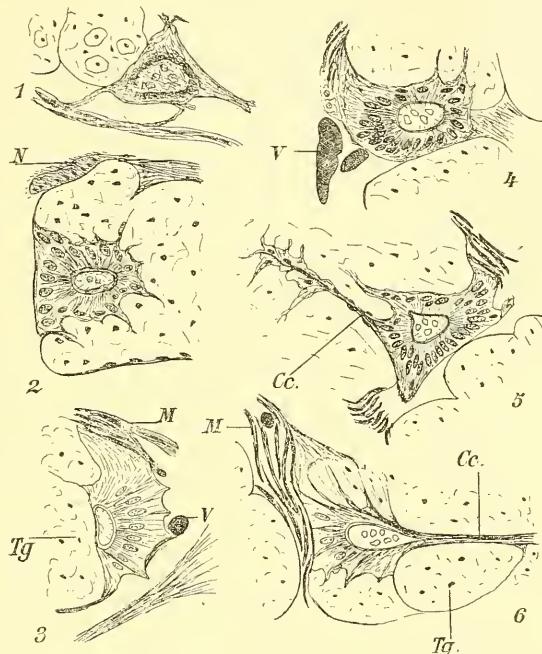


Fig. XII. — *Lanice conchilega*. Coupes montrant l'atrophie plus ou moins prononcée de l'otocyste chez les individus adultes. — Ce, canal cilié atrophié; M, muscles; N, néphridie; Tg, tissu glandulaire; V, vaisseau. — 1,  $\times 300$ ; 2,  $\times 210$ ; 3,  $\times 150$ ; 4,  $\times 210$ ; 5,  $\times 150$ ; 6,  $\times 150$

Chez l'animal d'une certaine taille, on voit l'otocyste faire de moins en moins saillie dans la cavité générale et s'enfoncer de plus en plus dans le tissu glandulaire en même temps que ses parois perdent de leur netteté. La capsule de l'otocyste s'étoile en prolongements irréguliers qui vont se perdre dans l'épithélium, donnant ainsi à l'ensemble un aspect rongé et dégradé (fig. XII, 2, 3, 6). Le canal s'atrophie et se réduit à une ligne foncée, presque sans structure, traversant les téguments. La figure XII, 4, représente un état de dégradation encore plus avancé, la capsule de l'otocyste déformée a perdu toute structure, sa cavité est en partie comblée par une sécrétion coagulée qui a englobé les otolithes.

Sur les grands exemplaires on a souvent beaucoup de peine à retrouver les otocystes ainsi atrophiés. Il m'est même arrivé de ne pouvoir retrouver la trace que d'un seul après un long et minutieux examen d'une série de coupes, tandis que sur les sections de jeunes *Lanice conchilega*, l'otocyste saute immédiatement aux yeux.

En résumé, chez la *Lanice conchilega* il existe d'abord un otocyste sphérique, formé d'une seule couche de cellules sensorielles et ciliées, communiquant avec l'extérieur par un canal rectiligne cilié. Cet otocyste renferme des otolithes nombreux, anguleux, de nature vraisemblablement siliceuse et d'origine externe.

A mesure que l'Annélide grandit le canal s'oblitère, l'otocyste cesse de s'accroître et finit même par s'atrophier et peut-être disparaître dans certains cas.

#### § IV. — *Loimia medusa* Savigny.

La *Loimia medusa* est une grande Térébelle découverte par Savigny dans la mer Rouge. Mac'Intosh a décrit sous ce nom une Térébelle des côtes du Devonshire (Cornouaille).

Il y a quelques années (Fauvel, 1901) je la retrouvais dans un lot d'Annélides recueillies par M. Aug. Chevalier, au Sénégal, à l'embouchure de la Casamance. A la même époque, de Saint-Joseph (1901) la retrouvait également parmi des Annélides de la même provenance récoltées par M. Cligny.

Depuis, Gravier (1905, p. 8) l'a observée de nouveau vivante dans la mer Rouge et a pu confirmer et compléter la description de Savigny.

Sans tenir compte de sa présence, au moins douteuse, sur les côtes de Cornouaille, cette espèce existerait dans l'Atlantique et dans la mer Rouge.

Cette Annélide a beaucoup de caractères qui lui sont communs avec la *Lanice conchilega*. Les deux espèces habitent dans le sable un tube très semblable, bien que celui de la *Loimia medusa* soit dépourvu de franges. La taille, la forme et la coloration, la disposition des boucliers ventraux sont analogues.

L'abdomen de la *Lanice conchilega* est seulement un peu plus grêle et plus allongé. Les deux espèces portent également trois paires de branchies semblablement placées, un voile dorsal arrondi, de grands appendices foliacés aux deux premiers segments branchifères, des écussons ventraux très développés, de forme et de couleur différentes, suivant la région considérée.

Elles ont 17 sétigères thoraciques suivis de pinnules abdominales saillantes; les tores uncinigères commencent au deuxième sétigère (premier branchifère), ils n'ont d'abord qu'une seule rangée de plaques onciales rétrogressives, puis à partir du huitième sétigère (septième uncinigère), jusqu'au dix-septième, ils ont deux rangées d'uncini *opposées dos à dos*, l'antérieure rétrogressive, la postérieure progressive. Ce dernier caractère est très remarquable car, d'après Marenzeller, parmi toutes les Térébelliens *Lanice conchilega* Pallas et trois espèces du genre *Loimia*, *L. medusa* Sav., *L. annulifilis* Grube, *L. Montagui* Grube sont les seules ayant des plaques onciales ainsi disposées sur deux rangées opposées dos à dos.

Enfin, d'après Meyer (1887), *Lanice conchilega* et *Loimia medusa*, seules parmi les Térébelliens, présentent une disposition des néphridies extrêmement intéressante; ces néphridies étant reliées entre elles par un gros canal néphridien commun. En outre, ces deux espèces possèdent chacune trois paires de néphridies antérieures dont les deux dernières appartiennent à un même segment, particularité très rare chez les Polychètes et unique dans cette famille.

Les deux espèces portent également des otocystes. La princi-

pale différence entre elles provient de la forme des plaques onciales qui sont pectiniformes, sans rangées transversales de denticules chez la *Loimia medusa*, tandis que celles de la *Lanice conchilega* sont aviculaires avec plusieurs rangées transversales de denticules et deux crêtes au vertex. Encore ces caractères ne sont-ils pas aussi absolu qu'on pourrait le croire.

Sur les grands exemplaires de la Casamance, je trouve des plaques onciales bien typiques, à un seul rang de denticules.

Mon ami, M. Ch. Gravier, avec une complaisance dont je suis heureux de le remercier ici, ayant eu l'amabilité de m'envoyer plusieurs spécimens très bien fixés de la mer Rouge, j'ai pu me livrer à quelques comparaisons.

Sur une grande *Loimia* de Djibouti les uncini sont absolument semblables à ceux des grandes *Loimia* de la Casamance. Mais sur un petit spécimen de 15 millimètres de long les uncini abdominaux ont une forme un peu différente, se rapprochant légèrement de la forme aviculaire et ils présentent plusieurs denticules au vertex. Sur un troisième spécimen encore plus jeune, ne mesurant guère plus de 1 centimètre de long, sur 1,3 millimètre de diamètre thoracique, tous les uncini, même thoraciques, ont nettement plusieurs rangées de denticules et leur forme est presque intermédiaire entre celle des uncini aviculaires de *Lanice* et les plaques onciales pectiniformes typiques de *Loimia*. M. Ch. Gravier avait déjà fait de son côté pareille observation.

Les caractères généraux de la région antérieure peuvent se résumer ainsi :

<i>Prostomium.</i> — Voile céphalique en forme de spatule. — Nombreux tentacules		
1 <sup>er</sup> segment (buccal). — 2 grands lobes foliacés.		
II <sup>e</sup> — 1 <sup>re</sup> branchie. — »		Otocyste. — Pavillon
	néphridien.	
III <sup>e</sup> — 2 <sup>e</sup> branchie — 2 grands lobes membraneux. — 1 néphridie.		
IV <sup>e</sup> — 3 <sup>e</sup> branchie — 1 <sup>er</sup> sétigère. — 2 néphridies		
V <sup>e</sup> — " " — 2 <sup>e</sup> sétigère, — 1 <sup>er</sup> uncinigère.		
Diaphragme entre le V <sup>e</sup> et le VI <sup>e</sup> segment.		

La présence des otocystes chez la *Loimia medusa* n'a été, jusqu'ici, signalée que par Meyer (1888, p. 640) dans une note infrapaginale : « J'ai aussi retrouvé une paire de pareils organes (otocystes) chez quelques Térébellidés (*Lanice*, *Loimia*) ».

Il n'en existe, à ma connaissance, aucune autre description et aucune figure.

Nous avons vu plus haut que la *Terebella fulgida* d'Agassiz, dont la larve porte des otoctytes, n'est pas la forme jeune du *Thelepus cincinnatus* ni de *Lepræa lapidaria*, comme on l'a supposé, car des coupes pratiquées sur des *Thelepus setosus*, *Th. cincinnatus* et *Lepræa lapidaria* nous ont permis de constater l'absence de ces organes chez ces Térébelliens.

Comme, d'autre part, la plaque oncielle, figurée par Agassiz, a bien tous les caractères de celles de *Loimia*, l'espèce de cet auteur pourrait bien être la forme jeune de la *Loimia turgida* d'Andrews, espèce également américaine chez la larve de laquelle cet auteur mentionne que « les otoctytes sont bien visibles, antérieurs à la première paire de soies ». Mais cette espèce est-elle elle-même différente de la *Loimia medusa* Sav. ? Il est bien difficile de se prononcer à ce sujet, la description d'Andrews est trop brève et surtout trop peu précise. Cependant tous les caractères indiqués par cet auteur, y compris la coloration, s'accordent exactement avec les descriptions publiées jusqu'ici de *Loimia medusa* et nous savons maintenant que celle-ci existe dans l'Atlantique.

J'ai étudié les otoctytes de la *Loimia medusa* sur les exemplaires de la mer Rouge, de taille différente et très bien fixés, que je dois à l'obligeance de M. Ch. Gravier et sur les grands exemplaires de la Casamance rapportés par M. Aug. Chevalier. La fixation de ces derniers laissait malheureusement beaucoup à désirer.

Les otoctytes sont situés latéralement dans le deuxième segment, au voisinage de la base de la première branchie, au-dessus du faisceau latéral de muscles longitudinaux et un peu au-dessous de l'extrémité du pavillon vibratile de la première néphridie (fig. XIII, O).

L'organe a la forme d'une fiole ou ballon à fond sphérique et à long col effilé. Le fond sphérique, qui touche le faisceau musculaire latéral, fait saillie dans la cavité générale et est recouvert par l'endothélium. Un muscle oblique s'insère sur le fond, du côté ventral, et le maintient. Le canal cilié, en forme de col effilé, s'enfonce presqu'en ligne droite dans l'épaisseur

couche épithéliale glandulaire qui forme en cet endroit la paroi du corps, et va s'ouvrir ainsi à l'extérieur par un pore très fin, situé sous le grand repli latéral, ou lobe foliacé du premier segment.

Entre la base du col et le tissu épithélial et en contact avec lui

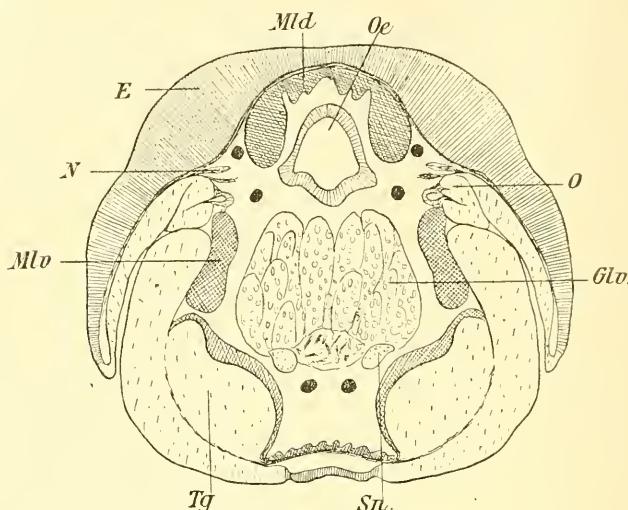


Fig. XIII. — *Loimia medusa*. Coupe transversale. — E, épiderme du lobe foliacé; Gly, glandes ventrales; Mld, muscles longitudinaux dorsaux; Mlv, muscles longitudinaux ventraux; N, néphridie; O, otocyste; OE, œsophage; Sn, système nerveux; Tg, tissu glandulaire.  $\times 60$ .

on trouve, à l'opposé du muscle oblique, un petit ganglion nerveux d'où part le nerf de l'otocyste (pl. III, fig. 17-G). Ce nerf transversal file le long des muscles circulaires, sous les muscles longitudinaux et va rejoindre la chaîne nerveuse avant la réunion de ses deux cordons sur la ligne médiane. Sur les grands spécimens de la Casamance la situation de l'otocyste et ses connexions sont les mêmes.

Suivant la direction des coupes, passant par l'axe du canal cilié ou perpendiculaires à sa direction, la section de l'otocyste est allongée ou circulaire (pl. III, fig. 15 et 17). Sur les jeunes spécimens le grand diamètre externe de l'otocyste atteint 60 à 75  $\mu$ , le diamètre interne 45 à 50  $\mu$ . Sur les grands individus de la Casamance les dimensions sont sensiblement les mêmes.

L'otocyste est une capsule limitée extérieurement par une mince basale, tapissée d'un côté par l'endothélium de la cavité

générale. Les parois de la capsule sont formées chez les jeunes d'une seule couche de cellules allongées de 12 à 16  $\mu$  sur 5 à 6  $\mu$ , renfermant un noyau ovale ou arrondi de 4  $\mu$  sur 5  $\mu$ . La cavité de la capsule est limitée par une cuticule à double contour, épaisse de 2  $\mu$ , portant des cils vibratiles longs de 6 à 10  $\mu$ , ondulés et colorés en rose par l'éosine (pl. III, fig. 17).

A l'intérieur on aperçoit de nombreux otolithes de tailles diverses, anguleux, irréguliers, transparents ou légèrement verdâtres ou jaunâtres, mesurant 3 à 7  $\mu$ . Ils paraissent formés de très fins grains de sable siliceux et de débris de spicules.

Les cellules de l'otocyste sont assez nettement individualisées, leur cytoplasme, coloré en rose par l'éosine, est finement strié sous la cuticule par les racines des cils vibratiles; à l'extrémité opposée de fines fibrilles roses, ondulées, vont se perdre et s'enchevêtrer en une basale.

Les cellules du fond de l'otocyste sont presqu'aussi larges que hautes, leur noyau arrondi, situé au tiers inférieur, présente de fines granulations subégales colorées en violet par l'hématoxyline. A mesure que l'on remonte vers le col de l'otocyste, on voit les cellules s'allonger, leur noyau s'étirer en même temps que le contenu se colore davantage et plus uniformément.

Le canal cilié se raccorde insensiblement avec l'otocyste, donnant à l'ensemble une forme de poire (pl. III, fig. 15, C.) Sa longueur est de 90  $\mu$  et son diamètre externe de 6  $\mu$ . Le lumen, cilié, est très étroit, sauf à son débouché à l'extérieur, où il forme un petit pore en entonnoir de 6  $\mu$  de diamètre. Les parois du canal sont formées de cellules peu distinctes, fortement colorées en rouge, à noyau foncé très allongé. L'ensemble du canal traîche nettement sur le fond peu coloré du tissu épithéial. Cet épithélium est formé de cellules glandulaires dont le contenu ne se colore pas par l'éosine. Seules les parois des cellules sont colorées en rose clair, les noyaux très petits, anguleux, colorés en violet par l'hématoxyline, forment des points dans lesquels on ne distingue aucun détail (pl. III, fig. 15).

Le nerf de l'otocyste s'insère sur son côté dorsal, à l'opposé du muscle oblique (pl. III, fig. 17, G). A son insertion sur l'oto-

cyste il se renfle en ganglion dans lequel on distingue des cellules nerveuses et un lacis de fibrilles allant se perdre dans l'otocyste à la base des cellules, d'un côté, et formant le nerf du côté opposé.

Il suffit de comparer les figures XI et XIII et la figure XII, 6 avec la figure 15, pl. III, pour se rendre compte de l'identité de structure de l'otocyste chez la *Lanice conchilega* et la *Loimia medusa*. La situation de l'organe est également la même, seulement tandis que l'otocyste de la *Loimia medusa* n'est bien net que chez les jeunes et dégénère chez l'adulte, il n'en est pas de même chez la *Loimia medusa*.

En effet, sur les grands spécimens de la Casamance, malgré leur mauvaise fixation, on peut reconnaître que l'otocyste n'est nullement dégénéré. Les noyaux des parois de la capsule sont encore bien nets. Le canal n'est nullement oblitéré, son lumen très net, que l'on peut suivre jusqu'à l'extérieur, porte encore de nombreux cils vibratiles; les noyaux de ses parois sont encore bien visibles.

Les otolithes sont, chez les grands spécimens, plus nombreux et plus gros que chez les jeunes. Ils ne sont pas recouverts d'un épais revêtement sécrété, ce qui indique encore que le canal de communication n'est pas oblitéré. En un mot, l'otocyste est toujours fonctionnel chez la *Loimia medusa*, tandis qu'il ne paraît pas en être de même pour les vieilles *Lanice conchilega*.

Si nous admettons l'identité de *Terebella fulgida* et de *Loimia turgida* avec *Loimia medusa*, cette dernière et *Lanice conchilega* seraient les deux seules espèces de Térébelliens authentiquement pourvues d'otocystes.

## CHAPITRE VIII

### SABELLIENS

#### § I. — Historique.

La famille des Sabelliens renferme de très nombreuses espèces pourvues d'otocystes, tandis que ces organes paraissent manquer complètement aux Serpuliens proprement dits.

Chez les Arénicoliens la présence de ces organes est encore

plus générale, puisque deux espèces seulement d'Arénicoles en sont dépourvues, mais les espèces de cette petite famille étant peu nombreuses, la famille des Sabelliens reste celle renfermant de beaucoup le plus grand nombre d'espèces à otocystes.

Nous verrons qu'on y rencontre aussi presque tous les types d'otocystes connus chez les Annélides.

La première mention d'otocystes chez les Sabelliens paraît due à de Quatrefages (1844<sup>a</sup>) qui décrivit des capsules auditives chez une Amphicorine voisine de celle d'Ehrenberg et chez une autre espèce des côtes de Sieile.

Claparède (1864) décrivit celles de l'*Amphiglena mediterranea* (A. Armandi Clp) et de la *Fabricia (Oria) Armandi*. Dans ses « Annélides de Naples » (1868, p. 431, pl. XXX, fig. 3) Claparède donne encore une brève description des organes auditifs du *Dialykhone acustica* Clp., avec la figure la plus détaillée qui ait été publiée d'un otocyste de Sabellien antérieurement au mémoire de Brunotte. Un peu plus tard Claparède (1870, p. 152) signale des organes analogues chez *Leptochone (Myxicola) æsthetica*.

Langerhans, dans ses deux mémoires sur les Annélides de Madère et des Canaries (1879-1884 et 1881), nous a fait connaître la présence d'otocystes chez un grand nombre d'espèces de Sabelliens, telles que : *Potamilla incerta* Lgh. ; *Jasmineira caudata* Lgh. ; *J. oculata* Lgh. ; *Leptochone (Myxicola) violacea* Lgh. ; *L. (Myxicola) parasites* Qfg. ; *Chone Duneri* Mgr. ; *Chone arenicola* Lgh. ; *Chone collaris* Lgh., *Euchone rosea* Lgh. ; *Oria Eimeri* Lgh.

Malheureusement les descriptions manquent de détails. L'auteur se bornant généralement à signaler, sur le premier segment sétigère, une paire d'organes auditifs avec otolith sphérique. Meyer (1887, pl. XXIII, fig. 10, pl. XXIV, fig. 6, pl. XXVI, fig. 19, et 1888, p. 560-561) signale, sans les décrire, les otocystes de la *Myxicola infundibulum* Mont.

La même année, Brunotte (1888) donna la première description un peu détaillée des otocystes du *Branchiomma vesiculosum* Mont.

De Saint-Joseph (1894) nous a fait connaître ceux de la *Jasmineira elegans* St-Jos. et de la *Myxicola Dinardensis* St-Jos.

Depuis, Caullery et Mesnil (1896) ont mentionné la présence de ces organes chez l'*Oriopsis Metchnikowii* Caull. Mes. Ehlers (1897, p. 139, pl. IX, fig. 212) en a trouvé chez *Oria limbata* Ehl.

Soulier (1903, p. 52) en a découvert chez la *Myxicola Steenstrupi* Kroyer.

Enfin nous-même (Fauvel 1905) avons décrit ceux de *Potamilla Torelli* Mgr. et de *Potamilla reniformis* O. F. Mull.

### § II. — **Branchiomma vesiculosum** Mont.

#### A. — *Généralités.*

Le *Branchiomma vesiculosum* Mont. est un Sabellien très répandu, depuis longtemps connu, souvent décrit et étudié, néanmoins jusqu'en 1888 ses otocystes ont échappé à tous les observateurs.

Ni de Quatrefages, ni Claparède, ni Langerhans, ni Mac'Intosh ne paraissent les avoir aperçus.

C'est à Brunotte (1888) que nous en devons et la première description et les premières figures.

D'après Brunotte (1888, p. 44) ces organes « sont situés de chaque côté du corps, dans le voisinage de la première rame thoracique très rudimentaire ». Les otocystes sont formés d'une petite cavité occupant la base du lobe latéral de la collerette. Ils sont invisibles à l'extérieur, *clos de toutes parts*, logés dans les téguments et en relation avec le *cerveau* au moyen d'un filet nerveux. Ils contiennent de nombreux corpuscules colorés.

La paroi de l'otocyste est formée de cellules épithéliales allongées, six fois plus longues que larges, à gros noyau. La lame épithéliale ne présente jamais trace de pigment. L'auteur ignore si le plateau de l'otocyste porte des cils.

« Je n'ai pu faire, dit-il; d'observations sur le vivant; le peu de transparence des tissus avoisinants rend l'étude, par compression, absolument impossible. »

Les otolithes se présentant sur les coupes en couches assez régulières, l'auteur pense qu'ils sont ainsi maintenus sur les parois de l'otocyste par les cils enchevêtrés.

« Les extrémités effilées des cellules épithéliales se perdent

dans un tissu très lâche qui entoure toute la lame épithéliale. »

Ce tissu « doit être constitué par un réseau de fibrilles conjonctives et nerveuses en relation avec les cellules épithéliales auditives. Les fibrilles de ce tissu, à un des pôles de l'organe, se réunissent en un paquet et se continuent par un cordon plus dense qui se dirige entre les couches musculaires vers le cerveau : c'est le nerf auditif ».

En réalité, nous verrons que le nerf auditif naît du ganglion latéral œsophagien ; c'est un filet très fin traversant les muscles longitudinaux.

De Saint-Joseph (1894, p. 306) se borne à remarquer que : « le premier segment thoracique, qui a deux otocystes à plusieurs otolithes, n'a que des soies à limbe très étroit », ajoutant plus loin : « Il est à remarquer aussi que les yeux et les otocystes ne sont plus apparents chez les adultes et pénètrent plus profondément dans le corps ».

Soulier (1903, p. 34) mentionne : « Deux otocystes dans le premier sétigère, à la base du lobe latéral de la collerette. » Ils renferment de nombreux otolithes.

Plus heureux que Brunotte, Soulier a constaté que la vésicule auditive est tapissée intérieurement par une lame épithéliale dont les cellules sont pourvues de *cils vibratiles* en contact avec les otolithes. L'otocyste est entouré de tissu conjonctif.

Il ne fait d'ailleurs que confirmer pour le reste la description de Brunotte qu'il trouve exacte, et admet aussi que l'otocyste est innervé par un mince filet nerveux partant de la région postérieure du ganglion œsophagien latéral qu'il considère comme *faisant partie du cerveau*.

Ce ganglion, d'après Brunotte et Soulier, émet trois paires de nerfs : 1<sup>o</sup> une première paire se divisant en éventail et innervant les palpes et les filets branchiaux, 2<sup>o</sup> une deuxième paire innervant la lèvre ventrale, 3<sup>o</sup> le mince filet nerveux allant à l'otocyste.

Meyer (1888, p. 562) considère l'interprétation de Brunotte comme erronée. Les otocystes de tous les Sabelliens sont innervés par le ganglion du premier segment sétigère.

J'ai donné (Fauvel 1905) une description détaillée des otocystes du *Branchiomma*.

B. — *Description des otocystes.*

Mes observations, tant sur le vivant que sur des coupes en série, me permettront d'ajouter aux descriptions antérieures quelques détails nouveaux et quelques rectifications.

La remarque de Saint-Joseph est fort juste; chez l'adulte les otocystes sont profondément enfouis dans les tissus et absolument invisibles à l'extérieur. La pigmentation, jointe au

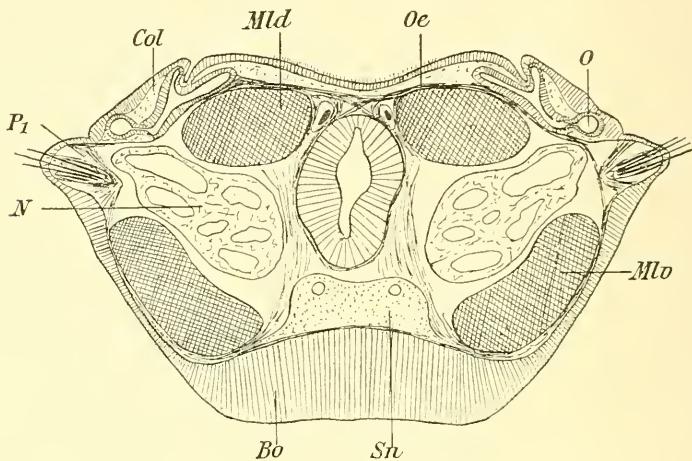


Fig. XIV. — *Branchiomma vesiculosum* Mont. — Bv, bouclier ventral; Col, collarette; Mld, Mlv, muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; N, néphridies; O, otocyste; OE, œsophage; P<sub>1</sub>, premier parapode; Sn, système nerveux.  $\times 30$ .

défaut de transparence des tissus, ne permet pas l'étude par transparence, même avec l'aide du compresseur.

Il faut donc tourner la difficulté, ce qui peut d'ailleurs se faire assez facilement, sachant que l'otocyste est situé à la base du lobe latéral de la collarette, un peu au-dessus du premier mamelon sétigère.

Ce premier sétigère, dépourvu de rame ventrale, est constitué seulement par un petit mamelon dorsal portant quelques fines soies capillaires.

Il suffit de faire sauter, avec une aiguille lancéolée, ce petit mamelon sétigère, avec un lambeau de collarette, pris au-dessus, d'étaler ce lambeau sur une lame, dans une goutte d'eau de mer, en ayant soin de tourner en dessus la face interne, puis de

comprimer légèrement avec une lamelle. On peut alors étudier facilement l'otocyste.

Si la préparation est réussie, on aperçoit à l'œil nu, au-dessus du bulbe sétigère, une petite sphérule d'un blanc laiteux, opaque, c'est l'otocyste. Au microscope, par transparence cette sphère paraît foncée, pigmentée, presque noire, à peu près opaque.

Ce pigment blanc opaque, noir en lumière transmise, est le même qui forme les nombreuses taches blanches dont l'épiderme est pigmenté. Il rend l'otocyste difficile à distinguer des taches voisines, mais celles-ci sont plus grandes, plus diffuses, et ne contiennent que des cellules claires, arrondies, sans traces de grains anguleux, tandis qu'une légère compression permet de distinguer la vésicule de l'otocyste et surtout les nombreux otolithes qu'elle renferme.

Ces otolithes, dont le nombre peut dépasser 50 à 60, sont formés de petits grains siliceux, irréguliers, anguleux, transparents; certains sont formés de débris de spicules d'éponges siliceuses.

Ces otolithes sont animés d'un mouvement très vif, dû à de nombreux cils vibratiles. Ce mouvement est bien différent de la trépidation des otolithes des *Arenicola Grubii* et *A. ecaudata*, qui est due au mouvement brownien.

Sur certaines préparations favorables j'ai même pu apercevoir la projection de l'ouverture du canal cilié faisant communiquer la cavité de l'otocyste avec l'extérieur.

Les coupes transversales, pratiquées sur des individus de différentes tailles, permettent de constater que plus l'individu est jeune plus l'otocyste est gros, relativement, et plus il est superficiel.

Sur un jeune *Branchiomma*, l'otocyste, situé juste au-dessus du mamelon pédieux du premier sétigère, est immédiatement au-dessous de l'épithélium de la base de la collerette (fig. XIV, O). C'est une vésicule irrégulièrement sphérique, mesurant extérieurement  $75 \mu \times 65 \mu$ , tandis que le diamètre de sa cavité est de  $45 \mu \times 36 \mu$ .

Les parois de l'otocyste sont formées d'une seule couche de cellules rayonnantes, à gros noyau à peine ovale, tenant presque

toute la largeur de la cellule (pl. I, fig. 7). Ces cellules sont plus courtes, plus cubiques que chez l'adulte. La cuticule interne est assez épaisse et ciliée. Un canal, également cilié mais plus court et relativement plus large que chez l'adulte, fait communiquer l'intérieur de l'otocyste avec le milieu extérieur. Ce canal cilié débouche sur la face interne de la collerette, dans l'espèce de rigole circulaire que celle-ci fait avec la paroi du corps (fig. XIV, Col., pl. I, fig. 7, E).

Une mince basale sépare l'otocyste des tissus voisins.

L'épithélium de la face externe de la collerette est alvéolaire (pl. I, fig. 7, Col.). Il se compose de fibro-cellules mélangées de cellules à mucus à contenu granuleux. Celles-ci sont moins différenciées que chez l'adulte, les deux types de cellules étant moins tranchés. L'épithélium de la face interne de la collerette est formé de longues cellules toutes semblables. On n'y rencontre pas de cellules à mucus.

Les cellules de l'épithélium de la paroi du corps, qui y fait face, sont presque cubiques, à gros noyau arrondi (pl. I, fig. 7, E).

L'étroit triangle entre l'otocyste et les deux lames de la collerette est rempli de cellules conjonctives encore peu différenciées. De l'autre côté, une basale sépare l'otocyste de la cavité du mamelon pédieux.

Sur un adulte de taille moyenne l'aspect est un peu différent.

L'otocyste est bien aussi situé immédiatement au-dessous de l'épithélium externe de la collerette et au-dessus de la cavité du premier pied, mais l'épithélium de la base de la collerette est mieux différencié. Il se compose de longues et minces fibro-cellules et de grosses cellules à mucus, en massue, se colorant en violet foncé par l'hématoxyline. L'otocyste en est séparé par une basale très nette, qui le sépare également de la cavité pédieuse.

L'épithélium de la face interne de la collerette est formé de cellules toutes semblables, minces, allongées, à plateau cuticulaire assez épais. *Sauf au voisinage de l'ouverture du canal cilié*, ces cellules ne portent pas de cils vibratiles. Leur extrémité basale se divise en fibrilles qui vont se perdre dans le tissu

conjonctif bien développé qui remplit l'espace triangulaire entre l'otocyste et les deux lames épithéliales de la collerette. L'otocyste est séparé de la lame épithéliale interne par une épaisseur assez grande de tissu conjonctif que traverse le canal cilié.

Les cellules radiales de l'otocyste sont de deux sortes : les unes relativement larges, à noyau arrondi, les autres minces, fusiformes, arquées, à noyau allongé, se terminent par un filament basal sinuex (cellules sensorielles).

Le plateau cuticulaire de la vésicule auditive est relativement épais et porte des cils vibratiles longs et minces. Le canal cilié est plus long et plus étroit que chez les formes jeunes.

### C. — *Régénération des otocystes.*

Chez les Polychètes, les otocystes sont d'ordinaire trop profondément situés pour qu'il soit possible d'en faire l'ablation sans produire de graves traumatismes auxquels l'animal ne survit pas.

Chez le *Branchiomma*, vu la situation de ces organes au-dessus du premier sétigère, à la base de la collerette, j'ai pu, en employant la technique indiquée plus haut, réussir à enlever les otocystes sans produire de blessures trop graves.

Naturellement, j'avais soin de m'assurer, par l'examen microscopique des fragments enlevés, que l'otocyste était bien radicalement extirpé.

Soulier (1891, p. 47) a remarqué que les blessures de peu d'importance guérissent parfois en captivité, *mais rarement*, et il n'a pu obtenir de régénération en aquarium.

Je dois dire que je n'ai constaté aucun changement dans les habitudes des *Branchiomma* ainsi opérés. Remis dans son tube, après l'opération, l'animal semble normal. Il rentre et sort son panache comme d'habitude. Lorsque ce dernier est bien étalé, la moindre alerte : ombre projetée, lumière vive, agitation de l'eau, trépidation, le fait rentrer avec la même vivacité qu'auparavant. Ses facultés d'équilibration ne semblent pas troublées.

Beaucoup de mes opérés sont morts dans un délai variant entre quelques jours et quelques semaines ; mais avec un petit

spécimen mesurant 90 millimètres de long sur 3 millimètres de diamètre thoracique j'ai été plus heureux. Après lui avoir enlevé les deux otocystes j'ai réussi à le conserver en vie, sans qu'aucune de ses habitudes parût modifiée. Au bout de cinq mois je l'ai fixé pour le sectionner. Les pieds enlevés étaient

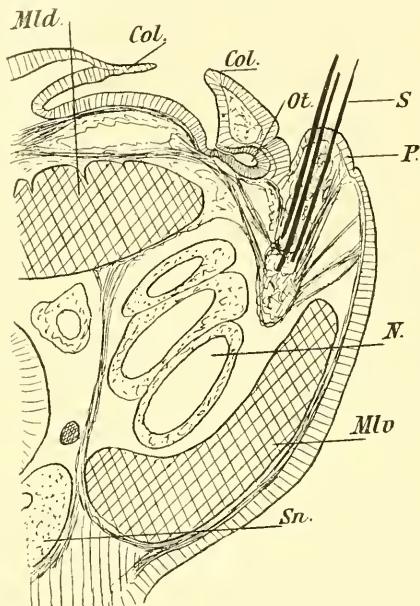


Fig. XV. — *Branchiostoma vesiculosum* Mont., régénéré. Coupe transversale semi-schématique. — Col, collarette; Mld, Mlv, muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; N, néphridie; Ot, otocyste; P, premier parapode; S, soies; Sn, chaîne nerveuse.  $\times 60$ .

complètement régénérés ainsi que la collarette dont les bords seuls présentaient encore une fente longitudinale à la place du repli dorsal ordinaire (fig. XV, Col.). La taille, par suite de l'alimentation un peu insuffisante, avait légèrement diminué.

L'examen des sections transversales montre les deux otocystes parfaitement régénérés ainsi que le premier pied. L'aspect général est intermédiaire entre celui du jeune et celui de l'adulte (Pl. II, fig. 10, O.). L'otocyste est nettement cilié, il communique avec l'extérieur par un court canal (fig. XV) également cilié, mais il ne renferme pas d'otolithes.

L'otocyste est séparé des lames épithéliales de la collarette par une basale très nette qui l'entoure (Pl. II, fig. 10). L'épiderme de la collarette est bien régénéré. Il a, sur la face externe, la structure alvéolaire avec grosses cellules à mucus (Pl. II, fig. 10, Clg.). Les fibro-cellules des deux lames envoient de longs prolongements basilaires dans la cavité qui les sépare (fig. 10).

Les gros muscles longitudinaux du corps montrent une histolyse très accentuée, l'animal, mal alimenté, s'étant reconstruit aux dépens de ses propres tissus.

L'innervation de l'otocyste est normale. En effet, contrairement à l'opinion de Brunotte et de Soulier, je ne considère pas l'otoeyste comme innervé par le cerveau, car son nerf n'est qu'un filet du premier nerf pédieux. Celui-ci tire bien son origine d'un des ganglions latéraux de l'œsophage, mais ces ganglions sont en réalité sous-œsophagiens. Ils représentent la première paire ventrale qui est un peu remontée.

Depuis que j'ai étudié cette régénération expérimentale, j'ai eu l'heureuse chance de trouver un petit *Branchiomma vesiculosum* ayant régénéré naturellement ses branchies et ses premiers segments.

Ce petit spécimen mesurait, après fixation, 4 millimètres de diamètre.

De la région thoraïque primitive, il ne subsistait que les deux derniers sétigères porteurs de faisceaux de soies capillaires dorsales et d'*uncini* ventraux ; les trois boucliers ventraux précédant la déviation du sillon copragogue existaient encore à la face ventrale, le premier entier, les deux suivants bi-annelés.

La partie régénérée, beaucoup plus étroite (1 millimètre de diamètre seulement) comprenait : 1° un petit panache branchial avec des yeux terminaux déjà bien différenciés ; 2° une collerette bien marquée ; 3° un segment portant une paire de parapodes situés entre la base de la collerette et le premier segment uncinigère (avant-dernier segment thoracique *ancien*). Les parapodes ne portaient qu'un très petit faisceau de soies capillaires à peine visibles à la loupe.

Sur les coupes transversales on voit, d'un côté seulement, au-dessus du mamelon sétigère, un petit bouton contenant trois soies très fines. C'est le rudiment d'un deuxième sétigère régénéré. On peut donc considérer cette partie régénérée comme comprenant seulement encore le panache branchial, la collerette et un sétigère *complet*.

C'est dans ce premier sétigère que l'on rencontre, au-dessus du parapode, des otocystes parfaitement régénérés, mesurant  $90 \mu \times 120 \mu$  environ, avec un diamètre intérieur de  $30 \mu \times 80 \mu$ , l'épaisseur de la capsule étant de 20 à  $25 \mu$ .

Ces otoeystes entaillent un peu l'épiderme externe de la base

de la collerette, ils sont séparés du parapode par du tissu conjonctif. La basale qui les limite, très nette sur trois côtés, l'est moins sous l'épiderme du côté externe. Un canal cilié fait communiquer la cavité de l'otocyste avec l'intérieur de la collerette qui n'est cilié qu'autour de l'orifice de ce canal. Le canal d'un des otocystes est normal et court, l'autre, assez long, suit longitudinalement la lame externe de la collerette pour venir s'ouvrir à la *face interne*, assez loin du fond de l'entonnoir latéral. La vésicule de cet otocyste présente en outre un fond terminé en cul-de-sac bilobé. Il y a donc régénération avec malformations. L'autre otocyste est tout à fait normal.

Les parois de la vésicule sont formées d'une seule couche de cellules déjà allongées. Leur noyau, situé au tiers inférieur, est ovale, à nombreuses granulations chromatiques. Ces noyaux se touchent presque, latéralement, formant une bande régulière, sauf au point où pénètre le nerf.

Une cuticule à double contour et garnie de cils vibratiles bien nets limite intérieurement la cavité de l'otocyste qui renferme déjà d'assez nombreux otolithes transparents, réfringents, anguleux, irréguliers, de tailles diverses, inattaquables par les réactifs, constitués par de petits grains de quartz d'origine externe.

Sur le *Branchiomma* régénéré en aquarium, *en eau calme qui n'était jamais changée*, les nouveaux otocystes, bien que formés d'un canal cilié normalement développé, ne renfermaient pas d'otolithes.

L'Annélide utilise donc comme otolithes de fins grains siliceux en suspension dans l'eau agitée et ne paraît pas capable d'emprunter directement ceux-ci au sable environnant.

### § III. — **Potamilla Torelli Mgr.** — **Potamilla reniformis** O.-F. Müll.

Langerhans (1881, p. 418, pl. V, fig. 27), décrivant à nouveau la *Sabella (Potamilla) brevibarbis* Grube, fit remarquer que le premier segment sétigère porte une paire d'organes auditifs avec plusieurs otolithes. Mais un peu plus tard Langerhans (1884, p. 267) reconnut qu'il s'était trompé, l'espèce de Grube

n'étant pas une *Potamilla*, et il créa pour l'Annélide des Canaries une espèce nouvelle : *Potamilla incerta* Lgh., dont il mentionna de nouveau les capsules auditives renfermant de nombreux otolithes, sans les décrire autrement.

De Saint-Joseph (1894, p. 299) a retrouvé à Dinard la *Potamilla incerta*, dont le premier sétigère, qui ne porte que des soies dorsales limbées, renferme deux oto囊es à nombreux « otolithes anguleux ». Au dire de cet auteur, cette espèce est très voisine de la *P. Torelli*, mais cette dernière s'en distinguerait surtout par l'absence d'oto囊es. Soulier (1903, p. 4) déclare aussi que *P. Torelli* n'a pas d'oto囊es.

Il existe à Cherbourg et aux environs trois espèces de *Potamilla* : *P. reniformis* O.-F. Müll., *P. Torelli* Mgr., et *P. incerta* Lgh., dont j'ai pu examiner de nombreux individus vivants à différents états de développement.

Les trois espèces habitent un petit tube corné enfoncé entre les feuillets des rochers schisteux, ou tapissant des galeries creusées dans les *Lithothamnion* ou les vieilles *ccc*

La *Potamilla reniformis* est caractérisée principalement par son corps rougeâtre, allongé, pouvant atteindre et dépasser 8 centimètres de long, ses nombreux segments thoraciques (9 à 12), ses yeux branchiaux, indépendamment des deux yeux linéaires du premier thoracique et des yeux anaux qui lui sont communs avec d'autres espèces.

L'extrémité antérieure de son tube corné s'enroule en volute lorsque l'animal est rentré à l'intérieur, ainsi que Watson (1892) l'a si bien décrit.

La *Potamilla Torelli* Mgr. est plus petite, à corps plus court, plus mince et plus effilé postérieurement, finement moucheté de blanc et laissant voir par transparence le tube digestif brun verdâtre ou grisâtre. Le panache branchial forme un entonnoir peu évasé et peu fourni, les branchies claires, avec bandes transversales brunes et mouchetures blanches, sont *dépourvues d'yeux*. Le ombre des segments thoraciques, variable, est le plus souvent de cinq à six. La pointe des soies en spatule est plus longue et plus fine que chez la *Potamilla reniformis*. Le premier segment porte deux yeux linéaires transversaux et il existe, en outre, six à huit yeux sur le segment anal.

Le tube, analogue à celui de *Potamilla reniformis*, ne s'enroule pas en spirale ; l'absence d'yeux branchiaux et, d'après de Saint-Joseph et Soulier, l'absence d'otocystes caractériseraient surtout cette espèce.

Quant à la *Potamilla incerta*, nous avons vu qu'elle serait, d'après de Saint-Joseph, très voisine de la *P. Torelli*, ses soies étant sensiblement les mêmes, ainsi que le nombre des segments thoraciques (3 à 6). J'ajouterais que la coloration générale et la forme du panache branchial sont identiques. Comme la *P. Torelli*, elle est dépourvue d'yeux branchiaux et porte deux yeux linéaires au premier segment et six à huit yeux anaux. Elle s'en distinguerait donc uniquement par la présence de deux otocystes qui manqueraient à l'autre espèce, d'après de Saint-Joseph et Soulier.

J'ai eu l'occasion de ramasser souvent côté à côté, dans la même fissure de rocher, ces trois espèces et, comme je le disais plus haut, j'en ai examiné un grand nombre de taille différente.

La *Potamilla reniformis* est une espèce bien distincte, facile à reconnaître du premier coup à ses yeux branchiaux, mais il m'a été impossible de trouver aucune démarcation entre *P. Torelli* et *P. incerta*. Comme de Saint-Joseph, j'ai trouvé les soies identiques.

Sur les jeunes *Potamilla incerta* les deux otocystes sont très visibles, ainsi que les petits otolithes anguleux qu'ils renferment et qui sont animés d'un vif mouvement par le battement de cils vibratiles facilement reconnaissables.

Lorsque les animaux sont un peu plus développés, les otocystes sont déjà plus difficiles à voir, étant souvent masqués par les taches de pigment blanc opaque, qui paraît noir au microscope, comme chez les *Branchiostoma*. Il faut alors employer la compression.

Enfin sur des spécimens de plus grande taille, même avec l'aide du compresseur, les otocystes ne sont plus visibles sur le vivant.

Rien ne les distingue plus alors de la *P. Torelli*. Mais, si on y pratique des coupes, on retrouve alors les otocystes que l'épaisseur des téguments et leur pigmentation rendaient invisibles.

On retrouve de même, par la méthode des coupes, les otocystes sur les *P. Torelli* de grande taille et les plus typiques.

Il n'existe donc aucune différence spécifique entre les deux, et la *P. incerta* Langh. n'est qu'une forme jeune de la *P. Torelli* Mgr.

Les otocystes existent aussi d'ailleurs chez la *Potamilla reni-*

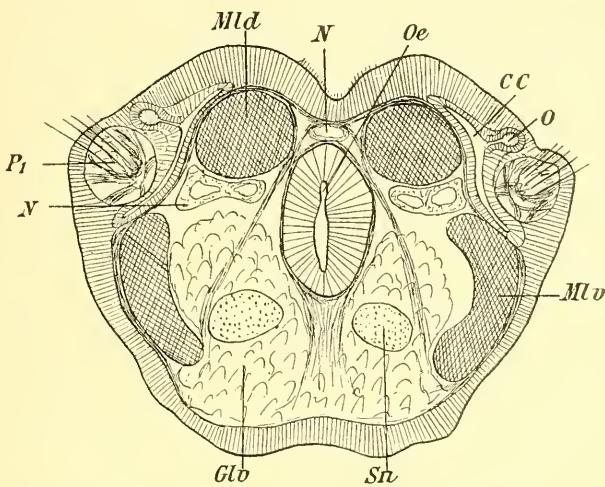


Fig. XVI. — *Potamilla reniformis* O. F. Müll. Coupe transversale. — CC, cavité de la collerette; Glv, glandes ventrales; Mld, Mlv, muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; N, néphridie; O, otocyste; OE, œsophage; P<sub>1</sub>, premier parapode; Sn, système nerveux.  $\times 60$ .

*formis*, espèce chez laquelle ils n'ont pas encore été signalés, à ma connaissance.

Sur de très jeunes *P. reniformis*, déjà bien caractérisées, cependant, par leurs yeux branchiaux, ils sont même visibles par transparence, mais, vu la pigmentation plus intense de cette espèce, ils cessent plus rapidement d'être visibles que chez la *P. Torelli*.

Les coupes permettent de reconnaître des différences notables de structure de ces organes dans les deux espèces.

Les otocystes de la *P. reniformis* sont tout à fait analogues à ceux du *Branchiomma vesiculosum* que nous avons décrits plus haut.

L'otocyste est situé dans l'épaisseur du tégument, juste au-dessus du premier mamelon sétigère. Il communique, par un

long canal cilié, avec l'entonnoir latéral, formé par la collerette qui se prolonge en arrière en forme de longue fente sinuée. Ce canal est rectiligne et situé dans le plan transversal de l'animal.

L'épiderme externe de la collerette est alvéolaire, formé de fibro-cellules de soutien, de cellules à mucus en massue et de cellules à pigment. L'otocyste, situé immédiatement au-dessous de cet épithélium, l'entaille même légèrement. L'otocyste n'est pas limité par une basale et il n'est pas entouré de tissu conjonctif (Pl. III, fig. 16). Il passe insensiblement au tissu de l'épithélium de la face interne de la collerette formé de cellules plus ou moins régulières et dépourvu de cellules à mucus. L'épiderme de la paroi du corps, qui fait face à ce côté interne de la collerette, est formé de grosses cellules peu nettes, larges et basses, avec gros noyau arrondi.

La forme de l'otocyste est presque sphérique avec un diamètre externe de 30  $\mu$  à 70  $\mu$  et un diamètre interne de 25  $\mu$  à 35  $\mu$ .

Le canal cilié, formant le col du ballon, mesure entre 30  $\mu$  et 70  $\mu$  de longueur avec un diamètre interne de 5 à 6  $\mu$ .

Les parois de l'otocyste sont formées d'une seule couche de cellules, presque cubiques chez les jeunes, beaucoup plus allongées chez les spécimens plus âgés. Ces cellules, dont les parois sont assez mal limitées chez les jeunes, ont un assez gros noyau, rond, ovale, ou irrégulier. L'intérieur de la vésicule est tapissé d'une cuticule couverte de cils vibratiles. Les cellules du canal sont analogues à celles de l'otocyste et également ciliées. Les cils vibratiles de l'otocyste et de son canal mesurent 3  $\mu$  à 6  $\mu$ .

L'otocyste est innervé par un filet nerveux appartenant au premier sétigère.

Les otolithes nombreux, irréguliers, anguleux, translucides, incolores et réfringents mesurent de 5  $\mu$  à 12  $\mu$ . Ils sont formés de petits graviers siliceux.

J'ai rencontré une *Potamilla reniformis*, tronquée antérieurement et ayant régénéré naturellement un petit panache branchial, la collerette et un seul segment sétigère.

Des coupes faites transversalement montrent dans cette

partie un tissu de régénération caractérisé par le peu de différenciation des cellules, la présence de noyaux très nombreux, relativement gros, très colorés et entourés d'une faible quantité de cytoplasme.

Le fond de la collerette n'est pas encore très différencié, les deux lames épithéliales sont encore contiguës et accolées à la paroi du corps.

A la base de la collerette et au-dessus du premier mamelon pédieux régénéré on aperçoit les deux otoeystes de nouvelle formation se présentant d'abord comme un amas de noyaux fortement colorés. Les cellules radiales qui les composent sont encore mal limitées et ne sont pas séparées encore nettement de l'épithélium interne et externe de la collerette. La cavité de l'otocyste est encore très petite, en forme de fente irrégulière de 6  $\mu$  sur 20  $\mu$ , limitée par une mince cuticule.

Je ne suis pas absolument certain qu'elle porte des cils vibratiles. Cette cavité rudimentaire ne renferme pas d'otolithes et ne communique pas avec l'extérieur, une trainée de noyaux indiquant encore seulement la place du canal vibratile.

Chez la *Potamilla Torelli*, les otoeystes présentent un aspect différent. Ils sont placés à la face dorsale du premier segment sétigère, au-dessus et à une petite distance du mamelon pédieux (fig. XVII). L'otocyste est situé dans le prolongement du fond de l'entonnoir de la collerette, en arrière et à une certaine dis-

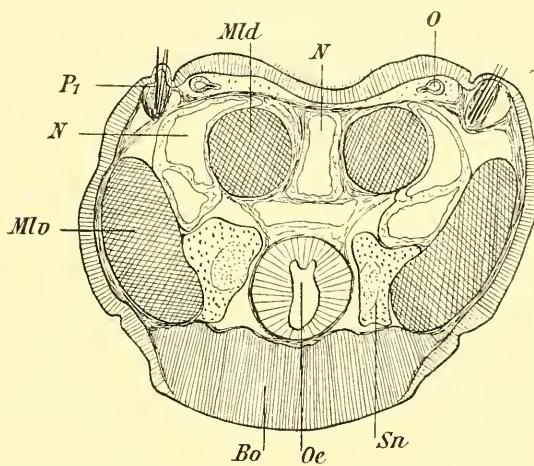


Fig. XVII.—*Potamilla Torelli*. Coupe transversale. — Bo, bouclier ventral; Mld, Mlv, muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; N, néphridie; O, otoeyste; Oe, œsophage; P<sub>1</sub>, premier parapode; Sn, système nerveux.  $\times 40$ .

tance de ce fond. Entre l'épiderme externe de la paroi du corps, formé de longues cellules cylindriques, à noyau situé tout à fait à l'extrémité basale, et de cellules à mucus très allongées, à contenu granuleux peu coloré, et la couche des muscles circulaires, on trouve une épaisse couche de tissu conjonctif d'aspect bien particulier, transparent, hyalin, incolore, dans lequel on distingue seulement de place en place de rares noyaux clairs entourés d'un léger réticulum fibreux, coloré en rose par l'éosine et par endroits quelques fibres musculaires ou la coupe d'un vaisseau sanguin (Pl. III, fig. 18).

C'est dans l'épaisseur de ce tissu conjonctif qu'est logé l'otocyste.

La vésicule auditive est sensiblement sphérique. Elle mesure de 60 à 90  $\mu$  de diamètre total et 40  $\mu$  à 50  $\mu$  de diamètre interne. Elle est limitée extérieurement par une basale qui la sépare nettement du tissu conjonctif environnant. Ses parois sont formées d'une seule couche de cellules cylindriques, assez courtes, sauf au voisinage du canal cilié où elles sont plus allongées, minces, un peu arquées, à noyau ovale, à extrémité cuticulaire claire, plus ou moins vacuolisée, tandis qu'à leur extrémité basale elles se résolvent en fibrilles qui vont se perdre dans la basale (Pl. III, fig. 18). Les cellules de l'extrémité opposée sont courtes, presque cubiques, à noyau arrondi en remplissant la plus grande partie. La cavité de l'otocyste est limitée par une enticule épaisse de 2  $\mu$  et garnie de longs cils vibratiles de 6 à 8  $\mu$ , peu nombreux, sinués, et colorés en rose par l'éosine.

De la base de l'otocyste part un canal cilié dont le grand axe est situé dans le *plan transversal* de l'animal.

Ce canal se dirige dans ce plan, *vers le milieu du dos* de l'animal, intérieurement, par conséquent, sur une longueur égale ou supérieure au diamètre de l'otocyste, puis ce canal se recourbe ensuite brusquement et se dirige alors, *d'arrière en avant*, parallèlement au grand axe du corps et perpendiculairement à sa direction primitive, pour venir aboutir sur la face interne et dorsale du fond de l'entonnoir latéral formé par la collerette.

La lumière du canal cilié mesure de 6 à 7  $\mu$ , son diamètre

total 20 à 35  $\mu$ . Ses parois sont formées d'une couche de cellules ciliées disposées radialement.

L'innervation de l'otocyste dépend du premier segment sétigère.

Les otolithes nombreux, irréguliers, réfringents, incolores, sont semblables à ceux de la *P. reniformis* et également formés de petits corps étrangers, fins grains de sable quartzeux, spicules d'éponges siliceuses, etc.

En résumé, les deux espèces sont pourvues d'otocystes qui communiquent avec l'extérieur par un canal cilié, rectiligne chez la *Potamilla reniformis*, coudé à angle droit chez la *Potamilla Torelli*.

#### § IV. — **Amphiglena Mediterranea** Leydig.

Ce petit Sabellien hermaphrodite se déplace parmi les algues, la tête ou la queue en avant, indifféremment. Sa taille ordinaire est de 8 à 15 millimètres seulement.

Leydig (1851) a le premier signalé ses capsules auditives. Claparède (1864, p. 495, pl. III, fig. 1), l'étudiant sous le nom d'*Amphiglena Armandi*, décrivit ainsi les otocystes : « Il existe en effet chez nos Amphiglènes des capsules auditives (fig. 1  $\alpha$ ,  $\alpha$  et 1  $\gamma$ ), organes rares chez les Annélides. Ces capsules sont logées dans la paroi dorsale du second segment. Elles sont parfaitement sphériques, ciliées à l'intérieur et renferment toujours un grand nombre de petits otolithes. »

Sur la figure de Claparède ces otolithes paraissent allongés, fusiformes ou lenticulaires.

Meyer (1888, p. 561) se borne à mentionner une paire d'otocystes intimement unis au tégument du deuxième segment (1<sup>er</sup> sétigère), où ils occupent la même situation que chez *Myxicola*. Comme chez tous les autres Sabelliens pourvus d'otocystes, ces organes sont innervés par la paire antérieure de nerfs spinaux du premier sétigère.

De Saint-Joseph (1894, p. 308) mentionne simplement, sur le premier sétigère, « deux otocystes à nombreux otolithes », sans les décrire autrement. Soulier (1902, p. 4) se borne à dire : « le second segment est pourvu de deux otocystes avec nombreux otolithes ».

Les otocystes de cette petite espèce sont relativement énormes, comme on peut s'en rendre compte sur une coupe transversale (fig. XVIII, O), leur diamètre égale plus du huitième de celui du corps à cet endroit. Ils sont situés au-dessus du premier mamelon sétigère et enfoncés en grande partie dans l'épaisseur de

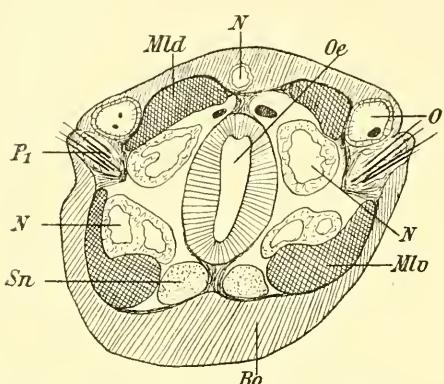


Fig. XVIII. — *Amphiglena mediterranea*. Coupe transversale. — Bo, bouclier ventral; Md, Mlv, muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; N, néphridie; O, otocyste; OE, oesophage; P<sub>1</sub>, premier parapode; Sn, système nerveux.  $\times 140$ .

l'épiderme qu'ils entaillent profondément. Leur côté interne, dépassant fortement l'épiderme, écarte la mince couche des fibres musculaires circulaires, déprime un peu les muscles longitudinaux et vient, parfois, jusqu'au contact des néphridies. Un peu en avant de l'otocyste on remarque la coupe du canal néphridien qui traverse l'épiderme (Pl. II, fig. 13, Ne).

La capsule de l'otocyste, irrégulièrement ovoïde, mesure environ  $40 \mu \times 60 \mu$  de diamètre total, l'épaisseur de ses parois ne dépasse guère  $5$  à  $6 \mu$ . L'otocyste est limité extérieurement par une cuticule assez mince revêtue de cils vibratiles très fins, courts ( $5$  à  $10 \mu$ ) et assez clairsemés.

La paroi de l'otocyste est formée d'une seule couche de cellules courtes, peu distinctes, à noyau arrondi en occupant la plus grande partie (Pl. II, fig. 13, O), en sorte que l'épaisseur de cet épithélium n'est pas de beaucoup supérieure à celle des noyaux eux-mêmes. Sur la face en contact avec l'épiderme du corps de l'animal la paroi de l'otocyste est encore plus mince et les noyaux sont allongés dans le sens tangentiel.

Antérieurement on retrouve à travers l'épiderme les traces assez effacées d'un canal de communication entre l'otocyste et l'extérieur. Ce conduit, très court, semble s'oblitérer de bonne heure.

Les otolithes, assez nombreux, mesurant de  $6$  à  $10 \mu$ , sont

irréguliers, anguleux, transparents, réfringents et les réactifs ne les colorent pas.

Ils paraissent donc être formés de petits grains siliceux d'origine externe, comme chez le *Branchiomma* et les *Potamilla*, mais ici le canal de l'otocyste, au lieu de rester ouvert, s'est oblitéré.

Encore une fois nous remarquons cette loi générale que plus la taille de l'animal est faible, plus l'otocyste est relativement volumineux et plus ses parois sont minces et formées de cellules plates ou cubiques. Chez les Annélides de grande taille ces cellules s'allongent radialement, mais chez les jeunes de ces espèces on retrouve une structure analogue à celle des petites espèces, ainsi que nous l'avons vu.

#### § V. — **Jasmineira caudata** Lgh.

D'après Langerhans (1880, p. 114, pl. V, fig. 2) le deuxième segment (3<sup>e</sup> sétigère) de cette espèce porte une paire d'otocystes à otolithe unique, arrondi.

#### § VI. — **Jasmineira oculata** Lgh.

Langerhans (1884, p. 270) signale également chez cette espèce une paire d'otocystes à otolithe unique, arrondi, situé sur le premier segment sétigère.

#### § VII. — **Jasmineira elegans** St-Jos.

De Saint-Joseph (1894, p. 317) a découvert cette espèce nouvelle à Dinard. C'est un petit Sabellien de 12 à 18 millimètres de long, « se tenant entre les lamelles des coquilles d'huîtres » et nageant facilement « la tête la première, en serpentant ». Le premier segment sétigère porte « deux otocystes renfermant un seul otolithe, toujours en mouvement, de 0<sup>mm</sup>,012 de diamètre (Pl. XII, fig. 338 et 345) ».

La figure d'ensemble (338) et la figure 345, assez rudimentaires, ne donnent aucun détail de structure ni de ciliation.

Cette espèce étant très commune dans les dragages à Saint-Vaast-la-Hougue, j'ai pu étudier ses otocystes avec un peu plus de détails.

Sur une coupe transversale d'un individu de taille moyenne on aperçoit l'otocyste, réniforme, situé au-dessus du mamelon sétigère dorsal, logé, en grande partie, dans l'épaisseur de l'épiderme du corps qu'il entaille fortement. Sa face interne est un peu

rentrante (Pl. II, fig. 9), sans doute par suite de la pression exercée par le faisceau dorsal des muscles longitudinaux (fig. XIX, Mld), dont il n'est séparé que par la mince couche des muscles circulaires.

Sur une coupe sagittale (Pl. II, fig. 8) on voit que l'otocyste est situé à la base de la collerette, dans le triangle formé par les deux lames épithéliales de cette dernière, au point

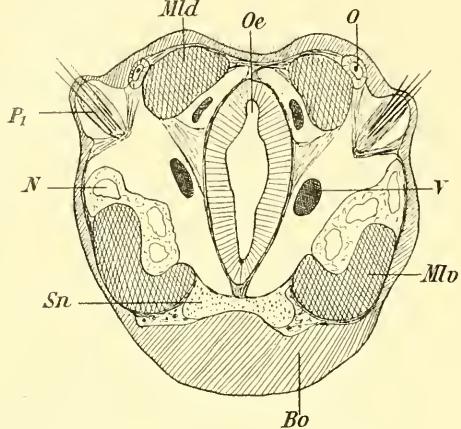


Fig. XIX. — *Jasmineira elegans* Coupe transversale. — Bo, bouclier ventral; Mld, Mlv, muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; N, néphridie; O, oocyste; OE, œsophage; P<sub>1</sub>, premier parapode; Sn, système nerveux.  $\times 60$ .

où elle s'insère sur le corps, un peu en avant du premier mamelon sétigère.

L'otocyste mesure 100  $\mu$ , dans son plus grand diamètre, l'épaisseur de ses parois varie entre 15  $\mu$  et 30  $\mu$ . La cuticule interne est épaisse de 2 à 3  $\mu$ .

La capsule de l'otocyste (Pl. II, fig. 8 et 9) est limitée extérieurement par une basale très nette, quoique mince, et fortement colorée en violet par l'hématoxyline. Les parois sont constituées par un épithélium formé d'une couche de cellules allongées, disposées radialement, claires, à limites peu distinctes, mais renfermant de nombreuses fibrilles colorées en rose par l'éosine. Le noyau de ces cellules, situé au tiers inférieur, assez gros, arrondi, contient de nombreuses granulations chromatiques et un petit nucléole coloré en violet par l'hématoxyline. Sur la face interne, rentrante, de la capsule, les cellules sont plus courtes, presque cubiques. On distingue, en outre, quelques cellules fusiformes, à parois plus nettes, à noyau allongé

peu coloré (Pl. II, fig. 9), ce sont des cellules sensorielles.

La cuticule interne, assez épaisse, peu colorée, porte de nombreux cils vibratiles très fins, de 4  $\mu$  de largeur.

L'otolithe unique et sphérique assez gros (15  $\mu$ ) est coloré en violet foncé par l'hématoxyline. On y distingue une membrane périphérique assez épaisse, un contenu finement granuleux et des couches concentriques à contour plus ou moins bien défini et d'épaisseur variable.

Sur une coupe sagittale d'un spécimen plus jeune (Pl. II, fig. 8) on voit l'otocyste, à la base de la collerette, comme pincé entre les deux lames épithéliales de celle-ci. Il est en outre en contact avec la musculature longitudinale et séparé du premier parapode par du tissu conjonctif (fig. 8, Tc).

Les cellules qui forment les parois de la capsule sont beaucoup plus nettes mais moins différenciées. Elles sont peu nombreuses, larges, courtes, leur noyau arrondi en occupe à peu près le centre. La basale est nette, la cuticule interne présente un double contour et elle est garnie de cils vibratiles.

L'otolithe unique, sphérique, présente le même aspect que chez les individus plus âgés.

Ces otolithes, sécrétés, sont probablement de nature chitineuse. Ils ressemblent beaucoup à ceux de l'*Arenicola Grubii*, mais il n'y en a qu'un seul par otocyste.

### § VIII. — *Myxicola infundibulum* Mont.

La *Myxicola infundibulum* Mont. est un Sabellien de grande taille (25 à 30 cent.), vivant dans un tube gélatineux, semblable à un épais manchon de cristal translucide. Ce tube profondément enfoncé dans le sable n'en dépasse pas la surface sur laquelle vient s'étaler, comme une coupe doublée de velours violet ou marron, l'élegant panache branchial.

Les otocystes de cette espèce ont longtemps passé inaperçus. Meyer (1887, pl. XXIII, fig. 10, pl. XXIV, fig. 6 et pl. XXVI, fig. 19) indiqua leur situation dans des figures d'ensemble, sans texte correspondant. Un peu plus tard (1888, p. 560, 561 et 640) il mentionna que la paire antérieure des nerfs spinaux du deuxième somite envoie une branche qui innervait une paire

d'otocystes situés dans le tégument, au-dessus du premier faisceau sétigère, mais il ne donna encore aucune description de ces organes.

De Saint-Joseph (1898, p. 434) a donné une nouvelle description détaillée de cette espèce sans parler des otocystes.

L'animal étant de grande taille et les otocystes relativement très petits, il est impossible d'observer ceux-ci par transparence sur le vivant, mais en enlevant de chaque côté un lambeau des téguments, avec les premiers parapodes, on peut, après l'avoir étalé, gratté la couche des muscles tégumentaires et monté sur

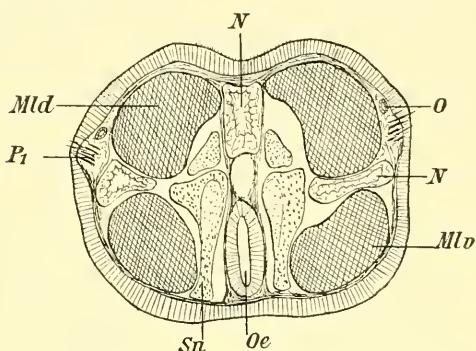


Fig. XX. — *Myxicola infunditulum*, Coupe transversale. — Mld, Mlv, muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; N, néphridie; O, otocyste; oe, oesophage; P<sub>1</sub>, premier parapode; Sn, système nerveux.  $\times 30$ .

une lame de verre, la face interne en dessus, observer assez facilement ces organes sur le frais.

Les parois de la capsule, assez transparentes, ne présentent pas une structure très nette, elles sont épaisses de 25  $\mu$  à 30  $\mu$  et le diamètre de la cavité interne est de 60  $\mu$ . L'otolithe

unique, assez gros, sphérique, réfringent, a une structure vaguement radiée (Pl. III, fig. 21).

Pour se former une idée plus précise de la structure de l'otocyste, il est nécessaire de recourir aux coupes.

Un coup d'œil sur la figure XX nous montre la situation de l'otocyste. Chez les Myxicoles les téguments, fort épais, forment comme un bouclier ventral qui s'étendrait tout autour du corps avec une épaisseur sensiblement égale. Cet épithélium est formé de fibro-cellules de soutien et d'énormes cellules à mucus se colorant en violet noir par l'hématoxyline.

Au-dessous, on trouve, entre l'épiderme et la musculature circulaire, une couche, relativement épaisse, de tissu conjonctif hyalin, d'aspect cartilagineux, dans lequel on remarque de place en place des noyaux, quelques cellules glandulaires, des cellules

étoilées et des fibres plus ou moins colorées en rose par l'éosine (Pl. I, fig. 1, Tc).

Les mamelons sétigères n'existent pour ainsi dire pas et forment seulement un léger renflement dans lequel sont implantées de nombreuses soies capillaires, très fines (fig. XX, P<sub>1</sub>).

Les otocystes, relativement très petits, vu la taille de l'animal, sont situés de chaque côté du corps un peu au-dessus du bulbe sétigère du premier pied thoracique, dans le deuxième segment, par conséquent.

Il n'y a, ordinairement, qu'un seul otocyste de chaque côté, cependant j'en ai trouvé exceptionnellement deux du même côté, situés tout près l'un de l'autre (Pl. I, fig. 1, O, O<sub>2</sub>).

Les otocystes sont compris à peu près entièrement dans l'épaisseur de la couche de tissu conjonctif hyalin, presque incolore, qui sépare l'épithélium de la couche des muscles circulaires.

L'otocyste est innervé par un filet se détachant de la première paire de nerfs du premier sétigère (deuxième segment). Ce nerf tire son origine de la chaîne nerveuse ventrale au point où elle passe insensiblement au collier œsophagien.

La capsule de l'otocyste limitée extérieurement par une mince basale, qui l'isole du tissu conjonctif environnant, est formée d'une seule couche de cellules, presque cubiques, un peu allongées, à limites peu distinctes par endroits mais à noyaux très nets, ronds ou ovales, renfermant, quelques granulations chromatiques fortement colorées par l'hématoxyline. Sur les grands côtés de la capsule allongée de l'otocyste, les cellules sont moins épaisses, moins distinctes et à noyau étiré suivant le grand axe de la capsule (Pl. I, fig. 1).

La cuticule interne, assez mince, est colorée en rouge par l'éosine. Elle porte des cils vibratiles, courts, très fins, mais très nets.

Sur les préparations fixées au liquide de Perenyi et colorées par l'hématoxyline-éosine, l'otolithe présente une structure tout à fait particulière (Pl. I, fig. 2).

Il paraît formé de deux capsules sphériques emboîtées l'une dans l'autre ; l'interne, à paroi mince et à contenu finement granuleux, renferme trois ou quatre corpuscules irréguliers,

colorés en rose par l'éosine : la deuxième sphère concentrique a une paroi plus épaisse, fortement colorée en rose par l'éosine. L'intervalle entre les deux capsules, finement granuleux et légèrement rosé, est de grandeur variable. Dans la figure 2 il est réduit à fort peu de chose et les deux couches concentriques se touchent presque. Tout cet ensemble est renfermé dans une vésicule à paroi mince et l'espace entre les deux est divisé en sortes de cases, formant comme une couronne de cellules vésiculeuses (Pl. I, fig. 2). Sur d'autres coupes cette région vésiculeuse, sectionnée par le rasoir, se montre fripée, comme chiffonnée. Cet aspect diffère assez, on le voit, de celui que présente l'otolithe sur le frais.

En laissant sécher un peu une préparation d'otolithes frais, on voit s'accentuer les stries radiales (Pl. III, fig. 21). Si la dessiccation est poussée plus loin la membrane externe de l'otolithe se déforme et se fripe, l'otolithe laisse voir au centre de sa striation radiale plusieurs couches concentriques plus ou moins déformées entourant un centre granuleux. Parfois il s'y développe des fentes radiales, comme dans un grain d'amidon éclaté.

L'otolithe semble donc formé de trois enveloppes concentriques séparées par des couches très hydratées dont le liquide se serait résorbé.

Si l'on traite les otolithes par l'acide chlorhydrique, on les voit s'éclaircir rapidement, puis disparaître optiquement, sans dégagement de bulles. En employant de l'acide plus dilué, on voit se former d'abord une zone claire périphérique qui s'accroît à mesure que le centre réfringent diminue et disparaît. Finalement il reste une fine membrane un peu fripée entourant plusieurs cercles, plus ou moins concentriques, de lignes minces. Cet aspect se rapproche un peu de celui observé sur les coupes fixées au liquide de Perenyi.

En traitant directement les otolithes par le liquide de Perenyi, contenant de l'acide azotique libre, la membrane externe paraît se gonfler un peu, ses limites deviennent moins nettes, tandis que la masse interne radiée devient crénelée. Son aspect rappelle celui des sphérocristaux d'inuline (Pl. III, fig. 22).

Au centre se forme une vacuole claire qui continue de

s'agrandir et semble crever, tandis que la partie radiée et crénelée s'éclairent et paraît se résoudre en aiguilles, puis perd peu à peu son aspect strié pour ne plus former qu'une masse jaune très clair, finement granuleuse, entourée d'une coque gonflée, à limite mince presque invisible.

En somme, par leur aspect et par la façon dont ils se comportent avec l'acide chlorhydrique et l'acide azotique les otolithes de la *Myxicola infundibulum* ont beaucoup d'analogies avec ceux de l'*Arenicola ecaudata*. La structure concentrique et la structure radiée y sont plus accentuées, les différences d'hydratation (?) entre les différentes couches paraissent aussi plus considérables. Il semble qu'ils soient constitués par des couches alternatives de sécrétion granuleuse, plus ou moins riche en sels minéraux (?) et de sécrétion chitineuse.

#### § IX. — **Myxicola Steenstrupi** Kroyer.

Soulier (1903, p. 52) mentionne seulement que chez la *Myxicola Steenstrupi* :

« Le second segment, sétigère, porte un otocyste de chaque côté. » La phrase pourrait prêter à confusion, mais le contexte indique bien qu'il s'agit du premier segment *sétigère* qui est, en réalité, le second segment du corps.

Cette Myxicole est une petite espèce de 15 à 17 millimètres de long, vivant, à Cette, parmi les Serpules en compagnie de la *Myxicola æsthetica*.

#### § X. — **Myxicola æsthetica** Clp.

Sous le nom de *Leptochone æsthetica* Claparède (1870, p. 150-153, Pl. XIV, fig. 1) a le premier décrit cette espèce.

La *Myxicola æsthetica*, d'assez petite taille, 2 à 4 centimètres de long, au plus, d'après Claparède : « ne vit point enfoncée dans la vase comme les grandes Myxicoles. On la trouve parfois en abondance sur des *Fucus* ou des *Floridées* où elle rampe à la manière des *Amphiglènes* et des *Fabricies* ». Elle abandonne facilement son tube muqueux et chemine souvent à reculons, comme les vers en question. « Le second segment (premier sétigère) renferme

de chaque côté des organes auditifs. Leur nombre ne paraît pas constant. Au moins en ai-je trouvé tantôt trois, tantôt seulement deux de chaque côté. Ils sont formés par des otolithes sphériques enfermés chacun dans une capsule spéciale. Les plus gros otolithes ont 1 diamètre de 11 micr., les plus petits de 4 micr. seulement. »

Cette espèce est richement pourvue de taches oculaires. Le premier segment en porte deux amas.

« Tous les autres segments du corps sont ornés d'yeux latéraux formés d'un amas de pigment rouge violacé et d'un cristallin. Il n'existe dans la règle qu'un seul œil de chaque côté de chaque segment, toutefois il n'est pas rare d'en compter deux ou trois. Le dernier segment du corps porte un grand nombre d'yeux, semblables aux yeux latéraux des autres segments. »

Lo Bianco (1893, p. 80) confirme la description de Claparède, en ce qui concerne le mode de vie parmi les algues et les colonies d'*Hydroïdes* :

« Le premier segment du corps porte de chaque côté des taches oculaires pigmentaires ; tous les autres ont un ou plusieurs yeux latéraux de couleur rouge violacé et le dernier segment postérieur en porte un grand nombre. Au premier segment sétigère on trouve aussi des organes auditifs (otocystes). »

A Cette, où Soulier (1902 p. 28) a retrouvé cette Annélide en abondance :

« Sur le premier segment est un amas de taches oculaires d'un brun noirâtre. Tous les autres segments sont pourvus d'yeux latéraux bien apparents. Dans la règle, sur chaque segment, il n'existe qu'un seul œil à droite, et un seul œil à gauche. On peut cependant quelquefois en compter plus d'un. Le dernier anneau porte un assez grand nombre d'yeux, semblables aux yeux latéraux des autres segments. »

« Le second segment présente des organes auditifs, deux de chaque côté, quelquefois trois. »

J'ai étudié cette espèce sur des spécimens fixés provenant de la Station zoologique de Naples.

Sur les exemplaires que j'ai sectionnés, je n'ai jamais rencontré qu'une seule paire d'otocystes sur le premier segment sétigère. Par contre, j'ai toujours trouvé un grand nombre

d'yeux, au moins sur les premiers segments, où ils forment, au nombre de 10 à 15, comme une ceinture autour du corps (fig. XXI, Y). Sur cette coupe transversale, passant par le premier sétigère, on remarque trois gouttières ciliées : 1<sup>o</sup> une médiane dorsale, 2<sup>o</sup> deux latérales situées un peu au-dessus de la ligne des bulbes sétigères dorsaux. C'est précisément sous ces gouttières ciliées latérales que se trouvent les oto-cystes, un peu au-dessus du premier bulbe sétigère, portant seulement quelques soies capillaires très fines.

L'otocyste est situé entre l'épiderme, dans lequel il est profondément enfoncé et le faisceau dorsal latéral des muscles longitudinaux qu'il déprime légèrement en écartant la couche des muscles circulaires, d'ailleurs très mince.

L'épiderme des parois du corps est formé de plusieurs couches : 1<sup>o</sup> une externe à petites cellules cylindriques ciliées, mêlées de quelques cellules à mucus ; 2<sup>o</sup> une couche sous-épidermique formée d'une ou plusieurs épaisseurs de cellules conjonctives, de fibro-cellules et de grosses cellules à mucus, colorées en violet par l'hématoxyline (Pl. II, fig. 12, E, Tc, Clg.).

L'otocyste n'est pas nettement séparé par une basale de cette couche sous-épidermique. Sur les autres faces il est en contact avec le tissu conjonctif, puis avec l'endothélium de la cavité générale (Pl. II, fig. 12).

La capsule, allongée, mesure environ 30  $\mu$  et 50  $\mu$ , dans ses plus grandes dimensions. L'épaisseur de ses parois varie entre 6  $\mu$  et 12  $\mu$ . Elle n'est pas limitée extérieurement par une basale

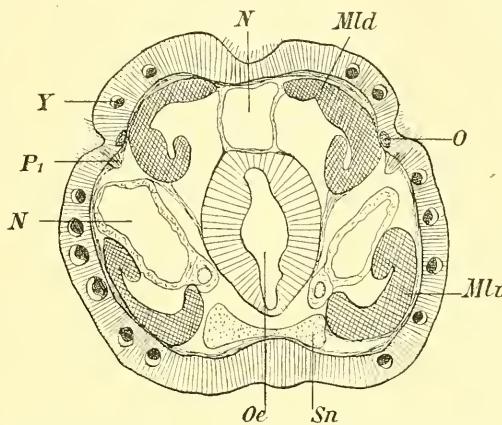


Fig. XXI. — *Myxicola aesthetica*. Coupe transversale. — Mld, Mlv, muscles longitudinaux dorsaux et ventraux ; N, néphridie ; O, oto-cyste ; OE, œsophage ; P<sub>1</sub>, premier parapode ; Sn, système nerveux ; Y, yeux latéraux.  $\times 40$ .

mais se trouve en contact direct avec la couche sous-épidermique et le tissu conjonctif qui l'entourent. Ses cellules indistinctes forment un syncytium, à noyaux arrondis ou ovales, fortement colorés et assez rapprochés les uns des autres (Pl. II, fig. 12). Intérieurement la cavité de l'otocyste est doublée d'une mince cuticule, présentant cependant un double contour bien net et garnie de cils vibratiles très fins et très courts ( $2 \mu$  à  $3 \mu$ ).

L'otolith unique mesure  $12 \mu$  à  $15 \mu$  de grand diamètre. Il se compose d'une masse à peu près sphérique de  $8 \mu$  à  $10 \mu$  de diamètre, colorée en violet par l'hématoxiline, vaguement zonée et présentant un point central de  $2 \mu$  de diamètre. Cette masse foncée est entourée d'une zone de  $2$  à  $3 \mu$  d'épaisseur, claire, transparente, très légèrement colorée en violet par l'hématoxiline et contractée par les réactifs, ce qui lui donne un aspect vaguement carré ou rectangulaire, à bords un peu festonnés. Cette zone présente parfois de légères stries concentriques. Sa déformation indique qu'elle doit être assez molle (Pl. II, fig. 12, O).

L'otocyste est innervé par un nerf transversal qui s'étend en demi-cercle entre l'épiderme et la couche des muscles circulaires. Il naît des ganglions sous-œsophagiens, appartenant au deuxième segment (1<sup>er</sup> sétigère).

La structure générale de l'otocyste et de l'otolith se rapproche beaucoup de celle de la *Myxicola infundibulum*, mais chez cette dernière la gouttière ciliée latérale s'arrête antérieurement à la ligne des rames dorsales et en avant de l'otocyste, tandis que chez la *Myxicola aesthetica*, cette gouttière est encore très profonde au-dessus de l'otocyste et se continue au delà en arrière, mais en gagnant en largeur ce qu'elle perd en profondeur.

De même que chez la *Myxicola infundibulum*, l'otocyste est entièrement clos et sans aucune trace de communication avec l'extérieur.

#### § XI. — **Myxicola Dinardensis** Saint-Joseph.

Cette espèce, découverte par de Saint-Joseph (1894, p. 324, pl. XII, fig. 350-357) aux environs de Dinard, retrouvée en

suite par Mesnil puis par nous sur les côtes du Cotentin, est extrêmement voisine de la *Myxicola æsthetica*, dont elle a la taille et l'habitat et dont elle ne diffère que par des caractères peu importants.

D'après de Saint-Joseph : « le deuxième segment (1<sup>er</sup> sétingère) a un otocyste à un seul otolithe de chaque côté; quelquefois il y a deux otocystes d'un côté et un seul de l'autre (p. 325) », tandis que la *Myxicola æsthetica* en aurait quatre à six.

Nous avons vu plus haut que chez la *Myxicola æsthetica* Clp., il y a tantôt deux, tantôt trois otocystes de chaque côté. Lo Bianco n'en a pas spécifié le nombre; Soulier en trouve tantôt deux, tantôt trois. Sur mes coupes de spécimens provenant de Naples, je n'en ai retrouvé qu'un seul de chaque côté. Il est probable que ce nombre est variable et sans grande importance, car chez la *Myxicola infundibulum*, qui n'a normalement qu'un otocyste de chaque côté, nous en avons trouvé, une fois, deux d'un côté et un seul de l'autre.

Dans les examens par transparence n'aurait-on pas quelquefois confondu des yeux avec des otocystes (?).

Les yeux latéraux sont en même nombre que chez les *Myxicola æsthetica* de Cette et chez certaines de Naples (Lo Bianco). Il est fort possible que ces deux espèces soient à réunir en une seule.

### § XII. — **Myxicola (Leptochone) violacea** Lgh.

Langerhans (1884, p. 272, pl. XVI, fig. 36) signale chez cette espèce la présence, au premier sétingère, de deux otocystes à un seul otolithe.

### § XIII. — **Myxicola (Leptochone) parasites** Qfg.

Langerhans (1884, p. 272, pl. XVI, fig. 37) indique aussi chez cette Annélide deux otocystes, à un seul otolithe, sur le premier sétingère.

De Saint-Joseph (1906, p. 244) confirme la description de Langerhans.

§ XIV. — **Chone Duneri** Mgr. — **Chone arenicola** Lgh.  
**Chone collaris** Lgh.

Chacune de ces trois espèces, d'après Langerhans (1880, p. 115-116, pl. V, fig. 28, 29 ; pl. VI, fig. 44), porte au deuxième segment (1<sup>er</sup> sétigère) une paire d'otocystes contenant un otolithe sphérique unique.

§ XV. — **Euchone rosea** Lgh.

Langherans (1884, p. 271, pl. XVI, fig. 35) attribue également à cette espèce un otocyste à otolith unique, de chaque côté du premier sétigère. Pas plus que pour les autres espèces, il ne donne d'autres détails sur ces organes.

§ XVI. — **Dialychone acustica** Clp.

Claparède (1868, p. 431) décrit ainsi les otocystes de cette espèce : « sur le premier sétigère au voisinage des organes segmentaires » sont les « organes auditifs consistant en deux capsules entourées d'une couche de larges cellules (fig. 3, pl. XXX). L'otolith est unique, lenticulaire, large de 0<sup>mm</sup>,02 et orné de stries rayonnantes ».

La figure de Claparède montre, en effet, une capsule à membrane interne, assez épaisse, *ciliée*, entourée de grosses cellules peu nombreuses, presque aussi larges que hautes. Au centre de l'otocyste, on remarque un gros otolith, arrondi, strié radialement.

Claparède figure les cils vibratiles, bien qu'il ne les mentionne pas dans le texte. Il ne dit rien du mouvement de l'otolith.

C'est la meilleure figure d'un otocyste de Sabellien et la plus détaillée que nous connaissons, antérieurement au mémoire de Brunotte sur le *Branchiomma*.

§ XVII. — **Oria Armandi** Clp.

Sous le nom d'*Amphicorina Armandi*, Claparède (1864, p. 497-501, pl. III, fig. 2) décrivit pour la première fois cette espèce et signala ainsi ses otocystes :

« Le second segment (1<sup>er</sup> sétigère) porte un autre organe des sens : ce sont deux capsules auditives (fig. 2,  $\alpha$ ,  $\alpha'$ ; 2,  $\gamma$ ,  $\alpha$ , 2 $\varphi$ ) sphériques, logées dans l'épaisseur de la paroi dorsale, larges de 0<sup>mm</sup>,027 et ne renfermant jamais qu'un seul otolithe ».

La figure, très petite, ne donne aucun détail.

L'*Amphicorina cursoria* décrite par de Quatrefages (1865, p. 475-477), paraît être tout simplement l'*Oria Armandi* de Claparède :

« Le premier anneau, très distinct de la tête, présente de chaque côté, un peu en arrière de la gaine des soies, une capsule auditive à otolithe simple, sphérique, réfractant fortement la lumière et dans un mouvement continu. »

Les figures de Quatrefages (fig. 46 et 47, pl. IV et fig. 1, pl. XVI) sont très vagues et ne montrent qu'une capsule avec un gros otolithe unique.

Sous le nom d'*Amphicorina desiderata*, de Quatrefages mentionne, à peu près sans description, une espèce de Saint-Malo : « *aures otolithis minutis pluribus* ». Ce dernier caractère donne à penser qu'il s'agit probablement d'une *Amphiglena*, peut-être l'*A. mediterranea*, dont les otocystes renferment plusieurs otolithes et que l'on rencontre en effet dans cette localité.

Quant à son *Amphicorina Argus* (de Quatrefages, 1865, p. 478, pl. XVI, fig. 5), ce n'est probablement, d'après de Saint-Joseph (1894, p. 327), qu'une Myxicole, peut-être *Myxicola aesthetica*.

« Les oreilles appartiennent ici au deuxième anneau. Elles sont grandes et ne contiennent qu'un seul otolithe. »

Langherans (1880, p. 117) a revu l'*Oria Armandi*, et remarque seulement que le deuxième segment (1<sup>er</sup> sétigère) porte une paire d'otocystes contenant chacun un seul otolithe arrondi.

De Saint-Joseph (1894, p. 322) se borne aussi à remarquer que le deuxième segment : « porte une paire d'otocystes à un seul otolithe », sans en donner de figure.

Soulier (1902, p. 6) confirme simplement cette observation.

J'ai trouvé cette espèce, assez communément, dans les touffes de *Rytiophlea*. Elle nage dans l'eau la queue en avant, traînant derrière elle son panache branchial. Le *pygidium*, pourvu d'yeux, joue ainsi le rôle de somite directeur.

Vu sa très petite taille, 3 millimètres environ, cette espèce se prête admirablement à l'étude par transparence.

On distingue très nettement sur le premier sétigère, en dessus et en avant du premier parapode, tout au voisinage

de la base de la collerette, les deux otocystes et leur gros otolithé unique, sphérique, à structure radiée.

Lorsque l'animal est bien vivant et peu comprimé, on voit l'otolithé tourner rapidement sur lui-même, au centre de l'otocyste, sous l'action du battement très vif des cils vibratiles. A mesure que la vitalité de

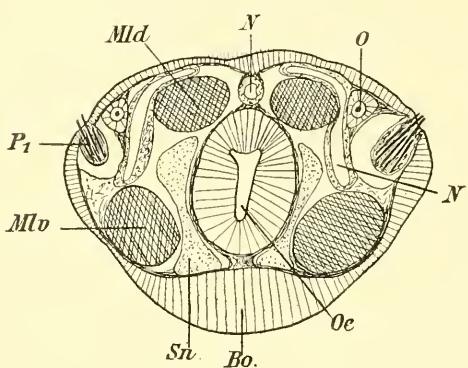


Fig. XXII. — *Oria Armandi*. Coupe transversale. — Bo, bouclier ventral; Mld, Mlv, muscles longitudinaux dorsaux et ventraux; N, néphridie; O, otocyste; OE, œsophage; P<sub>1</sub>, premier parapode; Sn, système nerveux.  $\times 100$ .

l'animal diminue, l'otolithé tourne plus lentement, les mouvements des cils se ralentissent, et il arrive un moment où l'on peut distinguer nettement par transparence les cils vibratiles, assez longs, dont les oscillations deviennent de plus en plus lentes, pour finir par s'arrêter tout à fait quand la compression est trop forte et l'animal mourant.

Sur une coupe transversale (fig. XXII, O) l'otocyste se montre au-dessus de la cavité parapodiale du premier sétigère, entre l'épithélium et le faisceau musculaire dorsal, une de ses faces est en contact avec la paroi de la néphridie (Pl. II, fig. 11, Ne.).

L'otocyste est formé d'une capsule arrondie, parfois déformée en triangle par la pression. Il mesure, en moyenne, 40  $\mu$  à 45  $\mu$  de diamètre total, l'épaisseur des parois est de 9  $\mu$  à 10  $\mu$ . Une fine membrane, colorée en violet par l'hématoxyline, limite la capsule extérieurement. Ses parois sont

formées d'une seule couche de cellules, peu nombreuses, grandes, presque cubiques, mais assez mal délimitées. Leur contenu, très clair sur le vivant, et probablement très fluide, montre, sur les coupes, de minces traînées réticulées. Les noyaux, ronds ou ovales, situés à peu près au centre des cellules, sont fortement colorés en violet par l'hématoxyline et d'une teinte assez homogène.

La cuticule interne, relativement épaisse, est colorée en rouge par l'éosine et les cils vibratiles dont elle est revêtue apparaissent nettement, quoique souvent entremêlés.

Le nerf, provenant de la chaîne ventrale, des ganglions du premier sétigère, pénètre dans l'otocyste par le bord inférieur et externe de celui-ci. Il est en contact avec l'épithélium tégumentaire (Pl. II, fig. 41, N.).

Sur les coupes, l'otolith mesure 8  $\mu$  à 9  $\mu$ . Il est sphérique, très transparent, incolore par les réactifs et d'aspect homogène.

Sur les coupes longitudinales, on retrouve l'otocyste à la base de l'insertion de la collerette, entre un gros vaisseau sanguin et la cavité du premier parapode, en contact avec les muscles longitudinaux et la néphridie. Il ne déprime ni la musculature ni l'épiderme.

### § XVIII. — **Oria Eimeri** Lgh.

Langerhans (1880, p. 117, pl. V, fig. 31) mentionne seulement que le deuxième segment de cette espèce (1<sup>er</sup> sétigère) porte un faisceau de soies limbées et une paire d'otocystes avec otolith arrondi. Sa figure ne donne aucun détail.

### § XIX. — **Oria limbata** Ehlers.

Ehlers (1897, p. 138, pl. IX, fig. 212) décrit sur le premier sétigère de cette espèce, sous la face dorsale et en avant de l'extrémité du faisceau sétigère, un gros otocyste avec un otolith simple.

§ XX. — *Oriopsis Metchnikowii* Caull. et Mes.

Cette petite espèce (0,9 mill.), dont Caullery et Mesnil (1896, p. 2) n'ont dragué qu'un seul exemplaire à Saint-Vaast-la-Hougue, est extrêmement voisine de l'*Oria Armandi* dont elle ne diffère guère que par le nombre de ses segments thoraciques qui est de 5 au lieu de 8. Elle porte « au premier sétigère des otocystes semblables à ceux de l'*Oria Armandi* ».

Peut-être n'est-ce qu'une forme jeune de cette dernière espèce ?

## § XXI. — Résumé.

En résumé, chez les Sabelliens, on a observé, sans tenir compte des espèces douteuses de Quatrefages et des espèces tombées en synonymie, vingt-deux espèces authentiquement pourvues d'otocystes.

Ces espèces sont d'ailleurs assez inégalement réparties dans les différents genres; ainsi on rencontre un *Branchiomma*, deux *Potamilla* et une *Amphiglena*, genres d'ailleurs assez voisins les uns des autres. Par contre, le genre *Sabella*, quoique très voisin, ne renferme aucune espèce à otocystes; il en est de même des *Spirographis* et des *Bispira*. Le *Dasychone Bombyx*, ainsi que je m'en suis assuré, en est également privé.

Trois espèces de *Jasmineira* en sont pourvues; il est probable que la présence de ces organes est générale chez les *Myxicola*, car nous en connaissons cinq espèces qui en portent. Les genres très voisins *Chone* et *Euchone* en renferment quatre. *Dialychone* et *Oriopsis* sont très voisins du genre *Oria* dont trois espèces à otocystes sont connues. Par contre, les *Fabricia*, cependant si voisines des *Oria*, ne portent pas d'otocystes.

Les Serpuliens *sens. stric.*, si proches des Sabelliens que beaucoup d'auteurs regardent ces derniers comme une simple tribu des Serpuliens, ne paraissent pas avoir d'otocystes. Lang indique cependant qu'on a signalé des otocystes chez la larve de l'*Eupomatus*, mais je n'ai pu retrouver l'origine de cette citation.

Si les otocystes sont fréquents chez les Sabelliens, ils sont

répartis entre un nombre de genres assez restreint et beaucoup plus nombreux sont ceux qui en sont privés.

Au point de vue de la situation topographique des otocystes, on remarquera que chez les Sabelliens ces organes appartiennent toujours au premier sétigère (2<sup>e</sup> segment). Ils sont généralement situés au-dessus du premier mamelon pédieux et toujours innervés par les centres nerveux du premier sétigère.

On ne rencontre jamais d'otocystes sur d'autres segments.

En règle générale, il n'existe qu'une paire d'otocystes. Quelques Myxicoles : *Myxicola infundibulum*, *M. Dinardensis*, *M. aesthetica*, font seules exception à cet égard et possèdent parfois plusieurs paires d'otocystes dans le premier sétigère, mais le nombre de ces organes n'est pas constant.

Nous retrouvons chez les Sabelliens deux types d'otocystes.

1<sup>o</sup> Otoctytes ciliés, communiquant avec l'extérieur par un canal cilié et renfermant des otolithes d'origine externe (graviers siliceux), ex. : *Branchiomma vesiculosum*, *Potamilla Torelli*, *P. reniformis*, *Amphiglena mediterranea*. Chez cette dernière le canal cilié semble s'oblitérer de bonne heure, formant ainsi la transition avec la catégorie suivante.

2<sup>o</sup> Otoctytes ciliés, *clos*, renfermant un otolithe unique, sphérique sécrété, ex. : *Jasmineira*, *Myxicola*, *Chone*, *Euchone*, *Dialychone*, *Oria*, *Oriopsis*.

Nous ne retrouvons pas chez les Sabelliens le type rencontré chez les *Arenicola ecaudata* et *A. Grubii* à otocystes clos, *sans cils vibratiles*, à nombreux otolithes sphériques sécrétés.

Il n'existe pas non plus d'espèces à otocryptes.

## CHAPITRE IX

### RÉSUMÉ ANATOMIQUE

#### A. — *Situation des Otoctytes.*

Chez les Polychètes les otocystes sont des organes pairs et métamériques, presque toujours situés dans un des premiers segments.

Chez les Ariciens les otocystes se rencontrent sur cinq à six segments successifs, la première paire se trouvant déjà à une

certaine distance du *prostomium*, au huitième sérigère, par exemple, pour l'*Aricia acustica*. Les otocryptes du *Scoloplos armiger* commencent plus antérieurement et s'étendent sur un nombre de segments encore plus grand.

Chez les Polychètes plus différenciées les otocystes ne se rencontrent jamais que sur un seul segment qui est le premier segment (buccal ou péristome) pour les Arénicoliens; le deuxième segment (premier branchifère) pour les Térébelliens et invariablement le deuxième segment (1<sup>er</sup> sérigère) pour les Sabelliens.

L'otocyste est situé chez les Sabelliens au-dessus, et parfois un peu en avant, du premier mamelon sérigère.

Il est situé, chez les Térébelliens, au voisinage du premier pavillon néphridien, à la base de la première branchie.

Chez les Arénicoliens sa position est un peu plus antérieure, plus dorsale et plus rapprochée des ganglions cérébroïdes.

Sa situation, chez les Ariciens, est au voisinage du mamelon sérigère dorsal, à la base du cirre.

L'otocyste n'est jamais innervé par les ganglions cérébroïdes.

Le nerf de l'otocyste naît toujours de la portion de la chaîne nerveuse correspondant au segment auquel il appartient. Chez les Arénicoliens le nerf de l'otocyste se trouve ainsi reporté en avant et suit les connectifs latéraux du collier œsophagien, dont il se détache, d'ailleurs, bien avant l'encéphale.

L'otocyste peut être plus ou moins enfoncé sous les téguments. Chez beaucoup de Sabelliens (*Branchiomma*, *Jasmineira*, *Amphiglena*) il est très superficiel, en contact direct avec l'épithélium tegumentaire qu'il entaille même souvent. Sa face interne est en contact avec la couche des muscles circulaires, parfois avec les muscles longitudinaux et la néphridie. Chez d'autres Sabelliens (*Potamilla Torelli*, *Myxicola*) il est noyé dans l'épaisseur du tissu conjonctif séparant l'épiderme des muscles circulaires.

Cet organe est moins superficiel chez les Arénicoliens. il est logé dans l'épaisseur des muscles longitudinaux et même, chez l'*Arenicola marina*, il s'enfonce au-dessous de cette couche musculaire épaisse et vient faire saillie dans la cavité générale.

Chez les Térébelliens la situation de l'otocyste est assez pro-

fonde, grâce à l'extrême développement du tissu glandulaire épithéial au-dessous duquel il est fixé.

### B. — *Structure des Otoctytes.*

Les otocystes des Annélides Polychètes peuvent se ranger dans les quatre types suivants :

1° Otoctytes, ou simples enfoncements des téguments communiquant largement avec l'extérieur et dépourvues d'otolithes.

2° Otoctytes communiquant avec l'extérieur par un canal cilié, otolithes d'origine externe (petits graviers).

3° Otoctytes *clos, non ciliés*, renfermant de nombreux otolithes sécrétés.

4° Otoctytes clos, ciliés, renfermant un seul gros otolithus, sphérique, sécrété.

Les otoctytes sont des formations très primitives, assez rares, dont nous n'avons rencontré d'exemple que chez le *Scoloplos armiger*. Les otoctytes décrites par Ehlers chez l'*Arenicola Claparedii* n'auraient pas d'existence réelle, d'après Ashworth.

Le deuxième type d'otocystes communiquant avec l'extérieur par un canal cilié et renfermant des otolithes d'origine externe (grains de sable siliceux) est au contraire très répandu. Nous rencontrons ce type dans plusieurs familles : chez les Ariciens (*Aricia acustica*), les Arénicoliens (*Arenicola marina*, *A. assimilis*), les Térébelliens (*Lanice conchilega*, *Loimia medusa*) et les Sabelliens (*Branchiomma vesiculosum*, *Potamilla Torelli*, *P. reniformis*, *Amphiglena mediterranea*).

Lorsque le canal de l'otocyste vient à s'oblitérer plus ou moins comme chez les vieilles *Arenicola marina*, l'*A. assimilis*, *Lanice conchilega*, *Amphiglena mediterranea*, on a comme une transition avec les types suivants, les otolithes d'origine externe, se revêtant, peu à peu, d'une couche sécrétée d'autant plus épaisse que l'occlusion du canal est plus complète ou plus ancienne.

Le troisième type, à otocystes clos, *non ciliés*, à nombreux otolithes sécrétés, est beaucoup plus rare ; on ne le rencontre que chez deux espèces d'Arénicoliens : *Arenicola Grubii* et *A. ecaudata*.

Le quatrième type à otocystes clos, *ciliés*, à otolithus sécrété,

unique et sphérique, n'existe que chez un seul Arénicoliens : l'*Arenicola cristata*. Par contre, c'est le type de beaucoup le plus répandu chez les Sabelliens tels que *Jasmineira*, *Myricola*, *Chone*, *Euchone*, *Dialychone*, *Oria* et *Oriopsis*.

Typiquement la vésicule de l'otocyste est formée d'une seule couche de cellules radiales. Elle est limitée extérieurement par une basale, intérieurement par une cuticule portant des cils vibratiles, sauf chez les *Arenicola marina*, *A. Grubii*, *A. ecaudata* où elle est dépourvue de cils vibratiles.

Chez les espèces de petite taille et *chez les jeunes des espèces plus grandes*, la vésicule de l'otocyste est proportionnellement plus volumineuse que chez les adultes de ces dernières, mais ses parois sont moins épaisses et constituées par des cellules en général moins nombreuses, plus courtes, plus larges, et moins différenciées. Ces cellules sont parfois aussi larges que hautes, avec un gros noyau central.

Chez les Polychètes de grande taille, à mesure que l'animal vieillit ces cellules s'allongent, se serrent, leur noyau devient ovale et l'ensemble prend un aspect étiré. On peut alors distinguer des cellules sensorielles fusiformes, que les colorations vitales au bleu de méthylène mettent bien en évidence (pl. I, fig. 4, pl. III, fig. 34), et des cellules ciliées. Les cellules sensorielles sont pourvues d'une longue fibrille allant se perdre dans le plexus nerveux entourant l'otocyste et dans le nerf.

Chez la *Lanice conchilega*, cependant, à mesure que l'animal s'accroît on voit l'otocyste dégénérer et s'atrophier plus ou moins complètement.

### C. — *Structure des Otolithes.*

Chez les formes à otocystes communiquant avec l'extérieur nous avons vu que les otolithes sont toujours des corps étrangers : petits grains de quartz, sable siliceux, spicules d'éponges, frustules de Diatomées. Ces corps étrangers sont toujours de nature siliceuse, jamais calcaires. Si le canal de l'otocyste vient à s'oblitérer plus ou moins, ils se recouvrent d'une couche sécrétée plus ou moins épaisse, de nature chitineuse (?), autant qu'on en peut juger d'après l'effet des réactifs colorants et des acides.

Les formes à otocystes clos ont toujours des otolithes arrondis, sécrétés. Ces otolithes, de nature organique, paraissent se rapprocher de la chitine. Ceux des *Arenicola ecaudata* et *A. Grubii* sont rapidement gonflés et éclaircis par l'acide chlorhydrique ; l'acide azotique les gonfle légèrement, leur fait subir quelques modifications, y détermine l'apparition de petites vacuoles (très fines bulles gazeuses ?). L'acide acétique est à peu près sans action.

Les otolithes de la *Myxicola infundibulum* semblent présenter une structure un peu plus complexe. A l'état frais ils sont légèrement radiés. L'acide chlorhydrique les éclairent rapidement et les fait disparaître. L'acide azotique exagère d'abord leur aspect radié, puis semble dissocier cette masse interne en aiguilles qui bientôt disparaissent, tandis que la zone périphérique se divise en couches concentriques dont la plus externe forme comme une couronne de cellules vésiculeuses (Pl. I, fig. 2).

#### D.— *Mouvements des Otolithes.*

Chez les espèces à otocystes ciliés, qu'ils soient d'ailleurs clos ou en communication avec l'extérieur au moyen d'un canal cilié, l'otolithe, ou les otolithes, suivant le cas, sont maintenus dans un état de trémulation constante par l'action des cils vibratiles.

L'*Arenicola marina* présente un cas particulier. La vésicule de l'otocyste est dépourvue de cils vibratiles, mais le col du canal est cilié. C'est aux battements de ces cils que sont dus les mouvements des otolithes et non à des courants de diffusion. On observe facilement ces mouvements, par transparence, aux stades post-larvaires, sur de jeunes Arénicoles nageant dans l'eau de mer sans subir aucune compression.

La trépidation des otolithes des *Arenicola ecaudata* et *A. Grubii*, dont l'otocyste est clos et dépourvu de cils vibratiles, est due au mouvement brownien et les otolithes ont des mouvements d'autant plus vifs qu'ils sont plus petits, les gros n'étant qu'ébranlés par le choc des petits.

## CHAPITRE X

## RÉPARTITION DES OTOCYSTES CHEZ LES POLYCHÈTES

Les Annélides Polychètes réellement porteuses d'otocystes sont les suivantes :

## Ariciens.

- Scoloplos armiger* Oerst. (*Aricia Mulleri* Rathke). Otocryptes.  
*Aricia capsulifera* Bobr.  
 — *Oerstedi* Clap.  
 — *acustica* Lgh.

## Arénicoliens.

- Arenicola marina* L.  
 — *assimilis* Ehl.  
 — *Grubii* Clap.  
 — *ecaudata* Johnst.  
 — *cristata* Stimp.

## Térébelliens.

- Lanice conchilega* Pallas.  
*Loimia medusa* Sav.  
 — *turgida* Andrews (= *L. medusa* Sav. ?)

## Sabelliens.

- Branchiomma vesiculosum* Mont.  
*Potamilla reniformis* O. F. Müll.  
 — *Torelli* Mgr.  
*Amphiglena mediterranca* Leydig.  
*Jasmineira caudata* Lgh.  
 — *oculata* Lgh.  
 — *elegans* St-Joseph.  
*Myxicola infundibulum* Mont.  
 — *Steenstrupi* Kröyer.  
 — *Dinardensis* St-Joseph.  
 — (*Leptochone*) *asthetica* Clap.  
 — (*Leptochone*) *violacea* Lgh.  
 — (*Leptochone*) *parasites* Qfg.

- Chone Dunieri* Mgr.  
 — *arenicola* Lgh.  
 — *collaris* Lgh.  
*Euchone rosea* Lgh.  
*Dialychone acustica* Clap.  
*Oria Armandi* Clap.  
 — *Eimeri* Lgh.  
 — *limbata* Ehl.  
*Oriopsis Metchnikowii* Caul. et Mes.

Ces trente-quatre espèces pourvues d'otocystes se répartissent entre quatre familles seulement : les Ariciens, les Arénicoliens, les Térébelliens et les Sabelliens, appartenant toutes au groupe des Sédentaires.

Nous avons vu, en effet, que les quelques cas d'organes auditifs, signalés chez des Errantes, s'appliquent à d'autres organes, pris à tort pour des otocystes. Jusqu'ici ces organes ne sont connus avec certitude chez aucune Polychète Errante.

Dans ces quatre familles de Sédentaires les espèces à otocystes sont assez irrégulièrement réparties.

Chez les Ariciens les organes auditifs sont exceptionnels, puisque nous n'y rencontrons qu'un seul cas d'otocrypte et trois cas d'espèces à otocystes, tous chez des *Aricia* de petite taille, toutes très voisines les unes des autres et qui rentreraient plutôt dans le genre *Scoloplos* (S. G. *Nainereis*).

Dans la petite famille des Arénicoliens, les otocryptes semblent au contraire être la règle puisque, sauf l'*Arenicola Claparedii* et le *Branchiomaldane Vincenti*, toutes les espèces en sont pourvues.

Sur les quatre types d'otocystes que nous avons établis on en rencontre trois dans cette famille, seules les otocryptes font défaut.

Chez les Térébelliens les otocystes constituent une rare exception.

Trois espèces, peut-être même deux seulement, en possèdent. Il y a lieu de noter que ces espèces appartiennent à deux genres, *Lanice* et *Loimia*, remarquables par un certain nombre de caractères qui leur sont communs et qui ne se retrouvent pas chez les autres Térébelliens. Tels sont la disposition de *deux rangées d'uncini opposés dos à dos* aux pinnules uncinigères thoraciques, la présence de trois paires de néphridies antérieures, *dont les deux dernières appartiennent à un même segment*, l'existence d'un gros canal néphridien, commun à plusieurs néphridies.

Les otocystes de ces deux espèces sont du deuxième type : otocyste communiquant avec l'extérieur par un canal cilié et renfermant des otolithes d'origine externe.

Comme nous l'avons déjà fait remarquer plus haut, le plus

grand nombre d'espèces à otocystes (22) se rencontre chez les Sabelliens, mais, vu la quantité de genres et d'espèces que renferme cette famille on ne peut dire que ces organes y soient la règle. Le nombre des genres qui en sont complètement dépourvus est de beaucoup le plus considérable. Par contre, dans les genres qui en possèdent il est probable que toutes les espèces en portent.

Toutes les *Potamilla* et toutes les *Myxicola* que nous avons examinées en avaient.

Nous ne trouvons dans cette famille que deux types : le deuxième, à otocyste communiquant avec l'extérieur par un canal cilié et à otolithes d'origine étrangère et le quatrième type à otocyste clos, cilié, renfermant un seul otolithé sécrété, sphérique. Enfin, chez les Myxicoles, il existe parfois plusieurs paires d'otocystes sur le même segment (1<sup>er</sup> sétigère).

## CHAPITRE XI

### COMPARAISON DES OTOCYSTES DES POLYCHÈTES AVEC CEUX DES AUTRES INVERTÉBRÉS

Les otocystes existent chez un assez grand nombre d'Invertébrés.

On rencontre ces organes, entre autres, chez les Cœlenterés, quelques Nématodes libres, plusieurs Turbellariés, quelques rares Némertiens, un certain nombre de Crustacés, surtout des Décapodes, quelques rares Tuniciers et enfin chez les Mollusques où ils sont la règle, particulièrement en ce qui concerne les Pélécypodes, les Hétéropodes, les Gastéropodes et les Céphalopodes.

On voit, par cette énumération, que les Invertébrés pourvus de ces organes appartiennent aux groupes les plus éloignés et les plus disparates. En outre, sauf chez les Mollusques où leur présence présente un caractère de généralité, ces organes ne se rencontrent que dans quelques familles, quelques genres ou même quelques espèces isolées.

Parmi les Cœlenterés, les otocystes sont assez répandus chez les Méduses Craspédotes et Acraspédées et chez les Cténophores.

mais ils affectent une grande variété de forme et de dispositions que l'on peut cependant ranger dans deux types principaux : les vésicules auditives ou marginales, telles que celles des Leptoméduses, par exemple, et les statocystes des Trachyméduses et des Narcoméduses.

Les vésicules auditives sont, soit de simples fossettes, plus ou moins largement ouvertes, soit des vésicules closes, formées dans tous les cas par un *enfoncement de l'ectoderme* (épithélium sous-ombrelinaire). Les cellules ectodermiques qui les tapissent sont modifiées, les unes en cellules sensitives, les autres en cellules à otolithes. Ces otolithes ne sont pas libres dans la cavité de la vésicule.

Les statocystes proprement dits, ou tentacules acoustiques, statorhabdes de Delage (1901), sont des tentacules courts renfermant à leur intérieur, un ou plusieurs otolithes formés de concrétions ou de *cristaux* de phosphate de chaux. Ce tentacule peut être entouré par un bourrelet, plus ou moins saillant, de l'ectoderme environnant qui se développe parfois suffisamment pour englober complètement le tentacule. Celui-ci finit, en ce cas, par se trouver au centre d'une vésicule close. C'est le cas chez les Trachyméduses. Les cellules ectodermiques entourant le tentacule à otolithes sont garnies de soies sensitives.

D'après Lang (1891, p. 111) ces vésicules « ont une origine tout autre que celle des vésicules marginales des Leptoméduses et une valeur morphologique très différente ».

Chez les Méduses, le tentacule contenant les otolithes fonctionne donc comme le battant d'une cloche dont la vésicule représenterait les parois.

Cette disposition est bien différente de celle de l'otocyste des Polychètes *dont les otolithes sont toujours libres* à l'intérieur de la vésicule, l'ensemble rappelant plutôt un grelot otolithique, suivant l'expression de P. Bonnier (1891, p. 25).

En outre, il faut remarquer que chez les Polychètes, le ou les otolithes sont maintenus dans un état de trépidation continu, soit par le mouvement des cils vibratiles, soit par le mouvement brownien.

Bonnier (1891, p. 25) s'exprime ainsi : « Je n'ai pu

m'expliquer par quelle singulière interversion des rôles, des expérimentateurs ont voulu que ce fût l'otolithe qui obéît à l'impulsion des cils ou poils auditifs; sans doute les connexions sont parfois intimes entre la masse inerte et les crins rigides des cellules ectodermiques, mais si ses crins aident à la suspension de la masse dans l'endolymphé, ils n'en sont que plus propres à percevoir ses ébranlements loin de lui en communiquer. »

Il y a ici une confusion; dans les otocystes garnis simplement de soies ou de poils tactiles à otolithes immobiles, la manière de voir de Bonnier est parfaitement exacte, mais on ne saurait l'admettre pour les espèces à otocystes garnis de cils vibratiles. L'examen le plus superficiel d'un otocyste immobile et isolé permet de se rendre compte que les otolithes y sont bien mis en mouvement par les cils vibratiles. C'est le cas des Polychètes et des Mollusques.

Les statocystes des Cténophores, tels que l'organe aboral du *Cestus veneris*, avec leur masse mûriforme d'otolithes soutenue par quatre bandelettes formant ressorts, présentent une structure compliquée, s'éloignent encore davantage des otocystes des Polychètes et n'ont rien de commun avec eux.

Il n'y a probablement aucune homologie à établir entre les otocystes des Cœlentérés et ceux des Annélides. En outre, comme nous venons de le voir, le mode de fonctionnement en paraît aussi très différent.

Les otocystes ne se rencontrent, parmi les Nématodes, que chez quelques espèces du genre *Symplocostoma*, formes *libres* et *marines*. Ils sont constitués par deux vésicules situées en arrière de la bouche.

Ces organes sont un peu plus répandus chez les Turbellariés, on les y rencontre chez quelques Polyclades (*Leptoplana otophora*) et chez un assez grand nombre de *Rabdocœles*. Chez les *Convoluta* l'otocyste *unique* est situé dans la face ventrale du cerveau, les parois de la vésicule sont anhistes, l'otolithé, sécrété, est lenticulaire, creux et *immobile*. Il convient de remarquer que les *Convoluta* sont très sensibles aux trépidations et aux ébranlements de l'eau, elles présentent des mouvements d'ascension et de descente en rapport avec le rythme des marées.

Les otocystes de la *Leptoplana otophora*, au nombre de deux, sont innervés par le cerveau. Ils contiennent chacun deux otolithes.

La *Leptoplana tremellaris* ne possède pas d'otocystes.

Les otocystes sont extrêmement rares chez les Némertiens, on n'en connaît que chez quatre espèces : la première est l'*Otoloxorrhachma Graeffei* Dies., petite espèce très mal connue, à otocystes multiples renfermant des otolithes réfringents ; les trois autres sont : *Typhlonemertes pallida* Kef., *Ty. Claparedei* du Plessis, *Ty. aurantiaca* du Plessis.

Chez ces Némertiens, les otocystes, au nombre d'une ou deux paires, sont placés symétriquement de chaque côté de la trompe et « presque sessiles sur les ganglions postérieurs du cerveau (1) ».

*Ty. Claparedei*, 2 otocystes à plusieurs otolithes mobiles, cils vibratiles.

*Ty. aurantiaca*, 2 otocystes, à un seul otolithe immobile, pas de cils vibratiles.

*Ty. pallida*, 4 otocystes à plusieurs otolithes immobiles.

Chez les Némertiens, les otocystes, situés immédiatement sur le cerveau, appartiennent au *prostomium*. Ils diffèrent à cet égard de ceux des Polychètes qui ne sont jamais innervés par les cérébroïdes et qui appartiennent toujours au *metastomium*.

Parmi les Tuniciers on ne rencontre d'otocystes que chez le *Doliolum* et les Appendiculaires.

L'otocyste unique du *Doliolum*, quoique situé assez loin du ganglion, est innervé cependant par la première paire de nerfs cérébraux. Cet otocyste est constitué par une vésicule sphérique, formée par un enfoncement de l'épiderme et munie d'un petit orifice. Il renferme un otolithe sphérique.

L'otocyste des Appendiculaires est unique également et en relation directe avec le ganglion cérébroïde. Il a la forme d'une vésicule sphérique dont les cellules aplatis portent des soies raides. L'otolithe unique et sphérique est calcaire.

Nous avons là une structure et des rapports anatomiques semblables à ce que l'on rencontre chez les Mollusques.

Le groupe des Mollusques est en effet le mieux doué sous

(1) Du Plessis *fidè* Joubin, *Les Némertiens*, Paris, in-8°, 1894, p. 198.

ce rapport. Chez les Lamellibranches, Hétéropodes, Gastéropodes et Céphalopodes, les otocystes sont la règle. On les voit disparaître chez les Lamellibranches fixés dont l'organisation présente tant de traits de régression.

Chez les Mollusques, ainsi que l'a démontré Lacaze-Duthiers (1872), les otocystes, malgré leurs étroits rapports de voisinage avec les ganglions pédieus, sont toujours innervés par les cérébroïdes. Sous ce rapport ils diffèrent donc de ceux des Annélides Polychètes.

Mais si, faisant abstraction de leurs connexions, nous n'envisageons que leur structure anatomique, nous trouvons au contraire entre les deux groupes la ressemblance la plus étroite.

Les parois de l'otocyste sont formées de cellules de soutien *vibratiles*, et de cellules sensorielles. Les otolithes sont mis en mouvement par les cils vibratiles. Le mode de fonctionnement doit donc être analogue.

De même que chez les Polychètes, on rencontre chez les Mollusques des otocystes restant en communication avec l'extérieur par un canal et renfermant de nombreux otolithes, formés de corps étrangers, grains de sable, etc.

Tel est, par exemple, le cas de la *Nucula*, parmi les Lamellibranches. Un long canal fait communiquer la vésicule de l'otocyste avec la surface du pied et ce canal reste ouvert même chez l'adulte.

Chez d'autres Lemellibranches, dont l'otocyste est clos, les otolithes, formés de carbonate de chaux, sont sécrétés.

Ces différents types se retrouvent également chez les Gastéropodes.

Il existe des espèces à otocystes à nombreux otolithes, plusieurs centaines chez les *Arion* et les *Limax*. D'autres formes ont des otocystes clos renfermant plusieurs otolithes subégaux ou encore de petits otolithes nombreux accompagnant un gros otolith unique (*Saxicava*), disposition qui rappelle les *Arenicola ecaudata* et *A. Grubii*. Enfin d'autres espèces, telles que le *Cyclostoma elegans*, ont un otocyste clos renfermant un gros otolith sphérique, unique.

Chez les Céphalopodes l'otocyste est clos chez l'adulte, mais

le canal de Kölliker, fermé à son extrémité distale, est le témoin de l'orifice d'invagination. Ces otocystes, à structure assez complexe, présentent des anfractuosités et des crêtes sensitives.

La vésicule de l'otocyste des Mollusques est le résultat d'une invagination de l'épithélium de la surface du corps.

L'otocyste des Hétéropodes (*Pterotrachea*) présente une structure hautement différenciée.

Parmi les Crustacés on rencontre des otocystes chez un Copépode (*Calanella*) et chez quelques Amphipodes (*Tanaïs* et *Oxycephalus*). Les *Oxycephalus* portent au-dessus du cerveau deux otocystes renfermant des otolithes et innervés par les ganglions cérébroïdes. Les otocystes de *Tanaïs* sont situés sur l'exopodite de l'antennule.

Les otocystes ne sont la règle que chez les Schizopodes (*Mysis*) et surtout chez les Décapodes.

Bien qu'innervés le plus souvent par les cérébroïdes, les otocystes des Crustacés sont des organes métamériques, à rapprocher à ce titre de ceux des Polychètes.

En dehors des deux exemples ci-dessus : *Calanella* et *Oxycephalus*, ils sont toujours situés sur des appendices : chez les Décapodes et chez le *Tanaïs* sur le coxopodite de l'antennule, chez les *Mysis* sur l'endopodite de la dernière paire de pattes abdominales formant nageoire caudale avec le telson. Dans ce dernier cas ils sont alors innervés par le ganglion abdominal.

Les otolithes sont naturellement immobiles, vu l'absence de cils vibratiles, et sous ce rapport le fonctionnement de l'organe n'est pas comparable à celui des Polychètes.

Anatomiquement nous retrouvons cependant les principaux types que nous avons établis chez les Annélides :

1<sup>o</sup> Simples otocryptes largement ouvertes ;  
2<sup>o</sup> Otocystes communiquant avec l'extérieur et renfermant des otolithes formés de corps étrangers, grains de sable, etc. : *Astacus*, *Palæmon* ;

3<sup>o</sup> Otocystes clos (*Hippolyte*), parfois sans otolithes (*Pinnothères*) ;

4<sup>o</sup> Otocystes clos à otolith sphérique, unique, sécrété : *Mysis*.

Nusbaum (1887, p. 182) a montré que chez la *Mysis Cha-*

*meleo* l'otocyste se forme par une invagination ectodermique qui se ferme ensuite en vésicule acoustique.

Dans ce groupe encore l'origine de l'otocyste est due à une invagination des téguments et non à la transformation d'un appendice.

## CHAPITRE XII

### ORIGINE DES OTOCYSTES

On a beaucoup discuté sur l'origine des otocystes des Polychètes et les principales hypothèses émises à ce sujet ont déjà été longuement examinées par Ehlers (1892).

Nous pensons néanmoins qu'il y a lieu de revenir encore sur cette question.

On a voulu homologuer les otocystes aux organes nucaux ; c'était, entre autres, l'opinion de Spengel (1882). Ehlers a déjà fait justice de cette théorie en faisant remarquer que les otocystes des Annélides appartiennent au *metastomium* et jamais au *prostomium*, tandis que les organes nucaux sont une dépendance du cerveau, ils forment le cerveau postérieur de Racovitza (1896). En outre, les otocystes coexistent le plus souvent avec des organes nucaux bien développés, c'est le cas des Arénicoliens et j'ajouterais aussi des Ariciens et des Térébelliens.

Il est incontestable que les otocystes des Polychètes sont des organes métamériques.

Ils se montrent, chez les Arénicoliens et les Térébelliens, sur des segments dépourvus de parapodes et de soies. On peut donc se demander s'ils ne remplacent pas tout ou partie du parapode.

Il y a lieu cependant de faire remarquer que chez les Arénicoliens, si on compte comme un seul segment le long segment buccal des auteurs, il porte de fines soies dorsales aux stades post-larvaires. Si on le considère comme formé de deux segments : buccal et post-buccal, les otocystes appartiennent au segment buccal achète.

L'otocyste des Ariciens et des Sabelliens coexiste, au con-

traire, avec des parapodes sétigères. Chez les Myxicoles on rencontre même, parfois, plusieurs otocystes dans le même segment, au voisinage du mamelon sétigère.

L'otocyste, dans ces conditions, ne peut être l'homologue d'un sac sétigère dont les soies, productions chitineuses, se seraient métamorphosées en otolithes puisqu'il coexiste avec lui.

L'assimilation des otolithes avec les soies rudimentaires des Euniciens paraît donc bien risquée.

Les Sédentaires ont deux rames parapodiales bien différentes : la rame dorsale à soies généralement capillaires, la rame ventrale à plaques onciales ou soies à crochet. Chez les Sabelliens, la rame dorsale existant seule au premier sétigère, il faudrait admettre que l'otocyste est l'analogue de la rame ventrale ce qui paraît difficile, l'otocyste, quand il existe, étant situé dans cette famille, juste *au-dessus* du mamelon sétigère dorsal. En outre chez les espèces dépourvues d'otocystes, cette rame ventrale manque également sur ce même segment.

On a regardé les otocystes comme des cirres modifiés. Béraneck (1892) pensait même en avoir donné une démonstration frappante. Il est incontestable, en effet, que les organes décrits par cet auteur chez les Alciopiens comme des otocystes sont des cirres dorsaux modifiés. On peut suivre toutes les phases de la transformation, ainsi que nous l'avons exposé plus haut. Seulement les organes en question ne sont pas des otocystes mais simplement des réceptacles séminaux dont Béraneck a pris les spermatozoïdes pour des otolithes.

L'argument tiré des Alciopiens tombe donc complètement.

Chez les Arénicoliens, les Térébelliens et les Sabelliens, il n'existe jamais de cirres parapodiaux, pas plus chez les espèces sans otocystes que chez celles qui en portent. Ces appendices parapodiaux font d'ailleurs défaut aux familles voisines et il serait véritablement bien étrange qu'un seul des cirres d'espèces ancestrales, fort éloignées, ait persisté, en se modifiant en otocyste, alors que tous les autres auraient radicalement disparu, même chez les espèces, si nombreuses, sans otocystes.

Ehlers explique le cas de la *Myxicola æsthetica*, dont un seul segment porte plusieurs paires d'otocystes, par ce fait que chez les Amphiphanomes le parapode porte plusieurs cirres dorsaux. Mais quelle parenté peut-on établir entre une Amphiphanome et une Myxicole? elle serait en tout cas bien lointaine!

En outre, il faut remarquer que typiquement les cirres des Polychètes sont des organes *pleins*, renfermant un prolongement nerveux axial. Il n'y a là rien qui rappelle une vésicule. Chez les Arénicoliens les otocystes sont si profondément enfouis qu'ils sont situés au milieu, ou même au-dessous de la couche des muscles longitudinaux (*Arenicola marina*) ; ce serait là une place étrange pour un organe dérivant d'une prolifération *externe* de l'épiderme.

La comparaison avec les otocystes des Méduses n'est pas plus probante. Nous avons vu que les *statorhabdes*, ou tentacules modifiés en massue à otolithes, ne sont pas même homologues aux otocystes proprement dits des autres Méduses qui sont formés par une *invagination* de l'ectoderme sous-ombrelinaire.

D'ailleurs les Polychètes sont trop éloignées des Cœlenterés pour que l'on puisse risquer une assimilation quelconque.

Enfin les Ariciens nous fournissent des renseignements à cet égard. Nous voyons chez eux les otocystes coïncider, sur plusieurs segments successifs du soma, avec les parapodes.

En ce qui concerne l'*Aricia Ærstedii* Clp., il peut subsister quelques doutes, car Claparède (1864) ne figure qu'un petit nombre de segments branchifères appartenant à une région où il n'y a pas d'otocystes. On peut donc se demander si les cirres rudimentaires qu'il signale à la rame dorsale, à partir du troisième segment, persistent encore aux segments porteurs d'otocystes. Claparède n'a pas vu ces otocystes et Marion et Bobretsky, qui les ont découverts du cinquième au dixième sétilgère, sont muets sur la structure des parapodes et de leurs cirres.

Langerhans (1879, p. 88-89) nous apprend bien que son *Aricia acustica* possède, à partir du troisième segment, des parapodes à deux rames portant chacune un cirre simple, mais il omet de dire si le cirre dorsal fait défaut aux segments por-

teurs d'otocystes. Sa figure (1, g.) n'est pas très claire, cependant il me semble bien y retrouver les deux cirres en question.

Par analogie, je suis porté à croire que chez cette espèce, et chez la précédente, le cirre dorsal coexiste bien avec l'otocyste car chez le *Scoloplos armiger* les otocryptes sont creusées à la base du cirre dorsal qui n'est ni modifié, ni atrophié (fig. V et VI).

L'otocyste ne serait-il pas homologue aux organes ciliés latéraux que l'on rencontre chez un certain nombre de Polychètes?

Je ne le pense pas.

Eisig (1887) considère l'organe cilié des Capitellidés comme un cirre modifié. C'est possible pour ce cas particulier, mais, en général, je pense que les organes latéraux des Polychètes représentent simplement un reste des ceintures ciliées de la Trochophore, ceintures qui persistent parfois chez l'adulte, chez l'*Ophyotrocha puerilis*, *Protodrilus*, *Nerilla antennata*, quelques Phyllocoeliens par exemple, tandis qu'elles disparaissent complètement chez le plus grand nombre des Polychètes. Parfois, cependant, il en persiste seulement une partie formant un *arc cilié*. C'est probablement cet arc cilié qui se différencie en organe plus compliqué chez quelques espèces. C'est le cas des Ariciens par exemple. Mais chez les Ariciens nous voyons précisément cet organe coexister avec les otocystes, ces derniers n'en représentent donc pas une modification.

La petite fossette ciliée, dont parle Langerhans, située en avant des otocystes de l'*Aricia acustica* est-elle l'embouchure du canal cilié de l'otocyste ou bien l'organe cilié? La question est difficile à trancher, la description et la figure de cet auteur étant trop sommaires.

Chez le *Scoloplos armiger* nous avons montré la coexistence de l'organe cilié et de l'otocyste, bien distincts l'un de l'autre.

Nous considérons les otocystes des Annélides Polychètes comme des invaginations de l'épithélium tégumentaire n'ayant aucun rapport ni avec les sacs sétigères, ni avec les cirres dorsaux, ni avec les organes latéraux et n'étant nullement homologues aux organes nucaux.

Le *Scoloplos armiger* nous montre la forme rudimentaire de ces organes. Ses otocryptes ne sont encore que de profondes

dépressions, assez largement ouvertes, dans lesquelles l'épithélium est encore à peine différencié. Si parfois des corps étrangers y peuvent séjourner, ce cas n'est pas la règle. Chez l'*Arenicola marina*, la *Loimia medusa* et le *Branchiomma vesiculosum* nous voyons ces invaginations devenir plus profondes, se garnir de cils vibratiles et de cellules sensorielles, néanmoins la communication avec l'extérieur reste encore plus ou moins largement ouverte par l'intermédiaire d'un canal cilié. Les otolithes, d'origine externe, sont à poste fixe dans l'otocyste. L'*Arenicola marina* âgée, l'*A. assimilis*, la *Lanice conchilega*, l'*Amphiglena mediterranea* nous montrent l'occlusion progressive de ce canal, entraînant la sécrétion de couches plus ou moins épaisses autour des otolithes primitifs formés de grains de sable siliceux. Enfin chez les autres Arénicoliens et Sabelliens les otocystes, alors complètement clos et sans restes de communication avec l'extérieur, renferment un ou plusieurs otolithes sphériques, sécrétés.

Remarquons que chez les Méduses les otocystes des Vésiculaires sont également formés par une *invagination* de l'ectoderme sous-ombrelleaire.

Chez les *Doliolum* l'otocyste est formé par un *enfoncement* de l'épiderme, *muni d'un orifice*.

L'otocyste des Mollusques a également pour origine une invagination de l'épithélium de la surface du corps.

En ce qui concerne les Crustacés, l'otocyste n'est pas un appendice modifié puisqu'on le retrouve dans l'article inférieur des antennules ou dans l'endopodite de la dernière paire de pattes abdominales nullement atrophiées (*Mysis*). Le développement de *Mysis Chameleo* nous a montré que dans ce groupe encore l'origine de l'otocyste est une *invagination* des téguments.

Chez les Polychètes il eût été intéressant de suivre le développement de l'otocyste à partir de l'œuf. Malheureusement la plupart des espèces dont le développement a été étudié complètement sont justement dépourvues d'otocystes. D'autres espèces qui en sont pourvues n'ont été étudiées qu'à partir des stades larvaires auxquels l'otocyste était déjà complètement développé ou aux premiers stades de la segmentation, alors qu'il n'avait pas encore fait son apparition.

Les cas de régénération que nous avons étudiés ne nous ont pas appris grand' chose à ce sujet. Dans l'un l'organe était déjà entièrement régénéré, ainsi que les parapodes, quand l'animal a été examiné. Dans l'autre cas la régénération était moins avancée mais on n'y pouvait suivre la formation d'une invagination des téguments. La vésicule auditive paraissait s'être constituée *in situ* dans l'épaisseur du tissu de régénération et le canal de communication semblait aussi se former sur place. Mais il s'agit là évidemment d'un phénomène d'accélération que l'on rencontre généralement dans les régénéérations d'organes.

## CHAPITRE XIII

### FONCTIONS DES OTOCYSTES

A quoi servent les otocystes des Annélides?

Siebold paraît être le premier à avoir répondu à cette question en considérant comme des organes auditifs les otocystes de l'Arénicole, découverts avant lui par Grube qui en avait méconnu la nature. Siebold les assimilait aux organes auditifs des Mollusques.

De Quatrefages (1850, p. 28) considérait ces organes comme des organes de l'audition en se fondant sur les analogies et les considérations anatomiques.

« J'ai fait, dit-il, bien des expériences pour reconnaître si les Annélides entendaient ; les résultats ont toujours été pour moi fort douteux. On pouvait, en effet, expliquer par la perception des vibrations imprimées au liquide, et appréciées par le toucher, les signes de sensibilité assez obscurs que j'ai obtenus. Toutefois l'anatomie peut nous fournir ici quelque lumière, et nous faire penser que toutes les Annélides ne sont point dépourvues d'un organe spécial de l'ouïe. »

La plupart des auteurs continuèrent à désigner ces organes sous le nom d'organes de l'ouïe, organes auditifs, capsules auditives.

Lacaze-Duthiers (1872) ayant créé le nom d'*otocystes* pour les capsules auditives des Mollusques et celui d'*otolithes* pour les

corps qu'elles renferment, ces noms ont été adoptés depuis d'une façon assez générale, pour désigner les organes analogues des Annélides.

C'est par l'étude de l'organe de l'ouïe dans la série animale que Siebold, d'abord, et Lacaze-Duthiers ensuite, ont été amenés à considérer ces organes des Mollusques et des Annélides comme des organes auditifs. Chez les Vertébrés, le labyrinthe est la partie essentielle de l'oreille et la seule qui persiste dans toute la série. Au plus bas degré de l'échelle, il se réduit à une ampoule plus ou moins compliquée renfermant des concrétions calcaires, nageant au sein d'un liquide et agitées par des cils vibratiles.

D'ailleurs Lacaze-Duthiers (1872, p. 103) ajoute :

« Il est à peine nécessaire de dire que pas une expérience directe n'a prouvé l'opinion qui est admise sur les fonctions des poches auditives.

« On le sait, rien n'est difficile comme d'apprécier dans les animaux inférieurs la nature des impressions nerveuses en général, et surtout celle des impressions spéciales.

« Les Mollusques sont si éminemment sensibles que la moindre ondulation du milieu dans lequel ils vivent est le plus souvent perçue par des terminaisons nerveuses périphériques extrêmement multipliées chez eux ; il devient alors de la plus grande difficulté de reconnaître, de distinguer une impression produite par une onde ou vibration sonore d'une impression causée par une simple ondulation lente et incapable de produire un son. »

Par la considération que, chez les Vertébrés, le labyrinthe est surtout un organe d'*orientation*, Delage (1887) a été conduit à se demander si les prétendues capsules auditives des Invertébrés ne seraient pas plutôt des organes d'*orientation locomotrice*.

Ses expériences sur les Céphalopodes et sur les Crustacés (*Mysis* et *Décapodes*) l'ont conduit, en effet, à considérer les otocystes comme des organes d'*équilibre*.

« La destruction des otocystes produit une désorientation locomotrice chez les animaux qui l'ont subie...

« Les otocystes, outre leur fonction auditive, jouent le rôle

d'organes régulateurs de la locomotion, probablement en provoquant par voie réflexe des actes musculaires correcteurs qui maintiennent le corps sur la trajectoire voulue et dans son orientation normale pendant toute la durée du mouvement...

« Ces sensations ainsi que les actes réflexes précédents, peuvent être provoqués par l'action mécanique exercée pendant les mouvements par le liquide ou par les otolithes sur les terminaisons nerveuses de la paroi. »

Delage admet que les otocystes possèdent les deux fonctions auditive et régulatrice et se demande laquelle est la plus importante :

« Il est possible que chez des êtres peu mobiles, comme les Acéphales, la fonction auditive soit la plus utile; mais chez les Céphalopodes et la plupart des Crustacés, je n'hésite pas à croire que la fonction régulatrice est la plus importante. »

Pour Béraneck (1892) il n'existe pas de différences tranchées entre les vésicules auditives et les vésicules organes d'orientation, ce sont deux modes d'expression d'une même fonction fondamentale, celle de recueillir les vibrations produites dans le milieu ambiant. C'est un cas particulier de la sensation du toucher qui, primitivement, est localisée dans les mêmes éléments histologiques : les cellules à cils sensoriels.

« L'ouïe n'est en dernière analyse qu'un toucher à distance. »

Béraneck est amené à cette conclusion principalement parce qu'il considère les otocystes des Annélides comme dérivés des cirres parapodiaux, ce qui est d'ailleurs inexact.

Il est en outre fort difficile d'imaginer quelles peuvent bien être les sensations auditives des animaux inférieurs. Le son n'est qu'une vibration d'une rapidité déterminée. Au-dessus et au-dessous d'une certaine fréquence, nous ne percevons plus ces vibrations comme *son*, mais nous ignorons absolument si les animaux perçoivent celles qui nous échappent et nous n'avons aucune idée des sensations qu'elles peuvent déterminer chez eux.

Bonnier (1900, p. 54) considère les otocystes comme des organes du sens des attitudes et des mouvements, et voici comment il en décrit le fonctionnement :

« Dans tous ces organes otolithiques, centraux, marginaux, l'inertie de la masse otolithique joue le principal rôle : que l'otolithe soit encore pédiculé, comme dans les organes marginaux en massue, ou qu'il soit libre dans la cavité otocystique, son inertie est l'agent tactile lui-même. En effet, chaque mouvement de l'animal entraîne naturellement les téguments et les parois de la cavité otocystique ; mais ce mouvement n'est que secondairement imposé à la masse otolithique, suspendue ou libre, et il en résulte un retard dans l'entraînement de la masse inerte. Ce retard se traduit par une traction ou une pression, selon le dispositif organique, sur la papille neuro-épithéliale, et ce recul de l'otolithe est en rapport, dans sa direction, sa force et sa rapidité, avec la rapidité, la force et la direction du mouvement de l'animal qui porte l'organe otolithique.

« Nous concevons que la moindre variation d'attitude du segment auquel appartient l'organe enregistreur entraîne une variation d'attitude de l'otolithe inerte et suspendu et cette variation d'attitude est perçue par la papille ciliée. Ces organes dont le dispositif montre assez le mode fonctionnel dans ses variétés sont donc des organes du sens des attitudes et des mouvements, et cela indépendamment d'autres fonctions dont j'écarte à dessein la discussion en ce moment et dont l'exercice est au contraire objectif. »

On conçoit que cette interprétation s'adapte admirablement aux statocystes des Méduses dont l'otocyste pédiculé peut osciller et agir comme un battant de cloche sur les parois de la vésicule. Elle est encore fort plausible lorsqu'il s'agit d'otolithes libres et inertes dans la vésicule, comme chez d'autres Méduses, les *Convoluta*, les Crustacés, etc. Cette interprétation est déjà moins satisfaisante lorsque l'otolithe est continuellement mis en mouvement par des cils vibratiles ; cependant lorsqu'il est unique et de taille relativement forte, on conçoit que son inertie *relative* lui permette de presser, plus ou moins, contre les parois de l'otocyste. Mais lorsque les otolithes sont très nombreux, très petits et en état de trépidation vive et constante, comme c'est le cas le plus fréquent chez les Annélides, l'explication est encore moins satisfaisante. Elle ne l'est

plus du tout pour les *Arenicola eraudata* et *A. Grubii* dont les otocystes, dépourvus de cils vibratiles, renferment un grand nombre de petits otolithes sphériques animés d'une vive trépidation, grâce au mouvement brownien, et bombardant incessamment les parois de la vésicule.

L'expérimentation directe donne peu de résultats. Nous avons déjà vu que de Quatrefages l'avait essayée sans résultats bien concluants et il attribuait, avec raison à mon sens, aux vibrations de l'eau les réactions des Annélides à des sons violents.

Marage (1905) a constaté qu'en transmettant à l'eau par une membrane de caoutchouc mince, les vibrations des voyelles naturelles, on constate que les Serpules et les *Ciona intestinalis* sont très sensibles aux sons graves. Les Serpules rentrent immédiatement leurs flagelles (branchies ?) lorsque l'on chante la voyelle *ou* sur une note voisine de si 5 2, tandis que la même voyelle, émise avec la même énergie, sur la note si 5 3, ou si 5 4, n'a sur elles aucune influence.

Ce n'est pas de l'audition, c'est un phénomène de tact. D'ailleurs les Serpules ne possèdent pas d'otocystes.

Marage (1903) avait déjà montré que les déplacements de l'étrier sous l'influence des vibrations ne provoquent ni vibration, ni translation de liquide endolymphatique en totalité, mais simplement des différences de pression.

Mes expériences personnelles m'ont montré chez les Sabel-liens, tels que le *Branchiomma*, une grande sensibilité aux moindres ébranlements de l'eau. Mais cette sensibilité existe aussi bien chez les *Branchiomma* dont les otocystes ont été extirpés. Il s'agit donc, comme pour les Serpules de Marage, d'un phénomène de tact, perçu sans doute par les antennes et les barbules du panache branchial. Lorsqu'il n'y a pas ébranlement de l'eau les *Branchiomma* sont absolument insensibles au son, qu'ils soient d'ailleurs intacts ou privés de leurs otocystes.

Les Arénicoles ne réagissent ni au son, ni à un *faible* ébranlement de l'eau.

Les otocystes ne semblent donc pas pouvoir être considérés, chez les Annélides, comme des organes auditifs, au sens ordinaire du mot.

Jouent-ils bien le rôle de statocystes, d'organes d'orientation, comme Delage l'a démontré pour les Céphalopodes et les Crustacés?

La réponse est difficile à faire et cela paraît assez douteux.

Seul le *Branchiomma* permet l'expérimentation, les autres espèces sont trop petites ou bien, comme les Arénicoles, ont des otocystes situés trop profondément pour qu'il soit possible de les enlever sans lésions graves entraînant rapidement la mort de l'animal.

Les *Branchiomma* opérés et remis dans leur tube continuent à mener exactement le même genre de vie que ceux qui sont intacts. Aucune de leurs fonctions ne m'a paru troublée. Ils sortent et rentrent leur panache branchial à la moindre alerte, tout comme les autres.

Bohn (1903) pense que les otocystes servent à l'appréciation des directions chez les Annélides des sables. Il fait remarquer qu' « un certain nombre d'Annélides vivant dans le sable de la zone supra-littorale semblent apprécier la *direction verticale* ; ce sont particulièrement l'*Hediste diversicolor*, l'*Arenicola marina*, la *Lanice conchilega* ; il faudrait ajouter à ceux-ci la plupart des Sabelliens ».

Bohn pense que « l'Annélide est renseigné sur la direction qu'il suit au moyen des otocystes ».

On peut objecter d'abord que l'*Hediste diversicolor* ne possède pas d'otocystes. Ensuite les *Owenia*, les Pectinaires (*Lagis Koreni*) qui se meuvent dans le sable et qui périodiquement remontent à la surface en suivant la verticale ; l'*Ampharete Grubei*, l'*Amphicteis Gunneri* qui habitent des tubes verticaux dans le sable, qui peuvent les quitter, nager et aller s'en creuser d'autres ailleurs, sont tous dépourvus d'otocystes.

En outre, nous voyons l'*Arenicola Claparedii*, tellement semblable extérieurement à l'*A. marina*, qu'on les a longtemps confondues, ayant même habitat et mêmes mœurs, être tout à fait privée d'otocystes, tandis que l'*A. marina* en a de bien développés.

Les *Arenicola Grubii* et *A. ecaudata* qui habitent des galeries sinuées, le plus souvent horizontales ou obliques, très rarement verticales, ont des otocystes très développés.

Parmi les Sabelliens si le *Branchiomma* et la *Myxicola infundibulum*, habitant des tubes verticaux, émergeant en grande partie du sol pour le premier, complètement enterrés dans le sable pour la seconde, possèdent des otocystes, par contre la *Sabella pavonina* et le *Spirographis Spallanzani*, que l'on rencontre souvent côté à côté avec eux, habitant également des tubes verticaux, et ayant un mode de vie très semblable, n'ont pas trace de ces organes.

Les *Potamilla Torelli* et *P. reniformis*, habitant un tube corné enfoncé souvent horizontalement ou obliquement entre les fentes des rochers, sont pourvues d'otocystes, tandis que le *Dasychone Bombyx*, habitant un tube analogue et que l'on rencontre avec elles dans les mêmes fentes n'en possède pas.

On retrouve encore des otocystes chez les *Myxicola Dindensis*, *My. aesthetica*, *Oria Armandi*, *Amphiglena mediterranea* habitant des tubes muqueux entre les algues ou nageant librement le *pygidium* en avant. Les *Fabricia*, leurs proches parentes, menant le même genre de vie, en sont dépourvues.

Chez les Térébelles, la *Loimia medusa* et la *Lanice conchilega* possèdent seules des otocystes. L'*Amphitrite Edwardsi* qui habite des galeries verticales, comme la *Lanice conchilega*, n'a pas traces d'otocystes.

Nous voyons donc que l'habitat et le genre de vie sont impuissants à nous renseigner sur la fonction des otocystes, puisque nous rencontrons ces organes aussi bien chez les espèces à tube vertical que chez les espèces se déplaçant en tous sens dans le sable (Ariciens) ou nageant librement, tandis que d'autres espèces ayant exactement le même mode de vie et appartenant à la même famille et souvent au même genre en sont totalement dépourvues, sans que l'on rencontre chez ces dernières des organes manquant aux premières dont ils suppléeraient les otocystes.

En résumé, raisonnant par analogie, nous dirons que les otocystes des Annélides sont probablement des organes percevant des vibrations et peut-être, en outre, des organes d'orientation, mais la démonstration expérimentale de ces propriétés nous fait encore défaut pour le moment.

## CONCLUSIONS

Les Euniciens, les Phyllodociens, les Ophéliens n'ont pas d'otocystes.

Les organes décrits comme tels chez les Alciopiens sont, les uns des cellules glandulaires géantes sécrétant le corps vitré de l'œil, les autres des cirres dorsaux transformés, chez les femelles, en poches séminales.

Les otocystes des Ariciens sont disposés métamériquement sur un certain nombre de segments, à la base du cirre dorsal de la rame pédieuse.

Chez le *Scoloplos armiger*, ce sont de simples otocryptes, non ciliées, communiquant largement avec l'extérieur et ne renfermant pas d'otolithes.

Chez l'*Aricia acustica*, ce sont des capsules ciliées, communiquant avec l'extérieur par un canal cilié et renfermant des otolithes.

Tous les Arénicoliens, sauf deux espèces, possèdent des otocystes appartenant au segment buccal et innervés par les connectifs œsophagiens.

Ceux des *Arenicola marina* et *A. assimilis* communiquent avec l'extérieur par un canal cilié et renferment des otolithes d'origine externe.

Chez les *Arenicola ecaudata* et *A. Grubii* les otocystes, entièrement clos et dépourvus de cils vibratiles, renferment des otolithes nombreux, sphériques, sécrétés, agités de trépidations très vives dues au mouvement brownien.

Chez les autres Arénicoles les mouvements des otolithes sont dus aux battements des cils vibratiles et non à des courants de diffusion.

Les otolithes des *Arenicola ecaudata* et *A. Grubii*, probablement de nature chitineuse, sont rapidement éclaircis, gonflés et détruits, sans production de gaz, par l'acide chlorhydrique ; l'acide azotique ne les gonfle que légèrement en y déterminant des modifications un peu différentes suivant l'espèce. Chez l'*A. ecaudata* il semble y avoir production de très fines bulles

gazeuses dans la masse centrale de l'otolithe. L'acide acétique est à peu près sans action.

Les otocystes des *Lanice conchilega* et *Loimia medusa* présentent entre eux de très grandes ressemblances.

Ils consistent en une vésicule ciliée, renfermant des otolithes d'origine externe et communiquent avec l'extérieur par un long canal cilié, restant ouvert chez la *Loimia medusa*, s'oblitérant plus ou moins chez les *Lanice conchilega* adultes dont l'otocyste tend à s'atrophier avec l'âge.

Ces organes sont situés au deuxième segment, premier branchifère, à la base de la branchie, en avant du pavillon néphridien.

La *Wartelia gonotheca* n'est probablement que la larve de la *Lanice conchilega*.

L'*Amphitrite Edwardsi* n'a pas d'otocystes; les structures décrites comme telles n'étant que des larves de Distomes enkystées.

Les otocystes des Sabelliens sont toujours situés sur le deuxième segment (premier sétigère), au-dessus du premier mamelon pédieux.

Ils sont innervés par les centres nerveux de ce segment et non par les cérébroïdes.

Quelques espèces portent plusieurs paires d'otocystes dans ce segment.

Chez quelques Sabelliens l'otocyste communique avec l'extérieur par un canal cilié et renferme alors des otolithes d'origine externe, mis en mouvement par les cils vibratiles de la capsule.

Chez d'autres espèces, beaucoup plus nombreuses, l'otocyste, entièrement clos, cilié, renferme un seul gros otolithe sphérique, sécrété, tournant sur lui-même sous l'action des cils vibratiles.

Les otocystes du *Branchiomma vesiculosum* ont été entièrement régénérés, après ablation expérimentale. Leur structure était alors normale, sauf l'absence d'otolithes.

On rencontre chez les Annélides Polychètes quatre types d'otocystes:

1° Otoctyptes, simples enfoncements des téguments commu-

niquant largement avec l'extérieur et dépourvus d'otolithes.

2° Otocystes communiquant avec l'extérieur par un canal cilié et renfermant des *otolithes d'origine externe* (petits graviers).

3° Otocystes clos, *non ciliés*, renfermant de *nombreux otolithes sécrétés*.

4° Otocystes clos, *ciliés*, renfermant un seul gros otolithe sphérique, sécrété.

On rencontre aussi presque tous ces types chez les Mollusques et les Crustacés et dans ces deux groupes, également, les otolithes sont des corps étrangers quand l'otocyste reste en communication avec l'extérieur.

Des otocystes n'ont été authentiquement constatés jusqu'ici que dans quatre familles de Polychètes : les Ariciens, les Arénicoliens, les Térébelliens et les Sabelliens, n'ayant aucun liens entre elles.

Sauf chez les Arénicoliens, où ces organes sont la règle à peu près générale, ils constituent une exception, rare chez les Ariciens et les Térébelliens, plus fréquente chez les Sabelliens.

Les otocystes des Annélides Polychètes sont des organes métamériques, formés par une *invagination* de l'épithélium tégumentaire, comme d'ailleurs chez les Mollusques, les Crustacés et certains Cœlentérés.

Ce sont des formations spéciales que l'on ne peut homologuer ni à des parapodes disparus, ni à des cirres modifiés, ni aux organes nucaux.

Ils ne sont pas comparables aux statocystes des Méduses.

Le fonctionnement de l'otocyste des Polychètes doit se rapprocher de celui des Mollusques dont les otolithes sont également mis en mouvement par des cils vibratiles.

Il ne paraît pas être le même que chez les Cœlentérés, les Turbellariés et les Crustacés, dont l'otolithe immobile au repos agit par son inertie lors des déplacements de l'animal.

Cet organe ne paraît pas susceptible de percevoir des sons tels que nous les entendons.

L'expérimentation directe d'une part, et la considération des

mœurs et habitudes des Polychètes, d'autre part, ne nous ayant pas fourni de renseignements suffisants pour trancher la question, nous conclurons donc, *en raisonnant par analogie*, que les otoctytes de ces Annélides sont *probablement* des organes percevant des vibrations et, *peut-être*, *en outre*, des organes d'orientation.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

1866. AGASSIZ (A.), On the young stages of a few Annelids. *Annals Lyceum of Natural History of New-York*, t. VIII.
1904. ALLEN (E.-J.), The Anatomy of *Pæcilocætus* Claparède. *Quart. Journ. Micr. Science*, N. S., vol. XLVIII, p. 79-151, 6 pl.
1891. ANDREWS (E. A.), Report upon the Annelida Polychæta of Beaufort, North Carolina. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. XIV, n° 852, p. 277-302, 7 pl.
1890. APSTEIN (C.), *Vanadis fasciata*, eine neue Alciopide. *Zool. Jahrb. (Spengel Abth. f. Syst.)*, Bd V, fasc. III, p. 541-545, 1 pl.
1893. Id., Die Alciopiden der Berliner zoologischen Sammlung. *Arch. f. Naturgesch. (Hilgendorf)*, Jahr. LIX, Heft 2, p. 144-150, 1 pl.
1901. ASHWORTH (J. H.), The Anatomy of *Scalibregma inflatum* Rathke. *Quart. Journ. of Micr. Science*, N. S., vol. XLV, p. 237-309, 3 pl.
1902. Id., The Anatomy of *Arenicola assimilis* Ehlers, and of a new variety of the species, with some observations on the Post-larval stages. *Quart. Journ. of Micr. Science*, N. S., vol. XLVI, part. IV, p. 737-785, 2 pl.
1904. Id., *Arenicola* (The Lug-Worm). L. M. B. C., *Memoirs*, XI, et *Report for 1903 on the Lancashire Sea Fisheries Laboratory*, n° 12, p. 129-146, 8 pl.
1893. BENHAM (W. B.), Post-larval stage of *Arenicola marina*. *Journ. of Mar. Biol. Assoc.*, vol. III, p. 48-53, 1 pl.
- 1893 a. BÉRANECK (Ed.), Étude sur l'embryologie et sur l'histologie de l'œil des Alciopides. *Revue suisse de Zoologie*, vol. I, fasc. I, p. 65-144, 1 pl.
- 1893 b. Id., L'organe auditif des Alciopides. *Revue suisse de Zoologie*, vol. I, fasc. III, p. 464-500, 1 pl.
1903. BOHN, De l'évolution des connaissances chez les animaux marins littoraux. *Bull. Inst. gén. psycholog.*, n° 6, 3<sup>e</sup> année, p. 5-67.
1891. BONNIER (P.), Le sens auriculaire de l'espace. *Bull. Sc. de France et de Belgique*, vol. XXIII, 4<sup>e</sup> sér., vol. II, p. 1-54.
1900. Id., L'Orientation. *Collection Scientia, Biologie*, n° 9, Paris, Carré Naud, in-8°.
1888. BRUNOTTE (C.), Recherches anatomiques sur une espèce du genre *Branchiomma*. *Trav. de la Stat. zoolog. de Cette*, in-4°, 77 p., 2 pl.
1896. CAULLERY et MESNIL, Note sur deux Serpuliens nouveaux. *Zool. Anzeiger*, n° 519, 1896.
1863. CLAPARÈDE (Ed.), Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig, Engelmann, in-f°, 120 p., 18 pl.
1864. Id., 1<sup>re</sup> Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres. *Mém. de la Soc. de phys. de Genève*, vol. XVII, 2<sup>e</sup> part., p. 463-600, pl. I-VIII.
1868. Id., Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples. Genève, Georg, 1868, in-4°, 500 p., 32 pl.
1870. Id., Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples. Supplément. Genève, Georg, in-4°, 178 p., 14 pl.
1880. COSMOVICI, Organes segmentaires et organes génitaux des Annélides Polychètes. *Arch. zool. exp.*, vol. VIII [1].

1887. DELAGE (Yves), Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. *Arch. zool. exp.*, 2<sup>e</sup> série., vol. V, p. 1-26.
1901. Id., Traité de Zoologie concrète, t. II, Cœlenterés. Paris, Reinwald.
1868. EHLERS (E.), Die Borstenwürmer-Annelida Chætopoda. Leipzig, Engelmann, in-4<sup>o</sup>, 2 vol.
- 1892 a. Id., Die Gehörorgane der Arenicolen. *Zeitschr. f. Wiss. zool.*, Bd LIII, Suppl., p. 217-285, pl. XI-XIV.
- 1892 b. Id., Zur Kenntniss von *Arenicola marina*. *Nachrichten von d. K. Gesell. der Wiss. an Georgs-Ang. Univers. Göttingen*, n° 12, p. 413-418.
1897. Id., Hamburger Magalhænsiche Sammel-Reise Polychæten (Hamburg, L. Friederichsen, in-8<sup>o</sup>, 448 p., 9 pl.
1900. Id., Magellanische Anneliden gesammelt während der schwedischen Expedition nach den Magellansländern. *Nachrichten der K. Gesell. der Wiss. zu Göttingen*, Hft. 2, 18 p.
1901. Id., Die Polychæten des Magellanischen und Chilenischen Strandes. Berlin, Weidmausche, in-4<sup>o</sup>, 232 p., 25 pl.
1887. EISIG (H.), Die Capitelliden des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora des Golfs von Neapel*, Bd XVI.
- 1899 a. FAUVEL (Pierre), Observations sur l'*Arenicola ecaudata* Johnston. *Bull. Soc. linn. de Normandie*, 5<sup>e</sup> série, vol. II, fasc. 1, p. 64-93, pl. I.
- 1899 b. Id., Sur les stades *Clymenides* et *Branchiomaldane* des Arénicoles. *Bull. scient. de France et de Belgique*, vol. XXXII, p. 283-316, pl. III.
- 1899 c. Id., Observations sur les Arénicoiens (Annélides Polychètes sédentaires), anatomie comparée et systématique. *Mém. Soc. nat., Sc. nat. et math. de Cherbourg*, vol. XXXI, p. 100-186.
1901. Id., Annélides Polychètes de la Casamance rapportées par M. Aug. Chevalier. *Bull. Soc. linn. de Normandie*, 5<sup>e</sup> série, vol. V, p. 59-105.
1902. Id., Les Otocystes des Annélides Polychètes. *C. R. Acad. Sc. de Paris*, vol. CXXXV, p. 1362-1365.
- 1904 a. Id., Les prétendus Otocystes des Alciopiens. *C. R. Assoc. franç. avancement des Sciences*. Congrès d'Angers, 32<sup>e</sup> session, p. 784-788.
- 1904 b. Id., Les Otocystes du *Branchiomma vesiculosum* Mont. *C. R. VI<sup>e</sup> Congrès int. de Zoologie à Berne*, p. 360-364.
1906. Id., *Potamilla incerta* Langh. est une forme jeune de *P. Torelli* Mgr. Otocystes de ces Polychètes. *C. R. Assoc. franç. avanc. des sciences*. Congrès de Cherbourg, 34<sup>e</sup> session, p. 530-533.
1898. GAMBLE and ASHWORTH, The habits and structure of *Arenicola marina*. *Quart. Journ. of Micr. Science*, N. S., vol. XLI, n° 161, fasc I, p. 1-42, 5 pl.
1900. Id., The Anatomy and Classification of the Arenicolidae, with some observations on their Post-larval stages. *Quart. Journ. of Micr. Science*, N. S., vol. XLIII, p. 419-569, pl. XVII-XIX.
1881. GAULE, Das Flimmerepithel der *Aricia fœtida*. *Arch. f. Anat. und Phys.*, Abtheil.
1878. GIARD (A.), Sur les *Wartelia*, genre nouveau d'Annélides considérées à tort comme des embryons de Térébellles. *Bull. scient. du départ. du Nord*, 2<sup>e</sup> série, vol. I, p. 122-125 et *C. R. Acad. Sc. Paris*, vol. LXXXVI, p. 1147-1149.
1896. GRAVIER (Ch.), Recherches sur les Phyllodociens. *Bull. scient. de France et de Belgique*, vol. XXIX.
1905. Id., Sur les Annélides Polychètes de la mer Rouge. *Bull. Mus. Hist. nat. de Paris*, n° 5.
1876. GREEFF (R.), Untersuchungen über die Alciopiden. *Nova acta d. K. Leopold-Carol. Denksch. Akad. d. Naturf.*, Bd XXXIX, n° 2, p. 35-132, pl. II-VII.

1885. Id., Ueber die pelagische Fauna aus den Küsten der Guinea-Inseln. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, p. 453.
1888. GRUBE, Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. Königsberg, in-4°, 78, p., 2 pl.
1896. HAECKER (Valentin), Pelagische Polychäten Larven. Zur Kenntniss der Neapler Frühjahr Auftriebes. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, Bd LXII, Hft 1, p. 74-168, pl. III-V.
1886. HASWELL (A. W.), Observations on some Australian Polychaeta. *Proceed. Linn. Soc. of N. S. Wales*, vol. X, P. 4, p. 733-756.
1860. HERING, De Alcioparum partibus genitalibus organisque excretionis. *Diss. Lipsiae*.
1892. Id., Zur Kenntniss der Alciopiden von Messina. *Sitzgsber. kais. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Cl.*, Abth. I, Bd CI, p. 714-768, 6 pl.
1884. JOURDAN, De la structure des Ottocystes de l'*Arenicola Grubii*. *C. R. Acad. Sc. de Paris*, vol. XCVIII, p. 757.
1887. Id., Histologie du genre *Eunice*. *Ann. des Sc. nat.*, 7<sup>e</sup> série, vol. II.
1889. Id., Les sens chez les animaux inférieurs. Paris, Bailliére, in-12.
1892. Id., Épithélium sensitif des Vers annelés. *Ann. des Sc. nat.*, 7<sup>e</sup> série, vol. XIII, p. 227-258, pl. V-VI.
1887. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve, von *Lepadorynchus*, nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychäten. *Zeitschr. f. Wiss. zool.*, Bd XLIV, p. 1-227.
1893. KORSCHELT, Ueber *Ophyotrocha puerilis* (Clap. et Mecz.), und die Polytrochen Larven eines anderer Anneliden (*Harpochæta cingulata*). *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd LVII, Hft. 2, p. 224-289.
1872. LACAZE-DUTHIERS (H. de), Ottocystes ou capsules auditives des Mollusques. *Arch. zool. exp.*, vol. I (1), p. 96-168, pl. II-VI.
- 1891-1898. LANG (A.), Traité d'Anatomie comparée et de Zoologie, trad. par Curtel. Paris, Carré, 2 vol. in-8°.
1896. KYLE, On the Nephridia, reproductive organs and the post-larval stages of *Arenicola*. *Ann. and Mag. of nat. Hist.*, 6<sup>e</sup> série, vol. XVIII, n° 106, p. 293-301, pl. XIII-XV.
- 1879-1880-1884. LANGERHANS, Die Wurmsfauna von Madeira. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd XXXII, p. 513-592, pl. XXXI-XXXIII; Bd XXXIII, p. 271-316, pl. XIV-XVII; Bd XXXIV, p. 87-146, pl. IV-VI; Bd XL, p. 247-285, pl. XV-XVII (1884).
1881. Id., Ueber einige canarische Anneliden. *Nova acta Akad. Leopold-Carol.* Bd XLII, n° 3.
1885. LEVINSEN, Spolia atlantica. Om nogle pelagiske Annulata. *Vid. Selsk. Skr. (6) Nat. og. Math. Afd.*, vol. III, 2<sup>e</sup> part., p. 325-344.
1893. LO BIANCO (S.), Gli Anellidi tubicolli trovati nel golfo di Napoli. *Atti R. Accad. Sc. Fis. Mat. Napoli* (2), vol. V, n° 11.
1905. MAC-INTOSH (W. C.), Notes from the Gatty marine Laboratory Saint-Andrews, n° 26 (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 7<sup>e</sup> série, vol. XV, p. 33-57, pl. IV).
1903. MARAGE, Contribution à la physiologie de l'oreille interne. *C. R. Acad. Sc. Paris*, vol. CXXXVI, p. 246-248.
- 1905 a. Id., Contribution à l'étude de l'organe de Corti. *C. R. Acad. Sc. Paris*, vol. CXLI, p. 732-734.
- 1905 b. Id., Pourquoi certains sourds-muets entendent mieux les sons graves que les sons aigus. *C. R. Acad. Sc. Paris*, vol. CXLI, p. 780-781.
1875. MARION et BOBRETSKY, Annélides du golfe de Marseille. *Ann. des Sc. nat. zool.*, 6<sup>e</sup> série, vol. II, p. 1-106, pl. I-XII.
1882. MAU (W.), Ueber *Scoloplos armiger*. *Zeitschr. f. Wiss. zool.*, Bd XXXVI, Hft. 3.

1896. MESNIL (F.), Sur *Clymenides sulfureus* Clp. *C. R. Soc. de Biologie*, Paris, 18 avril 1896.
1897. Id., Études de Morphologie externe chez les Annélides. III. Formes intermédiaires entre les Maldaniens et les Arénicoliens. *Bull. scient. de France et de Belgique*, vol. XXX, fasc. I, p. 144-167, pl. VI.
1898. MESNIL (F.) et CAULLERY, Études de Morphologie externe chez les Annélides, IV<sup>e</sup> part. La famille nouvelle des Léviséniens. Révision des Ariciens. *Bull. scient. de France et de Belgique*, vol. XXXI, p. 125-150, pl. VI.
1856. MEISNER, Bericht über der Fortschritte der Anatomie und Physiologie im Jahre 1856. Leipzig und Heidelberg, in-8°.
- 1859-61. METTENHEIMER, Beobachtungen über niedere Seethiere. *Abandl. herausg. von der Senckenberg Naturforsch. Ges. Bd III*, Frankfurt a/ M.
1882. MEYER (Ed.), Zur Anatomie und Physiologie von *Polyopthalmus pictus*. *Archiv f. mikrosk. Anat.*, Bd XXI.
1887. Id., Studien über den Körperbau der Anneliden. I. *Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel*, Bd VII, p. 592-748, pl. XXII-XXVII.
1888. Id., Studien über den Körperbau der Anneliden, II. *Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel*, Bd VIII, p. 461-662.
1901. NORDENSKIOLD (E.), Einige Mittheilungen über die Gattung *Wartelia* Giard. *Ofy. Finska Vet. Soc. Forh.*, Bd XLIII, p. 222-231, 1 pl.
1887. NUSBAUM, L'embryologie de *Mysis Chameleo*. *Arch. Zool. exp.*, 2<sup>e</sup> série, vol. V.
1896. PEREYASLAWSEWA (Sophie), Mémoire sur l'organisation de la *Nerilla antennata* (Schmidt). *Ann. des Sc. nat. zool.*, 7<sup>e</sup> série, vol. I, p. 277-341, pl. VII-IX.
1897. PERRIER (Ed.), Traité de Zoologie. Paris, Masson, in-8°.
- 1844 a. QUATREFAGES (De), Note sur divers points de l'anatomie et de la physiologie des animaux sans vertèbres. *C. R. Acad. Sc. Paris*, vol. XIX, p. 195.
- 1844 b. Id., Sur le système nerveux des Annélides. *Ann. des Sc. nat. zool.*, 3<sup>e</sup> série, vol. II, p. 81-104, pl. I-II.
1850. Id., Mémoire sur les organes des sens des Annélides. *Ann. des Sc. nat. zool.*, 3<sup>e</sup> série, vol. XIII.
1863. Id., Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Annélides et Géphyriens. Paris, Roret, 3 vol. in-8°.
1869. Id., Organe auditif de la *Marphysa sanguinea*. *Ann. des Sc. nat. zool.*, 5<sup>e</sup> série, vol. XI.
1896. RACOVITZA, Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes. *Arch. de zool. exp.* (3), vol. IV, 216 p., 5 pl.
1894. SAINT-JOSEPH (De), Annélides Polychètes des côtes de Dinard, III. *Ann. des Sc. nat. zool.*, 7<sup>e</sup> série, vol. XVII, p. 1-395, pl. I-XIII.
1895. Id., Annélides Polychètes des côtes de Dinard. IV. *Ann. des Sc. nat. zool.*, 7<sup>e</sup> série, vol. XX, p. 183-272, pl. XI-XIII.
1898. Id., Annélides Polychètes des côtes de France (Manche et Océan). *Ann. des Sc. nat. zool.*, 8<sup>e</sup> série, vol. V, p. 209-464, pl. XIII-XXIII.
1901. Id., Sur quelques invertébrés marins des côtes du Sénégal. *Ann. des Sc. nat. zool.*, 8<sup>e</sup> série, vol. XII, p. 247-248, pl. VIII-IX.
1841. SIEBOLD (Von), Ueber das Gehörorgan des Mollusken. *Arch. f. Naturgesch.*, 7 Jahrb., Bd I, Berlin.
1891. SOULIER (A.), Études sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette. Paris, Doin, in-8°, 310 p.
1903. Id., Revision des Annélides de la région de Cette, II<sup>e</sup> fasc. *Trav. Inst. zool. de l'Univ. de Montpellier*, 2<sup>e</sup> série, Mémoire, n° XIII.
1904. Id., Revision des Annélides de la région de Cette, III<sup>e</sup> fasc. *Trav. Inst. zool. de l'Univ. de Montpellier*, 2<sup>e</sup> série, Mémoire, n° XIV.

1882. SPENGEL, *Oligognathus Bonelliæ* eine schmarotzende Eunicee. *Mitth. aus d. zool. Station zu Neapel*, vol. II.
1840. STANNIUS, Bemerkungen zur Anatomie und Physiologie des *Arenicola piscatorum*. *Müller's Arch. f. Anat.*, 1840, p. 350-380.
1900. TREADWELL (A. L.), Lateral line organs in *Eunice auriculata* n. spec. *Science*, N. S., vol. XII, n° 296, p. 342-343.
1888. VOGT et YUNG, *Traité d'anatomie comparée pratique*. Paris, Reinwald, 2 vol. in-8°.
1892. WATSON (A. T.), The protective device of an Annelid. *Nature*, vol. XLIV, n° 1143, p. 507-508.

## EXPLICATION DES PLANCHES

### LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES

B, basale.	Mc, muscles circulaires.
C, canal cilié.	N, nerf.
Clg, cellules glandulaires.	Ne, néphridie.
Col, collerette.	O, otocyste.
Cs, cellules sensorielles.	O <sub>2</sub> , otocyste supplémentaire.
D, distome enkysté.	Ot, otolithé.
E, épithélium.	P, pied.
En, endothélium.	S, soie.
G, ganglion.	Tc, tissu conjonctif.
M, muscles.	Tg, tissu glandulaire.
Ml, muscles longitudinaux.	V, vaisseau.

### PLANCHE I

- Fig. 1. — *Myxicola infundibulum* Mont. Coupe transversale, montrant deux otocystes d'un même côté. — Perenyi. Hématoxiline-éosine.  $\times 200$ .
- Fig. 2. — *Myxicola infundibulum* Mont. Otolithe isolé. — Perenyi. Hématoxiline-éosine.  $\times 700$ .
- Fig. 3. — *Arenicola ecaudata* Johnst. Coupe sagittale sectionnant l'otocyste presque tangentielle, de façon à montrer quelques cellules de la vésicule coupées transversalement. — Perenyi. Hématoxiline-éosine.  $\times 500$ .
- Fig. 4. — *Arenicola ecaudata* Johnst. Coupe optique d'un otocyste, coloration vitale au bleu de méthylène.  $\times 210$ .
- Fig. 5. — *Lanice conchilega* Pall. Coupe horizontale. — Perenyi. Hématoxiline-éosine.  $\times 250$ .
- Fig. 6. — *Amphitrite Edwardsi* Qfg. Coupe transversale montrant un Distome enkysté dans les muscles en coupe sagittale. — Perenyi. Safranine. Lichtgrün.  $\times 210$ .
- Fig. 7. — *Branchiomma vesiculosum* Mont. Coupe transversale d'un jeune spécimen. L'otocyste communiquant avec la cavité de la collerette par un canal cilié. — Bouin. Hématoxiline-éosine.  $\times 500$ .

### PLANCHE II

- Fig. 8. — *Jasmineira elegans* St-Joseph. Coupe sagittale d'un petit spécimen montrant l'otocyste à la base de la collerette. — Perenyi. Hématoxiline-éosine.  $\times 500$ .
- Fig. 9. — *Jasmineira elegans* St-Joseph. Coupe transversale de l'otocyste d'un individu de taille plus forte. — Perenyi. Hématoxiline-éosine.  $\times 300$ .
- Fig. 10. — *Branchiomma vesiculosum* Mont. Coupe transversale à travers l'otocyste, le pied et une partie de la collerette régénérés après ablation expérimentale. — Perenyi. Hématoxiline-éosine.  $\times 210$ .
- Fig. 11. — *Oria Armundi* Clp. Coupe transversale. — Perenyi. Hématoxiline-éosine.  $\times 500$ .

- Fig. 42. — *Myxicola asthetica* Clp. Coupe transversale montrant l'otocyste sous la gouttière ciliée latérale. — Sublimé acétique. Hématoxyline-éosine.  $\times 500$ .
- Fig. 43. — *Amphiglena mediterranea* Leydig. Coupe longitudinale montrant l'otocyste et le canal de la néphridie. — Sublimé acétique. Hématoxyline-éosine.  $\times 500$ .
- Fig. 44. — *Lanice conchilega* Pall. Deux cellules de la paroi de l'otocyste. — Bouin. Hématoxyline-éosine.  $\times 800$ .

### PLANCHE III

- Fig. 45. — *Loimia medusa* Sav. Très jeune spécimen de Djibouti. Coupe transversale passant par l'axe du canal de l'otocyste, qui traverse l'épaisse couche de tissu glandulaire. — Sublimé acétique. Hématoxyline-éosine.  $\times 350$ .
- Fig. 46. — *Potamilla reniformis* O. F. Müll. Coupe transversale. Le canal cilié de l'otocyste débouche entre la collerette et la paroi du corps. Bouin. Hématoxyline-éosine.  $\times 500$ .
- Fig. 47. — *Loimia medusa* Sav. Jeune spécimen de Djibouti. Coupe transversale. — Sublimé. Hématoxyline-éosine.  $\times 350$ .
- Fig. 48. — *Potamilla Torelli* Mgr. Coupe transversale passant par l'entrée du canal cilié dans l'otocyste qui est noyé dans l'épaisseur du tissu conjonctif sous-épidermique. — Bouin. Hématoxyline-éosine.  $\times 500$ .
- Fig. 49. — *Aricia Latrelli* Aud. Edw. Coupe transversale passant par l'organe latéral cilié. — Bouin. Hématoxyline-éosine.  $\times 500$ .
- Fig. 50. — *Scoloplos armiger* O. F. Müll. Coupe transversale montrant le cul-de-sac de l'otocrypte renfermant deux corps étrangers. — Bouin. Hématoxyline-éosine.  $\times 500$ .
- Fig. 51. — Otolithe de *Myxicola infundibulum* Mont. Pris sur le vivant et légèrement desséché.  $\times 700$ .
- Fig. 52. — Otolithe de *Myxicola infundibulum* Mont. Traité par l'acide azotique, début de l'attaque.  $\times 700$ .
- Fig. 53. — Otolithe de l'*Arenicola ecaudata* Johnst. Traité par l'acide azotique; après quarante-huit heures on voit à l'intérieur des vacuoles (fines bulles gazeuses?).  $\times 700$ .
- Fig. 54-55-56. — Otolithes de l'*Arenicola ecaudata* traités par l'acide azotique pendant vingt-quatre heures. Le gros otolithe est crénelé et éclaté.  $\times 500$ .
- Fig. 57-58. — Otolithes d'*Arenicola ecaudata* après quelques minutes de traitement par l'acide chlorhydrique.  $\times 500$ .
- Fig. 59. — Otolithe d'*Arenicola Grubii* Clp., traité par l'acide azotique.  $\times 500$ .
- Fig. 60. — Gros otolithe d'*Arenicola Grubii*, traité par l'acide azotique, au bout de quarante-huit heures.  $\times 500$ .
- Fig. 61. — Otolithes d'*Arenicola Grubii* après quelques minutes de traitement par l'acide chlorhydrique. Déformations par pression réciproque.  $\times 500$ .
- Fig. 62-63. — Otolithe d'*Arenicola Grubii* après quelques minutes de traitement par l'acide chlorhydrique.  $\times 500$ .
- Fig. 64. — Cellules sensitives de l'otocyste de l'*Arenicola ecaudata*. Coloration vitale au bleu de méthylène BX.  $\times 600$ .

## APPENDICE

---

Depuis l'impression de ce mémoire j'ai eu l'heureuse chance de rencontrer parmi les Annélides de la collection de S.A.S. le Prince de Monaco un certain nombre de spécimens de *l'Aricia acustica* Lgh.

Comme l'indique Langerhans, les otocystes commencent au 6<sup>e</sup> segment sétilgère. J'en trouve cinq paires successives, du 6<sup>e</sup> au 10<sup>e</sup> sétilgère.

Les otocystes, situés à la hauteur des parapodes, sont placés à une petite distance du *côté dorsal* de la rame supérieure. Ils sont, par conséquent, opposés aux organes ciliés *qui coexistent avec eux*, et qui sont situés du *côté ventral* de cette rame supérieure.

Les otocystes sont logés dans l'épaisseur de l'épithélium dorsal, qu'ils dépassent un peu, à sa face inférieure, déprimant ainsi, légèrement, la couche des muscles circulaires sous-jacents.

Ils sont constitués par une vésicule sphérique de 30 à 40  $\mu$  de diamètre total dont la cavité interne mesure 15 à 18  $\mu$ . Les parois, épaisses de 12 à 15  $\mu$ , sont formées d'une seule couche de cellules fusiformes, à noyau allongé, disposées radialement.

Un fin canal cilié, vertical, fait communiquer la cavité de l'otocyste avec l'extérieur. L'embouchure externe de ce court canal forme une petite cupule ciliée, située un peu en avant de l'otocyste.

Les otolithes nombreux, anguleux, irréguliers, transparents sont formés de petits grains siliceux, d'origine externe, comme c'est le cas général lorsque l'otocyste communique avec l'extérieur.

Au onzième sétilgère, l'otocyste est remplacé par une simple petite cupule ciliée qui est l'homologue de l'embouchure du canal cilié et représente un état rudimentaire de l'otocyste, comme le pensait Langerhans, avec raison, et non l'organe

cilié, ainsi que je le supposais à tort (p. 23 et 125), car cet organe latéral cilié existe sur les même segments, mais de l'autre côté de la rame dorsale.

La première branchie apparaît au douzième sétigère.

J'ai constaté aussi que le cirre dorsal de la rame supérieure existe aussi bien sur les segments porteurs d'otocystes que sur les autres.

Ces otocystes ne sont donc homologues, ni au cirre dorsal, ni à l'organe latéral cilié, puisqu'ils coexistent avec ceux-ci. L'observation confirme donc absolument mes conclusions sur ce point (p. 125).

## TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
<b>INTRODUCTION</b> .....	4
<b>CHAPITRE PREMIER</b>	
<b>Euniciens</b> .....	<b>4</b>
<b>CHAPITRE II</b>	
<b>Phyllodociens</b> .....	<b>7</b>
<b>CHAPITRE III</b>	
<b>Alciopiens</b> .....	<b>8</b>
<b>CHAPITRE IV</b>	
<b>Ophéliens</b> .....	<b>16</b>
<b>CHAPITRE V</b>	
<b>Ariciens</b> .....	<b>47</b>
<b>CHAPITRE VI</b>	
<b>Arénicoliens</b> .....	<b>23</b>
§ Ier.....	23
§ II. <i>Arenicola (Branchiomatdane) Vincenti</i> Lgh.....	23
§ III. — <i>Claparedii</i> Lev.....	26
§ IV. — <i>marina</i> L.....	27
A. Anatomie générale.....	27
B. Innervation.....	33
C. Otolithes.....	34
D. Mouvement des Otolithes.....	35
§ V. <i>Arenicola assimilis</i> Ehl.....	36
§ VI. — <i>cristata</i> Stimp.....	39
§ VII. — <i>Grubii</i> Clp. et <i>A. ecaudata</i> Johnst.....	39
A. Historique.....	39
B. Description des Otoctytes.....	41
C. Otolithes.....	43
Action de l'acide chlorhydrique :	
a. <i>Arenicola Grubii</i> .....	49
b. — <i>ecaudata</i> .....	50
Action de l'acide azotique :	
a. <i>Arenicola Grubii</i> .....	50
b. — <i>ecaudata</i> .....	51
D. Mouvement des Otolithes.....	52
§ VIII. Résumé.....	54

## CHAPITRE VII

<b>Térebéliens . . . . .</b>	55
§ Ier. Historique . . . . .	55
§ II. <i>Amphitrite Edwardsi</i> Qfg . . . . .	57
§ III. <i>Lanice conchilega</i> Pall. . . . .	59
A. Historique . . . . .	59
B. Description . . . . .	61
§ IV. <i>Loimia medusa</i> Sav. . . . .	68

## CHAPITRE VIII

<b>Sabelliens . . . . .</b>	74
§ Ier. Historique . . . . .	74
§ II. <i>Branchiomma vesiculosum</i> Mont. . . . .	76
A. Généralités . . . . .	76
B. Description des Otocystes . . . . .	78
C. Régénération des Otocystes . . . . .	81
§ III. <i>Potamilla Torelli</i> Mgr. et <i>P. reniformis</i> O. F. Müll. . . . .	84
§ IV. <i>Amphiglena mediterranea</i> Leydig . . . . .	91
§ V. <i>Jasmineira caudata</i> Lgh. . . . .	93
§ VI. — <i>oculata</i> Lgh. . . . .	93
§ VII. — <i>elegans</i> St-Jos. . . . .	93
§ VIII. <i>Myxicola infundibulum</i> Mont. . . . .	95
§ IX. — <i>Steenstrupi</i> Kröyer . . . . .	99
§ X. — <i>æsthetica</i> Lgh. . . . .	99
§ XI. — <i>Dinardensis</i> St-Jos. . . . .	102
§ XII. — ( <i>Leptochone</i> ) <i>violacea</i> Lgh. . . . .	103
§ XIII. — <i>parasites</i> Qfg . . . . .	103
§ XIV. <i>Chone Duneri</i> Mgr. . . . .	104
— <i>Arenicola</i> Lgh. . . . .	104
— <i>collaris</i> Lgh. . . . .	104
§ XV. <i>Euchone rosea</i> Lgh. . . . .	104
§ XVI. <i>Dialyechone acustica</i> Clp. . . . .	104
§ XVII. <i>Oria Armandi</i> Clp. . . . .	104
§ XVIII. — <i>Eimeri</i> Lgh. . . . .	107
§ XIX. — <i>limbata</i> Ehl. . . . .	107
§ XX. <i>Oriopsis Metchnikowii</i> Caul. et Mes. . . . .	108
§ XXI. Résumé . . . . .	108

## CHAPITRE IX

<b>Résumé anatomique . . . . .</b>	109
A. Situation des Otocystes . . . . .	109
B. Structure des Otocystes . . . . .	111
C. — des Otolithes . . . . .	112
D. Mouvements des Otolithes . . . . .	113

## CHAPITRE X

<b>Répartition des Otocystes chez les Polychètes . . . . .</b>	114
--	-----

## CHAPITRE XI

<b>Comparaison des Otocystes des Polychètes avec ceux des autres Invertébrés . . . . .</b>	116
--	-----

TABLE DES MATIÈRES 149

	Pages.
CHAPITRE XII	
Origine des Otocystes.....	122

CHAPITRE XIII

Fonctions des Otocystes.....	127
CONCLUSIONS.....	134
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	138
EXPLICATION DES PLANCHES.....	143

---