

PUBLICATIONS ACADEMIQUES DEPUIS LA REORGANISATION, EN 1816

- Mémoires, t. I-LIV (1820-1904); in-4°.
Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers, t. I-LXII (1817-1904); in-4°.
Mémoires couronnés, t. I-LXVI (1840-1904); in-8°.
Tables des Mémoires, nouvelle édition, 1772-1897; in-8°. — **Supplément**, 1898-1914.
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des sciences, t. I à IV (5^e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des sciences, t. I à V.
Mémoires (n. sér.) in-4° de la Classe des lettres, t. I à VII (3^e fasc.).
Mémoires (n. sér.) in-8° de la Classe des lettres, t. I à XIII (4^e fasc.).
Mémoires in-4° de la Classe des beaux-arts, t. I (8^e fasc.).
Mémoires in-8° de la Classe des beaux-arts, t. I (4^e fasc.).
Tables de Logarithmes, par A. Namur et P. Mansion; in-8°.
Annuaire, 1^{re} à 86^{me} année, 1835-1920; in-18. — **Table des Notices**, 1919.
Règlements et Documents concernant les trois Classes (éditions de 1896 et de 1905); in-18.
Fondations académiques, 1914, gr. in-8°.
Bulletins, 1^{re} sér., t. I-XXIII, avec annexes; — 2^e sér., t. I-I; — 3^e sér., t. I-XXXVI; in-8°. — Classe des sciences, années 1899-1920; Classe des lettres et des sciences morales et politiques et des beaux-arts, années 1899-1920. — Classe des beaux-arts, années 1919-1920. — **Mémoires générales**, 1832-1914, 9 vol. in-8°.
Bibliographie académique, 1^{re} édit. (1854); — 2^e édit. (1874); — 3^e édit. (1886); — 4^e édit. (1896); — 5^e édit. (1907-1909); in-18.
Catalogue de la Bibliothèque de l'Académie, 1^{re} partie : Sociétés savantes et Recueils périodiques — 2^e partie : sciences, lettres, arts (1881-1890); 4 vol. in-8°.
Catalogues onomastiques des accroissements, 1883-1914, 3 vol. gr. in-8°.
Catalogue de la bibliothèque du baron de Stassart (1863); in-8°.
Centième anniversaire de fondation (1772-1872), 1872; 2 vol. gr. in-8°.

Monuments de la littérature flamande.

- Œuvres de Van Maerlant** : DER NATUREN BLOEME, t. 1^{er}, publié par J. Bormans, 1857; 1 vol. in-8°. — RYMBYBEL, avec Glossaire, publié par J. David, 1858-1860; 3 vol. — ALEXANDERS GEESTEN, publié par Snellaert, 1860-1862; 2 vol. — **Nederlandsche gedichten**, etc., publiées par Snellaert, 1869; 1 vol. — **Parthonopeus van Bloys**, publié par J. Bormans, 1871; 1 vol. — **Spiegel der Wysheit**, van Jan Praet, publié par J. Bormans 1872; 1 vol.

Œuvres des grands écrivains du pays.

- Œuvres de Chastelain**, publiées par le baron Kervyn de Lettenhove, 1863-1865, 8 vol. in-8°. — **Le premier livre des Chroniques de Froissart**, par le même, 1863, 2 vol. — **Chroniques de Jehan le Bel**, par L. Polain, 1863, 2 vol. — **Li Roumans de Cléomadès**, par André Van Hasselt, 1866, 2 vol. — **Dits et Contes de Jean et Baudouin de Condé**, par Auguste Scheler, 1866, 3 vol. — **Li ars d'amour**, etc., par J. Petit, 1866-1872, 2 vol. — **Œuvres de Froissart : Chroniques**, par le baron Kervyn de Lettenhove, 1867-1877, 26 vol. — **Poésies**, par Aug. Scheler, 1870-1872, 3 vol. — **Glossaire**, par le même, 1874, 1 vol. — **Lettres de Commines**, par Kervyn de Lettenhove, 1867, 3 vol. — **Dits de Watrigniet de Couvin**, par A. Scheler, 1868, 4 vol. — **Les Enfances Ogier**, par le même, 1874, 1 vol. — **Bueves de Commarichis**, par Adenès li Rois, par le même, 1874, 1 vol. — **Li Roumans de Bértes aux grans piés**, par le même, 1874, 1 vol. — **Trouvères belges du XII^e au XIV^e siècle**, par le même, 1876, 1 vol. — Nouvelle série, 1879, 1 vol. — **Li Bastars de Bullion**, par le même, 1877, 1 vol. — **Récits d'un Bourgeois de Valenciennes (XIV^e siècle)**, par le baron Kervyn de Lettenhove, 1877, 1 vol. — **Œuvres de Ghillebert de Lannoy**, par Ch. Potvin, 1878, 1 vol. — **Poésies de Gilles li Muisis**, par Kervyn de Lettenhove, 1882, 2 vol. — **Œuvres de Jean Lemaire de Belges**, par J. Stecher, 1882-1894, 4 vol. avec notice. — **Li Regret Guillaume**, par A. Scheler, 1882, 1 volume.

Biographie nationale.

- Biographie nationale**, t. I à XXII. Bruxelles, 1866-1914.

Commission royale d'histoire.

- Collection de Chroniques belges inédites**, publiées par ordre du Gouvernement, 125 vol. in-4°. (Voir la liste sur la couverture des Chroniques.)
Comptes rendus des séances, 1^{re} sér., avec table (1837-1849), 17 vol. in-8°; — 2^{me} sér., avec table (1850-1859), 13 vol. in-8°; — 3^{me} sér., avec table (1860-1872), 15 vol. in-8° — 4^{me} sér., avec table (1873-1891), 18 vol. in-8°; — 5^{me} sér., t. I-XI; à partir de 1902, t. 71-84.
Annexes aux Bulletins. Voir la liste sur la couverture des Chroniques et des Comptes rendus.

ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE

Extrait des *Bulletins de la Classe des sciences*. Séance du 6 novembre 1920, n° 41,
pp. 524-540.

L'HABITAT

ET LES

Allures du Collembole marin « Actaletes »

PAR

VICTOR WILLEM

Membre de l'Académie

BIOLOGIE. — **L'habitat et les allures du Collembole marin
Actaletes,**

par VICTOR WILLEM, membre de l'Académie.

Au cours des mois d'août et de septembre derniers, à Wimeux, j'ai eu l'occasion de retrouver, en grand nombre, *Actaletes*, que j'y avais étudié en septembre 1900⁽¹⁾ et vainement recherché, diverses années, pendant les vacances de Pâques. En récoltant, à la Tour de Croï, des échantillons pour des études anatomiques, j'ai été frappé par les allures de ce Collembole marin, qu'on n'a rencontré jusqu'à présent que sur les rochers du Boulonnais.

1. **Habitat.** — *Actaletes* s'observe, à la Tour de Croï, sur de gros blocs rocheux appartenant au Portlandien supérieur et faisant partie de deux des assises de grès que comprend le socle du vieux fort. En raison de l'existence d'un petit synclinal, incliné vers l'ouest, ces couches, épaisses d'environ 60 à 80 centimètres, plongent vers la mer et forment deux cercles concentriques, visibles surtout du côté sud, de roche en place ou éboulée en fragments, sur la couche résistante inférieure, par suite de l'enlèvement de l'argile sous-jacente. Dans la région du haut, ces rochers à *Actaletes* sont couverts, sur leurs faces verticales et supérieure, de *Ceramium rubrum*, avec des touffes d'Ulves et de grands Fucus; ils portent souvent à leur face inférieure un revêtement d'*Halichondria panicea* et quelques groupes de *Morchellium argus*; dans la zone des Laminaires, on y voit suspendus des *Actinoloba dianthus*. Du côté ouest, vers le large, les deux bancs se continuent, à un niveau nota-

⁽¹⁾ V. WILLEM, *Description de l'« Actaletes Neptuni » Giard.* (BULLETIN SCIENTIFIQUE DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE, t. XXXIV, 1901.

blement inférieur, par deux tables horizontales affaissées et craquelées, dont les interstices sont occupés par de grosses agglomérations cavernueuses de tubes d'Hermelles. Plus haut, les masses d'Hermelles sont moins volumineuses et garnissent surtout le bas des rochers. Ces blocs de grès hétérogène ont leurs faces creusées d'anfractuosités et des fissures s'engagent plus ou moins profondément dans leur masse; leurs cavités abritent de petits groupes d'Hermelles, des Serpules, des *Saxicava*, *Pilumrus hintellus* et nombre d'animaux variés. Presque toujours, ces blocs sont revêtus, sur de larges surfaces, d'une couche de tubes de *Polydora*.

Actaletes ne s'observe qu'en très petit nombre par les marées de 18; on en trouve encore sur des portions des bancs de la zone à Laminaires, qui ne sont accessibles que par des marées calmes de 6 ou 8. Toutes les hautes mers recouvrent, de 4 à 7 mètres d'eau, la bande circulaire habitée par le Collembole en question : sa zone supérieure peut rester submergée, aux mortes eaux, même par temps calme, pendant deux ou trois jours; et la zone inférieure peut n'être découverte qu'à des intervalles assez éloignés. *Actaletes* est donc un Insecte « sous-marin », encore que sa respiration soit franchement aérienne et qu'il ait conservé un système trachéen, exception rare parmi les Collemboles (1). Il s'abrite, à mer haute, dans les nombreuses anfrac-

(1) Un système trachéen exclusivement céphalique. débutant de chaque côté par un orifice stigmatique (*s*) sans cadre, situé dans le pli qui sépare la tête du prothorax. La couche chitineuse des téguments plonge horizontalement dans la cavité céphalique en conservant son épaisseur et sans présenter de renforcement ou de crête spiraloïde; la couche chitino-gène contient aussi quelques grains pigmentaires. Après avoir fourni du côté externe des rameaux trachéens qui se dirigent vers les muscles de la maxille (*m'*) et du côté interne des rameaux pour le collier nerveux périœsophagien (*o*), le tube principal, à peu près au-dessus des muscles transversaux adducteurs des mandibules, acquiert des parois très minces. Du cul-de-sac terminal qui suit immédiatement part un fouillis de petits troncs trachéens dont la très grande majorité s'éparpillent sur les faces postérieure et externe du ganglion cérébroïde (*c*); d'autres se rendent soit au collier œsophagien (*o*), soit à la face dorsale du ganglion sous-œsophagien (*g*); un ramuscule me paraît se diriger vers la mandibule (*m*).

tuosités remplies d'air qu'offrent les blocs de grès; j'ai pu m'en assurer directement, en découvrant dans une galerie de 1 centimètre de diamètre et profonde de 2 décimètres, qu'avait mise à

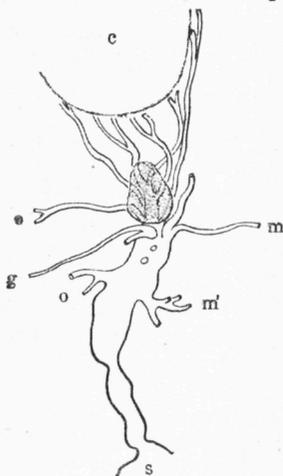


FIG. 1. — Système trachéen droit; vue dorsale ($\times 650$). Explications des lettres dans le texte ci-contre; le corps piriforme foncé est le noyau d'une cellule chitinogène.

La figure 2 montre, sur une coupe sagittale de l'animal, l'extension de ce système trachéen à la fois archaïque et résiduel, qui persiste, d'après un principe dont j'ai maintes fois signalé les applications, à l'usage des centres nerveux principaux.

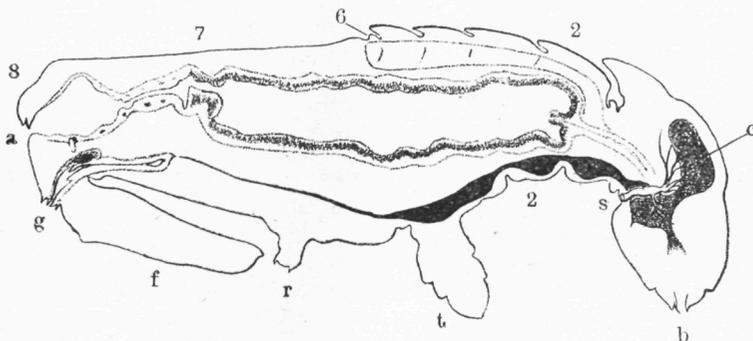


FIG. 2. — Coupe sagittale d'*Actaletes* femelle ($\times 145$), montrant le tube digestif, le cœur dorsal avec ses quatre ostioles, le système nerveux central et les conduits génitaux.

a, anus; 2, 6, 7, 8, numérotation des segments postcéphaliques; *b*, bouche; *c*, ganglions sus-œsophagiens; *f*, manubrium de la furca; *g*, orifice génital; *r*, retinaculum; *s*, stigmate trachéen; *t*, tube ventral.

nu la démolition d'un pan de roc, une vingtaine d'individus et, ce qui est plus démonstratif, un amas d'exuvies; ailleurs, j'ai rencontré des échantillons vivants et des dépouilles entre les

deux valves d'une coquille vide, restée en place, de *Saxicava*. Il est probable, mais je ne l'ai pas constaté objectivement, que l'Insecte puisse se loger dans les anfractuosités des accumulations d'Hermelles et peut-être aussi faut-il tenir compte de cloches aériennes persistant sous les faces inférieures, horizontales, de certains blocs de grès : l'existence de semblables cloches est indiquée par les bruits de glou-glou qu'on entend au moment de la baisse des eaux (4).

Après le retrait des eaux, on observe dans la zone en question, surtout par des temps très clairs, des *Actaletes* très nombreux sur les parois verticales des blocs gréseux, grim pant obstinément sur les fucus, les ulves et surtout sur les touffes agglutinées de *Ceramium*. Si un saut rejette un individu au pied du bloc, il reprend son ascension sans retard. Et la population visible d'un rocher paraît ainsi occupée exclusivement à grimper sans répit et à sauter avec une fréquence qui varie avec l'agitation de l'atmosphère. Des exemplaires, récoltés dans un tube, gagnent obstinément les parties supérieures du récipient, même quand il est entièrement obscurci et manifestent donc ce qu'on peut appeler un « géotropisme négatif ». Ils s'orientent dans la direction de la région la plus lumineuse du ciel ; si l'on couvre d'une lame opaque la partie supérieure du tube maintenu horizontalement, on voit les *Actaletes* grim pant sur les parois s'arrêter le long des génératrices du cylindre qui séparent la zone éclairée de la zone obscurcie et ne point pénétrer dans celle-ci ; ils se rassemblent, d'autre part, dans la zone supérieure de la portion éclairée du tube, maintenu horizontalement, quand on en obscurcit une partie en l'entourant de la main fermée : un ensemble de réactions, qui décèlent un « phototropisme positif ».

(4) On rencontre dans le même habitat une Punaise, *Aepophilus Bonnairei* (Signoret), que Giard et moi avons prise pour la première fois à la Tour de Croix, en 1894. Comme l'augurait Giard, cet Hémiptère suce les Hermelles ; et ses repas semblent s'espacer d'assez longs intervalles. Cette forme sous-marine possède, chez l'adulte, un système trachéen.

Mais, après une heure ou une heure et demie de découvert, on s'aperçoit que les allures des *Actaletes* sont modifiées : leurs déplacements verticaux sont moins actifs, leurs bonds moins fréquents, et le nombre des individus visibles paraît fort réduit.

Ayant rapporté mes captures au laboratoire, dans des tubes logés en poche ou dans un seau en toile, je retrouve les *Actaletes* immobiles, agglomérés en ilots compacts, sur la paroi en verre, sur le bouchon, plus rarement sur un fragment d'Algue. Il faut, pour disperser les individus agglomérés, des chocs assez sérieux et répétés du tube, et les groupes se reconstituent très rapidement, aux mêmes places ou à d'autres. Ces réactions font songer, au premier abord, à des phénomènes qu'on a groupés sous le vocable de « thigmotactisme ».

D'autre part, les individus momentanément dispersés et reformant des agglomérations nouvelles suivent des trajectoires qui obéissent encore à un « géotropisme négatif », et leur redistribution semble indiquer un « phototropisme négatif », inverse de celui qu'on a constaté sur la plage : il y aurait eu, dans l'intervalle des observations « renversement du phototropisme ».

Puis un tube restant exposé sur une table, en face d'une fenêtre, avec une agglomération d'*Actaletes* localisée, en haut du récipient, dans sa région la plus éloignée de la source de lumière diffuse, je constate, plusieurs heures plus tard, la désagrégation progressive du groupement; les individus qui s'en séparent successivement, en l'espace de deux heures, suivent la génératrice supérieure du tube horizontal, pour gagner la région la plus proche de la fenêtre et s'y assembler : le phototropisme redeviendrait positif.

2. Phototropisme. — Ces constatations feraient soupçonner, chez le Collemboule soumis au rythme des marées, des renversements alternatifs du phototropisme. Et la première question qui se posait, en même temps que la vérification expérimentale de cette hypothèse, était de chercher la cause de l'inversion éventuelle.

Le 3 septembre, entre 9 ¹/₄ et 10 heures (heure solaire) ⁽¹⁾, je récolte dans quatre tubes des exemplaires nombreux, la plupart au moment où l'eau montante atteint les trois blocs qui les hébergent. Je constate sur place leur phototropisme positif. Pendant le trajet du retour à la maison, ils s'agglomèrent dans le haut des tubes. Les groupes, dispersés par tapotements, se reforment en quelques minutes dans les récipients que j'ai couchés sur la tablette d'une fenêtre, et la plupart dans la moitié recouverte d'une étoffe opaque, qui est tournée du côté de la chambre. Le « phototropisme » est, dirait-on, négatif.

Des quatre tubes, deux restent exposés, sur la fenêtre, à la lumière du jour, par ciel gris; les deux autres sont abrités sous un écran opaque, dans une armoire fermée : mon intention est de vérifier si les modifications éventuelles du phototropisme seraient variables chez les exemplaires exposés à la lumière ou maintenus à l'obscurité.

Dans les tubes exposés à la lumière, qu'on peut surveiller facilement, les agglomérations persistent, pendant des heures, dans leurs localisations respectives, jusqu'au moment où des secousses sont imprimées aux récipients. A 17 heures, la reconstitution des agglomérations ne révèle pas de phototropisme bien accusé; il y a cependant indication de « phototropisme négatif » pour un des lots exposés à la lumière.

Mais à 20 heures, il y a manifestation très nette de phototropisme positif, à la lumière d'une ampoule électrique de 16 bougies, dont on approche les tubes; ce phototropisme n'est pas spécialement accusé chez les *Actaletes* précédemment maintenus à l'obscurité. Et le lendemain, à 6 h. 45, à 9 heures, à 13 heures, à 16 heures, à 22 heures, puis le troisième jour, durant toute la matinée, le phototropisme se révèle positif, avec une intensité variable, dépendant, semble-t-il, de l'intensité de la lumière excitatrice.

(1) Mer basse de 10, à 8.50 heures.

En résumé, le phototropisme s'est montré pendant la durée de l'observation, qui comporte plus de cinquante heures, constamment positif, dès le soir du premier jour, une dizaine d'heures après la capture : il n'y a manifestement pas de périodicité persistante, qui correspondrait au rythme des marées.

Mais il s'est produit un « renversement du phototropisme », immédiatement après la capture. La comparaison des deux lots d'*Actaletes* démontre qu'une exposition préalable des sujets à la lumière (diffuse) ne peut pas être raisonnablement invoquée pour expliquer le renversement observé et les alternances rythmiques qui paraissent, au premier abord, exister dans les conditions naturelles.

3. Régime alimentaire. — J'ai cru qu'il fallait alors chercher cette explication dans l'état de nutrition, et peut-être dans la fatigue musculaire des individus considérés; il convenait, avant tout, d'établir le régime alimentaire d'*Actaletes*.

Les pièces buccales d'*Actaletes* sont du type ordinaire : les mandibules ont des dents terminales propres à scier et une plaque masticatrice de dents en pavés; les maxilles, munies de deux cardes en éventails, semblent organisées pour attirer les particules alimentaires dans la cavité buccale ⁽¹⁾. Je m'attendais donc à voir cette forme se nourrir, comme la plupart des Collemboles, de substances végétales, des tissus d'Algues et particulièrement de *Ceramium*; mais c'est en vain que j'ai cherché à faire attaquer par mes sujets des fragments d'Algues variées, même hachés menus.

Ce fut aussi inutilement que je leur présentai des fragments de *Halichondria panicea* et de *Morchellium argus*. Puis, me

(1) Ces pièces sont moins robustes et moins compliquées que les mandibules et les maxilles des formes de Collemboles plus grandes (telles *Sminthurus* ou *Tomocerus*); mais elles sont du type masticateur et ne sont pas transformées en scies, comme chez *Anurida*.

souvenant que GIARD capturait autrefois des *Actaletes* au moyen d'appâts constitués par des bras d'Astéries arrachés et écrasés, j'ai offert à des exemplaires captifs, mais assez inutilement, des parcelles d'organes internes de Crustacés ou d'Étoile de mer.

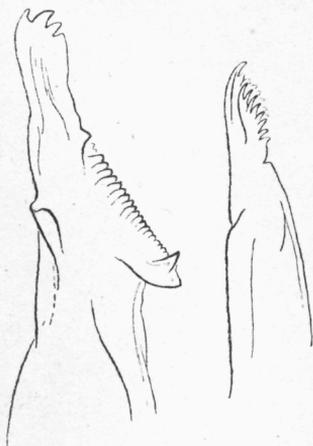


FIG. 3. — Extrémités de la mandibule et de la maxille droite; vue dorsale.

Il en fut tout autrement pour une Hermelle, une Serpule ou un *Polydora*, extrait de son tube, ou pour un fragment de téguments d'*Asterias rubens* : *Actaletes* s'y accroche obstinément; on voit, sous le microscope, les mandibules et les maxilles se mouvoir avec rapidité (1), et le Collembole grossir à vue d'œil

(1) Pendant ce temps, le Collembole maintient relevées ses antennes frémissantes aussi loin que possible de la substance gluante qu'il ingère. Ce fait me paraît indiquer que les terminaisons olfactives, qu'on peut raisonnablement supposer devoir être utilisées au moment de la préhension des aliments, ne sont pas portées par les antennes, comme c'est le cas chez la plupart des Insectes; il est, par contre, favorable à l'idée que l'odorat aurait pour siège l'organe post-antennaire, dont la structure générale concorde avec celle d'un chemo-récepteur à distance. Chez *Actaletes*, cet organe s'aperçoit comme un petit champ ovale, de la grandeur d'un ocelle, dans le pli qui sépare le champ oculaire de la base de l'antenne.

Il ne semble pas, d'ailleurs, que l'odorat intervienne beaucoup dans la découverte, à distance, d'une proie : des *Actaletes*, circulant sur un bloc à demi immergé et couvert d'une cloche en verre, passent à 3 ou 4 millimètres d'une Annélide exposée, sans se détourner de leur course; ils ne s'y arrêtent qu'en passant tout à côté.

par la distension de son intestin moyen. Le remplissage dure environ deux minutes; l'intestin moyen se montre alors occupé par une masse liquide, assez transparente, contenant des globules très fins, variant avec la proie attaquée.

Quand la proie est relativement de très grande taille, *Actaletes* se contente des couches superficielles des téguments. S'attaquant, en nombre, à une proie plus petite, comme un *Polydora* (qui est cependant 20 à 50 fois plus volumineux qu'un *Actaletes*), les assaillants entament les téguments plus profondément; il se peut que des œufs soient expulsés par des déchirures, et l'on voit alors des *Actaletes* absorber même l'eau de mer, mélangée de mucus, de sang, de globules vitellins, qui entoure d'un ménisque le ver livré en pâture.

Sur les rochers, à mer basse, je constate qu'*Actaletes* s'attaque, souvent en très grand nombre, aux Étoiles de mer, surtout à leurs pédicellaires; je rencontre fréquemment des individus occupés à brouter sur *Actinoloba dianthus*, et j'observe un jour une douzaine de Collemboles rassemblés sur le pharynx évaginé d'un *Tealia crassicornis*, dans la zone des Laminaires.

Par contre, dans mes tubes, un *Phascolosoma*, qui se rencontre dans les anfractuosités des rochers, *Eulalia viridis*, et un petit Térébellien sont négligés: deux *Actaletes* qui s'approchent de ce dernier s'engluent misérablement dans le mucus abondant du Tubicole. A la plage, *Doris tuberculata* est toujours délaissé. On dirait qu'une couche abondante de mucus constitue une protection dont s'écartent les *Actaletes*.

Ces données sur l'alimentation d'*Actaletes* permettent, je pense, de comprendre la localisation du Collembole: si des anfractuosités aériennes rendent possible son existence dans un habitat exceptionnel, c'est, avec ce facteur, la présence d'Astéries, de *Polydora*, et la fréquence de formes plus caractéristiques, comme *Actinoloba* et les Hermelles, qui fixent le niveau occupé par *Actaletes* dans la zone des marées.

Dans mes essais, les Annélides offerts aux *Actaletes* sont nus. Comment, dans les circonstances naturelles, le Collembole peut-il s'attaquer à ces Tubicoles, dont l'un, *Polydora*, est rétracté dans un tube de calibre trop étroit pour le corps du carnassier adulte, et dont les autres se protègent, du côté de l'orifice libre, par un opercule solide ou par une brosse de soies chitineuses? Je vois, dans mon petit aquarium recouvert d'une cloche, les *Actaletes* courir sur la portion émergée d'un bloc d'Hermelles et pénétrer, mais sans s'arrêter, dans les tubes habités par des individus rétractés. Après plusieurs heures d'exposition à l'air, certaines Hermelles s'étalent de leurs tubes et deviennent accessibles aux *Actaletes*, mais ce sont des individus dont les tubes, brisés postérieurement, ont laissé s'écouler leur eau. Cela semble indiquer que, dans les conditions naturelles, *Actaletes* ne peut guère s'attaquer qu'aux Tubicoles dont les étuis ont été accidentellement fracturés, ce qui ne doit pas être exceptionnellement rare sur les brisants où prospèrent les Hermelles.

Après vingt à trente heures, il y a expulsion d'un excrément, que je retrouve sur la paroi de mes récipients : une masse en forme de boudin, gélatineuse, transparente, rosée ou jaunâtre avec granulations, de la grandeur et de la forme du contenu solide de l'intestin moyen, qui a donc été rejetée en bloc ⁽¹⁾.

4. **Agglomérations.** — Or, c'est spécialement après un repas que je vois mes *Actaletes* constituer dans mes récipients ces agglomérations curieuses, où les individus sont groupés par quelques unités ou par douzaines. Ils y sont complètement immobiles, les pattes plus fléchies que pendant la marche,

(1) La figure 2 montre que l'intestin terminal, qui doit ainsi, à un moment déterminé, recevoir le noyau solide du contenu de l'intestin moyen, est beaucoup plus long que chez les autres formes de Collemboles (Cf. *Recherches sur Collemboles et Thysanoures*, 1900, planches III, IV, VI, VII, VIII).

chacun des associés touchant au moins un compagnon par une de ses antennes, en ce sens que le premier, le deuxième ou plus rarement le troisième article de cette antenne se trouve pressé contre le corps du voisin de façon à fléchir l'organe vers l'arrière.

Un individu s'amène, qui chemine en tapotant alternativement le substratum de ses antennes dirigées obliquement vers l'avant; dès le premier contact d'une de ses antennes avec le corps d'un autre Collembole, situé à la périphérie du groupement, le sujet s'arrête, pendant que ses antennes, étendues transversalement, continuent à frémir pendant quelques secondes; puis il avance un tantinet encore, jusqu'à ce que l'antenne se trouve fléchie en arrière. Et l'agglomération compte un associé immobile de plus.

A l'occasion d'une faible excitation, comme un choc léger du récipient, on voit certains associés, peu serrés, remuer un instant leurs pattes et se pousser en avant jusqu'à obtenir un contact fléchissant davantage leurs antennes : c'est ainsi que les amas deviennent de plus en plus pressés.

Les agglomérations une fois constituées, on peut, sans secousse, les orienter comme on veut, et diriger leurs constituants n'importe comment par rapport à la lumière ou à la verticale. Pour disperser les groupements, il faut des secousses répétées, l'arrivée d'une nappe d'eau de mer qui les sépare du substratum, ou une augmentation brusque de l'éclairage. — Et ils se reconstituent, plus ou moins rapidement selon l'intensité de l'excitation perturbatrice : les individus dissociés n'obéissent que peu de temps, après cette excitation, à leur géotropisme et à leur phototropisme. Les groupements se reconstituent ordinairement plus lâches qu'antérieurement : tout associé se retrouve à une distance plus grande du voisin qu'il touche par une antenne fléchie; et il arrive qu'il y ait momentanément à la périphérie des individus isolés, sans contact avec

d'autres : comme si l'immobilisation, pour avoir duré, rendait plus difficile la reprise de la locomotion.

De cette manière donc se reconstituent dans mes récipients des agglomérations, en plaques circulaires sur les parois de verre (où elles se prêtent à l'observation sous le microscope), en amoncellements pressés, dans les petites anfractuosités que j'ai entaillées dans le liège de certains bouchons. L'arrivée d'eau de mer sur un îlot le soulève et le disperse; mais une manœuvre brusque arrive à submerger en bloc un amas logé dans une dépression : ses constituants restent immobiles, comme dans toute agglomération, sauf des mouvements de tassement que révèlent les changements de forme de la membrane argentée tendue sur les aspérités périphériques de l'amoncellement non mouillable. Et l'on se rend compte de ce que la bulle d'air qui reste englober le groupe est ordinairement beaucoup plus volumineuse que la somme des petites bulles que maintiendraient individuellement les participants isolés. — La formation d'agglomérations se comprend ainsi présenter des avantages dans les conditions naturelles, quand l'eau montante cerne un groupe d'*Actaletes* dans une dépression peu profonde : c'est une quantité d'air respiratoire plus grande, conservée à la disposition des Colleboles submergés temporairement.

Cette tendance à l'agglomération se manifeste spécialement chez les individus qui ont mangé plus ou moins récemment. Ainsi, des *Actaletes* qui, 36 heures auparavant, s'étaient rassasiés sur une Étoile de mer et refusaient de s'attaquer à une proie nouvelle, persistaient à constituer une agglomération à la lumière diffuse. Une exposition au soleil disperse momentanément les individus; mais ils finissent par se rassembler au haut du tube, dans une région relativement bien éclairée. — Par contre, des exemplaires qui ont jeûné depuis huit jours circulent, dans des conditions analogues, pendant deux heures au moins.

L'expérience montre que l'influence du repas précédent —

qui peut persister plus d'un jour ⁽¹⁾ — peut être suffisante pour établir une tendance à l'agglomération très prononcée, sans qu'il faille invoquer l'influence de mouvements antérieurs prolongés (« fatigue ») : les exemplaires de la première expérience, en effet, étaient restés agglomérés et immobiles pendant un jour et demi et ne furent amenés à marcher que pendant quelques minutes.

Mais la « fatigue » me paraît aussi favoriser la tendance à l'agglomération. Des exemplaires qui, le matin du 19 septembre, ont sauté deux heures au soleil avant de se réfugier — lorsque le récipient a été mis à la lumière diffuse — dans un creux obscur, cessent de sauter, l'après-midi, au soleil, après cinq minutes, et se rassemblent en dix minutes dans un enfoncement. — Le lendemain matin, j'obtiens un résultat analogue, semble-t-il, malgré l'inconstance de l'ensoleillement; la persistance de temps couvert ne m'a pas permis de recommencer suffisamment ces essais.

En fin de compte, le phénomène de l'agglomération apparaît comme une réaction où l'attouchement particulier et la poussée en arrière d'une antenne déterminent une inhibition des mouvements de locomotion; et cette réaction se manifeste spécialement chez les *Actaletes* qui ont mangé plus ou moins récemment, ou, semble-t-il, qui ont précédemment beaucoup sauté. — Je ne puis ranger une réaction semblable dans le groupe des tactismes; elle comporte des associations de sensations, elle me rappelle des phénomènes d'« immobilisation réflexe »; et, s'il me fallait absolument la classer, ce serait parmi « les complexes de réflexes qui se manifestent chez un animal dans certains états de sensibilisation de l'organisme ».

(1) Remarquons que cette influence du repas précédent, variable, et qui peut persister plus d'une journée, ne peut déterminer dans les allures d'*Actaletes* un rythme concordant avec celui des marées.

5. **Action de la lumière.** — Mais revenons à l'action de la lumière. J'ai maintenu longtemps de nombreux *Actaletes* dans un flacon cylindrique (d'environ un demi-litre), couvert par une plaque de verre, et constituant une sorte d'aquarium où émergeait de l'eau un petit bloc d'Hermelles, sur lequel j'avais disposé une Ulve et une petite touffe de *Ceramium*. Dans ce récipient où ils auraient vécu indéfiniment, semble-t-il, les *Actaletes*, abrités contre toute agitation de l'atmosphère et exposés à une lumière diffuse qui ne variait pas brusquement, restaient immobiles pendant des journées, la plupart amassés dans une anfractuosit  du rocher, quelques-uns, isolés, sur la paroi en verre ou sur la surface de l'eau. Mais si, comme j'en ai dit un mot au paragraphe précédent, on expose le récipient à la lumière directe, au besoin en éclairant la cachette antérieurement obscurcie, tous les *Actaletes* se mettent à courir et à sauter; et leurs mouvements persistent pendant une heure, deux heures, toute la durée de leur exposition au soleil.

Un éclairage intense détermine donc une activation de la locomotion, rappelant l'action tonique qu'exercent les sensations lumineuses sur notre énergie musculaire. Et, pendant ce temps, si un individu en mouvement passe dans une zone obscure et se trouve soustrait à cette action de l'éclairage, il ralentit sa marche et même s'immobilise, surtout s'il vient à toucher un autre individu : après quelque temps, on trouve accumulés dans un creux du bloc d'Hermelles, qui a fonctionné comme « piège », un certain nombre des hôtes du récipient.

Or, je vois dans ce qui précède l'explication du phénomène décrit au paragraphe 2, qui pouvait au premier abord évoquer l'idée d'un renversement du phototropisme, d'abord positif : des *Actaletes*, introduits à la plage dans un tube qui séjourne ensuite une demi-heure dans une poche ou dans un seau de toile, se retrouvent agglomérés; dispersés à la lumière diffuse, par une agitation mécanique, ils s'agglomèrent de nouveau, de préférence dans les régions obscures du tube.

Car un fait m'a frappé dans la suite de ces observations : c'est que, si les *Actaletes*, à la plage ou au laboratoire, s'orientent positivement par rapport à la lumière et pivotent instantanément sur eux-mêmes quand on retourne leur tube de 180°, par contre, les exemplaires qui viennent de s'agglomérer et que je disperse, ne manifestent aucune orientation de ce genre ; ils courent dans tous les sens, en rond quelquefois, avant de se réunir. Je vois donc là, non le remplacement d'un phototropisme positif par un phototropisme négatif, qui ne se constate pas, mais l'intervention d'un comportement nouveau, assez compliqué, qui masque le phototropisme positif.

Ceci n'est pas tant une querelle de mots qu'une tendance analytique. J'avoue, en effet, une tendance à interpréter les réactions d'animaux comme les Insectes par des facteurs moins vagues que les tropismes, par des réflexes d'ordre plus compliqué. L'introduction dans la psychologie animale de la notion des tropismes a eu incontestablement une influence heureuse, en aidant à débarrasser cette discipline d'explications stérilisantes et en suscitant nombre de recherches fécondes. Mais on a abusé, je pense, des explications simplistes par les tropismes, qui ont à mes yeux le défaut de détourner l'attention du mécanisme de la réception et du fonctionnement de l'appareil qui relie le récepteur à l'effecteur. Et je crois constater que si l'on pousse l'analyse des phénomènes dans ces directions, on est amené fort souvent à expliquer des réactions soi-disant tropiques, par des « associations de sensations » et par l'interférence de réflexes compliqués. J'espère pouvoir développer prochainement ces idées.

Pour en revenir à *Actaletes*, il me semble que les expériences d'insolation qui précèdent, expliquent quelques faits observés dans les conditions naturelles. Par temps couvert, on ne rencontre sur les roches de la plage qu'un nombre très minime de Collemboles, qui ne sautent pas : ils sont restés dans leurs retraites ou se meuvent modérément ; et c'est sur, ou plutôt

sous les Astéries qu'on en capture, dans la zone habituelle. Par des marées médiocres, qui ne découvrent certains rochers qu'un temps trop court, on n'aperçoit que de très rares individus sur des blocs dont les anfractuosités en recèlent d'innombrables.

6. Géotropisme. — Comme je l'ai signalé déjà, *Actaletes* manifeste, constamment, un géotropisme négatif, sur le fonctionnement duquel je n'ai actuellement aucune idée. Je lui aperçois deux conséquences dans les conditions habituelles :

D'abord, en déterminant les Collemboles, sortis de leurs retraites à mer basse, à se déplacer en hauteur et à régrimper immédiatement sur le rocher au pied duquel un saut les a jetés ; cette tendance contraire leur éparpillement dans le sens horizontal et les maintient dans la zone habitable et même sur le bloc habituel.

Puis après leur rentrée dans une anfractuosité, le géotropisme les amène à gagner le haut des cavités dont l'eau va envahir les régions inférieures.

*
* * *

Il reste à considérer les manœuvres de la retraite, vers le moment de la mer montante. En n'admettant pas l'apparition périodique d'un phototropisme négatif qui coïnciderait avec le retour des eaux, je dois renoncer à invoquer, pour comprendre la rentrée des *Actaletes* dans les anfractuosités protectrices, une attraction phototropique par une surface plus sombre, du genre de celle que G. BOHN constatait chez ses Littorines ; et il faut faire intervenir un mécanisme plus complexe, une association de sensations.

J'ai pu assister deux fois à la remonte régulière d'une mer très calme, au moment où elle atteignait et submergeait les blocs à *Actaletes*. Ces blocs avaient paru déserts un peu auparavant, et vraisemblablement leur population était déjà cachée dans les anfractuosités. Mais à la limite de l'eau montante, sur

une hauteur d'un décimètre ou deux, apparaissait une zone d'*Actaletes* grim pant, sautant parfois, retombant sur la surface de l'eau dont ils rebondissaient immédiatement : je me figure que c'étaient des individus qui s'étaient antérieurement agglomérés sous les *Ceramium*, en des points que l'eau pouvait atteindre, et qui se trouvaient obligés de chercher meilleures retraites.

Comme il était impossible de rester, par une mer agitée, à regarder de près comment des *Actaletes* se comporteraient vis-à-vis des vagues, j'ai fait quelques essais avec des exemplaires logés dans des tubes remplis au quart d'eau de mer, que je balançais de façon à les immerger plus ou moins brutalement. Après une secousse, il restait généralement des *Actaletes* flottant sur l'eau, rassemblés en ilot par la tension superficielle : certains se retrouvaient dans la position normale, prêts à sauter ; d'autres, mouillés en quelques régions circonscrites de leur corps, adhéraient au liquide. J'ai déjà décrit ⁽¹⁾ les mouvements très coordonnés qu'effectuent ces individus pour dégager de l'eau leurs organes mouillés et se redresser. Et le groupe se réduit progressivement par le départ d'unités qui, après un saut, vont s'agripper à la paroi du tube et s'agglomérer au plafond. On a là, je pense, des manœuvres analogues à celles qui permettent à des *Actaletes* de résister au choc des vagues qui les rejettent généralement sur leur rocher.

(1) *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXXIV, 1901; p. 478.