

7^e Série. T. XLIII

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD,

ET CONTINUÉ PAR

L. BLARINGHEM (PARIS),
G. BOHN (PARIS),
M. CAULLERY (PARIS),

CH. JULIN (LIÈGE),
F. LE DANTEC (PARIS),
F. MESNIL (PARIS),

P. PELENEER (GAND),
CH. PÉREZ (PARIS),
ET. RABAUD (PARIS).

Et. RABAUD, Secrétaire de la Rédaction.



LONDRES,

DULAU & C^o
Soho-Square, 37.

PARIS,

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés,
3, rue d'Ulm
Paul KLINCKESIECK, rue Corneille, 3.

BERLIN,

FRIEDLÄNDER & SOHN
N.-W., Carlstrasse, 11

(Sorti des presses le 16 Juillet 1909)

BULLETIN SCIENTIFIQUE DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

QUARANTE-TROISIÈME ANNÉE (1909).

Le *Bulletin scientifique* paraît par fascicules datés du jour de leur publication. Chaque volume grand in-8°, comprenant 4 fascicules, contient 500 pages environ avec des figures dans le texte et des planches.

Sans négliger aucune des parties des sciences biologiques, la direction s'attache surtout à publier des travaux ayant trait à l'Evolution (ontogénie et phylogénie) des êtres vivants. Les recherches relatives à l'éthologie et à la distribution géographique dans leurs rapports avec la théorie de la Descendance occupent aussi une large place dans le *Bulletin*.

Enfin, ce recueil peut être considéré comme le journal de la Station zoologique de Wimereux (Pas-de-Calais), fondée en 1874 par le Professeur A. GIARD.

PRIX DE L'ABONNEMENT A UN VOLUME :

Pour Paris..... 30 fr.
Pour les Départements et l'Étranger..... 32 »

L'abonnement est payable après la livraison du premier fascicule de chaque volume, et sera continué, sauf avis contraire et par écrit.

SÉRIES ANTÉRIEURES.

- 1^{re} Série. — T. I-IX 1869-1877. *Bulletin Scientifique historique et littéraire du département du Nord et des pays voisins.*
2^e Série. — T. X-XVIII 1878-1887. *Bulletin Scientifique du département du Nord et des pays voisins.*
3^e Série. — T. XIX-XXI 1888-1890.
4^e Série. — T. XXII-XXXI 1891-1900.
5^e Série. — T. XXXII-XL et XXXIV^{bis} 1901-1906.
6^e Série. — T. XLI et XLII 1907-1908.
- Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique.*

Les tomes II, III, VIII-XI, XVII-XIX et XXIII sont épuisés, quelques exemplaires des tomes suivants sont encore en vente : TT. V, VI, VII, au prix de 15 francs le vol. ; TT. XII-XVI, au prix de 6 francs le vol. ; les tomes XX-XXII, XXIV, XXVI, et suivants au prix de 35 francs le vol. ; le T. XXV (1893) au prix de 40 francs.

Pour l'achat de volumes, séries ou collections

et

Pour tout ce qui concerne la *Rédaction* et l'*Administration*,

s'adresser

à la *Rédaction du Bulletin Scientifique*

3, rue d'Ulm,

PARIS.

Les auteurs recevront gratuitement 50 tirages à part. Ils pourront en obtenir un plus grand nombre au prix de revient. Les exemplaires ne peuvent être mis dans le commerce à moins de conventions spéciales.

L. BLARINGHEM

LA PARTHÉNOGÉNÈSE DES PLANTES SUPERIEURES.

CHAPITRE I. — HISTORIQUE ET DÉFINITIONS.

La parthénogénèse végétale, c'est-à-dire la formation de graines fécondes sans la production préalable d'une cellule œuf, résultant de la fusion de deux cellules sexuées, est une notion qui est apparue et s'est développée avec la notion de sexualité végétale. Déjà CAMERARIUS dans sa lettre célèbre sur le sexe des plantes (*De sexu plantarum epistola*, 1694) reconnaît que dans ses essais de castration du Maïs il obtient, malgré l'absence de pollen, le développement de graines fertiles sur les épis latéraux femelles. Un siècle plus tard KOELREUTER, puis CONRAD SPRENGEL montrent bien la possibilité du transport du pollen à de longues distances soit par les insectes, soit par le vent ; mais, à la même époque, les expériences de SPALLANZANI (1767-1779) relatives à la parthénogénèse du Chanvre, de l'Épinard, des Courges font autorité et, malgré le démenti donné par VOLTA, on invoque encore ces faits pendant toute la première moitié du dix-neuvième siècle en faveur de la possibilité accidentelle, il est vrai, de la production de graines sans fécondation. Aussi, les progrès accomplis par AMICI, BRONGNIART, RICHARD BROWN, UNGER, NAEGELI et HOFFMEISTER dans la détermination du mécanisme de la fécondation des plantes n'ont pas suffi pour frapper de discrédit les expériences et les observations plus ou moins rigoureuses de HENSCHEL (1817-1818), de LECOQ (1827) de GIROU DE BUZAREINGUES (1827-1833), de RAMISCH (1833-1838), de BERNHARDI (1834-1839), de TENORE (1854), de GASPARINI (1846) et de NAUDIN (1856).

Quelques-unes des plantes citées par ces auteurs sont encore actuellement l'objet de recherches patientes qui semblent plus ou

moins en faveur d'une véritable parthénogénèse ; il n'est donc pas inutile d'en dresser la liste et d'indiquer les cas les plus douteux.

a) *PLANTES DIOÏQUES.*

Bryonia dioïca d'après NAUDIN (confirmé en 1904 par BITTER),
Cannabis sativa d'après CAMERARIUS, SPALLANZANI, HENSCHÉL,
 GIROU DE BUZAREINGUES, BERNHARDI et NAUDIN,

Datisca cannabina d'après WENDEROTH et FRESENIUS (très douteux),

Lychnis dioïca d'après HENSCHÉL et GIROU DE BUZAREINGUES,
Mercurialis annua d'après LECOQ, RAMISCH, NAUDIN et THURET,
Pistacia narbonensis d'après BOCCONI et TENORE,
Spinacia oleracea d'après SPALLANZANI, LECOQ et GIROU DE BUZAREINGUES.

b) *PLANTES MONOÏQUES.*

Cucurbita Melopepo, *C. Citrullus* et autres espèces d'après SPALLANZANI, SAGERET et HENSCHÉL,

Ficus Carica d'après GASPARINI,

Urtica pilulifera d'après HENSCHÉL (très douteux).

Les observations auxquelles ces plantes furent soumises ont été souvent minutieuses. On ne peut que louer le soin avec lequel SPALLANZANI, GIROU, NAUDIN, GASPARINI, THURET ont évité l'apport de pollen en isolant et en castrant les plantes étudiées ; les descriptions soignées que ces auteurs donnent au sujet des conditions de culture montrent bien qu'il s'agit d'expériences sérieuses.

Toutefois, il est une particularité commune à toutes ces plantes qui peut avoir faussé les expériences. Il est fréquent d'observer des individus hermaphrodites dans les espèces dioïques citées plus haut et l'hermaphroditisme affecte principalement les plantes femelles. Tantôt les fleurs femelles sont accompagnées de très petites fleurs mâles, tardives et à peine visibles (*Cannabis*, *Mercurialis*, *Spinacia*, *Urtica*), dont la présence était signalée dans la lettre de CAMERARIUS intitulée *De Spinachia et Urticu androgynis* (1698), tantôt les fleurs d'une plante en apparence femelle sont en partie hermaphrodites comme il m'a été possible de le reconnaître sur certaines lignées monstrueuses de Chanvre et d'Épinard (1907 et 1908). La transmission héréditaire de cette anomalie, plus ou moins accusée suivant les lignées, montre que les résultats des essais peuvent avoir été très différents selon les cas. Ainsi, en 1791,

DE MARTI répéta les expériences de SPALLANZANI et montra la présence d'étamines sur des plantes prétendues femelles de Melon d'eau, de Chanvre et d'Épinard. Il assure n'avoir jamais obtenu de graines fertiles quand il a pu enlever toutes les étamines, ce qui est très difficile, ajoute-t-il.

Pourtant LECOQ, dont les essais sur la fécondation des plantes et sur la production des hybrides sont justement célèbres, affirmait encore en 1827 que les plantes qui ne peuvent fleurir qu'une fois, comme l'Épinard, le Chanvre et la Mercuriale annuelle, donnaient des graines fertiles sur des pieds strictement femelles et isolés. Par contre, dans la même série d'expériences, les pieds femelles et vivaces du *Lychnis dioïca*, qui peuvent fleurir à plusieurs reprises ont toujours été stériles après isolement. RAMISCH et NAUDIN ont confirmé plus tard les faits signalés par LECOQ. D'après RADLKOFER (1857), THURET a répété cette expérience avec plein succès à Cherbourg en isolant des pieds femelles dans une chambre qui n'a pas été ouverte pendant tout l'été. Or ces savants, qui ont contribué à établir la généralité de la sexualité végétale, ne peuvent être accusés de partialité.

Il faut aussi se demander si les graines ainsi obtenues sont fertiles. CAMERARIUS, dans la lettre *Ova Mercurialis subventanea* (1691), avait signalé que les ovaires des Mercuriales femelles grossissent sans fécondation préalable et contiennent des graines vides qui ont au premier abord l'aspect de graines normales; elles sont souvent d'un blanc jaunâtre et ne renferment ni endosperme, ni embryon. Il en est de même pour les Épinards et j'ai observé l'an dernier fréquemment le même fait sur des épis de Maïs isolés à l'intérieur de sacs de papier parcheminé (BLARINGHEM-1909). Le gonflement de l'ovaire sans fécondation est rare dans le Maïs, mais se répète dans certaines lignées qui sont toujours les mêmes; de plus les stigmates, qui ont d'ordinaire une croissance de longue durée pour les épis non fécondés, se fanent dans ce cas de bonne heure. Cette objection aux prétendus cas de parthénogénèse fut faite par FR. GAERTNER à propos des essais de WENDEROTH et de FRESSENIUS relatifs au *Datisca cannabina*; car FRESSENIUS n'a ni disséqué, ni fait germer les graines qu'il a obtenues et celles que WENDEROTH a envoyées à GAERTNER ne renfermaient pas d'embryon.

*
* *

2. DISCUSSION DE QUELQUES CAS DOUTEUX.

Il n'est pas rare qu'on ait opposé à des expériences faites avec la plus grande rigueur scientifique des essais contradictoires qui ont rarement été l'objet des soins pris dans l'étude des faits observés pour la première fois. De plus, dans la plupart des cas, les essais ont porté sur un matériel différent et on n'a pas tenu compte de l'importance capitale des tendances différentes de diverses lignées de la même espèce systématique. Les connaissances plus exactes que nous possédons actuellement sur les espèces élémentaires et sur les lignées pures montrent que toutes les observations citées plus haut, favorables ou défavorables à la parthénogénèse végétale, peuvent être exactes, quoique contradictoires en apparence.

Les observations de REGEL et de SCHENK par exemple ont fait rejeter les expériences de NAUDIN et de LECOQ ; elles n'apportaient cependant pas d'autre argument que celui invoqué cinquante ans plus tôt par DE MARTI, c'est-à-dire la présence fréquente de fleurs mâles sur des pieds en apparence femelles de *Mercurialis* et de *Spinucia* ; cette objection a été prévue par tous ceux qui ont parlé de parthénogénèse des végétaux supérieurs.

FÖCKE (1890) termine une étude très importante sur les hybrides par l'exposé d'une curieuse observation faite sur *Bryonia dioïca* L. Une plante femelle et isolée de cette espèce ne donna aucun fruit pendant tout l'été ; mais, à l'automne, plusieurs baies parvinrent à maturité. Les graines semées donnèrent plusieurs plantes femelles qui se distinguaient de la plante mère par l'abondance des fruits formés à grande distance de toute plante mâle. Le doute émis par FÖCKE sur la valeur de ce fait semble disparaître avec les observations de BITTER (1904). Il plaça, dans une serre, une plante femelle de Bryone dont les fleurs ne fournirent aucun fruit pendant la période de floraison ; mais plus tard, il put récolter quelques baies bien formées, dont neuf graines germèrent et donnèrent des plantes, toutes mâles cette fois.

De même W. KRÜGER (1908) a réussi à isoler une lignée parthénogénétique et femelle de *Mercurialis annua*. En 1901, KRÜGER observa, dans des pots où se développaient d'autres plantes, quelques pieds femelles de Mercuriale portant de nombreux fruits à graines fertiles. Ces graines, développées en l'absence de plante

mâle, furent projetées spontanément sur les mêmes pots et les pots voisins où elles ne donnèrent en 1902 que des plantes femelles. Ces remarques déterminèrent KRÜGER à faire des cultures soignées ; il récolta les graines de quelques Mercuriales et les sema en serre sur de la terre stérilisée. Cette lignée a donné jusqu'ici des plantes presque toutes femelles. Les individus mâles, très rares, ont été enlevés avant l'épanouissement des fleurs et le seul individu hermaphrodite observé n'a fourni aucune graine. On ne peut s'empêcher de rapprocher ces expériences des observations de THURET sur la même plante.

Le Figuier, étudié par GASPARRINI, puis par TREUB, semble bien présenter des particularités analogues. D'après SOLMS-LAUBACH (1882) le *Caprificus* ou Figuier sauvage serait une race dont les inflorescences ne renferment le plus souvent que des fleurs fertiles mâles, mais parfois aussi des fleurs femelles qui donnent rarement des graines mûres, car, dans la grande majorité des cas, elles se transforment en galles renfermant les larves du *Blastophaga grossorum*. Le Figuier sauvage aurait donné par une culture prolongée le Figuier proprement dit ou *Ficus Carica* dont les inflorescences ne portent que des fleurs femelles. FRITZ MÜLLER au contraire a repris l'hypothèse de LINNÉ à savoir que le *Caprificus* est la forme mâle et le *Ficus Carica* la forme femelle d'une seule et même espèce. L'étude de plusieurs espèces de *Ficus* exotiques a conduit SOLMS-LAUBACH à adopter cette dernière manière de voir (1885). Le *Blastophaga* est l'agent de la pollinisation ; développé dans l'inflorescence mâle du Caprifiguier, il pénètre dans les inflorescences femelles du Figuier pour y déposer ses œufs et il apporte le pollen qu'il laisse sur les stigmates. Par castration parasitaire, l'espèce polygame (à pieds monoïques et femelles) est devenue dioïque.

GASPARRINI (1846) avait remarqué à plusieurs reprises la production de graines de *Ficus Carica*, à embryons bien développés, sans l'intervention d'insectes. Pour empêcher leur pénétration dans le réceptacle il a obturé avec de la gomme, de l'argile ou une autre matière visqueuse l'ouverture de la figue encore fort petite et avant que l'insecte du Caprifiguier ne commence à sortir des fruits de cet arbre. Malgré cette précaution, les figues tenues closes parvenaient à maturité et renfermaient un grand nombre de graines fécondes. Quant à l'objection possible qu'il pouvait se trouver accidentellement quelques fleurs mâles parmi les fleurs femelles du réceptacle du

Figuier, GASPARRINI affirme qu'il n'a jamais trouvé de fleur mâle, pas plus dans les figues qu'il avait closes que dans les autres figues tardives. L'examen des écailles de l'entrée du réceptacle, des pédoncules des fleurs, des replis du fruit n'ont jamais offert rien qui ressemblât à du pollen et put en remplir les fonctions fécondatrices.

A la demande de SOLMS-LAUBACH, ces expériences furent reprises à Naples par MAYER et VALIANTE et n'ont pas donné de résultats décisifs ; il se pourrait que les difficultés matérielles aient faussé les expériences de GASPARRINI, mais cependant quelques graines mûres furent obtenues par MAYER et VALIANTE sans l'intervention reconnue de Blastophages. La parthénogénèse du Figuier cultivé reste donc douteuse, mais elle acquiert une grande vraisemblance après les recherches de TREUB sur des figuiers exotiques.

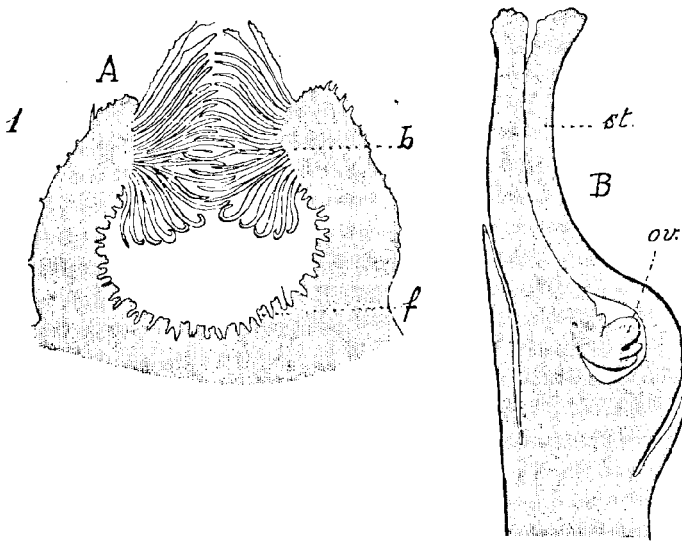


FIG. 1. — A. Coupe de l'inflorescence femelle du *Ficus hirta* ; *b*, bractées qui protègent l'entrée de la jeune figue entre lesquelles on retrouve les ailes brisées des Blastophages qui y pénètrent ; *f*, jeunes fleurs femelles dont la description détaillée est fournie par la fig. B ; *st.*, style, *ov.*, jeune ovule dont les téguments sont à peine esquissés. (d'après TREUB, 1902).

En 1902, TREUB a publié les résultats de son étude de l'organe femelle et de l'embryogénèse de plusieurs Figuiers de Buitenzorg. Il y fut conduit par un fait signalé par CUNNINGHAM concernant le *Ficus*

Roxburghii du jardin botanique de Calcutta dont les inflorescences femelles produisent jusqu'à dix ou douze mille embryons, bien qu'on n'y trouve qu'un ou deux insectes. Le petit nombre de grains de pollen qu'ils apportent et dont on peut constater un commencement de germination ne permet pas d'expliquer la fécondation d'un aussi grand nombre d'ovules. D'ailleurs, CUNNINGHAM n'a observé dans *F. Roxburghii* ni oosphère, ni synergides, ni antipodes et l'embryon résulterait du développement anormal de cellules du tissu nucellaire. La piqûre de l'insecte, qui est nécessaire pour le développement du fruit, n'aurait d'autre effet que de provoquer le développement des tissus du réceptacle comme s'il était une galle.

Les études de TREUB concernent le développement des embryons du *Ficus hirta*, espèce polymorphe assez répandue à Buitenzorg. Le réceptacle est recouvert, même jeune, par des bractées et des écailles entre lesquelles doit se faufiler l'insecte pour entrer dans la figue. (fig. 1, A) et les fleurs femelles serrées présentent un calice à 4 pièces et un ovaire à long stigmate renfermant un ovule redressé (fig. 1, B). La cellule mère du sac embryonnaire se divise très rapidement en trois ou quatre cellules dont l'inférieure représente le sac embryonnaire. L'auteur insiste sur le cloisonnement de l'épiderme du nucelle qui forme une sorte de coiffe analogue à celle que MÜRBECK a décrit pour les *Alchimilla* (fig. 2, A et fig. 14, page 153); il n'a pu reconnaître l'existence d'une réduction chromatique. La formation des cellules du sac embryonnaire est

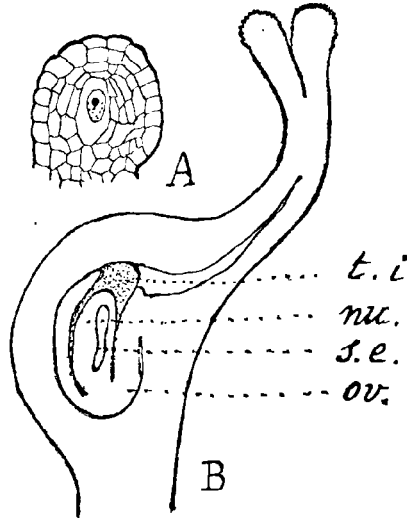


FIG. 2. — A. Ovule du *Ficus hirta*, au centre duquel on aperçoit la cellule mère du sac embryonnaire avec un gros noyau; l'épiderme a quelques cellules divisées par des cloisons transversales; — B. Coupe d'ovaire mûr du *Ficus hirta* dont l'ovule *ov.* présente un sac embryonnaire allongé, comprimé dans le nucelle *nu.*; le tégument interne *t. i.* par sa prolifération a obturé le micropyle. (d'après TREUB, 1902).

normale dans ses traits généraux, mais les noyaux polaires se fusionnent de très bonne heure.

C'est à ce stade que les Blastophages femelles (probablement *Blastophaga javana* MAYR), mis en liberté dans les inflorescences du Caprifiguiier, vont en quête de jeunes figues pour y déposer leurs œufs. Ils sont couverts de pollen qu'ils laissent en grande partie sur les écailles protectrices des réceptacles où parfois ils meurent emprisonnés. C'est d'ailleurs par erreur qu'ils pénètrent dans les inflorescences femelles, puisque leurs œufs ne s'y développent point. TREUB a pu suivre à la loupe le travail de l'insecte qui se pose successivement sur un grand nombre de stigmates qu'il essaie en vain de percer. Il laisse sur les stigmates un nombre de grains de pollen suffisant pour effectuer la fécondation de la majorité des fleurs.

A cette époque, la croissance des bords du tégument interne de l'ovule a fermé complètement le micropile (fig. 2, B); avec beaucoup de peine, on trouve çà et là quelques grains de pollen ayant germé sur les papilles du stigmate. Tandis que dans un nombre plus ou moins grand d'ovules, il n'y a encore que le noyau secondaire unique, d'autres ovules présentent à sa place deux, quatre ou même huit noyaux d'albumen (fig. 3, A). Sur 367 ovules fixés à un stade convenable, dont plus du quart avait un noyau secondaire multiple indiquant une division, *nulle part* TREUB n'a réussi à voir le moindre tronçon de tube pollinique. Or, l'oblitération précoce du micropile par un tissu sans méats doit permettre de reconnaître la présence du tube pollinique sans trop de difficultés, s'il existait. Le nombre des coupes examinées a dépassé 2.750. On pourrait objecter que le tube pollinique a pu pénétrer dans le sac embryonnaire avant le stade étudié; mais TREUB observe côte à côte des sacs avec des noyaux secondaires uniques et d'autres avec des noyaux à albumen multiples. Les nombreuses recherches sur la double fécondation (GUIGNARD, 1901) ont montré que la division nucléaire qui donne naissance à l'albumen suit de très près la fusion des noyaux générateurs avec l'oosphère et les noyaux secondaires. Dans le *Ficus hirta*, les noyaux de l'albumen se déplacent et certains viennent très près de l'oosphère commençant à se diviser et lui forment une sorte de collerette (fig. 3, B, C, D). D'ailleurs, la division de ces noyaux est très rapide et semble se faire par une mitose réduite ou raccourcie.

Aussi TREUB conclut que l'embryon du *Ficus hirta* est le résultat d'un développement parthénogénétique, et cela malgré le fait que l'on trouve des grains de pollen germant sur les stigmates.

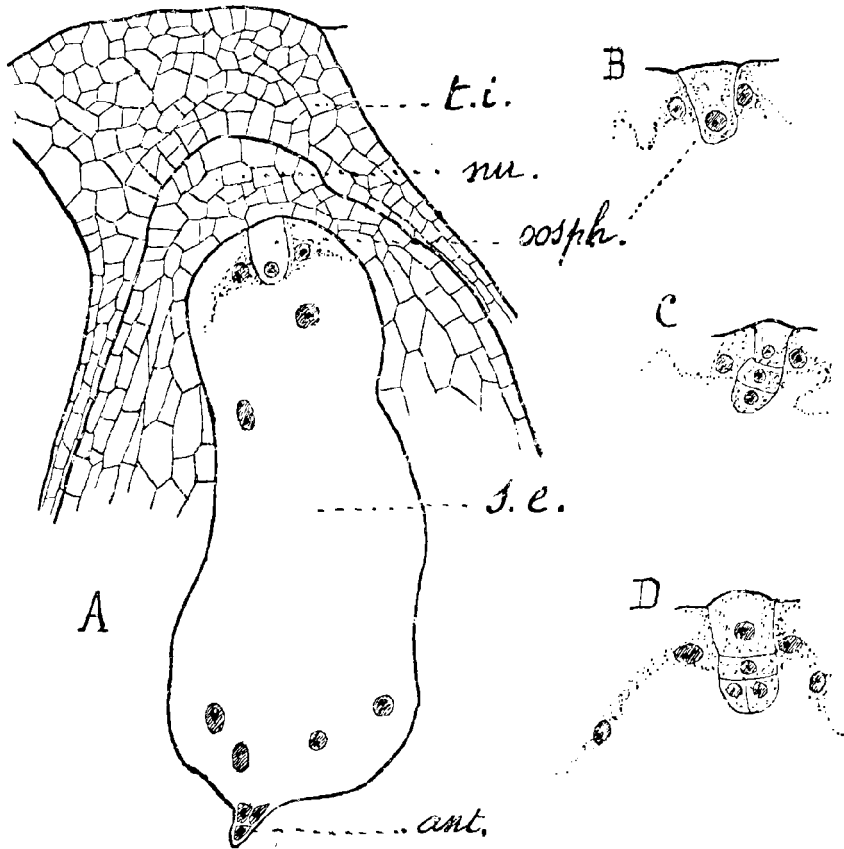


FIG. 3. — Coupe d'ovule du *Ficus hirta* montrant le tissu du tégument interne *t. i.* obstruant le micropyle, le nucelle, *nu.* et le sac embryonnaire *s. e.* dont l'oosphère *oosph.* est seule bien délimitée. Les antipodes *ant.* sont en voie de régression et l'albumen a commencé sa division probablement parthénogénétique. La figure A correspond à un stade où l'oosphère n'a pas commencé à se diviser tandis que l'on observe 8 noyaux d'albumen. Ceux-ci se multiplient et viennent se disposer en couronne autour de l'oosphère qui se divise sans être fécondée (fig. B, C, D) [d'après TREUB, 1902].

Dans le même mémoire, TREUB fournit aussi des indications sur les particularités du sac embryonnaire de *Ficus hirta*, *F. Roxburghii*.

ghii et *F. Ribes*, particularités qui montrent que les processus de la différenciation sexuelle de ces formes voisines est très différente selon les cas. De même GUIGNARD (1900) a longuement insisté sur les variations inattendues de l'appareil sexuel femelle de *Tulipa sylvestris* et de *Tulipa Gesneriana*. Cette dernière a un sac embryonnaire analogue à celui du Lis, tandis que *T. sylvestris* comme *T. Celsiana* offrent des cellules indifférenciées et réparties irrégulièrement, si bien qu'on y distingue mal l'oosphère des synergides et des antipodes.

*
* *

3. SEXUALITÉ ET PARTHÉNOGÈNESE.

Avant de passer à l'examen d'autres cas plus nets et mieux connus de parthénogénèse végétale, il n'est pas mauvais de tirer une conclusion des faits énoncés et de préciser le but de cette étude en limitant le sujet.

La croyance à la parthénogénèse des végétaux supérieurs a été acceptée par la plupart des botanistes jusque vers le milieu du siècle dernier. A cette époque, les découvertes d'AMICI, de MOHL, d'HOFFMEISTER et d'autres précisaient les conditions de formation de l'œuf des Phanérogames ; les travaux de THURET sur les *Fucus*, du comte LESZCZYC-SUMINSKI sur les prothalles de Fougères, d'HEDWIG sur les Mousses, de NÆGELI sur les Vaucheries montraient la généralité de la sexualité végétale. Les exemples de parthénogénèse cités étaient d'autre part invoqués par les partisans de la théorie opposée. Les faits, si précis soient-ils, importent peu lorsqu'ils s'opposent à une loi générale ; on a nié leur existence.

Il est bien évident que la parthénogénèse des végétaux supérieurs est exceptionnelle ; mais l'étude des exceptions permet souvent de mieux connaître le mécanisme des phénomènes plus communs. Tout porte à croire que la fécondation a pour effet de changer les conditions de nutrition de la cellule sexuelle femelle, oospore ou oosphère, qui, par suite de modifications du protoplasma ou du noyau (réduction chromatique), a perdu les qualités d'assimilation et de croissance. Nous possédons des exemples nombreux de pertes de caractères qui entravent l'assimilation et le développement. Les plantules albinas qui naissent parfois en grand nombre dans certaines

lignées de plantes panachées (*Humulus*) ou tératologiques (Maïs à plantules albinas) ont perdu la qualité de développer la chlorophylle indispensable à la fixation du carbone; on réussit à prolonger leur vie de quelques semaines et même à leur faire atteindre une taille double en les cultivant sur des solutions riches en glucose (BLARINGHEM, 1907). Il se peut même que, dans certaines conditions, le pigment vert disparu en apparence se développe avec intensité lorsqu'on donne aux êtres albinas une alimentation convenable. L'algue panachée étudiée récemment par W. J. BEYERINCK (*Chlorella variegata*) est complètement dépourvue de pigment lorsqu'elle croît dans la sève mousseuse de l'Orme piqué par un insecte, le *Cossus ligniperda*; cultivée en tubes stériles, sur des bouillons de bière gélatinée, elle reprend peu à peu sa couleur verte et forme en quelques semaines des plages vertes bordées de blanc jaunâtre comparables à certaines feuilles d'Erable panaché.

Nous abordons ici le problème de la signification physiologique de la sexualité et les expériences de MAUPAS sur le rajeunissement des Infusoires ciliés par la fusion de cellules provenant de lignées différentes nous montrent que la copulation sexuelle correspond à la mise en activité de qualités assimilatrices que ne possédaient pas les éléments sexuels isolés. Or, CALKINS a établi que la copulation de cellules provenant de lignées différentes pouvait être supplantée par la copulation de cellules dérivées d'une même lignée pourvu que ces cellules se soient développées et multipliées dans des milieux nutritifs différents (1).

Revenant aux végétaux supérieurs, nous sommes amenés à interpréter les cas de parthénogénèse accidentelle ou constante comme correspondant à des variétés, stables ou instables, possédant la qualité, que n'avaient pas leurs ancêtres, de former des oosphères capables de croître et de se diviser sans l'excitation préalable due à l'addition d'un des noyaux mâles du tube pollinique. On a de

(1) GIARD a souvent insisté (1899 et 1903) sur le phénomène de nutrition additive des gamètes et je renvoie le lecteur à l'étude de son beau mémoire où il expose les idées les plus nettes sur ce sujet. Les expériences de BATAILLON, de DELAGE, de LOEB sur la parthénogénèse des animaux ne rentrent pas dans le cadre de cette étude; elles montrent que la cellule sexuelle femelle a, dans tous les cas normaux, perdu la qualité d'assimiler et que, dans quelques cas particuliers, la présence de substances plus ou moins bien définies, provoque la réapparition de la qualité latente d'assimilation et provoque le développement parthénogénétique.

nombreux exemples de perte ou de réacquisition de caractères morphologiques qui définissent des variétés et qui correspondent à des changements dans le processus physiologique de la croissance des cellules. Les variétés d'arbres à port pleureur ont des branches qui ne sont plus sensibles au géotropisme négatif; les variétés dites fastigiées, parce que leurs rameaux sont disposés en balai, montrent au contraire un excès de sensibilité au géotropisme négatif. Les variétés de Maïs, de Pois à grains sucrés ont perdu la qualité de transformer les sucres de l'albumen en amidon; autrement dit, les diastases coagulantes n'entrent pas en activité au moment du dépôt des réserves dans l'albumen. Pourquoi n'existerait-il pas des variétés, des lignées parthénogénétiques?

Les variétés vivipares portent des fleurs régulièrement métamorphosées en rosettes de petites feuilles qui se détachent et multiplient l'individu. Beaucoup d'auteurs prétendent que certains facteurs externes, la température élevée, la sécheresse favorisent le déploiement de ce caractère, mais on ne peut nier que plusieurs espèces de Graminées (*Poa*, *Aira*, *Phleum*) ainsi que toutes les espèces du genre *Allium* sont particulièrement affectées par cette anomalie. De même, dans les fleurs, certaines pièces florales avortent fréquemment; les étamines des fleurs d'Orges et de Blés qui s'épanouissent durant une période de grande sécheresse sont rarement fertiles; il en résulte un avortement plus ou moins complet des grains et la présence d'épis ébréchés. JOHANNSEN (1903) a montré que ce défaut héréditaire parfois, caractérise alors certaines lignées; plus ou moins accusé selon les années, il est toujours sensible à un certain degré pour diverses sortes pures. D'après JOHANNSEN la sélection ne peut ni atténuer, ni augmenter cette tendance, mais seulement conduire à l'isolement de quelques lignées possédant ce défaut à un degré constant. La cause de l'avortement du pollen dans ces cas d'épis ébréchés d'Orges peut être homologuée à celle qui entraîne la stérilité des hybrides d'espèces différentes; j'en donnerai ailleurs la démonstration.

Admettant l'hypothèse de l'existence de lignées, de variétés ou d'espèces élémentaires parthénogénétiques, nous sommes conduits à limiter notre étude à celle des végétaux supérieurs, en raison même de l'absence de concordance dans la signification des mots *caractères spécifiques* et *variabilité*, appliqués aux végétaux inférieurs et aux végétaux supérieurs. On a trop insisté à mon avis dans

ces dernières années sur l'enchaînement des êtres, et surtout, sur la complication croissante des éléments sexuels à mesure qu'on s'élève dans la série des formes végétales. Sans doute, en ne tenant compte que des exceptions, on peut présenter une série ininterrompue de cas transitoires entre la reproduction de l'Amibe et la double fécondation du Lis. Il n'en est pas moins vrai qu'on pourrait avec tout autant de raisons classer les végétaux en deux grandes séries, suivant qu'ils possèdent ou ne possèdent pas de la chlorophylle, et grouper les Bactéries, les Champignons, les Orchidées saprophytes, les Cuscutes et les Orobanches dans un même embranchement.

Les principes de la classification naturelle des végétaux reposent sur les affinités multiples des groupes et non sur une telle ou telle particularité sexuelle ou végétative. La classification de LINNÉ, adoptée actuellement, repose sur la constitution de la fleur, c'est-à-dire sur la spécialisation des organes qui portent les éléments sexuels; elle a mis en évidence les liaisons naturelles des formes et elle traduit, pour les végétaux supérieurs, la phylogénie. La spécialisation des archégonies et des anthéridies dans les Mousses et les Cryptogames vasculaires, des oosphères et du pollen dans les Phanérogames est identique pour les différentes familles d'un même embranchement; la complication et la différenciation des éléments sexuels, croissantes depuis les Mousses jusqu'aux Dicotylédones correspondent sensiblement à l'évolution phylogénétique des végétaux supérieurs.

Il n'en est plus de même si l'on étudie les Thallophytes; la complication extrême de la formation des éléments sexuels chez les Floridées et des spores de certains Ascomycètes ne correspond à la complication de la sexualité des végétaux supérieurs que par les mêmes mots employés dans les deux cas pour traduire des faits différents. MASSART (1905) reconnaît que « les modes de sexualité et de mortalité des organismes inférieurs ont pris naissance un grand nombre de fois et peuvent être identiques dans des lignées qui ne sont nullement apparentées. » Qui peut nier l'existence d'une parenté des Mousses entre elles, des Fougères, des Gymnospermes, des Dicotylédones, des Monocotylédones entre elles, alors qu'il suffit de décrire la différenciation des éléments sexuels d'un type, pour que cette description soit valable pour toutes les formes des mêmes classes.

*
* *

4. DIVISION DU SUJET. DÉFINITIONS.

L'élimination des Thallophytes de cette étude limite le sujet à l'examen de la *parthénogénèse accidentelle*. On ne connaît en effet d'exemple précis de parthénogénèse artificielle, ou parthénogénèse provoquée expérimentalement, que chez les Algues et quelques Champignons. Les recherches de KLEBS (1896) sur le développement sans fécondation des gamètes d'Algues du groupe des Conjuguées (*Spirogyra*, *Zygnema*), des Desmidiacées (*Cosmarium*, *Closterium*), les observations de divers auteurs sur les Dictyotacées sont résumées avec soin par WINKLER (1908) dans un mémoire important auquel je renvoie le lecteur. Il y trouvera aussi l'exposé de quelques recherches sur la parthénogénèse des champignons du groupe des Saprologniées. L'ensemble de ces cas paraît rentrer dans la parthénogénèse générative ou *vraie parthénogénèse*, comprenant le développement de gamètes possédant la moitié du nombre des chromosomes des cellules végétatives. Il n'en existe pas d'autres exemples suffisamment précis pour qu'il en soit question ici, et par conséquent, on ne trouve, chez les végétaux supérieurs, rien qui ne puisse être comparé à la parthénogénèse artificielle des animaux, mise en lumière par les travaux de BATAILLON, de DELAGE, et de LOEB.

Avec WINKLER, nous pouvons adopter la division des cas de formation d'embryons sans fécondation préalable, en groupes définis ainsi :

I. **L'APOGAMIE** ou développement d'un Sporophyte (plante feuillée sauf Mousses) à partir des cellules végétatives du gamétophyte (sac embryonnaire ou prothalle) se décompose en :

a) **Apogamie somatique**, résultant de cellules ou de complexes de cellules qui possèdent le nombre double de chromosomes caractéristique de la plante feuillée.

b) **Apogamie générative**, résultant des cellules ne possédant que le nombre réduit de chromosomes des cellules sexuées.

II. La **PARTHÉNOGÉNÈSE** ou développement d'un sporophyte à partir de l'oosphère se décompose en :

c) **Parthénogénèse somatique**, lorsque l'oosphère offre le nombre double de chromosomes caractérisant la plante feuillée.

d) **Parthénogénèse générative**, lorsque le noyau de l'oosphère n'a que le nombre réduit de chromosomes.

D'après ce qui a été dit plus haut, nous ne connaissons aucun cas de parthénogénèse générative chez les végétaux supérieurs et il n'en sera plus question ici. On pourrait adopter pour l'étude des autres cas de développement parthénogénétique les subdivisions en paragraphes correspondant aux titres *a)*, *b)*, *c)*, mais nous aurons l'occasion de voir que des formes de plantes très voisines offrent indifféremment l'un ou l'autre mode de développement. Il paraît plus naturel d'examiner ensemble les modifications sexuelles des espèces de mêmes familles qui présentent dans leur production anormale d'embryons des analogies ou des différences saillantes.

Avant de le faire, il n'est pas sans intérêt, au point de vue historique comme au point de vue documentaire, d'examiner deux cas de production d'embryons hors du sac embryonnaire. L'exemple du *Cœlebogyne*, qui a été l'objet d'une étude approfondie de BRAUN peu de temps après la découverte de la parthénogénèse des Abeilles par VON SIEBOLD (1856), fut pendant longtemps le seul exemple de parthénogénèse cité chez les végétaux supérieurs.

CHAPITRE II. — **BOURGEONNEMENT. APOGAMIE
DES CRYPTOGAMES.**

5. **BOURGEONNEMENT DES ANNEXES EMBRYONNAIRES.**

La doctrine de la parthénogénèse végétale a été généralement admise pour des cas très spéciaux après les belles recherches d'ALEXANDRE BRAUN sur le *Chara crinita* WALLR., algue marine polymorphe et assez répandue sur les côtes d'Europe, et sur une Euphorbiacée américaine le *Cœlebogyne ilicifolia* (1857). Le *Chara crinita* donne en abondance des organes qui évoluent en spores malgré l'absence totale d'anthérozoïdes et ce résultat, confirmé récemment par MIGULA (1897), semble unique pour les différentes espèces de la famille des Characées.

Par contre, on a reconnu que le *Cœlebogyne ilicifolia* (fig. 5) ne présente pas une véritable parthénogénèse des gamètes femelles ; la production de graines fertiles sans fécondation préalable est le résultat d'un bourgeonnement de tissus d'origine nucellaire. L'importance historique du fait, qui fut pendant longtemps le seul bien établi, nous force à l'exposer avec quelques détails. A. BRAUN raconte l'histoire de cette plante dans les termes suivants (1857, p. 232) :

« En 1829, ALLAN CUNNINGHAM envoya au jardin de Kew trois pieds d'un petit arbrisseau rabougri, à feuilles de Houx, dont il ignorait même la famille, et qu'il avait trouvé croissant abondamment dans les forêts, le long du Brisbane, rivière qui se jette dans la baie de Moreton. Peu après leur arrivée à Kew, ces plantes donnèrent des fleurs femelles qui firent reconnaître en elles une Euphorbiacée. J. SMITH donna d'abord à l'espèce le nom de *Sapium ilicifolium*, auquel il substitua ensuite celui de *Cœlebogyne ilicifolia* (mot hybride formé de *cœlebs*, célibataire et de $\gamma\upsilon\upsilon\eta$, femme ou femelle). La première communication sur cette espèce curieuse fut faite à la Société Linnéenne de Londres, le 18 juin 1839. Ce qui avait particulièrement attiré sur elle son attention, c'est qu'elle donnait des graines parfaites dont on fit avec succès plusieurs semis successifs, bien que l'examen le plus attentif ne put y faire découvrir ni fleur mâle, ni organe quelconque producteur de pollen... Les données ont été confirmées par plusieurs habiles observateurs et, aujourd'hui,

vingt-sept années d'observations ont montré le *Cœlebogyne* toujours semblable à lui-même.

» Les observations faites au jardin de Berlin sont entièrement conformes à celles de Kew. M. AL. BRAUN a même poussé la précaution jusqu'à en transporter un pied dans sa chambre afin de pouvoir en suivre le développement presque sans interruption. L'étude attentive des graines a montré que beaucoup d'entre elles, quoique paraissant extérieurement bien conformées, ne renferment qu'un albumen raccorni et pas d'embryons, tandis que d'autres sont parfaites de tout point et embryonnées. »

L'ovule de la plante, pendant et anatrope, renferme à l'intérieur de deux téguments un nucelle dont le sac embryonnaire étroit et allongé occupe la plus grande partie de la longueur. Deux vésicules embryonnaires pourvues chacune d'un noyau sont visibles à la partie supérieure du sac tandis que, dans le reste du sac, des cellules libres

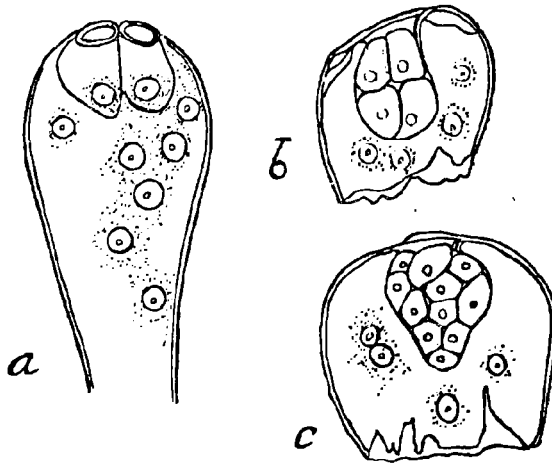


FIG. 4. — Développement parthénogénétique de l'embryon du *Cœlebogyne ilicifolia*. *a*, portion supérieure du sac embryonnaire avec 2 vésicules qui tiennent fortement à sa voûte; *b*, partie supérieure du sac montrant la naissance d'un embryon, (on y reconnaît le repli en doigt de gant du sac refoulé); *c*, jeune embryon à un stade plus développé (d'après A. BRAUN, 1856).

et distinctes commencent à se multiplier et produisent l'albumen (fig. 4, *a*). L'une des deux cellules fixes supérieures se divise en un court suspenseur unicellulaire, tandis que sa portion inférieure par suite de divisions transversales et longitudinales donne l'embryon.

Parfois aussi, on observe trois vésicules embryonnaires au sommet du sac. Dans un cas, DEECKE a observé un tube pollinique venant boutir à un sac embryonnaire déchiré en deux parties dans la préparation, mais BRAUN, qui n'a pas trouvé de pollen, suppose que ce tube pollinique est dû à la germination d'un grain de pollen d'une autre espèce. RADLKOFER à Kew trouva à la même époque (1857) un seul stigmate, sur 21 pistils examinés, auquel tint un grain de pollen qui d'ailleurs ne germait pas. Par contro, il n'a vu aucun tube pollinique dans les ovaires plus avancés où les deux tiers des ovules ont présenté le développement de une, deux ou même trois vésicules embryonnaires du sommet du sac. On observe donc à la fois la parthénogénèse et la polyembryonie dans le *Cælebogyne ilicifolia*.

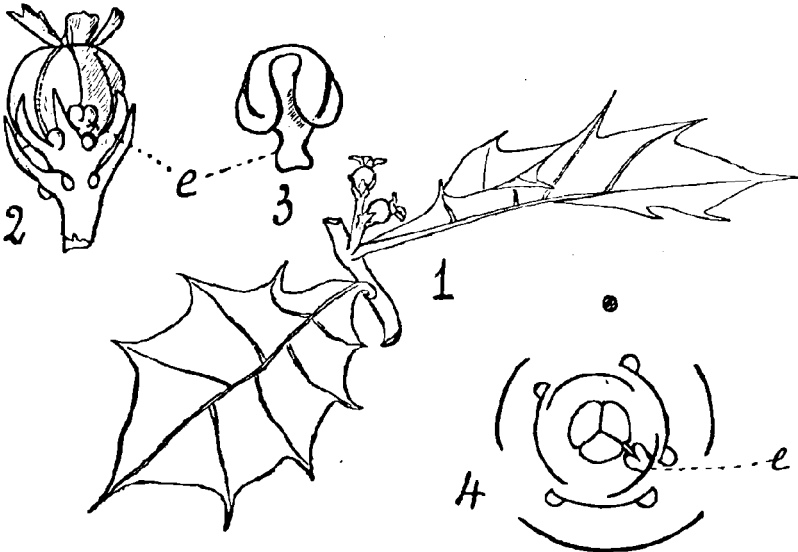


FIG. 5. — *Cælebogyne ilicifolia* à fleurs hermaphrodites, d'après KARSTEN, 1860. — 1, rameau portant à l'aisselle d'une feuille une courte grappe de fleurs dont l'une est figurée grossi en 2. On aperçoit entre les bractées glanduleuses une étamine *e* à court pédoncule (fig. 2 et 3); la figure 4 représente le diagramme de cette fleur anormale où l'étamine surnuméraire est située entre deux carpelles.

Les conclusions de BRAUN et de RADLKOFER furent attaquées trois ans plus tard par KARSTEN (1860) qui découvrit des fleurs hermaphrodites sur les plantes qu'avait étudiées BRAUN (fig. 5); quelques fleurs de l'épi présentaient une ou même deux étamines

alternant avec les carpelles. Le pollen renfermé dans ces étamines germe normalement et le tube pollinique formé venait au contact du sac embryonnaire. Toutefois KARSTEN avoue que le manque de matériaux ne lui a pas permis de reconnaître si le contenu cellulaire du sac était déjà formé avant le contact du tube pollinique, hypothèse vraisemblable, dit-il, puisque dans d'autres cas de graines sans embryon, on peut reconnaître un commencement de production d'albumen. Avec les idées que nous avons actuellement sur la double fécondation KARSTEN nierait donc la production parthénogénétique de l'embryon du *Cœlebogyne*, mais admettrait le développement parthénogénétique de l'albumen.

Les observations de BRAUN, de RADLKOEFER et de KARSTEN étaient exactes mais incomplètes et leur apparente contradiction tient à ce que ces auteurs ont négligé de suivre l'évolution du sac embryonnaire et de l'endosperme. STRASBÜRGER (1877 et 1878) a repris cette étude et a montré l'inefficacité absolue du pollen, qui d'ailleurs n'avait été observé qu'accidentellement. Le sac embryonnaire du *Cœlebogyne* se désorganise de très bonne heure; le plus souvent, on ne peut reconnaître les différentes cellules qui le composent et, dans les cas les plus favorables, sa compression par suite du développement irrégulier des cellules nucellaires voisines montre bien qu'il n'a pas de rôle dans la formation des embryons du *Cœlebogyne*. Les cellules nucellaires prolifèrent lentement; elles donnent naissance, par des cloisons séparatrices parallèles aux parois du sac embryonnaire, à des cellules isolées ou groupées par deux ou par trois qui peuvent donner l'impression d'oosphère et de synergides et illusionner l'observateur superficiel (fig. 4). En réalité, c'est un véritable bourgeonnement de cellules nucellaires qui selon les cas donnent un, deux ou trois embryons. Ainsi s'explique la polyembryonie, ou les plantules soudées et tricotylées que BRAUN a décrites dans cette espèce (1859).

Les mêmes phénomènes ont été observés depuis par HEGELMAIER (1902) sur une plante de la même famille, l'*Euphorbia dulcis* JACQU.; la polyembryonie de cette espèce est certainement due au développement de cellules nucellaires; comme le pollen de beaucoup de lignées de l'*E. dulcis* est presque toujours avorté, il semble même que ce soit le seul mode de reproduction connu. Toutefois STRASBÜRGER a établi que le plus souvent la polyembryonie de *Allium fragrans*, *Funkia ovata* et d'autres ne pouvait avoir lieu

par un processus analogue que s'il y avait une véritable fécondation préalable ; il n'est pas démontré que quelques lignées de l'*E. dulcis* ne suivent pas cette règle.

*
* *

TREUB a décrit en 1898, puis en 1905, deux cas très étranges d'apogamie, le premier concernant une plante aberrante à tous les points de vue, le *Balanophora elongata*, l'autre relatif à une Urticacée, l'*Elatostema acuminatum*. Nous examinerons d'abord ce dernier exemple, car il est plus simple que le premier.

L'*Elatostema acuminatum* BRONGN. est une Urticacée très abondante dans les forêts de Tjibodas à Java, où elle borde les sentiers. Parmi des centaines de plantes à glomérules femelles, TREUB a cherché longtemps des fleurs mâles qu'il n'a trouvé que sur deux plantes, en haut des grappes, et cependant les fruits féconds étaient nombreux. Cette observation fut le point de départ de recherches anatomiques concernant l'ovaire de cette plante qui se caractérise par l'absence de canal stylaire et de mycropyle par suite de la concrescence des bords des téguments internes de l'ovule unique. Avant même que le sac embryonnaire soit complètement formé (au stade de quatre noyaux), la paroi interne du carpelle se sclérifie de telle sorte que l'accès de la cavité est empêché ; d'ailleurs, sur le matériel étudié par TREUB, on ne peut reconnaître une différenciation normale du sac embryonnaire en oosphère, synergides et antipodes ; les noyaux du sac sont distribués irrégulièrement, ce qui rappelle un peu l'exemple du *Tulipa sylvestris* cité par GUIGNARD (1900). Il est probable qu'il faut attribuer à cette irrégularité, le manque de fixité dans le point d'insertion de l'embryon, qui peut être suspendu en haut du sac embryonnaire ou sur le côté ou à l'opposé, et sans doute aussi le développement simultané de deux embryons dans le même ovule. Toutefois les recherches de TREUB sur cette plante sont incomplètes. Il n'est pas impossible que ces embryons naissent par simple bourgeonnement de cellules du nucelle dans la cavité du sac embryonnaire régressé, hypothèse que l'auteur rejette avec des réserves.

Le développement des embryons du *Balanophora elongata* est encore plus curieux. Cette plante présente des fleurs réduites à des poils. Entre les écailles *e* (fig. 6, A), les légères protubérances *o* consti-

tuent les jeunes fleurs où l'on reconnaît déjà la cellule sous-épidermique qui donnera naissance au sac embryonnaire. Tandis que

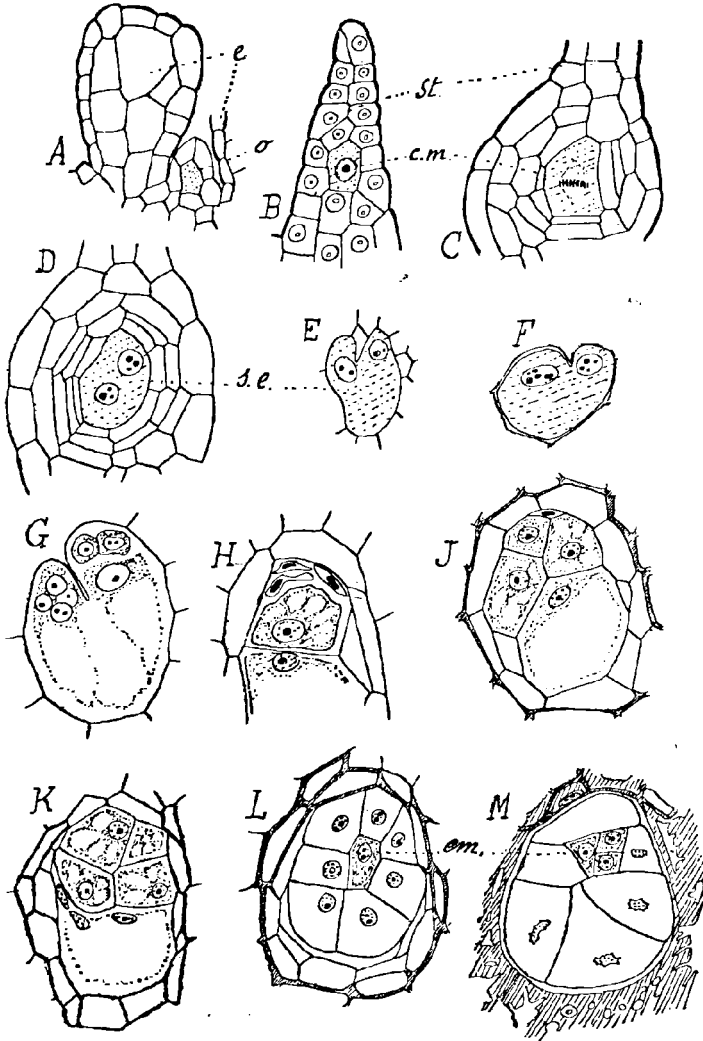


FIG. 6. — L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata*, d'après TREUB, 1898. — *e.*, écaille; *o.*, ovule; *st.*, style; *c. m.*, cellule mère du sac embryonnaire *s.e.*; *em.* embryon définitif.

l'épiderme se multiplie par division et s'allonge pour simuler un style, cette cellule grossit sans se diviser jusqu'à ce que l'organe

stylaire cesse de croître (fig. 6, B et C). Par division il se forme deux noyaux dans le sac embryonnaire, le noyau supérieur ne bouge pas, le noyau inférieur s'accôle à la paroi latérale qu'il repousse au fur et à mesure que les tissus voisins disparaissent (fig. 6, D, E et F). Dans le sac embryonnaire en U, les deux noyaux se divisent deux fois et c'est la tétrade résultant du noyau mobile qui donne l'embryon. Les quatre noyaux résultant du noyau fixe avortent (fig. 6, G); il en est de même de trois noyaux sur les quatre issus de noyau mobile. On peut homologuer les cellules avortées aux antipodes et au noyau polaire inférieur, d'une part, à l'oosphère et aux synergides, d'autre part. Il ne subsiste plus que le noyau polaire supérieur qui se divise, donne une cellule fille inférieure qui avorte (fig. 6, H, J, K) et, après un stade de repos plus ou moins long, forme en se divisant un tissu d'une dizaine de cellules ou plus correspondant à un albumen parthénogénétique. Les cellules de l'albumen qui sont en contact avec le tissu épidermique se chargent d'huiles et de substances de réserve; deux ou quatre cellules internes plus petites conservent un protoplasma dense et représentent l'embryon indifférencié du *Balanophora elongata* (fig. 6, L et M).

D'après LOTSY (1899) le *Balanophora globosa*, le *Rhopalonecmiss phalloides* présentent des phénomènes comparables, mais il faudrait bien se garder d'étendre cette règle à toute la famille des Balanophoracées, puisque VAN TIEGHEM décrivit en 1896 la formation normale du sac embryonnaire du *B. indica* qu'il rapproche des Loranthacées (Gui). Il n'est pas douteux que la vie parasitaire de ces plantes sans ovules (involvées apétales de VAN TIEGHEM) ait contribué à entraîner la réduction extrême de l'appareil sexuel [voir COSTANTIN (1899)] et aussi à accentuer les nombreuses irrégularités du développement des embryons.

*
* * *

6. APOGAMIE ET PARTHÉNOGÈNESE DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

L'apogamie est très répandue chez les Fougères. DE BARY (1878) a fait une étude détaillée des Polypodiacées apogames, qu'il a complétée par l'examen des caractères généraux de l'apogamie. Il rappelle l'exemple cité par FARLOW du prothalle de *Pteris cretica* qui donne, en l'absence d'archéogones, des bourgeons adventifs et plus

tard des pousses feuillées. DE BARY observa le même phénomène au jardin botanique de Strasbourg, non seulement sur l'espèce étudiée par FARLOW, mais sur la variété horticole *Pteris cretica albolineata*. Toutes les cultures faites à partir des spores de ces deux formes donnèrent exactement le même résultat. L'auteur en conclut que *P. cretica* ne se propage que par apogamie.

La découverte de l'apogamie des Filicinées a une importance horticole considérable. On sait que la transmission héréditaire complète de la panachure, due à l'absence locale de chlorophylle, est un phénomène assez rare. Or, beaucoup de variétés panachées de Fougères se reproduisent sans variation par le semis des spores et, d'après DE BARY, cette régularité dans la transmission entraîne une forte présomption pour que le développement apogame soit très répandu dans ces groupes. Malgré cela, les recherches faites sur les prothalles de nombreuses espèces ou variétés (6 *Pteris*, 6 *Aspidium*, 10 *Asplenium*, etc...) montrent que les pousses feuillées naissent toujours d'un œuf normal; par contre deux formes, l'*Aspidium Filix mas cristatum* et l'*Aspidium falcatum*, ont fourni dans des cultures répétées l'apogamie que présente le *Pteris cretica*. L'auteur insiste particulièrement sur l'absence d'apogamie dans la forme *Aspidium Filix*

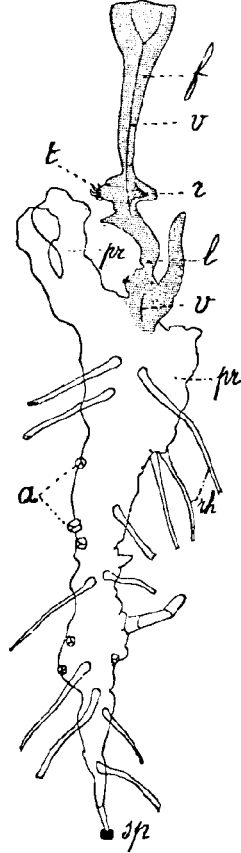


FIG. 7. — Apogamie du *Pteris cretica albolineata* d'après DE BARY, 1878. — La spore *sp* a donné naissance à un prothalle *pr* vu par la face inférieure et portant de nombreux poils rhizoïdes *rh* et quelques anthéridies *a*. La portion teintée est limitée à une région où l'on trouve des vaisseaux *v* qui ne se rencontrent pas dans le prothalle. Dans les tissus *l* de la partie feuillée se différencient une petite feuille *f*, une jeune racine *r* et une jeune tige *t*.

mas genuinum, espèce type d'où dérive la forme *cristatum*.

La pousse feuillée du *Pteris cretica* naît sous le prothalle d'assez bonne heure. Le massif cellulaire épais, formé dans le voisinage de l'échancrure du prothalle cordiforme, prolifère et donne un tissu d'abord indifférencié et couvert de poils formés de files de cellules; puis les feuilles enroulées en crosse s'organisent successivement et se déploient. Malgré ce développement d'une pousse adventive, il apparaît bientôt des anthéridies sur les bords du prothalle (fig. 7) et même, dans de rares cas, des archégonés, qui meurent d'ailleurs sans avoir été fécondés. La plupart des prothalles restent mâles ou asexués; sur plusieurs centaines, DE BARY n'en a observé que sept portant des archégonés plus ou moins complets. *Aspidium falcatum* donne des prothalles qui souvent portent des archégonés normaux et bien développés; par contre *A. Filix mas cristatum* n'en montre jamais, même à peine esquissés. L'avortement des organes femelles (car même les archégonés normaux ne sont pas fécondés) est regardé par DE BARY comme corrélative du développement apogame de cellules indifférenciées du prothalle. « Cette dernière propriété, dit-il, est apparue en même temps que la faculté de donner des œufs par le processus normal était perdue. » (verloren souligné dans le texte). Cette perte n'est pas douteuse; l'*A. Filix mas cristatum* est une forme horticole née, depuis peu de temps dans l'espèce ordinaire *A. Filix mas genuinum* qui ne donne que des œufs. DE BARY se pose même la question du mode de naissance de la variété. Est-elle apparue tout à coup ou a-t-elle acquis progressivement l'apogamie? Les faits qu'il a réunis sont en faveur de la première hypothèse. « L'exemple de l'*A. Filix mas cristatum*, dit-il, devrait du reste suffire pour montrer que les changements dont il est question ont dû se produire avec intensité et tout d'un coup, avec les caractères qui distinguent une variété de son espèce » (p. 478).

DE BARY termine son étude par la comparaison de ce phénomène avec la production d'embryons adventifs dans les graines de *Funkia* et d'*Allium fragrans* découverte par STRASBÜRGER, et aussi des cas du *Citrus* et du *Cœlebogyne* qui fournissent des embryons multiples à la suite d'un bourgeonnement anormal du nucelle. Dans cet ordre d'idées, l'apogamie du *Pteris* devrait être classée en dehors des véritables cas d'apogamie. Des recherches cytologiques sont nécessaires pour fixer ce point. On sait que le prothalle issu de la spore

a le nombre réduit de chromosomes ; comment se produit la récupération du nombre double de chromosomes que l'on trouve dans les cellules de la plante feuillée née par apogamie ?

Les travaux de FARMER, MOORE et de Miss L. DIGBY (1903) relatifs à l'apogamie du *Nephrodium pseudo-mas* var. *polydactylum* et d'autres Fougères (1907) vont donner des éclaircissements sur ce processus. Lorsqu'on examine de jeunes prothalles de cette forme avant l'apparition de l'apogamie, il n'est pas rare de trouver des cellules pourvues de deux noyaux et, dans ce cas, on observe toujours qu'une cellule voisine en est dépourvue. Or, la découverte, plus rare il est vrai, de noyaux filtrant à travers la cloison de séparation des cellules permet d'expliquer cette anomalie. Parfois les deux noyaux se fusionnent de suite, parfois ils restent très longtemps distincts (fig. 8). De plus l'examen de la portion apogame du prothalle, durant la kariokynèse, montre que les cellules à gros noyaux possèdent un nombre de chromosomes de beaucoup plus considérable que celui des autres cellules du prothalle. L'apogamie peut donc, dans ce cas,

s'expliquer par une sorte de fécondation irrégulière. Il est très difficile de dire si le nombre des chromosomes passe de 40 à 80, mais il semble que ces nombres approchent de la vérité. On pourrait donc identifier cette fécondation irrégulière à la fécondation d'une oosphère par un anthérozoïde.

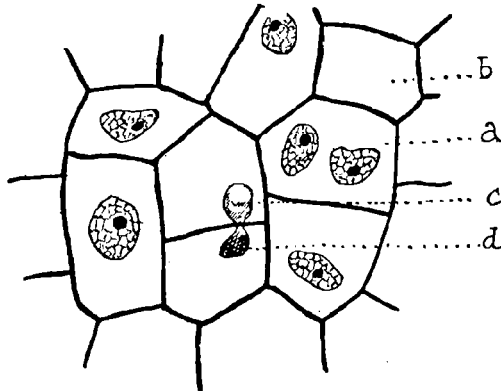


Fig. 8. — Cellules du prothalle de *Nephrodium pseudo-mas* var. *polydactylum* d'après FARMER, MOORE et DIGBY (1903). En *a*, cellule à deux noyaux, voisine de la cellule *b*, sans noyau. Le noyau de la cellule *c* filtre à travers la membrane et se fusionne de suite avec le noyau *d* de la cellule voisine.

Une espèce voisine, le *Nephrodium molle* DESV. a été récemment étudiée par YAMANOUCHI (1907). Cette Fougère donne naissance à des sporophytes qui naissent les uns par fécondation, les autres par apogamie, sans qu'on puisse les distinguer par des caractères

morphologiques externes. Or, le nombre des chromosomes de tous les noyaux du prothalle est de 64. Les pousses feuillées qui résultent du développement de l'œuf possèdent naturellement 128 chromosomes ; mais celles qui ont une origine apogame n'ont que 64 chromosomes. On trouve donc dans des espèces parentes deux formes bien différentes d'apogamie ; le *Nephrodium pseudo-mas* var. *polydactylum* offre un cas typique d'apogamie somatique ; le *Nephrodium molle* étudié par YAMANOUCI offre un cas d'apogamie générative.

Le problème de l'apogamie des Fougères est encore plus complexe. Les recherches récentes de FARMER et DIGBY (1907), qui ont porté sur diverses variétés de *Scolopendrium vulgare*, de *Lastrea pseudo-mas*, d'*Athyrium Filix fœmina*, montrent l'existence d'un mode nouveau de formation de la pousse feuillée, à savoir le développement parthénogénétique de l'oosphère. La forme *Athyrium Filix fœmina* var. *clarissima* JONES donne naissance, par le développement irrégulier des cellules voisines des sporanges, à un prothalle qui, né par aposporie, présente le nombre double de chromosomes c'est-à-dire celui de la pousse feuillée ou sporophyte, soit 90. Malgré cela, les anthéridies et les archégonas se forment normalement ; les archégonas renferment une oosphère qui généralement avorte de très bonne heure ; les anthérozoïdes, dont la taille est démesurée, ont au contraire la forme normale ; ils sont très mobiles et sont attirés vers les archégonas mûrs qu'ils ne fécondent point puisque les ovules sont avortés. Les cellules végétatives du prothalle bourgeonnent et donnent naissance par leur multiplication à un sporophyte qui possède le nombre normal de chromosomes. A l'aposporie s'associe donc l'apogamie somatique.

La même forme, mais d'origine différente, l'*Athyrium Filix fœmina* var. *clarissima* BOLTON, présente au contraire la parthénogénèse somatique. Le développement de prothalles sur la fronde, dans le voisinage des sporanges stériles, est analogue au cas précédent ; mais les prothalles donnent de nombreux embryons qui dérivent de la croissance parthénogénétique des oosphères. Car, d'après FARMER et DIGBY, les anthérozoïdes normaux et très actifs pénètrent bien dans le col des archégonas, mais ils ne se fusionnent pas avec l'oosphère qui se développe par suite de l'excitation provoquée à distance. On pourrait craindre des erreurs d'observation mais, comme le nombre des chromosomes ne change pas avant et après la fécondation, il semble bien que cette interprétation soit exacte.

Ce dernier exemple nous ramène à l'étude du cas célèbre d'apogamie ou mieux de parthénogénèse somatique offert par le *Marsilia Drummondii* et étudié par SHAW (1896), NATHANSON (1900) et STRASBÜRGER (1907). Les sporocarpes de *M. Drummondii*

renferment à la fois des macrospores et des microspores parfaitement normales ; aussi la fécondation semble devoir se produire aisément. SHAW a montré que si l'on isole par la dissection les macrospores de très bonne heure, il apparaît cependant des embryons bien conformés et en nombre assez considérable. D'ailleurs GOEBEL a établi que les microspores de cette espèce ne germent pas et STRASBÜRGER, que le col de l'archégone ne s'ouvre pas (fig. 9) ; le *M. Drummondii* serait donc une espèce complètement parthénogénétique. D'après STRASBÜRGER, cette espèce seule présenterait ce caractère ; les *M. elata*, *hirsuta*, *nardu*, *quadrifoliata* et *vestita* ne se reproduisent qu'après la fécondation. Dans ces dernières formes les noyaux du sporophyte possèdent 32 chromosomes, ceux du gamétophyte 16 ; mais toutes

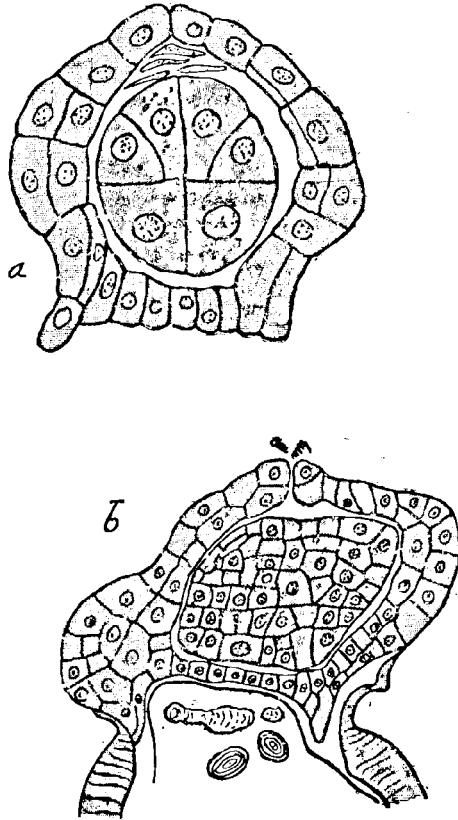


FIG. 9. — Apogamie du *Marsilia Drummondii* opposée à la fécondation du *M. vestita*, d'après STRASBÜRGER (1907). — *a*, l'embryon du *M. Drummondii* se fragmente sans fécondation préalable dans l'archégone dont le col ne s'est pas ouvert ; *b*, embryon du *M. vestita*, développé après fécondation ; près du col ouvert de l'archégone des anthérozoïdes sont encore mobiles.

les cellules du sporophyte et du gamétophyte de *M. Drummondii* présentent 32 chromosomes. Cette dernière plante offre donc un de meilleurs exemples de parthénogénèse somatique.

SHAW a prétendu que les macrospores isolées de *M. Drummondii* ne donnaient que 53 % d'embryons, alors que la proportion des embryons fournis sans isolement s'élevait à 69 %. NATHANSON se proposa de faire, avec le même matériel, des expériences sur l'action des corps chimiques et des facteurs physiques dans le déterminisme de la parthénogénèse. Ses essais avec les corps chimiques ne donnèrent aucun résultat, mais l'élévation de la température de 18° à 35° a, d'après cet auteur, augmenté considérablement la tendance à la parthénogénèse de *M. vestita*. Alors que 754 macrospores isolées et maintenues à 18° ne donnèrent qu'un seul embryon, le nombre des germinations à 35° fut de 7,3 %. Les essais du même auteur avec *M. Drummondii* ont montré qu'à la température du laboratoire (15° à 18°) on obtenait de 90 à 100 % d'embryons parthénogénétiques et que ce nombre diminuait si la température était abaissée (0 germination à 9°) ou élevée (29 % à 35°); dans le cas où la séparation des microspores n'était pas faite et à 9°, NATHANSON obtint encore un nombre important de germinations; à 35° dans les mêmes conditions, la germination des macrospores non isolées dépassa 80 %.

STRASBÜRGER, nous l'avons dit, n'a pu confirmer ces résultats malgré des recherches multipliées et il a, par contre, démontré l'impossibilité d'une fécondation dans le *M. Drummondii*. En admettant même l'existence des faits signalés par NATHANSON pour d'autres espèces, on ne pourrait conclure avec cet auteur que des facteurs physiques ou chimiques déterminent la parthénogénèse de quelques Hydroptéridées. Ces essais n'ont aucun point commun avec les expériences de LOEB et de DELAGE comme plusieurs auteurs l'ont soutenu. Ici, la parthénogénèse est nettement artificielle, en ce sens que les œufs d'Oursins non traités ne donnent pas d'embryons. Dans le cas du *M. vestita*, NATHANSON trouve 1 spore parthénogénétique pour 754 macrospores; cette proportion s'élève avec la température; on est en droit de dire que la température élevée favorise la tendance à la parthénogénèse que présente cette espèce au même titre que la bonne nutrition favorise le développement des fascies ou la métamorphose partielle des étamines en carpelles dans le *Papaver somniferum polycephalum* (DE VRIES, 1899); mais la température élevée ne provoque pas l'apparition de la parthénogénèse.

7. LIGNÉES APOGAMES ET PARTHÉNOGÉNÉTIQUES.

Nous pouvons résumer les faits exposés dans le second chapitre et examiner les caractères particuliers du bourgeonnement des ovules ou des prothalles sans fécondation préalable.

Le bourgeonnement des cellules du nucelle du *Cœlebogyne* est le cas le plus simple; il n'est pas isolé dans la famille des *Euphorbiacées*, puisque *Euphorbia dulcis* semble offrir la même anomalie, au moins dans quelques lignées dont le pollen paraît complètement avorté. On ne connaît pas encore le mode de formation des graines parthénogénétiques de la lignée *Mercurialis annua* femelle de KRÜGER et d'autre part MEEHAN (1899) admet la possibilité de la parthénogénèse du *Ricinus communis*. Voilà donc une série de plantes, appartenant à la même famille, qui ont une tendance plus ou moins accusée à produire des graines sans fécondation préalable. Ce caractère définit quelques lignées, mais on peut le rapprocher sans doute d'une tendance, très accusée pour toutes les plantes de la même famille, à donner des fruits et des graines vides lorsque la fécondation est empêchée. CAMERARIUS a décrit ce fait pour *Mercurialis annua* dans sa lettre (1691 b) et il l'a rapproché de la production de baies de Mûrier sans graines sur les arbres femelles isolés (1691 a). La *parthénocarpie* est aussi caractéristique des *Urticacées*; peu visible sur les *Urtica* dont les fruits sont petits, elle apparaît avec netteté dans bon nombre de *Ficus* dont les réceptacles charnus prennent un développement considérable en l'absence de Blastophages ou d'ovaires féconds. La lignification précoce de l'assise interne de cellules de l'ovaire de l'*Elatostema acuminatum* est un autre mode traduisant la persistance des enveloppes florales. Pour les *Euphorbiacées* comme pour les *Urticacées* les fleurs non fécondées ne tombent pas; elles continuent à vivre, à croître comme les feuilles dont elles sont une modification. Ce caractère, qui est loin d'être général pour le règne végétal, favorise certainement l'apparition de la parthénogénèse.

La longue vitalité des fleurs femelles de ces plantes, pour la plupart unisexuées, est sans doute en relation avec la séparation des sexes; la production de graines qui détermine la survivance de l'espèce est favorisée par la lenteur du développement des carpelles qui peuvent être fécondés très jeunes, ou âgés de plus d'un mois.

L'opposition de ces plantes avec quelques *Cucurbitacées*, par exemple, est frappante puisque certaines Courges ne peuvent être fécondées que pendant la journée qui suit l'ouverture de la fleur.

Le même caractère de développement lent des organes sexués est caractéristique des Filicinés dont les prothalles végètent pendant plusieurs mois avant de donner les anthéridies et les archégonés, et nous pouvons en tirer un lien entre les cas très différents d'apogamie et de parthénogénèse somatique qui viennent d'être étudiés.

On peut aller plus loin encore et remarquer que le développement apogamique, favorisé par la lenteur de la vie des organes sexués, prend dans les mêmes familles, dans les mêmes espèces, des caractères très différents. Je ne crois pas devoir insister sur les particularités si étranges offertes par les *Balanophoracées*. Cette famille de plantes parasites, si homogène par son mode de vie, offre toutes sortes de déviations dans la préparation et l'évolution des éléments sexuels. Le *Balanophora elongata* étudié par TREUB (1898, p. 5) diffère totalement du *B. indica* étudié par VAN TIEGHEM et des autres formes décrites par HOFFMEISTER. En se limitant aux Filicinées, on trouve dans les mêmes genres des caractères analogues. Les *Nephrodium* donnent des œufs, soit par le mélange d'oosphères et d'anthézoïdes, soit par la fusion de deux cellules voisines mais indifférenciées du prothalle, soit encore par le développement parthénogénétique d'oosphères à chromosomes en nombre réduit (YAMANOUCHI). Deux variétés, identiques par leurs caractères végétatifs, de l'*Athyrium Filix foemina clarissima* diffèrent par les cellules apogames qui donnent les embryons (cellule indifférenciée du prothalle ou oosphère).

La parthénogénèse, comme l'apogamie, semble donc n'avoir que des rapports faibles ou nuls avec la phylogénie des groupes qui la présentent. C'est un caractère spécial à quelques lignées qui apparaît grâce à des circonstances favorables, et qu'on pourrait à plus d'un titre classer dans la catégorie des *retours ataviques*. Des cellules spécialisées réacquièrent les propriétés d'assimilation et de division perdues dans la différenciation sexuelle normale.

CHAPITRE III. — APOGAMIE ET PARTHÉNOGÉNÈSE DES PHANÉROGAMES

A côté des cas qui viennent d'être étudiés, nous allons rapidement passer en revue quelques exemples de parthéno-génèse somatique qui ont été l'objet de nombreuses études récentes. Il n'y a peut-être pas de raisons sérieuses pour étudier ces exemples à part, mais comme ils doivent nous conduire, au moins en partie, à l'examen des causes probables de la parthéno-génèse, il a paru utile de les distinguer des cas douteux ou mal connus.

L'apogamie proprement dite est extrêmement rare chez les plantes à fleurs. Tantôt elle est associée à la parthéno-génèse somatique, comme dans l'exemple de l'*Antennaria sericata* décrit plus loin, tantôt elle accompagne la fécondation normale de l'oosphère et détermine la polyembryonie. L'*Allium odorum* étudié par TRETJAKOW (1895), puis par HEGELMAIER (1897) donne en effet des graines pourvues de plusieurs embryons qui proviennent à la fois de la fécondation de l'oosphère, souvent aussi des synergides et encore du développement apogamique des antipodes. Il importe de remarquer ici avec GUIGNARD (1899) que le nombre des chromosomes des cellules antipodes ne présente pas la régularité que l'on observe pour l'oosphère et qu'on ne peut homologuer les diverses cellules du sac embryonnaire. L'apogamie de l'*Allium odorum* devrait donc être rapprochée de celle de l'*Elatostema*.

Les exemples que nous avons à étudier maintenant sont ou bien isolés dans un groupe de plantes à caractères bien tranchés, ou bien nombreux dans un même genre et contribuent pour une grande part au polymorphisme des espèces qui fournissent les lignées parthéno-génétiques. Nous examinerons d'abord les cas isolés.

* * *

8. CAS ISOLÉS DE PARTHÉNOGÉNÈSE.

Le *Wikstroemia indica* (Thyméléacée) est un petit arbuste de la Malaisie, de la famille du *Daphne*, dont les rameaux portent pendant toute l'année des bouquets de 6 à 8 fleurs hermaphrodites, d'un vert jaunâtre et dépourvues de pétales. L'attention de VINKLER

(1906) fut attirée par ce fait que les graines sont abondantes malgré le haut pourcentage des grains de pollen avortés; l'examen des stigmates porteurs de quelques grains de pollen d'aspect normale ne lui a jamais montré même un début de germination. Des cultures de pollen sain sur l'eau distillée, ou sur l'eau ordinaire, ou sur différentes solutions nutritives, ou même sur l'eau de macération de stigmates fraîchement coupés n'ont pas donné de meilleurs résultats; dans tous ces essais, le pollen du *Wikstrœmia* semble incapable de germer (1). D'autre part, des inflorescences castrées et enveloppées dans des sacs de gaze pour empêcher la visite des insectes donnèrent 68 embryons tout à fait normaux. L'absence d'autres espèces de *Wikstrœmia* dans le jardin de Buitenzorg où furent faites ces recherches ne permet pas d'autre hypothèse que celle du développement parthénogénétique de l'embryon. Véritable parthénogénèse, dit WINKLER, car la formation d'embryons adventifs (*Cœlebogyne*) est généralement accompagnée de polyembryonie et les graines du *Wikstrœmia* renferment toujours un seul embryon.

L'étude de l'ovaire de cette plante montre des particularités assez curieuses pour mériter d'être signalées. L'ovaire renferme un seul ovule anatrope à large micropile qui ne tarde pas à être obturé par un tissu épais qui se développe à partir des parois de l'ovaire [à comparer avec le cas du *Ficus hirta* (fig. 2, B)]. Le sac embryonnaire résulte directement de la division en deux cellules d'une cellule sous-épidermique. On n'observe pas ici la division en tétrade qui caractérise la préparation des éléments sexuels et le matériel ne se prête pas à l'examen de la réduction chromatique. La division du noyau du sac embryonnaire en 8 noyaux filles, la formation de l'oosphère, des synergides et des antipodes semblent régulières. Les antipodes cependant régressent très vite et leurs noyaux disparaissent souvent avant même qu'on ait pu apercevoir leur membrane. Quant aux trois cellules supérieures du sac embryonnaire, elles sont normales. Après un stade de repos plus ou moins long, l'oosphère se divise suivant les règles habituelles, et l'albumen se développe simultanément. Parce que les jeunes embryons possèdent le nombre normal de chromosomes, WINKLER admet qu'il n'y a pas de

(1) La distribution de la chromatine dans les cellules mères du pollen et durant la division en tétrade est irrégulière; il se formerait deux gros noyaux et deux petits noyaux simultanément par suite de divisions inégales et les grains de pollen ont en définitive une forme très variable.

réduction chromatique et que c'est un cas de parthénogénèse somatique.

Dès 1876, KERNER signalait que l'*Antennaria alpina*, Composée norvégienne cultivée au jardin botanique d'Innsbrück, donnait des graines en abondance sans avoir été fécondée, mais on pouvait croire à un bourgeonnement du nucelle analogue à celui que STRASBÜRGER (1877) découvrait dans le *Cœlebogyne*. En 1898, JUEL démontrait que dans cette plante le sac embryonnaire ne se résorbe pas, mais donne une oosphère se divisant sans fécondation préalable; de plus, les noyaux polaires au nombre de deux, comme d'ordinaire, se multiplient par bipartition sans même s'être fusionnés. En 1900, JUEL complétait son premier travail en établissant que le sac embryonnaire se différencie immédiatement comme tel sans la segmentation préliminaire d'une cellule mère; le stade en tétrade est sauté et il n'y a ni division hétérotypique, ni réduction chromatique. En somme, la cellule qui donne le sac embryonnaire est purement végétative et l'oosphère ne diffère d'une cellule du nucelle que par le stade d'arrêt qui précède sa division

en embryon. Ce fait est d'autant plus remarquable que l'*Antennaria dioïca* qui en est très voisine ne donne de graines qu'après fécondation suivant les règles habituelles (fig. 10).

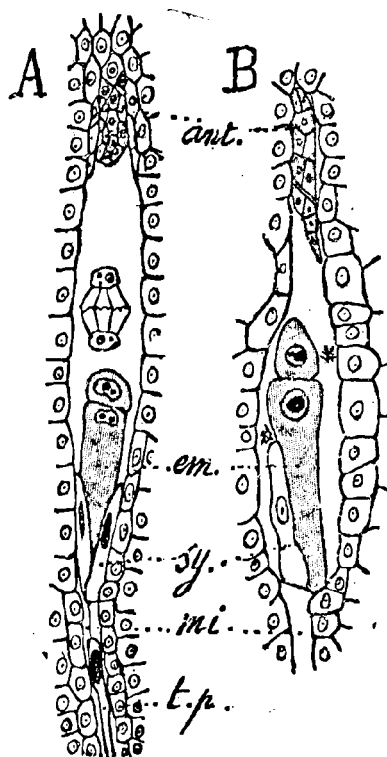


FIG. 10. — Développement parthénogénétique de l'oosphère d'*Antennaria alpina* (B) opposé à la fécondation de l'oosphère d'*A. dioïca* (A). Le micropyle *mi.* de l'ovule de ce dernier renferme des restes du tube pollinique qu'on n'observe pas en B. Dans les deux cas les antipodes *ant.* se sont divisées abondamment, puis régressent; *em.*, jeunes embryons bicellulaires; *sy.*, synergides en voie de régression (d'après JUEL, 1900).

Il n'est pas sans intérêt de signaler les caractères très particuliers de la sexualité des fleurs dans le genre *Antennaria*. D'après Madame VON UEXHÜLL-GYLLENBRAND (1901), *A. alpina* ne présente que deux types, la forme femelle très fréquente et la forme mâle très rare, même en Norvège. *A. margaritacea* offre des capitules femelles

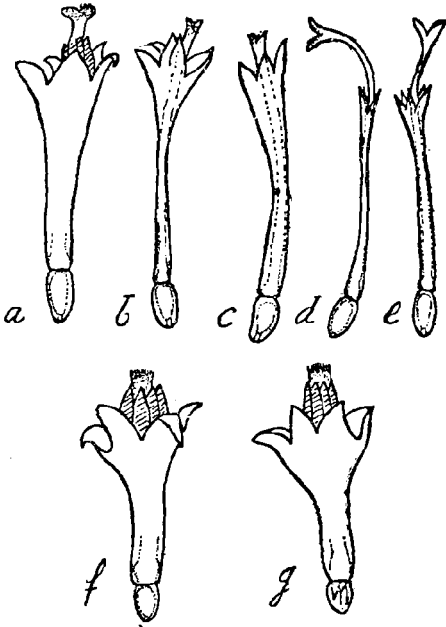


FIG. 11. — Diverses formes de fleurons d'*Antennaria dioica* d'après M. VON UEXHÜLL-GYLLENBRAND, 1901. Les fig. b, c, représentent divers stades intermédiaires entre les fleurons hermaphrodites a ou f et les fleurons strictement femelles à tubes très étroits d et e; f est un stade intermédiaire, hermaphrodite, entre le fleuron type hermaphrodite a et le fleuron g, mâle, puisque l'organe qui devrait être un ovule est représenté par des écailles.

et d'autres à fleurs hermaphrodites; *A. carpathica* est représenté par trois sortes d'individus, des mâles, des femelles et des hermaphrodites mâles, ainsi désignés parce qu'on trouve dans les mêmes capitules des fleurs mâles et des fleurs hermaphrodites. *Antennaria dioica* a quatre sortes de capitules, des mâles, des femelles, des hermaphrodites mâles et des hermaphrodites femelles (fig. 11). L'*A. alpina* est la seule forme dont on ait reconnu la parthénogénèse. Bien qu'il soit impossible de dire si le caractère de développement apogamique des cellules du nucelle est lié au polymorphisme floral des espèces affines, cette coïncidence qu'on rencontrera aussi dans l'ex-

emple suivant devait être signalée.

Par ses caractères, la parthénogénèse du *Thalictrum purpurascens* mérite un examen approfondi. D'après OVERTON (1902 et 1904), les observations de D. F. GAY concernant le développement de graines fertiles, malgré l'absence de plantes mâles, sur le *Thalic-*

trum Fendleri femelle indiquaient la possibilité de la parthénogénèse dans ce genre. Durant l'été de 1900, OVERTON transporta des pieds femelles de *T. purpurascens* dans une serre du laboratoire de botanique de l'Université de Chicago et en obtint de nombreuses graines avant que les autres pieds de la même espèce, développés à l'air libre, aient pu fournir du pollen. L'examen cytologique permit de reconnaître que l'embryon provenait du développement parthénogénétique de l'oosphère. La division en tétrade de la cellule mère du sac embryonnaire et la réduction du nombre de chromosomes paraissaient régulières. OVERTON ne tarda pas à remarquer en examinant les ovules des plantes non isolées qu'il y avait parfois une fécondation normale due à la germination des grains de pollen et, simultanément, sur les mêmes plantes, un développement parthénogénétique de quelques oosphères. Malgré cela, les jeunes embryons formés dans l'un et l'autre cas possédaient des noyaux pourvus de 24 chromosomes. D'ailleurs le pollen se formait selon les règles habituelles et donnait naissance à deux noyaux destinés, l'un à la fécondation de l'oosphère, l'autre à la fécondation des noyaux secondaires producteurs de l'albumen.

De nouvelles recherches ont permis à OVERTON (1904) de constater que bon nombre de cellules mères des sacs embryonnaires se comportent d'une autre manière. Elles ne présentent en effet aucune division hétérotypique des noyaux et par suite ne subissent pas la réduction chromatique. La forme très large des fuseaux, durant la division nucléaire, indique la présence d'un nombre plus élevé de chromosomes. En réalité, ce processus paraît intermédiaire entre la division hétérotypique et la division végétative (fig. 12).

Ainsi sur la même plante, il existe des oosphères à 12 chromosomes

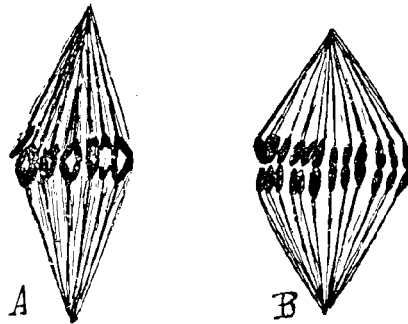


FIG. 12. — A, fuseau à 12 chromosomes, (dont 6 visibles) de la division normale de la cellule mère du sac embryonnaire de *Thalictrum purpurascens*; B, fuseau à 24 chromosomes (dont 12 visibles) de la division anormale qui fournit l'oosphère parthénogénétique. (D'après OVERTON, 1904).

et d'autres qui en possèdent 24 ; les premières ne se développent qu'après leur fusion avec les noyaux générateurs des grains de pollen ; les autres se multiplient sans fécondation et d'après le processus défini pour la parthénogénèse somatique.

Il semble possible de rapprocher cet exemple de spécialisation locale de cellules, de ceux qu'offrent les variétés instables à feuilles ou à fleurs panachées. OVERTON (1904) le considère comme un terme transitoire de l'évolution d'une espèce ordinaire pour laquelle la fécondation est nécessaire à une espèce strictement parthénogénétique comme l'*Antennaria alpina*. Les expressions employées par l'auteur « dass sich *Thalictrum purpurascens* auf dem Wege zu vollständiger Parthenogenesis befindet » ont peut-être trahi sa pensée ; les faits observés correspondent plutôt à la définition d'une variété intermédiaire. Or DE VRIES a démontré (1903) que les *mittelrasse*, ou encore les variétés instables, ne donnent que très rarement des races pures à caractères extrêmes et qu'il ne suffit pas d'avoir trouvé une forme intermédiaire pour conclure à la réalité du passage d'un extrême à l'autre. On peut tout au plus admettre la possibilité de ce passage. Il est probable que d'autres espèces de *Thalictrum* sont aussi parthénogénétiques ; mais toutes les lignées de *Thalictrum* ne possèdent pas ce caractère. Il est facile de constater, par exemple, que l'espèce *T. dioicum* ne donne de semences que par l'apport de pollen sur les stigmates des plantes femelles.

Rien ne s'oppose à ce que des espèces de *Thalictrum* à fleurs hermaphrodites soient aussi parthénogénétiques. Les difficultés de l'expérimentation paraissent devoir laisser la question insoluble ; les fleurs sont si nombreuses et le développement des grappes ramifiées est de si longue durée qu'on hésite à entreprendre des recherches pénibles qui présentent beaucoup de chances d'erreurs. De plus les chances de trouver des lignées parthénogénétiques dans les plantes hermaphrodites sont de beaucoup plus restreintes que dans les plantes à sexes séparés. Dans la lutte des espèces pour la place, il suffit d'une particularité très légère favorisant le développement de graines pour déterminer le succès de lignées moins bien armées pour la lutte à d'autres points de vue. Pour DARWIN et pour DE VRIES, la période critique qui détermine l'extinction de la plupart des individus est celle de la propagation des graines dont beaucoup ne trouvent pas de conditions favorables pour germer. Lorsque les jeunes plantules ont réussi à produire quelques feuilles, il faut des

circonstances très défavorables pour déterminer leur mort complète ; la rapidité avec laquelle les bourgeons adventifs apparaissent sur les plantes mutilées ou infestées en quelque partie par des maladies fait souvent produire plus de semences à une plante dont la croissance est retardée. C'est la cause de la préférence des agriculteurs pour les céréales d'hiver ; l'augmentation de rendement compense les inconvénients d'une culture prolongée, des sarclages multipliés et des semailles plus denses.

La parthénogénèse qui est un inconvénient pour les plantes hermaphrodites, si l'on accepte les conclusions de DARWIN sur les bons effets de la fécondation croisée, devient un avantage incontestable pour les plantes dioïques puisqu'elle supplée aux multiples accidents qui peuvent entraver la pollinisation, soit que les insectes négligent de visiter les fleurs femelles (*Ficus*), soit que la pluie empêche le transport du pollen par le vent (*Thalictrum*). Pour ce genre, il paraît évident que l'association, dans la même espèce et sur le même individu, de la reproduction sexuée et de la reproduction parthénogénétique constitue un avantage très important, les inconvénients de la multiplication répétée étant atténués par les générations intercalaires de plantes nées de graines fécondées. Aussi, rien ne prouve que dans la lutte pour la place entre les *Thalictrum* dioïques et les *Thalictrum* parthénogénétiques, la forme intermédiaire *T. purpurascens* ne l'emportera pas sur les deux cas extrêmes puisqu'elle réunit les avantages de ces derniers sans en avoir les défauts. Il est vrai que les *Thalictrum* étant vivaces, les avantages ont une importance beaucoup moins grande pour la persistance de l'espèce ; mais le caractère intermédiaire favorise certainement l'extension du type.

Le cas du *Thalictrum purpurascens* nous donne encore un autre enseignement. Si l'on examine les arguments que KARSTEN invoquait pour nier la parthénogénèse du *Cœlebogyne ilicifolia* établie par A. BRAUN, on constate qu'ils se réduisent à ce fait que KARSTEN avait observé la présence de pollen sur les plantes étudiées par BRAUN. STRASBÜRGER a montré que ce pollen ne jouait aucun rôle puisque les embryons résultent du bourgeonnement de cellules du nucelle. La rapidité avec laquelle le sac embryonnaire se développe parfois après la pollinisation pourrait entraîner des erreurs graves, si les plantes se prêtaient difficilement à l'examen cytologique des cellules sexuelles, ce qui est le cas le plus fréquent. En particulier, dans le cas si contesté du *Ficus Carica*, les expériences de

GASPARRINI, de MAYER et de VALIANTE ne perdraient pas leur valeur, si des observations nouvelles permettaient d'observer dans cette espèce la fusion de l'oosphère avec le noyau émis par un tube pollinique. Cette discussion explique aussi la contradiction apparente qu'on a cru trouver entre la démonstration de la parthénogénèse chez un grand nombre d'*Hieracium* (OSTENFELD et RAUNKJAER) et l'existence d'hybrides étudiés par MENDEL et par NÆGELI. Puisque la parthénogénèse accessoire favorise l'espèce qui la présente, il y a de bonnes raisons de croire que dans les genres très polymorphes d'*Hieracium*, de *Taraxacum* et peut-être de *Rubus* la lutte pour la vie a préservé les lignées qui offrent l'association non contradictoire de la parthénogénèse et de la fécondation nécessaire. En examinant les causes de la parthénogénèse des Phanérogames, nous donnerons d'autres arguments en faveur de cette hypothèse.

*
* * *

9. PARTHÉNOGÉNÈSE DANS LES GENRES POLYMORPHES DE ROSACÉES.

A ces cas isolés (*Thalictrum*, *Antennaria*), il faut opposer la fréquence de la parthénogénèse dans les genres *Alchimilla*, *Hieracium*, *Taraxacum* qui éclaireissent bien des points douteux concernant la naissance et la persistance des espèces élémentaires. On sait que JORDAN a réussi par des recherches patientes à démontrer la stabilité de nombreuses formes de *Draba* récoltées dans les environs immédiats de Lyon et en certaines localités des Alpes et des Pyrénées; après dix années de recherches, il possédait une cinquantaine de types distincts; vingt ans plus tard, il évaluait à 200 le nombre de ces formes et ROSEN, qui a continué son travail, en a trouvé d'autres. Les recherches de NÆGELI sur les *Hieracium*, celles de LIDFORSS sur les *Rubus* ont montré que les milliers d'espèces élémentaires reconnues dans ces genres polymorphes étaient stables et qu'il fallait abandonner l'axiome, établi par LINNÉ, de l'existence d'un nombre restreint d'espèces dans la nature. L'étude cytologique des éléments sexuels et des embryons des *Alchimilla* parmi les Rosacées, des *Hieracium* et des *Taraxacum* parmi les Composées, a permis d'établir que ce polymorphisme n'était parfois qu'apparent; les nombreuses formes élémentaires de ces derniers genres ne sont pas toutes de véritables espèces, mais souvent des individus se

propageant par développement parthénogénétique des ovules. Ces individus dérivent pour la plupart du croisement de véritables espèces affines, lesquelles ne se reproduisent qu'après fécondation selon les règles habituelles.

Dans la famille des Rosacées, les cas d'apogamie des Alchemilles sont les mieux connus. Le groupe des *Eualchimilla* est très polymorphe. R. BUSER, conservateur de l'Herbier de DE CANDOLLE, les a étudiées avec beaucoup de soin et il a pu contrôler la constance de leurs caractères par la culture répétée de nombreuses formes dans son jardin. Sv. MÜRBECK (1901) a eu le mérite de signaler le premier la parthénogénèse chez 9 représentants scandinaves de ce groupe; et STRASBÜRGER (1905) a confirmé ces résultats en les étendant à plus de quarante formes provenant des différentes régions de l'Europe et surtout des cultures de BUSER.

MÜRBECK reconnut que le pollen était représenté par un grand nombre de grains bien formés dans *Alchimilla speciosa* BUS. et *A. alpestris* SCHMIDT. Par contre, *A. alpina* L., *A. sericata* REICHB. et une forme, désignée sous le nom d'*A. hybrida* L. au jardin botanique de Lund, ne donnaient qu'un tout petit nombre de grains de pollen par suite de la désorganisation précoce d'une partie des cellules mères; dans tous les cas, le nombre des grains de pollen d'aspect normal était faible. Les mêmes observations furent faites par STRASBÜRGER sur *A. intermedia* CLAIRVILLE, *A. splendens* CHRIST du groupe des Alchemilles *Splendentes*, sur des formes telles que *A. glaberrima* SCHMIDT du groupe des *Calicinae*, *A. conjuncta* BABINGTON du groupe des *Alpinae*, *A. straminea* BUS. du groupe *Eu-vulgares*.

D'autre part, MÜRBECK avait remarqué que le pollen de *A. arvensis* L. et SCOP. du sous-genre *Aphanes* avait du pollen normal, nécessaire pour la fécondation et possédant des noyaux à 16 chromosomes. Ces faits ont été confirmés par STRASBÜRGER. Ce dernier compte d'ailleurs 32 chromosomes dans le pollen des espèces du sous-genre *Eu-Alchimilla* (1).

BUSER reconnut que le pollen d'*A. pentaphylla* du groupe des

(1) ROSENBERG a indiqué des faits analogues pour *Drosera longifolia* (20 chromosomes) et *D. rotundifolia* (10 chrom.), JUEL pour *Antennaria alpina* (40 chrom.) et *A. dioica* (24 chrom.); pour les animaux on connaît les *Ascaris megalcephala bivalens* et *univalens* distingués par la même particularité, nombre simple ou double de chromosomes.

Eualchimilles était bien formé. STRASBÜRGER établit ensuite que cette espèce était une exception à la règle de la parthénogénèse offerte par le groupe (fig. 13); d'ailleurs les *A. pentaphylla* L. sont très uniformes et BUSER affirme qu'il ne peut en citer la moindre variété ou forme secondaire. Par contre, il existe des hybrides tels que *A. sabauda* Bus. = *A. gelida* Bus. × *A. pentaphylla* L. Le pollen d'*A. gelida* est normal et germe bien alors que celui de l'hybride *A. sabauda* est complètement avorté. Cette indication de l'origine hybride des plantes à pollen mal conformée est confirmée par l'étude de nombreuses autres formes qu'il est inutile de citer. En fait, le nombre des espèces d'Eu-alchemilles à pollen normal est très restreint (*A. pentaphylla*, *gelida*, *glacialis*, *grossidens*...); les autres sont pour la plupart parthénogénétiques et présentent des caractères d'hybrides.

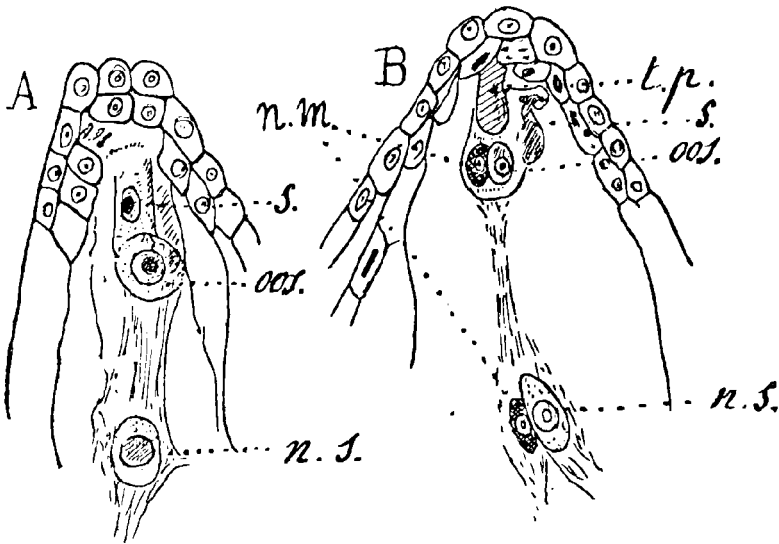


FIG. 13. — Fécondation de l'*Alchimilla pentaphylla* d'après STRASBÜRGER, 1905. — En A, on voit la partie supérieure d'un nucelle et d'un sac embryonnaire plus que mûr. L'oosphère *oos.*, la synergide *s.* et le noyau secondaire *n. s.* du sac embryonnaire ne se modifient pas avant la fécondation représentée en B. Ici, dès la pénétration du tube pollinique *t. p.*, les synergides *s.* se désorganisent; un des deux noyaux mâles *n. m.* s'accôle au noyau de l'oosphère, et l'autre au noyau secondaire *n. s.*

En ce qui concerne les éléments femelles, MÜRBECK (1901) remarque que, dans *A. alpina*, la division de l'œuf commence déjà

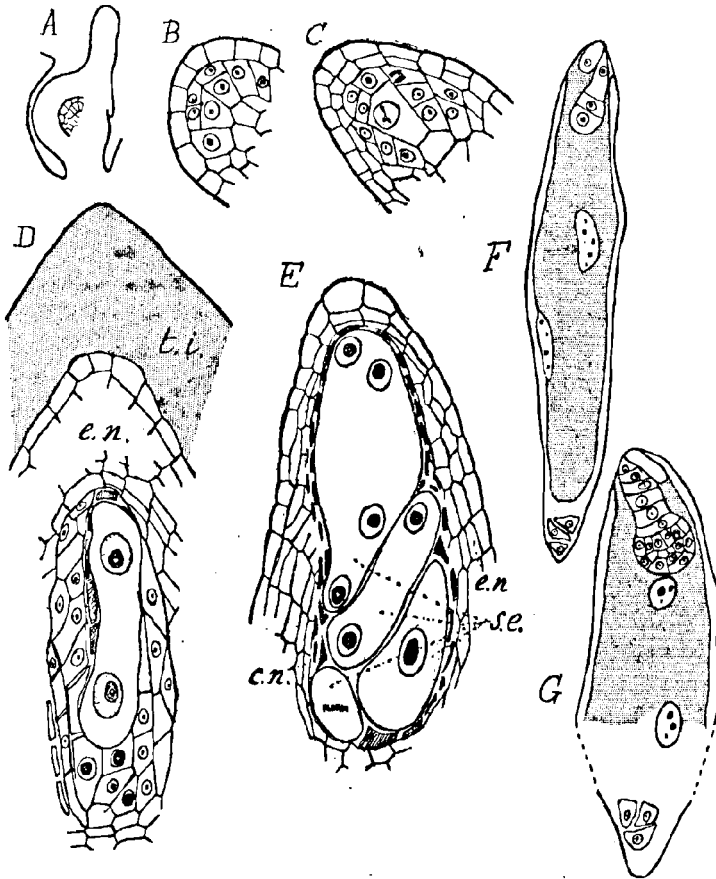


FIG. 14. — Développement parthénogénétique de l'embryon de l'*Alchimilla acutangula* Bus., d'après Sv. MÜRBECK, 1901. — En A, coupe longitudinale d'un jeune carpelle où l'on distingue le massif cellulaire grossi en B, dont quelques cellules sous-épidermiques se divisent, préparant la ou les cellules mères des sacs embryonnaires; on en voit une en C, et on remarquera aussi le dédoublement partiel de l'épiderme. — D représente la coupe médiane d'un ovule presque mûr; la suture des bords du tégument interne *t. t.* forme une voute sans micropile au-dessus de l'épiderme nucellaire *e. n.* qui s'est divisé un grand nombre de fois; au milieu des cellules résidus de la division des cellules primordiales, on voit un jeune sac embryonnaire avec 2 noyaux; en E, il y a 4 sacs embryonnaires, à des stades de division différents, qui digèrent les cellules nucellaires *c. n.* voisines. — Les figures F et G représentent deux sacs embryonnaires à embryons parthénogénétiques à divers stades de croissance. (Grossissements: (A, $\frac{65}{1}$; B, C, D, E, $\frac{230}{1}$; F, G, $\frac{140}{1}$).

dans les boutons très jeunes, non encore ouverts, alors que les anthères dépourvues de pollen sont à peine formées. Un caractère particulier à cette forme consiste en la division, par des cloisons transversales, des cellules épidermiques (voir *Ficus hirta* de TREUB, fig. 2, A) et des cellules nucellaires; la cellule axile seule grossit sans se diviser et devient le sac embryonnaire qui ne tarde pas à écarter les cellules voisines et à occuper l'axe du nucelle. C'est alors que la division du noyau en huit selon le mode ordinaire fournit l'oosphère et les synergides. L'oosphère devient un embryon sans fécondation; les noyaux polaires qui donnent l'endosperme se fusionnent très tardivement (fig. 14).

Quant à l'*Alchimilla arvensis* qui fut étudiée comparativement, elle montre la division normale en tétrade de la cellule mère du sac embryonnaire; elle doit présenter à ce stade la réduction chromatique, mais MÜRBECK n'a pu le constater avec netteté. Par contre, le tégument interne de l'ovule prolifère et ne tarde pas à fermer par un tissu dense l'ouverture du micropyle (comme dans le *Ficus hirta* et le *Wikstrœmia indica*) et la fécondation a lieu par chalazogamie, le tube pollinique pénétrant dans le sac embryonnaire par le bas.

STRASBÜRGER a complété ces observations par son étude très détaillée des *Alchimilla* citées plus haut. L'obstruction du micropyle paraît spéciale à *A. arvensis*, car elle n'est pas signalée dans les autres formes, même parthénogénétiques. Quant aux divisions cellulaires qui donnent naissance au sac embryonnaire, elles semblent suivre tout d'abord les règles ordinaires. Les noyaux des cellules mères du sac se préparent à la division réductrice jusqu'au stade Synapsis; mais à ce moment, le mode de division change et devient analogue à une division purement végétative, sans réduction. Il y a donc indication de sexualité, mais si légère qu'il faut avec STRASBÜRGER désigner les cas de formation d'embryons d'Alchemille sans fécondation sous le titre d'Apogamie et non de Parthénogénèse, quoiqu'il y ait production de sac embryonnaire et distribution cellulaire en oosphère, synergides et antipodes. D'ailleurs MÜRBECK avait déjà montré que pour l'*Alchimilla sericata* les synergides peuvent donner des embryons au même titre que l'oosphère (fig. 15, C), si bien que dans le même groupe il y a des cas qui devraient être classés dans l'apogamie somatique, d'autres dans la parthénogénèse somatique. Nous retrouvons ici, entre formes voisines, une différen-

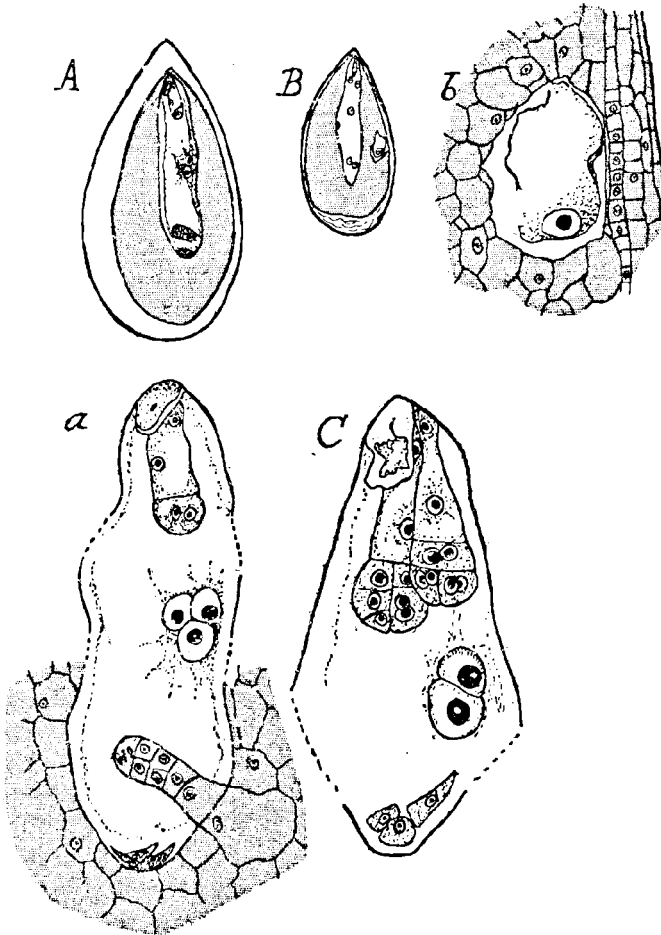


FIG. 15. — Curieuses anomalies dans la structure et le développement parthénogénétique des sacs embryonnaires d'*Atchimilla* d'après Sv. MÜRBECK, 1902.

A représente la coupe d'un ovule d'*A. pastoralis* dont le sac embryonnaire et une partie (teintée) du nucelle sont figurés en *a* ($\frac{150}{1}$); on y voit une synergide, une oosphère en voie de division parthénogénétique, 3 gros noyaux polaires, 3 antipodes en régression et une cellule du nucelle bourgeonnant dans le sac embryonnaire.

B est la coupe d'un ovule d'*A. acutangula* montrant le sac embryonnaire central et une très grosse cellule dans le nucelle, représentée grossie en *b* ($\frac{150}{1}$).

C figure une coupe de sac embryonnaire d'*A. sericata* où l'on voit une synergide en régression, une oosphère donnant un embryon parthénogénétique, une synergide donnant un embryon parthénogénétique, deux noyaux polaires accolés et trois cellules antipodes.

ciation des caractères sexuels absolument comparable à celle des deux formes d'*Aspidium Filix femina var. clarissima*, ce qui indique que la distinction entre l'apogamie et la parthénogénèse établie par WINCKLER est purement théorique.

Les recherches de STRASBÜRGER ont porté aussi sur quelques formes des genres très polymorphes *Rosa* et *Rubus*. Les études cytologiques n'ont montré rien de particulier dans l'ovule de *Rosa rubiginosa* L., *canina* L., *cinnamomea* L. DINGLER a donné depuis des indications peu précises sur la possibilité de la parthénogénèse de *R. rubiginosa*, mais il faut en attendre une confirmation. Quant aux *Rubus fruticosus*, *biflorus*, *leucodermis* étudiés par STRASBÜRGER, ils exigent aussi la présence de pollen pour donner des embryons. LIDFORSS (1905 et 1907), qui a fait une étude très détaillée de l'origine et de l'hérédité de nombreuses formes suédoises de *Rubus*, n'a jamais obtenu de graines fertiles dans les nombreuses castrations qu'il a faites. Bien qu'il ait observé souvent la tendance à produire de faux hybrides au sens de MILLARDET, il est conduit à admettre qu'il n'y a pas de parthénogénèse dans le genre *Rubus*.

* * *

10. PARTHÉNOGÉNÈSE DANS LES GENRES POLYMORPHES DE COMPOSÉES.

Si nous passons maintenant aux Composées polymorphes qui renferment des plantes parthénogénétiques, nous y trouvons des exemples très analogues à ceux que nous a fournis le genre *Alchimilla*. Les recherches les plus importantes sur ce sujet concernent les Epervières (*Hieracium*) et les Pissenlits (*Taraxacum*) qui ont été l'objet d'études approfondies de la part des auteurs scandinaves RAUNKIAER, OSTENFELD, MÜRBECK, JUEL et ROSENBERG (1903 à 1907).

RAUNKIAER (1903) classe les Pissenlits du Danemark en 8 espèces distinctes d'après la forme et les nombres (13 et 21) de bractées qui entourent l'involucre (fig. 16) et d'après la présence ou l'absence de pollen dans les anthères. Le *Taraxacum vulgare*, le plus commun, pousse partout; *T. Ostensfeldii* préfère les champs cultivés; *T. Gelertii*, les bois; *T. intermedium*, les prairies demi-humides; *T. paludosum*, les prairies très humides. Le *T. erythrospermum* ne vit par contre que dans les endroits secs et sablonneux; le *T. speciosum* est localisé dans les champs bien fumés et bien ensoleillés. RAUNKIAER n'a trouvé qu'une seule fois *T. decipiens*.

Les *T. paludosum* observés étaient strictement femelles et, malgré leur isolement, ils ont donné des fruits abondants producteurs de plantes femelles. Il en fut de même de certains individus femelles de *T. vulgare*. Pour éviter toute cause d'erreur, RAUNKIAER fit une

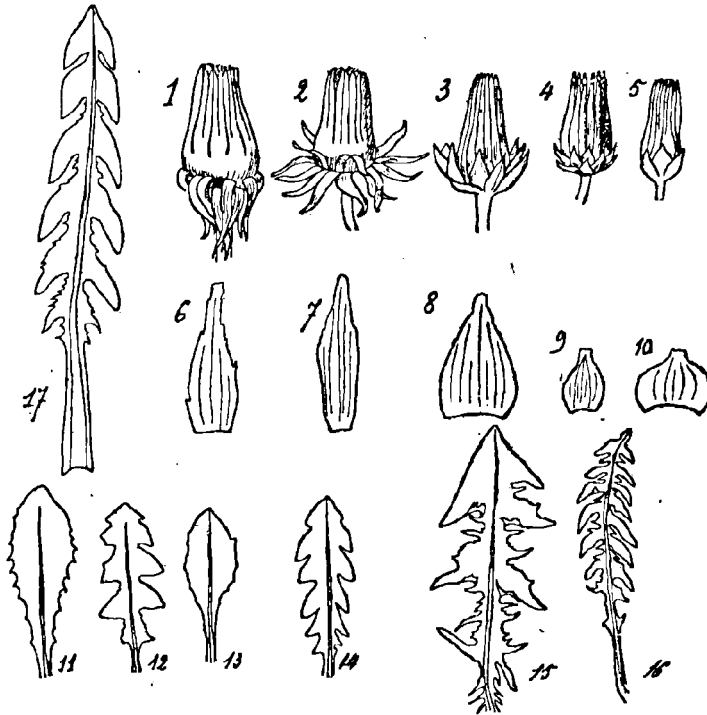


FIG. 16. — Formes danoises de Pissenlit (*Taraxacum*), d'après C. RAUNKIAER, 1903.

1 à 5 diverses formes de capitules,

6 à 10 diverses formes de bractées externes et internes des capitules,

11 à 17 diverses formes de feuilles caractéristiques des espèces :

T. vulgare L., fig. 1, 6, 7, 13 et 14.

T. Ostensfeldii RAUNK., fig. 6, 7, 11 et 12.

T. intermedium R., fig. 2, 6, 7 et 17.

T. Gelertii R., fig. 3, 8.

T. erythrospermum R., fig. 4, 9 et 16.

T. paludosum R. fig. 5 et 10.

T. decipiens R. fig. 15.

expérience très simple ; il coupa avec un rasoir la moitié supérieure des capitules non ouverts et supprima par cette opération les corolles, les anthères et les stigmates des fleurons ; malgré cette

castration violente, les ovaires donnèrent des achènes biens pleins et féconds, ne différant des achènes ordinaires que par le raccourcissement du bec portant l'aigrette.

Le résultat inattendu de cette expérience engagea l'auteur à faire l'épreuve de la parthénogénèse de Pissenlits exotiques, tels que certains *T. vulgare*, les *T. Gelertii* et *T. intermedium*, puis du *T. obovatum* du sud de l'Europe, du *T. glaucanthum* du Pamir, etc.... Toutes ces formes sont strictement parthénogénétiques. RAUNKIAER a cherché en vain des grains de pollen ayant germé sur les stigmates et, pour cette raison, il croit que tous les *Taraxacum* donnent des graines sans fécondation. Cependant il est possible qu'on observe ailleurs ou même au Danemark des cas de véritable fécondation. Quelques auteurs ont décrit comme hybrides certaines formes de passage d'un type à l'autre et FOCKE dit que la culture de graines de plantes intermédiaires entre *T. officinale* WIGG. et *T. palustre* D. C. lui a donné des individus différents. Il est intéressant de savoir que c'est dans l'espoir de produire le *T. intermedium* que RAUNKIAER a fait le croisement *T. vulgare* × *T. Gelertii* dont les produits identiques à *T. vulgare* furent reconnus parthénogénétiques.

L'hypothèse que les Pissenlits ne sont peut-être pas tous parthénogénétiques est rendue vraisemblable par les recherches d'OSTENFELD sur les *Hieracium* (1904). Un grand nombre d'espèces de ce genre, appartenant pour la plupart à la section des *Pilosella* donnent toujours des graines fertiles comme les *Taraxacum*, même si on enlève de très bonne heure les anthères et les stigmates des fleurs. On obtient le même résultat avec deux espèces du même groupe dont on peut isoler des individus strictement femelle; il existe aussi d'autres formes qui ne fournissent jamais de graines même s'ils sont observés dans la nature sans isolement; leur multiplication se fait strictement par stolons et par fragments de rosettes. Enfin, on connaît de nombreux d'hybrides d'*Hieracium* et certainement la fécondation de quelques espèces est possible.

Avant de passer à la discussion de l'origine probable de ces espèces parthénogénétiques, il faut dire quelques mots sur les particularités que présentent leurs éléments sexuels. Différentes formes des deux genres furent étudiées simultanément (1904) par JUBL, KIRCHNER, MÜRBECK. Ces deux derniers auteurs ont constaté sur *Taraxacum officinale*, *T. vulgare* et *T. speciosum* le développement de

l'oosphère du sac embryonnaire sans fécondation préalable. D'après JUEL, la cellule mère du sac embryonnaire ne se divise qu'une fois (au lieu de 2) et elle renferme les 26 chromosomes des cellules végétatives; il n'y aurait pas de réduction chromatique. Il faut donc classer les *Taraxacum* dans les cas de parthénogénèse somatique accompagnée comme dans les Alchemilles d'une division homotypique et non hétérotypique de la cellule mère du sac embryonnaire.

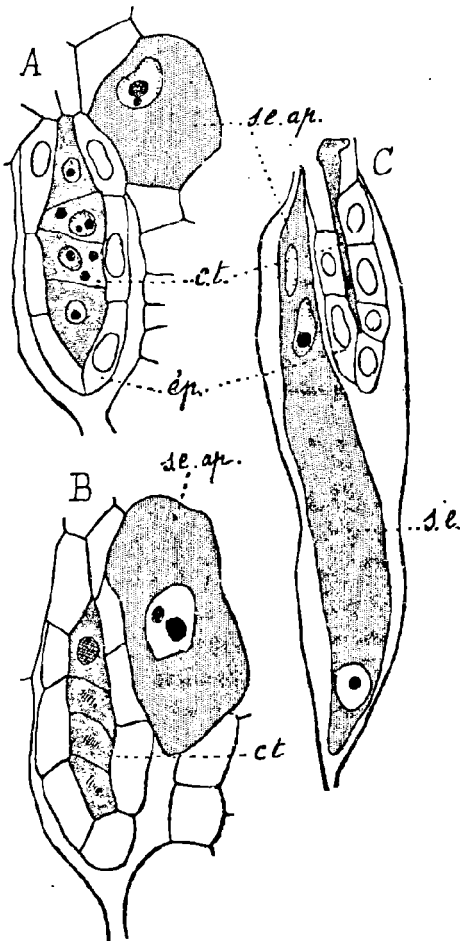


FIG. 17. — Formation de l'embryon d'*Hieracium flagellare*, d'après O. ROSENBERG, 1906.

A. Jeune ovule composé d'un épiderme de six cellules *ép.* et des quatre cellules en tétrade *c.t.* dont l'une devrait donner le sac embryonnaire. Une cellule épidermique *s.e.ap.* du carpelle très volumineux deviendra le sac embryonnaire aposporique.

B. Le jeune ovule comprimé régresse devant le développement du sac embryonnaire aposporique.

C. Les cellules en tétrade de l'ovule sont désorganisées et le sac embryonnaire aposporique *s.e.* qui donnera l'embryon est en voie de formation.

Quant aux *Hieracium*, on peut avec ROSENBERG (1906) étudier le développement des embryons parthénogénétiques de quelques Archihieraciées (*H. excellens*, *H. flagellare*). On y observe souvent

la division normale en tétrade de la cellule mère du sac embryonnaire accompagnée de réduction chromatique (21 et 14 chromosomes au lieu de 42 et 30), mais il arrive parfois que la cellule mère ne se divise qu'une seule fois et l'une des deux cellules filles donne directement le sac embryonnaire, sans qu'on puisse dire s'il y a réellement réduction du nombre des chromosomes. Dans les deux cas, et souvent avant la division en tétrade, on peut apercevoir à la base du nucelle une grosse cellule qui se distingue bientôt des cellules voisines par la taille de son noyau et par son contenu cellulaire (fig. 17). Elle croît et comprime peu à peu les cellules en tétrade qui ne tardent pas à se désorganiser; la grosse cellule présente ensuite les caractères d'un sac embryonnaire avec huit noyaux, une oosphère, des synergides et des antipodes ordinaires. C'est l'oosphère de cette cellule nucellaire qui croît, se divise et donne naissance à l'embryon. Il y aurait donc dans *H. flagellare* et *H. excellens* une véritable aposporie, suivie d'une parthénogénèse somatique absolument comparable à celle de l'*Athyrium Filix fœmina* var. *clarissima* BOLTON. Pourtant le phénomène est un peu moins régulier qu'on vient de le décrire. Assez souvent, le sac embryonnaire dérivé de la division en tétrade se développe aussi et il y a une sorte de concurrence pour la place entre les cellules différenciées sexuellement. Si le sac embryonnaire normal, à réduction chromatique, l'emporte, la fécondation doit être nécessaire pour la production d'un embryon; les autres embryons d'origine épidermique sont nettement apogames et comparables à ceux du *Taraxacum*. On observe même parfois deux embryons dérivés chacun d'un sac embryonnaire propre.

Cette possibilité de fécondation explique l'existence connue d'hybrides tels que *H. excellens* × *H. aurantium*, obtenu par OSTENFELD (1904, *b*), qui associe sur le même individu les caractères des Archihéraciées (*excellens*) et des Piloselloïdées (*aurantium*).

Pour cette dernière espèce, ROSEMBERG prétend que les embryons naissent presque exclusivement par aposporie, le sac embryonnaire dérivant de la division d'une cellule épidermique du nucelle. Bien que ces faits demandent de nouvelles recherches, on ne peut s'empêcher de les rapprocher des phénomènes complexes que présente l'apogamie de l'*Alchimilla sericata* où MÜRBECK (1902) a signalé le développement simultané et sans fécondation de l'oosphère et de l'une des synergides en embryons (fig. 15).

CONCLUSIONS.

De l'ensemble des faits examinés plus haut, qui donnent la plupart des cas de parthénogénèse ou d'apogamie connus dans les végétaux supérieurs, il résulte que le développement des embryons sans fécondation est une qualité particulière à quelques familles, à quelques genres de plantes. C'est une qualité actuelle, mais non phylogénétique; elle caractérise une ou quelques formes dans des groupes qui n'ont entre eux aucune relation de parenté (*Pteris*, *Aspidium*, *Nephrodium* et *Marsilia* parmi les *Cryptogames*, *Alchimilla*, *Ficus*, *Thalictrum*, *Antennaria*, *Hieracium* et *Taraxacum* parmi les *Phanérogames*).

C'est une qualité d'origine récente qui affecte quelques rares lignées (*Mercurialis annua* de KRÜGER, *Marsilia Drummondii*, *Antennaria alpina*) ou plusieurs formes affines (*Pteris*, *Aspidium*, *Nephrodium*, *Alchimilla*, *Hieracium*). Parfois aussi, elle se rencontre dans toutes les espèces d'un même genre (*Taraxacum*).

Les genres qui renferment plusieurs cas de parthénogénèse sont tous polymorphes. Sans doute, le développement de graines fécondes sans fécondation préalable favorise le polymorphisme; mais tous les genres polymorphes ne renferment pas nécessairement des lignées parthénogénétiques (*Rubus*).

La parthénogénèse semble cependant particulière à certaines familles peu homogènes (Urticacées) ou en voie d'extension (Rosacées, Composées) qui présentent de nombreux caractères d'irrégularité dans la distribution et l'organisation des fleurs. On pourrait objecter à cette conclusion qu'il est facile de constater la parthénogénèse dans les genres renfermant des espèces dioïques et monoïques; mais le nombre déjà considérable d'hybrides ou de castrations portant sur des plantes hermaphrodites, sans qu'il en résulte la production de graines, montre le peu de valeur de cette objection. En particulier, RAUNKIAER et OSTENFELD ont effectué en vain la castration de plus de vingt espèces de Chicoracées sans obtenir de graines. Seuls, les Pissenlits et quelques Epervières ont donné des résultats immédiats.

Puisque la parthénogénèse caractérise des lignées d'origine récente, qu'elle affecte des genres et des espèces offrant des anomalies sexuelles, on peut admettre comme hypothèse provisoire qu'elle est due aux modes de variation connus pour modifier les qualités héréditaires des lignées et en même temps pour entraîner des dévia-

tions sexuelles considérables. Je laisserai de côté le parasitisme qui semble devoir être invoqué pour l'explication de la parthénogénèse de nombreuses Balanophoracées. Pour les autres cas, il est commode de rattacher l'origine de la parthénogénèse à des hybridations ou à des mutations récentes.

Ce n'est pas le moment de donner des preuves de la stérilité fréquente des hybrides d'espèces élémentaires ; on trouvera sur ce sujet de nombreux exemples cités par GAERTNER (1849, p. 329 et p. 539), par FÖCKE (1881, p. 476), par H. DE VRIES (1903, p. 57). Les résultats des études de TISCHLER (1903 à 1907) sont particulièrement intéressants pour le sujet qui nous occupe. Les hybrides stériles offrent souvent des irrégularités dans la division en tétrade qui prépare les éléments sexuels ; le sac embryonnaire lui-même est souvent comprimé, détruit par la croissance des cellules nucellaires voisines ; les affinités réciproques des éléments sexuels disparaissent. On peut rappeler le fait signalé par STRASBÜRGER à propos de *Alchimilla sabauda* Bus. Cette forme qui est parthénogénétique est un hybride de *A. gelida* Bus. \times *A. pentaphylla* L., deux espèces dont le pollen est normal et germe bien. Le pollen d'*Alchimilla sabauda* est complètement avorté.

Mais il serait imprudent d'attribuer une origine hybride à toutes les formes parthénogénétiques que nous avons examinées. TISCHLER dit lui-même (1907, p. 381) que les irrégularités dans les divisions en tétrade ne doivent point être considérées comme caractéristiques de la nature hybride des plantes qui les présentent. Les plantes mutantes (GATES, 1906) offrent souvent des anomalies cytologiques analogues à celles des hybrides stériles en totalité ou en partie. Il se peut que la mutation ait joué un rôle plus important peut-être que l'hybridation dans la production de lignées parthénogénétiques.

Les mutantes de l'*Oenothera Lamarckiana*, les seules qui aient été l'objet d'études cytologiques, nous montrent des déviations sexuelles nombreuses. Le nombre double de chromosomes de l'*O. gigas*, l'avortement du pollen de l'*O. lata*, l'avortement presque complet des styles de l'*O. brevistylis* rappellent à bien des points de vue les anomalies de développement qu'on peut observer dans les lignées hybrides ou parthénogénétiques.

La prolifération et l'excès de croissance des cellules de l'assise nourricière des anthères de l'*O. lata*, qui d'après JULIUS POHL (1896) dissocient et étouffent les cellules mères de grains de pollen peuvent

être avec intérêt rapprochées des phénomènes de lutte pour la place des sacs embryonnaires normaux ou d'origine épidermique de l'*Hieracium flagellare*.

* * *

La parthénogénèse supplée à l'absence de fécondation entraînée par des anomalies sexuelles dues, soit à la mutation, soit à l'hybridation. Dans la plupart des cas, elle est d'origine secondaire, c'est-à-dire qu'elle apparaît dans des plantes à organes floraux persistants dont les ovaires ne sont pas fécondés. Dans les cas où, par atavisme, une ou quelques cellules du sac embryonnaire ont conservé la propriété de pouvoir se multiplier (cette qualité se traduit morphologiquement par l'absence de réduction chromatique), l'apogamie ou la parthénogénèse somatique permettent la persistance de la forme et sa propagation comme espèce ou variété parthénogénétique. La coexistence dans la même fleur de sacs embryonnaires possédant soit le nombre réduit, soit le nombre double de chromosomes (*Thalictrum*), l'affinité sexuelle de deux cellules indifférenciées de prothalle (*Nephrodium*), qui n'est qu'un des modes particuliers du rajeunissement des cellules provoqué d'ordinaire par la fécondation, l'évolution comparable en sacs embryonnaires de cellules épidermiques et de cellules nucellaires (*Hieracium*) peuvent être prises comme exemples très démonstratifs d'une des lois les plus importantes de la Pangénèse (DARWIN et DE VRIES), à savoir que toutes les cellules, toutes les parties de l'individu possèdent, à l'état actif ou à l'état latent, les qualités mises en évidence par quelques cellules spécialisées.

* * *

Ne peut-on tirer parti de cette étude pour éclaircir quelques points de la parthénogénèse artificielle des animaux ?

La réussite des expériences tentées par LOEB, DELAGE, BATAILLON, est limitée à quelques groupes bien définis d'animaux. Les Echinodermes, et en particulier les Oursins, fournissent le matériel expérimental le plus favorable et, d'après LOEB (1907, p. 295), « O. et R. HERTWIG, DRIESCH, BOVERI, VERNON ont montré que presque toutes les espèces d'Oursins pouvaient se féconder entre elles. »

D'autre part, BATAILLON (1908) constate que l'arrêt de développement des œufs hybrides de Batraciens (*Pelodytes punctatus*

× *Triton alpestris*, *Bufo calamita* × *T. alpestris*) est précédé de divisions plus ou moins anormales qui rappellent celles que donnent, avec les mêmes éléments femelles, la parthénogénèse provoquée artificiellement. Voilà deux faits qui mettent en évidence les relations possibles entre la parthénogénèse provoquée et l'hybridation.

Pour la mutation, les cas connus dans le règne animal sont trop peu étudiés pour qu'on puisse les invoquer ici ; toutefois, au point de vue du mécanisme général du développement parthénogénétique, on peut attirer l'attention sur l'opinion émise par DELAGE (1908, p. 485) : « Les phénomènes essentiels de la division cellulaire peuvent se ramener presque tous à des coagulations et à des liquéfactions de colloïdes protoplasmiques, se succédant dans un ordre déterminé, à des places déterminées ». La coagulation provoquée de la membrane vitelline, la dissolution de la membrane nucléaire seraient les deux premiers phénomènes de l'évolution de l'œuf parthénogénétique.

Sans vouloir donner une grande importance aux faits qui vont suivre, il me paraît utile d'attirer l'attention sur des caractères de coagulation ou de dissolution localisées de réserves, fréquentes dans le règne végétal, qui sont, tantôt héréditaires, tantôt provoquées par les variations du milieu ambiant. On sait que l'albumen du Maïs est ordinairement amylicé ; par mutation, j'ai obtenu (1907) une variété de la forme *Zea Mays praecox* à albumen, tantôt granulé, tantôt ridé, et ce caractère est héréditaire. Il correspond à la perte de la qualité de coagulation des réserves et se comporte dans les croisements comme un caractère mendélien. D'autre part, on sait que la maturité très hâtive des grains (Orge, Blé) provoque leur glaçage, c'est-à-dire la transformation incomplète des réserves sucrées en amidon ; les grains glacés définissent en outre des variétés stables connues sous le nom de Blés durs (*Triticum durum*).

Ainsi le même caractère (absence de coagulation ou coagulation incomplète) peut affecter des cellules spécialisées (albumen résultant d'une fécondation préalable), soit à la suite de mutation et alors le caractère est héréditaire, soit par des changements de milieu (dessiccation rapide) et alors le caractère est soumis à des fluctuations.

Il est possible qu'aux espèces animales favorables à la production artificielle de la parthénogénèse correspondent des lignées parthénogénétiques héréditaires, et que, de plus, la tendance à la parthénogénèse se comporte comme un caractère mendélien.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BATAILLON, E. (1908). — Les croisements chez les Amphibiens au point de vue cytologique. (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CXLVII, p. 642).
- BARY, A. DE (1878). — Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. (*Bot. Zeit.*, t. 36, pp. 449, 465 et 481).
- BERNHARDI (1839). — Sur la formation des graines sans l'aide de la fécondation. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 2^e sér., t. XII, p. 362).
- BEYERINCK, W. J. (1904). — *Chlorella variegata*, ein bunter Mikrobe. (*Recueil des travaux bot. Neerlandais*, I, pp. 14-28).
- BITTER, G. (1904). — Parthenogenesis und Variabilität der *Bryonia dioica*. (*Abh. Naturw. Vereins Bremen*, t. 18, pp. 99-107, d'après *Bot. Cent.*, t. 99. p. 294).
- BLARINGHEM, L. (1907). — Mutation et traumatismes. (*Bull. scient. de la Fr. et de la Belg.*, t. XLI, pp. 1-248).
- BLARINGHEM, L. (1907). — Production d'une variété nouvelle d'Epinars, *Spinacia oleracea* var. *polygama*. (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CXLVII).
- BRAUN, A. (1856). — Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. (*Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin*), 1856, pp. 311-376), résumé dans (*Ann. Sc. nat. Bot.* (1857), 4^e sér., t. 7, pp. 228-246).
- BRAUN, A. (1859). — Ueber Polyembryonie und Keimung von Coëlogyne (*Abh. d. Kgl. Ak. d. W. zu Berlin*, 1859; extrait dans (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, (1860), 4^e sér., t. 14, pp. 5-38).
- CAMERARIUS, R. J. (1691 a). — Semina mori subventanea. (*Ephemerid. Germ.*, Dec. II, Ann. IX, p. 212).
- CAMERARIUS R. J. (1691 b). — Ova mercurialis subventanea. (*Ephem. Germ.*, Dec. II, Ann. X, p. 90).
- CAMERARIUS, R. J. (1694). — De Sexu plantarum epistola. (*Ephem. Germ.*, Dec. III, Ann. III, p. 31). Voir traduction allemande par M. MOBIUS (*Ostwald's Klassiker*, n^o 105).
- DARWIN, C. (1868). — De la Variation des animaux et des plantes. (Traduction Barbier, Paris 1880, t. II, pp. 369-425).
- DELAGE, Y. (1908). — Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale. (*Arch. de Zool. expérim. et génér.*, 4^e sér., t. VII, pp. 445-506).
- FARMER, J.-B., MOORE, T. E., and Miss DIGBY, L. (1903). — On the Cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary Note on Apogamy. (*Proceed. of the Roy. Soc. London*, t. 71, pp. 453-457).
- FARMER, J.-B. and Miss DIGBY, L. (1907). — Studies in Apospory and Apogamy in Ferns (*Ann. of Bot.*, t. 21, 1907, p. 161).
- FOCKE, W. O. (1881). — Die Pflanzen-Mischlinge, Berlin.

- FOCKE, W. O. (1890). — Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtausatz bei Blütenpflanzen (*Abh. d. Naturf. Ver. Bremen*, t. XI, p. 422).
- GASPARRINI, G. (1846). — Origine de l'embryon dans les graines des plantes phanérogames (*Ann. Sc. Nat. bot.*, 3^e sér., t. V, pp. 305-312).
- GAERTNER, G. (1849). — Versuche und Beobachtungen ueber die Bastardzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart.
- GATES, R. R., (1907). — Hybridization and germ cells of *Oenothera* mutants. (*Bot. Gaz.*, t. 44, p. 1-21).
- GIARD, A. (1899). — Parthénogénèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires. *Cinquanten. de la Soc. de Biologie, Paris*, p. 654.
- GIARD, A. (1904 a). — Tonogamie. La chose et le mot. (*C. R. Soc. de Biolog., Paris*, t. LVI, p. 479).
- GIARD, A. (1904 b). — Sur la parthénogénèse artificielle par dessèchement physique. (*C. R. Soc. de Biol., Paris*, t. LVI, p. 594).
- GIROU DE BUZAREINGUES (1828). — La Génération. Paris, in-8^o.
- GIROU DE BUZAREINGUES (1829). — Expériences sur la génération des plantes. (*Ann. Sc. Nat.*, sér. I, t. 16, pp. 140-143).
- GIROU DE BUZAREINGUES (1830). — Expériences sur la génération des plantes. (*Ann. Sc. Nat.*, sér. I, t. 19, pp. 297-305).
- GIROU DE BUZAREINGUES (1833). — Expériences sur la génération des plantes. (*Ann. Sc. Nat.*, sér. I, t. 30, pp. 398-410).
- GUÉRIN, P. (1904). — Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames. Paris.
- GUIGNARD, L. (1899). — Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CXXXVIII, pp. 864-876).
- GUIGNARD, L. (1900). — L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 8^e sér., t. XI, pp. 365-387).
- HEGELMAIER, F. (1897). — Zur Kenntniss der Polyembryonie von *Allium odorum* L. (*Bot. Zeit.*, t. 55, pp. 133-140).
- HEGELMAIER, F. (1903). — Zur Kenntniss der Polyembryonie von *Euphorbia dulcis* Jacqu. (*Berichte d. d. bot. Ges.*, t. 21, pp. 6-19).
- JOHANNSEN, W. (1903). — Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien, Jena.
- JUEL, O. (1898). — Parthenogenesis bei *Antennaria alpina*. (*Bot. Centrabl.*, t. 74, pp. 369-372).
- JUEL, O. (1900). — Vergleichende Untersuchungen ueber typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. (*K. Svensk. Vetensk. Ak. Handl.*, t. 33, pp. 1-39) d'après [*Bot. Cent.*, t. 86, p. 123].
- JUEL, O. (1908). — Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum* (*Arkiv for Botanik*, t. II) d'après WINKLER, 1908.
- KARSTEN (1860). — De la vie sexuelle des plantes et de la parthénogénèse. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 4^e sér., t. XIII, p. 252).
- KLEBS, G. (1896). — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena.

- KIRCHNER (1904). — Parthenogenesis bei Blütenpflanzen (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, pp. (83)-(97)).
- KRUGER, W. (1908). — Ueber ungeschlechtliche Fortpflanzung und dach Entstehen weiblicher Individuen durch Samen ohne Befruchtung bei *Mercurialis annua* und anderen dioïcischen Pflanzen. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 28, pp. 333-342).
- LECOQ (1827). — Recherches sur la reproduction des végétaux. Clermont (d'après de CANDOLLE, A, Introduction à la Botanique, t. I, p. 549).
- LIDFORSS, B. (1905). — Studier öfver artbildningen inom Släktet *Rubus*. (*Arkif for Botanik*, t. IV, n° 66, pp. 1-41).
- LIDFORSS, B. (1907). — Studier öfver artbildningen inom Släktet *Rubus* II. (*Arkif for Botanik*, t. VI, n° 16, pp. 1-43).
- LOEB, J. (1906). — La dynamique des phénomènes de la vie. Traduction française de DAUDIN et SCHEFFER, Paris, 1908.
- LOTSY, J. P. (1899). — *Balanophora globosa* JUNGH., Eine wenigsten örtlich verwiterte Pflanze. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, t. XVI, pp. 174-186).
- LOTSY, J. P. (1901). — *Rhopalonedmis phalloïdes* JUNGH. A morphological-systematical study. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, t. XVII, pp. 73-101).
- DE MARTI (1791). — Experimentos sobre los y fecondacion de las plantas. Barcelona, 1791 (d'après de CANDOLLE, A. Introduction à la botanique, t. I, p. 548).
- MASSART, J. (1905). — Origine polyphylétique des modes d'alimentation, de la sexualité et de la mortalité chez les organismes inférieurs. (*Bull. Jard. bot. de l'État*, Bruxelles, vol. I, fasc. 6.)
- MEEHAN, Th. (1899). — Parthenogenesis. (*Proceed. of the Acad. of the Nat. Sc. Philadelphia*, n° XIII, p. 97).
- MURBECK, Sv. (1901). — Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*. (*Lund's Univ. Aarskrift*, t. 36, 2^e, n° 7).
- MURBECK, Sv. (1902). — Ueber Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogentischen Arten der Gattung *Alchimilla*. (*Lund's Univers. Aarskrift*, t. 38, 2^e part., n° 2).
- MURBECK, Sv. (1904). — Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. (*Bot. Notiser*).
- NATHANSOHN, A. (1900). — Ueber Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. (*Bericht. d. deut. bot. Ges.*, t. XVIII, pp. 99-109).
- NAUDIN, C. (1856). — Observations relatives à la formation des graines sans le secours du pollen. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, t. XLIII, n° 10).
- OSTENFELD, C. H. (1904 a). — Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium*. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, pp. 376-381).
- OSTENFELD, C. H. (1904 b). — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwicklung bei der Gattung *Hieracium* (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, p. 537).
- OSTENFELD, C. H. (1906). — Castration and Hybridisation Experiments with some Species of Hieracia. (*Bot. Tidskrift*, t. 27, p. 225-243).
- OVERTON, J. N. (1902). — Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. (*Botan. Gazette*, t. 33, pp. 363-375).

- OVERTON, J. N. (1904). — Ueber Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, pp. 274-283).
- RADLKOFER (1857). — Sur la véritable parthénogénèse dans les plantes. (*Ann. Sc. Nat. Bot.*, 4^e sér., t. VII, pp. 247-252).
- RAUNKIAER, C. (1903). — Kimdannelsen uden Befrugning hos Mælkebøtte (*Taraxacum*). (*Botan. Tidsskrift*, t. 25, p. 109-140).
- RAUNKIAER, C. og OSTENFELD, C. H. (1903). — Kastreringsförsög med *Hieracium* og andre Cichoriæ. (*Bot. Tidsskrift*, t. 25, pp. 409-413).
- ROSENBERG, O. (1906). — Ueber die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 24, p. 157-161).
- ROSENBERG, O. (1907). — Cytological Studies on the apogamy in *Hieracium*. (*Botan. Tidsskrift*, t. 28, pp. 143-170).
- SHAW, W. R. (1907). — Parthenogenesis in *Marsilia*. (*Bot. Gazette*, t. 24, p. 114).
- SIEHOLD, C. Th., VON (1856). — Wahre Parthenogenesis bei den Schmetterlingen und Bienen.
- SMITH, J. (1841). — Notice of a Plant which produces Seeds without any apparent Action of Pollen. (*Trans. of Linn. Soc. London*, t. 18, p. 509).
- SOLMS-LAUBACH, H., GRAFF ZU (1882). — Die Herkunft, Domestication und Verbreitung der gewöhnlichen Feigenbaums (*Ficus Carica* L.). (*Abh. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen*, t. 28).
- SOLMS-LAUBACH, H., GRAFF ZU (1885). — Die Geschlechter differenzierung bei den Feigenbäumen. (*Bot. Zeit.*, t. 43, pp. 513, 529, 545, 561).
- SPALLANZANI (1785). — Expériences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes. Genève.
- STRASBÜRGER, E. (1878). — Ueber Polyembryonie (*Ien. Zeits. f. Naturv.*, t. 12, pp. 648-670) d'après (*Just's Jahresbericht*, 1878).
- STRASBÜRGER, E. (1904). — Die Apogamie des Eualchimillen und Allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. (*Jahr. f. wiss. Botan.*, t. 41, pp. 88-164).
- STRASBÜRGER, E. (1907). — Apogamie bei *Marsilia*. (*Flora*, t. 97, pp. 123-191).
- TIEGHEM, P. VAN (1896). — Sur l'organisation florale des Balanophoracées. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. 43, pp. 295-309).
- TISCHLER, G. (1903). — Ueber Embryosack-Obliterationen bei Bastardpflanzen. (*Bot. Centralb., Beihefte*, t. 15, pp. 408-420).
- TISCHLER, G. (1906). — Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes* Hybriden. (*Jahrb. f. w. Botan.*, t. 42, pp. 545-578).
- TISCHLER, G. (1907). — Weitere Untersuchungen ueber Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 25, pp. 376-383).
- TRETJAKOW, S. (1895). — Die Beteiligung des Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum* L. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 13, pp. 13-17).
- TREUB, M. (1898). — L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata*. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, t. 15, pp. 1-22).
- TREUB, M. (1902). — L'organe femelle et l'embryogénèse dans le *Ficus hirta* WAHL. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 2^e sér., t. 3, pp. 124-157).
- TREUB, M. (1905). — L'apogamie de l'*Elatostema acuminatum* BRONGN. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 2^e sér., t. 5, pp. 141-152).

- UEXHÜLL-GYLLENBRAND, VON (1908). — Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechter-vertheilung bei den Compositen. (*Bibl. Botanica*, Heft 52).
- VRIES, H. DE (1889). — Intracellulare Pangenesis. Iena.
- VRIES, H. DE (1901 et 1903). — Die Mutationstheorie. 2 vol. Leipzig.
- WENT, F. A. and BLAAUW, A. H. (1905). — A case of apogamy with *Dasyllirion acrotrichum* ZEWG. (*Recueil, Trav. bot. Neerl.*, t. II, pp. 223-234).
- WINKLER, H. (1904). — Ueber Parthenogenesis bei *Wikstræmia indica* L. (*Ber. d. deut. bot. Ges.*, t. 22, pp. 573-580).
- WINKLER, H. (1906). — Ueber Parthenogenesis bei *Wikstræmia indica* L. (*Ann. Jard. bot. Buitenzorg*, 2^e sér., t. V, pp. 268-276).
- WINKLER, H. (1908). — Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche (*Progressus Rei Botanicae*, t. II, pp. 293-454). [Monographie importante sur l'apogamie, la parthénogénèse et la parthénocarpie dans le règne végétal où l'on trouvera un index bibliographique très complet du sujet].
- YAMANOUCI, SH. (1907). — Apogamie in *Nephrodium*. (*Bot. Gazette*, t. 44, pp. 142-146).
-

 TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
CHAPITRE I. — Historique et définitions.....	113
1. Historique.....	113
2. Discussion de quelques cas douteux.....	116
3. Sexualité et parthénogénèse.....	122
4. Division du sujet. Définitions.....	126
CHAPITRE II. — Bourgeonnement. Apogamie des Cryptogames.....	128
5. Bourgeonnement des annexes embryonnaires.....	128
6. Apogamie et Parthénogénèse des Cryptogames vasculaires.....	134
7. Lignées apogames et parthénogénétiques.....	141
CHAPITRE III. — Apogamie et Parthénogénèse des Phanérogames.....	143
8. Cas isolés de Parthénogénèse.....	143
9. Parthénogénèse dans les genres polymorphes de Rosacées.....	150
10. Parthénogénèse dans les genres polymorphes de Composées.....	156
CONCLUSIONS.....	161
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....	165

Etienne RABAUD
Maître de Conférences à la Sorbonne

NOTES CRITIQUES
SUR LES MŒURS DES POMPILES

D'excellents observateurs ont apporté à l'histoire des Pompilides de très importantes contributions et l'on peut dire qu'à l'heure actuelle cette histoire est connue dans ses grands traits.

Cependant, les problèmes que soulève l'étude de ces Insectes sont d'une telle complexité que l'on n'encourt guère le risque de tomber dans d'inutiles redites en apportant quelques documents nouveaux. Il ne s'agit point ici, bien entendu, de détails anatomiques plus ou moins précis. Sans doute, ces détails ne sont point négligeables ; mais la portée qu'ils peuvent avoir est incontestablement subordonnée à celle des questions d'ordre psychologique.

C'est sur celles-ci que je me propose plus particulièrement d'insister. Le déterminisme des actes des Pompiles est à peu près complètement inconnu ; il ne paraît d'ailleurs pas avoir joué un rôle important dans les préoccupations des observateurs. La plupart d'entre eux s'en sont tenus à des descriptions exactes, dominées souvent par une interprétation à tournure plus ou moins anthropomorphique. J.-H. FABRE a tenté de cristalliser les faits et gestes des Insectes en général, et des Pompiles en particulier, dans une immuable succession d'actes inconscients, toujours identiques à eux-mêmes, exprimant un finalisme rigide qui exclut toute tentative de recherche. Après lui cependant, d'autres sont venus : CH. FERTON, F. PICARD, G. et E. PECKHAM qui, d'une façon plus ou moins explicite, ont fait ressortir la variabilité du procédé, au gré des circonstances. Mais ces circonstances ne sont malheureusement pas toujours recherchées : la variabilité est une constatation simple, quand elle n'est pas entourée d'explications purement subjectives.

Les observations que je vais rapporter tendent à montrer la variabilité des actes chez les Pompiles ; je m'efforcerai, en même temps, de rechercher les données capables de mettre sur la voie du

déterminisme de ces actes. L'analyse complète de ce déterminisme est extrêmement ardue; c'est elle, cependant, que l'on doit actuellement se proposer de faire; et je ne doute point que les observateurs y parviennent, s'ils s'efforcent de ne point substituer leurs conceptions personnelles aux actions que subit l'Insecte.

I.

Quel est le sens qui guide les Pompiles ?

La question a été posée par CH. FERTON ⁽¹⁾ à propos de *Pompilus vagans* COSTA. Les individus de cette espèce vont à la recherche des Araignées des genres *Lycosoïdes* et *Nemesia*: ils les découvrent dissimulées dans leurs terriers. CH. FERTON pense que l'odorat seul peut guider *P. vagans* dans sa recherche. Il est possible que l'odorat soit particulièrement développé chez ce Pompile; mais bon nombre d'autres espèces paraissent infiniment moins bien douées à cet égard. Divers auteurs, GOUREAU l'un des premiers ⁽²⁾, F. PICARD tout récemment chez *Pompilus viaticus* L. ⁽³⁾, ont noté la difficulté très grande qu'éprouvent ces Hyménoptères à retrouver une Araignée, si celle-ci a été déplacée. F. PICARD relate, en outre, de singulières méprises: *P. viaticus* s'élançant sur une *Cicindela hybrida*, sur une Fourmi, Insectes qui exhalent des odeurs évidemment différentes de l'odeur exhalée par une Lycose.

J'ai fait, pour ma part, des observations de même sens: un *Pseudagenia carbonaria* SCOP. poursuivait un jeune *Agelena labyrinthica* CLERCK ⁽⁴⁾. La toile de cette Araignée formait un dédale de couloirs superposés et passant les uns dans les autres au milieu des feuilles d'un *Rubus*. L'Hyménoptère courait sur la toile

(1) CH. FERTON. a) Notes pour servir à l'histoire de l'instinct des Pompilides. Act. de la Société linnéenne de Bordeaux, 1891, t. XLIV; b) Nouvelles observations sur l'instinct des Pompilides. *Ibid.*, 1897, t. LII.

(2) GOUREAU. Observations détachées pour servir à l'histoire de quelques insectes. Ann. Soc. ent. Fr., t. VIII, 1839, p. 539. — GOUREAU ne spécifie ni le Pompile ni l'Araignée.

(3) F. PICARD. Notes sur l'instinct de *Pompilus viaticus*. Feuille des jeunes Naturalistes, 1^{er} mai 1904.

(4) Je dois la détermination précise des Pompilides à M. Jules DE GAULLE et celle des Araignées à M. Eugène SIMON; je les remercie à nouveau de leur extrême obligeance. — Mes observations ont été faites à Saint-Affrique (Aveyron).

aussi bien que l'Araignée même; il pourchassait sa victime, marchant à une allure saccadée, les ailes animées d'un frémissement constant, manifestant une grande agitation. Il avançait sans hésitation, tournant et retournant, s'engageant à fond dans le labyrinthe. Devant lui, l'Araignée détalait; parfois elle parvenait à se dissimuler et s'arrêtait soit sous une feuille, soit dans un coin de sa toile. Le Pompile, alors, inspectait dans tous les sens, poussait même des pointes assez loin, puis revenait, explorait partout, pénétrait dans les divers couloirs, sans que son allure trahisse aucune crainte. Plusieurs fois, il lui arriva de passer tout près de l'Araignée; mais il ne la voyait pas et s'égarait dans une autre direction, tandis que sa victime s'enfuyait dans un sens opposé.

Quelques jours après je rencontre un *Pompilus* sp. poursuivant une jeune *Epeira redii* Scop ♀ sur un mur de pierres sèches, hérissé de nombreuses aspérités. Chaque fois que l'Insecte atteignait l'Araignée, celle-ci se laissait choir subitement, retenue à la saillie d'une pierre par un fil. Elle restait suspendue un certain temps au-dessus du sol, puis remontait. Le même jeu recommença à diverses reprises. Chaque fois, après la disparition subite de l'Araignée, le Pompile se mettait en quête, courant en tout sens sur le mur, s'écartant plus ou moins. Jamais il ne tentait de saisir sa proie suspendue dans le vide; il ne paraissait pas même se rendre compte de la direction qu'elle avait prise. Tout se passait comme s'il ne la voyait ni ne la sentait.

Je trouve sur mon chemin un *Priocnemis variabilis* Rossi traînant un *Chirucanthium punctorium* VILLIERS. J'effraye involontairement l'Insecte, qui s'enfuit abandonnant sa prise; je déplace celle-ci. Lorsque le Pompile revint, il piqua droit sur l'endroit où il s'était précédemment arrêté; comme la place était vide, il chercha et il chercha durant un quart d'heure environ, passant fréquemment à côté de l'Araignée sans y prendre aucunement garde; il ne retrouva l'Araignée que lorsque je l'eus replacée approximativement à l'endroit même où elle avait été abandonnée.

Le sens qui guide divers Pompiles dans leur chasse ne peut donc être l'odorat; c'est probablement la vue, mais une vue assez courte, car l'objet est seulement reconnu lorsqu'il se trouve presque en contact. Il suffit que l'Araignée s'éloigne brusquement, pour que sa

trace soit complètement perdue. Le Pompile passe à côté de sa victime, presque sur elle, sans s'arrêter. Remarquons, d'ailleurs, qu'il ne paraît pas chercher à se guider par l'odorat ; aucune attitude ne permet de croire qu'il suive ou essaye de suivre une piste ; il se met en quête sans méthode apparente, paraissant ne compter que sur ses yeux. Parfois il s'élève de quelques centimètres au-dessus du sol, comme pour embrasser du regard une assez grande étendue ; mais, en réalité, il ne paraît pas en tirer avantage, et si la vue le guide, c'est une vue à courte distance. La ressemblance est frappante entre les diverses espèces : seul, le *Pompilus vagans* se comporte d'une façon différente : c'est une exception rare qui traduit une adaptation spéciale, en relation avec les mœurs des Araignées qu'il pourchasse.

II

L « attention » chez les Pompiles.

Un autre phénomène, que j'ai constamment observé, et que les auteurs négligent d'examiner, c'est l' « attention » soutenue, très exclusive, du Pompile en chasse ou porteur d'une Araignée. Il est vraiment difficile de détourner l'insecte de son occupation. J'ai pu saisir et renfermer dans un tube *Pseudogenia carbonaria* Scop. avec sa victime et, non seulement il ne fit aucun mouvement pour s'enfuir, mais il continua à aller et venir d'un bout à l'autre du tube, traînant son Araignée. Au bout d'une heure environ, il se décida à lâcher prise et à courir avec agitation comme s'il cherchait une issue. S'il arrive que, mettant en fuite un Pompile, on lui fasse abandonner sa proie, il s'éloigne, mais reste à courte distance, pour revenir rapidement à son point de départ. C'est ce que j'ai vu avec *Priocnemis variabilis* Rossi qui, chassé par trois fois, reparut et se dirigea droit vers son point de départ.

Je ne sais exactement quelle conclusion il convient de tirer de ces faits qui concordent avec les indications plus ou moins explicites des auteurs. Sans doute, on a déjà remarqué que lorsqu'un Insecte accomplit un certain acte, un certain nombre d'autres se trouvent inhibés. Mais je ne vois là que l'indication d'un fait ; il reste à trouver l'origine de l'inhibition, à savoir si elle provoque ce que j'appelle « attention » à défaut d'un terme meilleur, ou si c'est de l'« attention » que dérive l'inhibition.

De toutes façons, je ne crois pas qu'il soit possible de mettre cette attraction impérieuse vers un but déterminé, sur le compte d'un *instinct* irréductible. L'Insecte qui revient obstinément se brûler à la chandelle, malgré tous les efforts destinés à le chasser, réagit à une influence extérieure à lui; la réaction ne répond à aucune nécessité individuelle ou spécifique: je ne puis cependant me défendre de soupçonner une certaine parenté entre la réaction dont l'effet est nuisible à l'individu et la réaction dont l'effet concourt à la pérennité de l'espèce.

On a coutume de concevoir que la réaction des Pompiles appartient à un groupe de phénomènes vaguement surnaturels, parce que la nature des effets produits laisse entrevoir un but déterminé; et l'on admet, au contraire, assez volontiers, un phénomène plus voisin de la réalité, quand les effets n'ont plus cette même apparence finaliste. Au fond, la signification que nous accordons au premier phénomène est purement subjective, tandis que nous considérons le second phénomène d'une façon beaucoup plus objective. En multipliant les observations, en les comparant, on parviendra peut-être à relier deux ordres de faits qui paraissent si différents; on y parviendra en les rattachant à l'une ou l'autre des notions de *tropisme*, de *sensibilité différentielle* ou d'*associations simples* dont LOEB et G. BOHN ont montré, tout à la fois, l'importance et la complexité. Les « erreurs » attribuées aux Pompiles, telle l'erreur, signalée par F. PICARD, de *P. viaticus* se précipitant sur une Fourmi ou sur une Cicindèle, me paraissent de nature à appuyer ce point de vue; de même, le fait relaté par CH. FERTON: une Lycose marchait sur un *P. viaticus*; mais aussitôt, elle s'enfuit, tandis que le Pompile, au lieu de tirer profit d'une erreur qui facilite sa chasse, s'envole de son côté.

Les quelques observations que j'apporte, même s'ajoutant à celles qui sont déjà connues, sont insuffisantes pour alimenter un débat profitable; elles nécessitent et légitiment simplement une brève indication.

III.

La capture et la mutilation des proies.

La connaissance que nous avons de tous les actes des Pompiles est dominée, dans son ensemble, par l'impression de mystérieux

que ces actes ont produit sur les premiers observateurs. Ceux-ci, même, paraissent s'être appliqués et complus à en aggraver le mystère. Que n'a-t-on pas dit, depuis J.-H. FABRE, sur la préscience anatomique des Sphex, des Bembex, des Pompiles ? D'un coup d'aiguillon, portant à l'endroit précis, le Pompile atteindrait sans erreur le ganglion thoracique ! La réalité n'est pas aussi surnaturellement simple et, quand on regarde avec les yeux du naturaliste, l'unique coup d'aiguillon se multiplie étrangement. Je puis, à cet égard, confirmer nettement les indications précises de CH. FERTON. Tandis qu'il a vu *Priocnemis affinis* LIND. piquer deux fois seulement sa victime, il a observé *Pompilus pulcher* FABR. et un *Priocnemis*, voisin de *P. opacus* J. PEREZ, s'obstinant à larder l'Araignée de nombreux coups d'aiguillon. C'est bien ainsi que procèdent *Pseudagenia carbonaria* et *Pompilus sp.* ; la multiplicité des coups d'aiguillon est incontestable. Lorsque, après une poursuite plus ou moins mouvementée, l'Hyménoptère parvient à saisir l'Araignée, celle-ci se débat faiblement sans se défendre et l'on aperçoit nettement l'abdomen du ravisseur animé de mouvements précipités dont chacun correspond à un coup d'aiguillon. Très rapidement, l'Araignée devient inerte. Le corps-à-corps dure quelques secondes à peine ; pendant ce court instant, le Pompile a donné, au moins, une vingtaine de coups d'aiguillon un peu dans tous les sens, atteignant de préférence le céphalothorax : je n'oserais pas affirmer que quelques-uns ne s'égarent dans la région de l'abdomen.

Je ne sais si, comme l'affirme FERTON, ces coups répétés répondent à une dépense inutile de force et de venin ; dans tous les cas, cette multiplicité ne témoigne pas d'un instinct infailible.

Quoi qu'il en soit, l'acte n'en est pas moins curieux et son origine obscure. On peut y voir la modification d'un acte primitivement défensif, tel qu'il existe encore chez nombre d'autres Hyménoptères ; mais le passage entre les deux nous échappe complètement. L'examen comparatif de diverses espèces et de divers individus de même espèce fournirait, sans doute, d'instructives variations ; tout est à faire.

Également obscure, quant à ses origines, est une pratique de certains Pompiles, déjà signalée par GOUREAU, CH. FERTON, G. et E. PECKHAM, que j'ai moi-même observée dans des circonstances.

intéressantes, car elle marque la variabilité évidente des actes d'un individu à l'autre.

Lorsque *Pseudagenia carbonaria* eut capturé et paralysé *Agelena labyrinthica*, il n'essaya point d'emporter aussitôt sa prise, mais il se mit, incontinent, à la mordre vigoureusement. Je ne me rendis très exactement compte de ce qui se passait qu'après m'être emparé du Pompile et de sa victime : celle-ci avait perdu toutes ses pattes ambulatoires, sauf l'antérieure gauche ; les pattes mâchoires restaient intactes.

GOUREAU, en 1839, a constaté l'amputation portant sur six pattes dans un cas, sur huit pattes dans un second cas. Il n'a point assisté à l'opération ; mais il suppose qu'elle a pu se substituer à l'action du venin. « Il n'était pas nécessaire, écrit-il, que ces Araignées fussent blessées par l'aiguillon venimeux des insectes chasseurs ; elles étaient hors d'état de s'échapper » (1). Les faits actuellement connus infirment cette hypothèse.

CH. FERTON note l'amputation des pattes effectuée par un *Agenia* et par un *Pompilus*. D'après cet auteur, l'acte est *postérieur* à un essai de transport : les pattes déterminant une gêne, l'Hyménoptère les supprime.

Les observations de G. et E. PECKHAM (2), sur *Pompilus fuscipennis* fournissent des indications semblables quant au moment où est pratiquée la mutilation : sans paraître arrêté par un obstacle, l'insecte cesse de traîner et se met à mordre les pattes près de leur point d'insertion ; il en détache deux. Le procédé paraît assez habituel chez *P. fuscipennis* ; mais le nombre des pattes supprimées est variable. G. et E. PECKHAM admettent que cet acte s'accomplit quand le moment est venu de faire entrer l'Araignée dans le nid du Pompile : la section des pattes aurait pour but de faciliter la pénétration, le Pompile diminuant sa proie, au lieu d'élargir son terrier. Même, l'Insecte se contenterait de mordre les pattes pour les assouplir ; la section complète résulterait d'un simple accident. Les observateurs ont vu, une fois, le Pompile ramener au dehors une Araignée qu'il ne pouvait faire entrer, mordre la base des pattes et parvenir enfin, après quelques efforts, à l'insinuer dans le trou. Dans

(1) GOUREAU. *Op. cit.*, p. 541.

(2) G. W. PECKHAM and E.-C. PECKHAM. On the Instincts and Habits of the Solitary Wasps. Wisconsin geol. and nat. hist. Survey. Bull. n° 2, 1898.

tous les cas, le mordillement des pattes n'aboutit pas nécessairement à la mutilation : sur la plupart les Araignées examinées, G. et E. PECKHAM ont pu constater, sinon l'ablation des membres, du moins des traces évidentes de morsure.

CH. FERTON propose, incidemment, une autre explication, établissant une relation entre l'habileté du Pompile à paralyser et l'acte de l'amputation des membres : un « savant tueur » laisse son Araignée intacte, car il ne craint pas de la voir revenir à la vie ; tandis qu'un « tueur » moins expérimenté s'assure de sa prise en ajoutant la mutilation au venin.

L'une de ces trois explications se rapproche-t-elle de la réalité ?

Je ne sais si l'acte est en rapport étroit, chez *P. fuscipennis*, avec les dimensions du diamètre du terrier. Dans tous les cas, la manière dont s'est comporté l'un de mes *Pseudagenia carbonaria* diffère sensiblement de celle de *P. fuscipennis* : c'est immédiatement après la capture, dès que l'Araignée fût paralysée, que l'amputation fût pratiquée. La section était nette, complète ; elle fût effectuée, pour sept pattes, en quelques secondes. On ne saurait vraiment prétendre qu'un tel acte ait été déterminé par la gêne que les pattes auraient apporté soit au transport, soit à l'emmagasinement, puisque ni l'un ni l'autre n'ont été tentés.

Peut-on s'arrêter à cette autre conception que l'Hyménoptère, peu confiant dans sa science de tueur, assure l'immobilité de sa capture ? C'est accorder à l'insecte une conscience de soi, tout au moins une puissance de raisonnement, simplement merveilleuse. Remarquons, d'ailleurs, que les faits rapportés seraient, à cet égard, des plus contradictoires, car la pratique de l'amputation, peu fréquente, ne paraît pas se rencontrer chez des Pompiles dont le venin n'a qu'une action passagère ; elle se rencontre dans des cas où la paralysie semble complète et durable ; c'est ainsi qu'il en advient pour *Pseudagenia carbonaria*. Si encore il était permis d'invoquer une certaine fixité des actes pour une espèce déterminée, on serait peut-être enclin à concevoir un phénomène de sélection. CH. FERTON admet cette fixité de l'instinct, sinon pour une espèce considérée en général, tout au moins pour les individus d'une espèce habitant une région donnée. La restriction est intéressante, puisqu'elle montrerait, en somme, une variation locale évidemment due à des circonstances extérieures ; mais la fixité, même ainsi réduite, n'est pas vraie davantage.

J'ai pu constater, en effet, que tous les *Pseudageniâ carbonaria* de ma région ne procèdent pas tous de façon identique : un individu de cette espèce n'a nullement essayé de supprimer les appendices locomoteurs d'un *Sitticus pubescens* qu'il venait de paralyser sous mes yeux ; il n'a pas non plus tenté le moindre mordillement. L'amputation n'est donc pas un acte spécifique, quelles que soient les restrictions que l'on fasse sur le sens du mot espèce, qu'on le considère au point de vue systématique pur ou simplement comme synonyme de race locale. Ce côté des mœurs du Pompile est aussi variable que les autres et sa variabilité suggère aussitôt l'idée de réaction aux influences immédiates. On soupçonne aisément que les procédés de chasse et les pratiques subséquentes sont susceptibles de modifications au gré des circonstances. N'y aurait-il pas, par exemple, certaines relations entre les pratiques de l'Insecte et l'espèce d'Araignée qu'il vient de capturer ? D'ailleurs, il arrive incontestablement que l'adaptation dans un sens peut devenir assez étroite pour acquérir l'apparence d'un acte nécessaire. J.-H. FABRE lui-même déclare comprendre qu'il en advienne ainsi.

IV.

La défense de l'Araignée.

Si les moyens d'attaque du Pompile varient, les procédés de défense des Araignées ne varient guère : la fuite semble être leur unique ressource. J'ai vu *Agelena labyrinthica* fuir et se cacher dans les méandres de sa toile. A diverses reprises, saisie par l'extrémité d'une patte, l'Araignée se dégage, soit qu'elle ait fait un effort, soit que l'Hyménoptère ait lâché prise spontanément ; mais elle ne se retourne pas, n'esquisse aucun mouvement de défense. De même, *Epeira redii* se laisse choir aux approches du Pompile, et se laisse choir subitement. Et lorsque l'Araignée est enfin prise, c'est à peine si, parfois, elle se débat légèrement ; si l'on pouvait employer une expression anthropomorphique, on dirait que l'Araignée se résigne. J.-H. FABRE s'étonne que les Araignées n'aient pas modifié leur défense parallèlement aux modifications de l'attaque. Avec la moindre réflexion, on parvient à remarquer que le Pompilide, chasseur, fait souche de descendants auxquels il peut transmettre les qualités acquises, tandis que l'Arachnide, constamment victime, reste un individu isolé, sans descendance possible.

L'erreur de J.-H. FABRE (4) a cependant sa raison : pour qui se complait dans les explications anthropomorphiques, la fuite de l'Araignée a toutes les apparences d'une « peur » héréditaire. Tout se passe comme si le Pompilide était reconnu en tant qu'ennemi de la race, dont la vue seule est terrifiante. J'ai vu, par exemple, un *Phalangium opilio* détalé rapidement au passage d'un *Priocnemis variabilis*. Celui-ci, cependant n'y faisait nulle attention ; il traversait une touffe d'herbe en cherchant le *Chiracanthium punctorium* qu'il avait égaré.

Malgré les apparences, l'explication « peur héréditaire » ne satisfait pas à toutes données du problème et il convient, plutôt, je crois, d'en appeler aux notions de sensibilité différentielle auxquelles je faisais allusion tout à l'heure. Peut-être sera-t-il permis d'avancer que la « peur », loin d'être héréditaire, résulte surtout, en l'occurrence, d'un défaut d'adaptation. Le Pompile n'est point un gibier pour l'Araignée, puisque les rôles sont précisément renversés. Ce seul fait conduirait à supposer que le voisinage de l'Hyménoptère détermine une sorte d'action répulsive. On doit tenir compte, également, du fait de l'attaque brusque, de nature, elle aussi, à déterminer un mouvement de retraite. Lorsqu'il arrive, par exemple, ainsi que le rapporte CH. FERTON, qu'une Araignée se précipite vers un Pompile, elle s'enfuit à peine entrée en contact : mais le Pompile, loin de chercher à saisir une proie qui s'offre à lui, s'enfuit également.

Toutefois, on voudra bien ne pas voir là une tentative d'explication, mais la simple indication de la voie qui paraît la plus sûre, pour aboutir à connaître le déterminisme du phénomène. Avant de chercher à résoudre un problème, il importe de le poser clairement et d'en connaître les données. De nombreuses observations et des expériences sont encore indispensables.

V

La non spécificité des proies.

Un dernier point, fort intéressant à divers égards, a trait à la qualité des proies poursuivies par des Pompiles appartenant à la même forme spécifique. De l'ensemble des observations actuellement

(4) J.-H. FABRE. Nouveaux souvenirs entomologiques, 2^e série, 1882, p. 220.

connues, il ressort nettement qu'un Pompile ne s'attaque pas nécessairement à des Araignées de même espèce. Cette diversité même nous a conduit à nous demander si la variabilité des moyens d'attaque ne lui était pas, en quelque mesure, subordonnée. Pour l'instant, nous constatons seulement que les Pompilides limitent leur activité à la recherche d'Aranéides, mais que, dans ce groupe étendu, leur choix ne se porte pas strictement sur une espèce plutôt que sur une autre.

S'adressent-ils vraiment à une Araignée quelconque ? existe-t-il des conditions qui les déterminent dans un sens et non dans un autre ? La multiplicité des contingences qui entrent en jeu ne saurait être mise en doute. J'en aperçois une, en particulier, dont l'intérêt dépasse celui d'un fait accessoire. Des deux *Pseudagenia carbonaria* que j'ai observées, l'une s'attaquait à *Agelena labyrinthica*, l'autre à *Sitticus pubescens*. Ces deux araignées présentent entre elles un certain nombre de différences. Celle qui m'a paru la plus frappante, à certains égards, git dans la taille ; la première mesure 10 mm. la seconde 6 mm. Or, en comparant les deux *Pseudagenia*, on constate dans leurs dimensions respectives une différence de même ordre : 9 et 7 mm.

Une indication concordante ressort de mes deux autres observations. Si ces cas particuliers répondaient à un fait général, il en résulterait que l'Hyménoptère ne s'attaque pas à des Araignées d'une taille trop grande relativement à la sienne. E.L. BOUVIER note une pareille appropriation chez les *Bembex* (1). Cela ne veut pas dire que l'Araignée soit, au plus, d'un poids équivalent à celui du Pompile ; c'est une simple question de proportion, car la force musculaire des Insectes leur permet de capturer des Araignées d'un poids relatif considérable (2). En fait, le choix n'est limité ni à une espèce, ni à des individus d'une certaine taille d'une espèce donnée ; le choix se porte sur des Araignées de tailles variées, oscillant entre deux extrêmes. Suivant les occasions, la capture sera relativement de forte taille ou relativement de petite taille, mais toujours sensiblement proportionnelle aux moyens du ravisseur.

Or, si l'on examine une série d'individus de même espèce systématique, de *Pseudagenia carbonaria* par exemple, on

(1) E.-L. BOUVIER. Les habitudes des *Bembex*. Année psychologique, 1900.

(2) CH. FERTON. *Op. cit.*

constate, d'un individu à l'autre, des variations de taille assez importantes. Et l'on se demande s'il n'existe pas quelque relation entre ces variations et la quantité de nourriture fournie. Si, en effet, l'œuf est fixé à une Araignée de petite taille, la ration de la larve qui va se développer, se trouvant réduite, sa croissance ne sera-t-elle pas, elle aussi, réduite ? ne s'en suivra-t-il pas une modification de même sens pour l'adulte issu de cette larve ? Si cet adulte, à son tour, est conduit à capturer des Araignées de dimensions proportionnellement faibles, la même cause persistant dans la suite de quelques générations, il en pourra résulter une lignée d'individus de taille relativement petite. Sans doute, l'amphimixie interviendra qui tendra à limiter les écarts de cet ordre ; mais on peut néanmoins entrevoir l'une des conditions qui régissent la variabilité de ces Hyménoptères, variabilité si remarquable tant dans la morphologie que dans la psychologie.

*
* *

La constatation de cette variabilité servira de conclusion à ces quelques notes. Leur but était bien plutôt de poser des questions que d'en résoudre, de montrer des lacunes que les observateurs doivent se proposer de combler, non pas en regardant avec l'esprit qui tente de dissimuler les faits sous les idées préconçues, mais avec les yeux impartiaux du naturaliste qui cherche.

Henri PIÉRON

CONTRIBUTION A LA BIOLOGIE

DE LA *PATELLE* ET DE LA *CALYPTRÉE*.

L'éthologie — Les phénomènes sensoriels.

I. L'adhérence au rocher.

La Patelle (*Patella Vulgata* L.), dont la coquille conique paraît immuablement incrustée dans les roches, a attiré depuis bien longtemps l'attention des observateurs et son « attachement » à la roche était comparé par ARISTOPHANE à celui d'une vieille femme pour un jeune homme.

Le mécanisme de l'adhérence de la Patelle à son support a même intrigué beaucoup de naturalistes, qui constatèrent sa force. RÉAUMUR, en attachant la coquille avec une corde et en suspendant à celle-ci divers poids, avait constaté que l'« œil de bouc », comme il appelait la Patelle, pouvait supporter quelques secondes un poids de 28 à 30 livres, et, depuis, des chiffres assez concordants ont été fournis par divers auteurs. Cette force est de 2.000 fois le poids du corps pesé sans la coquille, d'après J. L. HAMILTON, de 14 k. 05 pour une Patelle moyenne d'après P. A. AUBIN. Ces chiffres sont tous à peu de chose près les mêmes, car une Patelle moyenne, extraite de sa coquille, pèse de 6 à 7 grammes, avec un rayon de 12 à 13 millimètres de la surface sensiblement circulaire de projection.

RÉAUMUR a attribué la force de l'adhérence à l'action collante d'une « glu », qui aurait été sécrétée par des glandes de la surface basale du pied localisées dans des granulations de cette surface, des « grains ». Il invoquait la sensation collante que l'on éprouve en posant le doigt sur l'emplacement d'une Patelle. Celle-ci s'attacherait à la roche en sécrétant sa glu, et se détacherait en faisant sortir, par d'autres « grains », de l'eau qui diluerait la colle et en supprimerait l'action. Cette hypothèse, adoptée encore par JEFFREYS, n'est plus soutenable. En revanche on tendrait plutôt à admettre une

interprétation que RÉAUMUR écartait sans la discuter, celle de la formation d'une ventouse pédieuse sur la roche, ce qui implique l'intervention exclusive de la pression atmosphérique quand l'animal est à sec; dans l'eau, la pression de la couche liquide s'ajoute à la pression atmosphérique, et, de fait, HAMILTON a signalé, sans préciser, que la force d'adhérence était, pour la Patelle submergée, sensiblement doublée. Il n'est d'ailleurs pas nécessaire que le pied de la Patelle se gonfle et laisse une cavité vide dans la partie centrale, hypothèse contraire à la réalité, comme on peut s'en assurer en en faisant fixer sur des plaques de verre; il suffit que l'accolement du pied à la surface sous-jacente soit parfait et qu'il ne persiste aucune cavité remplie d'air. Que les choses se passent ainsi, cela ne paraît pas douteux, mais, que la pression atmosphérique qui n'est autre que la « force d'adhésion » de DAVIS suffise pour expliquer l'adhérence de la Patelle, c'est ce qui ne s'accorde peut-être pas absolument avec les chiffres. En effet, une pression de 12 à 14 kilogrammes est nécessaire pour détacher une Patelle moyenne dont la surface atteint, au maximum, une dizaine de centimètres carrés, ce qui représente une pression atmosphérique d'un peu plus de 10 kilogrammes, inférieure à l'effort exigé pour le détachement. Et surtout l'on peut constater qu'une Patelle fixée sur plaque de verre exige, pour être séparée de son support, une force beaucoup moindre que sur une surface rocheuse, une force qui est celle même de la pression atmosphérique. Il n'est donc pas impossible qu'il intervienne, dans les conditions ordinaires, un autre facteur, révélé par l'examen du pied de Patelles violemment détachées: sur roches calcaires ou granitiques, on constate que, agrippés dans des replis du pied, se trouvent serrés des débris de la roche, parfois même des Balanes fixées et que la Patelle a arrachés. La Patelle doit s'accrocher au support rugueux qu'elle adopte généralement pour se fixer, en enveloppant dans des excavations du pied les parties proéminentes de la surface sous-jacente et en les serrant par une violente contraction musculaire (1).

(1) RÉAUMUR avait envisagé cette hypothèse. On pourrait supposer, disait-il, que le muscle du pied s'engrène dans des irrégularités même insensibles de la pierre, « et que l'animal tenant raidies et gonflées toutes les fibres qui composent le muscle, il s'oppose vigoureusement à la force qui tend à les faire sortir des petits trous où elles sont engagées; chaque fibre y pourrait faire fonction d'un muscle particulier ». Mais, ayant fait dans une Patelle fixée des sections transversales parallèles et une section horizontale du pied, et ayant constaté la persistance de l'adhérence des tronçons, il repoussa cette interprétation.

On détache d'ailleurs avec relativement beaucoup de facilité les Patelles par surprise, lorsque, au repos, elles n'ont guère qu'une adhérence passive, tandis que, après excitation préalable, qui provoque un accolement plus étroit et l'agrippement du pied, le détachement exige un effort plus considérable.

Cet agrippement se produit parfois, phénomène assez curieux, pour de jeunes Patelles qui restent enserrées dans le pied d'une Patelle plus âgée, en sorte que cette dernière les emmène dans ses pérégrinations. LUKIS, qui avait constaté ce fait, en avait conclu à la viviparité probable des Patelles, et avait supposé que c'était la mère qui emmenait ainsi ses enfants « couvés » pour ainsi dire sous elle. Maintenant que la reproduction de la Patelle est connue, l'hypothèse fait sourire, mais, en 1831, elle n'était pas ridicule. En réalité, il en est de la jeune Patelle comme de la Balane qui, lorsqu'elle se trouve sous une Patelle assez grosse et que l'on détache, est arrachée du support; et le pied ne relâche pas sa contraction d'agrippement, de longtemps. Lorsque j'ai constaté le fait, par hasard, je me suis demandé s'il n'y avait pas cependant une tendance des jeunes Patelles à adopter au début, comme habitat, un emplacement de Patelle plus âgée, susceptible d'assurer pendant un certain temps une protection efficace; et j'ai systématiquement recherché des cas de ce genre; mais, n'en ayant trouvé que deux sur plusieurs centaines d'observations de Patelles détachées dans ce but, il paraît bien certain qu'il n'y a là qu'une rencontre fortuite.

II. L'adaptation de la coquille.

La Patelle, en général, ne se fixe pas sur des parties de roche où se trouvent des objets étrangers, qui sont toujours plus facilement détachables que les proéminences rocheuses, comme des Balanes par exemple. Aussi, lorsque *Patella vulgata* et *Balanus balanoides* recouvrent une surface rocheuse, comme cela se rencontre fréquemment, c'est seulement sur des parties découvertes que sont fixées les Patelles, les Balanes occupant tout le reste de l'espace disponible et recouvrant même la coquille des Patelles dont le pourtour s'adapte exactement au têt des Balanes environnantes. La constance de la demeure de la Patelle et l'adaptation très exacte du bord de la coquille à toutes les irrégularités du rocher servant de support sont des faits bien connus, qui ont été maintes fois signalés (Voir fig. 1). Comment

se fait cette adaptation de la coquille ? Dans les conditions ordinaires, la croissance s'effectue inégalement dans les diverses régions du pourtour selon que, en tel ou tel point, se trouve une dépression ou une proéminence, et, par le seul fait de la croissance inégale, empêchée ou favorisée par les creux ou les aspérités, des indentations complémentaires se forment dans le bord de la coquille, et l'adaptation est assurée.

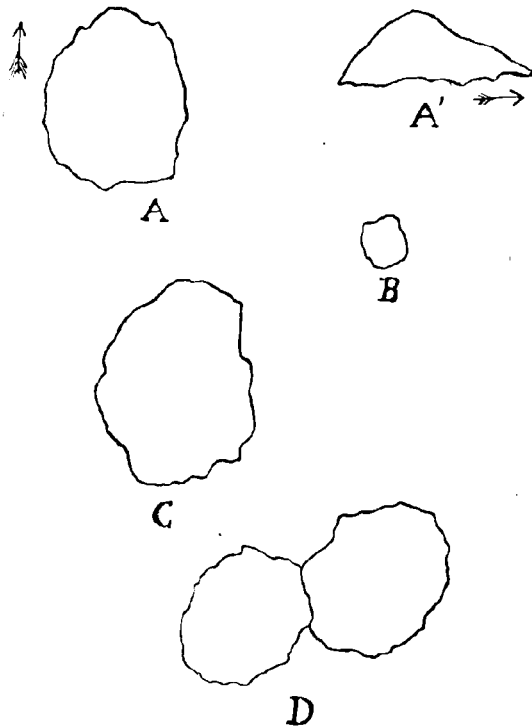


FIGURE 1.

- A. Pourtour irrégulier d'une coquille adaptée à une roche couverte de Balanes.
 A'. La même coquille vue de profil.
 B. et C. Coquilles à contours particulièrement irréguliers.
 D. Coquilles de deux patelles adaptées l'une à l'autre, leurs emplacements étant contigus.

Lorsque l'on brise quelques-unes de ces indentations, la réparation s'effectue en une dizaine de jours et le contour primitif est rétabli, comme l'a noté LLOYD MORGAN. Mais, lorsqu'on place sur une surface nouvelle une Patelle, l'adaptation s'effectue encore en quelques

jours ; seulement, en outre des phénomènes de croissance de la coquille, qui permettent l'apparition des dents s'adaptant à des creux de la roche, il y a usure des expansions du têt se heurtant à des aspérités de la surface. Enfin, lorsqu'il existe des petites Balanes sur la surface adoptée par la Patelle, soit quand celle-ci change d'emplacement, soit quand au cours d'une de ses pérégrinations de jeunes Balanes sont venues s'y fixer au moment où elles vont couvrir de très grandes étendues de rochers, elle les gratte avec sa radula, et finit par dénuder la place et même, lorsque la roche est constituée par des blocs argileux et par du calcaire tendre, la Patelle se creuse, par le jeu patient de son appareil radulaire, une cavité plus ou moins profonde qui lui assure une demeure particulièrement sûre d'où il est à peu près impossible de l'extraire, et où le choc des vagues ne peut l'ébranler. De telles cavités ont été décrites par J. CLARKE HAWKSHAW et par JEFFREYS, qui signale que dans les grès dévoniens de l'Écosse (Old red sandstone) les cavités creusées sont si profondes que des Patelles y disparaissent presque complètement. II. FISCHER a constaté que quelques heures suffisaient à une Patelle pour se creuser, dans la craie tendre des Petites Dalles, une cavité profonde de quelques millimètres.

III. La recherche de la nourriture et l'habitat.

Lorsqu'on s'approche de certaines roches couvertes de Patelles, à marée basse, on entend un bruit de râpe continu et intense, un « rasping noise », disent les auteurs anglais : c'est le bruit produit par le râclage des rochers par un grand nombre de radulas en activité. Le bruit indique avec certitude que des Patelles sont en pérégrination. En effet les Patelles quittent de temps à autre leur demeure, comme ARISTOTE l'avait déjà signalé (1) ; le fait qui fut nié par BONELLI, d'après JEFFREYS, reçut confirmation de RÉAUMUR, et a été maintes fois vérifié depuis.

Au cours de ses voyages, la Patelle mange des algues très variées des *Fucus*, des *Ascophyllum*, des Ulves et des Entéromorphes, des *Rhodymenia*, etc. ou encore des *Melobesia*, d'après JEFFREYS, ou, l'été, des *Rivularia bullata*. Il en est même parfois qui s'engagent sur les *Fucus*, tout comme des Littorines ou des Pourpres. Mais, en

(1) Καὶ αἱ λεπᾶδες δ'ἀπολυόμεναι μεταχωροῦσι καὶ τρέφονται.

général, quand les Patelles sont nombreuses, les algues ne sont pas abondantes, probablement parce que les jeunes pousses sont aussitôt dévorées : c'est ainsi qu'à Audresselles, près Wimoreux, les rochers où les Patelles s'étagent en très grand nombre jusqu'aux Laminaires, et où on ne trouve pas de *Fucus*, sont couvertes d'Ulves là où il y a peu de Patelles, et en sont presque dépourvues là où les Patelles sont abondantes. On peut même voir parfois une Patelle grimpée sur la coquille d'une autre pour aller y brouter le thalle d'un *Fucus* ou d'une Ulve qui y adhère, ou parfois une touffe de *Porphyra laciniata*, et peut-être aussi des *Hildebrandtia rosea* qui marquent parfois sur la roche le contour de la coquille.

Le râclage est d'ailleurs souvent continu, en l'absence même de matières végétales, et, sur des roches tendres, la radula laisse des empreintes, en enlevant des débris qui sont sans doute absorbés, car chez les Patelles du calcaire, on trouve souvent dans le tube digestif des débris crayeux. De telles empreintes ont été signalées comme provenant du fonctionnement radulaire de la Patelle par trois auteurs, indépendamment les uns des autres, LUKIS en 1831, KINAHAN en 1859 et CLARKE HAWKSHAW en 1878. Ces empreintes, identiques à celles que laissent, dans les mêmes circonstances, les Littorines ou les Pourpres, ont été prises par d'anciens naturalistes pour des traces fossiles. Elles affectent fréquemment une forme très définie, qui renseigne sur les petits mouvements du mufle de la Patelle, alors que celle-ci progresse en ligne droite : elle procède par étapes, et au cours de chaque étape, le mufle décrit une circonférence dans un sens, et la redécrit parfois en sens inverse, puis l'animal avance en continuant ses mouvements de râclage qui laissent toujours leur empreinte, pour s'arrêter et recommencer ; il en résulte une ligne sensiblement spiralée. Mais, si la roche est dure, la radule ne peut guère y imprimer de trace.

La distance à laquelle une Patelle peut s'éloigner de sa demeure est assez considérable. MORGAN en a suivi, qui s'écartèrent jusqu'à 55 centimètres de leur emplacement, et j'en ai vu également revenir d'une distance de 50 centimètres. MORGAN en a même observé qui se trouvaient à plus de 90 centimètres de places qui étaient certainement les leurs, d'après la forme du pourtour de la coquille, et J. R. DAVIS, à 60 centimètres environ.

D'après les observations de DAVIS et de MORGAN, les pérégrinations alimentaires des Patelles se font à marée basse, et c'est également à

marée basse que des Patelles se déplacent d'après les observations que j'ai faites à St-Vaast-la-Hougue, où les choses se passent comme à Granton et à Aberystwyth. Or JEFFREYS déclare que les Patelles ne quittent leur place qu'à marée haute, et sont de retour avant d'être abandonnées par la mer. Et, d'après des observations de ROBERTSON, faites à Millport, GEMMILL affirme également que la Patelle à sec reste absolument immobile, et s'en va à la recherche de la nourriture dès que la mer la recouvre, pour retourner à sa place avant la descente de l'eau. WILLCOX considère comme acquis que la Patelle ne se déplace qu'à marée haute. Enfin, j'ai pu constater moi-même que sur certains rochers situés sur les côtes des environs de Royan, les Patelles ne commençaient effectivement à se déplacer qu'à l'arrivée des premiers éclats des vagues de la mer montante. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant, étant donné les difficultés de l'observation à mer haute, que quelques auteurs, voyant toujours, à marée basse, les mêmes Patelles immobiles aux mêmes places, aient cru pouvoir affirmer que les Patelles ne se déplaçaient jamais.

Mais à quoi peuvent être dues ces différences éthologiques ? Un examen attentif des conditions d'habitat des Patelles déambulant à marée basse et de celles qui ne se déplacent qu'à marée haute, m'a permis d'en déterminer les causes. Tout d'abord, lorsqu'il y a des Patelles dans des mares laissées par la mer descendante dans les rochers creusés de cavités plus ou moins vastes, on peut constater toujours l'immobilité complète de ces Patelles tant que les mares sont abandonnées par la mer. La raison en est dans un phénomène d'immobilité protectrice qui constitue un mode de défense efficace contre l'asphyxie, comme dans d'autres cas l'immobilité peut servir de moyen de défense contre des dangers tout différents (PIÉRON, 1904 b; 1908 c). Si les animaux qui vivent dans ces mares supralittorales avaient, dans les intervalles des marées, une activité normale, en effet, les exigences respiratoires étant considérables, l'oxygène dissous dans le petit volume d'eau restant serait vite épuisé, et il se produirait des phénomènes asphyxiques; il suffit que la tension d'oxygène dissous s'abaisse à 3 ou 4 milligrammes par litre au lieu d'une dizaine de milligrammes, pour que les Patelles, qui sont particulièrement fragiles, meurent asphyxiées (PIÉRON, 1908 b). Aussi, comme les Actinies, qui ont une vie ralentie dans les mares pendant les périodes d'émersion des rochers, les Patelles présentent aussi, dans ce même temps, une consommation d'oxygène très

minime : fixées à leur roche, trois Patelles consommèrent, dans une expérience que je fis à ce sujet, 0^{mg} 20 en une heure ; détachées, en l'absence de mouvements nets, leur consommation atteignit dans le même temps plus du triple, soit 0^{mg} 64 (PIÉRON, 1908 c).

Ainsi le danger d'asphyxie est le facteur qui limite aux périodes de marée haute les déplacements des Patelles situées dans des excavations rocheuses formant mare à mer basse. Mais, si les Patelles des mares risquent de manquer d'oxygène, elles ne risquent jamais de manquer d'humidité. Au contraire, sur certains rochers, où la dessiccation se fait hâtivement à marée basse, le manque d'humidité est un facteur essentiel et qui empêche justement les pérégrinations des Patelles. Lorsque les roches sont dénudées, exposées au vent et au soleil, que le niveau est assez élevé pour que la période d'émerision soit généralement longue, les Patelles restent immobiles pendant la durée de la marée basse. A des niveaux moyens, les Patelles ne se déplacent parfois quand les roches sont émergées que pendant les grandes marées qui laissent une humidité plus persistante que celle qui suit les courtes immersions de morte eau (observations faites au Chay près Royan). Parfois, comme à Audresselles, quelques Patelles se déplacent à mer basse sur des surfaces très abritées, et où, même après plusieurs heures de soleil, il règne encore une humidité persistante malgré l'absence presque complète d'algues. Et, même dans les roches couvertes d'algues, de Fucus, qui entretiennent au-dessous une humidité persistante, même dans les excavations abritées du soleil, à des niveaux assez bas, lorsque le vent est très violent et qu'il a une puissance desséchante considérable, les Patelles ne quittent pas leur place, contrairement à leur habitude. Normalement, en effet, à la descente de la mer, la Patelle fixée à la roche garde dans la chambre cavitaire qui s'étend entre la coquille et le pied, et où se trouvent les branchies, une atmosphère humide, et elle peut respirer l'air en nature sans avoir à souffrir de la dessiccation. Mais, quand le support est desséché, si elle effectuait des déplacements, elle perdrait au cours de ceux-ci l'humidité de la chambre branchiale ; elle doit donc, pour l'éviter, rester immobile. Cette chambre de la Patelle se retrouve d'ailleurs, en raison de son humidité persistante, servir d'abri à divers animaux qui se rencontrent aussi au milieu des algues, tels que les Gammarès ; j'ai même trouvé dans un cas une *Nereis* qui s'abritait sous la coquille d'une Patelle, tout autour du pied.

Enfin, dans les niveaux très bas, — car on rencontre très généralement des Patelles depuis le début de la zone des *Fucus* au-dessous des *Pelvetia*, c'est-à-dire à la limite supérieure des hautes mers de morte eau jusqu'un peu au-dessus de la zone des Laminaires, où elles sont remplacées par l'*Helcion pellucidum*, à la limite des basses mers de malines — dans ces niveaux inférieurs où l'émersion est courte et n'est même pas constante, il n'est pas étonnant que les déplacements ne s'effectuent guère qu'à marée haute ; ils sont très lents en effet et ne pourraient pas s'effectuer pendant la brève période d'émersion.

Mais on peut se demander pourquoi ce n'est pas toujours à mer haute, où il n'y a pas danger d'asphyxie ou de dessiccation, que s'effectuent les pérégrinations des Patelles : c'est que les Patelles vivent surtout dans des régions très battues par les vagues, habitat auquel elles sont adaptées et qui ne leur est guère disputé, et qu'à mer haute elles résistent facilement au choc des vagues les plus violentes quand elles se cramponnent à la roche, suivant le mécanisme que nous avons indiqué, sur leur emplacement habituel, tandis que, dans leurs voyages, elles pourraient être détachées : aussi me suffisait-il à Tatihou (St-Vaast) — ce qui était souvent fort commode pour mes expériences — de projeter à plusieurs reprises des paquets d'eau de mer sur des Patelles en promenade, pour les faire revenir très rapidement se fixer à leur place, et sans perdre de temps à manger en chemin, ce qui entraînait des vitesses, très rapides pour une Patelle, de 3 centimètres à la minute, alors que la vitesse maxima normale constatée par MORGAN ne dépassait guère 1 centimètre par minute. Et d'ailleurs, en revanche, par mer calme, on peut voir déambuler des Patelles à marée haute, dans des zones où la plupart ne vont à la recherche de la nourriture qu'à mer basse. MORGAN l'a constaté, et j'ai souvent vu, au moment de la descente de la mer, des individus retourner à leur place, sur les rochers de Tatihou.

En outre, et c'est peut-être là la raison la plus générale, à mer haute, les Patelles, dans certains endroits où la faune est riche, risquent beaucoup plus de devenir la proie de leurs ennemis naturels, des crabes, des *Carcinus maenas* en particulier. Dès qu'un de ces crabes voit en effet une Patelle dont la coquille n'adhère pas étroitement à la roche, il glisse par dessous une branche de sa pince et a tôt fait de saisir le mollusque et de le dévorer ; j'ai été maintes fois témoin de ce spectacle à mer montante, lorsque j'avais

déplacé des Patelles. Aussi est-ce surtout dans les rochers très exposés à être violemment battus des vagues, en sorte que peu d'animaux y vivent, que, par temps suffisamment calmes bien entendu, les Patelles se déplacent pendant leur immersion, et cela semble montrer que le deuxième facteur que nous avons indiqué est réellement prépondérant.

Enfin, il existe des Patelles qui paraissent ne se déplacer à peu près jamais. Les Patelles ne vont pas tous les jours, même dans des conditions favorables, à la recherche de leur nourriture, et la fréquence de leurs voyages paraît assez variable ; mais à de très hauts niveaux, sur des granits particulièrement lisses de l'île de Tatihou, juste au-dessous de la zone à *Pelvetia*, avec des surfaces où ne se rencontraient que de très rares touffes d'*Ascophyllum nodosum*, j'ai suivi pendant un mois, quotidiennement, un groupe de grosses Patelles, sans jamais être témoin d'un déplacement spontané, en plein jour ou à la nuit, à mer basse ou même dans les courtes périodes d'immersion. Mais, comme, au moment des grandes marées, je ne pouvais pendant trois ou quatre jours approcher suffisamment l'emplacement en question, il n'est pas impossible que la recherche des aliments se soit effectuée justement pendant cette période. Mais j'ai constaté que, fréquemment, des débris d'algues apportés par la mer se trouvaient retenus par les Patelles sous leur coquille, ce qui leur permettait de s'en nourrir sans avoir à se déplacer. En tous cas, que ce mode de préhension alimentaire puisse suffire, ou qu'il soit complété par des déplacements à longs intervalles, dans les périodes de grande marée, il s'agit bien là d'individus ne quittant leur place que très rarement (1).

La situation paraît être la même pour certaines Patelles qu'on rencontre parfois fixées sur des galets roulés d'une certaine grosseur, et disposés sur le sable dans des régions abritées des côtes, où la mer reste nécessairement calme et ne peut agiter des galets assez lourds. Même placées dans des niveaux assez bas, ces Patelles ne doivent guère se déplacer, car, pour trouver des algues,

(1) W. CLARK a déjà considéré comme « fabuleux » que certaines Patelles de hauts niveaux, sur des rochers entièrement nus, isolés, puissent aller, pour se nourrir, jusque dans des régions éloignées, beaucoup plus basses, où elles rencontreraient des algues. Il a supposé que ces Patelles pouvaient se nourrir d'animalcules saisis dans l'eau, et même de particules salines flottant dans l'air (? !), et cela parce qu'il a trouvé des tubes digestifs plus ou moins remplis de sable.

il leur faudrait traverser des étendues sablonneuses souvent assez considérables, ce qui rendrait souvent problématique leur retour.

On est donc induit à penser qu'il y a des Patelles qui se nourrissent sur place et qui ne s'éloignent guère de leur demeure (1).

Les Patelles, qui s'en vont normalement, à intervalles plus ou moins éloignés à la recherche de leur nourriture, reviennent à leur place habituelle, non pas en suivant les traces que leur radula, qui râcle la roche, ne peut guère imprimer que dans des calcaires assez tendres, mais grâce à une mémoire musculaire générale des mouvements accomplis, et une mémoire tactile du relief de la route parcourue pendant le voyage d'aller et exactement suivie au retour, comme j'ai pu le montrer par une analyse de faits qui avaient été déjà l'objet d'observations de DAVIS et de MORGAN (PIÉRON, 1909 a et b).

En outre, il existe, à la suite d'acquisitions répétées, une mémoire permanente de la topographie des environs de la place habituelle; et une mémoire très exacte du relief de cette place, sur laquelle la Patelle s'oriente de manière à bien adapter aux irrégularités de la roche les irrégularités complémentaires de la coquille. Et il s'agit bien de mémoire sensorielle et non d'un tâtonnement empirique, car la position se trouve très exactement reprise alors même que le bord de la coquille a été brisé sur tout son pourtour. Après un certain nombre de jours, une Patelle se montre d'ailleurs susceptible de reconnaître sa place et même les environs immédiats dont elle garde des souvenirs réellement tenaces (2). Les expériences de

(1) Il n'est pas facile de constater *de visu* les déplacements des Patelles des bas niveaux. Mais, sur les rochers d'Androsselles où des paquets de moules recouvrent les coquilles de certains individus, peu au-dessus de la zone des Laminaires, j'ai pu constater que le byssus ne reliait pas la Patelle à la roche, sauf dans quelques cas très rares où le lien était dû à un filament isolé et fixé depuis peu. Les Patelles des bas niveaux ne sont donc pas de celles qui restent très longtemps sans quitter leur place.

(2) A la suite de ma note du 22 février à l'Académie des Sciences, alors que mon mémoire des *Archives de Zoologie* était déjà imprimé, G. BOHN a publié à son tour aux *Comptes Rendus* (Séance du 29 mars) une note sur l'orientation des Patelles, où il constate — ce qui n'a rien de bien étonnant —, que leur instinct peut être mis en défaut; ses conclusions, très vagues, tendent à interpréter les faits par une action de la pesanteur sur les Patelles qui suivraient les lignes de moindre résistance et obéiraient à la sensibilité différentielle: « Il y a tout au plus, dit-il, une sorte de mémoire de la position dans l'espace ». Et encore, « la Patelle, qui erre sur les rochers, tend à s'arrêter lorsqu'elle rencontre une portion lisse de la surface et s'y arrête si elle est suffisamment grande et a sensiblement la même inclinaison que celle sur laquelle elle est fixée d'habitude ». Or, il suffit de jeter les yeux sur mon mémoire des *Archives de Zoologie* pour trouver un très grand nombre de faits extrêmement précis et qui ne peuvent absolument pas être interprétés par ces explications simplistes.

MORGAN et les miennes sont très probantes à cet égard, ainsi que celles de H. FISCHER qui a éloigné des Patelles à une dizaine de centimètres de leur place et a constaté leur retour sans erreurs.

Au contraire, les Patelles qui ne se déplacent que rarement, sinon jamais, peuvent bien regagner leur emplacement, après l'avoir quitté sous l'influence de circonstances anormales, mais elles ne s'éloignent guère; et, déplacées par l'expérimentateur, elles s'égareront avec la plus grande facilité, n'ayant pu acquérir une connaissance suffisante des environs.

Les organes de perception qui fournissent les souvenirs topographiques sont essentiellement les tentacules céphaliques, surtout pour le chemin que parcourt la Patelle, et les tentacules palléaux pour le relief de l'emplacement propre de celle-ci; peut-être en outre pour la connaissance de ce relief interviennent des sensations tactiles pédieuses. Ceci nous conduit à l'examen des phénomènes sensoriels de la Patelle.

IV. Les phénomènes sensoriels.

Les appareils sensoriels de la Patelle sont bien connus: l'œil en saillie à la base du tentacule céphalique, l'otocyste pédieux à otocories, l'osphradium à la partie latérale postérieure de la cavité nucale, comme organes de sensibilité spéciale; et, pour la sensibilité tactile générale, les deux tentacules céphaliques, très rétractiles, dont la longueur peut passer du simple à l'octuple, et les tentacules palléaux, grands et petits, au nombre d'une centaine: ces derniers tentacules, signalés d'abord par CLARK, ont été décrits comme des « papilles » tactiles par HARVEY GIBSON; AINSWORTH DAVIS et FLEURE les ont très soigneusement étudiés: ils sont rétractiles, et peuvent rentrer complètement dans des petites cavités au fond desquelles ils s'insèrent; ils possèdent des cellules sensorielles (« pinselzellen ») et des filaments assez nombreux; les plus grands peuvent dépasser de 3 millimètres environ le bord du manteau. Lorsque la Patelle déambule ou s'oriente sur sa place, on peut les voir, sortant de la coquille, balayer en quelque sorte la surface sous-jacente; ils sont d'ailleurs susceptibles de mouvements d'exploration, mais moins nets que pour les tentacules céphaliques, qui vont caresser, de leur bord latéral, tout près de l'extrémité (là où se trouve la région sensorielle la plus richement innervée), le relief de la roche. Mais ces données

sur les organes sensoriels ne suffisent pas pour déterminer la nature et la finesse des sensibilités de la Patelle.

Malgré la présence d'un œil, encore rudimentaire il est vrai, la vision ne paraît pas supérieure à celle d'un grand nombre de Lamel-libranches qui n'ont aucun appareil visuel spécialisé : les Patelles ne sont sensibles, comme l'a constaté WILLEM, qu'aux variations de la luminosité, elles ne réagissent même nettement qu'aux ombres subitement portées, paraissant ne posséder, dans le langage de NAGEL, qu'une sensibilité « skioptique ». Une observation de WILLEM paraît indiquer l'existence, d'ailleurs, d'une sensibilité dermatoptique (sensibilité cutanée indépendante de l'organe oculaire) à peu près aussi développée que la sensibilité visuelle proprement dite: en effet, lorsque les Patelles sont immobiles, au repos, sur un rocher, une ombre subite les fait adhérer aussitôt très étroitement à leur support; la lumière pouvant traverser la coquille, qui n'est pas très opaque, il se produirait des variations des sensations cutanées. Mais, comme l'œil peut être aussi impressionné dans ce cas, la sensibilité dermatoptique n'est pas démontrée; elle est extrêmement probable d'ailleurs, étant donné qu'on la rencontre très nettement chez les escargots, par exemple, après ablation des yeux tentaculaires. Il peut donc exister, en général, des sensibilités, non seulement en l'absence d'organes spécialisés apparents chez un animal, mais dans une région dépourvue de tels organes, existants mais localisés en d'autres points.

C'est justement le cas pour la sensibilité olfactive, distinguée de la sensibilité tactile à des vapeurs irritantes: chez un grand nombre de Mollusques, et en particulier chez la Patelle, on peut mettre en évidence des réactions à des corps odorants sur la plus grande partie de la surface tégumentaire. En opérant avec des corps n'émettant pas de vapeurs irritantes, j'ai pu constater que des réactions de retrait se produisaient à l'approche d'un pinceau imprégné de poudre de benjoin, ou imbibé d'essence d'anis ou de bergamote, sur la région du pourtour du pied ou du manteau, à 2 millimètres environ (les tentacules palléaux ne paraissant pas avoir de sensibilité olfactive particulière), à 3 ou 4 pour le bord antérieur du pied, à 4 ou 5 pour le mufle, et à 10 ou 15 pour les tentacules céphaliques. Ce sont donc ces tentacules qui paraissent posséder la plus fine sensibilité olfactive, sensibilité très répandue et qui ne paraît faire défaut que dans la région centrale du pied. Mais toute la région branchiale, lorsqu'elle

est découverte, possède également une grande sensibilité, qui ne paraît pas dépasser celle de l'osphradium : on note des réactions palléales, alors que le pinceau est encore éloigné de près d'un centimètre (avec un temps de réaction assez lent, près d'une seconde, au lieu de 40 centièmes de seconde pour les tentacules céphaliques et 60 ou 80 pour le bord du pied). L'osphradium intervient probablement, surtout, dans des cas assez particuliers en rapport avec la respiration.

Chez la Limnée (PIÉRON, 1908 *d* et *e*), on constate également une sensibilité olfactive très répandue, et qui est maxima dans la région antérieure du pied, avec laquelle l'animal explore les supports sur lesquels il rampe ; et c'est également cette région qui est spécialisée pour la fonction gustative, pour l'essai, l'épreuve des matières alimentaires, tandis que la radula, une fois en fonctionnement, provoque l'absorption de substances quelconques. Cet automatisme radulaire apparaît très nettement chez la Patelle, et, étant donné l'exploration tentaculaire qui provoque la marche de l'animal vers les algues dont il se nourrit, il me paraît probable qu'il existe aussi, dans les tentacules céphaliques, une spécialisation gustative, bien que je n'aie pas réussi, à cause des grandes difficultés d'expérimentation à cet égard chez la Patelle, qui est fort peu maniable, à mettre en évidence cette fonction.

En revanche, il existe des fonctions dont l'organe reste problématique : c'est ainsi que la Patelle possède une très fine sensibilité vibratoire ; un heurt, si léger qu'il soit, sur les rochers où déambulent des Patelles, les mouvements provoqués parfois par la simple approche, suffisent pour susciter la réaction habituelle, c'est-à-dire immobilisation ; application étroite de la coquille contre la roche et adhérence active. Les ébranlements massifs, les souffles d'air subits et violents, les mouvements de l'eau, ont exactement le même effet.

(4) La Patelle réagit aux excitants par une immobilisation, qui peut ensuite durer des heures, une application étroite de la coquille contre la roche, précédée de la rétraction du mufile et des antennes ou tentacules céphaliques, et une adhérence active par enserrement dans des plis du muscle pédieux de toutes les proéminences du support. Toute intervention supprime ainsi l'activité de la Patelle et rend donc bien difficile l'expérimentation suivie. Pour l'étude du sens du retour, je disposais heureusement, à Tatihou des projections d'eau, qui entraînaient la cessation de l'immobilité protectrice de la Patelle et le retour assez rapide à la demeure. Mais, sur sa demeure même, la Patelle inquiétée et immobilisée ne bouge plus, quoiqu'on fasse, pendant de très longues périodes de temps.

Une réaction protectrice différente peut cependant apparaître dans un cas particulier : si une Patelle a quitté la roche et s'est engagée sur des Fucus, une excitation a pour objet de provoquer une marche très rapide vers la roche où elle s'immobilise ensuite aussitôt qu'elle y est entièrement posée. Mais tous ces excitants, dans les mêmes circonstances, révèlent leur influence en provoquant la même réaction.

L'otocyste joue-t-il un rôle dans la perception, sinon des ébranlements massifs, du moins des vibrations ? On peut se demander en outre s'il permet la perception de vibrations aériennes qui nous paraissent devoir fournir des sensations auditives. A cet égard, on échoue chez la Patelle, comme chez les autres Gastéropodes, à obtenir aucune réaction aux bruits, aux sons, c'est-à-dire aux vibrations aériennes. Mais, pour les vibrations du support, il n'est pas improbable que les otoconies, dans la région pédieuse, puissent contribuer à en fournir une perception assez fine, soit que l'otocyste ne possède que cette fonction sensorielle, soit qu'il joue un rôle également pour donner des indications sur le sens de la pesanteur et par conséquent sur les variations de la position de l'animal dans l'espace. En tout cas l'otocyste ne doit pas intervenir seul, et c'est pourquoi des expériences d'ablation ne permettraient aucune conclusion négative certaine, car les fonctions persistent en général alors que des organes spécialisés sont déjà apparus. Le fait que l'escargot privé d'yeux réagit encore aux variations de l'intensité lumineuse ne permet tout de même pas de déclarer que l'œil ne sert pas à la perception de la lumière. FAUVEL a trouvé que l'ablation de l'otocyste chez une Annélide sédentaire, un *Branchiomma*, n'empêchait pas les réactions aux ébranlements et aux vibrations, et ne provoquait d'ailleurs non plus aucun trouble apparent de la motricité ; il n'en a pas moins supposé, avec raison, que l'otocyste jouait probablement un rôle dans la perception des vibrations. Chez des animaux errants, le rôle de perception de la direction de la pesanteur doit plutôt prédominer ; il est évidemment net chez les Crustacés où les otolithes restent inertes dans la cavité ; il n'a jamais été démontré chez les Mollusques et les Annélides, où un mouvement continu des otolithes ou des otoconies est entretenu par des cils vibratiles.

Ainsi le rôle de l'otocyste de la Patelle dans les perceptions vibratoires est très probable, mais il n'est certainement pas exclusif.

D'ailleurs, tous les organes effilés et souples qui se détachent des téguments peuvent servir de récepteurs sensoriels dans les vibrations et les ébranlements qui les atteignent; or la Patelle est à cet égard pourvue des tentacules céphaliques et surtout des tentacules palléaux qui peuvent être atteints par les vibrations solidiennes, soit directement quand ils touchent le support, soit par l'intermédiaire de la coquille contre laquelle ils restent appliqués.

Mais le rôle de tous ces tentacules est surtout tactile, et ils présentent une très grande sensibilité aux contacts, comparables à certains points de vue aux poils des Arthropodes ou des Vertébrés permettant le contact à distance. Tous les téguments de la Patelle, comme des autres Gastéropodes d'ailleurs, possèdent une extrêmement fine sensibilité aux contacts, aux pressions, supérieure à la sensibilité cutanée normale des Vertébrés, mais du même ordre que la sensibilité de la muqueuse linguale: avec des aiguilles haphies-thésimétriques ayant une pointe d'un dixième de millimètre de diamètre, j'ai constaté que le seuil des réactions pour une excitation de contact était obtenu pour une pression de 7^{mgr}, 5 au bord du pied, de 20^{mgr} au bord du manteau (avec un temps de réaction de 20 centièmes de seconde environ). Or, pour l'homme, par comparaison, le seuil de sensibilité tactile pour la pulpe des doigts (la surface cutanée la plus sensible) est à 30 ou 40^{mgr} en moyenne; pour la muqueuse linguale, sa sensibilité est en revanche plus fine encore que celle du tégument des Patelles, et correspond à un seuil de 5 à 6^{mgr}. Chez les autres Gastéropodes, la plus grande sensibilité que j'aie rencontrée (chez des *Doris*, *Eolis*, *Littorina*, *Purpura* etc.) a toujours été représentée par un seuil de 7 à 8 ^{mgr}.

V. La Calyptrée et la Patelle.

L'éthologie de la Patelle est très semblable à celle de divers autres Gastéropodes, d'aspect très voisin, et dont les anciens malacologistes faisaient des Patellides. Je ne parle pas de l'*Helcion* (*H. pelucidum*), qui paraît se comporter tout à fait comme la Patelle, d'après DAVIS, et qui est un Patellidé vrai, longtemps rangé dans le genre *Patella*. Mais il en est encore ainsi pour la Fissurelle, la Siphonaire, la Calyptrée.

WILLCOX a montré chez *Siphonaria alternata* SAY et *Fissurella barbadensis* GOSSELIN, étudiées à la station biologique de Bermude,

que ces Gastéropodes, dont l'un est rangé dans les Pulmonés basommatophores et voisine avec les Opisthobranches, et dont l'autre est un Rhipidoglosse, étaient capables de revenir à la place constante où ils sont fixés tout comme le Docoglosse qu'est la Patelle.

La place des Siphonaires est marquée par une trace verte laissée par le pied, et celle des Fissurelles est aussi reconnaissable. Les unes et les autres restent immobiles à marée basse sur les roches calcaires littorales où elles ont été observées, et s'en vont, dès que la mer les atteint, à la recherche de la nourriture, surtout par temps calme. Elles regagnent leur place avant que la mer n'abandonne leurs rochers. Déplacées par l'observateur, les Fissurelles ne retrouvent pas leur demeure, mais, à une distance de 5 centimètres, les Siphonaires réussissent, pour échouer si on les éloigne d'une quinzaine de centimètres. Lorsqu'une Siphonaire n'a pas retrouvé sa place, elle erre deux ou trois jours avant de se fixer, et, dès lors, remise sur son ancien emplacement, ne paraît plus le reconnaître et s'en éloigne.

Il est donc bien probable qu'il existe, chez ces espèces, une mémoire topographique du même ordre que celle de la Patelle, mais sensiblement moins développée, moins durable.

Chez la Calyptrée (*Calyptrea sinensis* L.), qui est un Monotocarde (Ténioglosse) et non un Diotocarde comme la Patelle, des faits très analogues peuvent encore se constater.

SIMROTH signale que l'approfondissement de la place fixe des Calyptrées a été constaté tout comme chez les Patelles.

J'ai constaté aussi que les phénomènes sensoriels étaient à peu près identiques chez les deux espèces. La Calyptrée explore avec ses tentacules céphaliques couchés, comme la Patelle; elle réagit de la même manière aux vibrations du support, aux mouvements de l'eau, aux ébranlements, aux contacts. Une ombre subitement portée agit aussi de même par un phénomène de sensibilité « skioptique ». L'approche d'un pinceau imbibé d'essence d'anis ou de bergamote provoque une rétraction tentaculaire à près d'un centimètre, à 2 millimètres une rétraction du bord du manteau et du pied; la partie antérieure du pied est nettement plus sensible, et la région centrale ne l'est point, ainsi que chez la Patelle.

Enfin le sens du retour et la mémoire topographique (PIÉRON, 1909 b) se peuvent constater également. Mais, comme la Calyptrée vit sur des surfaces lisses, galets, faces internes de valves de Lamelli-

branches, etc., et que les supports sont de petites dimensions, les déplacements doivent être rares ; l'étude est d'ailleurs rendue difficile par le fait que la Calyptrée n'a pas un habitat littoral aussi élevé que la Patelle. Cependant, on obtient, en aquarium, des déplacements spontanés, au delà même des limites du support, avec retour à la place précise habituellement occupée. Déplacée sur son support, la Calyptrée, privée des indications de la mémoire motrice et des repères tactiles qui auraient été fournis au cours du chemin parcouru, est souvent capable de revenir cependant à sa place, montrant une certaine connaissance de la topographie environnante, malgré l'absence de tout relief saillant, absence qui explique la régularité du contour de la coquille de la Calyptrée opposée à l'irrégularité constatable chez la Patelle.

Au cours de ces retours après déplacement expérimental, on constate que le changement de la position du support vis-à-vis de la pesanteur n'empêche pas la Calyptrée de retrouver sa place ; il en est de même pour les Patelles fixées sur des galets, qui ont souvent le même habitat que certaines Calyptrées et un « comportement » à peu près identique.

D'une manière générale, la Calyptrée et la Patelle, et on y peut joindre la Siphonaire et la Fissurelle, présentent dans leur éthologie, dans leur « comportement », des phénomènes bien curieux de convergence, qui accompagnent une convergence non moins remarquable dans l'aspect morphologique ; et cette double convergence simultanée est du plus vif intérêt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

- (Vers 330 av. J.-C.). ARISTOTE. — Περὶ τὰ ζῷα ἰστοριῶν (*Œuvres d'Aristote*. Edition gréco-latine. Paris, Didot, 4^e, 1854, t. III, p. 148).
1892. AUBIN (P.-A.). — The limpet's power of adhesion. (*Nature*, t. XLV, p. 464-465).
1909. BOHN (G.). — De l'orientation chez les Patelles. (*C. R. de l'Académie des Sciences*, t. CXLVIII, p. 868-870).
1855. CLARK (W.). — A History of the British marine testaceous Mollusca. (London, 8^e, p. 257-261).
1885. DAVIS (J. R. Ainsworth). — The Habits of the Limpet. (*Nature*, t. XXXI, p. 200-201).
1895. DAVIS (J. R. A.). — The Habits of the Limpets. (*Nature*, t. LI, p. 511-512).
1903. DAVIS (J. R. A.) et FLEURE (H. J.). — L. M. B. C. Memoirs. X. *Patella*. (*Proceedings and Transactions of the Liverpool Biological Society*, vol. XVII, p. 193-268).
1907. FAUVEL (F.). — Recherches sur les Otocystes des Annélides polychètes. (*Annales des Sciences naturelles. Zoologie*, t. VI, p. 1-149).
1898. FISCHER (H.). — Quelques remarques sur les mœurs des Patelles. (*Journal de Conchyliologie*, t. XLVI, p. 314-318).
1863. FISCHER (P.). — Note sur quelques points de l'Histoire naturelle des Patelles. (*Journal de Conchyliologie*, t. XI, p. 420).
1896. GEMMILL (J. F.). — On some cases of Hermaphroditism in the Limpet (*Patella*) with observations regarding the influence of nutrition on sea in the Limpet. (*Anatomischer Anzeiger*, XII Bd., p. 392-394).
1885. GIBSON (R. J. Harvey). — On the Anatomy and Physiology of *Patella vulgata*. Part. I. Anatomy. (*Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, t. XXXII, p. 604-638).
- 1892 a. HAMILTON (J. Lawrence). — The limpet's strength. (*Nature*, t. XLV, p. 487).
- 1892 b. HAMILTON (J. Lawrence). — Limpet's adhesion power. (*Science*, p. 262).
1878. HAWKSHAW (J. Clarke). — On the action of Limpets (*Patella*) in sinking Pits in and abrading the Surface of the Chalk at Dover. (*The Journal of the Linnean Society. Zoology*, t. XIV, p. 406-411).
1865. JEFFREYS (J. G.). — British Conchology. (London, 8^e, vol. III, p. 230-235).
1859. KINAHAN (J. R.). — On the Tracings formed on recent rock surfaces by *Patella vulgaris* and other Molluscs. (*Natural History Review*, t. VI, 4 Février).
1872. LACAZE-DUTHIERS (H. de). — Otocystes ou capsules auditives des mollusques. (*Arch. de Zoologie expérimentale*, vol. I, [1], p. 96-168).
1831. LUKIS (Frederick C.). — Remarks on the Locomotion and Habits of the Limpet. (*The Magazine of Natural History*, t. IV, p. 346-351).

1894. MORGAN (G. Lloyd). — The Homing of Limpets. (*Nature*, t. LI, p. 127).
1894. NAGEL (W. A.). — Beobachtungen über den Lichtsinn augenloser Muscheln (*Biologisches Centralblatt*, XIV Bd., p. 385-399).
- 1904 a. PIÉRON (H.). — Du rôle du sens musculaire dans l'orientation de certaines espèces de fourmis (*Bulletin de l'Institut général psychologique*, IV^e An., p. 168-185).
- 1904 b. PIÉRON (H.). — L'immobilité protectrice chez les animaux. (*Revue Scientifique*, t. I, p. 523-527).
1907. PIÉRON (H.). — L'adaptation à la recherche du nid chez les fourmis. (*C. R. de la Société de Biologie*, t. LXII, p. 216).
- 1908 a. PIÉRON (H.). — Contribution à l'étude de l'immobilité protectrice. (*C. R. de la Soc. de Biologie*, t. XLIV, p. 184-186 et 211-213).
- 1908 b. PIÉRON (H.). — De l'influence de l'oxygène dissous sur le comportement des invertébrés marins. (*C. R. de Soc. de Biologie*, t. XLIV, p. 886-888).
- 1908 c. PIÉRON (H.). — De l'influence réciproque des phénomènes respiratoires et du comportement chez certaines Actinies. (*C. R. de l'Académie des Sciences*, t. CXLVII, p. 1407-1410.)
- 1908 d. PIÉRON (H.). — La localisation du sens de discrimination alimentaire chez les Limnées. (*C. R. de l'Ac. des Sciences*, t. CXLVII, p. 279-280).
- 1908 e. PIÉRON (H.). — Le sens chimique des Limnées. (*Comptes rendus des travaux du Congrès de l'A. F. A. S. Clermont-Ferrand*, p. 82-83).
- 1909 a. PIÉRON (H.). — Sens de l'orientation et mémoire topographique de la Patelle. (*C. R. de l'Ac. des Sciences*, t. CXLVIII, p. 530-532).
- 1909 b. PIÉRON (H.). — Contribution à la Biologie de la Patelle et de la Calyptrée. Le sens du retour et la mémoire topographique. (*Archives de Zoologie expérimentale. Notes et Revue*, t. I [5], p. XVIII-XXIX).
1741. RÉAUMUR (de). — Des différentes manières dont plusieurs espèces d'animaux de mer s'attachent au sable, aux pierres, et les uns aux autres. (*Mémoires de l'Académie royale des Sciences*, 22 avril, p. 109-112).
1907. SIMROTH (H.). — Gastropoda Prosobranchia — in — BRONN 's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. (*III Bd., Mollusca*, II Abth. Gastropoda Prosobranchia).
1881. SPENGLER (J. W.). — Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. (*Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, XXXV Bd., p. 333-383).
1905. WILLCOX (M. A.). — Homing of *Fissurella* and *Siphonaria*. (*Science*, t. XXII, p. 90-91).
1892. WILLEM (Victor). — Contributions à l'étude physiologique des organes des sens chez les mollusques. III. Observations sur la vision et les organes visuels de quelques mollusques Prosobranches et Opisthobranches. (*Archives de Biologie*, t. XII, p. 123-149).

Émile GUYÉNOT.

LES FONCTIONS DE LA VESSIE NATATOIRE
DES POISSONS TÉLEOSTÉENS (1).

INTRODUCTION.

Les connaissances, que nous possédons sur le rôle de la vessie natatoire des Poissons, progressèrent par une série d'étapes, réparties en deux périodes, dont l'histoire est une leçon de méthode scientifique.

Pendant longtemps, les naturalistes n'envisagèrent cet organe qu'au seul point de vue morphologique, et c'est en s'appuyant uniquement sur leurs observations anatomiques qu'ils s'efforcèrent d'en déduire la fonction qu'il convenait de lui attribuer. Cette interprétation varia suivant le détail de structure qui avait attiré plus particulièrement leur attention. C'est ainsi que les uns en firent un organe respiratoire, les autres une caisse de résonance, en rapport avec l'audition. On pensait que le contenu gazeux était sécrété dans l'intérieur de la vessie, mais, après la découverte du canal pneumatique, on admit que ce contenu n'était autre chose que de l'air atmosphérique dégluti et emmagasiné.

Mais la fonction, qui fut le plus généralement attribuée à la vessie aérienne, fut une fonction locomotrice. D'après cette dernière opinion, dont BORELLI fut le promoteur, la vessie, en se contractant ou en se relâchant, déterminerait des modifications du poids spécifique, qui feraient monter ou descendre le Poisson. On rencontre en effet dans la paroi de la vessie de certains Poissons des fibres musculaires lisses ou striées, dont l'existence semblait justifier la théorie; mais une généralisation, plus soucieuse de l'intérêt de la doctrine que de l'observation exacte des faits, dota généreusement d'éléments con-

(1) Avec la planche III.

tractiles des vessies qui en sont entièrement dépourvues. D'ailleurs, il fut convenu qu'à défaut de muscles vésicaux, les muscles de la paroi du corps étaient également capables de produire les modifications de volume du sac gazeux. Cette séduisante théorie devait régner, presque sans conteste, pendant près de deux siècles ; pour la consacrer, on inventa le terme de *vessie natatoire*. Les naturalistes les plus éminents n'hésitèrent pas à lui donner l'appui de leur autorité et elle se trouve encore reproduite dans la plupart des traités classiques.

De toutes ces déductions plus ou moins heureuses, touchant les fonctions de la vessie pneumatique, aucune ne devait résister au contrôle de l'expérience. En ce qui concerne le rôle hydrostatique de la vessie, les belles recherches de A. MOREAU et de L. CHARBONNEL-SALLE ont ruiné complètement la théorie de BORELLI et nous ont permis d'apprécier, d'une façon infiniment plus exacte, les modifications que subit cet organe dans leurs rapports avec la station ou la locomotion de l'animal.

Les auteurs qui suivirent confirmèrent les résultats des recherches précédentes ou les complétèrent par de nouvelles études. Cependant, si les faits s'imposent généralement aux esprits, les vieilles erreurs sont tenaces et profondément enracinées. Aussi n'est-il pas étonnant, de voir un auteur récent, A. JÆGER, s'efforcer d'exhumer et de restaurer quand même la théorie de BORELLI. A la vérité, cette tentative, basée sur des critiques superficielles des recherches de A. MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE, sur des expériences contestables et sur des inexactitudes anatomiques, ne paraît pas avoir eu grand écho. Dans un travail de 1908, S. BAGLIONI se range à la théorie de MOREAU et la confirme par de très intéressantes investigations.

Lorsque WEBER décrit en 1820 les remarquables connexions que présente, chez certains Poissons, la vessie aérienne avec l'appareil acoustico-labyrinthique, il en conclut que la vessie était destinée à renfoncer les ondes sonores et à les transmettre à l'oreille. Admise par beaucoup, cette opinion fut combattue par quelques-uns. C'est ainsi que HASSE, BRIDGE et HADDON estimèrent que, par ce moyen, l'animal était « renseigné » sur l'état de plus ou moins grande distention de sa vessie et par suite sur le niveau auquel il se trouve ou sur les variations de la pression atmosphérique. S. BAGLIONI pense que la vessie devient ainsi l'organe qui détermine

les mouvements réflexes des nageoires, par lesquels le Poisson regagne le niveau où il se trouve en équilibre. J'ai pu, en 1904, mettre expérimentalement en évidence que, chez les Cyprins, les connexions de la vessie aérienne avec le labyrinthe conditionnent l'ouverture ou la fermeture du sphincter que j'ai décrit à l'orifice œsophagien du canal pneumatique.

La méthode expérimentale a ainsi permis de donner une interprétation exacte des diverses particularités anatomiques qui frappèrent les premiers observateurs. Dans ces dernières années, des recherches très intéressantes ont été faites sur les conditions de production des gaz dans la vessie aérienne et notamment sur un acte nouveau en physiologie, la sécrétion de gaz oxygène. Les recherches histologiques ont précisé la structure et le fonctionnement des corps rouges et des « glandes gazeuses » qui leur sont annexées.

La fonction de la vessie aérienne n'est donc pas unique : l'organe présente un grand nombre de modifications anatomiques, en rapport avec des adaptations variées suivant les groupes. Il convenait d'essayer de réunir les notes éparses, de condenser les recherches souvent divergentes, de mettre en relief les acquisitions expérimentales récentes et leur contradiction avec les spéculations déductives et traditionnelles. Ces considérations légitiment le présent travail.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE EXTERNE de la VESSIE NATATOIRE

La vessie aérienne des Poissons Téléostéens apparaît, chez l'embryon, sous la forme d'un diverticule creux de la paroi dorsale ou latérale de l'œsophage. Elle constitue, chez l'adulte, un sac élastique, rempli de gaz, situé dans la partie dorsale de la cavité générale, entre les reins et la colonne vertébrale d'un part, le tube digestif et ses annexes, d'autre part. Tantôt la communication primitive avec l'œsophage persiste sous l'aspect d'un canal perméable, le canal pneumatique (Poissons Physostomes), tantôt ce dernier s'oblitére et se trouve remplacé par un cordon fibreux (Poissons Physoclistes).

En ce qui concerne sa forme extérieure, on peut dire, d'une façon générale, que la vessie aérienne est un sac plus ou moins ovoïde, allongé d'avant en arrière; mais cette disposition peut être très profondément modifiée, soit en raison des variétés de forme que présente le corps des divers Poissons, soit par suite d'adaptations à des rôles multiples et variés.

C'est ainsi, par exemple, que la vessie natatoire peut être simple et conique (Brochet, Saumon), fusiforme (Hareng), ovalaire (plusieurs Labres et Silures), en forme de cœur (Pimelode), ou de fer à cheval (*Ailia*; BRIDGE et HADDON).

Dans plusieurs groupes, la vessie est divisée par une constriction transversale en deux lobes dont l'un est antérieur, l'autre postérieur. Cette disposition se rencontre surtout chez quelques Silures (*Pimelodus filamentosus* LICHTENSTEIN), chez les Cyprins, les Characins et les Gymnotes: elle paraît être en rapport avec l'existence des osselets de Weber qui caractérisent ces quatre familles. Chez les Gymnotes les deux sacs antérieur et postérieur communiquent entre eux par un tube étroit, d'où se détache le canal pneumatique (1). Il existe quelquefois deux étranglements transversaux qui donnent naissance à trois poches vésicales (*Ophidium*, quelques Labres, Catastome macrolépidote) (2). Il y a quatre poches dans la vessie de *Pimelodus pangasius* HAMILTON BUCHANAN (TAYLOR.)

(1) REINHARDT. *Archiv. f. Naturgesch.* 1854. T. I, p. 169.

(2) VALENCIENNES. *Histoire des Poissons.* T. XIX, p. 485.

Des coustrictions longitudinales compliquent fréquemment cette structure. Le lobe postérieur des vessies doubles peut être ainsi divisé en deux sacs latéraux, le lobe antérieur restant unique; mais ce dernier peut se transformer à son tour: il y a ainsi quatre loges à la vessie aérienne chez *Gadus pollachius* LIN., chez le Mugil (1). La séparation est très prononcée chez le Tetrodon oblong. On rencontre deux vessies latérales, réunies par un canal médian, chez les Siluroïdes *Clarias* et *Callichthys*. Enfin le *Pimelodus gagora* HAMILTON BUCHANAN présente deux vessies closes l'une et l'autre et placées côte à côte dans une capsule osseuse (TAYLOR).

La vessie est le plus ordinairement limitée à la cavité générale, à l'intérieur de laquelle elle est libre ou fixée aux vertèbres et aux côtes par des expansions fibreuses. Mais chez certains Poissons elle est prolongée en arrière, jusque dans la queue. Tantôt il existe deux appendices creux, terminés en cœcum, cheminant de chaque côté sous les muscles de la queue, au voisinage du squelette, — c'est le cas d'un grand nombre de Poissons appartenant aux familles des *Sparidæ*, *Mœnidæ*, *Carangidæ*, *Scombridæ* et *Notopteridæ* — tantôt l'extrémité postérieure de la vessie elle-même vient se loger dans l'arc hémal formé par les arcs inférieurs des vertèbres caudales. Cette extension de la vessie à la région de la queue se rencontre souvent chez des Poissons dont le corps est aplati latéralement et chez lesquels, pour atteindre un développement suffisant, la vessie doit s'étendre hors de la cavité abdominale.

Les variations de structure les plus remarquables que présente la vessie natatoire sont celles qui résultent de la présence, à la surface de l'organe, de diverticules creux, terminés en cœcum ou du cloisonnement de sa cavité par des septa plus ou moins nombreux. D'une façon générale ces deux dispositifs se rencontrent plus particulièrement chez les Poissons dont la vessie joue un rôle phonateur.

Plusieurs espèces de Poissons, appartenant aux familles des *Serranidæ*, *Berycidæ*, *Sparidæ*, *Gadidæ*, *Notopteridæ*, *Clupeidæ*, ont une vessie pourvue d'une paire de prolongements antérieurs creux, qui se rendent jusqu'à la base du crâne. Ces appendices, que j'étudierai plus loin en détail, relient la vessie natatoire à l'appareil acoustico-labyrinthique. La forme la plus compliquée

(1) REDI. *De animalculis vivis quæ in corporibus Animalium vivorum reperiuntur observationes*, pl. 3, fig. 4.

de ce genre de connexion est réalisée par l'apparition des osselets de Weber.

L'extrémité postérieure de la vessie possède aussi quelquefois des prolongements dirigés en arrière et qui peuvent, nous l'avons vu, pénétrer dans la région caudale. On rencontre ces appendices postérieurs en même temps que des diverticules antérieurs chez le *Notopterus*. La vessie cordiforme de *Rita crucigera* HAMILTON BUCHANAN (1) (Siluroïde) présente de chaque côté un prolongement postérieur qui s'étend jusqu'au voisinage de l'anus.

Chez les *Otolithus* (Sciænidæ) la vessie, effilée en arrière, est élargie et tronquée en avant. A chacun de ses angles antéro-latéraux prend naissance un tube qui se bifurque aussitôt en deux sacs fusiformes, dont l'un est antérieur, l'autre postérieur.

Les bords latéraux de la vessie natatoire de certaines espèces de *Doras* (2), telles que *Doras maculatus* VALENCIENNES, sont ornés d'une frange d'appendices cœcaux. Ces appendices latéraux sont très remarquables chez les *Sciæna*, où leur nombre peut être de cinquante-deux ; ils se ramifient abondamment. Ces diverticules sont groupés par touffes sur les flancs de la vessie de *Corvina lobata* CUVIER et VALENCIENNES (Sciænidæ).

Chez un autre Sciénoïde, *Pogonias chromis* LIN., la partie antérieure de la vessie aérienne porte des appendices digités. Le plus postérieur d'entre eux s'effile en un tube, porteur lui-même d'expansions ramifiées, qui, se dirigeant en arrière, s'ouvre dans la région postérieure de la vessie. Je citerai enfin le cas si curieux de *Collichthys lucida* RICHARDSON (3), Sciénoïde des mers de la Chine. Sur chaque côté de sa vessie natatoire naissent vingt-cinq diverticules creux richement ramifiés. Certains d'entre eux gagnent la ligne médiane dorsale ou ventrale et peuvent se fusionner avec ceux du côté opposé. Ces prolongements, enveloppés par le péritoine, forment ainsi deux arcs : l'un dorsal entre la vessie natatoire et le rachis, l'autre ventral et renfermant dans sa concavité l'intestin, le foie et les glandes génitales.

Si la surface externe de la vessie est ainsi fréquemment modifiée, sa surface interne ne l'est pas moins par l'apparition de cloisons

(1) DAY. P. Z. S. 1871, p. 703.

(2) SØRENSEN. « *Lydorganer hos Fiske* ». Copenhagen, 1884, p. 85.

(3) GÜNTHER. *Brit. Mus. Cat. Fishes*. II, 1860, p. 313.

plus au moins complètes. Ces septa donnent parfois à cette face de l'organe un aspect celluleux qui rappelle celui qu'offre la vessie de certains Ganoïdes, tels que le Lépidostée. Ils sont très développés chez *Erythrinus* ⁽¹⁾ (Characinidæ) et forment une sorte de réseau chez quelques espèces de *Pangasius* (Siluridæ). La vessie est divisée, chez un grand nombre de Siluroïdes, par deux septa primaires disposés en T, en une loge antérieure et en deux loges postérieures, à grand axe longitudinal, communiquant entre elles. Souvent des septa additionnels cloisonnent incomplètement les deux loges postérieures. Chez les Trigles, la vessie est divisée en deux compartiments par un diaphragme musculaire transversal, percé d'un orifice central. Ce diaphragme joue un rôle, que MOREAU a mis nettement en évidence, dans la production des sons qu'émettent les Grondins.

Cet exposé sommaire des variétés extrêmement nombreuses que peut présenter la vessie aérienne dans son contenu, ses appendices ou la division de sa lumière me paraît donner une idée suffisante du polymorphisme de cet organe. Non seulement cette énumération nous fait soupçonner combien les fonctions que remplit la vessie des Poissons doivent être variées et complexes ; mais elle nous met en garde contre toute généralisation hasardeuse des mécanismes que les expérimentateurs ont pu constater chez certains Poissons. Il importe de limiter les résultats expérimentaux aux groupes de Poissons chez lesquels ils ont été obtenus.

(1) J. MULLER. *Ber. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin.* 1842, p. 177.

CHAPITRE II.

STRUCTURE DE LA VESSIE NATATOIRE.

Les parois de la vessie pneumatique peuvent varier beaucoup, quant à leur structure histologique ; d'une façon générale, on peut néanmoins y reconnaître l'existence de deux couches superposées : une couche interne conjonctive et tapissée par un épithélium pavimenteux ou cylindrique et une couche externe, formée de fibres conjonctives et élastiques disposées sur un ou plusieurs plans. La paroi propre de la vessie est en outre unie lâchement, ou parfois étroitement, à une membrane d'enveloppe externe, brillante, nacrée, constituée par des faisceaux de fibres d'une nature spéciale. Ces fibres sont peu extensibles et facilement déchirables. L'organe est partiellement ou entièrement revêtu à l'extérieur par le péritoine.

Chez certains Poissons, les parois de la vessie pneumatique renferment des fibres musculaires lisses ou striées. On les rencontre surtout chez les Poissons dont la vessie possède un rôle phonateur. A. MOREAU [62] a notamment montré que les faisceaux musculaires striés de la vessie des Trigles servaient uniquement à la production des sons émis par ces animaux.

Un grand nombre de Poissons ont, par contre, une vessie élastique, mais non contractile. C'est notamment le cas des Cyprins : (Carpe, Tanche, Gardon). Je signalerai immédiatement que la plupart des auteurs ont attribué à la vessie natatoire des Cyprinidés des fibres musculaires qu'elle ne possède généralement pas (*Chondrostoma nasus* LIN. présenterait cependant des fibres musculaires, disposées en bandes spiralées). Cette erreur anatomique est doublement regrettable : d'une part elle incita certains auteurs à s'efforcer de mettre en évidence une contractilité de l'organe, dont la non existence est prouvée par l'expérience ; d'autre part elle conduisit J. MÜLLER à formuler une théorie erronée, dans le but de donner une signification à la séparation en deux lobes de la vessie pneumatique des Cyprins. J. MÜLLER [66] admit, en effet, que la vessie postérieure en se contractant ou en se relâchant faisait varier le volume de la vessie antérieure. Les déplacements du centre de

gravité, qui en résulteraient, permettraient à l'animal de s'élever la tête dirigée vers la surface ou de s'abaisser la tête dirigée vers le fond. Cette hypothèse est examinée et mise en face des résultats expérimentaux dans un autre chapitre; mais il importe dès maintenant d'en montrer le peu de fondement, par l'étude de la structure histologique de la vessie d'un Cyprin, tel que la Tanche.

La vessie pneumatique de la Tanche (*Tinca vulgaris* Cuv.) est divisée par une constriction médiane en deux parties: une portion antérieure ou vessie crâniale et une portion postérieure ou vessie caudale.

A. VESSIE CAUDALE. — La vessie caudale a la forme d'un cône à sommet postérieur, dont la base, convexe antérieurement, présente en son milieu un orifice assurant la communication avec la vessie crâniale. Sa paroi est formée de trois couches superposées qui sont de dedans en dehors: une tunique muqueuse, une tunique élastique, une tunique séreuse. Cette dernière n'est autre que le péritoine, qui tapisse la vessie sur la plus grande partie de sa surface et la maintient appliquée contre la colonne vertébrale. La deuxième tunique est formée de fibres élastiques très serrées et disposées en deux plans: elles sont orientées longitudinalement dans le plan interne, circulairement dans le plan externe. Ces fibres élastiques s'agglomèrent localement et s'infiltrent de tissu conjonctif, pour constituer deux épaisissements, en forme de rubans étroits, qui sont disposés d'avant en arrière, sur chaque flanc de la vessie. Au niveau de ces épaisissements, les deux couches de fibres élastiques longitudinales et circulaires sont intimement fusionnées et ne peuvent être séparées. La surface externe de la tunique élastique est recouverte d'une nappe mince de tissu conjonctif, renfermant des rameaux artériels et veineux. Chaque rameau se divise en un grand nombre de capillaires fins, qui cheminent d'abord parallèlement entre eux, puis s'étalent en éventail.

La tunique muqueuse comprend un épithélium et un chorion. L'épithélium est pavimenteux; je l'ai nettement mis en évidence par l'imprégnation au nitrate d'argent; ses cellules sont allongées et de contour assez régulier. Le chorion est représenté par une mince couche de tissu conjonctif.

En aucun point, je n'ai rencontré de fibres musculaires lisses ou striées; je m'en suis assuré, soit par l'examen de coupes transver-

sales ou longitudinales, soit par l'étude directe des tuniques étalées et colorées au picrocarmin, soit enfin par des dissociations dans la solution physiologique, dans la solution d'acide azotique à 5 % ou dans la potasse à 40 %.

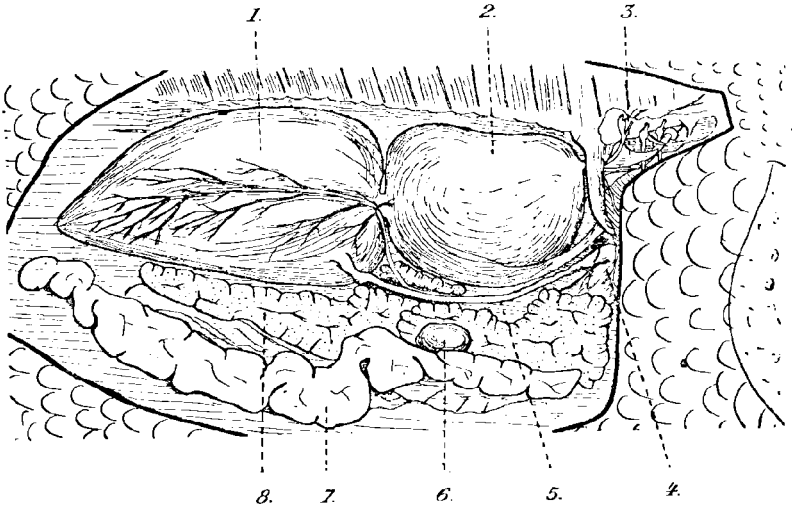


FIG. 1. — Vessie natatoire et canal pneumatique de la Tanche (*Tinca vulgaris*, Cuv.): 1, vessie caudale; 2, vessie craniale; 3, malleus ou premier osselet de Weber; 4, œsophage et renflement œsophagien du canal pneumatique; 5, canal pneumatique; 6, vésicule biliaire; 7, testicule; 8, foie.

B. VESSIE CRANIALE. — Elle est constituée par deux membranes : une membrane externe, brillante, que j'ai nommée dans un travail antérieur, *membrane nacrée*, et une membrane interne, mince et translucide [42].

La membrane nacrée est une formation propre à la vessie crâniale et représente vraisemblablement la membrane d'enveloppe, de même aspect, qui revêt, sur toute leur surface, les vessies simples. La membrane interne est homologue de la paroi tout entière de la vessie caudale; elle est formée des mêmes tuniques : une tunique élastique externe, une tunique muqueuse interne à épithélium pavimenteux. L'épaisseur de sa paroi est très faible; cette minceur détermine la plus grande extensibilité et la plus grande élasticité de la vessie crâniale. La tunique élastique présente de même que celle de la vessie caudale des épaisissements formés exclusivement de fibres élastiques et de tissu conjonctif : ils constituent une bande

longitudinale étroite, passant par la ligne médiane dorsale, une bande plus large et plus épaisse, au niveau de la ligne médiane ventrale, enfin une sorte de godet coiffant la partie postérieure de la vessie crâniale et prolongé sur l'étranglement intervésical. Ce dernier est formé par du tissu conjonctif élastique qui s'épaissit en bourrelets faisant saillie à l'intérieur de l'orifice intervésical, mais sans jamais l'obstruer. La sangle médiane divise très incomplètement la vessie en deux lobes latéraux et donne à sa partie antérieure un aspect cordiforme. Cette sangle est beaucoup plus développée dans la vessie d'autres Poissons, tels que la Loche (*Cobitis fossilis* LIN.).

La membrane nacrée, tapissée extérieurement par le péritoine, est formée d'une couche externe fibrillaire et d'une couche interne muqueuse. La première est formée de fibres réfringentes, blanchâtres, d'une constitution spéciale, si l'on en juge d'après leur friabilité et leur réaction vis-à-vis des colorants. Elles sont disposées suivant deux plans facilement séparables : longitudinalement dans le plan externe, circulairement dans le plan interne. Cette disposition est inverse de celle qui est observée dans la paroi propre de la vessie crâniale et dans la tunique élastique de la vessie caudale. La tunique muqueuse est formée d'un chorion très mince et d'un épithélium plat, dont les contours, dessinés par l'imprégnation argentique, sont sinueux et irréguliers.

Le sac, que forme la membrane nacrée, se fixe en avant, par une surface d'insertion triangulaire, à l'apophyse descendante de la quatrième vertèbre. Elle émet en outre, de chaque côté, un ruban fibreux, qui s'attache à l'extrémité postérieure du *malleus* ou troisième osselet de Weber. La membrane nacrée ne se prolonge pas sur la vessie caudale : elle s'arrête au niveau de l'étranglement intervésical en formant un anneau fibreux, lâchement uni aux parois de la vessie.

Entre la membrane nacrée et la vessie crâniale, existe une couche mince d'un tissu semi-liquide, jaunâtre, réfringent, dont l'aspect rappelle celui du tissu arachnoïdien qui comble la cavité crânienne. Ce tissu est constitué par un réticulum conjonctif, richement vascularisé, renfermant un grand nombre de vésicules graisseuses. On y voit aussi des chromatophores, disposés en file.

La membrane nacrée constitue en somme un sac, analogue à une

séreuse, à l'intérieur duquel la vessie crâniale se déplace facilement, lorsque son volume varie.

Contrairement à cette description, les auteurs attribuent généralement à cette vessie des éléments musculaires. L'origine de cette légende incombe à WEBER qui prit pour des bandes musculaires, les épaisissements fibreux que j'ai décrits au niveau des deux vessies et au niveau de l'étranglement intervésical : « *Tunica vesicæ interna, quæ pellucida, tenuis et elastica est, superficiem internam laevem, externam striis fibrarum muscularium transversalium tectam habet. In utroque enim latere partis inferioris vesicæ stria talis, dimidiam partem pollicis lata, in superficie vesicæ valde elata, ab extremitate ejus inferiori ad superiorem ascendit. Eo loco, quo inferior vesicæ pars cum superiori cohæret, utraque stria confluit, omnemque vesicam annuli instar ambit* ».

« *Similis stria fibrarum muscularium transversalium, dimidiam partem pollicis lata in media superficie posteriori partis superioris vesicæ natatoricæ ad summum apicem ascendit* ».

L'existence des fibres musculaires indiquées par WEBER fut admise par J. MÜLLER [66] et à sa suite par MONOYER [58] qui contribua à vulgariser la théorie de J. MÜLLER, relative aux mouvements de bascule du Poisson. « J'ajouterai, affirme MONOYER, que chacun des lobes vésicaux est pourvu de fibres musculaires propres, capables, par conséquent, de faire passer la masse gazeuse d'un compartiment dans l'autre ».

Cependant en 1887, CHARBONNEL-SALLE [18] réduisit à néant et l'assertion anatomique de ces deux auteurs et leur interprétation physiologique. Non seulement il démontra expérimentalement l'absence de variations actives du volume de la vessie pneumatique, mais il démontra la non contractilité électrique de cet organe et l'absence de fibres musculaires dans ses parois. « Il nous a été impossible, dit-il, de trouver sur des vessies de Tanche le moindre indice de fibres; l'organe nous a paru entièrement constitué par des plans de faisceaux élastiques, se coupant sous divers angles. Il en est de même pour le Brochet, où le feutrage des fibres élastiques est fort serré et inextricable ». Chez ce dernier animal, CZERMAK [24] avait cependant indiqué la présence d'une couche mince de fibres lisses, tapissant le péritoine, à la face inférieure de la vessie, et prétendu avoir observé manifestement la contractilité de l'organe sous l'influence des courants induits. « Nous affirmons, déclare CHARBONNEL

SALLE, que celle-ci n'existe pas, ou bien est tellement rudimentaire, qu'elle laisse l'expérimentateur dans le doute. Nous avons adapté un manomètre à eau à la vessie ; nous avons excité celle-ci plus ou moins longtemps, soit tout à fait distendue, soit en partie dégonflée : jamais nous n'avons vu le moindre mouvement de la colonne d'eau, la moindre ride à la surface de l'organe. Ce résultat n'a pas laissé que de nous surprendre en présence des assertions des auteurs ».

J'ai répété sous une forme un peu différente l'expérience faite par CHARBONNEL-SALLE et je puis pleinement confirmer ses conclusions, du moins en ce qui concerne la vessie de la Tanche. Une vessie de Tanche est rapidement extirpée, après ligature du canal pneumatique, et placée dans un flacon, plein de solution physiologique, entre deux plaques de cuivre, reliées aux pôles d'une bobine de Ruhmkorff. Le flacon est hermétiquement fermé par un bouchon, dans lequel est mastiqué un fin tube de verre. L'eau s'élève dans ce tube à un certain niveau. Une patte de grenouille, servant de témoin, atteste, par ses contractions, le passage du courant. Toute variation du volume de la vessie doit produire un déplacement du ménisque. Or, je n'ai jamais observé, après le passage de courants faradiques isolés ou de fréquence moyenne, aucune dénivellation.

Cependant, en 1903, A. JÆGER [50], qui s'efforce de restaurer la théorie de BORELLI, admet aussi la théorie de J. MÜLLER et décrit, à l'exemple de ce dernier, les prétendues formations musculaires de la vessie. « La partie antérieure, dit-il, est élastique et par suite très dilatable ; elle présente dans la couche interne, sur la ligne médiane de la face ventrale, une bande longitudinale, transversalement fibrillaire, de faisceaux musculaires lisses. La postérieure, au contraire, n'est pas élastique et présente dans la couche externe deux bandes musculaires semblables. Il faut en conclure, d'une façon certaine, comme J. MÜLLER l'a déjà indiqué, que le Poisson peut, ne modifiant le volume de sa vessie antérieure, augmenter ou diminuer le poids spécifique de la partie antérieure de son corps et faciliter ainsi sa montée ou sa descente dans l'eau ». Ailleurs, A. JÆGER, au sujet de l'étranglement intervésical, parle de la « division de la vessie natatoire de la Tanche en deux moitiés, séparées par un muscle d'occlusion ».

Je me suis étendu à dessein sur la question de la présence ou de l'absence de fibres musculaires dans la vessie de la Tanche, parce que cet animal est un de ceux que les physiologistes, eu égard à sa

grande résistance, choisirent le plus souvent, comme sujet d'expérience. Il est, de plus, fort remarquable de voir une ancienne théorie, soutenue à diverses reprises par de nombreux auteurs, être basée presque exclusivement sur une assertion anatomique, qu'aucun d'eux ne prit la peine vérifier.

Il reste acquis, comme conclusion des recherches de CHARBONNEL-SALLE et des miennes, que la vessie natatoire des Cyprins (car je n'ai pas trouvé non plus de fibres musculaires dans les vessies de *Carassius auratus* LIN., *Leuciscus rutilus*, LIN., *Cyprinus carpio* LIN., *Abramis brama* FLEM.) est dépourvue d'éléments musculaires et par suite non contractile.

Ce résultat ne saurait beaucoup étonner : si la vessie natatoire se développe sous la forme d'un bourgeon du tube digestif, les muscles qui entrent dans la constitution de ce dernier ne sont prolongés (ainsi que je l'ai montré en 1904), que sur la partie la plus antérieure du canal pneumatique. Ils forment à ce niveau un puissant sphincter. Tout le reste du canal pneumatique offre nettement la structure que possède la vessie natatoire, qui n'est que sa partie terminale élargie : une couche externe élastique et une couche interne muqueuse.

Ces conclusions ne sont susceptibles que d'une généralisation relative. Il existe des vessies natatoires pourvues de muscles très développés. J. MÜLLER a décrit chez quelques espèces une structure musculaire toute particulière. La contractilité de la vessie pneumatique paraît, dans ce cas, évidente. Resterait encore à rechercher quand et comment elle se manifeste et si le rôle de ces muscles est de modifier la densité du Poisson et de provoquer ainsi la locomotion.

CHAPITRE III.

**LA FONCTION HYDROSTATIQUE DE LA VESSIE
NATATOIRE.**

L'existence, à l'intérieur du corps des Poissons, dont les tissus sont plus denses que l'eau, d'une masse gazeuse, enfermée dans un réservoir élastique, devait attirer de bonne heure l'attention des naturalistes. Il paraissait évident qu'un semblable organe modifiât les conditions de l'équilibre et de la locomotion de l'animal au sein de l'eau; mais l'interprétation exacte du rôle joué par la vessie ne fut obtenue que tardivement, grâce aux résultats de la méthode expérimentale.

Les philosophes naturalistes de la fin du dix-septième siècle, qui, sous l'influence de DESCARTES, ne voulaient voir dans l'organisme qu'une pure mécanique, crurent trouver, dans la locomotion du Poisson, une démonstration éclatante de leur théorie. Il est certain, que la locomotion ne peut résulter que d'actes mécaniques; mais dans un but de simplification et par analogie avec une expérience classique de physique, les iatro-mécaniciens considérèrent à priori le Poisson comme un ludion, et pensèrent que la vessie, par ses variations de volume, était le principe des déplacements en hauteur du corps tout entier.

Déjà ROBERT BOYLE [11], en 1676, chercha à déduire des principes de la physique le rôle de la vessie pneumatique, qu'il assimilait à une bulle d'air dont le volume augmente à mesure qu'elle s'élève. En 1685, BORELLI [10] émit à ce sujet une théorie, qui par sa simplicité, par sa vraisemblance anatomique, séduisit facilement les esprits. Par l'action de muscles intrinsèques ou extrinsèques, le Poisson peut modifier activement le volume de sa vessie, conséquemment de son corps entier. Les modifications corrélatives du poids spécifique de l'animal produisent les déplacements du corps suivant la verticale. Veut-il s'élever? Le Poisson dilate sa vessie, devient plus léger et monte; veut-il gagner la profondeur? Il comprime sa vessie devient plus lourd et descend.

Suivant la comparaison classique, le Poisson est semblable à un ludion portant en lui la cause active de ses déplacements.

Cette théorie fut soutenue à nouveau par CHARLES PRESTON (1695) [74]. RAY ET VILLOUGHBY [105]; CL. PERRAULT [72]; ARTEDI [1]; FR. GMELIN [39] adoptèrent une opinion analogue, mais en considérant la compression seule comme un phénomène actif. BIOT [6], qui étudia surtout les gaz contenus dans la vessie, se rallia à la théorie de BORELLI.

ET. GEOFFROY ST-HILAIRE [37] admit au contraire que la dilatation de la vessie était seule active. Il décrit des « muscles furculaires », qui feraient basculer en avant la première côte, entraînant avec elle les côtes suivantes par le jeu des aponévroses; d'où élargissement de la cavité générale et dilatation de la vessie. Le retour au repos de l'appareil produirait la compression.

En 1809, DELAROCHE [28] publia un important travail sur la vessie natatoire, dans lequel il inclinait à penser que les muscles qu'on rencontre dans la vessie d'un certain nombre d'espèces « ont probablement pour usage de comprimer plus ou moins fortement le gaz qu'elle renferme, non pour changer le poids spécifique du Poisson, mais au contraire pour le maintenir toujours au même point » ou pour rétablir l'équilibre, lorsque le Poisson a changé de niveau. « Mais, dans son rapport sur le travail de DELAROCHE, CUVIER [23] rejeta les vues de cet auteur et déclara s'en tenir aux idées de BORELLI sur l'emploi de la vessie aérienne des Poissons ».

« Après cette consécration magistrale, la théorie fut définitivement reçue. En Allemagne J. MÜLLER, puis STANNIUS l'appuyèrent de leur autorité; en France, DUMÉRIL, DAGUIN [25] l'énoncèrent dans leurs ouvrages ». En 1866, RICHARD OWEN [71] déclare, au sujet de la vessie aérienne, que « sa fonction principale et la plus générale est une fonction mécanique et qu'elle sert à régulariser la densité du Poisson, qu'elle l'aide à se maintenir à un niveau choisi et à plonger ou à s'élever selon l'occasion ».

Cependant TREVIRANUS [101], FISCHER [35] avaient objecté à la théorie de BORELLI, que des mouvements dus à la vessie ne pourraient être que très lents, tandis que nous voyons au contraire les Poissons en exécuter de très rapides avec facilité, aussi bien lorsqu'ils s'élèvent ou s'abaissent ou qu'ils se déplacent horizontalement. Ils ont donc dans leurs nageoires des moyens, pour produire leurs déplacements, qui rendent celui-là inutile.

BERGMANN [5] fit remarquer que la vessie, subissant l'influence de la pression extérieure, devenait dangereuse sitôt que l'animal s'écartait de son plan d'équilibre et que, par suite, elle obligeait le Poisson à ne pas dépasser une zone déterminée.

En 1866, GOURIET [40] se fondant sur l'observation de GERDY, publiée par DUGÈS [31], et sur ses propres expériences, rejeta complètement la théorie de BORELLI : il affirma que des Poissons, auxquels il avait extirpé la vessie natatoire, pouvaient sans le secours de cet organe s'élever, descendre à leur guise et même flotter à la surface. Mais il semble bien, ainsi que l'a indiqué MOREAU, que la cavité générale de ces Poissons, remplie d'air au cours de l'opération, leur tenait lieu de flotteur.

« Le problème hydrostatique fut nettement posé, mais incomplètement résolu par HARTING [44], dont le travail contient la description d'un appareil, le physomètre, destiné à mesurer le volume d'un Poisson captif dans une cage et porté à des niveaux variés ».

Lorsqu'en 1876, A. MOREAU publia son important travail, sur le rôle hydrostatique de la vessie aérienne, deux opinions se trouvaient donc en présence : les uns admettaient que la vessie natatoire était le siège de variations rapides et actives de volume, déterminant les changements de niveau du Poisson ; les autres pensaient au contraire que cet organe était le siège de variations de volume rapides et passives, dues aux changements de niveau du Poisson. D'une part, des déductions purement théoriques, d'autre part des expériences peu démonstratives, tels étaient les arguments des partisans de l'une et l'autre opinion.

EXPÉRIENCES DE A. MOREAU.

A. — Dans une première série d'expériences, A. MOREAU [62] immobilise un Poisson, tel qu'une Perche, dans une cage légère, soutenue par un ballon de verre, surmonté d'une pointe fine et équilibrée par un godet contenant du mercure. L'appareil est disposé de telle sorte que la pointe fine du ballon s'élève au-dessus de la surface de l'eau. Si on détermine une augmentation de pression de l'air contenu dans le bocal, l'appareil s'enfonce et on note à quelle pression la pointe ne fait plus qu'une très légère saillie au-dessus de l'eau. Si on ajoute alors une pression très faible, « l'excès même

très faible de la densité de l'appareil sur celle de l'eau, amène sa chute dans un milieu qu'on peut considérer comme ayant la même densité à toutes les hauteurs, mais, à mesure, que le Poisson descend plus bas, la colonne d'eau grandit au-dessus de lui et diminue son volume, sans que la pompe augmente la pression. Le Poisson descend ainsi avec une vitesse accélérée jusqu'au fond, où il arrive avec un volume diminué en raison de la pression de la colonne d'eau parcourue pendant sa chute ».

Pour faire remonter l'appareil tombé au fond, il faut diminuer la pression de la petite quantité qui a été nécessaire pour submerger la pointe du ballon, plus une quantité égale à celle que mesure la colonne d'eau parcourue. L'appareil remonte alors à la surface avec une vitesse uniformément croissante.

Dans ces conditions, le Poisson, privé de l'exercice de ses nageoires, paraît absolument inerte. Il subit des modifications passives de son volume, sous l'influence des variations de la pression qui pèse sur son sac gazeux. Jamais il ne présente de mouvements spontanés de descente ou d'ascension, qui seraient alors imputables à des modifications actives du volume de sa vessie. « Cette expérience montre, dit MOREAU, que chez un Poisson captif, le volume de la vessie natatoire, apprécié ici par la densité, est en raison inverse de la pression ; elle montre aussi que le Poisson n'a réagi par aucun artifice sous l'influence de la pression ». L'expérience a donné des résultats identiques pour divers Poissons à vessie close ou à vessie ouverte.

B. — Dans une seconde série d'expériences, A. MOREAU étudia les variations de volume que présente le Poisson lorsqu'il se transporte à des niveaux variés, par le libre jeu de ses nageoires.

Le Poisson est placé dans un bocal entièrement rempli d'eau et fermé hermétiquement. Une ouverture latérale donne insertion à un tube, coudé à angle droit, dans lequel l'eau s'engage et accuse, par sa progression au dehors ou par sa marche en arrière, une augmentation de volume du contenu du bocal ou une diminution. Abstraction faite des variations lentes, causées par les modifications de la température, toute variation rapide de volume indique un changement de volume de la vessie natatoire du Poisson. Dans ces conditions, toutes les fois que le Poisson s'élève, son volume augmente ; toutes les fois qu'il s'abaisse, son volume diminue.

« Ainsi, à chaque moment de l'expérience, la place de l'index correspond à la hauteur du Poisson, et j'insiste sur ce point que jamais l'observation ne révèle au début d'une ascension ou d'une descente, un mouvement de l'index plus rapide et anticipant sur le mouvement qui se produit et qui suit régulièrement toutes les positions du Poisson estimées sur la verticale; pareillement, quand le Poisson s'arrête dans cette course pour rester dans un plan horizontal, l'observateur ne constate aucune rétrogradation, mais toujours la cessation du mouvement de l'index ». Les déplacements de l'index étaient inscrits à l'aide de l'appareil de Marey.

Cette expérience a donné des résultats identiques pour les diverses espèces de Poissons étudiées et même pour les Trigles, qui possèdent des muscles très épais et très forts dans l'épaisseur des parois de leur vessie. Ces muscles sont d'ailleurs en rapport, ainsi que l'a démontré MOREAU, avec un rôle phonateur très spécial.

Il résulte donc des recherches de MOREAU, que la vessie natatoire ne subit que des variations de volume passives. Comme l'avait déjà indiqué GOURLET : « *Ce n'est point parce qu'il presse ou dilate sa vessie, que le Poisson descend ou monte, c'est plutôt parce qu'il descend ou monte que sa vessie se trouve pressée ou dilatée* ».

Si le mécanisme locomoteur, imaginé par BORELLI, n'existe pas, cela ne veut pas dire que la vessie, organe élastique et compressible, ne puisse subir de légères variations de volume lorsque l'animal contracte brusquement les masses musculaires des parois du corps. MOREAU constata en effet que, lorsque le Poisson donne de violents coups de queue ou est soumis à une excitation électrique, son volume diminue. Mais cette diminution de volume est faible et de courte durée. Ce sont là des variations passagères, fortuites, sans aucune signification fonctionnelle.

EXPÉRIENCES DE CHARBONNEL-SALLE.

Cependant ces derniers faits semèrent le doute dans quelques esprits, désireux de conclusions absolues. Pour dissiper cette incertitude et pour contrôler les résultats obtenus par MOREAU, CHARBONNEL-SALLE [18] entreprit à nouveau, en 1887, l'étude du rôle hydrostatique de la vessie natatoire, à l'aide de la méthode graphique. Grâce à ce procédé, appliqué d'une façon extrêmement ingénieuse, la vessie natatoire inscrivait elle-même les modifications

de son volume, dans leurs rapports avec les variations de la pression qui s'exerçait sur elle à chaque instant. On peut lire sur les tracés publiés par cet auteur comment se comporte cet organe lors de la locomotion.

« A travers les muscles et la peau, sans nulle lésion grave, on enfonce jusque dans la vessie un trocart d'une longueur telle, que son extrémité atteigne le centre de l'organe; le diamètre est celui du trocart explorateur des chirurgiens. On fixe l'instrument par deux points de suture, grâce à une petite plate-forme circulaire, dont il est muni, plate-forme appuyant sur la peau et percée de deux trous. Une enquête topographique a déterminé les lieux d'éléction. Le poinçon du trocart enlevé, un tube de caoutchouc très mince et léger fait communiquer l'extrémité libre, élargie du trocart explorateur, avec un appareil construit d'après le type du sphygmoscope de MM. CHAUBEAU et MAREY, c'est-à-dire avec une ampoule de caoutchouc, très souple, contenue dans un manchon de verre hermétiquement clos; un ajustage latéral, muni d'une pince à pression, permet de distendre légèrement, à la fois la vessie natatoire et l'ampoule sphygmoscopique ainsi conjuguées, en même temps qu'un manomètre à eau mesure la pression, rétablie ainsi artificiellement dans la vessie ». Cette pression est la pression normale déterminée, au préalable, pour chaque sujet en expérience. Un tambour à levier, auquel est relié le manchon du sphygmoscope, inscrit sur un cylindre de Marey les variations de pression. D'autre part, « une ampoule élastique, munie d'une canule de verre, est fixée à la région dorsale de l'animal, en un point tel que la position du centre de gravité sur l'axe longitudinal ne soit pas modifiée; un contre-poids, à la région ventrale, permet de compenser l'allègement. Cette ampoule exploratrice des pressions hydrostatiques est comprimée quand l'animal descend, relâchée quand il monte; reliée à un appareil en tout semblable au précédent, elle fournit un tracé qui ne diffère du tracé de la vessie natatoire que par l'absence des actes musculaires, éléments surajoutés, dont elle est susceptible ».

Des Poissons, paralysés par le curare ou par la section de la moelle épinière, sont promenés en tous sens dans l'aquarium. Le tracé de la vessie natatoire et celui de l'ampoule sont rigoureusement superposables. La sensibilité de l'appareil est telle qu'un changement de niveau de 1 centimètre suffit pour que le levier de la vessie natatoire témoigne nettement d'une modification de la pression intérieure.

L'auteur fit porter ses recherches sur différentes espèces de Poissons physostomes ou physoclistes et, pour chacun, dans trois conditions différentes.

A. — *Le Poisson a un poids spécifique égal à celui de l'eau* : il se déplace à loisir, nage librement. Le tracé de la vessie est identique et parallèle à celui de l'ampoule hydrostatique.

B. — *Par un contrepoids insuffisant, le Poisson est rendu plus léger que l'eau*. Le Poisson passivement attiré à la surface fait des efforts pour gagner le fond. « Le parallélisme général des deux courbes est conservé, mais un élément se surajoute au tracé de la vessie natatoire : des coups de queue violents, véritables secousses des muscles latéraux, tordant le poisson sur son axe, retentissent sur la vessie et en hérissent le graphique. La pression intérieure augmente donc brusquement à chaque foulée caudale, puis retombe au moment où la nageoire, après avoir fouetté à droite, se recourbe à gauche en passant par l'axe du corps. Point de pression soutenue, précédant ou accompagnant le départ ; mais des efforts brefs et réitérés, après chacun desquels la pression retombe au zéro, si la pression hydrostatique, augmentée par l'immersion du Poisson, ne la maintient à un niveau plus élevé.

C. — *Par un contrepoids trop fort, le Poisson est rendu plus lourd que l'eau*. L'animal entraîné vers le fond cherche à s'élever par de violents coups de nageoire caudale. Les tracés sont parallèles dans leur ensemble, celui de la vessie présentant, comme dans le cas précédent, des accidents, mais dont la discordance est ici le caractère frappant : « au lieu de dilater sa vessie pour favoriser son ascension, le Poisson la comprime vivement, à chaque contraction, et l'effet produit est identique, qu'il tende vers la surface ou vers la profondeur ».

D'ailleurs, ces brusques variations de volume déterminent l'application au centre de gravité d'une force qui, dans aucun cas, n'atteint 0 gr. 50, et cette force si faible n'agit que pendant 5 à 6 centièmes de seconde, durée moyenne du raccourcissement de la fibre musculaire.

De l'ensemble des recherches de A. MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE, il résulte donc que la vessie natatoire ne présente, en aucun cas, de modifications actives de volume, susceptibles de produire des changements de niveau du Poisson. Elle subit passivement les

variations de la pression extérieure. Ses parois étant — du moins chez les Poissons étudiés — dépourvues d'éléments contractiles, les alternatives de resserrement et de dilatation, sur lesquelles se fondait la théorie de BORELLI, ne pourraient être produites que par l'action des muscles des parois latérales du corps. Les recherches de CHARBONNEL-SALLE ont exactement précisé dans quelle mesure ces derniers pouvaient intervenir : ils ne produisent que des diminutions de volumes infimes et très brèves, simple retentissement sur le réservoir gazeux des secousses musculaires, *n'ayant en aucun cas la signification d'un mécanisme régulateur de la locomotion.*

Cependant, A. JÆGER [50] en 1903 n'admit pas cette pure passivité de la vessie natatoire et s'efforça de démontrer qu'elle était le siège de variations actives. A. JÆGER se demande tout d'abord « *quel service la vessie natatoire peut rendre au Poisson, dans la montée ou la descente* » ou lorsqu'il s'arrête, au cours de ses déplacements, pour séjourner à un niveau supérieur. « En ce qui concerne ce dernier cas, dit-il, il est clair qu'un Poisson, qui est en train de monter et qui veut interrompre subitement ce mouvement, *doit diminuer momentanément sa vessie*, pour lui rendre le volume qu'elle possédait auparavant. Sinon, il continuerait à s'élever de lui-même. Il est évident que, pour produire une si rapide variation de volume, les organes sécréteurs ou absorbants de la vessie ne peuvent être mis en cause, car leur fonctionnement est relativement beaucoup trop lent. Au contraire, *le Poisson peut par contraction musculaire comprimer sa vessie ou la dilater par relâchement.* S'il veut séjourner à un niveau plus élevé, c'est là pour lui la seule possibilité d'échapper à la suite de l'ascension, tandis que, si, après la montée, il veut brusquement descendre au fond, il a encore à son service la force de ses nageoires. Dans la suite, la vessie s'adapte à la nouvelle hauteur choisie, par une absorption ou une sécrétion d'oxygène ; mais il faut toujours au commencement une action musculaire ». A. JÆGER paraît limiter cette intervention musculaire au cas où le Poisson s'arrête au cours de son ascension ; mais c'est la théorie de BORELLI tout entière, qu'il réédite lorsqu'il affirme « que des Cyprins montent ou descendent tout à fait perpendiculairement sans mouvement *appréciable* des nageoires, fait qui n'est explicable que par une régulation musculaire ».

Il est vrai que les considérations théoriques, émises par A. JÆGER

sont contraires aux faits expérimentaux découverts par A. MOREAU et CHARBONNEL-SALLE, mais cet auteur entreprend la critique de leurs recherches. En ce qui concerne les expériences de CHARBONNEL-SALLE, A. JÆGER ne paraît en avoir eu connaissance que par la note que cet auteur publia dans les *Comptes rendus de l'Académie des Sciences* (1887) (ce travail est le seul indiqué par JÆGER dans son Index bibliographique) et non par le mémoire détaillé, paru la même année dans les *Annales des Sciences naturelles*. « Les expériences de CHARBONNEL-SALLE, sont, nous dit A. JÆGER, beaucoup trop compliquées ; elles entravent beaucoup trop les mouvements volontaires du Poisson pour que leurs résultats puissent avoir la valeur d'une démonstration irréfutable ».

Après cette critique superficielle des recherches, pourtant si précises, de CHARBONNEL-SALLE, A. JÆGER entreprend de faire le procès de celles de A. MOREAU : « Si MOREAU, dit-il, voulait démontrer que seule la pression extérieure, qui pèse sur le Poisson, régit le volume de sa vessie, il devait établir qu'il existe un rapport mathématique entre cette pression et le volume de la vessie , il montre seulement que, par suite d'un changement de hauteur, la vessie se dilate ou se resserre. Quelle est la part d'activité du Poisson ? C'est ce que l'expérience ne peut révéler ». En ce qui concerne la première expérience de MOREAU (Expérience A) : « le Poisson, dit-il, ne pouvait se mouvoir librement, mais il montait ou descendait, suivant le sens de la variation de la pression atmosphérique. Que le Poisson sous une pression constante ne change pas de niveau, cela n'a rien d'étonnant, si l'on prend en considération l'appareil qui lui est imposé et qui le met dans une situation toute artificielle et anormale. D'ailleurs il faudrait toujours savoir si le Poisson a cherché à changer de niveau ».

A. JÆGER a, d'ailleurs, lui aussi, cherché la solution expérimentale du problème : « Pour montrer que les Poissons peuvent modifier leur volume par action musculaire, j'endormis des Poissons (*lesquels ?*) dans l'éther et observai comment ils se comportaient pendant le réveil et le sommeil ». Si on prend soin de débarrasser le Poisson des bulles d'air qu'il peut conserver dans sa gueule, on constate que Poissons à vessie simple ou à vessie double tombent au fond et restent couchés sur le flanc ou sur le dos. « *En se réveillant, ces Poissons, tels que la Perche, se retournaient peu à peu dans leur position normale, le dos en haut, sans faire le plus*

petit mouvement de nageoires. La seule explication est que, pendant la narcose, une contraction réflexe de la vessie s'était produite et que le poids spécifique, par suite la position d'équilibre avaient été troublés. Placés sous la pression de l'eau, ces Poissons devaient tomber au fond ».

Employant un dispositif analogue à celui dont se servit MOREAU pour sa deuxième expérience, A. JÆGER place une Perche endormie par l'éther dans un vase clos, muni d'un tube fin à l'intérieur duquel l'eau s'élève à un certain niveau. « Lorsque le Poisson revint à lui et se retourna peu à peu, le ménisque monta dans le tube, signe que la Perche augmentait bien son volume ; ce qui n'était possible que par un agrandissement de sa vessie, seule partie compressible de son corps. Il est donc irréfutable, que les Poissons peuvent faire varier le volume de leur vessie, par une action musculaire ».

Le désaccord entre les résultats des recherches de A. MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE d'une part, et ceux des expériences de A. JÆGER d'autre part, m'a engagé à rechercher quelle était la valeur des critiques formulées par ce dernier auteur contre les investigations de ses prédécesseurs et à reprendre avec précision les expériences sur lesquelles il appuie ses conclusions.

Avant d'entreprendre l'exposé de mes expériences, il est nécessaire d'envisager, au point de vue théorique, quel est le rôle que jouerait la vessie natatoire dans la locomotion du Poisson, d'après les résultats annoncés par MOREAU et par CHARBONNEL-SALLE.

Considérons un Poisson privé de vessie natatoire : ses tissus étant plus lourds que l'eau, en quelque niveau qu'il se trouve, son poids spécifique est supérieur à celui du milieu ; il ne peut se déplacer ou se soutenir à un certain niveau qu'à l'aide de mouvements incessants de ses nageoires. Chaque fois que ceux-ci cessent, il tombe et ne peut trouver une position d'équilibre que sur le fond.

Soit au contraire un Poisson pourvu d'une vessie natatoire et envisageons ce qui se passe lorsqu'il se déplace au sein de l'eau qui possède, à tous les niveaux, la même densité. Supposons, pour prendre un cas simple, qu'il s'agisse d'un Poisson mort ou paralysé par le curare ou la section de la moelle. Ce Poisson pèse un certain poids invariable, qui est égal au poids d'une masse d'eau occupant un certain volume V . Si la distension de la vessie est telle, que, placé à la surface, ce Poisson ait un volume supérieur à V , le Poisson flotte. Enfonçons-le progressivement. La pression extérieure

qui s'exerce sur sa vessie s'accroît de la quantité mesurée par la hauteur de la colonne d'eau parcourue : le volume de la vessie diminue progressivement et tend à donner au Poisson tout entier le volume V . Pour un certain niveau, le Poisson possède ce volume, c'est-à-dire a exactement la même densité que l'eau : il est en équilibre. C'est ce niveau que MOREAU a appelé *le plan des moindres efforts*. Ce niveau est variable pour chaque Poisson ; il dépend de deux facteurs : la masse du corps de l'animal et le volume de sa vessie, mesuré sous la pression atmosphérique.

Supposons que ce plan d'équilibre se trouve à la profondeur de 10 mètres. Le Poisson est soumis à une pression extérieure égale à la pression atmosphérique qui s'exerce à la surface de l'eau, plus une colonne d'eau de 10 mètres, dont le poids est sensiblement égal à la pression d'une atmosphère. Sous cette pression de deux atmosphères, la vessie natatoire a un certain volume V .

Amenons le Poisson à la surface ; sa vessie occupe un nouveau volume V' sous une pression égale à une atmosphère

$$V' = V \cdot \frac{2}{1} = 2 V.$$

Si l'extensibilité de la vessie était infinie et régulièrement proportionnelle à la variation de pression, la vessie aurait donc un volume double du volume primitif. Inversement, si un Poisson passe de la surface à 10 mètres de profondeur, le volume de sa vessie se réduit de moitié.

Mais les variations de volume n'ont plus les mêmes valeurs si l'on considère un Poisson qui s'élève ou s'abaisse par rapport à un certain niveau (A. MOREAU).

Soit en effet un Poisson, situé à 100 mètres de profondeur : il supporte 10 fois 10 mètres d'eau, plus la pression atmosphérique, c'est-à-dire une pression de 11 atmosphères. Sa vessie a un certain volume V . Supprimons 100 mètres d'eau. Le volume V' devient

$$V' = V \times \frac{11}{11-10} = 11 V.$$

Ajoutons 100 mètres d'eau ; le volume V'' devient

$$V'' = V \times \frac{11}{11+10} = \frac{11}{21} V$$

Ainsi, tandis que dans le premier cas, le volume de la vessie est devenu 11 fois plus grand, il ne devient dans le second que la moitié du volume primitif.

Chaque fois qu'un Poisson situé dans son plan d'équilibre se trouve déplacé par une impulsion initiale, de part ou d'autre de ce plan, son volume devient plus petit ou plus grand que celui qu'il possédait, c'est-à-dire que son poids devient plus lourd ou plus léger. Mais, comme l'eau possède à tous les niveaux la même densité, la différence entre cette densité et celle du Poisson augmentant de plus en plus, la force appliquée au centre de poussée s'accroît de même et le Poisson s'abaisse ou s'élève d'un mouvement uniformément accéléré.

Considérons maintenant un Poisson vivant, en équilibre dans le plan des moindres efforts. S'il s'écarte un tant soit peu de ce plan par un coup de nageoire, il continuera à monter ou à descendre de lui-même. Mais cette facilité peut devenir un danger. Arrivé à un certain niveau, le Poisson s'efforcera de regagner, par de vigoureux mouvements de ses nageoires, son plan d'équilibre; mais il peut être entraîné à un niveau tel que les efforts de ses appendices locomoteurs ne puissent plus triompher de la poussée qui tend à l'écarter de plus en plus de son plan d'équilibre, et il doit subir passivement le mouvement commencé. Le danger est moins grand, ainsi que l'indique le calcul, lorsque le Poisson s'abaisse que lorsqu'il s'élève. On sait que les Poissons pêchés à de grandes profondeurs arrivent à la surface avec une vessie extrêmement distendue: s'ils se décrochent au moment où ils arrivent à la surface ou un peu avant, ils restent à la surface, flottant le ventre en l'air, ou continuent à monter jusqu'à ce qu'ils l'aient atteinte (A. MOREAU).

Il résulte de ces considérations théoriques que si la vessie ne subit que des variations passives de volume: 1^o elle donne au Poisson, à un certain niveau, une densité égale à celle de l'eau; 2^o elle facilite l'ascension ou la descente lorsque par une impulsion primitive le Poisson s'est écarté de ce plan d'équilibre. Par contre, si les mouvements de l'animal de part et d'autre de ce plan dépassent une certaine amplitude maxima, il ne peut réagir et il est entraîné passivement dans le sens du mouvement commencé.

Revenons maintenant aux recherches expérimentales de A. JÆGER.

I. — *Dans une première série d'expériences, JÆGER endormait des Poissons par l'éther et constatait que, plongés dans l'eau, ils tombaient tous au fond.* Ce phénomène, qui indique une diminution

de volume de la vessie, pourrait être dû, soit à une résorption des gaz vésicaux (phénomène normal, ainsi que nous le verrons plus loin) favorisée par les modifications circulatoires dues à l'anesthésique, soit à une contraction musculaire. Pour JÆGER il ne pourrait s'agir que de ce dernier mécanisme.

J'ai répété les expériences de cet auteur ; malheureusement, dans la relation de ses recherches, il n'indique ni sur quels Poissons il opérerait, ni comment il les endormait, ni aucune autre condition.

Les Poissons que j'ai endormis étaient plongés dans un bocal renfermant de l'eau éthérée ou chloroformée : pour la préparer, je faisais barbotter dans cette eau un courant d'air chargé de vapeurs anesthésiques. Au bout d'un temps variable, le Poisson cessait progressivement de mouvoir ses nageoires, en même temps que les mouvements respiratoires devenaient faibles, mais réguliers. Le Poisson était alors transporté dans une haute cuve contenant de l'eau à la même température. Je me suis toujours assuré avec soin qu'il n'y avait pas de bulle d'air dans le pharynx ou sous les opercules.

Expérience 1. — 21 mars. — Une Ablette (*Alburnus lucidus* HECK.), vivant depuis plusieurs jours dans un aquarium où l'eau s'élève à 35 centimètres, est endormie dans l'eau chloroformée. Anesthésie complète au bout de 15 minutes. Transporté dans l'eau pure, le Poisson flotte à la surface.

Il est alors enfoncé lentement jusqu'à une profondeur de 10 centimètres : abandonné à lui-même, il remonte à la surface avec une vitesse croissante. Enfoncé à 15 centimètres, il continue à descendre pour rester couché sur le fond. Par tâtonnements, on constate qu'amené à 13 centimètres de profondeur, il reste suspendu dans ce plan, qui est son plan d'équilibre. L'expérience est répétée plusieurs fois avec le même résultat. Au bout de 20 minutes le Poisson se réveille et fait quelques mouvements de nageoires.

Expérience 2. — 30 mars. — Un petit Gardon (*Leuciscus rutilus* LIN.) est endormi dans l'eau chloroformée. Porté dans l'eau pure, il flotte à la surface : enfoncé jusqu'à 24 centimètres de profondeur, il remonte toujours à la surface ; enfoncé à 26 centimètres, il continue à descendre jusqu'au fond où il reste couché sur le flanc. Le plan d'équilibre est à 25 centimètres. Au bout de 15 minutes, il se réveille.

Expérience 3. — 23 mars. — Une Ablette (*Alburnus lucidus* HECK.) est endormie dans l'eau chloroformée. L'anesthésie est complète au bout de 15 minutes. Déposé avec précaution dans l'eau pure, le Poisson flotte à la surface, le ventre en l'air. Enfoncé à 10 centimètres de profondeur, il remonte à la surface; amené à 15 centimètres, il continue à descendre jusqu'au fond. A 13 centimètres, il reste immobile sans descendre, ni monter. Le Poisson ne se réveilla pas. Au bout d'une demi-heure, le cœur ne battait plus.

Expérience 4. — 23 mars. — Un Cyprin doré (*Carassius auratus* LIN.) est endormi dans l'eau chloroformée. Au bout d'un quart d'heure, l'anesthésie étant complète, il est transporté dans l'eau pure. Amené au fond du bocal, c'est-à-dire à une profondeur de 40 centimètres, il remonte toujours à la surface. Son plan d'équilibre est donc situé plus profondément. Il est 11 h. 45. A 12 heures le Poisson est toujours endormi, les mouvements des ouïes sont normaux. Enfoncé à 28 cent. de profondeur, il remonte à la surface; amené à 29 cent. il gagne le fond. Il a donc maintenant un plan d'équilibre situé à 28 cent. 5 de profondeur. A 12 h. 5, très légers mouvements isolés des nageoires. A 12 h. 10, enfoncé à 20 cent., il remonte à la surface; à 22, il descend. Le plan d'équilibre est à 21. Puis ce plan se trouve à 17 cent. de profondeur, puis à 12 cent. A ce moment (12 h. 15), le Poisson se met à nager: il est réveillé.

Expérience 5. — 28 mars. — Un Goujon (*Gobio fluviatilis* FLEM.), qui depuis plusieurs jours vivait dans l'aquarium reposant sur le fond, est endormi dans l'eau chloroformée. Transporté dans l'eau pure, il tombe toujours au fond le ventre en l'air quel que soit le niveau auquel on l'abandonne. Au moment du réveil, légers mouvements des nageoires pectorales, puis brusque foulée de la nageoire caudale qui le remet en situation normale.

Expérience 6. — Une Perche (*Perca fluviatilis* ROND.) endormie dans l'eau chloroformée et mise dans l'eau pure flotte à la surface, le ventre en l'air. Enfoncée à 6 centimètres, elle remonte; amenée à 8 cent. elle continue à descendre et gagne le fond, où elle reste couchée sur le flanc.

Dans une autre série d'expériences faites avec de l'eau éthérée, les résultats ont été identiques. Il en résulte que, mort ou endormi, le Poisson se trouve en équilibre dans un certain plan; amené au-dessus

ou au-dessous de ce plan, il continue à s'en éloigner avec une vitesse croissante. Mais le niveau du plan d'équilibre est variable suivant les Poissons et suivant les individus. D'une façon générale les Poissons de surface (Ablette, Gardon), ont un plan d'équilibre profondément situé. Au contraire, les Poissons de fond, tels que les Goujons, ont un plan d'équilibre très proche de la surface.

Ces résultats sont donc en contradiction avec ceux annoncés par JÆGER. Cependant, s'il a expérimenté surtout sur des Poissons de fond, ou s'il n'a pas pris soin de déposer avec précaution les Poissons anesthésiés à la surface, il a pu leur faire franchir d'emblée leur plan d'équilibre et, se trouvant au-dessous, ils ont dû continuer à descendre et demeurer au fond. Ainsi s'expliquerait son erreur.

II. — A l'appui de la soi-disant « *contraction réflexe de la vessie pendant la narcose* », JÆGER allègue l'augmentation de volume qu'il aurait observée au réveil et qu'il interprète comme la cessation de cette contraction. Ici encore, l'auteur ne nous donne aucun renseignement sur les conditions de ses expériences. Au lieu d'indiquer les animaux sur lesquels il a opéré, il en cite un seul, avec une sorte de restriction : « En se réveillant, ces Poissons, tels que la *Perche*, se retournaient peu à peu dans leur position normale, le dos en haut, sans faire le plus petit mouvement de nageoires ». Comme je n'ai jamais observé ce phénomène, que j'ai toujours vu le réveil s'annoncer par des mouvements isolés et non coordonnés des nageoires pectorales, puis le Poisson se retourner par de violents coups de queue et n'y arriver parfois qu'après plusieurs essais infructueux, je me demande de quelle manière JÆGER a opéré. Même silence en ce qui concerne la durée des expériences, le temps que met le Poisson à se réveiller, la façon dont il a été endormi.

Quoiqu'il en soit, j'ai entrepris de refaire ces expériences le plus minutieusement possible et je me suis convaincu que l'anesthésie créait des conditions anormales complexes, dont l'analyse est des plus délicates. Je rapporterai d'abord ces expériences et je discuterai ensuite l'interprétation qu'on en peut donner.

Les Poissons sont endormis dans l'eau éthérée (eau dans laquelle on a fait barbotter un courant d'air chargé de vapeurs d'éther) puis placés dans un bocal hermétiquement clos et rempli d'eau. Un tube fin horizontal, courbé à angle droit, traverse le bouchon. A l'intérieur de ce tube, se déplace le ménisque qui indiquera les variations de

volume du système. Un tube à entonnoir muni d'un robinet sert à amener le ménisque à un niveau convenable et permet d'expurger les dernières bulles d'air que l'appareil pourrait renfermer. Le ménisque se déplace devant une règle graduée en centimètres.

Expérience 7. — 18 avril. Une Tanche (*Tinca vulgaris* CUV.) est enfermée dans le récipient clos. Le ménisque est à la division 10 de la règle graduée. Au bout de quelques minutes, le Poisson commence à remuer les nageoires, puis se retourne d'un violent coup de queue. Le ménisque est à 9. Le Poisson commence à nager : en cinq minutes le niveau recule jusqu'à la division 5, 5.

A ce moment le ménisque revient brusquement à 6 et quelques secondes après le Poisson expulse une bulle d'air.

Il continue à expulser ainsi une série de bulles et, chaque fois, cette expulsion est annoncée par un brusque mouvement en avant du ménisque. Celui-ci arrive ainsi à la division 12 et reste fixe pendant 15 minutes entre 11, 8 et 12, 3. Le Poisson expulse encore quelques bulles et le niveau atteint 14. L'expérience dure alors depuis une heure.

Expérience 8. — Une Tanche, mise dans un récipient, flotte, en position oblique, la tête en haut. On note les niveaux du ménisque de minute en minute.

	Division de la règle graduée.	
3 heures, 8	9	
3 » 9	9,1	
3 » 10	9.	
3 » 11	8,9	
3 » 12	8,8	légers mouvements de queue.
3 » 13	8,75	
3 » 14	8,7	
3 » 15	8,7	
3 » 16	8,65	mouvements plus marqués.
3 » 17	8,6	
3 » 18	8,6	
3 » 19	8,6	
3 » 20	8,6	Le Poisson, toujours vertical, tend à
3 » 21	8,65	s'engager dans le goulot du flacon.
3 » 22	8,7	

Le niveau du ménisque est ramené à 9, en même temps que le Poisson est repoussé hors du goulot.

3 heures, 29	9	Le Poisson nage.
3 » 30	8,5	
3 » 31	8,1	
3 » 32	7,5	
3 » 33	7	
3 » 34	6,5	
3 » 35	6,2	
3 » 36	5,9	
3 » 37	5,9	
3 » 38	6,3	
3 » 39	6,6	
3 » 40	6,75	
3 » 41	6,8	
3 » 42	6,8	
3 » 43	6,5	
3 » 44	6,3	
3 » 45	6,2	
3 » 46	6,4	
3 » 47	6,7	
3 » 48	6,8	
3 » 49	7	
3 » 50	7	
3 » 51	7,1	
3 » 52	7,1	
3 » 53	7,2	
3 » 54	8	(Le Poisson expulse une bulle d'air).
3 » 55	8,1	
3 » 56	8,2	
3 » 57	8,5	
3 » 58	9,5	(expulsion d'une bulle d'air).
3 » 59	9,45	
4 heures,	11,	(expulsion de bulles d'air).
4 » 1	10,5	
4 » 2	10,7	
4 » 3	11,2	
4 » 4	11,5	
4 » 5	11,6	

4 heures, 6 11,65

4 » 7 11,9

L'expérience est arrêtée.

Expérience 9. — Un Gardon (*Leuciscus rutilus* LIN.) flotte endormi à la surface du bocal.

5 heures, 29 9,5

5 » 30 9,55

5 » 31 9,6 Le Poisson se retourne et commence à nager.

5 » 32 9,5

5 » 33 9,45 Le Poisson, après s'être redressé, retombe sur le flanc.

5 » 34 9,4

5 » 35 9,1 Le Poisson se redresse et nage en situation normale.

5 » 36 8,7

5 » 37 8,4 — 9 Expulsion d'une bulle d'air.

5 » 38 9 — 10 Expulsion d'une bulle d'air.

5 » 39 9,9

5 » 40 9,6

5 » 41 9,6

5 » 42 9,6

5 » 43 9,9

5 » 44 10,4

5 » 45 10,6

5 » 46 11,2

5 » 47 11,5

5 » 48 11,7

5 » 49 12,

5 » 50 12,1

Lorsqu'il expulse de l'air, le Poisson manifeste une violente agitation.

Expérience 10. — Une Perche (*Perca fluviatilis* ROND.) est transportée à 4 h. 35 dans le récipient. Son plan d'équilibre, déterminé au préalable, est très voisin de la surface. On le lui fait franchir et elle gagne le fond, sur lequel elle reste couchée sur le flanc. Le ménisque est à la division 8.

A 4 h. 45, légers mouvements des nageoires pectorales ; puis, peu

après, des mouvements plus brusques la détachent du fond et l'animal s'élève de 1 centimètre, en même temps qu'il se retourne. A ce moment, le niveau qui était à 8, passe à 8,5 et y demeure. Puis l'animal se met à nager et le niveau suit alors fidèlement les variations de volume consécutives.

Le tube dans lequel l'index se déplaçait avait 0^{mm}, 755 de diamètre intérieur. Le 1/2 centimètre de déplacement en longueur de l'index correspond, dans ces conditions, à une augmentation de volume de 2 ^{mc}3, 236.

Le simple déplacement de l'animal était capable de produire, en supposant la vessie parfaitement extensible, une augmentation de volume de 28 ^{mm}3, ce qui correspond à une course de l'index mesurée par 6 cent. 2 de longueur.

Je ne relaterai, parmi les très nombreuses expériences que j'ai faites avec le même résultat, que ces trois expériences qui se rapportent à trois Poissons différents.

En ce qui concerne la Perche, il y a eu, au réveil, une augmentation de volume insignifiante, qui est expliquée largement par l'élévation du Poisson au moment de son réveil.

Les expériences faites sur la Tanche et le Gardon montrent :

1° Que le Poisson au moment où il se réveille, fait quelques mouvements de nageoires, puis se retourne par une brusque foulée caudale.

2° Que, au moment où il se réveille, son volume diminue assez rapidement.

3° Que cette diminution est suivie de l'expulsion de bulles d'air dont la détente fait remonter le niveau de l'index.

4° Que pendant un long temps après, le volume continue à augmenter lentement.

En ce qui concerne la diminution de volume observée, ce fait est à rapprocher de ce qui est relaté dans l'expérience 4, où un Cyprin doré devient de plus en plus lourd et se trouve en équilibre dans un plan de plus en plus proche de la surface, à mesure qu'il se réveille. Ce phénomène me paraît être en rapport avec la récupération de la tonicité musculaire des parois du corps, diminuée pendant l'anesthésie.

D'autre part, l'expulsion de nombreuses bulles de gaz témoigne que la pression a augmenté à l'intérieur de la vessie. Ce gaz ne vient

pas en effet de l'intestin et n'existe pas avant le réveil dans le pharynx du Poisson, ainsi que je m'en suis assuré. Il est donc expulsé par le canal pneumatique. Sitôt qu'il arrive dans le pharynx, il n'est plus soumis à la forte pression qui règne dans la vessie et se détend, faisant brusquement se déplacer en avant le ménisque. Mais d'où vient ce gaz ? On sait qu'il s'établit un échange incessant entre les vaisseaux qui irriguent la vessie natatoire et le contenu gazeux de cet organe. Ces échanges sont réglés surtout par les modifications du système vasculaire. Or, dans le sang se trouve dissous de l'éther sous une assez forte tension, et, comme ce gaz produit une vaso-dilatation intense, il est logique de penser qu'une partie est déversée dans le réservoir vésical. La pression va donc croître à l'intérieur de la vessie.

Chez un Poisson normal, lorsque le contenu gazeux de la vessie augmente ainsi de tension, une partie du gaz est expulsée par le canal pneumatique, qui joue le rôle de soupape de sûreté. Mais, ainsi que je le montrerai plus loin, le mécanisme d'ouverture de ce canal est supprimé pendant l'anesthésie, et réapparaît au réveil. Ces considérations permettent de comprendre pourquoi c'est seulement en se réveillant, et même un peu après, que le Poisson peut expulser le trop plein de sa vessie.

Quant à la lente augmentation de volume qui suit, elle me paraît ne traduire que la continuation du phénomène de diffusion de l'éther dissous dans le sang, à l'intérieur de la vessie aérienne.

On voit combien des expériences, faites dans ces conditions, sont d'interprétation difficile. Non seulement elles permettent d'infirmes l'augmentation de volume subite que JÆGER aurait observée au réveil ; mais elles ne laissent nullement expliquer les phénomènes qu'elles présentent, par des actions musculaires quelconques.

D'ailleurs, l'augmentation de volume que JÆGER aurait observée sur la Perche, ne suppose pas, comme unique interprétation possible, l'existence d'une décontraction musculaire. Mais cet auteur était naturellement porté à invoquer une action musculaire, puisque, reproduisant après tant d'autres une erreur ancienne, il admet l'existence de fibres contractiles dans la vessie des Cyprins et décrit à cet organe des bandes musculaires et un muscle d'occlusion.

Ni les expériences de JÆGER, ni ses critiques des expériences de MOREAU et CHARBONNEL-SALLE, critiques sur le caractère superficiel desquelles il est inutile d'insister, ne permettent de rejeter les

conclusions de ces deux auteurs, pour restaurer, ainsi que le voudrait JÆGER, la théorie de BORELLI.

Les résultats expérimentaux de MOREAU et de CHARBONNEL-SALLE demeurent intacts et mes recherches ne font que corroborer les conclusions qui se dégagent de leurs travaux. Il me paraît donc établi, d'une façon certaine, que le rôle de la vessie natatoire est tel que l'a défini A. MOREAU :

1° De donner au Poisson la densité de l'eau, à un certain niveau où se trouve son plan d'équilibre.

2° De faciliter, dans une certaine mesure, par les variations passives de son volume, les déplacements en hauteur du Poisson.



CHAPITRE IV

**LES DÉPLACEMENTS DU PLAN D'ÉQUILIBRE
DU POISSON**

Nous avons vu que la vessie natatoire crée, pour le Poisson, un danger surtout grave lorsqu'il s'élève au-dessus de son plan d'équilibre. Les Physostomes peuvent remédier à la distension croissante de leur vessie en expulsant de l'air par leur canal pneumatique. Mais les Physoclistes subissent une augmentation de volume continue : leur vessie énormément distendue fait hernie par la bouche et peut même éclater.

« L'endroit, écrivait le maître pilote ETIENNE GUILLOU à M. ARMAND MOREAU, où vous avez pêché les Tacauds (*Gadus barbatus*) varie de 4 à 7 brasses de profondeur : par ces fonds, quand on pêche un Tacaud, si on le rejette à la mer, il a de la peine à retourner au fond par la dilatation de sa vessie ; mais si on le pêche à 25 ou 30 brasses, il est impossible qu'il puisse s'enfoncer, il reste et meurt sur l'eau, où il est dévoré par les Goëlands. Souvent les Poissons se décrochent à moitié chemin ; ils ont alors le même sort entraînés à la surface par la dilatation de la vessie ».

Le Poisson, pourvu d'une vessie close, ne peut donc effectuer de part et d'autre de son plan d'équilibre que des mouvements d'une amplitude limitée par la force de ses nageoires. Mais s'il en est ainsi lors des variations brusques de niveau, en est-il de même lors des variations lentes ?

On sait actuellement que le Poisson peut s'adapter à des niveaux variés, en modifiant la quantité de gaz contenue dans sa vessie : il peut ainsi prendre la densité de l'eau à tous les niveaux et s'y mettre en équilibre.

Les recherches de A. MOREAU [62], puis celles de S. BAGLIONI [2] ont mis hors de doute l'existence de ces variations actives, mais lentes, du volume de la vessie natatoire. Lorsque le Poisson gagne un niveau supérieur ou inférieur à son niveau primitif, il en résulte, par suite des changements passifs de son volume, une diminution ou une augmentation de sa densité. L'animal réagit

contre cette variation de son poids spécifique en diminuant ou en augmentant la masse gazeuse contenue dans sa vessie. Les modifications de la densité du Poisson ont été obtenues expérimentalement par divers procédés.

A. — A. MOREAU faisait vivre un Poisson dans un niveau inférieur ou supérieur au niveau primitif.

1° Une Vieille (*Labrus maculatus* BLOCH), vivant depuis plusieurs jours à la surface est soumise dans un panier submergé, à l'influence d'une pression de 7 à 8 mètres d'eau, pendant 4 jours. Le volume de l'animal mesuré sous la même pression, avant et après son enfouissement, a subi une augmentation de 8 cent. cubes, 5.

2° Le Poisson est alors placé dans un bassin de moins de 1 mètre de profondeur. Par suite de l'augmentation de volume de sa vessie, il flotte à la surface. Au bout de 5 à 6 heures, il a déjà subi une réduction de volume de 3^{cc}, 84 ; 24 heures plus tard, seconde diminution de 2^{cc}, 56 ; un jour après, nouvelle diminution de 1^{cc}, 44. Au bout de trois jours, le Poisson a subi une diminution totale de volume égale à 8 cent. c. : il est alors revenu à son état primitif et nage librement à la surface de l'eau.

M. le professeur CH. RICHER a fait à ce sujet des observations analogues qu'il a bien voulu me communiquer. Il a vu que des Serrans, pêchés à une profondeur de 25 mètres environ, arrivaient à la surface avec une vessie très distendue. Au bout de quelques heures, cette distension avait progressivement diminué. A l'ouverture du corps, la vessie paraissait être le siège d'une congestion intense.

S. BAGLIONI rapporte une observation semblable. Un *Serranus cabrilla* LIN., pêché à 40 mètres de profondeur, fut placé dans l'eau d'un aquarium. Il flottait, le ventre en l'air, très distendu. De temps en temps, il faisait de vifs mouvements, pour tenter de gagner le fond. Il diminua peu à peu de volume. Le diamètre latéral maximum du corps du Poisson qui était de 30^m/_m, devint au bout de 24 heures égal à 25^m/_m, après 48 heures à 23^m/_m, 5. A ce moment le Poisson nageait facilement, en position normale.

B. — Dans ses expériences, S. BAGLIONI rendait le Poisson plus lourd ou plus léger en lui attachant un poids ou un flotteur de liège.

1° Un *Balistes capriscus* GMEL., qui nageait librement, est alourdi

par un poids de 20 grammes. Malgré les efforts de ses nageoires, il ne peut s'élever et retombe toujours au fond. Au bout de 24 heures, délivré de son lest, il est aussitôt entraîné à la surface, où il flotte, malgré les violents efforts qu'il fait pour gagner le fond. Il avait donc augmenté le volume de sa vessie, pour compenser l'augmentation artificielle de sa densité. Au bout de quelque temps cet excès de volume disparut et le Poisson reprit sa situation normale.

2° Il est alors attaché à un flotteur de liège. Le Poisson fait de violents, mais inutiles efforts pour gagner la profondeur. Au bout de 24 heures, il est débarrassé de son flotteur. Il tombe alors au fond de l'eau. Son volume avait donc diminué. Le diamètre latéral maximum qui avant l'expérience était de 28 m/m , 7 n'est plus alors que de 25 m/m , 2. Pour compenser l'allègement dû au flotteur, le Poisson avait subi une diminution de volume de sa vessie.

C. — S. BAGLIONI fit enfin varier la densité du Poisson en retirant du gaz de la vessie ou en injectant de l'oxygène, à l'intérieur de cet organe, à l'aide d'une seringue de Pravaz.

1° On retire de la vessie d'un *Balistes capriscus* GMEL., quelques centimètres cubes de gaz. Le Poisson tombe au fond et y demeure couché sur le flanc. Il fait de violents efforts pour regagner la surface, mais en vain. Au bout de 24 heures, il nage déjà en position normale; après 48 heures, il a regagné son niveau primitif.

2° On injecte alors dans la vessie de ce Poisson 10 cent. c. d'oxygène. L'animal est entraîné passivement à la surface, malgré ses efforts pour gagner le fond. Le diamètre latéral maximum avant l'injection était de 23 m/m , 8; après l'injection il est égal à 27 m/m , 6. Au bout de 24 heures, le Poisson a repris une position normale. Le diamètre latéral maximum est alors égal à 24 m/m .

Ces trois séries d'expériences donnent des résultats d'une concordance remarquable. Toutes les fois que le Poisson a subi une variation de densité, cette variation est lentement compensée par une variation de la masse gazeuse renfermée dans sa vessie. Dans les expériences des séries A et C, le changement de densité était dû à des variations de volume de la vessie: c'est le cas du Poisson qui s'élève ou s'abaisse dans l'eau. Dans les expériences de la série B, le volume de la vessie ne subissait que de faibles variations (dûes à l'enfoncement ou à la flottaison à la surface du Poisson) et les changements de densité étaient réalisés par l'augmentation ou la

diminution du poids du corps. C'est le cas d'un Poisson à jeun et qui avale une proie volumineuse.

En ce qui concerne les Physostomes, on sait que la diminution de volume de la vessie est obtenue par l'évacuation de gaz par le canal pneumatique. Ce canal ne peut être utilisé, ainsi que je le démontrerai plus loin, pour le phénomène inverse, c'est-à-dire la pénétration de l'air atmosphérique dans la vessie. De même que les Physoclistes, les Physostomes peuvent augmenter le volume de leur vessie, par un accroissement de la quantité de gaz qu'elle renferme.

MOREAU plaçait une Tanche dans un bocal plein d'eau, sous la cloche de la machine pneumatique. Sous l'influence de la décompression, des bulles du gaz de la vessie s'échappaient, sorties par le canal pneumatique. Lorsque la presque totalité des gaz de la vessie est ainsi extraite, on laisse rentrer l'air dans la cloche. Sous le poids de la pression atmosphérique rétablie, le Poisson tombe lourdement au fond. On le transporte dans un bassin où l'eau est renouvelée incessamment. Un dispositif met le Poisson dans l'impossibilité de sortir sa tête hors de l'eau. « Au bout de quelques jours, et, pour certaines espèces, de quelques heures, le Poisson commence à nager plus librement ; je juge à ce signe que la vessie natatoire s'est remplie d'un air nouveau, air qui n'a pu être emprunté à l'atmosphère. »

Nous voyons que le Poisson n'est pas condamné à rester dans un certain niveau, de part et d'autre duquel il ne pourrait que légèrement s'écarter. Il peut changer le niveau pour lequel il est en équilibre, en modifiant lentement la quantité de gaz contenue dans sa vessie. Il reste à rechercher quels sont les organes capables de déverser ce gaz nouveau à l'intérieur de l'organe ou de résorber celui qui est en excès, à préciser aux dépens de quel élément gazeux se font ces modifications et par quel mécanisme. Mais il est nécessaire auparavant d'étudier quels sont les gaz que renferme normalement la vessie natatoire, quelle est leur origine et sous quelles influences ils peuvent varier.

CHAPITRE V.

**LE CONTENU GAZEUX DE LA VESSIE
NATATOIRE. — SON ORIGINE ET SES VARIATIONS.**

En 1668, NEEDHAM [67] émit l'hypothèse que les gaz contenus dans la vessie étaient secrétés en son intérieur par les vaisseaux qui irriguent l'organe. Mais bientôt, les naturalistes, frappés de l'existence du canal pneumatique, qu'ils considéraient comme homologue de la trachée-artère des Vertébrés aériens, pensèrent que ce canal permettait au Poisson de faire pénétrer de l'air atmosphérique dans sa vessie. Cette opinion, adoptée par BORELLI, fut développée par REDI [80]. Une semblable origine du contenu gazeux de la vessie ne pouvait être admise, en ce qui concerne les Poissons physoclistes, chez lesquels le canal pneumatique est précocement transformé en un cordon fibreux. Aussi DELAROCHE [28], FISCHER [35], et PERRAULT adoptèrent-ils une opinion analogue à celle de NEEDHAM.

On sait aujourd'hui que les gaz de la vessie proviennent des gaz du sang. Les uns (azote, gaz carbonique) y pénètrent par simple diffusion tandis que l'oxygène est sécrété par une glande spéciale.

Je démontrerai plus loin que le canal pneumatique, du moins chez les Cyprins, s'il permet la sortie de l'air intravésical, ne sert jamais à la pénétration de l'air atmosphérique à l'intérieur du sac gazeux. D'ailleurs, l'analyse chimique des gaz de la vessie montre que l'air intravésical n'a pas du tout la composition de l'air atmosphérique.

PRIESTLEY et FOURCROY [36] sont, je crois, les premiers auteurs qui aient cherché à établir la nature chimique des gaz contenus dans la vessie natatoire. En 1797, BRODBELT [15] signala la haute proportion d'oxygène qu'il avait rencontrée dans l'air de la vessie natatoire d'un grand Espadon. Mais ce sont surtout les recherches de BIOT, ERMAN, HUMBOLDT et PROVENÇAL, DELAROCHE, et CONFIGLIACHI, qui nous ont donné sur la question les plus précieux renseignements. Tous ces auteurs sont d'accord pour reconnaître que les éléments gazeux renfermés dans la vessie sont précisément ceux de l'air atmosphérique : azote, oxygène et gaz carbonique. Mais

la proportion de chacun de ces gaz est bien différente de celle qui existe dans l'air atmosphérique et, d'autre part, varie considérablement suivant les Poissons étudiés.

BIOT [6] constata que l'oxygène et l'azote sont les principaux éléments de l'air intravésical, tandis que le gaz carbonique ne s'y rencontre qu'en très faible proportion. La quantité d'oxygène est très variable. Tandis que chez quelques Congres, Biot trouvait de l'azote presque pur (0,5 % d'oxygène), chez d'autres individus de même espèce la proportion d'oxygène s'élevait à 78,9 et même 87,4 %. Chez les Trigles, on rencontre jusqu'à 91,9 %. Biot crut remarquer *un rapport entre la teneur en oxygène de l'air vésical et la profondeur à laquelle se trouvait l'animal*. Pour les Poissons pêchés à de petites profondeurs, la proportion d'oxygène est en moyenne de 27 centièmes, tandis qu'elle dépasse 70 centièmes pour les Poissons pêchés à de grandes profondeurs. La quantité d'oxygène augmenterait donc avec la profondeur.

ERMAN [34] signala aussi des différences dans la teneur en oxygène de la vessie, chez des Poissons de même espèce. C'est ainsi que chez le Brochet, la teneur en oxygène, qui fut parfois de 0,3 %, atteignait ordinairement 9 à 14 %, exceptionnellement 24 %. L'auteur ne put dégager aucun rapport entre ces variations et les conditions biologiques des Poissons.

PROVENÇAL ET HUMBOLDT [76] trouvèrent chez des Poissons d'eau douce (Anguille, Carpe) des proportions d'oxygène peu élevées, inférieures même parfois à celle de ce gaz dans l'air atmosphérique.

CONFIGLIACHI [20], qui fit un nombre considérable d'analyses, remarqua, de même que Biot, la grande quantité d'oxygène qu'on rencontre dans la vessie des Poissons, pêchés à de grandes profondeurs. Il fut, en outre, conduit à penser que la proportion d'oxygène variait suivant les saisons, était plus élevée en automne qu'au printemps.

DELAROCHE [28] chercha à établir une nouvelle relation: la richesse des gaz de la vessie en oxygène serait plus considérable chez les Poissons de grande taille que chez les petits individus de même espèce.

Le rapport signalé par Biot entre la profondeur où se trouve le Poisson et la quantité d'oxygène contenue dans sa vessie natatoire est loin de se vérifier toujours. C'est ainsi que RICHARD

[86] put analyser, au cours de la campagne effectuée dans l'Atlantique par la *Princesse-Alice*, le contenu gazeux de la vessie de Poissons vivant à de grandes profondeurs. Un *Serranus cabrilla* LIN. pêché à 60 mètres offrait 80,7 % d'oxygène tandis qu'un *Simenchelys parasiticus* pêché à 1.074 mètres en renfermait 78,6 %.

HÜFNER [48] trouva que des *Coregonus acronius* RAPP., pêchés au fond de la mer avaient leur vessie remplie de gaz azote presque pur. La divergence des résultats montre que les facteurs qui conditionnent la quantité d'oxygène dans l'air vésical sont multiples.

En 1876, A. MOREAU étudia expérimentalement les variations du contenu gazeux de la vessie natatoire. Il se proposa successivement de faire diminuer la quantité de gaz, puis de faire croître cette même quantité à l'intérieur de la vessie. Tout d'abord il fit remarquer que le gaz carbonique ne se rencontrait jamais qu'en très faible proportion et variait très peu, quelles que soient les conditions : son augmentation, même chez l'animal mort asphyxié, est insignifiante.

A. *Diminution de la quantité de gaz.* — Dans une première série d'expériences, MOREAU soumit à l'asphyxie, dans une eau non aérée, des Perches, Poissons qui contiennent normalement 19 à 25 % d'oxygène dans leur vessie natatoire : dans ces conditions, presque tout l'oxygène disparut et la vessie renfermait, après la mort, plus de 95 % d'azote. Chez les Tanches et les Carpes, la mort se produit avant que l'oxygène, qui est ordinairement en quantité faible (10 %), n'ait été complètement épuisé. Dans ces expériences, la diminution de volume de la vessie est due à une diminution de la quantité d'oxygène qu'elle renfermait.

S. BAGLIONI [2] injecte dans la vessie d'un *Balistes capriscus* GMEL. 10 cent. cubes d'oxygène. Le diamètre latéral maximum passe de 23 ^m/_m, 8 à 27 ^m/_m 6. Ainsi dilaté, le Poisson flotte à la surface de l'eau, couché sur le flanc. 24 heures plus tard, il a résorbé le gaz en excès et nage en position normale. Trois jours après, on retire avec une seringue 9 cent. cubes de gaz et on injecte 19 cent. cubes d'air atmosphérique. L'augmentation de volume est la même que précédemment, mais la résorption est infiniment plus lente. Le diamètre latéral maximum qui atteint après l'injection 27 ^m/_m, mesure 25 ^m/_m, 6 au bout de 24 heures et 25 ^m/_m, 3 jours après. Le Poisson a résorbé l'oxygène contenu dans l'air (1/5 du volume total de l'air injecté), mais paraît incapable d'épuiser rapidement l'excès d'azote.

B. *Augmentation de la quantité de gaz.* — A. MOREAU put établir que, toutes les fois que le contenu gazeux de la vessie augmentait, cet accroissement se faisait à peu près exclusivement aux dépens du gaz oxygène.

Des Perches dont le contenu gazeux renferme 19 à 25 % d'oxygène sont ponctionnées sous l'eau : une certaine quantité de gaz est ainsi retirée de la vessie. Au bout de 10 jours, on trouve une proportion d'oxygène de 40 à 65 %.

Une Vieille (*Labrus variegatus* LIN.) renferme dans sa vessie 19 % d'oxygène. Une certaine quantité de gaz est retirée par ponction : 24 heures après, la teneur en oxygène atteint 57 %. Une autre *Labrus* offrait dans les mêmes conditions 18 % avant et 85 % 24 heures après la ponction.

Des Grondins vivant dans un bassin peu profond ont 16 % d'oxygène dans leur vessie natatoire. Ils sont immergés dans un panier à 8 mètres de profondeur : 48 heures après leur vessie renferme 52 % d'oxygène.

Le phénomène est plus lent chez la Tanche : 8 Tanches vivent dans un même bassin ; 7 sont tuées et leur vessie renferme en moyenne 8 % d'oxygène. La 8^e, soumise à l'action de la machine pneumatique expulse du gaz de sa vessie. Au bout de quelques jours, elle a reformé une quantité de gaz suffisante pour pouvoir nager facilement. A ce moment sa vessie renferme 60 % d'oxygène.

Il est inutile de multiplier ces exemples ; de l'ensemble des recherches de A. MOREAU et de S. BAGLIONI, se dégage cette conclusion : toutes les fois que, sous une influence quelconque, la quantité de gaz contenue dans la vessie natatoire augmente ou diminue, cette augmentation ou cette diminution est réalisée par une augmentation ou une diminution de la quantité d'oxygène. C'est grâce à cette possibilité de résorption ou d'apport d'oxygène que le Poisson peut en quelques heures se mettre en équilibre dans un plan nouveau et rendre sa densité toujours égale à celle de l'eau.

Ces notions jettent une vive lumière sur les différences observées par les auteurs qui se sont occupés de doser les gaz dans l'air de la vessie natatoire. On comprend qu'un Poisson pêché à la surface contiendra peu d'oxygène dans sa vessie, tandis qu'un individu de même espèce capturé à une grande profondeur en renfermera beaucoup plus. Quant aux Poissons qui restent toujours au même niveau, par exemple sur le fond de la mer, l'oxygène renfermé dans leur vessie

est progressivement remplacé par de l'azote qui pénètre par simple diffusion. Ainsi s'expliquerait la haute proportion d'azote observée par HÜFNER sur des *Coregonus acronius* RAPP.

Sécrétion de gaz oxygène. — Deux faits sont surtout à retenir des recherches précédentes :

1° L'oxygène est le seul gaz qui puisse être rapidement déversé dans la vessie natatoire ou en être retiré rapidement ;

2° La proportion d'oxygène atteint souvent une valeur considérable, telle que 90 % dans certains cas.

Cet oxygène ne peut venir que du sang où il se trouve combiné avec l'hémoglobine ; mais la tension partielle de ce gaz, dans le sang, est toujours assez faible. D'après les considérations théoriques de A. JÆGER, il ne pourrait jamais régner dans le sang du Poisson une pression partielle de l'oxygène supérieure à 3 centim. de mercure.

La quantité d'oxygène, contenue dans la vessie natatoire, est presque toujours supérieure à celle de ce gaz dans le sang ; c'est dire qu'il ne peut être déversé dans l'intérieur de l'organe par un simple phénomène de diffusion gazeuse. L'épithélium qui tapisse la face interne de la vessie ne se comporte donc pas comme une membrane inerte ; il est vivant et peut de ce fait imprimer aux échanges un sens déterminé. En un mot, nous sommes en présence d'un phénomène physiologique, d'une *sécrétion* de gaz oxygène. Tous les auteurs s'accordent à voir dans les corps rouges et dans les glandes qui leur sont annexées les organes qui remplissent ce rôle sécréteur.

Ce phénomène de sécrétion gazeuse est particulièrement remarquable. On peut le rapprocher de l'opinion émise par C. BOHR et V. HENRIQUES (1), en ce qui concerne les échanges gazeux, qui se passent au niveau du poumon des Mammifères. Ces auteurs ont montré que la différence de tension des gaz respiratoires entre le sang et l'air est parfois de sens inverse de ce que voudrait la théorie de la nature physique des échanges. « En principe, déclare MORAT [60], on n'a rien à objecter à la supposition que des activités d'une nature inconnue puissent intervenir dans les phénomènes de l'échange des gaz pulmonaires, et que ces activités,

(1) C. BOHR et V. HENRIQUES ; Arch. de Phys., 1897, IX, p. 459, 590, 818.

localisées dans les cellules épithéliales du poumon, soient réglées comme beaucoup d'autres par les nerfs de cet organe. Tout le monde est d'accord pour admettre que le mécanisme de cet échange, dans une membrane qui se nourrit (et dont pour cette raison la composition change à chaque instant) n'est pas réductible aux lois ordinaires de l'osmose à travers les membranes mortes ».

PRIEFER [75], puis M^{me} TRAUBE-MENGARINI [100] ont cru pouvoir nier cette sécrétion spécifique, en faisant remarquer qu'un gaz quelconque tel que l'hydrogène, dissous dans l'eau où vit le Poisson, pouvait passer dans sa vessie natatoire. Les quantités d'hydrogène sont d'ailleurs très faibles; les expériences prouvent seulement que les gaz tels que l'hydrogène, peuvent, de même que l'azote, pénétrer dans la vessie par simple diffusion.

Les conditions de la sécrétion d'oxygène ont été précisées par A. MOREAU et plus récemment par C. BOHR [8].

A. MOREAU sectionnait chez la Tanche les filets sympathiques qui se rendent à la vessie natatoire et cette intervention déterminait une augmentation de la quantité d'oxygène dans l'air vésical. Par contre, la section du rameau du nerf pneumogastrique n'était suivie d'aucun phénomène semblable.

C. BOHR expérimenta sur *Gadus callarias* LIN. 12 heures après la ponction de la vessie, on constate que la proportion d'oxygène a augmenté en son intérieur. Cette augmentation manque si on a sectionné auparavant les rameaux intestinaux du nerf vague, dont l'intégrité serait donc nécessaire pour que la sécrétion de gaz oxygène puisse se produire.

En somme il s'agit bien d'un acte de sécrétion, conditionné par le système nerveux. Il reste à étudier maintenant l'organe sécréteur.

CHAPITRE VI

LES ORGANES DE LA SÉCRÉTION ET DE LA RÉSORPTION DE L'OXYGÈNE.

I. — Les corps rouges et la glande gazeuse.

La vessie natatoire est pourvue de nombreux vaisseaux dont les branches se ramifient richement à l'intérieur de ses parois, pour y former des faisceaux de capillaires isolés ou réunis en touffes plus ou moins volumineuses.

Tandis que la plupart des auteurs, à la suite de BORELLI, de REDI [80], pensaient que l'air intravésical était de l'air atmosphérique qui aurait pénétré dans la vessie par le canal pneumatique, NEEDHAM [67] eut le premier, en 1668, le mérite d'attribuer aux organes vasculaires de la vessie le rôle de sécréter, à l'intérieur de ce réservoir, les gaz qu'il renferme. Il admettait que les gaz ainsi formés passaient ultérieurement par le moyen du canal pneumatique dans l'intestin où ils devaient favoriser la digestion.

DELAROCHE en 1809 [28] donna une description anatomique des réseaux vasculaires de la vessie, chez certaines espèces où ils sont bien développés, et leur donna le nom de « *corps rouges* ». N'ayant rencontré aucune glande dans les parois de la vessie, il pensa que les vaisseaux eux-mêmes étaient les organes sécréteurs de gaz.

Les travaux ultérieurs de CUVIER [23], RATHKE [78], BERLACH [4] n'apportèrent pas de résultats importants.

J. MÜLLER [65] donna une description d'ensemble de ces formations vasculaires, en vit les divers degrés de complication et signala l'existence chez certains Poissons de « *bordures glandulaires* » au niveau des corps rouges. Il démontra que, contrairement à l'opinion généralement admise, les corps rouges n'étaient pas le propre des Poissons physoclistes et qu'ils se rencontraient dans toutes les vessies, mais à des stades divers de développement. Il reconnut que leur trait de structure caractéristique était la disposition des vaisseaux en réseaux admirables artériels et veineux. Mais, tandis que ces réseaux sont diffus chez la Carpe, ils sont condensés et réunis en paquets

vasculaires (corps rouges proprement dits) chez la Perche, les *Gadus* par exemple.

J. MÜLLER distingua quatre types de réseaux admirables. Le 1^{er}, le plus simple, se rencontre dans la vessie des Cyprins, tels que la Carpe. Les artères de la vessie forment de fines arborisations vasculaires d'abord parallèles, puis s'étalant en éventail. Elles se rencontrent sur presque toute la surface de la vessie, sans s'accumuler en aucun point.

Dans le 2^e type, offert par le Brochet (*Esox lucius* LIN.), les arborisations vasculaires se réunissent en petites touffes de capillaires artériels et veineux, disposés en éventail. Les artères sortant du corps rouge se ramifient à nouveau dans le voisinage et se réunissent aux vaisseaux veineux.

Le 4^e type se rencontre chez *Murena*, *Anguilla*. C'est un réseau admirable artériel et veineux, formant deux corps rouges situés à l'entrée du canal pneumatique dans la vessie. Les vaisseaux, en en sortant, ne se ramifient pas au voisinage immédiat du corps rouge, mais se collectent en nouveaux rameaux qui se distribuent à toute la vessie.

Le 3^e type, qui se rencontre chez la plupart des Physoclistes, est représenté par des corps rouges bien individualisés et en nombre variable. Ils sont entourés de replis glanduleux. Chez la Perche, ils sont petits, nombreux et dispersés irrégulièrement sur la moitié antérieure du plancher de la vessie aérienne. Chez la Morue, il n'existe qu'un seul de ces organes. Chez le Maigre, une très grande partie du plancher de la vessie est recouverte par un corps rouge sillonné de nombreux replis.

Dans la suite, QUEKETT [77], STANNIUS ; LEYDIG [54] ; SCHULTZE [93] ; WIEDERSHEIM [104] signalèrent la structure des corps rouges, mais sans chercher à approfondir leur signification physiologique.

Dans un travail d'ensemble sur les corps rouges, COGGI [19] fut amené à répartir ces organes suivant deux types. Les uns sont formés seulement par des arborisations vasculaires, au niveau desquelles l'épithélium qui tapisse la surface interne de la vessie passe sans modification. Ce serait le cas des corps rouges des types 1, 2 et 4 de J. MÜLLER. Les autres sont constitués non seulement par les arborisations vasculaires, mais aussi par une différenciation spéciale de l'épithélium vésical à leur niveau, formant ce qu'il a appelé le « corps épithélial ». Ce corps épithélial, caractéristique

des corps rouges du type 3 de J. MÜLLER aurait la structure d'une véritable glande, pourvue de canaux excréteurs.

CORNING [21], quelques années plus tard, soutint que les corps rouges étaient bien tapissés par un épithélium plat, continuation du reste de l'épithélium vésical, mais nia l'existence de lumières glandulaires.

Cependant les observations de COGGI furent confirmées par tous les auteurs qui suivirent et notamment par VINCENT et BARNÈS [102]. Ces derniers auteurs distinguèrent aussi les corps rouges pourvus de corps épithéliaux, de ceux qui n'en possèdent point. Ils nommèrent glandes rouges « *red glands* » les premiers et corps rouges « *red bodies* » les seconds.

Si les corps rouges du 3^e type se rencontrent surtout chez les Physoclistes, il n'y a cependant pas de rapport nécessaire entre la présence ou l'absence de corps épithélial et l'absence ou la présence d'un canal pneumatique. C'est ainsi que, d'après COGGI, certains Physostomes, tels que *Scopelus*, *Gonostoma* ont des corps rouges construits sur le type habituel aux Physoclistes. Inversement, certains Physoclistes (*Gobius*, *Mugil*, *Belone*) offrent une différenciation très peu marquée de cet organe. EMERY [33] avait déjà décrit dans la vessie aérienne de *Fierasfer* CUV. deux corps rouges dont l'un possède un corps épithélial, tandis que l'autre en est dépourvu.

COGGI distingua en outre plusieurs stades de différenciation du corps épithélial. A peine indiqué chez *Belone*, il est très peu développé chez les Sombres, les Mugilidés, les Gobiidés; plus accentué chez les Triglidés, les Scopélidés, les Plectognathes et les Lophobranches, il atteint son plus grand développement chez les Labroïdes, les Percoides, le *Dentex*.

Dans ces dernières années, l'attention des anatomistes s'est plus particulièrement portée sur la structure et sur le rôle du corps épithélial, de la glande gazeuse, « *Gasdrüse* » comme on le nomme actuellement. J. MÜLLER avait déjà indiqué que les réseaux admirables servaient à ralentir le courant sanguin, à favoriser par conséquent la séparation des éléments gazeux contenus dans le sang. Cette séparation et la sécrétion des gaz à l'intérieur de la vessie était, pensait-il, opérée par les replis glandulaires, ou, à leur défaut, par tout l'épithélium indifférencié de la vessie.

A. JAEGER [50] a étudié la structure histologique de la glande

gazeuse chez un Poisson marin, *Sciæna aquila* RISSO. et un Poisson d'eau douce, *Lucioperca scandra* CUV.

Chez *Sciæna aquila*, le riche réseau capillaire, situé dans la membrane interne de la vessie, envoie çà et là des rameaux à l'intérieur du corps épithélial : de fins capillaires se trouvent ainsi en contact avec les cellules glandulaires. Celles-ci sont prismatiques ; leur protoplasma granuleux, souvent vacuolaire renferme un noyau pourvu d'un gros nucléole. Entre les cellules se rencontrent des lumières glandulaires, qui s'ouvrent à la face interne de la vessie et s'anastomosent dans la profondeur. Ces lumières sont fréquemment remplies de petits amas granuleux. D'après les recherches chimiques de VINCENT et BARNÈS [192] (sur *Gadus*, *Merlucius*, *Molva*) ces amas ne seraient pas constitués par de la mucine, mais par une nucléoprotéide ; ils se colorent en bleu par la méthode de Heidenhain. Entre les cellules, en dehors des canaux glandulaires, A. JÆGER remarqua l'existence d'amas floconneux. Ecartant à priori l'hypothèse que de semblables masses fussent un produit de destruction des cellules glandulaires, il les envisagea comme résultant de la destruction de leucocytes sous l'influence de substances toxiques sécrétées par la glande. C'est à une semblable influence qu'il rapporte la cause des diverses formes de désintégration de globules rouges qu'il observa dans les capillaires du corps rouge.

Le corps épithélial de *Lucioperca scandra* est constitué par une glande étalée, formée de cellules disposées sur trois à quatre rangs et sans canaux excréteurs.

Les recherches ultérieures de BYKOWSKI ET J. NUSBAUM [16] sur les corps rouges de *Fierasfer* ; celles de M^{me} CAROLINE REIS ET J. NUSBAUM [84], sur les corps épithéliaux de *Fierasfer*, des *Ophidium* et des Macropodes, ont permis de préciser nos connaissances relatives à la structure histologique de la glande gazeuse. Ces auteurs se sont surtout efforcés de suivre, sur leurs préparations, la trace du processus physiologique de sécrétion d'oxygène.

D'après M^{me} CAROLINE REIS ET J. NUSBAUM, l'épithélium interne de la vessie des Macropodes est tout entier glandulaire ; mais tandis qu'il est très développé au niveau des corps rouges, formant une glande pourvue de canaux, il est constitué partout ailleurs par une seule couche de cellules cylindriques. De même que A. JÆGER, ces auteurs ont constaté dans les vaisseaux sanguins des corps rouges

l'existence d'hématies en voie de désintégration. Dans les lumières glandulaires, comme à l'intérieur même de la vessie, ils ont aussi rencontré des masses granuleuses qui proviendraient des cellules glandulaires en voie de destruction et se transformeraient en éléments gazeux, par mutations chimiques ultérieures. Il ont, en effet, rencontré des cellules glandulaires à diverses phases de dégénération. Le noyau commence par se fragmenter, en même temps que le protoplasma devient granuleux. Finalement la cellule se détruit et ses débris tombent dans les lumières glandulaires. Ce mode de sécrétion serait analogue à celui des glandes holocrines, telles que les glandes sébacées.

D'autre part M^{me} CAROLINE REIS et J. NUSBAUM ont observé dans les cellules glandulaires la présence de vacuoles vides : ce seraient des vésicules du gaz sécrété, qui conflueraient ensuite en bulles plus grosses, pour être finalement déversées dans la vessie. Dans la région où ces bulles se forment de préférence, c'est-à-dire entre le noyau et le bord libre de la cellule, se trouveraient des filaments ramifiés, « trophosponges », unis à des « septa intercellulaires » qui seraient eux-mêmes les prolongements de cellules conjonctives ou « trophocytes ». Cet appareil trophique, par une sorte de liquéfaction, se transformerait en un système de fentes intercellulaires et de canalicules intraprotoplasmiques. Ce dispositif serait, d'après les auteurs, en rapport avec la nutrition intense des cellules glandulaires.

Je ne contesterai pas l'importance des recherches histologiques de J. NUSBAUM et de ses collaborateurs ; mais le problème de la sécrétion d'oxygène ne saurait être considéré comme résolu. Il est peu probable, si ce gaz est sécrété sous forme de vésicules, que les produits de destruction de la cellule soient aussi susceptibles de devenir, par suite de transformations chimiques hypothétiques, du gaz oxygène. Il est difficile d'attribuer une signification exacte à l'appareil trophique, analogue à celui que HOLMGREEN [47] décrit pour la première fois. La nature des « trophosponges » est d'ailleurs encore discutée par un grand nombre d'histologistes et ils sont regardés, par certains, comme des artifices de préparations.

Pour que les recherches histologiques puissent fournir des notions précises sur ce mode de sécrétion, il serait indispensable d'examiner l'organe au repos et en activité ; le premier cas est celui des Poissons qui vivent depuis un certain temps à un même niveau ; le second

peut être réalisé en soustrayant, par ponction, une certaine quantité de gaz à la vessie.

Quant au mécanisme par lequel le gaz oxygène est retiré du sang, séparé de l'hémoglobine à laquelle il se trouve combiné, il nous est complètement inconnu. Il serait, de plus, intéressant de rechercher s'il existe un rapport entre le plus ou moins grand développement de la glande gazeuse et la proportion plus ou moins forte de l'oxygène, dans le contenu gazeux de la vessie. De fait, la proportion d'oxygène, chez les Poissons à épithélium vésical indifférencié, tels que la Tanche, est toujours beaucoup plus faible que chez les Poissons pourvus de corps épithéliaux, tels que la Perche.

II. — L'Oval.

On vient de voir que le Poisson, lorsqu'il ne possède dans sa vessie natatoire qu'une quantité de gaz insuffisante, rejette activement dans cet organe de l'oxygène secrété par ses glandes gazeuses. Mais lorsque sa vessie renferme une trop grande quantité de gaz, par où ces gaz sortent-ils ? comment se trouvent-ils résorbés ? Chez les Poissons physostomes, le canal pneumatique permet au Poisson d'expulser, au dehors, l'air en excès. Jusqu'à ces dernières années, on savait que les Poissons physoclistes pouvaient résorber le gaz superflu, mais on pensait que le lieu de résorption était, comme pour la sécrétion, représenté par les corps rouges.

En 1903, A. JÆGER attribua, le premier, ce rôle à un organe spécial qu'il décrivit dans la vessie de *Sciæna aquila* RISSO. et de *Lucioperca scandra* CUV. CORNING [21] avait déjà vu une semblable disposition dans la vessie de *Perca fluviatilis* ROND. En raison de la forme du contour de cet organe, il l'avait nommé l'Oval, mais sans faire aucune hypothèse au sujet de sa fonction. Plus récemment, J. NUSBAUM et M^{me} CAROLINE REIS [69] ont étudié l'Oval de *Lucioperca scandra* et de deux espèces d'*Ophidium* : *Oph. barbatum* MÜLL et *Oph. Broussonetti* MÜLL.

L'Oval se rencontre à la partie dorsale de la vessie chez *Perca*, *Sciæna* et *Lucioperca* ; il se trouve à l'extrémité postérieure de l'organe chez les *Ophidium*. La paroi de la vessie natatoire se compose chez ces Poissons de trois couches : une couche externe fibreuse, une couche moyenne conjonctive et vasculaire, une couche

interne élastique et musculaire tapissée par l'épithélium de la vessie. Sur le pourtour de l'Oval, la membrane interne s'épaissit, pour constituer un rebord, comprenant alors un anneau interne de fibres élastiques et un anneau externe de fibres musculaires lisses. Sur toute la surface de l'Oval, cette membrane interne fait défaut, si bien que l'épithélium est directement appliqué contre la couche moyenne vasculaire. A ce niveau, les vaisseaux forment un très fin réseau capillaire : les artères proviennent de l'aorte descendante, les veines se rendent dans les veines cardinales. Du bord de l'Oval partent des fibres musculaires à direction radiaire, dont quelques-unes se fixent aux parois vasculaires.

Les muscles circulaires sont les muscles de fermeture de l'Oval qui, rapprochant les bords de l'organe, réduisent au minimum la surface absorbante. Par contre, les faisceaux musculaires radiaires ont une fonction dilatatrice, en même temps qu'ils élargissent les gros vaisseaux qui se rendent à l'Oval. J. NUSBAUM et M^{me} CAROLINE REIS ont pu voir l'Oval s'élargir très lentement sur des Poissons vivants ou récemment tués.

Ces auteurs considèrent comme jouant un rôle analogue à l'Oval l'organe qu'ils ont décrit à l'extrémité postérieure de la vessie de *Ophidium Rochii* MÜLLER. C'est une sorte de tampon élastique qui peut, par le jeu de muscles particuliers, être enfoncé dans la vessie ou au contraire en être retiré. Il en résulterait une compression ou une décompression du contenu gazeux de la vessie, et par suite une modification du volume de cet organe.

L'Oval est, en somme, une région différenciée de la vessie au niveau de laquelle l'épithélium se trouve directement en contact avec un réseau de vaisseaux sanguins. Des muscles peuvent réduire ou augmenter la surface de cette région. Il semble donc légitime de considérer cet organe comme le siège de la résorption des gaz vésicaux et spécialement de l'oxygène.

Ajoutons que, pour JÆGER, l'épithélium serait à ce niveau perméable à l'oxygène, tandis que partout ailleurs il ne laisserait pas diffuser ce gaz. Cette imperméabilité de l'épithélium vésical, a été constatée directement par C. BOHR [8], sur la vessie du Brochet.

CHAPITRE VII

STRUCTURE ET FONCTION DU CANAL PNEUMATIQUE

On sait que la vessie natatoire se développe sous forme d'un bourgeon de la paroi dorsale ou latérale de l'œsophage. Le canal pneumatique est le conduit qui, chez l'adulte, met en relation la vessie avec l'intestin. Il est perméable chez certains Poissons ; chez les autres, il n'est plus qu'un cordon fibreux plein ou même disparaît entièrement.

Sauf exceptions, le canal pneumatique est perméable chez les Malacoptérygiens, les Ostariophysi, les Apodes et les Haplomi qui ont été réunis sous le nom de **PHYSOSTOMES**. Il manque généralement chez les Heteromi, Catostomi, Acanthoptérygiens, Pediculati, Jugulaires et Plectognathes qui ont été groupés sous la désignation de **PHYSOCLISTES**. Par leur mode de développement, tous les Téléostéens sont Physostomes à l'origine.

Le canal pneumatique peut varier, quant à sa longueur, à ses dimensions, à son point d'origine et à son point d'arrivée. Il est long et mince chez les Cyprins, court et dilaté chez l'Anguille. Il naît à l'extrémité de la vessie chez le Brochet, le Saumon ; vers le tiers antérieur de la face inférieure de l'organe chez certains Silures, à la partie moyenne de cette face chez l'Anguille, le Congre. Chez les Cyprins, dont la vessie est divisée en deux lobes, il naît de la partie antérieure du lobe postérieur. Son orifice antérieur est généralement situé dans l'œsophage, quelquefois dans l'estomac (Hareng). Cet orifice est muni chez le Polyptère d'un sphincter musculaire, qui se contracte pendant la déglutition, empêchant les aliments de pénétrer dans la vessie. J'ai démontré l'existence d'un semblable sphincter, mais dont la fonction est un peu différente, au niveau de l'orifice œsophagien du canal pneumatique des Cyprins.

LE CANAL PNEUMATIQUE DES CYPRINS.

J'ai étudié particulièrement le canal pneumatique de la Tanche, de la Carpe, du Cyprin doré et de la Brème.

Né de la partie antérieure de la vessie caudale, le canal pneumatique se porte en avant et se dirige vers la partie antérieure de l'œsophage, dans lequel il s'ouvre en arrière des dernières dents pharyngiennes. Il est translucide, de même aspect que la vessie, souple, enveloppé par le péritoine; il chemine d'abord côte à côte, avec l'artère vésicale, accompagné durant tout son trajet, par un rameau de la branche intestinale du nerf vague.

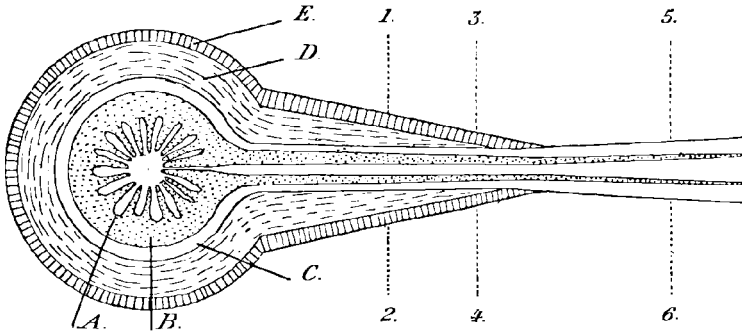


Fig. 2. — Dessin schématique pour montrer la continuité des tuniques de l'œsophage et du canal pneumatique.

A, épithélium; B, tissu conjonctif (chorion); C, fibres élastiques circulaires; D, fibres musculaires striées circulaires; E, fibres musculaires striées longitudinales.

1-2, niveau auquel a été pratiquée la coupe représentée par la figure 4 de la planche III; 3-4, niveau de la coupe (fig. 2); 5-6, niveau de la coupe (fig. 1).

A un centimètre, ou un centimètre et demi, de son embouchure dans l'œsophage, il présente un renflement charnu, ayant la forme d'un cône dont la base répondrait au tube digestif. Ce renflement fut signalé par WEBER : « qui, postquam cursu flexuoso ad fauces ascendit, haud parum intumescens ibi aperitur ». A l'intérieur de ce renflement, PETIT [73] et KOELREUTER [52] avaient décrit des valvules; WEBER montra qu'elles n'existaient pas et que la lumière très étroite du canal y décrivait un trajet spiralé. L'orifice du canal est très fin et situé entre deux replis de la muqueuse œsophagienne.

J'ai pu, par l'étude de coupes en série, mettre en évidence (1904) l'existence dans ce renflement, d'un sphincter musculaire strié. A quelques millimètres de son point d'abouchement dans l'œsophage, le canal pneumatique offre la même structure que l'œsophage, dont il provient. La muqueuse, riche en cellules muqueuses, et son chorion sont entourés d'une mince couche de fibres élastiques

circulaires, mêlées à quelques fibres musculaires lisses. Autour, se trouvent une épaisse couche de fibres musculaires striées circulaires et une plus extérieure de fibres musculaires striées longitudinales (V. Pl. III, fig. 2 à 6).

Au fur et à mesure, que le canal pneumatique s'éloigne de l'œsophage, les couches musculaires diminuent d'épaisseur et disparaissent progressivement. A deux centimètres de l'œsophage, (Pl. III, fig. 1) le canal possède la structure qu'il présente dans tout le reste de son étendue: un épithélium cylindrique, un chorion, quelques fibres élastiques longitudinales et une couche externe très développée de fibres élastiques circulaires. On ne rencontre plus aucun élément musculaire.

Au voisinage de l'orifice vésical, les fibres élastiques longitudinales augmentent de nombre et sont continuées directement par la membrane interne de la vessie. La vessie est formée exactement des mêmes tuniques que le canal pneumatique dont elle n'est que l'extrémité dilatée: un épithélium devenu pavimenteux, — une couche interne de fibres élastiques longitudinales et une couche externe de fibres élastiques circulaires, — aucun élément musculaire lisse ou strié.

A l'intérieur du renflement œsophagien, la lumière du canal est capillaire et présente un certain nombre de diverticules aveugles. Elle est, de plus, cloisonnée par des septa et hérissée de villosités qui rappellent celles de l'œsophage (Pl. III, fig. 5).

Le trajet spiralé de la lumière, le petit diamètre de celle-ci; l'abondance de la sécrétion muqueuse au niveau de son orifice contribuent à former avec le sphincter musculaire un appareil qui, non seulement s'oppose à la pénétration de l'air extérieur, mais aussi, dans une certaine mesure, à la sortie des gaz renfermés dans la vessie.

On rencontre, chez certains Poissons, des canaux autres que le canal pneumatique, faisant communiquer la vessie natatoire avec l'extérieur.

WEBER [103] montra que la vessie du Hareng possède non seulement un canal pneumatique débouchant dans le cul-de-sac postérieur de l'estomac, mais que l'extrémité postérieure effilée de sa vessie se prolonge en un canal qui s'ouvre au niveau du pore génital.

A. MOREAU [62] a décrit un « canal de sûreté » chez *Caranx*

trachurus LIN. (qui n'a pas de canal pneumatique). Né de la partie inférieure de la vessie, ce canal longe le côté droit de l'aorte et vient s'ouvrir sous l'opercule, dans la partie postérieure et supérieure de la cavité branchiale et toujours du côté droit.

Enfin S. BAGLIONI [2] a mis en évidence un canal qui part de la vessie natatoire de *Syngnathus* et qui débouche dans l'anus.

Ces auteurs ont montré que les canaux décrits par eux chez *Caranx* et chez *Syngnathus* pouvaient réellement laisser s'échapper des bulles de gaz.

FONCTION DU CANAL PNEUMATIQUE.

On sait depuis longtemps que le canal pneumatique permet la sortie de l'air vésical lorsque celui-ci se trouve soumis à une forte pression. Répétons en effet une expérience de A. MOREAU. Une Tanche nage dans un bocal plein d'eau et placé sous une cloche, à l'intérieur de laquelle on produit un lent abaissement de la pression atmosphérique, au moyen d'une trompe aspirante. Dès la plus faible variation, l'animal, qui est attiré à la surface, fait de violents efforts pour gagner le fond; mouvement instinctif dont l'effet serait de compenser la diminution de pression par le poids d'une plus haute colonne d'eau. Mais la Tanche cesse bientôt de réagir et elle flotte à la surface sans mouvements. Lorsque la dépression atteint une valeur de 4 à 6 centimètres de mercure, le Poisson commence à expulser des bulles de gaz. Vient-on à rétablir la pression normale, le Poisson, alourdi par la diminution de volume que subit sa vessie, tombe au fond du vase; il peut encore s'élever péniblement à la surface, par de violents coups de nageoires, mais ne peut plus flotter à son voisinage, car son plan d'équilibre est détruit.

Le fait le plus remarquable est que la sortie des gaz de la vessie ne s'effectue que quand la diminution de pression a atteint une certaine valeur, ou, ce qui revient au même, lorsque la pression des gaz à l'intérieur de la vessie s'est accrue d'une quantité déterminée. Il existe donc quelque part un mécanisme régulateur qui s'oppose à la sortie des gaz, lors de variations faibles de leur tension; son siège se trouve dans le renflement œsophagien du canal pneumatique. Sur une Tanche dont la vessie est mise à nu, il faut en effet comprimer très fortement cet organe avec les doigts pour faire sortir une ou deux bulles d'air par le canal; mais si on sectionne ce dernier, un

peu avant son intumescence, le gaz s'échappe aussitôt en abondance. La résistance opposée est-elle de nature purement physique (résistance capillaire, par exemple) ou relève-t-elle d'un phénomène physiologique ? J'ai démontré, en 1904, qu'il s'agissait d'un appareil musculaire complexe, disposé en sphincter, dont le rôle est des plus importants.

Pour établir l'existence et définir le mode de fonctionnement du *sphincter pneumatique*, j'ai fait des expériences analogues à celles par lesquelles HEIDENHAIN et COLBERG ont pu montrer l'action tonique du sphincter vésical de la vessie urinaire des Mammifères. Je produisais, à l'intérieur de la vessie natatoire d'une Tanche, une pression croissant lentement et je cherchais ainsi quelle était la plus petite pression nécessaire pour amener l'expulsion des premières bulles de gaz. L'expérience était ensuite répétée sur l'animal sacrifié.

L'appareil employé est fort simple. Un flacon à moitié plein d'eau est fermé hermétiquement par un bouchon traversé par trois tubes de verres. L'un, haut de 1^m,60, plonge dans l'eau; le second, s'ouvrant, ainsi que le troisième, dans l'atmosphère du récipient, est relié à une seringue munie d'un jeu de robinets. Le dernier est réuni par un tube de caoutchouc à une canule. On pratique dans le flanc d'une Tanche vivante une incision suffisante pour attirer l'extrémité postérieure de la vessie caudale: on la perfore et on y introduit la canule qu'on assujettit par une ligature. La seringue permet de refouler de l'air dans le flacon et de produire ainsi, à l'intérieur de ce dernier et de la vessie natatoire, une augmentation de pression, mesurée directement par la hauteur de la colonne d'eau, dans le tube vertical.

Le Poisson, pendant l'expérience, est maintenu dans le décubitus latéral, au fond d'une cuve pleine d'eau. La présence de l'eau assure la respiration du sujet et sert aussi à rendre très net le dégagement des bulles d'air s'échappant par les ouïes. Ce dégagement est intermittent.

Expérience. — 12 juillet. — A deux heures de l'après-midi, l'appareil étant disposé, on constate qu'une Tanche vivante supporte une pression de 60 centimètres d'eau, sans qu'aucune expulsion d'air ne se produise. Si on donne à cette pression la valeur de 65 centimètres, quelques bulles s'échappent et le dégagement d'air continue

jusqu'à ce que la pression soit tombée à 58 centimètres. Le cœur de l'animal est ouvert ; la mort survient par anémie, cinq heures après. Pendant ce temps, de nouvelles expériences sont répétées de quart d'heure en quart d'heure. Voici, dans un tableau, les résultats obtenus à des intervalles d'une heure environ.

<i>Pression pour laquelle commence l'expulsion des gaz.</i>	<i>Pression pour laquelle elle cesse.</i>	
65 c.	58 c.	2 heures.
<i>Ouverture du cœur.</i>		2 h. 15
60	56	3 heures.
60	49,5	3 h. 5
51,5	48	4 heures.
50	46	5 »
49	30	6 »
45	29	7 »
27 <i>Mort élémentaire.</i>	27	8 »

Lorsque la mort élémentaire est survenue — j'en jugeais par ce fait, qu'aucun muscle du Poisson ne se contractait plus par excitation électrique — la pression supportée (27 centimètres d'eau) demeure constante.

Expérience. — 24 janvier. — Le sujet est une Carpe. Une pression de 68 centimètres d'eau n'amène aucune expulsion d'air : celle-ci commence quand la pression a atteint la valeur de 70 centimètres.

<i>Pression pour laquelle commence l'expulsion de l'air.</i>	<i>Pression pour laquelle elle cesse.</i>	
70	62	8 heures.
<i>Ouverture du cœur.</i>		
60	55	9 »
51	45,4	10 »
50,5	44	11 »
42	34	1 »
40	33	3 »
33 <i>Mort élémentaire.</i>	33	4 »

Lorsque la mort élémentaire est survenue, la pression supportée est constante.

Il résulte de ces expériences que :

1° La résistance opposée pendant la vie est toujours plus grande qu'après la mort.

2° A mesure que l'animal s'anémie, cette résistance diminue d'une façon plus ou moins rapide.

3° Lorsque la mort élémentaire est survenue, le renflement œsophagien supporte une pression faible et constante.

Pendant la vie, les muscles qui constituent le sphincter pneumatique, et, en particulier, les muscles striés circulaires, présentent donc une contraction tonique permanente qui s'oppose à la sortie de l'air. Cette tonicité diminue graduellement avec les progrès de l'anémie. Enfin, lorsque les éléments sont morts, la résistance de nature purement physique présente une valeur constante.

Le rôle de cet appareil d'occlusion est évident. Si le Poisson possédait un canal pneumatique s'ouvrant par un large orifice dans l'œsophage, il ne pourrait s'élever ou s'abaisser, un tant soit peu, sans que de l'air ne s'échappât ou que de l'eau ne pénétrât. Grâce au sphincter pneumatique, le Poisson peut s'élever à un certain niveau, au-dessus de son plan d'équilibre, sans être obligé de perdre du gaz, qu'il lui faudrait aussitôt réformer. En somme, le sphincter pneumatique lui confère les avantages d'une vessie close, sans lui en faire subir les inconvénients.

L'appareil d'occlusion du canal pneumatique s'oppose, non seulement à la sortie des gaz, mais encore à la pénétration dans ce dernier organe de l'eau et des particules alimentaires contenues dans l'œsophage. Les nombreuses villosités qui cloisonnent la lumière du canal forment un filtre capable de retenir, engluées dans le mucus, les particules très fines qui pourraient y parvenir. Ces particules sont chassées, lors de la première expulsion de gaz. Certains auteurs, cependant, semblent croire encore que l'air extérieur peut être facilement introduit dans le canal aérien et, de là, refoulé dans la vessie (4). Cette opinion paraît provenir de la constatation de ce fait, que souvent les Poissons viennent à la surface happer de l'air qu'ils gardent un certain temps dans leur gueule, avant de le rejeter. C'est surtout chez les Poissons vivant dans une

(4) On lit en effet dans MOREAU (loc. cit.): « Ces expériences montrent que les Poissons, comme les Tanches, qui possèdent un canal aérien, c'est-à-dire l'organe essentiel pour faire pénétrer l'air extérieur, organe analogue à la trachée artère. . . » p. 8.

Le canal pneumatique est encore défini, p. 10 : « L'organe capable de conduire l'air extérieur dans l'intérieur. ».

P. 11 : « Arrivé à la surface, le Poisson ne peut mettre à profit la faculté d'avaler de l'air pour. . . . ».

eau mal renouvelée que l'on observe cette manœuvre, grâce à laquelle leurs branchies se trouvent en contact avec un milieu plus riche en oxygène. Les expériences de SPALLANZANI [97], de PROVENÇAL et HUMBOLDT [76] ont en effet montré que les branchies des Poissons sont susceptibles d'absorber l'oxygène gazeux, aussi bien que l'oxygène dissous dans l'eau : « Il est connu que l'on engraisse les Carpes en les nourrissant suspendues dans l'air, et en mouillant de temps en temps les ouïes, avec de la mousse humide, pour éviter qu'elles ne se sèchent. »

On sait d'ailleurs que le Poisson, s'il a perdu une certaine quantité de gaz, peut très bien la reformer, même si on l'empêche de venir à la surface. J'ai répété maintes fois cette expérience, réalisée par A. MOREAU. D'autre part, comme le remarque A. MOREAU lui-même, un Poisson qui viendrait aspirer de l'air à la surface, augmenterait le volume de sa vessie et son plan d'équilibre serait alors situé plus profondément que celui qu'il viendrait de quitter. Le Poisson devrait, pour gagner ce plan, faire des efforts considérables, afin de lutter contre la diminution de son poids spécifique.

J'ai mesuré directement, sur la Tanche, quelle pression il faut établir à l'intérieur du segment œsophagien compris entre deux ligatures posées de part et d'autre de l'orifice pneumatique, pour que l'air franchisse le sphincter et pénétre dans la partie postérieure du canal. Je me suis servi du même appareil que celui qui fut employé dans les expériences relatées plus haut ; mais l'atmosphère du flacon communiquait avec un manomètre à mercure. Il résulte de plusieurs expériences que la pression moyenne, nécessaire pour faire pénétrer de l'air dans le canal pneumatique d'une Tanche vivante, a une valeur de 15 centimètres de mercure (soit 195 cent. d'eau). Après la mort, cette pression n'est plus que de 2 centimètres de mercure (26 cent. d'eau) et demeure constante. Or, l'œsophage ne présente aucun mécanisme musculaire capable d'enfermer une bulle d'air et de la soumettre à une pression de 15 cent. de mercure. Le sphincter pneumatique rend donc la pénétration de l'air impossible, du moins chez les Cyprins.

Remarquons tout de suite que, lorsque les éléments sont morts, il suffit, pour faire pénétrer de l'air, d'établir une pression de 26 cent. d'eau. Cette pression est celle (27 cent.) qui est nécessaire, dans les mêmes conditions pour déterminer la sortie des gaz vésicaux. Elle mesure une résistance purement physique.

D'autre part, pendant la vie, la pression minima amenant la sortie des gaz est de 65 centimètres d'eau ; pour l'entrée de l'air elle est de 195 centimètres, soit plus du double. Une semblable différence semble impliquer que l'expulsion de l'air est favorisée par un mécanisme adjuvant, qui serait incapable d'intervenir lors du mouvement inverse des gaz.

Le sphincter pneumatique s'oppose pendant la vie à la sortie des gaz par sa tonicité. Cette tonicité est sous la dépendance étroite du système nerveux ; on sait que celle des autres muscles paraît être due à des excitations permanentes, parties probablement des canaux semi-circulaires (R. EWALD) et réfléchies par le système nerveux sur le tissu musculaire.

D'après ces considérations, le sphincter pneumatique se relâcherait lorsque l'air, contenu dans la vessie, est soumis à une certaine pression. Il est permis de supposer qu'une excitation ayant été portée en un certain point et transmise aux centres nerveux a produit la cessation des excitations motrices permanentes. Nous serions donc en présence d'un phénomène inhibiteur : cette inhibition, ou suspension de l'effet moteur de l'excitation sensitive, ne s'exerce pas sur l'élément musculaire par des nerfs spéciaux, car, toute excitation portée par un nerf à un élément correspond à une réaction de cet élément, non à la cessation de son activité ; autrement dit, le processus inhibiteur s'exerce « de neurone à neurone, intérieurement au système nerveux » : c'est une cessation de l'excitation motrice. En ce qui concerne les sphincters, la question est plus complexe ; car, outre leur innervation médullaire, il semble vraisemblable qu'ils en possèdent une, située dans le muscle lui-même (expériences de GOLTZ et EWALD, sur les effets de l'ablation de la moelle épinière).

Ces considérations m'ont conduit à rechercher, si le réflexe inhibiteur était supprimé par l'anesthésie.

Expérience 1. — Une Tanche (*Tinca vulgaris* Cuv.), vivant à une profondeur faible et connue (aquarium de laboratoire), est soumise à une dépression atmosphérique graduelle, au moyen d'une trompe aspirante. Le Poisson est maintenu verticalement, la tête en haut, dans un flacon étroit, rempli d'eau ; un grillage l'empêche des'élever à la surface. De cette manière, les bulles de gaz, sortant par la gueule, traversent la couche d'eau supérieure au grillage et sont

rendues très visibles. La dépression nécessaire pour déterminer la sortie des premières bulles est de 8 cent., 5 de mercure. L'animal est transporté dans de l'eau bien aérée. Sa vessie étant devenue plus petite, il tombe au fond. Au bout de quelques heures, il a récupéré par sécrétion la quantité de gaz, toujours faible, qu'il a perdue. Il peut alors flotter et nager avec aisance.

Le lendemain, la Tanche est endormie dans l'eau chloroformée, préparée en faisant barbotter dans de l'eau un courant d'air chargé de vapeurs anesthésiques. Après une courte période d'excitation, le Poisson cesse de mouvoir ses nageoires; l'anesthésie est totale quand il ne réagit plus aux excitations extérieures et quand les mouvements de l'appareil operculaire sont supprimés. Un petit morceau de bois introduit dans la gueule la maintient largement ouverte. La Tanche est alors portée dans le même flacon que précédemment et soumise à une diminution de pression. Il faut établir une dépression, mesurée par une colonne de mercure haute de 17 cent. 3, pour amener l'expulsion des premières bulles de gaz. Il faut donc établir une dépression plus considérable, de 8 cent. 8 de mercure, que celle qui est nécessaire pour le Poisson normal.

Reportée dans l'eau pure, la Tanche, après une certaine période d'inertie, puis de mouvements désordonnés, commence à nager sur le fond de l'aquarium.

Expérience 2. — Deux lots A et B de *Carassius vulgaris* NORDMANN, de taille semblable, sont alternativement soumis à la décompression à l'état normal et pendant l'anesthésie.

	<i>Dépression nécessaire pour la sortie de l'air (mercure)</i>	<i>Différence</i>
1 ^o { A — 3 <i>Carassius vulgaris</i> normaux....	17,5	
B — 3 <i>Carassius vulgaris</i> anesthésiés..	27,5	10 ^c
2 ^o { B — 3 <i>Carassius vulgaris</i> normaux....	17,2	
A — 3 <i>Carassius vulgaris</i> anesthésiés..	28,2	11 ^c

Expérience 3.

1 <i>Carassius auratus</i> normal.....	19 ^c	
<i>Carassius auratus</i> anesthésié...	28,5	9,5

Expérience 4.

1 <i>Carassius auratus</i> normal.....	18 ^c	
<i>Carassius auratus</i> anesthésié...	28,7	10 ^c 7

Ainsi, un Poisson anesthésié n'expulse de l'air que lorsque la pression à l'intérieur de sa vessie a atteint une valeur supérieure, de 10 cent. de mercure en moyenne, à celle qui est nécessaire pour produire cette expulsion à l'état normal. Il semble donc très vraisemblable que, pendant la vie, la réplétion exagérée de la vessie détermine par voie réflexe la cessation de la tonicité du sphincter pneumatique : ce réflexe inhibiteur serait supprimé par l'anesthésie.

Quel est le point de départ de l'excitation qui conditionne cet acte inhibiteur ? Je montrerai plus loin que cet excitation paraît être réalisée par la distension même de la vessie, transmise aux centres nerveux par l'appareil de WEBER. Mais il convient, au préalable, d'étudier cet appareil lui-même.

CHAPITRE VIII

LES CONNEXIONS DE LA VESSIE AÉRIENNE AVEC
L'APPAREIL ACOUSTICO-LABYRINTHIQUE.

I. — Etude morphologique.

Dans son mémoire sur l'oreille et l'audition des animaux aquatiques, WEBER [103] décrit pour la première fois, en 1820, les remarquables connexions que présente, dans certains groupes de Poissons, la vessie natatoire avec l'oreille interne. Les auteurs qui suivirent ont précisé certains détails anatomiques et étendu la liste des Poissons qui offrent de semblables relations ; mais le travail de WEBER demeure sur cette question une œuvre fondamentale.

WEBER décrit trois types de connexions de la vessie natatoire avec l'oreille :

1° Pisces, quorum vesica natatoria appendibus cavis cum aure interna conjungitur.

a) vesica natatoria ad vestibulum osseum (cavitatem cranii) usque exporrecta (auris *Spari Salpæ* et *Spari Sargi*).

b) vesica natatoria ad vestibulum membranaceum usque exporrecta (auris *Clupeæ Harengi*).

2° Pisces, quorum vesica natatoria tribus ossiculis auditoriis cum labyrintho membranaceo conjuncta est. (*Cyprinus carpio* ; *Silurus glanis* LIN. et *Cobitis fossilis* LIN.).

A. Le premier mode est le plus simple. La base du crâne est percée d'un orifice, fermé par une membrane fibreuse dont la surface interne est baignée par la périlymphe. Contre la surface externe s'appliquent les extrémités d'une paire de tubes creux, terminés en cœcum, prolongements antérieurs de la vessie natatoire. Ce genre de connexions se rencontre chez certains Serranidæ, Berycidæ, Sparidæ, Gadiidæ, chez *Notopterus* (BRIDGE ET HADDON [14]) et probablement chez les Hyodontidæ.

B. Le deuxième type de connexion se rencontre chez les Clupes. WEBER l'a décrit chez *Clupea harengus* ; RIDGEWOOD [87] a étudié

ces relations, chez plusieurs espèces de *Clupea*, notamment *C. harengus* ; *C. pilchardus* ; *C. sprattus*, etc... La vessie natatoire du Hareng est longue et effilée à ses deux extrémités.

L'extrémité antérieure se dirige vers la base du crâne et s'y divise en deux rameaux. Chacun d'eux pénètre par un orifice dans un canal osseux, formé par l'os occipital. Chacun de ces prolongements de la vessie se divise en deux canalicules, l'un dirigé en avant, l'autre en dehors, qui se terminent tous deux par une partie renflée, contenue dans une cavité osseuse globuleuse. Le renflement antérieur se met en rapport avec un appendice du vestibule membraneux. L'extrémité aveugle de l'appendice vestibulaire rempli d'endolymphe et celle du prolongement vésical rempli d'air entrent en contact : à ce niveau la paroi de l'appendice est très mince et soutenue par un cadre annulaire cartilagineux. Quant au canalicule postéro-externe, il se renfle de même à l'intérieur d'une capsule osseuse, mais n'entre en connexion avec aucune partie du labyrinthe. Cependant le canal semi-circulaire horizontal l'entoure et se trouve en partie sculpté dans la paroi de la cavité osseuse.

C. — WEBER décrit avec soin l'appareil, de beaucoup le plus compliqué, qui assure les connexions de la vessie natatoire avec l'oreille chez la Carpe, la Tanche, les Silures et la Loche. La partie essentielle en est formée par une chaîne de quatre petits osselets, pièces détachées des 3 ou 4 premières vertèbres, unis les uns aux autres, articulés avec les vertèbres adjacentes et qui sont en rapport, d'une part avec les milieux périlymphatiques et d'autre part avec l'extrémité antérieure de la vessie natatoire. Signalé partiellement par ROSENTHALJUS [89], (qui décrit le 1^{er} osselet (le malleus) sous le nom d'os ensiforme et le 2^e osselet, mais sans avoir vu leurs relations avec l'oreille), cet « *appareil de Weber* » a été rencontré depuis chez les Gymnotides par BAR (1835) ; chez les Characinides par HEUSINGER [46]. En 1885, SAGEMEHL [90], groupa les quatre familles des Cyprinidæ (dont Cobitis), Siluridæ, Characinidæ et Gymnotidæ dans le sous-ordre des Ostariophysi, qui est un des plus homogènes de la classe des Poissons. Les osselets de Weber sont ainsi caractéristiques des familles dominantes parmi les Téléostéens d'eau douce actuels.

Étudions cette appareil de Weber dans les divers groupes, qui en sont pourvus.

1° CYPRINIDÉS. — Le labyrinthe membraneux se compose de l'utricule portant les canaux semi-circulaires et d'une poche, que WEBER nomma le *saccus*, divisée en deux loges antérieure et postérieure contenant chacune une concrétion calcaire. Au point d'union du *saccus* avec l'utricule, naît un fin canal qui s'unit avec celui du côté opposé et se rend dans un sac impair, postérieur, le *sinus impar*. Ce sinus impar, aboutissant commun des canaux droit et gauche, se trouve logé dans une cavité osseuse, le *cavum sinus imparis*. En arrière, ce sinus s'ouvre par deux orifices latéraux dans deux sacs, les *atria sinus imparis* situés en dehors du crâne, de chaque côté du canal médullaire. Ces *atria* sont deux cavités sphériques, limitées extérieurement, en bas par un osselet le *stapes*, en haut par une autre pièce osseuse, le *claustrum*, et en dehors par la dure-mère du canal médullaire.

Cette description, due à WEBER, fut légèrement modifiée par les recherches ultérieures. C. HASSE [45] confirma l'existence d'un canal d'union entre les deux *saccus*, mais nia l'existence de leur prolongement postérieur. J. NUSBAUM [68], en 1881, indiqua que le *saccus* de WEBER se compose en réalité du *sacculus* et de la *lagena*, organe homologue de la cochlée des vertèbres supérieurs. Il montra que, de chaque *sacculus*, naît un canal, s'unissant à celui du côté opposé, et représentant le *ductus endolymphaticus*. Ce canal d'union présente, en arrière, un diverticule impair sacciforme, le *saccus endolymphaticus* qui serait le reste de l'invagination ectodermique embryonnaire, d'où provient l'ébauche de l'oreille. Ce *saccus*, terminé en *cæcum*, est libre à l'intérieur du *cavum sinus imparis*. Le sinus impar est ainsi un espace périlymphatique, remplissant, le *cavum sinus imparis* : il renferme le même liquide graisseux que le *cavum cranii* et communique par deux ouvertures latérales avec les *atria*, également remplis de périlymphe.

Les osselets qui unissent les *atria sinus imparis* à la vessie natatoire sont au nombre de quatre, dont trois ont reçu de WEBER, qui les considérait comme analogues aux osselets de l'ouïe des Mammifères, les noms respectifs de *malleus*, *incus* et *stapes*. Le quatrième osselet, qu'il a nommé *claustrum*, forme le toit de l'atrium et se met en rapport par son bord externe avec le bord supérieur du *stapes*. Le *stapes* a la forme d'une valve d'huître dont la surface concave s'applique sur l'atrium et le clôt en dehors. Cet osselet s'articule avec une cavité, située entre les apophyses

épineuses des 1^{re} et 2^e vertèbres. A la surface externe du stapes naît un tendon qui l'unit à l'incus et au malleus. L'*incus* présente trois

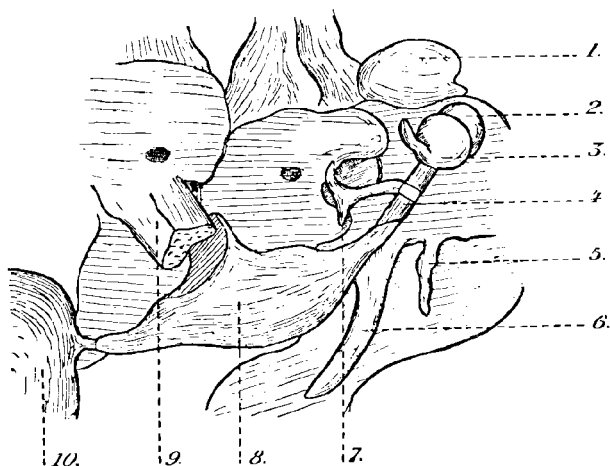


FIG. 3. — Osselets de Weber de la Carpe : 1, apophyse épineuse de la 1^{re} vertèbre ; 2, claustrum ; 3, stapes ; 4, ligament unissant le malleus au stapes ; 5, apophyse transverse de la 1^{re} vertèbre ; 6, apophyse transverse de la 2^e vertèbre ; 7, incus ; 8, malleus ; 9, apophyse transverse sectionnée de la 3^e vertèbre ; 10, vessie craniale.

pointes et se met en rapport avec la 2^e vertèbre. Le *malleus*, le plus grand des osselets, a une forme semi-lunaire. Son extrémité antérieure s'unit par un tendon, à l'incus et au stapes. Son extrémité postérieure, passant sous l'apophyse transverse de la 3^e vertèbre, gagne la cavité générale et se fixe à la membrane nacrée qui revêt la vessie craniale. De sa face interne concave part une apophyse qui s'articule avec une cavité verticale, siégeant entre les corps des 2^e et 3^e vertèbres.

Les osselets sont renfermés dans un sac ostéo fibreux, la *fossa auditoria*, rempli de tissu graisseux semi fluide, identique au tissu arachnoïdien de la cavité crânienne, avec laquelle il communique d'ailleurs par une large ouverture, située de chaque côté du trou occipital. A l'endroit où le malleus pénètre dans la cavité générale, la membrane fibreuse (expansion de la dure-mère) de la fossa adhère assez intimement à l'osselet pour clore complètement la fossa auditoria.

On sait que la vessie natatoire des Cyprins est divisée en deux

loges antérieure et postérieure, la vessie crâniale et la vessie caudale. SAGEMEHL [91] émit l'hypothèse que l'apparition de la vessie crâniale était en rapport avec la formation de l'appareil de WEBER. J'ai déjà insisté, dans un travail antérieur, sur la très grande vraisemblance de cette opinion. Je considère la vessie crâniale comme une portion individualisée de la vessie, plus élastique et plus extensible, apparue secondairement et intimément liée au fonctionnement de l'appareil de WEBER.

2° COBITIDÉS. — La vessie natatoire des Loches fut décrite pour la première fois par SCHNEIDER [92], en 1789. Elle fut étudiée à nouveau par WEBER [103], en 1820, qui découvrit ses connexions avec l'oreille; puis par LEYDIG [53] en 1853 et récemment par JACOBS [49] qui ne fit pas mention de ses rapports avec l'organe de l'ouïe. En 1899, J. NUSBAUM et SIDORIAK [70] précisèrent les rapports exacts de la vessie natatoire et de ses connexions avec l'oreille. On sait que la vessie des Loches est petite et enfermée dans une capsule osseuse, formée par des pièces vertébrales et costales fusionnées. Elle se compose, comme celle des Cyprinidés, de deux parties : une partie crâniale, divisée par une sangle médiane fibreuse en deux lobes latéraux, et qui remplit presque toute la cavité osseuse; une partie postérieure, située hors de la cavité osseuse, extrêmement petite, réduite à la grosseur d'un grain de mil. La capsule osseuse présente cinq orifices. Par l'orifice postérieur, la vessie postérieure s'unit à la vessie antérieure. Les deux orifices latéraux, dont les bords sont prolongés à travers les muscles, jusqu'à la peau, permettent à la vessie de se mettre en rapport immédiat, avec la peau de la région située en arrière de l'opercule. Les deux orifices antérieurs servent au passage des mallei, qui se fixent au sac externe de la vessie. Les osselets sont à peu près semblables à ceux des Cyprins; l'incus est réduit à l'état d'un petit nodule osseux, inclus dans le tendon unissant le stapes au malleus. Les atria communiquent indirectement par les *ductus submembracei* (J. NUSBAUM et SIDORIAK) avec l'espace lymphatique du cavum sinus imparis. Les osselets sont enfermés dans deux cavités latérales, formées par les côtes de la 2^e vertèbre modifiées en prolongements aliformes. Entre la vessie natatoire et sa capsule osseuse existe un espace lymphatique qui communique avec ceux qui remplissent les cavités costales latérales.

Le rapport que j'ai signalé, à propos des Cyprins, entre le

développement de la vessie crâniale et l'existence des osselets de WEBER est ici plus net encore : seule, la vessie antérieure est bien développée ; la vessie postérieure est rudimentaire. Par ses rapports plus directs avec la peau, la vessie devient susceptible de transmettre du labyrinthe, avec plus de sensibilité, les variations de la pression extérieure.

3° SILURIDÉS. — Décrites par WEBER chez *Silurus glanis* LIN., les connexions de la vessie des Silures avec l'oreille ont été surtout étudiées par BRIDGE et HADDON [14]. L'appareil de WEBER diffère très peu de ce que l'on observe chez les Cyprins. La vessie natatoire est ordinairement grande et triloculaire ; mais elle peut être simple, double ou compliquée par des septa additionnels ; quelquefois, elle est entièrement ou partiellement enfermée dans une capsule osseuse. Quelques Silures (*Ariinées*, *Callichrous*, *Cryptoptère*) ont une vessie non limitée à la cavité abdominale, mais qui présente des expansions latérales qui se mettent en rapport avec la peau, à travers les parois musculaires dorsale et ventrale.

4° CHARACINIDÉS. — La vessie natatoire des Characinidés fut étudiée par HEUSINGER [46] en 1826, puis par SAGEMEHL [90] : elle est divisée en deux lobes antérieur et postérieur, comme celle des Cyprins. La vessie antérieure est cordiforme ; les deux saillies latérales étant séparées par une sangle médiane. La tunique externe (membrane nacrée) se prolonge en avant en un ruban fibreux : celui-ci passe au-dessus de l'œsophage, puis, se divise, à la base du crâne, en deux bandes (entre lesquelles passe l'aorte) qui s'insèrent de chaque côté à l'occipital basilaire et à l'extrémité postérieure du parasphénoïde. SAGEMEHL pense que ce ruban représente le reste du rapport direct entre la vessie et la base du crâne qui a dû exister chez les ancêtres des Cyprins, comme c'est actuellement le cas pour *Clupea Harengus*. L'appareil de WEBER, constitué ici suivant le type général, serait une disposition secondaire. L'extension en arrière des espaces lymphatiques de la dure mère aurait provoqué ce recul de la vessie.

5° GYMNOTIDÉS. — La vessie natatoire des Gymnotes est divisée en deux parties, antérieure et postérieure, réunies par un canal long et étroit d'où part le canal pneumatique (REINHARDT [82]). Les connexions avec l'oreille, construite suivant le type général, furent signalées pour la première fois par BAR, en 1835.

Quelle est la signification morphologique des « osselets auditifs » des Poissons. WEBER les considéra comme homologues des osselets de l'ouïe des Mammifères et leur donna les noms de malleus, incus, stapes. BAR, HEUSINGER, DUVERNOY et CUVIER confirmèrent cette homologie.

ET. GEOFFROY ST-HILAIRE, en 1824, supposa que ces osselets étaient formés de pièces provenant des arcs supérieurs des trois premières vertèbres. AUGUST MÜLLER [64] et BAUDELOT [3], indépendamment l'un de l'autre, indiquèrent qu'ils provenaient des arcs supérieurs et inférieurs des vertèbres. Cette opinion fut confirmée dans ses grandes lignes par les recherches ultérieures de J. NUSBAUM [68]; SØRENSEN [96]; BLOCH [7]; SAGEMEHL [91]; BRIDGE [13]; SIDORIAK [94]. Pour éviter toute confusion ultérieure, BRIDGE et HADDON modifièrent les noms donnés par WEBER aux osselets. Ils proposèrent « *scaphium* » au lieu de stapes, en raison de la forme en coquille de cet osselet; « *intercalarium* » au lieu d'incus, en raison de sa situation entre le stapes et le malleus; enfin « *tripus* » au lieu de malleus, en raison de ses trois appendices. Le nom de *claustrum* peut être conservé au quatrième osselet, qui ne peut être homologué à aucune formation semblable chez les Mammifères.

Si les auteurs sont d'accord pour déclarer que ces pièces osseuses proviennent des quatre premières vertèbres, la plus grande confusion règne, dans leurs conclusions, lorsqu'il s'agit de savoir de quelle pièce vertébrale chacun d'eux tire exactement son origine. C'est ainsi que le *claustrum* proviendrait, d'après SØRENSEN, de l'os commissural de la 1^{re} vertèbre, fermant en haut le canal médullaire; pour J. NUSBAUM et pour BRIDGE, de l'apophyse épinière de la 1^{re} vertèbre; pour SAGEMEHL, de la partie occipitale du crâne; pour WRIGHT RAMSAY [106], de l'apophyse épineuse soudée à des cartilages, constituant un ensemble analogue aux os intercalaires des Sélaciens; enfin, pour BLOCH, le *claustrum* dériverait des cartilages situés entre l'arc et la moelle épinière.

Dans un travail récent, M^{me} CAROLINE REIS [83], d'après l'ensemble des recherches de tous ces auteurs et d'après les siennes propres, est arrivée aux conclusions suivantes: les *claustra* sont l'apophyse épinière de l'arc de la première vertèbre. Les *stapedes* représentent les branches de l'arc supérieur de la 1^{re} vertèbre. Les *incudes*, lorsqu'ils ne sont pas rudimentaires, sont les branches de l'arc supérieur de la 2^e vertèbre. Les *mallei* sont les branches de l'arc

inférieur de la 3^e vertèbre : les uns les considèrent comme les apophyses transverses ; les autres, avec plus de vraisemblance, comme des côtes modifiées.

II. — Rôle des connexions de la vessie natatoire avec l'appareil acoustico-labyrinthique.

Quelle est la signification physiologique de ces connexions ? WEBER, qui les découvrit, pensa que la vessie natatoire jouait le rôle d'un organe de résonance qui renforcerait les vibrations sonores, transmises par l'eau aux flancs de l'animal, et que les osselets, ou, à leur défaut, les prolongements creux de la vessie, transmettaient à l'oreille ces vibrations ainsi amplifiées. Il vérifia que la compression, avec le doigt, de la vessie mettait en mouvement le système articulé des osselets et que l'on pouvait ainsi augmenter ou diminuer la pression des espaces périlymphatiques.

Ce rôle auditif de la vessie natatoire, admis par CUVIER, reproduit récemment par J. NUSBAUM et S. SIDORIAK, me paraît inadmissible. En effet, l'oreille des Poissons est limitée à l'oreille interne et cette simplicité paraît être en rapport avec la transmission plus parfaite du son par les milieux liquides que par les milieux aériens. Si la vessie était un organe de résonance, on ne comprendrait pas pourquoi ses connexions avec l'oreille ne se rencontrent que dans quelques groupes de Poissons, car, il est difficile d'admettre que les Poissons dépourvus de vessie soient frappés de surdité.

Cette hypothèse ne saurait d'ailleurs expliquer la division en deux lobes, dont l'antérieur plus élastique, qui caractérise la vessie des Poissons pourvus de l'appareil de WEBER. Frappé par cette disposition bilobée de la vessie, J. MÜLLER [66] échafauda, à ce sujet, une théorie lui attribuant un rôle hydrostatique. Cette théorie du refoulement alternatif, vulgarisée par MONOYER [59], soutenue récemment par JÆGER [50] repose, comme nous le verrons plus loin, sur une inexactitude anatomique, et se trouve contraire aux faits de l'expérience.

SAGEMEHL [90] fit nettement remarquer le rapport qui existe entre la présence des osselets de WEBER et la division en deux parties de la vessie. Il pensa que la vessie crâniale servait à transmettre au cerveau les variations de volume même très faibles de l'organe tout entier. J. MÜLLER [66] puis MONOYER [59] et CHARBONNEL-SALLE ont

fait voir, en effet, que la vessie crâniale jouissait d'une expansibilité et d'une élasticité plus grandes que la vessie caudale. Pour mettre en évidence ces propriétés du lobe crânial, ces auteurs produisaient à l'intérieur de la vessie une pression plus ou moins grande, ou la soumettaient à une diminution de la pression extérieure.

Afin d'étudier de plus près le phénomène, j'ai photographié une vessie de Tanche, à divers degrés de distension. J'ai pu constater que la vessie caudale, si elle n'est pas, comme le prétend JÆGER, absolument inextensible, se dilate beaucoup moins que la vessie crâniale. Celle-ci augmente de volume, surtout au niveau des deux saillies antérieures et latérales séparées par la sangle médiane fibreuse, saillies qui viennent précisément butter contre les extrémités postérieures des mallei.

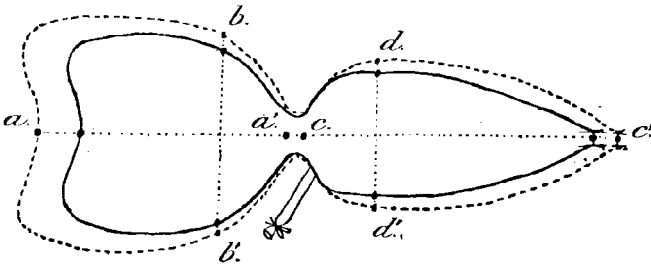


FIG. 4. — Dessin schématique représentant l'accroissement relatif des différents diamètres de la vessie natatoire.

J'ai mesuré, sur les épreuves photographiques, les quatre diamètres suivants (fig. 4).

- 1° diamètre longitudinal $a a'$ de la vessie crâniale.
- 2° diamètre transversal $b b'$ de la vessie crâniale.
- 3° diamètre longitudinal $c c'$ de la vessie caudale.
- 4° diamètre transversal $d d'$ de la vessie caudale.

Voici les résultats d'une expérience.

	1 ^{re} pression	2 ^e pression plus forte.	Accroissement
$a a'$	— 2 ^e , 1	2 ^e , 6	0, 50
$b b'$	— 1, 75	1, 9	0, 15
$c c'$	— 2, 95	3, 12	0, 17
$d d'$	— 1, 25	1, 36	0, 11

La vessie crâniale peut donc rendre le labyrinthe sensible, grâce à l'appareil de WEBER, à des variations de la pression extérieure très

faibles et telles qu'un organe, comme la vessie caudale, rendu rigide par des bandes fibreuses, serait incapable de les transmettre.

C. HASSE [45], en 1873, indiqua, le premier, que la vessie devait être considérée comme un organe barométrique, capable de renseigner le Poisson sur l'état de distension de sa vessie, état conditionné par la pression extérieure. SAGEMEHL [91] pensa que les variations perçues étaient moins celles de la hauteur de la colonne d'eau, que celles de la pression atmosphérique. L'appareil servirait donc à « renseigner » le Poisson, non pas sur la profondeur à laquelle il se trouve, mais sur les changements de la pression atmosphérique et, par suite, sur les changements du temps. Cette opinion se basait sur ce fait que la vessie des Loches, qui ne saurait en raison de son faible volume jouer un rôle hydrostatique, et qui se met directement en rapport avec la peau, paraît être un organe sensoriel, spécialement sensible aux variations de la pression atmosphérique. De fait, la Loche est communément désignée, en Allemagne, sous le nom de « Wetterfisch », poisson baromètre.

Après avoir examiné les différentes hypothèses relatives au rôle des connexions de la vessie avec l'oreille, BRIDGE et HADDON concluent que le plus légitime est de penser que la vessie transmet au labyrinthe ses variations de volume, en fonction du niveau de l'eau dans lequel se trouve le Poisson. C'est aussi l'opinion de WRIGHT RAMSAY [106].

Il ne s'agit jusqu'ici que de vues hypothétiques plus ou moins vraisemblables. Cependant, au point de vue théorique, une considération demeure indiscutable : la vessie aérienne subit passivement des variations de volume, conditionnées par les modifications de la pression extérieure, que celles-ci soient dues à la plus ou moins grande hauteur de la colonne d'eau ou aux variations de la pression barométrique; la pression qui agit sur la vessie est la pression totale, résultant de ces deux pressions élémentaires. Or, toute augmentation ou diminution de volume de la vessie comprime ou déprime les espaces périlymphatiques avec lesquels elle entre en connexion. Les changements de tension de ce milieu retentissent sur le labyrinthe membraneux, sans qu'on puisse dire quelle partie est plus particulièrement impressionnée par ces variations.

Il n'est pas possible de savoir si le Poisson est ou non « renseigné » sur l'état de tension de sa vessie; mais il est permis de penser que les variations de volume du sac aérien sont le point de départ de

divers actes réflexes, dont l'étude peut être abordée expérimentalement.

Au cours de leurs recherches, F. HOUSSAY et P. BONNIER [9] ont constaté que la ponction de la vessie des Cyprins produisait divers troubles réflexes: d'abord une sorte d'anxiété et de suractivité respiratoire; d'autre part des troubles remarquables dans le maintien de l'attitude. Tandis que les troubles observés à la suite des lésions du labyrinthe n'apparaissent qu'à l'occasion des mouvements de natation, ceux qui suivaient la ponction de la vessie compromettaient même l'équilibration passive.

Considérant les rapports étroits qui peuvent exister entre l'appareil de l'équilibration et les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire, organe jouant un rôle très important dans la station, la locomotion et l'attitude de l'animal, j'ai été amené à rechercher s'il n'y avait pas quelque connexion physiologique entre les impressions labyrinthiques et le fonctionnement du sphincter pneumatique.

Des expériences, que je relate plus loin, établissent que le relâchement de ce sphincter lors de la sortie des gaz, relâchement supprimé par l'anesthésie, ne se produit que si les rapports entre la vessie crâniale et le labyrinthe existent dans toute leur intégrité.

Pour rompre la communication entre la vessie natatoire et les osselets de WEBER, j'enfonçais délicatement un stylet à extrémité renflée et arrondie, à travers les muscles perforés au préalable. Le point d'élection se trouve un peu en arrière de l'apophyse transverse de la troisième vertèbre et au point d'intersection de deux lignes: l'une, longitudinale, parallèle à la ligne latérale et passant par le centre de l'œil; l'autre, perpendiculaire à la précédente et tangente au bord postérieur de la nageoire.

Avec un peu d'habitude, on arrive, après avoir contourné le rein, à sentir, sous le stylet, la vessie lisse et rénitente; on dilacère ensuite la membrane nacrée de façon à déchirer et à isoler le faisceau qui la relie au malleus. L'opération, ayant été pratiquée d'un côté, est recommencée de l'autre et suivant la même méthode. Quelquefois, je faisais une incision dans les muscles, parallèlement à l'apophyse transverse de la troisième vertèbre; je pouvais ainsi rompre, sous le contrôle de la vue, le faisceau unissant la vessie au malleus.

Avant d'être opéré, le Poisson était soumis à l'action de la machine pneumatique: je notais pour quelle diminution de pression

il commençait à expulser de l'air. Quelques jours après, lorsque le gaz était reformé dans la vessie, le Poisson était opéré, puis soumis un peu après à une nouvelle décompression : je notais à nouveau, à quel moment il expulsait les premières bulles de gaz. L'autopsie était pratiquée, aussitôt après l'expérience, pour s'assurer qu'aucun organe n'avait été lésé, pendant l'opération.

	<i>Pression à laquelle commence le dégagement des bulles</i>	<i>Différence</i>
<i>Expérience 1.</i>		
3 Mai : Tanche normale.....	4 °, 5	10 °.
6 Mai : Tanche opérée.....	14 °, 5	
Autopsie : opération réussie.		
<i>Expérience 2.</i>		
8 Juillet : Tanche normale....	5 °, 5	8 °.
11 Juillet : Tanche opérée.....	13 °, 5	
Autopsie : opération réussie.		
<i>Expérience 3.</i>		
9 Juillet : Tanche normale....	3 °, 3	9 °, 2.
13 Juillet : Tanche opérée.....	12 °, 5	
Autopsie : opération réussie.		
<i>Expérience 4.</i>		
13 Juillet : Tanche normale....	3 °, 2	8 °.
16 Juillet : Tanche opérée.....	11 °, 2	
Autopsie : opération réussie.		

Dans les expériences où la rupture du faisceau de la membrane nacrée n'était pas accomplie ou l'était incomplètement, la Tanche expulsait de l'air, avant et après l'opération, à des dépressions égales ou très voisines.

Dans une autre série d'expériences, je produisais, à l'intérieur de la vessie d'une Tanche vivante et non opérée, la pression maxima qu'elle pût supporter, sans expulser de l'air. L'expérience était recommencée, après opération. La pression était produite avec une seringue et mesurée par un manomètre à eau.

Expérience. — 12 Juillet. — Une Tanche supporte une pression de 52 centimètres d'eau (4 cent. de mercure) sans expulser de l'air. Si on élève la pression à 55 cent. le dégagement de bulles commence. Le Poisson est alors opéré comme précédemment. On peut ensuite

produire à l'intérieur de sa vessie une pression de 160 centimètres d'eau (12 c. de mercure) sans qu'une seule bulle ne soit expulsée. L'animal eût sans doute supporté une pression plus forte ; mais la hauteur du tube manométrique était limitée. Après la mort, l'air s'échappa en abondance par le canal pneumatique et la pression dans la vessie garda une valeur constante de 25 centimètres d'eau.

Le fonctionnement normal du sphincter pneumatique est donc lié à l'intégrité des connexions de la vessie crâniale avec le labyrinthe. L'augmentation de volume de la vessie paraît produire dans le labyrinthe, par l'intermédiaire des osselets de WEBER, une excitation, qui détermine l'action inhibitrice et par suite le relâchement du sphincter.

Ce mécanisme, ainsi mis en évidence par l'expérience, ne définit sans doute pas toute la fonction de la vessie natatoire, considérée dans ses rapports avec le labyrinthe.

Dans un travail récent, S. BAGLIONI [2], qui n'a pas eu connaissance de mes recherches sur la fonction de l'appareil de WEBER (1904), pense que la vessie est le point de départ de divers actes réflexes. Il rappelle que chaque fois que le Poisson, par suite d'une variation de volume de sa vessie, est attiré à la surface ou vers le fond, il lutte contre cette tendance par d'actifs mouvements de nageoires. Le point de départ de ces mouvements réflexes ne serait autre que la vessie natatoire elle-même, sorte d'organe sensoriel, dont les parois seraient le siège d'excitations, dues aux variations de volume de l'organe. « Ces excitations spécifiques, dit-il, déterminent par voie réflexe, vraisemblablement par le labyrinthe, des mouvements de natation réglés et coordonnés, qui ont pour but immédiat, de porter le corps du Poisson dans un niveau convenable ». Chez les Poissons, dont la vessie n'entre pas en relation avec l'appareil labyrinthique, les excitations nécessaires se produiraient au niveau des terminaisons nerveuses, que DEINEKA [27] a mis en évidence dans les parois de la vessie. Cette hypothèse de S. BAGLIONI paraît être très vraisemblable.

CHAPITRE IX

LA VESSIE NATATOIRE ET L'ATTITUDE
DU POISSON.

Il convient d'étudier, d'une part, le rôle que la vessie natatoire peut jouer dans le maintien de la position normale du Poisson, en décubitus abdominal, et d'autre part quelle est l'influence de cet organe sur les changements d'attitude que présente le Poisson, lorsqu'il s'élève ou s'abaisse.

1^o MAINTIEN DU DÉCUBITUS ABDOMINAL. — On sait qu'un grand nombre de Poissons, lorsqu'ils sont morts, flottent à la surface, le ventre en l'air. Il semble donc que la vessie natatoire, allégeant la moitié inférieure du corps, tend à renverser sens dessus dessous le corps du Poisson et que ce dernier ne peut conserver son équilibre que par des mouvements légers, mais incessants de ses nageoires. C'est ce que montrent, en particulier, les expériences de MONOYER [59]. D'après cet auteur, les Poissons, dont toutes les nageoires ont été sectionnées, ou qui ont été paralysés par la section de la moelle, se retournent sur le dos et ne peuvent récupérer leur équilibre : « L'équilibre des Poissons est instable, dit-il, c'est-à-dire que leur centre de gravité est au-dessus du centre de poussée, lorsqu'ils sont dans le décubitus abdominal »; aussi « le jeu des nageoires et, plus particulièrement de la caudale, est nécessaire au maintien du décubitus abdominal ». MONOYER eut soin de spécifier que ces conclusions n'étaient pas susceptibles de généralisation et ne valaient que pour les Poissons, sur lesquels il avait expérimenté (Ablette, Goujon, Gardon, Barbeau, Perche). REGNARD [81] remarqua de même, qu'une Ablette, dont on a coupé les nageoires, arrive à la surface, le ventre en l'air, et conclut que l'équilibre du Poisson est peu stable. « On sait en effet, qu'un violent coup de queue peut le rompre et que le Poisson effrayé se retourne parfois, le ventre en haut, dans une fuite si rapide ». MARANGONI [55] arrive à une conclusion analogue.

Il semble cependant qu'il faille distinguer deux cas. 1^o Il est des Poissons chez lesquels la vessie occupe principalement la moitié

supérieure du corps. Le centre de gravité, ainsi abaissé, se trouve au-dessous du centre de figure et l'animal possède, de ce fait, un équilibre relativement stable. 2° Chez d'autres Poissons, la vessie allège surtout la moitié inférieure du corps ; le centre de gravité se trouve au-dessus du centre de poussée et le Poisson est alors en équilibre instable.

C'est ce que mettent en évidence les recherches expérimentales de A. JÆGER [50]. Cet auteur étudie d'une part des Poissons chez lesquels la vessie occupant surtout la région dorsale du corps, le centre de gravité de l'animal est au-dessous du centre de poussée (Perche, Tanche, Goujon) et d'autre part des Poissons, chez lesquels, la vessie occupant surtout la moitié inférieure du corps, le centre de gravité se trouve au-dessus du centre de poussée (Brochet, Gardon).

A. JÆGER constate que chez tous ces Poissons la section des nageoires horizontales n'amène pas de troubles marqués de l'équilibre ; mais si on y ajoute la section des nageoires verticales, y compris la nageoire caudale, les effets observés sont différents. Les Poissons du premier groupe (Perche, Tanche, Goujon) nageaient avec incertitude, mais pouvaient encore maintenir leur équilibre. Le Brochet inclinait l'axe de son corps tantôt à droite, tantôt à gauche ; la plupart du temps il restait sur le sol, appuyé sur ses moignons. Quant au Gardon, il se trouvait renversé, le ventre en haut, et se déplaçait dans cette situation anormale.

Il résulte de ces recherches que si, dans certains cas, la vessie tend à détruire l'équilibre du Poisson, elle contribue le plus souvent au maintien de cet équilibre, en allégeant la partie dorsale qui est la plus lourde. « La présence, dans la moitié supérieure, d'une cavité pneumatique d'un poids minime par rapport à son volume joue, en quelque sorte, le rôle d'un lest négatif. C'est un appareil d'allègement, qui fait redescendre le centre de gravité au dessous du centre de figure et assure à l'appareil flottant une stabilité relative, assez précaire d'ailleurs. » (P. BONNIER [9].)

2° CHANGEMENTS D'ATTITUDE DU POISSON PENDANT LA MONTÉE OU LA DESCENTE.

Lorsqu'un Poisson s'élève, il se déplace obliquement, la tête dirigée vers la surface ; lorsqu'il s'abaisse, il progresse, la tête dirigée vers le fond.

Frapé par l'existence, chez les Cyprins, d'une vessie divisée en deux lobes antérieur et postérieur, auxquels il attribuait la propriété

contractile (le lobe antérieur étant le plus extensible), J. MÜLLER [66] estima que cette disposition était en rapport avec les changements d'attitude de l'animal, au cours de ses déplacements.

« Ces particularités de structure, nous dit CHARBONNEL-SALLE, cette différence de propriétés physiques, ont suggéré, assez naturellement, il faut en convenir, l'idée d'un refoulement possible des gaz d'une loge de la vessie dans l'autre, soit par le jeu des fibres musculaires propres de la paroi (dont nous contestons absolument l'existence), soit par les muscles pariétaux du tronc. Ainsi, au gré du Poisson, tantôt la partie antérieure du corps, tantôt la postérieure seraient allégées; de là, déplacements du centre de poussée sur l'axe antéro-postérieur et facilité plus grande à changer de direction. L'axe du corps ayant été par ce mécanisme, dirigé dans le sens voulu, les nageoires se chargent d'exécuter le mouvement de progression ».

MONOYER [58] contribua à vulgariser cette théorie, en publiant deux observations fortuites qui ne paraissent pas bien probantes. De l'aveu même de l'auteur, la démonstration n'est pas rigoureuse. « Je ne suis pas encore en mesure, dit-il, de donner une démonstration complète et irréfutable de cette proposition ». A. JÆGER a récemment soutenu à nouveau la théorie de J. MÜLLER.

Cependant, CHARBONNEL-SALLE [18] démontra, à l'aide de la méthode graphique appliquée suivant le dispositif que j'ai déjà décrit en détail, le manque de fondement de l'hypothèse de J. MÜLLER. Il fit remarquer que l'absence de compression active de la vessie, lors des changements de niveau (ainsi que cela résulte de ses expériences), était contraire à l'idée d'un déplacement alternatif de la masse gazeuse d'arrière en avant ou réciproquement. De plus, lorsque les contractions des muscles des parois latérales se font sentir profondément et compriment la vessie, celle-ci se trouve pressée également dans toutes ses parties. Deux trocarts, enfoncés l'un dans le flanc droit, l'autre dans le flanc gauche d'une Tanche, font communiquer les deux loges de la vessie avec deux tambours à levier. Les secousses musculaires se traduisent, sur les deux graphiques, par des courbes de similitude absolue : « De forme tout à fait identique, ces secousses sont synchrones par leurs débuts, leurs sommets et leurs fins ».

Il faut donc rejeter l'hypothèse des déplacements actifs de la masse gazeuse : « ces prétendues actions adjuvantes de la locomotion ».

tion, dénuée de toute preuve positive, sont contraires aux résultats de l'expérience ».

D'ailleurs, les simples variations passives de volume que subit la vessie, lorsque le Poisson s'élève ou s'abaisse, peuvent faciliter le changement d'attitude que présente alors l'animal. J'ai déjà insisté, à plusieurs reprises, sur l'expansibilité et l'élasticité plus grande de la vessie crâniale. On comprend aussitôt que, pour une certaine augmentation de volume, l'augmentation partielle de la vessie crâniale est plus grande que celle de la vessie caudale; de même, pour une diminution de volume donnée, la diminution porte surtout sur la vessie crâniale. La partie antérieure du Poisson est ainsi rendue plus légère quand celui-ci s'élève, plus lourde quand il s'abaisse. Mais ce sont là des variations passives qui résultent de la locomotion et ne la conditionnent pas.

CHAPITRE X.

FONCTION RESPIRATOIRE ET FONCTION
PHONATRICE DE LA VESSIE NATATOIRE. —
ABSENCE DE LA VESSIE NATATOIRE.

I. — Fonction respiratoire.

La vessie natatoire des Dipneustes et de quelques Poissons Ganoides (*Lepidosteus*; *Amia*) est adaptée à la respiration aérienne, à la façon d'un poumon. Une semblable adaptation paraît être tout à fait exceptionnelle chez les Téléostéens. Les anciens naturalistes attribuaient, cependant, volontiers à la vessie natatoire un rôle respiratoire : cette opinion fut avancée par RONDELET [88], VIRELET, entre autres. FISCHER [95] émit l'hypothèse que la vessie servait à séparer l'oxygène dissous dans l'eau, tandis que les branchies séparaient ce gaz de l'eau elle-même. NIRSCH (*Commentatio de respiratione animalium*, Viterbergue) soutint une opinion analogue. Ces vues hypothétiques n'ont plus qu'un intérêt historique.

D'après JOBERT [51], la vessie natatoire de certains Téléostéens du Brésil (*Sudis gigas* CUV.; *Erythrinus unitaeniatus* SPIX, *E. brasiliensis* SPIX) servirait réellement à la respiration de l'animal. La ligature du canal pneumatique déterminerait en effet, la mort du Poisson par asphyxie.

J. MÜLLER fit remarquer, avec juste raison, que la vessie natatoire, en raison de sa vascularisation, ne pouvait être considérée comme un organe respiratoire : « Le principal caractère d'un poumon est, dit-il, d'avoir des vaisseaux sanguins se divisant dans l'organe respiratoire, des artères qui, à l'inverse des autres artères du corps, contiennent un sang noir, tandis que les veines contiennent un sang rose. Ce n'est pas le cas chez le Polyptère. Les artères du sac naissent des veines de la dernière branchie, qui n'est qu'une demi-branchie, les veines se jettent dans le foie....

» Les vessies celluleuses ne sont en aucune façon des poumons ; j'ai en effet trouvé, chez les Erythrins, que les vaisseaux se distinguent complètement des vaisseaux des organes respiratoires, que leurs

artères viennent des artères du corps et leurs veines retournent aux veines du corps.

» Il est par là établi, que les vessies natatoires, dans tous les cas, qu'elles soient celluleuses, comme celles des Reptiles, ou non, qu'elles aient leur ouverture dans le pharynx du côté du ventre, du dos, ou sur le côté, demeurent une vessie natatoire et que les poumons et les vessies natatoires sont anatomiquement et physiologiquement complètement distincts ».

La vessie est cependant parfois le siège de phénomènes respiratoires. A. MOREAU [61] constata que des Cyprins, qui, ayant sauté hors d'un bassin, étaient morts à terre, offraient, dans leur vessie natatoire, une proportion de gaz carbonique supérieure à celle des autres Cyprins restés dans le bassin.

A. MOREAU expérimenta sur des Perches. Les unes sont sacrifiées immédiatement par section de la moelle ; l'air de la vessie renferme 19 à 25 pour 100 d'oxygène. Les autres, placées dans une eau mal aérée et non renouvelée, meurent au bout de 24 heures : l'air de leur vessie renfermait 95 % d'azote ; le reste était du gaz carbonique ; tout l'oxygène avait disparu.

Un *Labrus*, placé dans des conditions spéciales où la proportion d'oxygène s'élève environ à 80 % et au delà, est soumis à une asphyxie prompte en le plaçant dans une quantité d'eau qui lui permettait à peine de se mouvoir : la proportion d'oxygène qui persistait dans l'intérieur était encore de 56 % après la mort.

JACOBS [49] faisait vivre une anguille pendant un temps plus ou moins long hors de l'eau. D'après HÜFNER, ce Poisson renferme normalement dans la vessie 44,7 % d'oxygène et 3,29 % de gaz carbonique. Une anguille, qui était morte après 36 heures de séjour dans l'air, avait une vessie complètement vide. L'auteur en conclut que la vessie aurait la signification fonctionnelle d'un réservoir de gaz respirable, utilisable en cas de nécessité.

D'ailleurs « les phénomènes d'hématose ou de respiration qu'on observe à la surface de la vessie natatoire ne se font pas, même dans les espèces les mieux douées, au point de vue de la circulation de l'organe, avec une très grande facilité ». Lorsque l'oxygène diminue beaucoup dans le sang, par suite de l'asphyxie, une partie du gaz oxygène de la vessie est résorbée. Mais cet oxygène, ayant été sécrété par le Poisson, à l'intérieur du réservoir gazeux, on peut dire qu'il vit aux dépens de sa propre substance. « Cette remarque,

ajoute A. MOREAU, suffit pour donner à cette fonction respiratoire son véritable caractère et dire qu'elle est accidentelle chez le Poisson ».

II. — Fonction phonatrice.

Les naturalistes ont depuis longtemps signalé l'existence de Poissons producteurs de sons. DUFOSSE [30], dans une série de communications à l'Académie des Sciences, signala divers mécanisme phonateurs et créa, pour désigner le phénomène, le terme d'*Ichthyosophose*. Les recherches des auteurs qui suivirent, tels que SÖRENSEN [95]; HADDON [43]; MÖBIUS [57] MOSELEY [63] précisèrent nos connaissances sur ce point.

Il ne m'appartient pas d'étudier ici les différents bruits, réunis sous le nom de stridulation, qui n'ont aucun rapport avec la vessie natatoire. Ils se trouvent d'ailleurs étudiés dans les traités classiques. (T. W. BRIDGE, in the Cambridge natural history, p. 356).

Pour expliquer les « bruits de souffle » que produisent divers Poissons, tels que l'Anguille, la Carpe, la Loche, le *Silurus glanis* LIN, DUFOSSE admit que ces bruits étaient produits par le passage des gaz de la vessie à travers le canal pneumatique et la bouche. Cette explication me paraît inexacte. J'ai vu, maintes fois, les Cyprins expulser de l'air, dans diverses conditions, sans que cette expulsion s'accompagnât de la production d'aucun bruit. D'ailleurs, l'étroitesse de la lumière du canal ne laisse sortir les gaz que sous la forme de bulles très fines, qui se rassemblent dans le pharynx avant d'être expulsées.

Chez certains Poissons, ainsi qu'il résulte des recherches de DUFOSSE, de A. MOREAU, certains muscles en rapport avec la vessie produisent des sons, que la vessie natatoire renforcerait.

Chez l'*Auchenipterus nodosus* BLOCH, Siluroïde de l'Amérique du Sud, certains muscles mettent en mouvement une pièce osseuse, jouant le rôle d'un ressort et relié à la vessie. Ils impriment ainsi à la vessie, par leur contraction et leur relâchement alternatif, un mouvement vibratoire.

Les vessies fonctionnant comme organe phonateur sont fréquemment pourvues de diverticules et de septa, qui paraissent destinés à renforcer les sons produits.

Quelquefois les muscles qui s'insèrent sur la vessie sont des

muscles des parois latérales du corps ou de la ceinture scapulaire (Lyres, Maigres, Ombrines).

A. MOREAU étudia expérimentalement la production des sons, émis par les Trigles ou Grondins. La vessie natatoire des Trigles (*T. hirundo*) est munie de muscles striés épais et forts, innervés par « deux nerfs volumineux, naissant de la moelle épinière, au-dessous des nerfs pneumogastriques et tout près de la première paire dorsale. La membrane muqueuse de la vessie natatoire forme, en s'adossant à elle-même, un repli ou diaphragme, qui subdivise la cavité en deux cavités secondaires, communiquant entre elles, par une ouverture circulaire, analogue à l'ouverture pupillaire ». Ce diaphragme renferme des fibres musculaires lisses circulaires, disposées en sphincter et des fibres lisses radiées.

A. MOREAU put reproduire les sons caractéristiques des Grondins en excitant, soit les nerfs qui se rendent à la vessie natatoire, soit directement les muscles de la vessie. L'extrémité postérieure de la vessie ayant été sectionnée, la galvanisation des nerfs ne produisait plus de sons ; mais on pouvait voir le diaphragme entrer en vibrations.

Je ne m'étendrai pas davantage sur ces mécanismes producteurs de son dont l'étude est devenue classique.

III. — Disparition de la vessie natatoire.

On sait que la vessie natatoire manque chez tous les Cyclostomes et les Sélaciens. Les diverticules œsophagiens, signalés par MICKULO MACLAY (1867) chez des embryons de Sélaciens, revus par P. MAYER (1894), qui les observa même sur des *Mustelus* adultes, ne paraissent avoir que des rapports très hypothétiques avec la vessie natatoire.

Un assez grand nombre de Téléostéens sont, à l'état adulte, dépourvus de vessie natatoire. Des listes de ces Poissons sans vessie ont été publiées par DE LA ROCHE [28] ; H. MILNE EDWARDS [56] ; STANNIUS [98] ; S. BAGLIONI [2]. Cette absence de vessie fut un argument que l'on opposa souvent à la théorie de BORELLI (GOURIET). L'étude la plus intéressante consiste à rechercher quelles relations existent entre la disparition de la vessie natatoire et les conditions éthologiques dans lesquelles se trouvent les Poissons.

Certaines familles de Téléostéens sont entièrement dépourvues de vessie natatoire. Quelques autres (Scombridæ, Blenniidæ, Polynemidæ) renferment des genres pourvus de vessie, tandis que d'autres

en sont privés. Enfin, dans un même genre, les espèces peuvent se comporter différemment. C'est ainsi que deux espèces de Maquereaux, *Scomber colias* LIN. et *S. pneumatophorus* DE LA ROCHE ont une vessie natatoire, alors que le Maquereau commun (*S. scombrus* LIN.) ne possède pas cet organe.

S. BAGLIONI [2] a récemment soutenu que l'absence de vessie natatoire caractériserait les Poissons de fond, les Poissons « benthoniques » selon son expression, tandis qu'elle se rencontrerait chez les Poissons « nektoniques ».

Quelques Ichthyologues avaient déjà signalé cette relation entre l'absence de vessie et la vie des Poissons sur le fond de la mer : c'est ce qu'avaient remarqué F. DAY [26] en étudiant les Poissons de la mer des Indes et BRIDGE et HADDON au cours de leurs recherches sur les Silures. DAGUIN [25] avait déjà signalé, que « les Poissons qui rampent au fond des eaux n'ont pas de vessie natatoire, ou n'en ont qu'une très petite ».

Il y aurait quelques exceptions à cette règle. Le Thon a été longtemps considéré comme dépourvu de vessie ; mais il s'agit évidemment d'une erreur, car la vessie de cet animal a été décrite en détail par M. MALM dans sa « Faune du Bohuslän ». Le *Scomber scombrus* LIN., et l'*Orthogoriscus mola* BL. quoique pélagiques, ne possèdent pas de vessie natatoire.

On a pu établir, d'autre part, que maints Poissons, dépourvus à l'état adulte de vessie pneumatique, en possèdent une pendant leur jeune âge, alors qu'il ont une vie pélagique. Ces vessies natatoires destinées à subir une régression ont été signalées par CUNINGHAM [22] chez *Rhombus lævis* ROND., EHRENBAUM [32] chez des Pleuronectidæ ; THILO [99] chez les Soles et S. BAGLIONI [2] chez *Uranoscopus scaber* LIN.

CONCLUSIONS.

I. — La vessie natatoire est un organe, dont la forme et la structure présentent des variations étendues, suivant les fonctions auxquelles la vessie est adaptée.

II. — La vessie natatoire des Cyprins n'est pas contractile ; elle est, en effet, dépourvue de fibres musculaires.

III. — Le rôle hydrostatique de la vessie aérienne n'est pas de déterminer la locomotion du Poisson par des modifications *actives* de son volume. Ces modifications actives n'existent pas. La vessie subit, au contraire, des modifications de volume *passives*, conditionnées par les changements de la pression extérieure qui s'exerce sur elle. Il en résulte que la vessie a pour rôle : 1^o de donner au Poisson la densité de l'eau, pour un certain niveau où se trouve son plan d'équilibre ; 2^o de faciliter, par l'augmentation ou la diminution passives de son volume, la montée ou la descente du Poisson, lorsque celui-ci s'est écarté, par un mouvement initial, de son plan d'équilibre. Mais 3^o elle crée pour le Poisson un danger ; car si l'animal s'est élevé à un niveau tel, que la force de ses nageoires ne puisse plus lutter contre l'allègement dû à la dilatation de sa vessie, il est condamné à continuer le mouvement commencé, jusqu'à ce qu'il soit arrivé à la surface où il demeure, énormément distendu et inerte.

IV. — La vessie est le siège de modifications de volume, actives, mais lentes. Le procédé est une augmentation ou une diminution de la quantité de gaz renfermé dans la vessie. Le niveau du plan d'équilibre du Poisson peut ainsi se déplacer.

V. — La vessie natatoire renferme les éléments de l'air atmosphérique, mais en proportion différente. Le fait le plus remarquable est la quantité, parfois considérable, d'oxygène. C'est, d'ailleurs, aux dépens de cet élément que se fait la régulation de la masse gazeuse. Toute augmentation de la quantité de gaz se fait par une *sécrétion d'oxygène* ; toute diminution, par une résorption de ce gaz. Les autres gaz ne pénètrent dans la vessie que par simple diffusion.

VI. — L'organe sécréteur d'oxygène est typiquement représenté par les corps rouges. Un corps rouge se compose d'un paquet vasculaire, disposé en réseaux admirables, et d'une portion de

l'épithélium vésical différenciée en glande gazeuse. Une autre formation vasculaire, l'Oval, serait l'organe de résorption de l'oxygène.

VII. — Le canal pneumatique sert à l'évacuation au dehors, des gaz en excès. Il est pourvu, chez les Cyprins, d'un sphincter, que j'ai décrit sous le nom de *sphincter pneumatique*. Par sa tonicité, ce sphincter ne permet la sortie des gaz que lorsque leur tension, dans la vessie, a atteint une certaine valeur. A ce moment se produit en effet une action inhibitrice qui commande le relâchement du sphincter et laisse les gaz s'échapper. J'ai démontré que le point de départ de cette action inhibitrice réflexe se trouve dans les excitations que produit au niveau du labyrinthe, par l'intermédiaire des osselets de Weber, l'augmentation de volume de la vessie. Le réflexe inhibiteur ne se produit plus quand le Poisson est anesthésié ou quand on a sectionné le faisceau qui relie la vessie natatoire aux osselets de Weber.

VIII. — La vessie natatoire est en relation, chez beaucoup de Poissons, avec l'appareil labyrinthique, soit par des prolongements creux, soit par les osselets de Weber. Les Poissons pourvus de ce dernier dispositif ont en général une vessie divisée en deux parties : une vessie crâniale, plus extensible et plus élastique, et une vessie caudale. La vessie crâniale, apparue secondairement, est une partie différenciée spécialement, en rapport avec la transmission au labyrinthe, par les osselets, des variations même très faibles de la pression à l'intérieur de la vessie. La signification de cet appareil n'est pas encore complètement élucidée. Il semble servir à déterminer divers actes réflexes. J'ai mis en évidence, chez les Cyprins, le rôle qu'il joue dans l'ouverture du canal pneumatique.

IX. — La vessie occupe tantôt la région dorsale, tantôt la région ventrale du corps. Dans le premier cas, elle allège principalement la moitié supérieure du corps, le centre de gravité se trouve alors au-dessous du centre de poussée : l'équilibre est stable (Perche). Dans le second cas, elle allège la moitié inférieure du corps et le centre de gravité se trouve au-dessus du centre de poussée, l'équilibre est instable (Gardon). — Le Poisson s'élève la tête dirigée en haut et s'abaisse la tête dirigée en bas. Cette orientation n'est pas due, comme on l'avait admis, à un refoulement actif de l'air d'une vessie dans l'autre (Cyprins), car ces vessies ne sont pas susceptibles d'être

activement comprimées. Le phénomène paraît être facilité par les variations passives que subit le volume de l'organe lorsque le Poisson change de niveau. Ces variations, étant en effet plus considérables au niveau de la vessie crâniale plus élastique, allègent ou alourdissent la moitié antérieure du corps plus que la postérieure.

X. — La vessie natatoire ne remplit pas une fonction respiratoire, au sens propre du mot. En cas d'asphyxie, le Poisson peut simplement résorber en totalité ou en partie l'oxygène contenu dans sa vessie.

XI. — La vessie pneumatique, chez certains Poissons, renforce à la manière d'un organe de résonance, les vibrations produites par les contractions rapides de muscles, groupés en appareils plus ou moins compliqués. Elle sert ainsi à la production des sons qu'émettent ces animaux.

XII. — Certains Poissons sont dépourvus de vessie natatoire. Sauf de rares exceptions, ce sont tous des Poissons de fond, qui restent pendant toute leur vie adulte sur le fond de la mer ; ces Poissons n'ont jamais la densité de l'eau, quel que soit le niveau auquel ils se tiennent. Les jeunes, qui ont une vie pélagique, possèdent une vessie qui régresse, par manque d'usage, lorsque l'animal gagne le fond de la mer.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. ARTEDI (PETR.). — Ichthyologia, sive opera omnia de Piscibus. Lugduni Batavorum, 1738.
2. BAGLIONI (S.). — Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. (*Zeitschr. f. allgem. Physiol.*), 1908, VIII, 80 p.
3. BAUDELLOT (M.-E.). — De la détermination des pièces osseuses, qui se trouvent en rapport avec les premières vertèbres, chez les Cyprins, les Loches et les Silures. (*C. R. Ac. Sc.*), 1868, p. 330-334.
4. BERLACH. — Symbola ad anatomiam vesicæ natatoris piscium. Königsberg, 1834.
5. BERGMANN (C.) et LEUCKART (R.). — Vergleichende Anatomie und Physiologie. Stuttgart, 1851.
6. BIOT. — Mémoire sur l'air contenu dans la vessie natatoire des Poissons. (*Mém. de la Soc. d'Arcueil*), 1807, I, 252.
7. BLOCH (L.). — Schwimmblase, Knochenkapsel u. Weberscher Apparat von *Nemachilus barbatulus*, Gunther. (*Jen. Zeitschr. für Naturwiss.*), 1900, 1-61.
8. BOHR (C.). — Sur la sécrétion de l'oxygène dans la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1892, CXIV, 1560-1562.
9. BONNIER (P.). — Sur les fonctions statique et hydrostatique de la vessie natatoire et leurs rapports avec les fonctions labyrinthiques. (*C. R. Soc. Biol.*), 1895, II.
10. BORELLI. — De motu animalium ex unico principio statico deducta. Lugduni Batavorum, 1685.
11. BOYLE (R.). — (*Philosophical Transactions for the year, 1675-79*), X, p. 310.
12. BRIDGE (W.). — The Air-Bladder in certain Siluroid Fishes. (*Birmingham, Phil. Soc. Proc.*), 1888, V, 6.
13. BRIDGE (W.). — The Air-Bladder and its connexion with the auditory organ in *Notopterus borneensis*. (*Journ. of the Linnean Soc.*), 1900, XXVII, 503.
14. BRIDGE (W.) et HADDON. — Contribution to the Anatomy of Fishes. I. The Air-Bladder and Weberian ossicles in the Siluroid fishes. (*Philos. Transact. of the Roy. Soc.*), 1889-1893.
15. BRODBELT. — On the Elastic Fluid contained in the Air-Vessels of Fish. (*Nicholson's Journ. of Nat. Phil.*), 1797, I, 264.
16. BYKOWSKI (L.) et NUSBAUM (J.). — Beiträge zur Morphologie des parasitischen Knochenfisches *Fierasfer*, Cuv. (*Bull. de l'Acad. d. Scienc. de Cracovie*), 1904.
17. CHARBONNEL-SALLE (L.). — Sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. (*C. R. Ac. Sc.*), 1887, V, 104.
18. CHARBONNEL-SALLE (L.). — Recherches expérimentales sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*), 1887, (7), II, 305-331.

19. COGGI (A.). — Intorno ai corpi rossi della vesica natatoria di alcuni Teleostei. (*Mitteil. aus. d. zoolog. Station zu Neapel*), 1887, VII, 381.
20. CONFIGLIACHI. — Sull' analisi dell' aria contenuta nella vesica natatoria dei Pesci. Pavie, 1809.
21. CORNING. — Beiträge zur Kenntnis der Wundernetzbildungen in den Schwimmblasen der Teleostier. (*Morph. Jahrb.*), 1888, XIV.
22. CUNINGHAM (J.-T.). — A treatise on the common sole (*Solea vulgaris*). Plymouth, 1890.
23. CUVIER. — Rapport fait à la classe des sciences physiques et mathématiques, sur le mémoire de M. Delaroche, relatif à la vessie aérienne des Poissons. (*Ann. Mus. Hist. Nat.*), 1809.
24. CZERMAK (J.-N.). — Vorläufige Mittheilungen über die Schwimmblase von *Esoc lucius*. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*), 1850, II, 121-123.
25. DAGUIN (P.-A.). — Traité élémentaire de Physique. Paris et Toulouse, 4^e édit., 1878, I, 132.
26. DAY (F.). — On the Air-Bladder of Fishes. (*The Zoologist.*), 1886, 97.
27. DEINEKA. — Zur Frage über den Bau der Schwimmblase. (*Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*), 1905, LXXVIII, 149.
28. DELAROCHE. — Observations sur la vessie aérienne des Poissons. (*Ann. Mus. Hist. Nat.*), 1809, XIV, 184.
29. DUFOSSÉ. — De l'Ichthyopsophie ou des différents phénomènes physiologiques, nommés voix des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1858, XLVII, 916.
30. DUFOSSÉ. — De l'Ichthyopsose ou des différents phénomènes physiologiques, nommés voix des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1866, LXII, 978.
31. DUGÈS (A.). — Traité de Physiologie comparée, II, 132.
32. EHRENBAUM (E.). — Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. (*Wissenschaft. Meeresunters. usw., neue Folge*), II, Heft 1.
33. EMERY (C.). — Fierasfer. Monographie. (*Fauna u. Flora des Golfes von Neapel*), 1880.
34. ERMAN. — Untersuchungen über das Gas in der Schwimmblase der Fische. (*Ann. der Physik, von Gilbert*), 1808, XXX, 113-130.
35. FISCHER. — Versuch über die Schwimmblase der Fische, in-8^o, 1795.
36. FOURCROY. — Observations sur le gaz contenu dans la vessie natatoire de la Carpe. (*Annal. de Chimie*), 1790, I, 47.
37. GEOFFROY ST-HILAIRE (ET.). — Description de l'Égypte, Hist. Natur., 1809, I, 31.
38. GEOFFROY ST-HILAIRE (ET.). — Des usages de la vessie aérienne des Poissons. (*Annal. du Museum*), 1809, XIII, 460-464.
39. GMELIN (F.). — Commentaires de la 13^e édit. du *Systema naturæ* de LINNÉ, 1789, I, 1127.
40. GOURIET (E.). — Du rôle de la vessie natatoire. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*), 1866 (5), VI, 369-382.
41. GUYÉNOT (E.). — Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la vessie natatoire des Cyprinidés, in-8^o, 1904, 40 p., 2 Pl.
42. GUYÉNOT (E.). — Contribution à l'étude anatomique et physiologique de la vessie natatoire des Cyprinidés (*C. R. Soc. Biol.*), 13 mai 1905, LVII, 794.

43. HADDON. — Der Schallapparat eines zirpenden Fisches. (*Journ. Anat. and Phys.*), 1881, XV, 322 (Analyse in *Kosmos*, X, 140).
44. HARTING (P.). — Le Physomètre, nouvel instrument pour la détermination de volumes variables d'air ou d'autres corps, surtout de la vessie natatoire des Poissons. (*Archives Néerlandaises*), 1872, VII, 289-327.
45. HASSE (G.). — Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. — Das Gehörorgan der Fische. (*Anatom. Studien*), I, 1873.
46. HEUSINGER. — Bemerkungen über das Gehörwerkzeug des *Mormyrus cyprinoides*, *Gastroblecus compressus* und *Pimelodus synodontis*. (*Mec- kel's Archiv. f. Anat. u. Phys.*), 1826, 324-327.
47. HOLMGREN (E.). — Beiträge zur Morph. der Zelle. II. Anatom. Hefte, 1904, XXV.
48. HUFNER (H.). — Zur physikalischen Chemie der Schwimmblasenorgane. (*Archiv. Anat. Phys., Phys. Abth. de Du Bois REYMOND*), 1892, II, 54-80.
49. JACOBS. — Ueber die Schwimmblase der Fische. Inaug. dissert. Tübingen, 1898.
50. JÆGER (A.). — Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Inaug. dissert. Leipzig, 1903.
51. JOBERT. — Recherches anatomiques et physiologiques pour servir à l'histoire de la respiration chez les Poissons. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*), 1878, (6), VII, 7 p.
52. KOELREUTER (J.-T.). — Descriptio Cyprini rutili, quem Halawel Russi vocant, historico-anatomica. (*Novi. Comment. Petropolitani*), 1770, XV, 494-503, I pl.
53. LEYDIG (F.). — Einige histologische Beobachtungen über den Schlamm- peitzger (*Cobitis fossilis*). (*Müller's Archiv. f. Anat. Phys.*), 1853, 3-8.
54. LEYDIG (F.). — Kleinere Mitteilungen zur tierischen Gewebelehre (*Müller's Archiv. f. Anat. Phys.*), 1854.
55. MARANGONI. — Fonctions de la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1880, XC, 1293.
56. MILNE-EDWARDS (H.). — Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée, 1858, II, 372.
57. MÖBIUS (K.). — *Balistes aculeatus*, ein trommelnder Fisch. (*Sitzungsber. Akad. d. Wiss. Berlin*), 1889, 999-1006.
58. MONOYER (M.). — Étude de l'équilibre et de la locomotion chez les Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1866, LXII, 847.
59. MONOYER (M.). — Recherches expérimentales sur l'équilibre et la locomotion des Poissons. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*), 1866, (5), VI, 5-15.
60. MORAT (J.-P.) et DOYON (M.). — Traité de Physiologie, 1900, IV, 61.
61. MOREAU (A.). — Sur l'air de la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1863, LVII. — Plusieurs notes in (*C. R. Ac. Sc.*), de 1863 à 1876).
62. MOREAU (A.). — Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*), 1876 (6), IV, 85 p., 2 pl.
63. MOSELEY. — Notes by a Naturalist on H. M. S. « Challenger ». London, 1879, 51.

64. MÜLLER, AUGUST. — Beobachtungen z. vergleich. Anatomie der Wirbelsäule. (*J. Muller's Archiv. f. Anat. Phys.*), 1853.
65. MÜLLER, JOHANNES. — Von den Blutgefäßkörpern der Schwimmblase. (*Abhandl. d. Berliner Akademie*), 1839.
66. MÜLLER, JOHANNES. — Untersuchungen ueber die Eingeweide der Fische. (*Abhand. d. Berliner Akademie*), 1843.
67. NEEDHAM. — *Disquisitio anatomica de formato foetu*. Amsterdam, 1668.
68. NUSBAUM (J.). — Ueber das anatomische Verhältnis zwischen das Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. (*Zool. Anz.*), 1881, IV, 552-556.
69. NUSBAUM (J.) et REIS (M^{me} C.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie des s. g. Ovals, in der Schwimmblase der Fische. (*Bull. Acad. d. Sciences, Cracovie*), Déc. 1905, 778-784.
70. NUSBAUM (J.) et SIDORIAK (S.). — Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei dem Schleimbeiszer (*Cobitis fossilis*). (*Anatom. Anzeig.*), 1899, XIV, 209-223.
71. OWEN (R.). — *Anatomy of Vertebrates*. London, 1866, I, 497.
72. PERRAULT (C.). — *Œuvres de physique et de mécanique*, 1721, II, 382.
73. PETIT. — *Histoire de la Carpe*. (*Mém. Ac. Sc.*), 1733, 197-222, 6 pl.
74. PRESTON (C.). — A general idea of the structure of the internal parts of fishes. (*Philos. Transact.*), 1805-97, XIX, 419.
75. PRIEFER. — *Über die Funktion der Schwimmblase*. Berlin, 1892.
76. PROVENCAL et HUMBOLDT. — *Recherches sur la respiration des Poissons*. (*Mém. Soc. Arcueil*), 1809, II, 400.
77. QUEKETT. — On a peculiar arrangement of blood-vessels in the Air-Bladder of fishes; with some remarks on the evidence they afford of the function of that organ. (*Trans. of the microscop. Soc. of London*), 1844, I, 99.
78. RATHKE. — *Bemerkungen über die Schwimmblase einiger Fische*. Beiträge Z. Geschichte d. Tierwelt, 1827.
79. RAY (J.). — Letter containing some consideration on the conjecture about the swimming bladders in fishes. (*Philos. Transact.*), 1675, X, 349-351.
80. REDI (F.). — *De animalculis vivis, quæ in corporibus animalium vivorum reperientur observationes; latinas fecit P. Coste*. Amstelodami, 1708, 26 pl.
81. REGNARD. — *Sur l'action statique de la vessie natatoire des Poissons* (*C. R. Soc. Biol.*), 1895, II.
82. REINHARDT. — *Über die Schwimmblase in der Familie Gymnotini*. (*Arch. f. Naturgesch.*), 1854, I, 167-184.
83. REIS (M^{me} C.). — *Contribution à la morphologie des ossicules de Weber et de la vessie natatoire chez le Siluroïdes nebulosus*. (*Bull. Akad. d. Sc., Cracovie*), 1905, 220-228, 1 pl.
84. REIS (M^{me} C.) et J. NUSBAUM. — *Zur Histologie der Gasdrüse in der Schwimmblase der Knochenfische, zugleich ein Beitrag zur Trophospongienfrage*. (*Anatom. Anzeig.*), 1905, XXVII.

85. REIS (M^{me} C.) et J. NUSBAUM. — Weitere Studien zur kenntnis des Baues und der Funktion der Gasdruse und des Ovals in der Schwimmblase der Knochenfische (*Ophididae, Percidae*). (*Anatom. Anzeig.*), 1906, XXVIII, 177-191, 2 pl.
86. RICHARD (J.). — Sur les gaz de la vessie natatoire des Poissons. (*C. R. Ac. Sc.*), 1895, CXX, 745.
87. RIDGEWOOD (W. G.). — The Air-Bladder and Ear of British Clupeoid Fishes. (*Journ. of Anat. and Phys.*), 1892, XXVI, 26-42.
88. RONDELET. — De piscibus marinis. Lugduni, 1554.
89. ROSENTHALUS. — Ichthyotomische Tafeln. Berlin, 1812. (Taf. I, fig. 2-7).
90. SAGEMEHL (M.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. (*Morph. Jahrb.*), 1885, X.
91. SAGEMEHL (M.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. (*Morph. Jahrb.*), 1891, XIV et (*Morph. Jahrb.*), 1895.
92. SCHNEIDER (G.-I.). — In Pet. Artedi. Synonymia piscium, sive historia piscium naturalis et literaria ; auct. J. B. SCHNEIDER. Leipzig, 1789.
93. SCHULTZE (F.-E.). — Die Lungen und die Schwimmblase der Fische. (*Stricker's Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere*), 1871, I.
94. SIDORIAK (S.). — Przycz. do kwestyi wzajemnego stozunku organu sluchu i pecherza plawnego u ryb piskorzowatych i karpiowatych. (*Kosmos*), 1900. (Appareil auditif et vessie natatoire de la Loche et de la Carpe).
95. SORENSEN (W.). — Om Lydorganer hos Fiske. En physiologisk og comparativ. anatomisk Undersogelse. Kjobenhavn, 8°, 1884, 256 p., 4 pl.
96. SORENSEN (W.). — Om Forbeninger i Swomblaeren, Pleura og Aortas Vaeg og Sammensmeltning, samt de saakaldte Weberske Knoglers morphologi. (Sur les ossifications de la paroi de la vessie natatoire, de la plèvre, et de l'aorte et leur fusion avec la colonne vertébrale, surtout chez les Siluroides et sur la morphologie des ossicules de Weber). (*Vid. Selsk. Skrifter, Kjobenhavn*), 1890, VI, 67-152, 3 pl. (Résumé en français).
97. SPALLANZANI. — Cité d'après H. MILNE EDWARDS. Leçons de Physiologie et d'Anatomie comparée, II, 257.
98. STANNIUS. — Zootomie der Fische.
99. THILO (O.). — Das Schwinden der Schwimmblasen bei den Schollen. (*Zool. Anz.*), 2 avril 1907, XXI.
100. TRAUBE-MENGARINI (M^{me}). — Ueber die Gase in der Schwimmblase der Fische. (*Archiv. f. Anat. Phys., phys. Abtheil.*), 1889.
101. TREVIRANUS. — Über die Verrichtung der Schwimmblase bei den Fischen. Bremen, 1817.
102. VINCENT et BARNES. — On the structure of the red glands in the swim-bladder of certain fishes. With a note on their possible function. (*Journ. Anat. and Physiol.*), London, 1896, XXX.
103. WEBER (E.). — De aure et auditu hominis et animalium. Pars I, de aure animalium aquatiliium. Leipzig, 1820 ; Pl. III à X.

104. WIEDERSHEIM. — Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, 1883.
105. WIBLUGHBY (F.). — De historia Piscium, libri IV. . . . cum appendice historias et observationes in supplementum operis collatæ complectente. Totum opus recognovit, coaptavit, supplevit J. RAY. Londin., 1743.
106. WRIGHT (R.) RAMSAY. — The relationship between the Air-Bladder and auditory organ in *Amiurus*. (*Zool. Anz.*), 1884, VII, 248-252.
-

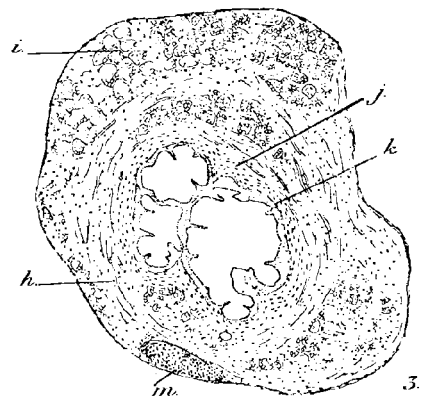
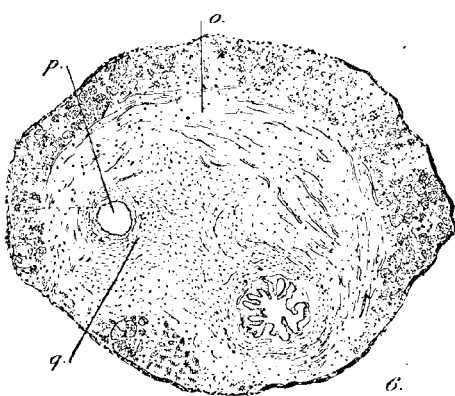
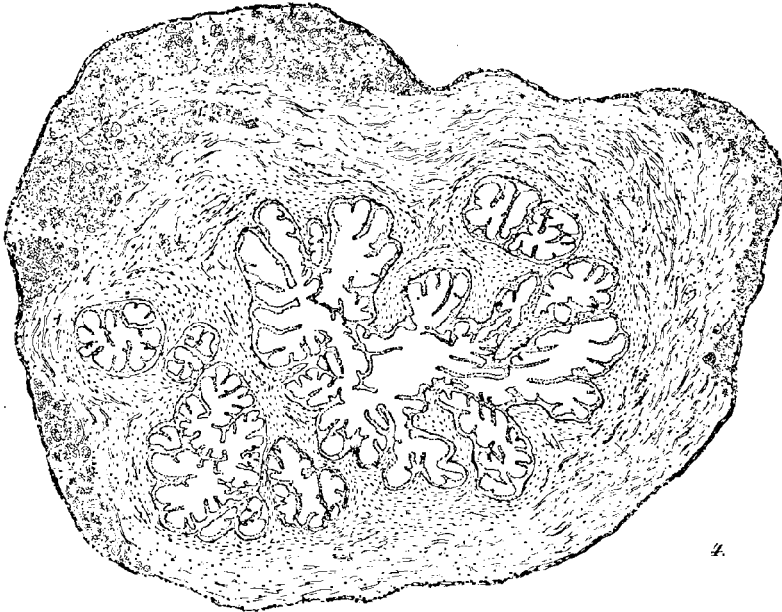
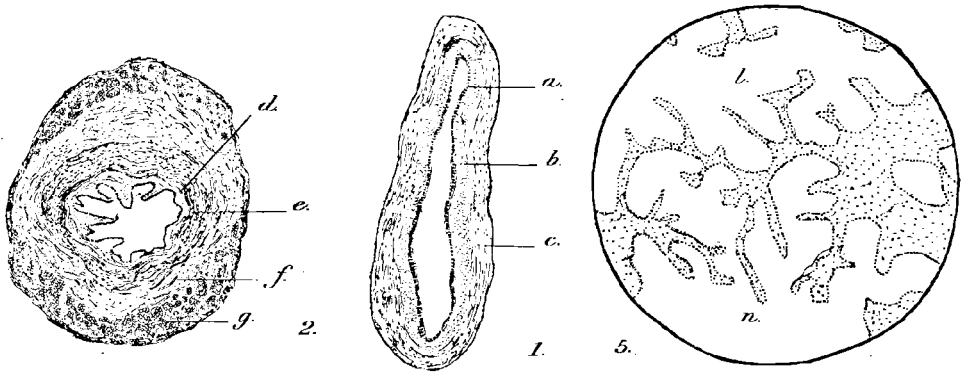
PLANCHE III.

EXPLICATION DE LA PLANCHE III.

(Les dessins sont réduits de 1/2).

- Fig. 1. — Coupe transversale du canal pneumatique de la Tanche, au voisinage de l'orifice vésical. Obj. 3. Oc. 2. — *a*, épithélium ; *b*, tissu conjonctif ; *c*, fibres élastiques circulaires.
- Fig. 2. — Coupe transversale du canal pneumatique de la Tanche pratiquée suivant la ligne 3-4 de la figure 4 (dans le texte). Obj. 3, Oc. 2. — *d*, tissu conjonctif ; *e*, fibres élastiques circulaires ; *f*, fibres musculaires striées circulaires ; *g*, fibres musculaires striées longitudinales.
- Fig. 3. — Coupe transversale du renflement œsophagien (canal pneumatique de la Carpe). Obj. 3, Oc. 2. — *h*, tissu conjonctif ; *j*, fibres musculaires lisses ; *k*, fibres musculaires striées circulaires ; *l*, fibres musculaires striées longitudinales ; *m*, section d'un nerf (branche du rameau intestinal du pneumogastrique).
- Fig. 4. — Coupe transversale du renflement œsophagien (canal pneumatique de la Tanche), pratiquée suivant la ligne 1-2 de la figure 4 (dans le texte). Obj. 3, Oc. 2. On voit la lumière du canal divisée en nombreuses lumières secondaires.
- Fig. 5. — Une partie de la muqueuse du canal pneumatique ; on voit de nombreuses villosités et une cloison muqueuse séparant la lumière du canal en deux lumières secondaires *l* et *n*. — Obj. 5 ; Oc. 2.
- Fig. 6. — Coupe transversale du canal pneumatique de la Tanche, au niveau du renflement œsophagien. Obj. 3 ; Oc. 2. La lumière du canal s'est divisée en deux canaux, dont l'un (*p*) se termine plus loin en cœcum et constitue donc un simple diverticule ; *q*, fibres élastiques circulaires ; *o*, fibres musculaires striées circulaires.
-

Lillecap.L.Danel



E. GUYÉNOT del.

VESSIE NATATOIRE.

PUBLICATIONS
DE LA
STATION ZOOLOGIQUE DE WIMEREUX

I.

BULLETIN SCIENTIFIQUE DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

II.

TRAVAUX DU LABORATOIRE

- I. JULES BARROIS, Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires, *in-4°*, 305 pages, 16 planches coloriées et noires (1877)..... 30 fr.
- II. PAUL HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, *in-4°*, 213 pages, 11 planches (1879). 30 fr.
- III. ROMAIN MONIEZ, Essai monographique sur les Cysticerques, *in-4°*, 190 pages, 3 planches (1880)..... 10 fr.
- IV. ROMAIN MONIEZ, Mémoires sur les Cestodes, *in-4°*, 238 pages, 12 planches (1881)..... 20 fr.
- V. A. GIARD et J. BONNIER, Contributions à l'Étude des Bopyriens, *in-4°*, 272 pages, 10 planches dont 6 coloriées, et 26 fig. dans le texte (1887)..... 40 fr.
- VI. EUGÈNE CANU, Les Copépodes du Boulonnais, *in-4°*, 354 pages, 30 planches dont 8 coloriées, et 20 fig. dans le texte (1892)..... ÉPUISE
- VII. MISCELLANÉES BIOLOGIQUES dédiées au professeur ALFRED GIARD à l'occasion du 25^e anniversaire de la fondation de la Station zoologique de Wimereux (1874-1899) *in-4°*, 636 pages, 33 planches et 30 fig. dans le texte (1899)..... 50 fr.
- VIII. JULES BONNIER, Contribution à l'étude des Épicaïres, les Bopyridæ, *in-4°*, 478 pages, 41 planches et 62 fig. dans le texte (1900)..... 50 fr.
-

Dépositaires des Publications du Laboratoire de Wimereux

Paris, PAUL KLINCKSIECK, 3, rue Corneille ;
Berlin, FRIEDLÄNDER & SOHN, N.-W., 11, Carlstrasse ;
Londres, DULAU & C^o, 37, Soho-Square.

SOMMAIRE

	pages.
L. BLARINGHEM. — La parthénogénèse des plantes supérieures (avec 17 fig. dans le texte). .	113
Et. RABAUD. — Notes critiques sur les mœurs des Pompiles	171
H. PIÉRON. — Contribution à la Biologie de la Patelle et de la Calyptrée (avec 1 fig. dans le texte).	183
Em. GUYÉNOT. — Les fonctions de la vessie natatoire des Poissons téléostéens (avec Pl. III et 4 fig. dans le texte)	203



Paraîtront dans les prochains fascicules :

- Am. Delcourt.** — Recherches sur la variabilité du genre *Notonecta* (Contribution à l'étude de la notion d'espèce).
- Daudin.** — Travaux et problèmes relatifs à la Parthénogénèse artificielle.
- Ch. Julin.** — Phosphorescence des œufs et embryons de *Pyrosoma*.
- Cépède et Poyarkoff.** — Sur un infusoire Astome parasite du foie des *Cyclus*.
- G. Bohn.** — Les applications de la notion de sensibilité différentielle à l'analyse des instincts.

L'Impr. L. Danel.