REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Vol. 25, nº 16. — Décembre 1917.

Le genre Loxodes

PAR

E. PENARD,

Dr ès sciences.

Avec 12 figures dans le texte.

On s'est beaucoup occupé du Loxode. O.-F. Müller, Dujardin, Perty, Ehrenberg, Stein, Claparède et Lachmann, Engelmann, Stokes, pour ne citer que les principaux des observateurs, l'ont examiné dans ses grandes lignes; Wrzesniowsky, Balbiani, ont poussé plus à fond leur étude. Bütschli enfin, puis tout récemment Joseph et Kazanzeff, ont dirigé leurs recherches avant tout sur les phénomènes de la division.

Le *Loxodes rostrum* est en effet, parmi les Infusoires, l'un des plus intéressants qu'on puisse étudier. « Il est absolument certain », dit Joseph à ce sujet, « que nous avons dans le *Loxodes* un organisme qui s'écarte du type habituel des Ciliés par plusieurs traits fondamentaux » ; et pour mon compte, je me rangerai volontiers à l'opinion de l'auteur allemand.

Dans les deux années qui viennent de s'écouler, j'ai mis quelque persévérance à étudier le Loxode, et mes recherches apporteront, me semble-t-il, quelques faits nouveaux et d'une certaine importance à la connaissance de cet organisme.

Disons tout de suite que, si le *Loxodes rostrum* est aujourd'hui couramment considéré comme seul et unique représentant du genre, on en a pourtant décrit d'autres : *Loxodes vorax* et *Loxodes magnus* de Stokes, dont les noms doivent en effet

disparaître, et sur lesquels nous aurons à revenir brièvement; puis le *Loxodes striatus*, décrit à l'origine par Engelmann sous le nom de *Drepanostoma striatum* et que les auteurs récents sont unanimes à considérer comme un « type » un peu spécial du *Loxodes rostrum* lui-même, mais auquel mes études m'ont conduit à reconnaître une valeur spécifique réelle.

Dans les pages qui vont suivre, deux *Loxodes* seront alors considérés à part l'un de l'autre, *Loxodes rostrum* et *Loxodes striatus*, et nous aurons plus tard à discuter la question de leur valeur spécifique réelle ou supposée.

Je ne passerai que rapidement, il faut l'ajouter, sur l'organisation générale de l'animal, suffisamment connue aujourd'hui, pour traiter plus à fond des points sur lesquels mes recherches ont apporté quelques éclaircissements.

Loxodes rostrum O.-F. Müller.

« On peut décrire brièvement la forme générale du Loxode comme celle d'une lamelle fusiforme dont l'extrémité antérieure acuminée se recourbe élégamment en arc de cercle vers un des bords et imite une sorte de bec ou rostre, qui donne à l'animal la physionomie spéciale qui a frappé tous les observateurs. La fosse préorale, avec la bouche qui la termine postérieurement, est placée sur une des faces, très près du bord concave du rostre, et a la forme d'un sillon falciforme parallèle à ce bord. Cette face, qui représente par conséquent la face ventrale, se distingue, en outre, de la face opposée ou dorsale par plusieurs autres caractères dont il sera question plus loin.

« L'animal étant supposé vu par sa face ventrale, présente un bord droit et un bord gauche. Le bord droit commence à l'extrémité du rostre et forme une ligne convexe continue jusqu'à la partie postérieure du corps, en dépassant un peu l'extrémité de son axe longitudinal pour rejoindre le bord gauche. Celui-ci commence aussi à la pointe du rostre, présente d'abord une partie concave, qui longe le côté externe du péristome, devient graduellement plus convexe vers la partie moyenne

renflée du corps, puis de nouveau légèrement concave à sa partie terminale. La pointe du corps ne regarde pas directement en arrière, mais est placée sur le bord gauche, qui se trouve être par suite plus court que le bord droit. Le corps présente en conséquence, à son extrémité postérieure, une légère courbure, qui regarde dans le même sens que la courbure antérieure, plus marquée, formée par le rostre, et l'asymétrie de l'animal présente par suite un caractère plus prononcé. »

Tels sont les termes dans lesquels s'exprime Balbiani pour décrire la forme générale de notre organisme [1].

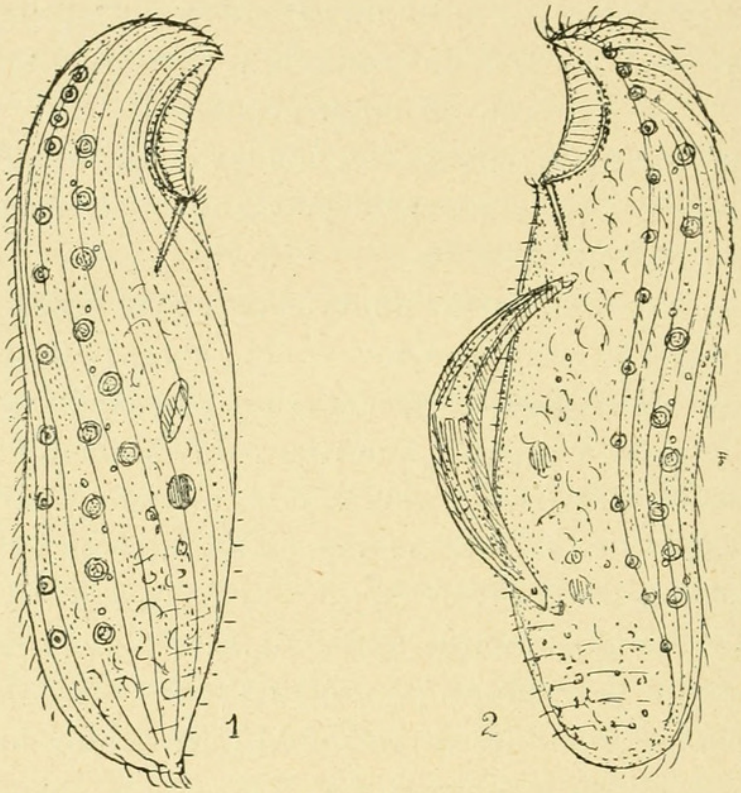
Ajoutons que cette description concerne un animal tel que le présente ici la fig. 1, et regardant l'observateur par sa face ventrale qui porte la bouche.

Cette face ventrale, normalement convexe et ciliée, par opposition à une face dorsale concave et dépourvue de cils, est pourvue de stries longitudinales, qui s'infléchissent vers le haut pour former, à la partie antérieure de l'animal, une sorte de crête, puis se renversent sur la face dorsale pour empiéter quelque peu sur cette face même et s'y arrêter brusquement (fig. 2) tout près du bord.

Ces stries longitudinales, dont Balbiani calcule le nombre à 24 ou 26 — un peu moins peut-être d'après mes observations — et qui portent les cils, se présentent, vues à un fort grossissement, comme des lignes claires, bordées de chaque côté de

[1] Deux mots cependant ont été changés dans le texte. Dans Balbiani on lit : « l'animal étant supposé placé sur sa face ventrale », et j'ai remplacé « *placé sur* » par « *vu par* ». Dans ma fig. 1, en effet, l'animal est vu par la face qui porte la bouche, soit ventrale; la fig. 2 de Balbiani à laquelle se rapporte la description de l'auteur, représente au contraire un individu *posé* sur cette face ventrale, et par conséquent *vu par le dos*. Il semblerait alors qu'il m'eût fallu, pour être exact, renverser tous les termes de Balbiani, puisque mon Loxode est orienté dans un sens diamétralement opposé à celui de l'auteur français; mais ici nouvelle divergence : ce que Balbiani appelle la droite, c'est ce que le microscope lui a montré à droite, c'est-à-dire d'après les règles actuelles de l'orientation, la gauche réelle de l'animal. En résumé, il y a dans Balbiani deux erreurs qui se compensent, et nous pouvons reproduire le texte de l'auteur dans les termes mêmes dont il s'est servi, sauf la légère modification indiquée plus haut.

petites granulations brunes, et séparées les unes des autres par des rubans jaunâtres. Cette nuance jaune est due à des myriades de grains extraordinairement petits, de 1/4 de μ à peine, et disposés, eux aussi, suivant un certain ordre, figurant des stries longitudinales très serrées, parallèles aux lignes ciliées claires. Ce sont, comme l'ont déjà indiqué Claparède et Lachmann, ces grains, jaunâtres par eux-mêmes lorsqu'on les examine sous un grossissement très fort, mais qui paraissent plus foncés à un faible grossissement, qui donnent à l'animal sa teinte caractéristique, arrivant fréquemment au brun chocolat.



Loxodes rostrum.

Fig. 1. — L'animal vu par sa face ventrale.

Fig. 2. — L'animal vu de côté, et en majeure partie par la face dorsale. A gauche, un *Closterium* évacué par l'animal.

Quant à la face dorsale, non ciliée et non striée, de l'animal, elle est plus claire, mais cependant jaunâtre aussi, et là encore, ce sont des petits grains qui sont en cause, moins serrés mais disposés eux aussi en traînées longitudinales très fines.

A l'extrémité antérieure et sur la gauche de l'animal se trouve l'appareil buccal, lequel, dans ses grands traits, dessine la figure d'une faucille. Ici encore, nous reproduisons textuellement les lignes que Balbiani a consacrées au sujet :

« Immédiatement au-dessous de la pointe du rostre, à la face ciliée du corps, on remarque une petite surface concave, en forme de croissant allongé, parallèle au bord contre lequel elle est placée. C'est la *bouche*, ou plutôt le sillon ou fosse préorale, si l'on veut réserver le nom de bouche à la partie postérieure de cette fosse qui communique avec l'*œsophage*. La forme de cet organe est proprement celle d'une petite dépression naviculaire, étroite en avant, plus large en arrière, fermée par une membrane épaisse, tendue entre ses bords. Le côté droit ou interne de la fosse préorale est bordé par une bande de plasma, fortement pigmentée en brun, qui suit la concavité du bord, en s'élargissant d'avant en arrière. Le côté gauche ou externe est limité de même par une bande brune, plus étroite que la précédente et tellement rapprochée du bord concave du rostre, qu'elle se confond presque avec ce bord. Les deux bandes se rejoignent en avant, au-dessous de la pointe du rostre, et se confondent par leur partie postérieure élargie pour former d'abord la paroi de la bouche, puis pour se continuer ensemble à l'intérieur du corps sous forme d'un tube légèrement sinueux, dirigé obliquement d'avant en arrière et de dehors en dedans : c'est l'*œsophage*. »

« Les parois de l'œsophage sont relativement épaisses, imprégnées des mêmes fines granulations pigmentaires brunes que les bandes latérales de la fosse préorale. Lorsque l'œsophage est légèrement entr'ouvert, sa lumière dessine une mince ligne claire qu'on peut suivre dans son axe longitudinal jusqu'à l'extrémité où l'œsophage se termine brusquement. Jamais on ne le voit communiquer avec une vacuole intérieure, mais son extrémité plonge toujours dans la substance même du plasma. »

« La membrane qui ferme la fosse préorale et la transforme en un canal est, comme nous l'avons dit, assez épaisse, si l'on en juge par sa couche optique. Elle adhère intimement au bord

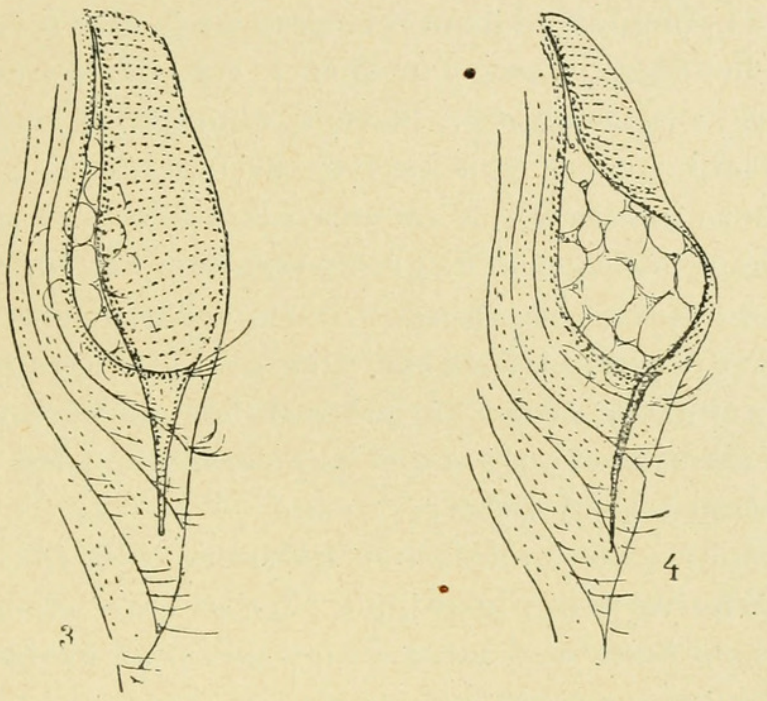
externe de la fosse, dont jamais elle ne se sépare même par une forte pression. Elle s'écarte au contraire facilement, même sous une pression légère, du bord interne dont elle semble simplement se décoller, car la ligne de séparation reste parfaitement nette et ne présente aucune irrégularité. Le décollement commence d'abord à la partie postérieure, puis, à mesure qu'augmente la pression qui le détermine, il s'avance jusqu'à l'extrémité antérieure de la fosse buccale. Cessant ainsi d'être fixée par un de ses bords, la membrane se rétracte vers le bord opposé fixe en s'épaississant. Si l'on vient à faire cesser la pression en introduisant une goutte d'eau sous le couvre-objet, la membrane revient aussitôt vers le bord qu'elle vient d'abandonner, et s'y applique de nouveau dans toute son étendue, en reprenant l'aspect lisse et tendu qu'elle offrait auparavant. J'ai tout lieu de croire que c'est le même mouvement qu'elle exécute pour découvrir la fossette buccale lorsque l'animal veut manger. Il est fort possible qu'elle fonctionne en même temps comme une lèvre préhensile, à l'aide de laquelle l'animal saisit sa proie, comme font les appendices analogues de la bouche qu'on observe chez d'autres Ciliés. »

« La contractilité du voile buccal du Loxode me paraît en rapport avec la striation bien marquée, formée par des fines lignes granuleuses transversales, qu'elle présente dans toute son étendue. C'est en effet dans le sens de ces stries que le voile se retire dans la petite expérience rapportée plus haut, et il en est vraisemblablement de même lorsque la contraction du voile s'opère par la volonté de l'animal. »

Tout cela est juste en tant qu'observation générale, et clairement exprimé ; mais il est un fait important sur lequel il m'est nécessaire de revenir. D'après mes observations, ce que Balbiani, comme tout le monde d'ailleurs, appelle la fosse buccale, n'est pas une fosse buccale vraie ; ce qu'on appelle pharynx ou œsophage n'a rien à faire avec un œsophage vrai. Aussi bien n'est-ce pas sans un certain étonnement que les observateurs ont dû maintes fois constater le volume énorme des proies ingérées par le Loxode, comparé à l'exiguité de cette sorte de

manubrium que montre la faucille buccale. C'est que, dans ma conviction, tout cet appareil buccal a été mal interprété.

Examinons d'un peu plus près la question. Si, dans un *Loxodes* isolé sous le couvre-objet et rendu immobile par une compression modérée qui n'arrive pourtant pas à déformer l'animal, on examine avec soin la lame recourbée de la faucille buccale, on la voit peu à peu se dédoubler. C'est d'abord une ligne claire, très fine, qui sépare cette lame granulée en deux parties, droite



Loxodes rostrum.

Fig. 3. — L'appareil buccal, légèrement entr'ouvert.
Fig. 4. — La fente buccale largement ouverte.

et gauche ; puis cette ligne s'élargit, de bas en haut, les deux bords granulés s'écartent toujours plus, laissant entre eux non plus un ruban clair, mais un espace, un champ buccal de surface d'abord faible, qui deviendra bientôt considérable, et qui met à nu l'endoplasme écumeux caractéristique du *Loxodes*.

Mais que devient pendant ce temps le manche de la faucille, l'« œsophage », que l'on voyait jusqu'ici sous la forme d'un cône renversé ? Il se rétrécit peu à peu, et finit par revêtir l'apparence d'une tige très étroite, d'un brun foncé, où les petits

grains caractéristiques se montrent tassés les uns sur les autres.

Et comment s'opère cette transformation curieuse ? Quelques observations assez précises m'ont renseigné sur ce point. Tandis que le bord gauche de ce soi-disant « œsophage » reste en place, le bord droit, en continuité lui-même avec la lèvre gauche qui borde le champ buccal, suit le mouvement de cette lèvre et se transporte avec elle vers la gauche aussi (fig. 3 et 4). Autrement dit, il y a là non pas un œsophage, mais une invagination, un plongement de la lèvre gauche jusque bien loin sous la paroi de l'animal ; en même temps, cette lèvre travaille pour ainsi dire « en soufflet », le repli interne lui permettant de s'ouvrir largement à gauche sans risquer de déchirure à la commissure inférieure. Il est possible, également, que ce rassemblement tout spécial de grains jaunes sur ce qu'on pourrait appeler non plus « l'œsophage », mais « la gouttière buccale », contribue à la solidité de la commissure. Cette dernière, en tout cas, présente une assez forte résistance au déchirement, et reste encore intacte alors que par écrasement les parois du corps commencent à diffluer.

En résumé, pour moi la bouche vraie, c'est tout le champ buccal, cette vaste ouverture que laissent entre elles les lèvres en s'écartant l'une de l'autre, et qui met à nu un plasma dans lequel les proies viennent s'engluer; quant à l'œsophage, il n'y en a pas. Pas plus que d'autres observateurs cependant, je n'ai pu prendre sur le fait un *Loxodes* occupé à la capture d'une proie, ce qui n'est pas sans laisser quelque incertitude dans la question.

Tout au bas de l'aire buccale, et au niveau de cette région que l'on a considérée jusqu'ici comme l'entrée de l'œsophage, on remarque, en saillie sur le côté gauche de l'animal, une petite touffe de cils qui battent d'un mouvement onduleux. Cette touffe spéciale, qui ne semble avoir été mentionnée jusqu'ici par aucun observateur, bien qu'elle soit toujours assez nettement visible, paraît à première vue être parfaitement indépendante de la ciliation générale; mais, si j'ai bien observé,

elle n'est que l'expression d'une véritable couronne ciliaire qui fait le tour du champ buccal. Il est certain, en tout cas, que les cils qui garnissent le bord droit de la « faucille » sont particulièrement développés, et qu'on les voit également plus forts et plus serrés à l'angle supérieur du champ buccal, c'est-à-dire à la pointe du rostrum.

C'est à l'action de ces cils péribuccaux que j'ai cru d'abord pouvoir rapporter un phénomène assez curieux, qui est très évident dans la partie antérieure d'un animal légèrement comprimé : toute cette région tremblote, l'animal semble comme secoué de petits spasmes internes, qu'il semblerait assez naturel de rattacher à une répercussion de l'action des cils sur le protoplasma sous-jacent. Mais, en fait, il doit y avoir là autre chose, le *Loxodes rostrum* — et surtout le *Loxodes striatus* où le fait est plus évident encore — gêné dans ses mouvements, immobilisé par la compression, est sujet à un phénomène qu'on n'observe, semble-t-il, chez aucun autre Infusoire : il vibre, il tressaille, soit dans certaines régions localisées, soit presque de tout son corps, comme un être qui se révolterait contre la douleur. D'un animal supérieur, on dirait qu'il est tout particulièrement « nerveux ».

La face dorsale du *Loxodes* est garnie, on le sait, d'une ligne de soies rigides, décrite par tous les auteurs comme faisant le tour à peu près complet de l'animal. Pour mon compte, je n'ai jamais pu voir — tant chez le *Loxodes rostrum* que chez le *Loxodes striatus* où l'observation est plus facile — qu'une seule ligne de soies, faisant saillie sur le côté gauche et concave de l'animal. Jamais sur le côté opposé il ne s'en est montré trace. Il est assez curieux de constater que l'existence d'une double ligne ne semble jamais avoir été mise en doute par personne, sauf peut-être par Stokes, qui dit à ce sujet : « marginal hispid setae projecting subhorizontally from the left-hand margin, somewhat removed from the right-hand dorso-lateral border ». Il semblerait alors, d'après l'auteur américain, qu'il y aurait bien deux lignes de soies, mais dont l'une serait à peine indiquée. Dans une de mes observations, seule et unique après cent

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY

autres, j'ai cru voir, sur un *Loxodes striatus* examiné par sa face dorsale, la ligne de soies, normale sur le côté gauche, décrire un arc en arrivant à l'extrémité postérieure de son cours, puis remonter quelque peu sur le côté droit ; mais c'est tout, et le côté droit dans toute sa longueur ne montrait pas de soies.

Il faut remarquer, cependant, que chez *Loxodes* la face dorsale est creuse, concave, et plus étroite que la face ventrale convexe, laquelle se replie, se recourbe sur elle-même par ses bords sur la face dorsale. Il se pourrait alors que la ligne de droite existât bien en réalité, mais que le reployement, plus fort sur le côté droit que sur celui de gauche, fût assez prononcé pour recouvrir et cacher à la vue les soies de droite, celles de gauche restant visibles encore, grâce à leur projection dans le liquide ambiant.

Ces soies sont très fines, en effet, ou plutôt très claires et très transparentes, et souvent même, lorsqu'elles se présentent de la manière la plus favorable, on a de la peine à les distinguer. On les a partout indiquées comme simplement rigides et acérées ; mais il y a plus : elles sont fortes, droites d'abord, puis légèrement recourbées au sommet ; très fines à ce sommet même et restant telles sur le quart ou le tiers de leur longueur, elles s'élargissent à partir de là assez brusquement vers le bas. En même temps, cette partie élargie revêt une apparence un peu spéciale, semble être recouverte d'une matière visqueuse ou même pourvue de barbelures.

C'est probablement à l'action des soies qu'il faut rapporter ce pouvoir remarquable que possède le Loxode de se fixer solidement et à volonté au substratum. Isolé dans une goutte d'eau pure, sur le porte-objet, si quelquefois le moindre choc le déplace, plus souvent un courant violent n'arrive pas à lui faire lâcher prise ; il est donc fixé, et ce sont vraisemblablement les soies qui le fixent. D'autre part, si l'on veut user de la pointe d'une aiguille pour déplacer l'animal, il faut veiller à ne faire que l'effleurer très rapidement, car il suffit d'une demi-seconde de contact avec le métal pour qu'il s'y accroche avec ténacité.

Ces soies, il faut l'ajouter, sont parfaitement immobiles à

l'ordinaire ; mais quand on les examine sur un individu très fortement comprimé, on les voit, peu avant le moment où cette compression finira par désagréger l'animal, vibrer ou se balancer lentement, d'un mouvement qui paraît leur être propre, comme s'il n'y avait là que des cils modifiés, et susceptibles encore, dans certaines circonstances, d'une faible mobilité. Elles semblent être rattachées très solidement au corps, plongeant par leur base entre les vacuoles de l'endoplasma. A la partie postérieure de l'animal, plus claire et plus largement vacuolisée que le reste, on voit même les bases de ces soies obliger ces vacuoles à s'accoler les unes aux autres suivant une disposition assez régulière, en dessinant, dans cette région spéciale, des partitions transversales assez régulièrement délimitées, rappelant en quelque sorte la face ventrale d'un Serpent.

Nous arrivons à l'endoplasma, si du moins il nous est permis d'envisager ce terme dans un sens très étendu. En fait, dans le *Loxodes rostrum*, il n'est guère possible de délimiter plusieurs couches différentes. Endoplasme et ectoplasme semblent ne faire qu'un, et même la membrane d'enveloppe paraît manquer, ou tout au moins n'est nullement distincte; c'est un simple durcissement, une couche superficielle condensée, résistante, qui porte les grains bruns de pigmentation, se creuse de stries ciliaires, mais ne rappelle en rien cette membrane à double contour qu'on est habitué à voir chez les Infusoires en général. Balbiani s'énonce à ce sujet comme suit.

« La paroi du corps ou tégument extérieur est excessivement mince et ne m'a paru composée que d'une seule couche, que l'on peut considérer soit comme une cuticule ou pellicule (Bütschli), soit comme un ectoplasme homogène, car je n'ai pas réussi à y reconnaître la structure alvéolaire que cette couche présente chez un grand nombre de Ciliés (Bütschli). »

En réalité, et à part ce revêtement extérieur homogène et et très mince, le corps tout entier du *Loxodes* est vacuolisé, et cela d'une manière tout à fait spéciale.

Il ne manque pas d'Infusoires dont le corps est plus ou moins

rempli, parfois bourré de vacuoles ; mais ce sont des vacuoles véritables, disséminées dans un plasma homogène et qui constitue en tout cas un élément important de la masse générale. On a plus spécialement assimilé la structure du plasma dans le Loxode à celle du *Trachelius ovum,* et Blochmann, par exemple, dans la diagnose qu'il donne de ce dernier organisme, indique la chose dans ces simples termes : « Protoplasma strangförmig, wie bei *Trachelius ovum.* »

Mais la comparaison n'est pas juste. Dans le *Trachelius,* nous avons de grandes lacunes, creusées dans le plasma, et traversées de part en part de colonnes protoplasmiques plus ou moins effilées ; dans le Loxode, la masse entière n'est qu'une écume, une écume véritable, telle qu'on la produit par exemple en soufflant avec un fêtu dans de l'eau de savon.

Dans cette écume, les alvéoles ne renferment jamais autre chose que de l'eau. Tous les éléments figurés, petits grains minuscules incolores, grains jaunâtres d'excrétion, amidon enlevé à des organismes végétaux, se trouvent a l'intérieur même des parois qui séparent les alvéoles entre eux ; même les proies souvent très grosses, Algues rondes ou Desmidiées, si elles se trouvent effectivement dans des vacuoles, n'ont nullement pour cela mis à contribution les alvéoles de l'écume caractéristique.

Peut-être y a-t-il corrélation entre la nature toute spéciale du plasma dans le Loxode avec le fait aujourd'hui considéré comme à peu près certain, et que mes observations me permettent de confirmer encore, que cet Infusoire ne possède pas de vésicule contractile. Il me faut cependant relater un fait que j'ai observé dans trois ou quatre occasions différentes : la présence, généralement vers le milieu du corps, d'une grande vacuole ronde et nette, et qui reste des heures entières à l'état d'expansion, pour disparaître tout d'un coup comme par une véritable systole, laquelle semble, non pas expulser le contenu de la vacuole au dehors, mais le refouler dans l'animal même.

L'anus a été décrit, chez le Loxode, comme se trouvant « à la face dorsale, non striée, du corps, à une petite distance en

avant de sa pointe » (Balbiani). C'est bien là, en effet, dans cette région claire et à mailles particulièrement larges, que j'ai vu s'opérer la défécation normale, dans les cas assez rares où il m'a été permis de l'observer. Et à ce propos, je citerai une observation qui n'est peut-être pas sans intérêt. Un petit *Closterium* (Desmidiée en forme de croissant) logé dans cette région spéciale, fit son apparition au dehors, par sa pointe antérieure, comme une aiguille qui aurait percé une membrane tendue, puis se dégagea lentement et toujours plus ; tout d'un coup, lorsqu'il fut presque entièrement dégagé et alors que sa pointe postérieure restait seule encore prise dans le Loxode, le *Closterium* fut brusquement projeté au dehors, comme par une propulsion venant de l'Infusoire lui-même.

Mais, s'il y a vraiment dans le Loxode une région spéciale pour l'évacuation des objets de faible volume, les choses se passent — ou peuvent à l'occasion se passer — d'une manière différente lorsque l'objet se trouve être particulièrement volumineux. Dans ce cas, il n'y a plus d'anus, ou plutôt, l'anus est partout, partout sur la face dorsale tout au moins. Le corps du *Loxodes* s'entr'ouvre, comme par une déchirure qui reste moulée par ses bords sur la proie lentement expulsée, puis la déchirure se referme plus tard, sans laisser de trace.

Ayant isolé et mis dans l'eau pure, sur une lamelle évidée, un *Loxodes* de forte taille, et qui renfermait deux beaux *Closterium* de 140 μ de longueur, je le retrouvai, après plusieurs heures pendant lesquelles l'animal avait nagé librement et en parfaite santé, sous une apparence assez suggestive (fig. 2) : l'un des deux *Closterium* allait être expulsé, et se voyait déjà aux trois quarts au dehors, mais restait encore engagé dans le *Loxodes* par ses deux cornes ou extrémités (fig. 2). Il semblait donc y avoir deux anus, sans trace de liaison l'un avec l'autre, l'un en avant, l'autre en arrière ; mais en réalité, le *Closterium* avait dû faire sa première apparition par son côté convexe, vers le milieu du Loxode, puis peu à peu, grâce à sa forme spéciale, il s'était trouvé en eau libre par sa partie médiane, et la fente produite tout d'abord s'était oblitérée au point

de sortie primitif pour se dédoubler et se porter toujours plus au loin vers les extrémités.

Examiné à 4 h. de l'après-midi dans l'état indiqué, l'individu en question se retrouva à 6 ½ h. très bien portant et nageant avec entrain, renfermant encore le second *Closterium,* qu'il garda, je puis l'ajouter, jusqu'au lendemain.

Deux jours après, le même phénomène se montra sur un autre Loxode, et sans doute aurais-je pu, si d'autres occupations ne m'en avaient empêché, le voir se reproduire bien des fois encore, car dans cette récolte *Closterium* et *Loxodes* étaient nombreux, et le premier paraissait servir au second de nourriture particulièrement appréciée.

Dans certaines circonstances, l'animal arrive à se débarrasser d'un objet devenu gênant d'une manière assez particulière. Lorsqu'un *Loxodes,* isolé dans l'eau pure, est retenu par la pression du couvre-objet sur une proie ingérée particulièrement épaisse, on voit bientôt le corps s'entr'ouvrir et se creuser tout autour de l'obstacle. Tout se rétracte, enveloppe supérieure, enveloppe inférieure, endoplasme, et l'on a finalement devant soi l'objet en cause — Algue sphérique par exemple — isolé dans une large cavité, un trou béant qui perce le Loxode de part en part, et sur les parois duquel battent les cils de l'Infusoire, dont les stries plongent dans l'orifice à nu. Si à ce moment, on fait arriver de l'eau qui soulève le couvre-objet, l'animal s'échappe, laissant derrière lui l'objet évacué : un animal perforé de part en part, mais dont la blessure se fermera peu à peu, en quelques instants ou en quelques heures, suivant le calibre de la perforation.

Je voudrais à cette occasion me permettre une remarque, évidemment sans grande portée, mais qui n'est pas sans avoir un certain intérêt de curiosité.

La sortie des aliments digérés s'opère sur cette face du Loxode, qu'on s'accorde à regarder comme dorsale, par le fait qu'elle est opposée à la face qui porte la bouche, et que partant on doit appeler ventrale. Or, dans le *Loxodes,* la face ventrale est en haut pendant la marche et en même temps elle est con-

vexe ; la face dorsale est en bas et concave, et c'est elle qui porte l'anus. Dans ces circonstances, lorsqu'on étudie cet Infusoire, on a beaucoup de peine à ne pas se tromper, à ne pas appeler ventre ce qui est en bas et dos ce qui est en haut ; et d'instinct on est porté à se demander si le Loxode, avec son aire buccale étrange et rejetée sur le côté, ne serait pas, *mutatis mutandis*, comparable à ces Poissons plats, Sole et autres, dont l'appareil buccal s'est déplacé ; autrement dit, si le Loxode n'aurait pas sa bouche sur le dos.

Le *Loxodes rostrum* possède toujours un nombre assez considérable de noyaux, petits corps arrondis, très pâles, disposés en chapelet irrégulier dans les couches superficielles du plasma, et sur le côté droit de l'animal ; quelques-uns, cependant, lorsque leur nombre est relativement considérable — de 20 à 30 par exemple — s'écartent parfois assez loin des bords, et se retrouvent jusque dans les régions médianes du corps. Chacun, en principe, possède un micronucléus, logé tout près du noyau, ou bien au contraire s'en écartant d'assez loin, de sorte que, dans tel ou tel Loxode, on trouvera fréquemment des micronucléus disséminés sans ordre dans les régions occupées par les noyaux eux-mêmes. Souvent, le nombre des micronucléus est supérieur à celui des macronucléus, ou bien aussi, on trouvera quelques macronucléus en cours de développement et de très petit volume, parmi les noyaux normaux.

L'appareil nucléaire, en somme, est chez le *Loxodes* d'une nature toute spéciale, et les phénomènes de division ont donné lieu, chez cet organisme, à des études importantes (Bütschli, Joseph, Kazanzeff).

Mais quelque importante que soit la question de la division nucléaire dans l'organisme qui nous occupe, et malgré les observations personnelles que j'ai pu faire et qui m'ont permis de contrôler en quelque mesure les résultats obtenus par mes devanciers, je ne m'occuperai pas ici des noyaux. Nous les retrouverons dans le *Loxodes striatus*, où, identiques dans leur structure à ceux de *Loxodes rostrum*, ils ont fait, de ma part, l'objet d'observations plus précises.

C'est également avec le *Loxodes striatus* que nous étudierons les « vésicules de Müller », ces curieux petits organes dont la signification a échappé jusqu'ici aux observateurs, mais qui ne sont, j'en suis persuadé, rien de moins que de véritables *statocystes*. Contentons-nous pour l'instant de constater que dans le *Loxodes rostrum*, ces petites vésicules, disposées en une seule rangée le long du bord convexe de l'animal, sont au nombre de 10, 12 et plus encore, dont les quatre ou cinq premières se touchent ou sont en tout cas très rapprochées les unes des autres, les suivantes se montrant plus écartées pour se resserrer de nouveau quelque peu vers l'extrémité postérieure de l'animal.

Le *Loxodes rostrum* est un Infusoire de grande taille, mais pourtant assez variable sous ce rapport ; pas autant cependant qu'on ne l'indique en général. On lui donne couramment de 150 à 600 μ ; mais ces proportions concernent, il ne faut pas l'oublier, deux espèces que j'envisage comme différentes, *Loxodes rostrum* et *Loxodes striatus*, dont la dernière est beaucoup plus petite que l'autre. Pour le *Loxodes rostrum* sensu stricto et adulte, il faudrait parler de 400 à 500 μ en moyenne avec 300 et 650 pour les mesures extrêmes.

Le corps est flexible et plastique, se tord facilement sur lui-même, et se moule volontiers sur les objets environnants. La natation est plutôt lente, et l'animal se déplace lourdement, le plus souvent en tournant suivant son axe longitudinal, plongeant et se relevant, comme un Marsouin qui montre alternativement son dos noir et son ventre blanc. J'ai cru remarquer que dans son mouvement de plongée en hélice, lorsqu'un des côtés, — l'une des ailettes pourrait-on dire, — de l'animal arrive au bas de sa course, il se relève d'un mouvement brusque ; les tours d'hélice s'exécutent par à-coups plutôt que d'une manière uniforme, et je me suis demandé si dans ces circonstances les vésicules de Müller n'étaient pas en cause, indiquant pour ainsi dire à l'animal que le moment est venu de se relever, et le mettant en garde contre une plongée trop profonde (??).

D'autres fois, le Loxode nage droit, sans tourner sur lui-même, et si mes observations sont justes, c'est alors la face ventrale, soit convexe et ciliée, qui est tournée vers le haut. D'après ENGELMANN, ce serait le contraire : « Das Thier schwimmt nur auf der Bauchseite », mais ne serait-il pas possible que ENGELMANN (dont les observations, soit dit en passant, se rapportent au *Loxodes striatus ;* il n'a jamais vu le *Loxodes rostrum*) ait écrit « Bauch » quand il voulait dire « Rücken », simple distraction bien compréhensible quand il s'agit d'un animal dont le « dos » est par définition concave et le ventre convexe (voir page 466) ?

Le *L. rostrum* passe en général pour commun, et cela pour cette raison, déjà plusieurs fois précisée, qu'on le confond avec *Loxodes striatus* qui se rencontre un peu partout. En réalité, notre Infusoire est rare, bien que, lorsqu'on le trouve, il soit représenté, la plupart du temps, par des individus nombreux. Je ne l'ai jamais vu que dans deux localités différentes, dans une région très limitée — quelques dizaines de mètres carrés seulement — des marais de Rouelbeau, puis à Pinchat, où son habitat n'est pas sans prêter à quelques réflexions. Nous avons en effet, dans cette station de Pinchat, un ancien marais aujourd'hui mis à sec, mais où l'on retrouve encore des dépressions remplies d'eau pendant une bonne partie de l'année. Dans une certaine région du marécage, ces dépressions artificielles, ou creux, dont les ouvriers tiraient anciennement leur argile pour une tuilerie, ont la forme de rectangles allongés, de 5 mètres de largeur sur 30 environ de longueur, et sont disposées, au nombre de 8, les unes à côté des autres, avec un intervalle entre elles égal à leur propre largeur ; on dirait les touches noires d'un piano. Or, dans ces 8 dépressions, le *Loxodes rostrum* se trouve en toute saison dans les n^{os} 3 et 6, mais on en chercherait vainement un seul dans les 6 autres creux.

C'est que notre Infusoire est très délicat ; ou plutôt il est déconcertant. Parfois, une récolte rapportée à la maison gardera des *Loxodes* pendant trois ou quatre jours en bonne santé ;

plus souvent, au premier jour ils étaient nombreux, et le lendemain le bocal n'en renfermera plus un seul ; quelquefois enfin, une récolte opérée au point même où, la veille, les exemplaires étaient nombreux, sera vierge de tout *Loxodes* à l'arrivée à la maison : tout a péri, semble t-il, dans le trajet.

De même, il m'est arrivé de mettre une douzaine d'individus dans un verre de montre avec de l'eau pure et de les conserver plusieurs jours, ou bien, au contraire, après une seule nuit, de n'en plus trouver un seul, ni vivant ni mort ; ils avaient disparu, s'étaient éclipsés sans laisser de trace.

Il y a là quelque chose de bizarre. Il faut au Loxode, semble-t-il, des conditions précises, sur lesquelles nous sommes complètement dans le vague ; s'il les trouve, il prospère et se montre plein de vitalité ; si ces conditions manquent, tout périt en peu de temps.

Joseph, puis Kazanzeff, ont déjà remarqué ces faits, et ce dernier, après avoir constaté que dans certains cas on retrouvait les cadavres des individus morts, et que d'autres fois rien ne restait de l'animal, s'exprime à ce sujet en ces termes :

« Ganz anders verhalten sich die zugrunde gehenden Individuen einer im raschen Aussterben begriffenen Kultur. Hier sind gar keine Veränderungen an den Tieren wahrnehmbar und einzelne ganz normal sich bewegende Tiere gehen urplötzlich zugrunde. Unter dem Mikroskope sieht man, wie ein ganz normal sich bewegendes Individuum plötzlich einige kurze rasche Bewegungen ausführt und, ohne eine zusammenhängende Leiche zurückzulassen, zerfällt. Es handelt sich nicht nur um einen Heraustritt des Endoplasmas, sondern um den Zerfall der Pellicula, was aus der deutlich wahrnehmbaren Cilienbewegung an einzelnen Stückchen klar wird. Hat man einen Fall solchen Absterbens in einer Uhrglaskultur beobbachtet, so kann man mit Sicherheit sagen, dass nach $1^1/_2$-2 Stunden kein einziges Individuum am Leben bleiben wird. Ueber die Ursache eines solchen plötzlichen Absterbens vermochte ich keine plausible Erklärung zu finden. »

Il m'a été possible, par des observations directes sur des in-

vidus isolés sur lamelle évidée, et nageant en eau libre, d'arriver à l'explication tout au moins matérielle de cette disparition subite : l'animal se désagrège en fusée, comme par exemple on voit le fait se produire sur une pyramide de poudre à canon au préalable mouillée. La désagrégation commence par l'une des extrémités, par le rostre par exemple, pour se propager rapidement en arrière et creuser toujours plus loin l'animal, en même temps que sont violemment projetés en avant les poussières et les grains renfermés jusque-là dans le corps. Parfois, la dislocation se fait par les deux extrémités à la fois, et les deux lignes de rupture se rapprochent rapidement l'une de l'autre, pour arriver à se rejoindre sur la ligne médiane, c'est-à-dire jusqu'à ce qu'il ne reste plus rien de l'animal. Quelques secondes ont suffi à tout mettre à néant.

Quelquefois cependant, la désagrégation commencée s'arrête brusquement, et laisse intact un fragment plus ou moins volumineux de l'animal, qui se remet en route comme si rien n'était arrivé, et cherche à se réorganiser, mais périt après un instant.

Dans ces fragments mutilés, les sillons longitudinaux se creusent profondément, les stries ciliaires en deviennent plus évidentes, et les cils, que l'on voit se projeter nettement sur le liquide ambiant, se montrent logés dans des échancrures bien nettes, et semblent alors être disposés non pas d'une manière uniforme les uns derrière les autres, mais en petites touffes séparées. Cette disposition des cils en touffes est-elle normale chez le Loxode et a-t-elle échappé jusqu'ici aux observateurs ? C'est un point sur lequel mes recherches n'ont pas porté.

Loxodes striatus (Engelmann).

Le *Loxodes striatus* est d'une taille bien inférieure à celle du *Loxodes rostrum ;* sa longueur est le plus souvent de 150 à 250 μ, arrivant à 300 μ dans les gros individus, et ne dépassant cette mesure que dans des occasions très rares, ou bien, comme cela peut arriver quelquefois, dans des stations privi-

légiées où les animaux se montrent particulièrement vigoureux.

La teinte bistre n'existe pas ici ; l'animal est à peu près incolore, bleuâtre légèrement lavé de jaune, et cette nuance jaunâtre est également plus accusée dans certaines stations que dans d'autres.

La forme est quelque peu différente de celle du *Loxodes rostrum,* plus élancée ; le corps est relativement plus étroit, et en arrière il se termine en une pointe plus franche et moins déjetée sur le côté.

Ces différents caractères n'ont sans doute pas une bien grande valeur spécifique, mais ils sont constants, et il fallait les mentionner ; mais il en est deux autres, parfaitement typiques, et dont l'importance systématique est décisive.

Ce sont d'abord les stries longitudinales, qui, comme l'on sait, revêtent la face ventrale de l'animal. Très peu évidentes et très serrées dans le *Loxodes rostrum,* elles sont ici plus nettement dessinées et en même temps plus écartées les unes des autres ; on n'en compte que 8 à 10 au plus, au lieu des 24 à 26 que l'on voit dans la grande forme brune.

Quant aux noyaux, identiques d'ailleurs dans les deux espèces, ils ne figurent plus ici un chapelet de perles, mais il n'y en a que deux, ni plus ni moins — sauf, bien entendu, pendant la division, ou dans certains cas anormaux dont nous parlerons plus loin — et la disposition de ces noyaux est toujours la même : l'un à la hauteur du tiers antérieur du corps, l'autre au tiers postérieur. De plus, chacun des noyaux possède un micronucléus accolé à la membrane nucléaire, et cela de telle façon, que le micronucléus du noyau antérieur se voit en arrière de ce noyau même, et celui du noyau postérieur en avant, autrement dit, que les micronucléus se regardent.

Inutile de nous arrêter sur la structure du plasma, sur le relief buccal, etc. ; tout est ici conforme à ce que nous avons vu précédemment, et pas plus que dans le *Loxodes rostrum* nous ne trouverons de vésicule contractile.

Les soies latérales sont mieux indiquées. Les vésicules de

Müller sont en plus petit nombre, quatre ou cinq en général, dont deux (rarement trois) restent serrées l'une contre l'autre à l'extrémité antérieure de l'animal.

C'est maintenant que je voudrais m'arrêter sur ces petits organes, identiques dans les deux espèces qui nous occupent, mais qui, plus distincts et même un peu plus volumineux dans le *Loxodes striatus*, malgré la taille plus faible de l'Infusoire, ont apporté le plus de précision dans les études que j'ai faites à ce sujet.

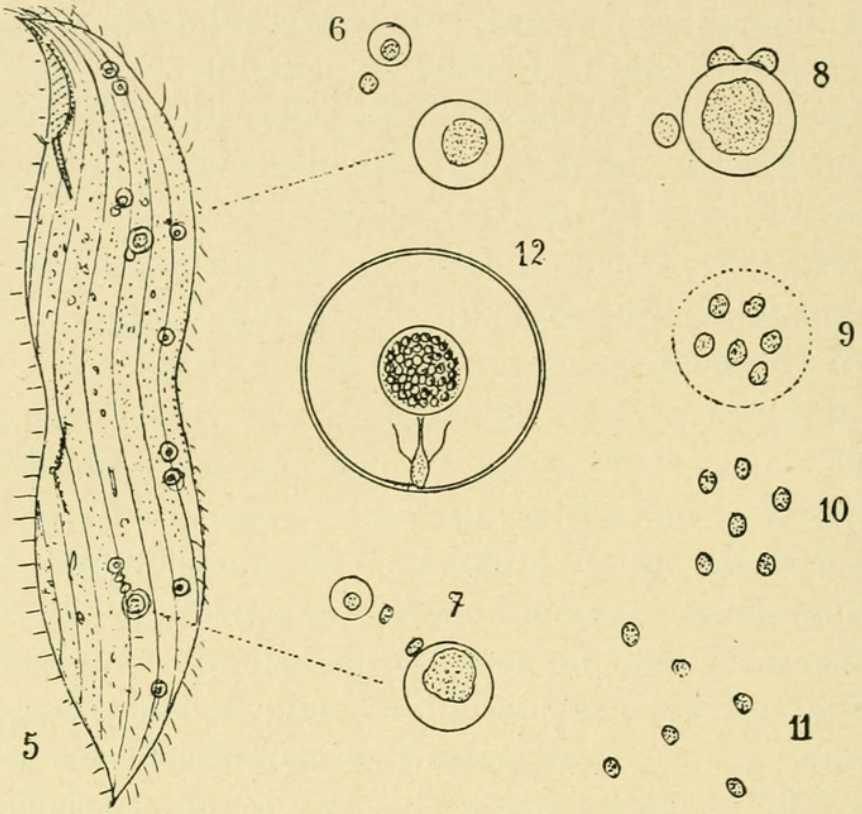
En 1858, Claparède et Lachmann s'exprimaient ainsi : « On dirait autant de vésicules auditives avec un otolithe, mais otolithe privé de mouvement »... et plus loin : « Faut-il y voir un organe des sens, une sécrétion ou une excrétion ? »

C'est bien là, en effet, ce qui frappe au premier abord, la ressemblance avec un otolithe, et tous les observateurs, peut-être sans exception, auront eu d'instinct ce mot d'otolithe sur les lèvres au premier examen d'un Loxode ; mais tout le monde, après Claparède, semble avoir eu peur de se compromettre [1], et l'on envisage aujourd'hui d'un commun accord les vésicules de Müller comme des vacuoles, un peu spéciales sans doute, mais ne renfermant que des grains d'excrétion, spéciaux aussi, mais sans signification particulière.

Pour mon compte, dès le début de mes études je me suis demandé s'il n'y avait pas là quelque chose de très particulier.

[1] En décembre de 1916, à la réunion de la Société zoologique suisse à Lausanne, j'ai présenté déjà quelques considérations sur ces vésicules, en les indiquant comme des otocystes (ou statocystes, aurait-il fallu dire), mais je ne serais pas étonné, d'après certains indices, que ma communication n'eût rencontré autre chose qu'un scepticisme bienveillant. Et pourtant c'étaient là des faits, contrôlables même avec la plus grande facilité. Il y a quelques semaines à peine, ayant un *Loxodes* sous l'objectif de mon microscope, je dessinai sur un papier blanc un cercle, puis au centre du cercle un rond noir ; puis m'adressant à une dame de ma famille absolument étrangère aux études microscopiques : « Voyez-vous quelque chose, à part le cercle et le corps central ? Mais oui, répondit-elle après un instant, je vois une toute petite tâche blanche, ici à gauche, en dedans et tout près du bord. » Et elle me montra du doigt, sur mon dessin ébauché, la place même où effectivement je venais de localiser le « corpuscule basal » dont il sera question plus tard.

Cette localisation toujours si constante, cette vésicule parfaitement ronde, à paroi forte, plus difficilement déformable que les vacuoles environnantes, cette sphérule jaunâtre toujours cen-



Loxodes striatus.

Fig. 5. — Un individu en division.

Fig. 6. — Appareil nucléaire (ancien noyau, et jeune noyau en formation) antérieur.

Fig. 7. — Appareil nucléaire postérieur.

Fig. 8. — Noyau d'un autre individu, avec micronucléus récemment divisé, et (à gauche) sphérule de plasma, qui donnera probablement un macronucléus.

Fig. 9. — Noyau se désagrégeant ; le plasma nucléaire s'est divisé en petites sphérules pâles.

Fig. 10. — Les mêmes sphérules, plus écartées, un peu plus tard.

Fig. 11. — Les mêmes sphérules, le lendemain.

Fig. 12. — L'une des vésicules de Müller (statocyste).

trale et comme suspendue dans une sphère plus grande, tout semble montrer autre chose que de simples grains d'excrétion.

Poursuivant alors mes observations, je ne tardai pas à obtenir des résultats intéressants.

Examinons d'abord la structure de la sphérule centrale. Ce

n'est pas, comme l'indique Balbiani, un globe pur et simple, très réfringent, formé de couches concentriques ; il y a là des grains, extrêmement petits, qui forment ensemble une sorte de morula.

Ces grains sont insolubles dans l'alcool, dans l'acide acétique, et dans les acides faibles en général; l'acide sulfurique ne semble pas les attaquer à la température ordinaire, mais à l'état bouillant, il les dissout immédiatement. Dans le baume de Canada, après les réactions habituelles, alcool et essence de girofle, les statolithes, ou aussi les grains pris un à un, sont absolument incolores, ou plutôt blanchâtres, et se voient facilement. Sans exprimer d'opinion sur la nature chimique de ces granulations, et tout en renvoyant au mémoire de Balbiani (p. 22) dont les recherches personnelles, à ce sujet, ont été poussées fort loin (pour aboutir, il est vrai, à l'hypothèse de simples produits d'excrétion), j'avouerai m'être quelquefois demandé si, par analogie avec les amas de granulations mobiles caractéristiques de certaines Desmidiées, on ne pourrait pas y voir du sulfate de chaux.

Ces granulations, au nombre d'une centaine et souvent beaucoup plus, sont, dans la règle, réunies les unes aux autres, par une soudure lâche, en un seul globule ou statolithe, de 3 μ environ de diamètre, mais se désagrègent assez facilement ; quelquefois elles restent tout à fait libres les unes des autres et on les voit s'agiter toutes ensemble, animées d'un mouvement brownien très nettement accusé. Et comme, dans ce cas-là, les petits grains n'en continuent pas moins à figurer dans leur ensemble un globule central fermé, baigné par le liquide vacuolaire ambiant, il faut supposer à ce globule une membrane d'enveloppe. Cette supposition, d'ailleurs, est rendue encore plus vraisemblable par le fait que, lorsque par hasard un de ces statolithes est expulsé au dehors après compression du Loxode et déchirement de la vésicule elle-même, il peut arriver que les grains s'en échappent brusquement, comme d'un sac qui aurait crevé.

Un fait non moins significatif dans cet ordre d'idées m'a

condnit aux mêmes conclusions ; c'est la rencontre de vésicules de Müller privées de globule central, mais remplies des petits grains caractéristiques, qui se démènent partout en une véritable sarabande. La membrane du globule, sans doute, n'existait pas ou avait disparu, les grains s'étaient répandus partout dans le liquide du statocyste. Enfin, cette membrane spéciale du statolithe, on peut la voir en examinant la sphérule avec grande attention et sur des individus choisis ; et après m'être pendant assez longtemps défié de la fatigue oculaire, j'en suis arrivé à la conviction définitive que ce que je voyais était bien une enveloppe vraie, extraordinairement fine, incolore, lisse et sphérique.

Ce point acquis, il me restait à rechercher les relations possibles de la sphérule centrale avec la paroi de la capsule qui le renferme, c'est-à-dire du statocyste, et je ne tardai pas à constater les trois faits suivants.

1° Lorsque la compression opérée par le couvre-objet commence à écraser l'animal, les vésicules de Müller se déforment et sont légèrement rejetées sur le côté. Mais les statolithes, bien que non comprimés encore, ne participent pas tout d'abord à la dislocation ; ils s'attardent sur place, comme retenus ou soudés à la paroi.

2° En examinant très attentivement la sphérule centrale dans sa capsule non comprimée, on la voit fréquemment vibrer, trembloter, comme balayée par une flamme vibratile [1].

3° Si l'on frappe légèrement, à petits coups, sur le couvre-objet, l'on peut voir la sphérule se déplacer, se jeter de côté pour revenir immédiatement à son point de départ, comme si elle avait oscillé à l'extrémité d'un ressort très fin.

Ces deux dernières observations indiquent non seulement que la sphérule est attachée à la paroi de la vésicule, mais que l'attache est une tige.

Il ne restait plus, après ces différentes constatations, qu'à

[1] Bütschli a déjà attiré l'attention sur cette vibration particulière, que Balbiani met par erreur en doute.

rechercher le point d'attache en question, avec le filet qui devait le relier à la sphérule centrale. Je finis par le découvrir, par le distinguer nettement, une première fois, puis une seconde encore, et enfin dans des cas nombreux, tantôt sur une seule des vésicules de MÜLLER, plus rarement sur toute une rangée à la fois.

Après un nombre d'observations considérable, faites tout d'abord sur le *Loxodes rostrum* en 1916, puis reprises en 1917 sur le *Loxodes striatus* plus facile à étudier, j'en suis arrivé aux conclusions suivantes.

Le statolithe est pourvu d'une tigelle, qui s'élargit brusquement à sa base en une sorte de bulbe. Ce bulbe ou « corpuscule basal », petit corps pâle, piriforme, étranglé à son point d'attache, se montre, sur la paroi interne du statocyste, à l'endroit où ce dernier s'approche de plus près de la surface du Loxode, dans la région où se fait le retroussement caractéristique du bord de l'animal. De cette façon, pour avoir en pleine vue le corpuscule basal (tache blanche que, dans le *Loxodes striatus*, on distingue sans trop de difficulté) il faut, si l'animal se montre par sa face ventrale (avec le rostrum à la droite de l'observateur), le chercher sur la gauche du statolithe et un peu au-dessous ; si le Loxode est vu par sa face dorsale, il faut le chercher sur la droite de ce statolithe et un peu au-dessus.

Cette structure des vésicules de MÜLLER, je n'hésite pas à la donner comme un fait. Mais nous pouvons aller plus loin, et entrer dans un domaine où l'hypothèse a maintenant sa part. Dans ces vésicules de MÜLLER, il arrive, de temps à autre, que l'on voit s'agiter quelque chose, comme un Microbe, un Spirille extrêmement petit, et plus rarement, comme une flamme ou un cil très délicat, dont le point d'attache se trouverait soit sur le « corpuscule basal » lui-même, soit à la base de ce dernier ; parfois, il semble qu'il y ait plusieurs flammes ou plusieurs cils.

Que l'on rencontre de temps à autre, dans le liquide de la vésicule, des particules étrangères ou de véritables Microbes, c'est là un fait dont j'ai pu m'assurer. Mais quelquefois c'est certainement autre chose, de petites figures vibrantes qui pas-

sent et repassent sous le statolithe central, toujours dans la même région ; et dans deux ou trois cas spéciaux, j'ai pu voir un léger fil s'agiter tout contre le corpuscule basal. Il y aurait là, semble-t-il, un ou plusieurs filaments, un élément doué de motilité, qui compléterait la vésicule de Müller en en faisant un statoblaste toujours mieux caractérisé. Mais cet élément reste à comprendre encore, et dans la fig. 12, les deux cils que l'on voit indiqués à gauche et à droite du corpuscule basal ne doivent être interprétés que comme ne répondant que d'une façon très vague à la réalité [1].

Nous arrivons aux noyaux, dont nous ne nous occuperons spécialement que pour ce qui concerne les phénomènes de division. Constatons seulement qu'ils sont ici d'un type tout à fait spécial, dont on ne trouve guère d'analogue dans les Infusoires, et qu'ils rappellent de très près ceux des Rhizopodes en général, ou bien, suivant la comparaison de Bütschli, ceux de l'*Actinosphaerium eichhorni*. On y trouve une masse centrale grisâtre, séparée d'une capsule d'enveloppe fine et pâle par une couche de suc nucléaire, très claire au voisinage de la masse centrale, grisâtre et poussiéreuse sous la membrane nucléaire elle-même. Au dehors, et tout contre le noyau, se voit le micronucléus, légèrement bleuâtre, réfringent sur les bords, et presque toujours plus ou moins comprimé, se moulant par sa face aplatie sur la membrane du noyau.

Quelques mots seulement au sujet de la division de l'animal lui-même. Il s'allonge, puis se creuse vers le milieu de sa longueur, et en même temps, on voit apparaître sur l'un des côtés et un peu au-dessous de l'étranglement, un léger trait jaunâtre, causé par des grains infiniment petits, lesquels s'accumuleront toujours en plus grand nombre, et dessineront peu à peu la bouche du nouvel individu. L'étranglement s'accentue, et les deux moitiés se séparent ; l'une, antérieure, gardera l'appareil

[1] Avec un bon objectif à immersion, on arriverait probablement sans trop de difficulté à des résultats plus précis. Mes observations ont été faites au grossissement de 650 diamètres, avec un objectif ordinaire.

buccal ancien et se reformera une pointe postérieure, l'autre gardera la pointe ancienne et se reformera définitivement une partie antérieure et un rostrum.

Cette division, il faut l'ajouter, peut se produire à tout âge ; de préférence, semble-t-il, dans les gros individus, mais une première division peut être assez rapidement suivie d'une seconde, et j'ai assisté, par exemple, à une sorte d'épidémie de division, avec apparition d'individus très petits en nombre considérable.

En même temps que progresse la division de l'individu, se poursuit également celle des noyaux ; mais, il faut le remarquer, si ces deux opérations sont en général simultanées, il est des cas, même très nombreux, où elles ne concordent absolument pas. La division des noyaux peut être terminée avant même que le premier indice de la division de l'animal ait apparu, ou bien, tout au contraire, elle est terminée pour l'animal, et les deux nouveaux individus sont partis chacun de leur côté, avant que la division nucléaire se montre ébauchée ; pour l'instant les jeunes Loxodes n'auront chacun qu'un noyau. Entre ces cas extrêmes, on peut trouver, bien entendu, tous les passages.

Constatons tout d'abord un fait sur lequel les observateurs se montrent bien d'accord : jamais, dans le macronucléus, on n'a pu constater de division régulière, d'allongement ou d'étranglement en huit de chiffre ; si, tout près du noyau, il s'en forme un autre, le noyau primitif, lui, est resté sans changement.

Cela dit, voici comment peut se décrire en quelques lignes la division nucléaire.

Le micronucléus se divise (fig. 8), les nouveaux micronucléus se quittent lentement, en rampant, semble-t-il, le long de la membrane nucléaire, si bien qu'on peut les voir bientôt fort distants l'un de l'autre ; puis l'un d'eux au moins s'éloignera bientôt du noyau. Le macronucléus, pendant ce temps, n'a pas changé d'apparence, mais à un certain moment l'on voit tout près de la membrane nucléaire une sphérule pâle, nue, qui bientôt se montrera plus loin, logée maintenant dans un petit halo clair,

lui-même entouré d'une enveloppe fine. Ce sera alors là un véritable petit noyau (fig. 5, puis fig. 6 qui représente avec un plus fort grossissement, la division du noyau antérieur, et fig. 7 qui se rapporte au noyau postérieur du même individu), un noyau que l'un des micronucléus précédemment formés viendra bientôt rejoindre, et dont la masse centrale, d'un volume qui n'est pour le moment pas supérieur à celui du micronucléus lui-même, ne tardera pas à grandir. Le jeune Loxode possède dès lors ses deux noyaux, qui prendront chacun leur position respective caractéristique.

Souvent, il faut le dire, au lieu d'une seule petite sphérule pâle, on en trouve deux, ou même trois, autour du noyau. L'une seule d'entre elles s'organisera-t-elle en noyau et les autres se désagrégeront-elles, ou bien y aura-t-il fusion de ces différentes sphérules pour ne faire qu'un noyau plus tard ? C'est la première de ces suppositions qui me paraît répondre le mieux aux faits, si nous la rapprochons des observations sur des individus anormaux dont il sera question plus tard.

Telle est, d'après mes observations, la marche normale des événements dans le *Loxodes striatus,* et ces conclusions, en somme, ne font que corroborer les faits entrevus par Bütschli, confirmés dans leur généralité par Joseph, et contrôlés tout au long par Kasanzeff. Mais ici, une question se pose : s'il n'existe aucun doute sur la division du micronucléus, — Kasanzeff, en 1910, l'a directement observée, — que penser du mode de formation du noyau lui-même, du macronucléus ? Bütschli avait émis l'hypothèse que les macronucléus proviendraient d'une seconde division des micronucléus, que, suivant les termes adoptés en 1876, « les noyaux naîtraient des nucléoles » ; et Joseph, puis Kasanzeff à son tour, avaient adopté cette manière de voir.

C'est également à une supposition de ce genre que j'étais tout d'abord arrivé, d'une manière indépendante, il faut le dire, des auteurs cités, dont les idées ne m'ont été connues qu'une fois mes observations terminées : après la division des micronucléus, un des nouveaux micronucléus se serait divisé

une fois encore, et l'un des produits de cette dernière division serait devenu un macronucléus.

Mais plus tard, j'ai cru devoir abandonner cette supposition, qui me paraissait bien aventureuse, et en adopter une autre, à laquelle, tout hypothétique qu'elle soit également, certains faits paraissent fournir une possibilité. Le nouveau noyau serait un produit du macronucléus ancien ; mais ce dernier, au lieu de se couper en deux selon la formule habituelle, aurait partiellement « transsudé » au travers de la membrane nucléaire, pour se ramasser au dehors en une sphérule qui s'organiserait plus tard en noyau.

Reprenons un instant la question. On a peine à admettre a priori la transformation d'un micronucléus en macronucléus ; dans l'état actuel de nos connaissances, il semble bien que nous devions nous en tenir à la formule *macronucleus e macronucleo, micronucleus e micronucleo*. Puis il existe un fait qui me paraît de nature à influer sur la question : le micronucléus, dans le *Loxodes* comme d'ailleurs dans les Infusoires en général, se distingue du *macronucléus* par une apparence spéciale ; il est plus brillant, d'une teinte bleuâtre plus pure, et se montre particulièrement réfringent sur ses bords, et probablement, soit dit en passant, cette réfringence provient-elle elle-même de la nature particulière de la membrane micronucléaire. Après la division du micronucléus, les deux nouvelles unités seraient naturellement identiques, et le macronucléus tout jeune encore ne se distinguerait alors en rien du micronucléus. Peut-être bien le jeune macronucléus ne garderait-il que très peu de temps cette apparence primitive de micronucléus, et dans les jeunes noyaux où commence tout juste à se montrer la membrane nucléaire (figures 6 et 7), serait-on en droit d'attribuer le contraste déjà visible entre l'apparence du macronucléus et celle du micronucléus voisin à un changement qui s'est opéré dans le premier ; mais dans la fig. 8, par exemple, où le micronucléus vient de se diviser, on voit, tout près, cette sphérule pâle qui, nous n'en pouvons guère douter, deviendra un macronucléus, et à l'observation sur le vivant, ce futur macronucléus

se distinguait nettement des micronucléus voisins, tant par son plasma plus pâle que son manque de réfringence.

Mais si le noyau nouveau n'a pas son origine dans un micronucléus, d'où provient-il alors ? du plasma somatique ? on ne peut guère s'arrêter à cette idée ; mieux vaut nous en tenir à la formule *macronucleus e macronucleo,* si du moins quelque indice tangible nous permet de le faire ; et cet indice, on le trouve, semble-t-il.

En effet, dans notre Loxode, la masse centrale du noyau, arrondie en principe, est facilement déformable ; on la voit souvent lobée, ou même parfois revêtant vaguement l'aspect d'une mûre. Quelquefois aussi l'un de ses bords se rapproche de la paroi nucléaire interne, et prend même contact avec elle. D'autre part, si l'on examine avec attention cette paroi nucléaire à sa surface externe, on la verra, quelquefois, couverte par ci par là de traînées pâles, qui semblent ramper sur cette paroi. Si l'on constate encore que les sphérules pâles que l'on voit là tout près montrent un plasma d'apparence identique à celui du macronucléus, il ne reste plus qu'un pas à faire pour arriver à cette conclusion, que le plasma nucléaire s'est répandu au dehors, comme à travers une passoire, et a formé des traînées qui se sont plus tard ramassées pour constituer la sphérule caractéristique (ou *les* sphérules, car, comme nous l'avons vu, il peut y en avoir plusieurs).

Telles sont les conclusions auxquelles mes observations m'ont conduit. Elles aussi n'ont encore que la valeur d'une hypothèse, mais basées sur des faits qui sont de nature à lui donner quelque vraisemblance au moins.

Plusieurs observateurs ont attiré l'attention sur ce fait un peu paradoxal que le *Loxodes* est parfois entièrement dépourvu de noyaux. Wrzesniowsky, par exemple, écrit ces mots : « Bei grossen Exemplaren habe ich bis 21 Kerne gefunden, doch bei den kleinsten dagegen sie vollständig vermisst » ; et dans la diagnose donnée par certains auteurs on lit couramment : « Les petits individus sont dépourvus de noyau. » Il est probable que, la plupart du temps, cette déclaration ne repose

que sur des observations incomplètes, et en tout cas, l'on peut affirmer catégoriquement que la taille n'y est pour rien, et que les petits individus ont des noyaux aussi bien que les gros ; mais il n'en reste pas moins certain que la rencontre d'individus positivement sans noyaux n'est pas chose très rare.

Dans une récolte spéciale, datant du 5 décembre, ces individus se sont même montrés nombreux ; mais en les étudiant de près, après isolement et compression sous le couvre-objet, j'ai pu m'assurer que ces Loxodes (c'est du *striatus* qu'il s'agit), s'ils n'avaient pas d'appareil nucléaire normal, en gardaient au moins des reliquats. C'étaient des sphérules pâles extrêmement petites, d'apparence spéciale et rappelant chacune un tout petit noyau, sans membrane, répandues un peu partout dans le corps ; et mes observations m'ont amené à conclure que ces sphérules provenaient directement de la désagrégation du noyau lui-même.

Dans l'individu que représente les fig. 9, 10 et 11, par exemple, et examiné le 5 décembre à 2 h., l'un des noyaux, au lieu de revêtir sa forme habituelle, n'avait plus à ce moment qu'une membrane à peine reconnaissable, bien que visible cependant encore comme un cercle à peine marqué ; et dans l'intérieur de ce cercle, au lieu d'une seule masse centrale, on voyait une demi-douzaine de sphérules, encore en groupe mais nettement distinctes les unes des autres (fig. 9). A 4 h. 30, toute trace de membrane nucléaire avait disparu, et les sphérules s'étaient écartées (fig. 10). Le lendemain 6 décembre, à 9 h. du matin, l'écartement était plus considérable (fig. 11) et les sphérules paraissaient certainement identiques à celles que l'on rencontre disséminées dans les individus sans noyaux. Quant à l'autre noyau de ce même Loxode, il s'était comporté d'une manière un peu différente : normal le 5 décembre, le 6 il ne s'était pas désagrégé, et gardait sa membrane encore, mais très fine, à peine visible, et la masse centrale s'était réduite de volume, en même temps que plusieurs sphérules pâles se trouvaient dans le voisinage, et semblaient provenir de cette masse elle-même.

En résumé nous avons là des animaux malades. En effet,

dans cette récolte du 5 décembre, faite en eau très froide, où la glace commençait à se former après une brusque saute de température, ces individus sans noyau se reconnaissaient facilement des autres. On les voyait apathiques, paresseux[1], et, détail significatif, ils ne capturaient plus de nourriture ; aucun de ceux que j'ai triés et examinés à part n'a montré dans son intérieur autre chose que des grains d'excrétion, des restes de nourriture en miettes ou des Algues à un degré déjà avancé de désintégration.

L'affaiblissement de l'individu, son incapacité à capturer la nourriture, étaient-ils dus à l'absence de noyaux, ou l'absence de noyaux à l'affaiblissement de l'individu ? C'est à la première de ces alternatives que je serais disposé à me rapporter. En effet, ce nombre anormal d'individus sans noyaux coïncida dans cette récolte particulière avec une véritable épidémie de division ; et il n'y aurait rien de surprenant à ce que, par suite des conditions défavorables, la division du noyau se fût opérée pour certains d'entre les individus d'une manière défectueuse, et eût été remplacée par une véritable désagrégation.

Quelques mots encore à propos de la conjugaison. « Elle n'a jamais été observée jusqu'ici chez le *Loxodes rostrum* » disait en 1889 Balbiani, qui n'a d'ailleurs pas été plus heureux sous ce rapport que ses devanciers. Kasanzeff, cependant, a pu l'étudier, en 1910, et nous a donné à cet égard des renseignements précis. Pour mon compte, dans le cours entier des deux années 1916 et 1917, pendant lesquelles je me suis occupé de Loxode, je n'ai pas réussi à constater un seul cas de conjugaison. Et pourtant, je l'avais vue, cette conjugaison, en 1915, alors que cet Infusoire ne m'intéressait pas encore. Dans une certaine récolte, provenant je ne sais d'où, où le *Loxodes striatus* était très abondant, les couples en conjugaison se montrèrent en nombre considérable, pendant une journée entière, pour disparaître le lendemain ; couples bizarres, où les animaux semblaient

[1] J'ai pu cependant en conserver un pendant deux jours, bien vivant, sur une lamelle évidée.

s'être accrochés deux à deux de façons différentes, mais sur lesquels je ne puis donner aucun renseignement. Si je crois devoir rappeler ici la chose, c'est pour constater une fois de plus la rareté de la conjugaison, qui va de pair en général avec une épidémie de courte durée.

Le moment est venu de discuter les affinités des deux Loxodes qui viennent de faire l'objet de ce mémoire, et de nous entendre sur la question de spécificité.

Tout le monde, nous l'avons dit, ne voit là aujourd'hui qu'une seule espèce, le *Loxodes rostrum*, quitte à reconnaître plusieurs « formes » sans importance particulière. Pourquoi cette unanimité dans les appréciations ? Avant tout, me semble-t-il, parce que bien peu d'observateurs ont poussé suffisamment loin leurs investigations ; ou bien, ce qui est le cas le plus fréquent, le *Loxodes striatus* se trouve seul dans la récolte, et l'observateur l'accepte de confiance comme *Loxodes rostrum,* ou bien le *Loxodes rostrum* se rencontre en effet, mais alors, toujours en compagnie du *Loxodes striatus* bien plus commun que lui ; et en raison des affinités indiscutables qui relient les deux organismes, grâce aussi aux individus nombreux qui semblent à première vue représenter des termes de passage suffisamment caractérisés, on passe outre sans hésitation.

Ces termes de passage, cependant, les observateurs qui se sont attachés sérieusement à les rechercher, ne les ont pas trouvés. Joseph, qui a pourtant distingué dans le Loxode trois « Types[1] » nettement déterminés, s'exprime à ce sujet en ces termes : « Es ist ausserordentlich schwierig, Tiere zu finden, die man mit gutem Gewissen als Uebergänge zwischen den Typen ansehen kann und ich muss daher schon in vornherein betonen, dass ich bezüglich dieses Punktes ebenso wie meine

[1] Rappelons ces types en quelques lignes. Ce sont : Type A, deux noyaux, au centre de l'animal, avec un micronucléus interposé. C'est là, probablement, le *Loxodes vorax* de Stokes, une forme que j'ai cru rencontrer dans deux ou trois occasions différentes (mais avec deux micronucléus), parmi les *Loxodes striatus*. — Type B, c'est le *Drepanostoma striatum* de Engelmann, soit le *Loxodes striatus* tel que nous venons de l'étudier. — Type C, c'est le *Loxodes rostrum*.

Vorgänger nur auf Vermutungen angewiesen bin. » KASANZEFF a considéré le *Loxodes striatus* « au moins comme une race particulière », jusqu'au moment où il a cru se convaincre, par une observation directe, du passage d'un des types à l'autre, et plus tard nous aurons à discuter le cas.

D'après mes observations, qui se sont continuées pendant deux années consécutives, dans toutes les saisons et dans un nombre de stations considérable, les termes de passage n'existeraient pas. On croit les avoir trouvés, mais un examen plus approfondi montre que l'on se trompait. C'est ainsi que dans une récolte du 16 juin 1917, rapportée du marais de Rouelbeau, le *Loxodes striatus*, qui pullulait, se voyait représenté par des individus plus grands que la normale, jaunâtres, d'une nuance tirant parfois presque sur le brun ; mais la forme plus élancée, les deux noyaux caractéristiques avec leur micronucléus accolé, et dans sa position spéciale, les faisait reconnaître nettement comme *striatus*. Chose curieuse, dans cette même récolte où l'on trouvait aussi le *Loxodes rostrum* type, on rencontrait par-ci par-là des individus relativement très petits (250 μ) d'un brun clair, qui au premier abord pouvaient sembler passer au *striatus*, mais dont la forme plus lourde, moins élancée, les noyaux, peu nombreux (4 à 6 en général) et pourtant de type « *rostrum* » avec leur micronucléus libre et non adhérent à la membrane nucléaire, montraient que c'était bien là le *Loxodes rostrum* caractéristique.

Le 21 septembre, à Pinchat, l'on trouvait également, parmi les *Loxodes rostrum*, dont beaucoup étaient en division, de nombreux individus très petits, analogues à ceux dont il vient d'être question, et qu'on reconnaissait pourtant tout de suite comme *rostrum*. L'un d'eux, qui d'après sa taille (175 μ) paraissant provenir de deux divisions successives, avait deux noyaux seulement, mais c'était encore bien un « *rostrum* ».

En somme, les caractères que nous avons indiqués précédemment comme distinctifs entre nos deux Loxodes semblent encore maintenant garder toute leur valeur, et montrer dans ces organismes deux espèces nettement différentes.

Mais certains faits rapportés par KASANZEFF, et qu'il nous faut rappeler brièvement ici, seraient de nature à détruire d'un seul coup tout cet échafaudage spécifique.

KASANZEFF, après avoir considéré tout d'abord le *Loxodes striatus* au moins comme une « race » particulière, obtint tout d'un coup, au mois de mai, dans une culture où pullulaient des petits Loxodes provenant sans aucun doute possible de divisions répétées de quelques *Loxodes rostrum* typiques, un certain nombre de petits individus qui ne possédaient que deux noyaux, autrement dit, un certain nombre de *L. striatus*.

Malheureusement, KASANZEFF ne va pas plus loin ; il dit bien, en parlant des deux individus examinés en premier lieu, qu'ils « besassen beide je 2 *Ma* und 2 *Mi* in typischer Anordnung » ; mais ces noyaux, étaient-ce bien ceux du *Loxodes striatus*, avec leur micronucléus accolé à la membrane nucléaire et dans sa position spéciale ? La forme plus ou moins élancée du corps, le nombre des stries ventrales, KASANZEFF n'en dit rien, et si nous ajoutons que parmi tous ces petits individus on en trouvait aussi avec un noyau seulement, on peut se demander si l'auteur ne nous a pas décrit simplement la suite des faits normaux relatifs à la division du *Loxodes rostrum* (divisions successives, et qui se continueraient jusqu'au moment où les petits individus n'auraient qu'un noyau) plutôt que le passage de la forme *rostrum* à la forme *striatus* ?

Ces considérations ne sont pas sans une certaine importance. Si les résultats obtenus par KASANZEFF sont véritablement la preuve d'un passage direct de l'un des types à l'autre, nous avons là des faits bien autrement importants qu'une simple question de systématique. Nous aurions dans le *Loxodes rostrum* un organisme qui, après s'être perpétué dans telle ou telle station, pendant une suite considérable de générations, pendant des années entières [1], en gardant même forme et même

[1] Pour ne citer qu'un exemple entre cent, pourquoi, dans ce petit étang de Florissant où le *Loxodes striatus* pullule en toute saison, et où, tout en étudiant d'autres Infusoires, j'ai vu passer sous mes yeux pendant quatre années consécutives, des milliers d'individus du type *striatus*, pourquoi n'est-il jamais apparu un seul *Loxodes rostrum* ?

structure, passerait, tout d'un coup, à un type de forme et de structure absolument différentes.

En résumé, nous avons sans doute le droit d'espérer que les conclusions auxquelles est arrivé Kasanzeff seront définitives ; mais dans l'état actuel de la question, nous sommes encore obligés de rester sceptiques.

En terminant, je voudrais insister une fois de plus sur la place toute particulière que semble occuper le Loxode dans l'ensemble des Infiniment Petits. Cet organisme diffère des autres Infusoires par toute une série de traits qui n'appartiennent qu'à lui, par la présence de véritables statocystes, par son protoplasme qui n'est qu'une écume, par ses noyaux d'un type spécial et leur mode de division spécial aussi, par la structure de son appareil buccal, même peut-être par la nature exceptionnelle de son tégument.

Lorsque, dans les êtres plus élevés dans l'échelle animale, et susceptibles de laisser après eux des restes fossilisés, on en a trouvé dont les caractères ont quelque chose d'extraordinaire, que ce soit la *Comatule*, la *Spirula* ou les *Ganoïdes*, on a le plus souvent fini par reconnaître qu'il y avait là des reliquats du passé ; et par une comparaison peut-être trop hardie mais à laquelle on ne peut s'empêcher de recourir, on pourrait se demander si le Loxode, lui aussi, n'est pas un dernier représentant d'un type aujourd'hui disparu ?

LISTE DES PRINCIPAUX AUTEURS CONSULTÉS

Balbiani, E.-G. *Etude sur le Loxode.* Ann. Micrographie, vol. 2, 1889-90.

Bütschli, O. *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Konjugation der Infusorien.* Abh. Senckenberg. Ges., Bd. 10, 1876.

Claparède et Lachmann. *Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes.* 1858-59.

Engelmann, W. *Zur Naturgeschichte der Infusorien.* Zeitsch. wiss. Zool., Bd. 11, 1862.

Joseph, H. *Beobachtungen über die Kernverhältnisse von Loxodes rostrum.* Arch. f. Protistenkunde, vol. 8, 1907.

Kasanzeff, W. *Zur Kenntniss von Loxodes rostrum.* Arch. f. Protistenkunde, vol. 20, 1910.

Stokes, S.-C. *Notes on some apparently undescribed forms of fresh-water Infusoria.* Silliman's Amer. Journ., vol. 28, 1884.

Wrzesniowsky, A. *Beobachtungen über Infusorien aus der Umgebung von Warschau.* Zeitsch. wiss. Zool., Bd. 20, 1870.

Penard, Eugène. 1917. "Le genre Loxodes." *Revue suisse de zoologie* 25, 453–489.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/40665
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/215481

Holding Institution
MBLWHOI Library

Sponsored by
MBLWHOI Library

Copyright & Reuse
Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 16 April 2022 at 09:31 UTC