

Communication présentée le 26 mars 1960.

## ADAPTATIONS STRUCTURELLES DES ANIMAUX FILTRANTS

par M<sup>me</sup> P. VAN GANSEN,

Chercheur qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique,  
Laboratoire de Zoologie et de Biologie animale, Université Libre de Bruxelles.

---

### Sommaire.

1. INTRODUCTION.
2. LA NOURRITURE PARTICULAIRE EN SUSPENSION DANS L'EAU.
  21. DANS LA MER.
  22. DANS LES EAUX DOUCES.
3. ANIMAUX FILTRANTS SEDENTAIRES.
  31. ORGANISMES FILTRANTS.  
*Spongiaires.*
  32. TENTACULES EN PANACHES FILTRANTS
    321. *Vers serpulimorphes.*
    322. *Kamptozoaires.*
    323. *Brachiopodes.*
    324. *Ptérobranches.*
    325. *Bryozoaires.*
    326. *Phoronidiens.*
    327. *Pogonophores.*
    328. Conclusions.
  33. BRANCHIES FILTRANTES.
    331. *Lamellibranches.*
    332. *Prosobranches.*
    333. *Prochordés.*  
*Ascidiacés.*  
*Amphioxus.*
    331. Conclusions.

U.B. GENT

34. NASSES MUQUEUSES.
    341. *Polychètes.*
    342. *Mollusques.*
    343. *Insectes.*
  35. SOIES FILTRANTES.
    - Cirripèdes.*
  36. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES FILTRANTS FIXÉS.
4. ANIMAUX FILTRANTS MOBILES.
41. TRACTUS CILIAIRES.
    411. *Larves trochosphériennes.*
    412. *Rotifères.*
    413. *Ptérotopodes.*
    414. *Méduses : Aurelia aurita.*
    415. *Animaux à tractus ciliaires adjuvants.*
  42. SOIES FILTRANTES.
    421. Soies thoraciques filtrantes.
      - Cladocères.*
    422. Soies mandibulaires filtrantes.
      - Ostracodes.*
      - Larves naupliennes.*
    423. Soies maxillaires filtrantes.
      - Phyllopodes.*
      - Copépodes.*
      - Leptostracés.*
      - Syncarides.*
      - Peracarides.*
      - Euphausiacés.*
    424. Soies filtrantes des maxillipèdes.
      - Décapodes.*
    425. Soies filtrantes des insectes.
  43. BRANCHIES FILTRANTES.
    - Thaliacés.*
  44. NASSES FILTRANTES.
    - Appendiculaires.*
  45. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES FILTRANTS MOBILES.
5. CONCLUSIONS.
-

## I. — INTRODUCTION.

Etre capable de se nourrir dans le milieu où il se trouve est pour tout être vivant une question de vie ou de mort.

La moindre variation de structure ou de comportement apparue au sein d'une population peut permettre à celle-ci de coloniser une nouvelle niche écologique, ou de survivre à la concurrence féroce qui règne dans un milieu saturé. Le besoin absolu d'une nourriture complexe a certainement donné prise à d'innombrables processus sélectifs. Ce besoin est pour moi l'un des moteurs profonds de l'extraordinaire diversification du règne animal.

La manière dont les animaux se nourrissent est remarquablement variée. Dans un groupe anatomiquement bien défini, les espèces utilisent à des techniques de nutrition très différentes des structures morphologiques très proches. Prenons les Gastéropodes : le buccin est un prédateur, carnassier exclusif; la littorine, une infatigable brouteuse d'algues; la turritelle collecte les détritits déposés sur les fonds, et la crépidule filtre les infimes particules suspendues dans la mer. Tous quatre se nourrissent cependant à l'aide de structures homologues, à peine modifiées : une cavité buccale armée d'une radula plus ou moins puissante, assistée plus ou moins efficacement par la grande cténidie ciliée.

Il est clair également que la nutrition de chaque espèce dépend non seulement des structures morphologiques dont elle dispose mais aussi de ses possibilités physiologiques, comportement et arsenal enzymatique entre autres. A la limite on pourrait imaginer que chaque animal, ou population animale, se nourrit de façon singulière, dans l'équilibre biologique actuel. C'est aussi l'impression, un peu décourageante, du naturaliste.

Cependant, on peut ramener à un petit nombre les modes suivant lesquels la nourriture actuellement disponible est présentée aux animaux, sur terre et sur mer :

- 1) la nourriture particulière et en suspension. L'exemple typique en est le plancton, marin ou dulcicole;
- 2) la nourriture particulière sédimentée ou enfouie. Les détritits organiques des fonds marins en sont un exemple;
- 3) la nourriture en masse vivante et fixée. Ce sont les plantes et les animaux fixés;

- 4) la nourriture en masse vivante et mobile. Ce sont essentiellement les animaux libres en tant que proies.

Chacune de ces catégories d'aliments présente pour les animaux qui veulent l'appréhender des problèmes qui leur sont communs : par exemple la nécessité de concentrer les particules alimentaires des suspensions diluées. Ces problèmes seront d'ailleurs abordés différemment par les animaux suivant qu'ils sont eux-mêmes mobiles ou sédentaires.

De remarquables phénomènes de convergences dans les dispositifs de captation des aliments se dessinent ainsi à travers le monde zoologique. Il nous devient possible de distinguer quelques types fondamentaux de mécanismes de nutrition, maintes fois réalisés au moyen de structures morphologiques très différentes.

Notre essai de classification des modes de nutrition n'est certes pas le premier. Le plus récent et le plus complet est dû à C. M. YONGE, qui résume en quelques tableaux succincts l'ensemble des données connues jusqu'en 1937. (*Tabulæ biologicae* 1954). Il s'appuie d'ailleurs essentiellement sur sa propre mise au point de la question, plus ancienne (1928), mais très explicite et très documentée. C'est à ces travaux, base nécessaire de tout travail ultérieur, que je renvoie les lecteurs, tant pour la discussion des essais de classification antérieurs que pour le détail des données bibliographiques jusqu'en 1937. Mon but est davantage de dégager les mécanismes généraux de captation de nourriture que d'établir une classification exhaustive de tous les systèmes connus.

Rechercher quels sont ces mécanismes chez les métazoaires filtrants est l'ambition du présent article.

## 2. — NOURRITURE PARTICULAIRE EN SUSPENSION DANS L'EAU.

La notion de « particules en suspension » est relative à l'animal qui s'en nourrit. Un même cilié, de quelque 300  $\mu$ . constitue pour le rotifère minuscule une proie qu'il traque, tue et dévore et pour le grand spirographe un grain infime, quasi immobile, et qu'il ne peut appréhender qu'en filtrant l'eau ambiante. Par le terme de « particule » nous désignons donc tout organisme tant du zoo- que du phytoplancton et tout détritit organique

dont la taille est très petite par rapport à l'animal qui le consomme.

Les animaux capables d'appréhender ce type de nourriture sont les « filter-feeders » des auteurs anglo-saxons, ou animaux filtrants.

#### 2.1. — LA NOURRITURE PARTICULAIRE EN SUSPENSION DANS LA MER.

La nourriture particulière en suspension dans l'eau de mer a été étudiée systématiquement, au cours de ces vingt dernières années, par la mesure de la teneur en C organique, en N organique, en N particulière, en phytoplancton, dans différentes mers, à différentes profondeurs et en toutes saisons (JÖRGENSEN, 1955). Les données varient entre 2,2 et 4,6 mg de substances organiques par litre d'eau de mer, dont la moitié est protéinique. Suivant les conditions, le phytoplancton représente de 0 à 3 mg de ces substances.

On a pu mesurer, d'autre part, qu'une teneur minimale de 0,15 à 0,20 mg de substance organique par litre est indispensable à la croissance normale des animaux côtiers filtrants, compte tenu de leur vitesse de filtration, actuellement bien connue. Le seul phytoplancton suffit ainsi très largement à couvrir leurs besoins dans la plupart des mers.

Or, 99 % des végétaux autotrophes de la mer sont constitués par le phytoplancton. On peut imaginer ainsi l'importance des filtrants dans l'économie des êtres marins.

#### 2.2. — LA NOURRITURE PARTICULAIRE EN SUSPENSION DANS LES EAUX DOUCES.

Dans les eaux douces également, le phytoplancton constitue la plus grosse part de la production organique primaire. Mais les facteurs qui influencent cette production sont extrêmement variables d'une eau à l'autre : lacs, rivières, marais existent sous forme de nombreux types écologiques différents, actuellement bien définis par les limnologues. En se basant sur la teneur en sels inorganiques, en humus, en argile, en ions acides, certains auteurs reconnaissent, par exemple, 10 types de lacs différents (J. J. SYMOENS, 1951).

Dans certains étangs, dits eutrophes, la grande densité du phytoplancton rend les eaux opaques et vertes. On a calculé pour la région pélagique d'un petit lac eutrophe d'environ 7 ha une production organique primaire exprimée en glucose, de 26.850 kg en 6 mois d'été, soit une production de 2 mg par m<sup>2</sup> en 24 heures.

D'autre part, les détritiques organiques en suspension peuvent être extraordinairement abondants, quelle que soit la teneur en phytoplancton. Ainsi, l'eau du fleuve Congo contient, à Kinkolé, à hauteur du Stanley Pool, 7,8 mg de substances organiques (BRIEN, POLL, BOUILLON, 1959).

Qu'ils se nourrissent de phytoplancton ou de détritiques en suspension, les animaux filtrants constituent dans les eaux douces un groupe indispensable à l'installation de carnassiers de plus forte taille. La richesse d'un étang en poissons est fonction de celle des Entomostracés, principaux filtrants des eaux douces.

#### *Caractères communs des animaux filtrants.*

Tous les filtrants possèdent nécessairement des dispositifs :

- a) créant des courants d'eau favorablement dirigés;
- b) captant, concentrant et amenant à leur bouche les particules entraînées par ces courants;
- c) éliminant les particules nocives.

Dans les pages suivantes, ces dispositifs seront étudiés systématiquement, précédés, pour la clarté de l'exposé, de l'un des signes : a, b, c.

### 3. — ANIMAUX FILTRANTS SEDENTAIRES.

C'est chez les organismes fixés ou étroitement sédentaires que le mode de nutrition filtrant a pris le plus d'ampleur, caractérisant des ordres (Lamellibranches), voire des embranchements entiers (Prochordés). Je considérerai comme sédentaires des animaux passant normalement toute leur vie d'adulte en un même endroit, même s'ils bénéficient sur place d'une certaine mobilité, comme la serpule dans son tube ou la pholade dans son trou.

#### 3.1. — ORGANISMES FILTRANTS.

Le filtre est constitué par le corps entier. Les *Spongiaires* en sont l'exemple unique et remarquable (fig. 1).

a) Les courants d'eau sont déterminés par le battement des flagelles des corbeilles vibratiles, l'eau pénétrant dans l'animal par un grand nombre de pores et étant expulsée par les larges oscules.

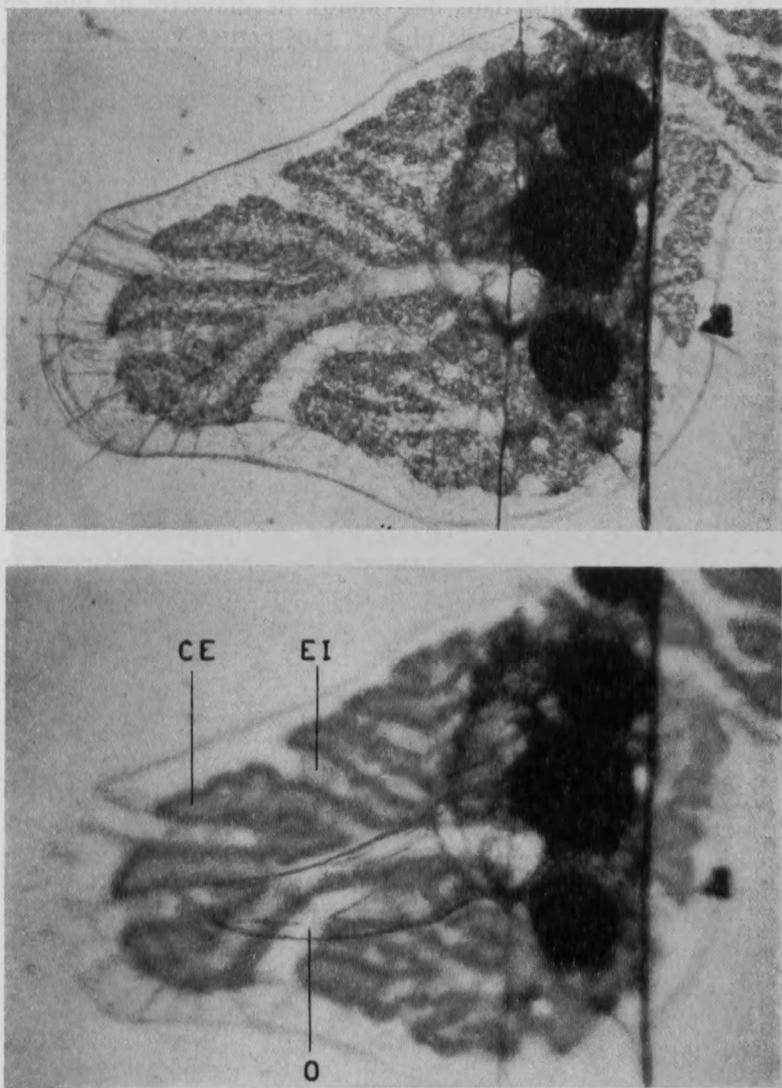


FIG 1.

*Ephydatia fluviatilis*, photo originale R. RASMONT. Jeune éponge issue de 3 gemmules et croissant partiellement entre lame et lamelle, suivant la technique de ANKEL et EIGENBRODT (1950).

*En haut* : mise au point sous la lamelle, au niveau des corbeilles vibratiles.

*En bas* : mise au point sur l'oscule, libre au-dessus de la lamelle.

EI = espace inhalant. — CE = canal exhalant. — O = oscule.

b) L'eau s'écoulant dans des canaux de diamètre de plus en plus étroit, les particules de plus en plus petites y sont arrêtées, puis ingérées. Les pinacocytes qui bordent les canaux sont, en effet, capables de phagocytose comme les choanocytes des corbeilles (POURBAIX, 1933). L'éponge entière n'est qu'un vaste filtre.

Le diamètre des pores inhalants est de l'ordre de 50  $\mu$  (BRIEN, VAN TRIGT). L'espace libre entre 2 collerettes choanocytaires contiguës est de 2  $\mu$  chez les Spongillides (RASMONT). Enfin, les microvillosités qui constituent ces collerettes sont écartées l'une de l'autre de 0,1  $\mu$  (RASMONT). Toutes les particules aux dimensions comprises entre 50 et 2  $\mu$ , la plupart de celles variant entre 2 et 0,1  $\mu$ , seront ainsi retenues par l'éponge. JÖRGENSEN a montré expérimentalement que du graphite sous forme de suspension de particules de 1  $\mu$  est fixé par les éponges calcaires. RASMONT a pu nourrir de jeunes spongilles avec des bactéries tuées (communication personnelle).

c) Le triage des particules est donc en quelque sorte automatique, les trop grosses ne pénétrant pas dans l'organisme. Cependant, si le milieu devient trop concentré, les flagelles choanocytaires cessent de battre jusqu'à ce que des conditions plus normales pour l'éponge soient rétablies (ANKEL, 1951). D'autre part, les amibocytes phagocytent les particules non digestes fixées par les éponges et les rééliminent dans les larges canaux exhalants (KILIAN, 1952).

Si les Spongillides d'eau douce couvrent parfois plusieurs mètres carrés dans nos ruisseaux, elles demeurent cependant toujours très localisées, florissant dans les eaux riches en matières organiques, par exemple aux déversoirs d'étangs dans une eau courante. Par contre, les éponges marines sont l'un des groupes dominants sur les fonds rocheux et parois peu éclairés. Le long des côtes, elles couvrent ces parois comme les lichens encroûtent nos roches terrestres. Au-delà de 800 mètres de profondeur et jusqu'aux abysses, on trouve encore toutes les espèces d'Hexactinellides (VOSMAER).

### 3.2. — TENTACULES EN PANACHES FILTRANTS.

C'est le dispositif réalisé par les tentacules des Vers serpulimorphes et des Pogonophores, le lophophore des Kamptozoaires, Brachiopodes, Ptérobranches, Bryozoaires et Phoronidiens.

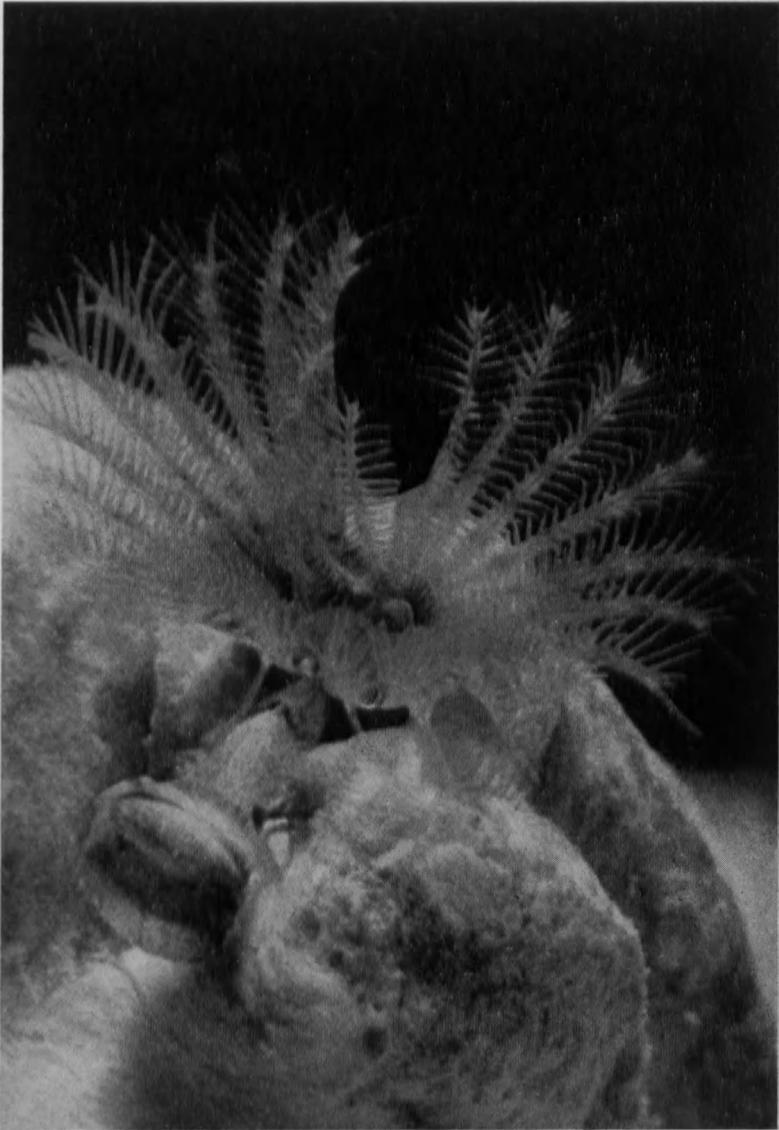


FIG. 2.

*Hydroides norvegicus*, Sabellides. Photo originale A. BREMER.

3.2.1. — *Vers Serpulimorphes.**Sabellides et Serpulides.*

Ces animaux fixent solidement leur tube au support rocheux ou organique sur lequel ils le construisent. Ils s'y tiennent à demeure, leur panache seul émergeant en corolle (fig. 2).

A.T. NICOL (1931) a étudié le mode de nutrition de *Sabella pavonina* sur des animaux élevés dans des tubes de verre orientables et nourris de particules variées, de nature et de dimensions con-

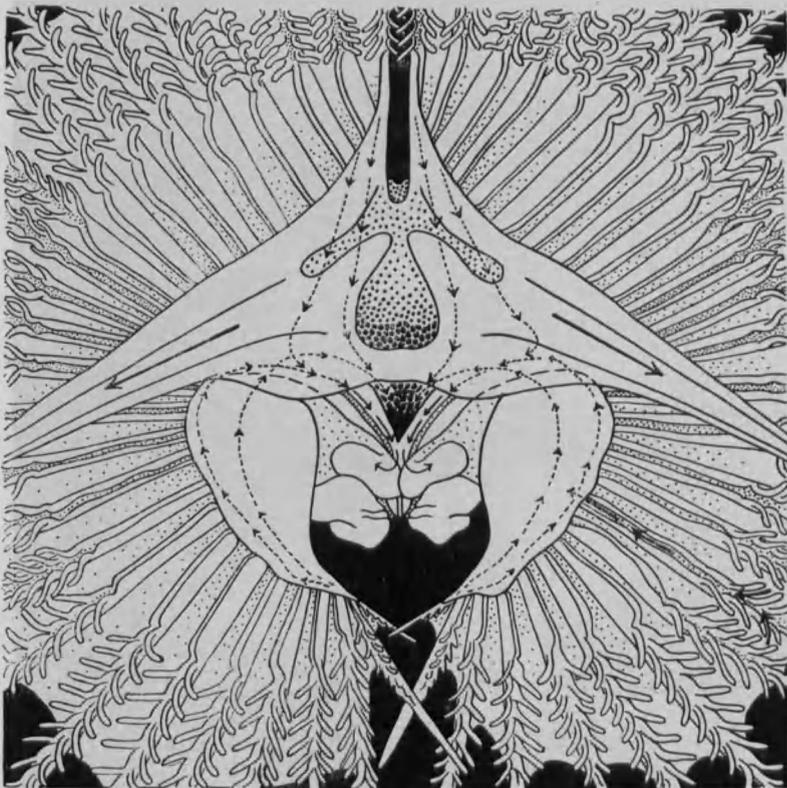


FIG. 3.

*Sabella pavonina*, d'après A. T. NICOL (1930).

Vue interne centrale du panache tentaculaire. Les petites *flèches pleines* indiquent le trajet des particules dans le sillon d'un tentacule; les *flèches interrompues*, leur circulation sur les champs ciliés abduccaux des faces internes des lèvres et des palpes; les *grandes flèches* sur les palpes, le sens du courant de rejet.

nues. Il a comparé les structures du panache chez 6 Serpulides et 6 Sabellides et constaté leur grande homogénéité. Les tentacules du panache (fig. 3) portent chacun une double rangée de pinnules ciliées, à face interne déprimée. La face interne du tentacule même est creusée d'une gouttière longitudinale ciliée. A sa base dépourvue de pinnules, la gouttière devient une gorge plus profonde, à section transverse en V. Les pinnules des tentacules voisins se touchent faisant du panache un entonnoir à paroi grillagée. La base des tentacules s'insère sur les bourrelets

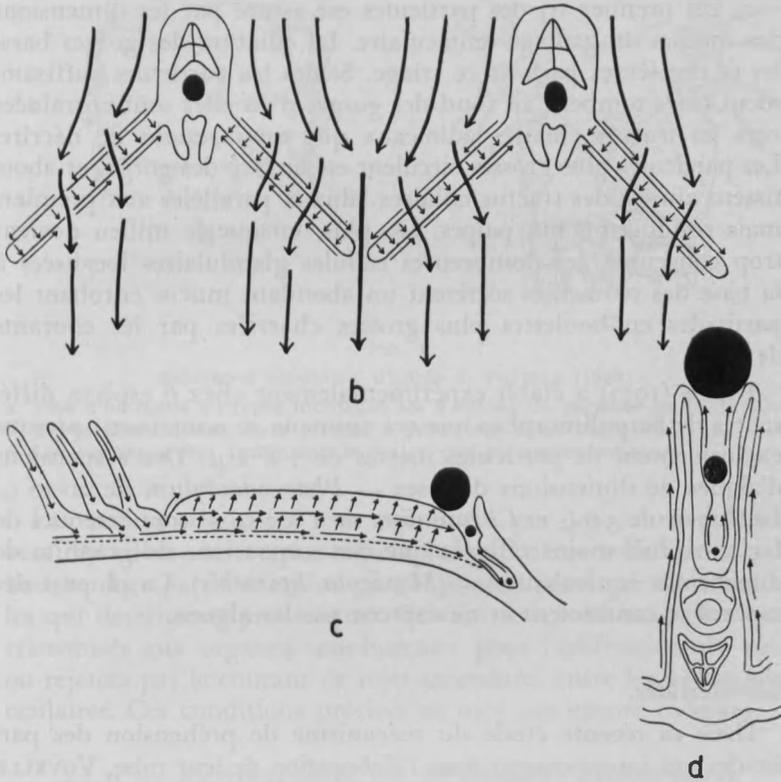


FIG. 3bis.

*Sabella pavonina*, modifié d'après A. T. NICOL (1930).

- b. Coupe schématique au travers de 2 tentacules juxtes. Les grandes flèches indiquent le sens du courant d'eau inhalant, les petites flèches, celui des particules le long des pinnules.
- c. d. Coupes schématiques longitudinale et transversale de la base d'un tentacule. Les boules noires indiquent les positions relatives de particules de 3 grosseurs différentes.

labiaux qui entourent la bouche centrale, surmontée de deux longs palpes ciliés.

a) Le battement des longs cils latéraux des pinnules crée des courants d'eau de l'extérieur vers l'intérieur de l'entonnoir tentaculaire. La ciliature des palpes détermine un fort courant de réjection.

b) Les particules entraînées dans la gouttière courtement ciliée d'une pinnule sont poussées vers la gouttière collectrice du tentacule qui la porte, puis entraînées vers les gorges basales et les champs ciliés labiaux qui mènent à la bouche.

c) Un premier tri des particules est assuré par les dimensions des mailles du grillage tentaculaire. La ciliature des gorges basales et des lèvres parfont ce triage. Seules les particules suffisamment fines tombent au fond des gorges d'où elles sont entraînées vers les tractus ciliaires adbucaux que nous venons de décrire. Les particules plus grosses circulent en surface des gorges et aboutissent ainsi à des tractus ciliaires labiaux parallèles aux premiers mais conduisant aux palpes. De plus, lorsque le milieu devient trop concentré, les nombreuses cellules glandulaires localisées à la base des tentacules sécrètent un abondant mucus enrobant les particules en boulettes plus grosses charriées par les courants de rejet.

DALES (1957) a établi expérimentalement chez 6 espèces différentes de Serpulimorphes que ces animaux se nourrissent presque exclusivement de particules inertes de 1 à 2  $\mu$ . Des suspensions d'algues de dimensions diverses — *Phaeodactylum* de 20-40  $\mu$ , *Isochrysis* de 5-6  $\mu$  et *Chromulina* de 1 à 2  $\mu$  — sont retenues de façon 10 fois moins efficace que des suspensions de graphite de dimensions équivalentes — (*Myxicola*, *Spirorbis*). La plupart des espèces se contractent et ne captent pas les algues.

#### *Sabellariides.*

Dans sa récente étude du mécanisme de préhension des particules qui interviennent dans l'élaboration de leur tube, VOVILLE (1958) a donné une description précise des tentacules chez *Sabellaria alveolata* (fig. 4). Ils sont très particuliers. La bouche est surmontée de 2 pédoncules oculaires larges et courts à base confluyente. Chaque pédoncule est creusé d'une gouttière ciliée et porte des tentacules. Les 2 gouttières aboutissent à un carrefour triangulaire cilié où s'ouvre la bouche. Entre les pédoncules, au-dessus de la bouche, s'étend un champ ciliaire.

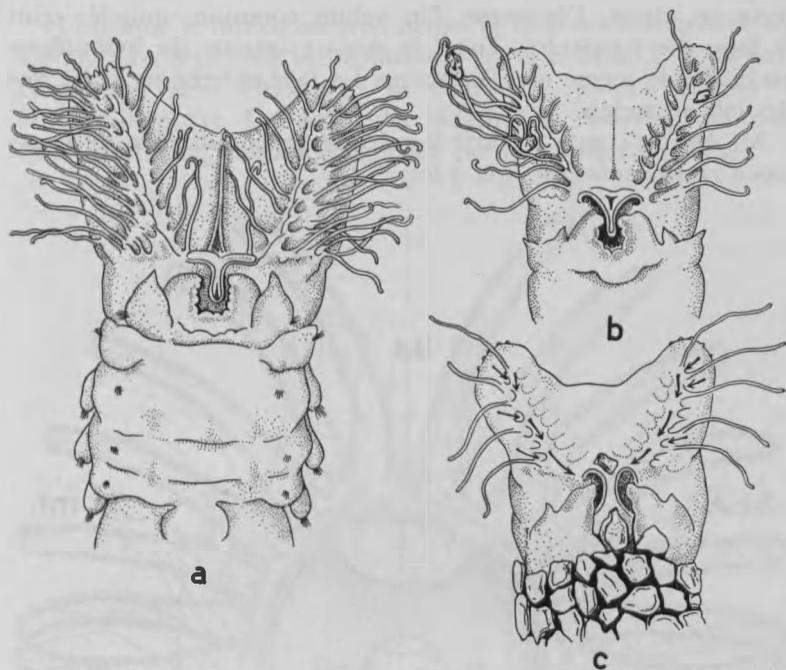


FIG. 4.

*Sabellaria alveolata*, d'après J. VOVILLE (1958).

- a. Tête d'hermelle au repos montrant les 2 sillons du panache de tentacules.  
 b. Tentacules captant de « grosses » particules pour l'édification du tube.  
 c. Les flèches noires indiquent le trajet des particules captées.

Les petites particules sont entraînées par les courants d'eau vers des sillons intertentaculaires, les gouttières collectrices et la bouche. Les particules plus grosses sont captées par les tentacules qui deviennent préhenseurs. Suivant les conditions, elles sont transmises aux organes sous-buccaux pour l'édification du tube ou rejetées par le courant de rejet ascendant, entre les pédoncules oculaires. Ces conditions précises ne sont pas encore connues.

### 3.2.2. — *Kamptozoaires* (ou *Bryozoaires Endoproctes*).

Avec P. BRIEN (1960), nous considérerons que ces animaux forment un groupe nettement distinct des *Bryozoaires Ectoproctes*. Ils vivent généralement fixés sur d'autres organismes : vers tubicoles, *Aphrodites*, *Holothuries*, etc. Le corps des *Kamptozoaires* est surmonté d'une couronne de tentacules simples, le lophophore, au centre duquel s'ouvrent l'anus et la bouche, protégés d'une

lèvre en clapet, l'épistome. Un velum commun, musclé, ceint la base des tentacules. Toute la surface interne du lophophore est ciliée, de même que l'épistome. La face externe ne porte que des cils sensoriels.

M. ATKINS (1932) a décrit le mécanisme de nutrition de *Loxosoma crassicauda* (fig. 5 et 5 bis).

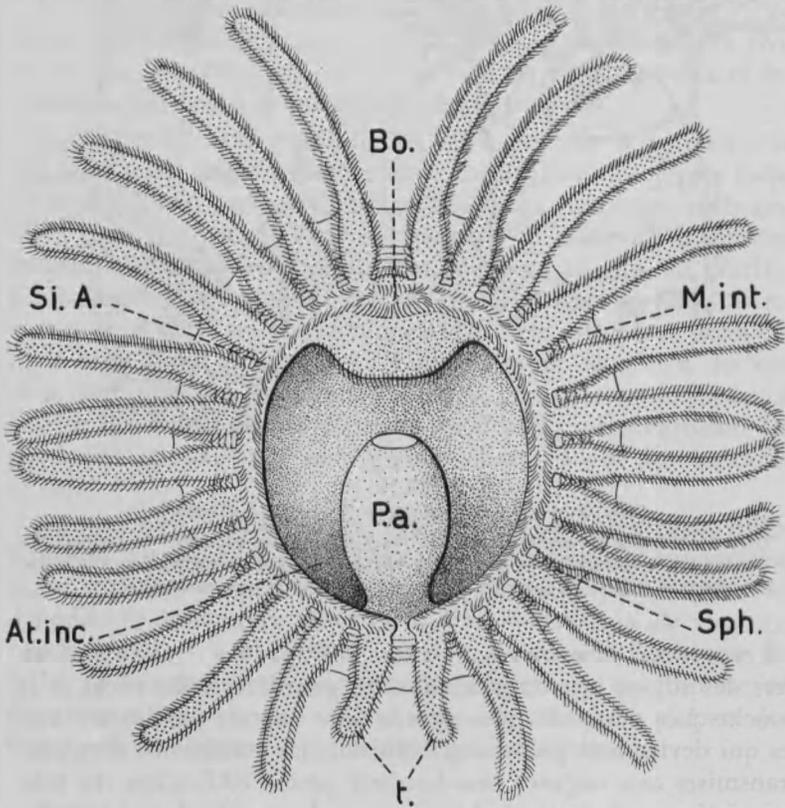


FIG. 5.

*Loxosoma crassicauda* (Endoprocte).

Ciliature du lophophore, emprunté à P. BRIEN (1960 b).

a) Les courants d'eau sont créés de l'extérieur vers l'intérieur de la couronne par le battement de la forte ciliature latérale des tentacules. Les cils épistomiaux déterminent un courant de rejet central.

b) Les particules alimentaires sont entraînées dans les gouttières ciliées internes des tentacules et battues vers un sillon circulaire cilié qui les conduit vers la bouche.

c) Lorsque le milieu est trop dense, le *Loxosome* contracte son lophophore, repliant les tentacules vers la bouche. D'autre part, l'œsophage peut également se contracter jusqu'à fermer la lumière digestive. Les particules indésirables ressortent alors du vestibule buccal et sont entraînées par le courant de rejet.

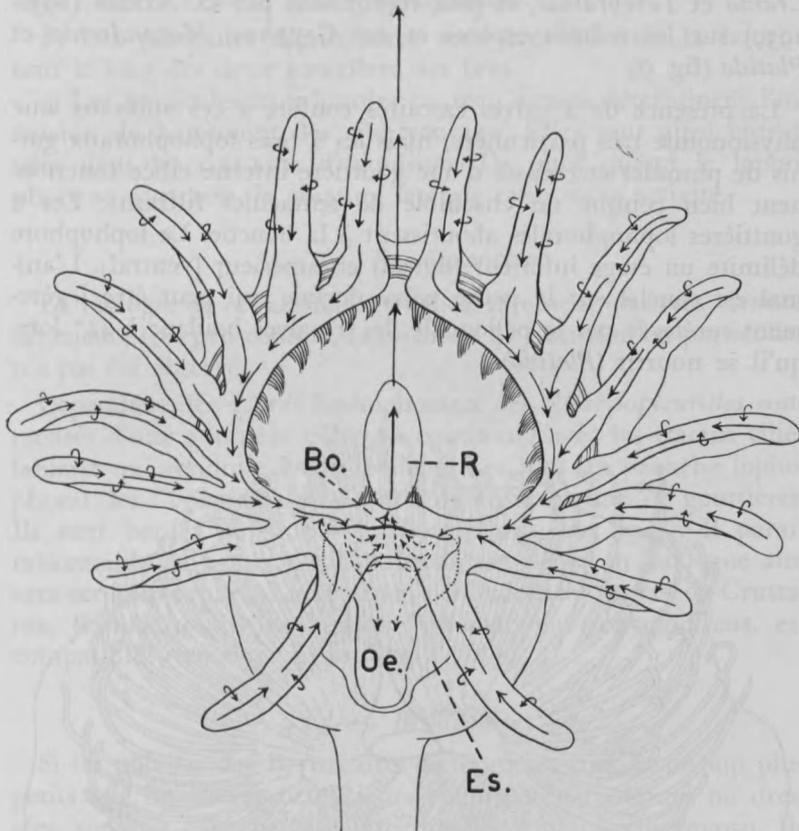


FIG. 5bis.

*Loxosoma crassicauda*.

Courants ciliaires du lophophore, d'après D. ATKINS (1932).

Les Kamptozoaires présentent donc un mécanisme de nutrition très voisin des Serpulimorphes. Signalons cependant qu'ils sont capables, le cas échéant, de se nourrir de ciliés en prédateurs, emprisonnant ceux-ci à l'aide de leurs tentacules repliés.

3.2.3. — *Brachiopodes*.

Les Brachiopodes vivent sur les fonds vaseux ou rocheux de l'étage infralittoral jusqu'aux abysses. *Waldhemia cranium* a été pêchée à 2.300 mètres (CORI, 1926).

Leur mode de nutrition a été étudié par ORTON (1914) sur *Crania* et *Terebratula*, et plus récemment par D. ATKINS (1956-1959) sur les mêmes espèces et sur *Gryphus*, *Macandrenia* et *Platida* (fig. 6).

La présence de 2 valves calcaires confère à ces animaux une physionomie très particulière, mais les 2 bras lophophoraux garnis de pinnules et creusés d'une gouttière interne ciliée fonctionnent bien comme un ensemble de tentacules filtrants. Les 2 gouttières lophophorales aboutissent à la bouche. Le lophophore délimite un étage inférieur (dorsal) et supérieur (ventral). L'animal est couché sur la petite valve dorsale qui peut être légèrement surélevée par le pédoncule, les 2 valves baillant à 45° lorsqu'il se nourrit (*Platida*).

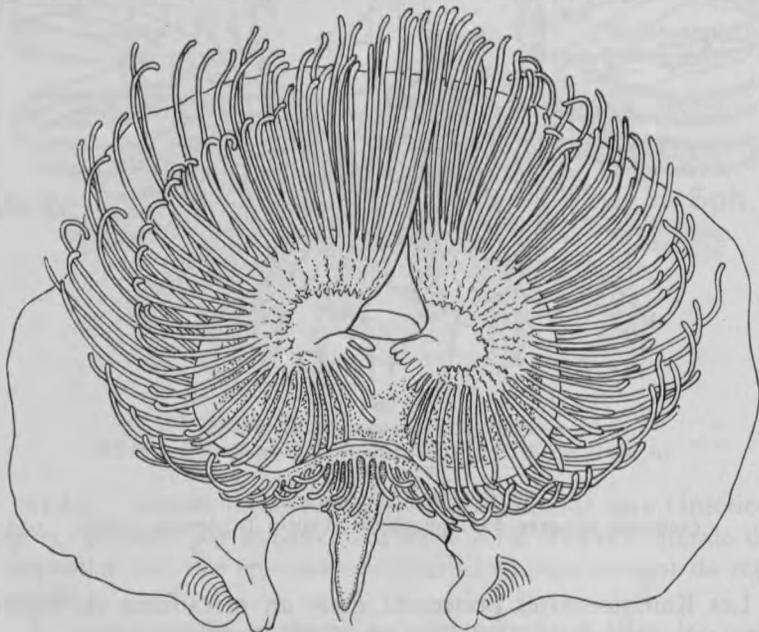


FIG. 6.

*Platida davidsoni*, jeune (Brachiopode), d'après D. ATKINS (1959).

a) Le courant d'eau inhalant est déterminé par la ciliature des faces latérales des pinnules. L'eau entre par les valves entr'ouvertes (par la voie médiane chez les jeunes, latéralement chez les adultes). Elle court de l'étage inférieur à l'étage supérieur à travers les spires des bras lophophoraux. La face externe de chaque bras porte une ciliature déterminant un courant exhalant dans l'axe de chaque hélice lophophorale.

b) Les particules alimentaires sont brossées vers la bouche tout le long des deux gouttières des bras.

c) Les particules trop lourdes ou trop denses déterminent l'inversion du battement des cils frontaux. Elles sont ainsi entraînées dans les courants d'expulsion. De plus, quand le lophophore se contracte, la ciliature latérale cesse toute activité.

#### 3.2.4. — *Ptérobranches.*

La biologie de ces animaux fragiles, rarement observés vivants, est encore très peu connue. Leur mode de nutrition en particulier n'a pas été observé.

Cependant, les 2 bras lophophoraux des *Rhabdopleurides* sont creusés d'une gouttière ciliée en continuité avec les tractus ciliés labiaux qui conduisent à la bouche. Les bras du panache lophophoral des *Céphalodiscidés* sont, eux aussi, creusés de gouttières. Ils sont bordés de pinnules ciliées (DAWIDOFF, 1948). Il paraît raisonnable de penser qu'ils s'alimentent de façon analogue aux vers serpulimorphes. La présence de Diatomées, larves de Crustacés, Radiolaires, trouvés dans l'estomac de *Cephalodiscus*, est compatible avec cette hypothèse.

#### 3.2.5. — *Bryozoaires.*

Si les polypes des Bryozoaires Ectoproctes sont beaucoup plus petits que les Endoproctes, leurs colonies, encroûtantes ou dressées, sont un élément caractéristique de tout paysage marin. Ils peuvent également être abondants dans des eaux douces courantes (*Phylactolèmes*). La face interne des tentacules, toute l'aire comprise entre ceux-ci, vestibule buccal y compris, sont ciliées (BRIEN, 1960) (fig. 7).

a) Les travaux de ATKINS (1932) ont montré que les battements des cils latéraux des tentacules entraînent l'eau vers le centre de l'entonnoir lophophoral d'où elle est rejetée vers l'extérieur à travers les tentacules. Ce sens est donc opposé à celui des filtrants à tentacules que nous avons examinés jusqu'à présent. La face

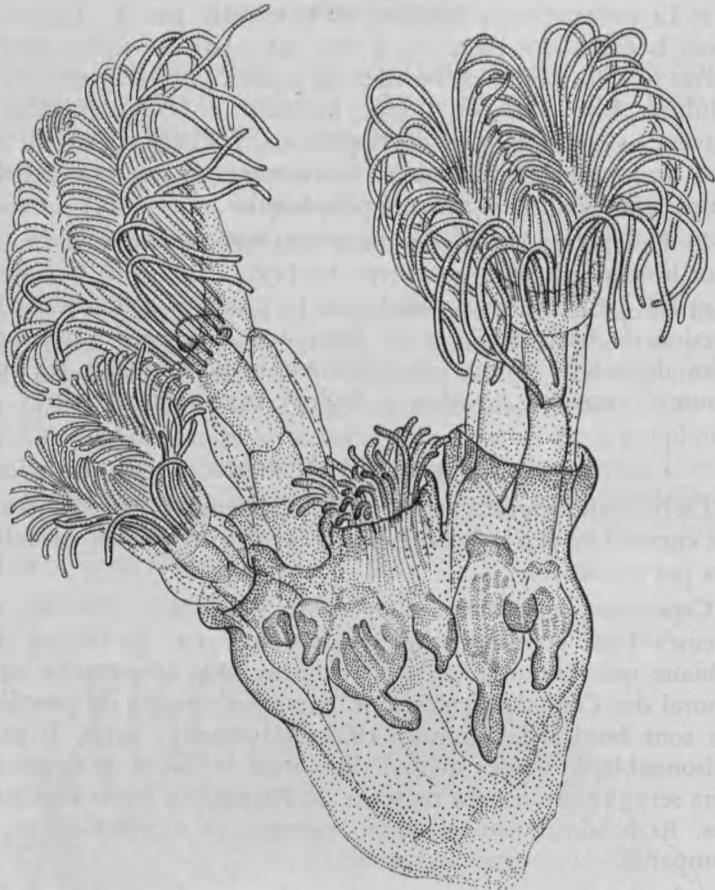


FIG. 7.

*Plumatella*, dessin original de P. BRIEN.

La disposition des tentacules lophophoraux est particulièrement claire sur l'individu de droite.

interne des tentacules n'est pas déprimée mais porte un fort pinceau de cils qui contribue à rabattre les particules vers la bouche.

b) Cet ensemble ciliaire « brosse » en quelque sorte les particules vers le vestibule buccal et de là dans la bouche.

c) Lorsque l'animal est dérangé, par exemple par une suspension particulière trop dense, il contracte son lophophore dans le cystide. Chaque tentacule peut également se débarrasser d'une particule irritante par des mouvements vifs, autonomes. Enfin,

la bouche peut vomir des particules immédiatement entraînées vers l'extérieur par le court champ ciliaire qui s'étend entre les 2 tentacules médians ventraux.

### 3.2.6. — *Phoronidiens* (fig. 8).

Chez les *Phoronidiens*, la bouche s'ouvre en fente dans l'étroit espace situé entre les 2 rangées de tentacules, ciliés sur toute leur surface, disposées en fer à cheval. Elle est surmontée d'un épistome en clapet. En dehors du lophophore, dans l'aire centrale, s'ouvrent l'anus, les pores excréteurs et les grands organes lophophoraux fortement ciliés dont le rôle dans la formation des courants d'eau n'a pas été étudié. C'est à CORI (1939), que nous

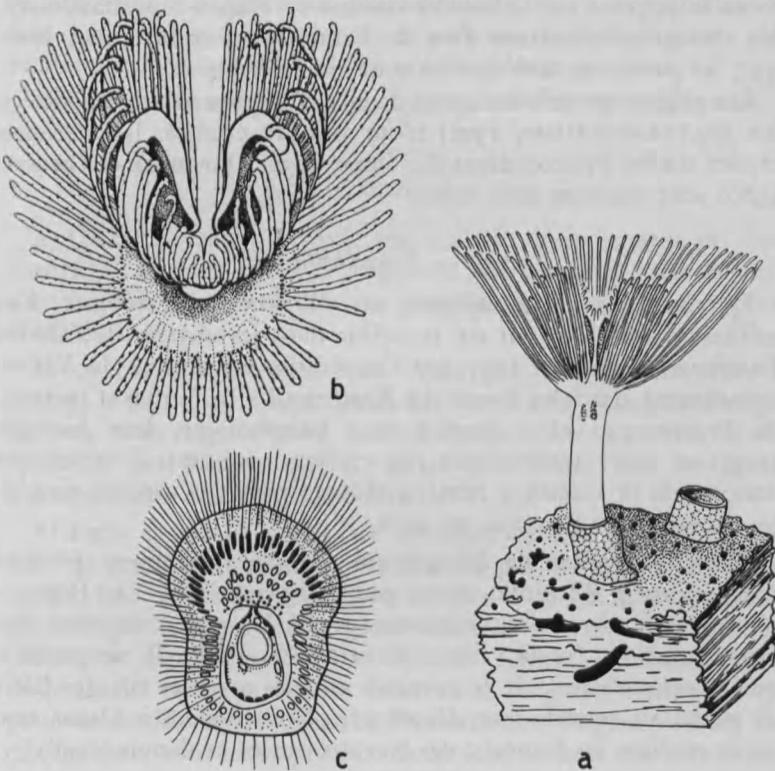


FIG. 8.

*Phoronis*, d'après C. I. CORI (1939).

a (modifié). *Phoronis* en place dans son tube.

b. Lophophore et organes lophophoraux en forme d'oreilles.

c. Coupe transversale d'un tentacule montrant sa cillature périphérique continue.

devons la description la plus récente du mode d'alimentation des Phoronidiens. Nous la complétons par les données antérieures de GILCHRIST (1908) cité par CORI (1939).

a) Le battement des cils tentaculaires aspire une nappe cônica d'eau vers le fond du lophophore, entre les tentacules. L'eau sort entre les bases de ceux-ci. Elle coule vers le bas au sortir de la rangée externe mais est emportée par un courant axial ascendant si elle s'échappe par la rangée interne.

b) Les particules en suspension sont arrêtées par les cils tentaculaires dont le battement les conduit vers la bouche.

c) Le tri des particules est assuré par l'épistome cilié et sensible. Heurté par des particules trop grosses ou nocives, l'épistome se referme sur la bouche comme un clapet. Simultanément, les tentacules s'écartent l'un de l'autre d'un mouvement brusque; les particules indésirables sont ainsi éliminées.

Les rôles respectifs des zones de cils, d'ailleurs peu différenciées, (DE SELYS-LONGCHAMP, 1902) n'ont pas été étudiés. Les récentes études sur les Phoronidiens (L. SILEN, 1952; DAWIDOFF et GRASSE, 1960) sont muettes à ce sujet.

### 3.2.7. — Pogonophores.

La classe des Pogonophores est de découverte récente. Des milliers d'individus ont été recueillis dans les abysses de l'Océan Pacifique en 1950 et 1951, par l'expédition soviétique du Vitiaz, notamment dans les fosses du Kamtchatka (9 à 10.000 mètres). A. IVANOV put ainsi étudier leur morphologie, leur biologie (1955) et leur systématique (23 espèces connues). L'expédition danoise de la *Galathea* ramena d'autre part des espèces nouvelles du Golfe de Panama, en 1952.

Plusieurs espèces de *Siboglinum* ont été récemment pêchées dans les mers d'Irlande, entre 500 et 1500 mètres. Les Pogonophores apparaissent actuellement parmi les plus communs des organismes des fonds vaseux (SOUTHWARD, 1958). Il est possible que la ressemblance de leurs tubes annelés avec les fils des filets de pêche ait retardé leur découverte. Nous devons à DAJOZ une revue récente, en français, des travaux russes et danois (1958).

Les Pogonophores vivent dans des tubes annelés, fixés dans la vase du fond. Leur aspect est celui de minces balanoglosses dont le gland serait surmonté d'un long panache de tentacules filiformes. Leur nombre varie de 1 à 200, suivant les espèces. Ils sont contigus. Le tentacule unique du genre *Siboglinum* forme une

hélice dont les spires sont jointives. La face interne des tentacules porte latéralement des pinceaux de cils et centralement une double file de longues pinnules ondulant jusqu'au centre de l'espace intertentaculaire qui en paraît truffé.

a) Le courant d'eau déterminé par le battement de ces cils entre dans l'entonnoir tentaculaire par son ouverture apicale et en ressort par une ouverture ventrale située entre la base des tentacules.

b) Les particules sont arrêtées par les pinnules. Les cellules glandulaires de celles-ci déversent leurs enzymes dans l'espace intertentaculaire où les particules sont digérées. Le jus est absorbé par les pinnules qui contiennent des vaisseaux afférents et efférents. Ce processus extraordinaire est à rapprocher du fait que les Pogonophores sont dépourvus de tube digestif, phénomène exceptionnel chez les animaux non parasites.

c) On ne connaît pas encore leur système de tri alimentaire.

### 3.2.8. — *Conclusions* (fig. 9).

a) Qu'il traverse le grillage tentaculaire dans un sens ou dans l'autre, le courant d'eau de captation est déterminé par la ciliation latérale des tentacules ou pinnules dans toutes les espèces étudiées à ce jour.

Si ce courant est aspiré de l'extérieur du panache vers le centre, le courant de rejet ascendant est rendu plus puissant par l'action d'un organe cilié central (palpes des Serpulimorphes, épistome des Kamptozoaires, canal cilié dans l'axe des spires lophophorales des Brachiopodes).

b) Dans ce cas les particules circulent en sens inverse du courant de rejet, entraînées vers la bouche par un jeu de gouttières ciliées. Les tentacules sont alors creusés d'un sillon longitudinal interne que bordent les cils latéraux. Dans le cas contraire, les particules entraînées dans le courant central descendant sont directement brossées vers la bouche, le long des tentacules dépourvus de sillons (Bryozoaires, Phoronidiens, Pogonophores). Les cils latéraux sont alors proches de la face externe des tentacules.

c) Les systèmes de tri particulière varient d'un groupe à l'autre : tractus ciliaires du grand panache compliqué des Serpulimorphes ou réflexes sensori-moteurs du lophophore des animaux de plus petite taille. Ils aboutissent toujours à éliminer les particules trop grosses ou trop nombreuses. Quelle que soit la taille du

panache de tentacules filtrants — quelques centimètres de longueur chez les Serpulimorphes, quelques dixièmes de millimètres chez les Bryozoaires Ectoproctes — les particules filtrées sont de l'ordre de quelques microns.

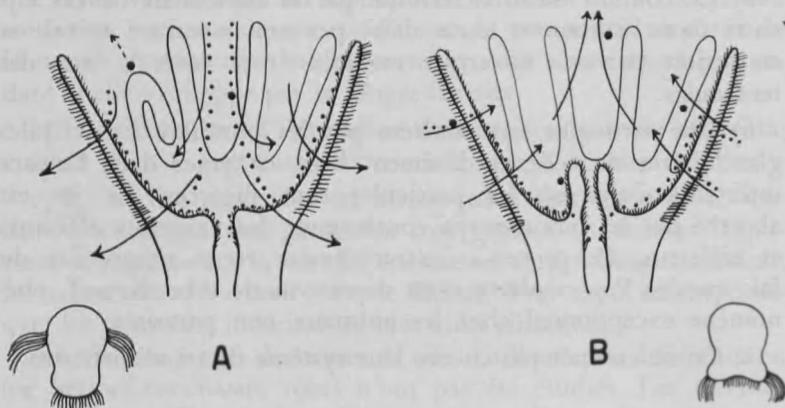


FIG. 9.

Schéma des 2 types de tentacules en panaches filtrants.

- A. *Courants axiaux inhalants* : les particules sont brossées vers la bouche par la cillature des faces internes des tentacules; les particules indésirables sont rejetées par les mouvements des différents tentacules, sensibles et mobiles; la cillature latérale des tentacules est proche de leur face externe (coupe transversale de tentacule à gauche). *Type* : Bryozoaires.
- B. *Courants axiaux exhalants* : les faces internes des tentacules sont déprimées en un sillon collecteur, la cillature brosse les particules vers la bouche en s'opposant ainsi aux courants axiaux; les particules indésirables sont emportées par le courant axial exhalant rendu plus puissant par la présence d'organes centraux ciliés; la cillature latérale des tentacules est proche de leur face interne (coupe transversale de tentacule à droite). *Type* : Sabelles.

### 3.3. — BRANCHIES FILTRANTES.

Les Lamellibranches, quelques gastéropodes Prosobranches et tous les Prochordés se nourrissent au moyen de leurs branchies. Les principaux mécanismes mis en jeu sont très semblables d'un groupe à l'autre.

#### 3.3.1. — Lamellibranches.

La nutrition par filtration est générale chez les Lamellibranches, exception faite de quelques familles très spécialisées comme les *Teredinae* (xylophages), les *Tellinae* (détritophages) et les *Septibranchae* (carnassiers).

Les mécanismes de nutrition de ces animaux ont été remarquablement étudiés ces 30 dernières années. L'ensemble des études publiées est discuté dans les récentes révisions de JÖRGENSEN (1955) et de MORTON (1959). Citons en particulier les travaux de C. M. YONGE (1928) sur *Ostrea* et *Mytilus*, D. ATKINS (1936-1943), qui a étudié les tractus ciliaires d'environ 90 espèces, et de MAC GINITIE (1941) dont les techniques d'observation ont jeté un jour tout nouveau sur ces mécanismes. MAC GINITIE remplace un carré de valve et de manteau sous-jacent par une vitre et n'observe la nutrition des animaux opérés que lorsque la régénération de la plaie est commencée. Tous les autres auteurs ont étudié la préhension des particules sur des animaux dits « survivants », dont une valve et un morceau de manteau avaient été sectionnés.

Rappelons que la branchie du Lamellibranche est formée de 4 lamelles disposées comme les jambages d'un W plus ou moins régulier et attachées dorsalement au corps par le rachis central (*Filibranches*). Les bords libres des lamelles externe et interne peuvent se souder au corps et au manteau (*Pseudolamellibranches*). De plus, les filaments d'une même lamelle peuvent être rendus solidaires par des connexions transversales (*Eulamellibranches*). Tous les filaments d'une lamelle peuvent être égaux (branchies homorhabdiques des *Filibranches* et de certains *Eulamellibranches*) — ou bien certains filaments, dits principaux, sont beaucoup plus larges et correspondent aux sillons de la lamelle branchiale ondulée (branchies hétérorhabdiques des *Pseudolamellibranches* et de certains *Eulamellibranches*).

La bouche est flanquée, à gauche et à droite, d'une paire de palpes mobiles appliqués l'un contre l'autre. Les faces internes sont fortement plissées. L'ensemble des lamelles branchiales est protégé par les 2 lobes du manteau. La cavité ainsi formée est partagée par les lamelles en un étage inférieur (ventral) et supérieur. Les palpes, les lamelles, le manteau sont ciliés (fig. 10).

a) L'ensemble de cette ciliature détermine des courants d'eau inhalants et exhalants. L'eau entre dans l'étage inférieur par les valves entrebaillées des espèces sessiles épigées (*Mytilus*, *Ostrea*), ou par le siphon ventral si les bords du manteau sont soudés, ce qui est le cas des espèces fouisseuses (*Cardium*, *Mya*). Le courant d'eau passe de cet étage à la cavité supérieure en traversant les lamelles branchiales. Les robustes cils latéraux et latérofrontaux

des filaments lamellaires ont un rôle prédominant dans ce passage (fig. 11). L'eau sort dorsalement de la cavité supérieure, éventuellement par le siphon exhalant.

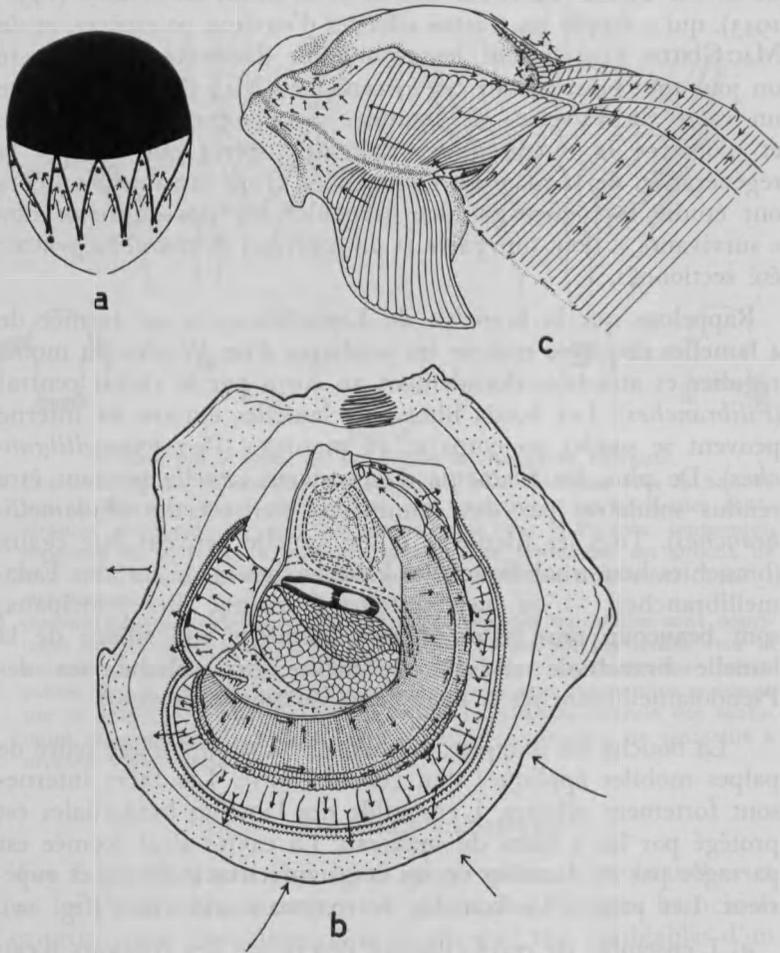


FIG. 10.

*Ostrea*, modifié d'après C. M. YONGE (1928).

- a. Schéma d'une coupe transversale d'huître montrant la disposition en W des lamelles, les *flèches* indiquent le sens des courants ciliaires, les *points*, les particules dans les sillons collecteurs dorsaux et ventraux.
- b. Sens des courants ciliaires alimentaires sur les lamelles branchiales, les palpes et le manteau.
- c. Palpes et région antérieure des lamelles branchiales. Les 2 palpes droits ont été écartés l'un de l'autre pour montrer leurs faces internes plissées et ciliées.

b) Dans un animal bien portant (observation de Mac Ginitie), les faces extérieures des lamelles sont entièrement recouvertes d'une mince pellicule de mucus sécrété tantôt par la région dorsale des filaments lamellaires, tantôt par toute leur surface.

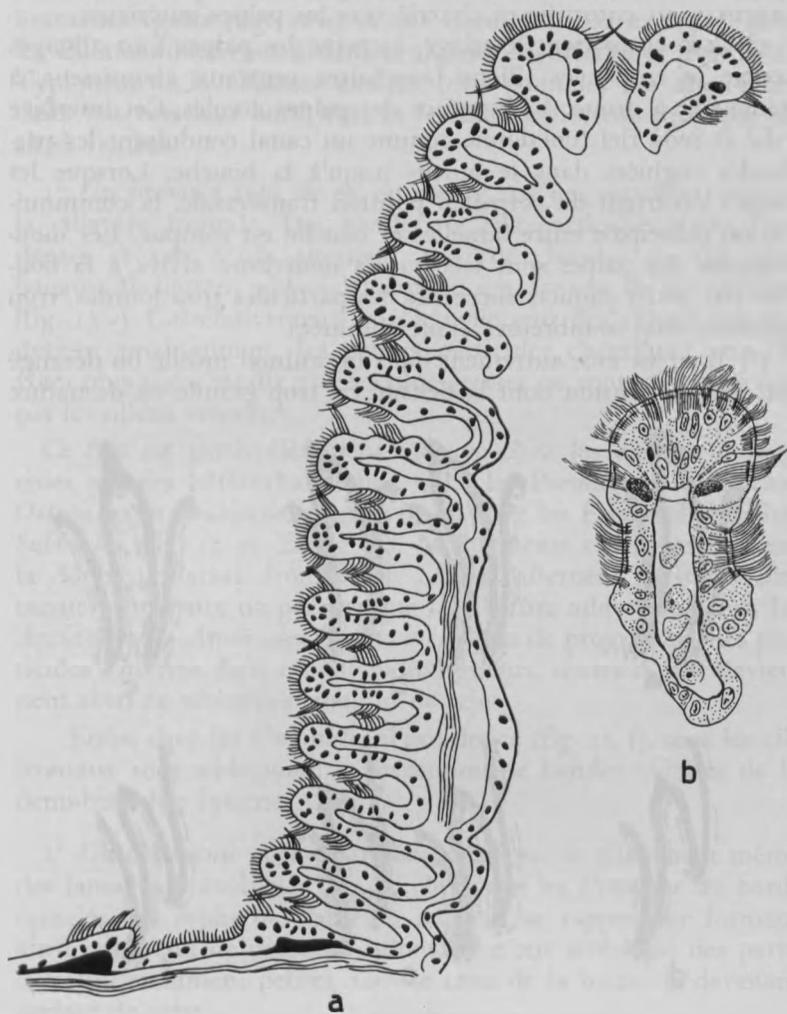


FIG. 11.

*Solen marginatus*, d'après D. ATKINS (1937).

a. Coupe transversale d'une demi-branchie.

b. Détail de la coupe d'une lamelle (cils frontaux, latéro-frontaux et latéraux).

Cette feuille de mucus est perméable à l'eau et à la plupart des molécules, mais arrête les particules de  $1\ \mu$  ou plus. La ciliature superficielle des lamelles entraîne constamment ce feuillet muqueux farci de particules vers le bord libre ventral de chaque demi-branche, plus ou moins déprimé en un sillon cilié. Le mucus y est entortillé et charrié vers les palpes antérieurs.

c) Ceux-ci assurent le triage. Lorsque les palpes sont allongés contre le corps, les sillons lamellaires ventraux aboutissent, à gauche et à droite, à l'interface des palpes accolés. Cet interface cilié et sensoriel fonctionne comme un canal conduisant les particules engluées dans le mucus jusqu'à la bouche. Lorsque les palpes s'écartent du corps, en position transversale, la communication principale entre lamelles et bouche est rompue. Les mouvements des palpes sont tels que la nourriture arrive à la bouche par petits paquets successifs, les particules trop lourdes, trop grandes, trop nombreuses étant éliminées.

c') Il en va tout autrement dans un animal mutilé ou dérangé par une suspension dont la densité est trop grande ou de nature

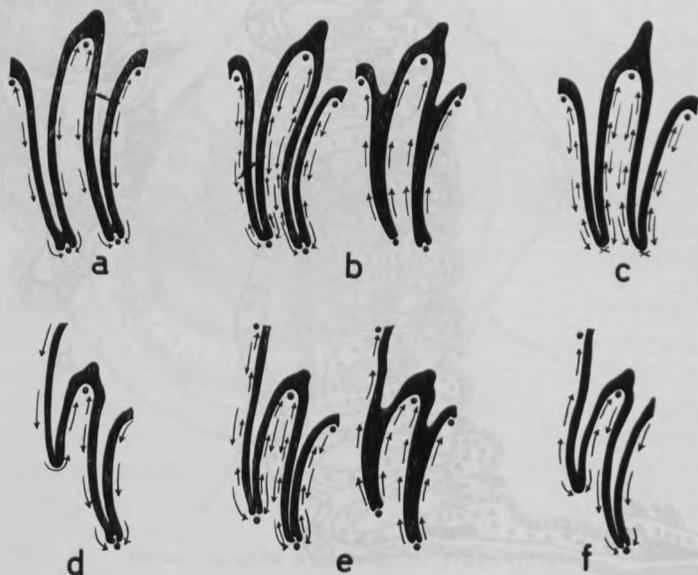


FIG. 12.

*Courants ciliaires des branchies des Lamellibranches, d'après D. ATKINS (1937). Les lamelles sont représentées en coupe transversale. Les flèches indiquent le sens des courants ciliaires; les points, des particules dans des sillons à circulation postéro-antérieure; les croix, à circulation antéro-postérieure (= de rejet).*

a. *Mytilides*; b. *Ostréides*; c. *Arcides*; d. *Cardéides*; e. *Solenides*; f. *Unionides*.

nocive. En ce cas, la sécrétion d'un feuillet muqueux continu est interrompue et les lamelles branchiales interviennent activement dans le tri.

Selon D. ATKINS, la ciliature typique de ces organes est celle des *Mytilides* pour les Fili- et Pseudo-lamellibranches à demi-branchies égales (fig. 12 a) et des Cardiides, par exemple, pour les Eulamellibranches à demi-branchies asymétriques (fig. 12 d). Typiquement la ciliature externe (dite frontale) des demi-branchies bat vers leur bord libre et le sillon collecteur principal est ainsi ventral.

1° *Un premier type de tri* est assuré par des modifications de la ciliature frontale. Des bandes de cils particulièrement fins, denses et très actifs alternent avec des bandes de cils plus banaux. Ils battent addorsalement, en sens inverse de ces derniers (fig. 13 a). Corrélativement, le rôle collecteur des sillons dorsaux devient prédominant, les petites particules cheminent par ces voies plus sûres tandis que les plus grosses ne sont collectées que par les sillons ventraux.

Ce fait est particulièrement marqué chez les espèces à branchies plissées hétérorhabdiques, chez les Pseudolamellibranches *Ostréïdes* et *Pectinides* (fig. 12 b) ou chez les Eulamellibranches *Solenides* (fig. 12 e). En ce cas, les filaments ordinaires portent la double ciliature frontale en bandes alternées mais les filaments principaux ne portent que la ciliature addorsale. Chez les *Arcides* et les *Anomides* (fig. 12 c), le sens de progression des particules s'inverse dans les sillons marginaux ventraux qui deviennent ainsi de véritables chemins de rejet.

Enfin chez les *Unionides* d'eau douce (fig. 12, f), tous les cils frontaux sont addorsaux, à l'exception de bandes ciliaires de la demi-branchie interne.

2° *Un deuxième type de tri* est assuré par le plissement même des lamelles branchiales (fig. 13, b). Chez les *Pinnides* les bords musclés des replis des lamelles peuvent se rapprocher formant ainsi entre eux de profonds sillons où n'ont accès que des particules suffisamment petites, tout le reste de la branchie devenant surface de rejet.

3° Enfin *un troisième type de tri* est déterminé par le développement d'une voûte de cils longs et raides fermant les sillons ventraux collecteurs. L'écartement de ces cils détermine les dimensions des particules collectées (fig. 13 c).

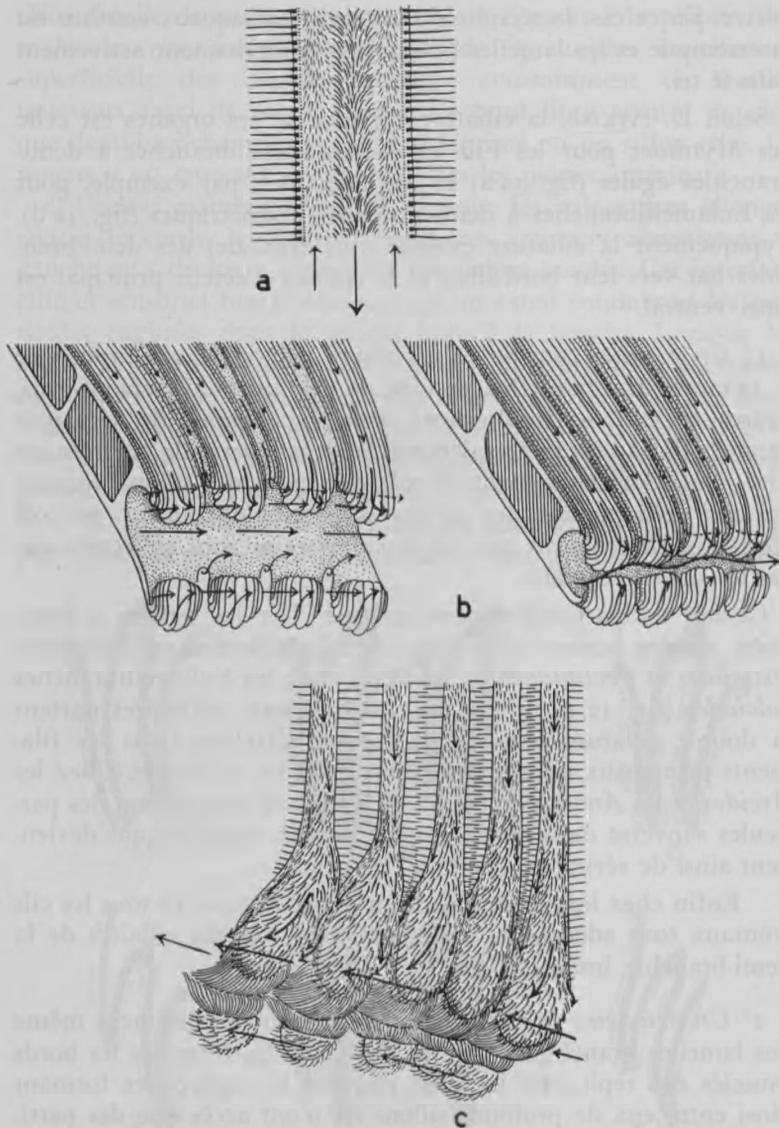


FIG. 13.

Modes de tri particulière des branchies de Lamellibranches  
(d'après D. ATKINS, 1937).

- a. *Ostreides* : lamelle à double ciliation frontale à battements opposés.  
 b. *Pinnides* : lamelle à replis contractiles.  
 c. *Musculus* (Mytilides) : présence de « guarding cilia » ou cils protecteurs du sillon ventral collecteur.

*Conclusion :*

Si la nappe de mucus collectrice observée par MAC GINITIE chez *Ostrea*, *Pecten*, *Mytilus* et *Schizotaerus* est un phénomène général, il faut admettre que chez les *Arca* et les *Anomia* le sens du sillon collecteur ventral s'inverse suivant l'état de l'animal. D'autre part, il m'est difficile de penser, comme MAC GINITIE, que l'action de tous ces tractus ciliaires observés avec tant de soin sur des animaux mutilés se réduise à un artefact.

On peut supposer avec MORTON (1958) que la nappe de mucus est suffisamment fluide pour permettre le battement des cils à travers elle. Ce même auteur, en collaboration avec BALLANTINE (1956) n'a d'ailleurs pu trouver aucune preuve histochimique de l'existence de cette nappe chez *Lasaea rubra*. Cependant cet animal filtre des particules variant de 1 à 50  $\mu$  et même des molécules d'hémoglobine du sang d'*Arenicole*.

D'autre part, les vitesses de filtration pour les 14 espèces d'algues données comme aliments ne varient pas en fonction de la taille et l'algue nocive *Gymnodium veneficum* n'est pas ingérée. Il existe donc chez cet animal un mécanisme de tri — encore inconnu — qui n'est pas basé sur la taille des particules mais sur leur nature.

Les mécanismes de tri des Lamellibranches, si complexes, tant étudiés, posent donc encore de sérieux problèmes.

La nutrition des Lamellibranches a donné lieu à plusieurs études quantitatives. LOOSANEFF et ERGLE (1947) ont nourri des *Ostrea* à l'aide d'Euglènes de 60  $\mu$  de longueur. Le pourcentage de protistes retenus variait de 15 à 80 suivant les individus. Sur le même genre, JÖRGENSEN (1955) observe la rétention totale de particules de graphite de 2 à 3  $\mu$  alors que 80 % de celles de 1 à 2  $\mu$  traversent la branchie.

Enfin, il semble démontré que les Lamellibranches sont capables de fixer les cations bivalents, strontium (FRETTER, 1953) et calcium (RAO et GOLDBERG, 1954), par absorption sur le feuillet de mucus. Les anions et les cations monovalents ne sont pas absorbés (KORRINGA, 1952). Faut-il rapprocher ces mécanismes des grands besoins en calcium de ces animaux ?

### 3.3.2. — *Gastéropodes prosobranches.*

Un certain nombre de Gastéropodes prosobranches, surtout sédentaires, sont filtrants. La cténidie typique de cet ordre ne doit être que peu modifiée pour devenir un filtre alimentaire : il suffit qu'elle s'étale jusqu'à partager complètement la cavité

palléale en étages inhalant et exhalant et que des sillons collecteurs mènent les particules captées à la bouche (WERNER, 1953).

Cette modification a été réalisée dans 7 familles différentes (MORTON, 1959). Les *Struthiolariides*, les *Turitellides* et les *Viviparides* dulcicoles sont enfouis dans des fonds vaseux.

Les *Calyptraeides*, *Capulides*, *Siliquariides* et *Vermetides* vivent fixés dans le roc.

L'emplacement d'un *Struthiolaria papulosa* (MORTON, 1951) est marqué par 2 orifices : l'un inhalant correspond au siphon du proboscis du gastéropode, l'autre exhalant est l'ouverture d'un puits tapissé de mucus aboutissant à la cavité palléale.

Les *Turitellides*, filtrants exclusifs (YONGE, 1954), sont couchés dans la vase des fonds, à l'exception de l'ouverture de la coquille affleurant seule. Sur les fonds à vase molle terrigène, dans les eaux très troubles, ils peuvent constituer, en Méditerranée, entre 19 et 35 mètres de fond, 80 % des individus de la faune, leur densité atteignant 500 individus par mètre carré à moins de 25 m de profondeur (SARTENAER, 1959).

La nutrition par filtration a été décrite chez les *Viviparides* par COOK, P. M. (1949).

Si les *Siliquariides* sont des filtrants exclusifs (MORTON, 1951) il n'en est pas de même des *Vermetidae* où seul *Vermetus novae-hollandiae* est un filtrant complet (YONGE, 1932); les autres espèces se nourrissent au moins partiellement à l'aide de nasses muqueuses (voir plus loin cette rubrique). Les *Capulides* sont des filtrants fréquemment associés à d'autres Lamellibranches utilisant les courants de rejet de l'espèce commensale.

Enfin, c'est peut-être chez les *Calyptraeides* (WERNER, 1953) que le processus de nutrition par filtration a été le mieux observé chez un Prosobranch. Je le décrirai chez *Crepidula fornicata*, les mêmes processus se retrouvant aux détails près dans les autres espèces que nous venons d'énumérer (fig. 14).

a) La grande cténidie est fixée au manteau par tout son rachis. Son bord opposé, normalement libre, est soudé au corps (côté droit).

Un sillon longitudinal cilié se différencie le long de la soudure. La cavité palléale est ainsi divisée en 2 étages, ventral inhalant et dorsal exhalant. Le courant d'eau est déterminé par les cils latéraux des filaments de la cténidie.

b) Tout le long du rachis, une glande muqueuse, l'endostyle,

sécète un feuillet de mucus que le battement de la ciliature superficielle des filaments déroule constamment vers le bord opposé, dans le sillon collecteur. Les particules entraînées par le courant inhalant sont arrêtées par le feuillet muqueux et charriées avec lui dans le sillon collecteur dont la ciliature les conduit à la bouche. La radula vient régulièrement râcler l'extrémité de ce sillon.

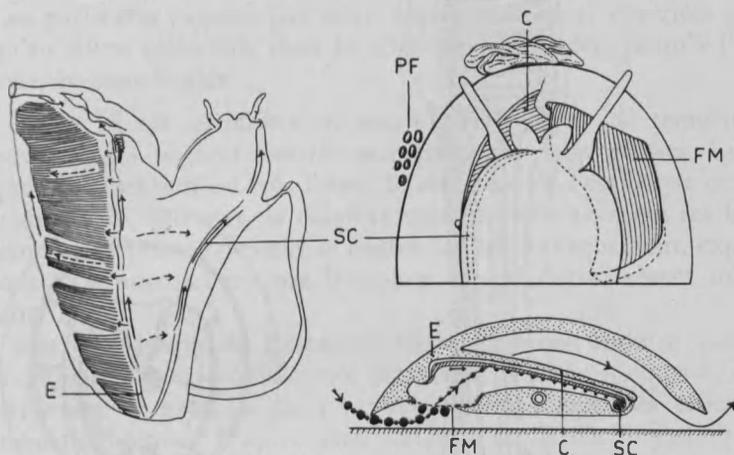


FIG. 14.

*Crepidula fornicata*, gastéropode prosobranchie filtrant.

- a. Cavité palléale, d'après C. M. YONGE (1928). Le toit palléal est rabattu, montrant ainsi la grande branchie pectinée.  
 b. Face ventrale, modifié d'après B. WERNER (1953).  
 c. Coupe transversale de l'animal, modifié d'après B. WERNER (1953).

C = cténidie. — E = endostyle. — FM = filtre muqueux.

SC = sillon collecteur. — PF = pseudofèces.

c) Le triage des particules est remarquable. L'ouverture inhalante est barrée d'une nappe de mucus constamment sécrétée par une région glandulaire latéro-postérieure du manteau, la glande du filtre. Les particules trop grosses pour franchir ce feuillet sont entraînées avec lui vers une poche située en avant de la bouche d'où elles sont soit râclées par la radula, soit éliminées comme pseudo-fèces.

### 3.3.3. — Prochordés.

#### Ascidiacés.

Tous les Prochordés sont des organismes filtrants. La branchie filtrante atteint son maximum de diversité et de complication chez les Tuniciers fixés ou Ascidiacés (BRIEN, 1948).

Comme chez les Lamellibranches, les processus de nutrition sont différents chez des animaux intacts en bonne santé et chez des individus mutilés ou en présence de suspensions denses.

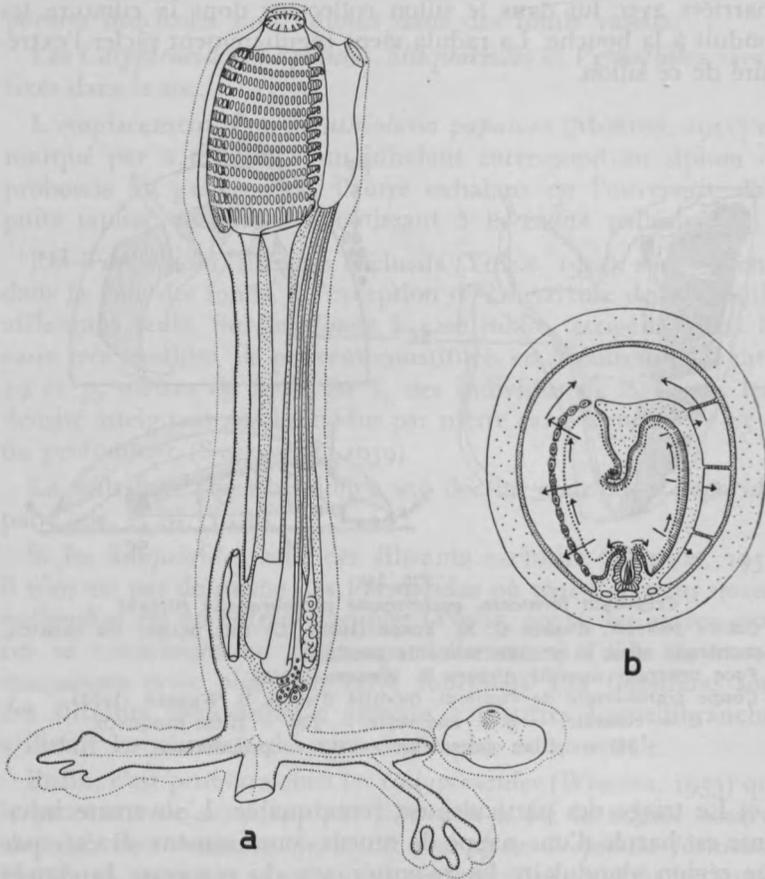


FIG. 15.

*Clavelina lepadiformis* (Tunicier).

a. Anatomie de l'animal, d'après P. BRIEN (1948).

b. Coupe transversale du pharynx, modifiée d'après WERNER (1954).

Voici donc le mode de nutrition normal tel que les travaux de MAC GINIE (1939) et WERNER ET WERNER l'ont mis en évidence, notamment chez *Clavelina lepadiformis* (fig. 15).

a) Toute la surface interne du pharynx branchial est ciliée. Les cils des bords latéraux des stigmates déterminent un courant

qui entre par le siphon buccal, traverse la paroi grillagée du pharynx et passe par la cavité péribranchiale pour sortir par le siphon cloacal.

b) D'autre part, l'endostyle sécrète constamment une nappe de mucus que sa propre ciliature et les cils des papilles et barres transverses étalent jusqu'à la lame dorsale. Le bord de celle-ci est légèrement enroulé, formant un sillon longitudinal collecteur. Les particules captées par cette nappe sont ainsi charriées jusqu'au sillon collecteur dont la ciliature les conduit jusqu'à l'entonnoir oesophagien.

c) Le tri est normalement assuré par le cercle de tentacules buccaux qui barrent l'entrée aux particules trop grosses. Lorsque la suspension est très dense, la sécrétion de l'endostyle cesse. L'animal se contracte, la ciliature cesse momentanément ses battements. Il peut également se contracter très brusquement, expulsant violemment l'eau par le siphon buccal normalement inhalant.

Les expériences de JÖRGENSEN (1949-1952) ont montré que si la plupart des macromolécules traversent le filtre muqueux, des particules de graphite de  $1 \mu$ , des bactéries sont très efficacement maintenues. D'autre part, certaines molécules inorganiques sont retenues par adsorption sur ce filtre : les Tuniciers concentrent ainsi le vanadium (GOLDBERG et coll., 1951) et le niobium (CARLISLE, 1958) de l'eau de mer. La nature du feuillet muqueux est d'ailleurs certainement très complexe. BARRINGTON (1957) a montré que 3 régions distinctes de l'endostyle interviennent dans sa sécrétion, chaque région synthétisant plusieurs polysaccharides.

### *Amphioxus.*

Quoique capable d'une certaine mobilité, l'Amphioxus mène une vie très sédentaire, enfoui dans le sable, couché sur le dos, la bouche affleurant à la surface (DRACH, 1948; JÖRGENSEN, 1955).

a) Le courant d'eau est entretenu par la ciliature latérale des branchies (fig. 16).

b) Les cils de la cavité buccale, de l'endostyle, des arcs péribranchiaux poussent les particules vers le sillon dorsal. D'autre part, l'endostyle sécrète des membranes de mucus qui ne formeraient cependant pas de nappe continue.

c) Un premier tri des particules est assuré par les cirres buccaux très sensibles. En cas de surcharge de ces cirres ou du filtre

branchial, le courant s'inverse, l'atriopore se ferme, la musculature ventrale se contracte et un violent jet d'eau sort de la bouche.

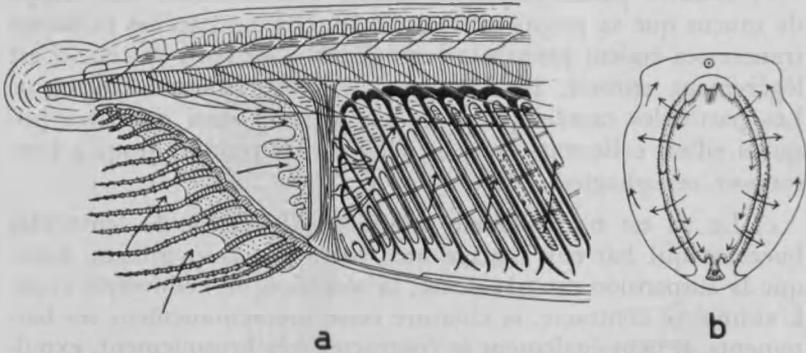


FIG. 16.  
*Amphioxus*, d'après P. DRACH (1948).  
 a. Région antérieure de l'animal.  
 b. Coupe transversale du pharynx.

### 3.3.4. — Conclusions.

Lamellibranches, Gastéropodes et Tuniciers filtrants présentent donc des analogies remarquables. Dans tous les cas, c'est la ciliature latérale qui détermine le sens du courant d'eau. Mais la captation des particules se fait typiquement par une nappe de mucus qui double la branchie. Cette nappe mobile est constamment entraînée de son lieu de sécrétion vers un sillon collecteur par le battement de la ciliature superficielle de la branchie. Le sillon l'entortille et la conduit à la bouche.

Des systèmes de tri divers écartent les grosses particules des branchies (tentacules buccaux, filtres muqueux). Lorsque ces animaux sont fortement perturbés, la sécrétion de la nappe muqueuse cesse, et de nouveaux systèmes de triage, parfois très complexes (Lamellibranches), tendent à écarter les particules les plus grosses.

### 3.4. — NASSES MUQUEUSES.

Plusieurs animaux sédentaires, généralement fousseurs, pêchent les particules en suspension à l'aide d'une nasse muqueuse tendue dans la galerie qu'ils habitent. L'activité fousseuse est alors nettement distincte de l'alimentation, même si l'animal creuse sa galerie à l'aide de la bouche.

3.4.1. — *Polychètes.**Nereis diversicolor.*

*Nereis* vit par populations de centaines de milliers d'individus dans les galeries verticales affleurant à la surface des vases marines et saumâtres. HARLEY (1950) a montré que ces animaux construisaient près de l'entrée de leur habitat, un entonnoir muqueux à l'aide de fils sécrétés par des glandes parapodiales. Les mouvements ondulants de l'animal déterminent un courant d'eau inhalant qui traverse ce piège. Lorsqu'il est suffisamment alourdi de particules, le Néréis avale le tout et reconstruit une nouvelle nasse.

*Chaetopterus variopedatus* (fig. 17).

Le Chaetoptère fut très étudié du point de vue de l'alimentation. Il vit dans un tube en U fait d'une substance d'aspect parcheminé, généralement enterré dans le sol marin que ses deux extrémités dépassent de plusieurs centimètres. Le tube peut cependant être accolé au flanc d'un rocher, voire même sur un substrat organique, un Tunicier par exemple (observation personnelle). MAC GINITIE (1939) a montré comment les mouvements des grands parapodes foliacés des segments 14-16 du corps entraînent un courant d'eau d'un bout à l'autre du tube. Les notopodes

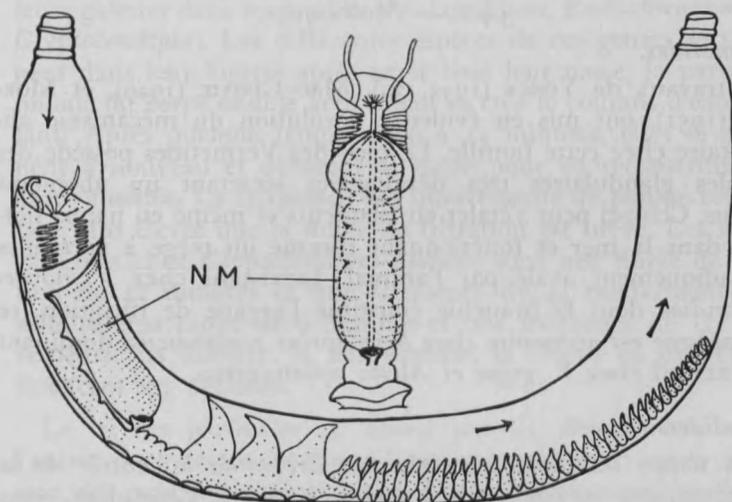


FIG. 17.

*Chaetopterus variopedatus*, modifié d'après Mac GINITIE (1939).

N.M. = nasse muqueuse.

aliformes du 12<sup>e</sup> segment sécrètent constamment une nappe muqueuse, bobinée en boule par la cupule dorsale. Toutes les 15 minutes environ, la sécrétion s'arrête, la boule muqueuse roule dans un sillon cilié jusqu'à la bouche qui l'avale.

La vitesse de filtration calculée en fonction du poids d'azote par JÖRGENSEN d'après les données de WELLS et DALES, serait de 37 ml/hr/mg N, c'est-à-dire une valeur voisine des données les plus basses calculées pour les Eponges, les Lamellibranches et les Tuniciers.

D'autre part, en colorant des protéines de poids moléculaires connus, MAC GINITIE (1945) calcule que le diamètre des pores de la nappe muqueuse est de 0,04  $\mu$ , capable donc de retenir une hemocyanine (P.M. 450.000), incomplètement une globuline (P.M. 176.000) et pas du tout l'ovalbumine.

#### *Urechis campo.*

Cet Echiurien possède un mode de vie très proche de celui du Chaetoptère. Le piège de mucus est sécrété par une couronne de cellules glandulaires antérieures. Le courant d'eau est déterminé par les mouvements péristaltiques du corps de l'animal. Les propriétés de la nappe muqueuse sont semblables à celles du Chaetoptère (MAC GINITIE, 1945).

### 3.4.2. — *Mollusques.*

#### *Vermetides.*

Les travaux de YONGE (1932, 39), MAC GINITIE (1949), et MORTON (1951), ont mis en évidence l'évolution du mécanisme alimentaire chez cette famille. Le pied des Vermetides possède des cellules glandulaires très développées sécrétant un abondant mucus. Celui-ci peut s'étaler en filaments et même en nappe flottant dans la mer et fonctionnant comme un piège à particules sporadiquement avalé par l'animal. Inexistant chez *V. novae-hollandiae* dont la branchie constitue l'organe de filtration, ce mécanisme est accessoire chez *Serpulorbis zeelandicus*, dominant ou exclusif chez *V. gigas* et *Aletes squamigerus*.

#### *Capulides.*

La nappe muqueuse sécrétée par *Crepidula* à l'entrée de la cavité palléale est également un piège à mucus. Cependant, nous avons examiné la nutrition des Capulides sous la rubrique des animaux à branchies filtrantes, la branchie demeurant le principal organe de filtration dans cette famille.

3.4.3. — *Insectes.**Chironomides* (fig. 18).

Cette famille d'insectes a fait l'objet d'une récente monographie de A. THIENEMAN (1954). La majorité des larves aquatiques des *Chironomides* se nourrit de particules en suspension. L'analyse de leur contenu stomacal montre la prédominance des diatomés et de détritrus, surtout végétaux, mais aussi d'algues unicellulaires diverses et de protozoaires. Ces larves vivent en populations denses abritées dans des tubes en U creusés dans la vase du fond et à extrémités plus ou moins surélevées. Elles y entretiennent le courant d'eau alimentaire et respiratoire par les ondulations du corps. Les larves de *Chironomus plumosus* y construisent un entonnoir muqueux un peu à la façon des *Nereis diversicolor*. Les glandes salivaires sécrètent des fils de mucus que les moignons des pattes antérieures étirent et collent aux parois du tube par leur mouvement de va et vient jusqu'à ce qu'une nasse de mucus en forme d'entonnoir soit tissée, le goulot de celui-ci aboutissant à la bouche. Toutes les 2 minutes, le piège est avalé et une nouvelle nasse construite.

Des processus analogues ont été observés chez des espèces fouisseuses un peu particulières : les larves mineuses qui creusent leurs galeries dans les feuilles (*Peutapedilum*, *Endochironomus* et *Glyptotendipes*). Les différentes espèces de ces genres se retournent dans leur logette après avoir tissé leur nasse, la partie terminale du corps ondule activement et crée le courant d'eau inhalant. Après quelque temps, de 6 à 45 minutes, elles se retournent à nouveau et dévorent la nasse pour en reconstruire une autre aussitôt. La fréquence des mouvements de pompe est d'autant plus élevée que la durée de filtration est brève. Les valeurs extrêmes chez *Glyptotendipes glaucus* sont une durée de filtration de 45 minutes et une fréquence de 44 mouvements à la minute, une durée de 6 minutes et une fréquence de 131 mouvements. La lumière, la température, la teneur en oxygène influencent ces rythmes.

Le tri des particules est assuré par les dimensions : 1°) de l'entrée des galeries, éliminant le gros plancton ; 2°) par la dimension des mailles formées par les filaments muqueux, mailles de 5 à 10  $\mu$  de diamètre.

Citons enfin les étonnantes nasses des larves du genre *Rheotanytarsus* (fig. 18). Ces bêtes construisent sur des pierres, en

plein torrent, un habitacle dressé, tentaculé, formé de mucus et de pierrailles agglomérés, ressemblant curieusement à une hydre. Entre les « tentacules » de cet habitacle, la larve tisse une toile muqueuse, véritable piège à particules. Périodiquement, elle dévore sa toile, puis la reconstruit.

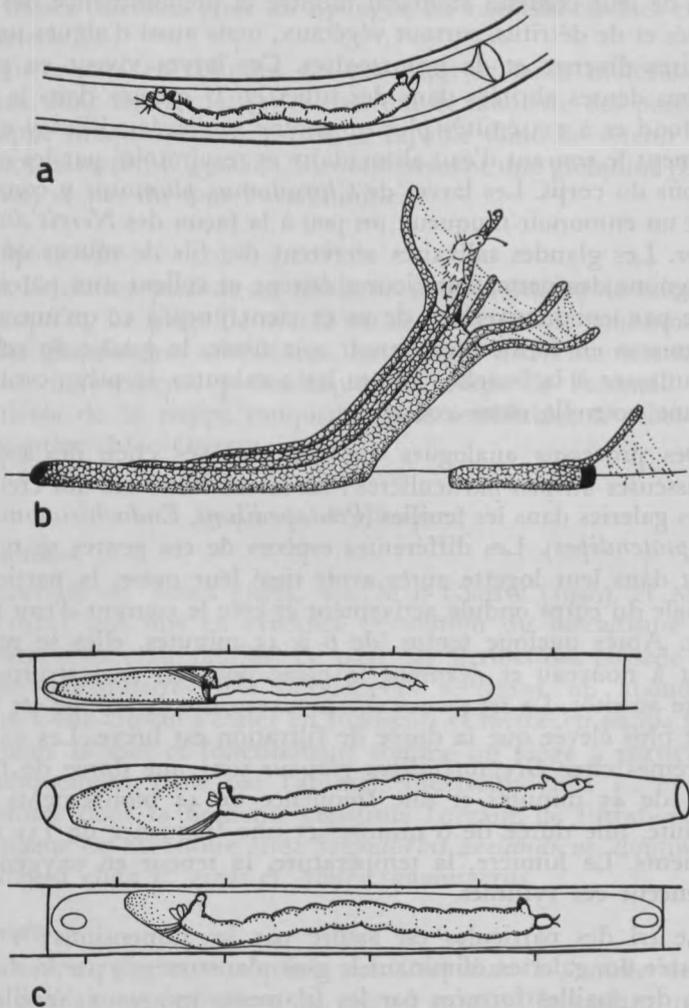


FIG. 18.

Larves de chironomes filtrants, d'après A. THIENEMAN (1954).

a. *Chironomus plumosus*; b. *Rheotanytarsus*; c. Larves mineuses de feuilles.

La faune des Chironomides est extraordinairement répandue, de l'Arctique à l'Antarctique, des bords des mers, aux plus hauts sommets. Elle peuple tous les types d'eau douce, en peuplements souvent étonnamment denses. Il est certain que leur rôle dans l'économie de ces eaux est très important.

### 3.5. — SOIES FILTRANTES.

Ce processus de filtration est typique des Crustacés. Parmi les organismes fixés il est représenté par les Cirripèdes si communs sur nos côtes.

*Cirripèdes* (fig. 19).

L'écologie des Cirripèdes, en particulier leur alimentation, a fait l'objet de nombreuses observations ces dernières années (A.V. SOUTHWARD, 1955; SOUTHWARD and CRISP, 1959; BARNES and REESE, 1959).

Elles ont montré que ces animaux ont une nutrition mixte, microphage et carnassière, l'un ou l'autre mode dominant suivant les types. *Balanus perforatus* consomme des aliments variant de 1 mm (nauplii d'*Artemia*) à 1  $\mu$  (Bactéries). Les cirres sont capables de s'enrouler autour de proies relativement grosses et de les porter à la bouche. Ils interviennent également dans les mécanismes de filtration.

a) L'activité normale des cirres chez les balanes et glands de mer est un mouvement en 2 temps. Le premier est lent; l'opercule s'ouvre, les cirres sortent, se déroulent et se déploient en éventail, l'eau pénètre dans le test. Le second temps est bref, les cirres se rétractent, l'opercule se referme brusquement. L'eau est expulsée par l'étroit canal demeurant entre la carène et le corps de la bête.

b) Les fines particules entraînées par le courant inhalant demeurent prisonnières des nombreuses soies qui tapissent les faces internes des cirres articulés. Les cirres antérieurs, plus petits, glandulaires, portent des soies nombreuses espacées de 1  $\mu$  sur leurs segments basaux. Par leurs mouvements de va et vient elles brossent les particules collectées par les cirres postérieurs vers les maxilles couvertes de soies conduisant aux robustes mandibules. Celles-ci les déchiquètent et la nourriture collectée est engloutie au fur et à mesure.

c) Lorsque les appendices buccaux s'immobilisent, les particules brossées par les cirres antérieurs glissent sur la bouche et sont emportées par le courant de rejet.

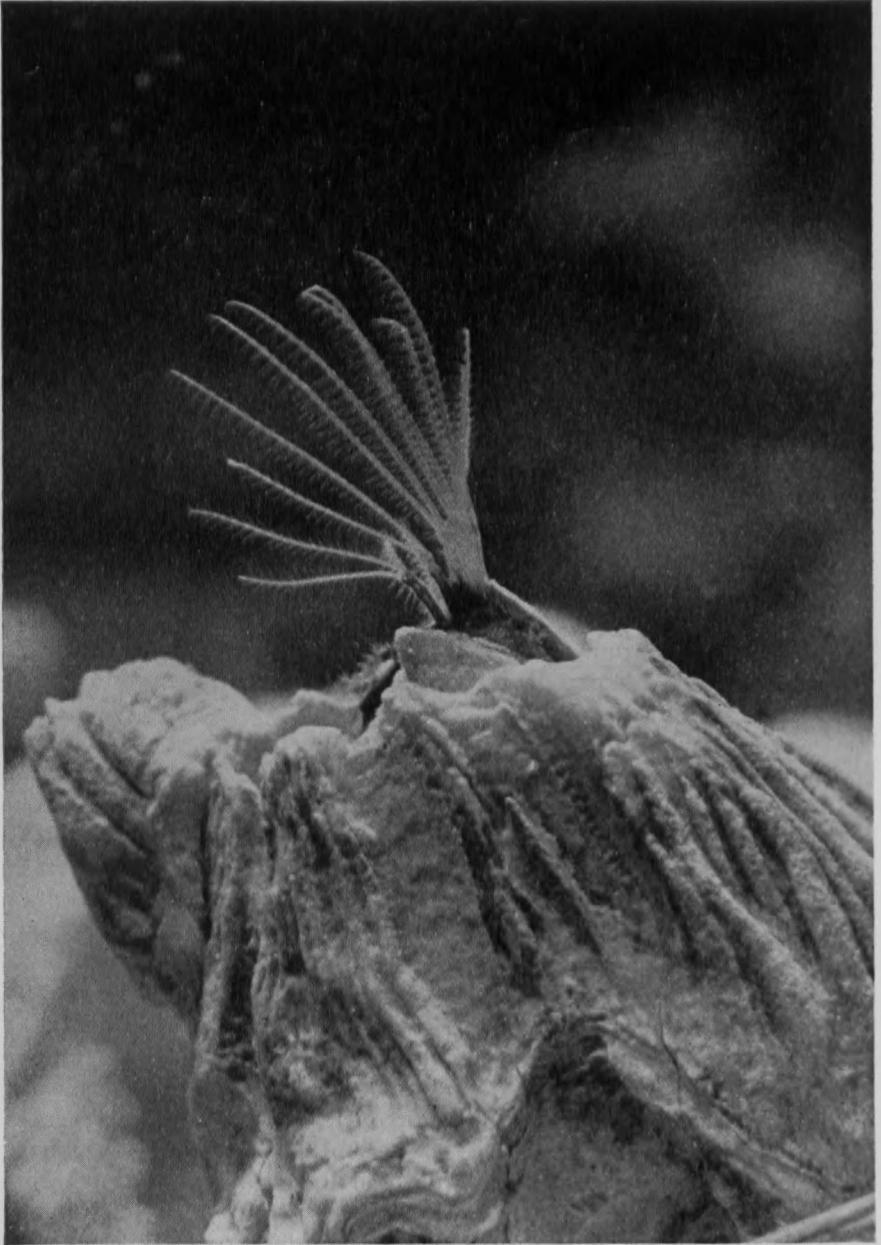


FIG. 19.

*Balane épanouie*. Photo originale A. BREMER.

D'après des travaux plus anciens, l'estomac des cirripèdes contient des restes de crustacés, de polychètes, d'algues, des diatomées et des protozoaires.

L'activité des cirres est très variable d'une espèce à l'autre et d'un individu à l'autre, l'extension des cirres pouvant être plus ou moins incomplète ou plus ou moins continue suivant les conditions extérieures, entraînant la dominance de l'un ou l'autre type de nutrition. SOUTHWARD a montré que la fréquence de ces battements, de l'ordre de 1 par seconde, dépend notamment de l'espèce, de la température et de l'âge des individus.

### 3.6. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES ORGANISMES FILTRANTS.

Il ressort clairement de cette étude que les organismes filtrants sont adaptés à se nourrir aux dépens de suspensions clairsemées de petites particules. Ils sont tous capables de capter des particules de 2  $\mu$  et tous les systèmes de tri tendent à écarter les particules dépassant un certain seuil, parfois très bas, toujours inférieur à 50  $\mu$ . Dans tous les cas, des suspensions denses entraînent de graves perturbations chez ces animaux.

#### *Vitesse de filtration.*

Cette adaptation à des milieux dilués implique une vitesse de filtration suffisamment élevée pour que leurs besoins en aliments soient couverts. JØRGENSEN a récemment (1955) fait la synthèse de nos connaissances sur ce sujet et les données ultérieures sur les Lamellibranches (BALLANTINE, par exemple) ne modifient pas ses conclusions. Les travaux de DALES (1957) sur les vitesses de filtration des Serpulimorphes viennent compléter cette étude.

Si on exprime les vitesses de filtration en ml par heure et par mg d'azote de l'espèce étudiée, les données expérimentales actuelles peuvent être résumées dans le tableau suivant :

Eponges	45 à 170 ml/h/mg N
Lamellibranches	9 à 160 ml/h/mg N
Tuniciers	110 à 150 ml/h/mg N
(1) Serpulimorphes	10 à 200 ml/h/mg N.

Les différences dont ce tableau témoigne tiennent tant à la diversité des espèces examinées qu'aux techniques employées par les différents observateurs.

Connaissant la teneur en particules nutritives des eaux mari-

(1) Dans le travail original, les vitesses sont exprimées en ml par heure et par gramme de poids frais. La conversion a été opérée en estimant à 1 % le poids d'azote.

nes et dulcicoles, on a pu calculer que ces vitesses permettent largement aux filtrants de couvrir leurs besoins si l'on tient compte du fait qu'ils se nourrissent tous de façon ininterrompue.

*Distribution de la ciliation.*

La distribution de la ciliation sur l'organe filtrant présente, d'un groupe zoologique à l'autre, de remarquables convergences. Les coupes transversales de filaments branchiaux de *Gastéropodes*, de *Lamellibranches*, de *Protochordés*, des pinnules de *Serpulimorphes*, de *Brachiopodes*, des tentacules de *Kamptozoaires* ou de *Bryozoaires*, témoignent d'une structure étonnamment analogue (fig. 20).

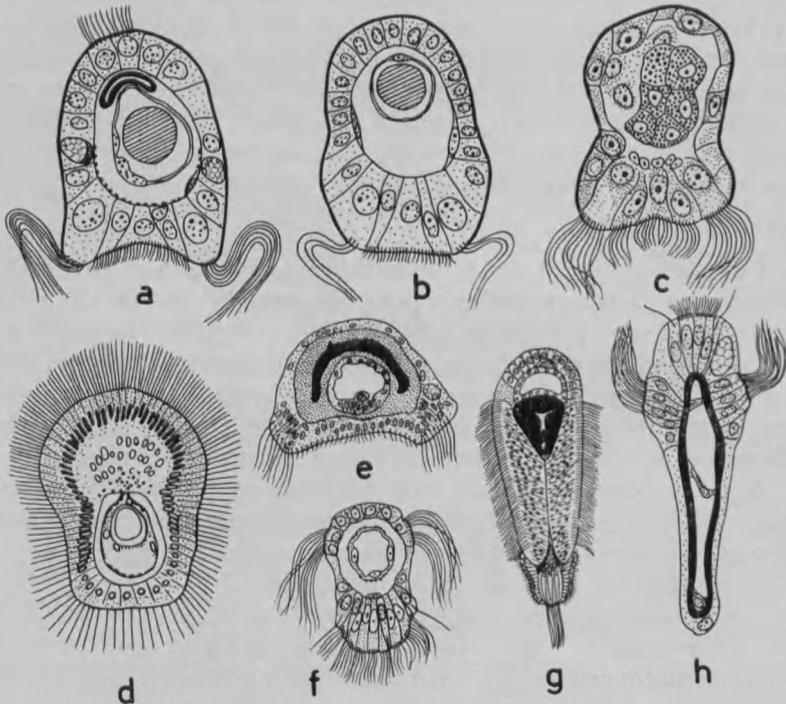


FIG. 20.

*Distribution de la ciliation des organes filtrants.*

Comparaison de coupes transversales de :

a. Pinnules de *Sabella* (d'après A. T. NICOL, 1930); b. Pinnule de *Serpula* (d'après A. T. NICOL, 1930); c. Tentacule de Kamptozoaire (d'après P. BRIEN, 1960); d. Tentacule de *Phoronis* (d'après DE SÉLYS-LONGCHAMPS); e. Tentacule de Brachiopode (d'après D. ATKINS, 1959); f. Tentacule de Bryozoaire (d'après P. BRIEN, 196-); g. Septum pharyngien d'*Amphioxus* (d'après P. DRACH, 1948); h. Lamelle branchiale de *Mona squama*, Lamellibranche (d'après D. ATKINS, 1936).

Dans tous les cas, la ciliature des faces latérales est formée de touffes de longs cils. C'est elle qui détermine le passage de l'eau à travers l'organe-filtre, dans un sens ou dans l'autre, suivant la direction de ses battements.

Le reste de la ciliature est généralement limité à la face interne des pinnules et tentacules des panaches filtrants et à la face exposée au courant dans les branchies (face interne chez les Protochordés, externe chez les Mollusques). Cette ciliature est formée de cils courts, fréquemment situés dans des sillons, leur rôle consistant à charrier les particules nutritives vers la bouche. Dans plusieurs groupes, on peut observer la réduction de la ciliature située à l'opposé de la face active. Ainsi, chez les *Serpulimorphes*, la face externe des tentacules des *Sabelliens* porte une étroite file de petits cils. Ils n'existent pas chez les *Serpulien*s. Chez certains Lamellibranches (*Mytilus*), la zone médiane de la face interne des filaments est garnie d'une brosse de cils. Dans nombre d'autres (*Solen*) elle a disparu.

Les *Phoronidiens* occupent une place primitive particulière dans cette évolution: leur tentacules sont les seuls à être pourvus de cils sur tout le pourtour. L'analyse de leur action précise serait d'autant plus intéressante.

#### *Structure des cils* (fig. 21).

La structure des cils, telle qu'on peut l'observer au microscope électronique, est fondamentalement la même à travers le règne animal, ainsi que l'ont montré un grand nombre de travaux au cours de ces dernières années (FAWCETT ET PORTER, 1954), (BRADFIELD, 1955) : c'est un cylindre cytoplasmique contenant 9 paires de fibrilles longitudinales périphériques et 2 fibrilles axiales. Le blépharoplaste est constitué du prolongement intracellulaire du fourreau des 9 fibrilles parallèles. La distinction entre cil et flagelle peut être maintenue mais ne dépend pas des longueurs relatives de ces organites.

Avec FAWCETT, nous appellerons « flagelle » tout organite dont les mouvements sont inscrits dans un cône, et « cil » celui dont les battements restent dans un plan. La diversité des mouvements en ce qui concerne leur sens, leur vitesse, leurs corrélations, implique cependant une certaine diversité structurale. C'est au niveau des granules infraciliaires qu'on peut l'observer.

BRADFIELD a étudié l'ultrastructure des cils latéro-frontaux des filaments branchiaux de *Mytilus edulis*. La ciliature de la face externe de la branchie est très spécialisée chez cette

espèce. La zone centrale (frontale) de chaque filament est couverte d'une brosse de cils à battements adventraux. Cette zone est flanquée de chaque côté d'une file de cellules portant chacune une touffe de cils plus longs, les cils latéro-frontaux, dont le battement est dirigé vers la zone frontale.

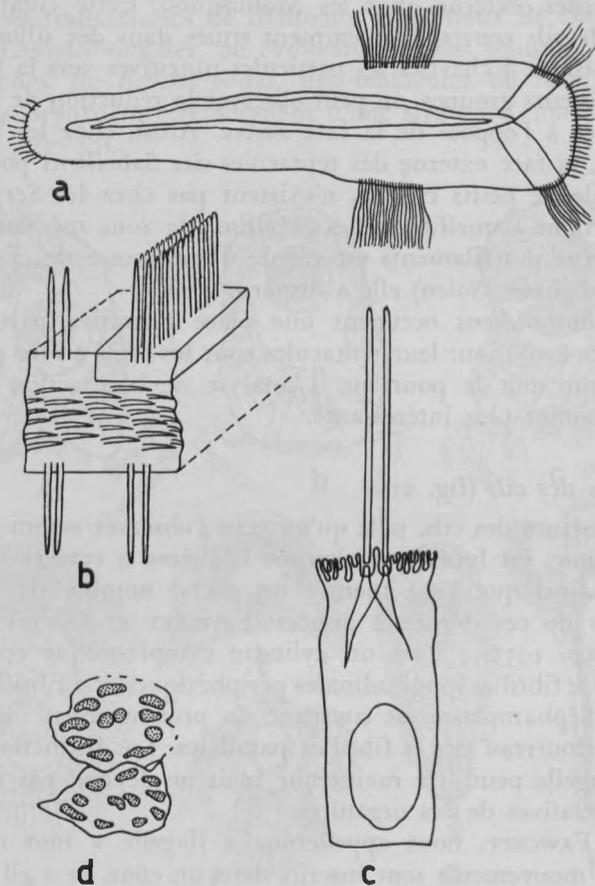


FIG. 21.

*Structure des cils latérofrontaux de Mytilus edulis,*  
d'après J. R. G. BRADFIELD (1955).

- a. Schéma de coupe transversale de lamelle branchiale.
- b. Schéma d'une cellule latérofrontale en place (modifié).
- c. Schéma des structures basales des cils, d'après une étude au microscope électronique.
- d. Coupe transversale d'un couple de cils.

En ultracoupe, on voit que chaque cellule latéro-frontale porte 2 rangées parallèles de 20 à 25 cils chacune. Elles se meuvent de façon synchrone. De chaque blépharoplaste partent 2 fibrilles ou racines (« rootlets ») qui fusionnent chacune avec la racine correspondante du cil voisin. Enfin, le plan du battement est perpendiculaire au plan qui contient les deux fibres centrales du cil. Actuellement, on en est encore réduit aux hypothèses quant au fonctionnement de ces délicates structures.

Cependant, les travaux récents montrent que les différences spécifiques de l'ultrastructure des cils portent sur l'absence, la présence et la complexité des racines et la forme de plaques ou granules à l'intérieur du blépharoplaste (BRADFIELD, 1955; GIBBS, LEWIN and PHILPOTT, 1958; HORNE and NEWTON, 1958; NOIROT-TIMOTHÉE, 1958). L'étude comparative de ces structures menée parallèlement avec celle de leur nature biochimique, nous expliquera bientôt comment fonctionne cet organe si répandu, le cil.

#### *Importance des sécrétions muqueuses.*

Les sécrétions muqueuses sont souvent aussi importantes que la ciliature chez les animaux fixés filtrants. Les observations de ces dix dernières années ont montré leur rôle prépondérant dans le cas des branchies filtrantes où elles constituent le filtre proprement dit chez toutes les espèces étudiées dans des conditions physiologiques. Lorsque la branchie est réduite (certains *Vermets*, les *Thaliacés*) ou absente (*Chaetoptériades*) la nappe muqueuse est le seul filtre fonctionnel.

### 4. — ANIMAUX FILTRANTS MOBILES.

Les organismes filtrants mobiles constituent une partie importante du plancton marin et dulcicole. Ce sont très généralement des organismes de petite taille, submicroscopiques.

#### 4.1. — TRACTUS CILIAIRES.

##### 4.1.1. — *Larves trochosphériennes.*

Rares dans les eaux douces, elles abondent dans le plancton marin : Trochosphères annéliennes, Veligers des Mollusques, Cyphonautes des Bryozoaires, Dipleurulas diversement modifiées des Echinodermes, Tornaria des Balanoglosses, Pilidium des Némertes. Toutes présentent des caractères analogues qui sont

peut-être davantage l'expression de leur parenté originelle que d'une convergence secondaire. Toutes présentent des bandelettes de cils entourant la bouche de façon diversement compliquée.

Le battement des cils détermine des courants d'eau dont le centre est la bouche, généralement située au fond d'une dépression ciliée.

THORSON (1950), comparant l'alimentation des larves planctoniques, observe que seules les larves de Décapodes et quelques larves âgées de Polychètes se nourrissent de plancton animal relativement grand. Quelques larves de Polychètes consomment des

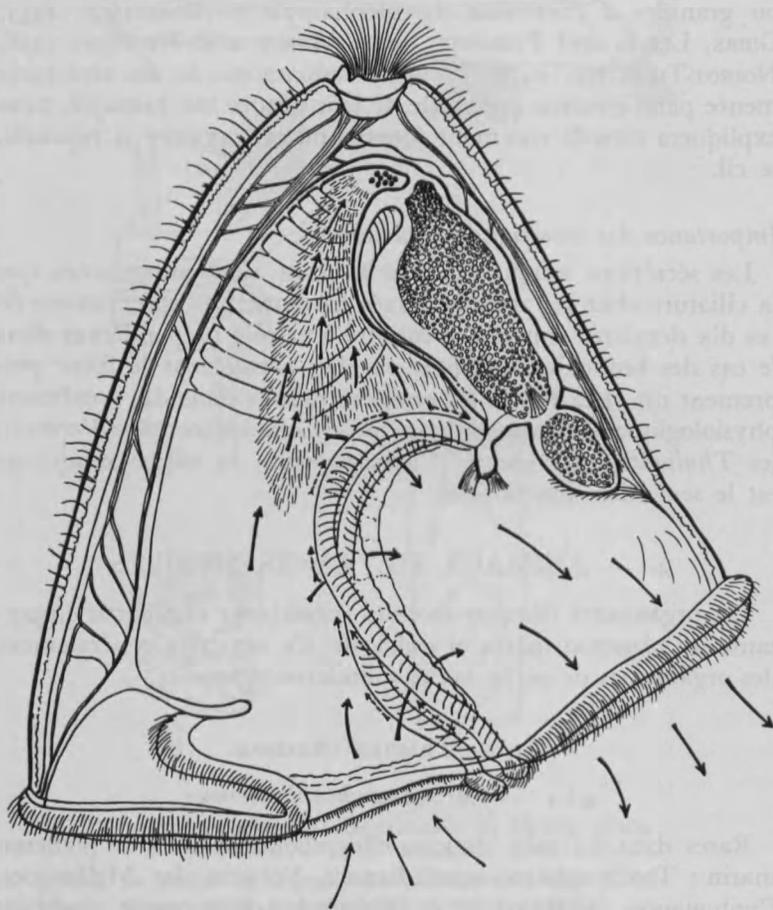


FIG. 22.

*Cyphonaute*, d'après D. ATKINS (1955).

diatomés pouvant atteindre 200  $\mu$  mais l'immense majorité de ces organismes se nourrit de phytoplancton composé de particules de 2 à 50  $\mu$ .

D'autre part, la quantité de nourriture requise pour leur croissance est considérable. De nombreuses espèces résistent cependant à l'affamement : chez *Mytilus edulis*, l'auteur observe des variations de volume de 1 à 4.000 suivant la quantité d'aliments fournis. Il est certain que ces besoins élevés entraînent une mortalité considérable. Les espèces à larves planctoniques sont d'ailleurs toujours plus prolifiques (3.000 œufs lecitotrophiques pondus en 2 h. par *Solaster endeca* pour 2.500.000 œufs planctonotrophiques pondus dans le même laps de temps par *Asterias rubens*).

#### *Cyphonautes* (fig. 22).

D. ATKINS (1956) observe la nutrition de larves cyphonautes. Deux lobes du manteau partagent le vestibule en 2 cavités, l'une inhalante au fond de laquelle s'ouvre la bouche, l'autre exhalante. Le courant d'eau est déterminé par la ciliature latérale de ces lobes. Quand la larve ne se nourrit pas, les lobes sont un peu écartés. Quand elle se nourrit, les lobes se rapprochent, leur ciliature superficielle entre en mouvement, brossant les particules vers le fond fortement cilié de l'entonnoir vestibulaire et de là, vers la bouche. Quand le tube digestif est plein, un diaphragme clôt l'œsophage, et la ciliature du vestibule cesse de battre. Des contractions de la musculature du manteau aident à rejeter les particules excédentaires.

#### *Veliger de Nudibranches* (fig. 23).

THOMPSON T.E. (1959) a étudié la nutrition des larves de Nudibranches, observant *Archidoris pseudoargus* en détail et la comparant à 14 autres espèces. Le velum apical porte de longs cils locomoteurs sous contrôle nerveux et qui n'interviennent pas dans l'alimentation. Sous le velum court un bourrelet circulaire cilié où s'ouvre la bouche. La ciliature bat en sens opposé sur les 2 moitiés du bourrelet, convergeant vers la bouche. Sous celle-ci s'ouvre une gouttière ciliée médio-verticale, le sillon de rejet. Toutes les particules inférieures à 15  $\mu$  sont avalées.

#### *Veliger d'Ostrea edulis*.

Cette larve a fait l'objet d'études nombreuses. YONGE (1928) montre que l'excès de particules rassemblées par la ciliature du velum est rejeté par des tractus ciliaires partant de la bouche

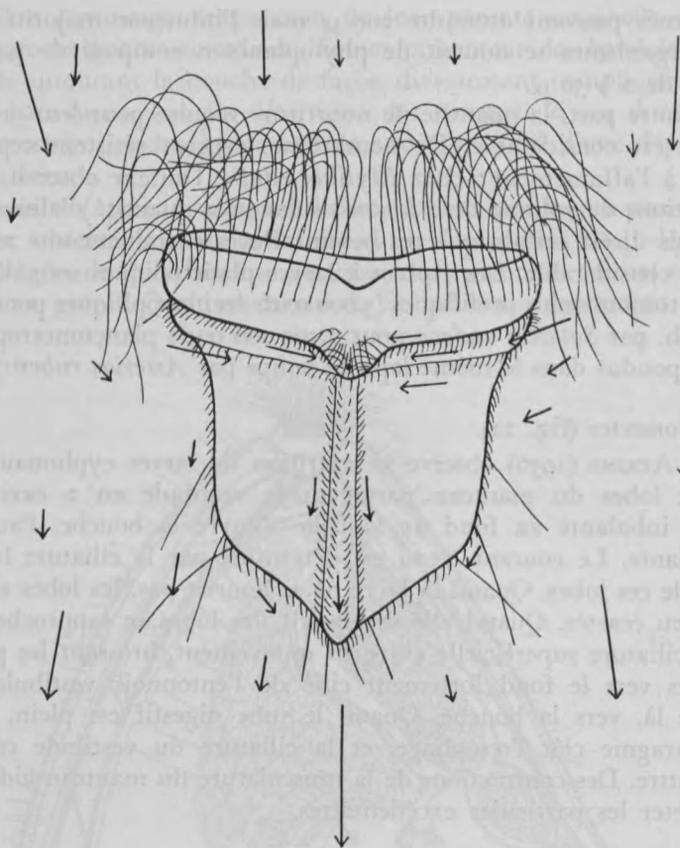


FIG. 23.

*Veliger* (de Nudibranches), d'après T. E. THOMPSON (1959).

vers le pied. Dans ce cas-ci les cils du velum joueraient donc un rôle dans l'alimentation. D'autre part, JÖRGENSEN (1955) calcule que ces petits animaux (d'environ 0,2 mm de long) sont capables de filtrer 800 ml par heure et par mg d'azote, soit 5 fois plus que les plus fortes données trouvées pour des Lamellibranches adultes (160 ml/h/mg N pour *Mytilus edulis*). Le même auteur montre d'ailleurs que la quantité d'eau filtrée par ml d'O<sub>2</sub> consommée (= 40 ml) est plus du double de celle filtrée par des adultes (= 2 à 16 ml) et supérieure à celle observée chez tous les autres organismes filtrants testés. THORSON (1950) signale qu'*Ostrea* doit manger environ 1 million d'algues pour subsister pendant sa première semaine d'existence. WALNE (1959) observe

qu'une larve mange par jour entre 21.000 et 35.000 *Isochrysis galbana* (Flagellate chrysomonadine) dont 20 à 30 % sont réellement assimilés. Des études au  $^{32}\text{P}$  montrent que ces larves sont capables de consommer bien plus d'aliments; la croissance optimale est obtenue avec une concentration de 100 flagellates par  $\mu\text{l}$ , c'est-à-dire bien plus élevée que dans les conditions naturelles.

#### 4.1.2. — Rotifères (fig. 24).

Ces petits animaux très répandus dans les eaux douces, ont également colonisé les mers et même les mousses terrestres où ils s'enkystent en cas de sécheresse. L'importance relative de la couronne ciliaire peribuccale et du mastax dans la préhension des aliments peut en faire des animaux filtrants ou strictement carnassiers (REMANE, 1926).

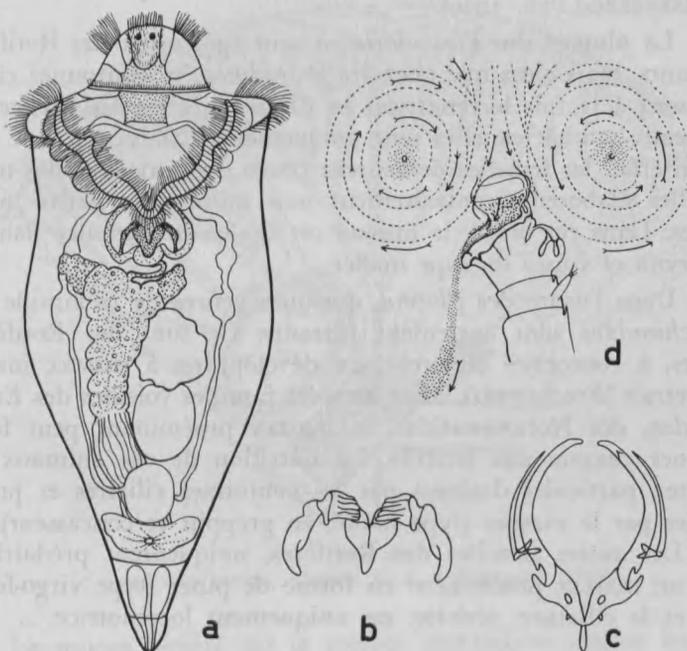


FIG. 24.

Rotifères, modifié d'après WESEBERG-LUND (1939).

- a. *Rhinops vitrea* (Brachionides); le mastax et l'appareil digestif sont indiqués avec quelques détails.
- b. Mastax de *Brachionus*, microphage.
- c. Mastax d'*Asplanchna*, prédateur.
- d. Trajet des particules en suspension (ici des grains de carmin). La cillature de la Philodine observée n'a pas été dessinée.

1. Les *Bdelloïdes*, communs dans nos eaux douces, sont des filtrants typiques. Bien qu'ils soient capables de nager en eau libre à l'aide de leurs cils et de se promener sur le fond à la façon de petites sangsues, c'est à l'arrêt, fixés par leurs orteils, qu'ils se nourrissent.

La ciliature péribuccale découpée en deux cercles détermine 2 tourbillons qui convergent vers la bouche. Ils se nourrissent ainsi de bactéries, petites algues et détritiques qui, tombés dans le pharynx, y sont broyés par le mastax du type maleoramé, essentiellement concasseur. Cependant, toutes les particules ne sont pas acceptées, de nombreuses observations de laboratoire ont démontré que nombre d'espèces de Rotifères se nourrissent de préférence ou exclusivement d'aliments déterminés. Le tri est opéré par des poils sensoriels péribuccaux. Les particules déplaisantes entraînent des réactions brusques des couronnes ciliaires (WESENBERG-LUND, 1939).

2. La plupart des *Flosculariacea* sont également des Rotifères filtrants, mais alors que chez les *Pterodinae* les couronnes ciliaires sont à la fois locomotrices et filtrantes, chez les *Melicertae* des eaux saumâtres, elles sont uniquement filtrantes.

En effet, les femelles demeurent fixées, logeant dans des tubes qu'elles élaborent, contrairement aux minuscules petits mâles libres. Dans cet ordre, le mastax est également enfoncé dans le pharynx et voisin du type mallé.

3. Dans l'ordre des *Ploïma*, quelques genres de la famille des *Brachionides* sont également filtrants. Ce sont des Rotifères, libres, à couronnes ciliaires bien développées, à mastax mallé en retrait (*Brachionus*). Mais dans les familles voisines des *Euchlanidae*, des *Notommatidae*, le mastax proéminent peut fonctionner comme une tenaille. La nutrition de ces animaux est mixte : particules drainées par les couronnes ciliaires et proies saisies par le mastax (type mallé, en grappin et concasseur).

Les autres familles des Rotifères, uniquement prédatrices, ont un mastax proéminent en forme de pince (type virgo-forcipé) et la ciliature, réduite, est uniquement locomotrice.

#### 4.1.3. — Ptéropodes.

Ce sont les seuls métazoaires de taille non microscopique qui se nourrissent de particules en suspension à l'aide de tractus ciliaires, exception faite de la méduse *Aurelia aurita*.

YONGE (1928) a étudié le phénomène chez *Cavolinia*, *Creseis*,

*Cymbulia* et *Gleba*. La ciliature est portée par les larges lobes pédieux, en forme d'ailes, tantôt sur toute leur surface ventrale, tantôt dans des sillons spécialisés. Ces tractus conduisent à la bouche d'où part un sillon cilié médian de rejet. Les particules indésirables sont soit éliminées par ce rejet, à bouche fermée, soit écartées plus vivement par le battement des ailes pédieuses.

4.1.4. — *La méduse Aurelia aurita* (fig. 25).

Les tractus ciliaires intervenant dans la préhension des aliments existent fréquemment chez les méduses Semaestomes et Rhizostomes. Mais seule *Aurelia aurita* présente un mécanisme de nutrition ciliaire exclusif, récemment décrit par A.-J. SOUTHWARD (1955).

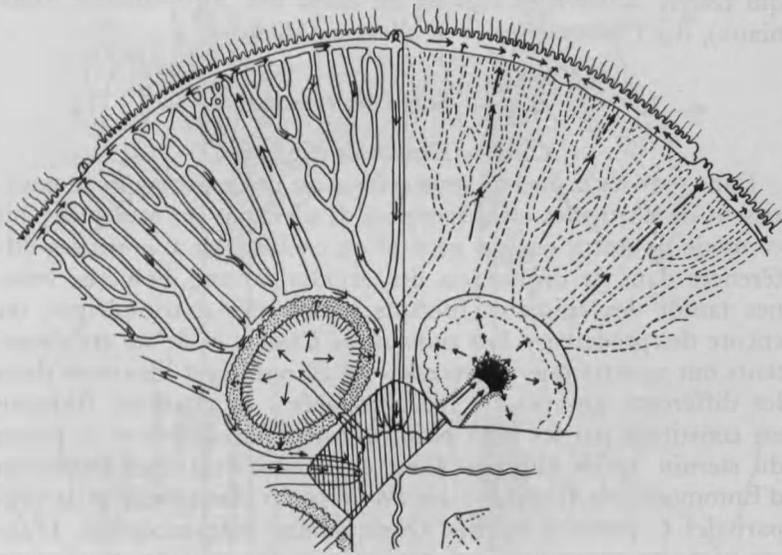


FIG. 25.

*Aurelia aurita*, d'après A. J. SOUTHWARD (1955)

Le mucus sécrété par la surface ombrellaire englué les particules. Sa ciliature les conduit vers les fentes des bras oraux. La paroi interne de ces bras porte une double ciliature battant dans des sens opposés. L'un inhalant, conduit à l'entrée des poches stomacales. L'autre, exhalant rejette les fèces et les éléments génitaux. Le courant inhalant est cependant capable d'inversion, rejetant ainsi les particules indésirables.

La distribution de la ciliature et les mécanismes d'alimentation sont fondamentalement les mêmes dans les stades éphyriens de la méduse.

#### 4.1.5. — *Tractus ciliaires adjuvants dans la prédation.*

Les mouvements de tractus ciliaires interviennent fréquemment dans la capture des proies chez les espèces prédatrices. Ces mouvements entraînent l'ingestion d'une quantité de nourriture particulière d'importance variable.

Les *Rotifères* nous ont donné l'exemple du passage d'un processus filtrant à une alimentation carnassière par la prépondérance du mastax. Les *Cœlentérés* présentent un phénomène analogue. Dans la préhension des proies, les nématocystes des tentacules plus ou moins préhensiles sont aidés par la ciliature qui couvre différentes régions du corps des *Anthozoaires* (coloniaux), des *Cténophores* et de diverses *Méduses*.

### 4.2. — SOIES FILTRANTES.

#### 4.2.1. — *Crustacés* (fig. 26).

Dans tous les ordres de crustacés, il est des espèces qui se nourrissent de particules en suspension. Il n'est pas un seul ordre où ce mode de nutrition soit général ou exclusif, de très petites différences dans la disposition des articles faisant d'espèces voisines tantôt des animaux filtrants, tantôt des détritophages, ou encore des prédateurs. Les travaux de CANNON et de ses collaborateurs ont montré que le processus de filtration est identique dans les différents groupes de Malacostracés : la chambre filtrante est constituée par les *soies plumeuses des maxillaires* et la partie du sternite qu'ils abritent. C'est également vrai chez beaucoup d'Entomostracés filtrants : les *Phyllopodes Anostracés* et la plupart des *Copépodes marins*. Quelques-uns font exception. D'autre part, les appendices qui déterminent les courants d'eau sont aussi variables d'un groupe à l'autre que les mouvements qu'ils peuvent accomplir.

#### 1. *Soies thoraciques filtrantes* (fig. 27).

Exception faite des *Leptorides* et des *Polyphémides*, les *Cladocères* sont essentiellement des planctonophages filtrants, vivant presque tous dans les eaux douces, parfois en énorme quantité. Le processus de nutrition a été étudié en détail par O. STORCH (1924).

a) Le courant d'eau est déterminé par le rapprochement et l'écartement alternatif des 5 pattes thoraciques, l'ensemble fonctionnant comme une pompe. Le mouvement des appendices est

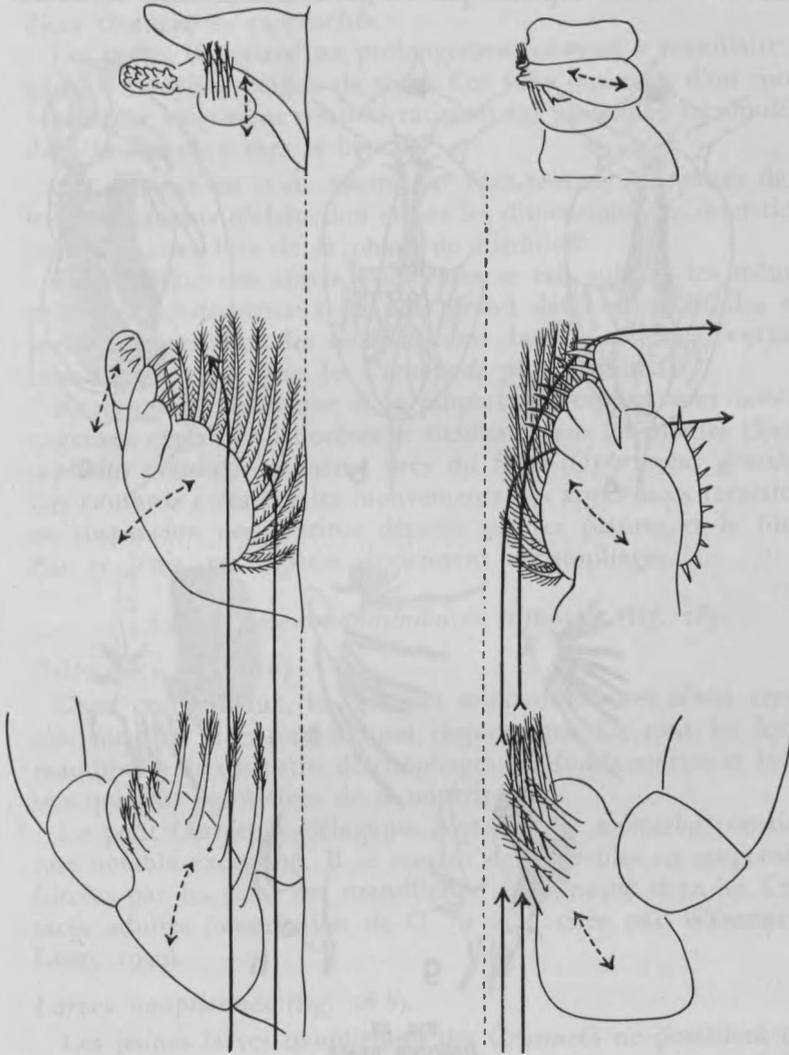


FIG. 26.

Mode de filtration alimentaire chez les Malacostracés,  
d'après G. CANNON (1928).

Schéma indiquant le rôle respectif des maxillules, maxilles et maxillipèdes.

très rapide, de 200 à 300 à la minute, suivant la température. Le courant inhalant se produit chaque fois que les valves s'écartent (« saugphase », « abduktionsstellung »).

b) Lorsque les valves et les appendices se rapprochent, l'eau est violemment expulsée par les interstices restants et notam-

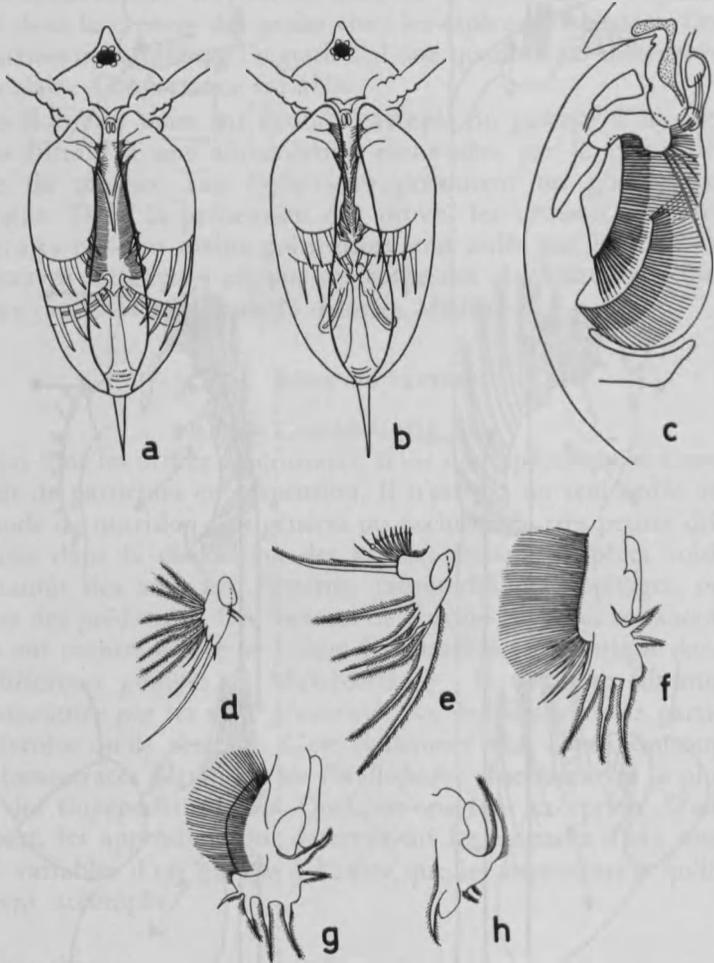


FIG. 27.

*Daphnia pulex*.

a. Face ventrale en phase inhalante, appendices écartés.

b. Phase exhalante, appendices rapprochés.

c. Coupe du thorax montrant les peignes filtrants des pattes III et IV.

(a, b, c, d'après O. STORCH, 1924.)

d, e, f, g, h. Appendices thoraciques I à V (d'après BEHNING, A, 1912.)

ment à travers les brosses de soies des pattes III et IV (« filtration phase », « adduktionsstellung »). Les larges exopodites foliacés de ces appendices fonctionnent comme des clapets. Les particules alimentaires demeurent piégées dans la « chambre de filtration » délimitée par la paroi ventrale du corps et les appendices thoraciques rapprochés.

Les pattes II portent un prolongement nommé « maxillaire », garni d'un triple peigne de soies. Ces soies, animées d'un mouvement de va-et-vient continu ratissent les particules accumulées dans la chambre vers la bouche.

c) Le triage est donc assuré par l'écartement des pattes dans les mouvements d'abduction et par les dimensions des interstices entre les soies lors de la phase de filtration.

La nutrition des autres Cladocères se fait suivant les mêmes processus fondamentaux, le plus grand développement des appendices entraînant des modifications dans le sens des courants inhalants, surtout chez les *Ctenopoda* plus primitifs.

Remarquons enfin que si la plupart des espèces sont bonnes nageuses, certains Cladocères se tiennent dans les plantes (*Simocephalus vetulus*) ou même près du fond (*Ophryoxus gracilis*). Les courants créés par les mouvements des appendices remettent en suspension des détritits déposés sur les plantes et le fond. Par ce biais, ces espèces deviennent détritophages.

#### 4.2.2. — Soies mandibulaires filtrantes (fig. 28).

*Ostracodes* (fig. 28 a).

Chez ces animaux, les grandes soies maxillaires n'ont aucun rôle nutritif; elles sont surtout respiratoires. Ce sont les fortes mandibules de ces petits détritophages des fonds marins et lacustres qui leur permettent de se nourrir.

Le petit Ostracode pélagique *Notodromas monaeba* constitue une notable exception. Il se nourrit de particules en suspension filtrées par les soies des mandibules, fait unique chez les Crustacés adultes (observation de O. STORCH, citée par WESENBERG-LUND, 1939).

*Larves naupliennes* (fig. 28 b).

Les jeunes larves naupliennes des Crustacés ne possèdent que 3 paires d'appendices bien développés : antennes, antennules et mandibules filtrent les particules alimentaires.

Les Nauplii I et II de *Calanus finmarchicus* ne se nourrissent pas. Au stade III, ils sont capables de filtrer 1 ml en 24 h, employant surtout les soies des basipodites des antennes dans l'in-

gestion de petits organismes d'environ 20  $\mu$ . Dès que les maxillules se développent (Copepodite III), leur rôle dans la nutrition devient prédominant et la vitesse de filtration s'élève à 9 ml en 24 h (MARSHALL and ORR, 1956).

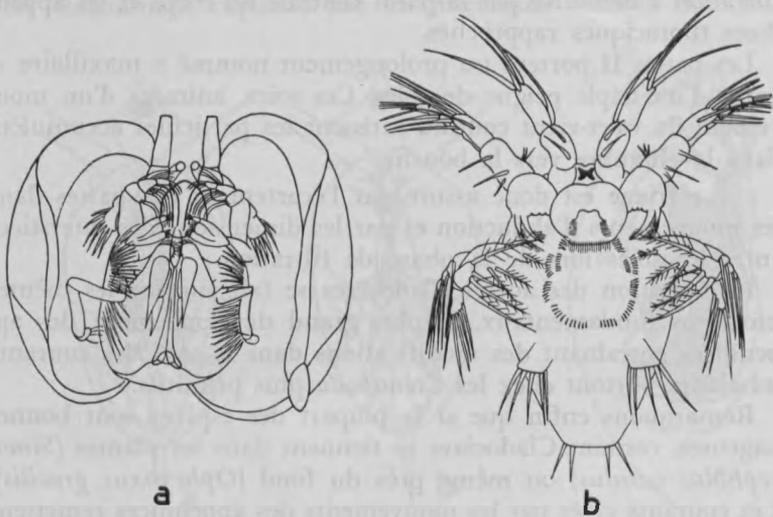


FIG. 28.

Mandibles filtrantes chez les Crustacés.

- a. *Notodromas monaeba*, ostracode filtrant (O. STORCH) d'après WESENBERG-LUND.  
 b. Nauplius, d'après C. WESENBERG-LUND (1939)

#### 4.2.3. — Soies maxillaires filtrantes.

##### *Phyllopodes.*

Dans cet ordre, seule la tribu des *Anostracés* est constituée d'espèces bonnes nageuses se nourrissant par filtration. Les battements des pattes thoraciques locomotrices est extrêmement rapide (440 en une minute chez *Tanymastex* !) et déterminent des courants d'eau passant par la bouche. Les franges des soies qui bordent les appendices maxillaires filtrent les particules en suspension. Le détail des opérations n'est pas connu mais on sait que ces animaux, comme la plupart des filtrants, se nourrissent de façon continue (WESENBERG-LUND, 1939).

##### *Copépodes* (fig. 29).

Les Copépodes ont été pendant longtemps considérés, dans leur ensemble, comme des filtrants typiques. FRYER (1957) a cependant récemment démontré que les *Cyclopoïdes* dulcicoles étaient des prédateurs, carnassiers actifs ou herbivores.

Le mécanisme de nutrition des *Calanides*, élément très abondant du plancton marin, a donné lieu à un très grand nombre de travaux, notamment à l'aide de photographie ultrarapide et de techniques stroboscopiques.

a) Les courants d'eau sont déterminés principalement par le mouvement des antennes (600 à 1000 battements par minute chez *Diaptomus gracilis*. Le mouvement des autres appendices intervient de façon variable suivant les espèces.

b) Les particules sont retenues par les soies des maxilles et brassées vers la bouche par les peignes des maxillules et maxillipèdes suivant le processus général mis en lumière par CANNON.

c) Le tri des particules (JÖRGENSEN, 1955) est déterminé par l'écartement des barbes des soies maxillaires (1.6  $\mu$ . à 8.2  $\mu$ , suivant les espèces). *Calanus finmarchicus* ne capte pas des particules plus petites que 10  $\mu$ . (MARSHALL ET ORR, 1955). Cependant, diverses observations ont montré que des Copépodes étaient capables de retenir des particules de 1  $\mu$ . Le mécanisme de rétention n'est pas connu.

En laboratoire, les vitesses de filtration sont très variables pour une même espèce de Copépode (*Calanus finmarchicus*).

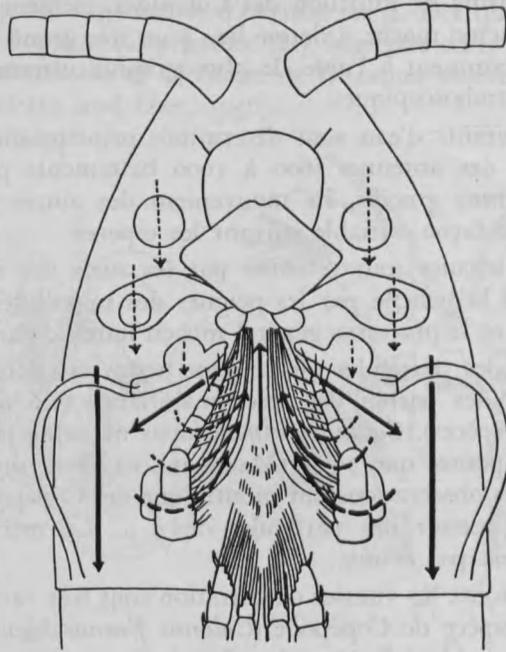
a) *D'un individu à l'autre* : de 1 à 40 ml en 24 h. par individu, dont 53 à 78 % sont réellement assimilés, données obtenues par MARSHALL ET ORR (1955) en employant des algues marquées au  $^{32}\text{P}$  et au  $^{14}\text{C}$ , ou encore de 7 à 34 ml par heure et par mg de poids sec (données de GAULD, 1951, calculées par JÖRGENSEN, 1955).

b) *D'une algue à l'autre*, bien qu'il n'y ait pas de relations sensibles avec les dimensions des algues fournies (J. JÖRGENSEN).

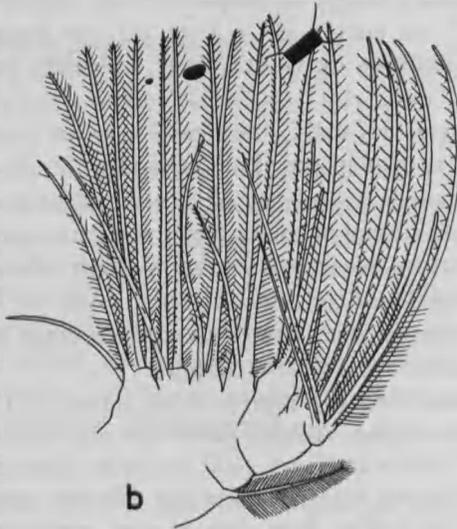
c) *Avec la concentration des aliments* : une très forte concentration freine la filtration, mais il n'y a aucune proportionnalité avec des concentrations décroissant à partir d'un seuil donné (MARSHALL ET ORR, 1955)

d) *Avec l'intensité lumineuse*, les vitesses étant plus élevées à l'obscurité (MARSHALL ET ORR, 1955).

*Calanus finmarchicus* se nourrit donc activement par filtration si certains facteurs sont réunis : particules plus grandes que 10  $\mu$ , concentration inférieure à un seuil critique, obscurité suffisante. Mais ces conditions étant réunies, on observe une très grande variabilité individuelle dont les raisons sont inconnues. Le déterminisme du tri par filtration des aliments est également obscur. Ce fait et d'autres observations suggèrent qu'au moins



a



b

FIG. 29.

*Copépodes filtrants.*

a. *Diaptomus gracilis*, d'après STORCH, O. und PFISTERER, O. (1925).

b. Maxille gauche de *Calanus heigolandicus* ♀ avec 3 algues de tailles différentes, d'après S. M. MARSHALL et A. P. ORR (1956).

certaines Calanides sont capables d'appréhender leurs aliments directement en prédateurs. Ainsi, *Centropages hamatus*, 10 fois plus petit que *Calanus* saisit certaines proies dans les pattes pour les manger, bien qu'il soit capable de filtration à des vitesses supérieures à celles de *Calanus* (36 à 135 ml par h et mg de poids sec, JØRGENSEN, 1955).

La nutrition des Calanides pose donc encore une série de problèmes précis, entre autres : mécanisme de rétention de particules de  $1 \mu$ , mécanisme de tri de particules supérieures à  $10 \mu$ , déterminisme de la variabilité des vitesses individuelles de filtration, interférence des nutriments par filtration et par prédation.

#### *Leptostracés.*

Ces animaux détritophages sont occasionnellement filtrants. Ils se tiennent alors près du fond, la tête en bas, le mouvement de leurs appendices déterminant alors un courant ascendant. Les particules sont filtrées par les éventails des soies des pattes thoraciques, puis brossées vers les gnathopodes où elles subissent une seconde filtration, typique, celle-là, des Malacostracés.

#### *Syncarides.*

Ce petit ordre, étudié par CANNON AND MANTON (1935), témoigne d'une évolution éthologique typique des Crustacés. *Paranaspides* est un vrai filtrant.

a) Les courants d'eau sont déterminés par les exopodites des périopodes, par ailleurs de petite dimension, les pléopodes étant les pattes locomotrices.

b) Les maxilles portent chacune un éventail de soies plumeuses. Ces appendices sont recouverts par les premiers maxillipèdes et recouvrent eux-mêmes les maxillules. Maxillules et maxillipèdes, animés de mouvements de va-et-vient, portent chacun une brosse de soies qui collectent des particules accrochées entre les barbes du filtre maxillaire, les unes sur sa face interne, les autres sur sa face externe. Les particules sont par là même brossées vers la bouche, encadrées par les différents appendices que nous venons de décrire.

Ce dispositif est celui dont CANNON a démontré la généralité chez les Malacostracés (fig. 26). Par ailleurs, *Paranaspides* mange probablement aussi les détritus plus ou moins gros sédimentés sur le fond, la disposition de ses palpes mandibulaires et des

soies périopodales lui permettant de les récolter. Ce mode de nutrition devient prépondérant chez *Anaspides* bien que celui-ci soit encore filtrant. *Koonunga* et *Bathynella* ont perdu le filtre maxillaire, leurs autres appendices sont plus robustes : ce sont des espèces détritophages et même prédatrices.

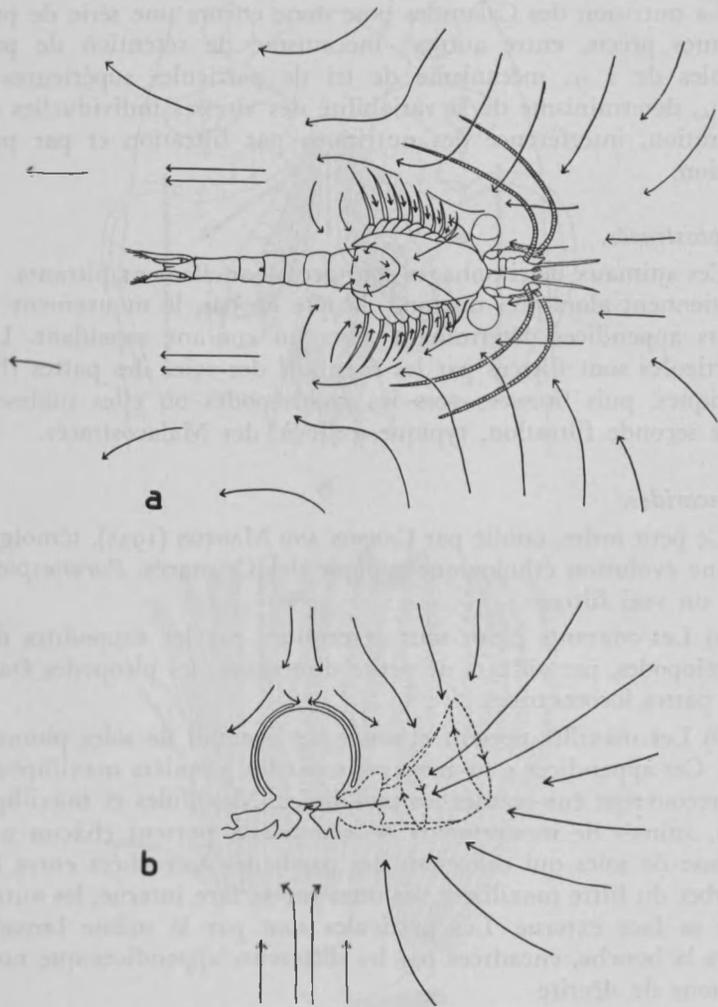


FIG. 30.

*Hemimysis larmornae*, d'après H. G. CANNON et S. M. MANTON.

a. Courants d'eau déterminés par la locomotion de l'animal.

b. Coupe transversale du thorax montrant le courant alimentaire déterminé par le mouvement conique d'un des appendices.

*Peracarides.*

L'ensemble du groupe est détritophage, mais les *Mysidacées*, bonnes nageuses, se nourrissent surtout de particules en suspension. Cependant, comme elles nagent surtout près du fond, leurs mouvements contribuent à remettre en suspension une partie des particules sédimentées. Elles se tiennent alors verticalement, la tête vers le bas. Ce processus de nutrition a été étudié en détail chez *Hemimysis lamornae* (CANNON AND MANTON, 1927) (fig. 30).

a) Les courants d'eau sont déterminés par les mouvements circulaires des péréiopodes frangés de soies. Il se crée ainsi un courant inhalant le long de chaque appendice thoracique. La zone medio-ventrale du thorax forme une rigole, délimitée par les basipodites des péréiopodes. Il s'y forme un courant postéro-antérieur vers la bouche.

b) Les particules sont alors typiquement filtrées par les appendices buccaux, filtre et peigne des maxilles et des premiers maxillipèdes.

Les Amphipodes, *Haustoris* et *Amplisca* (voir YONGE, 1954) possèdent un dispositif de filtration similaire, ce mode de nutrition demeurant secondaire.

*Euphausiacés.*

Ces crevettes ont, elles aussi, un double mode de nutrition, filtrant et détritophage. Leur mécanisme de filtration est dominant et proche de celui des Mysidacés, donc typiquement malacostréen. Leur richesse en vitamine A et en son précurseur le carotène  $\beta$  est due à leur régime alimentaire (nombreux dinoflagellés notamment). Elles constituent ainsi une source importante de cette vitamine pour les animaux planctonophages (FISHER AND GOLDIE, 1959).

4.2.4. — *Soies filtrantes de maxillipèdes.**Décapodes.*

Quelques espèces isolées de *Décapodes*, collationnées par YONGE (1954), présentent en plus de la détritophagie générale dans le groupe, un processus de filtration assez particulier. Les maxillipèdes, généralement le 3<sup>e</sup>, sont frangés de soies. Ils s'en servent comme d'une brosse balayant le plancton vers la bouche. (*Harpalocarcinus*, *Cryptochirus*, *Porcellana*, *Galathea*, *Eupagurus*, *Pinotheres*).

4.2.5. — *Insectes.*

D'après YONGE (1954), un petit nombre de larves d'insectes se nourrissent en collectant des particules à l'aide de soies de différents appendices : palpes labiaux chez l'éphémère *Chiroteneses*, soies de la lèvre supérieure chez *Culex* et *Simulium*.

## 4.3. — BRANCHIES FILTRANTES.

*Thaliacés.*

Les Tuniciers libres thaliacés sont parmi les plus abondants organismes planctoniques des mers chaudes. Leurs colonies peuvent devenir très grandes (*Pyrosomum spinosum* peut atteindre 2,50 m). Ce sont des animaux cosmopolites, communs entre 0 et 500 mètres, mais dont de nombreux exemplaires ont été pêchés jusqu'à 3.000 mètres (HARANT, H., 1949).

Leur mode de filtration est fondamentalement le même que celui des Tuniciers fixés, les modifications étant corollaires de la réduction de la branchie (fig. 31).

a) Le courant d'eau entrant dans le siphon buccal est déterminé par la ciliature latérale des stigmates chez les *Pyrosomes*. Chez les *Doliolides*, les contractions des bandelettes interviennent dans l'inhalation de l'eau, alors que chez les *Salpides* ce processus musculaire devient exclusif (CARLISLE, 1950).

b) La filtration des particules dans le pharynx des *Pyrosomes* est identique à celle des Tuniciers fixés. Dans les 2 autres groupes, le filtre devient uniquement muqueux par suite de la régression de la branchie. En effet, le mucus sécrété par l'endostyle est entraîné par sa ciliature jusqu'aux arcs péripharyngiens antérieurs, sillons ciliés qui l'entraînent sur les faces latérales.

Lorsque la sécrétion est peu abondante, ce qui est le cas en milieu dilué, les parois du pharynx sont tendues de fils allant de l'endostyle aux arcs. Lorsque le milieu est concentré, la sécrétion devient plus abondante et la face interne du pharynx est tapissée d'une véritable nasse muqueuse. La ciliation superficielle de la branchie et surtout celle de l'entonnoir œsophagien entraînent le mucus alourdi de particules dans le tube digestif tandis que l'eau traverse la grille branchiale et sort par le siphon cloacal.

## 4.4 — NASSES FILTRANTES.

*Appendiculaires* (fig. 32).

Ces petits organismes planctoniques de 1 à 3 mm de long sont cosmopolites et vivent généralement entre 0 et 200 mètres, bien que certaines espèces aient été récoltées jusqu'à 5.000 mètres.

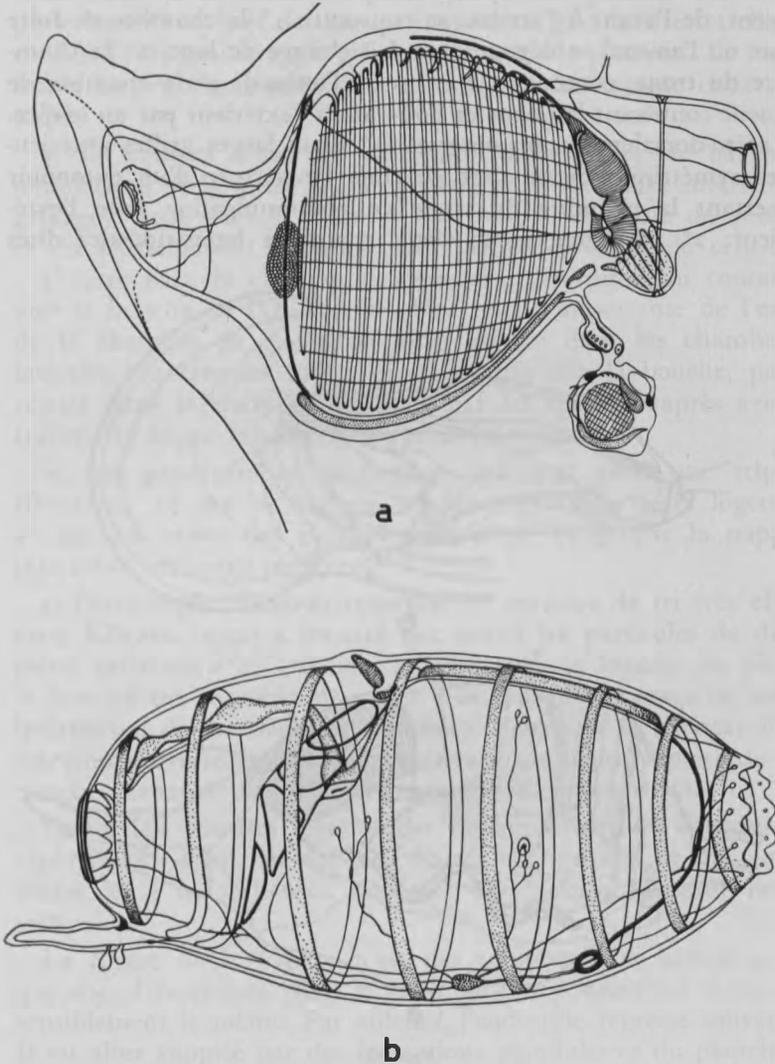


FIG. 31.

*Thaliacés*, d'après P. BRIEN (1948).

a. *Pyrosomum*; b. *Doliolum*.

Certaines cellules de leur ectoderme, les oïkoplastes, sécrètent une coquille muqueuse très complexe qui sert à la fois de piège et d'abri. LOHMANN (1953) en comprit la structure et le fonctionnement. Il la décrit minutieusement chez *Oikopleura albicans* où elle est la plus compliquée. La logette est creuse, partagée par des cloisons incomplètes en plusieurs chambres. Ventralement, de l'avant à l'arrière, se trouvent : 1° la chambre de fuite par où l'animal se dégage quand il change de loge, 2° la chambre du tronc, contenant le corps de l'animal, 3° la chambre de queue contenant la queue et s'ouvrant à l'extérieur par un orifice. Latéro-dorsalement, on observe : 1° deux larges grilles antérieures symétriques recouvrant chacune l'ouverture d'un entonnoir mettant la chambre du tronc en communication avec l'extérieur; 2° postérieurement, deux chambres latéro-dorsales dites

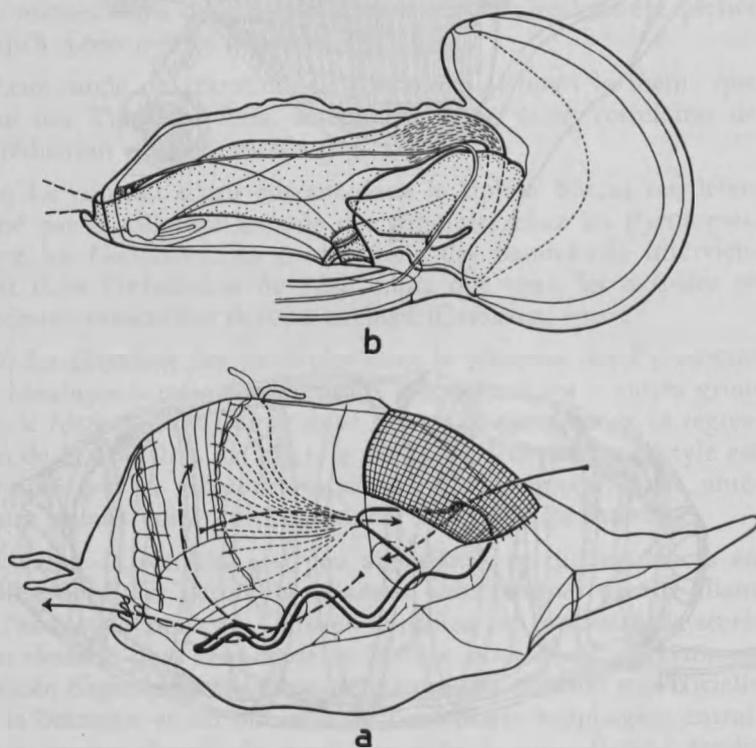


FIG. 32.

Appendiculaires, modifié d'après LOHMANN.

a. *Oikopleura* dans sa logette.

b. Détail de l'animal (le tube digestif est en pointillé).

chambres de piège, communiquant par un pertuis avec la chambre de queue. Chaque chambre de piège contient une nasse en forme d'entonnoir plissé dont le sommet est fixé sur la bouche de l'animal.

La bouche se continue par un pharynx qui s'ouvre latéralement dans la chambre du tronc par deux spiracles ciliés. Il porte un endostyle et des arcs péricoronaux, glandulaires et ciliés comme l'entonnoir œsophagien qui continue le pharynx. Le tout forme un entonnoir muqueux intrapharyngien comme chez les salpes.

a) Le courant d'eau est déterminé dans la logette par les ondulations de la queue. L'eau pénètre par les orifices antérieurs grillagés, passe dans la chambre de tronc, la chambre de queue et est partiellement expulsée par l'orifice exhalant de celle-ci.

D'autre part, la ciliature des spiracles détermine un courant vers la bouche de l'Oikopleure. Une partie importante de l'eau de la chambre de queue est ainsi aspirée dans les chambres latérales, traverse les nasses et est aspirée par la bouche, puis rejetée dans la chambre de tronc par les spiracles après avoir traversé la nappe muqueuse intrapharyngienne.

b) Les particules en suspension subissent ainsi une triple filtration : 1° par les orifices inhalants grillagés de la logette, 2° par les nasses des chambres de piège, et 3° par la nappe muqueuse intrapharyngienne.

c) Cette triple filtration constitue un système de tri très efficace. KÖRNER (1952) a montré que seules les particules de diamètre inférieur à 35  $\mu$  étaient admises dans la logette. De plus, la bouche est entourée de cirres très sensibles. Lorsqu'ils sont heurtés par des particules indésirables, le sens de la ciliature des spiracles s'inverse, apparemment suivant une voie réflexe : de la bouche s'échappe un jet d'eau énergétique (P. BRIEN, 1949).

Enfin, les délicates logettes ont l'inconvénient de s'encrasser rapidement. Aussi, les appendiculaires changent-ils de demeure toutes les 2 ou 3 heures, sécrétant aussitôt une coquille nouvelle.

La forme de la logette n'est pas toujours aussi compliquée que chez Oikopleura. Mais le mode de fonctionnement demeure sensiblement le même. Par ailleurs, l'endostyle régresse souvent. Il est alors suppléé par des formations glandulaires du plancher pharyngien (glandes branchiales des *Fritillariides*). Chez Kowa-

*lewskaiïa* où l'endostyle a disparu, les particules sont retenues dans le pharynx par des néoformations ciliées, les « peignes branchiaux » (BRIEN, 1949).

#### 4.5. — CARACTÈRES DES FILTRANTS MOBILES.

Les tractus ciliaires des larves trochosphériennes, des Ptéropodes et des Rotifères, les branchies filtrantes des Thaliacés présentent des caractères très semblables aux organes de filtration décrits chez les animaux fixés. La ciliature détermine les courants d'eau, les sécrétions muqueuses retiennent les particules. Remarquons que les Thaliacés, avec leur branchie réduite, fournissent une confirmation éclatante de l'opinion originale de MAC GINITIE : l'importance dans la rétention des particules de la nappe muqueuse par une branchie filtrante.

Les arthropodes aquatiques possèdent au contraire des organes de filtration originaux : les brosses de soies des appendices, des maxillaires le plus généralement. Chez ces animaux, les courants d'eau alimentaires sont souvent déterminés par les mouvements qui assurent leur locomotion. Cependant, de très faibles modifications de la disposition des soies permettent à des espèces voisines de se nourrir de particules sédimentées ou d'aliments de plus forte taille.

Aucune famille d'Arthropodes n'est exclusivement filtrante.

#### 5. — CONCLUSIONS.

Bien qu'il existe des animaux filtrants dans presque tous les embranchements zoologiques, les structures fondamentales de filtration peuvent se ramener à six types différents (fig. 33) : 1) organisme entier; 2) tentacules en panache; 3) branchies; 4) nasses muqueuses; 5) tractus ciliaires; 6) soies.

Les deux derniers modes sont surtout développés chez les filtrants mobiles où les processus locomoteurs et nutritionnels vont fréquemment de pair alors que chez les sédentaires, l'appareil filtrant est aussi branchial.

Sédentaires ou mobiles, les animaux filtrants sont des éléments caractéristiques des paysages marins ou lacustres. Dans les mers, les Eponges couvrent les roches côtières et benthiques de leurs tissus vivements colorés. Ça et là en émergent la corolle d'une serpule, la masse arrondie d'une ascidie ou la dentelle d'un bryozoaire. Là où l'apport organique est plus abondant. Lamellibranches et Prosobranches sessiles peuvent couvrir des

<i>Organes filtrants.</i>	<i>Sédentaires</i>	<i>Mobiles</i>
Tractus cilliaires	Rotifères Melicertae	Rotifères Larves trochosphériennes Ptéropodes (Méduses)
Soies	Cirripèdes	Cladocères Nauplius (Ostracodes) Pnyliopodes Anostracés Copépodes Calanides Leptostracés (Syncarides) (Peracarides) (Euphausiacées) (Décapodes) (Simulides)
Nasses muqueuses	Chironomides (Vermetides) Chaetopterides (Nereides) (Echiurides)	Appendiculaires
Branchies	Lamellibranches (Prosobranches) Cephalochordés Ascidiacés	Thaliacés
Tentacules en panache	Serpulimorphes Kamptozoaires Brachiopodes Ptérobranches Bryozoaires Phoronidens Pogonophores	
Organisme entier	Spongiaires	

FIG. 33.

*Tableau des organes de filtration des animaux filtrants  
sédentaires ou mobiles.*

*Les groupes zoologiques mis entre parenthèses ne pratiquent pas  
ce mode de nutrition de façon exclusive.*

mètres carrés de roches affleurantes constellées de balanes. Les fonds meubles sont truffés de filtrants fouisseurs, Lamellibranches, Néréides marquant la vase ou le sable de leurs orifices étoilés. Près de ces fonds grouille un monde de petits crustacés détritovores, filtrants occasionnels où les Mysidacés dominent. En pleine eau, se déplacent les nuages de plancton, parfois si abondant qu'on a pu parler de « neige planctonique », monde silencieux où se nourrir est l'activité primordiale, chacun étant la proie de l'autre, larves trochosphériennes et Copépodes dévorant sans cesse des millions de particules, surtout phytiques, à leur tour dévorés par les lents vaisseaux des Thaliacés et des Méduses.

Dans les étangs, la vie des filtrants est moins grouillante bien que Cladocères et Phyllopoques rougissent parfois les eaux de leur masse. Les couleurs éclatantes de la vie marine font place ici aux bruns ternes et aux roux : Spongilles encroûtantes, Bryozoaires confondus aux racines des arbres voisins, larges Anodontes enfouies dans la vase, Chironomes à l'affût dans leurs logettes sous les pierres ou les feuilles.

Tout ce peuple filtrant, marin ou dulcicole se nourrit sans arrêt, exception faite des filtrants à nasse qui interrompent brièvement leur pêche pour avaler à la fois leur gluau et les particules engluées. Cette propriété générale est liée à la petitesse des particules alimentaires qui dans la majorité des cas oscillent entre 1 et 50  $\mu$ . Ce sont les filtrants qui font entrer dans le métabolisme animal les substances organiques primaires constituées par le phytoplancton (qui constitue 99 % de la masse végétale marine). Les particules qui auront échappé à leur activité intense iront se déposer au fond des eaux, formant peu à peu une vase organique, propice à l'éclosion d'une vie bactérienne intense. Elle sera l'aliment principal des animaux détritophages.

(Laboratoire de Zoologie et de Biologie animale.

Directeur : Professeur P. Brien.)

#### BIBLIOGRAPHIE.

- ANKEL, W. E. — Über Fragen der Formbildung und der Zelldetermination bei Süßwasserschwämmen. *Verhandlungen der Deutschen Zoologen*, 19-66, 1948. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1949.
- ANKEL, W. E. und EIGENBRODT H. — Über die Nahrung von Spongilla in sehr flachen Räumen. *Zool. Anz.*, 145, 195-204, 1950.
- ATKINS, D. — The ciliary feeding mechanism of the Entoproct Polyzoa and a comparison with that of the Ectoproct Polyzoa. *Quat. J. Micr. Sci.*, 75, 293-424, 1932.

- ATKINS, D. — On the ciliary mechanisms and interrelationship of lamelli-branches. I. *Quart. J. Micr. Sc.*, 79, 191-303, 1936; II. *Id.*, 79, 339-373, 1937 a; III. *Id.*, 79, 375-421, 1937 b; VII. *Id.*, 80, 345-436, 1938; VIII. *Id.*, 84, 187-256, 1943.
- ATKINS, D. — The ciliary feeding mechanism of the cyphonautes larva. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 34, 451-466, 1956.
- ATKINS, D. — Ciliary feeding mechanisms of Brachiopods. *Nature*, 177, 706-7, 1956.
- ATKINS, D. — The growth stages of the lophophore of the brachiopods *Platida davidsoni*, with notes on the feeding mechanism. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 38, 103-132, 1959.
- BALLANTINE, D. and MORTON, J. E. — Filtering, feeding and digestion on the lamelibranch *Lasaea rubra*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 35, 241-274, 1956.
- BARNES, H. and REESE, E. S. — Feeding in the pedunculate cirripede *Pollicipes polymerus*. *Proc. Zool. Soc. or London*, 132, 569-565, 1959.
- BARRINGTON, E. J. W. — The distribution and significance of organically bound iodine in the ascidian *Ciona intestinalis* Linnaeus. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 36, 1-16, 1957.
- BEHNING, A. — Studien über die vergleichende Morphologie sowie über temporale und lokal Variation der Phyllopoden Extremitäten. *Intern. Revue ges. Hydrobiol.*, suppl., IV, 1912.
- BRADFIELD, J. R. G. — Fibre patterns in animal flagella and cilia. *Symposia Soc. Exper. Biol.*, 9, 306-334, 1955.
- BRIEN, P. — La formation des orifices inhalants chez les Spongiidae (*Spongilla lacustris* L. — *Ephydatia fluviatilis* L.). *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg.*, 19, 61, 1943.
- BRIEN, P. — Embranchement des Tuniciers. *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé, tome XI, 1948.
- BRIEN, P., POLL, M. et BOUILLON, J. — Ethologie de la reproduction de *Protopterus dolloi* Blgr. *Ann. Mus. R. Congo belge*, Tervueren, 17, 1-20, 1959.
- BRIEN, P. — Bryozoaires. *Traité de Zoologie*, Grassé, 1960.
- BRIEN, P. — Kamptozoaires. *Traité de Zoologie*, Grassé, V, 1, 1960.
- CANNON, G. and MANTON, S. M. — On the feeding mechanism of a Mysid crustacean *Hemimysis lamorneae*. *Trans. roy. Soc. Edin.*, 55, 219, 1927.
- CANNON, G. and MANTON, S. — The feeding mechanism of the Syncarid crustacea. *Trans. of Edinburgh*, 56, 185-189, 1928.
- CARLISLE, D. B. — Alcune assezzazioni sulla meccanica dell'alimentazione della *Salpa*. *Public. Staz. Zool. Napoli*, 22, 146-54, 1950.
- CARLISLE, D. B. — Niobium in Ascidians. *Nature*, 181, 933, 1958.
- COOK, P. M. — Ciliary feeding in *Viviparus*. *Proc. Malacol. Soc. Lond.*, 27, 265-271, 1949.
- CORI, C. I. — Brachiopoda. In *Die Tierwelt der Nord u. Ostsee*, VII, 1926.
- CORI, C. I. — Phoronidea. In *Bronn's Tierreich*, IV, 1, 1-183, 1939.
- DAJOZ, R. — Une nouvelle classe d'invertébrés : les Pogonophores. *Année biologique*, 34 (5-6), 225-239, 1958.
- DALES, R. P. — Some quantitative aspects of feeding in Sabellid and Serpuid fan worms. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 36 (2), 309-316, 1957.
- DAWIDOFF, C. — Pterobranches. *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé, 1948.
- DAWIDOFF, C. et GRASSE, P. P. — Phoronidiens. *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé, V (1), 1960.
- DRACH, P. — Embranchement des Céphalochordés. *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé XI, 1948.
- FAWCETT, D. W. and PORTER, K. R. — A study of the fine structure of ciliated epithelia. *Journ. Morph.*, 94, 221-281, 1954.

- FISHER, L. R. and GOLDIE, E. H. — The food of *Meganyctiphanes norvegica* (Sars) (Euphausiacées). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 38, 291-312, 1959.
- FRETTER, V. — Experiments with radioactive strontium on certain molluscs and polychaetes. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 32, 367-84, 1953.
- FRYER, G. — The feeding mechanism of some freshwater cyclopoid copepods. *Proc. Zool. Soc. London*, 129 (1), 1-26, 1957.
- GIBBS, S. P., LEWIN, R. A. and PHILPOTT, D. E. — The fine structure of the flagella apparatus of *Chlamydomonas moewiensis*. *Exp. Cell Research*, 15, 619-622, 1958.
- GOLDBERG, E. D., McBLAIR, W. and TAYLOR, K. M. — The uptake of vanadium by tunicates. *Biol. Bull.*, 101, 84-94, 1951.
- HARANT, H. — Systématique et éthologie des Tuniciers. *Traité de Zoologie*, P. P. Grassé, XI, 1949.
- HARLEY, M. B. — Occurrence of a filterfeeding mechanism in the polychaete *Nereis diversicolor*. *Nature*, 165, 734-5, 1950.
- HORNE, R. W. and NEWTON, B. A. — Intracellular structures in *Stryomonas oncopelti*. II. Fine structure of kinetoplast-blepharoplast complex. *Exp. Cell Research*, 15, 103-111, 1958.
- IVANOV, A. V. — Sur la digestion externe des Pogonophores. *Dok. Akad. Nauk.*, VSSR, 100, 381-383, 1955.
- JØRGENSEN, C. B. — Quantitative aspects of filter feeding in Invertebrates. *Biol. Rev.*, 30, 391-454, 1955.
- KILIAN, E. F. — Wasserströmung und Nahrungsaufnahme beim Süßwasserschwamm *Ephydatia fluviatilis*. *Z. vergl. Physiol.*, 34, 407-447, 1952.
- KÖRNER, W. F. — Untersuchungen über die Gehäusshuldung bei Appendicularien. *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, 41, 1-53, 1952.
- KORRINGA, P. — Recent advances in oyster biology. *Quart. Rev. Biol.*, 27, 266-308, 339-65, 1952.
- LOHMANN, H. — Appendiculariae. *Kükenthal und Krumbach Handb. Zool.*, 5 (2), 15-202, 1953.
- MAC GINITIE, G. E. — The method of feeding of tunicates. *Biol. Bull.*, 77, 443-7, 1939.
- MAC GINITIE, G. E. — On the method of feeding of four Pelecypods. *Biol. Bull.*, 80, (1), 18-25, 1941.
- MAC GINITIE, G. E. — The size of the mesh openings in mucous feeding nets of marine animals. *Biol. Bull.*, 88, 107-111, 1945.
- MARSHALL, S. M. and ORR, A. P. — Biology of a marine Copepod (*Calanus*). *Olivier and Boyd Ltd. Edinburg*, 1-188, 1955.
- MARSHALL, S. M. and ORR, A. P. — On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V. *Jour. of Mar. Biol. Ass. U. K.*, 34, 495-529, 1955.
- MARSHALL, S. M. and ORR, A. P. — Experimental feeding of the Copepod *Calanus finmarchicus* on phytoplankton cultures labelled with radioactive carbon. *Pap. Mar. Biol. Oceanogr., Deep-Sea Res.*, suppl. to vol. 3, 110-114, 1955.
- MARSHALL, S. M. and ORR, A. P. — On the biology of *Calanus finmarchicus*. IX. Feeding and digestion in the young stages. *J. Mar. Biol. Ass.*, 35, 587-603, 1956.
- MORTON, J. E. — The ecology and digestive system of the Strutholariides (Gasteropoda). *Quart. J. of Micr. Sc.*, 92, 1-26, 1951.
- MORTON, J. E. — Molluscs. Hutchinson Univ. Library, London, 232 pp., 1959.
- NICOL, A. T. — The feeding mechanism, formation of the tube and physiology of digestion in *Sabella pavonina*. *Trans. of the roy. Soc. of Edinburgh*, 56, 537-599, 1930.
- NOIROT-TIMOTHEE, C. — L'ultrastructure du blépharoplaste des Infusolaires ciliés. *C. R. Acad. Sc.*, 246, 15, 2293-95, 1958.

- RAO, K. P. and GOLDBERG, E. D. — Utilization of dissolved calcium by a pelecypod. *J. of Cell. Comp. Phys.*, 43, 283-92, 1954.
- RASMONT, R. — L'ultrastructure des choanocytes d'éponges. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 12<sup>e</sup> sér., 1, 253-262, 1959.
- REMANE, A. — Rotatoria. In *Die Tierwelt der Nord. und Ostsee*, VII, 1926.
- SARTENAER, P. — Premières recherches taphonomiques en scaphandre autonome sur le faciès à *Turritella tricarinata*, formes communes de la vase molle terrigène du Golfe de Fos. *Rec. des trav. de la St. Mar. d'Endoume*, 26, 15-38, 1959.
- SELYS-LONGCHAMPS (M. de). — Phoronis. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*. Berlin 30 Monogr., 280 pp., 1907.
- SILEN, L. — Researches on Phoronidia of the Gullmar Flord area. *Arch. S. Zool.*, 4, 95-140.
- SOUTHWARD, A. J. — Feeding of barnacles. *Nature*, 175, 1124, 1955.
- SOUTHWARD, A. J. — Observations on the ciliary currents of the jellyfish *Aurelia aurita*. *L. J. of Mar. Biol. Ass., U. K.*, 34 (2), 201-216, 1955.
- SOUTHWARD, A. J. — Abundance of Pogonophora. *Nature*, 182, 172, 1958.
- SOUTHWARD, A. J. and CRISP, D. J. — Modes of cirral activity in barnacles. *Proc. of the XVth intern. Congress of Zoology*, p. 295-6, 1959.
- STORCH, O. — Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden. *Erg. und Fortschr. Zool.*, 6, 1924.
- STORCH, O. und PFISTERER, O. — Der fangapparat von Diaptomus. *Zeitschr. Vergl. Phys.*, III, 1925.
- SYMOENS, J. J. — Quelques acquisitions récentes en limnologie. *Nat. Belges*, 1951.
- THIENEMAN, A. — Chronomus. *Die Binnengewässer*, XX, 1954.
- THOMPSON, T. E. — Feeding in Nudibranch larvae. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 38, 239-248, 1959.
- THORSON, G. — Reproduction and Larval ecology of Invertebrates. *Biol. Rev.*, 25, 1-45, 1950.
- VAN TRIGT. — A Contribution to the Physiology of the freshwater Sponges (Spongillidae). *Biol Zentralblatt*, 40, 1, 1920.
- VOSMAER, G. C. J. — Porifera. *Bronn's Tierreich*, 1887.
- VOVELLE, J. — Remarques sur la structure du tube de *Sabellaria alveolata* L. et les formations glandulaires impliquées dans son édification. *Arch. de Zool. Exp et Gén.*, 95 (1), 52-67, 1958.
- WALNE, P. R. — Some observations on the feeding behaviour of oyster (*Ostrea edulis*) larvae and their relation to rearing problems. *Proc. XVth intern. Congress of Zool.*, 234-236, 1959.
- WESENBERG-LUND, C. — Biologie des Süßwassertiere, 1939.
- WERNER, B. — Ausbildungsstufen der Filtrationsmechanismen bei filtrierenden Protobranchiern. *Zool. Anz. suppl.*, 17, 529-546, 1953.
- WERNER, E. and WERNER, B. — Über den Mechanismus des Nahrungserwerbs der Tunicaten speziell der Ascidien. *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch.*, 5, 1954.
- YONGE, C. M. — Feeding mechanisms in the invertebrates. *Biol. Rev.* 3, 21-76, 1928.
- YONGE, C. M. — Notes on feeding and digestion in Pterocera and Vermetus with a discussion on the occurrence of the crystalline style in the Gastropoda. *Sc. Rep. Gr. Barrier Reef. Exped., Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 1, 259, 1932.
- YONGE, C. M. — 1. Physiological anatomy of the alimentary canal of Invertebrates, 1 à 24. - 2. Food of Invertebrates, 25 à 45. - 3. Feeding mechanism in the Invertebrata, 45 à 68. *Tabulae biologicae XXI*, 1954.