

RECHERCHES

SUR LA

# MORPHOLOGIE DES TUNICIERS

PAR

**ÉDOUARD VAN BENEDEN**

Professeur à l'Université de Liège.

ET

**CHARLES JULIN**

Chargé de cours à la même Université.

---

GAND

IMPRIMERIE DE I. VANDERPOORTEN, RUE DE LA CULLER, 18.

1886.

RECHERCHES

SUR LA

# MORPHOLOGIE DES TUNICIERS

PAR

**ÉDOUARD VAN BENEDEN**

Professeur à l'Université de Liège,

ET

**CHARLES JULIN**

Chargé de cours à la même Université.

VLIZ (vzw)

VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE

FLANDERS MARINE INSTITUTE

Oostende - Belgium

GAND

IMPRIMERIE DE I. VANDERPOORTEN, RUE DE LA CULLER, 18.

1886.

**Recherches  
sur la morphologie des Tuniciers,**

PAR

**EDOUARD VAN BENEDEEN,**

Professeur à l'Université de Liège,

ET

**CHARLES JULIN,**

Chargé du cours à la même Université.

---

INTRODUCTION.

Le mode de développement de la cavité du corps est devenu, dans ces dernières années, l'une des questions fondamentales de la morphologie animale. C'est au point que l'on a essayé de baser, sur des caractères se rattachant à sa genèse, la classification des Métazoaires.

Pendant longtemps les Vertébrés seuls ont été étudiés au point de vue de l'organogénèse. On savait depuis Pander (1) et von Baër (2) que, chez les oiseaux, la cavité pleuro-péritonéale apparaît, dans le feuillet moyen, sous la forme d'une fente. Les résultats acquis, à une époque plus récente, relativement aux rapports de cette cavité avec les vaisseaux lymphatiques, chez plusieurs Vertébrés, l'existence de larges communications entre la cavité du corps et les vaisseaux sanguins, chez les Arthropodes, les Mollusques et les Vers, ont fait admettre que le coelome se rattache directement au système vasculaire, et qu'il n'est, dans la plupart des cas, qu'un large espace lymphatique ou sanguin, primitivement destiné à recevoir les produits de la digestion intestinale transudés à travers les

parois du tube alimentaire. Les recherches embryologiques dont les invertébrés d'abord ont été l'objet, dans ces dernières années, ont amené une transformation complète des idées sur ce point.

En 1864, Alexandre Agassiz (3) découvre que, chez les larves des Echinodermes, il naît deux diverticules latéraux aux dépens du tube digestif à peine ébauché. Ces culs de sac, d'abord en communication avec la cavité digestive, s'en séparent ensuite, constituent alors deux vésicules closes, interposées entre le tube alimentaire et la paroi du corps, et donnent naissance d'une part à la cavité périviscérale, d'autre part à tout le système aquifère. Une disposition anatomique permanente chez beaucoup de Cœlentérés se montre donc transitoirement dans le cours de l'évolution des Echinodermes. Ainsi se trouve confirmée l'idée formulée dès 1848 par Leuckart (4), d'après laquelle l'appareil gastrovasculaire des Cœlentérés représenterait à la fois l'appareil digestif et la cavité du corps d'autres animaux. Metschnikow (5) fut le premier à mettre cette conclusion en lumière. En 1869, Metschnikow (6) confirme la découverte d'Agassiz en ce qui concerne l'origine de la cavité du corps des Echinodermes; de plus il constate, chez la larve *Tornaria* (*Balanoglossus*), un second exemple d'une communication primitive entre la cavité digestive et la cavité du corps. Peu après Kowalewsky (7) décrit chez *Sagitta* un processus génétique très semblable, et, dès 1874 (8), il montre que chez les Brachiopodes, comme chez les Chœtognathes, l'archenteron se subdivise, dans le cours du développement, en trois portions : la médiane devient le tube digestif de l'adulte; les deux latérales représentent le mésoderme; et leur cavité, primitivement ouverte dans la cavité digestive, devient la cavité du corps du futur animal. Bütschli (9) confirma, en ce qui concerne le *Sagitta*, les données fournies par Kowalewsky.

Dans un écrit de quelques pages, sobre de mots mais riche d'idées " *Classification of the animal Kingdom* ", Huxley (10) cherche à établir que, si l'on s'en rapporte à leur genèse, l'on

ne peut confondre sous une dénomination commune les espaces désignés sous le nom de "cavités du corps". Morphologiquement il y a lieu de distinguer trois catégories de formations cavitaires. Huxley propose de désigner sous le nom d'*enterocèle* les cavités qui procèdent, comme chez les Echinodermes, les Enteropneustes et les Choetognathes, de diverticules latéraux de l'archenteron. Dans l'opinion de Huxley, ces cavités sont homologues aux portions collatérales de l'appareil gastrovasculaire des Cœlentérés, peut-être aussi aux ramifications dendritiques de l'appareil digestif des Planares et de quelques Trématodes. Quand la cavité du corps résulte de l'extension progressive de fentes apparues dans une ébauche mésoblastique interposée entre l'ectoderme et l'endoderme Huxley la désigne sous le nom de *schizocèle*. (Annélides, Mollusques, Arthropodes.) Un *épïcèle* se forme par introflexion de l'épiblaste. Cette dénomination est appliquée aux cavités péribranchiales des Tuniciers.

A quelle catégorie de formations cavitaires répond l'espace pleuropéritonéal des Vertébrés? Huxley ne résoud pas cette question. Nous verrons plus loin quelle solution Balfour proposa, peu de temps après que Huxley l'eut soulevée.

Dans le même volume du "*Quarterly Journal*", qui contient la note de Huxley, Ray Lankester (11) se demande s'il existe vraiment une différence essentielle entre un entérocelle et un schizocèle. Il est parfaitement possible, dit-il, que, par oblitération cœnogénétique de la cavité des diverticules gastrovasculaires, ces derniers apparaissent sous la forme d'excroissances solides et pleines, aux dépens desquelles se constituera le mésoblaste. Dans ce cas, le coelome apparaîtra secondairement dans les ébauches mésodermiques; il méritera le nom de schizocèle; mais n'en sera pas moins homologue à un entérocelle proprement dit. Il y aurait simplement altération secondaire du processus évolutif primitif. Lankester fait observer, d'autre part, que la découverte faite par F. E. Schulze (12) de véritables espaces schizocéliens chez *Sarsia tubulosa*, parle plutôt en faveur de la distinction originelle entre les deux genres de cavités.

Dans ses "*Early stages in the development of Vertebrates*," (13) et plus tard dans sa monographie des Sélaciens (14), Balfour montre que, chez les Elasmobranches, le mésoblaste consiste au début en deux bandes cellulaires l'une droite, l'autre gauche, interposées entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Ces ébauches, qui s'accroissent d'arrière en avant, naissent de l'endoderme et procèdent des lèvres du blastopore. Dans chacune des deux ébauches apparaît une fente cœlomique et celle-ci s'étend jusques dans la plaque vertébrale, jusques dans les protovertèbres, dont les parois engendrent la musculature. Il est parfaitement possible, dit Balfour, que ces ébauches mésoblastiques des Sélaciens, qui siègent l'une à droite, l'autre à gauche du plan médian, qui se forment par le même processus que le mésoblaste de beaucoup de vers, soient équivalentes à des diverticules cœlomiques primitifs. S'il en était ainsi, la cavité du corps, primitivement double et secondairement unique, des Sélaciens et, par conséquent, des Vertébrés en général, tout en se formant à la façon d'un schizocèle, serait homologue à un entérocéle.

Balfour fait observer que certains faits constatés chez les Echinodermes militent en faveur de cette opinion. Si, en effet, chez des Asterides et des Echinides, comme Agassiz et Metschnikow l'ont démontré, la cavité du corps et les canaux ambulacraires naissent de diverticules creux de l'archenteron, chez d'autres (Ophiura, Synapta), les espaces aquifères et la cavité du corps apparaissent secondairement dans des ébauches mésoblastiques pleines, nées des parois du tube alimentaire sous la forme de bourgeons.

L'exactitude de cette manière de voir devait recevoir bientôt une pleine et entière confirmation par les mémorables découvertes de Kowalewsky (15) sur le développement de l'Amphioxus. L'éminent embryologiste russe montra, en effet, que les protovertèbres de l'Amphioxus sont, au début, de simples diverticules de l'archenteron; que ces diverticules s'isolent ensuite pour devenir des vésicules closes, interposées entre l'hypoblaste et l'épiblaste, aux côtés de la corde dorsale

et du tube médullaire. C'est aux dépens des parois épithéliales de ces saccules disposés en deux séries l'une droite, l'autre gauche, que se développent les muscles et les tissus conjonctifs de l'Amphioxus; les cavités de ces saccules persistent dans la cavité du corps de l'Amphioxus. Il est donc évident que cette cavité est un enterocèle chez l'Amphioxus et il devient éminemment probable, dès lors, que telle est aussi la valeur anatomique des espaces pleuropéritonéaux des Vertébrés proprement dits. Tout récemment Hatschek (16) a repris l'étude du développement de l'Amphioxus; il a confirmé avec éclat les résultats des travaux de Kowalewsky, en ce qui concerne l'origine du mésoblaste et de la cavité du corps des céphalochordes.

Dans ses leçons sur les Invertébrés (17), Huxley revient à diverses reprises sur la question du coelome. Il reconnaît la difficulté de distinguer dans tel ou tel cas si l'on a affaire à un enterocèle ou à un schizocèle, et réserve son opinion sur le point de savoir s'il existe ou non une différence essentielle et primordiale entre les deux genres de cavités.

Ray Lankester, qui le premier avait émis, mais avec une sage réserve, l'hypothèse de l'identité essentielle du schizocèle et de l'enterocèle, se départit complètement de cette attitude, dans ses "*Notes on the embryology of the animal Kingdom, comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers.*" (18) Pour lui, le mésoderme a partout et toujours la même valeur anatomique et la même origine: non seulement toutes les cavités du corps, mais les canaux sanguins et les lacunes lymphatiques quelle que soit leur genèse, sont essentiellement des espaces enterocéliens. Non seulement les épithéliums délimitant ces cavités, qu'elles se présentent sous la forme de larges espaces cavitaires, de canaux vasculaires ou de lacunes lymphatiques, mais aussi les globules du sang et de la lymphe, tout cela dérive des parois de diverticules gastrovasculaires et les cavités de tous ces espaces sanguins et lymphatiques ne sont qu'un enterocèle dont le développement a été modifié par cœno-

genèse : " According to the hypothesis just set forth, we must look, then, in *all* animals with a cœlom, that is to say, in all the higher animals, for parenteric growths, lateral masses of cells of the endoderm, the progeny of which can be traced in further development to the *epithelium* (the lining cell membrane), *of all and any sanguiferous or lymphatic cavities or canals and to the corpuscles floating in such cavities.* „

Balfour est revenu lui aussi sur cette question dans deux travaux successifs. (19) Sans aller aussi loin que Lankester, il incline cependant à accepter les idées de ce dernier quant à l'unité originelle de la cavité du corps des animaux. Il est à remarquer toutefois qu'il laisse prudemment de côté la question de savoir jusqu'à quel point les vaisseaux sanguins et lymphatiques peuvent être confondus, comme le fait Lankester, avec les cavités cœlomiques. Dans tous les cas où le mésoblaste apparaît sous la forme de deux ébauches procédant des lèvres du blastopore, Balfour considère comme probable que ces formations sont homologues à des diverticules de l'archenteron. Tel serait le cas chez les Vertébrés, les Mollusques, les Bryozoaires, les Chœtopodes, les Géphyriens, etc. Il va même jusqu'à exprimer l'opinion que, partout où il existe une cavité du corps, celle-ci est virtuellement une dépendance de la cavité digestive. Mais il se demande si les animaux dépourvus d'une telle cavité tels que les platyhelmes, dérivent de formes primitivement pourvues d'un enterocèle, qui se serait secondairement oblitéré. Il doute qu'il en soit ainsi : peut-être, dit-il, les Triploblastiques comprennent-ils deux grandes divisions primordiales : l'une, celle des Vers parenchymateux, chez lesquels il n'existe pas de cavité du corps, l'autre, comprenant tous les autres Métazoaires bilatéraux, chez lesquels deux diverticules cœlomiques se sont séparés de l'archenteron pour donner naissance à un cœlome.

Quand, en 1881, parut le mémoire des frères Hertwig (20), sur la théorie du cœlome, l'origine et la signification des cavités périviscérales, leurs rapports avec le mésoblaste, leur impor-

tance au point de vue de la classification du règne animal, avaient donc été discutés par différents auteurs. Les recherches des frères Hertwig sur l'organisation et le développement des Méduses, des Actinies, des Cténophores et des Chœtognathes les conduisirent à aborder à leur tour l'examen de ces problèmes et à formuler dans un mémoire, désormais célèbre, une conception nouvelle de l'histoire évolutive des Métazoaires.

L'étude des Cœlentérés les amène à établir une distinction fondamentale entre deux catégories de tissus : les épithéliums et le mésenchyme. Tandis que, chez les Hydromédusaires et les Anthozoaires, tous les tissus musculaires et nerveux procèdent directement des épithéliums, que le mésenchyme ne se différencie guère et devient tout au plus une formation conjonctive, tantôt dépourvue, tantôt pourvue d'éléments cellulaires; chez les Cténophores, le mésenchyme intervient pour une large part dans la genèse des systèmes musculaires et nerveux. La structure des tissus, particulièrement celle des éléments musculaires, la forme, la texture, voire même le groupement des éléments anatomiques sont tout différents, suivant qu'ils procèdent directement d'un épithélium ou d'un mésenchyme. L'on peut par conséquent conclure de la structure à la genèse et vice-versa. Il existe donc, chez les Cœlentérés, deux modes bien distincts dans la manière dont l'organisme évolue aux dépens de la larve didermique (Gastrula ou Planula) : le type épithélial, pour nous servir des expressions des frères Hertwig, diffère totalement, à bien des points de vue, du type mésenchymateux.

Trouve-t-on, chez les autres Métazoaires, des différences de même ordre? Les auteurs résolvent affirmativement cette question : les Chœtognathes et les Mollusques nous montrent au plus haut point cette même opposition entre les deux processus évolutifs : chez les premiers, tous les tissus sont d'origine épithéliale; chez les Mollusques, les épithéliums primitifs, après avoir produit un mésenchyme, n'interviennent plus dans l'édification de l'adulte que pour produire, d'une part,

l'épiderme et ses dépendances immédiates, quelques glandes et certaines parties du système nerveux, d'autre part l'épithélium digestif et ses glandes. Toute la musculature, une partie du système nerveux, les produits sexuels et peut être même les organes urinaires dérivent, comme les tissus conjonctifs, les éléments sanguins et les revêtements des cavités internes, d'un mésenchymé primitif. Les auteurs montrent comment des différences essentielles dans l'organisation, la structure des tissus, et jusqu'au faciès et au mode de locomotion de l'adulte, sont en accord avec le mode de développement de la cavité du corps. Chez les Chœtognathes, il se forme un entéroécèle; chez les Mollusques, un schizocèle. Chez les Chœtognathes, la cavité du corps, primitivement en communication avec l'intestin, est délimitée de toutes parts par un véritable épithélium; on peut y distinguer un feuillet splanchnique et un feuillet somatique, et le mode de genèse de ces feuillets entraîne, comme conséquence, la formation de deux mésentères, l'un dorsal, l'autre ventral, qui fixent l'intestin à la paroi du corps. C'est aux dépens de quatre couches épithéliales que s'édifie l'organisme d'un Chœtognathe : les muscles et les nerfs moteurs naissent du feuillet somatique du mésoblaste; les produits sexuels se forment aux dépens de ces mêmes couches épithéliales; à leur maturité, ils tombent dans l'entéroécèle pour être éliminés ensuite. La couche musculaire est, en définitive, un épithélium partiellement transformé en fibrilles longitudinales; celles-ci, groupées en lames musculaires, sont toutes parallèles les unes aux autres et naissent toutes d'un seul et même côté de l'épithélium.

Tout autre est le développement d'un Mollusque; et les différences dans l'histoire ontogénique entraînent une toute autre organisation, un tout autre faciès, voire même un tout autre mode de locomotion chez l'adulte. Chez les Mollusques un mésenchyme s'interpose entre l'épiblaste et l'hypoblaste de la Gastrula. Il occupe un large espace qui résulte de l'écartement des deux feuillets primordiaux de la larve; cet espace, auquel Claus a appliqué le nom de *cavité primaire du*

*corps* (21), que Huxley a appelé un blastocèle, est aussitôt envahi par le mésenchyme.

Les auteurs ne résolvent pas la question de savoir si le schizocèle de l'adulte est un reste du blastocèle primitif, ou s'il est un système de lacunes et de cavités creusées secondairement dans le mésenchyme; quoi qu'il en soit, la cavité du corps du Mollusque n'a rien de commun avec un entérocelle; jamais elle ne communique avec le tube digestif; elle est un système compliqué de lacunes creusées dans le mésenchyme, et tout au plus délimitées par un endothélium, jamais par un véritable épithélium; ces lacunes constituent une seule et même formation avec les espaces sanguins, qui communiquent toujours, dès le début, avec les espaces plus considérables auxquels on réserve le nom de cavités du corps. Jamais il n'existe de vrais mésentères. Les fibres musculaires sont des cellules différenciées du mésenchyme: ce sont des fibres-cellules, fusiformes ou ramifiées, s'entrecroisant dans toutes les directions; tout au plus forment-elles des faisceaux ou des couches chez les mollusques les plus élevés; mais ces faisceaux et ces couches elles-mêmes s'enchevêtrent et constituent des tissus inextricables. La substance musculaire n'est jamais décomposable en fibrilles. Une partie du système nerveux se développe aux dépens du mésenchyme. L'appareil sexuel procède du même tissu fondamental; et les produits sexuels, au lieu de tomber dans la cavité du corps, sont éconduits par un système de canaux dépourvus de toute communication avec le schizocèle.

Après avoir analysé toutes les différences qui se manifestent entre les Chœtognathes et les Mollusques, entre ces deux groupes de Métazoaires bilatéraux, dont l'un se rapproche du type épithélial réalisé chez les Hydromédusaires et les Actiniaires, l'autre du type mésenchymateux des Cténophores, les frères Hertwig signalent les Echinodermes pour montrer que, chez certains Métazoaires, les processus évolutifs si différents rencontrés chez les Chœtognathes d'une part, les Mollusques de l'autre, peuvent se montrer réunis. Chez les Echinodermes on trouve à la fois un mésenchyme très développé et des

diverticules cœlomiques; ce dernier caractère est considéré comme rapprochant davantage les Echinodermes des Chœtognathes : rien de comparable à un cœlome ne se présente chez les Mollusques.

Des faits que nous venons de résumer et qui sont magistralement développés dans leur mémoire, les frères Hertwig tirent trois conclusions :

1/ Sous le nom de mésoderme on a confondu des formations fort diverses : le mésoderme peut consister exclusivement en un mésenchyme primitif, une substance fondamentale parfois dépourvue, le plus souvent pourvue de cellules disséminées; ce mésenchyme peut atteindre, par différenciation histologique, un haut degré de complication (Cténophores, Mollusques). Dans un second cas, le mésoderme se constitue de deux feuillets épithéliaux délimitant un enterocèle (Chœtognathes); les auteurs veulent réserver à un semblable mésoderme le nom de *mésoblaste*. Enfin un mésenchyme peut coexister avec un véritable mésoblaste dérivé de l'archenteron (Echinodermes).

2/ D'après leur genèse, les tissus peuvent être rangés en deux catégories, suivant qu'ils procèdent d'un mésenchyme ou qu'ils dérivent directement de couches épithéliales. Chaque feuillet est susceptible des différenciations les plus diverses.

3/ Les différences dans les premiers phénomènes du développement et plus particulièrement dans le mode de formation du feuillet moyen se font sentir dans la constitution définitive de l'organisme et jusques dans la structure de leurs tissus.

Un schizocèle a une origine toute différente de celle d'un enterocèle. Ces cavités peuvent se distinguer l'une de l'autre même par les caractères qu'elles affectent chez les animaux adultes.

Mettant largement à contribution les connaissances acquises relativement à l'organisation et au développement des animaux, recourant à l'ensemble des faits acquis en matière d'anatomie animale, d'histologie et d'embryologie, les auteurs passent successivement en revue les principaux types d'organisation,

et ils en arrivent à diviser en deux grands groupes les Méta-zoaires à symétrie bilatérale. Ils rapprochent des Mollusques, les Bryozoaires, les Rotateurs et les Plathelminthes et proposent de les réunir sous la dénomination commune de *Pseudo-cœliens*.

Quant aux Brachiopodes, aux Entéropneustes, aux Annélides, aux Nématodes, aux Vertébrés et aux Arthropodes, ils sont considérés comme plus semblables aux Chœtognathes et réunis avec ces derniers et les Echinodermes sous le nom de *Entérocoeliens*.

On peut reprocher aux frères Hertwig d'avoir négligé de tenir compte de bon nombre de faits difficiles à concilier avec leur système. Balfour et plusieurs autres auteurs ont élevé contre la théorie du cœlome des objections graves. Nous sommes de ceux qui pensent que l'application de cette théorie à la classification du règne-animal ne résistera pas à la critique. Mais quelle que soit l'opinion que l'on peut se faire sur la valeur des conséquences que les Hertwig ont tirées de leurs prémisses, quoi que l'on puisse penser de la légitimité des rapprochements qu'ils ont établis, l'on sera à peu près unanime à reconnaître que la publication de la théorie du Cœlome a été un immense service rendu à la morphologie; le mépris que Dorn (23) paraît professer pour ce genre de travaux ne sera pas partagé par beaucoup de morphologistes. Ce livre a jeté une vive lumière sur une foule de questions obscures; il a soulevé quantité de problèmes nouveaux; il a donné à bon nombre d'entre eux des solutions satisfaisantes et, à notre avis, définitives.

Parmi les lacunes que présente l'ouvrage, on peut signaler le défaut de renseignements précis sur la place qu'il convient d'attribuer, dans le système, au groupe des Tuniciers. Aucun chapitre spécial ne leur est consacré, les faits connus relatifs à leur organisation et à leur développement ne sont pas discutés, et c'est avec une extrême réserve, et sans en indiquer les raisons, que les auteurs rangent les Urochordes parmi les vers Entérocoéliens. Nous lisons à la page 109 : " Zu den letz-

teren (den Enterocœlier) rechnen wir die übrigen Würmer, nämlich die Nematoden, Choetognathen, Brachiopoden, Anneliden (inclusive der rückgebildeten Formen der Gephyreen), die Enteropneusten und *wahrscheinlich auch die Tunicaten*, ausserdem noch die Stämme der Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten. „

Ce peu d'attention accordé aux Tuniciers peut paraître singulier au premier abord; la forme dubitative sous laquelle les frères Hertwig se prononcent sur la place qu'il convient d'attribuer à ces animaux, ne laisse pas que de causer quelque étonnement, quand on songe au nombre et à la valeur des travaux qui ont eu pour objet l'étude de l'organisation et du développement des Tuniciers. Mais on peut se rendre compte des difficultés qui se sont présentées à l'esprit des auteurs, quand ils se sont demandé ce qu'ils devaient faire des Tuniciers. L'histoire de ces animaux offre encore, particulièrement sur les points qui importaient le plus à l'application de la théorie, des lacunes considérables. Les faits connus relatifs à leur organisation cadrent mal avec la solution qui consiste à ranger les Tuniciers parmi les Entérocéliens. Ne présentent-ils pas un mésenchyme typique remarquablement développé? Où trouver chez eux une cavité comparable à un Entérocéle? La musculature de l'adulte, tant par la structure que par le groupement des éléments dont elle se constitue, n'est-elle pas bien mieux comparable à celle d'un Mollusque qu'à celle d'un Entérocélien? Rien ici de comparable à des organes segmentaires; les organes génitaux semblent se former aux dépens de cellules du mésenchyme (Kowalewsky, Pérophore)(22); les œufs et les spermatozoïdes sont éconduits, comme chez les Mollusques, par des canaux qui ont toute l'apparence de conduits glandulaires. Les espaces sanguins, énormément développés, sont bien probablement, comme chez les Pseudocéliens, des restes d'un blastocèle primitif. Si Kowalewsky, suivi par quelques auteurs plus récents, a cru voir dans la cavité péribranchiale des bourgeons, un véritable entérocéle, les faits bien autrement impor-

tants pour la phylogénie, révélés par l'étude du développement de la larve, démontrent clairement qu'il s'agit ici d'un épécèle, dans le sens que Huxley a accordé à ce mot. Tous ces faits devaient tendre à rapprocher les Tuniciers des Pseudocéliens.

D'un autre côté, si comme il semble résulter si clairement des travaux de Kowalewsky (24) et de Kupffer (25) les Tuniciers sont apparentés aux Vertébrés, comment pourraient-ils être des Pseudocéliens? Si les Vertébrés sont des Entérocéliens, les Tuniciers, à supposer qu'ils aient avec les Vertébrés les affinités que l'on suppose, doivent être dans le même cas. Et de fait, si toute l'organisation de l'adulte plaide contre cette conclusion, il est certain que les muscles de la queue de la larve et ceux des appendiculaires rappellent singulièrement par leur genèse, leur structure et leur texture le type des muscles épithélioïdes.

Suivant donc que l'on considère l'organisation ou le développement, pour autant qu'il soit connu, l'on se décidera dans un sens ou dans l'autre, alors que, d'après la théorie, l'on devrait pouvoir conclure de la structure à l'évolution et vice-versa. Cette même difficulté se présente pour d'autres groupes, voire même pour celui dont les Hertwig ont fait le type de leurs Pseudocéliens. La trochosphère des Mollusques diffère bien peu de celle des Annélides, et ce fait restera l'une des objections les plus graves de toutes celles que soulève la théorie. Mais encore faut-il reconnaître que l'opinion de Lankester et de Balfour, qui voient dans les ébauches méso-blastiques des Mollusques, les équivalents de deux diverticules cœlomiques n'est qu'une pure hypothèse. A aucun stade du développement, et chez aucun Mollusque, pas même chez la Paludine, le caractère épithélial ne se manifeste d'une manière évidente dans les ébauches du feuillet moyen. Nous verrons qu'il n'en est pas de même chez les Tuniciers : le caractère épithélial des ébauches musculaires de la larve, telles que Kowalewsky les avait fait connaître, ne peut être contesté. Aussi les Hertwig inclinent-ils à faire des Tuniciers des entérocéliens, oubliant que l'organisation de l'adulte paraît

bien difficilement conciliable avec cette manière de voir, et que, par conséquent, l'étude des Tuniciers démontre le peu de créance qu'il faut accorder au principe d'après lequel on pourrait du développement conclure l'organisation et vice-versa.

L'un de nous (Edouard Van Beneden) avait cherché, en 1880, pendant un séjour à Leerwig (Norvège), à élucider plus complètement la question du mésoderme des Ascidiens. La *Corella parallelogramma* est extraordinairement commune dans cette localité; elle est à maturité sexuelle en août et septembre, et ses œufs se prêtent merveilleusement à l'étude du développement. Ayant découvert le fait important que le plan de symétrie de la larve se dessine dès le début de la segmentation, et entrevoyant une série de conséquences à tirer de ce fait quant aux rapports entre la structure de l'œuf et l'organisation de l'adulte, il se consacra tout d'abord à l'étude des stades successifs de la segmentation. Un beau jour, le matériel vint à faire défaut; les Corelles continuaient à pondre, mais les œufs ne se développaient plus normalement : les segmentations se faisaient irrégulières et il devint impossible d'obtenir de nouvelles éclosions. Peut-être cette contrariété était-elle due à ce que les Corelles avaient cessé de produire des spermatozoïdes. L'on sait que, chez beaucoup d'Ascidiens, l'appareil mâle entre en fonction et produit déjà abondamment des spermatozoïdes, alors que l'ovaire est encore à l'état rudimentaire. Peut-être les testicules cessent-ils de produire alors que les ovaires restent encore en activité. Quoi qu'il en soit de cette hypothèse, il lui fallut quitter Leerwig sans avoir pu élucider la question de l'origine du mésoblaste.

Le livre des frères Hertwig parut dans le cours de l'hiver suivant. Le peu d'attention que ces auteurs avaient accordée aux Tuniciers s'expliquait : on ne possédait que des renseignements fort insuffisants sur la genèse du mésoderme, la structure et le développement du péricarde et du cœur, des organes sexuels, des reins, des muscles, etc. Il était évident que l'étude de l'organisation et du développement des Ascidiens conduirait à des conclusions importantes pour apprécier la valeur de

la théorie du coelome. Edouard Van Beneden se rendit à Naples, en avril 1881, pour y poursuivre ses recherches sur les Ascidiens. Il s'y occupa presque exclusivement de l'étude du développement des Ascidies simples et sociales et recueillit un riche matériel qu'il se proposait d'utiliser en vue de la publication d'une monographie des Ascidies simples et sociales dont Dohrn lui demanda de se charger, pour la Faune et Flore de Naples. Il formula comme suit les conclusions de ses recherches : (26).

“ En vue de trancher la question de savoir s'il existe chez les Tuniciers une cavité du corps proprement dite (Enterocèle), j'ai recherché le mode de formation du mésoderme chez la larve et le développement du péricarde d'une part, des organes sexuels de l'autre, dans la larve et dans le bourgeon. Les espèces qui se prêtent le mieux, pour élucider ces questions, sont *Phallusia mentula*, *Ph. mammillata*, *Ciona intestinalis*, *Perophora Listeri* et *Clavelina Rissoana*.

„ 1/ Le mésoderme de la larve se constitue de deux plaques latérales, l'une droite, l'autre gauche. Ces plaques se forment exclusivement dans la partie postérieure de l'embryon, aux dépens de l'endoderme primitif. — Chaque plaque mésodermique se constitue de deux parties. La partie postérieure, formée par une seule rangée de cellules, donne naissance aux cellules musculaires de la queue. La partie antérieure est constituée, chez *Perophora* et chez *Clavelina*, de deux rangées de cellules délimitant une fente qui s'ouvre dans le tube digestif; la voûte de ce dernier est formée par les cellules de la corde dorsale. — Cette partie du mésoderme apparaît donc comme un diverticule latéral du tube digestif primitif. Par le mode de développement de leur mésoderme, les Ascidies sont de vrais enterocéliens.

„ 2/ Plus tard les cellules qui constituent la partie antérieure des plaques mésodermiques perdent leur caractère épithélial. Elles s'arrondissent, se séparent les unes des autres et se disséminent isolément entre l'épiblaste d'une part, le système nerveux central et l'hypoblaste de la cavité digestive de

l'autre. Elles ont alors les caractères des globules du sang de l'adulte. Les cellules qui forment le plancher du canal neurentérique subissent la même transformation. — Ces cellules répandues dans une cavité formée par l'écartement de l'épiblaste et de l'hypoblaste (blastocèle de Huxley) donnent naissance *a/* aux éléments cellulaires du sang, *b/* au tissu conjonctif, *c/* aux muscles du tronc de l'Ascidie, *d/* au péricarde, *e/* aux organes sexuels.

„ Dans l'évolution du bourgeon de *Perophora*, les mêmes parties se développent aux dépens des globules du sang qui circulent entre la vésicule externe (épiblastique) et la vésicule interne (hypoblastique).

„ 3/ Chez *Perophora* adulte, la paroi du cœur est formée par une seule couche de cellules. Ces cellules d'apparence épithéliale ont la couche profonde de leur protoplasme transformée en fibrilles musculaires. Il n'existe pas d'endothélium endocardique, pas plus qu'il n'existe de paroi endothéliale aux vaisseaux. La paroi du cœur n'est que le feuillet viscéral du péricarde. Elle se continue aux extrémités du sac péricardique et suivant la ligne d'insertion du cœur avec la couche des cellules épithéliales qui constituent le feuillet pariétal du péricarde. — Tout le péricarde (feuillet pariétal et feuillet viscéral constituant le tube cardiaque) se développe aux dépens d'un amas plein de cellules mésodermiques. Ces cellules se disposent régulièrement en deux couches entre lesquelles apparaît une fente; celle-ci devient bientôt une cavité (cavité péricardique). Le feuillet interne s'incurve de façon à circonscrire une lacune qui se remplit de cellules libres (globules sanguins) et devient la paroi du cœur.

4/ Les organes sexuels, testicules et ovaires, de même que leurs canaux excréteurs, se développent aux dépens d'un petit amas plein de cellules mésodermiques (globules sanguins) d'abord mal défini, plus tard nettement circonscrit. Plus tard, il apparaît dans cet amas de cellules une cavité excentriquement placée qui s'étend rapidement, d'où résulte sa transformation en une vésicule sexuelle. — L'organe est relié dès le

début à la paroi du cloaque par un cordon mésodermique formé d'une seule rangée de cellules. Puis la vésicule sexuelle se divise en deux lobes: l'un externe devient l'appareil femelle, l'autre interne devient l'appareil mâle. Les deux lobes, creux l'un et l'autre, s'ouvrent dans la cavité commune. Celle-ci s'étend en un long boyau rempli d'un liquide homogène et délimité par une couche de cellules plates. — Ce boyau court entre l'intestin d'un côté, l'estomac et l'œsophage de l'autre. Il se termine en cul de sac à ses deux extrémités. L'extrémité antérieure s'approche progressivement du cloaque. Au fur et à mesure qu'il s'allonge, le boyau se dédouble en deux canaux superposés et adjacents: l'externe devient l'oviducte, l'interne, le canal déférent. L'extrémité postérieure renflée du canal déférent est le testicule. Il est formé d'abord d'un lobe unique qui se subdivise plus tard en deux. Ceux-ci se subdivisent à leur tour en lobes testiculaires multiples.

L'épithélium plat qui circonscrit la large cavité de l'oviducte passe, en un point voisin de son extrémité postérieure, à un épithélium germinatif caractérisé par la présence d'ovules primordiaux, qui font d'abord saillie dans la cavité de l'oviducte. Mais en se développant, ils s'engagent dans le tissu conjonctif ambiant, entourés par une couche de cellules épithéliales plates. Ils forment alors des follicules appendus extérieurement à l'extrémité de l'oviducte. L'ensemble de ces follicules constitue l'ovaire. Quand l'œuf est mûr, il tombe dans l'oviducte.

„ Tant que le cul de sac antérieur de l'oviducte n'a pas atteint le cloaque, le canal déférent débouche dans l'oviducte. Quand plus tard il s'est mis en rapport avec l'épithélium du cloaque, le canal déférent se sépare complètement de l'oviducte et les deux canaux, accolés l'un à l'autre, dans toute leur étendue, s'ouvrent dans le cloaque par des orifices distincts.

„ Le développement des organes sexuels est le même chez *Perophora Lasteri* (bourgeon) *Clavelina Rissoana* (bourgeon) et *Ciona intestinalis* (larve). „

Il ressort de ces observations que si, d'une part, le méso-

derme se forme, tout au moins dans sa partie antérieure, comme chez l'Amphioxus, d'où il résulte que les Tuniciers sont évidemment des Entérocéliens, d'autre part, toute la suite de leur développement les rapproche des Pseudocéliens; *les diverticules coelomiques se transforment dans le cours du développement individuel en un mésenchyme, identique à celui des Mollusques et il évolue comme chez ces derniers.* Certaines cavités qui apparaissent dans ce mésenchyme, à la façon d'un schizocèle, paraissent homologues à des espaces Entérocéliens. Il n'y a donc pas lieu d'établir une distinction essentielle entre une cavité mésenchymatique et un entérocéle ou, tout au moins, certains espaces, nés dans le mésenchyme, peuvent être homologues à un entérocéle. C'est le cas notamment pour la cavité des organes génitaux. Si les Tuniciers sont Entérocéliens par leur origine, Pseudocéliens par la suite de leur développement et par leur organisation, il est évident que la distinction systématique, établie entre Pseudocéliens et Entérocéliens, perd toute valeur. Ce qui n'est pas moins bien établi c'est que le mésenchyme d'un Tunicier n'est nullement homologue à celui d'une Méduse ou d'un Actiniaire et que les Hertwig ont confondu sous un même nom, en se fondant sur une apparence commune, des formations totalement différentes. C'est pourquoi, si l'on veut conserver le nom de mésenchyme pour désigner objectivement un type histologique, il faut établir, au point de vue morphologique deux catégories de mésenchymes : *un mésenchyme primitif ou vrai* (Hydromédusaires et Actiniaires) et *un mésenchyme secondaire ou faux mésenchyme* (Tuniciers).

Pendant son séjour à Naples, en décembre 1881 et janvier 1882, Ch. Julin s'est surtout occupé de l'étude de l'organisation et du développement de quelques Ascidies composées et aussi de la Claveline de Risso. Il a réussi à préparer pour l'étude du développement de cette dernière espèce un riche matériel d'embryons et de bourgeons. La méthode qu'il a employée est la meilleure que nous connaissions sous la préparation des Tuniciers et tout spécialement pour la conser-

vation des œufs et des larves. Elle consiste à traiter les Ascidies par l'acide acétique glacial pendant une ou quelques minutes, en proportionnant la durée de l'action à la dimension des objets; on achève de durcir par les alcools de plus en plus concentrés. La forme et jusqu'aux moindres détails de structure cellulaire sont admirablement conservés. Nous avons eu principalement recours à ce procédé pour préparer le matériel que nous avons recueilli, dans le cours des trois dernières années, pour l'étude des Ascidiens de notre littoral.

Nous avons poursuivi en commun, à partir de l'année 1882, l'étude des Ascidies. Nous avons publié, dans trois mémoires successifs, nos recherches 1° sur la segmentation chez les Ascidiens, dans ses rapports avec l'organisation de la larve (27); 2° sur le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles (28); 3° sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie, *Phallusia scabroïdes* (nov. sp.) (29).

Dans le présent travail nous ferons connaître nos observations :

1° Sur les premiers phénomènes du développement, depuis la fin de la segmentation, jusqu'à la formation du faux mésenchyme;

2° Sur la formation du cœur, du péricarde et des organes qui s'y rattachent, chez la larve et chez le bourgeon de la Claveline de Risso. Nous avons joint à cette partie du travail un chapitre relatif à la structure de la paroi cardiaque chez diverses formes de Tuniciers.

3° Sur la formation de l'appareil digestif.

4° Sur la formation des organes sexuels chez *Perophora listeri*, *Clavelina rissoana* et *Phallusia scabroïdes*. Nous avons consacré un chapitre spécial à l'ovogénèse. Il nous a paru utile de faire cette addition, à raison de l'intérêt d'actualité qui s'attache à ce problème, après les publications récentes de Fol, de Sabatier et de Roule.

5° Sur la formation des muscles du tronc, chez la Claveline, des tissus conjonctifs et des vaisseaux sanguins.

6° Nous avons discuté, dans un chapitre terminal, les conséquences que l'on peut déduire des faits acquis. Ce n'est pas seulement au point de vue de la solution des questions soulevées par les publications de Huxley, de Lankester, de Balfour et des frères Hertwig que les Tuniciers méritent toute notre attention. Leurs affinités avec les Vertébrés sont dès aujourd'hui si bien établies, que l'on ne compte plus guère d'opposants à la conclusion qui ressort avec évidence des mémorables travaux de Kowalewsky. Mais la morphologie comparée des Tuniciers et des Vertébrés est bien loin d'être éclaircie, et l'on n'est pas encore près de s'entendre sur la nature des rapports qui les rattachent les uns aux autres. Après avoir été considérés au début comme les formes ancestrales dont seraient issus les premiers Vertébrés, les Tuniciers sont, aux yeux de quelques naturalistes, des Vertébrés dégénérés, voire même des poissons dégradés.

Gegenbaur et Claus admettent un embranchement spécial des *Tunicata*; Balfour fait des Tuniciers, sous le nom de *Urochordata*, un sous embranchement des Chordés; Lankester et avec lui Dohrn et son école les rangent parmi les Vertébrés; Dohrn, pour être logique, doit même en faire une sous-division des Poissons: les Tuniciers seraient aux poissons ce que les Sacculines sont aux Cyrrhipèdes, ce que les Copépodes parasites sont aux Copépodes libres.

Avant de tirer de semblables conclusions; quant à la place qu'il convient d'assigner aux Tuniciers dans le système, il importe, pensons nous, que l'on soit plus complètement édifié sur la morphologie des Ascidiens.

Le magnifique travail que Hatschek a publié sur le développement de l'Amphioxus nous a si complètement initiés aux premières périodes de l'histoire de cet animal, qu'une comparaison détaillée avec les Tuniciers devient possible, à la condition toutefois que les études sur l'ontogénèse de ces derniers aient été poussées au même point. Les lecteurs jugeront si nous sommes autorisés à nous flatter d'avoir atteint notre but.

---

## CHAPITRE PREMIER.

LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE LA CLAVELINA  
RISSOANA.

Dans un précédent travail nous avons décrit la segmentation et la constitution de la *Gastrula* (27). Nous y avons montré que la moitié droite du corps de cette larve, à symétrie bilatérale parfaite, provient toute entière et exclusivement du premier blastomère droit, que la moitié gauche de la même larve dérive du premier blastomère gauche. Le plan de symétrie de la larve répond au plan de séparation des deux premiers blastomères. Le premier chapitre du présent travail n'est que la continuation de l'étude du développement de la *Clavelina*, dont nous avons commencé l'exposé dans ce premier mémoire.

## STADE I.

Le plus jeune stade que nous étudierons ici est un peu plus avancé que le plus âgé de ceux que nous avons décrits dans notre travail sur la segmentation. La figure *Ia* (pl. VII) montre l'embryon vu de dos; le blastopore, encore largement ouvert, s'ouvre à la face dorsale, plus près de l'extrémité postérieure que de l'extrémité antérieure de la larve. Son bord antérieur est très apparent; il en est de même de ses limites latérales. Au contraire, son bord postérieur, qui répond à la surface convexe de deux grosses cellules portant le numéro 4 dans toutes les figures qui représentent cette même larve sous différents aspects, ne peut avoir l'apparence d'un ligne. La figure *Ia* représente l'ectoderme du côté de la face dorsale de la larve. Les contours de toutes les cellules ont été dessinés à la chambre claire et les dimensions des noyaux prises le plus exactement possible.

L'on remarquera que les cellules qui avoisinent le blastopore et en général toutes celles qui siègent au milieu de la face

dorsale se font remarquer en ce qu'elles possèdent de très grands noyaux, tandis que les cellules des faces latérales, qui occupent les bords de la figure, possèdent des noyaux beaucoup moins volumineux. A ces différences dans les dimensions des noyaux correspond une différence marquée dans l'affinité du protoplasme de ces cellules pour les matières colorantes : dans toutes les larves de ce stade, traitées par le carmin boracique et suffisamment décolorées, les cellules dorsales à gros noyaux restent assez vivement colorées en rose, alors que les cellules ectodermiques des faces latérales et de la face ventrale ne présentent plus, dans leur corps protoplasmique, aucune trace de carmin. Enfin ces cellules dorsales ont une forme cuboïde, tandis que les cellules du reste de l'épiblaste sont plates. C'est ce qui ressort d'un coup d'œil jeté sur les figures *Ic*, *Id* et *Ie*; *Ic* représentant la coupe optique sagittale et à peu près médiane de la même larve, *Id* et *Ie* des coupes transversales, *Id* en avant du blastopore, *Ie* au niveau de cet orifice.

Nous désignerons dès à présent sous le nom de plaque médullaire la partie de l'épiblaste qui se constitue de cellules roses à gros noyaux; épiderme, le reste de l'épiblaste. L'étude des stades ultérieurs du développement justifiera suffisamment ces dénominations.

Il est facile de reconnaître, tant en avant que sur les côtés du blastopore, les limites de la plaque médullaire. En avant de cet orifice, la plaque se constitue de trois rangées transversales de cellules médullaires : la première se compose de six cellules; les deux suivantes, de huit chacune. Aux deux côtés du blastopore la plaque médullaire se compose, dans le sens transversal, de deux cellules, l'externe recouvrant en partie l'interne. C'est ce que montre bien la figure *Ia*, qui représente la larve vue de dos; cela résulte aussi de l'examen des coupes optiques représentées en *Ic*, *Id* et *Ie*. La figure *Ie* est très instructive en ce qu'elle fait voir comment les cellules médullaires externes recouvrent partiellement les internes.

Il est moins facile de déchiffrer comment les cellules sont

groupées à l'extrémité postérieure du blastopore et de déterminer leur signification. La figure 1a montre en arrière du blastopore deux grandes cellules en voie de division; elles portent le numéro 4; l'une d'elles siège à droite, l'autre à gauche du plan médian. Ces cellules superficiellement placées, en partie recouvertes par les cellules médullaires voisines, recouvrent elles même les deux petites cellules cunéiformes, que nous avons signalées à tous des stades de la segmentation et dont nous avons fait connaître la dérivation. La coupe optique (fig. 1c) nous montre que ces petites cellules cunéiformes, sous jacentes aux grandes cellules ovoïdes en voie de division, sont recouvertes en arrière par les cellules épidermiques postérieures et que celles-ci tendent à recouvrir aussi, d'arrière en avant, les grandes cellules ovoïdes, qui bordent en arrière le blastopore. Les caractères du protoplasme des cellules en voie de division et des cellules cunéiformes nous portent à croire qu'elles font partie les unes et les autres de la plaque médullaire et l'étude des stades ultérieurs ne laisse aucun doute sur l'exactitude de cette détermination.

S'il en est ainsi, l'ébauche du système nerveux central présente la forme d'un anneau ou plus exactement celle d'une bague chevalière, l'anneau élargi en une plaque en avant du blastopore se rétrécit progressivement sur les côtés et se réduit à son minimum en arrière de cet orifice. Cet anneau médullaire se trouve même déjà constitué, quand la Gastrula est encore largement ouverte. Au stade que nous avons représenté figure 11 de notre mémoire sur la segmentation (27) il règne, sur tout le pourtour du blastopore, un anneau formé par des cellules cuboïdes, riches en protoplasme, très avides de carmin et remarquables par leurs noyaux volumineux. A ce stade déjà, l'extrémité postérieure de l'embryon se reconnaît facilement aux petites cellules cunéiformes qui siègent sous l'épiblaste. La coupe antéro-postérieure représentée figure 11a montre l'anneau élargi en avant et formé de trois rangées transversales de cellules, tandis que, en arrière du blastopore, il n'existe que deux cellules médullaires,

y compris la petite cellule cunéiforme. A ce stade, il n'existe encore, aux côtés du blastopore, qu'une seule rangée de cellules médullaires. C'est ce que montre bien la coupe transversale représentée figure 11c, où l'on voit cette cellule engagée à la manière d'un coin, à faces latérales convexes, entre une cellule endodermique et une cellule épidermique, moulées sur elle l'une et l'autre.

Il en résulte que dès le moment où l'invagination de l'endoderme commence à se produire, dès le moment où la Gastrula devient reconnaissable, l'ébauche du système nerveux central se distingue déjà du reste de l'épiblaste, qu'elle affecte la forme d'un anneau répondant au pourtour du blastopore et siégeant à la limite entre l'endoderme et l'ectoderme. Cet anneau complet, élargi en avant du blastopore, se rétrécit sur ses côtés et à sa limite postérieure. En même temps que le blastopore se rétrécit, cet anneau médullaire gagne la face dorsale de la larve, le nombre des cellules qui le constituent augmente, sa plaque antérieure s'étend, mais sa forme ne change pas et ses rapports avec le blastopore restent ce qu'ils étaient.

*Endoderme.* — Le feuillet interne de la Gastrula représentée figure I *b, c, d, e* est formé partout par une seule assise de cellules. Mais il y a lieu de distinguer, dans ce feuillet, deux parties : la partie de l'endoderme qui est sous-jacente à l'anneau médullaire, est formée de cellules beaucoup plus petites que la partie qui est recouverte par l'épiderme proprement dit. La première affecte, comme la plaque médullaire, la forme d'un anneau entourant le blastopore. Elle constitue l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste; la seconde est l'hypoblaste proprement dit.

La corde dorsale va se former aux dépens des cellules qui siègent sous la plaque médullaire, en avant du blastopore, près de la ligne médiane de l'embryon. En allant d'avant en arrière, on compte trois rangées transversales de cellules notocordales, comme le montrent les figures Ib, qui représentent une coupe optique horizontale de la larve, reposant sur sa face

ventrale et *Ic*, qui représente une coupe optique sagittale et à peu près médiane de la même larve. Ces cellules constituent la voûte de l'archenteron (fig. *Ic*). Les cellules qui siègent d'une part aux côtés du blastopore, d'autre part aux limites latérales de l'ébauche de la notocorde donnent naissance au mésoblaste futur. Mais il n'est pas possible de reconnaître, au stade que nous considérons, la limite entre l'ébauche de la notocorde et celle du futur mésoblaste. Les deux cellules qui occupent l'extrémité postérieure de l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste se font remarquer par leurs dimensions exceptionnelles. Elles sont si semblables aux grandes cellules du futur hypoblaste, celles qui délimitent l'archenteron en avant, en dessous et sur les côtés, qu'on pourrait tout aussi bien les rattacher à l'hypoblaste qu'au mésoblaste futur. Ces deux cellules sont désignées par le nombre 15 dans toutes les figures représentant la larve que nous décrivons.

Il est à remarquer que l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste était déjà bien reconnaissable au stade que nous avons représenté dans notre mémoire sur la segmentation, planche II, figure 11*a*. Seulement l'anneau n'était constitué encore, sur le pourtour du blastopore, que par une seule rangée de cellules, aussi bien en avant que sur les côtés et en arrière du blastopore.

Il ressort de là que, dès le moment où l'invagination d'où va résulter la formation de la *Gastrula* commence à se produire, l'on peut distinguer dans l'endoderme primitif, l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste, de même que, dans l'ectoderme, la plaque médullaire se montre déjà bien différenciée.

L'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste a, comme celle du système nerveux central, la forme d'un anneau, formé de deux moitiés semblables, entourant le blastopore et ces deux ébauches, adjacentes l'une à l'autre, sont en continuité l'une avec l'autre au niveau de l'orifice et sur tout le pourtour de ce dernier. Les grandes cellules endodermiques postérieures marquent l'extrémité postérieure de l'endoderme

de la larve, comme les petites cellules cunéiformes qu'elles supportent et avec lesquelles elles se continuent, marquent l'extrémité postérieure de la plaque médullaire.

#### STADE II.

Planche VII, figures *2a*, *2b*, *2c*, *2d*. Les figures *2a*, *2b* et *2c* représentent une seule et même larve, *2a* vue de dos, à la surface, de façon à montrer la plaque médullaire et l'épiderme; *2b* vue de dos, sur un plan plus profond, de manière à montrer une coupe optique horizontale intéressant la plaque notocordale; *2c* vue en coupe optique sagittale, à peu près médiane. *2d* représente une coupe transversale réelle d'une autre larve de même âge. Cette coupe, parfaitement transversale, passe en avant du blastopore.

Toute la plaque médullaire s'est affaissée et en même temps incurvée, dans le sens transversal, de façon à constituer une gouttière antéro-postérieure, plus largement ouverte en avant, se rétrécissant progressivement en arrière. Les bords de la gouttière constituent deux bourrelets antéro-postérieurs saillants, qui se rejoignent en arrière du blastopore en une courbe semi-circulaire à concavité dirigée en avant.

La constitution de ces bourrelets, que nous appelons bourrelets dorsaux ou médullaires, se voit dans la figure *2d*, qui représente une coupe transversale réelle faite un peu en avant du blastopore. La plaque médullaire s'y montre constituée de cellules présentant les mêmes caractères qu'au stade précédent. Les plus externes sont en grande partie recouvertes par les cellules épidermiques voisines et les bourrelets dorsaux sont constitués par ces cellules médullaires externes et les cellules épidermiques qui les recouvrent. Les coupes faites plus en avant, sont semblables à celle que nous avons figurée, en ce qui concerne les formations ectodermiques; cependant la gouttière médullaire devient de moins en moins profonde, les bourrelets dorsaux de moins en moins saillants, et tandis que la coupe figurée montre dans la plaque

médullaire quatre cellules seulement, les coupes faites plus en avant en présentent six. Il est fort difficile de déchiffrer sur des coupes transversales les dispositions cellulaires réalisées en arrière du blastopore. Nous n'avons pas réussi à obtenir de bonnes coupes réelles bien sagittales de ce stade. Aussi nous bornerons-nous à décrire la coupe optique que nous avons représentée en 2c. En arrière du blastopore se voient quatre cellules superposées, qui se font remarquer en ce que leur protoplasme est avide de carmin et en ce qu'elles présentent de gros noyaux. La plus inférieure d'entre elles, est beaucoup plus petite que les autres; elle est engagée, à la manière d'un coin, entre la troisième de la série que nous considérons et une grande cellule endodermique sous jacente. La comparaison de cette figure avec la figure 1c du stade précédent ne laisse aucun doute sur la valeur des quatre cellules situées en arrière du blastopore et recouvertes par l'épiderme. Elles constituent bien la portion terminale de la plaque médullaire et, si l'on compare la figure 2c avec la figure 3a, qui représente une coupe optique correspondante du stade suivant, il devient évident, que cette partie terminale de la plaque médullaire, située en arrière du blastopore, intervient dans la formation de la voûte du canal médullaire, dans la partie postérieure de la larve.

*Notocorde.* — La notocorde est beaucoup plus nettement séparée du reste de l'endoderme qu'au stade précédent, ce qui se reconnaît surtout bien distinctement dans les figures 2c et 2d, moins bien dans le dessin 2b, qui montre la plaque notocordale vue de dos. Elle est formée de quatre rangées antéropostérieures de cellules (fig. 2d), sous-jacentes à la plaque médullaire. (Voir aussi fig. 2b.)

Sur une coupe optique sagittale (fig. 2c), aussi bien que dans la projection horizontale (fig. 2b) on reconnaît que chaque rangée antéropostérieure se constitue de cinq cellules. La rangée interne comprend les cellules portant, dans les deux figures, les numéros 16, 17, 18, 19 et 20. La dernière de ces cellules confine au blastopore, dont elle marque le bord antérieur.

*Mésoblaste.* — L'on peut distinguer dans le feuillet endodermique trois formations distinctes : la notocorde, les deux ébauches mésoblastiques et l'hypoblaste ou épithélium digestif. La notocorde qui siège à la voûte de l'archenteron (fig. 2*d*) se constitue d'une plaque légèrement incurvée, à concavité dirigée en bas. A droite et à gauche de la notocorde l'endoderme se constitue de petites cellules. Ces cellules contribuent à délimiter la cavité archentérique qui se prolonge à droite et à gauche en deux diverticules latéraux (fig. 2*d*). Ces portions latérales de l'endoderme, constituent les ébauches de la partie antérieure du mésoblaste.

Le plancher de l'archenteron est formé de grandes cellules chargées d'éléments deutoplasmiques, teintés en jaune. Ils donnent à ces cellules une apparence granuleuse toute particulière, qui se retrouve identique dans les cellules notocordales, tandis que les cellules mésoblastiques sont formées d'un protoplasme finement ponctué, se colorant en rose par le carmin boracique, à peu près comme les cellules médullaires.

Il ressort clairement de l'examen de cette coupe (fig. 2*d*) (12° de la série) et des trois précédentes 1° que le mésoblaste se développe, comme la notocorde, aux dépens de l'endoderme de la Gastrula; 2° qu'il procède de deux diverticules latéraux de l'archenteron, affectant au début la forme de deux gouttières antéropostérieures, interposées entre l'ébauche notocordale et l'hypoblaste digestif de l'embryon. Les coupes transversales faites au niveau du blastopore et en arrière de cet orifice sont fort difficiles à déchiffrer. Les cellules 21 et 22 de la figure 2*b* sont certainement endodermiques par leur origine; il est probable qu'elles interviennent dans la formation du mésoblaste; mais elles diffèrent beaucoup par leurs dimensions des cellules qui délimitent les diverticules cœlomiques. On ne peut pas distinguer, dans les coupes transversales faites au niveau du blastopore ou en arrière de cet orifice les prolongements latéraux de la cavité archentérique.

## STADE III.

Figures 3a, planche VII, coupe optique sagittale et médiane; 3b, 3c, 3d, 3e, 3f, 3g, planche VIII, coupes réelles successives transversales, un peu obliques, d'une larve de même âge. 23 coupes ont été pratiquées à travers cette larve; 3b est la 8<sup>e</sup>; 3c la 11<sup>e</sup>; 3d la 13<sup>e</sup>; 3e la 15<sup>e</sup>; 3f la 16<sup>e</sup>; 3g la 18<sup>e</sup>. — Fig. 3h (planche VII) une autre larve de même âge vue de dos.

*Système nerveux.* — La plaque médullaire incurvée en gouttière, est limitée latéralement par des bourrelets dorsaux, de plus en plus saillants et de plus en plus rapprochés l'un de l'autre, à mesure qu'on s'éloigne de l'extrémité antérieure de la larve; elle forme en arrière un tube fermé, recouvert par l'épiderme. Toutes les coupes montrent les bords de la plaque médullaire se continuant avec l'épiderme, le long des bourrelets dorsaux; en arrière le canal médullaire est délimité par des cellules médullaires, non seulement à son plancher et sur ses faces latérales, mais aussi à sa voûte. Sur aucune coupe on ne voit la disposition signalée, chez l'Amphioxus, par Kowalewsky (15) et par Hatschek (16), disposition que Seeliger (30) figure aussi chez la Claveline. Nous n'avons rien trouvé de semblable, ni à aucun stade du développement, ni en aucun point du corps larvaire. Comment la fermeture du tube médullaire s'est-elle faite dans la partie postérieure du corps? Si nous comparons le stade actuel avec le précédent, il nous paraît vraisemblable que les choses se passent comme Kowalewsky l'a décrit : nous pensons que la lèvre postérieure du blastopore s'est rapidement accrue d'arrière en avant, de façon à venir recouvrir la partie de la plaque médullaire située en avant du blastopore. Celle-ci devient le plancher du tube, tandis que sa voûte naît de la partie de la plaque médullaire qui siégeait en arrière du blastopore, dans la lèvre postérieure de cet orifice. La fermeture du tube médullaire, dans la partie postérieure de la larve résulterait alors avant tout d'un changement de position des parties constitutives de l'anneau médullaire primitif, accompagné d'un accroissement, résultant d'une

multiplication des cellules de la portion rétro-blastoporique de la plaque médullaire. Constatons que la gouttière médullaire est, à peu de chose près, également large dans toute sa longueur, comme le montre bien la série des figures 2*b* à 2*f*. Il n'y a guère de différences sous ce rapport entre la 13<sup>e</sup> et la 17<sup>e</sup> coupe. Dans toute la longueur de la larve la plaque médullaire, qu'elle constitue le plancher d'une gouttière ou la paroi d'un tube, se montre constituée de six cellules, dans une coupe transversale quelconque. Le fait que la coupe transversale du tube médullaire se montre constituée de six cellules, tandis que, au stade précédent, l'on ne compte, immédiatement en avant du blastopore, que 4 cellules médullaires, confirme l'opinion que nous venons d'émettre quant à l'intervention de la portion rétro-blastoporique de la plaque médullaire dans la formation de la voûte du tube nerveux.

Comme le montre clairement la figure 3*a*, le canal médullaire débouche en arrière dans l'archenteron. Kowalewsky a le premier fait connaître ce fait important; le canal neurentérique est cette partie du conduit qui contourne en arrière l'extrémité postérieure de la notocorde.

L'on voit aussi, dans cette figure (3*a*), que le tube médullaire, dans sa voûte aussi bien que dans son plancher est constitué par des cellules dont les noyaux contrastent, par leurs dimensions et par tous leurs caractères, avec les noyaux cellulaires des formations voisines. Le tube médullaire se continue en arrière avec l'hypoblaste digestif; mais la limite entre les deux formations est très nettement indiquée par la cellule cunéiforme. Celle-ci ne diffère plus guère, par ses dimensions, des autres cellules médullaires.

*Notocorde.* — L'ébauche de la corde dorsale constitue, à ce stade, un organe fort volumineux. Elle présente son maximum d'épaisseur à son milieu, et s'amincit vers ses deux extrémités (fig. 3*a*). En avant elle ne présente, en hauteur, qu'une cellule unique; dans le reste de son étendue elle montre dans son épaisseur deux cellules superposées. Dans sa largeur on distingue quatre cellules comme le montre la figure 3*h* qui repré-

sente la plaque notocordale en projection horizontale. Dans les coupes transversales on voit en avant quatre cellules, plus en arrière six cellules (fig. 3*b* et suivantes). A son extrémité antérieure la notocorde se continue avec l'hypoblaste digestif, en arrière avec le plancher du tube médullaire (fig. 3*a*).

La série des figures 3*b*, 3*c*, 3*d*, 3*f*, 3*g* montre que la notocorde est en avant une plaque incurvée de façon à constituer une gouttière ouverte dans l'archenteron (figures 3*c* et 3*d*); plus en arrière elle constitue un cordon plein. Cependant la figure 3*e* permet de reconnaître encore une trace de gouttière.

Il semble donc que le cordon plein se forme par incurvation progressive de la plaque notocordale ou, si l'on veut, par l'accolement des faces latérales de la gouttière; la notocorde est donc un tube virtuel. L'étude des stades précédents et subséquents confirme cette manière de voir.

*Mésoblaste.* — Le mésoblaste se constitue de deux bandes latérales de cellules. Les coupes figurées en 3*c* à 3*g* sont légèrement obliques. La figure 3*c* montre l'extrémité antérieure de la bande mésoblastique gauche, tandis que, à droite, la coupe passe en avant de l'extrémité antérieure du feuillet moyen. Il ressort clairement de l'examen de la série des coupes, que les bandes mésoblastiques sont formées en avant de deux assises de cellules, tandis que, en arrière, ce feuillet n'est représenté que par une assise unique de cellules beaucoup plus grandes. En avant les ébauches mésoblastiques sont interposées entre l'hypoblaste intestinal et l'épiderme, tandis que, en arrière, le mésoblaste est formé par un assise unique de cellules, qui se continue en bas avec les cellules hypoblastiques. Elles diffèrent de ces dernières par des noyaux plus volumineux, plus pâles et par un protoplasme moins chargé d'éléments deutoplasmiques verdâtres.

En avant, surtout à gauche, l'on distingue encore des indices manifestes du processus génétique qui a donné naissance au mésoblaste. Des deux assises cellulaires qui constituent l'ébauche mésoblastique, l'une, interne, adjacente à

l'hypoblaste, se continue avec cette partie de l'endoderme qui forme le plancher de l'archenteron, l'autre externe, répondant au feuillet somatique se continue avec la plaque notocordale. Entre les deux se voit encore une trace du diverticule de la cavité archentérique. Cette partie latérale de la cavité de l'archenteron, s'étend virtuellement entre les deux assises mésoblastiques et représente la cavité cœlomique de la Claveline.

En arrière, ce sont les portions latérales de l'endoderme primitif qui représentent les ébauches des plaques musculaires et l'on distingue déjà fort bien, au stade que nous considérons, la partie du mésoblaste qui va se résoudre en petites cellules rondes et plus tard engendrer les tissus conjonctifs et musculaires aussi bien que les éléments figurés du sang de l'adulte, de la partie qui va donner naissance aux cellules musculaires de la queue.

#### STADE IV.

Planche VIII, figure 4a, larve entière vue de profil. Le dessin représente la coupe sagittale optique de la larve. Le mésoblaste est projeté sur cette coupe sagittale. Figure 4b, la même larve vue de dos; le contour du système nerveux est seul indiqué. Il se projette en avant sur le tube digestif, en arrière sur la notocorde, dont les cellules sont dessinées. Sur les côtés se voit le mésoderme formé en avant de petites cellules polyédriques, en arrière de grandes cellules. Les figures 4c, 4d, 4e, 4f, 4g, représentent des coupes transversales successives d'une larve de même âge. Ces coupes sont légèrement obliques. 4c représente la 13<sup>e</sup> coupe, 4d la 14<sup>e</sup>, 4e la 15<sup>e</sup>, 4f la 16<sup>e</sup>, 4g la 18<sup>e</sup>.

*Système nerveux.* — Il présente la forme d'un tube fermé dans la plus grande partie de sa longueur; il est ouvert seulement à son extrémité antérieure. Cet orifice représenté en 4a et 4b, a une forme triangulaire. Les bords latéraux, convexes se réunissent en arrière en un angle aigu ouvert en

avant. Son bord antérieur répond à la limite antérieure de la plaque médullaire. Le tube présente à peu près le même diamètre transversal dans toute sa longueur. L'ébauche encéphalique n'est pas encore séparée de l'ébauche de la moelle. Cependant le diamètre vertical du tube médullaire est un peu plus considérable en avant qu'en arrière (Fig. 4a.).

Si l'on compare cette larve à celle que nous avons décrite en dernier lieu l'on constate que la gouttière médullaire qui, au stade précédent, présentait à peu près la même largeur dans toute son étendue, s'est maintenant transformée en un tube, dans la plus grande partie de sa longueur. Il est éminemment probable que l'occlusion de la gouttière se fait à peu près simultanément dans toute la longueur et que la fermeture s'opère par rapprochement progressif et soudure ultérieure des bourrelets dorsaux. Le processus de l'occlusion est un peu différent dans la région postérieure de la larve, où elle se fait par une sorte de relèvement de la lèvre postérieure du blastopore, et dans la partie antérieure du corps, où elle est le résultat d'un rapprochement progressif des bourrelets dorsaux.

Dans toutes les coupes que nous avons figurées, la paroi du tube médullaire se montre constituée de 4 cellules : l'une d'elles occupe le plancher, deux les faces latérales, une la voûte du canal (fig. 4c à 4g). Au contraire, au stade précédent, chacune des coupes transversales de la plaque médullaire incurvée, aussi bien en avant où elle constitue le plancher d'une gouttière, qu'en arrière où elle forme la paroi d'un tube, montre six cellules médullaires, trois à droite, trois autres à gauche du plan médian. Il s'est donc produit un déplacement, une sorte de chevauchement des cellules, en même temps que la fermeture du tube s'est opérée. Il est à remarquer cependant que dans les premières coupes intéressant le système nerveux la plaque médullaire est encore formée de six cellules. C'est le cas, notamment au niveau de l'orifice antérieur du tube médullaire.

Au début (1<sup>er</sup> stade décrit) la plaque médullaire ne dépassait guère en avant l'ébauche de la notocorde. Mais peu à peu

l'extrémité antérieure de la plaque médullaire progresse vers l'avant et, au stade que nous considérons, l'extrémité antérieure de la notocorde est déjà fort en retrait sur la limite antérieure du système nerveux.

A l'extrémité postérieure du corps la série des cellules qui forment la voûte du canal médullaire se continuent encore avec les cellules hypoblastiques qui représentent le plancher de la cavité archentérique dans la région de la queue. Mais l'extrémité postérieure de la notocorde, en s'appliquant contre les cellules neurales, est venu clore le canal neurentérique : la cavité archentérique réduite ne communique déjà plus avec le canal médullaire. C'est ce qui se voit bien dans la figure 4a.

*Notocorde.* — La notocorde a une forme ovoïde. Elle constitue encore la voûte de l'archenteron. Son extrémité antérieure se continue en avant avec l'hypoblaste digestif (fig. 4a). Soit qu'on l'examine de profil (fig. 4a) soit qu'on la voie de face, la larve reposant sur sa face ventrale, on reconnaît très distinctement deux rangées de noyaux dans la notocorde et les contours des cellules se montrent très nettement. La coupe transversale réelle, figurée en 4e, permet de reconnaître six cellules, trois droites et trois gauches, que l'on serait tenté, à première vue, de rattacher à la notocorde.

A son extrémité antérieure (coupe précédente, fig. 4d) la corde se constitue de deux cellules seulement, une droite et une gauche. Plus en arrière (4f et 4g) le nombre des noyaux que l'on trouve sur une même coupe varie de cinq à trois. Il est à remarquer qu'il est fort difficile d'obtenir une coupe parfaitement transversale.

La notocorde affecte encore manifestement en avant la forme d'une gouttière (fig. 4e et 4f). Très large sur la coupe 4e, elle se rétrécit brusquement sur la coupe suivante 4f. Dans les coupes intéressant la portion postérieure de la larve la notocorde apparaît sous la forme d'un cordon plein (fig. 4g).

Les cellules de la notocorde présentent toujours exactement le même aspect que les cellules hypoblastiques.

La cavité archentérique délimitée en bas par l'hypoblaste,

en haut par la notocorde, se réduit considérablement d'avant en arrière, la notocorde envahissant de plus en plus cette cavité. Dans la portion terminale de la larve cette cavité a complètement disparu, la notocorde s'appliquant immédiatement contre l'hypoblaste, réduit, dans cette région, à deux séries de cellules juxtaposées (fig. 4g).

*Mésoblaste.* — Il se constitue comme aux stades précédents de deux bandes cellulaires, siégeant aux faces latérales de la larve. Les coupes représentés en 4e et 4f sont les seules qui permettent encore de reconnaître le processus génétique qui a donné naissance à ce feuillet.

Les bandes mésoblastiques dépassent déjà légèrement en avant l'extrémité antérieure de la notocorde (4a, 4b et 4c).

L'on peut distinguer dans chacune d'elles, mieux encore qu'au stade précédent, deux parties. La partie antérieure de chacune des bandes mésoblastiques est formée de petites cellules polyédriques disposées non plus en deux, mais en plusieurs assises cellulaires. Ce sont des amas cellulaires pleins dans lesquels on ne distingue déjà plus de disposition épithéliale proprement dite (fig. 4c, 4d) et dont l'épaisseur diminue légèrement d'avant en arrière. Ils siègent sur les faces latérales du tube médullaire, et sont complètement séparés l'une de l'autre par le système nerveux en haut, la notocorde au milieu, le tube digestif en bas (fig. 4d et 4f).

La partie postérieure des bandes mésoblastiques, au contraire, est formée d'une assise unique de grandes cellules polygonales (fig. 4a, 4f et 4g) appliquées sur les faces latérales de la notocorde. Ces bandes, que nous appellerons dès à présent, les plaques musculaires caudales, se continuent en bas avec l'hypoblaste digestif de la région caudale de l'embryon (fig. 4f et 4g).

Il ressort avec évidence de l'étude comparative des stades successifs que les plaques musculaires caudales sont des portions différenciées de l'endoderme primitif, et que la cavité archentérique est encore représentée virtuellement, dans une coupe comme celle que nous avons figurée en 4g, par une ligne

sémilunaire à concavité dirigée en haut et séparant la notocorde d'une part, les plaques musculaires et l'hypoblaste de l'autre.

Nous avons montré plus haut que la partie antérieure du mésoblaste se constitue, au début, de deux assises cellulaires, présentant l'une et l'autre un caractère épithélial. Ces assises, que nous avons appelées couche somatique et couche splanchnique du mésoblaste, délimitaient une cavité communiquant avec la cavité digestive future. Il eut été important de pouvoir trancher la question de savoir laquelle de ces deux assises se continue, en arrière, dans les plaques musculaires caudales. L'examen du stade III ne nous a pas permis de trancher la question; mais l'étude attentive de la série des coupes du stade IV nous autorise à penser que c'est la série des cellules mésoblastiques adjacentes à la notocorde qui se continue en arrière dans les cellules musculaires caudales. L'on reconnaît en effet, dans la coupe figurée en 4f, (à droite) que les cellules adjacentes à la corde sont un peu plus volumineuses que celles qui sont immédiatement sous-jacentes à l'épiderme. Les trois cellules plus inférieures, se rapprochent, par leurs dimensions, des cellules musculaires de la coupe suivante. Sans vouloir affirmer que les coupes dont il s'agit démontrent l'exactitude de cette manière de voir, il nous semble cependant qu'elles justifient cette opinion. Il en résulterait qu'il se forme des cellules musculaires caudales, même dans la partie antérieure du mésoblaste.

*Tube digestif.* — De même que la larve montre déjà les premiers indices de la division future en une portion viscérale et une portion caudale du corps, le tube digestif se constitue déjà manifestement, au stade que nous considérons de deux parties : l'une antérieure dilatée l'autre postérieure rétrécie. Le tube digestif droit et parfaitement symétrique présente en avant une large cavité pourvue de deux cornes latérales; elle se continue, en arrière, dans la portion rétrécie qui s'engage dans la région de la queue et se réduit, bientôt à une fente virtuelle, sous-jacente à la notocorde. Cette division du tube

digestif ne répond pas cependant à celle de la larve. La portion viscérale du corps de la larve renferme non pas seulement la dilatation antérieure du tube digestif, mais aussi une partie de sa portion rétrécie.

La partie antérieure du mésoblaste siège dans la portion viscérale du corps. Comme la limite antérieure des bandes mésoblastiques marque la ligne suivant laquelle commence le rétrécissement du tube digestif, il est clair que la division extérieure du corps ne répond pas à celle du tube digestif.

L'hypoblaste intestinal est immédiatement accolé à l'épiderme sauf en arrière, où les bandes mésoblastiques s'interposent entre le revêtement externe du corps et la paroi épithéliale du tube alimentaire.

Les noyaux des cellules hypoblastiques siègent généralement au voisinage de la cavité digestive.

#### STADE V.

Planche VIII, fig. 5*a*, larve vue de profil. Coupe optique sagittale avec le mésoblaste. Fig. 5*b*, la même vue de dos. La partie terminale de la queue, dirigée en bas n'a pas pu être représentée. Fig. 5*c* à 5*g*, coupes transversales successives d'un larve un peu plus âgée. 5*c* représente la 3<sup>e</sup> coupe; 5*d* la 8<sup>e</sup>; 5*e* la 11<sup>e</sup>; la queue est coupée transversalement tout près de son extrémité. 5*f* est la 12<sup>e</sup>; 5*g* la 15<sup>e</sup> de la série.

*Système nerveux.* — Il n'a guère subi de modifications. Il est encore ouvert en avant par un orifice triangulaire à sommet dirigé en arrière. Cependant la partie du tube médullaire qui dépasse en avant l'extrémité de la corde commence à se renfler en une vésicule allongée. A la coupe transversale on distingue partout quatre cellules médullaires, sauf à l'extrémité tout-à-fait antérieure, où l'on en compte six (fig. 5*c* et 5*d*). La coupe représentée en 5*g* montre également six cellules; mais il faut tenir compte de l'obliquité de la coupe qui ne permet pas une numération exacte.

Le canal central de la moelle a une forme quadrilatère; il est plus développé dans le sens transversal qu'en hauteur.

A son extrémité postérieure le tube médullaire se réduit à une mince plaque superposée à la notocorde et formée de deux petites cellules aplaties. (Fig. 5e montre la coupe de la queue tout près de son extrémité.)

*Notocorde.* — Elle s'est considérablement allongée et ne présente plus qu'un faible diamètre, comparativement aux stades précédents. Elle est constituée d'une rangée unique de cellules discoïdes placées à la suite les unes des autres; elle est comparable à une pile de pièces de monnaie. Il est donc certain que les cellules notocordales se déplacent les unes vis-à-vis des autres, qu'elles se glissent les unes entre les autres, comme le font les cartes d'un jeu à jouer quand, dans le but de mêler les cartes, on place verticalement l'une des moitiés du jeu sur l'autre et que l'on exerce une pression sur les cartes de la moitié supérieure du jeu, de façon à les obliger à s'insinuer entre celles de la moitié inférieure. Le début du phénomène est indiqué dans la figure 4b.

A partir de ce stade la notocorde, qui se constituait jusqu'ici de deux moitiés latérales juxtaposées, situées l'une à droite, l'autre à gauche du plan médian du corps, l'une des deux moitiés provenant du premier blastomère droit, l'autre du premier blastomère gauche, devient un organe médian et symétrique, résultant de l'enchevêtrement et de la postposition d'éléments cellulaires primitivement juxtaposés. Ce que nous venons de dire de la notocorde est vrai également pour le système nerveux central : lui aussi se constitue au début de deux moitiés semblables juxtaposées entre elles, adjacentes au plan médian du corps, et dérivées l'une du premier blastomère droit et de la moitié droite de la Gastrula, l'autre du premier blastomère gauche et de la moitié gauche de la Gastrula. Au stade précédent des cellules, latérales par leur origine, sont venues occuper la ligne médiane, de sorte que le plan médian du corps coupe en deux moitiés semblables les cellules occupant soit le plancher, soit la voûte du tube médullaire.

*Il n'existe donc pas au début d'organes médians; les organes*

médians en apparence comme le myelencéphale et la notocorde sont, de par leur origine, des organes pairs et latéraux, comme tous les autres organes du corps. Ce que nous appelons le plan médian de la larve symétrique des stades subséquents, n'est plus le plan médian réel, ce mot étant pris dans son sens, anatomique : la symétrie bilatérale primitive se perd dans le cours du développement, ce qui résulte de ce que des éléments cellulaires nés à droite du plan médian primitif, en gagnant la ligne médiane passent en partie dans la moitié gauche du corps et vice-versa. Ce passage d'éléments cellulaires d'une moitié du corps dans l'autre est plus évidente encore et beaucoup plus complète, en ce qui concerne le feuillet moyen. Le mésoblaste lui aussi est formé au début de deux moitiés semblables et latérales : l'une naît du premier blastomère droit et de la moitié droite de la Gastrula, l'autre du premier blastomère gauche et de la moitié gauche de la Gastrula. Tous les éléments cellulaires qui en dérivent ont donc leur origine les uns à droite, les autres à gauche. Mais bientôt arrive le moment où toute la partie antérieure des bandes mésoblastique se résoud en cellules libres qui, sous forme de globules sanguins, vont circuler dans l'organisme et, sans nul souci de leur origine, concourir non-seulement à l'entretien mais aussi à l'édification du corps de la jeune Ascidie.

*Mésoblaste.* — La partie antérieure des bandes mésoblastiques s'est considérablement développée et les cellules, en se multipliant, ont donné naissance à deux amas cellulaires considérables, siégeant sur les côtés du myelencéphale et de la notocorde, entre le tube digestif et l'épiderme. Ces cellules, de petites dimensions, sont pressées les unes contre les autres et présentent encore des formes polyédriques. Les plaques musculaires caudales sont constituées chacune de trois rangées de cellules polygonales (fig. 5a), sauf à l'extrémité postérieure de la queue (figure 5e et 5f).

*Tube digestif.* — Dans la portion viscérale du corps la dilatation antérieure du tube digestif présente les mêmes caractères qu'au stade précédent. Mais, tandis que la noto-

corde se continuait, à son extrémité antérieure, avec l'épithélium hypoblastique, à la voûte de la cavité digestive, au stade que nous considérons, la notocorde se trouve interposée en avant entre le tube médullaire et l'épithélium digestif. C'est ce qui ressort clairement de l'examen de la coupe représentée en *5f* et de quelques coupes voisines que nous avons cru inutile de reproduire. D'où vient cette différence? Nous pensons qu'elle résulte de l'occlusion de la gouttière notocordale. Au stade précédent la notocorde constituait encore, à son extrémité antérieure, une plaque incurvée délimitant une gouttière ouverte dans l'archenteron (fig. *4e* et *4f*). L'on peut se demander, quand on examine avec attention la coupe représentée en *4e*, si l'ébauche notocordale se constitue de six cellules, comme l'on serait tenté de le croire à première vue, ou de quatre cellules seulement, auquel cas les deux cellules inférieures, interposées entre la gouttière notocordale et les gouttières cœlomiques seraient des cellules hypoblastiques destinées à former, après l'occlusion des gouttières, la voûte de la cavité digestive. L'étude minutieuse de la série des coupes représentées en *4c* à *4f* d'une part, la comparaison du stade 4 au stade 5 de l'autre, nous portent à croire que la dernière manière de voir est fondée et que, par conséquent, chez la Claveline comme chez l'Amphioxus, les cellules endodermiques interposées entre l'ébauche notocordale et les ébauches mésoblastiques concourent à clore la cavité digestive sous la notocorde.

Tandis que la paroi du tube digestif se complète sous l'extrémité antérieure de la corde dorsale, par la formation d'une voûte épithéliale distincte de la notocorde, la cavité archentérique disparaît dans la plus grande partie de la queue : Les cellules hypoblastiques qui constituaient le plancher de cette cavité viennent s'appliquer contre la face inférieure de la corde dorsale (*5e*, *5f*, *5g*).

Il n'en est pas moins vrai que virtuellement le tube digestif s'étend en ligne droite dans toute la longueur de la larve pour se continuer, en contournant l'extrémité postérieure de la notocorde dans la cavité médullaire.

Nous ne poursuivrons pas ultérieurement le développement de la larve, en suivant pas à pas les changements qu'elle subit dans sa forme et l'évolution des diverses ébauches dont nous avons fait connaître la genèse. Notre but a été de combler, par de nouvelles observations, les lacunes que présentait encore l'histoire des appareils dont l'origine première était incomplètement connue ou inexactement décrite. Notre intention n'est pas d'allonger inutilement ce travail en répétant, à propos de la Claveline, ce qui a été si excellemment décrit par Kowalewsky, en ce qui concerne les Ascidies simples et en particulier la *Phallusia mamillata*. Nous avons publié dans un travail spécial l'histoire du système nerveux central; nous exposerons plus loin nos recherches sur le développement du cœur, des organes génitaux et des muscles.

Kowalewsky a montré le premier comment les petites cellules qui constituent à un moment donné les extrémités antérieures des bandes mésoblastiques se séparent les uns des autres et comment, à la suite de l'apparition d'un espace de plus en plus étendu entre l'hypoblaste et l'épiderme, ces cellules s'insinuent individuellement entre ces deux épithéliums. Ces amas cellulaires se résolvent en cellules libres, aux dépens desquelles se développeront plus tard les tissus conjonctifs, les muscles de la portion viscérale du tronc, enfin et surtout les globules sanguins de la larve urodèle et par conséquent de l'adulte.

Les cellules hypoblastiques sous-jacentes à la notocorde elles aussi paraissent se transformer en petites cellules rondes semblables aux cellules mésoblastiques libres; à la place qu'elles occupaient apparaît un espace sanguin longitudinal, délimité en haut par la corde, sur les côtés par les muscles, en bas par l'épiderme.

Les coupes de larves que nous avons représentées (pl. IX) montrent bien comment l'épiderme, primitivement accolé aux organes sous jacents, s'en écarte progressivement. Une cavité de plus en plus étendue, envahie au fur et à mesure qu'elle se développe par les petites cellules qui proviennent de la

résolution des parties antérieures des bandes mésoblastiques, apparaît entre l'épiderme et le tube digestif. Cette cavité présente tous les caractères d'un blastocèle. Claus et avec lui Seeliger l'appellent cavité primaire du corps (*primäre Leibeshöhle*).

Il est fort difficile de dire si la substance anhyste qui la remplit est du plasma sanguin ou une substance gélatineuse plus ou moins consistante. Au début toutes les cellules qui s'y trouvent sont de forme arrondie (pl. IX, fig. 2*a* à 2*d*). Mais à des stades un peu plus avancés, indépendamment de nombreuses cellules rondes, on trouve çà et là dans le blastocèle, quelques cellules fusiformes ou étoilées, très rares d'abord (pl. IX, fig. 3*a* à 3*d*) plus fréquentes ensuite (pl. IX, fig. 4*a* à 4*e*). On en trouve bien çà et là au milieu du blastocèle; mais elles sont en plus grand nombre appliquées soit à la face profonde de l'épiderme, soit au contact de l'hypoblaste. Il se constitue même deux plaques de ces cellules, fusiformes à la coupe, aux faces latérales du corps, immédiatement sous l'épiderme. Ces plaques latérales, l'une droite, l'autre gauche sont bien indiquées dans les figures 4*a* à 4*e* de la planche IX. Il ressort avec évidence de l'étude comparative de larves de plus en plus âgées que les tissus conjonctifs et les faisceaux musculaires du tronc de la Claveline naissent de semblables cellules rondes primitives; les unes et les autres ont la même valeur, la même signification et la même origine. Il n'y a pas le moindre doute sur ce point: les tissus conjonctifs et musculaires, aussi bien que les éléments figurés du sang, dérivent des portions antérieures des bandes mésoblastiques primitives. Celles-ci se résolvent donc en un mésenchyme, de tous points semblable au mésenchyme typique d'une larve de mollusque. Au fur et à mesure que les tissus conjonctifs et musculaires se développent, le blastocèle primitif se réduit, se subdivise et se complique; il se transforme en un système de canaux et d'espaces communiquant largement les uns avec les autres. Ces espaces constituent le système vasculaire de l'adulte. Creusés dans le mésenchyme, de la même manière que les

espaces sanguins et la cavité du corps des Mollusques, ils méritent, tout aussi bien que chez ces derniers, d'être désignés sous le nom schizocèle.

Comme nous l'avons dit plus haut, ici comme chez les Mollusques, il est difficile de trancher la question de savoir si le blastocèle est bien une cavité remplie par un liquide tenant en suspension des globules, ou s'il est un espace virtuel rempli par une substance gélatineuse, dans laquelle se creuseraient ultérieurement des trouées vasculaires. Comme l'ont fait observer les frères Hertwig, dans la première hypothèse, le blastocèle occupé par un mésenchyme ne constituerait pas une cavité proprement dite; le mot blastocèle pourrait être supprimé : les cavités vasculaires, se développant secondairement dans le mésenchyme seraient des espaces schizocéliens. Dans la seconde hypothèse le schizocèle ne serait que le blastocèle réduit. Le mot schizocèle ferait double emploi.

Avant de passer à l'exposé de nos observations sur la formation du cœur, du tube digestif de l'adulte, des organes génitaux et des muscles, nous voulons jeter un coup d'œil rétrospectif sur les faits que nous venons de faire connaître, les mettre en regard avec les observations de nos devanciers et en tirer les conclusions qu'ils comportent.

I. Dans notre travail sur la segmentation nous avons établi que le premier plan de segmentation répond au plan médian de la Gastrula. Toute la moitié droite du corps procède du blastomère droit, la moitié gauche du blastomère gauche. Les organes médians, tels que le tube médullaire et la notocorde procèdent d'une double ébauche et se constituent de deux moitiés parfaitement semblables, séparées l'une de l'autre par le plan médian anatomique, mais adjacentes à ce plan. Dans les plus jeunes stades larvaires aucune cellule du corps ne siège dans le plan médian. Mais plus tard des cellules nées soit à droite, soit à gauche, viennent se placer sur la ligne médiane (Tube médullaire, notocorde) et deviennent ainsi des éléments en apparence médians et symétriques; d'autres peu-

vent même passer de la moitié droite dans la moitié gauche du corps et vice-versâ. C'est ce qui se produit certainement pour une partie des cellules du mésoblaste, peut être aussi pour d'autres cellules.

II. Le second plan de segmentation est transversal, le troisième horizontal; c'est-à-dire que le second plan divise chacun des blastomères primitifs en un blastomère antérieur ou céphalique et en blastomère postérieur ou caudal; le troisième plan divise les quatre premiers blastomères en quatre dorsaux et quatre ventraux.

III. La formation de l'ectoderme se fait progressivement par poussées successives aux dépens de globes mixtes. Nous entendons par là des blastomères renfermant à la fois en eux des matériaux destinés à former de nouveaux globes ectodermiques et des éléments destinés à former des cellules endodermiques. Les quatre premiers blastomères sont mixtes.

Au stade 8 il existe 4 globes ectodermiques et 4 globes mixtes.

Au stade 16 10 globes ectodermiques et 6 globes mixtes.

Au stade 32 26 globes ectodermiques.

4 — endodermiques.

2 — mixtes.

Au stade 44 32 globes ectodermiques.

12 — endodermiques.

A partir de ce moment il ne se forme plus de cellules ectodermiques, si ce n'est par division des cellules ectodermiques préexistantes : l'endoderme s'est constitué; la segmentation proprement dite est arrivée à son terme, l'invagination d'où va résulter la formation de la Gastrula commence à se produire.

IV. Les dernières cellules ectodermiques formées aux dépens des globes mixtes, siègent toujours à la périphérie de la plaque ectodermique antérieurement constituée. Comme c'est le bord de cette plaque qui devient l'ébauche du système nerveux, il est permis d'affirmer que les cellules dont procède l'épiderme sont engendrées avant celles qui donnent naissance au système nerveux.

V. La cavité de segmentation de forme tubulaire et verticale s'ouvre à l'extérieur, au stade huit, par ses deux extrémités. Au stade 16 la cavité de segmentation est close. Au stade 32 et aux stades suivants on n'en trouve plus de trace. Elle ne peut donc avoir aucun lien génétique avec les grands espaces qui se forment plus tard entre l'hypoblaste et l'épiblaste, espaces qui seront occupés par le mésenchyme.

VI. Dès le moment où l'invagination d'où résultera la Gastrula commence à se produire, les cellules médullaires, dont l'ensemble constitue l'ébauche du système nerveux, se distinguent des cellules épidermiques. Elles forment ensemble un anneau entourant immédiatement le blastopore; il a la forme d'une bague chevalière, l'anneau étant notablement plus large en avant que sur les côtés et en arrière du blastopore.

VII. Au même stade l'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste se sépare du reste de l'endoderme qui lui deviendra l'hypoblaste digestif de la larve. L'ébauche commune de la notocorde et du mésoblaste a, elle aussi, la forme d'un anneau entourant le blastopore. Cet anneau est sous-jacent à l'anneau médullaire.

VIII. Une partie importante de la plaque médullaire siège en arrière du blastopore. Elle répond à la portion médiane, rétroblastoporique, de l'anneau médullaire primitif. Elle fait partie de la lèvre postérieure du blastopore et contribue, dans la suite, à former la voûte du tube médullaire, dont le plancher se constitue, dans toute la longueur du corps, aux dépens de la partie de la plaque médullaire située en avant du blastopore. Nous ne pouvons que confirmer sur ce point les recherches très précises, très exactes et très complètes de Kowalewsky. Les choses se passent chez la Claveline comme chez *Phallusia mamillata*. La gouttière médullaire règne exclusivement en avant du blastopore, contrairement à l'opinion avancée par Seeliger. L'occlusion de la partie antérieure de la gouttière médullaire paraît se faire par rapprochement des bourrelets dorsaux, tandis qu'en arrière la fermeture est le résultat du déplacement de la partie de la plaque, qui siège au début en arrière du blastopore (Kowalewsky).

Faut-il en conclure à l'existence de deux processus évolutifs essentiellement différents dans l'histoire de l'occlusion du tube médullaire? Nous ne le pensons pas. Si l'on y réfléchit un peu, l'on s'aperçoit que le relèvement et l'extension en avant de la lèvre postérieure du blastopore peuvent être ramenés au soulèvement, suivi de rapprochement, des bourrelets dorsaux, au processus qui détermine l'occlusion de la partie antérieure du tube, à celui qui se présente chez tous les Vertébrés supérieurs. En effet, ce que nous avons appelé la portion rétroblastoporique de la plaque médullaire se constitue de deux parties latérales l'une droite, l'autre gauche. Ces parties qui bordent le blastopore sur les côtés et en arrière sont la continuation en arrière des bourrelets dorsaux. L'on peut donc s'imaginer qu'ils ne soient autre chose que les bourrelets dorsaux, reportés en arrière, de cette partie de la plaque médullaire qui siège immédiatement en avant du blastopore et que l'occlusion du canal médullaire en arrière soit par conséquent, comme en avant, le résultat du soulèvement, du rapprochement, puis de la soudure de ces portions terminales des bourrelets dorsaux. Ici, comme en avant, les bourrelets engendrent exclusivement la voûte du tube médullaire.

IX. Jamais, à aucun stade du développement et en aucun point du corps de la larve la plaque médullaire n'est séparée de l'épiderme pour constituer le plancher d'un canal dont la voûte serait formée par l'épiderme. La description et les figures de Seeliger, d'où résulterait, à ce point de vue, une identité complète entre la Claveline et l'Amphioxus, reposent sur des observations inexactes ou sur une interprétation erronée de préparations défectueuses.

X. Le système nerveux primitivement formé de deux moitiés latérales parfaitement semblables subit, dans le cours de son développement, des modifications profondes dans l'arrangement et la disposition de ses éléments constitutifs. Ces modifications sont telles que des cellules primitivement latérales viennent se placer secondairement dans le plan médian de la larve. Il est donc éminemment probable qu'une partie au

moins des cellules qui proviennent de ces premières par voie de division passent dans l'autre moitié du tube médullaire. Si les choses se passent chez les Vertébrés comme chez la Claveline il est probable que ce transfert de cellules nerveuses d'un côté à l'autre des centres nerveux est la cause de l'entrecroisement des fibres bien connu dans le myelencéphale des Vertébrés.

XI. La notocorde se développe aux dépens de cette partie de l'endoderme primitif qui est sous-jacente à la portion médiane et problastoporique de la plaque médullaire. Elle prend naissance en avant du blastopore aux dépens d'une partie de l'ébauche qui engendre aussi le mésoblaste. Elle naît sous la forme d'une gouttière et se transforme en un cordon par rapprochement progressif des bords de la gouttière. Typiquement elle affecte donc l'apparence d'un tube. Elle se constitue au début de deux moitiés latérales semblables. Elle ne devient que secondairement un organe médian.

D'après Seeliger la corde ferait son apparition longtemps avant la fermeture du blastopore : elle serait représentée d'abord par deux cellules de l'endoderme, siégeant l'une à droite, l'autre à gauche du blastopore, près de l'extrémité postérieure de la larve. Plus tard au lieu d'une il se montrerait à chaque côté du blastopore deux et puis quatre cellules notocordales. Quand le blastopore s'est réduit à n'être plus qu'un petit orifice les deux traînées notocordales primitivement écartées l'une de l'autre se juxtaposeraient en avant de l'orifice, de façon à se confondre en un organe médian. Celui-ci se bifurquerait alors, au niveau du blastopore, en deux branches qui entoureraient le blastopore pour se rejoindre entre elles en arrière de cet orifice.

Il est à peine besoin de dire que nos observations sont en opposition formelle avec la description de Seeliger. Cet auteur a probablement pris pour les premières cellules notocordales les grandes cellules endodermiques auxquelles aboutit en arrière l'ébauche commune du mésoblaste et de la notocorde. Les figures de Seeliger ont été dessinés d'après le vivant. Or

les œufs de la Claveline sont très opaques et ne se prêtent pas du tout à l'analyse des détails relatifs à la forme et au groupement des cellules. L'on ne peut réussir à déchiffrer ces jeunes stades qu'en étudiant des larves bien durcies et éclaircies par le baume, après coloration préalable. Il est facile alors de les faire rouler sur le porte objet et d'étudier une même larve sous toutes ses faces après lui avoir donné l'orientation voulue.

Metschnikow et Kowalewsky décrivent, comme ayant la forme d'un fer à cheval, la première ébauche de la corde. Nous pensons qu'ils ont désigné sous ce nom l'ébauche commune et probablement incomplète de la notocorde et du mésoblaste.

XII. Le mésoblaste se développe, comme Metschnikow et Kowalewsky l'ont reconnu les premiers, aux dépens de l'endoderme. Il se constitue de deux moitiés latérales, séparées l'une de l'autre, du côté du dos par la notocorde, du côté du ventre par l'hypoblaste digestif.

En ce qui concerne sa genèse et son évolution l'on peut distinguer, dans le mésoblaste, deux parties : l'une, antérieure, qui se résoud ultérieurement en un mésenchyme ; l'autre, postérieure, qui donne naissance aux muscles de la portion caudale du tronc.

La première portion du mésoblaste naît, à la façon du mésoblaste de l'Amphioxus et des entérocéliens en général, sous la forme de diverticules latéraux de l'archenteron. Ces diverticules creux au début et présentant un caractère épithélial manifeste, à la suite d'une multiplication rapide des cellules épithéliales se transforment en ébauches pleines, interposées entre l'épiderme et l'hypoblaste, aux deux côtés du corps. Les cavités de ces diverticules (cavités cœlomiques) qui affectent au début l'apparence de deux gouttières longitudinales, ouvertes dans l'archenteron, s'oblitérent donc très tôt ; mais elles persistent cependant assez longtemps au point d'origine de ces diverticules, et les ébauches cellulaires du mésoblaste restent en continuité d'une part avec l'ébauche notocordale, d'autre part

avec l'ébauche de l'hypoblaste intestinal. La place qu'occupent ces diverticules est la même que celle des sacs cœlomiques chez l'Amphioxus; les processus génétiques sont identiques de part et d'autre. Les ébauches mésoblastiques, qui sont primitivement en continuité avec la plaque notocordale et avec l'hypoblaste, se séparent secondairement de ces organes, de façon à constituer des formations indépendantes de la notocorde et de l'intestin. Les seules différences avec l'Amphioxus résultent 1° de ce que les cavités cœlomiques s'oblitérent très tôt chez la Claveline, tandis qu'elles persistent chez l'Amphioxus; 2° de ce que les diverticules cœlomiques se résolvent, chez l'Amphioxus, en saccules séparés, disposés par paires à droite et à gauche des organes médians, en d'autres termes qu'ils se segmentent, tandis qu'ils ne subissent aucune métamérisation apparente chez la Claveline; 3° de ce que chez l'Amphioxus ces formations cœlomiques conservent, avec leur cavité, leur caractère épithélial, tandis que chez la Claveline ces diverticules cœlomiques se résolvent en cellules arrondies, qui se séparent les unes des autres, se disséminent dans un blastocèle et engendrent un mésenchyme.

La seconde partie du mésoblaste naît, comme la première, des portions latérales, adjacentes à l'ébauche notocordale, de l'endoderme primitif. Elle est la continuation en arrière du diverticule cœlomique qui termine en avant l'ébauche mésoblastique. Mais tandis qu'en avant l'endoderme primitif donne lieu à la formation de diverticules délimités par un épithélium spécial, en arrière la portion mésoblastique de l'endoderme se transforme directement en cellules musculaires. Les plaques musculaires droite et gauche représentent donc en arrière les parois de diverticules cœlomiques largement ouverts dans l'archenteron, au point que les cavités de ces diverticules se confondent avec lui. Les plaques musculaires paraissent se continuer plus spécialement en avant dans cette partie de la paroi du mésoblaste qui est adjacente à la notocorde. De sorte qu'ici, comme chez l'Amphioxus, les cellules mésoblastiques adjacentes à la notocorde se transforment en muscles longitudinaux.

La queue de la Claveline ne présente, à aucun stade de développement, de segmentation bien apparente. Cependant il est éminemment probable qu'il faut considérer la queue des Ascidiens comme une partie métamérisée du tronc. Chez l'Amphioxus, les cellules musculaires du tronc ont la longueur du segment auquel elles correspondent, de sorte que le nombre des cellules musculaires adjacentes à la notocorde, comptées dans le sens de la longueur du corps, est égal au nombre des métamères et vice-versa. Si, ce qui ne nous paraît guère contestable, les plaques musculaires de la queue de la Claveline sont homologues aux plaques musculaires de l'Amphioxus, ici aussi il doit y avoir dans la queue autant de métamères, que l'on compte de cellules musculaires dans la longueur de la queue. La queue de la Claveline se constituerait alors d'un assez grand nombre de segments, 18 au moins.

Cette conclusion se trouve pleinement confirmée par les observations de Langerhans (31) et de Lankester (32) sur les Appendiculaires. Ils ont démontré, en effet, que, chez ces organismes, les couches musculaires de la queue sont formées de segments innervés par des nerfs spinaux, qui naissent par paires des faces latérales de la moelle caudale. Kupffer (33) a vu, chez des larves d'Ascidies simples, les mêmes nerfs spinaux dont il a pu reconnaître, lui aussi, la disposition segmentaire.

*Un mot d'histoire sur la genèse du mésoblaste des Tuniciers.* — Dans son fameux mémoire de 1871, Kowalevsky démontra que non seulement les cellules constitutives de la corde dorsale, mais aussi celles que Metschnikow (34) le premier reconnut comme étant les ébauches des cellules musculaires de la queue, dérivent du feuillet interne de la Gastrula. Il conclut de la comparaison de l'embryon représenté planche XI, figure 18 et suivantes de son mémoire, avec les stades plus jeunes figurés planche X, figures 10, 11 et 12 et planche XI, figures 13 à 16, à l'origine endodermique de la notocorde et de ce qu'il appelle le feuillet musculaire. Ce dernier se constitue de deux séries latérales de cellules, de deux plaques distinctes,

séparées l'une de l'autre, du côté du dos, par l'ébauche de la notocorde, du côté ventral, par les deux rangées de cellules qui continuent en arrière l'intestin antérieur (Vorderdarm). Il conclut en disant : Was die Abstammung des Muskelblattes anlangt so lehrt ein Blick auf die figuren 11, 12, 19 und 22 und deren Erklärung und Beschreibung, dass dasselbe zusammensetzenden Zellen aus den Zellen in Figur 11 kommen und dass sie deshalb eigentlich nur die, im hinteren Theile des Embryo seitlich liegenden Zellen des unteren Blattes sind; dass also das mittlere Blatt unmittelbar aus den Zellen des primitiven unteren Blattes abstammt. Wir finden somit bei dem von uns gleich besprochenen Embryo alle die Keimblätter, welche man bei den Wirbelthiere annimmt und ganz in der entsprechenden Lagerung. „

Seeliger a confirmé les conclusions de Kowalevsky et de Metschnikow, non seulement en ce qui concerne l'origine endodermique du mésoblaste, mais aussi par rapport à la dualité primitive de l'ébauche mésoblastique. Mais pas plus que ses prédécesseurs il n'a reconnu les différences manifestes qui existent, au point de vue de leur genèse, entre les deux parties qu'il y a lieu de distinguer dans ce feuillet. Tout son exposé se ressent du reste de l'erreur qu'il a commise en admettant que l'endoderme vient clore, sous la notocorde, la cavité intestinale. Il n'a pas plus compris la genèse du mésoblaste que celle de la notocorde et il ressort avec évidence de l'examen de ses figures que les coupes qu'il a faites à la main, à travers des larves imparfaitement préparées, ne pouvaient suffire pour trancher la question de la genèse du feuillet moyen. Seeliger n'a pas reconnu la présence des diverticules coelomiques et il conclut en disant : " Was nun aber die phyletische Ableitung der seitlichen Mesodermstreifen der Appendicularien und Larven aus paarigen, den Cœlomsäcken der Vertebraten zu homologizirenden Ausstülpungen anbelangt, so muss fest gehalten werden dass dafür, in der ontogenetischen Entwicklungsgeschichte der Ascidien, keine Beweise zu finden sind. „

Il est à peine besoin de faire observer que notre conclusion

est précisément le contrepied de celle de Seeliger : la formation phylétique des bandes mésoblastiques aux dépens de diverticules cœlomiques, homologues de ceux de l'Amphioxus et des Vertébrés, se trouve démontrée par l'apparition de semblables diverticules et de deux cavités enterocéliennes dans le cours de l'évolution ontogénique des Clavelines et nous pouvons ajouter des Pérophores, où l'un de nous a constaté en premier lieu l'existence de ces formations. (26)

Les espaces enterocéliens primitifs disparaissent sans laisser de trace et l'épithélium mésoblastique, qui délimitait au début ces cavités, se résoud en un mésenchyme qui envahit le blastocèle. Il importe de ne pas confondre ce dernier et les espaces vasculaires qui en dérivent avec l'enterocèle primitif. Roule (35), pour avoir mal compris la note citée plus haut, a commis cette confusion.

XIII. Le tube digestif de la larve est droit et médian ; il règne dans toute la longueur du corps. Comme Kowalevsky l'a décrit, il se continue en arrière, au début du développement, par un canal neurentérique contournant l'extrémité postérieure de la notocorde, dans le canal médullaire. Plus tard, non seulement le canal neurentérique, mais la portion caudale de l'intestin s'oblitérent. Néanmoins l'intestin persiste, sous la forme d'un organe rudimentaire, constitué par deux rangées de cellules, dans toute la longueur de la portion caudale du tronc (Kowalevsky). Le tube digestif se constitue, pendant cette première période du développement, de trois portions distinctes. *a*/ Une dilatation antérieure que nous appelons *la portion précordale du tube intestinal*; *b*/ une portion rétrécie, mais pourvue d'une cavité et d'une paroi épithéliale complète. Celle-ci est sous-jacente à la notocorde et siège également dans la portion viscérale du tronc. Elle présente, au début, la forme d'un gouttière, ouverte en haut, sa voûte étant interrompue au milieu par la plaque notocordale. Elle se trouve placée entre les diverticules cœlomiques. Sa paroi se complète, après l'occlusion de la gouttière notocordale et la

séparation du mésoblaste, aux dépens des cellules hypoblastiques interposées, à droite et à gauche du plan médian, entre la gouttière cordale et les gouttières cœlomiques.

c/ La troisième portion du tube digestif règne dans toute la longueur de la partie caudale du tronc. Elle reste rudimentaire; sa cavité disparaît très tôt; elle est envahie par la notocorde. A aucun stade du développement sa paroi hypoblastique ne se complète sous la notocorde, contrairement à ce qu'affirme et figure Seeliger; elle ne constitue jamais un organe tubulaire délimité par une couche épithéliale propre. Elle n'est représentée que par une double série longitudinale de cellules endodermiques, sous-jacentes à la notocorde et interposées entre les plaques musculaires. Ces cellules représentent le plancher de l'intestin de l'Amphioxus. Dans la queue de la Claveline l'intestin ne dépasse jamais le stade primordial de son développement chez l'Amphioxus.

---

## DEUXIÈME CHAPITRE.

### LE CŒUR, LE PÉRICARDE ET LE TUBE ÉPICARDIQUE.

Nous devons à Seeliger les premières observations sur la formation du cœur chez les Ascidiens. Il a étudié la genèse de cet organe chez le bourgeon (36) et, plus tard, chez la larve de la Claveline (30). Il a le premier constaté que la paroi cardiaque et le péricarde procèdent de l'endoderme de la cavité branchiale, aussi bien chez le bourgeon, que chez la larve : la cavité péricardique n'est qu'une portion séparée de la cavité branchiale, communiquant au début avec cette dernière; la cavité cardiaque n'est qu'une partie séparée de ce qu'il appelle la " cavité primaire du corps „ (*primäre Leibeshöhle*). Seeliger admet que l'ébauche commune du péricarde et du cœur naît sous la forme d'un diverticule de la cavité branchiale, en dessous de l'ouverture œsophagienne. Il pense que, chez la

larve, ce diverticule n'est que partiellement employé à la formation du péricarde et du cœur : une partie du diverticule se sépare par étranglement sous la forme d'un vésicule close. C'est aux dépens de cette vésicule que se forment le péricarde et le cœur, tandis que le reste du diverticule primitif, sous la forme d'un tube aveugle, s'accroît en arrière et s'étend à un moment donné jusqu'à l'estomac. Seeliger pense que ce tube aveugle s'atrophie plus tard et il ignore totalement la signification de cet organe " über die Bedeutung der Röhre bin ich nicht in der Lage etwas Sicheres mitzuthellen. „ Et plus loin : " während des Larvenlebens scheint dieser entodermale Fortsatz bei den Ascidien rückgebildet zu werden, denn ich konnte ihn weiterhin nie mehr auffinden. „ (30)

Si nos observations nous permettent de confirmer pleinement les conclusions de Seeliger en ce qui concerne l'origine endodermique du péricarde et du cœur, tout aussi bien que la communication primitive de la cavité péricardique avec la cavité branchiale, non seulement chez le bourgeon mais aussi chez la larve, nous devons ajouter que le processus évolutif est tout différent de celui que Seeliger a décrit. Seeliger n'a pas vu le début du phénomène; ses figures ne sont nullement conformes à la réalité; le tube dont il admet la disparition, prend au contraire un développement considérable et joue un rôle important dans le phénomène du bourgeonnement. C'est à cet organe que nous avons donné le nom de *tube épocardique*. C'est donc à tort que l'un de nous (26) avait exprimé l'opinion que l'ébauche du cœur naîtrait, à la façon de l'ébauche sexuelle, d'un amas plein de cellules du mésoblaste, entre lesquelles apparaîtrait une cavité. Il avait tiré cette conclusion de ses observations sur le développement du bourgeon de la Pérophore. Mais cette petite Ascidie sociale se prête très mal à l'étude de la question dont il s'agit. Il apparaît à un moment donné, au contact de la cavité branchiale, un petit amas de cellules claires, qui ressemblent beaucoup aux cellules mésoblastiques ambiantes. Au début il n'est pas possible de reconnaître dans cette formation aucun caractère épithélial.

Les coupes ne nous ont pas donné, chez la Pérophore, de meilleurs résultats que l'examen des bourgeons entiers. Par contre la Claveline se prête admirablement à l'étude du développement du cœur.

Nous ferons connaître nos observations : I sur le développement du cœur et de ses dépendances, chez la larve; II chez le bourgeon; III sur la structure du cœur chez quelques Tuniciers adultes.

### I. Développement du cœur et de ses dépendances chez la larve.

#### STADE I.

Les figures 2a, 2b, 2c, 2d, (pl. IX) représentent une série de coupes transversales successives d'une larve un peu plus jeune que celle qui a été très inexactement figurée par Seeliger planche IV, figure 40, de son mémoire. Ces coupes sont légèrement obliques. Les vésicules dites cloacales sont constituées, mais ne communiquent pas encore avec la cavité branchiale : les fentes branchiales ne sont pas encore ouvertes. Les deux organes de sens pigmentés ont déjà apparu dans la vésicule cérébrale; le diverticule hypoganglionnaire a pris naissance (fig. 2a. *Hyp.*). L'hypoblaste s'est déjà écarté de l'épiderme sur tout le pourtour de la dilatation antérieure du tube digestif (cavité branchiale) et le mésenchyme a envahi l'espace qui est résulté de l'écartement de ces deux feuillets jusqu'ici accolés. A ce stade du développement les ébauches du cœur existent déjà; elles apparaissent à un stade plus reculé du développement. Nous décrivons plus loin la formation de ces premiers rudiments. Le stade, par l'étude duquel nous commençons l'exposé de nos recherches, a totalement échappé à Seeliger. Il existe déjà sous le plancher de la cavité branchiale, vers la limite postérieure de cette cavité, dans la région où elle se continue avec l'œsophage, deux cordons cellulaires adjacents, l'un gauche plus volumineux, l'autre droit de moindre diamètre. A leurs deux extrémités ces cordons se confondent avec l'épithélium hypoblastique du tube digestif. Au contraire, vers le

milieu de leur longueur, ils sont très nettement séparés de l'hypoblaste branchial. Le cordon gauche est beaucoup plus volumineux que le droit; il se distingue de ce dernier non seulement par son diamètre beaucoup plus considérable, mais en outre par la présence d'une cavité en forme de fente, autour de laquelle les cellules se disposent en un épithélium cylindrique bien caractérisé (fig. 2*b* et 2*c*).

#### STADE II.

Les figures 3*a* à 3*e* représentent une série de coupes transversales successives d'une larve plus âgée, chez laquelle les vésicules dites cloacales communiquent déjà, par deux orifices distincts, avec la cavité branchiale. L'on trouve, sous l'œsophage, le même organe, formé par deux cylindres accolés l'un à l'autre, que nous avons reconnu au stade précédent. A leur extrémité antérieure les deux cylindres se confondent avec l'épithélium hypoblastique du plancher de la cavité branchiale, immédiatement en avant et en dessous du point où cette cavité se continue dans l'œsophage (fig. 3*a*). La coupe suivante montre les deux cylindres nettement séparés de l'hypoblaste intestinal; mais ils sont adjacents à cet épithélium. Dans chacun d'eux se voit une lumière et, autour des orifices, les parois des deux organes cylindriques affectent l'apparence d'un épithélium. Celui de gauche est notablement plus volumineux que le droit (fig. 3*b*). La figure suivante (fig. 3*c*) montre les deux cylindres non-seulement soudés entre eux, mais en partie confondus en un organe unique. Les cavités des deux organes communiquent entre elles, et, si l'on en était réduit à l'examen de cette seule coupe, l'on pourrait hésiter à se prononcer sur la question de la dualité de l'ébauche dont il s'agit. Il n'existe en effet, dans l'ensemble de l'organe, qu'une cavité unique en forme de bissac et l'organe lui-même, étranglé à son milieu, affecte l'apparence d'un 8 couché. Entre l'organe et l'œsophage se voit un espace assez étendu, occupé par des globules sanguins.

La figure suivante (fig. 3*d*) rappelle beaucoup la seconde, sauf que le cylindre droit ne présente aucune lumière et que les deux cylindres adjacents se trouvent assez éloignés du tube digestif (œsophage).

Enfin la coupe représentée figure 3*e*, la dernière qui intéresse l'ébauche cardiaque, montre l'extrémité postérieure pleine du cylindre gauche. L'extrémité postérieure du cylindre droit se trouvait sur une coupe intermédiaire, entre celle que nous avons représentée, figure 3*d* (la 17<sup>e</sup> de la série) et celle qui a été figurée figure 3*e* (la 19<sup>e</sup> de la série).

Tandis que dans les coupes 16 (fig. 3*c*) 17 (fig. 3*d*) et 18 l'ébauche cardiaque se trouvait assez éloignée de l'œsophage, de nombreux globules sanguins étant interposés entre les deux organes, dans la dernière coupe intéressant le cœur, l'ébauche cardiaque se trouvait immédiatement adjacente à l'épithélium de l'œsophage.

Nous avons obtenu des séries complètes de coupes transversales de larves se rapportant aux stades que nous venons de décrire ou à des stades intermédiaires. Dans toutes ces larves les cylindres cardiaques étaient inégaux, le droit étant toujours moins volumineux que le gauche (pl. XVI, fig. 2*a*). Dans toutes aussi nous avons trouvé une fusion entre les ébauches cardiaques et l'hypoblaste aux extrémités antérieures des deux cylindres. Quant aux extrémités postérieures des cordons, elles étaient soudées à la paroi œsophagienne dans les plus jeunes stades, adjacentes à l'œsophage dans les phases plus avancées.

Les cavités qui apparaissent vers le milieu de la longueur des cylindres cardiaques d'abord pleins, sont d'abord complètement séparées de la cavité branchiale et sont aussi séparées l'une de l'autre.

### STADE III.

Larve pourvue de quatre orifices stigmatiques de chaque côté. Les figures 4*a*, 4*b*, 4*c*, 4*d*, 4*e* représentent cinq coupes d'une semblable larve.

La figure 4*a* n'intéresse pas l'ébauche cardiaque. On voit

le sac branchial communiquer avec les cavités péribranchiales à droite par deux fentes, à gauche par une fente unique. La coupe n'est pas parfaitement transversale. Au plancher du sac branchial se voit la gouttière hypobranchiale coupée en travers.

La coupe suivante, figure 4*b*, a passé par le fond de la gouttière hypobranchiale *G. H.* et a coupé obliquement le fond du sac branchial. L'épithélium n'est pas coupé perpendiculairement à sa surface, mais obliquement, tout au moins sur les côtés.

La figure 4*c*, qui représente la coupe suivante, montre clairement que la cavité branchiale se continue en arrière dans trois canaux distincts, un médian et supérieur, deux latéraux et inférieurs. Le canal médian est l'œsophage; les deux inférieurs sont les deux tubes épocardiques. Il est clair que ces derniers s'ouvrent dans le sac branchial, à sa face postérieure, entre l'extrémité de la gouttière hypobranchiale et l'entrée de l'œsophage.

Les figures suivantes montrent nettement que les deux tubes, distincts à leur origine, s'ouvrent en bas dans une cavité unique qui établit une large communication entre les deux tubes. Cette cavité médiane, délimitée par un épithélium assez mince, formé de cellules plates peu distinctes et pourvues de petits noyaux se colorant vivement en rouge, c'est la cavité péricardique future. La voûte concave de cette cavité péricardique va donner naissance à la paroi du cœur ou, si l'on veut, au feuillet viscéral du péricarde; son plancher convexe va devenir le feuillet pariétal du péricarde. La cavité, dans laquelle se voient quelques globules sanguins et qui se trouve délimitée sur les côtés par les tubes épocardiques, en dessous par la paroi cardiaque, c'est la cavité du cœur futur.

La cavité péricardique communique avec les deux tubes épocardiques et, par l'intermédiaire de ces derniers, avec la cavité branchiale. Il ressort clairement de l'examen des figures 4*a* à 4*e*, qu'à ce stade, il y a continuité entre l'épithélium péricardique, dont une partie devient la paroi cardiaque,

et l'hypoblaste branchial, par l'intermédiaire des deux tubes épocardiques.

La figure 4e montre la coupe du sac péricardique, la gouttière (cavité) cardiaque et les fonds des deux tubes épocardiques coupés tangentiellement.

#### STADE IV.

(Pl. X, fig. 1a à 1g). Larve en voie de transformation. La queue n'est plus visible à l'extérieur; mais on trouve encore, dans l'intérieur de la larve, les résidus des organes larvaires, (organes de sens pigmentés, corde dorsale, muscles de la queue, etc.), qui s'atrophient, lorsque la larve subit sa transformation. La larve dont proviennent les coupes que nous avons représentées planche X, figures 1a à 1g, était à peu près au même stade de développement que celle que nous avons figurée dans notre mémoire sur le système nerveux, (28) planche XIX, figure 37.

La figure 1a montre une coupe du sac branchial, près de l'extrémité postérieure de l'endostyle, et tout près de l'entrée de l'œsophage. La cavité branchiale est très développée dans le sens transversal. *æ.* œsophage, *g. h.* gouttière hypobranchiale, *c. b.* cavité branchiale, *i.* intestin.

La figure 1b représente la coupe 3, la coupe représentée figure 1, portant le numéro 1. Cette figure a à peine besoin d'être expliquée : on y voit les mêmes organes que dans la figure 1. A gauche, au voisinage du sac branchial se voit une masse pigmentaire provenant du bouton pigmenté de la vésicule cérébrale dégénérée.

La figure 1c représente la coupe 5. Elle montre en *g. h.* le fond de la gouttière hypobranchiale; en *æ* l'œsophage. Au plancher de l'œsophage *æ* sont fixés deux tubes l'un à droite, l'autre à gauche; ce sont les tubes épocardiques.

La figure 1d représente la coupe 6. Les tubes épocardiques sont complètement indépendants de l'œsophage. A gauche se voit une nouvelle masse pigmentée, un reste de la cupule

pigmentée (œil) de la vésicule cérébrale dégénérée; les restes dissociés de la vésicule ont été amenés ça et là par le torrent circulatoire.

Les coupes 7, 8 et 9 de la série sont semblables à la précédente. On remarque cependant que les deux tubes épicaudiques se rapprochent l'un de l'autre.

La figure 1e représente la coupe 10. Les deux tubes épicaudiques se sont confondus en un seul que nous appellerons *cul de sac épicaudique*. En poursuivant la série des coupes d'avant en arrière l'on constate, en effet que cette cavité se termine en cul de sac.

La série des coupes 11 à 21 ressemblent à la coupe 10. Toutes montrent la section transversale du cul de sac épicaudique, dont le diamètre transversal et vertical diminuent très légèrement d'avant en arrière.

Coupe 21. Sous le tube épicaudique l'on voit l'extrémité antérieure du sac péricardique.

Coupe 22 (fig. 1f). La coupe transversale du péricarde a la forme d'un croissant à peu près fermé; la paroi cardiaque (feuillet viscéral du péricarde) répond au bord concave du croissant; le feuillet pariétal du péricarde à son bord convexe. La cavité cardiaque renferme des globules sanguins, la cavité péricardique un liquide clair et hyalin, sans trace d'éléments figurés; il en est de même des tubes épicaudiques et du cul de sac épicaudique. La cavité cardiaque serait ouverte en haut, n'était que le péricarde est accolé au cul de sac épicaudique, de telle sorte que le plancher de ce dernier organe vient compléter la voûte de la cavité cardiaque. Il se fait ainsi que la cavité du cœur est un tube fermé, sauf à ces deux extrémités, où il communique par un large orifice avec des espaces vasculaires. L'orifice antérieur du cœur se voyait très distinctement dans la coupe 21, où il se présentait sous une forme semblable à celle que nous avons représentée planche XI, figure 8.

Les coupes 23 à 31 sont semblables à la coupe 22, représentée figure 1f, avec cette seule différence, que le plancher et la voûte du tube épicaudique se rapprochent de plus en plus

l'un de l'autre, puis s'accolent et se confondent en une lame cellulaire, qui paraît constituée par une couche unique de cellules plates. Il est certain qu'en réalité elle est formée de deux assises cellulaires accolées. Cette lame se réduit, dans la coupe 32, à une mince cloison insérée entre les deux cornes du croissant péricardique (fig. 1*g*).

Les coupes du péricarde se retrouvent sur les coupes 33 à 36. Les dernières montrent le croissant ouvert supérieurement. A son extrémité postérieure la cavité cardiaque débouche, par un large orifice, dans les espaces vasculaires du mésenchyme. La cavité péricardique se termine en cul de sac.

Ainsi donc, à ce stade, la cavité péricardique constitue un sac clos, sous jacent à l'organe épicaudique, mais sans communication avec lui. Le cœur formé par le feuillet viscéral du péricarde présente une cavité tubulaire ouverte à ses deux bouts, dans laquelle circule le sang.

L'organe épicaudique se constitue d'une cavité terminée en cul de sac en arrière, se bifurquant en avant en deux branches qui s'ouvrent l'une et l'autre, par des orifices distincts, dans le sac branchial. La paroi épicaudique est formée par un épithélium plat, qui se continue, au niveau des orifices épicaudiques, avec l'épithélium branchial. Ces orifices se trouvent placés entre l'entrée de l'œsophage et l'extrémité postérieure de la gouttière hypobranchiale, à droite et à gauche de la ligne médiane.

Avant de tirer des conclusions de l'étude que nous venons de faire, il nous reste à rendre compte de nos observations relatives à l'origine première des cylindres épithéliaux, aux dépens desquels se développent l'organe épicaudique et le péricarde.

Pour voir les premières indications de ces organes il faut remonter jusqu'à un stade assez reculé du développement. C'est chez des larves montrant les premiers indices des vésicules cloacales futures, sous la forme de deux épaisissements de l'épiderme, chez lesquelles l'hypoblaste de la dilatation antérieure du tube digestif est encore accolé à l'épiderme, chez

lesquelles aucune trace de pigment n'a encore apparu dans la vésicule cérébrale, que l'on doit rechercher les premiers rudiments des formations cardiaques. Dans ces larves les deux bandes mésoblastiques sont encore formées en avant de cellules polyédriques pressées les unes contre les autres et toutes réunies en deux amas latéro-dorsaux siégeant, l'un à droite, l'autre à gauche, du système nerveux central, du côté du dos de l'embryon, à peu près comme nous l'avons figuré pour un stade un peu plus jeune, planche VIII, figure 5d à 5f et aussi même planche, figure 5a. Si l'on examine des coupes transversales de semblables larves, faites au niveau des ébauches cloacales (pl. IX, fig. 1), l'on remarque que l'hypoblaste digestif présente, du côté de la face ventrale de l'embryon, deux bourrelets cellulaires d'un caractère tout particulier (fig. 1, p. c.). L'on constate l'existence, sur 3 ou 4 coupes successives, de deux bandes épithéliales, courant parallèlement l'une à l'autre, et formées toutes deux de quelques cellules hypoblastiques se colorant fortement en rose. Tandis que toutes les cellules du reste de l'hypoblaste ont leurs noyaux situés au voisinage de la cavité digestive, les cellules qui constituent ces bandes ont leurs noyaux situés au milieu du corps cellulaire. Ces cellules ne contribuent plus d'ailleurs à délimiter la cavité digestive; elles forment ensemble deux cordons qui, quoique engagés à la façon de coins, dans l'épaisseur de l'hypoblaste, tendent à s'interposer entre l'hypoblaste et l'épiderme.

Il ne peut y avoir le moindre doute quant à l'origine de ces ébauches. Les *cylindres procardiques*, c'est le nom que nous donnerons à ces formations, sont au début deux cordons cellulaires pleins, qui se détachent de l'hypoblaste, au plancher du futur sac branchial.

Nous fondant sur l'ensemble des faits acquis dans l'étude objective que nous avons faite d'une série de larves de plus en plus développées, nous exposerons maintenant, à un point de vue synthétique, l'histoire de l'évolution des organes cardiaques chez la Claveline.

Mais avant de faire cet exposé, il importe de s'entendre sur la signification de quelques termes. Le cœur des Ascidiens adultes est un organe tubulaire, ouvert à ses deux bouts, présentant une paroi musculaire fort mince, la paroi cardiaque, et une cavité que nous désignons sous le nom de "*cavité du cœur ou cavité cardiaque.*" Ce tube cardiaque est inscrit dans un autre tube membraneux, dont la paroi est constituée par un simple épithélium plat; on donne à ce dernier le nom de péricarde et on appelle *cavité péricardique* l'espace, rempli d'un liquide clair homogène et hyalin, qui siège entre le tube cardiaque et le péricarde. Chez l'adulte, la cavité péricardique est fermée de toutes parts et ne communique avec aucune autre cavité du corps, ce qui dépend de ce que la paroi cardiaque se continue avec le péricarde le long d'une ligne longitudinale, sorte de suture, que nous appellerons le *raphé cardiaque*. En fait paroi cardiaque et membrane péricardique constituent une seule et même formation : elles forment ensemble un sac clos, une vésicule allongée, aplatie et incurvée de telle sorte que la section transversale de la vésicule ait l'apparence générale d'un croissant. Les cornes du croissant arrivent tout près l'une de l'autre et entre elles règne le raphé cardiaque.

La cavité cardiaque résulte de l'introflexion ou de l'invagination d'une partie de la paroi du sac péricardique; celui-ci est un sac clos, et la cavité du cœur est délimitée par la paroi invaginée du sac. Le cœur ou paroi cardiaque d'une part, le péricarde proprement dit de l'autre, sont des parties distinctes d'un seul et même organe vésiculeux. Ce sac peut-être utilement comparé au péricarde d'un Vertébré : ce que l'on appelle le cœur d'un Tunicier c'est le feuillet viscéral du sac péricardique; le péricarde proprement dit, c'est le feuillet pariétal du péricarde. N'était l'absence d'un endothélium vasculaire délimitant immédiatement la cavité cardiaque, le cœur d'une Ascidie serait absolument comparable au cœur d'un embryon de Vertébré : chez un Vertébré en effet, deux couches cellulaires interviennent dans la formation de la paroi du cœur : un

endothélium vasculaire et un épithélium mésoblastique. Tout le myocarde dérive de la couche splanchnique du mésoblaste, entourant le vaisseau cardiaque de l'embryon, et cette couche, dont le caractère épithélial est manifeste, au début du développement, n'est autre chose que le feuillet viscéral du péricarde embryonnaire. Chez la Claveline, le feuillet viscéral du péricarde donne naissance, lui aussi, à une couche musculaire; nous en ferons l'étude plus loin. C'est à ce feuillet viscéral du péricarde, celui qui délimite la cavité cardiaque que l'on donne, chez les Ascidiens, le nom de paroi cardiaque. En fait, dans la paroi du cœur d'une Ascidie on peut distinguer, comme chez les Vertébrés, une couche musculaire ou myocarde et un ectocarde ou feuillet viscéral proprement dit du péricarde. Ce qui fait défaut, dans le cœur des Ascidiens, c'est un endothélium vasculaire, un endocarde. Mais il est à remarquer que les vaisseaux sanguins, pas plus que la cavité cardiaque, ne présentent aucune trace d'endothélium, tout au moins chez certaines formes (Claveline, Pérophore).

De part et d'autre, chez un Vertébré comme chez un Ascidien, le cœur est un vaisseau cardiaque entouré par un feuillet péricardique embryonnaire qui se résoud, dans le cours du développement, en un myocarde et un ectocarde. Le cœur ainsi constitué siège dans une cavité péricardique close, délimitée extérieurement par un feuillet pariétal. Chez les Vertébrés le vaisseau cardiaque présente, comme tous les autres vaisseaux, une paroi endothéliale; chez les Clavelines le vaisseau cardiaque présente les mêmes caractères que tous les autres vaisseaux du corps; il est dépourvu d'endothélium vasculaire.

Au sac péricardique constitué de deux parties, le cœur et le péricarde proprement dit, se rattache, chez la Claveline, et probablement chez tous les Tuniciers, un autre organe que nous appelons l'épicarde. L'épicarde constitue, chez la larve de la Claveline après sa transformation et chez l'Ascidie fixée, un tube aveugle bifurqué en avant et s'ouvrant, par deux orifices distincts, l'un droit, l'autre gauche, dans la cavité branchiale,

entre l'entrée de l'œsophage et l'extrémité postérieure de la gouttière hypobranchiale. L'épicarde comprend donc : un cul de sac épocardique, deux tubes épocardiques et deux orifices épocardiques. Les cavités de l'épicarde sont délimitées par un épithélium plat qui, au niveau des orifices, se continue avec l'épithélium du sac branchial. Le cul de sac épocardique, aussi bien que les tubes, sont aplatis de bas en haut. En arrière la cavité du cul de sac se réduit à une fente horizontale; puis, par suite de l'accolement des épithéliums plats formant l'un le plancher l'autre la voûte du cul de sac épocardique, l'organe se réduit à une lame cellulaire horizontale. Cette lame, qui dans la larve représentée planche X, figures 1a à 1g, n'atteint pas l'extrémité postérieure du cœur, s'accroît de plus en plus vers l'arrière; bientôt elle dépasse le cœur, pénètre dans le stolon, s'allonge avec lui, se bifurque avec lui, s'engage dans ses branches collatérales et jusques dans les bourgeons qui naissent de ces branches. C'est cette lame épocardique, depuis longtemps décrite chez la Pérophore, qui, chez cette espèce comme chez la Claveline, constitue dans le stolon une sorte de cloison membraneuse subdivisant en deux moitiés la cavité des stolons et de leurs branches. C'est encore aux dépens de cette lame, comme Kowalevsky l'a démontré en premier lieu, que naît la vésicule interne des bourgeons de la Pérophore; il en est de même chez la Claveline. Loin de disparaître dans le cours de l'évolution, comme le pense Seeliger, l'organe épocardique joue un rôle capital dans le phénomène du bourgeonnement. Kowalevsky a le premier bien décrit cette cloison médiane des stolons chez la Pérophore (22); c'est lui qui a montré qu'elle se constitue de deux lames cellulaires accolées; c'est lui qui a reconnu le premier que la cavité délimitée par ces lames cellulaires s'ouvre dans le sac branchial, entre le fond de l'endostyle et l'entrée de l'œsophage. Seulement il n'a pas connu l'existence des deux orifices de communication et il n'a pas vu que, par son développement, cet organe se rattache étroitement au sac péricardique. Plusieurs auteurs récents et Della Valle (37) en particulier ont totalement méconnu ces données anatomiques.

L'on sait depuis longtemps que, dans les stolons des Ascidies sociales, il existe deux courants sanguins inverses, l'un centripète, l'autre centrifuge. Ces deux courants sont séparés l'un de l'autre par la lame épocardique (cloison stoloniale) et comme cette dernière n'atteint jamais l'extrémité même du stolon, le courant centrifuge arrivé près de cette extrémité, contourne le bord de la lame épocardique et se continue dans le courant centripète.

Le cœur est toujours placé immédiatement sous le cul de sac épocardique et accolé à ce dernier. Le plancher de l'épicarde est intimement uni au péricarde, aux deux côtés du raphé cardiaque, de telle sorte que la paroi cellulaire qui forme le plancher de l'épicarde ferme supérieurement la gouttière cardiaque et constitue à proprement parler le raphé du cœur. N'était la présence de l'épicarde, le vaisseau cardiaque présenterait dans toute sa longueur une fente ouverte. C'est ainsi que l'épicarde est organiquement lié au péricarde et au cœur. Il joue aussi un rôle important dans la régulation du courant sanguin. Quand le cœur se contracte d'arrière en avant, il sort de son orifice antérieur un courant qui se dirige d'arrière en avant sous l'épicarde et se continue sous la gouttière hypobranchiale. C'est ce courant, ce vaisseau, si l'on peut ainsi parler, qui répond à l'artère branchiale primaire des Vertébrés, le cœur occupant la même position et affectant les mêmes rapports chez les Tuniciers que chez les Vertébrés.

Le sang passe, de ce vaisseau ventral médian, sur les faces latérales du sac branchial, pour gagner la ligne médio dorsale. Là il donne lieu à un courant antéro-postérieur médian, à un vaisseau dorsal, qui se porte d'avant en arrière, au-dessus du sac branchial, de l'œsophage et de l'estomac. Il est homologue au courant aortique des Vertébrés. Il règne donc au-dessus de l'épicarde qui lui même est sous-jacent à l'œsophage. Quand, ce qui ne tarde pas à se produire, chez la Claveline, la lame épocardique dépasse en arrière le cul de sac de l'estomac, ce courant pour arriver à l'orifice postérieur du tube cardiaque doit contourner le bord postérieur libre de la lame épicar-

dique. Quand, aux dépens du pied de la jeune Claveline fixée, s'est développé un tube stolonial, la lame épocardique s'est étendue jusques près de l'extrémité du stolon. C'est donc en ce point que se fera alors la réflexion du courant dorsal ou sus-épocardique dans le courant ventral ou sous-épocardique.

Chez les Ascidies simples, au lieu d'un stolon il se produit des espaces stloniaux dans l'épaisseur de la tunique externe. Ces espaces, à tort désignés sous le nom de vaisseaux du test, sont constitués comme le stolon des Ascidies sociales. Chaque espace tubulaire, délimité par l'épiderme, est divisé par une cloison membraneuse, homologue à la lame épocardique des Clavelines et des Pérophores, en deux vaisseaux sanguins, l'un centripète, l'autre centrifuge.

L'épicide, en séparant l'un de l'autre les deux courants principaux des Ascidiens, le courant postéro-antérieur, ventral, hypobranchial ou sous-épocardique, du courant antéro-postérieur, aortique, ou sus-épocardique, joue donc un rôle important dans la régularisation du torrent circulatoire.

Les deux formations, dont nous venons de parler, le péricarde et l'épicide se rattachent donc intimement l'une à l'autre tant, au point de vue anatomique, qu'au point de vue physiologique. Elles se lient aussi l'une à l'autre par leur génèse. Le péricarde, dont une partie constitue le tube cardiaque, et l'épicide naissent d'une même ébauche et constituent des parties différenciées d'une même formation embryonnaire que nous désignons sous le nom de procarde.

Le procarde se constitue de deux portions latérales non-seulement distinctes, mais séparées l'une de l'autre, de deux bourrelets procardiques, qui naissent l'un et l'autre de l'hypoblaste, au plancher de la cavité branchiale, vers la limite entre le sac branchial et l'œsophage. Ces deux bourrelets cellulaires pleins d'abord, adhérents à l'hypoblaste dont ils proviennent, s'en détachent bientôt vers le milieu de leur longueur, puis à leur extrémité postérieure; ils constituent alors deux cylindres procardiques, fixés seulement par leur extrémité antérieure.

Ces cylindres, sous-jacents à l'œsophage, s'accolent l'un à

l'autre dans la plus grande partie de leur longueur; ils restent seulement écartés près de leur insertion à la paroi du sac branchial, entre le fond de la gouttière hypobranchiale et l'entrée de l'œsophage. Les deux cylindres sont toujours d'inégales dimensions : le gauche est toujours plus volumineux que le droit.

Bientôt une cavité apparaît dans chacun des organes, et presque aussitôt après, les deux cylindres s'étant soudés entr'eux, les deux cavités se mettent en communication l'une avec l'autre. Les portions terminales des cylindres soudés entre eux donnent ainsi naissance à une vésicule unique, dont la cavité est délimitée par un épithélium formé d'une assise unique de cellules. Cette vésicule se rattache à l'hypoblaste branchial par deux cordons pleins, les restes des deux cylindres procardi-ques. Mais bientôt ces cordons s'excavent à leur tour; il en résulte la formation de deux tubes ou canaux par lesquels la cavité de la vésicule se met en communication avec la cavité branchiale. La vésicule terminale constitue l'ébauche du sac péricardique; les deux tubes qui le rattachent au sac branchial sont les premiers rudiments de l'épicarde.

La vésicule présente son plus grand diamètre dans le sens transversal; son diamètre vertical est beaucoup moindre. Son plancher, qui regarde la face ventrale de la larve, est convexe; sa voûte présente une concavité bien marquée du côté de l'œsophage. Cette concavité est le premier indice de la cavité cardiaque. C'est en effet la voûte incurvée de la vésicule qui devient la paroi du cœur; son plancher donne naissance au péricarde proprement dit.

A ce moment l'ébauche commune du péricarde et de l'épicarde affecte l'apparence non pas d'un diverticule unique, mais d'un double diverticule partant du fond du sac branchial. L'hypoblaste se continue dans la paroi de ces deux culs de sacs, confondus, à leur extrémité, en une cavité unique.

Au stade suivant le sac péricardique se sépare par étranglement des deux tubes qui mettaient sa cavité en communication avec la cavité branchiale; à partir de ce moment il

constitue un sac clos dont la section transversale a la forme d'un croissant.

Déjà avant le moment où la séparation s'accomplit, les deux tubes épocardiques se sont distendus, en deça des étranglements qui vont les séparer du sac péricardique. Les deux tubes s'accolent et puis se soudent entre eux, au niveau de ces dilatations. Il en résulte la formation, au dessus du sac péricardique, d'une nouvelle vésicule, dont le plancher ferme supérieurement la cavité du cœur et qui reste en communication par deux orifices avec le sac branchial. Cette nouvelle vésicule c'est le cul de sac épocardique. Dès ce moment se trouvent réalisés les organes qui persisteront, en se modifiant seulement dans leur forme et dans leurs dimensions, pendant toute la durée de la vie.

Le sac péricardique s'allonge dans le sens antéro-postérieur et donne naissance à deux demi-tubes emboîtés l'un dans l'autre : le cœur et le péricarde proprement dit. Les cornes du croissant, que l'on voit à la coupe transversale du sac, se rapprochent l'une de l'autre et par là la largeur du raphé cardiaque diminue; le feuillet viscéral du sac, constituant la paroi du cœur, donne naissance, en se différenciant, au myocarde et à l'ectocarde. La paroi cardiaque et le péricarde proprement dit restent en continuité l'un avec l'autre le long du raphé.

En même temps l'épicarde s'allonge considérablement; le cul de sac terminal transformé en une longue cavité aplatie de haut en bas conserve avec le cœur ses rapports primitifs. Les deux embouchures du cul de sac s'allongent également; elles continuent à s'ouvrir dans le sac branchial. Le cul de sac épocardique, en se développant d'avant en arrière, entraîne avec lui le cœur; celui-ci gagne la face ventrale de l'estomac, après avoir siégé au début sous l'œsophage. Le cul de sac épocardique, réduit à une double lame cellulaire dépasse en arrière le sac péricardique; il s'engage dans le pied de la Claveline fixée, puis dans les stolons qui en partent, séparant partout le courant aortique ou sus-épocardique du courant branchial ou sous-épocardique.

Le mode de développement du procarde indique clairement que nous avons affaire ici à un processus cœnogénétique : comme cela se présente si fréquemment en embryogénie, une ébauche cellulaire pleine et massive se développe là où primitivement se produisait une invagination. Il résulte clairement de toute l'étude que nous venons de faire, que les cavités péricardique et épicaudique, de par leur origine, sont des dépendances de la cavité branchiale. Le cœur, le péricarde et l'épicaudique se développent aux dépens de l'hypoblaste branchial.

Ce qui n'est pas moins remarquable, c'est l'existence de deux ébauches distinctes, contribuant concurremment à la genèse des organes cardiaques. Nous voyons se reproduire, chez les Ascidiens, le fait bien connu de la dualité originelle du cœur des Vertébrés supérieurs. De même que les autres organes médians, le système nerveux et la notocorde, le sac péricardique et par conséquent le cœur de la Claveline se développent aux dépens de deux ébauches, l'une droite, l'autre gauche, procédant probablement l'une du premier blastomère droit, l'autre du premier blastomère gauche. Ce qui est remarquable ici c'est l'inégalité des deux ébauches procardiques : nous avons toujours trouvé que l'ébauche droite est moins volumineuse que celle de gauche.

## II. Développement du Cœur et de ses dépendances chez le Bourgeon.

Nous n'avons pas l'intention de faire ici l'histoire complète du développement du bourgeon chez la Claveline.

Il existe deux travaux sur le bourgeonnement chez les Ascidies sociales. L'un, le plus ancien des deux, a eu pour objet la *Perophora Listeri*. C'est le mémoire bien connu de Kowalevsky (22). Nous avons refait après lui le développement du bourgeon de la Pérophore de Naples. Des bourgeons de tout âge ont été débités en coupes transversales et longitudinales et, en tout ce qui concerne les premières phases du développement, nous n'avons pu que confirmer point par

point les données fournies par l'éminent naturaliste russe, sans avoir rien à ajouter, rien à rectifier à son excellente description. Nous sommes arrivés à des résultats différents en ce qui concerne l'évolution de l'appareil génital; nous n'avons pas pu nous édifier complètement sur l'histoire du cœur et du système nerveux; mais sur tous les autres points, notamment en ce qui concerne l'origine et le mode de formation de la vésicule interne, des cavités péribranchiales et du tube digestif, nous ne pourrions que répéter ce que Kowalevsky a si parfaitement observé et si excellemment décrit.

Un second mémoire, portant cette fois sur le bourgeonnement chez la Claveline a été fourni par Seeliger (36). Sur bien des points les conclusions de cet auteur s'écartent considérablement des résultats de Kowalevsky. A en croire Seeliger le développement du bourgeon de la Claveline différerait notablement de celui de la Pérophore.

En est-il réellement ainsi? nous ne le pensons pas. Tout ce que nous avons vu du développement du bourgeon de la Claveline est conforme à ce qui se passe chez la Pérophore, à de petites différences de détails près. Seeliger se trompe quand il dit que la vésicule interne se sépare très tôt de la cloison stoloniale, dont il ignore d'ailleurs les rapports avec l'individu agame. Cette séparation ne se produit à aucun stade du développement. Il fait erreur aussi quand il annonce que la vésicule interne se subdivise en deux parties dont l'une constituerait l'ébauche du tube digestif, l'autre le premier rudiment de la cavité péribranchiale. Chez la Claveline, comme chez la Pérophore, la vésicule interne primitive se divise non pas en deux vésicules secondaires, dont l'une serait ventrale, l'autre dorsale, mais bien en trois vésicules, l'une médiane et symétrique, qui devient le sac branchial et donne naissance à tout le tube digestif, les deux autres latérales. Ces dernières, qui se séparent de plus en plus complètement de la vésicule médiane, avec laquelle elles communiquent largement pendant toute la première période du développement, constituent les cavités péribranchiales et ne se mettent que très tard en

communication l'une avec l'autre, au-dessus du sac branchial. Seeliger a pris pour un diverticule du sac branchial engendrant le péricarde et le cœur une partie de la cloison stoloniale (lame épocardique), dilatée en un large espace en deça de la vésicule interne proprement dite; le cœur se forme non pas aux dépens de cette dernière, mais bien aux dépens du pédicule de la vésicule interne. Seeliger admet que le cul de sac, qu'il considère comme l'ébauche du cœur et qui n'est en réalité que l'épicarde du bourgeon, se sépare complètement du sac branchial; cette séparation ne se produit jamais; l'épicarde est un organe permanent qui reste en communication avec la cavité branchiale pendant toute la durée de l'existence du bourgeon.

Pour arriver à se faire une opinion sur ces différents points il n'est pas nécessaire de retracer toute l'histoire du développement du bourgeon. Nous avons représenté planche XI, figures 1 à 12, une série de coupes transversales d'un jeune bourgeon. Nous allons décrire ces coupes.

La figure 1 représente la neuvième coupe de la série. Au milieu se voit le sac branchial, qui montre du côté de la face ventrale la gouttière hypobranchiale. A droite et à gauche se voient les coupes de deux vésicules aplaties, interposées entre l'hypoblaste branchial et l'épiderme. Ces vésicules s'étendent dans la partie dorsale du bourgeon et leurs extrémités supérieures s'insinuent partiellement entre l'épiderme et un organe médio-dorsal, qui présente, à la coupe, une cavité en forme de fente. Les deux vésicules latérales sont les cavités péribranchiales; l'organe médio-dorsal est le système nerveux. Entre les lames épithéliales constituant les parois de ces différents organes entre l'hypoblaste branchial et l'épithélium péribranchial, entre celui-ci et l'épiderme, entre la gouttière hypobranchiale et l'épiderme se voient des cellules mésoblastiques, les unes arrondies, d'autres fusiformes ou étoilées.

Le système nerveux est non seulement sous-jacent mais adjacent à l'épiderme. Nous n'insisterons pas ici sur les particularités que présente la paroi du système nerveux.

Les coupes précédentes, la 8<sup>e</sup> et la 7<sup>e</sup> sont très semblables à

celle que nous venons de décrire; elles montrent, comme cette dernière, les deux cavités péribranchiales séparées entre elles par le système nerveux et le sac branchial.

La 6° montre les extrémités antérieures terminées en culs de sac des deux cavités péribranchiales.

La 5° ne présente plus de traces de ces vésicules latérales.

Les coupes 10 et 11 sont aussi semblables à la 9°; seulement les vésicules latérales descendent plus bas.

La 12° (fig. 2) montre à droite du système nerveux l'extrémité aveugle de l'intestin, accolée à la cavité péribranchiale. Il est à remarquer que la position réelle des organes est inverse. La moitié droite dans toute cette série de figures représente la moitié gauche du corps et vice versa, ce qui dépend de ce que les coupes faites au microtome, d'avant en arrière n'ont pas été retournées sur le porte-objet.

La 14° coupe (fig. 3) montre la cavité péribranchiale, à gauche, sous la forme d'un diverticule de la cavité branchiale. Les coupes étant légèrement obliques, à droite la cavité apparaît encore sous la forme d'une vésicule close, séparée du sac branchial. En *Int.* se voit la coupe transversale de l'intestin.

La 15° coupe (fig. 4) montre à droite la communication entre la cavité péribranchiale, et le sac branchial. L'examen de la série des coupes 6 à 15 démontre clairement qu'à ce stade du développement il existe encore deux cavités péribranchiales distinctes, complètement séparées l'une de l'autre. Elles communiquent toutes deux, par un large orifice, avec le sac branchial. Elles constituent deux diverticules du sac branchial dirigés de bas en haut et d'arrière en avant.

Les coupes 16 à 21 sont semblables à la coupe 15, avec cette seule différence, qu'elles ne montrent plus aucune trace des diverticules péribranchiaux. La cavité branchiale y est plus étendue que dans les coupes précédentes et le système nerveux apparaît dans toutes ces coupes, sous la forme d'une plaque cellulaire adjacente à la face interne de l'épiblaste.

La coupe 21 montre l'entrée de l'œsophage sous la forme d'une gouttière s'ouvrant dans la cavité branchiale. A la place

occupée dans les coupes précédentes par la gouttière hypobranchiale, se voit un repli de la paroi, saillant dans la cavité branchiale; il en résulte que la coupe transversale de cette cavité prend la forme d'un bissac.

Coupe 22. (fig. 5) La cavité branchiale se montre divisée en deux cavités distinctes, situées l'une dans la moitié droite, l'autre dans la moitié gauche du corps. La plaque nerveuse permet encore de reconnaître la ligne médiane; un peu à droite du plan médian se voit la coupe de l'intestin; un peu à gauche la coupe de l'œsophage. Cette dernière apparaît encore sous la forme d'une gouttière. L'épithélium qui constitue la paroi œsophagienne se continue encore manifestement avec l'hypoblaste formant la voûte de la cavité branchiale. Le repli que formait le plancher de cette même cavité dans la coupe précédente, s'est soulevé ici jusqu'à la voûte de la cavité et le bord supérieur de ce repli s'est accolé à la lèvre postérieure de l'orifice œsophagien. Il en est résulté la subdivision de la cavité branchiale en deux cavités latérales. Ces deux larges cavités que montre la coupe 22 (fig. 5) ne sont autre chose que les orifices épicaudiques, et il ressort clairement de l'étude du bourgeon dont nous nous occupons, que ces orifices se forment ici secondairement par subdivision d'une cavité primitivement unique. Cette subdivision résulte du soulèvement du plancher de la cavité branchiale, en arrière de l'endostyle, en un repli dont le bord supérieur libre s'accrole et puis se soude à la voûte de la cavité, immédiatement en arrière de l'entrée de l'œsophage.

La coupe 24 (fig. 6) nous montre la coupe de l'épicarde, dont le plancher, soulevé en un repli vertical, divise incomplètement la cavité en deux parties latérales. Cette coupe intéresse le bord postérieur du repli dont nous avons signalé le bord antérieur, au fond de la cavité branchiale, dans la coupe 21, et le milieu dans la coupe 22, représentée figure 5.

La coupe 26 (fig. 7) montre la cavité épicaudique indivise. A la paroi de l'intestin sont accolés, aussi bien dans cette coupe que dans la précédente (fig. 6) et dans les suivantes

(fig. 8, 9 et 10), des masses cellulaires arrondies, les unes dépourvues, les autres pourvues d'une cavité. Ces masses représentent les coupes transversales de la glande intestinale tubulaire, dont les ramifications enlacent, chez l'adulte, une grande partie de l'intestin. La coupe 34, représentée figure 9, montre en *E* l'embouchure dans l'estomac de cette glande intestinale, dont la fonction est encore fort énigmatique.

L'ébauche de système nerveux (cordon ganglionnaire viscéral), peut être poursuivie jusqu'en arrière du point où l'estomac se continue dans l'intestin (coupe 43 figurée fig. 12). Dans les dernières coupes il n'est pas possible de voir la limite entre l'ébauche neurale et l'épiderme; elle paraît être un simple épaissement de l'épiblaste (fig. 10, 11 et 12).

Les figures 8, 9, 10 et 11 qui représentent les coupes 31, 34, 36 et 39, montrent, sous le système nerveux, l'ébauche des organes sexuels. Nous attirerons dès à présent l'attention sur deux particularités relatives à cette ébauche. Son siège sous le système nerveux en fait un organ médian. Sa forme est celle d'une vésicule dont le grand axe croise transversalement le tronc d'origine de la glande intestinale. Elle est placée au-dessus du tube digestif, entre celui-ci et le système nerveux, tandis que l'épicarde et le cœur, dont nous allons parler, sont sous-intestinaux. Nous reviendrons plus loin sur la description de cette ébauche génitale, dans le chapitre qui traitera du développement de l'appareil sexuel.

La coupe 31 (fig. 8) passe par l'extrémité antérieure du sac péricardique et du tube cardiaque. Ce tube est ouvert en avant et communique avec les espaces vasculaires ambiants. La coupe montre que le sac péricardique se termine en avant par deux cornes latérales délimitant à droite et à gauche la cavité du cœur. Les coupes 29 et 30 permettent de reconnaître que ces deux cornes se terminent en cul-de-sac l'une et l'autre. L'extrémité antérieure du sac péricardique et celle du cœur sont sous-jacentes à l'organe épicaudique, qui présente encore, à ce niveau, une très large cavité; le sac péricardique est accolé à la lame épithéliale qui constitue le plancher de la cavité épicaudique.

La figure 9, qui représente la 34<sup>e</sup> coupe, montre en haut la cavité épiscopordique, en bas le sac péricardique. Le feuillet viscéral du sac péricardique constitue la paroi du cœur. Il est formé par un épithélium plat. La cavité cardiaque est délimitée par une ligne très nette. Immédiatement en dehors se voit une rangée de points brillants : ce sont les coupes de fibrilles musculaires siégeant dans les cellules épithéliales de la paroi cardiaque. La couche formée de fibrilles représente le myocarde; la couche formée par le protoplasme et les noyaux cellulaires est l'ectocarde. Le feuillet pariétal du péricarde (péricarde proprement dit) est formé par un épithélium plat. Les deux feuillets du sac péricardique se continuent l'un avec l'autre, aux deux côtés de la fente cardiaque. Aux côtés de cette fente péricarde et épiscoparde sont soudés l'un à l'autre. Une partie de l'épithélium constituant le plancher de l'épiscoparde ferme la fente cardiaque et constitue le raphé du cœur. La cavité de l'épiscoparde présente dans le plan médian son minimum de hauteur : elle a la forme d'un 8 couché horizontalement.

La figure 10 (coupe 36) montre l'épiscoparde subdivisé en deux tubes inégaux, siégeant l'un à droite l'autre à gauche du plan médian. Ces deux tubes sont accolés au sac péricardique.

La figure 11 (coupe 39) montre ces deux tubes plus réduits. La gouttière cardiaque est ouverte supérieurement.

La figure 12 (coupe 43) ne montre plus rien, à gauche, du tube épiscopardique. Le fond en cul de sac de la branche de ce côté se trouve sur la coupe 41. On distingue au contraire dans la coupe 43 le fond du cœcum épiscopardique droit. Le sac péricardique est très large à ce niveau; le tube cardiaque est largement ouvert en haut.

Nous n'avons pas représenté les coupes subséquentes de ce bourgeon : ces figures auraient fait double emploi avec celles que nous avons représentées, planche XV, figure 1 à 7 et qui représentent, à une moindre échelle, des coupes transversales d'un bourgeon un peu plus âgé. En suivant cette série de coupes non représentées du bourgeon figuré planche XI, il est facile de constater qu'ici, comme dans le bourgeon de la

planche XV, le sac péricardique prend en arrière la forme d'une gouttière de plus en plus largement ouverte en haut : il ne montre bientôt plus, à la coupe transversale, qu'une fente horizontale comme dans les figures 5 et 6 de la planche XV; plus en arrière encore le plancher et la voûte de cette fente se rapprochent l'un de l'autre; la fente se rétrécit, puis disparaît totalement, le sac péricardique se continuant en arrière en une mince lame membraneuse comme dans la figure 7 de la planche XV. Cette membrane est formée par l'accrolement de deux épithéliums plats; on peut la poursuivre, à travers le pied du bourgeon jusques dans la cloison des stolons. Comme Kowalevsky l'a le premier reconnu chez la Pérophore, cette cloison que nous avons appelée la lame épocardique est formée par deux couches cellulaires accolées l'une à l'autre; entre les deux existe une cavité virtuelle. Il résulte clairement de l'étude que nous venons de faire, que chez le bourgeon cette cavité communique avec la cavité péricardique, tandis que dans l'individu qui provient de la transformation de la larve, elle communique non pas avec le péricarde mais avec le sac branchial, par l'intermédiaire de l'épicarde. C'est ce que nous avons démontré plus haut.

De ce fait que la cloison stoloniale affecte des rapports différents dans l'individu agame et chez le bourgeon sexué il résulte que les orifices du cœur ne présentent pas les mêmes rapports avec les espaces sanguins chez la larve transformée d'une part, chez le bourgeon de l'autre. Chez l'individu qui provient de l'œuf et qui, comme on sait, reste stérile, les deux extrémités du cœur et les deux orifices terminaux du tube cardiaque se trouvent l'un et l'autre en dessous de l'épicarde et par conséquent de la lame stoloniale. Le sac péricardique est enroulé autour du courant sanguin sous épocardique et la direction du courant est la même en arrière du cœur, dans le tube cardiaque et en avant du cœur. Il est inverse au contraire, sous l'épicarde et au dessus de l'épicarde.

Dans les bourgeons au contraire l'orifice postérieur du cœur est sus-épocardique, tandis que son orifice antérieur est sous-

épícardique. Il en résulte que, chez le bourgeon le courant stolonial sous-épícardique n'aboutit pas à l'extrémité postérieure du cœur, comme dans l'individu agame, mais bien à son extrémité antérieure. Au contraire le courant stolonial sus-épícardique aboutit, chez le bourgeon, à l'extrémité postérieure du cœur, tandis que chez l'individu agame ce courant n'affecte pas de rapports immédiats avec le cœur.

L'on ne possède pas jusqu'ici les éléments nécessaires pour trancher la question de savoir si le courant sous-épícardique de l'individu agame se continue dans le courant sous-épícardique du bourgeon ou au contraire dans le courant sus-épícardique de ce dernier. Suivant que l'une ou l'autre de ces hypothèses se réalise la direction des contractions cardiaques et celle des courants sanguins doit être semblable ou inverse dans l'individu qui provient d'une larve et dans les bourgeons qu'il engendre.

*Résumons maintenant les faits relatifs à la constitution et aux rapports des organes cardiaques, tels qu'ils ressortent de l'examen des bourgeons, partiellement représentés dans les planches XI et XV.* — Le sac péricardique de ces bourgeons consiste en une simple dilatacion vésiculiforme de la cloison stoloniale. Cette vésicule présente ceci de particulier que sa paroi dorsale est invaginée dans sa paroi ventrale. Cette paroi dorsale invaginée du sac péricardique constitue la paroi cardiaque.

Le tube épícardique au contraire, complètement séparé de la cloison stoloniale, constitue, avec le sac branchial, une seule et même formation. Ce diverticule, qui communiquait d'abord avec le sac branchial par un orifice unique, se subdivise à son origine, à la suite de la formation d'un repli médian qui, partant du plancher de la cavité commune primitive, se soude enfin par son sommet à la voûte de la cavité, immédiatement en arrière de l'entrée de l'œsophage. Il en résulte que l'orifice de communication primitif se subdivise en deux orifices latéraux, séparés l'un de l'autre par le repli dont le bord antérieur devient le fond de la cavité branchiale. Ces deux orifices,

semblables aux orifices épicaudiques de la larve mettent en communication le sac branchial avec le cul de sac épicaudique. Ces orifices, pour être analogues à ceux de la larve, n'en ont pas moins un tout autre mode de formation.

Le cul de sac épicaudique est bilobé en arrière. Il se termine par deux cœcums, accolés à l'extrémité antérieure du sac péricardique, avec lequel ils affectent des rapports semblables à ceux que nous avons fait connaître chez de jeunes larves.

Avant de conclure à la gènèse des formations cardiaques chez le bourgeon de la Claveline, nous ferons connaître les particularités que nous avons constatés chez un bourgeon plus jeune, dont nous avons représenté quelques coupes transversales planche XVI figures 3*a* à 3*e*.

La coupe représentée figure 3*a* montre en *œ* la coupe de l'œsophage; en *Int.* l'intestin; en *T. Ep* la tube épicaudique; en *S. Pe* le sac péricardique. En suivant d'arrière en avant la série des coupes transversales, en partant de celle que nous avons représentée (fig. 3*a*), l'on constate que le tube épicaudique communique largement en avant, par un orifice unique, très large, avec le sac branchial. Pharynx et épicaudique constituent encore une seule et même cavité. En 3*b* l'on voit que le tube épicaudique se bifurque en arrière en deux branches.

Figure 3*c*. La branche à gauche communique avec le sac péricardique. Figure 3*d*. La même communication s'est établie à droite entre l'épicaudique et le péricardique. Figure 3*e*, la cavité commune est plus réduite. En suivant d'avant en arrière la série des coupes l'on constate que la réduction s'accuse de plus en plus; le plancher tend à s'accoler à la voûte comme dans la figure 6 (pl. XV); plus en arrière encore les deux lames épithéliales se sont confondues en une cloison transversale comme en figure 7 (pl. XV). Cette lame on peut la poursuivre jusques dans le stolon d'où émane le bourgeon.

Il résulte de l'examen de la série des coupes successives faites à travers le bourgeon partiellement représenté pl. XVI, figure 3*a* à 3*e*, que le péricardique, l'épicaudique et le sac branchial sont des parties, incomplètement séparées l'une de l'autre, de

la vésicule interne du bourgeon. Celle-ci procède de l'écartement des deux lames cellulaires qui constituent la cloison stoloniale. Les cavités du sac branchial, du tube épicaudique et du sac péricardique, communiquent entre elles; elles sont des parties incomplètement séparées d'une seule et même cavité primitive.

Cependant, le sac péricardique a commencé à se séparer de l'épicarde, et l'étude de ce bourgeon nous permet de nous faire une idée très exacte de la manière dont s'accomplit cette séparation. Les premiers indices de la formation du cœur ont apparu : l'épithélium péricardique s'est épaissi à la voûte de la cavité; il a donné lieu à la formation d'une plaque cardiaque (fig. 3c, 3d, 3e, *P. Car.*). Cette plaque déprimée, a commencé son mouvement d'introflexion ou d'invagination dans la cavité du péricarde. Il en résulte qu'elle se trouve sur un plan plus inférieur que la voûte de la cavité épicaudique future. Au point correspondant à l'extrémité antérieure du cœur futur, la gouttière cardiaque devait se terminer aux stades plus jeunes par un cul de sac formé par la voûte de la cavité. Le fond de ce cul de sac refoulé en bas et en avant s'est accolé au plancher de la cavité, s'est ensuite soudé avec lui, et enfin un orifice a apparu dans la soudure. Il en est résulté l'établissement d'une voie de communication entre l'espace sanguin sus-épicaudique et le sinus sous-épicaudique. Cet orifice répond à l'extrémité antérieure du cœur.

Au stade que nous considérons épicaudique et péricarde communiquent encore entre eux, aux côtés de cet orifice (fig. 3c et 3d). Plus tard ces communications cessent d'exister (pl. XI) et dès lors la vésicule interne primitive du bourgeon s'est subdivisée en deux parties distinctes : sac branchial et épicaudique, en avant, péricarde et cloison stoloniale en arrière. Il résulte de ce mode de développement du sac péricardique et du cœur, très différent de celui de la larve, que, tandis que chez la larve et l'individu agame qui en provient, le tube épicaudique se continue en arrière dans la lame épicaudique, le sac péricardique entièrement clos, étant tout entier sous

jaçant à l'épicarde, chez le bourgeon le tube épicaudique se termine en cul de sac et le péricarde s'ouvre en arrière dans la cavité virtuelle de la cloison stoloniale.

*Résumons l'histoire de la gènèse du cœur et de ses dépendances chez la Claveline.* — Chez la Claveline, comme chez la Pérophore, la vésicule interne du bourgeon résulte de l'écartement des deux lames cellulaires adjacentes de la cloison stoloniale. La vésicule, allongée dans le sens de l'axe du bourgeon se continue en arrière dans la cavité virtuelle de la cloison stoloniale. Cette vésicule se divise transversalement en une portion terminale et une portion basilare. La portion terminale de la vésicule donne naissance au sac branchial et au tube épicaudique, qui ne sont que des parties incomplètement séparées de la vésicule primitive et à des diverticules secondaires, les cavités péribranchiales et le tube digestif proprement dit.

La portion basilare engendre le sac péricardique, dont la voûte invaginée devient la paroi cardiaque. Les portions terminale et basilare de la vésicule interne communiquent largement entre elles au début. Mais bientôt la voûte invaginée de la vésicule basilare donne lieu à une gouttière cardiaque qui se termine en avant par un cul de sac. Le fond de ce dernier va s'accoler, dans le plan médian du bourgeon, au plancher de la cavité; une perforation se montre bientôt dans la soudure; elle répond à l'orifice antérieur du cœur. Puis, par une sorte d'étranglement progressif les deux portions de la vésicule interne primitive se séparent l'une de l'autre, aux deux côtés de l'orifice antérieur du cœur.

A ce moment la cavité épicaudique se termine en arrière pas deux culs de sacs superposés au péricarde et accolés à ce dernier en avant. La gouttière cardiaque est encore largement ouverte. Elle se ferme incomplètement par rapprochement de ses bords et l'allongement du tube épicaudique, superposé au péricarde, et accolé à ce dernier aux côtés de la fente cardiaque, permet la formation d'un véritable pont épithélial, qui, réunissant entre elles les lèvres de la fente du cœur, justifie son nom de la raphé cardiaque.

En même temps que s'opèrent ces changements, le plancher de la vésicule terminale se soulève, en arrière de la gouttière hypobranchiale en une repli dont le sommet atteint la voûte de la vésicule, immédiatement en arrière de l'entrée de l'œsophage. Le bord antérieur de ce repli devient le fond du sac branchial ; son apparition amène la subdivision en deux ouvertures latérales de la large communication primitive entre le sac branchial et l'épicarde. *Le mode de développement et les rapports anatomiques des organes cardiaques, sont donc tout différents chez l'individu qui procède d'une larve urodèle et chez celui qui provient d'un bourgeon.*

### III. Structure du Cœur de l'adulte.

N'était l'union des lèvres de la fente du cœur avec le plancher de l'épicarde, la gouttière cardiaque serait ouverte, non seulement à ses deux bouts, mais également dans toute la longueur de sa face dorsale. Le cœur n'est jamais par lui-même un tube complet, mais bien une gouttière ouverte supérieurement et dont les lèvres se continuent en dehors avec le péricarde, dans le sens restreint du mot. Comme aux deux côtés de la fente cardiaque le péricarde est soudé à l'épicarde, celui-ci réunit en fait les deux lèvres de la gouttière cardiaque, de façon à compléter le tube. Une étroite bande épithéliale, formant une partie du plancher de l'épicarde constitue la voûte du cœur. C'est cette partie de l'épithélium épicaudique que nous appelons le *raphé cardiaque*. Il ne faut pas confondre cette formation avec la *fente cardiaque* : le raphé s'applique sur la fente, de façon à la fermer. Chez l'adulte le raphé est extrêmement étroit ; mais il n'en existe pas moins.

Pour étudier la structure de la paroi cardiaque de l'adulte il importe de recourir à deux genres de préparations. Il faut examiner par transparence la paroi du cœur isolée, étalée et soumise au préalable à l'action de matières colorantes telles que le carmin boracique, le picrocarmin, l'hématoxyline ou d'autres ; il faut compléter les connaissances acquises de cette

manière par l'étude de coupes longitudinales et transversales de la paroi cardiaque.

Nous avons représenté planche X, figure 2 et 3A, une partie de la paroi du cœur de la Claveline vue par transparence, telle qu'elle se présente au 1/10<sup>e</sup> à Immersion de Hartnack. Cette paroi paraît formée d'un assise unique de fibres monocellulaires. Elles n'ont pas toutes la même forme; les unes sont des fuseaux s'effilant progressivement en une pointe unique à chacune de leurs extrémités; d'autres, simples à l'un des bouts sont bifurquées à l'autre extrémité; d'autres encore sont bifurquées des deux côtés. L'on en voit une, ça et là qui présente à l'un de ses bouts trois branches divergentes tandis que de l'autre côté elle reste simple ou se bifurque. Le plus souvent il existe un noyau unique pour chaque faisceau fibrillaire; il se projette d'habitude sur le milieu légèrement renflé du fuseau; rarement on remarque qu'il existe deux noyaux pour un seul faisceau; parfois même à un noyau unique correspondent deux faisceaux parallèles, mais séparés l'un de l'autre. Les faisceaux sont manifestement striés transversalement: la striation longitudinale quoique visible est beaucoup moins apparente (fig. 2). Entre les faisceaux se voit une substance finement ponctuée; mais les limites des cellules n'apparaissent pas dans la préparation d'après laquelle ont été faits les dessins. Il suffit de porter son attention sur la position des noyaux relativement à la substance fibrillaire pour reconnaître qu'ils ne sont pas entourés par la substance musculaire, mais superposés à la couche des fibrilles. C'est ce qui se voit avec la dernière évidence partout où la membrane cardiaque présente un pli et mieux encore sur les coupes réelles.

L'on ne peut distinguer qu'une assise unique de fibrilles musculaires. Celles-ci siègent dans la partie la plus profonde de la cellule, au contact immédiat de la cavité cardiaque à la face externe d'une membrane anhyste très apparente (pl. X, fig. 3B).

*Corella parallelogramma.* — (Fig. 4A et 4B). Les préparations ont été faites d'après des individus traités vivants par

l'acide picrosulfurique et conservés dans l'alcool. Ici les faisceaux fibrillaires ne sont pas fusiformes. Ils paraissent anastomosés entre eux en un réseau à mailles étroites et très allongées. Des noyaux ovalaires sont disséminés à la surface des faisceaux, à des distances à peu près égales les unes des autres. Les limites des cellules paraissent ne plus exister. Il serait fort intéressant d'observer l'action du nitrate d'argent sur ces membranes. Il est fort probable que cet agent donnerait des images très semblables à celles que l'on obtient chez les Vertébrés. Les coupes longitudinales ou obliques du cœur donnent des images très semblables à celles que l'on obtient chez la Claveline. Elles paraissent indiquer que les cellules n'ont pas perdu leurs limites (fig. 4B).

*Salpa pinnata*. — Figure 5A, paroi du cœur vue par transparence; figure 5B, coupe longitudinale. Préparations faites chez des individus traités directement par l'alcool. Les limites des faisceaux sont ici très nettement indiquées par des lignes interposées entre les faisceaux. Les faisceaux parallèles les uns aux autres sont très longs, mais cependant fusiformes. A chaque faisceau correspondent plusieurs noyaux ovalaires équidistants. Striation transversale très nette; striation longitudinale et composition fibrillaire beaucoup moins apparentes que chez la Corelle. L'on distingue cependant fort bien ici, comme chez la Corelle, que les stries transversales sont formées par des rangées transversales de grains réfringents, et que les fibrilles sont moniliformes.

Les coupes donnent les mêmes images que le cœur de la Claveline et de la Corelle.

Le péricarde est formé chez toutes les espèces examinées par une assise unique de cellules plates, légèrement renflés seulement autour des noyaux, où le protoplasme accumulé offre l'apparence d'un fuseau. Planche X, figure 6 A et 6 B, dessinées d'après le péricarde de la *Salpa pinnata*.

Il résulte de l'étude que nous avons faite du cœur de la Claveline, de la Corelle et de la *Salpa pinnata* que chez ces divers Tuniciers la paroi cardiaque est formée par une assise

unique de cellules épithéliales aplaties. Ces cellules, partiellement transformées en fibrilles musculaires, constituent l'un des plus beaux exemples que l'on puisse citer d'éléments épithélio-musculaires. Chez la Claveline les fibrilles, dans toute leur longueur, procèdent d'une même cellule; chez la Corelle et chez la Salpe il semble que plusieurs cellules interviennent concurremment dans la formation d'une même fibrille et d'un même faisceau fibrillaire. Il n'existe jamais qu'une assise unique de fibrilles musculaires.

Toutes les cellules étant transformées en substance musculaire, au contact immédiat de la membrane anhyste qui délimite la cavité cardiaque, il en résulte que l'on peut diviser cette paroi en une lamelle musculaire (myocarde) et une couche celluleuse (ectocarde). Il n'existe aucun trace d'endocarde (endothélium) chez les espèces étudiées par nous.

Il ressort de ce qui vient d'être dit que, de même que, chez les Vertébrés, le feuillet viscéral du péricarde embryonnaire (feuillet splanchnique du mésoblaste) représente en puissance le myocarde et l'ectocarde, qui l'un et l'autre dérivent d'un même épithélium cylindrique primitif, de même, chez les Tuniciers, le feuillet viscéral du péricarde (paroi cardiaque) est à la fois myocarde et ectocarde.

Nous avons en vain cherché à découvrir dans la paroi du cœur des Tuniciers des fibres et des cellules nerveuses. Il est plus que probable cependant que le myocarde est innervé, voire même qu'il existe des centres nerveux intra-cardiaques. La méthode au chlorure d'or, telle qu'elle a été pratiquée par Ranvier, dans ses admirables recherches sur le système nerveux, est toute indiquée ici pour arriver à une connaissance plus complète du cœur. Le traitement par le nitrate d'argent rendrait aussi de grands services. Mais nous n'avons pas eu l'occasion jusqu'ici de pousser plus loin l'étude du cœur des Tuniciers. Nous y reviendrons peut-être un jour.

---

## TROISIÈME CHAPITRE.

## DÉVELOPPEMENT DU TUBE DIGESTIF DE LA CLAVELINE.

L'étude du développement de la larve a montré que le tube digestif constitué, dans les premiers temps de l'évolution un organe droit et médian, s'étendant dans toute la longueur du corps, jusqu'à l'extrémité de la queue. Il comprend, chez de toutes jeunes larves, trois parties distinctes : *a/* une dilatation antérieure, qui répond à la portion précordale du tube intestinal; *b/* une portion rétrécie, pourvue d'une cavité et d'une paroi épithéliale complète, sous-jacente à la notocorde et siégeant, comme la dilatation précordale, dans la portion viscérale du tronc; *c/* une portion régnant dans toute la longueur de la queue. La paroi de cette dernière est incomplète; sa cavité n'existe bientôt plus que virtuellement. Cette troisième portion, rudimentaire, du tube digestif n'est représentée que par deux séries de cellules hypoblastiques sous-jacentes à la notocorde.

Les recherches de Kowalevsky ont établi et tous les travaux récents n'ont fait que confirmer la disparition précoce de cette troisième portion du tube alimentaire primitif. La portion caudale du mésenteron primitif s'atrophie complètement : les cellules hypoblastiques qui le constituent perdent, dans le cours du développement, leur caractère épithélial et se transforment en cellules rondes qui paraissent identiques aux globules sanguins d'origine mésoblastique.

Il en résulte que le tube digestif de l'adulte se développe tout entier aux dépens des deux premières portions du mésenteron de la larve. Ces deux portions sont médianes l'une et l'autre. Comment le tube intestinal de l'adulte procède-t-il de l'ébauche larvaire réduite à deux portions médianes, la première précordale, la seconde hypocordale? C'est là un point qui n'a guère attiré l'attention et qui présente cependant, à notre avis, une très grande importance.

Il importe au plus haut point de savoir comment, aux dépens de l'appareil médian et symétrique de la larve, naît le tube digestif partiellement asymétrique et latéral de l'adulte. L'on s'est représenté le développement en admettant que l'ébauche médiane primitive, en s'allongeant progressivement se replie sur elle même : se développant dans un espace très limité, son extrémité postérieure, terminée en cul de sac, qui se continuait au début avec la traînée hypoblastique de la queue, se porte vers la gauche et en haut pour aller s'ouvrir enfin dans la vésicule cloacale gauche. Dans cette hypothèse l'anus de l'adulte répondrait à l'extrémité postérieure de la seconde partie de l'intestin et l'asymétrie de l'appareil digestif ne serait qu'apparente.

C'est de cette manière que les choses se passeraient, chez les Ascidies simples, si l'on s'en rapporte aux données de Kowalevsky et des auteurs qui se sont occupés après lui du développement des Tuniciers.

L'étude du développement des bourgeons semble justifier pleinement cette manière de voir. L'on y voit en effet le tube intestinal proprement dit, naître sous la forme d'un diverticule médian de la voûte du sac branchial futur; ce diverticule s'allonger, se contourner, le fond du cul de sac se porter vers la gauche, puis se diriger en avant et en haut pour aller se mettre en rapport avec la paroi du cloaque et s'ouvrir enfin dans cette cavité. Mais il est incontestable que l'étude de la larve seule peut fournir des données certaines pour l'interprétation des processus génétiques primitifs : l'évolution du bourgeon est plus directe; l'étude des autres appareils prouve clairement que la marche du développement y est, à bien des points de vue, profondément modifiée.

Nous avons étudié avec le plus grand soin la complication progressive de l'appareil digestif chez la larve; nous allons faire connaître les faits qui ont attiré notre attention; nous formulerons ensuite les conclusions que nous en avons tirées.

Nous avons représenté planche XVI, figures 1*a* à 1*d*, quatre coupes d'une jeune larve. Son âge est suffisamment

indiqué par le fait qu'elle ne présentait encore, dans la vésicule cérébrale, aucune trace de pigment sensoriel; les vésicules dites cloacales ont fait leur apparition; elles ne sont encore indiquées que par de légères invaginations épiblastiques (fig. 1*a* et 1*b*).

L'examen des coupes successives montre que la dilatation antérieure du tube digestif passe insensiblement à la portion rétrécie et que la limite entre ces deux portions, si nettement séparées l'une de l'autre, aux stades précédents, est maintenant méconnaissable. Un coupe transversale faite au niveau des ébauches cloacales a été représentée figure 1*a*. La cavité digestive présente à la section la forme d'un T. L'extrémité inférieure de la branche verticale du T se prolonge vers la gauche en un diverticule creux à sa base, plein à son sommet. Le sommet avoisine l'invagination cloacale gauche. Ce diverticule représente l'ébauche de l'intestin proprement dit.

La coupe suivante figure 1*b* ne montre plus trace du cœcum intestinal. La cavité en forme de T de la portion médiane du tube digestif est encore très apparente.

La coupe suivante figure 1*c* montre le fond en cul de sac du tube digestif. Il a une forme trilobée. Le lobe inférieur présente encore une trace de la cavité digestive. La notocorde apparaît ici entre le système nerveux et le tube digestif. Cette coupe montre, d'une manière évidente, que le tube digestif est médian. La coupe suivante n'a pas été dessinée. La subséquente est représentée figure 1*d*. On y voit le fond du lobe inférieur et, sous la notocorde, un cordon plein, incomplètement séparé du lobe inférieur.

Ce cordon subcordal, se retrouve encore sur la coupe suivante. Il est le dernier vestige, en arrière, du mésenteron de la larve. Sur la coupe suivante, à la place du cordon subcordal se voit l'espace occupé par des cellules rondes qui, aux stades antérieurs, était rempli par la portion caudale du mésenteron. Le cordon subcordal est la cicatrice du point de continuité entre la portion restée et la portion disparue du tube digestif droit des premières phases larvaires. Il résulte clairement de

l'examen de cette larve que l'intestin naît sous la forme d'un diverticule, dont le fond est dirigé à gauche et en haut, du plancher de la portion médiane du tube digestif. Celui-ci se prolonge en arrière du diverticule intestinal, et se termine en un cul de sac, du sommet duquel partait la troisième portion intestinale de la larve plus jeune.

La même conclusion ressort avec évidence de l'étude de larves un peu plus âgées, comme celle dont nous avons représenté une série de coupes (pl. XVI, fig. 2a à 2e).

La figure 2a représente la 22<sup>e</sup> coupe de cette larve. Sous le système nerveux se voit la coupe de l'œsophage et, en dessous de ce dernier, les deux tubes procardiques, accolés l'un à l'autre et d'inégales dimensions. À gauche l'intestin coupé suivant sa longueur.

La figure 2b représente la coupe 27. Sous le système nerveux se voit la coupe de l'estomac. Du plancher de l'estomac part un diverticule dirigé à gauche et en haut : c'est l'embouchure de l'intestin.

La coupe 30 (fig. 2c) ne montre plus trace de l'intestin; mais la cavité de l'estomac est très étendue; celui-ci se prolonge donc en arrière de l'embouchure du l'intestin. Sous-jacent au système nerveux, dont il est séparé par la notocorde, l'estomac nous apparaît, tout aussi bien que le sac branchial et l'œsophage comme un organe médian.

La coupe 33 (fig. 2d) montre le fond de l'estomac; il se prolonge assez loin en arrière, sous la notocorde, sous la forme d'un cordon plein, subcordal : on peut le poursuivre jusques dans la coupe 36 (fig. 2e) et même jusques dans la coupe 37 que nous n'avons pas figurée.

Il ressort avec évidence de l'étude de ces larves que le sac branchial, l'œsophage et l'estomac sont des parties différenciées de l'ébauche primitive de la larve; ces trois parties du tube digestif sont et restent médianes et symétriques; l'estomac, terminé en cul de sac, se prolonge en arrière par un cordon cellulaire plein, très court, qui n'est qu'un reste de la portion caudale du mésentéron primitif.

L'intestin naît, sous la forme d'un diverticule secondaire du plancher de l'estomac, à quelque distance en avant du fond de cet organe. L'origine du cœcum intestinal se fait sentir à droite; elle proémine de ce côté. Le diverticule se dirige d'abord de droite à gauche puis de bas en haut et d'arrière en avant pour aboutir à la vésicule cloacale gauche. L'intestin constitue une néoformation et non un produit de transformation de l'ébauche primitive; il est une partie surajoutée à celles qui procèdent de cette ébauche. Terminé en cul de sac au début il finit par s'ouvrir dans la vésicule cloacale gauche. Son mode de développement rappelle celui des glandes. Le cœcum intestinal naît au niveau de l'extrémité antérieure de la notocorde ou bien même un peu plus en avant. Il procède plutôt de la portion précordale que de la portion subcordale du mésenteron primitif.

Il est donc certain que l'anüs ne répond pas à l'extrémité postérieure de la seconde portion du mésenteron et que l'intestin n'est pas une portion différenciée de la première ébauche du tube digestif; cette ébauche primitive reste médiane et elle se transforme en une série d'organes médians, le sac branchial, l'œsophage et l'estomac. Dans le tube digestif d'une Claveline adulte, il faut donc distinguer deux portions bien différentes : la portion descendante du tube digestif, qui résulte de la transformation de la première ébauche et la portion ascendante, qui naît toute entière d'un cœcum secondaire inséré au plancher de l'estomac, et proéminent, à son origine renflée, à droite du plan médian.

Si donc chez les Phallusiadés, les Molgulides et les Cynthiadés tout le tube digestif, à partir de l'entrée de l'œsophage, est rejeté sur l'une des faces du sac branchial, c'est qu'il s'est produit, chez les Ascidies simples, des changements de position secondaires, des altérations des rapports anatomiques primitifs.

La Claveline, qui conserve bien plus complètement les dispositions typiques que révèle l'étude du développement de la larve urodèle, nous apparaît comme un type bien moins modifié

par cœnogénèse. Nous verrons que l'étude de tous les appareils conduit à la même conclusion. La Claveline adulte est absolument organisée comme la portion viscérale du tronc de la larve étirée en longueur après l'atrophie de la queue. A notre avis le type des Clavelines auquel il faut probablement rattacher les genres *Rhopalea*, les *Diazona* et moins intimement les *Ciona* est plus archaïque que toutes les formes actuellement vivantes du groupe des *Ascidieus*.

#### QUATRIÈME CHAPITRE.

##### DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL SEXUEL.

Ganin a le premier attiré l'attention sur ce fait important que chez les *Ascidies* sociales, comme chez les *Synascidies*, l'individu qui provient de la transformation de la larve ne devient pas sexué. La souche de la colonie est stérile et c'est dans les bourgeons seuls que l'appareil sexuel se développe. Chaque zooïde engendré par voie agame est hermaphrodite et si la maturation des produits sexuels ne se fait pas toujours simultanément dans les deux appareils, il n'en est pas moins certain qu'un appareil mâle et un appareil femelle complets l'un et l'autre coexistent dans chaque individu. A ce dernier point de vue, les zooïdes nés de bourgeons, chez les *Ascidies* sociales, se comportent exactement comme les *Ascidies* simples.

Nous diviserons en deux parties le chapitre de notre travail qui traite de l'appareil sexuel des *Ascidieus*. La première aura pour objet l'étude de la formation des appareils; dans la seconde nous ferons connaître les résultats de nos recherches sur l'ovogénèse chez la Claveline. L'étude de l'ovogénèse est inséparable de l'histoire du développement de l'ovaire. La structure de l'ovaire des Tuniciers, si peu connue et si mal comprise jusqu'ici, ne peut être convenablement interprétée que si l'on a suivi l'organe depuis le moment de sa première apparition, et l'on possède jusqu'ici fort peu de données sur la

génése de l'appareil sexuel des Ascidiens. Il n'est guère douteux que les opinions si contradictoires et parfois si étranges, qui ont été émises sur l'ovogénèse des Tuniciers, tiennent en partie à ce que la constitution de l'ovaire est si peu élucidée. Pour arriver à connaître l'ovogénèse l'on a eu presque exclusivement recours à la méthode des dissociations, appliquée à des ovaires très complexes d'animaux adultes. Or, il n'est pas possible, en dilacérant des fragments d'ovaires de comprendre la structure de ces organes et de se faire une idée exacte de la constitution de cet appareil. Or il paraît bien difficile d'arriver à connaître l'ovogénèse, alors que l'on ignore la constitution de l'appareil qui engendre les œufs.

#### A. DE LA GÉNÈSE DES APPAREILS SEXUELS MALE ET FEMELLE.

Nous avons étudié la formation des organes sexuels chez la Pérophore, chez la Claveline et chez une Ascidie simple très commune sur nos côtes : la *Phallusia scabroïdes*. E. Van Beneden et Ch. Julin.

##### § I. Développement des organes sexuels chez la Pérophore.

Nous ne connaissons aucun Ascidiien qui se prête mieux que la Pérophore à l'étude de la formation de l'appareil sexuel. Aussi est-ce à cet animal que Giard et Kowalevsky se sont adressés dans les tentatives qu'ils ont faites pour résoudre cette question. L'examen de bourgeons vivants ou montés dans le baume, après coloration préalable, permet l'observation de la plupart des faits dont nous allons rendre compte.

D'après Giard, " l'ovaire et le testicule, au moment où ils se constituent, présentent exactement le même aspect; ce sont de grands culs de sac pyriformes, dont les parois présentent un grand nombre de noyaux réfringents assez analogues à ceux de l'enveloppe commune. Ces noyaux sont surtout abondants

dans le fond des culs de sac où ils forment un amas qui ne tardera pas à devenir granuleux. Bientôt dans cette matière, qui peu à peu remplit toute la cavité du cul de sac, on voit se produire des cellules arrondies à noyau bien visible.

„ Dans les culs de sac mâles les noyaux de ces cellules se segmentent et bientôt l'on a sous les yeux des cellules mères de spermatozoïdes, tout à fait comparables à celles que l'on trouve chez les animaux supérieurs, comme on peut s'en convaincre en examinant la figure 7 de notre planche XX. „

Cette description montre combien peu Giard s'est attaché à rechercher l'origine et les phases successives par lesquelles, passe l'appareil sexuel dans le cours de son évolution. Giard a laissé la question ouverte et quand Kowalevsky a fait connaître le résultat de ses études son l'origine du testicule et de l'ovaire, chez la Pérophore, il pouvait à bon droit se dispenser de citer aucun travail antérieur.

Kowalevsky (22) a vu la première ébauche des glandes génitales sous la forme d'un très petit amas plein de cellules, situé près de l'estomac, accolé au canal excréteur de la glande intestinale, au point où ce canal se bifurque. Bientôt cette sphérule cellulaire se creuse d'une cavité et se transforme en une vésicule renfermant deux ou trois cellules libres dans son intérieur. De cette vésicule part, en se dirigeant parallèlement à la portion supérieure du tube digestif, une série de noyaux entourés de protoplasma et qui se termine dans la paroi de la vésicule cloacale, un peu au-dessous de l'ouverture anale. La vésicule grandit, se remplit de cellules et se divise supérieurement en deux lobes qui se sous-divisent à leur tour.

En même temps, sur la ligne des noyaux unissant la vésicule lobée à la cavité cloacale et près de la base de la vésicule, il apparaît encore un très faible amas de cellules. De ce dernier aussi on voit partir bientôt une série de noyaux formée exactement comme la première et rejoignant également la cavité cloacale.

Cependant la vésicule génitale primitive grandit rapidement; ses lobes se multiplient et se remplissent de cellules libres.

La série des noyaux ne tarde pas à former un canal abducteur par le dédoublement des noyaux primitifs et la formation d'une lumière faisant communiquer la glande avec le cloaque. Les cellules libres des lobes donnent naissance à des spermatozoïdes et il devient évident que l'ébauche génitale primitive était le premier rudiment du testicule. Ce n'est que quand le testicule est déjà fort avancé dans son développement que le second amas cellulaire, que nous avons vu apparaître, se transforme lui aussi en glande creuse. Certaines cellules de cet amas se transforment bientôt en jeunes ovules qui permettent de reconnaître l'ovaire. La série des noyaux qui l'unit au cloaque devient un oviducte, qui, dans tout son parcours, est uni au canal déférent.

Kowalevsky a parfaitement décrit la première ébauche de l'appareil sexuel, formée d'une part d'un amas plein de cellules, d'autre part d'un cordon cellulaire qui, partant de cet amas, se prolonge jusqu'au cloaque. Mais il ne se prononce pas sur l'origine de cette ébauche. D'autre part il fait apparaître plus tard une seconde ébauche semblable à la première et tandis que celle-ci donne naissance à l'appareil sexuel mâle, celle-là devient l'appareil femelle. Il existerait deux cordons cellulaires pour représenter les ébauches des deux conduits excréteurs, comme il se constitue deux ébauches distinctes pour les deux glandes sexuelles. Les cordons cellulaires pleins donneraient naissance l'un au canal déférent, l'autre à l'oviducte. Nos conclusions ne s'accordent pas, en ce qui concernent ces différents points, avec les résultats annoncés par Kowalevsky.

Nous avons trouvé en effet qu'une même ébauche primitive donne naissance non-seulement au testicule, mais aussi à l'ovaire, à l'oviducte et au canal déférent. Il n'existe pas d'ébauche ovarienne primitivement distincte; et il n'apparaît jamais deux cordons cellulaires pleins (séries de noyaux de Kowalevsky). Le cordon primitif est et reste unique. Nous allons décrire les stades successifs de l'évolution de l'appareil.

Nous avons représenté planche XII, figure 1, le plus jeune stade observé. L'ébauche génitale occupe exactement la place indiquée par Kowalevsky. Elle siège dans la concavité de la courbe intestinale, et se projette sur la glande tubuleuse intestinale, qui montre déjà un canal excréteur s'ouvrant largement dans la dilatation stomacale et trois branches de division dirigées vers l'intestin. Elle est formée comme le décrit Kowalevsky d'un petit nombre de cellules réunies en une petite sphérule cellulaire pleine. Ces cellules sont identiques aux globules sanguins qui remplissent les espaces vasculaires voisins. De cette sphérule cellulaire part un cordon formé par une rangée unique de cellules placées bout à bout et présentant, elles aussi, tous les caractères des cellules mésoblastiques voisines. Cette trainée cellulaire décrit une courbe semblable à celle de l'intestin et se dirige parallèlement à ce dernier. A ce moment l'intestin se termine encore en cul de sac et l'anus n'est pas encore formé. Il nous a semblé que le cordon génital n'atteint pas encore, à ce stade, l'épithélium cloacal.

Des coupes de bourgeons de même âge, faites dans la direction indiquée dans la figure 1 par la ligne *a b*, ont été représentées planche XVI, figure 5*a* et 5*b*. Ces figures représentent deux coupes successives du même bourgeon. Les rapports indiqués plus haut de la masse génitale avec l'ébauche de la glande intestinale permettent de retrouver facilement dans les coupes l'ébauche sexuelle. La figure 5*a* montre en *E* la coupe de l'estomac, en *I* celle de l'intestin, en *G I* celle de la glande intestinale. La masse génitale, *E G*, est adjacente à la glande; elle se trouve placée entre elle et l'épiderme, au milieu du mésoblaste. La coupe suivante (fig. 5*b*) montre l'embouchure dans l'estomac de la glande intestinale. La masse génitale se voit immédiatement en dehors (*E G*). L'on remarque ici une particularité que nous signalerons encore plus loin à propos de la *Phallusia scabroïdes*. Quelques-unes des cellules périphériques de l'amas génital sont pourvues de prolongements semblables à ceux des cellules mésoblastiques

libres que l'on trouve dans la voisinage de l'ébauche génitale. Ça et là on constate même qu'il existe des anastomoses entre les cellules de la masse génitale et les cellules mésoblastiques voisines. Nous avons constaté le même fait, chez un bourgeon plus avancé dans son développement, pour les cellules du cordon génital.

Il en résulte que les éléments cellulaires de l'ébauche génitale ne ressemblent pas seulement aux cellules mésoblastiques ambiantes, mais qu'il existe entre eux, comme entre cellules conjonctives embryonnaires, des anastomoses protoplasmiques.

*L'origine mésoblastique de l'ébauche génitale est ici évidente.* Ce n'est que dans la suite de l'évolution que le caractère épithélial se dessine dans l'organe génital.

Dans le bourgeon dont nous avons représenté deux coupes (fig. 5a et 5b) (pl. XVI) la sphérule sexuelle n'est déjà plus une masse pleine : une cavité minuscule, intercellulaire, se montre distinctement dans la coupe (fig. 5a).

Planche XII, figure 2. L'ébauche sexuelle occupe à peu près la même position vis-à-vis du canal excréteur de la glande intestinale que dans la figure 1. Cette glande est un peu moins avancée dans son développement. Par contre la sphérule génitale présente une cavité excentrique, délimitée à gauche par une seule assise cellulaire, à droite par plusieurs assises. La sphérule a pris une apparence pyriforme. Son sommet se continue dans un cordon génital constitué comme au stade précédent.

Planche XII, figures 3, 4 et 5. Ces figures, dessinées d'après le vivant comme les figures 1 et 2, représentent l'ébauche sexuelle un peu plus avancée dans son développement. La cavité s'est étendue et, au côté opposé à l'insertion du cordon génital a apparu un sillon qui tend à diviser l'ébauche commune en deux lobes. La forme de ces lobes n'est pas parfaitement constante. Au sillon externe répond un repli interne de la paroi, divisant incomplètement la cavité primitive en deux cavités secondaires communiquant largement l'une avec l'autre. La paroi est considérablement épaissie au fond des

deux culs de sac. Elle est réduite à un épithélium simple à l'extrémité effilée de l'organe (fig. 4). Le cordon génital présente la même constitution qu'aux stades précédents. Il est maintenant possible de le poursuivre jusqu'au cloaque. Il aboutit à l'épithélium cloacal et se continue avec lui.

Figure 6. Les deux lobes du stade précédent sont maintenant beaucoup plus complètement séparés l'un de l'autre : ils constituent deux organes distincts. L'un d'eux présente une cavité beaucoup plus étendue, de forme ovoïde; il se continue par son sommet avec le cordon génital. C'est l'appareil sexuel femelle. Il est placé immédiatement sous l'épiderme, dans le mésoblaste et est par conséquent plus externe que le second organe qui, lui, est plus profondément placé. Ce dernier constitue l'ébauche de l'appareil sexuel mâle. Il dépasse l'extrémité libre de l'appareil femelle; il était sous-divisé en trois lobules dans l'exemplaire que nous décrivons ici, ce qui est exceptionnel non seulement au point de vue du nombre, mais aussi en ce qui concerne la précocité de ces lobules. Ces trois lobules creux sont délimités par une paroi cellulaire épaissie au fond des culs de sac. La cavité de l'ébauche sexuelle mâle débouche, par un très large orifice, dans la cavité de l'appareil sexuel femelle. De sorte que, à ce stade encore comme aux stades précédents, il n'existe en fait qu'une cavité unique et commune pour les deux appareils.

La figure 7 représente un stade plus avancé du développement. L'ébauche sexuelle femelle ne s'est guère modifiée que dans sa forme et dans ses dimensions. Les rapports avec le cordon génital n'ont pas changé et ce dernier est toujours formé, comme aux stades précédents, d'une rangée unique de cellules fusiformes placées bout à bout.

L'ébauche de l'appareil sexuel mâle se constitue d'une dilatation terminale et d'un canal présentant, dans toute sa longueur le même diamètre. La dilatation terminale est vaguement bilobée. Sa paroi est formée de deux couches que l'on distingue très bien, même sur le vivant. La couche externe est formée de cellules plates; la couche interne de plusieurs

assises adjacentes de cellules arrondies, peu adhérentes les unes aux autres. Les dimensions des cellules de cette seconde couche ne sont pas constantes. Les plus grandes sont d'habitude sous-jacentes à l'épithélium plat. L'on trouve fréquemment quelques unes de ces cellules librement suspendues dans la cavité de l'organe. Les cellules de cette couche interne constituent l'ébauche aux dépens de laquelle se développent les spermatogermes. Ces grandes cellules sont des spermatomères ou même déjà en partie des spermatogonies.

Le canal qui part de la dilatation terminale, va s'ouvrir dans la vésicule sexuelle femelle. Sa paroi, formée d'une épithélium cubique assez épais se continue d'une part avec la couche épithéliale plate de la dilatation testiculaire; de l'autre avec l'épithélium plat de la vésicule sexuelle femelle. L'orifice sémilunaire du canal se voit de face dans la figure 7.

La différenciation de la paroi primitive de l'ébauche sexuelle mâle en deux couches, l'une externe épithéliale, l'autre interne spermatogène, est déjà accusée à des stades plus reculés du développement. Elle se voit surtout fort nettement dans des coupes réelles comme celles que nous avons représentées planche XVI, figure 6*a* et 6*b*. Ces figures se rapportent à un stade très jeune et proviennent d'un bourgeon chez lequel l'ébauche sexuelle était à peu près semblable à celle que nous avons représentée planche XII, figure 5. Les figures 6*a* et 6*b* (pl. XVI) qui représentent deux coupes successives de l'ébauche sexuelle montrent en *T* le lobe testiculaire en *O* le lobe ovarien. Une coupe à travers le lobe testiculaire rappelle singulièrement celle d'un spermatocyste de Vertébré, de Sélacien ou d'Amphibien par exemple. En ce qui concerne la Pérophore il n'est pas douteux que les cellules épithéliales périphériques et les cellules spermatogènes ne proviennent d'une seule et même espèce de cellules embryonnaires primitives. Le fait que l'épithélium plat du testicule se continue directement dans l'épithélium cubique du canal déférent (pl. XII, fig. 7 et 8) confirme pleinement cette opinion. Cet épithélium plat représente la couche folliculeuse d'un follicule

ovarien. Seulement les cellules, au lieu d'envelopper individuellement chaque spermatomère et ses dérivés, entourent toute la masse spermatogène. Dans l'ovaire, au contraire, les cellules folliculeuses sont interposées au début entre les ovules primordiaux de l'épithélium germinatif.

La figure 8 représente un stade plus avancé du développement. La vésicule sexuelle femelle s'est transformée en un long boyau cylindrique qui, à une de ses extrémités, se continue avec le cordon génital. Celui-ci présente toujours la même constitution que précédemment ; seulement il est devenu beaucoup plus court. Le boyau sexuel femelle, par une de ses extrémités avoisine déjà la cavité cloacale.

Le boyau sexuel présente à considérer une cavité et une paroi. La cavité très étendue, close de toutes parts, sauf en un point, où elle reçoit le canal excréteur du testicule est occupée par un liquide clair et hyalin, dans lequel on ne distingue aucune trace d'éléments figurés.

La paroi formée par un épithélium plat très mince s'épaissit considérablement, au voisinage de l'extrémité du boyau, à laquelle nous donnerons le nom d'extrémité ovarienne ; cette partie épaissie de l'épithélium se fait remarquer en ce qu'elle se constitue, tout au moins en partie, de cellules volumineuses à gros noyaux sphériques clairs. Il est facile de reconnaître dans ces cellules à gros noyaux vésiculeux des ovules primordiaux ; la partie de la paroi qui les renferme est un véritable épithélium germinatif. Entre les ovules se voient de petits noyaux semblables à ceux des cellules plates. Ces noyaux appartiennent aux éléments interovulaires que nous appellerons les cellules folliculeuses de l'ovaire. (Voir plus loin le chapitre relatif à la structure de l'ovaire).

Il résulte clairement de l'examen de la figure 8 qu'une partie seulement de l'épithélium du boyau ovarien donne naissance à des ovules et l'étude des stades ultérieurs du développement confirme pleinement cette donnée. Nous donnons à cette partie de l'épithélium qui engendre les ovules le nom d'épithélium germinatif. Nous ferons remarquer dès à présent

que l'épithélium germinatif affecte avec l'épithélium plat du reste du boyau ovarien des rapports analogues à ceux que l'on constate, chez l'embryon des Vertébrés, entre l'épithélium germinatif ou ovarien et l'épithélium péritonéal proprement dit.

Au stade dont nous nous occupons le testicule se constitue de deux lobes incomplètement séparés. Chacun d'eux, délimité par un épithélium folliculaire à cellules plates, présente une couche spermatogène fort épaisse. Dans la cavité testiculaire se voient quelques cellules libres, arrondies, à dimensions variables. Ces cellules sont semblables à celles de la couche spermatogène. Le canal déférent s'est beaucoup allongé; il est adjacent au boyau sexuel femelle et rampe à la face interne de ce dernier. Il s'ouvre à l'une de ses extrémités dans le boyau ovarien, non loin du point où celui-ci se continue avec le cordon génital. Les cavités des deux parties de l'appareil sexuel nous apparaissent donc encore à ce stade, aussi bien qu'aux stades précédents, comme des parties d'une seule et même cavité primitive. La paroi du canal déférent, formée par un épithélium cubique se continue d'un côté avec l'épithélium folliculaire du testicule, de l'autre, au niveau de son embouchure, avec l'épithélium plat de l'organe ovarien.

Nous indiquerons sommairement les modifications ultérieures de l'appareil; il est très facile de comprendre comment les dispositions réalisées chez le bourgeon arrivé à maturité (pl. XVI, fig. 4) procèdent de celles que nous venons de décrire.

Au fur et à mesure que le boyau ovarien s'allonge, le cordon génital se raccourcit; il n'en reste plus aucune trace au moment où le boyau en vient à s'accoler à l'épithélium du cloaque. Un orifice apparaît alors entre les deux cavités.

Au moment où cet orifice apparaît, l'embouchure du canal déférent s'est à tel point rapprochée de l'extrémité d'abord aveugle du boyau, que lorsque ce dernier se met en communication avec le cloaque l'orifice est en réalité commun au boyau ovarien et au canal déférent. Après que ce trou s'est élargi, les deux canaux accolés s'ouvrent l'un et l'autre

dans le cloaque, au voisinage l'un de l'autre. Ces deux conduits adjacents sont généralement désignés, l'un sous le nom de canal déférent, l'autre sous le nom d'oviducte.

Chez la Pérophore il est fort difficile de trancher la question de savoir si le cordon génital intervient ou non dans l'accroissement de l'ébauche sexuelle commune. A tous les stades du développement la vésicule sexuelle primitive, aussi bien que l'ébauche subdivisée sont assez nettement séparées du cordon. C'est ce qui se voit aussi bien dans la figure 3 que dans la figure 8. L'on ne constate que très rarement un passage insensible de l'un à l'autre comme dans les figures 4 et 7; nous n'avons jamais observé une prolifération cellulaire à l'extrémité du cordon. Cependant des images comme celle que nous avons représentée figure 4 et surtout les faits constatés chez *Phallusia scabroïdes* nous portent à croire que l'extension de la portion excavée de l'ébauche se fait tout au moins partiellement aux dépens du cordon. Il est à remarquer du reste que la sphérule mésoblastique primitive et le cordon qui en part (fig. 1) constituent ensemble une seule et même ébauche et que le cordon aussi bien que la sphérule se forment aux dépens des mêmes cellules mésoblastiques libres, amenées par le courant sanguin entre la vésicule interne ou hypoblastique et la vésicule externe ou épiblastique du bourgeon à son début.

Le développement du testicule marche beaucoup plus rapidement que celui de l'ovaire; nous sommes en mesure de confirmer pleinement l'observation de Kowalevsky qui a vu que les spermatozoïdes mûrs remplissent déjà les lobes testiculaires aussi bien que le canal déférent, chez des bourgeons où l'ovaire est encore tout à fait rudimentaire. Les deux lobes testiculaires se séparent de plus en plus complètement l'un de l'autre; la couche spermatogène devient discontinue et se divise en deux portions qui gagnent respectivement les fonds des lobes devenus distincts. Dans chacun d'eux l'on peut reconnaître alors une portion élargie et terminée en cul de sac, dans laquelle s'accomplit la spermatogénèse et une portion

rétrécie, délimitée par une simple couche épithéliale qui se continue dans le canal déférent. Les deux lobes primaires se subdivisent à leur tour en lobes secondaires; mais le nombre total des lobules testiculaires reste toujours fort restreint (pl. XVI, fig. 4). Nous ne nous occuperons pas de la spermatogénèse dont les premières phases s'accomplissent en même temps que l'organe se décompose en lobules. La pérophore et en général toutes les Ascidies que nous avons examinées à ce point de vue, se prêtent mal à l'étude de cette question, à cause de la petitesse des éléments cellulaires.

Quant à l'ovaire il se constitue de l'ensemble des follicules qui se développent aux dépens de l'épithélium germinatif et des restes de ce dernier. Les ovules, au fur et à mesure qu'ils se développent proéminent de plus en plus dans le tissu conjonctif ambiant; entourés par un épithélium folliculaire, les œufs, nés dans l'épithélium, finissent par se trouver en dehors du boyau ou, si l'on veut, de l'oviducte. A ce point de vue les choses se passent ici exactement comme chez les Vertébrés: chez eux aussi les ovules nés dans l'épithélium ovarien descendent dans le stroma conjonctif sous-jacent. Mais tandis que chez les Vertébrés les follicules se séparent complètement de l'épithélium, chez la Pérophore et aussi, comme nous le verrons plus loin, chez la Claveline, où nous avons étudié de plus près l'ovogénèse, les follicules restent fixés par un pédicule épithélial creux, dont la cavité s'ouvre, dans la cavité de l'oviducte. L'épithélium du pédicule se continue avec l'épithélium folliculaire. Quand l'œuf est mûr ce pédicule s'élargit et l'œuf tombe dans la cavité de l'oviducte, tout comme chez un Vertébré, le follicule arrivé à maturité crève et rejette l'œuf dans la cavité péritonéale. Ce que l'on appelle l'ovaire de la Pérophore, c'est l'ensemble des follicules ovariens en voie de développement, l'épithélium germinatif qui les engendre et le tissu conjonctif richement vascularisé qui les réunit. L'oviducte se comporte ici vis-à-vis de l'ovaire, comme la cavité péritonéale à l'égard de l'ovaire d'un Vertébré.

§ II. Développement des organes sexuels chez  
 « *Phallusia scabroïdes*. »

Il y a tant d'analogie entre le développement de l'appareil sexuel de cette *Ascidie* simple et celui de la *Pérophore* que nous pourrions décrire sommairement les phénomènes évolutifs des organes génitaux de la *Phallusia scabroïde*, après la description détaillée que nous avons donnée de la genèse de l'appareil sexuel chez la *Pérophore*. Nous avons tenu cependant à reproduire un certain nombre de figures relatives à une même période du développement, à cause des différences considérables que l'on observe entre individus de même âge.

L'ébauche sexuelle primitive est exactement constituée chez la *Phallusia scabroïde*, comme chez la *Pérophore* de *Lister*. La position et les rapports sont identiques dans les deux espèces. Dans le plus jeune stade montrant le début de l'ébauche sexuelle, celle-ci est formée par une petite accumulation triangulaire de cellules mésoblastiques, (pl. XIII, fig. 9) du sommet de laquelle part un cordon très grêle, formé par une rangée unique de cellules fusiformes. Ce cordon on peut le poursuivre jusqu'au cloaque; nous l'avons représenté dans toute sa longueur à un stade un peu plus avancé du développement (pl. XIV, fig. 1). Il accompagne l'intestin, décrit une courbe identique à la courbe intestinale et, comme le tube digestif, aboutit à l'épithélium du cloaque. Comme l'ébauche terminale triangulaire occupe la concavité de la première courbure de l'intestin, le cordon génital croise le canal excréteur de la glande intestinale. Une coupe transversale permet de reconnaître la position de l'ébauche sexuelle, dans la tunique interne, et ses rapports avec les organes voisins. Nous appellerons l'attention sur deux points. Les cellules de l'ébauche sexuelle sont identiques aux cellules mésoblastiques voisines; aucun caractère ne les différencie : elles sont pourvues les unes et les autres de prolongements protoplasmiques et ceci est vrai pour les cellules du cordon aussi bien que pour celles de l'organe terminal (pl. XIII, fig. 9).

Au voisinage de l'organe sexuel se voient des vésicules rénales à tout état de développement. Elles sont formées de petits amas de cellules mésoblastiques entre lesquelles a apparu une petite cavité. Quand, au stade suivant, une petite cavité aura apparu dans l'ébauche sexuelle d'abord pleine, celle-ci ressemblera beaucoup, si l'on fait abstraction de ses dimensions et de sa forme, aux vésicules rénales en voie de formation. Il y a lieu de faire observer cependant que, tandis que toutes les cellules mésoblastiques qui délimitent une cavité rénale s'aplatissent considérablement au point de prendre toute l'apparence de cellules endothéliales, l'épithélium de la vésicule sexuelle primitive reste beaucoup plus épais et l'on distingue même, au fond de la vésicule, plusieurs assises cellulaires (pl. XIII, fig. 1).

Le second stade du développement est caractérisé par l'apparition d'une cavité dans l'ébauche, d'abord pleine, de l'ovotestis (pl. XIII, fig. 1); les cellules périphériques ne montrent plus de prolongements protoplasmiques et leur caractère épithélial se dessine. Une autre modification importante s'est produite. L'ébauche d'abord indivise se montre constituée de deux parties inégales. L'une des deux, plus volumineuse présente l'apparence d'une vésicule; c'est elle qui se continue avec le cordon génital. La paroi de la vésicule ne présente pas les mêmes caractères dans toute son étendue. La partie qui avoisine le point d'insertion du cordon génital est toujours formée par un épithélium pavimenteux simple. La partie qui répond au fond de la vésicule est un épithélium stratifié dans lequel les contours cellulaires sont difficiles à distinguer. Cet épaissement de la paroi épithéliale est tantôt très considérable (fig. 1, 2 et 5), tantôt relativement peu marqué (fig. 3, 4, 6, 10 et 11). Dans le premier cas l'on y distingue parfois une cavité, qui paraît séparée de la cavité principale de la vésicule (fig. 2), mais qui, en tous cas, les stades ultérieurs le montrent clairement, se confond bientôt avec la première.

L'autre partie de l'ébauche sexuelle, notablement plus petite

que la première présente, à son début, des apparences fort diverses. C'est tantôt une sorte de bouton épithélial plein (fig. 1, 5 et 6), tantôt un cylindre légèrement renflé à son sommet, (fig. 6) tantôt un tube aveugle, à lumière très étroite s'ouvrant dans la cavité de la vésicule principale (fig. 2 et 3), tantôt enfin une vésicule très semblable à la vésicule principale, mais plus petite (fig. 7). Il est possible qu'il s'agit là de stades successifs du développement du même organe; l'ébauche serait d'abord pleine; elle se creuserait ensuite d'une lumière étroite et se renflerait plus tard encore en une vésicule; il est possible aussi qu'il existe réellement des différences individuelles, très secondaires du reste, dans le mode de formation. Ce qui est certain c'est que les deux organes se développent aux dépens d'une ébauche commune, d'abord unique et indivise. Suivant que la vésicule sera plus ou moins développée au moment où l'autre organe commence à s'en séparer, le processus génétique aura l'apparence d'une division ou d'un bourgeonnement: il est indifférent, à l'essence du phénomène, que l'ébauche primitive soit pleine ou creuse.

Dans plusieurs des ébauches qui se rapportent au stade de développement que nous venons de décrire, l'on constate déjà que le cordon génital part du sommet d'un entonnoir dont la paroi est formée par des cellules d'apparence endothéliale. La base de cet entonnoir répond à la vésicule sexuelle principale et sa cavité n'est que la continuation de celle de la vésicule (fig. 1, 2, 4, 6 et 7). Ce même entonnoir se voit, dans des stades plus avancés, tantôt plus tantôt moins développé (pl. XIII, fig. 10 et 11 et pl. XIV, fig. 3 et 4). Il nous paraît probable que cet entonnoir se développe aux dépens de la partie du cordon génital primitif qui avoisine immédiatement l'ovotestis; des stades comme ceux que nous avons représentés planche XIII, figures 6, 10 et 11, ne laissent guère de doute à cet égard et la première ébauche, telle qu'elle a été représentée figure 9, montre bien que cordon et dilatation terminale ne constituent qu'une seule et même formation originelle.

Le plus petit des deux lobes dont se constituent les ébau-

ches figurées planche XIII, figures 1 à 7, 10 et 11 devient l'appareil sexuel mâle. Nous exposerons d'abord l'histoire de cette partie de l'ébauche génitale primitive pour reprendre ensuite l'étude de l'évolution des autres parties.

De même que les premiers stades du développement, de même les phases ultérieures présentent des variations individuelles assez étendues. Le plus souvent la vésicule testiculaire se développe dans une direction perpendiculaire à l'axe de l'appareil génital (pl. XIII, fig. 10 et 11, pl. XIV, fig. 4). Toujours située à la face interne de la vésicule sexuelle femelle, elle communique avec cette dernière par un large orifice tantôt circulaire, tantôt allongé dans le même sens que la vésicule elle-même. La paroi est plus mince au voisinage de l'orifice qu'au fond du cul-de-sac. Bientôt l'orifice se rétrécit et aux dépens de la vésicule testiculaire se constitue, au voisinage de cet orifice, un conduit assez étroit, l'ébauche du canal déférent (pl. XIV, fig. 4). La dilatation terminale est allongée dans le sens perpendiculaire à l'axe du canal déférent. Cette dilatation se retrécit à son milieu et tend à se diviser en deux lobes qui bientôt se subdivisent à leur tour en lobules et ainsi de suite (fig. 5). Au fond, la complication progressive de l'appareil s'accomplit ici exactement comme chez la Pérophore; mais tandis que chez cette dernière il ne se forme qu'un petit nombre de lobules testiculaires, quatre, cinq ou six, chez la Phallusie scabroïde il se forme un très grand nombre de lobules, toujours d'après le même processus, par subdivision de lobules antérieurs. De part et d'autre ce ne sont pas seulement les dilatations terminales, dans lesquelles se voit la couche spermatogène, qui naissent de la vésicule testiculaire primitive, mais aussi les conduits qui partent de ces dilatations terminales et qui se réunissent par voie dichotomique. C'est ce qui ressort avec évidence de l'examen comparatif des figures 4, 5, 6 et 7 de la planche XIV. Chez la Phallusie scabroïde, comme chez la Pérophore, une couche épithéliale folliculeuse délimite les lobules; elle se continue avec l'épithélium simple des conduits ramifiés. Le conduit excréteur définitif ou canal déférent,

que nous avons vu naître de la même ébauche que la première dilatation testiculaire (pl. XIV, fig. 4), se fait remarquer par un épithélium cuboïde, tandis que ses branches de division ont un épithélium plat. Ce canal s'allonge progressivement, au fur et à mesure que s'étend le large canal partant de la vésicule ovarienne. Il s'ouvre toujours dans ce dernier canal, tout près de sa terminaison, non loin du point d'insertion du cordon génital, jusqu'au moment où s'établit la communication de ce boyau avec le cloaque.

La vésicule ovarienne, d'abord plus étendue que la vésicule testiculaire primitive (pl. XIV, fig. 4) ne s'accroît pas avec la même rapidité que l'organe mâle (fig. 5). D'abord arrondie elle prend bientôt un contour irrégulier (fig. 6); on constate alors que partout où se montre une saillie de la paroi, l'épithélium est considérablement plus épais que dans les points où le contour fait une rentrée. Les rentrées s'accusant de plus en plus, au fur et à mesure que le développement progresse, l'ovaire devient bientôt nettement lobulé. Les épaissements de l'épithélium siègent toujours et seulement dans les lobules (fig. 7). Déjà à des stades relativement reculés (fig. 6), on remarque dans les parties épaissies de l'épithélium des cellules à grands noyaux clairs, vésiculeux, qui présentent déjà tous les caractères d'ovules primordiaux. Ici donc, comme chez la Pérophore, nous pouvons distinguer dans le revêtement de la cavité ovarienne un épithélium germinatif et des portions d'épithélium dans lesquelles ne se forment point d'ovules.

Les premiers lobes se sous-divisent en lobules plus petits, qui se sous-divisent encore et la complication de l'organe ovarien, quoique se montrant plus tardivement que celle de l'organe testiculaire, suit en définitive une marche tout-à-fait semblable. Comme l'épithélium germinatif siège exclusivement dans le fond des lobules, il se constitue, aux dépens de la vésicule ovarienne primitivement unique et indivise, un organe en forme de grappe se composant d'une foule de vésicules ovariennes, pourvues chacune d'un petit canal excréteur. Ceux-ci aboutissent, après s'être réunis par voie dichotomique,

au canal excréteur définitif, l'oviducte proprement dit. Le développement de follicules ovariens pédiculés se fait ici comme chez la Pérophore : à la face externe de chaque vésicule ovarienne s'insèrent, chez l'adulte, un certain nombre de follicules renfermant chacun un œuf en voie de développement.

Au début, testicule et ovaire siègent, comme chez la Pérophore adulte, dans la concavité de l'anse intestinale; mais bientôt l'appareil sexuel gagne le tube digestif, puis, s'étendant toujours dans le tissu conjonctif de la tunique interne, il dépasse cette limite, étend ses ramifications sur la face externe de l'intestin et finit par dépasser même le contour externe du tube digestif. Au début l'organe ovarien est externe par rapport au testicule; l'ovaire est sous-épidermique; le testicule siège plus profondément. Plus tard il se fait une sorte d'enchevêtrement des parties des deux organes.

Nous avons vu l'oviducte proprement dit naître, sous la forme d'un entonnoir très court, au contact de la vésicule ovarienne proprement dite. Cet entonnoir s'étend (fig. 4) et devient bientôt un long boyau fermé au point où il se continue avec le cordon génital et ouvert, à son autre extrémité, dans la vésicule ovarienne primitive.

Au fur et à mesure que ce boyau cylindrique s'allonge et se rapproche du cloaque, le cordon génital se raccourcit; à la fin le cul de sac terminal du boyau arrive au contact immédiat de l'épithélium cloacal, contre lequel il s'applique; à ce moment il ne reste rien du cordon génital primitif. Un orifice s'établit bientôt dans la cloison de séparation entre le cloaque et l'oviducte; à ce moment l'oviducte et le canal déférent débouchent dans le cloaque par deux orifices distincts, voisins l'un de l'autre.

L'oviducte a toujours une position externe par rapport au canal déférent.

Nous devons appeler l'attention sur un point important. Ici, comme chez la Pérophore, le canal déférent s'ouvre dans l'oviducte en un point voisin de l'insertion du cordon génital, jusqu'au moment où l'un et l'autre vont déboucher dans

le cloaque. Ce fait démontre la participation de la paroi de l'oviducte à l'accroissement du canal déférent. S'il en était autrement, si le canal déférent se formait par l'accroissement de l'ébauche que nous avons représentée figure 4 (pl. XIV), la position de l'orifice devrait rester la même. Or il n'en est pas ainsi : cet orifice s'éloigne progressivement des glandes génitales. Il en résulte que les canaux que l'on nomme oviducte et canal déférent se forment, au moins dans la plus grande partie de leur longueur, par le dédoublement d'un boyau unique qui, lui, procède du cordon génital. Il en est donc des conduits comme des organes sexuels eux mêmes : les ébauches primitives se dédoublent en une ébauche mâle et une ébauche femelle, ovaire et testicule d'une part, oviducte et canal déférent de l'autre : de même que dans l'ébauche terminale d'abord pleine naît une cavité commune au testicule et à l'ovaire, qui se subdivise ensuite, de même dans le cordon d'abord plein apparaît un large canal qui se subdivise en oviducte et canal déférent. Tout ceci confirme donc l'opinion que nous avons exprimée quant à l'unité de l'ébauche primitive : cordon et dilatation terminale constituent une seule et même formation. L'ensemble des cavités de l'appareil sexuel mâle et de l'appareil femelle représentent virtuellement une seule et même cavité qui se subdivise secondairement. Ce qui prouve bien encore que les canaux définitifs n'ont pas une autre signification que les vésicules terminales primitives, c'est que tout l'appareil des canaux secondaires ramifiés naît, pour les deux appareils, des vésicules sexuelles et non pas des canaux qui en partent. Nous ferons remarquer encore, que chez la Pérophore, comme chez la Phallusie scabroïde, les cellules constitutives du cordon génital sont, comme les éléments de la dilatation terminale, ébauche commune du testicule et de l'ovaire, de simples cellules mésoblastiques, semblables dans les deux parties de l'ébauche. *Toutes les parties constitutives des deux appareils sexuels naissent donc d'une seule et unique formation embryonnaire. Toutes les cavités de ces deux appareils, sont des parties secondairement séparées d'une seule et unique cavité primitive.*

§ III. Développement de l'appareil sexuel chez la  
Claveline de Risso.

Nous avons représenté planche XI, figure 1 à 12, une série de coupes d'un jeune bourgeon de Claveline. Nous avons décrit plus haut, en nous fondant tout au moins en partie sur l'étude de ce bourgeon, la genèse des cavités péribranchiales, du tube épocardique, du sac péricardique et du cœur. Nous y revenons pour faire connaître la constitution de l'ébauche sexuelle de ce bourgeon. Des coupes de cet organe embryonnaire se voient en *O*, *T*, dans les figures 9, 10 et 11. Il est formé par une vésicule creuse dont le fond a été intéressé par la coupe 39 (fig. 11), le milieu par la coupe 36 (fig. 10) et ses voisines et dont l'extrémité antérieure se voit dans la coupe 34 (fig. 9). A la place occupée dans les coupes suivantes par l'organe vésiculeux dont nous venons de parler, l'on distingue dans la coupe 31 (fig. 8), deux cellules (*C*, *G*) qui sont probablement la continuation en avant de l'ébauche sexuelle.

L'on comprendra facilement qu'il ne soit pas possible de distinguer, sur des coupes transversales, les sections d'un cordon formé par une seule série de cellules fusiformes, alors que ces cellules présentent d'ailleurs des caractères identiques à ceux qu'affectent les cellules du mésoblaste ambiant. Mais l'on ne peut douter que l'extrémité antérieure de la vésicule sexuelle ne se continue, chez la Claveline comme chez la *Phalusia scabroïde* et chez la *Pérophore*, en un cordon génital plein. L'on remarquera l'extrême analogie qui se montre ici, comme dans les genres que nous venons de citer, entre les cellules de l'ébauche sexuelle et les cellules mésoblastiques voisines. C'est ce qui se voit surtout très bien dans la préparation représentée figure 11.

Les connaissances, que nous avons acquises par l'examen des formes antérieurement étudiées, nous permettent de reconnaître dans l'ébauche sexuelle, que nous venons de décrire chez la Claveline, la seconde phase du développement de l'appareil

sexuel, caractérisée par l'apparition d'une cavité dans une sphérule cellulaire d'abord pleine.

Nous appellerons seulement l'attention sur la position de cette ébauche. Elle est médiane et symétrique, sous-jacente au système nerveux, et, placée au-dessus du tube digestif; elle occupe vis-à-vis de l'embouchure de la glande intestinale les mêmes rapports que chez la Pérophore (voir fig. 9 et 10). Sous le tube digestif, plus particulièrement sous l'œsophage et l'estomac, se trouvent placés le tube épicaudique et le cœur.

Nous ferons encore observer que le système nerveux central (cordon ganglionnaire viscéral) s'étend en arrière plus loin que l'ébauche sexuelle, comme le montre bien la figure 12. Cette figure représente la coupe 43. A partir de la 46° on ne trouve plus aucun indice du cordon nerveux. Son extrémité postérieure dépasse donc en arrière le fond du tube digestif et répond à peu près à l'extrémité postérieure du cœur.

Un stade un peu plus avancé de l'ébauche sexuelle nous est offert par le bourgeon dont quelques coupes ont été représentées, à un faible grossissement, planche XV, figure 1 à 7. La vésicule sexuelle est sous-jacente au cordon nerveux; celui-ci est accolé et encore en partie confondu avec l'épiblaste, dans les figures 3, 4 et 5. Les figures 6 et 7 montrent que le cordon nerveux dépasse en arrière le fond de la vésicule sexuelle représentée figure 5. Les figures 1 et 2 montrent le cordon génital sous-jacent au système nerveux. Il se présente sous l'apparence d'un petit corps assez réfringent. En examinant la série des coupes il est facile de voir qu'il se continue en arrière avec la vésicule sexuelle.

Les figures 8, 9 et 10 représentent à un plus fort grossissement trois coupes de l'ébauche sexuelle dans ses rapports avec le système nerveux. La figure 8 représente l'ébauche sexuelle près de son extrémité antérieure; la figure 9 vers son milieu; la figure 10 montre le fond de la vésicule. La figure 9 nous montre dans la paroi de la vésicule sexuelle trois épaississements: un médian et deux latéraux. La même image se montre sur les coupes voisines de celle que nous avons repré-

sentée. Nous donnerons à ces épaisissements les noms de bourrelet médian et de bourrelets latéraux.

Des coupes de l'ébauche sexuelle d'un bourgeon un peu plus avancé ont été représentées planche XV, figure 11, 12 et 13. Ces figures montrent en *S. N.* le cordon ganglionnaire viscéral, plus complètement séparé de l'épiblaste qu'aux stades précédents.

Sous ce cordon l'ébauche sexuelle *O. T.* La vésicule a pris un développement beaucoup plus considérable; sa cavité s'est étendue. Le bourrelet médian s'est séparé de la paroi de la vésicule; une cavité y a apparu. En suivant la série des coupes l'on constate sans peine que le bourrelet médian est devenu un diverticule de la vésicule principale. Sa cavité s'ouvre en avant dans la grande vésicule; elle se termine en cul de sac en arrière. La figure 12, qui intéresse la vésicule près de son extrémité antérieure, montre que, en avant de son embouchure, le diverticule se continue dans un épaisissement du plancher de la vésicule principale. Celle-ci est fermée à ses deux bouts: son extrémité antérieure a été représentée figure 11. Les bourrelets latéraux de la vésicule principale présentent les mêmes caractères qu'au stade précédent.

Si nous nous en rapportons à ce que nous savons de la Pérophore et de la Phallusie scabroïde, il est facile de reconnaître dans la vésicule principale l'ébauche de l'ovaire, dans ses bourrelets latéraux le futur épithélium germinatif. Le diverticule secondaire, né du plancher de la vésicule principale, est le premier rudiment de l'organe testiculaire. Il apparaît ici sous la forme d'un épaisissement de la paroi de la vésicule primitive; chez la scabroïde aussi il se présente parfois au début avec l'apparence d'un simple bourgeon plein. La position relative des ébauches mâle et femelle, leurs rapports avec les organes voisins, épiderme, tube digestif, glande intestinale, sont les mêmes dans les trois genres.

Nous n'avons pas cru devoir décrire et figurer ici les stades ultérieurs du développement de ces ébauches; nous aurions dû répéter ce que nous avons décrit à propos de la Pérophore et

de la Scabroïde, à quelques différences de détail près. L'organe testiculaire devient lobulé, comme dans les formes précédentes; la vésicule femelle se prolonge en un long boyau, qui s'étend progressivement jusqu'au cloaque, pour s'ouvrir enfin dans la cavité cloacale. Le canal déférent sous-jacent à ce boyau accompagne ce dernier jusqu'à sa terminaison. Il débouche dans le boyau, tant que celui-ci n'a pas atteint le cloaque; après il s'ouvre directement dans cette dernière cavité. Chez la Claveline, pas plus que chez la Pérophore, il ne se développe jamais de lobules ovariens. L'ovaire ne devient jamais une glande en grappe comme chez la Scabroïde. L'épithélium germinatif occupe toujours, même chez l'adulte, les faces latérales droite et gauche du boyau sexuel femelle, mais seulement au voisinage de l'extrémité de l'organe: le reste de la cavité du boyau est délimité par un épithélium plat. Chez l'adulte, des follicules pédiculés se sont développés aux dépens de chacune des deux bandes d'épithélium germinatif. Ces follicules, appendus aux parois du boyau sexuel, proéminent dans le tissu conjonctif ambiant (pl. XV, fig. 14).

L'ovaire de la Claveline est donc constitué comme celui de la Pérophore. Nous ignorons si, chez cette dernière, il existe, comme chez la Claveline, deux bandes d'épithélium germinatif; mais dans l'un comme dans l'autre genre l'ovaire présente des caractères plus primitifs, plus embryonnaires que chez les Phallusies. Il ne constitue pas un organe lobulé. Il forme avec l'oviducte une cavité unique et indivise, partiellement délimitée par un épithélium germinatif. Les ovules, nés dans l'épaisseur de cet épithélium et entourés par une couche de cellules plates qu'ils entraînent avec eux, s'engagent dans le tissu conjonctif ambiant, pour former des follicules, dont ils remplissent complètement la cavité. En définitive l'organe sexuel femelle d'une Pérophore ou d'une Claveline n'est autre chose qu'une vésicule embryonnaire considérablement étendue, dont la paroi épithéliale produit, en certains points, des follicules ovariens.

#### IV. De l'Ovogénèse chez la Claveline.

Une coupe transversale du corps de la Claveline adulte, faite au niveau de l'estomac, intéresse à la fois les deux appareils sexuels, la portion ascendante et la portion descendante du tube digestif, le tube épïcardique et le cœur. Si l'on compare cette coupe à une section transversale faite au même niveau, chez un jeune bourgeon (pl. XI, fig. 9), l'on constate immédiatement que la position relative des organes est restée ce qu'elle était précédemment : d'un côté du tube digestif se voient les organes cardiaques, de l'autre les organes sexuels, l'ovaire plus près de l'épiderme, les lobules testiculaires entre l'ovaire et les organes digestifs. Si l'on oriente la coupe de l'adulte par rapport à celle de l'embryon, l'on voit que l'ovaire est resté chez l'adulte, ce qu'il était chez le jeune bourgeon, un organe médian, que le plan de symétrie du corps divise en deux moitiés semblables. Nous avons représenté une coupe transversale de l'organe ovarien de l'adulte, planche XV, figure 14.

L'on distingue en *C* une très large cavité, dont la section présente la forme d'un T. L'épithélium qui délimite cette cavité diffère suivant qu'on le considère dans la branche verticale ou dans les branches transversales du T. La partie verticale, dont les parois latérales sont irrégulièrement plissées, est délimitée par un épithélium plat, pavimenteux simple. A l'origine des branches transversales cet épithélium passe insensiblement à un épithélium très épais, dans lequel l'on distingue des ovules primordiaux, d'autant plus volumineux qu'ils siègent plus près des extrémités des deux branches. C'est ce que l'on distingue mieux encore dans la figure 14bis qui représente, à un plus fort grossissement, la partie germinative de l'ovaire, d'après une autre coupe.

Les plus petits ovules sont logés dans l'épaisseur de l'épithélium ; au fur et à mesure qu'ils grossissent ils font de plus en plus fortement saillie dans le tissu conjonctivo-vasculaire ambiant. Il existe donc une bande d'épithélium germinatif dans

chaque moitié de l'organe ovarien; elle occupe le plancher de cette partie de la cavité qui répond aux branches transversales du T. A la voûte de cette même cavité se voit au contraire un épithélium cylindrique, formé de cellules faisant inégalement saillie dans l'espace, qui se continue directement en avant dans l'oviducte très large chez la Claveline. La hauteur de cet épithélium cylindrique décroît d'ailleurs insensiblement de dehors en dedans : il devient extrêmement mince sur la ligne médiane. Cet épithélium cylindrique s'étend dans des canaux qui s'ouvrent dans la cavité de l'ovaire et leur constitue une paroi épaisse. Quelques uns de ces canaux apparaissent, dans la coupe (fig. 14), comme de simples culs de sacs dépendant de la paroi ovarienne; d'autres, de longueur d'ailleurs très variable, aboutissent à des follicules ovariens, auxquels ils constituent des sortes de pédicules, dont la longueur est en rapport direct avec le volume des œufs que ces follicules renferment.

A côté de quelques follicules pédiculés on en voit un grand nombre d'autres qui paraissent dépourvus de pédicules, ou dont les pédicules semblent être sans aucun lien avec la paroi de la cavité ovarienne. Ces follicules ont des dimensions extrêmement variables.

En examinant la série des coupes successives, l'on constate que toutes présentent les mêmes particularités et il est facile de voir, si l'on porte son attention sur les sections successives d'un même follicule, que tous les follicules logés dans le tissu conjonctif sont pédiculés. Les culs de sacs comme celui que nous avons représenté figure 14, *p'*, ne sont autre chose que des pédicules qui, étant dirigés obliquement, ont été sectionnés près de leur base, sans que le follicule qu'ils portent à leur extrémité ait été intéressé par la coupe.

Les bandes d'épithélium germinatif sont complètement séparées l'une de l'autre dans toute la longueur de l'ovaire. Celui-ci se termine en cul de sac et la paroi du cul de sac est formée par un épithélium plat, identique à celui que nous avons signalé dans la branche verticale du T (fig. 14). D'autre part la

cavité de l'ovaire se continue dans l'oviducte, sans se rétrécir; mais de ce côté aussi la cavité est délimitée de toutes parts par un épithélium pavimenteux simple. Là où cesse l'épithélium germinatif se termine aussi la couche d'épithélium cylindrique qui, dans la région ovarienne, siège à la voûte de la cavité. Vers les deux extrémités de l'organe ovarien les interruptions médianes de l'épithélium cylindrique gagnent progressivement en largeur, et, au fur et à mesure que la bande d'épithélium germinatif se rétrécit, l'épithélium pavimenteux simple s'étend.

Il existe donc deux lieux de formation pour les ovules, l'un à droite, l'autre à gauche; deux groupes de follicules ovariens en rapport avec les deux bandes d'épithélium germinatif et, de même que chez un Vertébré on admet l'existence de deux ovaires, répondant aux deux bourrelets génitaux de l'embryon, l'on est autorisé à dire que l'ovaire de la Claveline est double : il existe un ovaire droit et un ovaire gauche comprenant chacun une bande d'épithélium germinatif, un groupe de follicules qui en dépendent et en dérivent, enfin, le tissu conjonctivo-vasculaire interposé entre ces follicules.

Ce que nous avons appelé la cavité de l'ovaire n'est que la continuation en arrière du large boyau qui sert à éconduire les œufs; les œufs mûrs tombent dans cette cavité de la même manière que, chez un Vertébré, ils tombent dans la cavité abdominale. De même que, chez un Vertébré, l'existence d'une cavité commune pour les deux ovaires n'autorise nullement à dire qu'il n'existe qu'un seul ovaire, de même le fait que chez la Claveline, la cavité qui sert à éconduire les œufs est unique, ne permet pas de douter de la dualité de l'organe ovarien.

L'épithélium germinatif se montre constitué de deux sortes de cellules : les unes, plus volumineuses, arrondies de toutes parts, se font remarquer par leurs énormes noyaux clairs, sphériques, pourvus d'un gros corpuscule chromatique; les autres, interposées entre les premières, moulées sur elles, ont de petits noyaux arrondis ou ovalaires, ne montrant aucun

corpuscule chromatique bien apparent. Les premières sont des ovules primordiaux; les autres des cellules folliculeuses. Dans la région où l'épithélium germinatif passe à l'épithélium plat, il est difficile de distinguer deux sortes de cellules.

Cet épithélium germinatif, qui présente des contours bien réguliers, se continue en dehors dans une série de jeunes follicules juxtaposés, se comprimant mutuellement, et dont la les dimensions sont d'autant plus considérables qu'ils sont plus éloignés du plan médian. Les plus jeunes d'entre eux, dont il est difficile de dire s'ils siègent encore dans l'épithélium germinatif, ou s'ils s'en sont séparés (fig. 14 à droite et fig. 14*bis*), sont en tous cas adjacents les uns aux autres, sans interposition de substance conjonctive. Cependant ils proéminent, chacun individuellement, dans le tissu conjonctif ambiant; et l'on voit, autour de chaque œuf, une ou un petit nombre de cellules plates, appliquées sur cette partie de la surface ovulaire qui proémine dans le tissu conjonctif. Ces cellules, fusiformes à la coupe, sont très étendues : dans les plus jeunes follicules une cellule recouvre parfois à elle seule le quart de la circonférence de l'œuf. Ces cellules plates, dont le nombre augmente avec le volume de l'œuf, ont des noyaux identiques à ceux des cellules qui, dans l'épithélium germinatif, sont interposées entre les ovules primordiaux. Elles n'en diffèrent que par des dimensions plus considérables et ne s'en distinguent pas plus, que les ovules des follicules jeunes ne diffèrent des ovules primordiaux logés dans l'épaisseur de l'épithélium germinatif. Il est de toute évidence qu'un jeune follicule n'est qu'une partie individualisée de l'épithélium germinatif. Les cellules, qui recouvrent l'hémisphère ovulaire tourné vers la cavité ovarienne, sont plus nombreuses et moins étendues. De ce côté l'épithélium périovulaire est plus épais (fig. 14 et 14*bis*).

La genèse du follicule résulte du gonflement des ovules primordiaux; en même temps qu'ils augmentent de volume, les ovules font de plus en plus saillie dans le tissu conjonctif et les cellules primitivement interposées entre les ovules,

moulées sur ces ovules, sont entraînées par eux, s'aplatissent à leur surface et se fônt reconnaître bientôt comme cellules folliculeuses. Comme l'ovule en se développant proémine de plus en plus en dehors, au lieu de faire saillie dans la cavité de l'ovaire, les cellules épithéliales s'aplatissent moins du côté de la cavité et elles donnent naissance, au contact de la cavité ovarienne, à un épithélium relativement épais. Le tissu conjonctif finit par s'immiscer non seulement entre les jeunes follicules voisins, mais même entre eux et l'épithélium épaissi qui les séparait, au début, de la cavité de l'ovaire. C'est ce qui se voit, figure 14*bis*, en ce qui concerne les follicules *f''* et *f'''*. Les faits que nous venons d'indiquer font comprendre comment se forme l'épithélium cylindrique de la voûte ovarienne et celui des pédicules folliculaires.

Le vitellus de ces jeunes ovules est finement et uniformément ponctué; son aspect et sa coloration sont uniformes. On n'y voit aucun élément formé, aucun corpuscule chromophile, rien qui ressemble ni à un corps cellulaire, ni à un noyau de cellule. Dans tous les ovules indistinctement existe une grande vésicule germinative, régulièrement arrondie, présentant un double contour et des traînées de granulations peu colorées, vaguement réticulées; un gros corps chromatique vivement coloré, homogène, au moins en apparence et dépourvu de vacuole, siège excentriquement dans son intérieur, sans jamais être cependant adjacent à la membrane nucléaire. Ce corpuscule germinatif est entouré d'une auréole claire, dépourvue de granules. Dans aucun ovule primordial, dans aucun follicule, nous n'avons rien vu qui put faire supposer une genèse de cellules intra-ovulaires : ni au contact de la vésicule germinative, ni en aucun autre point du vitellus nous n'avons pu distinguer rien qui ressemblât ni à une cellule, ni à un noyau, rien qui rappelât les extroflexions de la membrane nucléaire décrites et figurées par Fol; rien non plus, dans la vésicule germinative, qui pût être interprété comme nucléoles accessoires (Roule). Il n'existe jamais dans la vésicule germi-

native qu'un seul corps chromatique. Certes il se présente des images douteuses, où l'on voit de véritables noyaux se projeter sur le vitellus ovulaire (fig. 14 *fn*); mais il est toujours possible, en suivant la série des coupes, de constater que jamais ce fait ne se présente que lorsque l'ovule a été coupé plus ou moins tangentiellement.

Chaque fois que l'on a sous les yeux une coupe bien méridienne, l'on ne distingue de noyaux qu'autour de l'ovule, jamais dans le vitellus et ceci est vrai pour tous les stades du développement, pour les ovules primordiaux comme pour les œufs mûrs. Nous tenons nos préparations à la disposition de tous ceux qui nous exprimeront le désir de les examiner.

Le nombre des cellules folliculeuses augmente avec le volume de l'ovisac; au début ces cellules sont très étendues et fort peu nombreuses. Comment se multiplient-elles? Nul doute qu'elles ne se divisent. Nous avons rencontré çà et là des figures karyokinétiques manifestes. Certes elles sont peu nombreuses; mais s'il fallait conclure de là que ces cellules ne procèdent pas les unes des autres, il faudrait en dire autant des éléments constitutifs des tissus chez le bourgeon et chez la larve. Dans tout le bourgeon dont nous avons représenté une série de coupes planche XI, nous n'avons pas rencontré un seul noyau en karyokinèse. Nous pourrions en dire autant de plus d'une larve.

Il résulte de ce qui précède que l'épithélium folliculaire de la Claveline de Risso procède, comme l'ovule qu'il renferme, des éléments cellulaires déjà différenciés dans l'épithélium germinatif; il ne naît chez cette espèce aucune cellule intra-ovulaire: les cellules folliculeuses sont préformées dans l'épithélium germinatif tout aussi bien que les ovules.

Le jeune follicule est délimité extérieurement par un contour uniforme et régulier, beaucoup plus apparent que la ligne qui sépare l'ovule des cellules folliculeuses appliquées à sa surface (fig. 14*bis f'''*); il est possible que l'épithélium folliculaire comme l'épithélium germinatif repose sur une membrane sans structure. L'épithélium folliculaire est formé au

début d'une seule assise de cellules, fusiformes à la coupe. Mais bientôt l'on remarque çà et là quelques cellules plus saillantes dans le vitellus; elles présentent d'ailleurs des caractères de forme et de structure identiques à ceux des cellules plus superficiellement placées. En certains points de la surface de l'œuf il apparait manifestement deux assises cellulaires, séparées l'une de l'autre par un contour foncé, légèrement sinueux, ondulé, tantôt plus rapproché, tantôt plus éloigné de la surface du follicule (fig. 14bis, f<sup>iv</sup>). Au fur et à mesure que le follicule grandit, la ligne de séparation entre les deux assises cellulaires devient plus apparente et en même temps plus régulièrement circulaire (fig. 14bis, f<sup>v</sup>). En même temps les caractères des éléments se modifient dans les cellules des deux assises. Les cellules de la couche externe, en même temps qu'elles deviennent plus nombreuses, perdent l'apparence fusiforme qu'elles affectaient; elles deviennent plutôt cuboïdes ou tout au moins elles ne montrent plus d'épaississement au niveau du noyau. La couche prend une épaisseur uniforme sur tout le pourtour du follicule.

Les cellules de l'assise interne ne deviennent pas seulement plus nombreuses; elles grossissent, font plus fortement saillie dans le vitellus qu'elles dépriment et deviennent hémisphériques ou même globuleuses. Leur contour devient très peu apparent; elles acquièrent le même indice de réfraction à peu près que le vitellus ovulaire. Par contre, leurs noyaux sphériques ou ovoïdes restent on ne peut plus distincts; ils conservent les mêmes caractères que ceux des cellules externes, se colorant de la même manière et présentant les mêmes détails de structure. On n'en trouve que dans la portion la plus externe du vitellus, jamais la moindre trace dans la profondeur de l'œuf.

En même temps que ces modifications se produisent dans le revêtement cellulaire des œufs, les caractères du vitellus changent et la vésicule germinative se transforme (fig. 14). Dans les follicules les plus avancés (fig. 14 f<sup>m</sup>) l'œuf, prêt à être évacué dans la cavité de l'oviducte, n'occupe plus qu'in-

complètement la cavité du follicule. Il a pris une forme sphérique parfaitement régulière; son vitellus présente une structure toute différente de celle de l'œuf en voie de développement; au lieu de la vésicule germinative on trouve près de la surface une figure pseudokaryokinétique. Dans un espace assez étendu qui règne entre la surface de l'œuf et une enveloppe ovulaire (*e. o.*) se voient les corpules du test, qui ne sont que les cellules de l'assise interne dont nous avons parlé plus haut. Le caractère cellulaire de ces éléments ne résulte pas seulement de l'étude de leur génèse; il ressort avec évidence d'un examen attentif de leurs caractères. Chaque élément présente un noyau de cellule des mieux caractérisés. Ces cellules ont notablement grandi pendant la dernière période de l'évolution du follicule.

L'enveloppe ovulaire présente exactement la même apparence que la paroi du follicule qui, elle, se continue avec la paroi du pédicule folliculaire (*f.v.*). Les cellules de l'assise cellulaire externe du stade précédent revêtent en partie la face externe de la membrane ovulaire, en partie la face interne de la membrane folliculeuse. Entre les deux couches se voit une fente étroite qui, par l'intermédiaire du pédicule folliculaire, communique avec la cavité de l'ovaire. Ces cellules adhérentes à la membrane ovulaire sont manifestement homologues aux cellules spumeuses, parfois développées en longues papilles, de beaucoup d'Ascidies simples. Elles répondent à la couche que Fol appelle spumeuse ou papillaire. Une couche cellulaire adjacente à la face interne de la membrane anhyste du follicule a été pour la première fois bien décrite par Fol; elle a été reconnue par lui comme constituant autour du follicule mûr une enveloppe particulière.

Il résulte de l'exposé qui précède : 1° Que chez la Claveline de Risso l'épithélium folliculaire primitif procède exclusivement des cellules folliculeuses de l'épithélium germinatif.

2° Que cet épithélium primitif se résoud en deux assises secondaires; l'une, interne, répond à la couche du testa, l'autre externe est ce que nous appelons l'*épithélium folliculaire secondaire*. Les éléments du testa sont des cellules, qui

dérivent exclusivement des cellules folliculeuses primitives. Elles ne sont jamais entièrement plongées dans le vitellus, mais seulement saillantes dans la substance de l'œuf.

3° L'épithélium folliculaire secondaire se subdivise, au moment où l'œuf arrive à sa maturité, en deux nouvelles assises cellulaires : l'interne adhérente à la membrane ovulaire devient la couche spumeuse de l'œuf pondu ; l'externe reste en place, à la face interne de la membrane anhyste du follicule.

4° L'enveloppe ovulaire anhyste qui prend naissance après la subdivision de l'épithélium primitif du follicule en deux assises adjacentes ne peut être une production de l'ovule : elle procède de l'épithélium folliculaire. Elle a le même aspect que la membrane anhyste du follicule, qui se continue sur le pédicule folliculaire et jusque sous l'épithélium ovarien. Cette dernière a probablement la valeur d'une membrane basale. Elle n'est certainement pas formée de cellules endothéliales. Les membranes qui entourent l'œuf mûr dans le follicule sont donc au nombre de cinq ; la couche du testa, l'enveloppe ovulaire anhyste, l'épithélium interne du follicule, l'épithélium externe du follicule, la membrane anhyste du follicule. Toutes dérivent de l'épithélium folliculaire primitif.

5° L'épithélium qui constitue la paroi des pédicules folliculaires se développe aux dépens de cellules épithéliales de l'épithélium germinatif. L'épithélium cylindrique que l'on observe à la voûte de la cavité ovarienne procède lui aussi de l'épithélium germinatif. L'on pourrait dire qu'il est un reste de l'épithélium germinatif épuisé. Ce sont toujours et exclusivement les portions les plus externes des bandes germinatives qui engendrent de nouveaux follicules. Une portion différenciée de cet épithélium ne peut produire au maximum qu'un nombre de follicules équivalent au nombre des ovules primordiaux qu'il renferme. Cette portion devient incapable de produire ultérieurement de nouveaux ovules et se transforme, après avoir engendré ses follicules, en épithélium cylindrique. Il est probable qu'au fur et à mesure qu'il se produit de dedans en dehors de nouvelles poussées de follicules, l'ancien épithélium cylindrique entre en dégénérescence.

Il ressort de l'étude que nous avons faite du développement de l'appareil sexuel femelle chez divers Ascidiens, aussi bien que de la connaissance des faits relatifs à la structure de l'ovaire et à l'ovogenèse chez la Claveline, que toute l'histoire de la formation des follicules ovariens de ces Tuniciers rappelle singulièrement les faits généralement admis aujourd'hui concernant l'ovogenèse chez les Vertébrés. Si l'on admet que la cavité commune de l'ovaire et de l'oviducte d'une Claveline ou d'une Pérophore est homologue à la cavité péritonéale d'un Vertébré, qu'elle représente, comme cette dernière, une portion d'enterocèle, il y a non seulement une remarquable analogie, mais une identité complète en ce qui concerne les dispositions anatomiques et les processus évolutifs entre les Tuniciers et les Vertébrés.

Jusqu'à quel point l'on est autorisé à comparer la cavité de l'appareil sexuel femelle d'une Claveline à la cavité péritonéale d'un Amphioxus ou d'un Cyclostome, c'est là une question que nous discuterons plus loin. Nous nous bornerons pour le moment à faire remarquer que l'idée que l'on se faisait de l'ovaire des Ascidiens, une simple glande en grappe pour les uns, un système de cavités lymphatiques pour d'autres, cadre mal avec les dispositions anatomiques réalisées chez la Claveline : la Claveline possède manifestement deux ovaires l'un droit, l'autre gauche. L'ébauche primitive se modifie profondément dans le cours du développement chez la Phallusie Scabroïde, et de la même manière probablement chez toutes les Phallusies. Chez les Molgulides il existe généralement deux organes ovariens complètement séparés l'un de l'autre, probablement homologues aux deux ovaires de la Claveline. Chez les Cynthiadés, l'ébauche primitive se fragmente selon toute apparence, en un grand nombre d'organes distincts. L'étude du développement de l'appareil sexuel, chez des représentants des différentes familles, pourra seule nous éclairer définitivement sur la manière, dont il faut rattacher les unes aux autres, les diverses dispositions réalisées par l'appareil sexuel dans le groupe des Ascidiens. Pour des

raisons que nous exposerons plus loin, nous pensons que les Clavelines représentent la plus primitive de toutes les formes actuellement connues du groupe des Ascidiens, la forme chez laquelle les dispositions ancestrales sont le plus complètement conservées. Nous pensons donc que l'existence de deux ovaires l'un droit, l'autre gauche, déversant leurs produits dans une large cavité commune, unique et médiane, représente la forme typique et originelle de l'appareil sexuel femelle des Tuniciers; que cet ovaire double, avec sa cavité commune, s'est transformé secondairement en un organe lobulé, d'apparence très complexe chez les Phallusiadés; que les deux moitiés se sont séparées l'une de l'autre à la suite du dédoublement de la cavité commune, chez les Molgulides; que l'ébauche s'est irrégulièrement fragmentée en un nombre variable de parties disséminées dans l'épaisseur de la tunique interne chez les Cynthiadés.

Quoiqu'il en soit de la justesse de cette opinion, il est certain que, chez la Claveline, les follicules ovariens procèdent d'un épithélium germinatif, que l'épithélium des follicules se forme aux dépens des cellules folliculeuses de cet épithélium; que les processus de l'ovogénèse sont, chez la Claveline, de tous points semblables au mode de développement des follicules ovariens des Vertébrés.

Nos observations ne concordent pas, en ce qui concerne l'origine des cellules folliculeuses, avec les résultats des recherches récentes de Fol (39), de Sabatier (40) et de Roule (41). Ces trois auteurs sont d'accord, pour faire naître de l'ovule lui même les cellules épithéliales du follicule. Leurs observations ont porté sur des espèces très diverses d'Ascidies simples, voire même sur la Claveline; cependant c'est surtout la *Ciona intestinalis* qui a été l'objet de prédilection pour ces recherches. Des divergences d'opinions séparent cependant ces auteurs quant aux détails du processus qui amène la formation de ces cellules intra-ovulaires. Tandis que Fol et Roule font intervenir, de façon fort différente d'ailleurs, la vésicule germinative de l'œuf dans la formation des noyaux

des cellules folliculeuses, Sabatier nie formellement toute participation de la vésicule germinative et pour lui, les cellules folliculeuses dériveraient exclusivement du vitellus ovulaire.

Il nous paraît superflu de faire ici un exposé détaillé des différences entre les observations de Fol, de Sabatier et de Roule, sur la génèse des cellules folliculeuses; nous nous bornerons à répéter ici que rien, dans nos observations sur la Claveline, ne nous autorise à penser que l'ovule joue un rôle quelconque dans la formation des cellules épithéliales du follicule ovarien. Si nous en étions réduits à constater seulement ce résultat négatif, si nous n'étions pas éclairés sur l'origine des cellules folliculeuses, nous serions autorisés à penser que d'autres méthodes de préparation nous auraient conduit aux mêmes conclusions que ces auteurs. Il n'en est pas ainsi. Nous avons suivi jusques dans l'épithélium germinatif les premières cellules épithéliales du follicule, et il ne nous reste aucun doute quant à leur origine chez la Claveline.

Nous nous abstiendrons aussi d'exposer ici ce que Fol (39) appelle spirituellement la théorie carnivore de Seeliger (36). Nous n'avons jamais rencontré, ni chez la Claveline, ni chez aucun autre Ascidiien, rien qui rappelle l'immigration cellulaire admise par Seeliger.

Roule a figuré planche 8, figure 9, de son mémoire (41) l'épithélium germinatif de la *Ciona intestinalis*, dans ses rapports avec de jeunes follicules. Si cet auteur, au lieu de se borner à l'examen d'ovaires adultes, avait étudié le développement de l'appareil sexuel de la *Ciona*, en recourant à la méthode des coupes, peut-être serait-il arrivé à des résultats semblables à ceux que nous avons formulés. Nous pensons aussi que s'il avait eu recours à de jeunes individus pour l'étude de l'appareil mâle, il eut évité la confusion qu'il a faite entre l'appareil excréteur des testicules et la glande intestinale dont il nie bien à tort l'existence chez la *Ciona*. Cette glande ne fait pas plus défaut chez la *Ciona* que chez toutes les autres Ascidies simples, sociales et composées. Ce sont les canaux glandulaires de cet organe et non les canaux excré-

teurs du testicule que Roule a représentés planche 6, figure 48 (*Tsc*) de son mémoire.

Jusqu'au jour où Fol (42) fit connaître en 1877, le résultat de ses recherches sur l'origine des cellules folliculeuses chez *Ciona intestinalis*, aucun des auteurs qui ont publié soit sur l'anatomie, soit sur le développement des Ascidies n'avait cherché à résoudre la question de savoir d'où viennent ces cellules plates périovulaires que plusieurs d'entre eux avaient parfaitement vues et très exactement figurées. Quelques uns expriment l'opinion que ces cellules dérivent du stroma de l'ovaire. Mais ce stroma de l'ovaire n'avait jamais été analysé. L'on ne possédait sur l'anatomie de l'ovaire des Tuniciers que des idées fort imparfaites et en grande partie erronées. L'on peut dire qu'il en est encore de même aujourd'hui. Témoin le récent mémoire de Roule qui considère les cavités de l'ovaire comme étant d'origine vasculaire. Dans ces derniers temps Fol, Sabatier et Roule ont cherché à élucider le problème de la genèse de l'épithélium folliculaire. Ils ont abouti à une opinion commune. Deux manières de voir se trouvent donc aujourd'hui en présence : celle de ces trois auteurs, d'après laquelle les cellules épithéliales du follicule ovarien auraient une origine intraovulaire; la nôtre qui fait dériver directement ces cellules, tout comme les ovules eux-mêmes, des éléments constitutifs d'un épithélium germinatif.

Si la bibliographie relative à la question de l'origine des cellules épithéliales des follicules ovariens se résume dans les travaux de Fol, de Sabatier et de Roule, le nombre de recherches portant sur le mode de formation des éléments de testa est considérable. Le nom très-défectueux que portent aujourd'hui les cellules qui, chez les Ascidiens, se trouvent en dedans de l'enveloppe ovulaire de l'œuf pondu, provient comme on sait, de l'opinion répandue pendant un certain temps, d'après laquelle ces cellules interviendraient dans la formation de la tunique externe. Les recherches de Semper (43) et de Hertwig (44) ont fait justice de cette erreur. L'un de nous avait reconnu, dès 1871, en étudiant, pendant un séjour à

Helgoland, le développement de la *Clavelina lepadiformis*, que ces cellules dites du testa ne sont pour rien dans la genèse de la tunique, que celle-ci se forme toute entière aux dépens de l'épiderme de la larve et que les cellules du testa restent dans l'œuf, en dehors de la tunique larvaire, sans participer d'aucune façon à la genèse de la larve. Quoique Kowalevsky lui-même se soit rallié à cette manière de voir (45), incontestée aujourd'hui, le nom de cellules du testa est resté. Fol propose de le remplacer par celui de *globules du testa larvaire*. Nous ne voyons pas l'avantage qu'il y aurait à accepter ce nouveau nom, rappelant la même erreur. Ne pouvant admettre l'opinion de Fol, qui conteste à ces éléments la nature cellulaire, nous pensons que le nom de cellules convient seul pour désigner ces globules; ils sont en effet des cellules, tout au moins à leur origine. Certes, ils peuvent perdre secondairement leur noyau; au moment de la ponte, ces éléments ne présentent plus, chez beaucoup d'Ascidiens, de caractère cellulaire; mais encore est-il utile de rappeler dans le nom qu'on leur assigne leur valeur originelle. Ne dit-on pas que la cuticule épidermique des mammifères est formée de cellules? Le nom de *globules granuleux* proposé également par Fol, ne nous paraît pas plus heureux. Indépendamment de cet inconvénient qu'il manque de précision et prête à la confusion, il présente le défaut de manquer d'exactitude. Chez plusieurs Ascidiens, les cellules du testa ne sont pas granuleuses, mais présentent au contraire, l'apparence de petits corps homogènes à contours extrêmement foncés. Ce qui n'a pas peu contribué à fixer l'attention sur ces cellules du testa, c'est l'opinion répandue d'après laquelle l'enveloppe ovulaire dériverait de l'œuf lui-même, à peu près comme la membrane cellulaire procède de la cellule. Cette manière de voir est encore défendue par Fol dans son récent mémoire (39). Dans cette conception il est fort étrange en effet de trouver, longtemps avant la fécondation, toute une série de cellules sous cette membrane, entre elle et la surface du vitellus. La circonstance que ces cellules sont au début empâtées dans le vitellus, à

fait croire qu'elles se forment aux dépens de la cellule-œuf avant la fécondation. Mais la question change d'aspect, le côté énigmatique et exceptionnel disparaît dès que l'on envisage l'enveloppe ovulaire non comme une membrane vitelline, mais bien comme une production de l'épithélium folliculaire. C'est ce fait qui se dégage clairement de l'étude du développement des follicules chez la Claveline. Et s'il est établi d'autre part que les cellules du testa ne sont en définitive qu'une partie différenciée de l'épithélium folliculaire, les différences qui se montrent entre l'œuf des Ascidiens et celui des autres animaux ne présentent plus du tout la même portée. Bien d'autres animaux pondent des œufs entourés en tout ou en partie d'un épithélium folliculaire. Si l'on considère l'enveloppe ovulaire comme une production épithéliale, l'œuf des Ascidiens, au moment de la ponte, est un œuf nu, dépourvu de membrane vitelline. A ce point de vue encore, les Ascidiens sont loin de constituer une exception dans le règne animal : ils se trouveraient dans le même cas que les Appendiculaires qui, d'après Fol, pondent des œufs dépourvus de membrane.

Les opinions émises quant à l'origine et à la valeur des cellules du testa sont très diverses.

1/ D'après Kowalevsky, les cellules du testa dérivent des cellules folliculaires. Il exprime déjà cette opinion, quoique sous une forme un peu dubitative, dans son premier mémoire : " Ces cellules jaunes dérivent, selon toute probabilité, du follicule dans lequel l'œuf s'est formé „ et plus loin : " Je ne doute nullement que ces globules jaunes (les cellules de testa) ne proviennent des cellules du follicule. „ Après avoir porté plus spécialement son attention sur la question de l'origine de ces cellules, Kowalevsky maintient, dans son second mémoire, sa première opinion : il la formule d'une façon beaucoup plus affirmative et dans son travail sur le développement des Pyrosomes il y revient encore : " chez les Pyrosomes, comme chez les Ascidiens proprement dits, les éléments du testa sont bien des cellules, et ces cellules dérivent de l'épithélium folliculaire. Elles ne pénètrent que secondairement dans le vitellus. „

L'opinion de Kowalevsky a été confirmée par Ganin (46), qui affirme, lui aussi, que chez *Botryllus* les cellules du testa proviennent des cellules du follicule; cette manière de voir a aussi été soutenue plus tard par Ussow (47). Les corpuscules jaunes ne sont, pour lui, que des cellules du follicule de de Graaf qui se disposent en une couche autour de la cellule-œuf déjà formée. Giard a adopté la même manière de voir à la suite de ses études sur le développement de "*Lithonephria engyranda*. „ (48)

2/ Kupffer (49) est le premier qui se soit élevé contre cette opinion. Dans son mémoire sur le développement de l'*Ascidia (Ciona) canina*, il consacre un chapitre à l'exposé de ses recherches sur ce point. La membrane ovulaire existerait déjà, à la surface du vitellus avant l'apparition des éléments du testa. Ceux-ci naîtraient à la suite d'une différenciation de la couche périphérique du vitellus, par résolution de cette couche en autant de fragments qu'il doit se former de cellules du testa. Ces éléments procéderaient donc du vitellus ovulaire; ils seraient engendrés par la cellule-œuf et Kupffer compare le processus à une formation libre de cellules (*freie Zellbildung*). Le noyau des cellules du testa se formerait après le corps cellulaire.

Plus tard, Kupffer (50) reprit de nouveau l'étude de cette question et fut conduit aux mêmes conclusions : les choses se passeraient, chez *Molgula macrosiphonica*, comme chez *Ascidia canina*. Chez d'autres espèces, *Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*, *parallelogramma* et *complanata*, le problème est plus difficile à résoudre à cause de la formation plus tardive de la membrane ovulaire.

Metschnikow (51) s'est rallié à l'opinion de Kupffer; seulement, tout en reconnaissant que les éléments du testa sont mobiles et exécutent des mouvements amœboïdes, il n'a pas pu leur trouver de noyau cellulaire.

Les travaux récents de Fol, de Roule et de Sabatier ont conduit ces auteurs à des conclusions semblables à celles de Kupffer, en ce sens que tous trois admettent l'origine intra-ovulaire des éléments du testa. Seulement il existe entre les

opinions de ces auteurs des divergences notables en ce qui concerne le lieu de formation, les processus génétiques, et la valeur anatomique des éléments du testa.

Pour Fol les éléments du testa, les corpuscules de la granuleuse comme il les appelle, sont, chez la plupart des Ascidiens, des différenciations de la partie superficielle du vitellus, sans participation aucune de la vésicule germinative. En ayant recours aux préparations durcies par les mélanges à base d'acide osmique l'on voit, dit Fol, que les globules du testa subissent une série régulière de modifications de structure qui n'ont été vues par aucun auteur, pas même par les plus récents. 1<sup>er</sup> Stade. Les globules sont un peu irréguliers de forme et composés uniquement de vésicules arrondies qui se touchent toutes. 2<sup>me</sup> Stade. Les vacuoles vésiculeuses se sont placées sur un seul rang, tout autour du globule, laissant au milieu un petit amas de la substance qui constitue la paroi des vésicules. Cette partie centrale, creusée elle-même d'une vacuole plus petite que les autres, se colore dans le carmin et ressemble alors à un noyau; mais l'hœmatoxyline et les vrais colorants nucléaires ne l'affectent en aucune façon, d'où Fol conclut qu'il ne s'agit pas là de véritables cytoblastes. 3<sup>me</sup> Stade. C'est celui que les auteurs ont décrit. Le contenu des corpuscules est devenu homogène. Pour Fol les éléments du testa ne sont pas des cellules.

Si Fol donne des renseignements très précis et fort circonstanciés sur les trois stades qu'il décrit, par contre il ne nous renseigne guère sur le mode de formation des corpuscules de la granuleuse. Il indique exactement le lieu de leur formation; mais il passe légèrement sur le fait même de leur apparition.

Fol admet d'autre part qu'il existe, chez *Molgula impura*, en dedans de la membrane ovulaire, des éléments qui, si l'on ne tient compte que de l'époque de leur formation et de leur position, pourraient être placés dans la même catégorie que les éléments du testa des autres Ascidiens. Mais il hésite à faire ce rapprochement parce qu'il a reconnu qu'il s'agit ici d'éléments nucléés, par conséquent de cellules. Il ne se pro-

nonce pas sur leur origine " il semble, dit-il, que nous avons affaire ici à une formation *sui generis*, qui tient le milieu entre les cellules du follicule et les globules granuleux des *Ascidies* proprement dites. „ Ceci nous paraît absolument incompréhensible : comment des éléments pourvus chacun d'un noyau cellulaire peuvent-ils constituer une formation tenant le milieu entre des cellules et des éléments qui n'ont rien de commun avec une cellule ?

Roule pense lui que les éléments du testa se forment par le même processus que les cellules du follicule. Ils ne seraient que des cellules tardivement formées, au contact de la vésicule germinative et avec participation de cette dernière.

Enfin Sabatier, après avoir professé, au début de ses recherches, une opinion qui se rapproche beaucoup de celle de Fol, s'est rallié dans son dernier travail à la manière de voir de Roule, en ce sens tout au moins que pour lui, comme pour ce dernier auteur, les cellules du testa se développent, comme les cellules du follicule, dans la profondeur du vitellus. Mais Sabatier n'admet ni pour les unes, ni pour les autres, l'intervention de la vésicule germinative.

Tous les auteurs que nous venons de citer admettent donc en commun l'origine intraovulaire des éléments du testa; mais ils sont bien loin de s'entendre quant au lieu de formation de ces corps, sur les processus évolutifs qui leur donnent naissance, voire même sur leur valeur anatomique.

3/ Une dernière opinion, que nous citons pour mémoire, a été émise par Semper (43). Pour lui les éléments du test ne sont que des gouttelettes expulsées du sein du vitellus quand on met les œufs en contact, pendant un temps plus ou moins prolongé, avec des solutions diluées d'acide acétique ou d'acide chromique, avec de l'eau douce (!) ou même simplement avec de l'eau de mer. Cette expulsion se fait rapidement quand les gouttelettes étaient déjà préformées et visibles dans la masse vitelline avant l'expérience. Dans le cas contraire, elle se fait tardivement ou même elle n'a pas lieu. Ces expériences de Semper n'ont aucune portée en ce sens qu'elles ne donnent, et ne peuvent

donner aucun éclaircissement ni sur l'origine, ni sur la valeur de ces soi-disant gouttelettes, dont Semper admet la préexistence dans le vitellus des œufs mûrs. Elles établissent ce que chacun sait et savait depuis longtemps, c'est que ces éléments sont empâtés individuellement dans la couche corticale du vitellus, avant la maturité complète, et qu'elles viennent au contraire s'interposer entre le vitellus et l'enveloppe ovulaire, au moment où celle-ci se distend et qu'une cavité périvitelline apparaît ce qui, chez certaines espèces, ne se produit qu'après la ponte, c'est-à-dire au contact de l'eau de mer. Il se produit donc alors un semblant d'expulsion. Les données de Semper sont inexactes en ce qui concerne la Claveline de Risso, quand il dit que chez la Claveline un œuf fécondé, retiré de l'oviducte, permettrait de voir, sous les yeux de l'observateur, la sortie des globules du testa. Chez la Claveline de Risso, l'espace périvitellin est constitué, l'expulsion des cellules du testa a par conséquent eu lieu, avant que l'œuf ne tombe dans l'oviducte (pl. XV, fig. 14 *f<sup>m</sup>*).

Quand Semper a vu se produire chez de jeunes ovules, chez lesquels il n'existait pas encore de "gouttelettes", préformées, une expulsion cette fois tardive de gouttelettes, il est évident qu'il a eu affaire à de simples phénomènes d'altération : il eut pu voir semblable expulsion de gouttelettes se produire sous ses yeux, en prenant de jeunes ovules de n'importe quelle espèce animale, voire même de simples cellules protoplasmiques.

Les expériences de Playfair Mac Murrich (52) sur des œufs mûrs de *Ascidia amphora* et de *Cynthia depressa* n'ont servi qu'à établir aux yeux de leur auteur le fait bien connu par tous ceux qui se sont occupés du développement des Ascidies simples, que chez la plupart des espèces l'enveloppe ovulaire, appliquée contre le vitellus tant que l'œuf reste dans l'oviducte, ne se distend qu'au contact de l'eau de mer. Il est tout naturel que des solutions aqueuses faibles déterminent le même résultat. Mais quand l'auteur conclut de l'action des réactifs qui produisent une fixation plus rapide, et aussi de l'examen des caractères des éléments du testa, partiellement ou totalement

expulsés, que ces corpuscules ne seraient que des parcelles de vitellus, chassées par le retrait de ce dernier, il exprime une opinion qui ne sera admise, pensons-nous, par aucun de ceux qui ont étudié l'ovogénèse des Tuniciers.

Il ressort de tout ce qui précède, que nous n'avons fait que confirmer, par notre étude sur la genèse des éléments du testa chez la Claveline de Risso, les observations et les conclusions depuis longtemps formulées par Kowalevsky, battues en brèche et souvent contestées par toute une série d'auteurs récents, et cependant, s'il est permis de conclure d'un cas particulier, parfaitement exactes et vraies.

L'enveloppe ovulaire apparaît après que les cellules du follicule se sont disposées en deux assises cellulaires; elle apparaît entre les deux assises; elle est par conséquent d'origine épithéliale et sépare l'épithélium primitif en deux parties: la couche du test et l'épithélium secondaire du follicule. Une subdivision ultérieure de cette assise externe se produit plus tard, vers le moment de la ponte, quand cet épithélium se résoud en deux couches, l'une adjacente à l'enveloppe ovulaire et homologue à la couche papillaire ou spumeuse des autres Ascidiens, l'autre accolée à la membrane anhyste du follicule et homologue à la membrane décrite par Fol chez *Ciona intestinalis* sous le nom de couche folliculaire membraniforme.

L'épithélium folliculaire primitif, formé par une simple couche de cellules plates, dérive des cellules folliculeuses, interposées entre les ovules primordiaux dans l'épithélium germinatif.

Cet épithélium donne naissance, dans la suite du développement du follicule, à deux membranes anhystes et à trois assises cellulaires. La position relative de ces couches est la suivante: En allant de l'extérieur vers l'intérieur, on trouve successivement.

- 1/ La membrane anhyste du follicule.
- 2/ La couche folliculaire membraniforme.
- 3/ La couche papillaire ou spumeuse, non papillaire et non spumeuse chez la Claveline.

4/ La membrane anhyste de l'enveloppe ovulaire. (Chorion de Fol).

5/ La couche du testa.

1 et 2 restent en place au moment de la ponte ; 3, 4 et 5 sont expulsés avec l'œuf. Celui-ci ne donne naissance à aucune membrane ; il est nu comme l'œuf des Appendiculaires. Les enveloppes, qui l'entourent après comme avant la ponte, sont d'origine folliculaire.

Le nom de Chorion proposé par Fol ne nous paraît pas fort convenable, quoique, en fait, la signification morphologique de ce mot ne soit pas fort bien définie. Il s'applique d'ordinaire aujourd'hui aux enveloppes ovulaires d'origine épithéliale, qui se trouvent au contact immédiat soit du vitellus, soit d'une membrane vitelline (Œuf des Insectes). Chez la Claveline la membrane se forme *dans l'épaisseur de l'épithélium* entre les deux assises cellulaires qui le constituent. Nous préférons donc, afin de réserver au mot Chorion une signification plus précise, employer le mot *membrane anhyste de l'œuf*, ou *enveloppe ovulaire anhyste*, noms qui ne préjugent rien et qui ne compromettent rien.

---

## CINQUIÈME CHAPITRE.

### LES MUSCLES LONGITUDINAUX DE LA CLAVELINE.

C'est un fait bien connu que les muscles des Ascidies adultes diffèrent beaucoup de ceux qui fonctionnent chez la larve urodèle et chez les Appendiculaires, non-seulement par leurs caractères histologiques et par leur groupement, mais par leur genèse. Tout récemment Seeliger résumait son opinion sur la portée de ces différences dans la phrase suivante :  
 " *Die Musculatur der ausgebildeten Ascidien trägt durchaus den Charakter von Mezenchymmuskelzellen, die des Schwanzes der*

*Larven und Appendicularien ist eine epitheliale, die aber ebenfalls in der primären Leibeshöhle liegt*(1).

La formation des muscles du tronc aux dépens de cellules libres du mésenchyme n'est pas douteuse : elle est facile à reconnaître, chez la Claveline, aussi bien dans la larve transformée que dans le bourgeon.

La structure des fibres musculaires, chez les Ascidies simples, n'est pas facile à analyser. Les faisceaux musculaires sont formés de fibres homogènes; celles-ci ne sont pas décomposables en fibrilles et elles ne montrent aucune trace de striation transversale. Dans les faisceaux l'on distingue toujours bien nettement des noyaux; mais il est difficile de décider si ces noyaux siègent dans les fibres ou entre les fibres.

La première opinion est généralement admise : tant chez les Ascidies simples que chez les Ascidies sociales (Pérophores et Clavelines) les éléments musculaires, groupés en faisceaux dans l'épaisseur de la tunique interne, ont été décrits comme des fibres cellulaires. La substance contractile non fibrillaire et non striée constituerait une couche corticale à la fibre pourvue d'un noyau unique siègeant dans l'axe de l'élément. Il n'y aurait donc pas de différence essentielle entre les muscles des Ascidies simples et les bandes musculaires des Salpes et des Doliolum : l'on sait en effet que ces bandes sont constituées de cellules musculaires, montrant parfois des traces d'une striation transversale(2).

Il est certain que les faisceaux musculaires de la tunique interne des Ascidiens se forment aux dépens de cellules du mésenchyme. L'on voit en effet, à un certain stade du développement, des cellules du mésenchyme s'allonger en fuseaux et se disposer les unes radiairement, les autres circulairement autour des orifices des siphons. De par leur origine ces

---

(1) SEELIGER. *Die Entwick. der socialen Ascidien*, 1885. Separat-Abdruck, page 90.

(2) ULJANIN. *Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel*. Leipzig, 1884.

éléments musculaires rentrent donc dans la catégorie des muscles mésenchymatiques des frères Hertwig.

Il existe, chez les Clavelines, des muscles longitudinaux qui siègent aux faces latérales du corps. Milne Edwards les a vus le premier ; il les décrit comme suit : " Sa surface (la surface de la tunique interne) est parcourue par diverses fibres musculaires, dont les unes sont circulaires et constituent des sphincters autour de la bouche et de l'anus, tandis que *les autres, au nombre de neuf ou dix paires naissent d'une sorte de collier tendineux situé autour de la bouche et descendent verticalement jusqu'à l'extrémité inférieure de l'abdomen.* (1) Le collier tendineux dont parle Milne Edwards est l'organe bien connu aujourd'hui sous le nom de bourrelet péricoronal.

Seeliger a parfaitement reconnu un fait très particulier qui avait échappé à l'illustre zoologiste français. Il a vu que ces faisceaux longitudinaux vont en divergeant de bas en haut à partir d'un ou deux points d'insertion communs. Voici comment il s'exprime à ce sujet :

" Es ist interessant dass alle Längsmuskeln von ein oder höchstens zwei sehr eng begrenzten Stellen, welche weit hinten über den Darmbogen hinaus liegen, ihren Ursprung nehmen und von da aus divergirend gegen vorn verlaufen. An diesen eben erwähnten Stellen findet die hintere Insertion der Längsmuskel an die äussere Hautschicht statt, die oft noch knopfförmig vorspringt. Nach vorn zu, in der Region des Kiemendarmes, verzweigen sich die Muskeln vielfach und inseriren sich in äusserst feinen Fäden. „

Cette description de Seeliger est de tous points exacte. La saillie en forme de bouton, qui répond aux extrémités postérieures des faisceaux, est constante ; il en existe une à droite et une autre à gauche, symétriquement placées par rapport au plan médian. Si on les suit d'avant en arrière, on voit les faisceaux converger vers ces boutons et s'y insérer.

---

(1) H. MILNE EDWARDS. *Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche*, page 54.

Au niveau de ces boutons l'épiderme forme une proéminence discoïde à la surface de laquelle les cellules épidermiques, de forme cylindroïde, présentent des caractères tout particuliers. Nous avons représenté (pl. XV, fig. 17) une coupe transversale à travers une de ces formations. Non seulement l'épiderme, mais aussi la couche musculo-cutanée sont notablement épaissis au niveau de la saillie et l'on voit, en *m*, les coupes transversales de quelques faisceaux musculaires longitudinaux, sectionnés tout près de leur extrémité postérieure.

La structure des faisceaux musculaires latéraux des Clavelines est fort intéressante. Chaque faisceau est formé d'un certain nombre, peu considérable, de fibres homogènes, très réfringentes, courant parallèlement les uns aux autres. On peut les poursuivre dans la longueur des faisceaux dont elles occupent toujours et seulement la périphérie. Elles sont immédiatement sous-jacentes à une membrane que nous croyons pouvoir comparer au sarcolemme des fibres musculaires striées des Vertébrés. L'axe du faisceau musculaire est occupé, dans de jeunes individus, par une masse protoplasmique dans laquelle se trouvent disséminés de nombreux noyaux vésiculeux et réticulés (pl. XV, fig. 16). Ce protoplasme médullaire s'étend entre les fibres corticales, jusques sous la membrane (pl. XV, fig. 15). Au fur et à mesure que le bourgeon se développe les fibres réfringentes augmentent de volume aux dépens du protoplasme médullaire qui, lui, se réduit progressivement (pl. XV, fig. 15*d*, coupe d'un faisceau provenant d'un bourgeon plus âgé que ceux qui ont fourni les coupes *a*, *b* et *c*). Quand le faisceau est arrivé à son complet développement il ne reste plus du protoplasme médullaire que de minces lames granuleuses interposées entre les fibres homogènes et réfringentes. Dans ces lames se voient les noyaux.

Une particularité intéressante à signaler est relative à la forme des fibres (fibrilles) homogènes. Leur section transversale est presque toujours triangulaire; la base du triangle répond au sarcolemme; son sommet se continue en une ligne pâle, mais très nette, qui parfois se perd dans le protoplasme,

parfois se réunit à une ou à plusieurs de ses voisines. Il arrive même que l'on peut voir ces lignes se réunir dans l'axe du faisceau (pl. XV, fig. 15a). Pour nous ces lignes sont l'indice de la structure réticulée du protoplasme et, si cette interprétation est exacte, il est clair que la substance musculaire qui constitue les fibres homogènes se continue avec les filaments du réticulum protoplasmique et n'est en définitive qu'une partie différenciée de ce réseau.

Les faisceaux longitudinaux des Clavelines se rapprochent donc bien plutôt par leur structure des faisceaux primitifs des Vertébrés que des fibres cellulaires et, à part l'absence totale de striation transversale chez les Clavelines, l'analogie est complète. Il est parfaitement évident que les fibres homogènes du faisceau représentent la substance musculaire des faisceaux primitifs et que, n'étant leur volume, elles mériteraient plutôt le nom de fibrilles que celui de fibres. Il est probable qu'il s'agit ici, non de fibrilles simples, mais de groupes de fibrilles.

Avant d'examiner jusqu'à quel point le développement de ces faisceaux est conforme à celui des faisceaux primitifs des Vertébrés, nous appellerons encore l'attention sur une particularité de leur structure. Tandis que dans toute la longueur des faisceaux la substance contractile siège à la périphérie du protoplasme médullaire, d'où résulte, pour la coupe transversale de la fibre, une figure radiaire bien caractérisée (pl. XV, fig. 15, 16 et 17m'), près de l'extrémité inférieure des faisceaux les fibrilles ou les groupes de fibrilles n'intéressent plus qu'une portion restreinte de la surface; (pl. XV, fig. 17, m, m, m, m.)

Les caractères si particuliers des faisceaux longitudinaux des Clavelines ont été en partie reconnus par Seeliger; il a fourni aussi quelques renseignements sur leur genèse. Mais il nous est impossible de comprendre comment il a pu considérer ces muscles comme réalisant le type mésenchymatique des frères Hertwig. Nous reproduisons ici les quelques mots que Seeliger consacre à l'histoire de ces muscles.

“ Die Längsmusculatur setzt sich aus einzelnen Muskelzügen zusammen, welche unzweideutig zu dem zweiten Hertwig'schen Typus, den Mesenchymmuskeln gehören. Die Längsmuskeln entstehen aus den freien Mesodermzellen, welche sich spindelförmig ausziehen und in langen Reihen anordnen. Zuerst lassen sich in diesen Zellreihen die einzelnen Zellelemente mit ihren Kernen noch unterscheiden, bald aber nur noch die Kerne. Diese zuerst einfachen Züge spalten sich bald in eine wechselnde Zahl von Fibrillen, die auf dem Querschnitte als stark lichtbrechende Körperchen erkennbar werden. Deutliche Längsmuskeln sah ich erst an verhältnissmässig weit entwickelten Knospen auftreten, während einzelne spindelförmig ausgezogene Zellen, die wahrscheinlich später zu Muskelzellen werden, schon in sehr jungen Knospen zu sehen sind. „

Comme Seeliger l'a fort bien observé, les muscles longitudinaux se forment, dans de tout jeunes bourgeons, aux dépens de cellules libres du mésenchyme qui, après s'être fixées à la face profonde de l'épiderme, s'étirent en fuseaux dans le sens de l'axe et se rangent, à la file les unes des autres. Il en résulte l'apparition, à chaque côté du corps, de quelques stries longitudinales. A un stade plus avancé du développement les limites des cellules ont disparu et les noyaux se sont multipliés. Si l'on fait alors, à travers un semblable bourgeon, une série de coupes transversales l'on trouve, à droite et à gauche, aux côtés du tube épïcärdique et du péricarde, entre ces formations et l'épiderme, un certain nombre d'éléments qui se font remarquer en ce qu'ils présentent, à leur pourtour, une série de points brillants disposés en un cercle. (Planche XI, fig. 8 à 12.) Les cordons musculaires montrent déjà la structure des faisceaux longitudinaux décrits plus haut. Contrairement à l'opinion de Seeliger et quoiqu'ils naissent aux dépens de cellules du mésenchyme, ces faisceaux longitudinaux diffèrent profondément des muscles du second type des frères Hertwig, tant par leur structure que par leur groupement. S'ils sont mésenchymatiques par leur origine, leur structure les rapproche bien plutôt du type des muscles épithéïaux.

Nous avons constaté récemment que chez la Molgule ampuloïde, les faisceaux musculaires présentent la même structure et le même développement que les faisceaux longitudinaux de la Claveline. Là aussi il s'agit non pas de fibres cellulaires fasciculées mais de faisceaux primitifs : aussi bien dans les parois des siphons que dans toute l'étendue de la tunique interne, les faisceaux sont formés de cordons parallèles de substance contractile; ces cordons ne renferment jamais de noyaux, mais entre eux se trouve interposé du protoplasme, dans lequel sont disséminés de nombreux noyaux. Parfois ces éléments nucléaires sont moulés sur les cordons contractiles; jamais ils ne sont logés dans leur épaisseur. Chaque faisceau est délimité par un sarcolemme.

Il est donc probable que la même structure des muscles se retrouvera chez tous les Ascidiens.

---

## PARTIE GÉNÉRALE.

### LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE LA CLAVELINE COMPARÉ A CELUI DE L'AMPHIOXUS.

I. *La segmentation.* — 1. Chez la Claveline, comme chez l'Amphioxus, le premier plan de segmentation divise l'œuf en deux blastomères semblables. Chez la Claveline, ce premier plan devient le plan de symétrie de la larve; toute la moitié droite de la larve procède de l'un des deux premiers blastomères, la moitié gauche de l'autre. Ce plan de symétrie apparaît clairement à tous les stades successifs de la segmentation. Chez l'Amphioxus Hatschek n'a reconnu qu'à la fin de la segmentation la symétrie bilatérale de la larve; mais rien, dans ses observations, n'empêche d'admettre l'hypothèse de l'existence bien plus précoce d'un plan médian, rien ne s'oppose à la supposition que le premier plan de segmentation répond, chez l'Amphioxus, comme chez la Claveline, au futur plan de symétrie

de la larve. Les stades représentés figures 6, 8, 9, 10, 12, 13, supportent parfaitement cette interprétation. Deux circonstances peuvent expliquer la difficulté de distinguer, chez l'Amphioxus, le plan de symétrie. C'est d'abord que, à tous les stades successifs de la segmentation, les blastomères homodynames, c'est à dire ceux qui interviendront dans la formation d'un même feuillet primordial de la larve blastula, ont la même forme, les mêmes dimensions et les mêmes rapports, tandis que, chez la Claveline, dès le stade 8, les globes sont semblables deux à deux, que chaque groupe de deux diffère, par les dimensions et la forme, de chacun des autres groupes. C'est ainsi qu'il existe au stade 8, deux globes ectodermiques plus petits et deux autres plus grands, deux mixtes plus petits, deux autres plus grands. Que par l'imagination l'on supprime ces différences dans les dimensions des 4 globes ectodermiques d'une part, des globes mixtes de l'autre, aussitôt le plan de symétrie cesse d'être reconnaissable. Cette supposition se trouve réalisée chez l'Amphioxus : il existe au stade 8, deux groupes de quatre cellules semblables entre elles, chaque groupe ayant ses dimensions propres ; dès lors le plan de symétrie, si même il existe, ne peut être reconnu.

Une autre circonstance qui peut expliquer la difficulté de reconnaître, chez l'Amphioxus, le plan de symétrie, c'est le nombre considérable et par conséquent la petitesse des cellules constituant la blastosphère à la fin de la segmentation.

Si l'on ne peut conclure des observations de Hatschek à l'existence, chez l'Amphioxus, pendant la segmentation, d'un plan de symétrie répondant d'une part au premier plan de segmentation, de l'autre au plan médian de la larve, rien non plus n'autorise à affirmer qu'il existe, à ce point de vue, des différences essentielles entre l'Amphioxus et les Tuniciers. Le plan de symétrie très apparent chez les Ascidiens, dès la première segmentation l'est peu ou point chez l'Amphioxus. Le fait saute aux yeux ; mais si, comme nous le pensons, cette différence tient à la similitude des globes homodynames chez l'Amphioxus, il est clair que l'on ne peut attribuer à

cette différence qu'une valeur tout à fait secondaire. Il en serait tout autrement s'il était démontré que chez l'Amphioxus la symétrie larvaire, pendant la segmentation est radiaire, tandis qu'elle est bilatérale chez les Tuniciers.

A tous les autres points de vue les analogies entre la segmentation de l'Amphioxus et celle de la Claveline sont si complètes qu'il est éminemment probable que chez l'Amphioxus comme chez les Ascidies le premier plan de segmentation répond au plan de symétrie de la larve.

2. Dans les deux types, les deux premiers plans de segmentation sont verticaux. La ligne d'intersection de ces deux plans répond à une verticale qui, au stade blastula, passe d'une part par le milieu de la face ventrale (ectodermique) et, d'autre part, par le milieu de la face dorsale (endodermique). Le troisième plan de segmentation est horizontal (équatorial) dans les deux types : il est plus rapproché du pôle ectodermique que du pôle endodermique.

3. La cavité de segmentation apparaît au stade 4. Elle a d'abord l'apparence d'un tube vertical ouvert à ses deux bouts. Les deux orifices du tube répondent aux milieux des faces ectodermique et endodermique. Secondairement les deux orifices se ferment, le tube devient une cavité close, plus tôt chez la Claveline que chez l'Amphioxus. Toute trace de la cavité de segmentation finit par disparaître, plus tôt chez la Claveline que chez l'Amphioxus.

4. La segmentation est inégale de part et d'autre. Elle marche plus rapidement suivant l'hémisphère ectodermique que suivant l'hémisphère endodermique.

5. La formation de l'ectoderme se fait par poussées successives aux dépens de globes mixtes. A la fin de la segmentation ectoderme et endoderme sont complètement séparés. La ligne qui, à la surface de la blastula, marque la limite entre l'ectoderme et l'endoderme répond au blastopore futur. Le nombre des cellules qui vont donner naissance à l'endoderme de la Gastrula est très petit, au moment où l'invagination commence à se produire, comparativement au nombre des cellules de l'ectoderme.

II. *Stade Gastrula.* — 1° Chez la Claveline comme chez l'Amphioxus la formation de la Gastrula résulte de l'invagination de la face dorsale (endodermique) de la blastula, d'où résulte que le blastopore primitif intéresse toute la face dorsale de la larve.

2° La fermeture du blastopore se fait de la même manière dans les deux types. La lèvre antérieure du blastopore s'infléchit et s'accroît d'avant en arrière, en même temps que ses bords latéraux se rapprochent. La lèvre postérieure du blastopore n'intervient en rien dans la fermeture de l'orifice. Le blastopore réduit siège à l'extrémité postérieure de la larve, du côté de sa face dorsale. Cette face est aplatie, tandis que la face ventrale est convexe.

3° A l'extrémité postérieure du blastopore se voient, sur les côtés, deux cellules endodermiques de dimensions exceptionnelles. Chez la Claveline deux cellules ectodermiques, très petites et cunéiformes, sont adjacentes à ces grandes cellules endodermiques.

Quand le blastopore se trouve réduit à n'être plus qu'un petit orifice, siégeant du côté du dos, près de l'extrémité postérieure de la larve, l'ectoderme se montre constitué de deux ébauches : la plaque médullaire et l'épiderme. La plaque médullaire siège du côté de la face dorsale de la larve, en avant du blastopore. Chez la Claveline elle se prolonge sur les côtés et même en arrière de cet orifice. Chez l'Amphioxus ses rapports avec le blastopore réduit ne sont pas bien élucidés ; mais chez les Poissons, les Amphibiens et même chez les Amniotes la plaque médullaire se comporte, vis-à-vis du blastopore (sillon primitif des Amniotes) exactement comme chez la Claveline. Dans l'endoderme primitif de la Gastrula, l'on peut distinguer, au point de vue génétique, tant chez la Claveline que chez l'Amphioxus, une portion médio-dorsale d'où procède la notocorde, deux régions dorso-latérales qui engendrent le mésoblaste et une portion médio-ventrale, qui donne naissance à l'hypoblaste digestif. Cependant ce n'est que dans la portion postérieure de la larve qui s'accusent les

différentiations préalables à la formation de ces ébauches. Dans la partie antérieure de la larve, chez la Claveline comme chez l'Amphioxus, l'endoderme primitif, intimement uni à l'épiderme donne exclusivement naissance à l'hypoblaste du tube digestif (vésicule précordale).

Les deux premières périodes du développement de la Claveline présentent, si on les compare aux stades correspondants de l'Amphioxus, des indices manifestes d'une accélération du développement. La fermeture de la cavité de segmentation, la disparition de cette cavité et l'invagination de l'hémisphère endodermique sont plus précoces chez la Claveline. De même la différenciation de la plaque médullaire et la formation d'une ébauche commune pour la notocorde et le mésoblaste apparaissent, chez cette Ascidie, à une époque plus reculée du développement. Toute cette première période de développement est raccourcie, abrégée et en quelque sorte condensée chez la Claveline.

III. *Formation des premiers organes aux dépens des feuilletts primordiaux de la Gastrula. — Tube médullaire.* — Le tube médullaire se forme chez la Claveline, aux dépens de la plaque médullaire. Les bords d'abord soulevés le long des bourrelets dorsaux se rapprochent et puis se soudent. Ce mode de formation du tube médullaire est identique à celui que l'on connaît depuis longtemps chez la plupart des Vertébrés. D'après les observations concordantes de Kowalevsky et de Hatschek, le processus serait un peu différent chez l'Amphioxus. La plaque médullaire ne donne naissance à un tube clos que fort tard. Elle constitue pendant longtemps le plancher d'une cavité, dont la voûte est formée par l'épiderme; puis elle s'incurve, ses bords se rapprochent et la plaque qui constituait d'abord les faces inférieure et latérales du tube médullaire finit par le délimiter aussi supérieurement.

Ce processus a été aussi signalé chez la Claveline, par Seeliger; mais nos observations nous permettent d'affirmer qu'il n'en est pas ainsi, tout au moins chez la Claveline de Naples.

Le processus évolutif tel qu'il s'accomplit chez l'Amphioxus est très probablement une modification secondaire ou cœnogénétique du mode de formation primitif du myelencéphale conservé chez les Ascidiens et chez les Vertébrés proprement dits.

Une particularité du développement du tube médullaire chez la Claveline, particularité tout d'abord signalée par Kowalevsky chez d'autres Ascidiens (*Phallusia mamillata*), c'est l'intervention de la lèvre postérieure du blastopore dans la fermeture de la gouttière nerveuse. Il nous paraît éminemment probable que ce détail n'a qu'une importance secondaire, en ce sens qu'il résulte simplement de l'extension sur les côtés, voire même en arrière du blastopore, des bourrelets dorsaux.

Le soulèvement de la lèvre postérieure et des bords latéraux du blastopore ont pour résultat exclusif la formation de la voûte du tube médullaire, tout comme le rapprochement transversal des bourrelets dorsaux en avant du blastopore. *Le plancher du tube médullaire se forme tout entier et exclusivement en avant du blastopore.* Chez la Claveline, comme chez l'Amphioxus, la plaque médullaire s'infléchit, au bord antérieur de cet orifice, pour se continuer dans la plaque notochordale de sorte que, dans l'un comme dans l'autre type, le tube médullaire se continue, au niveau du blastopore, avec la cavité de l'archenteron. (Comparer notre fig. 3a, pl. VII avec la fig. 42, pl. IV du mémoire de Hatschek).

Il existe un autre point de ressemblance remarquable entre les deux types : chez la Claveline, comme chez l'Amphioxus, l'occlusion du tube médullaire se fait très rapidement et à peu près tout d'un coup dans toute la longueur de la larve. (Comparer nos figures 3a (pl. VII) et 4b (pl. VIII) aux figures 35 (pl. III) et 42 (pl. IV) de Hatschek).

Pendant un orifice persiste pendant très longtemps, chez les Urochordes comme chez les Céphalochordes, à l'extrémité antérieure du tube médullaire.

*Notochorde.* — 1° Chez les Ascidies, comme chez l'Amphioxus,

la notochorde se constitue aux dépens de cette partie de l'endoderme primitif, qui est sous-jacente à la plaque médullaire.

2° De part et d'autre, cette portion médiane de l'endoderme donne lieu à la formation d'une gouttière s'ouvrant dans l'archenteron. (Voir notre planche VIII, figures 3*d*, 3*c*, 4*e*, 4*f*; comparer avec les figures 87 à 90, 95 à 101, 106 à 111, planche VIII de Hatschek.)

3° L'occlusion de la gouttière se fait par juxtaposition de la moitié droite et de la moitié gauche de la gouttière. (Voir notre planche VIII, figures 3*e*, 3*f*, 4*f* et la planche VIII de Hatschek, figures 97, 98, 99, 100, 101, 107, 108, 109, 110 et 111).

4° Le nombre des cellules que l'on trouve dans une coupe transversale de la notochorde se réduit au fur et à mesure que la larve progresse.

5° Dans les deux types l'extrémité tout à fait antérieure de la chorde se développe tardivement aux dépens de l'endoderme. La chorde présente encore, à son extrémité antérieure, l'apparence d'une gouttière ouverte dans la cavité digestive, alors qu'elle est déjà, dans la plus grande partie de sa longueur, un cordon cylindroïde plein. (Voir notre pl. VIII, fig. 3*c*, 3*d*, 3*e*, 3*f*, 3*g*, 4*e*, 4*f*, 4*g*; comparer avec les figures 96 et suivantes, 106 et suivantes de Hatschek.)

6° La notochorde constitue au début la voûte de la cavité digestive; plus tard l'hypoblaste digestif se complète sous la notochorde. Mais tandis que, chez l'Amphioxus, ce processus s'accomplit dans toute la longueur du corps, chez la Claveline il ne s'opère que sous l'extrémité antérieure de la notochorde. (Voir notre planche VIII, figure *f*; comparer avec les figures 4*d*, 4*e*, 4*f* et les figures des planches VIII et IX de Hatschek.)

Dans toute la longueur de la queue, chez la Claveline, la notochorde conserve ses rapports primitifs; la queue est frappée d'un arrêt de développement. Chez l'Amphioxus la disposition primitive persiste longtemps près de l'extrémité postérieure

de la larve. (Voir Hatschek, planche VIII; comparer la figure 103 aux figures 99 et 100; la figure 111 aux figures 107 et 108 et planche IX, comparer les figures 118 et 119 aux précédentes 115 à 117, la figure 128 aux précédentes 122 à 127.

7° Là où l'hypoblaste se complète sous la notochorde, les cellules endodermiques interposées entre les diverticules cœlomiques et la gouttière notochordale, participent à la formation de la voûte du tube digestif. (Voir Hatschek, planche IX, figures 118 et 141). Le même fait se présente chez la Claveline. (Voir notre planche VIII, fig. 4e). Les cellules marquées par les lettres *Hyp.* n'interviennent pas dans la formation de la notochorde, mais bien dans l'achèvement de l'hypoblaste digestif.

*Mésoblaste.* — Les portions dorso-latérales de l'endoderme primitif donnent naissance au mésoblaste; il en résulte la formation, chez la Claveline, comme chez l'Amphioxus, de deux bandes mésoblastiques interposées entre l'ébauche notochordale et l'hypoblaste formant le plancher du tube digestif futur.

La partie antérieure des bandes mésoblastiques, chez la Claveline, la plus grande partie de ces ébauches, chez l'Amphioxus, donne lieu à la formation de diverticules épithéliaux, dans lesquels s'engage la cavité de l'archenteron. (Voir nos planches VII, figure 2d et VIII, figures 3c, 3d et 4e et les planches VIII et IX de Hatschek).

Dans toute la longueur de la queue, chez la Claveline, les bandes mésoblastiques restent au stade primitif de leur développement : il ne se forme pas de diverticules cœlomiques. Il est à remarquer, qu'à ce point de vue, la plus grande partie du mésoblaste de la Claveline, arrêté dans son développement, se comporte comme l'extrémité postérieure des bandes mésoblastiques des jeunes larves d'Amphioxus. (Voir la série des figures 89 à 92 de la planche VIII de Hatschek et aussi les larves entières représentées pl. IV, figures 45, 47, 49 et 52).

De même que chez l'Amphioxus, les extrémités antérieures des bandes mésoblastiques se développent d'arrière en avant,

du côté du dos de la larve, pour s'immiscer entre l'hypoblaste et l'épiblaste, aux deux côtés du système nerveux médian, (Voir Hatschek, pl. IV, figures 50, 51 et 52, planche VIII, figures 93 et 94, 95 à 97), de même, chez la Claveline, les ébauches mésoblastiques gagnent bientôt d'arrière en avant aux faces latérales de la larve et surtout du côté du dos. (Voir planche VIII, figures 4a et 5a; 4e, 4d et 4e; 5d, 5e, 5f.)

Entre le mésoblaste de la Claveline et celui de l'Amphioxus il existe deux différences importantes.

1° Chez l'Amphioxus, les cavités des diverticules cœlomiques persistent pour devenir l'enterocèle de l'adulte; chez la Claveline les diverticules cœlomiques perdent bientôt leur cavité et se transforment en deux masses cellulaires pleines. L'enterocèle disparaît très tôt dans le cours du développement.

2° Chez l'Amphioxus, les bandes mésoblastiques se segmentent en somites nettement séparés les uns des autres; chez la Claveline les ébauches mésoblastiques ne montrent aucun trace de composition métamérique.

Ces différences peuvent-elles nous empêcher de considérer l'ensemble des ébauches mésoblastiques de la Claveline comme homologues des bandes mésoblastiques de l'Amphioxus, si l'on tient compte de l'évolution ultérieure de ces ébauches? Si l'on compare la queue de la larve complètement développée de la Claveline au tronc de l'Amphioxus, l'on ne peut méconnaître dans la première des indices manifestes d'une segmentation de tous points comparable à celle de l'Amphioxus. Nous en concluons que l'absence de composition métamérique dans l'ébauche primitive du mésoblaste chez les Ascidiens n'est point palingénétique, mais bien cœnogénétique; l'ébauche mésoblastique non segmentaire de la Claveline et des autres Ascidiens a perdu secondairement la segmentation ancestrale et le processus génétique primitif, conservé chez l'Amphioxus, a disparu secondairement chez les Ascidiens. Nous donnerons plus loin les raisons qui nous font admettre, dans la queue complètement développée des Ascidiens, une composition segmentaire.

Tandis que tous les segments mésoblastiques de l'Amphioxus, à partir du second, se comportent de la même manière et se développent uniformément, le premier, qui donne naissance au mésoderme de l'extrémité céphalique de la larve, subit, dans le cours de son évolution, des modifications toutes particulières. Nous voyons chez la Claveline, et il paraît en être de même chez tous les Ascidiens, les extrémités antérieures des bandes mésoblastiques donner naissance à des ébauches toutes spéciales : elles engendrent, à la suite d'une prolifération cellulaire très active deux amas cellulaires formés d'éléments de petites dimensions. Tandis que tout le reste du mésoblaste donne exclusivement naissance aux couches musculaires de la queue adjacentes à la notochorde, ces amas se résolvent, tout au moins en grande partie, en éléments cellulaires isolés ; ils engendrent le mésoderme de l'extrémité antérieure dilatée de la larve. Pour des raisons qui seront exposées plus loin, nous considérons ces extrémités antérieures des ébauches mésoblastiques de la Claveline et des Ascidiens en général, comme homologues à la première paire de segments mésoblastiques de l'Amphioxus.

*Tube digestif.* — Le mésoblaste et la notochorde se forment aux dépens de l'endoderme primitif de la Gastrula, dans toute la longueur de la larve, à l'exception de son extrémité antérieure. L'on peut donc distinguer dans la longueur du corps de la larve une partie antérieure préchordale dans laquelle la chorde et le mésoblaste font défaut (Hatschek, pl. IV, fig. 46, 47 et 48 ; voir notre planche VIII, fig. 4a et 5a) et une portion chordale, dans les limites de laquelle s'étendent la notochorde et les bandes mésoblastiques. Il en résulte aussi que, chez l'Amphioxus comme chez la Claveline, le tube digestif des jeunes larves se constitue de deux portions bien distinctes : une portion préchordale et une portion subchordale. La première, dilatée en une large vésicule, est partout en rapport immédiat avec l'épiderme, non-seulement à la face ventrale, mais aussi sur les côtés et à la face dorsale de la larve. Chez l'Amphioxus la notochorde, en se développant d'arrière en avant, s'insinue

bientôt entre la voûte de la vésicule préchordale et l'épiderme dorsal. Cet allongement de la notochorde en avant constitue l'une des particularités les plus caractéristiques des Céphalochordes. Chez la Claveline la notochorde ne s'allonge guère : son extrémité antérieure reste en retrait sur le système nerveux.

Il est important de constater que cet allongement de la notochorde ne s'opère, chez l'Amphioxus, qu'à une époque relativement tardive du développement. Au stade représenté par Hatschek (pl. IV, fig. 46) l'ébauche notochordale ne dépasse pas encore en avant la plaque médullaire. Ce n'est que plus tard que la chorde en vient à dépasser en avant le système nerveux central, au-dessus de la vésicule préchordale. Les rapports primitifs qui se maintiennent chez la Claveline se modifient secondairement chez l'Amphioxus. L'homologie entre la vésicule préchordale de l'Amphioxus et la dilatation antérieure de l'enteron de la Claveline n'en est pas moins évidente et il est tout aussi clair que la seconde portion du tube digestif de l'Amphioxus est homologue de la partie subchordale de l'enteron de la Claveline.

Chez l'Amphioxus, cette seconde portion du tube alimentaire de la larve, sous-jacente à la chorde dorsale, est délimitée supérieurement, au début, par la notochorde elle-même; mais plus tard la paroi épithéliale du tube digestif se complète : une voûte hypoblastique se constitue sous la chorde dorsale et dès lors ce dernier organe constitue un cordon plein interposé entre le tube médullaire et le canal intestinal.

Chez la Claveline les choses se passent de la même manière sous l'extrémité antérieure de la notochorde; mais dans toute la longueur de la queue, le tube digestif, arrêté dans son développement, ne dépasse jamais le premier stade larvaire de l'Amphioxus : jamais la paroi épithéliale du canal alimentaire ne se complète sous la notochorde. Bien plus, la notochorde envahit peu à peu la cavité alimentaire, et toute la portion subchordale de l'enteron, réduite à une simple rangée de cellules épithéliales, incapable de recevoir et de conduire des matières alimentaires, n'est plus qu'un organe rudimentaire appelé

d'ailleurs à disparaître bientôt. La comparaison avec la larve de l'Amphioxus démontre de la manière la plus évidente le caractère cœnogénique de la larve des Ascidiens : par suite de l'arrêt du développement et de l'atrophie progressive de la portion subchordale du tube intestinal, la queue des Ascidiens, homologue à la plus grande partie du tronc de la larve de l'Amphioxus, a été réduite à un simple organe de locomotion. De même que chez l'Amphioxus et chez les Poissons la portion postanale du tube digestif s'oblitère et se résorbe, de même chez les larves urodèles des Ascidiens toute la portion subchordale du canal alimentaire devient rudimentaire et incapable de fonctionner.

Si donc la larve urodèle des Tuniciers est comparable à celle de l'Amphioxus, elle nous apparaît comme une forme larvaire profondément modifiée, par suite de l'atrophie du tube digestif dans la plus grande partie de la longueur du corps. Les Appendiculaires, qui réalisent à l'état permanent et sexué le type larvaire des Ascidiens, ne peuvent être que les descendants dégénérés de formes ancestrales, chez lesquelles le tube digestif droit s'étendait, comme chez la larve de l'Amphioxus, dans toute la longueur du tronc. Il est éminemment probable que l'anus primordial siégeait, chez ces ancêtres communs des Tuniciers et des Céphalochordes, à l'extrémité même du tronc et que le canal médullaire et le canal digestif débouchaient ensemble au niveau de cet orifice. La formation du canal neurentérique a coïncidé avec l'occlusion secondaire de cet anus primordial et l'apparition d'un anus de nouvelle formation.

Il y a lieu de se demander comment il a pu s'établir un nouvel anus chez les Tuniciers et comment les matières alimentaires introduites par la bouche ont cessé de passer dans la portion subchordale de l'entéron; comment enfin cette dernière partie du tube digestif a pu s'atrophier progressivement et disparaître.

Tous les observateurs qui ont étudié de jeunes larves d'Amphioxus leur ont décrit un organe fort énigmatique jusqu'ici.

Ils l'ont considéré comme une glande et désigné sous le nom de " Kolbenförmige Drüse, „ glande en forme de massue. Hatschek a montré que cette glande se forme par une extroflexion de l'épithélium intestinal, à quelque distance en arrière de la vésicule préchordale. Voici comment il s'exprime : " Man kann schon frühe an Embryonen mit 9-10 Ursegmenten eine sehr seichte quere Faltung des Darmes in dieser Region unterscheiden. Dieselbe verläuft von der rechten Seitenwand des Darmes, wo sie besonders scharf ausgeprägt ist, ventralwärts und greift bis auf die linke Seitenwand des Darmes über. In den nächsten Stadien vertieft sich diese Falte und sie erinnert bald in ihrem Aussehen an die fertige Drüse, obwohl sie noch in ihrer ganzen Ausdehnung gegen den Darm offen ist (fig. 55, 57). Sie ist am mächtigsten auf der rechten Körperseite, wo sie längs der ganzen Höhe der rechten Darmwand etwas schief nach vorne herabsteigt, und setzt sich auf der linken Seite viel schmaler nur bis zur Mitte der linken Darmwand fort (fig. 60).

Gegen das Ende der embryonale Periode erfolgt der Verschluss der Rinne und la Abschnürung dieser Bildung vom Darne (fig. 61). Dieselbe stellt nun une kolbige Drüse dar, die an der rechten Seite gelegen ist, diese setzt sich in einen dünnen Ausführungsgang fort, der sich ventralwärts um den Darm herumbiegt und auf der linken Seite bis gegen die Mitte des Darmes aufsteigt (fig. 63); dort mündet der dünne Ausführungsgang später nach aussen. Da später an dieser Stelle der linken Körperwand die Mundöffnung durchbricht, so mündet die Drüse dann am äusseren Mundrande. „

Il s'agit donc là d'un organe bien singulier : il s'ouvre à l'extérieur du corps et présente une apparence glandulaire; mais au lieu de se développer par invagination aux dépens de l'épiblaste comme c'est le cas pour toute glande cutanée, il naît tout entier de la paroi hypoblastique du tube digestif et avant de déboucher à l'extérieur, il constitue un diverticule aveugle de la paroi intestinale. Il se pourrait donc qu'à un moment donné cette glande singulière communiquât à la fois

avec le canal alimentaire et avec l'extérieur. Nous ne possédons malheureusement aucune donnée sur ce que devient ultérieurement cet organe et il est bien difficile de se faire une idée de sa fonction.

Hatschek ne précise pas dans son texte le lieu de formation de la glande en forme de massue; mais il ressort de ses figures que la duplication de l'hypoblaste qui lui donne naissance apparaît à la limite entre le premier et le second somite mésoblastiques, sous la forme d'un gouttière transversale. (Voir Hatschek, pl. V, fig. 51, 57, 60 et 61 *Dr.*)

Elle procède non seulement de la face droite, mais aussi du plancher et de la moitié gauche du tube digestif et constitue en définitive un diverticule de la paroi de cet organe dont le fond en cul de sac est dirigé en haut et à gauche. Ce cul de sac va s'ouvrir à l'extérieur sur la face latérale gauche du premier segment céphalique.

Nous avons décrit plus haut la formation de l'intestin de la Claveline. Nous avons montré que, tandis que la cavité branchiale, l'œsophage et l'estomac se développent aux dépens de la vésicule préchordale et d'une courte portion subchordale de l'enteron, l'intestin apparaît sous la forme d'un diverticule collatéral du tube digestif médian de la larve. Ce diverticule naît du plancher du tube digestif; son embouchure dans l'estomac s'étend en partie sur la face droite de cet organe. Ce diverticule se développe de droite à gauche et de bas en haut et son extrémité aveugle se dirige vers la vésicule cloacale gauche qui, elle même, n'est que le produit d'une introflection de l'épiblaste. Il importe de se rappeler que chez les Appendiculaires l'intestin s'ouvre directement à l'extérieur. Il est fort regrettable que le développement embryonnaire des Appendiculaires soit à peu près totalement inconnu jusqu'ici, que l'on ne possède aucun renseignement sur la position primitive des orifices branchiaux externes et de l'anus. Comme le montrent les figures 1a, 1b, 2a, 2b et 2c de notre pl. XVI, le diverticule intestinal naît, du plancher de l'enteron, chez la Claveline au niveau de l'extrémité antérieure de la notochorde.

L'entéron se constitue à ce moment d'une dilatation antérieure préchordale et d'une portion rétrécie, subchordale par son origine; aux stades antérieurs cette dernière se continuait dans l'hypoblaste caudal. La première devient le sac branchial, la seconde l'œsophage et l'estomac de la future Ascidie. C'est de cette seconde portion subchordale du tube digestif que naît le cœcum intestinal.

La dilatation préchordale, qui devient le sac branchial de l'Ascidie, est homologue de la vésicule antérieure du canal alimentaire de la larve de l'Amphioxus, ce qui saute aux yeux si l'on compare par exemple la larve représentée figures 4a et 4b, de notre planche VIII, à des larves d'Amphioxus comme celles que Hatschek a représentées figures 47, 49 et 53 de son mémoire. Il est tout aussi évident que la portion rétrécie qui lui succède et qui engendre l'œsophage et l'estomac de la Claveline répond à cette partie du tube digestif de l'Amphioxus qui suit immédiatement la dilatation préchordale et qui se trouve interposée entre les saccules cœlomiques de la première paire. Ce n'est qu'à cette première paire de saccules que l'on peut comparer les ébauches du mésenchyme qui terminent en avant les bandes mésoblastiques de la Claveline. De même que ces saccules, chez l'Amphioxus, les ébauches mésenchymatiques de la Claveline s'insinuent entre l'hypoblaste et l'épiblaste aux faces latérales de la portion préchordale de l'entéron. S'il en est ainsi, le lieu de formation du cœcum intestinal de la Claveline répond exactement au point d'où procède la glande en massue de l'Amphioxus et l'homologie entre ces deux formations devient éminemment probable.

Non seulement le cœcum intestinal des Ascidies se développe à la même place que la glande en massue de l'Amphioxus, mais le mode de formation est le même : de part et d'autre il s'agit d'un diverticule hypoblastique, naissant entre le premier et le second somite mésoblastiques ; de part et d'autre ce diverticule se développe de droite à gauche et de bas en haut ; terminé en cul de sac au début de son développement, il va s'ouvrir secondairement à l'extérieur sur la face latérale

gauche. Mais tandis que chez les Ascidiens il reste en communication avec l'estomac et devient l'intestin, chez l'Amphioxus il se sépare de l'enteron et devient la glande énigmatique que l'on sait.

La présence de cet organe collatéral, chez les Tuniciers d'une part, chez l'Amphioxus de l'autre, nous autorise à admettre sa présence chez les formes ancestrales vermiformes et segmentées, dont sont issus les Tuniciers et les Céphalochordes. Nous sommes arrivés à la conclusion que ces formes devaient posséder, à la façon des larves d'Amphioxus, un tube digestif droit étendu dans toute la longueur du corps. A la limite entre le premier et le second segment mésoblastiques devait exister un diverticule de l'enteron communiquant avec l'extérieur sur la face latérale gauche du corps. L'existence de cet organe ancestral permet de concevoir comment les Tuniciers ont pu se développer aux dépens d'organismes vermiformes et segmentés, organisés à la façon des larves de l'Amphioxus et par conséquent des vers annelés primitifs. Les matières alimentaires digérées dans la partie antérieure de l'intestin, distendue en une poche stomacale entre les premiers somites mésoblastiques, au lieu de traverser toute la longueur de l'enteron subchordal, ont pu suivre la voie de dérivation résultant de la présence de l'organe collatéral. L'orifice de cet organe a pu jouer le rôle d'un anus. Dès lors toute la portion de l'enteron subchordal située en arrière de l'embouchure de l'organe collatéral a pu perdre de son importance; elle a pu cesser de fonctionner et, à la suite de son atrophie progressive, toute la partie correspondante du tronc a pu se réduire à ne jouer plus que le rôle d'un simple organe de locomotion. Il en est résulté la formation d'organismes constitués à la façon des larves urodèles d'Ascidiens et des Appendiculaires actuels.

Quant aux Ascidiens, ils ont perdu secondairement leur organe de locomotion et tout l'organisme se trouve réduit à la partie tout à fait antérieure du tronc des ancêtres. Une Ascidie, une Salpe ou un Doliolum, sont l'équivalent du

segment céphalique joint au premier segment mésoblastique d'une larve d'Amphioxus.

Si cette manière de voir est exacte, il est clair que les Ascidies, pas plus que les Salpes, ne peuvent être considérées comme des animaux segmentés à la manière des Vertébrés, des Annélides et des Arthropodes. Ils dérivent il est vrai de formes segmentées; mais toute la portion métamérisée du tronc, à partir du second segment, s'est atrophiée sans laisser de trace, en même temps que l'extrémité céphalique et le premier segment du corps, prenant un développement plus grand et une importance croissante, en sont venus à suffire à l'accomplissement de toutes les fonctions organiques.

Il en résulte que pas plus les rangées de stigmates que les stigmates eux-mêmes ne peuvent être considérés comme homologues aux fentes branchiales métamériques des Vertébrés; que les anneaux musculaires des Salpes et des Doliolums ne peuvent en rien être comparés à des myocomes. Nous examinerons plus loin jusqu'à quel point les faits actuellement établis justifient cette déduction.

*Les larves urodèles des Tuniciers et les Appendiculaires  
présentent-elles une composition segmentaire?*

Il ressort clairement des travaux de Kowalevsky, de Kupffer et de Seeliger que le mésoblaste se constitue, chez les larves des Tuniciers, de deux bandes continues et indivises; il n'apparaît, dans le cours du développement, rien qui rappelle les saccules coelomiques segmentaires de l'Amphioxus. Cependant, diverses considérations justifient l'opinion d'après laquelle la queue des Appendiculaires et partant des larves urodèles des Ascidiens présentent une composition segmentaire comparable à celle qui caractérise le tronc de l'Amphioxus.

Langerhans a montré, (31) que si l'on traite une Appendiculaire fraîche par une solution de potasse à 30 %, chacune des bandes musculaires de la queue se résoud en dix plaques

successives. Les dix plaques de la bande droite répondent exactement aux dix plaques gauches. La potasse n'est pas le seul réactif qui fasse apparaître ces plaques musculaires. On obtient le même résultat en traitant par le bichromate de potasse, par l'acide nitrique à 20 % et même sans l'addition d'aucun réactif, au moment de la mort de l'animal.

Langerhans a trouvé ces dix plaques musculaires dans chacune des bandes de la queue chez *Oikopleura velifera*, *O. fusiformis*, *Fritillaria formica* et *F. furcata*.

Mertens (53) a découvert le nerf caudal qui, chez les Appendiculaires, court au-dessus de la chorde dorsale. Huxley (54) a le premier observé que ce nerf présente, de distance en distance, des renflements d'où portent des filaments. Leuckart (55) a fait la même observation. Il a vu des filets naître du nerf, tantôt isolément, tantôt disposés par paires et, dans ce dernier cas, ces filets procèdent de renflements qui ne sont pas sans analogie avec des renflements ganglionnaires. Plus tard Gegenbaur (56) a observé ces mêmes renflements. Kowalevsky, utilisant une observation de son ami Nagine, observation dont il a par lui-même vérifié l'exactitude, considère ces renflements comme représentant chacun une paire de ganglions. Fol (57), au contraire, n'admet de structure ganglionnaire que pour le ganglion caudal situé à la base de la queue; les petits renflements au nombre de 20 à 40 ne renfermeraient, d'après cet auteur, ni noyaux, ni protoplasme. Ces renflements se trouvent tantôt isolés, tantôt groupés par deux ou par quatre, rarement trois ensemble. Chez *O. cophocerca* et *dioïca* certains nerfs se rendant aux muscles se distinguent, en ce qu'ils naissent par paires, à des intervalles égaux, la première paire en avant du ganglion caudal, les autres en arrière.

Langerhans (31) affirme que les petits renflements sont, tout aussi bien que le gros ganglion caudal, de vrais ganglions. Ils sont formés de deux, rarement d'une, parfois de trois à six cellules nerveuses entourés d'une gaine conjonctive. De tous ces ganglions partent des nerfs.

La répartition des ganglions chez *O. velifera* ne correspond pas à la succession des plaques musculaires. Le nombre total des petits ganglions est de 12 à 16. Les nerfs qui en partent se rendent à la peau.

Mais il existe en outre des nerfs moteurs qui naissent par paires de la moelle caudale, à des distances égales les uns des autres. Ils naissent du tronc du nerf caudal, parfois près des ganglions, mais jamais directement de ces derniers. Le premier prend son origine immédiatement en avant du ganglion caudal, et se dirige en avant; tous les autres naissent à la limite entre deux plaques musculaires successives et peuvent se poursuivre en arrière jusques vers le milieu de la plaque musculaire dans laquelle ils se terminent.

Tous ces nerfs sont disposés par paires et dans la plus grande partie de la queue ceux de droite répondent exactement à ceux de gauche. Rarement à partir de la 5<sup>e</sup> paire, ordinairement à partir de la 6<sup>e</sup>, le nerf d'un côté se trouve un peu en avant de l'autre. Chez *O. velifera* Langerhans n'a pas pu découvrir les nerfs correspondants aux plaques musculaires de la 9<sup>e</sup> et de la 10<sup>e</sup> paire. Chez *Fr. formica*, par contre, il a pu parfaitement distinguer les nerfs de la 10<sup>e</sup> paire.

Les nerfs moteurs sont en général plus forts que les nerfs sensibles. Chaque nerf se termine exclusivement dans une plaque musculaire.

Il résulte clairement de ces observations, aussi bien de celles qui sont relatives à la constitution des couches musculaires que de celles qui ont trait la disposition des nerfs moteurs, que la queue des Appendiculaires se constitue de 10 segments; les nerfs moteurs répondent à autant de racines spinales motrices et ici, comme chez l'Amphioxus et chez les Cyclostomes, le système musculaire se constitue d'une série de plaques, placées les uns derrière les autres, chaque plaque s'étendant de la limite antérieure à la limite postérieure d'un segment.

La circonstance que les deux nerfs spinaux d'une même paire ne se correspondent pas exactement, dans la partie

postérieure de la queue, confirme davantage encore le rapprochement avec l'Amphioxus, où l'alternance des nerfs spinaux est connue depuis longtemps.

Tout récemment R. Lankester (58) a publié quelques observations sommaires qui confirment pleinement les données de Langerhans.

Les conclusions que l'on a tirées de ces recherches sur l'organisation des Appendiculaires n'ont fait que confirmer d'ailleurs les belles recherches de Kupffer sur la larve de l'*Ascidia mentula*.

Pendant un séjour à Arendal, Kupffer a découvert les nerfs spinaux moteurs chez les larves de la *Phallusia mentula* (59). Il les a vus avec toute la netteté désirable et a pu rendre témoin de sa découverte son compagnon, le même Paul Langerhans, dont nous avons signalé plus haut les recherches exécutées à une date plus récente, sur l'organisation des Appendiculaires.

Les nerfs spinaux moteurs naissent chez les larves de la *Ph. mentula* des faces latérales de la moelle à des distances égales les uns des autres. L'écart entre deux nerfs successifs correspond exactement à la longueur d'un fibre musculaire. La première paire apparait à la limite entre la portion troncale et la portion caudale de la moelle (an der Grenze von Rumpf und Schwantheil des Markes). Ces nerfs sont des faisceaux de fibrilles, qui s'écartent peu à peu les uns des autres, à partir de leur racine. Il se rend plusieurs fibrilles à chaque fibre musculaire. Kupffer a même observé les terminaisons de ces fibrilles; mais ces détails, fort intéressants d'ailleurs, importent peu à la question dont nous nous occupons.

Le fait essentiel qui se dégage des observations de Kupffer, c'est que la queue des larves des Ascidiens est constituée à la façon de celle des Vertébrés et de l'Amphioxus, en ce sens, qu'elle est formée d'autant de segments qu'il existe de paires rachidiennes motrices, autant que la longueur d'une fibre musculaire est contenue de fois dans la longueur totale de l'organe.

Chez les larves d'Amphioxus les fibres musculaires s'étendent de la limite antérieure à la limite postérieure de chaque segment musculaire. L'on peut donc conclure du nombre des cellules musculaires, comptés dans la longueur du corps, au nombre des diverticules cœlomiques primitifs et vice-versa. S'il est démontré d'autre part que, chez une larve d'Ascidie, chaque cellule musculaire répond à une paire nerveuse rachidienne, qu'il en est de même chez les Appendiculaires et que la composition segmentaire de la queue se trouve par là irréfutablement démontrée, il est clair que dans les jeunes larves comme celle que nous avons représentées planche VII, fig. 4 et 5, il existe virtuellement autant de paires de sacs cœlomiques que l'on compte de grandes cellules musculaires dans la longueur d'une bande mésoblastique.

De même que la disparition de la portion caudale de l'entéron, chez les Ascidiens, indique un arrêt de développement, de même il faut admettre que le mésoblaste a subi une réduction considérable : les diverticules cœlomiques n'apparaissent plus comme des diverticules distincts et séparés les uns des autres. Mais de même que l'on peut conclure de la présence, dans la région caudale des Ascidies, à l'existence chez les formes ancestrales d'un intestin subchordal traversant toute la longueur du corps, délimité par une couche épithéliale complète et capable de digestion, de même l'on peut, en se fondant sur l'existence de segments musculaires distincts, conclure à la présence, chez les ascendants éloignés des Tuniciers actuels, d'un enterocèle segmenté à la façon du mésoblaste de l'Amphioxus et des Vers annelés. Il est à remarquer que les parties antérieures des bandes mésoblastiques, celles qui, dans notre opinion, sont homologues aux premiers diverticules cœlomiques de l'Amphioxus, naissent et se développent chez la Claveline suivant le processus typique pour les formations cœlomiques.

Des considérations qui précèdent nous concluons :

1° Que la queue des Appendiculaires et des larves urodèles des Ascidiens est segmentée à la manière du tronc de l'Amphioxus.

2° Que les Tuniciers actuels dérivent de formes ancestrales segmentées qui, comme les larves de l'Amphioxus, possédaient à droite et à gauche du plan médian, des saccules coelomiques disposés par paires. Ces saccules, nés sous la forme de diverticules pairs de l'archenteron, n'apparaissent plus dans le cours du développement des Tuniciers actuels; mais l'on trouve, dans la composition segmentaire des couches musculaires de la queue, des indices évidents de la composition métamérique du mésoblaste ancestral.

Toute cette portion uniformément segmentée du tronc s'atrophie dans le cours du développement et les Ascidiens adultes résultent de la transformation progressive de l'extrémité antérieure du corps de leurs larves. Nous avons indiqué plus haut les raisons qui nous portent à croire que la queue des Tuniciers est homologue à toute la partie du tronc de l'Amphioxus qui s'étend en arrière du second segment.

L'opinion que nous venons de développer est en opposition avec la manière de voir de Gegenbaur qui, tout en reconnaissant chez les Tuniciers des affinités avec les Vertébrés inférieurs, se fonde principalement sur l'absence d'une métamérie du corps chez les Tuniciers, pour les séparer des Vertébrés et en faire un embranchement distinct du règne animal. Il est à remarquer qu'à l'époque où l'illustre fondateur de l'anatomie comparée moderne formulait cette conclusion, nos connaissances sur l'organisation des Appendiculaires d'une part, sur le développement des Ascidiens et de l'Amphioxus de l'autre, étaient loin d'être aussi avancées qu'elles le sont aujourd'hui. L'on possède maintenant des données plus complètes sur plusieurs points relatifs à la constitution et à la genèse de la queue chez les larves urodèles. Elles suffisent, à notre avis, pour établir que les Tuniciers, comme les Leptocardes et les Vertébrés, dérivent d'organismes segmentés; ceux-ci présentaient très-probablement une organisation relativement simple, au sujet de laquelle les larves de l'Amphioxus peuvent nous donner des indications précieuses.

Dans ces derniers temps une nouvelle hypothèse a été

formulée par O. Seeliger, en ce qui concerne la segmentation des Tuniciers.

L'auteur admet que les Tuniciers sont issus de formes urodèles semblables aux Appendiculaires. Il ne croit pas que les recherches de Langerhans sur les Appendiculaires, pas plus que celles de Kupffer sur les nerfs spinaux de la larve, chez *Ascidia mentula*, démontrent l'existence d'une segmentation comparable à celle de l'Amphioxus et des Vertébrés. Il fait valoir, pour appuyer son opinion, la variabilité chez une seule et même espèce du nombre des cellules musculaires, comptées dans la longueur de la queue. A supposer que le fait soit réel, en quoi démontrerait-il que les cellules musculaires ne répondent pas à autant de segments? Pour Seeliger toute la queue de la larve représente un segment unique : au début du développement on ne trouve pas, dit-il, d'indices évidents d'une composition métamérique de la queue larvaire : la partie postérieure du corps de la larve, celle aux dépens de laquelle se forme la queue, apparaît au début comme une formation unique et indivise : on n'y trouve aucune trace de métamérisation. A ce titre il faudrait soutenir aussi que les Vertébrés, pas plus que les Annélides et les Arthropodes, ne sont des animaux segmentés. Nous savons en effet que chez tous les Vertébrés, depuis les Cyclostomes et les Sélaciens jusqu'aux Mammifères, le mésoblaste constitue au début une formation continue et indivise, étendue dans toute la longueur du corps de l'embryon. Les protovertèbres naissent par métamérisation secondaire de la plaque vertébrale; les cavités céphaliques des Cyclostomes et des Sélaciens résultent de la subdivision du mésoblaste céphalique, au moment de la formation des fentes branchiales; de plus, chez la plupart des Annélides comme dans l'immense majorité des Arthropodes, les somites se forment par segmentation secondaire de bandes mésoblastiques continues. Il n'y a guère que l'Amphioxus et le Péripate qui fassent exception à cette règle. A ce compte les Céphalochordes et les Protracheates seraient seuls des animaux segmentés.

Si l'on admet que tous les Vertébrés, les Annélides et les Arthropodes sont des organismes segmentés, c'est donc parce que l'on a reconnu que la segmentation peut n'apparaître que tardivement dans une ébauche primitivement indivise. Pour nier la segmentation de la queue, chez les Appendiculaires et chez les larves des Ascidiens, il faudrait donc établir qu'il n'apparaît pas dans le cours du développement d'indices manifestes d'une métamérisation. C'est ce que Seeliger n'a pas fait; il s'est borné à dire qu'à ses yeux les observations de Langerhans et de Kupffer n'ont pas la signification que beaucoup de morphologistes ont cru devoir leur attribuer.

Il est assez singulier de voir Seeliger nier d'une part la segmentation de la queue et admettre d'ailleurs que la larve de la Claveline, voire même la forme *Gastrula*, se constitue de trois segments, dont les deux premiers se retrouveraient dans le corps de l'Ascidie adulte, tandis que le troisième, qui donne naissance à la queue, est resorbé dans le cours du développement. Où donc Seeliger a-t-il pu trouver dans la constitution d'une larve quelconque la preuve de l'existence de ces trois segments? "Es kann nicht geleugnet werden, écrit-il, dass der Vorderleib der Ascidien in seiner ersten Anlage genau ebenso ein einheitliches Stück repräsentirt wie der Hinterleib, den wir einem Segmente gleichsetzen. Wenn wir ihn aber trotzdem durch Verschmelzung zweier Theile entstanden auffassen, so geschieht dies deshalb, weil die ganze festgesetzte Ascidie und ebenso der Salpenkörper in toto nur dem vorderen Abschnitte der Larven und Appendicularien zu homologiren sind, während der hintere rückgebildet wurde. Wenn es nun richtig ist, dass alle Bilaterien eine Stammform besitzen, welche aus Kopf und Rumpfsegment sich zusammensetzt, und dass diese beiden Abschnitte für die Existenz des Thieres unbedingt nothwendig sind : dann werden dieselben auch im Tunikatenkörper und auch in der frühesten embryonalen Anlage desselben vorhanden sein müssen. „ Tout repose donc sur l'hypothèse d'après laquelle tous les Métazoaires bilatéraux dériveraient d'une forme ancestrale à deux segments

et non sur l'observation de ces segments chez la larve des Tuniciers.

On ne trouve aucun indice, chez la larve, de ce segment céphalique et de ce premier segment du tronc supposés; mais il faut admettre leur existence parceque *tous les métazoaires à symétrie bilatérale dérivent d'une forme souche composée d'un segment céphalique et d'un segment représentant le tronc!* Il y a là une pétition de principe évidente et l'on nous permettra de demander pourquoi, si deux segments existent virtuellement dans la partie antérieure du corps de la larve, sans que l'on puisse objectivement reconnaître leur présence, il ne pourrait pas exister plusieurs segments dans la queue?

Seeliger fait dériver le groupe des Tuniciers d'une forme larvaire à trois segments, un segment céphalique et deux segments du tronc. Cette forme aurait présenté une organisation extrêmement simple : c'était une Gastrula à peine différenciée, chez laquelle un système nerveux rudimentaire s'était peut être constitué du côté du dos; elle possédait un organe d'excrétion et quelques cellules mésenchymatiques. Cette forme primitive aurait donné naissance d'une part au rameau des Tuniciers, d'autre part à celui des Céphalochordes. Si l'on compare le développement des Ascidies à celui de l'Amphioxus, les ressemblances se montrent seulement dans les tout premiers stades du développement, avant que la larve de l'Amphioxus ait acquis les caractères typiques des Vertébrés, l'embryon de l'Ascidie les traits essentiels de l'organisation des Tuniciers. Le développement ultérieur suit des voies différentes dans les deux groupes.

La manière de voir de Seeliger repose toute entière sur une interprétation erronée des phénomènes évolutifs de l'Amphioxus d'une part et des Ascidiens de l'autre. Seeliger n'a pas reconnu comment se forme le mésoblaste chez la Claveline; il a été induit en erreur en ce qui concerne la genèse de la notocorde; il n'a pas observé les faits qui démontrent une identité complète des processus évolutifs qui conduisent à

la formation du tube digestif chez la Claveline et chez l'Amphioxus; il n'a pas accordé la valeur qu'elles méritent aux observations de Kupffer et de Langerhans.

Il n'est pas douteux pour nous que si Seeliger avait eu à sa disposition un matériel mieux préparé, que si, au lieu de faire des coupes à main levée, il avait obtenu des séries complètes de coupes transversales et sagittales, il eut exposé tout autrement la genèse du système nerveux, de la notochorde et du tube digestif; il eut reconnu la formation des diverticules cœlomiques et par conséquent l'homologie entre le mésoblaste de la Claveline et celui de l'Amphioxus. Il eut conclu tout autrement qu'il ne l'a fait; il eut été frappé, comme nous l'avons été nous mêmes, des affinités étroites que révèle la structure des larves urodèles des Urochordes comparée à celle des embryons segmentés de l'Amphioxus.

*Les fentes branchiales et les stigmates des Ascidiens.*

En ce qui concerne les dispositions caractéristiques de l'appareil branchial, il existe, dans le groupe des Tuniciers, des différences considérables.

Chez les Appendiculaires l'on trouve une paire de canaux branchiaux qui font communiquer le pharynx avec l'extérieur. Le milieu de chaque canal présente un étranglement, un anneau composé de cellules fortement réfringentes et qui portent de longs cils vibratiles. D'après Fol ces fentes se forment, chez la larve, par deux invaginations croissant de l'extérieur à la rencontre du pharynx. Le pharynx produit lui même deux culs de sac. Les invaginations vont chacune à la rencontre de l'un des culs de sac, puis se soudent; la soudure se perce dans son centre et l'anneau vibratile marque le point où le percement a eu lieu.

De tous les Tuniciers ceux qui, au point de vue des caractères de l'appareil respiratoire, se rapprochent le plus des Appendiculaires sont à notre avis les Salpes. Il est probable en effet que les deux grands trous qui, chez ces animaux,

établisent une large communication entre la cavité branchiale ou pharyngienne et le cloaque, sont homologues aux canaux branchiaux des Appendiculaires. Ce que l'on appelle la branchie, chez les Salpes, c'est la voûte réduite du pharynx.

Chez les Ascidiens, les *Doliolum*, les Anchinies et les Pyrosomes, les parois latérales du sac branchial sont perforées d'un grand nombre d'orifices, que Milne Edwards a le premier désignés sous le nom de stigmates branchiaux. L'étude du développement des Ascidies permet de comprendre les liens qui rattachent l'appareil branchial de ces Tuniciers aux dispositions anatomiques réalisées chez les Appendiculaires.

Indépendamment des invaginations épiblastiques connues depuis les travaux de Metschnikow et de Kowalevsky et désignées à tort sous le nom de vésicules cloacales, il se forme, chez la Claveline, comme chez les Appendiculaires, des culs de sac hypoblastiques qui procèdent de la voûte du sac branchial, se soudent aux invaginations épiblastiques et se mettent en communication avec elles, après la résorption de la cloison de séparation entre les culs de sacs accolés, puis soudés entre eux.

La jeune larve dont nous avons représenté une coupe transversale, planche IX, figure 1, montre distinctement les deux culs de sac de la paroi latérale du pharynx qui interviennent dans la formation des canaux branchiaux. Comme le montre bien la figure 4a de la même planche, les culs de sac épiblastiques et les diverticules hypoblastiques interviennent concurremment dans la formation des canaux branchiaux de la larve urodèle. Ces canaux sont évidemment homologues à ceux des Appendiculaires. Il est absolument certain que les cavités péribranchiales droite et gauche ne sont que ces canaux primitifs considérablement distendus et développés en deux larges espaces interposés entre la paroi du corps et la paroi du pharynx. Les deux ébauches, qui coopèrent à la formation d'un canal primitif, interviennent l'une et l'autre dans la formation des cavités péribranchiales; il est difficile de dire dans quelles limites. Kowalevsky et Seeliger font dériver des culs

de sac épiblastiques tout l'épithélium péribranchial. Nous pensons que le feuillet viscéral de la membrane péribranchiale s'il est permis d'employer ce terme, est en grande partie d'origine hypoblastique. Mais ce point importe peu pour la question dont nous nous occupons. Ce qui n'est point douteux c'est que, à la suite de soudures multiples opérées entre l'épithélium branchial et l'épithélium péribranchial, et après le percement de ces soudures, de nouveaux orifices de communication s'établissent entre la cavité branchiale et les cavités péribranchiales. Ce sont là les stigmates. De semblables orifices existent non seulement chez tous les Ascidiens, mais aussi chez les Pyrosomes, les Anchinies et les Doliolum. Leur nombre, leur forme et leur distribution varient considérablement. Chez la plupart des Ascidiens les stigmates, disposés en séries transversales régulières, forment autour du sac branchial distendu des anneaux réguliers que l'on pourrait assez bien comparer aux cerceaux entourant un tonneau. Ces séries transversales de stigmates sont séparées les unes des autres par des saillies annulaires plus ou moins proéminentes dans la cavité branchiale. Chez les Salpes, les Ascidiens, les Pyrosomes, les Anchinies et les Doliolums, les cavités péribranchiales (canaux branchiaux distendus) s'ouvrent dans une dépression médiane de la surface du corps. Cette dépression, qui se confond plus ou moins complètement avec les cavités péribranchiales, constitue la cavité cloacale proprement dite des Ascidiens (1).

Il ne sera pas sans intérêt de donner ici quelques renseignements précis sur la formation des séries transversales de stigmates, dont nous avons parlé plus haut. Quelques auteurs ont cru trouver dans cet arrangement des fentes stigmatiques en séries transversales un indice de la composition segmentaire du corps des Ascidies adultes.

C'est encore une question de savoir si les orifices branchiaux

---

(1) VAN BENEDEN et JULIN.

internes primitifs, les embouchures des diverticules hypoblastiques, qui interviennent dans la formation des canaux branchiaux (cavités péribranchiales), persistent chez l'adulte et fonctionnent concurremment avec les stigmates proprement dits ou s'ils s'oblitérent dans le cours du développement, après l'apparition des stigmates. Dans les bourgeons des *Ascidies* sociales et des *Synascidies* ils se ferment et les cavités péribranchiales constituent, pendant quelque temps, des sacs clos; ils perdent complètement les orifices qui les mettaient primitivement en communication avec le sac branchial. Ces orifices branchiaux internes n'ont donc, chez les bourgeons, qu'une existence éphémère. Nos études ne nous permettent pas de trancher positivement la question de savoir s'il en est de même chez les larves; mais ce que nous avons vu nous porte à croire qu'il n'existe pas de différence, à ce point de vue, entre le développement de la larve et celui du bourgeon.

Quoiqu'il en soit il ressort des travaux de P.-J. Van Beneden, de Krohn et de Kupffer que, chez les *Ascidies* simples (*Phallusies* et *Molgules*), la jeune *Ascidie* présente, pendant une certaine période de son développement, deux paires de stigmates branchiaux. Nos recherches sur la *Phallusie* scabroïde ont établi qu'il apparait ultérieurement de nouveaux stigmates, non seulement en arrière mais aussi entre les deux stigmates primitivement formés. Le nombre de ces orifices s'élève bientôt de 2 à 6. Si l'on désigne par leurs numéros d'ordre ces six stigmates l'on peut exprimer comme suit leur âge relatif. Le premier en date est probablement le quatrième de la série; puis se forme le premier, puis le cinquième, puis le second, puis le troisième et enfin le sixième. Il reste du doute sur les deux premiers; mais l'ordre d'apparition des quatre autres est certainement celui que nous venons d'indiquer. Contrairement à ce qui s'observe pour tous les organes métamériques les nouveaux stigmates ne se forment donc pas en arrière des stigmates antérieurement formés.

Nous avons montré aussi, par l'étude du développement de la Phallusie scabroïde, que ces six premiers stigmates, placés les uns derrière les autres et très allongés dans le sens vertical, et que nous avons appelés *stigmates primaires*, se divisent et se sous-divisent en *stigmates secondaires*, chaque stigmate primaire pouvant ainsi donner naissance à une série transversale ou verticale de stigmates dérivés. Il se forme ainsi chez la Scabroïde six séries de stigmates secondaires. A une époque plus avancée du développement le nombre des stigmates dans chaque série peut s'accroître par la formation de nouvelles fentes stigmatiques entre les stigmates secondaires, par un processus identique à celui qui donne naissance aux stigmates primaires (voir notre pl. XIV, fig. 1).

Rien de comparable à la subdivision des stigmates primaires en stigmates secondaires n'est connu, en ce qui concerne les fentes branchiales, ni chez l'Amphioxus, ni chez les Vertébrés.

L'ordre d'apparition des stigmates primaires des Ascidiens, ou ce qui revient au même, l'ordre d'apparition des séries transversales de stigmates, s'oppose à ce que l'on considère ces séries comme des organes métamériques.

Ce qui ressort clairement de l'étude comparative de l'appareil branchial des Tuniciers, c'est que, chez tous ces animaux, il existe une paire unique de canaux branchiaux. Ces canaux ont pris chez les Ascidiens l'apparence de larges espaces appelés cavités péribranchiales. Les stigmates sont des formations propres à une partie seulement des Tuniciers; ils manquent chez les formes les plus anciennes du groupe; ils ont apparu dans le cours de l'évolution phylogénique du tronc commun des Tuniciers; il ne présentent pas les caractères essentiels des formations métamériques et l'on n'est nullement autorisé à conclure de leur présence à la composition segmentaire de l'appareil branchial.

L'on est conduit à la même conclusion si, se fondant sur un tout autre ordre de considérations, l'on compare le développement des Ascidiens à celui de l'Amphioxus.

L'organe de la larve des Ascidiens qui devient le sac

branchial de l'adulte n'est autre que cette partie du tube digestif à laquelle nous avons donné le nom de " vésicule précordale „. Elle est probablement homologue au pharynx des Appendiculaires.

Si, comme nous l'avons fait plus haut, l'on compare la larve des Ascidiens à celle de l'Amphioxus, il ne peut y avoir aucun doute quant à l'existence, chez cette dernière, d'une vésicule précordale homologue à celle des Ascidiens. Or, cette vésicule, placée à l'extrémité antérieure du tronc, en avant des premiers somites mésoblastiques et par conséquent en avant de la région segmentée du corps, ne peut être considérée, ni comme un segment somatique ni comme un composé de segments. Ce qui, dans notre opinion, caractérise essentiellement la segmentation c'est la présence réelle ou virtuelle d'une double série latérale de diverticules cœlomiques. L'étude du développement de l'Amphioxus montre que l'extrémité céphalique, avec la vésicule précordale qu'elle renferme n'est comparable qu'au lobe céphalique des vers segmentés.

Si l'on admet que la partie du corps des larves d'Ascidiens qui renferme l'ébauche du sac branchial est homologue à l'extrémité céphalique de l'Amphioxus, pourvue de sa vésicule précordale, l'idée d'une composition segmentaire du sac branchial, supposant un rapprochement avec une série de segments somatiques tels qu'ils existent seulement dans le tronc de l'Amphioxus, doit être complètement écartée.

Une conséquence logique de ce qui précède c'est que ni les canaux branchiaux primitifs des Tuniciers, ni à plus forte raison les stigmates ou séries de stigmates ne sont homologues aux fentes branchiales de l'Amphioxus. L'on ne peut d'ailleurs les comparer aux fentes branchiales des Vertébrés. Chez l'Amphioxus comme chez les Vertébrés les fentes branchiales siègent dans cette partie du tronc qui présente une composition segmentaire manifeste. En ce qui concerne l'Amphioxus les recherches de Hatschek ont établi que la première fente branchiale apparaît au niveau du second segment du tronc. Les

observations de Max Schultze et de Kowalevsky ont montré que les nouvelles fentes apparaissent en arrière de la première formée. Rien de comparable à ces fentes médianes et ventrales par leur origine et siégeant dans la région segmentée du tronc n'apparaît dans le cours du développement des Tuniciers. Et, si l'intestin des Tuniciers est homologue à la glande en massue de l'Amphioxus, si la queue des larves urodèles et des Appendiculaires répond à la partie du corps qui commence au second segment de la larve de l'Amphioxus, il est clair que l'on ne peut établir aucun rapprochement entre les fentes branchiales des Céphalocordes et les orifices respiratoires des Urochordes. Les fentes branchiales de l'Amphioxus sont-elles comparables à celles des Vertébrés? C'est là une question qu'il nous paraît bien difficile de résoudre affirmativement si l'on tient compte des données embryologiques. Mais la discussion de ce problème ne rentre pas dans le cadre du présent travail. Il nous suffira de faire remarquer que si l'on ne peut établir aucun rapprochement entre les canaux respiratoires des Tuniciers et les fentes branchiales de l'Amphioxus, il est bien plus difficile encore de considérer comme homologues des formations aussi différentes que les organes respiratoires des Ascidiens et les fentes branchiales manifestement métamériques des Vertébrés proprement dit.

N'existe-t-il chez la larve de l'Amphioxus aucun organe comparable aux canaux branchiaux des Tuniciers?

Hatschek a montré que la vésicule hypoblastique précordale de l'Amphioxus donne naissance à deux culs de sac latéraux, l'un droit, l'autre gauche, auxquels il a donné le nom de *sacculles endodermiques*.

Ces extroflexions, paires et symétriques au début, évoluent différemment à droite et à gauche. L'une et l'autre s'étranglent à leur base et finissent par se séparer complètement du tube intestinal. La vésicule précordale, après avoir engendré ces sacculles latéraux, subit un mouvement de retrait; elle s'éloigne de l'extrémité antérieure du corps. Le saccule droit se distend considérablement et son épithélium, cylindrique d'abord, se

transforme peu à peu en un épithélium pavimenteux simple. Il envahit toute l'extrémité céphalique de la larve, sous la notochorde. Le saccule gauche reste arrondi et conserve une paroi épaisse. Tandis que celui de droite s'étend de plus en plus en avant, celui de gauche reste à l'extrémité postérieure du prolongement céphalique, un peu en arrière du renflement antérieur du tube médullaire. Au moment où le jeune animal commence à vivre de sa vie larvaire, le saccule gauche s'ouvre à l'extérieur par un petit orifice qui siège sur la face latérale correspondante de la tête. Ce saccule avait déjà été décrit par Kowalevsky et considéré par lui comme un organe de sens énigmatique (Eigenthümliches Sinnesorgan).

Il existe une analogie remarquable entre la genèse de ces saccules et le développement des culs de sac hypoblastiques qui, chez les larves de Clavelines, interviennent dans la formation des canaux branchiaux. Comparer les figures 113, 114, 121 et 122 de Hatschek avec la figure 1 de notre planche IX. Nous avons remarqué à diverses reprises une certaine asymétrie entre les organes branchiaux droit et gauche chez les Ascidiens. C'est ainsi que les deux invaginations épiblastiques, dites vésicules cloacales, sont presque toujours inégalement développées et l'une est toujours un peu en avance sur l'autre. Il en est de même pour les culs de sac hypoblastiques (fig. 1, pl. IX). Enfin nous avons signalé l'asymétrie qui se remarque dans les cavités péribranchiales chez la *Phallusia scabroïdes* (fig. 1 et 3 de notre mémoire sur la Phallusie scabroïde).

L'analogie est bien plus frappante encore entre les processus génétiques signalés par Hatschek et les phénomènes du développement des cavités péribranchiales chez les bourgeons des Ascidies sociales et composées. Ici aussi les diverticules endodermiques se séparent complètement du tube alimentaire.

De même que les tubes branchiaux d'origine hypoblastique se mettent en communication avec l'extérieur chez les Ascidiens par la formation des orifices branchiaux externes (orifices des vésicules dites cloacales), de même, chez l'*Amphioxus*, tout

au moins le saccule gauche va s'ouvrir à l'extérieur. Il y a donc des analogies remarquables entre les saccules endodermiques de l'Amphioxus et les canaux branchiaux des Tuniciers. Sans vouloir être du tout affirmatifs sur ce point, nous pensons qu'il pourrait y avoir là plus que de l'analogie et l'homologie entre ces formations ne nous semble nullement impossible. Quant aux fonctions des saccules droit et gauche chez l'Amphioxus, elles sont tout à fait énigmatiques, et l'opinion de Kowalevsky qui voit dans le saccule gauche un organe de sens particulier est certes fort problématique.

*Le cœur des Tuniciers et le cœur des Vertébrés.*

Si l'on étudie la constitution de l'organe cardiaque chez une Ascidie adulte et si on le compare au cœur d'un Vertébré, tel qu'il se trouve constitué au début de son développement, l'on est fort naturellement amené à penser que l'organe central de la circulation d'un Tunicier est homologue à celui d'un Vertébré.

De part et d'autre le cœur siège typiquement sous l'œsophage, à l'extrémité postérieure de l'artère branchiale primaire; les rapports avec l'appareil branchial sont les mêmes. De part et d'autre, le myocarde et l'ectocarde procèdent du feuillet viscéral du péricarde primitif; chez les Tuniciers comme chez les Vertébrés, le cœur est logé dans un sac péricardique. La seule différence que l'on constate résulte de l'absence complète, tout au moins chez certains Tuniciers, peut-être chez tous, d'un endothélium cardiaque. Mais cette différence perd beaucoup de son importance quand on se rappelle d'une part que tous les vaisseaux sont dépourvus, chez ces Tuniciers, de revêtement endothélial, d'autre part que chez les Vertébrés comme chez les Tuniciers, les vaisseaux sont au début de simples trouées à travers le mésenchyme et que ce n'est que secondairement que les cellules conjonctives disséminées dans la trame conjonctive, au voisinage des trouées vasculaires, se transforment autour des espaces sanguins en

cellules endothéliales. Ces considérations avaient conduit l'un de nous à penser que le sac péricardique des Tuniciers est homologue à celui des Vertébrés.

Nos études ultérieures sur la genèse des organes cardiaques nous ont amené à douter du bien fondé de ce rapprochement et la connaissance que nous avons acquise du développement du cœur chez la Claveline nous a fait adopter une manière de voir toute opposée à celle, dont nous nous attendions à trouver la confirmation dans les données embryologiques.

Il ressort de l'exposé que nous avons fait, dans le cours de ce travail, de nos recherches sur la formation des organes cardiaques.

1° Qu'il y a lieu de distinguer, chez la Claveline, divers organes qui tous se rattachent à l'évolution du cœur : les formations procardiques, le sac péricardique et l'épicarde.

2° Que tous ces organes procèdent d'un ébauche double.

3° Que cette ébauche double à laquelle nous avons donné le nom de procarde, est formée virtuellement d'abord, puis en réalité de deux diverticules du sac branchial et par conséquent de l'hypoblaste.

4° Que ces deux diverticules se confondent bientôt, au voisinage de leur extrémité aveugle, en un saccule unique et médian, communiquant avec la cavité digestive par deux conduits séparés. Ce saccule qui se sépare secondairement de ses conduits ou tubes épicaudiques constitue l'ébauche du sac péricardique.

5° La paroi cardiaque se développe aux dépens de la partie supérieure du sac péricardique, après que celle-ci s'est invaginée dans la moitié inférieure restée convexe du saccule primitif.

6° Les tubes épicaudiques, après s'être séparés du sac péricardique, s'accolent de nouveau, au voisinage de leur extrémité aveugle, puis se confondent, dans cette région, en une cavité unique, superposée au canal cardiaque et désignée pour ce

motif sous le nom de sac épïcardique. Les deux orifices de communication primitifs entre l'épïcarde et le sac branchial persistent; on les trouve, au fond de sac branchial, entre le fond de l'endostyle et l'entrée de l'œsophage, aux deux côtés du plan médian.

Chez tous les Tuniciers, comme chez l'Amphioxus et chez les Vertébrés, l'on peut distinguer deux grands courants sanguins : l'un sous-intestinal ou hypobranchial, l'autre sus-intestinal ou épibranchial. Le cours du sang est inverse dans les deux courants : sous l'appareil branchial le sang coule d'arrière en avant; au-dessus de l'appareil intestinal il coule d'avant en arrière. Le sang passe du courant hypobranchial dans le courant épibranchial par des canaux arciformes, en remontant les faces latérales de la région branchiale du tube digestif.

Il nous paraît évident que le courant ventral des Tuniciers est homologue de la portion sous-intestinale de l'appareil circulatoire de l'Amphioxus et des Vertébrés, que le courant dorsal des Tuniciers est homologue de l'ensemble des vaisseaux aortiques des Vertébrés et de l'Amphioxus. Ceci, revient à dire que, dans les formes ancestrales d'où sont issus les Urochordes, les Céphalocordes et les Vertébrés, le sang suivait un trajet semblable à celui que nous rencontrons actuellement dans ces trois groupes de Chordés : sous le tube digestif existait un grand courant postéro-antérieur; au-dessus du tube digestif un courant antéro-postérieur et ces grandes lignes de l'appareil circulatoire se retrouvent actuellement chez toutes les formes issues de ces formes primitives.

Deux remarques doivent prendre place ici :

La première c'est que nous avons fait abstraction, dans ce qui précède, du fait général chez les Tuniciers du renversement rythmique du torrent circulatoire. Cette particularité distinctive de la circulation des Urochordes a probablement pris naissance chez les ancêtres immédiats des Tuniciers, après la formation des organes cardiaques si caractéristiques de ces

animaux. Nous chercherons à établir plus loin que le cœur des Tuniciers constitue un organe exclusivement propre aux Urochordes, qu'il n'est pas homologue du cœur des Vertébrés et que les organes centraux de la circulation ont fait leur apparition, non pas chez les formes ancestrales qui ont donné naissance à tous les Chordés, mais bien chez les formes plus récentes dont les unes constituent la souche des Tuniciers, les autres le tronc commun des Vertébrés. Nous pensons que les inversions du torrent circulatoire ont commencé à se produire seulement après l'apparition du cœur et peut-être trouvera-t-on l'explication de ce phénomène, unique dans le règne animal, dans la genèse si particulière des formations cardiaques des Urochordes.

Une seconde remarque qui trouvera sa place ici, c'est que chez les Annélides, comme chez les Arthropodes, les courants sanguins principaux présentent les mêmes caractères que chez les Chordés : si l'on renverse un Annélide ou un Arthropode de façon à ce que la chaîne ganglionnaire vienne occuper une position dorsale comme chez les Chordés, si l'on considère comme dorsale la face neurale, comme ventrale la face opposée, l'on trouve que chez eux aussi le sang court d'arrière en avant dans les vaisseaux sous-intestinaux, d'avant en arrière au contraire dans les grands vaisseaux sus-intestinaux.

Chez les Vertébrés comme chez les Tuniciers un organe central de la circulation apparaît dans le cours du développement de l'embryon. La couche musculaire cardiaque procède, chez les uns comme chez les autres, d'un épithélium péricardique et le cœur complètement développé proémine dans un sac clos d'ordinaire, qui a reçu de part et d'autre le nom de péricarde. De plus, dans les deux groupes, cet organe, fonctionnant à la façon d'une pompe alternativement aspirante et foulante, s'est développé sur le trajet du courant sous-intestinal et siège en arrière de la portion antérieure du tube digestif laquelle préside à l'hématose du sang.

Et cependant le cœur des Tuniciers n'est pas homologue de celui des Vertébrés : il se développe chez les Urochordes aux

dépens d'un tout autre organe et d'une toute autre manière que celui des Vertébrés.

Chez la Claveline, et il en est probablement de même chez tous les Tuniciers, le cœur se développe aux dépens de l'hypoblaste branchial; le sac péricardique communique au début avec la cavité digestive, et le mésoblaste n'intervient en rien, ni dans la formation du cœur, ni dans la génèse du péricarde. Le myocarde est hypoblastique et la cavité péricardique n'est pas un espace entérocélien.

Au contraire, chez les Vertébrés, le péricarde procède tout entier du mésoblaste; la cavité péricardique est une partie séparée de l'espace pleuro-péritonéal; le myocarde dérive du mésoblaste; l'espace péricardique est une partie de l'entérocele.

A moins de dénier toute valeur aux données embryologiques, l'on ne peut songer à considérer comme homologues des organes aussi différents par leur génèse. Cette conclusion nous conduit à penser que les formes ancestrales, qui représentent le tronc d'origine des Chordés, étaient dépourvues d'organe cardiaque et qu'un cœur s'est constitué seulement chez les descendants de ces types primitifs.

Des organes tout différents, le sac branchial d'un part, les cavités cœlomiques de l'autre, ont fourni les éléments aux dépens desquels se sont développés les muscles, dont les contractions rythmiques ont pu contribuer à régulariser la circulation des liquides nutritifs.

Un fait qui vient singulièrement à l'appui de notre opinion c'est l'absence totale, chez l'Amphioxus, de toute formation péricardique : il n'existe pas chez cet animal de cœur proprement dit. La contractilité acquise par les parois vasculaires a suffi pour assurer, chez les Céphalochordes, le cours régulier de la circulation sanguine.

La formation d'un épicaarde, qui se rattache si intimement, chez les Tuniciers, à la génèse du péricarde et du cœur, a eu pour cet embranchement une autre conséquence, c'est de rendre possible la multiplication par bourgeonnement. L'on sait, en effet, que la lame épicaardique ou cloison stoloniale,

simple prolongement de l'hypoblaste branchial, procédant de cette partie de l'endoderme de la Gastrula qui n'engendre, ni chorde dorsale, ni mésoblaste, qui concentre en elle toutes les propriétés de l'endoderme primitif, est la condition de la polyzoïcité de beaucoup de Tuniciers. Elle fournit aux bourgeons leur vésicule interne d'où procèdent tout au moins tous les organes hypoblastiques, qui dérivent de l'endoderme larvaire.

*Les organes sexuels des Ascidiens.*

Nous avons montré plus haut que les organes sexuels des Ascidiens dérivent d'une ébauche très simple. Cette ébauche, unique pour les deux appareils, consiste en un saccule médian (Claveline), qui se subdivise secondairement en un saccule mâle et un saccule femelle communiquant entre eux. La cavité commune débouche dans le cloaque. L'ébauche primitive procède toute entière des cellules du mésenchyme et par conséquent des bandes mésoblastiques. Les produits sexuels, œufs et spermatozoïdes, naissent aux dépens des cellules épithéliales des saccules sexuels. Chez la Pérophore et chez la Claveline les appareils sexuels conservent pendant toute la vie leur simplicité primitive : tout l'appareil femelle consiste en un large boyau partiellement tapissé par un épithélium germinatif; l'appareil mâle se complique légèrement par la formation de lobules testiculaires débouchant dans un conduit unique, que l'on désigne sous le nom de canal déférent. L'étude de l'appareil sexuel de la Claveline nous a conduits à cette conclusion que les organes sexuels, simples en apparence, sont en réalité doubles, en ce sens qu'il existe deux ovaires latéraux déversant leurs produits dans une cavité unique et médiane; celle-ci communique avec le cloaque. Elle nous a montré aussi que la position typique de l'appareil sexuel est la même que chez les Vertébrés : les organes de la génération siègent au-dessus et sur les côtés du tube digestif médian, en dessous du système nerveux central (cordon ganglionnaire viscéral).

Si de l'ontogénèse on peut conclure à la phylogénèse, il est permis de supposer que l'appareil sexuel hermaphroditique des Ascidiens actuels procède d'un prototype, consistant en une cavité unique et médiane sous-jacente au système nerveux et placée au-dessus du tube digestif médian; cette cavité, délimitée par un épithélium, produisait, à droite et à gauche du plan médian, des œufs et des spermatozoïdes qui, arrivés à maturité, tombaient dans la cavité sexuelle avant d'être éliminés. A droite et à gauche de la ligne médiane régnait une bande d'épithélium germinatif moitié mâle, moitié femelle.

S'il est un appareil qui dans le cours de l'évolution phylogénique n'a pu disparaître, qui, une fois formé, a dû se maintenir dans ses parties essentielles et n'a pu subir que des modifications d'ordre secondaire, c'est bien l'appareil sexuel. Certes l'évolution ontogénique des organes sexuels aura pu subir, dans la succession des générations, des modifications importantes, voire même des réductions ou des extensions; mais l'ovaire produisant des œufs, le testicule engendrant des zoospermes n'ont pu cesser d'être homologues aux ovaires et aux testicules des formes ancestrales même les plus éloignées. De même que nous croyons à la continuité indéfinie des produits sexuels, de même nous pensons que les organes sexuels ont pu se modifier, mais jamais disparaître pour être remplacés par des organes de formation nouvelle. Nous avons en vue bien entendu, non pas les organes accessoires qui servent à éconduire les produits sexuels, mais bien les organes formateurs des œufs et des zoospermes.

Nous devons nous demander quelle pouvait être, dans les formes ancestrales d'où sont issus les Tuniciers, la constitution des organes sexuels.

Avant d'exprimer l'opinion que nous nous sommes formée à cet égard, il importe de faire connaître comment, en se fondant sur les données de l'embryologie, on peut se représenter ces formes ancestrales.

La comparaison du développement des Ascidiens avec celui

de l'Amphioxus permet de supposer que les uns et les autres dérivent d'organismes allongés, vermiformes et segmentés. La segmentation résultait de la présence aux deux côtés du plan médian, de saccules mésoblastiques, primitivement en communication avec l'intestin ou, en d'autres termes, d'un enterocèle incomplètement subdivisé par des cloisons transversales ou dissépiments. Un système nerveux central consistant en une plaque médullaire, délimitant soit une gouttière ouverte dans toute sa longueur, soit plus probablement une cavité tubulaire, régnait dans toute la longueur du corps. Sous le système nerveux s'était constitué, aux dépens d'une gouttière médio-dorsale, ouverte dans l'archenteron, un organe tubulaire ou un cylindre plein, la notochorde, qui s'est transmise à tous les Chordés. Des muscles longitudinaux, nés de l'épithélium des diverticules coelomiques, aux deux côtés de la notochorde, constituaient les organes actifs de la locomotion.

L'extrémité antérieure du corps se distinguait du tronc proprement dit en ce que, dépourvue de saccule coelomique et privée de la notochorde, elle logeait une vésicule préchordale hypoblastique. Le long du plancher de cette vésicule, l'épithélium présentait quatre bandes parallèles de cellules mucipares. Le stomodœum débouchait dans cette portion préchordale du tube digestif. A la limite entre le premier et le second segment un diverticule hypoblastique, né du plancher de l'enteron, renflé en un cul de sac dans la moitié droite du corps, se continuait dans la moitié gauche et s'ouvrait sur la face latérale gauche. La partie du corps située en avant du second segment du tronc était probablement distendue et présentait un diamètre plus considérable que le reste du tronc. Conformément à l'opinion de Balfour, il existait probablement des organes papilliformes au voisinage de la bouche, pour permettre à l'organisme de se fixer temporairement.

L'anus était situé à l'extrémité postérieure du corps; à cet orifice aboutissait, en même temps que le tube digestif, la gouttière médullaire ou le tube médullaire, ouverts à leur extrémité postérieure.

Les somites mésoblastiques communiquaient les uns avec les autres, dans la moitié inférieure du tronc, de façon à constituer un enterocèle unique, quoique segmenté du côté du dos, comme chez la plupart des Annélides actuels.

Le système vasculaire consistait dans un système de lacunes formant ensemble un schizocèle, interposé entre les formations épithéliales voisines. Il existait, sous le tube digestif, un espace lacunaire longitudinal; au-dessus du tube digestif et en dessous du système nerveux, un autre espace sanguin. La direction du courant sanguin était postéro-antérieure du côté ventral, antéro-postérieure du côté dorsal. Des communications arciformes mettaient en communication les lacunes longitudinales, notamment à l'extrémité antérieure du corps, aux côtés de la vésicule préchordale de l'enteron et des premiers segments du tronc. Des éléments cellulaires libres, dérivant des épithéliums somatique et splanchnique du mésoblaste, circulaient sous la forme de globules du sang; ils ont pu donner naissance çà et là à des éléments fixes de tissu conjonctif et engendrer un mésenchyme secondaire. Peut-être les vésicules coelomiques remplissaient-elles, au moins dans certaines de leurs parties, une fonction rénale, et rejetaient-elles à l'extérieur leurs produits excrétoires, soit qu'elles restassent en communication avec l'entéron, soit que des orifices semblables à ceux qui existent chez beaucoup d'Anthozoaires, par exemple aux extrémités des tentacules des Actinies, les missent en communication avec l'extérieur.

La respiration s'accomplissait probablement, au moins en partie, par la partie antérieure du tube digestif où, grâce à la pénétration et à la sortie alternative de l'eau par la bouche, comme on l'observe chez quelques Annélides actuels (Eisig), une ou plusieurs paires de poches latérales ont pu se former entre les arcs vasculaires. Chez les descendants de ces formes ancestrales ces diverticules latéraux de l'enteron respiratoire se sont ouverts à l'extérieur, aux faces latérales du corps, (une paire dans le groupe des Tuniciers (diverticules préchordaux), huit ou neuf chez les formes qui ont donné nais-

sance aux Vertébrés (diverticules segmentaires), un grand nombre chez les Céphalochordes.)

Des organismes constitués comme les formes hypothétiques que nous venons de définir et que nous désignons sous le nom de Protochordes présentaient l'ensemble des caractères distinctifs communs aux Urochordes, aux Céphalochordes et aux Vertébrés que nous considérons comme trois rameaux distincts de la souche primitive.

Les Archiannélides actuels et plus particulièrement les Protodrilus se rapprochent beaucoup de nos Protochordes hypothétiques, si l'on fait abstraction de la notochorde.

Il est évident que de très légères modifications ont du permettre, à des organismes constitués à la façon de nos Protochordes, de se mouvoir les uns sur la face neurale, les autres sur la face opposée; chez les premiers, le système nerveux central était ventral, chez les seconds, dorsal. Balfour a fait valoir des considérations très sérieuses en faveur de l'idée, d'après laquelle le cerveau des Annélides serait homologue au proencéphale des Chordés. L'étude du développement des Ascidies nous a montré que le système nerveux central se constitue au début de deux moitiés latérales simplement adjacentes l'une à l'autre. Il est permis de croire qu'il en est de même chez les Annélides, qu'il en a été ainsi chez les premières formes segmentées. L'on conçoit fort bien dès lors la possibilité d'un déplacement de la bouche suivant le plan médian. En admettant que des vers annelés, ayant un système nerveux constitué à la façon de celui des Protodrilus, ont précédé les Protochordes et ont été la souche de ces derniers, l'on peut s'expliquer la disparition de l'anneau œsophagien et la fusion des ganglions céphaliques avec les extrémités des cordes nerveuses ventrales, en admettant que la bouche a cheminé d'arrière en avant, le long du plan médian encore libre de toute cellule, chaque moitié du système nerveux innervant la moitié correspondante du corps. La bouche a pu en arriver à siéger entre les ganglions céphaliques, voire même en avant de ces derniers, qui se sont réunis entre eux, en

arrière de la bouche, pour devenir le proencéphale des Protochordes. L'exemple des Péripatés est là pour montrer que des connexions commissurales médianes peuvent disparaître dans le cours de l'évolution ontogénique. Nous pensons donc que la bouche des Protochordes peut-être homologue à celle des Annélides et que des déplacements de l'orifice buccal ont pu marcher de pair avec le renversement du corps chez les organismes segmentés, issus des Archiannélides primitifs, et qui sont devenus les Protochordes.

Il n'existe de chorde dorsale chez aucun Annélide; mais s'il est démontré qu'une gouttière hypoblastique a été la première ébauche, disons le prototype, des formations notochordales, l'on peut se rendre compte de la formation d'un semblable organe chez un Archiannélide, tout aussi facilement que l'on s'explique la formation d'un axe squelettique plein aux dépens d'un diverticule endodermique creux dans un tentacule de Coelentéré. Il ne nous paraît donc pas impossible de concevoir la formation des Protochordes aux dépens d'organismes constitués comme nos Archiannélides; les Chordés et les Vers Annélides peuvent être deux rameaux divergents issus d'une souche commune. Est-ce de cette façon qu'ont évolué les premiers organismes vermiformes à composition métamérique, ou bien les Protochordes et les Annélides sont ils issus séparément de formes plus primitives encore que les Archiannélides les plus inférieurs et ne réalisant pas encore les caractères distinctifs de ces derniers embranchements? l'on ne peut faire à cet égard que des hypothèses et l'on en est réduit à se lancer dans le domaine des spéculations purement gratuites.

Nous ferons observer que, dans la définition que nous avons donnée des Protochordes, nous n'avons fait que traduire sous une forme spéciale, conforme aux idées régnantes, les données morphologiques qui ressortent de l'étude comparée de l'Amphioxus et des Tuniciers. Nous avons cherché à mettre en évidence l'ensemble des caractères communs aux Urochordes, aux Leptocardes et aux Vertébrés, tels qu'ils ressortent de

l'examen des phases successives de leur développement. Les hypothèses phylogéniques reposent exclusivement sur l'ensemble des données morphologiques et avant tout sur les renseignements fournis par l'embryologie.

A supposer que des organismes, constitués comme nous venons de le dire, aient existé et aient constitué la souche commune des Tuniciers, des Céphalochordes et des Vertébrés, comment se reproduisaient-ils? où et comment se formaient chez eux les œufs et les spermatozoïdes?

Les faits connus relativement à l'ovogénèse et à la spermatogénèse chez les vrais entérocéliens nous permettent de répondre à cette question. Chez les vrais entérocéliens les épithéliums cœlomiques constituent la source des éléments sexuels. Les œufs et les spermatozoïdes nés des cellules épithéliales du mésoblaste tombent dans l'enterocèle pour être de là rejetés à l'extérieur du corps.

Il en est ainsi chez les Vertébrés et chez les Annélides. Chez ces derniers, tantôt les produits sexuels se forment indifféremment dans tous les segments, tantôt dans des segments déterminés; tantôt les œufs et les zoospermes se forment chez des individus différents, tantôt dans des segments différents du même individu; parfois même un même segment engendre à la fois, chez le même individu, des œufs et des zoospermes; mais dans ce segment le lieu de formation est différent pour les produits des deux sexes.

Il est donc éminemment probable que, chez les Protochordes, comme chez les Annélides, les diverticules cœlomiques constituaient la source des produits sexuels.

Chez les Céphalochordes la composition segmentaire des organes sexuels est manifeste et il est éminemment probable que les ébauches de ces organes procèdent des épithéliums cœlomiques engagés dans les replis latéraux de la paroi du corps, qui servent à délimiter extérieurement la cavité dite péribranchiale. Le fait que les produits sexuels, arrivés à maturité, sont déversés dans la cavité péribranchiale par autant d'orifices distincts qu'il existe d'organes sexuels, tend

à prouver que primitivement, avant la formation des replis péribranchiaux, les cavités cœlomiques débouchaient à l'extérieur. Chez les Protodriles l'expulsion des produits sexuels se fait aussi par des perforations de la paroi du corps. Le fait que chez les Céphalochordes les organes sexuels siègent dans la partie antérieure du corps est aussi intéressant à noter.

Il ressort de toute l'étude du développement des Ascidies que l'extrémité antérieure du corps et le premier segment du tronc ont pris, à partir des Protochordes, une importance croissante; par contre le reste du tronc a subi des modifications profondes, qui ont amené sa transformation en un organe exclusivement moteur. Le diverticule intestinal des Protochordes est devenu un organe important de digestion; communiquant avec l'extérieur, il a pu servir à l'élimination des résidus de la digestion. En même temps toute la partie du mésentéron, située en arrière de l'embouchure de ce diverticule, a pu s'atrophier. De même les cavités cœlomiques, à partir du deuxième segment, ont pu cesser de fonctionner comme organes sexuels et les diverticules mésoblastiques de la première paire, confondus en une cavité unique et médiane, ont seuls conservé la faculté de produire des œufs et des spermatozoïdes: ils ont constitué l'organe sexuel hermaphroditique des premiers Tuniciers. La cavité de cet organe n'est qu'un reste de l'enterocèle segmenté des Protochordes. L'on ne peut s'imaginer que cet organe sexuel, formé chez les premiers Tuniciers aux dépens des diverticules cœlomiques de la première paire, ait pu disparaître chez les descendants. Dans toutes les formes issues des types primitifs, l'organe sexuel a dû consister en une cavité entérocélienne délimitée, tout au moins en partie, par un épithélium germinatif.

Il doit en être ainsi dans tous les représentants actuels du groupe; l'entérocéle sexuel a pu se subdiviser secondairement en un organe mâle et un organe femelle, qui ont pu se compliquer l'un et l'autre, affecter tantôt une apparence dendritique comme chez les Phallusiadés, se diviser dans le sens de la longueur, de façon à se résoudre en deux parties latérales

séparées l'une de l'autre, comme chez les Molgulidés, voire même se fragmenter en un grand nombre de parties comme chez les Cynthiadés; mais nous devons considérer l'ensemble des cavités sexuelles comme homologues à la cavité cœlomique du premier segment du tronc des Protochordes et de l'Amphioxus. Ces cavités représentent donc un dernier reste de la cavité cœlomique ou de l'enterocèle des formes ancestrales.

Ce que nous venons de dire de la cavité du corps s'applique également aux organes rénaux, qui consistent chez les Tuniciers en un nombre variable de vésicules épithéliales closes (une chez les Molgulidés, un grand nombre chez les Phallusiadés).

Chez les Entérocéliens, tels que les Annélides et les Vertébrés, l'épithélium cœlomique remplit en tout ou en partie les fonctions excrétoires : les organes dits segmentaires ne sont que des portions différenciées de l'épithélium péritonéal (Vertébrés). Il est probable que, chez les Protochordes, il en était de même et que la fonction rénale était dévolue à une partie de l'épithélium cœlomique.

Après la transformation de la plus grande partie du tronc des Protochordes en un organe exclusivement moteur, chez les premiers Tuniciers, le premier segment seul a pu servir à l'accomplissement des fonctions excrétoires et la partie de la cavité cœlomique délimitée par des cellules rénales s'est séparée de la partie chargée des fonctions germinatives, pour constituer une vésicule rénale, tout comme l'ovaire s'est séparé du testicule. La vésicule rénale a pu se résoudre en un nombre variable de parties comme l'appareil sexuel chez les Molgulides et les Cynthiadés.

Les cavités rénales représentent donc, avec les cavités sexuelles, l'entérocele du premier segment du tronc des Protochordes. L'on objectera peut-être que ni les cavités sexuelles ni les organes rénaux ne sont, ontogéniquement parlant, des diverticules de l'enteron. La réponse à cette objection sera donnée dans le chapitre suivant où nous discutons la valeur anatomique des cavités du corps des Tuniciers.

*Les cavités du corps chez les Tuniciers.*

L'un des résultats principaux du présent travail c'est la démonstration de l'identité morphologique du mésoblaste des Ascidiens et des Céphalochordes. Il suffit de comparer les coupes transversales des larves de Claveline, au moment de la différenciation du mésoblaste, avec des coupes d'Amphioxus comme celles qui ont été figurées par Kowalevsky et Hatschek, pour reconnaître l'analogie des processus évolutifs dans les deux groupes. Il existe, pendant une courte période du développement, chez la Claveline, un entérocoèle homologue au coelome de l'Amphioxus. Mais, tandis que l'entérocoèle persiste chez ce dernier, il disparaît dans le cours du développement chez les Tuniciers et les ébauches mésoblastiques primitivement creuses deviennent solides. Il y a sous ce rapport un rapprochement fort significatif à établir entre les Tuniciers et les Vertébrés.

Chez les Vertébrés aussi le mésoblaste est solide; mais, en ce qui concerne la genèse du feuillet moyen, les Tuniciers se distinguent des Vertébrés en ce que si, chez ces derniers, l'on trouve encore des particularités qui plaident en faveur de l'origine entérocoélienne du feuillet moyen et par conséquent de la cavité pleuro-péritonéale, jamais cependant il ne se développe chez eux de diverticules coelomiques de l'endoderme. Chez les Tuniciers, au contraire, le mésoblaste apparaît encore, à son extrémité antérieure tout au moins, sous la forme d'extroflexions latérales de l'archenteron; les cavités coelomiques primitives s'oblitérent dans le cours de l'ontogénèse. Chez les Vertébrés le processus évolutif primitif est plus profondément altéré. Chez les uns comme chez les autres le mésoblaste est formé, pendant une période de l'évolution individuelle, par une ébauche pleine et solide, interposée entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Cette circonstance n'empêche nullement de reconnaître, dans la cavité pleuro-péritonéale qui apparaît secondairement dans cette ébauche, l'homologue de l'enterocoèle archaïque de l'Amphioxus. Il ne peut donc y

avoir aucune raison à priori qui empêche de considérer comme homologues au cœlome de l'Amphioxus certaines cavités du corps prenant naissance, pendant le cours du développement ontogénique des Tuniciers, dans les ébauches solides du mésoblaste. Pour appuyer cette conclusion nous pourrions invoquer ici l'exemple des Annélides ou celui des Arthropodes tout aussi bien que celui des Vertébrés.

L'on connaît chez les Tuniciers et chez les Ascidiens en particulier un grand nombre de cavités distinctes. Laissant de côté celles qui sont manifestement des parties du tube digestif nous signalerons :

- Les cavités péribranchiales et la cavité cloacale ;
- La cavité péricardique et celle qui siège dans l'épicarde et jusques dans la lame épiscopardique (cloison stoloniale) ;
- La cavité du cœur et les espaces vasculaires ;
- Les cavités sexuelles ;
- Les cavités rénales ;
- Les grandes cavités du corps de certains Phallusiadés et des Ciona en particulier.

*Cavités péribranchiales et cavité cloacale.* — Kowalevsky, après avoir constaté la formation des cavités péribranchiales aux dépens de la vésicule hypoblastique, dans les bourgeons des Ascidies sociales et composées, a songé à les comparer aux diverticules cœlomiques des Echinodermes, des Sagitta et des Brachiopodes. Plusieurs auteurs ont accepté ce rapprochement et parmi eux il convient de signaler M. Della-Valle. Nous pensons avec Seeliger que l'on ne peut se fonder sur l'étude exclusive du développement des bourgeons pour faire des rapprochements de ce genre ; l'histoire ontogénique de la larve doit être seule prise en considération, quand il s'agit de rechercher les homologues entre les Tuniciers et les autres groupes du règne animal. Or que voyons nous chez la larve ? A une période reculée du développement il apparaît, aux faces latérales de l'archenteron, des diverticules qui se rattachent à l'histoire du mésoblaste, qui représentent le mésoblaste et qui sont manifestement homologues des diverticules cœlomiques de l'Amphioxus.

L'on ne peut donc comparer à ces formations les saccules latéraux qui apparaissent beaucoup plus tard, dans la partie antérieure de la larve de la Claveline, aux cotés du sac branchial : ils ne contribuent en rien à la formation des tissus conjonctifs, des muscles et des éléments figurés du sang ; mais ils interviennent dans la formation de l'épithélium péribranchial concurremment avec l'épiblaste.

Quant à la cavité cloacale, qu'il convient de distinguer des cavités péribranchiales, comme le montre si bien l'histoire de la Phallusie scabroïde, elle n'est qu'une dépression de la paroi du corps dans laquelle débouchent les cavités péribranchiales.

Pour nous, comme pour Fol, Seeliger et la plupart de ceux qui se sont occupés récemment de la morphologie des Tuniciers, les cavités péribranchiales sont homologues aux canaux branchiaux des Appendiculaires. Ils nous représentent une paire de fentes branchiales considérablement distendues en de larges cavités. Des communications secondaires, caractéristiques de certains Tuniciers et qui ne présentent rien d'homologue, ni chez les Vertébrés, ni chez les Céphalochordes, se sont établies entre le pharynx primitif, qui est devenu le sac branchial, et les fentes branchiales primitives transformées en cavités péribranchiales. Les orifices externes de ces cavités (orifices branchiaux externes) s'ouvrent directement à la surface du corps chez les Appendiculaires ; ils débouchent dans une dépression médio-dorsale de la surface du corps (cloaque) chez les autres Tuniciers.

*Cavité péricardique et épicarde.* — Les observations que nous avons rapportées plus haut ne laissent aucune doute quant à l'origine des cavités péricardique et épicarde : elles procèdent de diverticules du sac branchial et communiquent soit temporairement, soit définitivement avec la cavité branchiale. Nous ne connaissons ni chez l'Amphioxus, ni chez les Vertébrés, aucun organe homologue ni à l'une, ni à l'autre de ces formations. Il ressort clairement de l'étude du développement que le sac péricardique des Tuniciers n'est pas homo-

logue au péricarde des Vertébrés et que les couches myocardique et ectocardique du cœur des Tuniciers sont simplement analogues, mais nullement homologues au myocarde et à l'ectocarde des Vertébrés. Le cœur des Tuniciers constitue une formation anatomique totalement différente du cœur des Vertébrés. La cavité péricardique des Vertébrés est une partie du cœlome : sa paroi dérive du mésoblaste. Les cavités péricardique et épicaudique des Tuniciers sont des portions séparées de la cavité branchiale; leur paroi procède de l'hypoblaste. Nous sommes donc autorisés à croire que ces organes n'existaient pas chez les Protochordes; qu'ils ont dû prendre naissance chez les premiers Tuniciers et qu'ils ont été transmis à toutes les formes issues de ces formes ancestrales. L'on ne peut admettre en effet que si un organe central de la circulation avait existé chez les Protochordes, il ferait défaut chez les Céphalochordes, et qu'il aurait disparu chez les Vertébrés, pour être remplacé ensuite par un nouveau cœur, formé aux dépens d'organes différents, et de tous points analogue au cœur primitif.

*La cavité du cœur et les espaces sanguins. — Cœur et vaisseaux.* — L'histoire du développement des Ascidiens met en pleine lumière la signification des espaces vasculaires des Tuniciers, y compris la cavité cardiaque, qui n'est qu'une portion, endiguée par le sac péricardique, du grand courant sous-intestinal.

Il apparaît très tôt entre l'épiderme et les organes internes, par écartement successif d'épithéliums d'abord adjacents, une large cavité, à laquelle Claus et avec lui Hatschek ont donné le nom de cavité primaire du corps (Primäre Leibeshöhle). Cet espace présente d'ailleurs tous les caractères du pseudocèle ou du blastocèle de Huxley. Les petites cellules qui constituent d'abord, à l'extrémité de chacune des bandes mésoblastiques, une formation pleine résultant de la transformation des saccules cœlomiques, se disséminent dans le blastocèle. Celui-ci s'étend bientôt, dans toute la longueur de la queue, sous la notochorde, à la place qu'occupait d'abord

l'hypoblaste intestinal de la queue. D'après Kowalevsky ces cellules hypoblastiques se transformeraient en cellules rondes, qui se confondent avec celles qui proviennent de la résolution d'une partie du mésoblaste. Ce point mériterait d'être examiné de plus près. Toutes les cellules disséminées au début dans le blastocèle sont de forme arrondie; elles y sont suspendues dans une substance liquide ou semi-liquide, avec laquelle elles constituent le sang de la larve. Bientôt ces cellules se fixent çà et là; elles deviennent fusiformes ou étoilées, semblent sécréter autour d'elles une substance gélatineuse et donner naissance à un vrai mésenchyme. Ultérieurement un certain nombre de ces cellules se transforment en éléments musculaires. Ces transformations des éléments figurés du sang sont faciles à suivre aussi bien dans la larve que dans le bourgeon. Il en résulte une réduction progressive du blastocèle et sa transformation en un schizocèle, qui se compose de l'ensemble des espaces vasculaires de l'adulte.

Il est éminemment probable que les globules du sang, comme les cellules conjonctives, procèdent de cellules détachées des épithéliums cœlomiques. Les analogies que présentent, dans leurs grandes lignes, les systèmes circulatoires des Tuniciers, des Céphalochordes et des Vertébrés, permettent de supposer que les espaces vasculaires principaux se trouvaient constitués chez les Protochordes, et que la génèse de ces lacunes sanguines est celle que nous venons d'indiquer.

La résolution du mésoblaste solide en éléments cellulaires isolés et leur dissémination dans un blastocèle ne sont que l'exagération du processus qui a donné naissance aux éléments du tissu conjonctif et du sang chez les Protochordes; le blastocèle de la larve des Ascidiens n'est, de par son origine, que l'ensemble des espaces vasculaires des formes ancestrales. Il est probable que, phylogéniquement parlant, les espaces cœlomiques se sont progressivement réduits, au fur et à mesure que les formations conjonctives prenaient, dans l'extrémité antérieure distendue du tronc, une importance de plus en plus considérable et que les espaces vasculaires devenaient plus étendus et plus compliqués.

La signification des lacunes vasculaires étant ainsi déterminée, il importe d'attirer l'attention sur ce fait important que dans le cours de l'évolution ontogénique des Ascidies, l'on voit des portions du mésoblaste, épithélial par son origine, se transformer en un tissu qui présente tous les caractères du mésenchyme des Mollusques. Il est de toute évidence que ce tissu mésenchymatique, qui intervient pour une part importante dans la constitution de l'organisme des Tuniciers, ne peut-être comparé au mésenchyme des Hydroïdes et des Anthozoaires. D'une part il s'agit d'un tissu résultant de la dissociation de formations épithéliales, de l'autre d'une substance secretée au contact d'un épithélium, dans laquelle pénètrent çà et là des cellules isolées, détachées des épithéliums. C'est pourquoi l'un de nous a proposé de distinguer dans les tissus réalisant les caractères histologiques du mésenchyme, tel qu'il a été défini par les frères Hertwig, deux catégories de formations, qu'il importe de ne pas confondre et pour lesquelles il a proposé les noms de *mésenchyme secondaire* et de *mésenchyme primaire*. Le fait que chez les Ascidiens un *mésenchyme secondaire* résulte de la transformation de diverticules cœlomiques primitivement pourvus d'une cavité entérocélienne, enlève toute valeur principielle à la distinction que les frères Hertwig ont voulu établir entre le *mésenchyme* et le mésoblaste. Si, chez les Ascidiens, un mésenchyme résulte de la transformation d'un mésoblaste, le mésenchyme des Mollusques, des Bryozoaires et des Plathyelles peut être, lui aussi, morphologiquement équivalent à un mésoblaste et par conséquent les Pseudocéliens peuvent être issus, aussi bien que les Tuniciers, de formes ancestrales pourvues d'un mésoblaste et d'un enterocèle : ils peuvent être, de par leur origine, des entérocéliens, c'est-à-dire issus d'organismes chez lesquels il existait un vrai cœlome délimité par un mésoblaste épithélial. Si l'on s'en rapportait à la structure de l'adulte, et si l'on ignorait ce que l'on sait aujourd'hui de leur développement ontogénique, l'on n'hésiterait pas à ranger les Tuniciers parmi les Pseudocéliens.

A supposer que, chez tous les Ascidiens, comme c'est le cas chez les Molgules anoures et chez les Salpes, le développement embryogénique soit raccourci et condensé, que la queue de la larve n'apparaisse plus même chez l'embryon, pourrait-on soupçonner que les Tuniciers sont issus de formes entérocéliennes et segmentées? L'exemple des Ascidiens est des plus significatifs à ce point de vue et si même il n'était pas démontré d'autre part, qu'en ce qui concerne les Mollusques notamment, les frères Hertwig se sont totalement trompés, en les rangeant parmi les Pseudocéliens, l'histoire du développement des Ascidiens serait de nature à faire douter singulièrement de la valeur de la division des Métazoaires bilatères en Pseudocéliens et Entérocéliens.

L'exemple des Vertébrés n'est pas moins significatif d'ailleurs : chez les Sélaciens l'entérocele s'étend dans la tête, voire même en avant de l'arc maxillaire; le mésoblaste s'y transforme en un certain nombre de segments céphaliques, dont procèdent les organes mésoblastiques de la tête. Chez les Vertébrés supérieurs, l'on ne rencontre au début, dans la même région du corps, qu'un mésenchyme typique, qui engendre les mêmes organes que le mésoblaste des Sélaciens, sans que l'on puisse trouver chez eux ni cavités céphaliques, ni épithéliums mésoblastiques, ni aucune trace de segmentation du feuillet moyen. Il est évident que ce mésenchyme céphalique est morphologiquement équivalent au mésoblaste segmenté de la tête des Sélaciens et des Cyclostomes, qu'ici aussi il s'agit d'un mésenchyme secondaire. Mais tandis que, chez les Clavelines, l'histoire ontogénique fournit la preuve manifeste de l'altération cœnogénétique, chez les Vertébrés, le développement embryonnaire seul ne permettrait pas d'affirmer l'origine mésoblastique du mésenchyme céphalique.

Qu'est-ce donc alors qui pourrait nous autoriser à affirmer que, chez les Mollusques, les Bryozoaires, les Rotateurs et les Platyhelmes, il ne s'agit pas aussi d'un mésenchyme secondaire?

L'on peut se demander comment, dans le cours du dévelop-

pement phylogénique des Tuniciens, les diverticules cœlomiques du premier segment du tronc ont pu se transformer en un mésenchyme.

Quoique l'on ne connaisse en détail que les premières phases du développement de l'Amphioxus, que la seconde partie du mémoire de Hatschek, si impatiemment attendue, n'ait pas encore vu le jour, que l'on ne possède guère de renseignements jusqu'ici sur la génèse des tissus conjonctifs, des vaisseaux et du sang, l'on est autorisé à penser que les tissus conjonctifs procèdent des épithéliums cœlomiques et que les espaces sanguins ne sont que des trouées creusées dans ces tissus ou, ce qui revient au même, des lacunes laissées entre les organes d'origine épithéliale et délimitées par un tissu de sécrétion.

*La cavité périvercérale des Ciona.* — Kupffer a fait connaître l'existence, dans le genre *Ciona*, d'une large cavité qu'il désigne sous le nom de cœlome ou cavité du corps. Chez les *Ciona*, le canal alimentaire (abstraction faite du rectum), le sac péricardique et les organes sexuels se trouvent logés, en arrière du sac branchial et des cavités péribranchiales, dans un large espace séparé des cavités péribranchiales par une cloison membraneuse transversale (septum). Celle-ci est tapissée à sa face antérieure par l'épithélium péribranchial, à sa face postérieure par une couche endothéliale; entre ces deux épithéliums plats existe une couche conjonctive vascularisée. L'œsophage et l'intestin perforent ce septum et l'endothélium de la face postérieure de la cloison s'étend sur la face externe de l'œsophage, de l'estomac et de l'intestin, pour constituer à ces organes un véritable revêtement péritonéal. Un revêtement semblable recouvre extérieurement les organes génitaux et le sac péricardique. Il existe ainsi une sorte de séreuse, à laquelle on peut distinguer un feuillet pariétal et un feuillet viscéral. Là où le septum se continue avec la tunique interne, l'endothélium péritonéal se continue à la face interne de la tunique, pour lui constituer un revêtement continu, qui fait partie du feuillet pariétal.

Kupffer fait observer qu'il existe dans le septum, du côté de la face ventrale du corps, un petit orifice, qui met le cœlome en communication avec la cavité péribranchiale. Grâce à cet orifice l'eau peut pénétrer dans la cavité du corps, ce qui arrive régulièrement lorsque l'animal se contracte énergiquement.

Roule, dans sa monographie de la *Ciona intestinalis*, donne une description très étendue de cet espace, auquel il donne indifféremment les noms de cavité générale du corps et de cavité générale postérieure; il ne mentionne aucune communication avec les espaces péribranchiaux.

Il est malheureusement difficile de se rendre compte, en se fondant sur les renseignements fournis par Roule, de l'origine et de la signification de cette cavité. Cet auteur donne le nom de cœlome et aussi de cavité générale du corps au blastocèle de la larve et il semble considérer la cavité générale postérieure comme un reste de la cavité générale primaire (notre blastocèle, primäre Leibeshöhle de Claus et de Seeliger). Seulement il ne paraît pas que Roule ait étudié l'organogénèse chez les *Ciona* et il semble que son opinion soit d'ordre spéculatif. Si sa manière de voir était exacte, la cavité générale postérieure des *Ciona*, que nous proposons d'appeler provisoirement l'*espace périviscéral*, afin de ne rien préjuger quant à sa signification, cet espace devrait communiquer avec les vaisseaux sanguins. Or, il résulte des observations de Kupffer aussi bien que de la description de Roule et des injections pratiquées par cet auteur, que l'espace périviscéral ne communique pas avec les lacunes sanguines. Il est éminemment improbable dès lors que l'espace périviscéral soit une partie du schizocèle de l'adulte et qu'il procède, comme le pense Roule, du blastocèle de la larve.

Quelle est la signification de cette cavité? Il n'est pas possible, sans recourir à l'embryogénie, de résoudre actuellement cette question et l'on en est réduit aux hypothèses. L'opinion d'après laquelle l'espace périviscéral serait une partie du blastocèle larvaire ou, ce qui revient au même, du

schizocèle de l'adulte, étant écartée, il reste deux possibilités : ou bien cette arrière-cavité dépend des espaces péribranchiaux, ce qui expliquerait l'existence de l'orifice de communication signalé par Kupffer; ou bien, et c'est là, à notre avis, l'opinion la plus probable, elle constitue une dilatation de l'épicarde, auquel cas elle devrait communiquer non pas avec les cavités péribranchiales, mais bien avec le sac branchial. La circonstance, que Roule nie l'existence de toute communication avec les cavités péribranchiales, permet de douter de l'existence de l'orifice que Kupffer a cru observer. Roule a constaté que la cloison s'insère au sac branchial le long du sillon rétropharyngien (raphé postérieur). Si l'espace périviscéral répond à la cavité épicaudique des autres Ascidiens, les communications avec le sac branchial doivent exister à droite et à gauche de ce sillon, à supposer toutefois que ces orifices persistent pendant toute la durée de la vie chez ces Ascidiens. Notre hypothèse, qui présuppose l'existence de ces orifices, rendrait bien compte aussi du fait affirmé par Kupffer de la pénétration de l'eau dans l'espace périviscéral. Elle peut s'appuyer sur une observation positive du même auteur, observation dont nous avons vérifié l'exactitude. Kupffer a trouvé qu'il existe régulièrement chez *Ciona canina* et *C. intestinalis* deux orifices symétriquement disposés au fond du sac branchial, aux deux côtés du sillon médian postérieur, lequel s'étend depuis l'extrémité postérieure de l'endostyle jusqu'à l'entrée de l'œsophage (sillon rétropharyngien). Ces orifices sont symétriques et conduisent, d'après Kupffer, dans la partie postérieure des cavités péribranchiales. D'ordinaire, l'un des orifices est plus grand que l'autre.

Le seul point que nous n'ayons pas pu confirmer, c'est que ces orifices déboucheraient dans les cavités péribranchiales. Il est possible, sans que nous soyons en droit de l'affirmer, que ces orifices conduisent au contraire dans l'espace périviscéral, auquel cas il deviendrait éminemment probable que cet espace est homologue à la cavité épicaudique des autres

Ascidiens. Il resterait à vérifier, par l'organogénèse, les conclusions tirées de l'anatomie.

*Les Cavités sexuelles et rénales.* — Le développement des organes sexuels et des vésicules rénales chez les Ascidiens n'a rien de commun avec celui des glandes. Toute glande procède d'un épithélium, soit qu'elle siège dans l'épaisseur de cet épithélium, sous la forme d'une cellule glandulaire ou d'un amas de semblables cellules, soit qu'elle se trouve placée dans l'épaisseur des tissus sous-jacents; dans ce dernier cas, ou bien elle naît sous la forme d'un diverticule épithélial creux ou d'une ébauche solide, s'il s'agit d'une glande tubuleuse, acineuse ou tuboacineuse simple ou composée, ou bien, réduite à une cellule unique, elle ne consiste qu'en une cellule épithéliale développée dans la profondeur.

Dans le cours de leur évolution ontogénique, les organes génitaux et les vésicules rénales procèdent des cellules du mésenchyme; elles se constituent dans l'épaisseur du feuillet moyen et, tandis que les vésicules rénales, délimitées par un épithélium simple, ne s'ouvrent jamais à l'extérieur, les cavités sexuelles, délimitées elles aussi par un épithélium, en partie seulement germinatif, s'ouvrent secondairement dans le cloaque.

Quelle est la signification morphologique de ces cavités délimitées par des épithéliums? Si l'on se fonde sur les données embryologiques seules, l'on arrive à constater qu'elles se développent tout autrement que des glandes; mais les éléments cellulaires, dont elles se constituent, proviennent en dernière analyse des extrémités antérieures des bandes mésoblastiques et par conséquent d'un épithélium cœlomique secondairement transformé en un mésenchyme.

Ce fait nous démontre que le processus génétique actuel des organes génitaux et rénaux des Ascidiens n'est pas un mode primitif. Car si, comme il résulte de la comparaison entre le développement des Clavelines et celui de l'Amphioxus, le mésenchyme des Ascidiens n'est pas une formation primitive, mais au contraire une particularité distinctive des Tuniciers, il est évident que les produits génitaux ont

dû se former chez les formes ancestrales des Urochordes autrement que ne nous le montre l'ontogénèse des Tuniciers. Si, chez les Protochordes, au lieu du mésenchyme si développé chez les Ascidiens, le feuillet moyen était constitué par des formations épithéliales, ce n'est pas aux dépens d'un mésenchyme qu'ont pu se former les œufs et les zoospermes.

L'analogie avec d'autres formes entérocéliennes segmentées très-simples, les Archiannélides par exemple, permet de supposer que les produits génitaux ont dû se former chez les Protochordes aux dépens des épithéliums cœlomiques, tout ou partie de l'entérocele faisant fonction de cavité génitale et aussi d'appareil urinaire. Après la constitution des premiers Tuniciers urodèles, c'est-à-dire après la réduction du tronc des Protochordes et sa transformation en un organe exclusivement moteur, la cavité du premier segment seule a pu servir à la génèse des produits sexuels et à l'accomplissement de la fonction rénale. Or, c'est le mésoblaste épithélial de ce premier segment qui, dans l'ontogénèse de la Claveline, se transforme totalement en un mésenchyme, aux dépens duquel naissent ultérieurement les organes génitaux et les vésicules rénales.

Il n'est pas possible d'admettre que les processus de l'organogénèse actuelle représentent l'histoire phylogénique des organes qui procèdent du feuillet moyen. Il faudrait admettre pour cela la disparition totale et permanente, chez certaines formes ancestrales, de l'entérocele primitif (cavité du premier segment); il faudrait admettre que les œufs et les zoospermes soient nés directement de cellules mésenchymatiques disséminées dans le feuillet moyen.

Comment, dans ces conditions, ces produits auraient-ils pu arriver à l'extérieur? L'on ne peut concevoir que, dans le cours de l'histoire phylogénique des Tuniciers, la cavité entérocélienne génitale et rénale des formes ancestrales ait pu disparaître; la cavité cœlomique du premier segment ancestral a dû se perpétuer de génération en génération et se maintenir jusque chez les descendants les plus éloignés des

formes primitives : les cavités sexuelles, telles qu'elles se présentent actuellement chez les Tuniciers arrivés à maturité sexuelle, ne peuvent être que la continuation directe de l'entérocoele primitif, ou, ce qui revient au même, de l'organe sexuel hermaphroditique des premiers Tuniciers. L'analogie nous porte à croire qu'il en est de même des vésicules rénales, si l'on se rappelle que les organes segmentaires ne sont en définitive que des portions différenciées des épithéliums cœlomiques, que les cavités de ces organes ne sont, de par leur origine, que des parties séparées du cœlome primitif (organes segmentaires des Vertébrés).

Mais tandis que les cavités sexuelles se sont maintenues de génération en génération dans tout le cours de l'histoire phylogénique du groupe, l'évolution ontogénique a pu se modifier lentement et de telle sorte que les cavités sexuelles et rénales, au lieu de dériver directement de l'entérocoele des diverticules cœlomiques, ont pu se former secondairement dans des groupes cellulaires, d'origine mésoblastique, séparés des épithéliums primitifs et disséminés dans le mésenchyme.

Nous admettons donc les stades suivants dans la phylogénèse des organes génitaux et rénaux.

1° L'entérocoele du premier segment fonctionne à la fois comme appareil sexuel mâle et femelle et comme appareil rénal; des portions diverses de l'épithélium cœlomique sont affectées à chacune de ces fonctions. L'épithélium sexuel et rénal naît directement, dans le cours de l'évolution individuelle, des diverticules cœlomiques; l'entérocoele est à la fois cavité sexuelle et rénale, le mésenchyme est très réduit chez l'adulte.

2° Il se développe encore, dans le cours du développement ontogénique, des diverticules cœlomiques; mais l'ébauche creuse au début devient secondairement pleine; un mésenchyme se forme aux dépens d'une partie de ce mésoblaste solide; le reste se creuse secondairement d'une cavité à la fois sexuelle et rénale. Seul le développement ontogénique est modifié.

3° Le mésenchyme prend plus d'importance; le noyau

mésoblastique, d'où dérive l'organe uro-génital, est d'abord très-réduit ; mais il prend plus d'importance chez l'adulte et se résoud en deux parties, dont l'une devient la vésicule rénale, l'autre la vésicule sexuelle.

4° Tout le mésoblaste se résoud, dans le cours de l'évolution ontogénique, en mésenchyme. Les amas cellulaires solides, dont lesquels se creuseront plus tard les cavités sexuelles d'une part, les cavités rénales de l'autre, se reconstituent dans le cours du développement. Dans ces amas pleins apparaissent secondairement les cavités.

5° Au lieu d'un amas cellulaire rénal il s'en forme plusieurs, d'où procèdent plusieurs vésicules rénales. La vésicule sexuelle tend à se subdiviser en deux vésicules, l'une mâle, l'autre femelle. Cependant ces deux organes n'en constituent encore qu'un seul en réalité. Sa cavité est commune aux deux appareils.

6° Le nombre des vésicules rénales devient considérable ; les organes mâles et femelles se séparent complètement l'un de l'autre et s'ouvrent séparément à l'extérieur, tandis que, au début, il n'existait qu'une communication unique pour l'organe entérocélien, à la fois sexuel et rénal.

Il ressort de l'ensemble des considérations qui précèdent et qui nous ont permis de formuler l'histoire hypothétique des changements subis, dans le cours du développement, par la vésicule entérocélienne du premier segment du tronc, que l'ensemble des vésicules rénales et des organes sexuels des Tuniciers est probablement homologue à la cavité cœlomique du premier segment du corps des larves urodèles et par conséquent de l'Amphioxus ; que toutes ces cavités sont des restes de l'entérocéle des ancêtres des Tuniciers.

Il en est des Tuniciers comme des Vertébrés : si nous prenons les Mammifères pour exemple, nous voyons le feuillet moyen être représenté d'abord par des cellules séparées les unes des autres et dépourvues de tout caractère épithélial. Ce n'est qu'au moment où apparait la fente cœlomique, que les cellules se groupent et se rangent les unes à côté des autres, au contact immédiat de la fente cœlomique, en un feuillet

splanchnique et un feuillet somatique, présentant l'un et l'autre un caractère épithélial manifeste. Ici donc, comme chez les Clavelines, le feuillet moyen ne prend un caractère épithélial qu'après avoir affecté au début l'apparence d'un mésenchyme, et le caractère épithélial ne se manifeste que sur le pourtour du cœlome. Quant au cœlome, il se divise secondairement en un grand nombre d'organes, le péricarde, les plèvres, les canalicules urinaires (organes segmentaires), les canaux de Müller, le péritoine qui n'est en définitive qu'une cavité sexuelle, partiellement tapissée par un épithélium germinatif. Un pas de plus et ces cavités naîtront séparément les unes des autres dans des ébauches pleines, isolées les unes des autres. Et cependant toutes ces cavités distinctes, prises dans leur ensemble, sont homologues à une partie de l'entérocoèle segmenté des formes ancestrales.

*Les Tuniciers et l'Amphioxus sont ils des Poissons  
dégénérés?*

L'on connaît l'opinion que Dohrn a exprimée depuis longtemps au sujet de l'origine des Tuniciers. A en croire l'éminent créateur de la station zoologique de Naples, les Cyclostomes et les Céphalochordes ne seraient que deux chaînons de la lignée ancestrale rattachant les Tuniciers aux Poissons. Il n'est pas nécessaire de rappeler ici la série des découvertes qui ont été le fruit de l'activité que ce naturaliste a déployée pour accumuler des arguments à l'appui de son hypothèse. La morphologie des Vertébrés a été fort bien servie par les recherches de Dohrn et les progrès récents réalisés en ce qui concerne l'anatomie et l'organogénèse chez les Poissons et les Cyclostomes sont dus, pour une part importante, à ses remarquables travaux. Mais quelque soit la valeur que l'on attribue aux résultats de ces recherches, l'on ne pourra méconnaître que les objections, qui s'opposent à l'hypothèse de Dohrn, sont loin d'être levées, que les arguments contre l'emportent de beaucoup sur les arguments pour et que, à s'en tenir aux données

sur lesquelles Dohrn s'appuie, les probabilités ne sont guère en sa faveur.

Les faits que nous avons exposés plus haut concernant l'origine du cœur chez les Ascidiens ne nous paraissent pas seulement inconciliables avec l'hypothèse de Dohrn; ils nous semblent démontrer à l'évidence que les Tuniciers ne sont pas issus des Poissons. L'on peut citer une foule d'exemples pour prouver que des organes de sens peuvent s'atrophier et même disparaître totalement; des organes locomoteurs devenus inutiles dégénèrent; les Cestodes et les Echinorhynques peuvent être cités pour montrer comment le tube digestif peut disparaître, sans laisser de traces, chez des animaux complètement adaptés aux conditions de la vie parasitaire; mais il nous paraît bien difficile de concevoir la disparition du cœur. Quelque soit le genre de vie d'un animal, il doit toujours être avantageux pour lui de posséder un organe capable d'assurer et de régulariser la circulation des liquides nourriciers. Nous n'avons pas à nous occuper ici des rapports généalogiques qui rattachent les uns aux autres, les Poissons et les Cyclostomes; mais toute l'organisation aussi bien que le développement de l'Amphioxus et des Tuniciers nous paraissent plaider contre l'hypothèse, qui tend à faire considérer ces animaux comme des poissons dégénérés; l'absence chez les Céphalochordes de tout organe homologue au péricarde et au myocarde des Poissons, la présence chez les Tuniciers d'un cœur tout différent de celui des Vertébrés, nous paraissent être, de toutes les objections que l'on peut soulever contre l'hypothèse de Dohrn, la plus puissante et la plus décisive. Il répugne de croire en effet que l'Amphioxus ait pu perdre le cœur, si utile à ses ascendants supposés, si indispensable à leur existence, qu'un arrêt quelque peu prolongé des contractions cardiaques entraîne inévitablement la mort. Après avoir perdu ce cœur ancestral, les premiers Tuniciers en auraient acquis un nouveau, qui aurait subsisté sans changer de caractères chez tous les Tuniciers sans une exception, depuis les Appendiculaires jusqu'aux Ascidies les plus compliquées, malgré les

différences de taille, de genre de vie et d'habitudes, de forme et d'organisation. En quoi donc un cœur serait il moins utile à un Amphioxus qu'à une Lamproie ou à une Appendiculaire?

L'on peut en dire autant de l'appareil branchial. Si l'on admet que les fentes branchiales de l'Amphioxus sont homodynames des fentes branchiales des Cyclostomes et des Poissons, et c'est là une simple hypothèse qui ne repose pas à coup sûr sur les données embryologiques, le type Ammocète pour devenir Amphioxus a dû perdre les systèmes de lamelles branchiales éminemment favorables à la diffusion des gaz et acquérir par compensation un plus grand nombre de fentes branchiales. Il nous paraît éminemment peu vraisemblable que des organes si bien appropriés à l'exercice d'une fonction essentielle, indispensable à tout être vivant, aient pu disparaître et se réduire à tel point que, pour compenser leur insuffisance, de nouveaux organes aient dû apparaître. Mais pour voir dans les Tuniciers des Poissons dégénérés, il faut faire une nouvelle hypothèse plus invraisemblable encore : il faut admettre que les fentes branchiales métamériques des formes ancestrales ont totalement disparu sans laisser de traces et qu'elles ont été remplacées par des organes de nouvelle formation, tout à fait analogues, mais de valeur anatomique totalement différente. A moins de dénier toute valeur aux faits révélés par l'étude de l'organogénèse, il faut bien reconnaître que les stigmates des Tuniciers, voire même les canaux branchiaux, ne sont pas homologues aux fentes branchiales des Vertébrés.

Il est à remarquer que ce sont des considérations, d'un caractère exclusivement théorique et spéculatif, qui ont conduit Dohrn à formuler son hypothèse. Ce n'est que *a posteriori* qu'il a cherché à établir son opinion en invoquant des faits positifs. Dohrn le reconnaît lui même : à la fin de sa cinquième étude, après avoir rappelé l'hypothèse ancienne, d'après laquelle les Tuniciers seraient les survivants actuels des formes ancestrales, d'où sont issus les Céphalochordes et les Vertébrés, il ajoute : " Dieser bisher allgemein gehegten

Anschaung habe ich die entgegengesetzte gegenüber gestellt : in Cyclostomen, Amphioxus und Tunicaten degenerirte und reducirte Fische zu erblicken. Der BEWEIS für die Richtigkeit dieser Hypothese ist freilich noch nicht erbracht, auch nicht einmal durch die hier gelieferte Auseinandersetzung von der Natur der Kiemenknorpel. Ich darf aber dennoch diesen Aufsatz mit dem Versprechen schliessen, dass ich der Beweis in einer der nächsten " Studien „ vollkräftig liefern werde, in denen aus einander gesetzt werden soll, wie gewisse Organe und Structures der Cyclostomen, des Amphioxus und der Tunicaten nur erklärbar sind, wenn als ihre Vorfahren Fische angesehen werden, welche mit den heute lebenden Fischen die allernächsten phylogenetischen Beziehungen besassen. „

Cette promesse de fournir à bref délai un exposé des faits qu'il considère comme la démonstration péremptoire de la nouvelle hypothèse, a été tenue en effet. Dans sa VIII<sup>me</sup> étude " Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunicaten „ Dohrn fait connaître les observations qui, à ses yeux, établissent irréfutablement que l'Amphioxus et les Tuniciers sont des poissons dégénérés.

Jusqu'à quel point cette argumentation sera jugée suffisante et ralliera les morphologistes, c'est là une question que l'avenir se chargera de résoudre.

Toute l'argumentation de Dohrn repose 1° sur l'étude qu'il a faite de la glande thyroïde des Sélaciens et des Cyclostomes, et de la gouttière hypobranchiale des Tuniciers et de l'Amphioxus, 2° sur le rapprochement qu'il établit entre la fente de l'évent des Sélaciens, la pseudobranchie des Téléostéens, la gouttière dite pseudobranchiale des Cyclostomes et le sillon péricoronal des Tuniciers. Pour Dohrn la gouttière hypobranchiale des Cyclostomes et des Tuniciers aussi bien que le corps thyroïde des Vertébrés ne sont que les restes d'une paire de fentes branchiales, qui, chez les Poissons primitifs, aurait existé entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoïdien. La glande thyroïde, si compliquée dans sa struc-

ture et dans son développement, telle qu'elle existe chez l'Ammocète, étant homologue de la gouttière hypobranchiale de l'Amphioxus et des Tuniciers, l'endostyle des Urochordes est aussi l'équivalent d'une paire de fentes branchiales devenues rudimentaires et dont l'ébauche s'est adaptée, chez les descendants dégénérés des poissons primitifs, à une fonction sécrétoire.

D'autre part l'évent des Sélaciens apparaîtrait encore chez l'Ammocète, où il constitue une première paire de fentes branchiales rudimentaires : ces fentes sont frappées d'un arrêt de développement; elles ne s'ouvrent plus à l'extérieur; elles se présentent sous la forme de deux gouttières épithéliales ciliées, situées aux faces latérales de la partie respiratoire du tube digestif, immédiatement en arrière du velum, en avant des premières fentes réelles. Ces deux gouttières se prolongent en bas et en arrière jusqu'à l'entrée de la glande thyroïde, tout comme les deux moitiés du sillon péricoronal des Ascidiens débouchent inférieurement dans la gouttière hypobranchiale, à l'extrémité antérieure de cet organe. Ce sillon péricoronal, qui ne fait défaut chez aucun Tunicier, serait donc homologue aux pseudobranchies des Poissons.

Pour juger la valeur de l'argumentation de Dohrn, il importe d'apprécier séparément les faits sur lesquels il s'appuie et les conclusions qu'il en tire.

Et d'abord résulte-t-il de ses observations que le corps thyroïde des Sélaciens soit l'équivalent d'une paire de fentes branchiales?

Dohrn a montré qu'à un stade reculé du développement des Sélaciens, avant l'ouverture de la bouche, ou au moment même où la perforation buccale apparaît, quand il n'existe encore que deux fentes branchiales et que quatre seulement sont ébauchées, il apparaît à la partie ventrale antérieure de l'hypoblaste une petite excroissance solide. Cette ébauche apparaît sur la ligne médiane et procède de l'épithélium intestinal. A chaque côté de ce petit bourrelet épithélial court une artère branchiale; en avant se voit la cavité céphalique de l'arc mandibulaire,

entourée de cellules mésodermiques. Aux stades subséquents, cette ébauche pleine s'accroît d'avant en arrière vers le cœur; elle prend la forme d'une bouteille à long col; son fond commence à prendre un contour irrégulier; les inégalités qu'elle présente sont le premier indice de la formation des follicules. Il se forme des diverticules arrondis non-seulement aux côtés mais aussi en dessous et au-dessus du fond de l'ébauche, et bientôt ces diverticules se détachent du corps de l'organe pour constituer les premiers follicules, qui s'écartent plus ou moins de leur lieu de formation.

Cette formation de follicules s'accompagne d'une pénétration du mésoderme ambiant dans le corps glandulaire, qui prend par là les caractères d'une glande en grappe. Le mésoderme entraîne avec lui des vaisseaux. A chaque côté de la glande un petit arc artériel naît de la paroi antérieure de l'artère hyoïdienne, qui se dirige en avant, en dehors et enfin en haut dans l'arc hyoïdien.

La glande finit par se séparer de son lieu d'origine et, dans son accroissement ultérieur, elle se porte de plus en plus en arrière, de telle sorte qu'au lieu de rester entre la mâchoire inférieure et l'arc hyoïdien, elle siège plus tard en arrière de ce dernier, s'étire en longueur, se développe en largeur, reste aplatie et présente enfin la structure bien connue du corps thyroïde.

Dohrn se fondant sur la genèse des vaisseaux, des muscles et des cartilages, admet avec d'autres morphologistes, contrairement à l'opinion de Gegenbaur, que l'arc hyoïdien des Sélaciens se constitue en réalité de deux formations distinctes, un arc hyomandibulaire et un arc hyoïdien proprement dit entre lesquels existerait une fente branchiale virtuelle actuellement disparue.

Il admet que la glande thyroïde constitue le dernier vestige de cette paire de fentes branchiales qui ont dû exister entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoïdien : " Der oben gelieferte Nachweis von der doppelten Natur der Hyoïdbogens ergibt nicht nur das Recht sondern geradezu das Postulat,

die Thyreoïdea für die letzte Spur der einst hier bestanden habenden Kiemenspalte zu halten, oder aber nachzuweisen, was aus der von mir postulirten Kiemelspalte geworden sei. „

Nous avons cherché en vain dans le travail de Dohrn une démonstration quelconque de l'origine branchiale de la glande thyroïde des Sélaciens. A supposer même que vraiment l'arc hyoïdien des Sélaciens soit l'équivalent de deux arcs successifs entre lesquels une fente a du exister, il n'en résulterait pas encore hic et nunc que le corps thyroïde est un reste de cette fente, et fut-il même établi que la bouche des Vertébrés provient de la fusion de deux fentes branchiales, que l'hypophyse procède de deux fentes prébucales, que nous demanderions encore, avant de croire que la glande thyroïde a la même origine, des arguments décisifs et non pas une simple affirmation.

Qu'un organe unique et médian puisse avoir une origine double et latérale nous l'admettons sans difficulté. Mais avant d'affirmer pour un organe particulier cette dualité originelle, il faut que l'on ait trouvé, soit dans l'anatomie, soit dans le développement, sinon la preuve évidente, tout au moins des indices de cette dualité. Dohrn fait état de l'existence de deux artères thyroïdiennes l'une droite, l'autre gauche. " Vor Allem ist es von grosser Tragweite, in der Arteria thyreoïdea noch das wesentlichste Attribut einer früheren Kiemenbildung zu besitzen. Ihr Ursprung aus dem vorderen Winckel der Hyoïdarterie, ihr Verlauf und Verbindung mit den Venen des Hyoïdbogens deuten augenscheinlich darauf hin, dass hier einstens eine vollkommen entwickelte Kiemenspalte bestand. „ Nous ne pensons pas que ces dispositions vasculaires aient la portée considérable que Dohrn leur attribue. Elles ne démontrent nullement la dualité originelle de l'organe, à plus forte raison ne prouvent-elles pas du tout que le corps thyroïde dérive de la fente branchiale supposée.

Un organe médian placé dans une région du corps où il n'existe que des artères latérales ne peut recevoir des artères nourricières que de ces vaisseaux latéraux et si ces vaisseaux

sont symétriques par rapport à l'organe, rien d'étonnant à ce qu'il reçoive une branche artérielle de chacun d'eux.

Dohrn fait observer aussi que, chez beaucoup d'animaux, et chez les Amphibiens en particulier, le corps thyroïde se développe en donnant naissance à deux moitiés latérales et symétriques. Est-ce là une preuve que l'on puisse invoquer pour soutenir la dualité *primitive*?

Enfin, il invoque l'identité de structure entre le corps thyroïde et les produits abortifs de la dernière paire de fentes branchiales de la plupart des Sélaciens, sur lesquels Van Bemmelen a attiré l'attention. Que conclure delà? Cette analogie peut-elle être légitimement invoquée pour soutenir que le corps thyroïde lui aussi est une paire de fentes branchiales dégénérées?

En fait Dohrn n'a pas réussi à apporter à l'appui de son hypothèse une seule preuve décisive. Les considérations qu'il invoque ne sont pas même des demi preuves. Ce qui ressort de l'étude qu'il a faite du développement du corps thyroïde des Sélaciens, c'est que cette glande est, de par son origine, un organe unique et médian, et que rien dans son développement n'indique, qu'il faille lui attribuer une origine double, bien moins encore qu'elle ait aucun rapport génétique avec des fentes branchiales.

Dohrn a étudié le développement, chez l'Ammocète, de cet organe compliqué que W. Müller a le premier reconnu comme homologue du corps thyroïde des Vertébrés supérieurs d'une part, de la gouttière hypobranchiale de l'Amphioxus et des Tuniciers de l'autre. L'on possédait déjà des données assez complètes sur la genèse et l'évolution de cet organe, grâce aux travaux de W. Müller, de Calberla et d'A. Schneider et la plupart des morphologistes se sont ralliés à l'opinion formulée pour la première fois par l'éminent anatomiste d'Iéna, quant à l'homologie entre cet organe et l'endostyle des Tuniciers.

En ce qui concerne le développement et la structure du corps thyroïde chez l'Ammocète, la description de Dohrn

diffère moins de celle de ses devanciers, par les faits observés que par l'interprétation qu'il donne à ses observations.

D'après Calberla, la première ébauche de l'organe thyroïdien consiste en une gouttière, dépendant du plancher de la portion branchiale du mésenteron et s'étendant depuis l'extrémité antérieure de la région branchiale jusqu'à la quatrième fente branchiale. Bientôt après, l'entrée de la gouttière se rétrécit d'avant en arrière et d'arrière en avant; elle se réduit à un orifice placé entre les saccules branchiaux de la seconde et de la troisième paire. Schneider prétend que chez l'*Ammocète* arrivée à son complet développement cet orifice se trouve entre les orifices branchiaux internes de la 3<sup>e</sup> et de la 4<sup>e</sup> paire. Balfour affirme qu'il n'en est certainement pas ainsi chez les jeunes larves.

Quoique les toutes premières phases du développement de la gouttière thyroïdienne soient restées inconnues à Calberla, il semble résulter de ses observations et de ses figures, que la première ébauche de l'organe thyroïdien se rattache non pas à une paire déterminée et unique de fentes branchiales, mais bien à une série de fentes : elle résulte d'une descente progressive du plancher de la cavité branchiale entre la première et la quatrième fente.

Dohrn décrit et figure deux stades plus jeunes. Le premier indice du corps thyroïde se remarque chez de jeunes larves, chez lesquelles les saccules branchiaux antérieurs ont fait leur apparition. Sous la première paire de diverticules endodermiques latéraux, qui, d'après Dohrn, seraient homologues à l'évent des Sélaciens et à la pseudobranchie des Téléostéens, l'endoderme s'invagine en bas et un peu en avant, de sorte que, sur une coupe passant exactement par le plan médian, il semble que l'endoderme se termine en avant en deux diverticules divergeant à angle droit : le supérieur répond aux fentes pseudobranchiales, l'inférieur est la première ébauche du corps thyroïde. Entre l'extrémité antérieure du mésenteron et l'invagination épiblastique qui engendre le stomodœum, se voit une cloison membraneuse formée par une lame mésoder-

mique dans laquelle montent les artères pseudobranchiales. Il n'est pas difficile de reconnaître, dans cette formation, les premières traces du futur velum.

A ce moment le cône artériel est formé; il se bifurque en avant en deux branches qui courent parallèlement l'une à l'autre, aux deux côtés de l'invagination thyroïdienne et montent ensuite le long des bords de la cloison membraneuse interposée entre le stomodœum et le mésenteron, cloison qui donnera naissance au velum. Ces branches vasculaires sont les artères branchiales antérieures, homologues aux artères de l'évent des Sélaciens.

Après 24 heures, l'on remarque que la lamelle mésodermique, engagée entre le diverticule thyroïdien et les saccules de l'évent, s'est étendue en arrière et constitue une cloison entre la glande thyroïde et les saccules de l'évent dirigés maintenant très obliquement. Le bord postérieur de cette cloison atteint déjà le milieu entre les saccules branchiaux répondant aux fentes définitives de la seconde paire. La cloison recouverte inférieurement par l'épithélium thyroïdien est tapissée supérieurement par l'épithélium qui dépend des saccules de l'évent. Et si la glande semble s'ouvrir maintenant entre les fentes branchiales de la seconde paire ce n'est là qu'une apparence trompeuse : par son origine son orifice se rattache à la région du mésenteron qui donne naissance latéralement aux saccules branchiaux homologues de l'évent des Sélaciens.

L'extrémité postérieure du saccule thyroïdien répond, à ce stade, au niveau de la quatrième fente branchiale réelle, où son plancher se continue simplement dans la paroi endodermique du mésenteron, après avoir formé une saillie.

Après une nouvelle période de 36 heures, l'on trouve la cloison de séparation antérieure étendue jusqu'à la limite entre la 3<sup>e</sup> et la 4<sup>e</sup> fente branchiale (la fente de l'évent comprise). A sa rencontre progresse une cloison qui procède du bord postérieur de l'invagination thyroïdienne et tend à séparer du mésenteron l'extrémité postérieure du corps

thyroïde. Les deux cloisons se confondent sur les côtés, d'où résulte la formation d'une sorte de diaphragme, séparant la cavité branchiale du saccule thyroïdien, mais présentant en son milieu un orifice de communication entre les deux cavités.

Dohrn décrit ensuite les phénomènes qui amènent la complication progressive de l'ébauche et la transforment dans l'organe glandulaire si particulier et si compliqué que A. Schneider a le premier bien décrit.

Cette seconde période de l'évolution n'a qu'une importance très secondaire pour la question qui nous occupe ici. Nous relevons cependant dans la description de Dohrn une observation qui nous paraît intéressante et importante : il a remarqué que tous les processus évolutifs intéressent d'abord l'extrémité antérieure de l'organe et ne s'étendent que secondairement à son extrémité postérieure : " Wie denn überhaupt alle Umbildungen, die das Organ betreffen, von vorn ihren Ausgang nehmen. „

Dohrn représente et considère l'ébauche thyroïdienne comme une dépendance de la partie tout-à-fait antérieure du mésenteron branchial; il la rattache étroitement aux ébauches des saccules, qu'il considère comme homologues des fentes de l'évent des Sélaciens et les termes mêmes dont il se sert témoignent de cette conviction. La démonstration de semblables rapports, si elle eut été faite, eut présenté en effet une très grande importance. Car pour établir que la glande thyroïde n'est, de par son origine, qu'une paire de fentes branchiales ayant existé, chez les ancêtres des poissons, entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoïdien, il importe que l'on puisse démontrer par le développement que chez les Cyclostomes, comme chez les Sélaciens, la première ébauche du corps thyroïde siège en avant des fentes hyoïdiennes, entre celles-ci et les fentes de l'évent.

A s'en rapporter à la description de Dohrn, la genèse du corps thyroïde serait conforme aux exigences de l'hypothèse; mais si l'on consulte ses figures, l'on ne peut s'empêcher de

trouver que les choses ne sont nullement aussi claires et que l'idée préconçue a exercé une influence considérable sur la manière dont les faits sont présentés.

Si l'on considère le plus jeune stade, représenté planche 5, figure 9 du mémoire de Dohrn, l'on y voit une dépression du plancher du mésentéron branchial, s'étendant d'avant en arrière entre les saccules branchiaux marqués par les chiffres 1, 2 et 3 et répondant aux fentes des trois premières paires, y compris le diverticule considéré comme homologue à la fente de l'évent.

Aux stades suivants, figures 10 et 11, la gouttière hypobranchiale intéresse le plancher du mésentéron branchial jusques et y compris la quatrième peut être même la 5<sup>e</sup> paire de fentes.

Il semble résulter clairement des figures de Dohrn, comme de celles de Calberla, que l'organe thyroïdien se rattache au plancher du mésentéron branchial, non pas au niveau d'une paire unique de diverticules branchiaux, mais des quatre premières paires, au moins. Si, comme Dohrn l'affirme, l'épithélium des saccules de l'évent se prolonge sur la face supérieure de la cloison antérieure, de façon à se continuer avec l'épithélium thyroïdien, il semble ressortir clairement de ses propres figures que l'épithélium des 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> paires de saccules branchiaux se continue avec le même épithélium thyroïdien sur les côtés de l'orifice d'abord très étendu d'arrière en avant, qui met la gouttière thyroïdienne en communication avec le mésentéron branchial.

Il est permis de tirer des figures de Dohrn une seconde conclusion, c'est que la gouttière thyroïdienne se développe d'avant en arrière. Elle est interposée d'abord entre les fentes 1, 2 et 3 (stade représenté figure 9) et sa profondeur diminue d'avant en arrière; puis ayant gagné en longueur, elle en arrive à se trouver placée entre les fentes 1, 2, 3 et 4, au moins (fig. 10 et 11); d'abord très peu profonde en arrière, elle finit par être aussi développée en arrière qu'en avant (fig. 11). S'il en est ainsi, la remarque

que Dohrn a faite quant au développement ultérieur de l'organe s'applique aussi aux premières phases de son évolution : la glande thyroïde se développe d'avant en arrière, son extrémité antérieure étant toujours en avance sur son extrémité postérieure.

La seule conclusion que nous voulons tirer des considérations qui précèdent, c'est que les figures publiées par Dohrn n'autorisent nullement à affirmer que chez les Cyclostomes la gouttière thyroïdienne se rattache plus spécialement aux saccules de l'évent, ou même aux deux premières paires de fentes branchiales qu'aux quatre premières paires. Rien dans le développement du corps thyroïde de l'Ammocète ne tend à justifier un rapprochement quelconque entre cet organe et une paire de fentes branchiales disparues, dont il serait le dernier vestige ; bien au contraire il semble, à ne considérer que l'Ammocète seule, et abstraction faite de toute idée préconçue, que la gouttière thyroïdienne se rattache à une partie du mésenteron branchial correspondant à une série de fentes branchiales successives, 4 au moins, y compris le saccule de l'évent.

Dohrn, reprenant l'idée de W. Müller et acceptée plus ou moins explicitement par tous les morphologistes, Gegenbaur, Balfour et d'autres, admet que le corps thyroïde des Pétromyzon et des Vertébrés est homologue à la gouttière hypobranchiale des Tuniciers et de l'Amphioxus, qu'il décrit avec soin, dont il donne d'excellentes figures, mais sans rien ajouter d'important aux faits antérieurement connus.

Nous partageons cette opinion ; mais il y a lieu de préciser plus exactement la portée de ce rapprochement et de dire en quel sens et dans quelles limites cette homologie peut être admise.

L'analogie si frappante qui existe entre le corps thyroïde de l'Ammocète, la gouttière hypobranchiale des Tuniciers et la bande hypobranchiale de l'Amphioxus, témoignent de l'unité originelle de ces organes. Aux ressemblances anatomiques s'ajoute même une similitude fonctionnelle bien remarquable.

Mais l'on peut concevoir de diverses manières les rapports phylogéniques qui rattachent les uns aux autres ces différents organes. Pour W. Müller suivi par Gegenbaur, la gouttière hypobranchiale des Urochordes est devenue la bande hypobranchiale de l'Amphioxus; en même temps que le nombre des fentes branchiales s'est réduit, la bande hypobranchiale s'est transformée en l'organe thyroïdien de l'Ammocète, et secondairement en le corps thyroïde des Vertébrés supérieurs. L'organe, qui atteint son maximum de développement chez les Tuniciers, s'est progressivement réduit et successivement transformé. Pour Dohrn, qui admet une filiation inverse, tous ces organes représentent un reste plus ou moins profondément modifié d'une paire de fentes branchiales. Quant à la manière dont cette ébauche rudimentaire pleine, folliculeuse, des formes ancestrales (Poissons) est devenue une gouttière glandulaire ouverte dans toute sa longueur, Dohrn l'explique de la manière suivante. Se fondant sur ce fait que les dispositions réalisées chez le Pétromyzon adulte, chez lequel l'organe glandulaire de l'Ammocète se résoud en follicules, se rapprochent beaucoup plus que l'organe larvaire du corps thyroïde des Sélaciens et des autres Vertébrés supérieurs, tandis que la première ébauche du corps thyroïde de l'Ammocète ressemble davantage à la gouttière hypobranchiale des Tuniciers et de l'Amphioxus, Dohrn admet l'interpolation du stade Ammocète dans le développement des Lamproies. Des formes Ammocètes, devenues sexuées sans plus atteindre le stade Lamproie, ont donné naissance par dégénérescence aux Céphalochordes et aux Urochordes. Nous avons quelque peine à nous figurer comment et pourquoi cette ébauche cellulaire solide dépendant de l'hypoblaste branchial a pris fantaisie de se développer sous la forme d'une gouttière chez les descendants dégénérés des poissons qui ont donné naissance aux Lamproies; pourquoi l'ébauche est entrée en activité avant de se résoudre en follicules; tout cela ne nous paraît ni bien clair ni bien conforme à ce que nous apprend la morphologie des organes glandulaires; mais passons. L'hypothèse de Dohrn étant

admise, il doit y avoir homologie complète entre le corps thyroïde des Vertébrés et la gouttière hypobranchiale des Tuniciers.

Quant à nous qui pensons, au risque d'être taxés de croyants orthodoxes, que le seul fondement légitime de toutes nos conceptions, non seulement morphologiques mais aussi phylogéniques, se trouve dans la loi biogénétique, nous qui ne pouvons admettre que les méthodes morphologiques suivies jusqu'ici méritent le discrédit que Dohrn leur accorde, nous sommes d'avis, qu'avant de se prononcer sur la question de savoir si la gouttière hypobranchiale des Tuniciers est strictement homologue à celle de l'Amphioxus, il importe de consulter les données embryogéniques.

Il résulte de l'étude du développement de la Claveline, comparé à celui de l'Amphioxus, que la gouttière hypobranchiale des Tuniciers siège dans la vésicule préchordale du mésenteron et par conséquent en avant de la portion segmentée du corps. Chez la larve de l'Amphioxus nous constatons 1° que cette vésicule préchordale tend à se confondre avec le reste du mésenteron, après en avoir été primitivement séparée; 2° que les fentes branchiales apparaissent dans la région segmentée du tronc; 3° que la bande hypobranchiale, dont l'on ignore l'organogénèse, siège chez l'adulte dans toute la longueur de la chambre branchiale et intéresse par conséquent une série de métamères.

Pour ces motifs nous ne pouvons admettre que la bande hypobranchiale de l'Amphioxus est exactement homologue à la gouttière hypobranchiale des Ascidiens; mais nous pensons que les deux formations procèdent d'une ébauche commune. Le fait que chez les Tuniciers la gouttière siège dans la vésicule préchordale de l'enteron et l'analogie de structure entre l'endostyle des Urochordes et la bande hypobranchiale des Céphalochordes, nous autorise à supposer que la formation primitive, l'ébauche commune aux dépens de laquelle se sont formés l'endostyle des Tuniciers et la bande hypobranchiale de l'Amphioxus, existait chez les formes ancestrales de ces deux

groupes, dans la partie tout à fait antérieure, préchordale du mésenteron, qu'elle présentait chez ces formes ancestrales, organisées à la façon des jeunes larves de l'Amphioxus, une structure glandulaire analogue à celle de la bande hypobranchiale des Céphalochordes actuels, qu'elle y remplissait une fonction glandulaire analogue. Cet organe glandulaire primordial s'est conservé dans le sac branchial de tous les Tuniciers; le pharynx ou sac branchial des Urochordes n'est que la vésicule préchordale étendue. Chez l'Amphioxus, il s'est développé d'avant en arrière, après la fusion de la vésicule préchordale avec le reste de l'enteron; le plancher de la portion respiratoire du tube digestif a subi progressivement dans toute sa longueur une différenciation glandulaire analogue à celle qui caractérisait la vésicule préchordale seule chez les formes originelles.

L'organogénèse de l'Amphioxus nous apprendra un jour si la bande hypobranchiale se développe d'avant en arrière; si elle prend naissance d'abord dans la partie tout-à-fait antérieure du mésenteron. Dans notre opinion, seule l'extrémité tout-à-fait antérieure de la bande hypobranchiale de l'Amphioxus est strictement homologue à la gouttière hypobranchiale des Tuniciers. D'autre part, il nous semble résulter de la constitution anatomique de la bande hypobranchiale de l'Amphioxus que la structure de l'organe est plus primitive chez ce dernier que chez les Urochordes. L'organe hypobranchial de l'Amphioxus consiste en effet en une simple différenciation histologique : des cellules mucipares, groupées de façon à constituer quatre bandes glandulaires, courant parallèlement les unes aux autres, ont apparu dans l'épithélium cylindrique.

La différenciation est bien plus avancée chez les Urochordes où il s'est produit en outre une gouttière longitudinale destinée à conduire le produit de sécrétion. Si donc les Tuniciers ont conservé dans leur sac branchial, homologue de la vésicule préchordale des formes ancestrales, un organe hypobranchial qui, pour être strictement homologue à celui

des formes ancestrales ne s'est pas moins compliqué dans sa structure, l'Amphioxus a conservé le type anatomique primitif, quoique l'organe, en se développant d'avant en arrière dans la région segmentée du tronc, n'est plus strictement homologue de celui des ancêtres.

Nous avons montré plus haut que l'examen critique des recherches de Dohrn sur le corps thyroïde et l'organe hypobranchial conduit à cette conclusion, qu'aucun fait ne justifie l'hypothèse d'après laquelle ces organes seraient homologues d'une paire de fentes branchiales. L'on ne trouve dans l'histoire de ces organes, telle qu'elle est actuellement connue, aucune raison d'admettre les rapports de filiation supposés par l'hypothèse de Dohrn.

L'étude du développement du corps thyroïde chez les Cyclostomes conduit à cette conclusion que l'organe folliculaire de l'adulte, de tous points comparable à celui des Sélaciens et des Vertébrés supérieurs, est le résidu atrophié d'un organe actif pendant la période larvaire. Son développement et sa structure rapprochent ce dernier de l'organe hypobranchial des Urochordes et des Céphalochordes. Jusqu'au jour où Dohrn apportera d'autres preuves que celles qu'il a fournies jusqu'ici à l'appui de son hypothèse, nous considérerons le corps thyroïde comme un organe rudimentaire issu d'un organe hypobranchial. Dans notre opinion, l'organe larvaire de l'Ammocète est homologue à la bande hypobranchiale des formes ancestrales des Chordés, dans le même sens et dans les mêmes limites que la bande hypobranchiale de l'Amphioxus. Nous reconnaissons volontiers que notre manière de voir n'a, elle aussi, d'autre valeur que celle qu'il faut accorder à des hypothèses; elle diffère de celle de W. Müller en ce que pour nous les formes ancestrales, d'où sont issus les Chordés et auxquelles nous donnons le nom de Protochordes, étaient moins semblables aux Tuniciers qu'aux Céphalochordes; c'étaient des organismes segmentés, constitués à la façon des jeunes larves d'Amphioxus, présentant par conséquent des analogies avec les vers annelés et les Archiannélides en particulier.

Ces Protochordes présentaient, dans leur vésicule mésentérique préchordale, une bande hypobranchiale, glandulaire. C'est cet organe primitif siégeant dans la partie tout-à-fait antérieure du tube digestif qui, tout en se modifiant suivant des voies différentes, a donné origine à la gouttière hypobranchiale des Tuniciers, à la bande hypobranchiale de l'Amphioxus et à l'organe thyroïde des Cyclostomes et des autres Vertébrés. Telle est, dans notre opinion, l'hypothèse qui se concilie le mieux avec l'ensemble des faits anatomiques et embryologiques actuellement connus.

*L'évent des Sélaciens, la gouttière pseudobranchiale des Cyclostomes et le sillon péricoronal des Tuniciers.*

Dohrn a confirmé, dans ses études récentes sur le développement des Cyclostomes, la découverte, faite par Schneider, de l'existence, chez la larve Ammocète, de deux gouttières latérales ciliées, montant sur les faces latérales du mésentéron branchial, en arrière du velum, en avant des fentes branchiales de la première paire. En poursuivant ces sillons il les a vus se prolonger en arrière et en bas jusqu'à l'entrée de la glande hypobranchiale et se continuer l'une et l'autre, à la voûte de la cavité branchiale, aux côtés d'un repli médian, antéro-postérieur, de la muqueuse de cette cavité.

A. Schneider qui le premier a fait connaître ces organes les décrit un peu différemment : " Auf der Bauchseite beginnt am Eingange des Magens, in der Mittellinie eine wirpernde Rinne, welche bis zum Eingange der Thyreoidea zieht, dann sich theilt und rechts und links von der mittleren Kante bis vor die erste Kiemenspalte verläuft. Parallel dem Vorderande derselben steigen beide Rinnen bis zur Rückenlinie, dort werden dieselben flach und ziehen nun als Wimperschnur an den beiden Seiten der ober beschriebenen dorsalen Kante in geringer Entfernung von deren freiem Rande bis zum Eingang des Magens der Kiemenhöhle. An jedem Kiemenbogen zweigt sich von den oberen Wimperschnüren je ein

Wimperschnür ab, welche auf dem vorderen Saum jedes Kiemenbogens nach unten zieht, ohne dass, wie ich ausdrücklich bemerke, eine Verbindung dieser queren Wimperschnüre mit den vertragen Wimperrinnen stattfindet. „

Dohrn décrit comme Schneider la partie de ces sillons ciliaires qui est située en avant de l'orifice thyroïdien et les bandes ciliaires qui règnent à la voûte de la cavité branchiale; mais tandis que Schneider fait aboutir les sillons latéraux que Dohrn appelle sillons pseudobranchiaux à une gouttière unique et médiane qui se prolongerait jusqu'à l'entrée de l'estomac, Dohrn fait déboucher les deux sillons latéraux dans l'orifice de la glande thyroïde et il ne dit mot de l'extension de ces organes, confondus en un sillon unique, en arrière de cet orifice. Il est singulier que Dohrn ne signale pas ces divergences entre sa description et celle de Schneider, et qu'il nous laisse dans le doute sur l'existence ou la non-existence de la partie de l'appareil située en arrière de l'orifice. Cette partie existe-t-elle ou n'existe-t-elle pas? Nous en sommes réduits, après le travail de Dohrn, à nous poser cette question sans pouvoir la résoudre. Cependant il semble résulter d'un passage de son mémoire que, lui aussi, admet une prolongation des gouttières ciliaires latérales en arrière de l'orifice.

Nous trouvons en effet à la page 55 " Ich habe der Entwicklung dieser beiderseitigen Wimperrinnen besondere Theilnahme geschenkt, und kann mit grösster Bestimmtheit aussprechen, dass der, *vor* der Mündung gelegene Theil derselben der letzte Rest der vordersten, blinden Kiementasche ist, welche nicht zum Durchbruch gelangt. „ Le mot *vor* est imprimé en italique par l'auteur lui-même. Il semble que nous devons en conclure qu'une partie des " Wimperrinnen „ se trouve en arrière de l'orifice. S'il en est ainsi, il est regrettable que Dohrn ne nous ait pas appris ce qu'il faut croire de l'affirmation de A. Schneider, qui fait aboutir les sillons latéraux non pas à l'orifice thyroïdien mais au sillon unique et médian situé en arrière de cet orifice.

Schneider a-t-il bien où mal observé? Il est à regretter que Dohrn ne soit pas explicite sur ce point qu'il importerait d'élucider.

Si Schneider a bien observé, il est évident que les rapports anatomiques entre ce système de gouttières ciliaires et l'organe thyroïdien de l'Ammocète sont assez différents de ceux qu'affecte la gouttière péricoronale des Ascidiens avec l'endostyle.

Dohrn a constaté la présence, dans les jeunes larves de Pétromyzon, d'une paire de diverticules branchiaux en avant de ceux qui donnent naissance à la première paire des fentes branchiales de l'adulte. Ces diverticules (première paire) ne s'ouvrent jamais à l'extérieur. Huxley avait déjà vu qu'il existe en arrière du velum, de chaque côté du corps une dépression, et même il avait réussi quelquefois, en introduisant une soie dans une de ces dépressions, à la faire passer à l'extérieur. Il en avait conclu à l'existence, chez l'Ammocète, d'une paire d'organes rudimentaires homologues de l'évent des poissons Sélaciens.

Dohrn nie l'existence de ces orifices; mais tandis que Scott qui décrit lui aussi huit paires d'ébauches branchiales, soutient la disparition complète de la première paire de diverticules, qu'il considère comme homologues des événements des Sélaciens, Dohrn assure que ces diverticules donnent naissance aux sillons ciliés latéraux de l'Ammocète, qui siègent *en avant* de l'orifice thyroïdien et aboutissent à cet orifice :  
 “ Auf Sagittal, Frontal und Querschnitten lässt sich die Umwandlung dieser vordersten, der Spritzlochspalte der Selachier gleich zu setzenden Kiementasche in die hier beschriebene Wimperrinne mit vollkommener Sicherheit beobachten. „

Il y a lieu de faire remarquer qu'aucune figure démontrant cette transformation n'a été produite, qu'aucune des coupes, sur lesquelles l'auteur a fondé son opinion, n'est décrite et que l'on en est réduit, par conséquent à croire l'auteur sur parole relativement au rapprochement qu'il établit entre ces sillons latéraux de l'Ammocète et les ébauches pseudobranchiales de la jeune larve.

Quand donc Dohrn affirme d'une part l'homologie entre les gouttières ciliées latérales des Cyclostomes et l'évent des Sélaciens, d'autre part l'homologie entre ces formations qu'il appelle gouttières pseudo-branchiales et la gouttière péricoronale des Tuniciers, il est possible qu'il ait raison, mais il nous sera permis de dire que la preuve fait défaut.

Si les observations de Schneider sont exactes, il nous paraît évident que le système des sillons et des bandes ciliaires de l'Ammocète n'est nullement comparable au sillon péricoronal des Tuniciers. D'une part il s'agit d'une formation mi-médiane, mi-latérale, mi-ventrale, mi-dorsale, intéressant toute l'étendue du mésenteron branchial, et n'affectant que des rapports éloignés avec l'orifice du corps thyroïde; d'autre part, d'un organe exclusivement latéral, s'ouvrant dans la gouttière hypobranchiale, et siégeant exclusivement à la limite antérieure de la cavité respiratoire. Le repli médio-dorsal de la muqueuse branchiale, sur les faces latérales duquel s'étendent des bandes ciliaires, se continuant en avant avec les sillons pseudo-branchiaux chez l'Ammocète, ne peut être comparé, à notre avis, aux dépendances médio-dorsales de la muqueuse branchiale des Tuniciers. Chez les formes les plus primitives des Ascidiens, chez *Clavelina*, *Ciona*, *Rhopalœa*, *Ecteinascidia*, *Corella* et d'autres, au lieu d'un repli continu de la muqueuse, tel qu'on le trouve chez les Ascidies simples les plus spécialisées, on ne trouve qu'une série de languettes, indépendantes les unes des autres; cette formation n'est en rien comparable au repli médian, que Schneider a le premier décrit chez l'Ammocète. Il est facile de démontrer que le repli médio-dorsal du sac branchial des Ascidies les plus spécialisées est une formation secondaire procédant de ces languettes primitivement indépendantes les unes des autres.

Nous doutons fortement, quant à nous, de l'homologie supposée entre les diverticules branchiaux de la première paire chez l'Ammocète, les événements des Sélaciens et les pseudo-branchies des Ganoïdes et des Téléostéens. Il est possible

pendant que l'avenir démontrera tout le bien fondé de cette opinion. Loin de nous aussi l'intention de révoquer en doute l'affirmation de Dohrn, quant à l'existence de sillons dits pseudo-branchiaux chez l'Ammocète. Nous nous bornons à dire : Dohrn n'a pas plus démontré que le sillon péricoronal des Tuniciers et des Lamproies est homologue des événements et de la pseudo-branchie des poissons, qu'il n'a établi que les organes thyroïdes et hypobranchiaux dérivent d'une paire de fentes branchiales, dont l'existence elle-même n'est que supposée.

Et comme toute la prétendue démonstration de l'hypothèse, en vertu de laquelle les Tuniciers seraient des poissons dégénérés, repose exclusivement jusqu'ici sur ces deux données, nous concluons en disant qu'à notre avis, aujourd'hui comme avant la publication de la VIII<sup>e</sup> étude, l'opinion de Dohrn doit être considérée comme une hypothèse purement gratuite.

*De la place qui revient aux Tuniciers dans la classification du règne animal.*

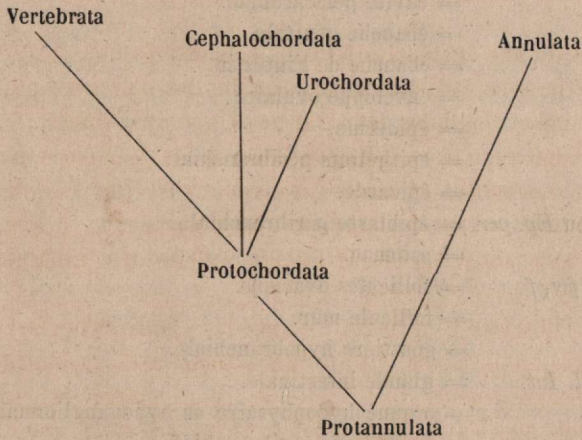
Au point de vue systématique trois conclusions nous paraissent ressortir avec évidence de l'ensemble des données anatomiques et embryologiques que l'on possède actuellement :

1<sup>o</sup> Les Tuniciers, les Céphalochordes et les Vertébrés présentent un ensemble de caractères communs, qui justifient pleinement leur réunion dans un embranchement unique, auquel le nom de Chordés (*Chordata*) peut-être utilement appliqué.

2<sup>o</sup> Les Tuniciers sont issus, comme les Céphalochordes et les Vertébrés, d'animaux enterocéliens segmentés, présentant une organisation comparable à celle des Vers annelés les plus primitifs, tels que les Archiannelides. Il est probable que des organismes assez semblables aux Protodriles actuels, mais pourvus d'une corde dorsale et présentant dans la partie antérieure de leur tube digestif des diverticules latéraux

pairs servant à la respiration, diverticules dont on peut se faire une idée si l'on se rappelle les formations semblables, que Eisig a signalées chez de vrais Annélides, ont été la souche commune de tous les Chordés. Chez ces organismes hypothétiques, auxquels nous donnons le nom de Protochordes (*Protochordata*) la partie postérieure du tronc s'est adaptée plus spécialement à la fonction de locomotion : en même temps la partie caudale du tube digestif ancestral a subi une atrophie progressive et les fonctions végétatives se sont localisées dans la partie antérieure du tronc. Cette transformation d'une partie du corps segmenté des ancêtres vermiformes a atteint tout le tronc sauf l'extrémité céphalique et le premier segment du corps chez les formes, dont sont issus les Urochordes. Elle n'a intéressé qu'une portion beaucoup moins considérable du tronc chez les Céphalochordes et les Vertébrés.

3° Les affinités entre les Urochordes et les Céphalochordes sont manifestement plus étroites qu'entre l'un ou l'autre de ces groupes et les Vertébrés. Nous pouvons formuler graphiquement ces conclusions sous la forme ci-dessous.



## EXPLICATION DES PLANCHES.

## ABRÉVIATIONS.

<i>C.</i>	= cavité de l'ovaire.
<i>C. br.</i> ou <i>C. B.</i>	= cavité branchiale.
<i>C. card.</i>	= cavité cardiaque.
<i>C. conj.</i>	= cellule conjonctive.
<i>Cd.</i>	= canal déférent.
<i>C. ep.</i>	= cul-de-sac épïcardique.
<i>Ch.</i>	= chorde dorsale.
<i>Cl. st.</i>	= cloison stoloniale.
<i>C. perb.</i>	= cavité péribranchiale.
<i>C. pér.</i>	= cavité péricardique.
<i>E. G.</i>	= ébauche génitale.
<i>E. Int.</i>	= ébauche de l'intestin.
<i>e. o.</i>	= enveloppe ovulaire.
<i>Ep.</i>	= épiderme.
<i>Epb.</i>	= épithélium péribranchial.
<i>Epc.</i>	= épïcarde.
<i>Ep. perb.</i> , ou <i>Ep. per.</i>	= épiblaste péribranchial.
<i>E.</i> ou <i>Est.</i>	= estomac.
<i>f<sup>i</sup></i> , <i>f<sup>ii</sup></i> , <i>f<sup>iii</sup></i> , <i>f<sup>iv</sup></i> , <i>f<sup>v</sup></i> .	= follicules ovariens.
<i>f<sup>m</sup></i> .	= follicule mûr.
<i>G. H.</i>	= gouttière hypobranchiale.
<i>G. I.</i> ou <i>Gl. Int.</i>	= glande intestinale.
<i>Hyp.</i>	= organe hypophysaire ou hypoganglionnaire.
<i>Hyp. per.</i>	= hypoblaste péribranchial.
<i>I.</i> ou <i>Int.</i>	= intestin.
<i>M.</i>	= plaque musculaire latérale.
<i>Mesch.</i>	= mésenchyme.

<i>Mesd.</i>	= mésoderme.
<i>O.</i>	= ovaire.
<i>Æs.</i> ou <i>Æ.</i>	= œsophage.
<i>Or. epc.</i>	= orifice épocardique.
<i>OT.</i>	= ovotestis.
<i>Ov.</i>	= oviducte.
<i>pc.</i>	= procarde.
<i>pc. dr.</i>	= organe procardique droit.
<i>p. car.</i>	= paroi du cœur.
<i>p'.</i>	= pédicule d'un follicule ovarien.
<i>S. ép.</i>	= sac épocardique.
<i>S. N.</i>	= système nerveux central.
<i>S. pe.</i>	= sac péricardique.
<i>T.</i>	= testicule.
<i>T. ep.</i>	= tube épocardique.

PLANCHE VII. — *Clavelina Rissoana.*

Les figures 1*a*, 1*b*, 1*c*, 1*d* et 1*e* représentent une série d'images fournies par une même *Gastrula* un peu plus avancée dans son développement que celle représentée par nous, dans ces mêmes Archives, t. V, planche VIII, figure 11, 11*a*, 11*b*, 11*c* et 11*d*. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Fig. 1*a*. L'embryon vu de dos; ectoderme de la face dorsale de la larve; blastopore encore largement ouvert et entouré de la plaque médullaire.

Fig. 1*b*. Coupe optique horizontale plus profonde, montrant l'ébauche commune de la corde dorsale et du mésoblaste.

Fig. 1*c*. Coupe optique sagittale et à peu près médiane.

Fig. 1*d*. Coupe optique transversale en avant du blastopore.

Fig. 1*e*. Coupe optique transversale au niveau du blastopore.

Les numéros des figures 1*a*, 1*b* et 1*c*, se rapportent aux mêmes cellules dans les trois images.

Les figures 2*a*, 2*b* et 2*c* représentent une seule et même larve examinée dans différentes positions, et un peu plus avancée dans

son développement que la précédente. Blastopore presque nul. Même grossissement.

Fig. 2a. La larve vue de dos à la surface.

Fig. 2b. Coupe optique horizontale sur un plan plus profond, de façon à montrer la plaque notochordale et l'ébauche du mésoblaste.

Fig. 2c. Coupe optique sagittale et à peu près médiane.

Fig. 2d représente une coupe réelle d'une autre larve du même âge. Cette coupe parfaitement transversale passe en avant du blastopore. Ch. cl. obj. B. Zeiss.

Fig. 3a. Coupe optique sagittale et médiane d'une larve, dont la gouttière médullaire est déjà fermée en arrière et transformée en un canal. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Fig. 3h. Une autre larve du même âge, vue par transparence du côté du dos. A la surface nous avons indiqué par une ligne foncée les limites du système nerveux central (canal et gouttière médullaires). Plus profondément on voit en coupe optique horizontale la notochorde et l'ébauche du mésoblaste. Enfin plus profondément encore, un trait plus mince indique la limite interne de la cavité digestive. Même grossissement.

#### PLANCHE VIII. — *Clavelina Rissoana*.

Les figures 3b, 3c, 3d, 3e, 3f et 3g représentent des coupes réelles transversales et un peu obliques pratiquées à travers une seule et même larve du même âge que celle représentée planche VII, figure 3h et figure 3a. Cette larve a été débitée en 23 coupes : 3b est la 8<sup>e</sup> de la série, 3c la 11<sup>e</sup>, 3d la 13<sup>e</sup>, 3e la 15<sup>e</sup>, 3f la 16<sup>e</sup> et 3g la 18<sup>e</sup>. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Les figures 4a et 4b représentent une même larve, un peu plus avancée dans son développement. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Fig. 4a. Larve vue de profil. Le dessin représente la coupe sagittale optique de la larve; le mésoblaste est projeté sur cette coupe.

Fig. 4b. La même, vue de dos. Le contour du système nerveux est indiqué. Il se projette en avant sur le tube digestif, en

arrière sur la notochorde, dont les cellules sont dessinées. Sur les côtés se voit le mésoderme, formé en avant de petites cellules polyédriques, en arrière de grandes cellules.

Les figures 4c, 4d, 4e, 4f et 4g représentent des coupes réelles transversales d'une larve du même âge. Ces coupes sont légèrement obliques. 4c représente la 13<sup>e</sup> coupe, 4d la 14<sup>e</sup>, 4e la 15<sup>e</sup>, 4f la 16<sup>e</sup> et 4g la 18<sup>e</sup> de la série. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Fig. 4e. *Hyp* = cellules hypoblastiques.

La figure 5a représente une larve un peu plus avancée que la précédente et vue de profil en coupe optique sagittale; le mésoblaste est projeté comme dans la fig. 4a. Ch. cl. obj. 5 Hartn.

Fig. 5b. La même larve vue de dos. La partie terminale de la queue, recourbée en bas n'a pu être représentée. Même grossissement.

Les figures 5c, 5d, 5e, 5f et 5g représentent des coupes transversales successives d'une larve un peu plus âgée que celle figurée en 5a et 5b. La figure 5c représente la 3<sup>e</sup> coupe, 5d la 8<sup>e</sup>, 5e la 11<sup>e</sup>, 5f la 12<sup>e</sup> et 5g la 15<sup>e</sup> de la série. Dans la figure 5e, la queue de la larve est coupée transversalement tout près de son extrémité. Ch. cl. Même grossissement.

PLANCHE IX. — *Clavelina Rissoana*.

Fig. 1. Coupe optique transversale, pratiquée au niveau des ébauches cloacales chez une larve très jeune, chez laquelle les organes de sens pigmentés n'ont pas encore apparu dans la vésicule cérébrale.

Les figures 2a, 2b, 2c et 2d, représentent une série de coupes transversales réelles d'une larve un peu plus âgée que la précédente. Chez cette larve les vésicules dites cloacales sont constituées, mais ne communiquent pas encore avec la cavité branchiale : la fente branchiale n'est pas encore ouverte. Les deux organes de sens pigmentés ont déjà apparu dans la vésicule cérébrale. Le diverticule

hypophysaire a déjà pris naissance, fig. 2a *Hyp.* Ces figures montrent la double ébauche du cœur (cylindres procardiques).

Les figures 3a, 3b, 3c, 3d et 3e représentent des coupes transversales réelles pratiquées à travers une même larve, plus avancée dans son développement : les vésicules dites cloacales communiquent déjà par deux orifices distincts avec la cavité branchiale. Ch. cl. obj. 5. Hartn.

Les figures 4a, 4b, 4c, 4d et 4e représentent cinq coupes transversales d'une larve pourvue de quatre orifices stigmatiques. Même grossissement.

PLANCHE X.

Les figures 1a, 1b, 1c, 1d, 1e, 1f et 1g représentent des coupes transversales pratiquées à travers une larve de *Clavelina Rissoana*, en voie de transformation.

La figure 1a est la 1<sup>re</sup>, 1b la 3<sup>e</sup>, 1c la 4<sup>e</sup>, 1d la 6<sup>e</sup>, 1e la 9<sup>e</sup>, 1f la 27<sup>e</sup> et 1g la 32<sup>e</sup> de la série figurée.

Fig. 2. *Clavelina Rissoana*. Portion de la paroi du cœur, (feuillet viscéral du péricarde) étalée et examinée par transparence. Ch. cl. 1/10 Imm. homogène Hartnack. La striation transversale n'est figurée que sur un seul élément.

Fig. 3a. *Clavelina Rissoana*. Idem. Même gross<sup>t</sup>. La striation transversale est peu marquée; la striation longitudinale est au contraire plus nettement accusée.

Fig. 3b. *Clavelina Rissoana*. Coupe transversale de la paroi du cœur. Ch. cl. obj. 8 de Hartn.

Fig. 4A. *Corella parallelogramma*. Portion de la paroi du cœur étalée et examinée par transparence. Ch. cl. 1/10 Imm. hom. de Hartn.

Fig. 4B. *Corella parallelogramma*. La même, en coupe transversale.

Fig. 5a. *Salpa pinnata*. Portion de la paroi du cœur vue par transparence. Ch. cl. obj. 8 de Hartn.

Fig. 5b. *Salpa pinnata*. Coupe longitudinale de la même. Même grossissement.

Fig. 6a. *Salpa pinnata*. Portion du péricarde examinée par transparence. Même gross<sup>t</sup>.

Fig. 6b. *Salpa pinnata*. Le même en coupe optique. Même gross<sup>t</sup>.

PLANCHE XI. — *Clavelina Rissoana*.

Les figures 1 à 12 représentent des coupes transversales pratiquées à travers un jeune bourgeon. La fig. 1 est la 9<sup>e</sup> de la série, la fig. 2 la 12<sup>e</sup>, la fig. 3 la 14<sup>e</sup>, la fig. 4 la 15<sup>e</sup>, la fig. 5 la 22<sup>e</sup>, la fig. 6 la 24<sup>e</sup>, la fig. 7 la 26<sup>e</sup>, la fig. 8 la 31<sup>e</sup>, la fig. 9 la 34<sup>e</sup>, la fig. 10 la 36<sup>e</sup>, la fig. 11 la 39<sup>e</sup> et la fig. 12 la 43<sup>e</sup>.

PLANCHE XII. — *Perophora Listeri*.

Les figures 1 à 8 représentent différents stades successifs du développement des organes génitaux chez le bourgeon de *Perophora Listeri*, l'animal étant examiné par transparence.

PLANCHE XIII. — *Phallusia scabroïdes*.

Les figures 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10 et 11 représentent différents stades du développement des organes génitaux chez la *Phallusia scabroïdes*. La figure 9 montre l'ébauche mésodermique commune de ces organes et le cordon génital; elle laisse voir en outre l'ébauche de la glande intestinale et plusieurs vésicules rénales en voie de développement. L'animal est examiné par transparence. La fig. 8 représente une vésicule rénale d'un individu plus développé.

PLANCHE XIV. — *Phallusia scabroïdes*.

- Fig. 1. Vue d'ensemble d'un jeune individu montrant dans l'anse intestinale l'ébauche des glandes génitales et le cordon génital jusqu'au cloaque.
- Fig. 2. Coupe transversale réelle pratiquée à travers un individu jeune et montrant la position de l'ébauche génitale par rapport aux autres organes et à l'épiderme.

Fig. 3, 4, 5, 6 et 7. Stades ultérieurs du développement des organes génitaux, examinés par transparence, l'animal étant placé dans la position représentée fig. 1. Mode de formation des lobules testiculaires et ovariens.

PLANCHE XV. — *Clavelina Rissoana*.

Les figures 1 à 7 représentent une série de coupes transversales pratiquées à travers un bourgeon un peu plus âgé que celui représenté planche XI. La fig. 1 étant la 1<sup>re</sup> de la série figurée, la fig. 2 est la 5<sup>e</sup>, la fig. 3 la 7<sup>e</sup>, la fig. 4 la 11<sup>e</sup>, la fig. 5 la 13<sup>e</sup>, la fig. 6 la 17<sup>e</sup> et la fig. 7 la 20<sup>e</sup>. Ch. cl. obj. B. de Zeiss.

Fig. 8, 9 et 10. Fragments de coupes transversales à travers le même bourgeon, et montrant l'ébauche sexuelle dans ses rapports avec le système nerveux central. La fig. 8 représente l'ébauche sexuelle près de son extrémité antérieure; la fig. 9 vers son milieu et la fig. 10 montre le fond de la vésicule. Ch. cl. obj. D. de Zeiss.

Fig. 11, 12 et 13. Coupes transversales de l'ébauche sexuelle d'un bourgeon un peu plus avancé, dans ses rapports avec le système nerveux central. Ch. cl. de Zeiss.

Fig. 14. Coupe transversale de l'organe génital femelle d'un individu adulte, montrant des œufs à tous les états de développement. Ch. cl. obj. D. de Zeiss.

Fig. 14bis. Portion plus fortement grossie d'une coupe semblable.

Fig. 15, *a*, *b*, *c*, *d*, coupes transversales de faisceaux musculaires; la fig. *d* est la coupe d'un faisceau provenant d'un bourgeon plus âgé que ceux qui ont fourni les coupes *a*, *b*, *c*. Ch. cl. 1/12. Imm. de Zeiss.

Fig. 16. Idem. Même grossissement.

Fig. 17. Coupe transversale pratiquée à travers l'une des saillies en forme de bouton, auxquelles aboutissent les muscles longitudinaux. On voit en *m*, les coupes transversales de quelques faisceaux musculaires longitudinaux, sectionnés tout près de leur extrémité postérieure.

*m'*, l'un de ces faisceaux coupé en un point de son étendue plus éloigné de son extrémité postérieure. Même grossissement.

PLANCHE XVI. — *Clavelina Rissoana*. *Perophora Listeri*.

Les figures 1*a*, 1*b*, 1*c* et 1*d* représentent quatre des coupes transversales pratiquées à travers une larve jeune de Claveline. Cette larve ne présentait pas encore dans sa vésicule cérébrale de trace de pigment sensoriel. Ces coupes montrent les rapports qu'affectent entre elles les différentes parties du tube digestif. Ch. cl. 4 Hartn. tube tiré; grossissement 196.

Fig. 1*a* coupe au niveau des ébauches cloacales et intéressant l'estomac et le cœcum intestinal.

Fig. 1*b* coupe plus postérieure intéressant l'estomac.

Fig. 1*c* coupe plus postérieure intéressant le fond du cul du tube digestif.

Fig. 1*d* coupe plus postérieure encore montrant le fond du cul-de-sac du tube digestif et le cordon subchordal.

Les figures 2*a*, 2*b*, 2*c*, 2*d* et 2*e*, font partie d'une série de coupes transversales pratiquées à travers une larve plus âgée de Claveline. La fig. 2*a* représente la 22<sup>e</sup> coupe de cette larve, la fig. 2*b* la 27<sup>e</sup>, la fig. 2*c* la 30<sup>e</sup>, la fig. 2*d* la 33<sup>e</sup> et la fig. 2*e* la 36<sup>e</sup>. Cette série de coupes montre les rapports qu'affecte le cœcum intestinal avec l'estomac. Même grossissement.

Les figures 3*a*, 3*b*, 3*c*, 3*d* et 3*e* représentent quelques coupes transversales d'un jeune bourgeon de Claveline. Ch. cl. obj. B. de Zeiss. Ces coupes montrent les rapports qu'affectent entre eux, à ce stade, le sac péricardique et le tube épïcardique.

Fig. 4. Vue d'ensemble du tube digestif, des glandes génitales et de la glande intestinale chez un bourgeon de Pérophore adulte. Grossissement 80.

Fig. 5*a* et 5*b*. Coupes transversales pratiquées au niveau de l'ébauche des organes sexuels chez un bourgeon de Pérophore. Ch. cl. D. Zeiss.

Fig. 6a et 6b. Coupes transversales pratiquées à travers l'ébauche génitale d'un bourgeon de Pérophore un peu plus avancé dans son développement. Ch. cl. F. Zeiss.

Fig. 7. L'oviducte et le canal déférent de *Perophora Listeri*, examinés par transparence sur le vivant. Ch. cl. 1/18 Imm. de Zeiss. L'on voit sur une partie de l'étendue de l'oviducte des fibrilles transversales, qui siègent dans la partie profonde de l'épithélium plat. L'épithélium cubique du canal déférent est cilié et l'on remarque dans la lumière de ce canal quelques corpuscules réfringents. Enfin à la surface l'on distinguait une cellule conjonctive ramifiée, que nous avons figurée.

---

Le présent mémoire était terminé et en partie déjà composé quand ont paru les IX<sup>e</sup> et X<sup>e</sup> études de Dohrn. " *Zur Urgeschichte des Wirberthierkörpers* „ intitulées respectivement : " *Die Bedeutung der unpaaren Flosse für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des Amphioxus, und die Reste der Beckenflosse bei Petromyzon* „ et " *Zur Phylognese des Wirbelthierauges.* „

Dans sa IX<sup>e</sup> étude Dohrn complète les données qu'il a fournies antérieurement en ce qui concerne la portion respiratoire du tube digestif de l'Ammocète. Quelqu'intéressantes que soient les observations complémentaires que relate cette étude et à supposer même que l'on soit justifié à admettre les rapprochements que Dohrn établit entre les bandes ciliées de l'Ammocète et les formations analogues dont il affirme l'existence chez les Ascidiens, il faut bien reconnaître que la IX<sup>e</sup> étude n'apporte aucun argument nouveau, ni en faveur de l'hypothèse d'après laquelle les gouttières, dites pseudobranchiales des Ammocètes seraient homologues des événements des Sélaciens, ni à l'appui de l'idée émise par Dohrn, quant à l'origine de la gouttière hypobranchiale des Tuniciers.

Nous ne trouvons dans les dernières publications de Dohrn ni observation, ni considération qui nous engage à modifier en

quoi que ce soit les opinions que nous avons développées dans le présent mémoire. Si réellement les gouttières et les bandes ciliées de la cavité branchiale de l'Ammocète ont la signification que Dohrn leur attribue la parenté entre les Cyclostomes et les Tuniciers sera une fois de plus démontrée. Mais en quoi en résulterait-il que les Tuniciers dérivent des poissons ?

Il en serait tout autrement si de nouveaux arguments étaient produits pour établir que le corps thyroïde est le reste d'une paire de fentes branchiales ou que les gouttières dites pseudobranchiales des Cyclostomes sont homologues aux événements des Sélaciens. Dans sa VIII<sup>e</sup> étude Dohrn a montré que les gouttières dites pseudobranchiales de l'Ammocète débouchent dans l'entrée du corps thyroïde. Mais il ne dit rien de la gouttière ciliée médio-ventrale, qui continue en arrière l'orifice thyroïdien, gouttière dont A. Schneider a le premier signalé l'existence. Nous avons mentionné plus haut cette omission. Dans sa IX<sup>e</sup> étude Dohrn comble cette lacune et la description qu'il fournit est absolument conforme à celle qu'avait donnée A. Schneider.

Seule la manière de voir de Dohrn relativement à l'origine des gouttières dites pseudobranchiales et du corps thyroïde, diffère de l'opinion soutenue par ses prédécesseurs. Nous avons fait plus haut toutes nos réserves relativement aux conclusions que Dohrn a cru pouvoir tirer de ses recherches sur le développement de ces organes. Nous avons dit, qu'il ne nous paraît nullement démontré, si l'on s'en rapporte aux figures et à la description de Dohrn : 1<sup>o</sup> que les gouttières pseudobranchiales dérivent en réalité des deux petits culs de sacs endodermiques, qui apparaissent, l'un à droite et l'autre à gauche de la ligne médiane, immédiatement en avant des diverticules endodermiques qui interviennent dans la formation de la 1<sup>re</sup> fente branchiale définitive de l'Ammocète; ces culs de sacs Scott les avait déjà considérés comme homologues aux événements des Sélaciens; 2<sup>o</sup> que la gouttière thyroïdienne primitive est le reste d'une paire de fentes branchiales ayant existé entre l'arc hyomandibulaire et l'arc hyoïdien. Nous ne croyons pas

avoir à revenir sur les critiques que nous avons formulées plus haut à cet égard.

Depuis l'époque où le texte de notre mémoire a été envoyé à l'impression, nous avons fait une série de recherches sur le corps thyroïde, les gouttières dites pseudobranchiales et la gouttière médio-ventrale postérieure du sac branchial de l'Ammocète. Nos observations confirment entièrement la description qu'en ont donnée A. Schneider et Dohrn, et les images que nous avons obtenues sont identiques à celles qu'ont figurées ces deux auteurs. (Pl. V et VI du mémoire de Schneider et pl. VI de la VIII<sup>e</sup> étude de Dohrn.)

Plus récemment, l'un de nous, Ch. Julin a entrepris des recherches comparatives sur l'innervation de l'appareil branchial des Sélaciens et des Cyclostomes, afin de vérifier si le mode d'innervation des différentes fentes branchiales est conforme à ce qu'il devrait être, si l'hypothèse émise par Dohrn relativement à la valeur morphologique des gouttières dites pseudobranchiales et du corps thyroïde était exacte.

Ces recherches feront l'objet d'un mémoire qui paraîtra incessamment; voici les conclusions qui ressortent de ces recherches.

1<sup>o</sup> Le nerf facial se comporte chez l'Ammocète, vis-à-vis de la première fente branchiale définitive, absolument comme le facial des Sélaciens vis-à-vis de l'évent (*Scyllium catulus* et *Spinax acanthias*). De même que chez les Sélaciens le nerf facial, comme l'ont décrit Gegenbaur (*Hexanchus*) et Balfour (*Pristiurus*), se divise en deux branches dont l'une, la plus volumineuse passe en arrière de l'évent, l'autre, beaucoup moins considérable, en avant de cette fente, de même chez l'Ammocète le nerf facial fournit à la première fente branchiale deux branches : la postérieure plus importante se distribue en arrière de la fente, l'antérieure plus petite fournit en avant de cet organe. Il en résulte avec évidence que la première fente branchiale des Cyclostomes est homologue de l'évent des Sélaciens.

2<sup>o</sup> Chez l'Ammocète, le nerf glossopharyngien se comporte

vis-à-vis de la seconde fente branchiale définitive de la même manière que le glossopharyngien des Sélaciens vis-à-vis de la première fente branchiale proprement dite de ces animaux.

3° Les nerfs branchiaux proprement dits se comportent chez l'Ammocète absolument de la même manière que chez les Sélaciens, conformément à la description qu'en a faite Gegenbaur chez *Hexanchus*.

4° Enfin, le corps thyroïde, chez un embryon de *Spinax acanthias*, au moment de la naissance, reçoit plusieurs paires de nerfs disposés métamériquement. La première paire de ces nerfs thyroïdiens est fournie par les deux nerfs glossopharyngiens; la seconde paire, par les deux premiers nerfs branchiaux proprement dits. Nous ne pouvons encore affirmer d'une façon positive quel est le nombre de paires de nerfs thyroïdiens que reçoit le corps thyroïde; mais il y en a, à coup sûr, plus de deux, trois au moins.

On le voit, ce mode d'innervation du corps thyroïde du *Spinax acanthias* est en désaccord complet avec la manière de voir soutenue par Dohrn relativement à la signification morphologique du corps thyroïde. Si l'on tient compte de l'innervation, il est clair, que le corps thyroïde ne représente nullement une paire de fentes branchiales transformées, mais qu'il dépend, comme le montre le développement chez l'Ammocète, de plusieurs segments du corps. Si l'hypothèse de Dohrn était exacte, le corps thyroïde devrait être innervé par une paire unique de nerfs, qui prendraient naissance et chemineraient entre le facial et le glossopharyngien.

Concluons.

L'étude de l'innervation de l'appareil branchial et du corps thyroïde de l'Ammocète, des Cyclostomes et des Sélaciens, démontre à l'évidence 1° que la première fente branchiale définitive de l'Ammocète est homologue à l'évent des Sélaciens et que, par conséquent, il ne peut être question, ainsi que le soutient Dohrn, d'une homologie quelconque entre l'évent des Sélaciens et la gouttière dite pseudobranchiale de l'Ammocète; 2° que le corps thyroïde des Sélaciens ne peut être considéré comme une paire de fentes branchiales transformées.

## LITTÉRATURE.

- (1) PANDER. *Hist. metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit.* (Wirceburgi, 1817.) — *Beitr. z. Entwicklungsgesch. des Hühnchens im Eie.* (Würzburg, 1817.)
- (2) K. E. VON BAER. *Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion.* 1828-1837.
- (3) A. AGASSIZ. *Embryology of the Starfish. Contrib. to the natural History of the United States.* Bd. V.
- (4) R. LEUCKART. *Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere.* (Ein Beitrag zur Charakteristik und Classification der thierischen Formen. Braunschweig, 1848.
- (5) METSCHNIKOW. *Studien über die Entw. der Medusen und Siphonophoren.* (Z. f. w. Z. Bd. XXIV, p. 15-83. 1874.)
- (6) METSCHNIKOW. *Studien über die Entw. der Echinodermen und Nemeriten.* (Mém. Acad. St-Petersb. VII<sup>e</sup> Sér. T. XIV. 1869. n<sup>o</sup> 8.
- (7) KOWALEWSKY. *Entw. der Sagitta.* (Mém. Acad. St-Petersb. VII<sup>e</sup> Sér. T. XVI, n<sup>o</sup> 12, 1871.)
- (8) KOWALEWSKY. *Entw. der Brachiopoden.* *Nachr. der Kais. Gesells. der Freunde der Natur. der Anthrop. u. Ethn.* (Bd. XIV. Moscou, 1873, Russie.)
- (9) BÜTSCHLI. *Zur Entw. der Sagitta.* (Z. f. w. Z. Bd. XXIII, p. 409-415, 1875.)
- (10) HUXLEY. *On the classification of the animal Kingdom.* (Quart. J. of microsc. Sc. vol. XV, p. 52-56, 1875.)
- (11) E. RAY LANKESTER. *On the invaginate planula or diploblastic phase of Paludina vivipara.*
- (12) F. E. SCHULZE. *Ueber der Bau von Syncoryne Sarsii, Lovèn, und der zugehörigene Meduse Sarsia tubulosa, Lesson.* (Leipzig, 1875.)
- (13) F. M. BALFOUR. *Early Stages in the development of Vertebrates.* (Quart. J. of micr. Sc. vol. XV, p. 207-226, 1875.)
- (14) IDEM. *A monograph of the development of Elasmobranch Fishes.* (London, 1878.)
- (15) A. KOWALEWSKY. *Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus.* (Arch. f. micr. Anat. Bd. XIII, 1877.)
- (16) B. HATSCHKE. *Untersuchungen über die Entwick. des Amphioxus.*
- (17) HUXLEY. *The anatomy of invertebrated animals,* 1877.
- (18) E. RAY LANKESTER. *Notes on the Embryology and Classification of the animal Kingdom.* (Quart. J. of micr. Sc. Vol. XVII, r. 399-454, 1877.)
- (19) F. M. BALFOUR. *On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo.* (Quarterly journ. of micr. Sc. 1880.)
- (20) O. HERTWIG et R. HERTWIG. *Die Cœlomtheorie.* (Jena, 1881.)
- (21) CLAUDIUS. *Die Typenlehre und Haeckel's sogenannte Gastrœatheorie.* (Wien, 1874.)

(22) A. KOWALEWSKY. *Sur le Bourgeonnement du Perophora Listeri* Wieg. (Traduit du russe par Giard.)

(23) A. DOHRN. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mith. aus der Zool. Stat. zu Neapel.*

(24) A. KOWALEWSKY. *Weitere Studien über die Entw. der einfachen Ascidiën.* (Arch. f. micr. Anat. VII<sup>e</sup> vol. 1871.)

(25) KUPFFER. *Stammverwandschaft zwischen d. Asc. und Wirbelth.* (Arch. f. micr. Anat. vol. V, 1869.)

IDEM. *Die Stammverw. zwischen Ascid. und Wirbelth.* (Arch. f. micr. Anat. vol. VI, 1870.)

IDEM. *Zur Entwick. der einfachen Ascid.* (Arch. f. micr. Anat. Bd. VIII, 1872.)

(26) EDOUARD VAN BENEDEN. *Existe-t-il un Cœlome chez les Ascidiës?* (Zool. Anz. n<sup>o</sup> 88.)

(27) EDOUARD VAN BENEDEN et CH. JULIN. *La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve.* (Archives de Biologie, vol. V.)

(28) IDEM. *Le système nerveux central des Ascidiës adultes et ses rapports avec celui des larves Urodètes.* (Archives de Biologie, vol. V.)

(29) IDEM. *Le développement postembryonnaire d'une Phallusie (Phallusia scabroïdes n. s.)* (Archives de Biologie, vol. V.)

(30) O. SEELIGER. *Die Entwick. der socialen Ascidiën.* (Jen. Zeits. Bd. XVIII.)

(31) P. LANGERHANS. *Zur Anatomie der Appendicularien.* (Monatsb. der Berliner Akad. 1877.)

(32) E. RAY LANKESTER. *The Vertebraion of the tail of Appendiculariæ.* (Quart. J. of micr. Sc. II<sup>e</sup> Sér. vol. XXII, 1882.)

(33) KUPFFER. *Zur Entwick. der einfachen Ascidiën.* (Arch. f. micr. Anat. Bd. VIII, 1872.)

(34) E. METSCHNIKOW. *Embryonal Entwickel. der einfachen Ascidiën.* Bull. Acad. imp. St-Petersb. T. XIII, 1869.)

(35) L. ROULE. *Recherches sur les Ascidiës simples des côtes de Provence.* (Annales du Musée d'hist. nat. de Marseille. T. II, 1884.)

(36) O. SEELIGER. *Eibildung und Knospung von Clavelina lepadiformis aus dem LXXXV. Bd. der Sitz. der K. K. Akad. der Wiss.* 1882.

(37) DELLA VALLE. *Nuove contribuzioni alla storia natur. della Ascidië composta del Golfo di Napoli.* (Reale Accad. dei Lincei, 1880-1881.)

(38) GIARD. *Recherches sur les Ascidiës composées ou Synascidiës,* 1872.

(39) H. FOL. *Sur la formation des œufs chez les Ascidiës.* (Journal de micrographie, Nov. 1877.)

IDEM. *Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidiës et chez d'autres animaux.* (Comptes-Rendus, Mai 1885.)

IDEM. *Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers.* (Recueil Zool. Suisse. T. I, n<sup>o</sup> 1, 1885.)

(40) SABATIER. *Recherches sur l'œuf des Ascidiën.* (Revue des Sc. nat. de Montpellier. 3<sup>me</sup> Sér. T. II, n<sup>o</sup> 3, 1885.)

IDEM. *Sur les cellules du follicule de l'œuf et sur la nature de la sexualité.* (Comptes-Rendus, Juin 1885.)

SABATIER. *Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers.* (Rec. Zool. Suisse. T. I.)

(41) ROULE. *La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadés.* (Comptes-Rendus, Avril 1885.)

IDEM. *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence.* (Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille. T. II, 1884.)

(42) FOL. *Sur la formation des œufs chez les Ascidies.* (Journal de micrographie. Nov. 1877.)

(43) SEMPER. *Ueber die Entstehung d. cellulose Epidermis der Ascidien.* (Verh. d. phys. med. Gesellschaft zu Würzburg. Bd. VIII, 1875.)

(44) O. HERTWIG. *Unters. über den Bau und die Entw. du Cellulosemantels d. Ascidien.* Jen. Zeits. Bd. VII, p. 46, 1872.)

(45) A. KOWALEWSKY. *Ueber die Entw. d. Pyrosoma.* (Archiv. f. micr. Anat. Bd. XI, 1875.)

(46) GANIN. *Neue Thatsachen aus der Entw. der Ascidien.* (Z. f. w. Z. Bd. XX.)

(47) USSOW. *Zool. embryol. Unters.* (Archiv. f. Naturg. Jahrg. XLI.)

IDEM. *Contrib. à la connaissance de l'organisation des Tuniciers.* (Mém. Soc. Imp. des Sc. nat. de Moscou (en Russe). Vol. XVIII, fasc. II.)

(48) A. GIARD. *Sur l'embryogénie du genre Lithonephria.* (Comptes-Rendus, 1881.)

(49) KUPFFER. *Die Stammesverw. zw. d. Ascid. und d. Wirbelth.* (Archiv. für micr. Anat. Bd. VI.)

(50) KUPFFER. *Zur Entwick. d. einf. Ascidien.* (Archiv. f. micr. Anat. Bd. VII.)

(51) METSCHNIKOW. *Zur Entw. d. einfachen Ascidien.* (Z. f. w. Z. Bd. XIII.)

(52) PLAYFAIR MAC MURRICH. *Origin of Test Cells in Ascidians.* (John Hopkin's Univ. Biolog. Lab. vol. II, n° 2.)

(53) MERTENS. *Beschreib. d. Oikopleura.* (Oken. Isis.)

(54) HUXLEY. *On the Anatomy of Appendicularia and Doliolum.* (Phil. Transact. 1851. p. 395 et Roy. Soc. Proc. vol. VI, p. 41, 1851.)

(55) LEUCKART. *Zoologische Untersuchungen.* (II, p. 1, 1854.)

(56) GEGENBAUR. *Bemerkungen über Appendicularia.* (Z. f. w. Z. Bd. V, 1854, p. 344.)

(57) FOL. *Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messines.* (Mém. Soc. Phys. et Hist. nat. de Genève, vol. XXI.)

(58) E. RAY LANKESTER. *The Vertebration of the tail of Appendicularia.* (Quart. J. of micr. Sc. N. Ser. vol. XXII, 1882.)

(59) KUPFFER. *Zur Entw. der einfachen Ascidien.* (Archiv. f. micr. Anat. Bd. VIII, 1872.)

## TABLE DES MATIÈRES.

	Pages.
INTRODUCTION . . . . .	237

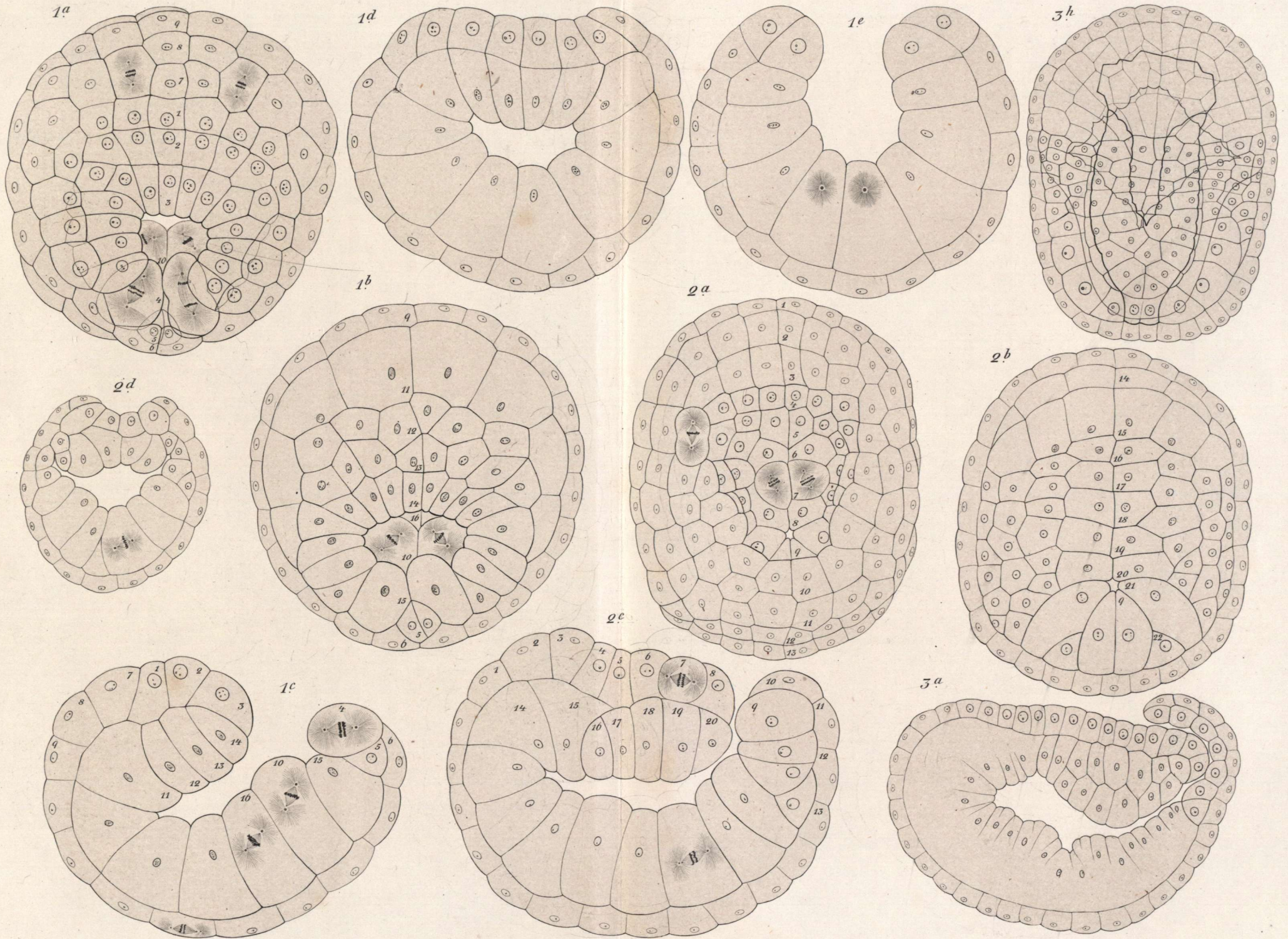
### PARTIE DESCRIPTIVE.

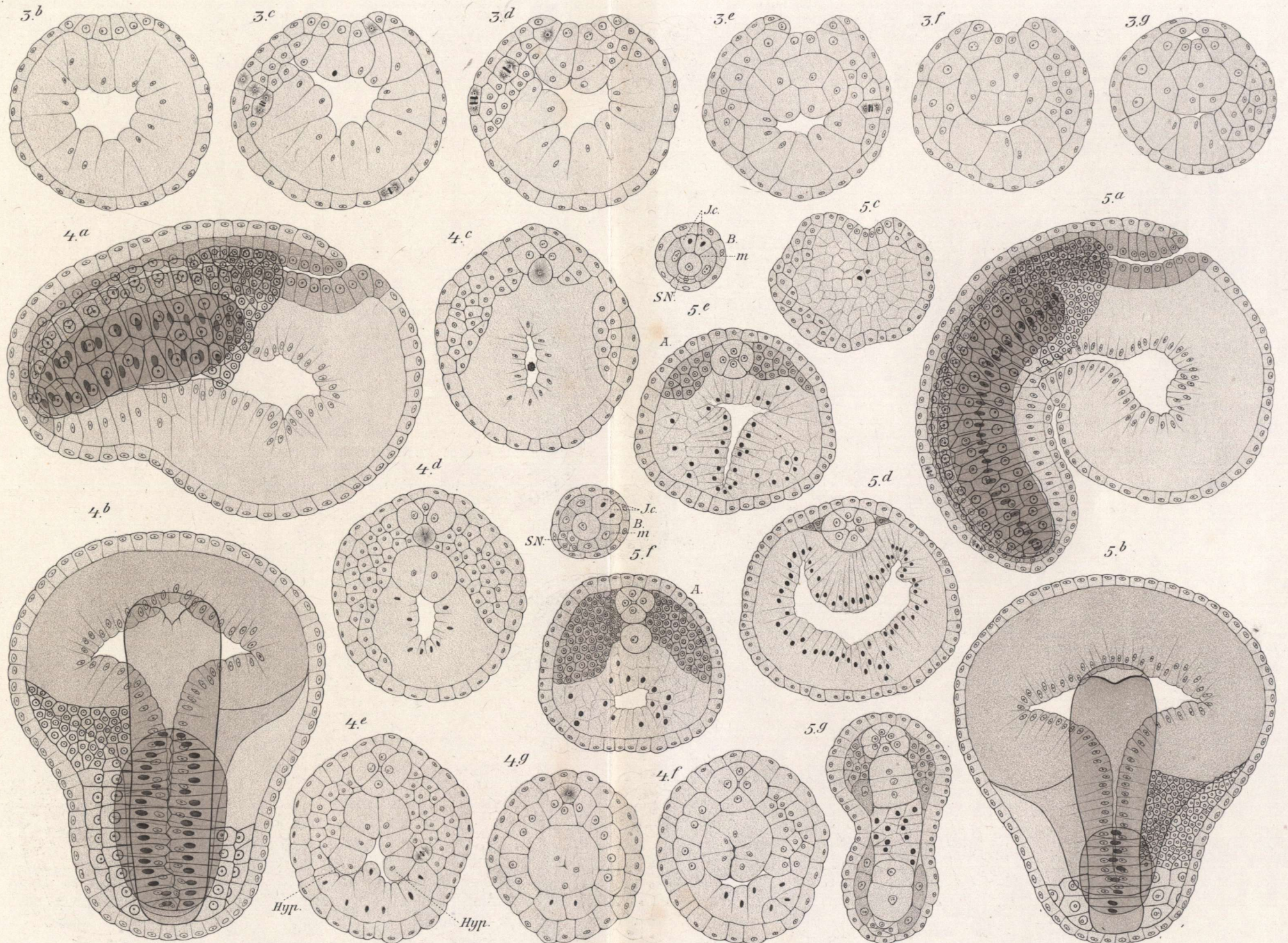
CHAP. I. Le développement embryonnaire de la Claveline de Risso. . . . .	237
Stade I. . . . .	237
Stade II. . . . .	262
Stade III . . . . .	265
Stade IV . . . . .	268
Stade V. . . . .	273
Résumé et conclusions . . . . .	279
CHAP. II. Le cœur, le péricarde et les organes épicaudiques. . . . .	289
I. Développement du cœur et de ses dépendances chez la larve.	
Stade I. . . . .	291
Stade II. . . . .	292
Stade III . . . . .	293
Stade IV . . . . .	295
Conclusions . . . . .	299
II. Développement du cœur et de ses dépendances chez le bourgeon . . . . .	306
Résumé et conclusions . . . . .	317
III. Structure du cœur de l'adulte . . . . .	318
CHAP. III. Développement du tube digestif. . . . .	322
CHAP. IV. Développement de l'appareil sexuel . . . . .	327
A). De la genèse des appareils sexuels mâle et femelle. . . . .	328
§ I. Chez la Pérophore . . . . .	328
§ II. Chez Phallusia scabroides . . . . .	339
§ III. Chez Clavelina Rissoana . . . . .	346
B). De l'ovogénèse chez la Claveline . . . . .	350
CHAP. V. Les muscles longitudinaux de la Claveline . . . . .	370

### PARTIE GÉNÉRALE.

Le développement embryonnaire de la Claveline comparé à celui de l'Amphioxus . . . . .	376
---	-----

	Pages.
I. La segmentation . . . . .	376
II. La Gastrula . . . . .	379
III. Formation des premiers organes aux dépens des feuillets primordiaux de la Gastrula. Tube médullaire. . . . .	380
Notocorde. . . . .	381
Mésoblaste . . . . .	383
Tube digestif. . . . .	385
Les larves urodèles des Tuniciers et les Appendiculaires présentent-elles une composition segmentaire ? . . . . .	392
Les fentes branchiales et les stigmates des Ascidiens . . . . .	401
Le cœur des Tuniciers et le cœur des Vertébrés . . . . .	409
Les organes sexuels des Ascidiens . . . . .	414
Les cavités du corps chez les Tuniciers . . . . .	423
Cavités péribranchiales et cavité cloacale . . . . .	424
Cavité péricardique et épicarde . . . . .	425
La cavité du cœur et les espaces sanguins . . . . .	426
La cavité périviscérale chez Ciona . . . . .	430
Les cavités sexuelles et rénales . . . . .	433
Les Tuniciers et l'Amphioxus sont-ils des Poissons dégénérés ? . . . . .	437
De la place qui revient aux Tuniciers dans la classification du règne animal . . . . .	458
Explication des planches . . . . .	460
Note supplémentaire . . . . .	468
Bibliographie. . . . .	472







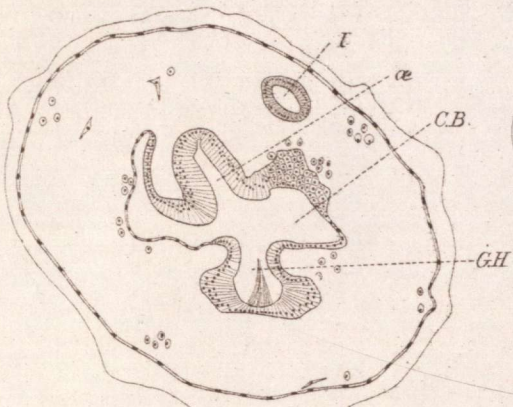


Fig. 1<sup>a</sup>

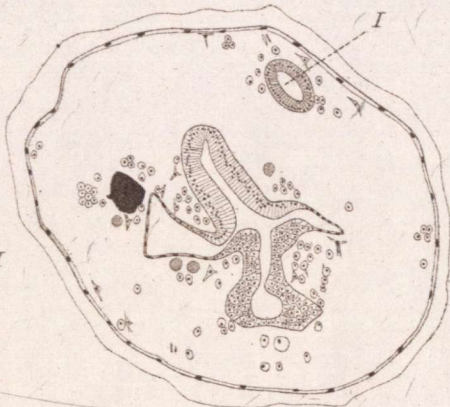


Fig. 1<sup>b</sup>

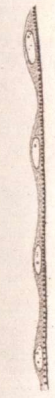
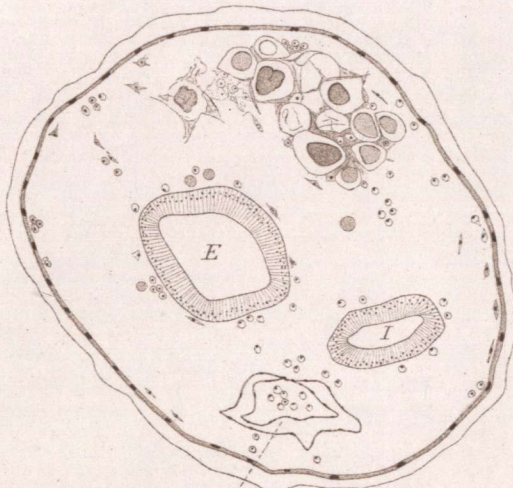


Fig. 5<sup>b</sup>



Fig. 3<sup>b</sup>



Cav. per. Fig. 1<sup>g</sup>

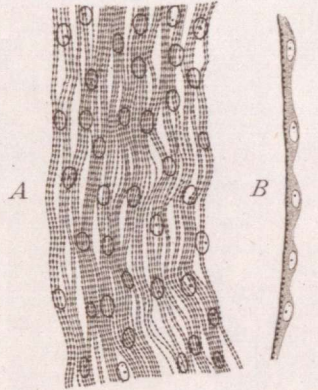


Fig. 4.

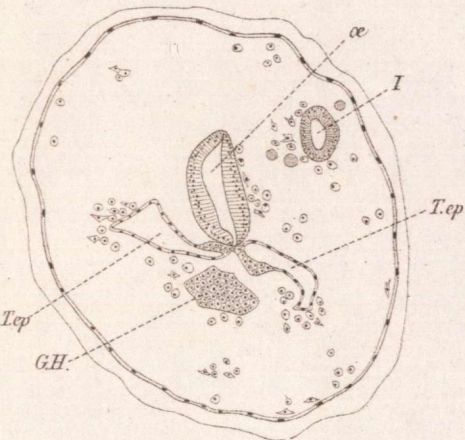


Fig. 1<sup>c</sup>

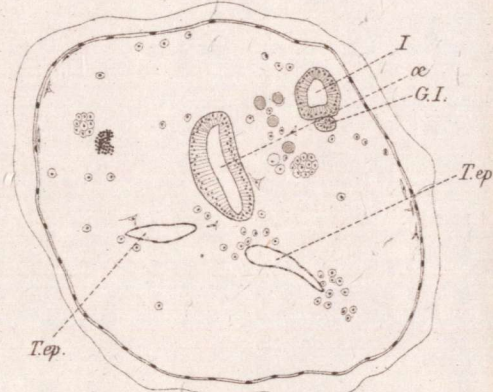


Fig. 1<sup>d</sup>

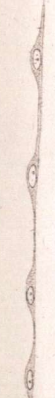


Fig. 6<sup>b</sup>

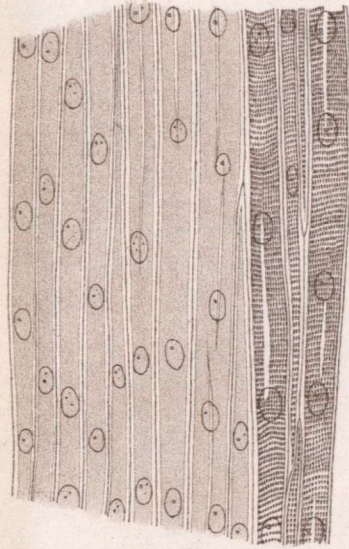


Fig. 5<sup>a</sup>

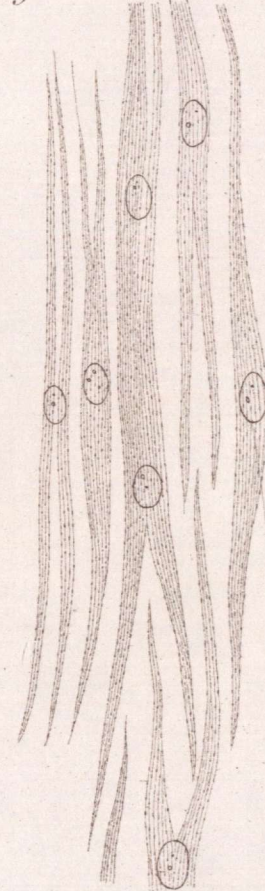


Fig. 3<sup>a</sup>

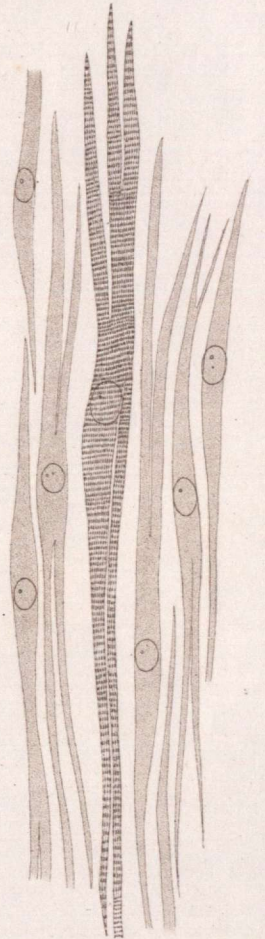


Fig. 2.

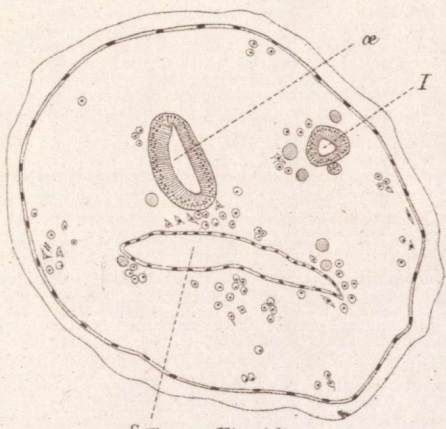
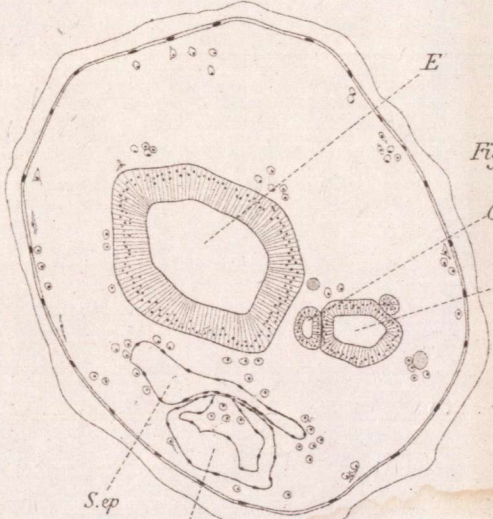


Fig. 1<sup>e</sup>



Cav. per. Fig. 1<sup>f</sup>

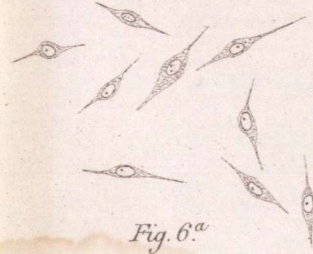
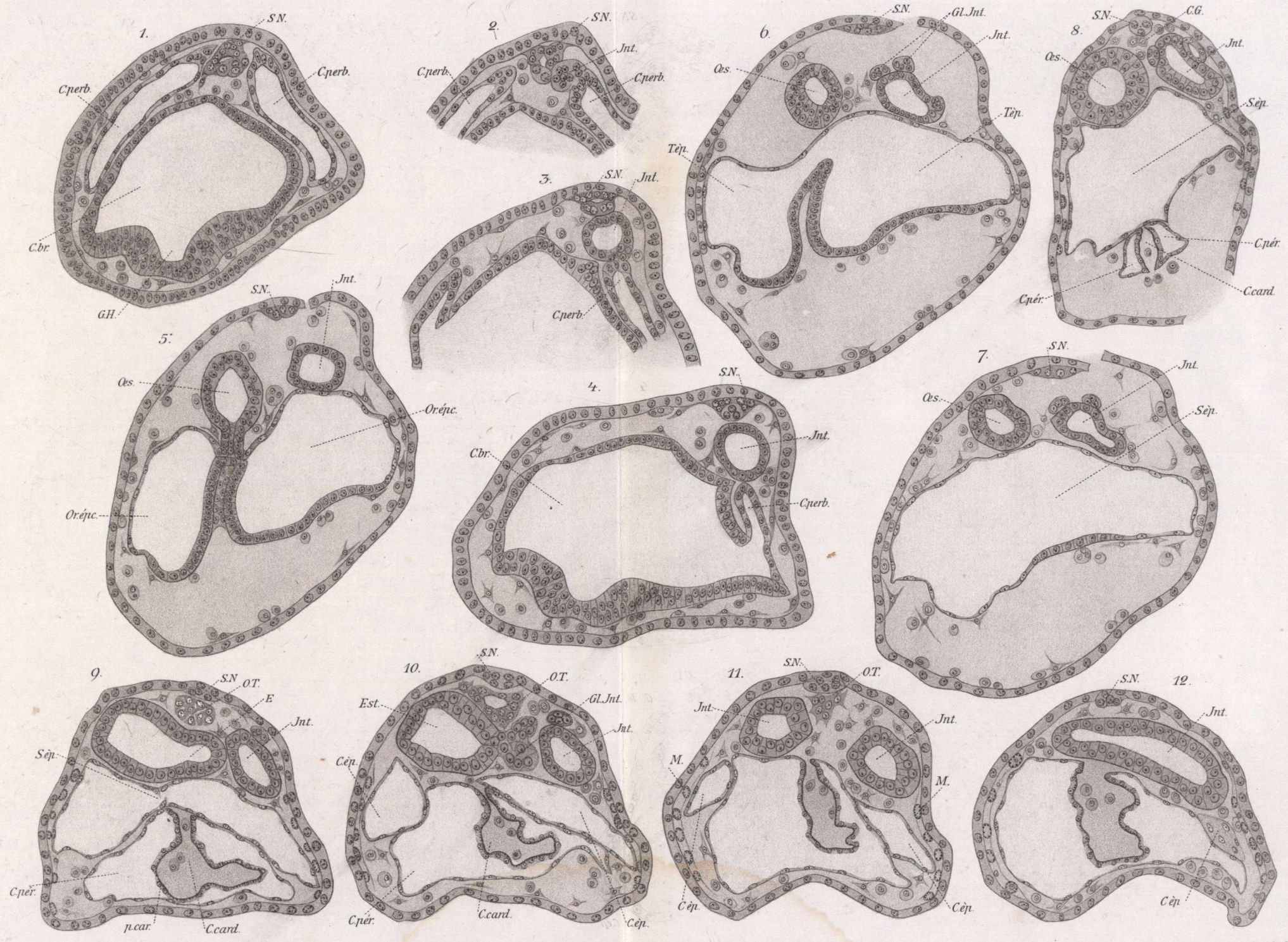


Fig. 6<sup>a</sup>



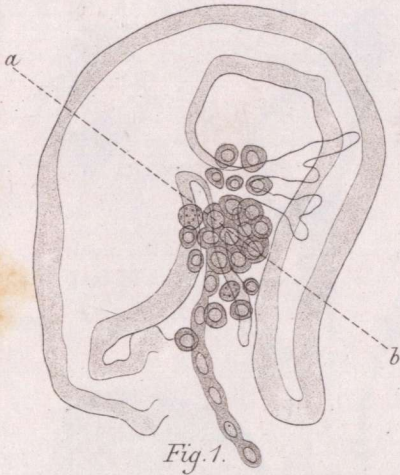


Fig. 1.

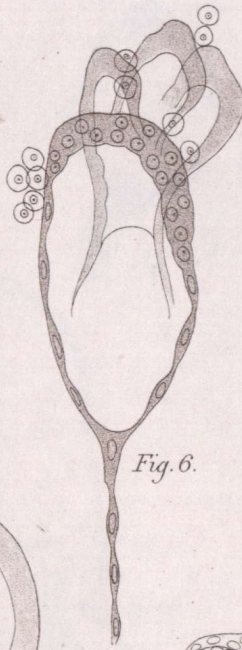


Fig. 6.

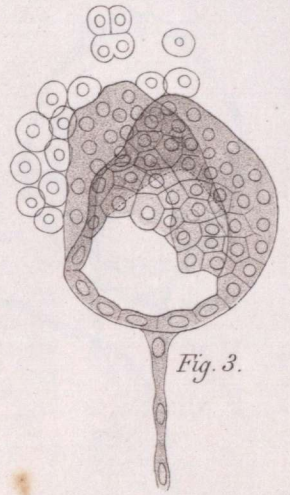


Fig. 3.

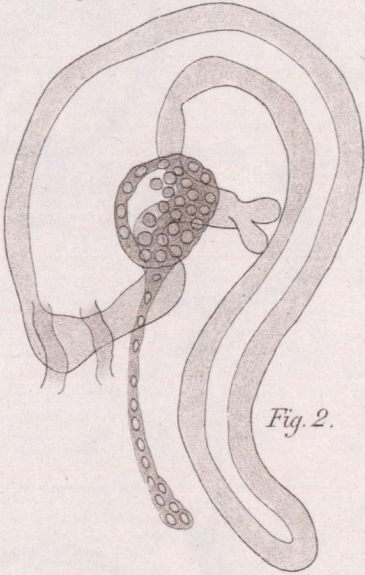


Fig. 2.

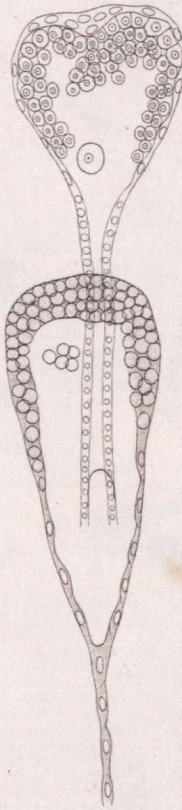


Fig. 7.

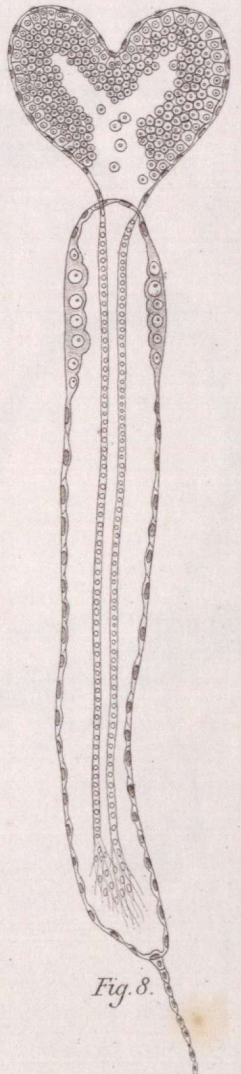


Fig. 8.

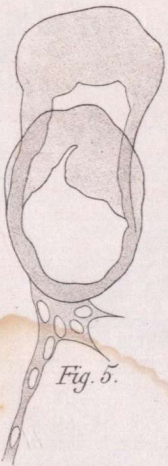


Fig. 5.

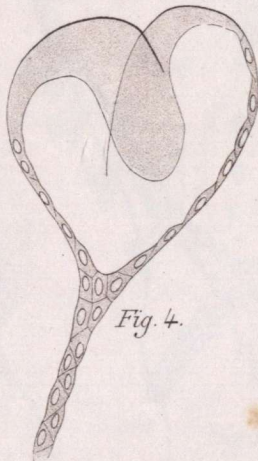
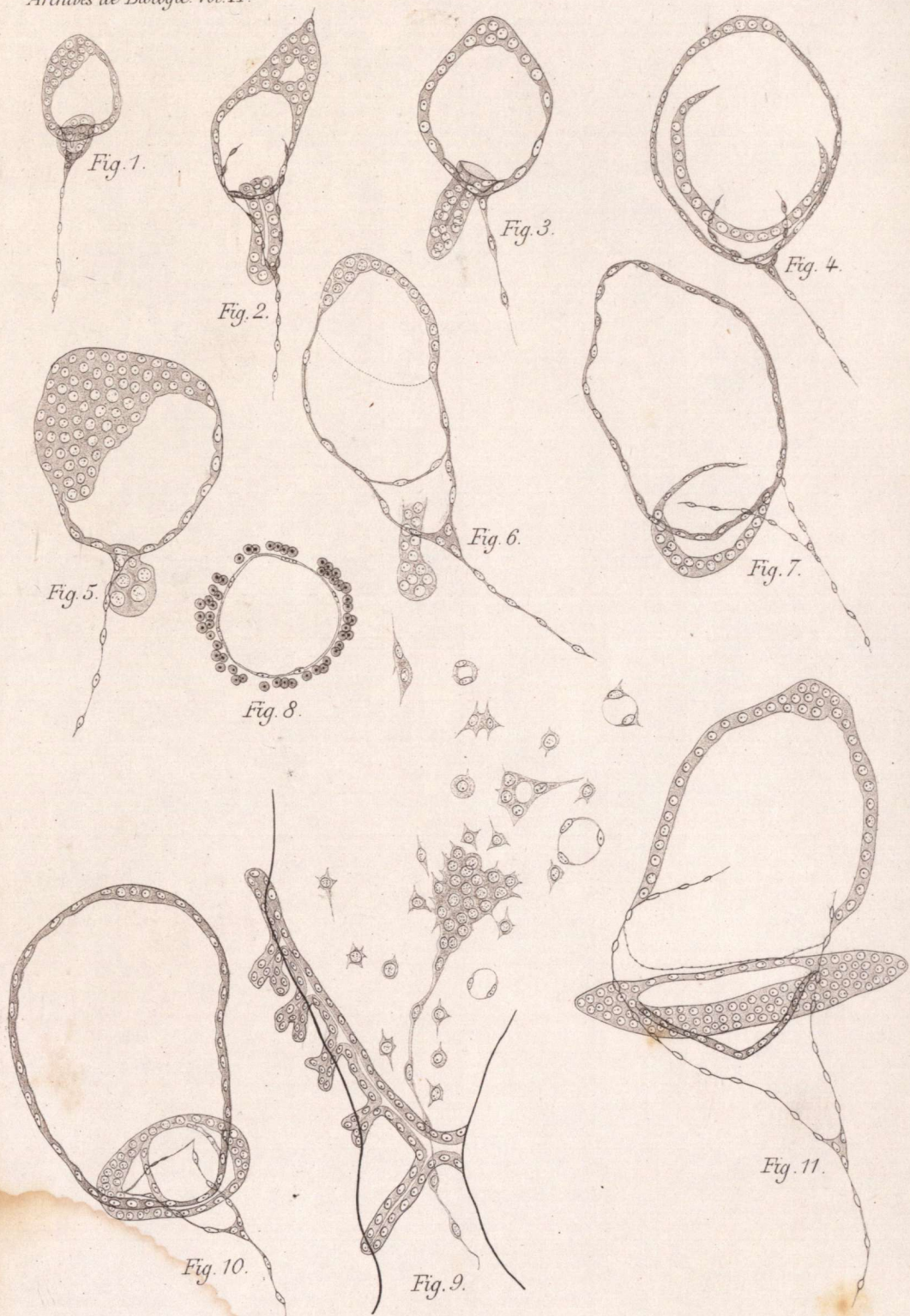


Fig. 4.



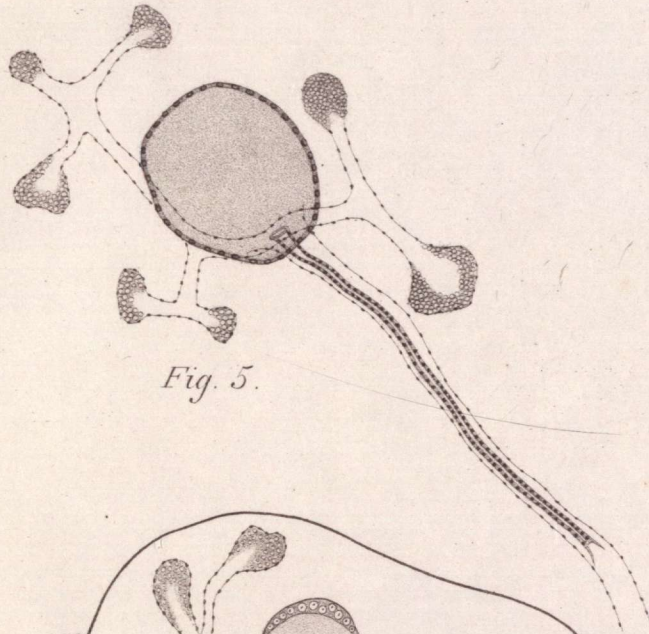


Fig. 5.

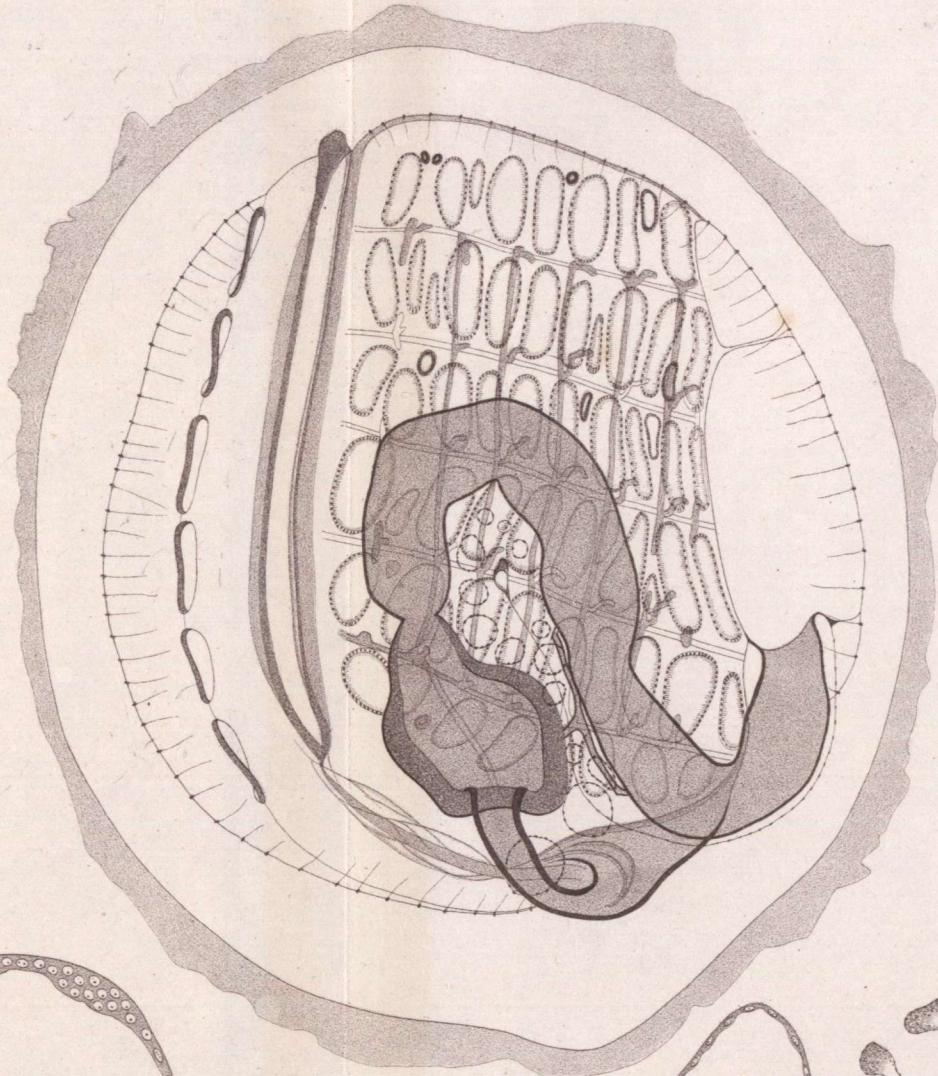


Fig. 1.

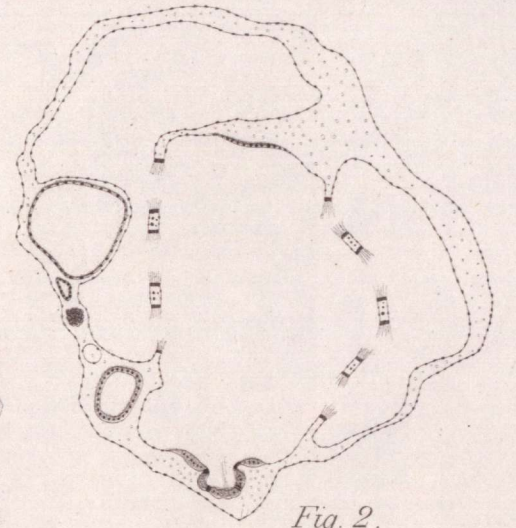


Fig. 2.

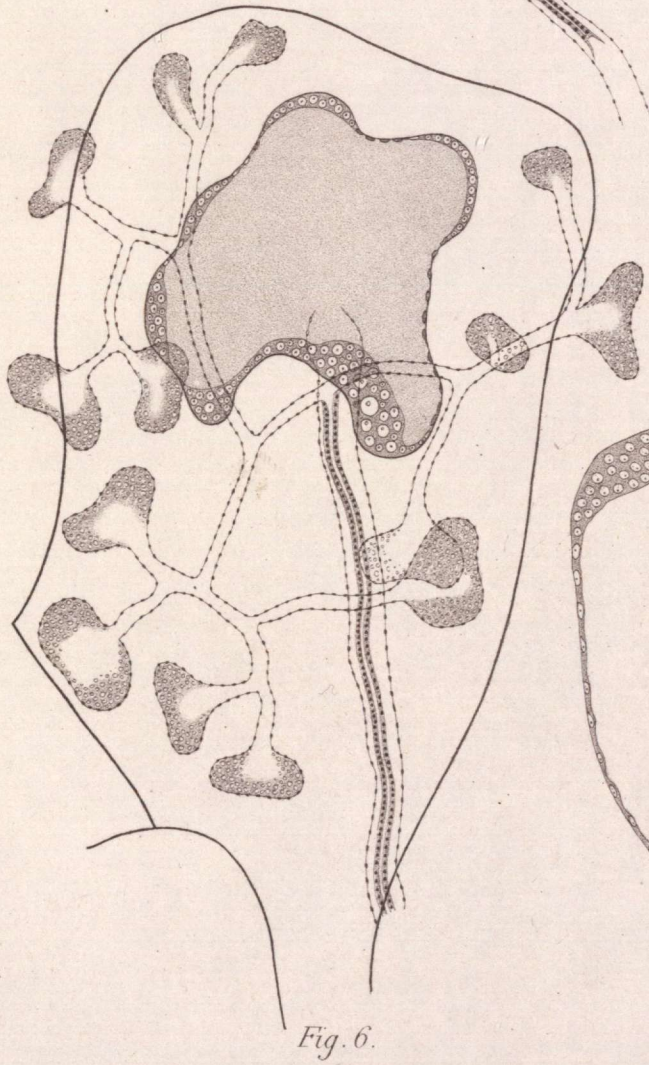


Fig. 6.

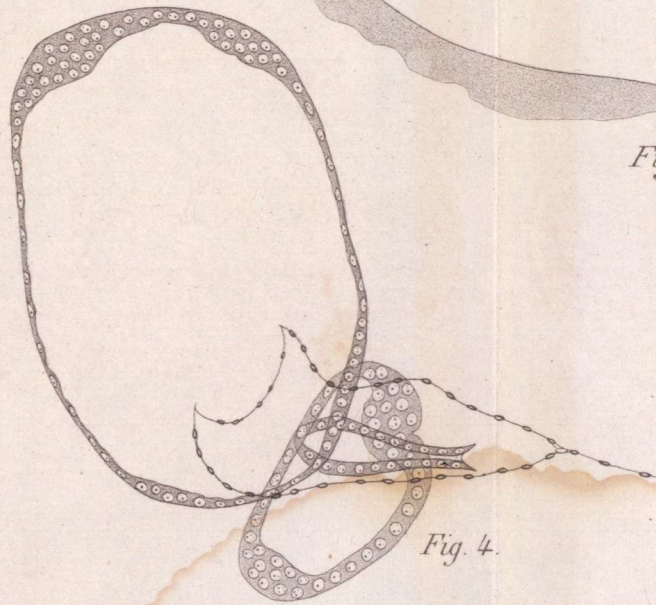


Fig. 4.

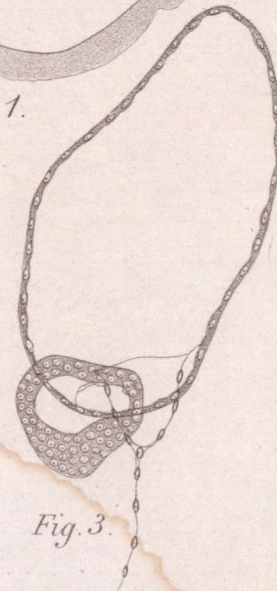


Fig. 3.

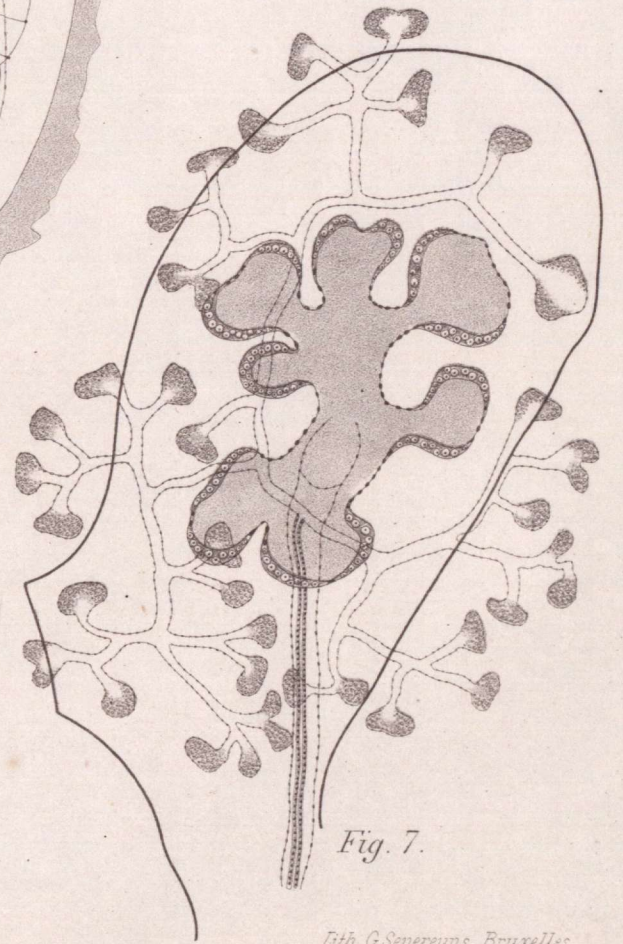


Fig. 7.

