

142440

30/12

UNIVERSITÉ DE BRUXELLES

Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau

PUBLIÉ PAR

AUG. LAMEERE

Professeur à la Faculté des Sciences

Suite des ANNALES DE BIOLOGIE LACUSTRE

Instituut voor Bodemonderzoek en voor
onderzoek in de Natuurwetenschappen

8401 Bredene - Belgique - Tel. 059/80 37 15

TOME II, fasc. 1
1928

EXTRAIT :

PAUL BRIEN. — Contribution à l'étude de l'embryogénèse et de la blastogénèse
des Salpes (4 planches doubles I-IV).

BRUXELLES
H. CAUWENBERG, dépositaire
Université, Solbosch
1928

Recueil de l'Institut zoologique
Torley-Rousseau
Suite des Annales de Biologie lacustre

Abonnement : 20 belgas (100 fr. belges)

Adresser les souscriptions à M. H. Cauwenberg,
Université, Solbosch, à Bruxelles, soit par mandat-poste
soit au compte chèques postaux n° 202870

Annales de Biologie lacustre

Prix des volumes I à XI	8 belgas le volume
— des volumes XII et XIII	10 — —
— du volume XIV	12 —
— du volume XV	15 —
— des Tables des matières contenues dans les 10 premiers volumes	1 belga

A l'honneur docteur Gilkey

Bien cordialement

Paul Briey

Extrait du *Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau*

TOME II, 1928

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'EMBRYOGÉNÈSE ET DE LA BLASTOGÉNÈSE DES SALPES

PAR

PAUL BRIEN

Chargé de cours à l'Université de Bruxelles

(4 planches doubles I-IV)

SOMMAIRE :

Introduction	6
I. Embryogénèse	9
1. L'ovaire	9
2. La fécondation	11
3. La segmentation	13
4. Le massif embryonnaire	15
5. Le sac utérin	20
6. Le cumulus proligère	21
7. Le blastophore : A) chez <i>Salpa maxima</i> FORSK. : a) formation	25
b) accroissement du blastophore et localisation des blastomères	26
B) chez <i>Salpa fusiformis</i> CUV.	29
C) chez <i>Salpa punctata</i> FORSK.	32
D) chez <i>Salpa pinnata</i> FORSK.	33
E) chez <i>Salpa democratica</i> FORSK. : a) formation	37
b) localisation des blastomères	40
8. Premiers stades de l'organogénèse : A) chez <i>Salpa maxima</i> FORSK. : a) régression du blastophore	41
b) organogénèse	43
B) chez <i>Salpa fusiformis</i> CUV.	48
C) chez <i>Salpa pinnata</i> FORSK.	50
D) chez <i>Salpa punctata</i> FORSK.	54
E) chez <i>Salpa democratica</i> FORSK. : a) régression du blastophore	57
b) organogénèse	58
9. Conclusion : ontogénèse chez les Salpes	60

II. <i>Le placenta :</i>	
A) chez <i>Salpa maxima, fusiformis, punctata, pinnata :</i>	
a) formation, syncytium placentaire	62
b) accroissement :	
1. par apport maternel	66
2. par apport embryonnaire	67
B) chez <i>Salpa democratica :</i>	
a) formation du syncytium placentaire	71
b) accroissement	72
C) viviparisme chez les Salpes :	
a) viviparisme par digestion d'éléments folliculeux	74
b) viviparisme placentaire	76
III. <i>L'éléoblaste :</i>	
A) formation :	
a) massif éléoblastique	78
b) structure de l'éléoblaste	79
B) fonction	82
C) signification morphologique	85
IV. <i>Origine des ébauches blastogénétiques dans le stolon des Salpes :</i>	
A) formation des ébauches blastogénétiques chez <i>Salpa democratica</i>	88
B) formation des ébauches blastogénétiques chez <i>Salpa maxima</i>	92
C) formation des ébauches blastogénétiques chez <i>Salpa fusiformis</i>	95
D) conclusions	97
V. <i>Remarques phylogénétiques au sujet des Thaliacés</i>	98

INTRODUCTION

L'embryogénèse des Salpes, quoique étudiée depuis longtemps, n'en est pas moins restée relativement obscure. Les interprétations les plus diverses, souvent contradictoires, ont été émises. On trouvera dans le travail de HEIDER (11) et dans la monographie de BROOKS (3), l'historique des recherches embryologiques dont les Salpes ont été l'objet. Les opinions des premiers auteurs tels que LEUCKART, VOCT, KOWALEVSKY, etc., n'offrent plus, pour ce qui concerne ce genre de Tuniciers pélagiques, qu'un intérêt secondaire. Au cours de ce présent travail nous ne tiendrons compte que des conceptions plus récentes, celles de TODARO (40-43), de SALENSKY (31-37), de BROOKS (3), de HEIDER (11), de KOROTNEFF (17-21).

TODARO fut le premier à signaler l'émigration des cellules folliculeuses, de la paroi utérine dans la cavité utérine même, où elles se mêlent aux blastomères qui les absorbent progressivement.

SALENSKY a mis nettement en évidence ce phénomène étrange et en a étendu

l'observation à toutes les espèces méditerranéennes. Mais, contrairement à l'opinion de TODARO, l'auteur russe crut que dans la cavité utérine ne subsistaient que les cellules folliculeuses émigrées, "les calymmocytes", tandis que les blastomères disparaissaient par "métamorphose régressive". C'est-à-dire que l'ontogénèse serait dévolue aux cellules folliculeuses et serait, selon l'expression de cet auteur, une sorte de "bougeonnement folliculeux".

Cette interprétation si peu conforme aux conceptions classiques de l'embryologie fut combattue par HEIDER qui en prit le contre-pied. Pour HEIDER, les cellules logées dans la cavité utérine et destinées à réaliser toute l'organogénèse ne peuvent être que des cellules blastomériques. Ce que SALENSKY décrit comme éléments folliculeux, HEIDER le décrit donc comme blastomériques, admettant que les calymmocytes n'émigrent que pendant un temps très court, correspondant au début de la segmentation, pour disparaître très vite, absorbés par les macromères. Si SALENSKY a exagéré l'importance des calymmocytes sans pouvoir reconnaître la part prise par les blastomères dans l'édition des organes, HEIDER est tombé dans l'exagération contraire en négligeant par principe le rôle des calymmocytes.

La conception de BROOKS est intermédiaire. Selon cet auteur, l'organogénèse définitive serait réalisée uniquement par les blastomères. Mais cette organogénèse actuelle serait devancée par une organogénèse provisoire, ancestrale, uniquement folliculeuse. Il y aurait donc deux embryogénèses successives, l'une folliculeuse rappelant un stade embryonnaire de l'ascidie fixée ancestrale, l'autre blastomérique qui détruit et supplanté la première.

Dans une série de travaux entrepris spécialement sur *Salpa democratica* (17), *fusiformis* (20), *maxima* (21), KOROTNEFF est arrivé à une idée plus simple et plus saine au sujet du rôle des calymmocytes. Ceux-ci, émigrés dans la cavité utérine, séparent les blastomères et constituent une masse importante qui n'a rien à voir avec l'ontogénèse elle-même mais lui servirait d'échafaudage provisoire. Cette conception fut acceptée et schématisée par Y. DELAGE et HÉROUARD dans la *Zoologie concrète* (tome 8, Les Prochordés, 1898, Paris).

Ultérieurement SALENSKY (37) a publié en russe un ensemble de recherches récentes sur cette question. Sans abandonner complètement sa première interprétation, il reconnaît que les blastomères ne disparaissent pas. Ils se diviseraient même activement par "division endogène", c'est-à-dire que les blastomères émettraient à leur périphérie des lobes nombreux, lesquels s'isoleraient après avoir reçu chacun un petit noyau bourgeonné par le noyau central du blastomère initial. La plupart des organes n'en seraient pas moins formés par les calymmocytes, tandis que les cellules blastomériques n'interviendraient que pour donner

les éléments mésodermiques ; beaucoup d'entre elles, d'ailleurs, dégénéreraient (1).

Nos recherches nous ramènent à une conception fort voisine de celle de KOROTNEFF. Les cellules calymmocytaires n'interviennent nullement dans l'organogénèse. Elles ne réalisent pas à proprement parler un échafaudage ; très actives pendant la segmentation, elles forment une masse cellulaire énorme que HEIDER a décrit comme un stade de l'ontogénèse, mais qui n'est qu'une sorte de galle folliculeuse. Les blastomères y sont disséminés, puis y constituent des massifs séparés à potentialité bien précise. C'est-à-dire que dans la masse folliculeuse les organes s'édifient indépendamment les uns des autres. Par suite de leur accroissement et aussi par suite de la désintégration de la gangue folliculeuse absorbée par les éléments blastomériques, les organes viennent en contact et constituent un embryon parfait.

* * *

Ces recherches ont été faites sur *Salpa maxima*, *democratica*, *fusiformis* et *zonaria* et complètent un premier travail paru en 1922.

Une bonne partie du matériel de *Salpa maxima* m'a été généreusement offert par M. le professeur DE SELYS-LONGCHAMPS qui l'avait recueilli lui-même à Villefranche-sur-mer. Qu'il veuille trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

J'ai pu faire une ample récolte de Salpes également au laboratoire russe de Zoologie, à Villefranche-sur-mer, au cours de deux séjours en 1924 et en 1926. C'est avec plaisir que je profite de cette occasion pour exprimer mes vifs remerciements à M. le professeur DAVIDOFF et à M. le Docteur TREGOUBOFF pour l'empressement qu'ils ont mis à me rendre les séjours au laboratoire aussi fructueux qu'agréables. De plus, M. TREGOUBOFF a eu l'extrême amabilité de m'envoyer à plusieurs reprises des colonies de *Salpa fusiformis* qu'il avait fixées lui-même au cours des pêches quotidiennes dans la belle rade de Villefranche qui reste la station idéale pour le plancton, l'une des plus riches qui soient pour les animaux pélagiques, autant pour la variété des espèces que pour l'abondance des individus.

* * *

(1) Dans son nouveau et très documenté *Traité d'Embryologie comparée des Invertébrés* paru alors que le présent travail était sous presse, M. le professeur DAWYDOFF consacre un chapitre à l'embryologie des Tuniciers et spécialement à celle des Salpes. Il y reprend surtout les dernières conceptions de SALENSKY qu'il combine avec les interprétations de BROOKS.

Quoique je n'aie pas eu l'occasion de reprendre l'étude de la maturation de l'œuf, ni de la fécondation ni des premiers stades de la segmentation, j'ai rappelé brièvement ce que l'on en connaissait afin de mieux situer les observations faites au sujet de l'organogénèse.

Comme on le verra dans la suite, l'embryologie des Salpes, semblable en principe dans les différentes espèces, présente toutefois dans chacune d'elles des modalités dont *Salpa maxima* et *Salpa democratica* offrent les types les mieux tranchés. C'est pour cette raison que nous nous sommes attachés plus particulièrement à ces deux formes en nous efforçant d'y ramener les autres espèces.

Afin de rendre plus clair l'exposé de cette question embrouillée, nous avons repris séparément l'étude de chacune des espèces les mieux connues, en confrontant les résultats obtenus précédemment par les auteurs avec les nôtres, et en nous basant sur les dessins déjà publiés mais dont nous n'avons pas hésité à reproduire les plus caractéristiques.

Nous avons consacré des chapitres différents à la morphologie et la physiologie du placenta ainsi qu'au viviparisme réalisé chez les individus agrégés, à la morphologie et à la physiologie de l'éléoblaste, à l'origine des ébauches blastogénétiques du stolon proligère.

Pour terminer cette étude nous nous sommes hasardés à présenter quelques considérations phylogénétiques au sujet des Thaliacés et à traduire d'une manière toute subjective la façon dont peuvent s'expliquer l'origine et l'évolution de ces Tuniciers pélagiques si intéressants autant par leur structure que par leur biologie.

Institut zoologique Torley-Rousseau,
15 avril 1928.

I. — EMBRYOGÉNÈSE

1. — L'ovaire.

Généralement, chaque individu agrégé de toutes les espèces de Salpes ne possède qu'un œuf logé dans un sac folliculeux ovoïde. Celui-ci est situé dans la cavité générale, au voisinage du nucleus, dans le plan médiobasal. Le sac folliculeux présente chez la plupart des espèces (*S. maxima*, *fusiformis*, *punctata*, *Cyclosalpa virgula*, *punctata*), un compartiment ovigère, muni d'une gouttière ventrale, le "sac proligère" prolongé vers l'arrière par un processus qui adhère au mésenchyme ambiant, fixant ainsi tout l'appareil génital, et que TODARO (42-43) a appelé "l'introflexion d'attache" (fig. 1, 4). Le sac ovigère est formé de

cellules cubiques, le sac proligère, de cellules hautes et cylindriques ; celles-ci sont en voie de prolifération surtout à la limite du sac ovigère, où elles forment une petite introflexion de la paroi folliculeuse : *la crête proligère*. Le sac ovigère se prolonge vers l'avant par l'oviducte.

Dans sa région proximale, l'oviducte est un simple pédoncule d'une file de cellules qui s'incurve vers la droite pour déboucher dans le cloaque, sur le flanc droit de l'animal, derrière l'avant-dernière bande musculaire. C'est le gubernaculum, le "Stielfollikel", ou "Eistiel" de SALENSKY (31-37). Le tiers distal de l'oviducte est creux, et constitue une ampoule qui se rétrécit en s'ouvrant dans le cloaque au sommet d'un dôme formé par l'épithélium cloacal, l'"Epithelialhügel" ou cône épithéial, dont les cellules sont devenues cubiques.

Le sac folliculeux baigne dans un sinus sanguin qui longe tout l'appareil génital : le sinus ovarique. C'est une ramifications du sinus transversal sous-jacent à la bande musculaire, qui se met en communication avec les sinus viscéraux après avoir longé l'oviducte et le sac folliculeux. Ainsi que TODARO (40-43) l'a signalé, ce sinus présente sous le cône épithéial une légère dilatation qui deviendra la "cavité placentaire" (TODARO, *Cyclosalpa virgula*).

Fig. 1. — Le sac ovigère, le sac proligère et l'oviducte sur le point de se creuser chez *Salpa maxima* ; d'après le dessin de TODARO.

par un "Follikeltrichter", lui-même en continuité avec l'"Eistiel", dont les cellules sont plus hautes. A la base du pédoncule de l'oviducte, existe en outre un troisième compartiment que SALENSKY dénomme "Follikeltasche". "Dieselbe hat eine länglich ovale Form und verläuft in der Längsrichtung des Follikels vom vorderen Ende desselben nach hinten. Dieser Theil des Follikels... stellt eigentlich eine Rinne dar und besteht aus ziemlich hohen cylindrischen Zelle", p. 328 (35).

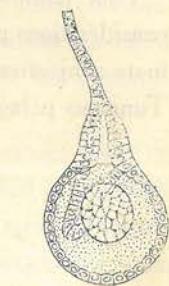


Fig. 2. — L'appareil folliculeux ovarique chez *S. punctata* ; d'après le dessin de SALENSKY.

Les dessins de l'auteur montrent toutefois que ce "Follikeltasche" correspond au sac embryonnaire ou proligère que nous venons de décrire et n'est, comme le reconnaît SALENSKY, qu'une gouttière du sac ovarique auquel correspondent incontestablement le "Follikeltrichter" et le sac ovigère décrits par SALENSKY; c'est-à-dire que la disposition génitale chez *Salpa punctata* est à peu de chose près semblable à celle des espèces citées plus haut.

Le sac ovarique de *Salpa democratica* (fig. 3), comme l'avait déjà décrit SALENSKY (31), est une simple capsule sphérique située dorsalement dans le plan médian, au niveau de l'échancrure dorsale qui sépare le nucleus de la région cloacale. Cette capsule folliculeuse se continue elle aussi par un oviducte identique à ce que nous venons de rappeler et incurvé de telle façon que son embouchure se trouve sur le flanc droit, entre les quatrième et cinquième muscles transversaux.

Dans certaines espèces, l'ovaire peut contenir normalement plusieurs œufs : 4 chez *S. hexagona* (BROOKS, 3), 4 à 6 chez *S. zonaria* (KOROTNEFF, 19). Les œufs sont alors placés chacun dans une capsule folliculeuse et s'échelonnent le long de l'oviducte, les œufs les plus profonds étant les plus âgés. Au cours du développement, chaque capsule folliculeuse se sépare de l'oviducte pour acquérir une connexion nouvelle avec le cloaque (*S. hexagona*, BROOKS, 3).

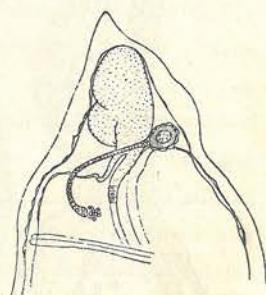


Fig. 3. — Le sac ovarique et le cordon oviducal chez *S. democratica*; d'après le dessin de SALENSKY.

2. — La fécondation (fig. 4).

Dès que les chaînes de Salpes se détachent du stolon, l'œuf est une grosse cellule à cytoplasme finement granuleux, oligolécithique. Le noyau constitue une grosse vésicule claire à membrane nette renfermant un réseau irrégulier de chromatine, parsemé de grains plus gros. Les phénomènes de fécondation ont été décrits par TODARO (42-43 : *S. maxima*, *Cyclosalpa virgula*). Lorsque l'œuf est fécondable, le gubernaculum s'épaissit par glissement de ses cellules (fig. 1, 4). Entre ces dernières se creuse une cavité, de telle sorte que l'oviducte devient un canal mettant la cavité ovarique en communication avec l'extérieur (fig. 4). En même temps, l'oviducte manifeste une tendance à s'entortiller (TODARO 43), puis il se raccourcit progressivement par émigration des cellules de sa paroi dans la cavité oviducale. L'œuf, avant de se trouver en contact avec l'extérieur, a subi la première mitose de maturation et a émis le premier globule polaire (fig. 4). La

sortie du premier globule polaire précède donc la pénétration du spermatozoïde. Celle-ci ne se produira qu'au cours de la seconde mitose de maturation. Le fuseau de division restant dans l'œuf après la première mitose se dispose en

six faisceaux parallèles au pôle postérieur de l'œuf. Chacun de ces faisceaux se termine à ses deux pôles par un petit noyau. Les six noyaux distaux font hernie au pôle postérieur de l'œuf, et confluent en un seul noyau, le noyau du second globule polaire. Le pronucleus femelle est donc représenté dans l'œuf par les six noyaux restants (fig. 4). Les spermatozoïdes appartenant à une colonie étrangère pénètrent dans l'oviducte, s'accumulent dans l'ampoule distale. Aussitôt que le canal de l'oviducte s'est ouvert à travers le gubernaculum, un des spermatozoïdes pénètre dans l'œuf par un cône d'attraction. La tête spermatique se transforme en pronucleus mâle pendant la seconde mitose de maturation (fig. 4) puis, toujours selon TODARO (42-43), il prend la forme d'un croissant qui se porte au pôle postérieur de l'œuf pour se fusionner successivement avec les six pronuclei qui constituent le pronucleus femelle, et qu'il faut évidemment considérer, si les observations sont exactes, comme provenant de la fragmentation de l'unique pronucleus femelle.

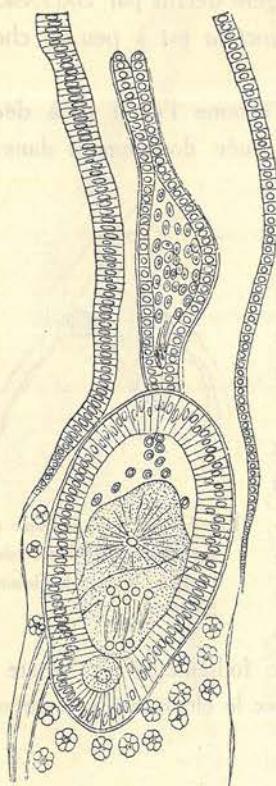


Fig. 4. — L'appareil génital ♀ pendant la fécondation, chez *Cyclosalpa virginula*; d'après le dessin de TODARO. L'oviducte renferme des spermatozoïdes et des cellules folliculeuses migratrices qui tombent dans la cavité ovarique. Dans l'œuf, l'aster spermatique au moment de l'émission du second globule polaire.

Nous n'avons pas eu le matériel nécessaire pour étudier la fécondation chez les Salpes. Les observations de TODARO mériteraient d'être reprises et poursuivies chez d'autres espèces. La fécondation et les phénomènes qui y sont liés restent, en effet, un des points obscurs de l'embryogénie des Salpes. Toutefois, l'accord subsiste au sujet de la perforation de l'oviducte corrélativement à son raccourcissement progressif. SALENSKY (37) la

confirme dans ses travaux récents. Cet auteur décrit et représente des spermatozoïdes dans la cavité de l'oviducte. Ces spermatozoïdes n'y sont pas seuls, mais mélangés à des cellules amiboides émigrées de la paroi de l'oviducte. C'est cette émigration qui provoque le raccourcissement de l'oviducte.

Les globules polaires ont été décrits par divers auteurs (TODARO, SALENSKY, KOROTNEFF); cependant nous ne connaissons rien de précis au sujet des divisions de maturation. Il faut rappeler, à ce sujet, que TODARO conteste l'opinion de SALENSKY, d'après laquelle chez *Salpa pinnata* (34), les globules polaires sont expulsés de l'œuf avant le raccourcissement du pédoncule ovarique, et, par conséquent, avant la fécondation.

3. — La segmentation (fig. 5, 6, 7).

La segmentation serait totale et inégale. D'après les dessins de KOROTNEFF (21), chez *Salpa maxima*, le premier plan de segmentation serait dorsal, séparant les deux premiers blastomères gauche et droit. Au stade IV, on distingue deux gros blastomères et deux plus petits, ce qui indique un second plan de segmentation horizontal perpendiculaire au premier. On ne connaît que très imparfaitement les différentes phases de la segmentation, qui est d'ailleurs très difficile à suivre. Selon les descriptions des auteurs, elle devient très vite irrégulière, plus rapide chez les micromères. Les opinions des divers auteurs à ce sujet sont très souvent contradictoires, de telle sorte qu'il est impossible de se faire actuellement une idée quelque peu précise de ce phénomène. Récemment, SALENSKY (37) a soutenu avec beaucoup de vraisemblance que la segmentation est égale. L'inégalité des blastomères serait due à un phénomène secondaire provoquant la dilatation de certains d'entre eux.

L'irrégularité de la segmentation est telle que plusieurs auteurs (TODARO, KOROTNEFF et SALENSKY) y ont décrit des phénomènes de bourgeonnement blastomérique.

Chez *Salpa pinnata*, par exemple, TODARO (41) signale que, au stade XIV, deux blastomères sont issus par "gemmation", les autres continuant à se multiplier par "scission". Mais dans les stades ultérieurs, les blastomères "se divisent tous par gemmation en petites cellules protoplasmiques", qui "se nourrissent, croissent, reprennent le volume et la forme des blastomères auxquels elles doivent leur origine et se multiplient à leur tour par gemmation".

Dans ses dernières recherches, SALENSKY (37) reprend une idée semblable qu'il appuie par de nombreux dessins. Selon cet auteur, en effet, les blastomères présenteraient à leur périphérie des lobes nombreux, plus de trente parfois. Le noyau du blastomère lobulé bourgeonne des petits noyaux qui viennent se placer chacun dans un lobe. Celui-ci s'isole avec son noyau et constitue donc une cellule embryonnaire. C'est la multiplication "endogène". Nous croyons cependant qu'il s'agit ici d'une interprétation fausse des phénomènes qui accompagnent la dilatation de certains blastomères, lesquels se fragmentent, ainsi que nous

le verrons, sans qu'on puisse considérer ces fragments comme de futures cellules blastomériques. Nous n'avons jamais observé la "gemmation" des blastomères.

Les processus de la segmentation sont, du reste, très vite masqués par la migration des cellules folliculeuses de la paroi de l'oviducte et du follicule dans la cavité ovarique ; ces cellules folliculeuses disjoignent les blastomères, troublent l'ordre de la segmentation.

Avant de poursuivre l'étude de l'embryologie, il faut signaler les modifications profondes que subit l'appareil génital et qui retentissent, du reste, sur l'embryogénèse.

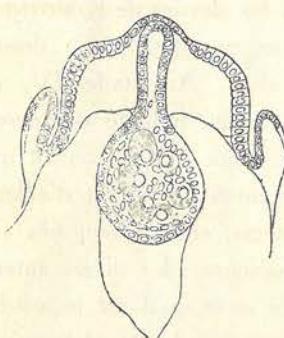


Fig. 5. — Segmentation de l'œuf, raccourcissement de l'oviducte chez *S. pinnata*; d'après SALENSKY.

Selon TODARO (43), l'œuf fécondé passe du sac ovarique dans le sac embryonnaire ou proligère. Plus exactement, les deux compartiments du sac folliculeux confluent de façon à former un seul sac ovoïde, le sac utérin ou sac embryonnaire. En même temps, l'oviducte se raccourcit de plus en plus de telle sorte que le sac embryonnaire se trouve entraîné sous le dôme du cône épithéial. Les observateurs sont tous d'accord pour constater ce fait, mais la description et son interprétation en sont encore très contradictoires. Toutefois, SALENSKY (37) vient de

confirmer l'idée selon laquelle ce raccourcissement est dû, en partie du moins, à la migration des cellules de la paroi dans la cavité de l'oviducte.

Par suite de ce raccourcissement, la cavité de l'oviducte conflue progressive-

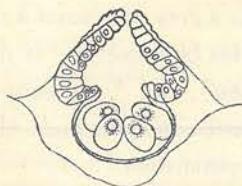


Fig. 6.

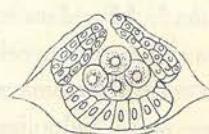


Fig. 7.

Fig. 6 et 7. — Segmentation de l'œuf, raccourcissement de l'oviducte, formation du sac utérin chez *S. democra'ica*; d'après SALENSKY.

ment avec celle du sac utérin, tout en restant ouverte au sommet du cône épithéial. SALENSKY (34) a du reste représenté, chez *Salpa pinnata*, un stade du raccourcissement de l'oviducte, où l'appareil génital présente la disposition d'un ballon ouvert par son goulot dans le cloaque (fig. 5), disposition fort sem-

blable, du reste, à celle du sac utérin de *S. democratica*, que SALENSKY (31) a nettement décrite. Dans ce dernier cas, l'oviducte très court, mais fortement élargi à sa base, coiffe le sac utérin, constituant ce que SALENSKY appelle à tort le "Brutsack" (fig. 6, 7).

Bientôt, enfin, il ne subsiste de l'appareil génital qu'un sac utérin faisant hernie dans le cloaque, sous la paroi du cône épithéial (fig. 27, pl. III). C'est un sac ovoïde, fermé de toute part par l'oblitération plus ou moins rapide de l'embouchure de l'oviducte disparu. KOROTNEFF (17) croit cependant que l'embouchure de l'oviducte subsiste chez *S. democratica* au-dessus de l'embryon, de telle sorte que c'est par écartement de ses lèvres que l'embryon sortira et se dégagera de la mère.

4. — Le massif embryonnaire (fig. 8 à 15; fig. 27, 28, 29, pl. III).

Les blastomères ne sont pas seuls à occuper la cavité du sac utérin. Ainsi qu'il a été signalé plus haut, et comme les auteurs l'ont décrit depuis longtemps, des cellules folliculeuses émigrent dans la cavité utérine. Ce phénomène n'est

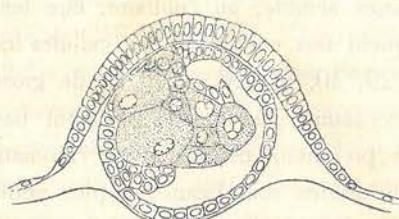


Fig. 8.

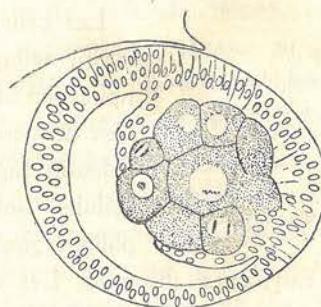


Fig. 9.

Fig. 8 et 9. — Formation du massif embryonnaire ;
émigration des cellules folliculeuses calymmocytaires dans la cavité utérine
chez *S. fusiformis* (8) d'après HEIDER, chez *S. pinnata* (9) d'après BROOKS.

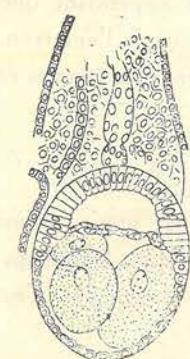
peut-être pas unique chez les Tuniciers (cellules du testa des Ascidiés, de *Distaplia* [DAVIDOFF, 6], des Pyrosomes [JULIN, 15]). Mais il prend dans l'embryologie des Salpes une importance considérable. L'émigration se fait, d'une part, aux dépens de la paroi de l'oviducte, d'autre part, et dès le début de la segmentation, aux dépens de la paroi du sac utérin dont les cellules sont en prolifération. Cette prolifération est surtout intense, ainsi que l'ont montré BROOKS (3) et HEIDER (11), à l'introflexion de la paroi folliculaire séparant le sac ovigère du sac embryonnaire proligère (fig. 8, 9). C'est de

cette zone qu'émigrent d'abord les cellules folliculeuses. Ces dernières forment un revêtement au dessus des blastomères en voie de segmentation, revêtement qui partage le sac utérin, à la façon d'une cloison, en un espace blastomérique et une région vide (fig. 10). Ces cellules folliculeuses, non seulement recouvrent les blastomères, mais s'insinuent entre eux de telle sorte que chacun d'eux est entouré par des cellules folliculeuses (fig. 27, 28, 29, pl. III). Ce sont là des observations faites depuis longtemps sur toutes les espèces de Salpes par TODARO, SALENSKY et BROOKS, et que HEIDER a mises nettement en évidence pour *S. fusiformis*.

Cette migration commence très tôt, déjà dès le stade II chez *S. finnata*, selon SALENSKY.

Il en résulte que la cavité du sac utérin est partiellement occupée par un massif cellulaire formé de blastomères isolés et enrobés chacun dans des cellules folliculeuses auxquelles SALENSKY donne le nom de calymmocytes : c'est le massif embryonnaire (fig. 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 ; fig. 27, pl. III).

Fig. 10. — Migration des cellules folliculeuses au début de la segmentation chez *S. punctata* ; d'après SALENSKY.



Les cellules calymmocytaires ou cellules folliculeuses du massif embryonnaire se multiplient très activement. La multiplication des blastomères semble, au contraire, être lente. Ces derniers se distinguent très nettement des cellules folliculeuses (fig. 27, 28, 29, 30, pl. III). Ce sont de grosses cellules isolées, à protoplasme granuleux légèrement basophile, à gros noyau clair présentant un réseau de chromatine à caryosomes dispersés. Les cellules folliculeuses sont beaucoup plus petites, leur noyau ovalaire renferme de petits granules chromatiques.

TODARO (40-41-42) avait déjà nettement distingué ces deux éléments. Il considérait les cellules folliculeuses de la masse embryonnaire comme des cellules lécithiques destinées à dégénérer et à nourrir les blastomères.

Pour SALENSKY (31-35), au contraire, les calymmocytes sont les éléments importants de l'embryogénie de la Salpe. Selon cet auteur, les blastomères seraient destinés à subir une métamorphose régressive, tandis que les cellules folliculeuses calymmocytaires seraient les gonoblastes appelés à constituer les organes. Il est vrai que, dans ses derniers travaux (37), l'auteur russe admet que les blastomères se multiplient par division "endogène" et qu'ils interviennent pour former divers tissus, le mésoderme par exemple ; les organes n'en sont pas moins formés par les cellules issues des calymmocytes.

HEIDER (11) soutient, par contre, que, dans le massif embryonnaire tel que

nous l'avons décrit, il n'y aurait plus de cellules calymmocytaires. Celles-ci, émigrées de la paroi folliculeuse aux tout premiers stades de la segmentation, ne peuvent recouvrir que superficiellement les blastomères pour disparaître bientôt, absorbées par ces derniers. Mais, se basant sur le fait que la segmentation est inégale, HEIDER admet, au contraire, que les petites cellules intercalées entre les grands blastomères sont des *micromères* à multiplication beaucoup plus rapide, les calymmocytes étant limités à la périphérie du massif embryonnaire. Il ajoute : " Ein Teil derselben ist auch wohl jedenfalls den Kalymmocyten zuzurechnen. Ich habe jedoch Ursache anzunehmen, dass ein anderer Teil dieser kleinen Zellen durch Teilung von Embryonalzellen entstanden ist und die erste Anlage des Ektoderms des Embryos darselb ". Les gros blastomères donneraient l'" Entero-mesoderm " (p. 387).

Dans le massif embryonnaire, il n'y aurait donc, selon HEIDER, que des éléments blastomériques. BROOKS (3) a donné une opinion intermédiaire entre celle de SALENSKY et celle de HEIDER. Il reconnaît bien que les petites cellules du massif embryonnaire sont des calymmocytes destinés à devenir en dernière analyse les éléments de nutrition des blastomères, mais ils échafauderaient tout d'abord une structure embryonnaire rappelant un stade ancestral du groupe des Salpes, structure qui ne tarderait pas à être supplantée par les organes blastomériques définitifs. Enfin, KOROTNEFF (16-21) a montré aussi que les petites cellules interblastomériques sont des cellules folliculeuses formant un échafaudage provisoire pour l'organogénèse proprement dite. Nos préparations nous permettent de confirmer que le massif embryonnaire est constitué non seulement de blastomères, mais d'éléments folliculeux ou calymmocytaires dont on peut suivre la migration à partir de la paroi folliculeuse jusqu'à l'intérieur de la cavité (fig. 27, 28, 29, pl. III).

A aucun moment de l'embryologie de *S. maxima*, on ne peut confondre les blastomères et les cellules auxquelles ils donnent naissance, toujours par caryocinèse, avec des cellules folliculeuses calymmocytaires. De plus, dès que les blastomères se trouvent enrobés par les cellules folliculeuses, ils présentent dans les premiers stades de la segmentation, une structure très caractéristique sur l'interprétation de laquelle les auteurs sont loin d'être d'accord (fig. 11 à 15, fig. 27, 28, 29, pl. III).

Les blastomères centraux du massif embryonnaire, c'est-à-dire ceux qui sont les plus voisins de la paroi utérine à laquelle est accolée le massif embryonnaire, conservent généralement la structure signalée plus haut : grandes cellules à protoplasme granuleux basophile entourant un grand noyau vésiculeux clair à réseau de chromatine parsemé de granulations (fig. 28, pl. III).

Les blastomères situés à la périphérie se dilatent, au contraire, et prennent vaguement la forme d'ampoule dont le petit bout est dirigé vers le centre et le gros bout vers la cavité utérine. Le petit bout proximal renferme le noyau entouré d'une zone de protoplasme dense et granuleux ; le protoplasme de la région dilatée se fragmente. Ces fragments de protoplasme sont généralement disposés en éventail, séparés par des espaces clairs, sans aucune structure définie (fig. 27, 28, 29, pl. III).

Les fragments protoplasmiques des blastomères dilatés n'ont pas toujours une disposition aussi régulière. Dans les préparations faites dans des massifs embryonnaires à différents moments de développement, on peut suivre les stades intermédiaires entre les blastomères normaux, homogènes, et les blastomères fragmentés. D'autre part, nous avons remarqué plusieurs fois que, dans de tels blastomères fragmentés, la région nucléaire à protoplasme dense était en voie de caryocinèse, tandis que la région dilatée semblait rester étrangère à cette division et sur le point de s'isoler de la masse active (fig. 29, pl. III). Aux stades ultérieurs, les blastomères présentent tous la même taille, réduite d'ailleurs, et le même aspect.

Cette fragmentation du protoplasme distal des blastomères a amené SALENSKY à conclure d'abord à une " métamorphose régressive " qui entraînerait finalement la disparition totale des blastomères, et récemment (37) à une division endogène par bourgeonnement nucléaire des blastomères. C'est peut-être cette structure aussi qui a conduit TODARO à l'idée de la gemmation des blastomères. HEIDER (11) et BROOKS (3) voient dans les parcelles protoplasmiques des blastomères dilatés, les vestiges de cellules calymmocytaires absorbées. C'est là une hypothèse déjà formulée par TODARO (40-42) qui affirme que les cellules lécithiques pénètrent en grande quantité dans le corps des blastomères où elles disparaissent. BROOKS (3) et HEIDER (11) ont, du reste, dessiné la pénétration des cellules folliculeuses dans le corps des blastomères. Enfin, HEIDER (11) signale qu'on peut retrouver dans ces fragments les noyaux des calymmocytes à tous les états de la digestion.

Nous n'avons jamais pu faire une telle constatation dans aucune des trois espèces de Salpes étudiées (fig. 27, 28, 29, pl. III). Pas plus que KOROTNEFF (17-21), nous n'avons distingué des traces de noyaux dans ces fragments, et il faut ajouter que, si la digestion des blastomères se fait par le mode vacuolaire, les dessins de BROOKS ne répondent guère à ce mode d'ingestion.

Nous pensons qu'il faut interpréter les dessins de BROOKS et de HEIDER relatifs à cette soi-disant absorption, et ceux de SALENSKY relatifs à la division endogène, comme une superposition de cellules situées en réalité dans des plans différents dans la préparation. KOROTNEFF (17-20) considère ces fragments de

blastomères comme autant de masses deutoplasmiques. D'après nos préparations (fig. 27, 28, 29, pl. III), ces fragments protoplasmiques ont la même texture et la même colorabilité que le reste du protoplasme. S'ils sont parfois disposés selon les rayons d'un éventail, ils peuvent être beaucoup plus irréguliers, et l'on a l'impression très nette qu'il s'agit d'une vacuolisation de la portion dilatée du blastomère. Contrairement donc aux lois de la segmentation, certains blastomères, tout au moins pendant les premiers stades, au lieu de diminuer de taille, se dilatent dès qu'ils sont enveloppés par les cellules folliculeuses. Cette anomalie, due peut-être à une nutrition diffusive très intense, rappelle celle que le Professeur LAMEERE (26) a signalée chez les individus nématogènes des Dicyémides, pour les cellules germinales enveloppées par l'unique cellule folliculeuse. La portion cytoplasmique du blastomère atteint par la vacuolisation se désagrège peut-être, mais la portion nucléaire reste parfaitement vivante, ainsi que le montre la caryocinèse observée dans les blastomères vacuolisés (fig. 29, pl. III).

Cette vacuolisation de certains blastomères se réalise de la même manière chez *Salpa maxima*, *fusiformis*, *punctata*, *pinnata* (fig. 11, 12, 13, 14, 15). Les dessins que nous ont laissés les auteurs en témoignent. Ils sont susceptibles d'une même interprétation, ainsi que nous l'ont confirmé nos préparations.

Chez *Salpa zonaria* et *democratica*, certains blastomères dorsaux et postérieurs sont de grosses cellules arrondies dont le cytoplasme présente deux zones, une zone centrale homogène renfermant le noyau, et une zone périphérique vacuolisée, encombrée de granules allongés ou sphériques de taille variable et basophiles.

Tous les blastomères ne se dilatent pas. Ainsi que nous l'avons rappelé plus haut, les blastomères centraux restent homogènes et conservent l'aspect qu'ils avaient au début de la segmentation ; d'ailleurs, dans les stades plus avancés de la segmentation, tous les blastomères auront le même aspect.

Nous ne pouvons confirmer les distinctions que KOROTNEFF (17-20-21) avait établies parmi les blastomères : "grosse trübe mit hellem Kern" et "kleine helle Blastomeren deren Kern mit glänzenden Körnchen versehen ist", distinctions qui porteraient non seulement sur leurs caractères morphologiques, mais aussi sur leur destinée embryonnaire. Le même auteur attribue ainsi aux blastomères de taille différente du massif embryonnaire un rôle différent, certains d'entre eux étant d'ailleurs destinés à disparaître.

KOROTNEFF donne aux blastomères organogénétiques des noms différents selon les stades du développement — blastocytes, histogènes — sans qu'il soit possible de définir nettement à quel moment un blastomère devient blastocyte, et celui-ci histogène. Peut-être pourrait-on réservier cette dernière dénomination aux blasto-

S. fusiformis (fig. 13). Si l'on en juge par les dessins de SALENSKY (34), il en est de même chez *S. pinnata* (fig. 14).

Le feuillet du cône épithéial qui enveloppe le sac embryonnaire — la caduque interne, selon TODARO — se désagrège, disparaît. Toutefois, d'après les dessins de BROOKS (3), la désagrégation du cône épithéial de *Salpa pinnata* se produirait assez lentement et ne serait terminée qu'à un stade assez avancé du développement.

Les figures de SALENSKY (35) (fig. 15), consacrées à *S. punctata*, indiquent clairement qu'ici encore le cumulus proligère, chez cette espèce, se réalise

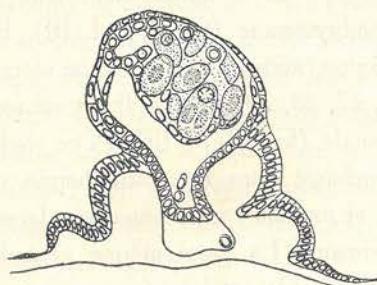


Fig. 13.

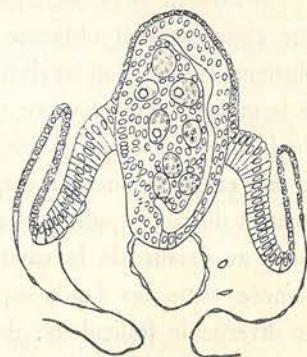


Fig. 14.

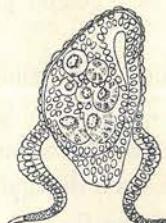


Fig. 15.

Fig. 13, 14, 15. — Formation du cumulus proligère, du bouton placentaire, de la cavité et des murailles placentaires, des replis incubateurs ; chez *S. fusiformis* (13) d'après le dessin de HEIDER, chez *S. pinnata* (14) et *punctata* (15) d'après les dessins de SALENSKY (à comparer avec les fig. 28, 29, pl. III).

selon des processus semblables à ceux décrits chez *S. maxima* ; toutefois, les replis incubateurs, chez *S. punctata*, n'enveloppent pas complètement l'embryon.

Nous possédons si peu de renseignements au sujet de *S. zonaria* et de *S. bicaudata* qu'il est très difficile d'étendre à ces deux espèces l'interprétation que nous tirons de *S. maxima*.

L'embryologie de *S. democratica* s'écarte assez bien de ce que nous venons de décrire. Cette différence est probablement liée à l'absence de repli incubateur. Le cumulus proligère reste longtemps enveloppé par le cône épithéial (fig. 1, pl. I). KOROTNEFF (17) admet même que ce revêtement épithéial subsiste

pendant tout le développement, ainsi que l'ouverture de l'oviducte. Nous discuterons plus loin ce dernier point, que nous ne pouvons confirmer.

La figure 1, planche I, représente une coupe sagittale du cumulus proligère de *S. democratica*. C'est l'aboutissement des processus décrits et dessinés par SALENSKY (31) (fig. 6, 7) et KOROTNEFF (17) pour cette espèce. La portion ventrale du sac utérin baigne dans la cavité placentaire qu'elle limite dorsalement. Elle forme un bourrelet ventral, le bouton sanguin en continuité avec la région centrale du massif embryonnaire. Au stade représenté par la figure 1, planche I, l'ouverture de l'oviducte existe virtuellement.

La figure 1, planche I, montre dans le cumulus proligère de *S. democratica*, des blastomères ventraux petits et homogènes, et des blastomères dorsaux périphériques plus dilatés. Il s'agit d'ailleurs d'une disposition générale chez toutes les Salpes, et les auteurs, KOROTNEFF (17-20-21) en particulier, ont insisté sur ce fait. Sans que l'on puisse, à ce stade, définir avec précision la destinée des blastomères, on peut toutefois, en tenant compte des stades ultérieurs, prévoir leur potentialité. Les blastomères centraux sont des éléments endoblastiques, les blastomères dorsaux des éléments ectoblastiques.

Le cumulus proligère possède un éperon que les stades ultérieurs nous amèneront à considérer comme postérieur et où se trouvent les blastomères mésoblastiques. Chez *S. democratica*, le cumulus proligère présente donc déjà à ce stade les trois groupes de blastomères qui interviendront dans l'embryogénie de la Salpe.

La polarité du cumulus proligère et la localisation des blastomères sont beaucoup moins nettes chez les autres Salpes et chez *S. maxima* en particulier.

L'embryologie de *S. democratica* est plus condensée que celle de *S. maxima*, et l'on peut dire que le cumulus proligère chez *S. democratica* correspond à un stade plus avancé de l'embryologie de *S. maxima*, celui de la constitution du blastophore que nous envisagerons dans le chapitre suivant, et dans lequel les blastomères prennent définitivement leur place ontogénétique.

Toutefois, KOROTNEFF (20) a décrit chez *Salpa fusiformis* un cumulus proligère dans lequel existerait une localisation des blastomères fort comparable à ce que nous venons de décrire chez *S. democratica*.

* * *

Avant de continuer l'étude des différents stades embryonnaires, nous envisageons un des éléments du cumulus proligère au sujet desquels les auteurs ne sont point d'accord : le bouton placentaire.

effet de séparer les blastomères en deux grands groupes : les blastomères supérieurs, généralement périphériques, encore fragmentés, qui sont les blastomères ectoblastiques, les blastomères ventraux, plus petits, homogènes, au nombre de quatre, qui sont les blastomères endoblastiques. On constate en même temps que la fente qui sépare le cumulus proligère du plafond placentaire, c'est-à-dire le massif embryonnaire de la paroi utérine, fente qui correspond donc à la cavité utérine primitive, devenue virtuelle, se dilate de nouveau. Il se constitue ainsi une cavité entre le plafond placentaire et le massif embryonnaire, c'est la "cavité supraplacentaire" que les auteurs ont généralement appelée cavité amniotique.

Ainsi que KOROTNEFF (21) l'a décrit et dessiné non seulement chez *Salpa maxima*, mais aussi chez *S. fusiformis* — et SALENSKY (37) donne des figures

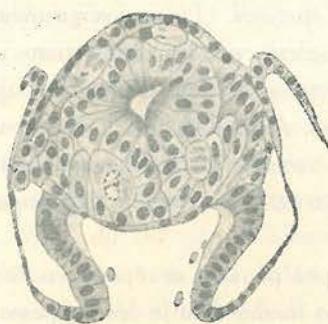


Fig. 16. — Apparition de la cavité centrale dans le blastophore de *S. maxima*; d'après le dessin de SALENSKY (à comparer avec la fig. 30, pl. III).

qui viennent à l'appui de cette interprétation, — les calymmocytes du cumulus proligère se disposent en deux feuillets : le feuillet externe, enveloppant complètement le cumulus proligère, et le feuillet interne, limitant la cavité centrale (fig. 31, pl. III). Le feuillet externe constitue à sa base un repli circulaire qui s'appuie sur le bord supérieur des murailles placentaires, soutenant ainsi le cumulus proligère au-dessus de la cavité supraplacentaire. C'est à ce moment que se produit une fente ventrale qui met en communication la cavité centrale et la cavité supraplacentaire (fig. 16).

Cette fente de communication entre la cavité

centrale et la cavité supraplacentaire passe entre deux replis calymmocytaires par lesquels le feuillet interne de la cavité centrale est en continuité avec le feuillet externe basilaire. Ces deux replis limitant la fente de communication sont les replis septaux séparant la cavité centrale de la cavité supraplacentaire, de la cavité centrale blastophorale et de la cavité amniotique.

Nous donnons au cumulus proligère ainsi transformé le nom de blastophore. Les replis incubateurs se sont développés. Ils se réunissent au-dessus du blastophore et leurs bords supérieurs se sont accolés en une crête située dans le plan médian, crête dont les auteurs ont décrit la formation depuis longtemps déjà.

b) *Accroissement du blastophore et localisation des blastomères* (fig. 31, pl. III).

A partir de ce moment, le blastophore et les replis incubateurs qui l'enve-

loppent subissent un accroissement important. Le blastophore acquiert une symétrie nettement bilatérale, il s'allonge dans le sens antéro-postérieur et son axe morphologique est orienté comme celui de la mère. En même temps, les supports ou replis supraplacentaires s'écartent fortement, agrandissant ainsi la cavité supraplacentaire. Les replis septaux qui séparaient la cavité centrale de la cavité supraplacentaire, primitivement obliques, se relèvent et deviennent horizontaux. L'ouverture ventrale qui faisait communiquer la cavité centrale avec la cavité supraplacentaire se déplace excentriquement vers l'avant, puis se ferme. La cavité centrale, en se dilatant, devient beaucoup moins régulière. Une coupe sagittale (fig. 34, pl. III) en montre la configuration. Au plafond de la cavité centrale, sur la ligne médio-dorsale, s'est constitué un bourrelet, le bourrelet dorso-médian. Les replis septaux présentent, eux aussi, deux bourrelets, renflements longitudinaux symétriques par rapport au plan médio-dorsal : les bourrelets latéro-ventraux.

Par suite de l'écartement des replis supraplacentaires, du redressement des replis septaux, la cavité supraplacentaire est devenue beaucoup plus considérable. En même temps, les murailles placentaires se sont fortement bombées et écartées. Il en résulte que le plafond placentaire est, lui aussi, agrandi. Il s'affaisse légèrement en son milieu, soutenu par le bouton placentaire. Ce dernier repose, en effet, sur le fond de la cavité placentaire et ferme incomplètement le goulot, déterminant ainsi pour le sang maternel un orifice d'entrée et de sortie dans la cavité placentaire.

Ainsi que nous l'avons signalé dans un chapitre précédent, les cellules du bouton placentaire se distinguent très nettement de toutes les autres cellules folliculeuses du blastophore : leur protoplasme est basophile et leur noyau arrondi présente un caryosome. A ses deux extrémités, antérieure et postérieure, les replis incubateurs forment deux culs-de-sac. Or, le blastophore présente à l'une de ses extrémités un éperon (fig. 34, 35, 36, 37, pl. III) qui vient se loger dans un des culs-de-sac des replis incubateurs (fig. 35, pl. III). C'est cet éperon qui permet d'orienter avec précision le blastophore. Il correspond à l'éperon que nous avons signalé dans le cumulus proligère de *Salpa democratica* et, ainsi que les stades ultérieurs le montreront, il contient les éléments blastomériques aux dépens desquels se constitueront l'éléoblaste, le péricarde, les éléments génitaux. Il s'agit donc bien de l'éperon postérieur du blastophore. Le blastophore, qui s'est donc allongé dans le sens antéro-postérieur, qui a acquis une symétrie bilatérale, présente à ce moment une polarité bien marquée. En tenant compte de cette orientation, on peut, par une série de coupes transversales, reconnaître la position que les blastomères occupent dans le blastophore. Au moment où le blastophore

observations sur cette espèce ne permettent pas de confirmer davantage, a conduit HEIDER (11) à décrire tout le blastophore comme un stade embryonnaire. Cependant, ses dessins et ceux de KOROTNEFF se montrent entièrement superposables à ce que nous venons d'établir chez *S. maxima*. Ces deux espèces sont très voisines, et leurs stades embryologiques sont comparables.

Nous avons rappelé la disposition du cumulus proligère chez *S. fusiformis*

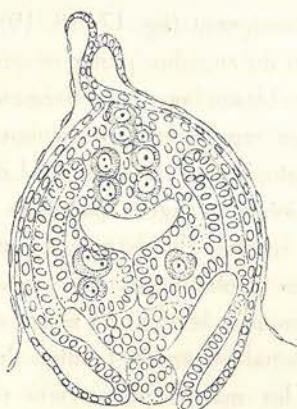


Fig. 17.

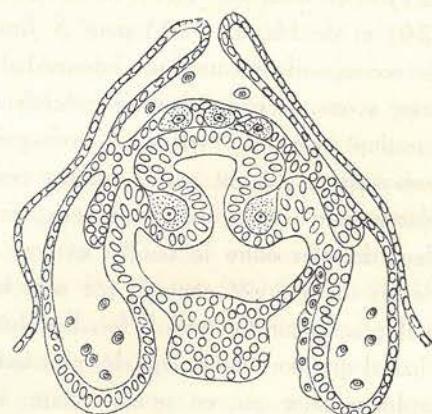


Fig. 18.

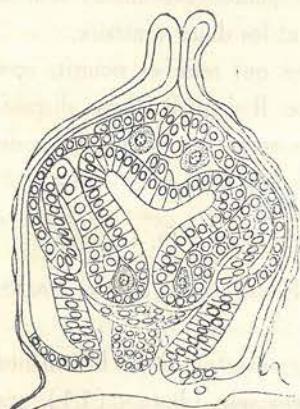


Fig. 19.

Fig. 17, 18, 19. — Formation du blastophore chez *S. fusiformis*; d'après les dessins de KOROTNEFF (17, 18) et de HEIDER (19). Apparition de la cavité centrale, de la cavité supraplacentaire, des replis supraplacentaires. Localisation des blastomères entre les feuillets externe et interne du blastophore : dorsalement, blastomères ectoblastiques; ventralement, blastomères endoblastiques (à comparer avec les fig. 30, 31, 32, pl. III).

au chapitre précédent (fig. 11, 13). Au moment où les replis incubateurs se rejoignent dorsalement pour limiter la poche incubatrice, une cavité centrale apparaît dans le cumulus proligère en même temps que la fente représentant la cavité utérine virtuelle s'ouvre pour constituer une cavité supraplacentaire entre le plafond placentaire et la masse de l'embryon (fig. 17, 18).

HEIDER (11) et KOROTNEFF (20) appellent la cavité centrale "cavité cloacale" et la cavité supraplacentaire "cavité amniotique". Autour de ces cavités, les cellules se disposent en deux feuillets (ectodermiques pour HEIDER), un feuillet externe et un feuillet interne tapissant la cavité centrale ; celui-ci selon HEIDER, serait une simple introflexion ventrale du premier (fig. 19 de HEIDER).

Cette figure représente en réalité le blastophore folliculeux. KOROTNEFF en a d'ailleurs établi l'origine folliculeuse ; ce dernier nie l'introflexion imaginée par HEIDER (11) pour expliquer la cavité centrale. Elle se réalise comme chez *S. maxima*, par dilatation d'une fissure centrale du cumulus proligère, fissure qui s'ouvre ultérieurement dans la cavité supraplacentaire (fig. 17).

Le blastophore est soutenu au-dessus de la cavité supraplacentaire par un repli circulaire du feuillet externe ventral, s'appuyant sur les bords supérieurs des murailles placentaires exhaussées. Ce sont les replis supraplacentaires entourant la cavité supraplacentaire, que HEIDER (11) a dénommés amniotiques et qui, d'après cet auteur, seraient d'origine ectodermique.

HEIDER (11), voyant dans le blastophore un embryon, y décrit minutieusement toutes les modifications qui accompagnent sa croissance, spécialement la disposition de la cavité cloacale où il signale un "obere Zipfel" qui serait l'ébauche de la future ouverture cloacale, et un "hintere Zipfel" séparé du premier par un bourrelet dorsal qui serait l'ébauche de la branchie. Les deux lèvres de l'ouverture ventrale de la cavité centrale se soudent et constituent un massif cellulaire que TODARO a appelé "bottone vitellino", que HEIDER a appelé "endopharyngealer Zellstrang". Il s'agit d'un septum folliculeux comparable à ce qui existe dans le blastophore de *S. maxima*.

Toutes ces structures sont folliculeuses et n'ont pas une valeur organogénétique proprement dite. À ce stade, on ne peut parler ni de branchie, ni de cloaque. Il n'y a pas d'embryon constitué. La cavité centrale est un simple vestibule creusé dans la masse calymocytaire, dont l'apparition doit être conditionnée par la nutrition des éléments folliculeux qui le constituent.

Les coupes sagittales de HEIDER (11) et celles de KOROTNEFF (20) montrent un blastophore identique à celui de *S. maxima*, dans lequel les blastomères en voie de segmentation sont en place.

C'est ainsi que HEIDER écrit : "Ich will hier erwähnen dass ich an dem hinteren Zipfel stets einige grössere Zellen dicht anliegend beobachtet habe, welche sich durch die Grösse und Beschaffenheit ihres Kerns auszeichnen, und den sog. Blastomeren des Stadiums (E) ähnlich waren. Ueber die Bedeutung dieser Zellen kann ich nichts aussagen". Ce massif prolongé par l'éperon du blastophore que HEIDER (11) et SALENSKY (35) considèrent comme

le "neural Knopf" est, au contraire, l'éperon postérieur mésoblastique.

Les cellules qu'il renferme, les "Keimzellen" de KOROTNEFF, sont donc les cellules mésoblastiques que nous avons décrites chez *S. maxima*. À gauche et à droite, sous la cavité centrale, se trouvent les blastomères pharyngiens, au-dessus de la cavité centrale, dans le plan médian, et latéralement, les blastomères ectoblastiques auxquels s'ajoutent antérieurement un massif médian, le massif nerveux et postérieurement un massif cloacal.

Ainsi le blastophore et la localisation des blastomères sont identiques à ce que nous avons vu précédemment chez *Salpa maxima* à ce sujet.

C. — CHEZ *SALPA PUNCTATA* FORSKAL (fig. 20, 21).

Cette espèce a été étudiée par SALENSKY (35) et KOROTNEFF (19). En utilisant les dessins de SALENSKY et en les confrontant avec ceux de KOROTNEFF, on peut considérer l'embryologie de *S. punctata* comme analogue à celle de *S. fusiformis* et de *S. maxima*. Ainsi que le reconnaît KOROTNEFF, la fente qui subsiste au-dessus du plafond placentaire et qui représente la cavité utérine, se dilate pour constituer une cavité supraplacentaire (SALENSKY, fig. 20 et 21). Le cône épithéial a disparu, la paroi du sac utérin a glissé ventralement, formant le plafond placentaire. Le blastophore est formé de deux feuillets. Le feuillet externe forme à la base les replis supraplacentaires. KOROTNEFF rejette l'idée selon laquelle les replis supraplacentaires, c'est-à-dire les replis amniotiques, seraient constitués par le feuillet externe du blastophore.

Ce n'est là qu'une discussion de détail ; nous maintenons toutefois notre interprétation, en insistant sur le fait que le repli supraplacentaire repose sur un exhaussement des murailles placentaires, c'est-à-dire que la cavité supraplacentaire est limitée latéralement par les replis du feuillet externe, mais aussi par une formation placentaire, les bords supérieurs des murailles placentaires, exactement comme chez *Salpa maxima*.

Le feuillet interne du blastophore limite une cavité centrale qui apparaît au centre du massif calymmocytaire. C'est la "Darmhöhle" de SALENSKY (45), le cloaque selon KOROTNEFF (19).

Le feuillet externe du blastophore forme un éperon que, par analogie avec *S. maxima*, *fusiformis*, *democratica* et *pinnata*, nous considérons comme éperon postérieur, quoique SALENSKY y ait vu l'ébauche du système nerveux. Cet éperon est occupé par des blastomères qui représentent évidemment des blastomères mésoblastiques. Entre les deux feuillets du blastophore, sous la cavité centrale, se trouvent localisés les blastomères endodermiques, endoblastiques, conformément à ce que nous avons décrit chez *S. maxima* à ce sujet, les blastomères

situés au-dessus de la cavité centrale étant les blastomères ectoblastiques, destinés à donner l'ectoderme, le système nerveux et le cloaque.

La cavité placentaire est fortement dilatée, son goulot étant fermé incomplètement par le bouton placentaire. De la base de la muraille placentaire se constituent les replis incubateurs qui sont, chez cette espèce, beaucoup moins accentués que chez les autres Salpes, les replis incubateurs ne se fermant jamais complètement (fig. 20, 21 de SALENSKY).

C'est-à-dire, qu'à ce détail près, le blastophore a la même origine, la même

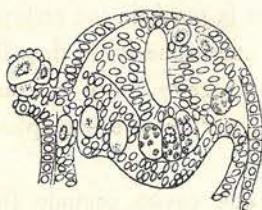


Fig. 20.

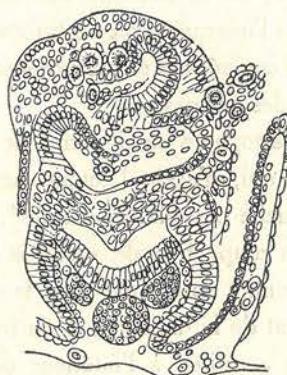


Fig. 21.

Fig. 20 et 21. — Coupe sagittale de deux stades du développement du blastophore de *S. punctata* ; d'après les dessins de SALENSKY. Apparition des cavités centrale et supraplacentaire, du toit placentaire. Localisation des blastomères : ectoblastiques, dorsaux ; endoblastiques, ventraux ; mésoblastiques, dans l'éperon postérieur du blastophore : à gauche dans la fig. 20, à droite dans la fig. 21.

constitution et la même signification que celui de *maxima*. Il faut signaler, toutefois, que les cavités centrale et supraplacentaire semblent avoir, d'après les dessins de SALENSKY, moins d'importance que chez *fusiformis* et *maxima*. Si à cette légère différence, on ajoute celle qui existe pour les replis incubateurs incomplets, on peut considérer l'embryologie de *Salpa punctata* comme intermédiaire entre celle de *maxima*, *fusiformis*, d'une part, et celle de *S. democratica*, d'autre part.

D. — CHEZ *SALPA PINNATA* FORSKAL (fig. 22 à 24).

C'est à SALENSKY (34), à TODARO (40-41-42) et plus particulièrement à BROOKS (3) que nous devons la connaissance des premiers stades embryologiques chez *Salpa pinnata*. Les dessins de SALENSKY relatifs à la segmentation chez cette espèce rappellent exactement ce que l'on a pu observer chez *Salpa*

maxima. Les processus embryologiques décrits par BROOKS, selon lesquels s'édifie le cumulus proligère, correspondent à ce que nous avons signalé chez *S. maxima* et *fusiformis*.

Si BROOKS fut l'un des premiers à attacher aux cellules blastomériques toute leur importance embryonnaire, contrairement à l'opinion de SALENSKY, il reconnaît toutefois aux cellules folliculeuses une certaine potentialité embryologique. Le massif calymmocytaire édifierait une structure ancestrale provisoire. Chez cette espèce, le blastophore serait une récapitulation embryologique et représenterait un rappel de la structure des larves d'Ascidies fixées.

Toute l'interprétation de BROOKS est tirée de l'observation de coupes frontales. Elle est concrétisée en un schéma qui, nous semble s'écarte notablement des dessins des coupes.

Le blastophore serait formé de deux couches de cellules : le "feuillet somatique", qui, d'après l'auteur, ne serait autre que la paroi du sac embryonnaire, et la couche centrale, "viscérale". Celle-ci forme une masse lobée dont la disposition en coupe frontale prend la forme d'une croix ; cette masse est suspendue par le feuillet somatique dans la cavité "amniotique" (cavité supraplacentaire) provenant de la dilatation de la fente utérine.

Il se constitue à l'intérieur de cette masse une cavité centrale (fig. 22). BROOKS (3) y voit, non un "Darmhöhle" comme SALENSKY (34), mais une cavité cloacale. Mais BROOKS considère cette cavité comme formée par la confluence de deux tubes latéro-dorsaux symétriques, nés par invagination du feuillet somatique. Pour cet auteur, ce seraient deux tubes périthoraciques, et la cavité cloacale de l'embryon de la Salpe se réaliserait donc comme la cavité périthoracique des Ascidies sociales simples.

Le blastophore de *Salpa pinnata* correspondrait à un stade embryologique d'Ascidie fixée, souche ancestrale des Salpes. Cette considération phylogénétique est défendable, nous y reviendrons ultérieurement. Mais il serait étonnant que le patrimoine héréditaire inscrit dans l'œuf soit extériorisé par des cellules folliculeuses qui réaliseraient elles-mêmes un stade ancestral que l'œuf ne présente pas.

D'autre part, le dessin (fig. 1, pl. XII de l'auteur) sur lequel BROOKS se base pour étayer son interprétation est très insuffisant.

On n'y distingue pas deux invaginations d'un feuillet somatique externe, mais deux fissures latérales de la masse viscérale du blastophore, sur l'origine desquelles il est impossible de se prononcer. Elles peuvent être fortuites et, en tous cas, sont impropre à être qualifiées de tubes périthoraciques. L'interprétation de BROOKS est une dernière concession au développement folliculeux supposé par SALENSKY pour expliquer le développement embryonnaire des Salpes.

Il ne peut être question de structure embryonnaire en ce moment où les blastomères sont encore au stade de segmentation.

Ce blastophore doit être interprété d'une façon plus simple et conformément à ce que nous avons décrit et rappelé à ce sujet chez *Salpa maxima* et *Salpa*

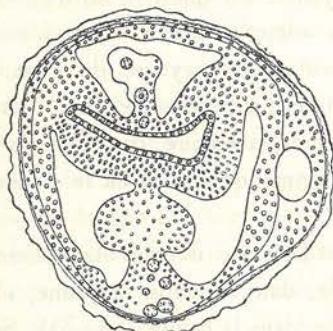


Fig. 22.

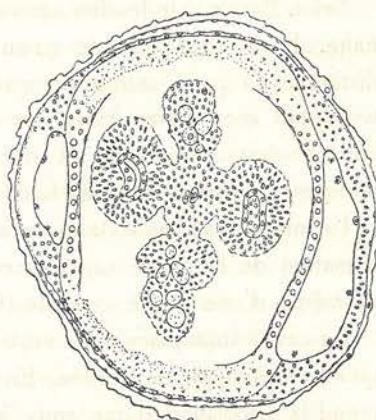


Fig. 23.

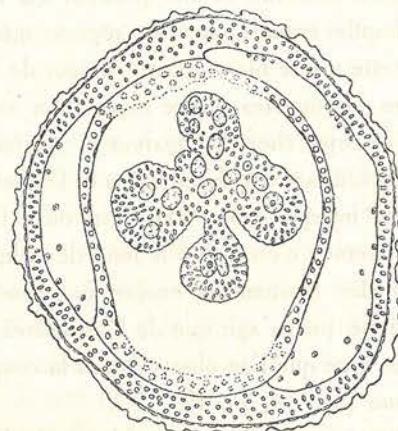


Fig. 24.

Fig. 22, 23, 24. — Coupes frontales d'un blastophore de *S. pinnata*; d'après les dessins de BROOKS.

Fig. 22. — Coupe frontale passant par les cavités centrale et supraplacentaire du blastophore.

Fig. 23. — Coupe frontale passant par la cavité supraplacentaire enveloppant la masse viscérale du blastophore et dans laquelle sont localisés, selon l'orientation admise par BROOKS,

les blastomères neuraux (au-dessus), mésoblastiques (en-dessous).

Fig. 24.

Coupe frontale passant sous la cavité centrale au point où sont localisés les blastomères pharyngiens.

fusiformis, c'est-à-dire comme le support des blastomères. Les dessins de BROOKS eux-mêmes peuvent être très facilement expliqués dans ce sens. Le blastophore est donc formé de deux couches cellulaires, le feuillet somatique et le feuillet viscéral, expressions malencontreuses qui peuvent être remplacées par celles de feuillets " externe " et " interne " (fig. 22, 23, 24).

Selon BROOKS, le feuillet externe " somatique " proviendrait du sac embryonnaire. Il est fort probable qu'au stade envisagé, il ne soit plus possible de distinguer la paroi utérine du massif calymmocytaire. La question est d'ailleurs tout à fait secondaire. Mais rien ne s'oppose à admettre que chez *S. pinnata* comme chez *S. maxima* et *fusiformis*, le massif calymmocytaire du cumulus proligère se dispose en deux feuillets, l'un externe et l'autre interne.

Le massif calymmocytaire se sépare du plafond placentaire par suite de la formation de la cavité supraplacentaire (cavité amniotique), tout en se creusant lui-même d'une cavité centrale (fig. 22).

La cavité supraplacentaire est très irrégulière et la masse interne blastophorale qu'elle enveloppe est lobulée. En coupe frontale, dans sa partie moyenne, elle prend la disposition d'une croix, à peu près libre dans la cavité (fig. 23). Son grand axe est parallèle à l'axe morphologique de la mère. Le blastophore présente donc une symétrie bilatérale et une polarité. La masse centrale blastophorale est soudée au feuillet externe dans les régions médio-dorsale et médio-antérieure. C'est dans cette masse blastophorale, autour de la cavité centrale, que se trouvent localisés les blastomères. Cette localisation est d'ailleurs conforme à ce qui fut indiqué à ce sujet chez *S. maxima* et *fusiformis* et nous pouvons la mettre en évidence en utilisant les descriptions et les dessins de BROOKS, sans en accepter toutefois les interprétations. Au point où le feuillet externe est en contact avec la masse interne, c'est-à-dire le long de la ligne médio-dorsale du blastophore, s'ègrènent des blastomères encore indépendants (c'est la fig. 1, pl. XII, de l'auteur). Il ne peut s'agir que de blastomères ectoblastiques et leur disposition est conforme à ce que l'on observe dans la coupe sagittale du blastophore de *Salpa maxima* (fig. 34, pl. III).

La branche antéro-postérieure de la masse blastophorale calymmocytaire présente des renflements que BROOKS a désignés comme étant : le " renflement ganglionnaire ", en avant de la cavité centrale ; le " renflement caudal ", situé derrière celle-ci et divisé lui-même en deux masses ; le " renflement notochordal " et le " renflement du nerf caudal ", à l'extrémité postérieure (fig. 23). Ce sont là des dénominations fantaisistes. Mais, d'après les dessins de l'auteur, on constate que chacun des renflements renferme des nids de blastomères. Ce sont ces derniers qu'il faut envisager, plutôt que les renflements calymmocytaires. Par analogie

avec ce que montrent les blastophores des autres espèces de Salpes, nous reconnaîtrons aisément les blastomères neuraux antérieurs (fig. 22, 23), immédiatement sous les blastomères ectodermiques, et en avant de la cavité centrale. Derrière la cavité centrale, les renflements notochordal et du nerf caudal signalés par BROOKS constituent un éperon postérieur fort comparable à ce que l'on a vu dans les blastophores de *S. maxima* et *fusiformis* et que SALENSKY (34) appelle d'ailleurs, chez *S. pinnata*, le "pericardial Vörsprung" (fig. 23). Les blastomères logés dans cet éperon postérieur constituent donc le massif mésoblastique. La branche transversale de la croix interne présente à ses extrémités et sous la cavité centrale, deux renflements. Dans ces renflements, sont localisés les blastomères (fig. 24). Ces nids de blastomères gauche et droit sont reliés par une trainée de blastomères qui passent sous la cavité cloacale. Ils représentent les blastomères pharyngobranchiaux que nous avons décrits chez les autres espèces de Salpes. Ainsi, en dépit des complications que BROOKS a voulu y voir, le blastophore de *Salpa pinnata*, d'après les dessins de BROOKS lui-même, est identique à celui de *S. maxima*, à l'exception de quelques modalités secondaires. Les figures tirées du travail de SALENSKY, confirment celles laissées par BROOKS et sont susceptibles d'être interprétées de la même façon.

E. — CHEZ *SALPA DEMOCRATICA* FORSKAL (fig. 2, pl. I).

a) *Formation.*

Chez cette espèce gymnogone, il ne se forme pas de blastophore comparable à celui que nous venons de décrire chez *S. maxima*, *fusiformis*, *punctata* et *pinnata*. Le cumulus proligère constitué au cours de la segmentation (fig. 1, pl. I) s'accroît sans cesse par prolifération des cellules calymmocytaires, constituant à son apogée un massif compact qui fait hernie dans la cavité cloacale maternelle. Si l'on compare la figure 2, planche I, à la figure 1, planche I, on constate que ce cumulus, tout en s'accroissant, a subi un exhaussement considérable, il a pris la forme d'une ampoule à gros bout distal, le petit bout baignant dans le sinus sanguin de la paroi maternelle, ou cavité placentaire primaire. C'est à ce stade du développement du cumulus proligère que nous donnerons le nom de blastophore, car c'est à ce moment que la localisation des blastomères se fait d'une façon définitive. Le cumulus est encore enveloppé par le cône épithéial, qui persiste donc très longtemps, à défaut de replis incubateurs. L'épithélium du cône épithéial est fortement étiré et constitue plutôt une membrane protoplasmique extrêmement mince le long de laquelle apparaissent, fortement aplatis, les noyaux en régression. L'épithélium ne reprend son aspect normal qu'à la base

du cumulus proligère, où il limite la cavité placentaire. Celle-ci, très différente de celle des autres espèces, est petite, obstruée par l'extrémité proximale du cumulus qui y descend à la façon d'un gros bouchon. Il n'existe pas non plus de véritables murailles placentaires à hautes cellules cylindriques.

KOROTNEFF (17) a représenté très exactement ce stade dans son travail. Toutefois, cet auteur y dessine l'ouverture utérine au sommet du cône épithéial. Il admet, en effet, que cette ouverture subsiste pour s'agrandir et livrer passage à l'embryon au moment de la naissance.

Nous avons bien retrouvé au sommet du blastophore une petite éminence formée par les lèvres utérines fortement accolées. L'ouverture utérine, si elle subsiste, n'est plus que virtuelle et recouverte, d'ailleurs, par des cellules qui chevauchent le point de suture. Il semble bien que l'ouverture utérine soit définitivement fermée. A un stade un peu plus avancé, d'ailleurs (fig. 11, pl. I), l'enveloppe du cône épithéial, devenue extrêmement mince, disparaît, de telle sorte que le blastophore est à nu dans la cavité cloacale.

Le blastophore est assez difficile à interpréter. Ainsi que KOROTNEFF (17) l'avait signalé, et comme le montre la figure 2, planche I, la paroi du sac utérin, au stade considéré, présente, dans la région apicale, des cellules cubiques. Elle s'amincit dans la région latérale, mais se dilate de plus en plus dans la région inférieure où elle est constituée par de grandes cellules légèrement basophiles. Cet aspect caractéristique des cellules de la portion inférieure du sac utérin doit sans doute être attribué au fait que, avant l'exhaussement du blastophore, cette portion est restée en contact avec le sinus sanguin, c'est-à-dire dans les meilleures conditions de nutrition (fig. 1, pl. I). La portion inférieure dilatée du sac utérin constitue d'ailleurs une sorte de diaphragme entre le bouton placentaire et la masse du blastophore et correspond au plafond placentaire des autres Salpes.

Le bouton placentaire est devenu un gros massif cellulaire occupant l'espace compris sous le plafond placentaire, c'est-à-dire ce qui correspond chez les autres Salpes à la cavité placentaire, de telle sorte que celle-ci est presque complètement oblitérée. Peut-être est-ce là un facteur en corrélation avec le fait que les murailles placentaires ne s'épaissent pas. Le fond convexe du plafond placentaire est recouvert d'une fine couche protoplasmique homogène, acidophile, qui se prolonge sur les bords latéraux entre le bouton et les parois placentaires. Au stade envisagé, le bouton placentaire est formé d'une portion inférieure très compacte où les cellules calymmocytaires restent basophiles grâce, sans doute, aux échanges nutritifs facilités par le voisinage du sinus sanguin. La portion supérieure est plus lâche, formée de cellules dilatées, à limites encore nettes, mais à protoplasme très pâle, acidophile. Ces cellules sont évidemment en voie de

dégénérescence et se continuent à travers le diaphragme ou plafond placentaire avec la masse centrale du blastophore, de telle sorte que l'on a l'impression d'une coulée de cellules folliculeuses blastophorales vers la cavité placentaire.

La masse centrale blastophorale, homogène aux stades précédents, présente à ce moment des zones différentes. La région centrale du massif embryonnaire est plus claire. Les caly whole cells qui la constituent sont pâles, leurs limites deviennent indistinctes. Cette région est entourée d'un revêtement de deux à trois couches de cellules périphériques où les caly whole cells sont plus foncés. Quoique les caly whole cells se multiplient encore, ces différentes zones sont l'indice d'une dégénérescence prochaine. La dégénérescence atteint d'abord la région centrale où les échanges cellulaires sont les plus lents. Les cellules présentent une colorabilité différente et une structure variable, ce qui détermine dans le blastophore plusieurs zones cellulaires, que SALENSKY avait interprétées comme autant d'ébauches organogénétiques distinctes, ectoblastique, mésodermique, nerveuse.

Les blastomères ont échappé à cet auteur. Il n'est d'ailleurs pas très aisés de les dépister. KOROTNEFF (17) fut le premier à les mettre en évidence chez cette espèce. Leur taille est réduite, ils sont peu nombreux, disséminés dans la grosse masse des cellules folliculeuses blastophorales, mais localisés déjà. Les blastomères situés dorsalement entre la paroi utérine et la portion supérieure des caly whole cells sont les blastomères ectoblastiques. Il existe des blastomères centraux à la limite des zones caly whole cellaires centrale et périphérique, et des blastomères postérieurs. Les blastomères sont basophiles, à contour irrégulier, plus grands que les caly whole cells, plus petits toutefois qu'au premier stade du cumulus prolifique. Ils ont d'ailleurs perdu les inclusions deutoplasmiques périphériques. Le noyau est grand, clair, et présente un réseau de chromatine. KOROTNEFF (17) décrit parmi les blastomères centraux des petites cellules qui seraient d'origine blastomérique et destinées à donner le mésenchyme : "diese Zellen sind klein, helle und besitzen einen deutlichen Kern...".

Dans nos préparations, nous retrouvons effectivement parmi les blastomères, des cellules devenues claires, acidophiles, à noyau très apparent. Il s'agit certainement de cellules caly whole cellaires propres à la région centrale du blastophore, c'est-à-dire celle qui est atteinte la première par la dégénérescence. D'autre part, nous verrons dans la suite comment se constitue le mésenchyme aux dépens de cellules embryonnaires ordinaires. Enfin, nous n'avons pu observer de blastomères à noyau déformé, que KOROTNEFF (17) signale comme étant en voie de désintégration: "...die deformirten Kerne stammen von den zu Grunde gegangenen Blastomeren; sie werden bald ohne Ueberrest verschwinden".

Les cellules issues des blastomères, que KOROTNEFF appelle "blastocytes", se multiplient activement pour donner ce qu'il appelle les histogènes, qui constituent les différents organes.

b) Localisation des blastomères.

Nous avons déjà dit que *Salpa democratica* présentait une embryologie condensée par rapport à celle de *Salpa maxima*.

La localisation des blastomères ou, plus exactement, l'apparition des nids blastomériques à potentialité bien déterminée se réalise chez *S. democratica* en même temps que la constitution du placenta, qui n'apparaît chez *Salpa maxima* qu'au moment de l'organogénèse. Nous signalerons, toutefois, les nids blastomériques, en laissant pour le chapitre suivant la question de la régression blastophorale et du placenta.

Au moment où les cellules blastophorales sont frappées de dégénérescence, les blastomères sont en voie de prolifération active et constituent dans la masse folliculeuse acidophile des îlots blastomériques basophiles. Dans les préparations colorées à l'hématoxyline de Regaud et Orange G, ces îlots blastomériques se détachent très nettement en bleu sur fond orange. C'est ce que montrent les figures 3 et 4, planche I, représentant des coupes sagittales dans le blastophore.

En tenant compte des stades ultérieurs, il est possible d'orienter l'embryon, de déterminer les potentialités organogénétiques des îlots embryonnaires. La coupe (fig. 3, pl. I), est médio-sagittale.

Le massif postérieur ventral est le massif mésoblastique d'où sortiront l'éléoblaste, les éléments génitaux et l'épicarde. Il correspond à l'éperon postérieur des embryons de *Salpa maxima*, *fusiformis* et *pinnata*. Son contour est assez irrégulier. Les cellules périphériques s'en détachent en mains endroits. Ce sont des cellules qui émigrent du massif mésoblastique dont elles sont issues, qui se répandent dans le milieu calymmocytaire à la façon de phagocytes. Ce sont les cellules mésoblastiques errantes qui occuperont les premières la cavité générale de l'embryon. Cette migration se poursuivra au cours de l'organogénèse et même lorsque l'embryon sera devenu libre. Elle se fera alors aux dépens de l'éléoblaste devenu une glande hématopoïétique. Les cellules mésoblastiques dérivent donc de cellules embryonnaires ordinaires et non d'histogènes spéciaux décrits par KOROTNEFF comme étant des cellules claires.

Dans la région antéro-dorsale se trouve un autre massif, le massif neural. Dans la coupe (fig. 4, pl. I) faite à droite du plan médian, apparaît un massif latéral : c'est le massif cloaco-pharyngien droit, symétrique du massif cloaco-pharyngien

gauche par rapport au plan médian. Les blastomères dorsaux formeront la voûte cloacale, les blastomères ventraux le plancher pharyngien.

Le massif mésoblastique postérieur est également entamé dans cette coupe et est en rapport avec le massif pharyngien. Les blastomères ectoblastiques (fig. 3 et 4, pl. I) se disposent en un épithélium sous la paroi du sac utérin. Les cellules de ce dernier se désagrègent d'ailleurs et forment, au-dessus de l'ectoblaste, un liséré syncytial orange. Les limites des cellules embryonnaires ne sont pas distinctes. À la périphérie, leur contour est irrégulier, à la façon des cellules phagocytaires. Les cellules embryonnaires se nourrissent des cellules folliculeuses qui se désagrègent sur place. Elles ne pénètrent pas dans le protoplasme des blastomères, elles sont absorbées par nutrition diffusive. Quoiqu'il n'y ait pas ici de cavité centrale, les blastomères prennent donc, dans la masse calymmo-cytaire, les mêmes dispositions que chez *Salpa maxima* : éperon postérieur mésoblastique, épithélium ectoblastique, massif neural, massif pharyngien gauche et droit, massif cloacal, mais les massifs pharyngiens et cloacaux présentent les rapports qu'ils acquerront chez *Salpa maxima* aux stades ultérieurs, lorsque la cavité centrale aura disparu.

Malgré l'absence de replis incubateurs et de cavité centrale folliculeuse, le blastophore des embryons de *Salpa democratica* a le même rôle que celui de *S. maxima*. Les différences qui existent à ce point de vue entre ces deux espèces correspondent à un phénomène d'accélération embryonnaire.

8. — Premiers stades de l'organogénèse.

A. — CHEZ *SALPA MAXIMA* FORSKAL
(fig. 33, 34, 35, 36, 37, pl. III ; fig. 38 à 44, pl. IV).

a) Régression du blastophore.

Tel que nous l'avons décrit au stade précédent, le blastophore de *Salpa maxima* a atteint son développement maximal. Les cellules folliculeuses qui, jusqu'à présent, ont joué un rôle étonnant, sont atteintes de dégénérescence et cèdent le pas aux blastomères qui, déjà localisés, sont sur le point de commencer l'organogénèse. Cependant, tout au début de l'organogénèse, le blastophore s'accroît encore en subissant de légères modifications.

Les murailles placentaires s'exhaussent, formant au-dessus du plafond placentaire un cône tronqué surmonté par le blastophore (fig. 25). Les replis supraplacentaires qui s'appuient sur le bord supérieur des murailles placentaires entrent en prolifération. Cette prolifération était déjà amorcée au stade précédent. Les replis supraplacentaires formaient, en effet, sur le pourtour des murailles placen-

confluer en une seule cavité médiane unique, la cavité pharyngienne (fig. 40, 41, 42, 43, pl. IV). Au début de sa formation, cette dernière présente une section transversale en forme de croissant. Son plafond en gouttière embrasse la portion ventrale de la paroi de la cavité centrale sur toute la longueur de celle-ci. La série des coupes transversales montre la configuration de l'embryon en ces différents points, tout en permettant de mettre en évidence l'aspect histologique différent des calymmocytes et des blastomères. Le feuillet pharyngien est constitué de cellules embryonnaires à cytoplasme basophile (coloré en bleu foncé à l'hématoxyline). Les parois folliculeuses de la cavité centrale sont, au contraire, formées de cellules à cytoplasme acidophile prenant fortement l'éosine ou l'orange, présentant un noyau pâle et ovalaire. La confluence des deux cavités pharyngiennes ne se fait pas en une fois. D'autre part, au cours de cette confluence, les éléments folliculeux qui, dans les stades précédents, séparaient la cavité pharyngienne, se trouvent incorporés dans la cavité médiane branchiale où ils disparaissent bientôt (fig. 41, 43, pl. IV). HEIDER (11) a signalé ce fait sous le nom d'"endopharyngeale Zellstrang" qui ne représente pas autre chose que des cellules folliculeuses en désintégration.

II. *Ectoblaste.*

Sur toute la série des coupes (fig. 38 à 44, pl. IV), on retrouve maintenant l'épithélium ectodermique. Il a pris une disposition plus précise qu'aux stades précédents. La crête blastophorale médio-dorsale qui le recouvre est fortement écartée et disparaît progressivement, si bien que l'embryon se trouve recouvert sur la ligne médio-dorsale par le feuillet ectoblastique même. Sous cet épithélium ectodermique on retrouve les vestiges du feuillet interne en voie d'histolyse.

D'autre part, l'ectoblaste se prolonge latéralement par l'ectoderme provisoire folliculeux. Au cours du développement embryonnaire, ce dernier s'efface progressivement devant l'ectoderme proprement dit qui finira par recouvrir tout l'embryon par un processus d'épibolie retardée.

III. *Mésoblaste.*

Pour se rendre compte de la formation des autres ébauches, il faut orienter l'embryon en prenant comme point de repère l'éperon postérieur. Au stade envisagé, cet éperon s'est dégagé du cul-de-sac des replis incubateurs, il se trouve complètement incorporé dans l'embryon (fig. 38 et 39, pl. IV). C'est une masse compacte, à section circulaire, formée de cellules fortement basophiles. Elle se prolonge sous la cavité pharyngienne, où elle s'étale en se déplaçant légèrement vers la gauche. En ce point, on peut y reconnaître une première

différenciation. Sous la paroi latéro-ventrale gauche du pharynx, s'est isolé de la masse mésoblastique un massif qui se creuse d'une cavité déprimée, autour de laquelle les cellules prennent une disposition épithéliale. Les stades ultérieurs du développement ne laissent aucun doute au sujet de la signification de cette cavité : c'est le péricarde (fig. 40, pl. IV). Le cœur est donc d'origine mésoblastique. La région proximale de la masse mésoblastique qui se trouve immédiatement sous le péricarde va subir, elle aussi, une nouvelle différenciation et constituer l'ébauche génitale, les "Keimzellen" des auteurs (fig. 40, pl. IV). Enfin, la région distale du mésoblaste, la plus postérieure, donnera l'éléoblaste dont nous reprendrons ultérieurement l'évolution (fig. 38 et 29, pl. IV). Entre l'ectoderme provisoire et les ébauches organogénétiques s'étend la cavité générale de l'embryon. Parmi quelques éléments folliculeux en voie d'histolyse, on distingue surtout des éléments embryonnaires mésoblastiques. Ceux-ci peuvent revêtir trois formes : cellules mésenchymateuses, cellules myoblastiques, cellules lymphocytaires.

Mais ces trois sortes de cellules sont reliées par des formes intermédiaires au point qu'il est impossible d'établir entre elles des limites nettes. Toutes semblent dériver de cellules mésoblastiques identiques : les lymphoblastes.

Des cellules mésenchymateuses étoilées relativement petites sont disposées le long des parois des organes où elles constituent des tractus ramifiés. D'autres éléments arrondis rassemblés contre la paroi gauche et droite du pharynx représentent les ébauches musculaires : ce sont les myoblastes. D'autres enfin restent libres dans la cavité générale : ce sont les lymphocytes, cellules arrondies, à noyau très gros, présentant un caryosome bien marqué, à protoplasme peu abondant et basophile. On les retrouve dans toute la cavité générale, isolés ou par groupes, surtout abondants au voisinage de la masse mésoblastique dont il a été question plus haut. Cette masse est en prolifération. Les éléments périphériques sont peu cohérents et transitent vers les éléments lymphocytaires avoisinant la masse mésoblastique.

Ces lymphocytes peuvent d'autre part atteindre une taille considérable, là où se trouvent encore des restes d'éléments folliculeux c'est-à-dire dans la région postérieure ou antérieure de l'embryon et tout le long du syncytium placentaire qui limite ventralement la cavité générale. On les voit plongés dans le syncytium qu'ils phagocytent progressivement.

L'origine des premiers éléments mésoblastiques de la cavité générale de l'embryon est encore assez difficile à établir. Proviendraient-ils de la paroi endodermique du pharynx comme on est tenté de le supposer par analogie avec ce que l'on sait de l'origine schizocœlienne du mésoderme chez les Tuniciers

fixés ? C'est d'ailleurs l'opinion de HEIDER. Il est cependant plus probable qu'ils dérivent de la masse mésoblastique postérieure dont nous avons parlé plus haut. Déjà dans le blastophore, on voit s'irradier de cette masse des éléments blastomériques indépendants dans la masse folliculeuse et qui représentent les premiers éléments mésoblastiques de la cavité générale lorsque celle-ci apparaîtra par désintégration des éléments folliculeux. D'autre part, au stade où la cavité générale est constituée, des cellules mésoblastiques libres, des lymphoblastes, sont surtout abondants au voisinage de la masse mésoblastique, en prolifération intense.

Dans les séries de coupes faites dans des embryons à ce stade, on a l'impression que les éléments périphériques émigrent vers la cavité générale. Enfin, dans les stades ultérieurs, lorsque la masse mésoblastique aura pris la disposition de l'éléoblaste, celui-ci en se dilatant refoule dans la cavité générale les cellules mésoblastiques indifférenciées, de telle sorte que l'éléoblaste peut être considéré partiellement comme une glande hématopoïétique où se constituent les éléments lymphoblastiques. En résumé les cellules mésoblastiques ou lymphoblastes issues du mésoblaste postérieur subissent dans la cavité générale des différenciations variées, devenant les éléments mésenchymateux, musculaires et sanguins.

IV. Cloaque.

Après avoir repéré les ébauches génitale, péricardique et éléoblastique, il est facile de définir les dernières ébauches embryonnaires, le cloaque et le système nerveux. Les fig. 38, 39, 40, 41, 42, pl. IV représentent quelques coupes de la série de coupes transversales faites dans un embryon à ce stade. Dans la fig. 39, pl. IV, la coupe transversale passe par la cavité centrale, très étroite en ce point, à section circulaire, et sous laquelle la paroi pharyngienne est coupée tangentielle. Le massif mésoblastique est entamé. Au-dessus de la cavité centrale se trouve un troisième massif médian indépendant : c'est le massif cloacal. Il est en réalité creusé d'une cavité comme le montre la coupe fig. 40, pl. IV, plus antérieure, et forme donc une vésicule médo-dorsale dont le plancher coiffe la paroi dorsale de la cavité centrale folliculeuse. Mais dans la région plus antérieure encore, la cavité cloacale s'ouvre dans ce qui subsiste de la cavité centrale (fig. 41, pl. IV), progressivement enveloppée par les parois latérales de la cavité cloacale primitive (fig. 42, pl. IV). De par son origine et par son organogénèse, le cloaque est uniquement blastomérique. Il se constitue dans un massif dorsal médian et ce n'est que secondairement qu'il incorpore une portion relativement étroite de l'ancienne cavité centrale du blastophore.

V. *Système nerveux.*

Au-delà du cloaque, dans la région antérieure du bourgeon, les coupes entament la vésicule nerveuse (fig. 43, 44, pl. IV). Celle-ci s'est creusée dans un massif en communication avec l'ectoderme dans sa région antérieure mais indépendant dans sa région postérieure. Ainsi constituée, la vésicule nerveuse devient indépendante et coiffe, elle aussi, la région antérieure de la cavité centrale.

Alors que la vésicule cloacale finit par incorporer une portion médiane de la cavité centrale calymmocytaire, la vésicule nerveuse reste fermée postérieurement et ce n'est que plus tard qu'elle s'ouvrira dans la région antérieure du pharynx, comme cela a été montré par les auteurs (SALENSKY, HEIDER, BROOKS, KOROTNEFF [21]).

En résumé, l'embryon à ce stade possède déjà l'ébauche de tous ses organes. Mais ces ébauches se trouvent dans une cavité générale incomplètement fermée par l'ectoderme embryonnaire ; de plus, elles restent séparées les unes des autres, soutenues par les parois folliculeuses d'une cavité centrale, médiane, antéro-postérieure.

VI. *Fentes branchiales.*

La cavité pharyngienne se dilate considérablement. Dans sa région postérieure, elle est surmontée par la cavité cloacale. Les deux cavités cloacale et pharyngienne sont séparées par une cloison double formée par le plafond pharyngien, d'origine embryonnaire, le plancher de la cavité centrale, folliculeux. Cette paroi septale, ainsi que nous l'avons vu, présente la disposition d'une gouttière ouverte vers le haut (fig. 42, pl. IV). Au cours de la dilatation pharyngienne, la gouttière s'atténue, le septum devient plan. En même temps, il se sépare des parois latérales pharyngiennes dans la région moyenne de celle-ci, de sorte que les cavités pharyngienne et cloacale communiquent par deux fentes branchiales gauche et droite séparées dans le plan médian par le septum branchial.

L'épithélium folliculeux disparaît progressivement, tandis que les bords latéraux blastomériques se relèvent, se touchent dorsalement et constituent entre les cavités cloacale et pharyngienne, le "tube branchial" en communication par ses deux extrémités avec la cavité générale de l'embryon. A ce moment, l'ectoderme enveloppe complètement l'embryon ; la vésicule nerveuse s'ouvre dans le pharynx.

Les ébauches organogénétiques primitivement séparées se trouvent en contact les unes avec les autres ; la différenciation histologique commence.

B. — CHEZ *SALPA FUSIFORMIS* CUVIER (fig. 26 = fig. 40 à 42, pl. IV).

Le blastophore de *Salpa fusiformis* subit la destinée de celui de *Salpa maxima*, ainsi qu'en témoignent les dessins des auteurs.

I. *Cloaque et pharynx.*

Ainsi que le montrent les dessins de HEIDER (11) et de KOROTNEFF (20), les massifs pharyngiens se creusent chacun d'une cavité. Ces cavités confluent bientôt en une cavité médiane pharyngienne uniquement tapissée par les blastomères (fig. 25, à comparer avec les fig. 40, 41, pl. IV). KOROTNEFF (20) admet

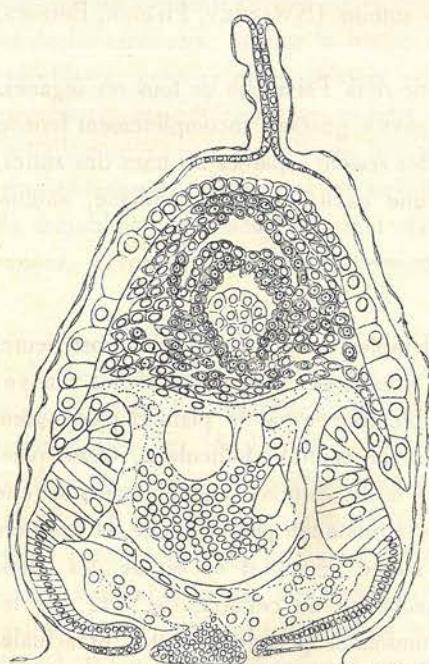


Fig. 26. — Blastophore de *S. fusiformis*, pendant l'organogénèse ; d'après le dessin de HEIDER (à comparer avec la fig. 42, pl. IV).

en plus la cavité centrale jusqu'au moment où les parois de celle-ci se trouvent être tapissées de blastomères pour constituer le cloaque (fig. 26 = fig. 40, 42, pl. IV).

Dans les dessins de HEIDER (11), on distingue très nettement la formation de l'ectoderme proprement dit. Il débute comme dans l'embryologie de *Salpa maxima* par une bande étroite épithéliale médio-dorsale (fig. 26). Il est très

que les blastomères cloacaux tapissent la cavité centrale pour constituer le cloaque. C'est pour cette raison qu'il considérait la cavité centrale comme la future cavité cloacale. Il est à remarquer, toutefois, qu'au cours de l'organogénèse, tous les éléments folliculeux régressent et que la cavité centrale subit un rétrécissement très marqué. Du reste, la cavité cloacale figurée dans la figure 11 du travail de KOROTNEFF (20) ne présente plus du tout la configuration de la cavité centrale du blastophore et l'on peut conclure que, comme chez *Salpa maxima*, le cloaque n'utilise qu'une portion réduite de la cavité centrale folliculeuse.

La désintégration du feuillet interne folliculeux blastophoral a pour effet de laisser apparaître une cavité générale entourant et rétrécissant de plus

différent de l'ectoderme provisoire constitué par le feuillet externe du blastophore (fig. 25). HEIDER (11) supposait que l'ectoderme pouvait changer de caractère histologique au cours du développement embryonnaire. Il n'a pas saisi la différence d'origine entre l'ectoderme provisoire folliculeux et l'ectoderme blastomérique. Comme chez *Salpa maxima*, l'ectoderme proprement dit s'étale latéralement à la façon d'une épibolie retardée, enveloppant ainsi la cavité générale embryonnaire formée par désintégration des cellules folliculeuses du feuillet interne.

II. *Branchie.*

Ainsi que l'a décrit KOROTNEFF (20), le pharynx et le cloaque ne sont séparés que par un septum double constitué, comme chez *Salpa maxima*, du plafond pharyngien blastodermique et du plancher cloacal folliculeux (fig. 26). Bientôt, ce septum se sépare des parois latérales pharyngiennes, comme le montrent les dessins laissés par HEIDER (11) et par KOROTNEFF (20), c'est-à-dire que le cloaque et le pharynx communiquent latéralement par deux fentes branchiales.

Au fur et à mesure que l'épithélium calymmocytaire de la branchie disparaît, les bords gauche et droit se relèvent, se rapprochent dorsalement pour constituer un tube ouvert à ses deux extrémités dans la cavité générale : c'est la branchie.

III. *Système nerveux.*

HEIDER (11) n'ayant pu observer la formation du système nerveux, s'appuie sur les dessins de SALENSKY relatifs à *Salpa pinnata* pour admettre que l'ébauche nerveuse se produit par invagination de l'ectoderme. Mais les observations de SALENSKY se rapportent à un stade où il ne peut être question d'organogénèse. Nous confirmons, au contraire, les observations de KOROTNEFF (20) selon lesquelles la vésicule nerveuse se creuse dans un massif blastomérique dorsal antérieur. D'autre part, les dessins de HEIDER (11) montrent que cette vésicule nerveuse indépendante vient s'ouvrir secondairement dorsalement dans le pharynx.

IV. *Péricarde, éléoblaste, masses génitales.*

Comme nous l'avons dit plus haut, le "Neuralknopf" de HEIDER (11) est en réalité l'éperon postérieur mésoblastique. Au cours de l'organogénèse, cette masse mésoblastique devient considérable. Comme chez *Salpa maxima*, la portion antérieure accolée à la paroi du pharynx s'individualise et donne le massif péricardique, tandis que la masse mésoblastique postérieure donnera les glandes génitales et l'éléoblaste.

HEIDER (11) avait supposé aussi que le mésenchyme se constituait aux dépens des blastomères ventraux du blastophore, qu'il appelait blastomères endo-mésodermiques. Comme chez *Salpa maxima*, il subsiste dans le blastophore des éléments embryonnaires dispersés qui occupent les premiers la cavité générale. D'autre part, nos préparations montrent que chez *S. fusiformis* comme chez *S. maxima*, la masse mésoblastique et l'épéoblaste constituent le centre de migration des cellules mésodermiques qui formeront dans la cavité générale le mésenchyme, les muscles et les éléments sanguins.

V. Le toit du placenta.

Au moment où commence l'organogénèse, les murailles placentaires se sont surélevées, supportant les replis supraplacentaires du blastophore. Comme chez *S. maxima*, ainsi que le montre la figure 25, ceux-ci entrent en prolifération, constituent un diaphragme qui se ferme progressivement et sépare la cavité supraplacinaire de la cavité générale. C'est le toit du placenta. HEIDER (11) ayant admis que les replis supraplacentaires ou "amniotiques" étaient d'origine ectodermique, conclut que le toit placentaire est ectodermique, c'est-à-dire que le placenta serait d'origine fœtale. Ainsi que nous l'avons montré au cours de cette embryogénie, les replis amniotiques sont d'origine folliculeuse, et, comme chez *Salpa maxima*, le toit du placenta est également un élément folliculeux (fig. 26). Ce toit placentaire ne tarde pas à constituer un syncytium limitant la cavité générale de l'embryon, devenant le siège de la phagocytose par les lymphocytes embryonnaires.

Il s'appuie sur le bord supérieur des murailles placentaires, lesquelles dégénèrent progressivement et interviennent dans la constitution du syncytium placentaire. La cavité supraplacinaire est occupée par des tractus syncytiaux fermés en partie par la dégénérescence du plafond placentaire. Le bouton placentaire reste fixé dans le goulot placentaire où il délimite les deux orifices d'entrée et de sortie, c'est-à-dire que le placenta a exactement la même structure que chez *Salpa maxima*.

C. — CHEZ *SALPA PINNATA* FORSKAL (fig. 27).

Dans la monographie de BROOKS (3), les planches XIII, XIV d'une part, les planches XVI, XVII, XVIII d'autre part représentent des stades embryonnaires entre lesquels existent incontestablement des lacunes. De plus, les dessins d'ensemble laissés par cet auteur manquent de précisions histologiques, du moins pour la question qui nous occupe.

Il peut donc sembler téméraire d'interpréter les dessins de l'auteur d'une façon différente, mais qui cadre mieux avec les observations que nous avons pu faire chez d'autres Salpes, spécialement chez *Salpa maxima* et *fusiformis*. Si nous le tentons toutefois, c'est dans l'espoir de montrer que les processus embryologiques des Salpes présentent une certaine unité.

I. Cloaque et pharynx.

BROOKS (3) avait décrit la cavité pharyngienne formée par la confluence, sous la cavité "cloacale" — cavité centrale folliculeuse —, de deux diverticules ventraux de celle-ci. Il est vrai que SALENSKY (34) avait une opinion tout autre. Pour lui, la cavité digestive est primitivement double. Les deux moitiés gauche et droite confluent dans la région ventrale, restant indépendantes dans leur région supérieure, formant deux "Aussackungen der Athemhöhle, welche sich später weiter entwickeln und die Anlagen der sog. Cloacalhöhle und der Kieme darstellen". Le cloaque se constitue par la confluence de ces deux "Aussackungen der Athemhöhle", donc comme chez *democratica*.

Les deux auteurs se sont cependant efforcés de décrire les modifications calymmocytaires plutôt que les blastomères à qui incombent véritablement l'organogénèse. Il en résulte qu'ils se sont attachés à des structures ne présentant rien de définitif.

D'une part, SALENSKY (34) considère que les blastomères régressent. Mais, à l'occasion de la formation des ébauches du "Darmhöhle", il représente deux épithéliums, dont l'un, interne, formé de hautes cellules, présente, d'après les dessins, une histologie absolument distincte de l'épithélium de revêtement "Darmdeckschicht", dans lequel subsistent encore quelques blastomères "Darmblastomeren die der Darmanlagen dicht anliegen" et qui donneraient le mésoderme.

L'auteur ne précise pas toutefois l'origine de ces tissus histologiquement différents, pas plus qu'il ne montre nettement, du reste, la destruction des blastomères.

BROOKS (3), d'autre part, tend à montrer que les cavités des organes se creusent d'abord dans le blastophore folliculeux, qui constitue donc un moulage parfait que les blastomères n'ont plus qu'à remplacer.

L'étude comparative des dessins de ces auteurs nous avait amené cependant à retrouver dans le blastophore de cette espèce une localisation blastomérique fort comparable à celle qui existe chez *Salpa maxima*. Il serait donc fort étonnant que l'organogénèse en fut si écartée.

Nous savons, d'après les dessins de BROOKS et de SALENSKY, que dans

chacune des branches transversales de la masse blastophorale en forme de croissant se trouve un nid blastomérique gauche et droit, que nous avons appelé, blastomères pharyngiens. Or, une cavité apparaît très vite dans un massif blastomérique, soit par séparation de ces blastomères, soit par désagrégation plus rapide des cellules folliculeuses dans le voisinage des blastomères.

Il est donc probable que les deux diverticules ventraux de la cavité centrale folliculeuse et représentés, selon BROOKS, dans la figure 23, sont en réalité deux cavités blastomériques gauche et droite, telles qu'il s'en forme chez *Salpa maxima* et *fusiformis*. Comme chez ces deux espèces, elles se fusionnent ensuite en une cavité blastomérique pharyngienne. Cette interprétation est

conforme, d'ailleurs, aux observations de SALENSKY qui, tout en méconnaissant la valeur des blastomères, signale cependant l'origine double du pharynx, et décrit les deux vésicules du "Darmhöhle" tapissé d'un endoderme distinct du "Darmdeckschicht" et qui ne peut être que blastomérique.

SALENSKY (34), il est vrai, n'a pas reconnu l'existence préalable de la cavité centrale folliculeuse signalée par BROOKS. Il en résulte que les observations et les dessins de BROOKS peuvent être interprétés de la façon suivante : les deux cavités pharyngiennes, après avoir conflué ventralement, s'accroissent vers le haut (les "Aus sackungen" décrits par SALENSKY), de façon à déboucher dans la cavité centrale qui se tapisse en même temps de blastomères cloacaux.

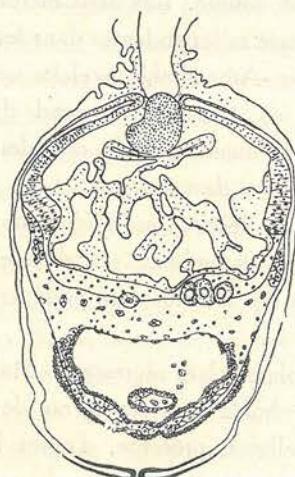


Fig. 27. — Embryon et formation du placenta chez *S. pinnata*; d'après le dessin de BROOKS (à comparer avec les fig. 11 et 12, pl. I).

centrale antérieure à l'organogénèse rendrait l'embryologie de *Salpa pinnata* intermédiaire entre celle de *Salpa maxima*, *fusiformis*, d'une part, et celle de *Salpa democratica*, d'autre part. Conformément aux opinions des deux auteurs, le pharynx et le cloaque communiquent à gauche et à droite, mais restent séparés dans la région médiane par un cylindre calymmocytaire qui se tapisse de blastomères et représente la branchie, ainsi que cela se réalise également chez *Salpa democratica* (fig. 27).

II. Système nerveux.

Les "Nervenvorsprung, Nervenanlage" trifoliés que signale SALENSKY, le

renflement ganglionnaire décrit par BROOKS, n'ont de réelle importance dans la formation du système nerveux. Ce sont là des formations calymmocytaires. Ce qui importe, c'est le massif blastomérique qui existe dans cette portion antérieure du blastophore. C'est entre ces blastomères que se creuse la vésicule nerveuse, essentiellement blastomérique et que représentent les dessins de ces auteurs.

Comme on le sait, elle débouche ultérieurement dans la région antérieure du pharynx.

III. *Ectoderme.*

Les blastomères ectoblastiques des dessins de BROOKS constituent un épithélium médio-dorsal qui s'étend latéralement par une épibolie comparable à ce que nous avons signalé chez *Salpa maxima* et *fusiformis* (fig. 27).

IV. *Mésoblaste.*

Le renflement péricardique, notochordal et gangliocaudal dont parle BROOKS, le "Pericardialvorsprung" de SALENSKY correspondent, ainsi que nous l'avons dit, à l'éperon postérieur de *Salpa maxima* et *fusiformis*. Il renferme les blastomères mésoblastiques et sont très bien représentés dans les dessins de BROOKS, ce qui témoigne en faveur de leur exactitude.

Ce sont ceux-ci qui formeront, sous l'ébauche pharyngienne, le péricarde, dont l'organogénèse doit correspondre à ce que nous avons vu ailleurs.

Les blastomères répartis dans la région distale de l'éperon postérieur interviendront dans la constitution des glandes génitales et de l'éléoblaste, que SALENSKY a homologué à la chorde des larves d'Ascidies.

Il ne peut être évidemment question, chez les Salpes, du ganglion caudal dont parle BROOKS.

V. *Désagrégation du blastophore.*

Au cours de l'organogénèse, le blastophore se désagrège, comme BROOKS (5) l'a décrit dans le détail.

Le feuillet externe, c'est-à-dire le feuillet "somatique" se désagrège d'abord, puis, au cours du développement de l'ectoderme proprement dit, ce qui subsiste du cône épithérial subit le même sort.

L'embryon se trouve alors enveloppé uniquement par son ectoderme blastomérique. Bientôt, la désagrégation atteint le feuillet interne du blastophore, c'est-à-dire le moulage calymmocytaire dans lequel étaient enrobés les différents organes de l'embryon, faisant apparaître ainsi la cavité générale de l'embryon,

qui conflue du reste, comme chez *Salpa maxima* avec la région supérieure de la cavité supraplacentaire que BROOKS appelle à tort "body cavity" (fig. 27).

Mais au début de l'organogénèse, avant que la dégénérescence ait atteint tout le blastophore, le feuillet interne blastophoral prolifère, comme le signale SALENSKY, et cette prolifération a pour effet, si l'on se rapporte aux dessins de cet auteur, de former une cloison séparant la cavité générale de l'embryon de la cavité supraplacentaire. C'est le toit placentaire. Sa dégénérescence produit un syncytium, le syncytium placentaire, dans la constitution duquel interviennent les murailles placentaires. Il entoure une vaste cavité parcourue par des tractus syncytiaux provenant de la dégénérescence du toit placentaire et du plafond placentaire, c'est-à-dire que le placenta prend exactement la même disposition que chez *Salpa maxima* (fig. 27).

D. — CHEZ *SALPA PUNCTATA* FORSKAL (fig. 28).

Les dessins des auteurs ne nous permettent pas de retracer point par point l'organogénèse de cette Salpe, mais l'identité dans la structure du blastophore avec celle des blastophores de *Salpa maxima* et *fusiformis* autorise à envisager un rapprochement entre l'embryologie de ces trois espèces.

I. *Pharynx*.

D'après le travail de KOROTNEFF (19), le pharynx apparaît sous la cavité cloacale sous forme d'une fente dilatée à ses extrémités, ce qui permet d'admettre que les deux cavités pharyngiennes latérales se fusionnent en même temps qu'elles apparaissent.

II. *Cloaque*.

Comme chez *Salpa fusiformis*, des blastomères cloacaux se disposent à la périphérie de la cavité centrale qui est utilisée, en partie du moins, comme cavité cloacale. Entre le plafond pharyngien et le plancher cloacal subsistent des éléments calymmocytaires.

Les figures 57 et 58 de KOROTNEFF (19) montrent la formation de la branchie par rupture latérale en deux fentes branchiales gauche et droite, de telle sorte qu'entre le cloaque et le pharynx ne subsiste qu'un tube dont la cavité centrale d'abord occupée par les calymmocytes communiquera avec la cavité générale de l'embryon.

III. *Système nerveux*.

Dans la figure 43 de son travail, KOROTNEFF (19) représente la cavité

branchiale ou pharyngienne et la cavité cloacale. Entre ces cavités, l'auteur a vaguement dessiné la cavité calymmocytaire à laquelle il n'attache pas d'attention. Ses dessins rappellent exactement certaines de nos préparations de *Salpa maxima* : une cavité calymmocytaire coincée entre deux cavités blastomériques dorsale et ventrale (fig. 43, pl. IV). La cavité blastomérique supérieure ne serait pas la cavité cloacale, mais la vésicule nerveuse. Celle-ci se constituerait aux dépens d'un massif nerveux, c'est d'ailleurs ce que confirme le dessin d'une coupe sagittale dans le travail de SALENSKY (45) (fig. 28). Ultérieurement, la vésicule nerveuse se met en communication avec la cavité pharyngienne.

IV. Péricarde.

Il se constitue aux dépens d'un massif de cellules accolé à la paroi latéro-ventrale du pharynx ainsi que le représente SALENSKY (35) (fig. 28). C'est l'opinion que SALENSKY avait également émise à ce sujet chez *Salpa pinnata*, mais cet auteur, dans ses derniers travaux, se rallie à l'opinion de KOROTNEFF qui admet que ce massif péricardique se constitue par prolifération de la paroi pharyngienne. Les dessins laissés par ce dernier auteur sont très peu démonstratifs. Au contraire, les rapports du massif péricardique avec le massif mésoblastique se montrent tellement semblables avec ceux que l'on constate chez les embryons de *Salpa maxima* que nous n'hésitons pas à considérer le massif péricardique comme une portion distale du massif mésoblastique postérieur, comme dans les autres espèces (fig. 28).

V. Mésoderme.

Comme nous venons de le rappeler, un massif mésoblastique existe sous le péricarde : "der subpericardiale Zellhaufen unterliegt während der beschriebenen Entwicklungsstadien keinen besonderen Veränderungen und stellt einen aus kleinen Zellen bestehenden Klumpen dar, welcher später wahrscheinlich wie bei *Salpa pinnata* mit den Zellen des Mesodermkeims zusammenfliesst".

Les cellules mésodermiques sont de deux sortes : 1^o les unes remplissent la cavité générale de l'embryon, présentant une "sternförmige Gestalt", ce sont les futures cellules mésenchymateuses, susceptibles de devenir des éléments sanguins ; 2^o d'autres cellules accolées aux parois pharyngiennes donneront les muscles.

VI. Ectoderme.

Il est évident que celui-ci ne résulte pas de ce que SALENSKY (35) appelait

l'"Ektodermkeim", et qui n'est qu'une enveloppe provisoire : le cône épithéial.

Les dessins de KOROTNEFF (19) montrent un ectoderme blastomérique se constituant comme chez *Salpa maxima*. Les cellules ectoblastiques au sommet du blastophore forment un épithélium étroit médiо-dorsal qui se prolonge par l'ectoderme folliculeux provisoire. Au fur et à mesure que l'organogénèse se poursuit, que le blastophore régresse, l'ectoderme s'étend latéralement, supplantant progressivement l'ectoderme folliculeux. KOROTNEFF (19) a laissé des figures montrant l'ectoderme folliculeux provisoire fortement vacuolaire ; cet auteur interprétabit cette vacuolisation comme l'indice d'une phagocytose

exercée par l'ectoderme folliculeux aux dépens des calymmocytes. Nous croyons qu'il s'agit simplement de la désintégration d'un tissu destiné à disparaître sous la poussée constante d'un ectoderme définitif en voie de croissance.

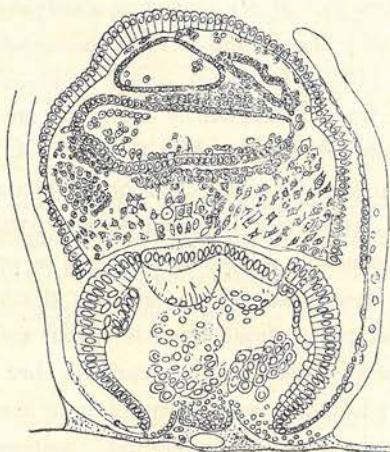


Fig. 28. — Coupe sagittale d'un embryon et du placenta de *S. punctata* ; d'après le dessin de SALENSKY.

Les deux vésicules supérieures représentent respectivement de gauche à droite les cavités cloacale et neurale sous lesquelles s'étend la cavité pharyngienne. Sous le pharynx, au pôle postérieur (à gauche) : le massif éléoblastique et contre la paroi pharyngienne : le massif péricardique.

syncytium, séparant la cavité générale de l'embryon de la cavité supraplacentaire. Celle-ci est limitée latéralement par les murailles supraplacentaires exhaussées qui, petit à petit, se transforment en syncytium placentaire. La cavité supraplacentaire confluence avec la cavité placentaire (fig. 28) et est encombrée de tractus syncytiaux provenant en partie de la régression du plafond placentaire. L'orifice du placenta est formé partiellement par le bouton placentaire au sujet duquel SALENSKY reprend la description de TODARO, accordant au bouton placentaire la

VII. Toit du placenta.

Quoique SALENSKY n'ait pas examiné la question de la destinée du blastophore, quoiqu'il existe des lacunes dans les stades qu'il a examinés, les dessins qu'il a laissés sont encore les meilleurs à ce sujet. Ils sont parfaitement superposables à ceux de *Salpa maxima*, et nous permettent de nous rendre compte de la formation possible du placenta (fig. 21 et 28).

Ainsi que le montre la figure 21, le toit placentaire doit se réaliser par prolifération des supports supraplacentaires et constitue dans la suite (fig. 28) un

faculté de donner des éléments sanguins. Il est bien probable cependant que tout se passe comme chez les autres Salpes, c'est-à-dire que le bouton placentaire dégénère et disparaît dans la cavité générale de la mère. C'est ce que montre d'ailleurs la figure 28 de SALENSKY.

E. — CHEZ *SALPA DEMOCRATICA* (fig. 3 à 12, pl. I).

a) Régression du blastophore.

Au moment où les blastomères sont localisés et sur le point d'édifier les ébauches des divers organes, le blastophore est tout à coup atteint de dégénérescence (fig. 3 et 4, pl. I). Nous aurions pu envisager ce phénomène lorsque nous avons décrit la nidation des blastomères.

Les cellules folliculeuses deviennent acidophiles, les noyaux pâles, ne présentant plus que de fins granules de chromatine. Les nids blastomériques se détachent ainsi très nettement de la masse folliculeuse, véritable masse vitelline au sein de laquelle s'ébauchent les organes (fig. 3 et 4, pl. I).

Autour des massifs blastomériques et sous l'ectoblaste, apparaissent des fissures par suite de l'histolyse des cellules calympcytaires. Elles représentent la future cavité générale.

Sous les îlots pharyngiens, la dégénérescence des cellules folliculeuses prend un autre aspect. Il se constitue un syncytium calympcytaire, fermant ventralement la cavité générale de l'embryon. C'est le toit placentaire.

Ce syncytium provient de l'histolyse du massif cellulaire supporté par le plafond placentaire et se trouvant sous la région blastomérique du blastophore. À ce stade, il est homogène, présente des contours nets, acidophiles. Cependant, il apparaît plus sombre, par suite des fins granules chromatiques épars dans sa masse, et provenant de la désintégration des noyaux (fig. 3 et 4, pl. I).

Le bouton placentaire est peu modifié. Il est toujours dans le goulot de la cavité placentaire; ses cellules sont encore basophiles. Elles ne tardent pas cependant à disparaître, absorbées dans la cavité sanguine maternelle (fig. 11, pl. I).

À ce stade envisagé, l'espace compris entre le bouton placentaire et le syncytium est fortement distendu. Cet espace correspond aux cellules pâles, en voie de dégénérescence, se trouvant entre le bouton placentaire et le plafond placentaire que nous avons signalées au chapitre précédent. Cet espace est actuellement occupé par un syncytium très acidophile, fortement étiré en tractus limitant des lacunes (fig. 11, pl. I). Il correspond à ce que nous avons appelé chez les autres Salpes cavité supraplacentaire. Celle-ci est donc limitée vers le haut, par

le syncitium placentaire ou toit placentaire ; elle est encombrée de tissus en histolyse provenant des cellules folliculeuses, et spécialement du plafond placentaire, dont les débris ont été refoulés contre l'épithélium des murailles placentaires. On distingue dans cette cavité supraplacentaire de grosses cellules basophiles à noyau clair qui sont des éléments lymphocytaires, dont nous parlerons au chapitre consacré au placenta (fig. 1, pl. I).

b) Organogenèse.

Le blastophore, quoique atteint par l'histolyse, se dilate, surtout dans sa portion supérieure, par suite de la constitution des organes embryonnaires. Pendant quelque temps encore le cône épithéial subsiste (fig. 5 à 9, pl. I) sous forme d'une membrane extrêmement mince sans structure définie ; bientôt enfin il se déchire (fig. 10 à 12, pl. I).

Les massifs pharyngiens gauche et droit ne tardent pas à se creuser et forment deux vésicules gauche et droite pharyngiennes.

Ces vésicules sont allongées dans le sens anté-o-postérieur, plus dilatées vers l'arrière. C'est ce que montrent les figures 5 à 9, pl. I, représentant des coupes transversales faites dans des embryons à des stades différents. KOROTNEFF (17), d'ailleurs, avait déjà observé ce processus, semblable à celui de l'embryologie des autres Salpes.

Les cavités ont généralement les parois internes incomplètes. Elles confluent bientôt en une cavité unique, la cavité pharyngienne (fig. 5, pl. I). Cette confluence se réalise d'avant en arrière où les cavités restent plus longtemps séparées par un massif calymmocytaire central (fig. 8, 9, pl. I). Mais dans cette région postérieure, les cavités pharyngiennes s'accroissent vers le haut en se réunissant au-dessus du massif calymmocytaire central en une cavité cloacale.

Les cavités pharyngiennes droite et gauche confluent à la fois ventralement pour former le pharynx et dorsalement pour constituer le cloaque, et entourent le massif calymmocytaire central d'un revêtement blastomérique qui deviendra la branchie (fig. 8, 9, pl. I). Cette dernière se constitue donc en même temps que le cloaque et le pharynx. Ce synchronisme est une accélération des processus organogénétiques de *Salpa maxima*. Ainsi, la branchie est un cylindre massif folliculeux entouré d'un épithélium blastomérique. Ce cylindre, au cours de la désintégration des calymnocytes, devient creux et communique en avant et en arrière avec la cavité générale.

Le massif nerveux se régularise à son tour (fig. 5, pl. I), puis se creuse d'une cavité entourée d'un épithélium régulier. La vésicule nerveuse se forme donc

d'une façon absolument indépendante de l'ectoderme et de l'endoderme. Ce n'est qu'ultérieurement qu'elle se met en relation avec le pharynx au point où se constitue l'organe vibratile, comme KOROTNEFF (17) l'a décrit, et ainsi que le représente la coupe sagittale (fig. 16, pl. II).

La cavité pharyngienne se dilate considérablement, refoule vers le haut la cavité cloacale et occupe presque toute la cavité générale de l'embryon. Il présente une section trapézoïdale ; sur ses parois latérales subsistent, pendant un certain temps, sous forme de massifs latéraux, les derniers vestiges des cellules calymmocytaires qui occupaient autrefois la cavité générale et parmi ces cellules calymmocytaires se distinguent des lymphocytes phagocytaires (fig. 10 à 12, pl. I).

Postérieurement, le pharynx se prolonge par un diverticule cylindrique dans lequel il faut voir l'origine du tube digestif (fig. 20 à 21, pl. II). Le mésoblaste prend part lui aussi à l'organogénèse. C'est un gros massif qui se prolonge sous l'extrémité postérieure du pharynx. De cette masse se différencie d'abord le massif péricardique (fig. 20 et 21, pl. II). KOROTNEFF (17) a combattu l'idée selon laquelle le péricarde serait d'origine mésoblastique ainsi que SALENSKY (35) l'avait soutenu auparavant. Pour KOROTNEFF, le péricarde serait d'origine endodermique et se constituerait aux dépens d'un diverticule postérieur du pharynx : "dass die Anlage der Perikardium jedenfalls kein solider Körper ist, und nicht aus Mesoderm entsteht, sondern eine Anfangs kaum sichtbare Ausbuchtung der Atemhöhle, welche sich bald abschnürt und als ein unbedeutendes Bläschen erscheint das dicht der Wand der Atemhöhle anliegt..." (p. 43).

Le diverticule dont parle KOROTNEFF semble bien correspondre au contraire au diverticule postérieur du pharynx qu'entament les coupes transversales et dont la lumière est parfaitement circulaire ; c'est une ébauche du tube digestif (fig. 20 et 21, pl. II).

Mais contre la face latérale gauche du pharynx se trouve un massif de cellules issues du mésoblaste. Ce massif se creuse et donne la cavité péricardique, c'est-à-dire que le péricarde se constitue chez *Salpa democratica* comme chez *Salpa maxima*, *fusiformis* etc...

Le reste du massif mésoblastique se différencie d'une part en éléments génitaux, d'autre part en éléoblaste (fig. 21, pl. II). Le massif génital se trouve ventralement à droite du cœur et repose sur la paroi de l'éperon postérieur de l'embryon au niveau de l'échancrure qui sépare ce dernier du placenta. L'éléoblaste occupe toute la cavité de l'éperon postérieur (fig. 16, 20, 21, 22, 23, pl. II). À ce stade, il est encore assez compact ; nous reprendrons l'étude de son histologie dans un prochain chapitre. Signalons toutefois que dès le début de

l'organogénèse, des cellules se détachent du massif mésoblastique pour pénétrer dans la masse calymmocytaire qu'elles digèrent (fig. 3, 4, pl. I). Elles constituent les premières cellules du mésoderme dans la cavité générale de l'embryon. Cette migration est nettement visible à ce stade, mais elle s'intensifie lorsque l'éleoblaste est complètement constitué. Ces cellules mésoblastiques libres sont les cellules initiales aux dépens desquelles se constituent les éléments sanguins, les cellules mésenchymateuses, les myoblastes et les organes viscéraux annexés au tube digestif (fig. 16, 22, 23, pl. II).

9. — Conclusion : ontogénèse chez les Salpes (fig. 1 à 12, pl. I ; fig. 27 à 37, pl. III ; fig. 38 à 44, pl. IV).

Chez toutes les espèces de Salpes, les cellules folliculeuses envahissent la cavité utérine où l'œuf se segmente. Ces cellules folliculeuses ou calymmocytes en prolifération caryocynétique active, isolent les blastomères à division plus lente et forment le blastophore folliculeux, véritable galle folliculeuse soutenue et entretenu par la mère. Chez *S. bicaudata*, l'émigration des cellules folliculeuses dans la cavité utérine, paraît beaucoup moins importante.

Le blastophore peut être massif (*S. democratica*) et alors il se trouve, du moins dans les derniers stades, au maximum de sa croissance, à découvert dans la cavité cloacale maternelle : Salpes gymnogones. Mais très souvent, il se creuse d'une cavité centrale, vestibule favorisant les échanges nutritifs dans le massif blastophoral. C'est ce qui se produit chez *S. maxima*, *fusiformis*, *pinnata* : Salpes thécogones. *Salpa punctata* semble n'avoir qu'une cavité centrale blastophorale réduite, intermédiaire en cela entre les Salpes à blastophore massif et les autres espèces. Elle l'est encore à un autre point de vue. Dans les espèces de Salpes où le blastophore est creux, celui-ci se trouve être enveloppé dans une cavité incubatrice maternelle formée par deux replis de l'épithélium cloacal maternel, d'où le nom de Thécogones. Ces deux replis se réunissent au-dessus du blastophore (fig. 26) ou se soudent en une crête sagitto-dorsale (*S. maxima*, *fusiformis*), de telle sorte que la cavité incubatrice est close. Or, chez *S. punctata*, ces replis incubateurs sont incomplets, la cavité incubatrice n'est jamais fermée dorsalement.

Ce blastophore présente un plan de symétrie bilatérale, dont l'axe de polarité correspond à celui de la mère.

C'est dans ce blastophore que les blastomères isolés se localisent. Après la segmentation très aberrante, les blastomères sont tous semblables. Ils sont répartis en massifs isolés, à potentialité précise :

a) DEUX MASSIFS PHARYNGIENS, latéro-ventraux, qui se creusent chacun en une vésicule. Les deux vésicules pharyngiennes confluent ventralement. Dans la région postérieure, elles s'élèvent en deux diverticules dorsaux qui, à leur tour, confluent par leur sommet en une cavité médiane dorsale, la cavité cloacale. Ainsi la cavité pharyngienne ventrale et le cloaque dorsal, de par le processus de leur formation, communiquent à gauche et à droite d'une portion folliculeuse, cylindrique, massive, tapissée périphériquement de cellules blastomériques et qui représente la branchie. Le pharynx, le cloaque et la branchie se constituent donc presque synchroniquement. C'est ce qui se passe chez les formes à blastophore massif, nu, les gymnogones telles que *Salpa democratica*.

Chez les espèces à blastophore creux, la cavité centrale folliculeuse sépare les massifs pharyngiens latéro-ventraux du massif cloacal. Il existe donc des blastomères cloacaux indépendants des blastomères pharyngiens. Il en résulte que les deux vésicules pharyngiennes confluent et constituent uniquement une cavité pharyngienne médio-ventrale. Les blastomères cloacaux délimitent une cavité cloacale dorsale indépendante qui s'approprie partiellement la cavité centrale folliculeuse. Secondairement, les deux cavités pharyngienne et cloacale viennent en contact et restent séparées par un septum formé du plafond pharyngien. Ce n'est que plus tardivement que ces deux cavités communiquent entre elles. Les espèces à blastophore creux, enveloppé dans une cavité incubatrice, les théco-gones, ont donc une embryologie plus dilatée. C'est le cas pour *S. maxima*, *fusiformis*, *punctata*. Toutefois, d'après l'interprétation que nous avons tirée des dessins de SALENSKY et de BROOKS, il semble bien que chez *Salpa pinnata*, les vésicules pharyngiennes ventrales envoient chacune un diverticule dorsal droit et gauche qui s'ouvrent dans la cavité centrale au moment où celle-ci est utilisée partiellement comme cloaque. C'est-à-dire donc que, au point de vue de la formation de la branchie et du cloaque, *S. pinnata* serait intermédiaire entre *S. democratica* et *S. maxima*, *fusiformis*, etc.

b) DES MASSIFS ECTOBLASTIQUES :

1. Le *massif nerveux* situé antérieurement et indépendant. Il se creuse d'une vésicule qui vient s'ouvrir secondairement dans la région antérieure du pharynx.

2. Le *massif cloacal* qui n'est indépendant que dans les formes à vésicule centrale, à embryologie dilatée et dont nous avons parlé plus haut.

3. L'*ectoderme* formant dans la région dorsale du blastophore, le long de la ligne médio-dorsale, un épithélium qui, progressivement, enveloppe tous les organes de l'embryon par une sorte d'épibolie retardée.

c) UN MASSIF MÉSOBLASTIQUE ventral postérieur médian, constituant d'avant en arrière :

1. Le péricarde accolé au côté droit du pharynx.
2. La masse génitale.
3. L'éléoblaste.
4. Les éléments mésodermiques de la cavité générale.

Les calympocytes n'interviennent donc pas dans l'embryogénèse proprement dite. Les tissus embryonnaires sont constitués uniquement par les blastomères. Chez *S. bicaudata*, il semble d'ailleurs que les cellules folliculeuses aient un rôle plus effacé encore.

Ainsi, la plupart des organes se constituent indépendamment les uns des autres. Quoique isolés, les blastomères ne réalisent pas cependant un phénomène de polyembryonie, mais au contraire les ébauches des différents organes qui, lorsqu'ils viendront en contact l'un avec l'autre, par suite de la désintégration des éléments folliculeux qui les séparent, formeront un embryon complet parfaitement harmonisé. Toutefois, l'histogénèse, c'est-à-dire l'orientation que prendra la différenciation des cellules toutes semblables de ces diverses vésicules organogénétiques, ne se manifestera que lorsque ces organes seront en contact. Elle apparaît ainsi être fonction de leur corrélation.

II. — LE PLACENTA

A. — CHEZ *SALPA MAXIMA*

a) Formation.

1. — La première indication du placenta, chez *Salpa maxima*, consiste dans une dilatation du sinus sanguin de l'oviducte, au niveau du cône épithéial et dans lequel est suspendu par son sommet le sac utérin, contenant la masse embryonnaire. Cette cavité sanguine a été appelée "placentaire" par les auteurs (fig. 1, pl. I ; fig. 27, 28, 29, 30, pl. III). Elle ne joue cependant qu'un faible rôle dans la constitution du placenta. Il serait préférable de l'appeler cavité sanguine maternelle, ou cavité placentaire primaire. Lors de la formation du cumulus placentaire, la cavité placentaire se dilate par suite du déplacement du sac utérin qui fait hernie dans le cloaque maternel au sommet du cône épithéial distendu et dans lequel il est comme enchassé (fig. 28, 29, pl. III).

De plus, les parois latérales du cône épithéial qui limitent la cavité placentaire, se bombent vers l'extérieur, leurs cellules deviennent cylindriques. Ces parois, épaisses et bombées tout en restant épithéliales, constituent ce que les auteurs ont appelé les "murailles placentaires". Elles supportent, en effet, sur leur bord supérieur, au-dessus de la cavité placentaire, le sac utérin. Par suite de la croissance du massif embryonnaire, la paroi utérine se déchire au pôle

antérieur et glisse vers le bas où elle forme, dans la cavité placentaire primaire, un repli coincé entre les bords supérieurs des murailles placentaires. Ce repli, d'abord creux, devient massif et constitue le " bouton placentaire ", ce que TODARO avait appelé le bouton sanguin, exprimant par là que ce dernier intervenait dans la formation des éléments sanguins. Nous verrons ultérieurement sa destinée. En ce moment, il est suspendu à la voûte placentaire comme un battant de cloche (fig. 28, 29, pl. III).

Le massif embryonnaire s'accroissant sans cesse, le sac utérin glisse de plus en plus ventralement et vient se souder au bord supérieur des murailles placentaires pour participer à la formation d'une voûte placentaire que les auteurs ont appelée le " plafond placentaire " (fig. 30, pl. III).

Par suite de l'écartement des murailles placentaires, le plafond placentaire présente une certaine étendue. Il supporte le cumulus proligère, tandis que de sa région centrale, le bouton placentaire descend dans la cavité placentaire.

Au cours de sa croissance (fig. 31, pl. III), le cumulus proligère se surélève au-dessus du plafond placentaire, par apparition d'une cavité supraplacentaire située entre le plancher du blastophore et le plafond placentaire et que SALENSKY et HEIDER avaient dénommée " cavité amniotique ". Elle est limitée latéralement par un repli circulaire du blastophore, le repli supraplacentaire, qui soutient le blastophore au-dessus de la cavité supraplacentaire en s'appuyant sur le bord supérieur des murailles placentaires. Au stade où le blastophore a acquis tout son développement, stade où les blastomères localisés dans le blastophore commencent leur organogénèse, les murailles placentaires s'exhaussent et forment au-dessus du plafond placentaire un cône supraplacentaire surmonté à son tour par les replis supraplacentaires. Cet exhaussement des murailles placentaires a pour effet d'accroître encore la cavité supraplacentaire. Par contre, la cavité placentaire, quoique fortement dilatée en largeur, s'est affaissée ; le bouton placentaire y descend jusqu'au goulot où il sépare les deux ouvertures d'entrée et de sortie pour le sang maternel (fig. 31, pl. III).

Le plafond placentaire est resté mince, formé d'une couche de cellules cubiques, et affaissé en son centre où il présente un bourrelet superposé au bouton placentaire. D'autre part, les replis supraplacentaires prolifèrent et constituent un septum qui divise la cavité supraplacentaire en une cavité inférieure, la cavité supraplacentaire proprement dite, et une cavité supérieure, la future cavité générale de l'embryon. Ce septum a été appelé par les auteurs le " toit placentaire ". Il est supporté par les murailles placentaires exhaussées et limite donc ventralement la cavité générale de l'embryon. Il s'épaissit, au point qu'il oblitère partiellement la cavité supraplacentaire (phot. B).

C'est à ce moment que tout le blastophore est atteint de dégénérescence et disparaît progressivement, supplanté par l'embryon proprement dit dont la croissance est rapide. Il ne subsiste du blastophore que tout l'appareil placentaire que nous venons de décrire reliant l'embryon aux tissus maternels, et qui, subissant lui-même l'histolyse, servira à nourrir l'embryon.

Cet appareil placentaire est donc constitué :

1^o d'une cavité placentaire primaire maternelle, large et affaissée, où le sang maternel circule, entrant et sortant par deux orifices déterminés dans le goulot placentaire par le bouton placentaire. La cavité placentaire est limitée latéralement par les murailles placentaires fortement épaissees, et dorsalement par le plafond placentaire supporté par le bouton placentaire ;

2^o d'une cavité supraplacentaire folliculeuse limitée latéralement par les murailles placentaires exhaussées et dorsalement par un toit placentaire supporté par ces murailles placentaires. Très épaisse dans sa région centrale, le toit placentaire oblitère partiellement la cavité supraplacentaire.

Tous ces tissus sont d'origine folliculeuse à l'exception des murailles placentaires qui proviennent de l'épithélium cloacal de la mère. Les tissus folliculeux sont formés de tissus acidophiles à noyau ovalaire, parsemé de petits granules chromatiques ; cependant, le bouton placentaire, à tous les stades de son développement, est constitué de cellules fortement serrées, plus basophiles, à noyau présentant un caryosome. Cet aspect si spécial du bouton placentaire est probablement dû au fait qu'il est situé en plein sinus sanguin, entre deux courants sanguins, et présente ainsi un métabolisme plus actif (phot. B).

Nous retrouvons une disposition semblable du placenta chez *Salpa fusiformis*, *pinnata* et *punctata*.

Les figures 6, 11, 21, 27, 29, du travail de HEIDER (11) et tout particulièrement la figure 25 reproduite dans le texte, permettent de se rendre compte que les structures placentaires s'édifient chez *Salpa fusiformis* de la même façon, et sont constituées des mêmes éléments que chez *Salpa maxima*. Il est vrai que HEIDER admet que le toit placentaire est d'origine embryonnaire ectodermique, mais ce n'est là qu'une conséquence de l'hypothèse initiale de HEIDER, selon laquelle le cumulus proligère est uniquement constitué d'éléments blastomériques.

Les figures 27 et 28 (tirées de taf. 23 du travail de SALENSKY [35]) nous confirment entièrement dans l'idée que le placenta de *Salpa punctata* est comparable à celui de *Salpa maxima*.

Enfin on arrive encore à la même conviction en examinant comparativement les figures données par SALENSKY (34) et par BROOKS (3) au sujet de *Salpa*

pinnata. Il est vrai qu'il subsiste des lacunes dans les observations relatives à cet organe annexe ; mais nous avons vu que les premiers stades, correspondant à la formation de la cavité placentaire et les derniers stades au cours desquels se constitue le toit placentaire (fig. 26, dans le texte), rappellent ce qui se réalise chez *Salpa maxima* et autorisent à les relier par des processus semblables à ceux que nous avons décrits à ce sujet dans les espèces précédentes.

Nous pouvons donc étendre au placenta de ces espèces les observations faites chez *Salpa maxima*.

2. — *Syncytium placentaire*.

Au stade où les deux cavités pharyngiennes confluent en une seule cavité, c'est-à-dire lorsque l'organogénèse commence, le blastophore folliculeux régresse. L'histolyse atteint le placenta et débute par le toit placentaire. En effet, celui-ci constitue bientôt un syncytium homogène acidophile. Toute limite cellulaire a disparu. Des noyaux subsistent encore et occupent des régions plus inférieures du syncytium où ils sont en picnose. Ce syncytium s'étend donc sous la cavité générale de l'embryon où il présente une limite assez nette. Il repose sur les bords supérieurs du cône placentaire, c'est-à-dire des murailles placentaires exhaussées dont nous allons voir le rôle (phot. A et B, fig. 25, 26, 28).

Dans la cavité supraplacentaire, l'histolyse a atteint également les éléments qui, descendus du toit placentaire, l'obstruaient partiellement, de sorte que le syncytium du toit placentaire se prolonge dans toute la cavité supraplacentaire sous forme d'une masse syncytiale lacunaire.

A ce syncytium de la cavité placentaire s'ajoutent bientôt les éléments du plafond placentaire. Celui-ci subit, en effet, une dégénérescence totale. On le voit se maintenir quelque temps encore dans la masse syncytiale environnante, mais ses cellules se dilatent progressivement et deviennent pâles, leurs limites s'estompent, les cytoplasmes confluent (phot. A et B, fig. 26, pl. II, fig. 25, 26, 28 dans le texte). Bientôt la cavité placentaire primaire et la cavité supraplacentaire se confondent en une seule grande cavité, la cavité placentaire secondaire ou cavité placentaire proprement dite. Elle est limitée par les murailles placentaires, séparée de la cavité générale de l'embryon par le toit syncytial du placenta, oblitérée en partie par une énorme masse syncytiale lacunaire où l'on trouve des vestiges nucléaires en picnose et en voie de désintégration. Cette cavité placentaire communique avec la cavité haemocœlique maternelle par les deux orifices du goulot ventral ; si bien qu'à cette masse syncytiale s'ajoutent les éléments sanguins maternels des leucocytes à plaquettes vitellines amenés dans la cavité placentaire par le fort courant sanguin maternel. Ces leucocytes restent parfois

accolés au plafond placentaire, mais le suivent dans son histolyse. Seul le bouton placentaire conserve son aspect initial. Ses cellules restent basophiles et tranchent nettement avec le reste des éléments folliculeux en dégénérescence. Il prolonge le syncytium placentaire.

b) Accroissement de la masse placentaire.

Ainsi constitué, le placenta forme une masse considérable, de beaucoup supérieure au volume de l'embryon. Celui-ci est étalé sur son placenta comme un embryon de poulet sur la vésicule ombilicale. Corrélativement à la croissance de l'embryon, le placenta s'accroît lui aussi et acquiert une taille qui peut être plus de quatre fois supérieure à celle qu'il présentait au stade que nous venons de décrire, correspondant donc au début de l'organogénèse.

L'accroissement de cette masse syncytiale en voie d'histolyse ne peut se faire que par apport d'éléments étrangers, mais aussi par dilatation de la cavité placentaire secondaire représentée par les lacunes intersyncytiales où circule le sang maternel.

I. Par apport maternel.

L'intervention maternelle est surtout importante grâce à la part prise par les murailles placentaires dans la constitution du syncytium placentaire (phot. A, B, fig. 26, pl. II).

Les murailles placentaires restent épithéliales, formées d'une seule couche de cellules. Ces cellules sont cubiques, petites dans la région basilaire où les murailles placentaires, trop faibles pour supporter tout le poids de l'embryon et du placenta, se sont affaissées et plissées. Mais les cellules s'épaissent, deviennent cylindriques, fortement comprimées dans la région du col placentaire où elles supportent toute la région du toit syncytial du placenta.

Corrélativement à leur dilatation progressive, c'est-à-dire au fur et à mesure qu'elles s'élèvent vers le toit placentaire, les cellules des murailles pâlissent, deviennent de plus en plus acidophiles. Les noyaux qui, dans la région basilaire sont presque sphériques, à granules chromatiques dispersés, s'allongent, s'étirent dans la région supérieure. En même temps, ils deviennent plus foncés, la chromatine se condense en un ou deux granules compacts entourés d'une zone claire. Ces noyaux allongés et minces s'étranglent et, dans la région supérieure, en contact avec le toit syncytial, ils se fragmentent en petites masses ovalaires basophiles, renfermant, dans une sphère claire, un caryosome. Ces petites sphères ne tardent pas à devenir entièrement compactes (fig. 26, pl. II). Les limites cellulaires des murailles, très nettes dans la région basilaire et dans

la région moyenne, s'estompent à ce niveau. Leur cytoplasme conflue avec celui du syncytium, à la constitution duquel elles prennent donc part. Les masses nucléaires en picnose se répandent dans le syncytium placentaire et se condensent progressivement en une épaisse traînée basophile qui partage transversalement la masse syncytiale. Cette traînée nucléaire en picnose et en voie de désintégration s'affaisse dans la région centrale et remonte vers la périphérie au niveau du sommet des murailles placentaires où s'ajoutent constamment des éléments nucléaires à tous les stades de la picnose (phot. A et B, fig. 26, pl. II).

Le syncytium placentaire, constitué au début uniquement d'éléments folliculeux, absorbe donc insensiblement les murailles placentaires. Leurs cellules, au fur et à mesure qu'elles s'élèvent vers le toit syncytial, se dilatent, subissent progressivement l'histolyse, de telle sorte qu'au sommet des murailles placentaires, elles sont prêtes à mêler leurs éléments en dégénérescence à la masse syncytiale.

L'apport maternel se réalise aussi, mais d'une façon moins importante, par les éléments sanguins entraînés par le courant sanguin maternel interplacentaire, et qui se fixent entre les trabécules syncytiaux. Ce sont des lymphocytes et des leucocytes. Dans les espaces interplacentaires, on trouve surtout des leucocytes à petit noyau picnotique, à cytoplasme dilaté et entièrement encombré de plaquettes trapézoïdales acidophiles. Ces leucocytes se détruisent sur place et leurs éléments entrent dans la constitution du placenta.

Il existe d'ailleurs des éléments intermédiaires entre les lymphocytes proprement dits et les leucocytes à plaquettes ; nous en parlerons au chapitre suivant. Les lymphocytes peuvent pénétrer dans la masse syncytiale, et ce phénomène devient important pour les lymphocytes embryonnaires. Le protoplasme des lymphocytes pénétrés devient acidophile, se confond avec le syncytium, tandis que le noyau se dilate, entre en picnose, entouré dans le syncytium par une zone claire.

II. *Par apport embryonnaire.*

La masse syncytiale s'accroît encore par apport d'éléments embryonnaires, sous forme de cellules mésoblastiques libres venant de la cavité générale, de véritables lymphocytes (phot. A, B, fig. 26, pl. II).

Le syncytium placentaire exerce une attraction sur les éléments mésoblastiques lymphocytaires de la cavité générale de l'embryon. Ceux-ci viennent, en effet, recouvrir la surface du syncytium formant un revêtement irrégulier, mais très net, les lymphocytes étant basophiles tandis que le syncytium est acidophile. Ces

lymphocytes sont de petites cellules arrondies ou fusiformes, à noyau présentant un caryosome net. Ils sont en caryocinèse. Ils pénètrent progressivement dans la masse syncytiale. On peut suivre sur les préparations tous les stades de cette pénétration. La figure 26, planche II, en donne un exemple. Cette pénétration peut être individuelle, le lymphocyte avançant dans la masse syncytiale un pseudopode effilé ou étalé, qui creuse dans le placenta une cavité où le lymphocyte s'installe tout entier. Parfois, la pénétration est massive. Les lymphocytes perforent la masse protoplasmique histolysée, par nutrition diffusive et non par nutrition vacuolaire, telle qu'on la décrit généralement dans le phénomène de phagocytose. Au fur et à mesure que les lymphocytes s'avancent dans la masse placentaire, ils grossissent, leur cytoplasme reste basophile, mais se dilate en devenant granuleux ; le noyau grossit également et présente un ou deux gros granules chromatiques irréguliers.

Pendant que le lymphocyte s'empâte dans le placenta, tout en le digérant, il atteint une taille considérable, qui marque pour lui le moment de la régression. Le cytoplasme, primitivement basophile, présente des trabécules, des canaux intracytoplasmiques, et devient peu à peu acidophile, puis se confond progressivement avec le syncytium environnant. Le noyau résiste plus longtemps, mais la chromatine se condense de plus en plus, la membrane nucléaire s'estompe et il ne subsiste plus que des fragments de chromatine qui se dispersent dans le syncytium, puis disparaissent. C'est ce que montrent les microphotographies A et B et la figure 26, planche II.

Ainsi les lymphocytes embryonnaires sont attirés en masse, par chimiotaxisme, vers la masse en dégénérescence dans laquelle ils pénètrent par nutrition diffusive ; mais, une fois enrobés, ils grossissent et dégénèrent sur place, accroissant ainsi la masse syncytiale.

* * *

Le placenta s'accroît donc par apport maternel et embryonnaire en même temps que sa cavité se dilate. Mais tandis que, jusqu'au début de l'organogénèse, il occupait un volume nettement supérieur à celui de l'embryon, ce dernier prédomine à son tour, la vitesse de croissance des deux éléments étant très différente. La prolifération des murailles placentaires est moins rapide que l'histolyse, qui atteint bientôt les murailles placentaires sur toute leur longueur, de telle sorte que la cavité placentaire se trouve enveloppée de toutes parts par un syncytium périphérique.

C'est à ce moment que la masse placentaire devient tout à fait sphérique. En même temps, les deux lèvres latérales de l'endostyle se rapprochent pour former

le sillon endostylaire, l'ectoderme se ferme à la façon d'un diaphragme au-dessus du placenta. Celui-ci ne reste en rapport avec la cavité générale de l'embryon que par un pédoncule creux, pédoncule placentaire ombilical. Le placenta continue à s'accroître lentement et apparaît comme une boule d'un blanc opaque suspendue sous la région supérieure de l'endostyle (fig. 29).

Il est formé par un syncytium cortical sphérique, en contact avec le liquide sanguin embryonnaire qui arrive et retourne à la cavité générale de l'embryon par deux sinus du pédoncule placentaire, de sorte que, tout en étant suspendu sous

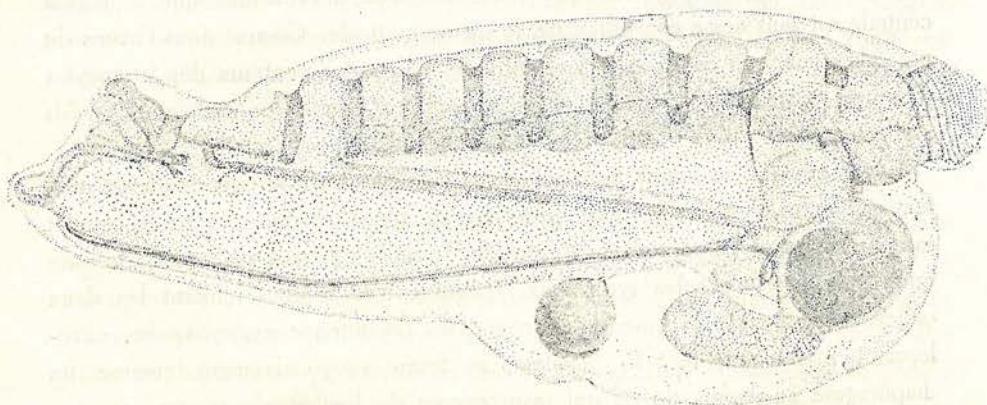


Fig. 29. — Jeune oozoïde quittant le blastozoïde maternel, emportant sous l'endostyle le placenta sphérique, enrobé dans la tunique ventrale et relié par un pédoncule placentaire à la cavité générale de l'embryon. Éléoblaste au maximum de sa croissance, prolongeant ventralement le nucléus viscéral sous la forme d'une crosse. En avant du nucléus viscéral, le prolongement endostylaire stolonial incurvé vers le haut.

l'embryon, le placenta n'en est pas moins dans un diverticule ventral sous-endostylaire de la cavité générale de l'embryon. Ce syncytium cortical limite une masse syncytiale trabéculaire qui représente la cavité placentaire secondaire. Celle-ci communique à sa base par les deux orifices du goulot placentaire avec la cavité générale sanguine de la mère. À la surface du placenta, circule donc du sang embryonnaire, et dans le placenta, à travers un labyrinthe de lacunes, arrive du sang maternel, les deux liquides étant séparés par le syncytium cortical.

Le syncytium cortical, relativement mince, est presque complètement occupé par d'énormes cellules à noyaux vésiculeux sphériques, présentant de gros granules chromatiques irréguliers. Ce sont des lymphocytes qui continuent à arriver en masse vers le syncytium placentaire, à le perforer et, une fois enrobés, à se dilater pour dégénérer sur place et grossir sans cesse la masse syncytiale. Le phénomène reste comparable à ce que nous avons dit précédemment, avec cette

différence qu'il se produit maintenant avec plus d'intensité et sur tout le pourtour du placenta. Les débris chromatiques dispersés dans le syncytium cortical rendent celui-ci plus sombre que le syncytium trabéculaire central. Sur des préparations faites après fixation au Bouin, on remarque une rupture entre le syncytium cortical et le syncytium trabéculaire. Elle est due sans doute à une différence dans la contraction des deux tissus, entraînant une démarcation accentuée, et même une déchirure artificielle. On remarque en certains points des cellules lymphocytaires en voie de dégénérescence passer du syncytium dans la zone trabéculaire, ce qui implique un rapport physiologique entre les deux, c'est-à-dire que la région centrale est sans cesse constituée par la région corticale. Comme nous l'avons dit précédemment, on continue à voir entre les trabécules centraux des leucocytes d'origine maternelle qui, eux aussi, s'empâtent dans les trabécules qu'ils alimentent.

Les trabécules se concentrent au goulot placentaire sur le bouton placentaire, tant que celui-ci subsiste. Il ne tarde pas en effet à se désagréger ; le courant sanguin maternel l'emporte peu à peu dans le sinus maternel avoisinant, de sorte que seuls les trabécules syncytiaux constituent le septum limitant les deux orifices sanguins de la base du placenta, où l'ectoderme embryonnaire, enveloppant maintenant tout le placenta, se ferme progressivement comme un diaphragme au-dessus de ce qui reste encore du bouton placentaire.

* * *

Le placenta a atteint sa taille maximale au moment où l'embryon quitte la mère. L'embryon l'emporte, enveloppé dans la tunique (fig. 29). Le placenta régresse alors insensiblement. Le pédoncule placentaire se maintient de telle sorte que le placenta reste en communication avec le liquide sanguin embryonnaire. La distinction entre le syncytium central et le syncytium cortical s'estompe. Dans le syncytium cortical, on ne distingue plus guère de traces d'éléments cellulaires. Au moment de la libération de l'embryon, le placenta cesse d'être un centre d'attraction des lymphocytes, sans doute par suite de la suppression du courant maternel. Les lymphocytes se montrent beaucoup plus rares autour du placenta. Celui-ci se dissout progressivement dans le plasma embryonnaire sans intervention d'une réelle phagocytose. Si les lymphocytes se sont portés vers les éléments histolysés du placenta, ils n'en ont pas moins grossi sa masse en s'histolysant à leur tour. La désintégration du placenta semble être bien plutôt l'œuvre du plasma sanguin embryonnaire.

B. — CHEZ *SALPA DEMOCRATICA*a) *Formation du syncytium placentaire.*

L'embryologie de *Salpa democratica* se réalisant selon des processus un peu différents de ceux de *Salpa maxima*, nous reprenons séparément l'étude du placenta chez cette espèce. Malgré des dissemblances réelles, on constatera toutefois que le placenta de *Salpa democratica* finit par présenter une structure fort identique à ce que nous venons de décrire chez *Salpa maxima*. Ici aussi, la formation d'une cavité placentaire par dilatation du sinus sanguin viscéral est la première indication du placenta (fig. 1, pl. I). Cette cavité est limitée latéralement par les régions basilaires des parois du cône épithéial, dont les cellules conservent leur aspect normal, et dorsalement par la région ventrale du sac utérin, le plafond placentaire, qui présente d'ailleurs un repli central, le bouton placentaire.

Le cumulus proligère s'exhausse peu à peu. Il fait de plus en plus hernie dans la cavité cloacale et prend la forme d'une ampoule à gros bout distal : c'est le blastophore (fig. 2, pl. I). En même temps, le bouton placentaire descend dans la cavité placentaire qu'il occupe presque complètement ; le plafond placentaire forme un diaphragme qui s'ouvre de plus en plus et laisse glisser jusqu'au bouton placentaire un massif de cellules qui relie le bouton placentaire à la masse centrale du blastophore. Les cellules du plafond placentaire sont dilatées, légèrement basophiles, caractère qui est peut-être dû au voisinage immédiat de la cavité placentaire. Au contraire les cellules comprises entre le bouton placentaire et le plafond placentaire sont pâles, dilatées, et sur le point de subir l'histolyse. Comme nous l'avons vu précédemment celle-ci commence au stade où les blastomères se mettent en place, elle est générale, sauf pour le bouton placentaire qui résiste très longtemps. Elle atteint les cellules folliculeuses qui entourent les cellules blastomériques, et entraîne la formation d'un syncytium très caractéristique immédiatement sous les ébauches des organes. Ce syncytium provient de la désintégration sur place des cellules folliculeuses sous-pharyngiennes. Il limite donc ventralement la future cavité générale de l'embryon (fig. 3 et 4, pl. I).

Le syncytium présente des limites très nettes, il est acidophile, mais encombré de débris nucléaires qui le rendent plus foncé que le reste des tissus folliculeux en régression. On y découvre encore des noyaux en voie de désintégration. Ce syncytium correspond au syncytium placentaire ou toit du placenta que nous avons décrit chez *Salpa maxima*. Entre le syncytium placentaire et le bouton placentaire se trouve l'espace primitivement occupé par le plafond placentaire et le bourrelet superposé au bouton placentaire. Tous deux sont complètement dégé-

nérés en une masse syncytiale plus ou moins lacunaire par suite de la dilatation du blastophore. Cette zone de syncytium trabéculaire comprise entre le bouton placentaire et le toit du placenta, représente ce que nous avions dénommé la cavité placentaire secondaire ou la grande cavité placentaire proprement dite (fig. 5-9, fig. 10-12, pl. I).

Ainsi, par des processus quelque peu différents, l'embryon de *Salpa democratica* se trouve relié aux tissus maternels par une structure placentaire fort comparable à celle de l'embryon de *Salpa maxima* :

1^o un syncytium placentaire limitant ventralement la cavité générale de l'embryon, d'origine folliculeuse ;

2^o une cavité supraplacentaire ou placentaire secondaire, partiellement oblitérée par des tractus syncytiaux placentaires qui convergent vers le bouton placentaire, déterminant dans le goulot placentaire un orifice d'entrée et de sortie pour le liquide sanguin maternel.

Il ne manque que les murailles placentaires ; en effet la portion basilaire du cône épithéial qui limite latéralement la cavité placentaire ne présente aucun épaississement, les cellules conservant leur structure épithéliale.

b) Accroissement du placenta.

Le placenta s'accroît considérablement par dilatation de la cavité placentaire, et par apport d'éléments nouveaux.

Cet apport est surtout réalisé par les lymphocytes embryonnaires. Depuis le début de la localisation des blastomères, des éléments se détachent de la masse mésoblastique postérieure, se répandent à travers le blastophore où ils occupent la future cavité générale de l'embryon. Ils descendent aussi vers la cavité placentaire (fig. 5-12, pl. I, fig. 17, pl. II). Certains d'entre eux y pénètrent en contournant les bords externes du syncytium placentaire où ils s'accumulent d'ailleurs. Au fur et à mesure qu'ils plongent dans la cavité placentaire, ils se dilatent et deviennent bientôt d'énormes cellules, présentant un cytoplasme basophile, granuleux ou fibrillaire avec un grand noyau vésiculeux, à gros caryosomes très irréguliers, lobulés ou digités. Ces grosses cellules se disposent le long de la paroi placentaire dont elles constituent une doublure interne, fort irrégulière d'ailleurs. Ces cellules sont d'autant plus hypertrophiées qu'elles ont pénétré plus profondément dans la cavité placentaire, où elles finissent par dégénérer en devenant acidophiles et en se confondant avec les tractus syncytiaux du placenta suivant les processus que nous avons décrits chez *Salpa maxima* (fig. 11, pl. I, fig. 17, 19, pl. II).

Dans ces tractus, on rencontre de gros noyaux, provenant incontestablement

des cellules dilatées. Ces noyaux présentent tous les degrés de la désagrégation jusqu'au moment où la chromatine se réduit en travées fibrillaires qui disparaissent à leur tour (fig. 17, 18, 19, pl. II).

Les lymphocytes embryonnaires pénètrent également dans le toit syncytial du placenta. Ils s'accumulent sur la face dorsale, s'y divisent et tandis que d'autres, allongeant un pseudopode, perforent la masse syncytiale et s'y enfoncent, pour se désagréger ensuite (fig. 19, pl. II). Aussi distingue-t-on dans la masse syncytiale de nombreux noyaux en picnose ainsi que des granules chromatiques épars qui rendent le syncytium légèrement plus foncé que les tractus syncytiaux de la région centrale. De plus, au cours de l'accroissement, le toit syncytial se vacuolise. Les vacuoles sont d'ailleurs de plus en plus petites et serrées vers la région supérieure. C'est entre ces vacuoles, dans le réseau syncytial, que les noyaux des lymphocytes incorporés se désagrègent (fig. 19, pl. II). Tout le placenta s'accroît donc en absorbant soit dans le toit syncytial, soit dans la cavité placentaire, les cellules lymphocytaires de l'embryon.

Il est très probable que le sang maternel qui circule abondamment dans la cavité placentaire, abandonne entre les tractus syncytiaux, des éléments sanguins qui s'incorporent au placenta. Au contraire, il est certain que la paroi latérale placentaire, prolongement de l'épithélium cloacal maternel n'intervient pas dans la constitution du placenta. C'est en cela que réside la grande différence entre les placentas de *S. maxima* et de *S. democratica*.

On sait que le cône épithéial après s'être considérablement distendu sous la pression du blastophore en voie de croissance, se déchire. Les parois basilaires du cône épithéial se trouvent donc libres, elles se rapprochent et étranglent la cavité placentaire au-dessus du bouton placentaire (fig. 11, pl. I). Celui-ci se trouve donc entraîné dans le tissu maternel où il ne tarde pas à se disloquer et à disparaître. Corrélativement à la régression des parois placentaires, et à leur étranglement au-dessus du bouton placentaire, l'ectoderme s'étend, enveloppe alors la cavité placentaire pour se fermer au-dessus de ce qui subsiste encore du bouton placentaire.

Celle-ci devient sphérique, limitée dorsalement par le toit syncytial, latéralement par l'ectoderme doublé sur sa face interne de grosses cellules lymphocytaires en voie de dégénérescence. Toutefois, elle présente ventralement une ouverture où les tractus syncytiaux placentaires, jouant le rôle de septum, délimitent vaguement un orifice d'entrée et de sortie pour la circulation du sang maternel dans la cavité placentaire (fig. 17, pl. II).

Au fur et à mesure que l'embryon grandit, le placenta s'accroît également, mais sa croissance est beaucoup plus faible que celle de l'embryon.

C'est une boule sphérique, une sphère creuse, suspendue sous la région postérieure de l'endostyle par une sorte de pédoncule placentaire qui le met toujours en contact avec la cavité générale de l'embryon (fig. 18, pl. II). C'est par ce pédoncule que les lymphocytes continuent toujours d'affluer dans le diverticule placentaire de la cavité générale où ils se divisent caryocinétiquement pour envahir ensuite le syncytium placentaire.

Lorsque l'embryon se dégage de la mère, la masse placentaire est enrobée dans la tunique sous-endostylique, la cavité devient de plus en plus massive, le syncytium placentaire plus homogène, toute trace cellulaire disparaissant ; le pédoncule placentaire se rompt et la masse syncytiale se désagrège progressivement dans la tunique où il n'en subsiste bientôt plus aucune trace.

C. — VIVIPARISME CHEZ LES SALPES

Le viviparisme se présente chez les Salpes sous un double aspect :

1^o L'embryon subit tout son développement dans la cavité cloacale de la mère, parfois même dans une poche incubatrice formée par deux replis de la paroi cloacale, sorte de caducée externe. De plus, il est toujours fixé par un placenta à la paroi cloacale maternelle dont il ne se détachera que complètement constitué et capable de vivre par lui-même.

2^o Au cours de la segmentation et au début de l'organogénèse, les éléments embryonnaires sont enrobés dans une masse folliculeuse — cumulus proligère et blastophore, — comme dans une galle qui se développe, nourrie et entretenue par la mère pendant un certain temps, mais que les éléments organogénétiques absorbent progressivement par nutrition diffusive, comme s'il s'agissait d'un vitellus.

a) *Viviparisme par digestion d'éléments folliculeux.*

Envisageons ce dernier point dont il a été longuement question lors de la formation du cumulus proligère et du blastophore. La segmentation est totale et presque égale : l'œuf est donc oligolécithique. Au cours de cette segmentation se produit un phénomène absolument remarquable, la migration des cellules folliculeuses de l'oviducte et de l'épithélium ovarien dans la cavité ovarique. Ces cellules recouvrent d'abord le massif blastomérique, puis y pénètrent, de sorte que les blastomères se trouvent séparés les uns des autres, enveloppés chacun dans une couche de cellules folliculeuses. Ce processus entraîne une certaine irrégularité dans la segmentation, qui devient très difficile à suivre. De plus, il semble que la présence des cellules folliculeuses entre les blastomères soit corrélative aux modifications cytoplasmiques que subissent ces derniers.

Les auteurs, TODARO, BROOKS, HEIDER, avaient d'ailleurs admis que les blastomères absorbaient les calymmocytes.

Comme nous l'avons vu, les blastomères n'ingèrent pas de calymmocytes, mais la nutrition réelle est diffusive. Aux environs des blastomères, on constate en effet que les cellules folliculeuses sont déformées, très souvent en picnose. La nutrition diffusive et vraiment parasitaire des blastomères provoque peut-être cette dilatation que manifestent certains d'entre eux comme cela s'observe pour des Protozoaires parasites (Péridiniens, CHATTON).

Cette dilatation est d'ailleurs très particulière : elle se réalise par une sorte de vacuolisation périphérique (*S. democratica, zonaria*) ou régionale. Dans ce dernier cas, la région dilatée apparaît digitée, et finalement fragmentée. Nous avons vu qu'il existe des raisons de croire que cette portion ne participera plus à la vie cellulaire, laquelle se réduira à la région cytoplasmique enveloppant le noyau.

Si les cellules folliculeuses sont ainsi absorbées par les blastomères, il faut signaler toutefois qu'elles ont au début de l'embryologie une vie beaucoup plus active que ces derniers ; elles prolifèrent et constituent une masse si importante que les auteurs l'ont prise pour un stade embryonnaire : c'est le blastophore folliculeux à l'intérieur duquel se réalise l'organogénèse, et que le métabolisme maternel entretient.

Or, au moment où les blastomères se localisent et commencent à se différencier, le blastophore folliculeux est subitement frappé de dégénérescence, à l'exception du revêtement externe qui, dans quelques espèces, peut jouer le rôle d'ectoderme provisoire. Toute la masse interne du blastophore s'histolyse, surtout au voisinage des blastomères qui seuls subsistent dans la cavité générale. Les produits de cette histolyse sont absorbés par les blastomères. L'organogénèse se réalise donc au sein d'une masse vitelline absorbée peu à peu. On voit d'ailleurs dans la cavité générale de *Salpia maxima* des lymphocytes libres qui exploitent la cavité générale et la nettoient de toute trace folliculeuse qu'ils digèrent en se dilatant à la façon de lymphocytes placentaires (fig. 38, 39, pl. IV).

En résumé, depuis la segmentation jusqu'au début du développement, l'embryon vit aux dépens des éléments folliculeux, eux-mêmes entretenus par la mère. La mère nourrit donc les blastomères indirectement par une sorte de vitellogénèse retardée qui, au lieu de se produire en faveur de l'œuf, est reportée à la période de segmentation. Lorsque la masse folliculeuse est épuisée, l'embryon reste attaché à la mère par le placenta. Alors le viviparisme se réalise selon un autre aspect.

b) *Viviparisme placentaire.*

Nous avons vu plus haut quelle était la structure du placenta. Au début de sa formation, il est essentiellement constitué par des éléments folliculeux (*Salpa democratica*) auxquels s'ajoutent chez certaines espèces des éléments embryonnaires (les lymphocytes) et des éléments maternels (les murailles placentaires). Le placenta est une sphère creuse limitée par un syncytium périphérique. Il se trouve logé dans un diverticule ventral de la cavité générale de l'embryon. Parfois, ce diverticule de la cavité générale, au lieu d'être sous-endostylique, fait hernie dans la cavité thoracique de l'embryon entre les deux replis endostyliques comme chez *Salpa zonaria*.

Le syncytium périphérique limite une grande cavité placentaire provenant de la fusion d'une cavité sanguine maternelle et d'une cavité supraplacentaire folliculeuse.

Cette vaste cavité placentaire communique avec la cavité haemocœlienne de la mère par un goulot à deux ouvertures, de telle sorte que la cavité placentaire est physiologiquement un énorme diverticule de la cavité haemocœlienne maternelle où le sang maternel affue abondamment. Cette circulation intense y est toutefois ralentie par la présence de tractus syncytiaux qui limitent des lacunes dans lesquelles le sang maternel s'arrête quelque peu.

Quel est le rôle du placenta ? Les premiers auteurs lui avaient attribué une fonction comparable à celle du placenta des Mammifères. C'était l'opinion de LEUCKART (27) qui le considère comme une sorte de sac vitellin transformé en annexe extrafœtale, de telle sorte qu'une grande surface embryonnaire soit en contact avec le courant sanguin maternel nourricier. BARROIS (11), SALENSKY (31-35), BROOKS (3) ont contribué à montrer par contre combien le placenta des Salpes était différent de celui des Mammifères. Ce que nous venons d'en dire permet à peine d'insister sur ce point : l'un provient d'éléments maternels et embryonnaires (trophoblastiques), l'autre d'éléments folliculeux et maternels.

BROOKS (3), qui plus que tout autre, s'est arrêté à cette question, conclut : " that the function of the placenta of *Salpa* is quite unlike that of the mammalian placenta ; that it is neither respiratory nor excretory, but that it is purely a nutritive organ. I have also shown that its cavity is a single chamber ; that all its tortuous and irregular spaces open at last into the blood spaces of the chain-salpa ; that the immediate function of the placenta is to nourish its own constituent cells from the blood which is driven into it by the heart of the chain-salpa ; and that the embryo is nourished by wandering placenta cells which migrate into its body ".

Le placenta s'accroîtrait donc par lui-même, se nourrissant aux dépens du sang maternel, et envoyant dans la cavité générale embryonnaire, par ses

"wandering placenta cells". SAINT-HILAIRE a repris longuement l'étude historique du placenta chez *S. democratica*, mais il n'a guère essayé de comprendre l'origine ni l'évolution de cet organe. Il s'est efforcé d'y retrouver la structure compliquée d'une glande nourricière interposée entre le sang maternel et le sang embryonnaire. Nos observations, exposées précédemment, ne nous permettent pas de confirmer ce point de vue.

D'une part, il n'est pas possible "that the immediate function of the placenta is to nourish its own constituent cells from the blood which is driven into it by the heart of the chain-salpa". Le placenta est un syncytium en dégénérescence, il ne s'accroît que par apport étranger, soit momentanément aux dépens des murailles placentaires, maternelles, ou très longtemps par les éléments sanguins maternels et embryonnaires qui dégénèrent dans le syncytium placentaire où ils se sont enlisés.

D'autre part, il ne peut être question de structure glandulaire dans cette masse dérivant d'éléments folliculeux en histolyse, de cellules en désintégration, de noyaux en picnose. Enfin, les grosses cellules placentaires que BROOKS considère comme "wandering placenta cells" chargées de porter à l'embryon des substances nutritives, nous les avons signalées plus haut. Ce sont des stades de dégénérescence des lymphocytes enrobés dans le syncytium placentaire et nous avons vu que, loin de sortir du placenta, elles s'y confondent.

Tel qu'il se présente, le placenta sert d'abord à fixer l'embryon à la mère. Mais la cavité placentaire, est, physiologiquement, un diverticule de la cavité haemocœlienne maternelle. Le sang maternel y entre et en sort grâce aux deux siphons. La circulation entre les trabécules y est ralentie. De plus, le sang maternel n'y est séparé du sang embryonnaire que par le syncytium placentaire relativement mince. Enfin, la cavité placentaire s'accroît corrélativement à la taille de l'embryon, c'est-à-dire que la circulation maternelle s'y intensifie au fur et à mesure que l'embryon grandit. Dès lors, il devient difficile d'écartier l'idée que le placenta est une annexe extrafœtale destinée à intensifier la vascularisation du sang maternel en contact avec l'embryon, c'est-à-dire à établir un échange nutritif entre le plasma maternel et le plasma embryonnaire.

Cet échange nutritif doit être pris dans le sens le plus large à la fois nourricier et respiratoire. Lorsque, par suite de sa croissance, l'embryon aura écarté les replis incubateurs ou déchiré le cône épithéial, pour se séparer de sa mère, et que l'ectoderme blastomérique définitif de l'embryon, enveloppant progressivement le placenta, viendra fermer le goulot placentaire, le placenta emporté par l'embryon est comme un organe sans fonction. On n'y distingue plus aucune structure, il se désagrège progressivement.

massive et en prolifération (fig. 20 à 23, pl. II). La région centrale se forme par vacuolisation des cellules qui s'y trouvent. Dans chacune des cellules de cette région, une vacuole dilate progressivement le protoplasme et refoule le noyau à la périphérie. Les cellules vacuolisées constituent par leur ensemble un reticulum protoplasmique à mailles lâches qui va se distendre de plus en plus, augmentant considérablement l'éléoblaste.

Chez *Salpa maxima*, la vacuolisation des cellules centrales se réalise synchroniquement en différents points, de façon à former des îlots de vacuolisation. Ceux-ci, en s'accroissant, se rencontrent et constituent un reticulum à surface circonvoluée, de telle sorte qu'en coupe transversale son bord périphérique est festonné (phot. F). Les noyaux des cellules vacuolisées s'égrènent sur tout le pourtour des îlots de vacuolisation ; ils se répartissent ainsi à la surface mais aussi au centre du reticulum.

La région centrale vacuolisée de l'éléoblaste a le même aspect dans toutes les espèces de Salpes à quelques variations près. C'est ainsi que chez *Salpa democratica*, la vacuolisation des cellules se réalise d'abord au centre, puis s'étend à toute la région postérieure, de telle sorte que la surface postérieure du reticulum éléoblastique vient s'appliquer contre l'ectoderme postérieur de l'embryon (fig. 20, 21, 22, 23, pl. II).

Il ne nous est pas possible de préciser les processus histophysioliques de la vacuolisation par l'étude de notre matériel fixé au Bouin. Il semble bien que les inclusions ont été dissoutes. Les vacuoles sont vides dans nos préparations. Il est possible cependant que ces cellules présentent dans leur vacuole, une substance susceptible d'être utilisée par l'embryon ainsi que divers auteurs ont été portés à le croire (HEIDER, BROOKS, KOROTNEFF).

Quoiqu'il en soit, cette vacuolisation a pour effet de distendre considérablement la région centrale de l'éléoblaste, de la transformer en un reticulum à mailles de plus en plus grandes. Il en résulte que l'éléoblaste tout entier acquiert un volume considérable. Il proémine à la face ventrale de l'embryon, dans la région postérieure, et atteint une taille qui équivaut presque à celle du placenta. Il prend des dispositions un peu différentes selon les espèces : chez *Salpa maxima*, c'est une énorme crosse de pistolet (fig. 29, 30), tandis que chez *Salpa democratica*, il constitue un éperon postérieur sphérique. Chez *Salpa zonaria*, c'est un cône très effilé dans l'axe de l'embryon.

La zone périphérique de l'éléoblaste est massive, formée de petites cellules indifférenciées, à cytoplasme basophile, à caryosome net. Ces cellules sont en prolifération intense et forment une couche étroite et compacte autour du reticulum central. Cependant, elles sont de moins en moins serrées vers la périphérie, où

elles se dégagent, deviennent libres et gagnent la cavité générale tout en continuant à se diviser par caryocinèse (fig. 16, pl. II).

La vacuolisation de la région centrale, puis la dilatation considérable du reticulum ont pour effet de reflouer de plus en plus les cellules indifférenciées de la région périphérique vers la cavité générale ou plus exactement périviscérale. Ce passage des éléments indifférenciés de l'éléoblaste dans la cavité de l'embryon est d'autant plus facile du fait que l'éléoblaste communique largement avec la cavité périviscérale dont il n'est qu'un diverticule et aussi à cause du système de circulation qui s'établit dans l'éléoblaste et dans cette région périviscérale (phot. E, F).

Il existe, parmi les nombreuses lacunes haemocœliennes viscérales, deux sinus importants, l'un gauche, l'autre droit (phot. F).

Le sinus viscéral droit débouche dans un sinus cardiaque où s'ouvre l'orifice cardiaque postérieur, c'est le sinus cardiaque postérieur ou intestinal. Le sinus gauche, au contraire, se poursuit par le sinus endostylaire dans lequel débouche l'ouverture antérieure du cœur, c'est le sinus sous-endostylaire intestinal. Ces deux sinus réalisent la circulation du sang autour des viscères.

Chacun de ces sinus présente un diverticule dans le stolon (sinus ovarique d'une part, sinus neural de l'autre), mais aussi le long de la paroi antérieure de l'éléoblaste : sinus cardiaque éléoblastique, sinus sous-endostylaire éléoblastique. Ces sinus éléoblastiques ne se prolongent toutefois pas sur toute la longueur de cet organe. Ils se continuent chacun par les lacunes et sont donc, plus exactement, deux drains qui recueillent le sang circulant à la périphérie de l'éléoblaste. Comme ils sont chacun des diverticules des deux sinus périviscéraux, il en résulte que le courant sanguin est le même dans les deux régions abdominale et éléoblastique. Le cœur poussant le sang vers la région viscérale par le sinus cardiaque intestinal, en envoie aussi vers l'éléoblaste par le sinus cardiaque éléoblastique. Le sang remonte alors de l'éléoblaste vers la cavité viscérale pour confluer avec le courant périviscéral de même sens ; celui-ci après avoir parcouru la région viscérale, la quitte par le deuxième sinus, le sinus sous-endostylaire intestinal, en même temps que par l'éléoblaste, où il trouve également un canal de sortie, le sinus sous-endostylaire éléoblastique, qui le ramène au courant sortant de la région sous-endostylaire branchiale.

Ce phénomène se produisant quel que soit le sens de la circulation, il en résulte un échange constant du sang éléoblastique et périviscéral, provoquant la dispersion des lymphoblastes dans la cavité générale de l'embryon.

B. — Fonction

La région vacuolisée se dilatant de plus en plus, occupe bientôt tout l'appendice éléoblastique et les cellules indifférenciées de la région périphérique massive se trouvent ainsi refoulées progressivement dans la région viscérale d'où elles se répandent dans toute la cavité générale (phot. E, F).

Alors l'éléoblaste devenu énorme mais vide, régresse, se dégonfle comme une vessie. Il ne constitue plus qu'un petit appendice, une simple tumescence ventrale qui disparaît bientôt (phot. E).

Les cellules éléoblastiques indifférenciées de la périphérie sont de véritables lymphoblastes multipotents. Dans la cavité générale ils subissent en effet des destinées variées.

Chez *Salpa democratica*, les lymphoblastes venus de l'éléoblaste forment de chaque côté de l'anse digestive, deux massifs latéraux qui se désagrègent petit à petit, et leurs cellules se dispersent progressivement dans la cavité générale et autour des viscères digestifs (phot. E).

Chez *Salpa maxima* et *fusiformis*, ainsi que le montrent les phot. C, D, E, les cellules mésoblastiques sont extrêmement abondantes dans l'espace péri-viscéral, entre les caecums stomacaux, où on les voit encore en paquets. Ainsi refoulées dans la cavité générale, les cellules mésoblastiques peuvent conserver le même aspect que dans l'éléoblaste : ce sont les lymphocytes, petites cellules arrondies, à cytoplasme peu abondant, à noyau clair présentant un caryosome bien marqué. D'autre part, certaines d'entre elles s'allongent bientôt, se disposent le long des branches de l'anse digestive et deviennent des cellules mésenchymateuses. Elles forment le mésenchyme haemocœlien limitant les lacunes et les sinus nécessaires à la circulation périviscérale. On peut trouver tous les stades de transformation des lymphoblastes initiaux aux cellules mésenchymateuses allongées. Les cellules mésenchymateuses allongées ou étoiles se divisent elles-mêmes par caryocinèse.

D'autres lymphoblastes entraînés par la circulation sanguine se répandent dans la cavité haemocœlienne péripharyngienne et péricloacale où elles s'accumulent à nouveau, constituant des bandes myoblastiques qui donneront, d'une part les muscles transversaux, d'autre part, autour des orifices exhalant et inhalant, les cravates musculaires buccale et cloacale.

Certains éléments mésodermiques interviennent dans la constitution des organes pyloriques. On sait que chez les Salpes, l'estomac présente une paire de caecums pyloriques s'ouvrant au niveau du pylore. On les considère d'origine endoblastique. Chacun d'entre eux est fortement ramifié et s'étend en un réseau de tubes à la surface du rectum et de l'estomac. Ces tubes pyloriques, qui

prolongent les caecums de l'estomac, semblent se former par accumulation des cellules mésoblastiques libres de la cavité générale. Les préparations (phot. C, D) donnent en effet l'impression que les cellules mésoblastiques libres, à potentialités multiples, sont captées par ces caecums. Elles les prolongent par des tractus massifs d'abord qui peu à peu s'organisent en tubes. Ainsi, la potentialité des cellules mésoblastiques se trouve orientée dans un sens précis. Ce serait un de ces cas de différenciation par contact cellulaire, fréquents dans l'ontogénèse et dans la régénération et où l'organogénèse se réalise sous l'influence d'organes ou d'ébauches préexistantes, jouant le rôle d'organisateurs, en inhibant de façon harmonique les potentialités des éléments voisins. En résumé, les organes pyloriques seraient formés chez *S. maxima* de caecums stoma-
caux d'origine endoblastique, et de tubes pyloriques d'origine mésoblastique.

Chez *Salpa democratica*, l'organe pylorique est plus simple. Il n'existe pas de caecums stoma-
caux. L'organe pylorique est réduit au réseau des tubes pyloriques qui entourent une portion du rectum. La phot. E montre l'ouverture de l'un des deux tubes dans la région pylorique de l'estomac. L'organe pylorique de *Salpa democratica*, comparé à celui de *Salpa maxima* et *fusiformis*, est réduit à sa portion mésoblastique.

Les fixations au Bouin ne permettent pas d'élucider la question de la fonction de cet organe. On constate toutefois que les cellules des tubes pyloriques manifestent des phénomènes de régression, et présentent des altérations cytoplas-
miques vers la cavité du tube.

Cet organe constitue-t-il une glande digestive ou une glande rénale ? Cette dernière hypothèse ne paraît pas invraisemblable, mais seule une étude histophysiologique pourrait la confirmer. Nous espérons la reprendre ultérieurement.

Les cellules lymphoblastiques refoulées de l'éléoblaste dans la cavité générale se différencient enfin en éléments sanguins.

Les uns restent en apparence indifférenciés, amiboides : ce sont les lymphocytes. Mais on peut suivre d'autre part les transformations de lymphocytes en différents leucocytes (fig. 49, pl. IV). Les grands leucocytes pâles, homogènes, constituent l'une des formes les plus abondantes. Dans les préparations colorées à l'hématoxiline de Regaud et Orange G, le cytoplasme acidophile apparaît en orange pâle, sans aucune différenciation. Le noyau légèrement excentrique a la forme d'une sphère claire ; sa chromatine est condensée en un granule opaque.

D'autres formes sont dépourvues de noyau et sont nettement en voie de désintégration. Ces leucocytes sont souvent mêlés aux paquets de lymphoblastes émigrés de l'éléoblaste et qui présentent (fig. 49, b, pl. IV), vers la périphérie, des cellules intermédiaires entre lymphocytes et leucocytes pâles.

Parmi ces formes intermédiaires, on en distingue dont le cytoplasme dilaté entoure un noyau encore normal ; d'autres possèdent dans le noyau une nébuleuse chromatique ; dans d'autres encore la chromatine est condensée en paquets qui se fusionnent et forment la masse chromatique des leucocytes typiques. C'est la picnose, précédant la désintégration complète.

Très abondants aussi sont les leucocytes présentant dans les préparations des inclusions orange (fig. 49, c, pl. IV). Le noyau comparable à celui des lymphocytes est au centre d'une zone de cytoplasme restée légèrement basophile. A la périphérie, le cytoplasme présente des vacuoles remplies d'une substance apparaissant en orange vif dans les préparations.

Les leucocytes à inclusions acidophiles deviennent encore très souvent allongés, en forme de boudins. Alors, le noyau n'est généralement plus guère visible. Les inclusions se multiplient prenant l'aspect de plaquettes vitellines. On en trouve en voie de désintégration, les plaquettes vitellines se dispersant dans le plasma sanguin.

Il existe des lymphocytes à noyau normal, dont le cytoplasme, légèrement accru, est encore fortement basophile, et présente de petites gouttelettes orange éparses. Ce sont des formes intermédiaires entre les leucocytes et les lymphocytes vrais.

On rencontre encore des éléments fort semblables aux leucocytes c (fig. 49, d, pl. IV), mais qui s'en distinguent toutefois par le fait que les inclusions sont généralement amphophiles, toujours en forme de lentilles et moins bien régulièrement disposées. Leur cytoplasme central reste basophile, le noyau, normal au début de la différenciation, s'assombrit et disparaît. Comme les formes précédentes, on trouve parfois ces leucocytes en pleine désintégration.

Cette énumération des éléments sanguins n'a pas la prétention d'être une étude du sang des Salpes. La fixation était insuffisante pour cette question. Néanmoins le fait que ces éléments se retrouvent chez les différentes espèces avec les mêmes caractéristiques, qu'ils apparaissent très tard au cours du développement, sont suffisants pour les considérer comme des formes d'évolution des lymphocytes proprement dits, lesquels sont d'origine éléoblastique.

L'éleoblaste fournit donc tous les éléments mésodermiques de l'embryon : mésenchyme, muscles, éléments sanguins. Il est donc l'ébauche et la réserve mésoblastique embryonnaire. Il joue du moins partiellement, le rôle de glande hématopoïétique provisoire.

Enfin, en fournissant sans cesse des lymphocytes il intervient indirectement pour grossir le placenta.

C. — Signification morphologique.

L'éléoblaste présente peut-être une importance morphologique. SALENSKY (34) établit le premier l'homologie de l'éléoblaste avec la chorde des larves d'Ascidies. A première vue, cette homologie s'explique. L'éléoblaste provient d'un massif mésoblastique, constituant, à un certain stade du développement, un éperon postérieur qui peut évoquer un vestige de chorde. Au stade suivant, il forme un appendice énorme exactement à l'emplacement de la chorde. Aussi BROOKS (3) considère-t-il également l'éléoblaste comme une chorde réduite. On sait du reste, que BROOKS croyait découvrir une ébauche notochordale dans un des renflements postérieurs du blastophore de *Salpa pinnata*. Sans nous attarder à ce dernier point, que nous avons discuté antérieurement, il faut signaler également que la vacuolisation des cellules centrales de l'éléoblaste est de nature à renforcer cette interprétation morphologique de cet organe.

Quoique cette hypothèse soit fort tentante, et assez vraisemblable, on peut lui faire une objection que nous croyons importante.

L'éléoblaste ne se constitue pas seulement dans l'oozoïde, mais aussi dans le blastozoïde. Or, il existe entre les deux modes organogénétiques une profonde différence.

L'œuf, germe d'un nouvel organisme, renferme, outre les potentialités nécessaires à l'édification de tous les organes, celles de réaliser temporairement des organes embryonnaires, rappels de stades ancestraux s'effaçant progressivement devant les structures définitives actuelles. L'œuf, comme on l'a dit d'une façon un peu schématique, récapitule des stades embryonnaires correspondant à des structures ancestrales (queue des larves d'Ascidies). L'œuf peut, en outre, édifier des organes embryonnaires propres à la larve, en rapport avec l'existence de celle-ci, mais qui disparaissent au moment des métamorphoses (vésicule cérébrale de la larve d'Ascidie). En résumé, le développement ontogénétique se complique d'organes provisoires ancestraux ou larvaires. Au contraire, le développement blastogénétique est direct. Le bourgeon ne présente jamais d'organes larvaires ni d'organes ancestraux, il réalise immédiatement, sans détour, la structure définitive de l'adulte.

Si donc l'éléoblaste était un organe ancestral provisoire, il serait étonnant de le voir apparaître au cours de la blastogénèse dans les bourgeons de Salpes. On peut cependant répondre à cette objection. Les organes ancestraux peuvent subir deux destinées : ou bien être rappelés par l'embryon, et disparaître ensuite complètement chez l'adulte (queue de la larve) ; ou bien être réemployés par l'organisme pour des fonctions absolument nouvelles (thymus, thyroïde, glande hypophysaire, cordon neural des Tuniciers). L'éléoblaste pourrait être un de ces

organes réemployés, redevenu indispensable à la vie ou simplement au développement de l'organisme : c'est l'ébauche du mésoblaste embryonnaire. Dès lors, son existence est également indispensable à l'organogénèse du bourgeon. Il s'y forme, non en tant qu'ébauche chordale, mais comme massif mésoblastique.

Toutefois, il est probable que l'éleoblaste, à lui seul, ne correspond pas à toute la région chordale. Un éleoblaste existe chez les trois types de Thaliacés : Salpes, *Doliolum*, Pyrosomes, et il y est physiologiquement identique. Chez *Doliolum*, si l'on s'en rapporte à ULJANIN (44) la vésicule caudale (l'éleoblaste) apparaît au centre d'un massif mésodermique postérieur, en avant de la queue, par vascularisation des cellules de cette région.

" Nachdem durch Ansammeln einer klaren Flüssigkeit vor dem Vorderende der Chorda die Epidermis der Larve zu einer Blase stark ausgedehnt ist, theilen sich in Folge dieser localen Ausdehnung die Mesodermplatten in zwei distincte, voneinander vollkommen geschiedene Partien — eine vordere und eine hintere (Schwanz-) Partie. Ein grosser Theil des Schwanzmesoderms wurde, wie gesagt, zur Bildung der Schwanzmuskelplatten verbraucht; das übrig gebliebene undifferenzierte Mesoderm, welches das Vorderende der Chorda umhüllt, zerfällt wie auch bereits erwähnt wurde, in amöboide Blutzellen. Von dem Hintertheile der vor der Schwanzblase liegenden Mesodermplatten bilden sich auch Blutkörperchen. Aus dem grössten Theile der Mesodermplatten des vorderen Körpertheiles der Larve entwickeln sich die Muskelreifen der *Doliolum*-Amme, sowie das Herz mit dem Pericardium. Ein Theil dieser Mesodermplatten dient auch zum Aufbau des Stolo prolifer der Amme " (p. 59). L'éleoblaste est donc lié à toutes les formations mésodermiques de l'embryon et du stolon, comme il l'est chez les Salpes. Il est vrai que NEUMANN (28) pense que le péricarde est d'origine pharyngienne sans qu'il lui soit possible cependant de le démontrer.

Un éleoblaste se constitue aussi dans les blastozoïdes de Pyrosomes. Il a la même position, ventrale, sous-endostylique ; la même origine, aux dépens d'un massif mésoblastique postérieur ; la même destinée car tandis que la plupart de ses cellules se vacuolisent pour disparaître dans la suite, les cellules mésoblastiques en contact avec le prolongement endostylique stolonial contribueront comme chez les Salpes, à former tous les organes des blastozoïdes des nouvelles générations, à l'exception du pharynx. C'est du moins ce qui résulte des recherches de SEELIGER (38, 39). Plus récemment, NEUMANN (29) a combattu cette façon de voir. Dans sa grosse monographie richement illustrée, au sujet des Pyrosomes de la " Tief-See Expedition ", il a essayé de montrer que le bourgeonnement se faisait par strobilisation d'un stolon où chaque organe de l'oozoïde envoie un tractus propre. Les recherches faites actuellement à l'Institut zoologique

Torley-Rousseau, confirment au contraire l'opinion de SEELIGER, c'est-à-dire l'origine mésoblastique des organes des blastozoïdes de seconde génération, à l'exception du pharynx.

Il serait étonnant qu'un organe aussi particulier ne fut pas homologue dans les trois groupes de Thaliacés. ULJANIN (44) le conteste cependant, en se basant sur le fait que la chorde dorsale et la vésicule caudale n'existent que chez les oozoïdes de *Doliolum*, tandis que chez les Pyrosomes l'éléoblaste n'apparaît que chez les blastozoïdes, contrairement à ce qui se passe chez les Salpes, où l'éléoblaste se forme à la fois dans les oozoïdes et les blastozoïdes. Cette remarque est insuffisante pour faire rejeter toute homologie. L'ozoïde de Pyrosome n'arrivant pas au développement complet, il est naturel que l'on n'y trouve pas d'éléoblaste. L'existence de ce dernier chez les blastozoïdes peut être due, comme nous l'avons expliqué plus haut, non à des raisons phylogénétiques, mais à des raisons physiologiques actuelles.

L'éléoblaste peut donc être considéré comme un organe ancestral. Mais le fait qu'il existe chez les larves de *Doliolum* montre qu'il n'est pas homologue à toute la chorde dorsale mais à la région proximale de celle-ci où la queue s'articule au corps de l'embryon. Cette région constitue une vésicule caudale c'est-à-dire l'éléoblaste du *Doliolum*. L'apparition de cette sorte de vésicule de flottaison expliquerait peut-être pourquoi la larve du *Doliolum*, cessant d'être uniquement nageuse, comme le sont les larves d'ascidies, par propulsion de la queue, devient pélagique, incapable de se fixer et flottant à la surface des mers. Cette vésicule caudale très importante dans le développement organogénétique se retrouve dans les stades embryonnaires des deux autres formes de Thaliacés, les Salpes et les Pyrosomes.

IV. — ORIGINE DES ÉBAUCHES BLASTOGÉNÉTIQUES DANS LE STOLON DES SALPES

Le stolon des Salpes solitaires est un diverticule ectodermique faisant hernie ventralement à gauche, sous la région correspondant à l'extrémité postérieure endostylique.

Les auteurs qui se sont occupés de sa formation sont d'accord pour reconnaître dans le stolon plusieurs ébauches blastogénétiques :

- 1^o une ébauche pharyngienne centrale, formant un tube dont la section présente généralement la forme d'un H.
- 2^o une ébauche dorsale : tube ou tractus nerveux.
- 3^o un massif ventral génital.
- 4^o deux tractus ou tubes latéraux péribranchiaux.

5° enfin, signalés avec plus ou moins de précision, deux massifs périphériques situés entre l'ectoderme et les ébauches périthoraciques, dont la destinée organogénétique n'est pas toujours précisée, mais que BROOKS (3) considère comme péricardiques.

On se trouve, quant à l'origine de ces ébauches, devant les opinions les plus opposées. L'accord existe toutefois au sujet de l'ébauche pharyngienne que l'on sait depuis longtemps, être un diverticule du pharynx de l'oozoïde maternel.

Selon KOWALEVSKY (23, 24), les deux massifs péribranchiaux proviendraient de la paroi cloacale de l'embryon.

SALENSKY (32) leur attribue au contraire une origine péricardique.

Pour KOROTNEFF (16, 18), le système nerveux est fourni par l'ectoderme stolonial, les massifs péribranchiaux par prolifération du tube endoblastique pharyngien ; enfin, le péricarde de l'oozoïde interviendrait pour donner le mésoderme et tout ce qui en dérive : le sang, le cœur, etc.

D'autre part, BROOKS (3) admet que le système nerveux et les tubes massifs péribranchiaux sont des produits ectoblastiques. SEELIGER avait cependant attribué à toutes les ébauches stoloniales, à l'exception des tubes pharyngiens, une origine mésodermique : les tractus organogénétiques qui entourent l'endoblaste se découperaient dans un manchon mésodermique enveloppant le tube pharyngien à la base du stolon.

Nous n'avons pu que confirmer chez *Salpa maxima*, les observations faites par BROOKS (3) au sujet de l'organogénèse des blastozoïdes, observations devenues classiques.

Par contre, nos recherches faites en vue de découvrir l'origine des ébauches blastogénétiques du stolon de *Salpa maxima*, *fusiformis*, *democratica*, *zonaria*, nous ont ramenés à l'opinion de SEELIGER (38, 39), à savoir que toutes les ébauches blastogénétiques, à l'exception du tube pharyngien, sont mésoblastiques.

Nous décrirons isolément les résultats de cette étude chez *Salpa democratica*, *maxima* et *fusiformis*, en tenant compte des observations des auteurs et en les discutant, afin de pouvoir les généraliser à toutes les Salpes.

A. — Formation des ébauches blastogénétiques chez *Salpa democratica*.

Nous avons pu suivre chez *Salpa democratica* tous les stades de la formation des ébauches blastogénétiques du stolon.

La portion proximale du mésoblaste postérieur de l'embryon se différencie d'une part en un massif péricardique, accolé à la paroi latéro-ventrale droite du pharynx, d'autre part, en une masse génitale ventrale. Ainsi que le montre la

coupe sagittale (fig. 30), celle-ci se trouve sur la paroi ventrale de l'éperon postérieur immédiatement derrière le repli ectodermique qui sépare la région placentaire et la région éléoblastique, c'est-à-dire en avant de la couche périphérique de l'éléoblaste, à gauche du péricarde, sous la paroi ventrale du pharynx. Cette masse génitale est ovoïde. Ses cellules sont légèrement plus grandes que les cellules mésoblastiques environnantes, leur noyau sphérique est plus riche en chromatine. Les limites de la masse génitale ne sont cependant pas

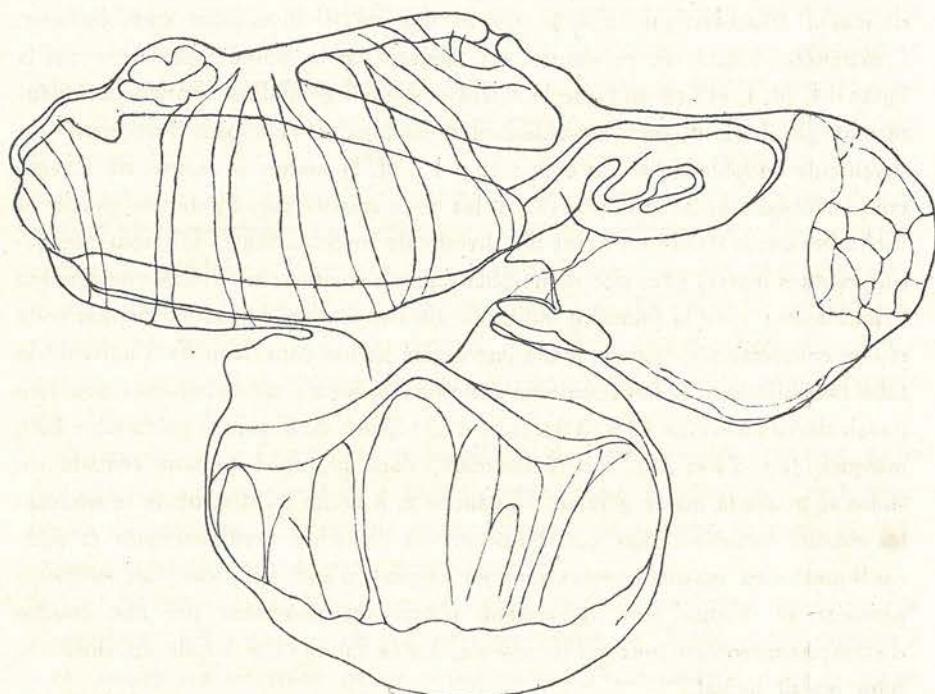


Fig. 30. — Vue d'ensemble d'un embryon de *Salpa democratica* au moment où il est encore attaché à la paroi cloacale maternelle et où le diverticule pharyngien vient se mettre en contact avec la masse génitale et avec les massifs mésoblastiques avoisinants pour constituer les éléments blastogénétiques du stolon (voir les fig. 13, 14, 15, pl. I, la fig. 16, pl. II).

très nettes et se confondent avec les éléments mésoblastiques avoisinants de la région périphérique de l'éléoblaste.

Au moment où la masse génitale s'individualise dans le massif mésoblastique, les deux replis endostyliques de l'oozoïde sont fortement écartés mais réunis cependant par un épithélium très aplati qui ferme ventralement la cavité pharyngienne au-dessus du placenta. C'est ce plancher endostylique qui émet au-dessus de la masse génitale, à gauche de la cavité péricardique, un diverticule (fig. 30)

dont l'extrémité distale épaisse se met en contact avec l'extrémité antérieure de la masse génitale et les éléments mésoblastiques qui l'accompagnent, exactement comme le montrent les dessins de BROOKS relatifs à *S. pinnata*. En coupe transversale, ce diverticule présente une curieuse analogie avec l'épicarde des larves de *Distaplia*. Il représente le futur endoblaste du bourgeon. Les trois figures 13, 14, 15, pl. I, donnent à un plus fort grossissement les éléments blastogénétiques représentés dans la figure d'un individu *in toto*, figure 30. La figure 13, pl. I, postérieure, passe par la masse génitale à peine différenciée du massif mésoblastique. Elle se trouve derrière le diverticule endoblastique. L'extrémité distale de ce dernier est atteinte par la coupe représentée par la figure 14, pl. I, et l'on voit que le massif postérieur génital est continué antérieurement par deux massifs mésoblastiques latéraux enveloppant l'extrémité du diverticule endoblastique. La coupe (fig. 15, pl. I) montre le rapport du diverticule endoblastique avec le pharynx et les deux massifs mésoblastiques gauche et droit qui restent réunis en avant du diverticule endoblastique. L'ectoderme qui supporte les masses génitales et mésoblastiques s'épaissit : ses cellules deviennent cylindriques ; c'est la première indication de l'apparition du stolon. Bientôt cette région ectodermique épaisse forme une légère hernie dans laquelle s'introduit le tube endoblastique stolonial entouré donc des éléments mésoblastiques ainsi que l'avait décrit SEELIGER (38, 39), mais déjà répartis en massifs à potentialité bien marquée (fig. 24 et 25). Postérieurement, dans la future portion ventrale du stolon se trouve la masse génitale ; à gauche et à droite du diverticule se trouvent les massifs mésoblastiques qui donneront les ébauches périthoraciques et péricardiques. Ces massifs latéraux sont en rapport d'une part avec les éléments génitaux et d'autre part, ils restent réunis antérieurement par une couche d'éléments mésoblastiques qui représente, sur la future face dorsale du stolon, le futur massif neural.

Tout en s'accroissant, le diverticule se redresse de façon à placer son axe longitudinal perpendiculairement à celui de l'embryon. Les coupes sagittales de l'oozoïde sont donc des coupes transversales du stolon ; la paroi dorsale de ce dernier est dirigée vers l'avant de l'oozoïde, la paroi ventrale vers l'arrière, la face gauche au-dessus, la face droite en dessous. C'est ce que montre la figure 24, planche II, dont l'axe dorsiventral correspond à l'axe longitudinal antéro-postérieur de l'oozoïde.

Au fur et à mesure qu'il s'accroît, le stolon se relève tout en se tordant et en s'inclinant vers l'arrière, de telle sorte que sa face gauche soit toujours la face interne et sa face droite la face externe. C'est ce que montre la figure 25, pl. II, dans laquelle l'axe dorsiventral du stolon correspond à l'axe transversal dorsi-

ventral de l'oozoïde. Au cours de cette croissance, les différents massifs mésoblastiques s'individualisent tout en restant réunis par une couche périphérique assez régulière tapissant la paroi interne de l'ectoderme. Le massif neural qui s'est constitué au-dessus de la face dorsale de l'endoblaste reste en rapport avec les massifs périthoraciques.

Ceux-ci dépriment fortement les parois latérales de l'endoblaste et se stratifient chacun de façon à présenter deux couches : une couche interne logée dans la concavité de la paroi endoblastique et qui se creuse très vite pour donner un des tubes périthoraciques, un massif externe qui constituera ce que l'on a appelé le massif péricardique. Au cours de la croissance du stolon, la cavité stoloniale se dilate. Il se constitue deux sinus sanguins, l'un neural en rapport avec le sinus sous-endostylaire, l'autre génital en rapport avec le sinus cardiaque postérieur. Ces sinus sont limités par des éléments mésenchymateux qui proviennent du mésoblaste périphérique. Tous ces éléments mésoblastiques doués d'une très grande activité blastogénétique sont d'ailleurs en voie de multiplication. Des différenciations se produisent bientôt dans la masse génitale : les oogonies grossissent et se placent en file sous une enveloppe épithéliale. Au début de ces différenciations, l'endoblaste s'isole du pharynx, beaucoup plus tôt que chez *Salpa maxima*, *fusiformis* et *pinnata*, ainsi que cela se produit d'ailleurs pour l'épicarde des *Distomidae* et des *Polyclinidae*.

A l'exception de l'ectoblaste, prolongement de l'ectoderme de l'oozoïde, et de l'endoblaste, prolongement de la cavité pharyngienne, les ébauches blastogénétiques du péricarde, des cavités périthoraciques, du système nerveux, et de la masse génitale dérivent bien du mésoblaste.

Le tube neural du stolon ne provient donc pas de l'ectoderme, les dessins de KOROTNEFF (16) sont peu clairs à ce sujet ; celui de BROOKS (3) correspond nous semble-t-il au stade où le tractus neural s'individualise dans la masse mésoblastique. Les masses périthoraciques se découpent elles aussi dans le manchon mésoblastique qui enveloppe l'endoblaste. Elles ne présentent aucun rapport ni avec l'ectoderme (BROOKS), ni avec le péricarde (SALENSKY, 32), ni avec l'endoblaste (KOROTNEFF, 16). Nous n'avons pu confirmer l'opinion de KOROTNEFF (16) selon laquelle le péricarde de l'oozoïde intervenait pour constituer les tractus péricardiques du stolon. Les tractus péricardiques se séparent, par stratification des massifs mésoblastiques latéraux, des tubes périthoraciques.

L'étude des premiers stades de la formation des ébauches blastogénétiques chez *Salpa zonaria* nous amène aux mêmes conclusions.

B. — Formation des ébauches blastogénétiques
chez *Salpa maxima*.

Ici aussi, le stolon apparaît très tôt, alors que l'embryon est encore attaché à la mère. Il apparaît ventralement à gauche, à l'aisselle de l'éleoblaste et du nucleus sous forme d'une hernie ectodermique dans laquelle s'introduit un prolongement de la gouttière endostylique, le cul-de-sac endostylique fortement allongé. Ce

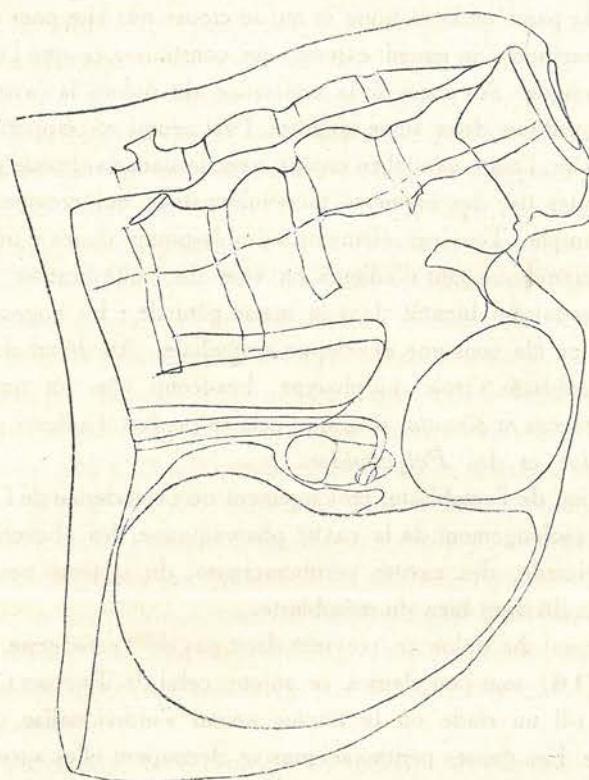


Fig. 31. — Portion postérieure d'un embryon de *Salpa maxima* encore attaché à la cloison cloacale maternelle par le placenta (non représenté sur cette figure) au moment où l'éleoblaste en forme de crosse atteint son maximum de croissance et où le diverticule endostylique pénètre dans la hernie stoloniale pour y former l'endoblaste des bourgeons (voir les fig. 46, 47, 48, pl. IV).

diverticule endostylique ne s'étend pas toutefois dans le plan médian, mais est rejeté vers la gauche par suite du développement de la cavité péricardique (fig. 31). De plus, avant d'atteindre la hernie ectoblastique stoloniale, il subit deux torsions de 90° : la première immédiatement derrière l'endostyle, dans le plan sagittal, vers le bas ; la seconde au niveau de l'ectoderme ventral, dans le

plan transversal et vers la gauche, de façon à pénétrer dans la hernie ectodermique stoloniale. Ce diverticule pharyngien présente donc avant d'entrer dans le stolon deux branches : la première verticale, la seconde transversale (fig. 31). De plus, la branche transversale est légèrement courbée en forme de S par suite de l'inclinaison vers le haut et vers l'arrière de l'axe de la hernie stoloniale. La base du stolon est légèrement rétrécie entre deux replis ectodermiques (fig. 47, pl. IV) ainsi que BROOKS l'a d'ailleurs bien montré chez *Salpa pinnata*. Ce diverticule pharyngien endostylaire représente l'endoblaste du stolon, mais au point où il entre dans la hernie stoloniale, il est accompagné d'ébauches blastogénétiques nouvelles. Elles proviennent toutes de la cavité générale de l'oozoïde : ce sont la masse génitale, les massifs périthoraciques, le massif nerveux. En suivant la série des coupes transversales faites dans la région postérieure de l'oozoïde, on se rend bien compte que ces nouvelles ébauches sont d'origine mésoblastique. L'axe longitudinal du stolon étant perpendiculaire à l'axe longitudinal de l'oozoïde, et son axe transversal gauche et droit étant dans le sens de l'axe dorso-ventral de l'oozoïde, une coupe transversale de ce dernier représente une coupe frontale du stolon ; d'autre part, le stolon étant dès le début de sa formation légèrement incliné vers l'arrière et vers le haut, cette coupe frontale sera légèrement oblique.

En suivant ainsi la série des coupes transversales, on constate que la masse génitale, comme nous l'avons vu au cours de l'embryogénie, prolonge vers l'avant la couche périphérique de l'éléoblaste. Elle est située entre l'endoblaste et la face ventrale du stolon. C'est une masse ovoïde qui déprime fortement la paroi ventrale de l'endoblaste (fig. 46, 47, 48, pl. IV). Ces coupes frontales obliques du stolon n'entament qu'une portion de la masse génitale, mais passent par la cavité centrale de l'endoblaste. De là provient la disposition spéciale des coupes figurées dans la planche IV, fig. 46, 47, 48, où la masse génitale est presque complètement enveloppée par l'endoblaste du stolon.

Le plan sagittal du stolon ne correspond pas exactement au plan transversal de l'oozoïde, les massifs périthoraciques gauche et droit (dans les coupes, massifs supérieur et inférieur) ne sont pas entamés en même temps, ainsi que le montrent les figures 46, 47, 48, représentant trois coupes transversales d'une série de coupes faites d'arrière en avant dans un embryon de *Salpa maxima*. On peut se rendre compte que chacun des massifs périthoraciques déborde dans la cavité générale de l'oozoïde (fig. 46, 48, pl. IV). Il en résulte que les massifs périthoraciques ne dérivent pas des replis ectodermiques qui étranglent la cavité stoloniale à sa base comme le croyait BROOKS (3). Chez *Salpa maxima*, les massifs périthoraciques proviennent de la cavité générale de l'oozoïde comme

le montre déjà l'examen des embryons *in toto* : les massifs périthoraciques apparaissent de chaque côté de l'endoblaste comme deux ailettes s'étendant dans la cavité générale de l'oozoïde. Ils ne peuvent être des diverticules du cloaque embryonnaire comme le croyait KOWALEVSKY (23, 24). Il ne peut être question non plus d'une origine péricardique comme l'avait supposé SALENSKY (32). En effet le premier massif supérieur est indépendant de tout contact péricardique. Le massif périthoracique droit, c'est-à-dire inférieur, est coincé entre le péricarde et l'ectoderme sans qu'on puisse lui découvrir toutefois une origine péricardique. Il appartient à la cavité générale de l'oozoïde.

Lorsque le massif droit périthoracique pénètre dans le stolon, il est intimement appliqué contre un diverticule péricardique mais il en reste toujours distinct ; celui-ci, d'ailleurs, n'a pas la signification que lui attribuait KOROTNEFF (16).

Ce dernier auteur avait admis que le massif périthoracique était d'origine endodermique. Chez *Salpa maxima* entre l'endoblaste et les massifs périthoraciques existe toujours une distinction très nette. Si l'endoblaste est en voie de prolifération, il n'abandonne jamais son aspect épithéial, il se trouve toujours nettement séparé des massifs périthoraciques. Enfin, le fait que les massifs périthoraciques débordent dans la cavité générale montre clairement qu'on ne peut leur attribuer une origine endoblastique. Les massifs périthoraciques sont bien mésoblastiques comme l'avait soutenu SEELIGER (38, 39) et comme nous avons pu le montrer chez *Salpa democratica*. Ils se creusent très tôt d'une cavité. Au-delà de l'endoblaste, dans la région dorsale de la cavité stoloniale, se trouve le massif nerveux. En coupe transversale, il présente une section circulaire. Ici non plus nous ne pouvons confirmer les observations de BROOKS (3) selon lesquelles le système nerveux proviendrait de l'ectoderme. Il en est totalement indépendant. D'autre part, ce massif nerveux se trouve en rapport avec les massifs périthoraciques par des éléments mésoblastiques. Le massif nerveux, comme les massifs périthoraciques, sont d'origine mésoblastique.

Outre les éléments périthoraciques nerveux et génitaux, il existe des éléments mésoblastiques épars dans la cavité stoloniale. Ils constituent d'abord une couche périphérique appliquée à la paroi interne de l'ectoderme, qui relie toutes les ébauches blastogénétiques. Ce sont les éléments mésenchymateux qui, lorsque la cavité stoloniale se dilatera, limiteront les sinus sanguins du stolon : le sinus neural, en rapport avec le cœur et l'endostyle, le sinus génital, en rapport avec l'éléoblaste et les viscères. D'autre part, cette couche mésoblastique périphérique, située entre les massifs périthoraciques et l'ectoderme, s'épaissit, constituant de nouveaux massifs externes par rapport aux massifs périthoraciques, et que les auteurs ont généralement dénommés massifs péricardiques parce qu'ils constituent

l'ébauche des organes cardiopéricardiques. Les massifs péricardiques sont donc aussi d'origine mésoblastique. KOROTNEFF (16) imaginait cependant que le péricarde de la mère intervenait dans la constitution des massifs péricardiques du stolon. Il a laissé un dessin (*S. democratica*) montrant effectivement un diverticule péricardique dans le stolon. Ce diverticule péricardique a été aussi observé par BROOKS (3) chez *Salpa pinnata*, mais selon cet auteur, il s'agit plutôt d'un pincement de la paroi péricardique maternelle. Enfin, nous avons aussi constaté chez *Salpa maxima*, comme en témoignent nos dessins (fig. 47, 48, pl. IV), l'existence de ce diverticule péricardique. La paroi péricardique est en effet très souple. Elle s'introduit dans toutes les sinuosités de la paroi ectodermique et spécialement dans la hernie stoloniale qui s'ouvre sous elle. Ce diverticule est donc purement accidentel et sans importance morphologique. Il n'existe d'ailleurs pas toujours. De plus, il est coincé entre le massif périthoracique et l'endoblaste. Ce repli peu accentué qui peut ne pas exister et qui, lorsqu'il est présent, ne l'est que d'un côté du stolon, ne peut intervenir dans la formation des deux massifs péricardiques latéraux, d'autant plus que les massifs péricardiques sont extérieurs par rapport aux massifs périthoraciques. BROOKS signale d'ailleurs que dans les stades ultérieurs, on ne retrouve plus trace de ce repli péricardique, mais qu'il se désagrége en éléments mésoblastiques libres. C'est là une opinion difficile à contrôler, mais en tout cas, le péricarde n'intervient en aucune manière dans la constitution des ébauches blastogénétiques du stolon.

Au cours de sa croissance le stolon s'incline vers l'arrière et subit en même temps une torsion qui ramène l'axe dorsiventral du stolon dans l'axe dorsiventral de l'oozoïde ; la masse génitale est ventrale, le système nerveux dorsal, et les massifs périthoraciques latéraux. Le massif périthoracique gauche est orienté vers le flanc droit de l'animal, le massif périthoracique droit vers l'extérieur. Le stolon s'accroît alors en contournant le nucléus viscéral et en se strobilisant. Chacune de ces ébauches subira l'organogénèse que BROOKS a très bien décrite dans sa monographie.

En résumé, à l'exception de l'ectoblaste et de l'endoblaste du stolon, toutes les ébauches périthoraciques, péricardiques, nerveuse et génitale, mésodermique proviennent ici encore du mésoblaste de l'oozoïde.

C. — Formation des ébauches blastogénétiques chez *Salpa fusiformis*.

La figure 45, planche IV, représente la portion stoloniale d'une coupe transversale d'un embryon où le stolon commence à se former. Le stolon apparaît donc

à gauche dans l'aisselle éléoblastique sous forme d'une hernie ectoblastique dont le grand axe est d'abord perpendiculaire à l'axe antéropostérieur de l'oozoïde. Cette hernie s'incurve bientôt vers le haut et vers l'arrière tout en se tordant de 90°. Comme dans les autres espèces, les coupes transversales de l'embryon sont donc frontales à la base du stolon, pour devenir transversales dans la région distale de cet organe. La fig. 45, pl. IV montre non seulement le rapport des ébauches blastogénétiques dans le stolon, mais aussi les rapports de ces ébauches avec l'oozoïde. Comme chez *Salpa maxima* et *pinnata*, la hernie stoloniale est ovoïde, étranglée à sa base entre deux replis ectodermiques. L'ectoderme stolonial, prolongement de l'ectoderme de l'oozoïde, se dilate à partir de l'étranglement basilaire. Ces cellules deviennent cubiques, cylindriques, dans la région apicale où elles sont en prolifération intense. Le stolon s'allonge par son sommet.

L'endoblaste est un diverticule endostylaïre, c'est-à-dire le cul-de-sac endostylaïre fortement allongé. Comme chez *Salpa maxima*, il présente deux portions : une portion verticale, perpendiculaire à l'endostyle dirigé vers le bas, une branche transversale perpendiculaire à la première, dirigée vers la gauche. La branche descendante est de plus resoulée vers la gauche par le sac péricardique.

La coupe 45, pl. IV, montre l'endoblaste du stolon en communication avec la branche ascendante du cul-de-sac endostylaïre. Les cellules sont cubiques, sauf dans les portions supérieure et inférieure, c'est-à-dire ce qui correspond aux faces latérales gauche et droite de l'endoblaste où les cellules sont hautes et cylindriques. Autour de l'endoblaste, se trouvent les ébauches blastogénétiques nerveuse, péricardique et génitale qui déforment plus ou moins les parois endoblastiques et leur donnent en coupe transversale la configuration d'un H.

Comme le montre la série des coupes, la masse génitale prolonge dans le stolon la région antérieure de l'éléoblaste dont elle provient.

Elle occupe la face ventrale du stolon, déprive l'endoblaste qui l'enveloppe partiellement.

Les massifs périthoraciques s'étendent à gauche et à droite le long de l'endoblaste, ainsi que le montre la fig. 45, pl. IV, mais ils en restent toujours bien distincts. L'endoblaste en prolifération active conserve toujours une disposition épithéliale nette, et l'on ne peut y voir une participation à la constitution des massifs périthoraciques. À la base du stolon, ceux-ci se trouvent coincés entre l'ectoderme et l'endoblaste. La figure 45 rappelle celle où BROOKS croit pouvoir montrer l'origine ectodermique des massifs périthoraciques. Cependant l'ectoderme du stolon se continue parfaitement avec celui de l'oozoïde, et il s'épaissit pour devenir l'ectoblaste stolonial; il conserve lui aussi sa disposition

épithéliale. Rien n'autorise à découvrir un rapport génétique entre l'ectoblaste et les massifs périthoraciques.

Ainsi que le montrent les coupes dont est tirée la fig. 45, pl. IV, l'endoblaste est primitivement entouré d'un manchon mésoblastique, dans lequel se découpent quatre gros tractus : le tractus neural dorsal, le tractus génital ventral, les tractus latéraux. Ces tractus tout en s'individualisant restent cependant reliés les uns aux autres. C'est ainsi que le tractus neural apparaît comme un nodule de condensation du mésoblaste périphérique qui réunit les différentes ébauches blastogénétiques d'origine mésoblastique.

D'autre part les massifs latéraux se stratifient chacun en un massif interne accolé à l'endoblaste et qui donnera le tube périthoracique, et un massif externe, péricardique. Le massif péricardio-périthoracique gauche est vu dans la fig. 45, pl. IV, sur toute sa longueur et montre la stratification.

La masse génitale présente déjà une certaine différenciation ; on y observe un épithélium périphérique enveloppant la masse des oogonies. Celles-ci sont presque toutes au même stade (spirème) de division. Parmi elles se rencontrent des masses en dégénérescence qui correspondent peut-être à des oogonies en désintégration et absorbées par les survivantes. Ainsi, ni l'ectoderme, ni l'endoderme n'interviennent dans la formation des ébauches périthoraciques, péricardiques et neurale. Elles sont mésoblastiques. Dans aucune de nos préparations nous n'avons pu nous rendre compte que le péricarde de l'oozoïde intervint dans la blastogénèse.

D. — Conclusions (fig. 13-15, pl. I ; fig. 45 à 48, pl. IV).

Les résultats obtenus chez différentes espèces de Salpes se confirment et se complètent. La formation du stolon y est identique.

Les ébauches blastogénétiques sont préparées avant l'apparition de la hernie stoloniale gauche, sous-endostylique. Elles se constituent indépendamment. La masse génitale provenant de la différenciation de la portion antérieure du mésoblaste éléoblastique est en place, sous l'ectoderme ventral, à l'aisselle de l'éléoblaste. Elle est entourée d'éléments mésoblastiques provenant de la périphérie de l'éléoblaste et encore indifférenciés.

En même temps, part du pharynx un diverticule central postérieur rejeté vers la gauche par la cavité péricardique et présentant une certaine analogie avec l'épicarde gauche de *Distaplia*. L'extrémité distale de ce diverticule pharyngien vient se mettre en contact avec la masse génitale et s'entoure en même temps, d'un manchon formé par le mésoblaste environnant.

L'extrémité du diverticule pharyngien formée de cellules cubiques en

prolifération joue le rôle d'organisateur parmi ces éléments indépendants mésoblastiques. Ceux-ci au contact du diverticule pharyngien se répartissent en tractus de potentialité organogénétique différente. Ils se condensent en deux massifs latéraux périthoraciques. Ces derniers sont réunis antérieurement au-delà des diverticules pharyngiens par un massif impair, neural ; ils se continuent postérieurement derrière le diverticule pharyngien par la masse génitale. L'ectoderme de l'oozoïde qui supporte cet ensemble s'épaissit lui aussi, subit la chiquenaude organogénétique et forme la hernie stoloniale dans laquelle le diverticule pharyngien entraîne les autres éléments : massifs génital, périthoraciques, neural. Ceux-ci s'individualisent et se régularisent progressivement pour subir leur organogénèse propre. L'organogénèse du blastozoïde est donc uniquement conditionnée par des facteurs de corrélation et de régulation cellulaire, déclenchés par une ébauche initiale organisatrice, le diverticule endoblastique pharyngien. La différenciation de chacune des ébauches, dont plusieurs sont de même origine, est donc fonction de leur position réciproque.

* * *

Le bourgeonnement des Salpes est un mode de bourgeonnement pharyngien, puisque l'ébauche blastogénétique la plus importante est constituée d'un diverticule pharyngien sous-endostylaïre, c'est-à-dire d'un diverticule homologue à l'épicarde. Cependant, ce diverticule pharyngien diffère de l'épicarde des Synascidies. Celui-ci s'ouvre dans le pharynx par deux orifices à gauche et à droite du raphé endostylaïre. Le diverticule pharyngien stolonial des Salpes est le prolongement de la gouttière endostylaïre ou du cul-de-sac endostylaïre même.

La disposition prise par le stolon varie suivant les espèces. Il se prolonge ventralement chez *Cyclosalpa*. Il entoure le pédoncule placentaire chez *Salpa confederata*. Le plus souvent, il s'enroule autour du nucleus viscéral.

Chez *Salpa democratica*, *maxima*, *fusiformis*, la hernie stoloniale ventrale se redresse de façon à rendre son axe longitudinal perpendiculaire à l'axe longitudinal de l'oozoïde. Elle se tord légèrement, s'accroît vers le haut et vers l'arrière, et contourne le nucleus viscéral, le massif péribranchial gauche étant du côté interne.

V. — REMARQUES PHYLOGÉNÉTIQUES AU SUJET DES THALIACÉS

Le bourgeonnement des Salpes étant essentiellement pharyngien, semble donc présenter une analogie avec le bourgeonnement épocardique pharyngien de certaines Synascidies.

Dans un travail précédent (2), nous avons rappelé que le bourgeonnement dénommé épicardique se présentait en réalité sous des aspects différents, chez les *Polyclinidae*, les *Didemnidae* et les *Polycitoridae*.

Chez les *Polyclinidae*, c'est bien l'épicarde qui constitue l'ébauche blastogénétique la plus importante, mais il est extrêmement développé, il se prolonge dans le postabdomen homologue au postabdomen et à l'un des stolons de *Clavelina*. Le bourgeonnement des *Polyclinidae* est épicardique postabdominal, exceptionnellement abdominal chez *Aplidium zostericola*.

Chez les *Didemnidae*, l'épicarde est représenté par deux tubes latéraux gauche et droit qui correspondent aux deux branches antérieures de l'épicarde des autres Krikobranches. Ces deux tubes font hernie à la base du thorax, sous l'extrémité postérieure de l'endostyle, et confluent en une vésicule, ébauche thoracique du nouveau blastozoïde, l'abdomen de ce dernier étant, comme on sait, formé aux dépens de l'anse digestive de la mère. Le bourgeonnement épicardique des *Didemnidae* est donc autre que celui des *Polyclinidae*; de plus il est complété par un bourgeonnement de l'anse digestive : c'est le bourgeonnement antéroépicardique (CAULLERY).

Enfin, le bourgeonnement des *Polycitoridae* est différent encore.

Il reste de grosses lacunes dans nos connaissances au sujet du bourgeonnement chez les *Polycitoridae*. Mais si l'on s'en tient à l'oozoïde, d'après les travaux de SALENSKY, JULIN (14), VAN BENEDEK et DE SELYS LONGCHAMPS (8), CAULLERY (5) et SALFI (1), le bourgeonnement est épicardique.

Dans l'oozoïde de *Distaplia*, ainsi que JULIN (14) l'a nettement établi, après la formation du cœur aux dépens du procardre droit, les portions proximales du procardre droit et gauche confluent et se prolongent par l'épicarde gauche qui pénètre dans une hernie sous-endostylique de l'ectoderme abdominal. C'est cette hernie abdominale qui constitue le stolon proligère formé donc d'une enveloppe ectodermique, du tube épicardique gauche, l'endoblaste, et d'éléments mésoblastiques. Ce stolon s'isole. Il est très court chez *Distaplia* mais chez *Colella*, [DE SELYS LONGCHAMPS (8), CAULLERY (5)], il est plus long. Dans ce dernier genre, le stolon renferme parfois deux tubes endoblastiques, au sujet de l'origine desquels on n'est pas fixé.

Le stolon gemmifère des *Polycitoridae*, est donc tout à fait indépendant du postabdomen, représenté ici par les prolongements postérieurs, haemocœliens,

(1) Notre travail était sous presse quand nous avons pris connaissance du très important mémoire de M. Mario SALFI : *Richerche sulla Biologia delle Ascidi del Golfo di Napoli* (Richerche di Morfologia e Biologia Animale, vol. I, N. 2, Napoli).

simples ou bifurqués (CAULLERY), par conséquent tout à fait différent d'un postabdomen strobilisé des *Polyclinidae*.

Par contre, le stolon gemmifère, sous-endostylaire des *Polycitoridae* rappelle quelque peu le stolon gemmifère sous-endostylaire des Salpes que nous venons d'envisager au chapitre précédent.

Sans doute le stolon gemmifère des *Polycitoridae* se détache de l'individu bourgeonnant, ce qui n'est pas le cas pour les Salpes où pendant tout le bourgeonnement il reste fixe à l'oozoïde. Mais libre dans la tunique commune, le stolon des *Polycitoridae*, prolifère. C'est ce que KOWALESKY a montré pour *Distaplia* et que SALFI vient de confirmer pour le même genre ; c'est ce que VAN BENEDEK et DE SELYS-LONGCHAMPS (18), ainsi que CAULLERY (5) ont nettement mis en évidence pour *Colella*. Or, dans ce cas, cette prolifération se fait à l'une des extrémités du stolon, et il semble bien que ce soit l'extrémité proximale, c'est-à-dire l'extrémité qui correspond à la région basilaire du stolon des Salpes. Comme chez les Salpes, la prolifération aboutit à la formation de strobiles, c'est-à-dire de bourgeons, d'autant plus avancés dans l'organogénèse qu'ils sont plus distaux.

Il est vrai que généralement chez les Salpes la prolifération ne se fait pas d'une façon continue, mais par à coups, de sorte qu'il se constitue le long du stolon des générations de bourgeons de même âge ; les générations les plus éloignées de la base étant aussi plus développées.

Il faut aussi signaler que le tube pharyngien endoblastique du stolon des Salpes ne s'ouvre pas dans la cavité pharyngienne de l'oozoïde par deux orifices gauche et droit extérieurs au raphé endostylaire comme chez les Synascidies, mais prolonge l'endostyle lui-même. Cependant, il y aurait donc une forte analogie entre le bourgeonnement des *Polycitoridae* et celui des Salpes.

Dans les deux cas, le bourgeonnement se fait aux dépens d'une hernie stoloniale ectodermique sous-endostylaire, qui n'a évidemment rien de commun avec le stolon basilaire des Synascidies ; l'ébauche blastogénétique importante est un diverticule pharyngien, un épicarde ; le stolon prolifère se strobilise par son extrémité proximale et les strobiles étant d'autant plus âgés qu'ils sont plus distaux.

Le bourgeonnement des Salpes serait donc un bourgeonnement de *Polycitoridae*. Or, chez les *Polycitoridae*, chez *Distaplia* par exemple, le bourgeonnement stolonial épocardique se réalise d'une façon très précoce pendant la vie larvaire. C'est la larve qui bourgeonne. Si l'on admet l'homologie entre le bourgeonnement des *Polycitoridae* et celui des Salpes, dont l'oozoïde fondateur est toujours solitaire, il faudrait en déduire que les Salpes sont par rapport aux

Polycitoridae des formes néoténiques ayant renoncé à la fixation, pour devenir des organismes solitaires, libres, pélagiques, à bourgeonnement sous-endostylaïre pharyngien ou épicardique.

* * *

Les Tuniciers pélagiques, autres que les *Copelata*, Appendiculaires, forment le groupe des Thaliacés, au sujet de l'homogénéité duquel on a beaucoup discuté.

HERDMANN (12) admettait que les Salpes et les *Doliolum* sont étroitement apparentés ; il les faisait dériver directement des Appendiculaires, d'où seraient sortis d'autre part les Ascidiés simples et composées. Les Pyrosomes descendraient des Ascidiés composées et auraient donc une origine différente de celle des Salpes et des *Doliolum*.

Pour ULJANIN (44), les Appendiculaires auraient donné les Ascidiés simples aux dépens desquelles se seraient constitués indépendamment le phylum des Salpes, celui des *Doliolum*, et enfin le plus important, celui des Ascidiés composées dont *Pyrosoma* serait une forme évoluée. Les trois formes de Thaliacés auraient donc une origine différente. Leur ressemblance serait superficielle, due à un phénomène de convergence par suite du même mode de vie.

Cependant HUXLEY (13) avait admis l'unité du groupe des Thaliacés et considérait le *Doliolum* comme intermédiaire entre les Salpes et les Pyrosomes. GROBBEN soutient lui aussi que ces trois formes sont étroitement apparentées, qu'elles constituent un même phylum sorti des Ascidiés composées, auxquelles elles se rattacherait par un genre hypothétique, Pyrosomoïde, voisin des Pyrosomes ; les *Doliolum* d'après cet auteur découleraient aisément des Pyrosomes.

BROOKS (3), plus récemment, dans la grosse monographie qu'il a consacrée au genre *Salpa*, considère les Thaliacés comme un groupe naturel issu des Ascidiés composées.

Plusieurs faits plaident en faveur de l'unité du groupe des Thaliacés et en tout premier lieu, leur mode de bourgeonnement.

Ainsi que le reconnaissent KORSCHELT et HEIDER (27) en se basant sur les travaux de SALENSKY (36) et surtout de SEELIGER (39), le bourgeonnement des Pyrosomes est presque identique à celui des Salpes. Le stolon y est sous-endostylaïre et l'endoblaste est un prolongement endostylaïre. Comme chez les Salpes, le tube endostylaïre endoblastique pénètre dans la hernie stoloniale, enveloppé d'un manchon d'éléments mésoblastiques dans lequel s'individualiseront quatre tractus, un dorsal, le tractus neural, deux latéraux périthoraciques, un ventral, le tractus génital. NEUMANN (29) il est vrai considère ces différents tractus comme autant de prolongements des organes correspondants de l'adulte

bourgeonnant. Mais des recherches faites à ce sujet, au laboratoire de l'Institut zoologique Torley-Rousseau, confirment l'opinion de SEELIGER sur l'origine mésoblastique de ces ébauches blastogénétiques.

Comme chez les Salpes, le stolon des Pyrosomes prolifère par sa base. Le nombre des bourgeons des Pyrosomes est cependant beaucoup plus faible puisque ceux-ci sont, tout au plus, au nombre de 7, les plus éloignés étant les plus avancés dans le développement. Ensuite, lorsqu'un bourgeon de Pyrosome est arrivé à son complet développement, il s'isole, tandis que chez les Salpes, les bourgeons sont disposés le long du stolon en générations de même âge, lesquelles se séparent du stolon, en bloc, constituant les chaînes de Salpes agrégées. Enfin les blastozoïdes de Pyrosome peuvent bourgeonner à leur tour, ce qui n'est pas le cas chez les Salpes. Mais la petite chaîne des bourgeons de Pyrosomes en développement, s'incurve vers la région dorsale de l'ascidioïde un peu comme le fait la chaîne stoloniale de certaines Salpes. Indépendamment des modalités secondaires, le *bourgeonnement des Pyrosomes est un bourgeonnement sous-endostylaire, épocardique*, à la façon de celui des Salpes.

Le bourgeonnement des *Doliolum* est très spécial, très compliqué. Au sujet de l'origine et de la destinée organogénétique des ébauches blastogénétiques du stolon, on se trouve devant les opinions les plus contradictoires. Néanmoins on peut reconnaître quelques similitudes avec celui des Salpes.

Tous les auteurs ont reconnu dans le stolon du *Doliolum* huit ébauches. GROBBEN (9) y avait décrit une paire de tractus pharyngiens destinés à donner le pharynx des bourgeons, une paire de tractus cloacaux formant le cloaque des blastozoïdes, un tractus mésoblastique central, enfin trois tractus dorsaux dont l'auteur ne précise pas l'origine. Ils semblent être mésoblastiques et représentent respectivement les tractus génitaux latéraux, et le tractus neural médian.

Pour ULJANIN (44), outre le tractus mésodermique, il y aurait une paire de diverticules pharyngiens, une paire de diverticules cloacaux. Ces derniers se recouvrent à leur extrémité distale en même temps que les tractus pharyngiens se dédoublent. Il en résulte huit tractus dans la cavité du stolon : *le tractus mésodermique donnera le cœur ; les deux tractus cloacaux réfléchis, le système nerveux ; les deux tractus cloacaux directs, les muscles ; les deux tractus pharyngiens externes, les glandes génitales ; les deux tractus pharyngiens internes, le pharynx.* Le cloaque dans chaque bourgeon se forme de novo par une invagination de l'ectoderme dorsal.

NEUMANN (28) est venu plus récemment donner une tout autre interprétation des huit ébauches stoloniales. Il y aurait un *tractus péricardique* dont la destinée n'est pas bien précise ; *une paire de tractus pharyngiens* et *une paire de tractus*

cloacaux qui se dédoublent, enfin un important *tractus mésodermique* dorsal. Celui-ci donnerait le système nerveux, les tractus cloacaux internes conflueraient et formeraient le pharynx ; les tractus cloacaux externes deviendraient les muscles ; des tractus pharyngiens constituerait le cœur, tandis que le cloaque de chaque blastozoïde se formerait *de novo* par une double invagination de l'ectoderme, comme chez la larve.

L'impossibilité de concilier ces trois opinions montre combien il serait désirable de reprendre l'étude du bourgeonnement de *Doliolum* afin de confirmer l'une d'elles et surtout d'arriver à préciser d'une façon définitive le mode de bourgeonnement de ces curieux organismes. Il ressort toutefois de ces données contradictoires que le *stolon prolifère est sous-endostylaire*, et qu'il renferme des diverticules du pharynx, donc *épicardiques*, et des éléments *mésodermiques*.

De ce fait, le bourgeonnement de *Doliolum* présente plus d'analogie avec celui des Salpes qu'avec celui de tout autre Tunicier. Comme chez les Salpes, le stolon prolifère par la base des générations de bourgeons de même âge.

On sait qu'il se produit chez *Doliolum* trois grandes générations de blastozoïdes, destinées à devenir d'abord des gastérozoïdes, ensuite des phorozoïdes, enfin des gonozoïdes. Le sort différent de ces trois générations peut être considéré comme une conséquence des conditions nutritiales différentes lors de leur formation respective. Dès que les premiers bourgeons s'individualisent, l'oozoïde perd ses organes, cesse de se nourrir directement, devient un simple appareil de flottaison. Les premières générations de blastozoïdes se constituent donc dans des conditions d'un métabolisme déficitaire ; ils restent neutres, les gastérozoïdes entretiennent leur mère, et les phorozoïdes, leurs cadets, plus privilégiés, chez lesquels les éléments génitaux arrivent à l'état parfait. Le bourgeonnement de *Doliolum* apparaît comme un bourgeonnement de Salpes fortement compliqué. Ainsi, entre les trois formes des Thaliacés il semble bien y avoir en principe une certaine unité dans le mode de bourgeonnement.

* * *

Avec raison, ULJANIN (44) a montré les différences profondes qui existent dans le développement embryonnaire des trois formes de Thaliacés.

Les *Doliolum*, incontestablement, présentent au cours de leur ontogénèse quelque similitude avec les Ascidies, puisque la larve, du moins chez certaines espèces (*Mülleri*) possède une chorde. C'est ce qui amène ULJANIN à faire sortir les *Doliolum* directement des Ascidies simples, les séparant des Salpes et des Pyrosomes.

L'oozoïde des Pyrosomes n'arrive pas à se développer. Une colonie de

Pyrosomes, comme une colonie de Bryozoaires, est uniquement constituée de blastozoïdes. Mais quel que soit le degré de coenogénèse du cyatozoïde, on y reconnaît les ébauches d'organes dont la formation rappelle aussi celle des organes correspondants des Ascidies, les tubes périthoraciques, par exemple.

Chez les Salpes, au contraire, les processus embryonnaires n'ont plus rien de commun avec celui des Ascidies. Mais il n'est pas douteux que le rythme de l'ontogénèse a été bouleversé par le viviparisme et la constitution d'annexes extrafœtales, spécialement du blastophore. Le blastophore se forme par migration des cellules folliculeuses des parois de l'oviducte et de l'ovaire vers la cavité utérine. Cette migration, si bizarre qu'elle soit, n'est cependant pas un fait isolé chez les Tuniciers. Depuis longtemps, on sait que des cellules folliculeuses émigrent du follicule vers l'œuf pour former les cellules du testa.

DAVIDOFF (6) a signalé la migration de cellules folliculeuses chez *Distaplia magnilarva*, où elles s'insinuent entre les blastomères. Chez les Pyrosomes, la migration des cellules folliculeuses entre les blastomères prend un caractère plus frappant. Le Professeur JULIN (15) a d'ailleurs consacré un remarquable travail sur l'évolution de ces cellules folliculeuses, calympcytaires au cours du développement embryonnaire, et sur leur rôle dans la constitution des organes phosphorescents.

La migration des cellules folliculeuses calympcytaires chez les Salpes est l'accentuation d'un phénomène commun aux *Polycitoridae* et aux Pyrosomes.

Généralement le viviparisme est corrélatif d'un appauvrissement des œufs en vitellus, le *Mustelus laevis* parmi les Élasmobranches, les Mammifères parmi les Amniotes en sont des exemples. De même peut-être l'œuf des Salpes vivipares est-il secondairement oligolécithique ; ainsi s'expliquerait la migration massive des cellules folliculeuses calympcytaires destinées à être digérées progressivement par les blastomères, par une sorte de vitellogénèse retardée, compensatrice.

L'ontogénèse de ces trois formes de Tuniciers pélagiques a donc ceci de commun qu'elle est coenogénétique. Si on la compare à ce qui se produit chez les Ascidies fixées, on se trouve dans les trois cas en présence d'embryologie aberrante, très condensée, réalisant hâtivement des structures plus simples. Chez les *Doliolum*, où l'organogénèse semble être la moins modifiée, puisque la larve acquiert, dans certaines espèces du moins, une chorde typique, on a bien l'impression d'un développement accéléré d'une larve qui, incomplètement constituée, vit de ses propres moyens et bourgeonne hâtivement.

De plus, dans le développement embryonnaire de ces trois Tuniciers, il se constitue provisoirement un éléoblaste.

En étudiant antérieurement cet organe, nous étions arrivés à cette conclusion

qu'il semble bien que l'éléoblaste est homologue chez les *Doliolum*, les Salpes et les Pyrosomes, et qu'on peut le considérer comme correspondant à l'extrémité antérieure de la région chordale, modifiée et devenue un organe embryonnaire transitoire, nécessaire dans la constitution des éléments mésodermiques.

Dans le cas du *Doliolum*, l'éléoblaste est une vésicule caudale, située entre la chorde et le corps, sorte d'ampoule de flottaison dont la formation coïncide avec l'apparition des larves à la surface de l'eau. Ainsi la constitution de l'éléoblaste s'accorderait avec l'hypothèse selon laquelle l'oozoïde des Thaliacés est en principe une larve d'Ascidie composée (*Polycitoridae*) néoténique, incapable de se fixer, devenue pélagique, présentant une embryologie condensée qui réalise hâtivement une structure simplifiée lui permettant de vivre solitaire tout en bourgeonnant.

* * *

HUXLEY (13) et GROBBEN (9) considéraient qu'il existe entre ces trois groupes, une véritable unité morphologique. ULJANIN (44) n'a pas manqué de la signaler mais attachant toute l'importance aux faits embryologiques, la similitude de structure lui apparaît de la simple convergence due aux conditions identiques de vie. GROBBEN (9) et BROOKS (3) sont d'avis de ramener les Thaliacés aux Synascidies, sans préciser d'ailleurs à quel groupe de Synascidies.

LAHILLE (25) a schématisé cette conception d'une façon suggestive pour montrer l'origine possible des Thaliacés.

Les Thaliacés ont la disposition anatomique des *Krikobranchiae* : l'abdomen est situé sous le thorax ; mais dans les trois formes de Tuniciers pélagiques, les siphons buccal et cloacal sont diamétralement opposés, la branchie est très réduite. On constate, il est vrai, chez certains *Krikobranchiae*, un déplacement du cloaque vers l'arrière, en même temps qu'une réduction de la branchie : les *Aplidium* (6-7 rangées de stigmates), les *Didemnidae*, les *Polycitoridae* (3 à 4 rangées de stigmates).

Le déplacement de la cavité cloaco-périthoracique vers l'arrière, a pour effet chez les Thaliacés, de faire subir à la cloison branchiale une rotation de près de 90° de telle sorte qu'elle se trouve, si pas verticale, du moins oblique et réduite à droite et à gauche de l'endostyle à une seule rangée de stigmates.

Ce serait, selon LAHILLE (25), et d'une façon schématique, la constitution de la branchie du *Doliolum*. Chez les Salpes, la simplification structurale est poussée plus loin, puisque la branchie est réduite à la barre épistylaire c'est-à-dire que à gauche et à droite de l'endostyle les stigmates de l'unique rangée ont conflué en un seul.

La réduction de la branchie, organe si important à la nutrition et à la respiration de l'organisme, semble être un paradoxe dans l'évolution des Thaliacés. Mais ces organismes sont pélagiques; nageurs actifs, grâce à des muscles circulaires transversaux, ils aspirent et refoulent l'eau avec énergie, entretenant ainsi à travers le pharynx et le cloaque un courant d'eau intense qui compense la réduction de la branchie si compliquée chez les Ascidies fixées.

A la simplification de la branchie correspond donc la constitution de muscles pulsateurs puissants dont LAHILLE a schématisé la formation. La rotation du cloaque vers l'arrière aurait pour effet de réduire en réalité tout l'organisme aux régions siphonales considérablement dilatées et spécialisées. Corrélativement les cravates musculaires des siphons, déjà bien marquées chez les Synascidies, s'accentuent et se perfectionnent de façon à devenir les muscles transversaux circulaires pulsateurs du *Doliolum* et de la *Salpe*.

Cette interprétation de la structure simplifiée des Thaliacés est en accord avec l'hypothèse de leur origine néoténique.

Les Pyrosomes semblent toutefois y faire exception. Sans doute, ce sont des organismes pélagiques; ils ont les orifices buccal et cloacal diamétralement opposés, l'abdomen situé sous le thorax; mais ils sont essentiellement coloniaux. Ils constituent de grosses colonies pélagiques, où les individus sont enrobés dans une grosse tunique commune consistante, n'ayant pas de muscles pulsateurs, immobiles et fixés en réalité, contrairement aux *Doliolum* et aux *Salpes*. De plus, la branchie est compliquée; elle présente de nombreux stigmates horizontaux coupés de sinus longitudinaux, des languettes branchiales sur la crête dorsale; elle est enveloppée par deux diverticules gauche et droit du cloaque postérieur.

Cette structure compliquée des Pyrosomes a amené les auteurs à les rapprocher des Ascidies fixées, soit qu'ils fussent phylogénétiquement indépendants des *Doliolum* et des *Salpes*, soit qu'ils fussent considérés comme les formes les plus primitives des Thaliacés.

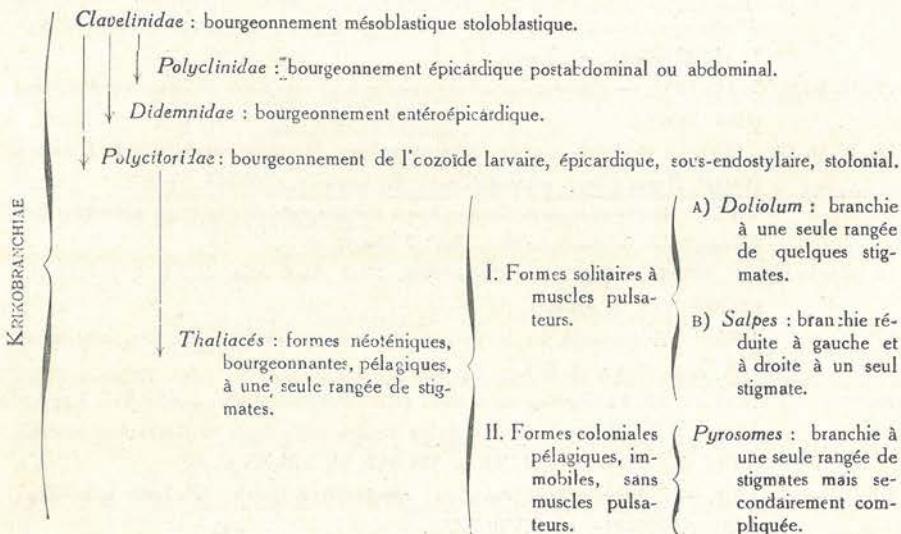
Cependant, cette branchie des Pyrosomes est d'un tout autre type que la branchie des Ascidies et vraiment unique dans le genre des Tuniciers.

Les stigmates sont nombreux, et morphologiquement horizontaux. Ainsi LAHILLE (25), après d'autres, a suggéré que ces stigmates correspondaient à une seule rangée de stigmates d'Ascidie, c'est-à-dire que la branchie de Pyrosome serait comparable à celle du *Doliolum*.

Dès lors, il s'agit d'une branchie non primitive, mais réduite qui, secondairement, se serait compliquée selon un mode tout à fait nouveau, l'évolution étant irréversible. Les stigmates, horizontaux par suite du déplacement du

cloaque au pôle opposé à celui du siphon buccal, se sont multipliés à la façon des stigmates d'une rangée d'une branchie de *Polycitoridae*, par les extrémités de cette rangée, c'est-à-dire vers le haut et vers le bas. Ces stigmates se sont étendus sur toute la largeur du thorax, de façon que chacun d'eux devient très grand. Mais ces grands stigmates sont soutenus par des sinus comme le sont les stigmates de *Distaplia*. Ces sinus étant perpendiculaires à l'axe des stigmates, sont verticaux chez le Pyrosome ; de plus, ils sont très nombreux, ce qui correspond à l'extension des stigmates de cette unique rangée. Corrélativement à l'accroissement de la branchie, se forment des languettes dorsales, et des diverticules périthoraciques de néoformation. La réduction excessive de la branchie des *Doliolum* et des Salpes, correspond à leur vie solitaire, pélagique, indépendante et à la formation de puissants muscles pulsateurs.

La complication secondaire de la branchie des Pyrosomes s'explique par le fait que les Pyrosomes sont des animaux coloniaux, immobiles, sans muscles pulsateurs, fixés en réalité dans une colonie pélagique. D'une branchie de Thaliacés réduite à une seule rangée de stigmates, les Pyrosomes réacquièrent donc une branchie physiologiquement, mais non morphologiquement comparable à une branchie d'Ascidie fixée. Malgré leurs particularités, ils n'appartiennent pas moins aux Thaliacés, formes pélagiques bourgeonnantes, néoténiques dérivant de *Polycitoridae*, dont la branchie est réduite à une rangée de stigmates disposés obliquement ou horizontalement, par suite du déplacement du cloaque vers l'arrière, et en corrélation avec leur vie libre, et dont l'histoire peut se résumer par ce schéma :



Liste des auteurs cités

1. BARROIS, J., 1881. — Mémoire sur les membranes embryonnaires des Salpes. (*Journ. Anat. Phys.*, 17^e Ann.).
2. BRIEN-GAVAGE, P. et E., 1927. — Contribution à l'étude de la blastogénèse des Tuniciers. I. Bourgeonnement de *Clavelina lepadiformis* MÜLLER. (*Recueil de l'Inst. zool. Torley-Rousseau*, tome I, fasc. I). II. Recherches sur le bourgeonnement de *Perophora Listeri* WEIGM. (*Recueil de l'Inst. zool. Torley-Rousseau*, tome I, fasc. II).
3. BROOKS, W. K., 1893. — The genus *Salpa*. With a supplementary paper by MAYNARD M. METCALF. (*Mem. Johns Hopkins Univ.*, II, VIII, 936 p., 57 pl. 28 text-fig., 4^o, Baltimore).
4. CAULLERY, M., 1895. — Contribution à l'étude des Ascidies composées. (*Bull. sci. France-Belg.*, XXVII, p. 1-158, pl. I-VII).
5. — 1909. — Recherches sur les *Synascidies* du genre *Colella* et considérations sur la famille des *Distomidae*. (*Bull. sci. France-Belg.*, XLII, p. 1-59, pl. I, 16 text-fig.).
6. DAVIDOFF, M. V., 1889-1890. — Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* D. V., I und II Theil. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 9 Bd., p. 113-178; p. 533-651).
7. DELLA VALLE, A., 1881. — Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidi composte del Golfo di Napoli. (*Atti Accad. Lincei*, [3], Mem. X, p. 431-498, 10 pl.).
8. DE SELYS-LONGCHAMPS, M., 1910. — Résultats du voyage du S. Y. *Belgica* en 1897-1898-1899 sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Zoologie. Tuniciers Caducichordata (Ascidiacés-Thaliacés). + Éd. VAN BENEDEEN et Marc DE SELYS-LONGCHAMPS.
9. GROBBEN, C., 1882. — *Dolium* und sein Generationswechsels. (*Arb. Zool. Inst.*, Wien, 4 Bd.).
10. HARTMEYER, R., 1910. — *Bronn's Tier Reich. Tunicata*, II. (SEELIGER et HARTMEYER).
11. HEIDER, K., 1895. — Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis* CUV. (*Abh. Senckenb. Nat. Ges.*, XVIII, 4, p. 365-455, 6 pl., 18 text-fig.).
12. HERDMANN, W. A., 1888. — Report upon the Tunicata collected during the Voyage of H. M. S. "Challenger" during the years 1873-1876. III. *Ascidiae Salpiformes, Thaliacea, Larvacea*, etc. (*Zool. Challenger Expd.*, XXVII, pt LXXVI, 166 p., 11 pl., 28 text-fig., 4^o, London).
13. HUXLEY, Th. H., 1851. — Observations on the anatomy and physiology of *Salpa* und *Pyrosoma*. (*Phil. Trans.*).
14. JULIN, Ch., 1896. — Recherches sur la blastogénèse chez *Distaplia magnilarva* et *D. rosea*. (*Compt. Rend. Congr. internat. Zool.*, III, Leyde, p. 507-524, 13 fig.).
15. — 1912. — Recherches sur le développement embryonnaire de *Pyrosoma giganteum* LES. (*Zoologischer Jahrbüchern*, Supp. XV, 2. Band).
16. KOROTNEFF, A., 1894. — Tunicatenstudien. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, XI, 3, p. 325-367, pl. XIV-XVI, 9 text-fig.).
17. — 1895. — Embryologie der *Salpa democratica* (*mucronata*). (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LIX, 1, p. 29-45, pl. IV).
18. — 1895. — Zur Entwicklung der Salpen. (*Biol. Centralbl.*, XV, p. 831-833, 1 fig.).
19. — 1896. — Zur Embryologie von *Salpa cordiformis-zonaria* und *maculosa-punctata*. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel*, XII, p. 331-352, pl. XIII-XV).
20. — 1896. — Zur Embryologie von *Salpa runcinata-fusiformis*. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXII, p. 395-414, pl. XVIII-XIX).

21. KOROTNEFF, A., 1899. — Zur Embryologie von *Salpa maxima-africana*. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXVI, p. 625-636, pl. XXXVIII).

22. KORSCHELT, E. et HEIDER, K., 1910. — Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Uneschlechtliche Fortpflanzung. Iena, Fischer.

23. KOWALEVSKY, A., 1868. — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tunicaten. 1. Entwicklung der *Pyrosoma*. 2. Entwicklung der Salpen. (*Nachr. Ges. Göttingen*, p. 401-415).

24. — 1874. — Ueber die Knospung der Ascidiens. (*Arch. mikr. Anat.*, 10 Bd).

25. LAHILLE, F., 1890. — *Recherches sur les Tuniciers des côtes de France*, 330 p., 176 fig., 8°. Toulouse.

26. LAMEERE, A., 1916-18-19. — Contribution à la connaissance des Dicyémides. (*Bull. Biol. France-Belgique*, Tomes L, LI, LIII).

27. LEUCKART, C. R., 1854. — *Zoologische Untersuchungen*. 4°. Giessen, 1853-1854.
Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tunicaten, 93 p., 2 pl. 1. Salpen.
2. Ascidiens.

28. NEUMANN, G., 1906. — *Dolioium*. (*Ergbn. der Deutsch. Tiefsee-Exped.*, XII, 2, p. 93-243, pl. XI-XXV, 1 map, 20 text-fig. 4°. Iena).

29. — 1909. — Pyrosomes. (*Ergbn. der Deutsch. Tiefsee-Exped.*).

30. SAINT-HILAIRE, 1912. — Untersuchungen über die Placenta der *Salpa democratica-mucronata*. (*Arch. mikr. Anat.*, 79. Bd., p. 59-104, t. 5-8).

31. SALENSKY, W., 1876. — Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XXVII, p. 179-237, pl. XIV-XVI).

32. — 1877. — Ueber die Knospung der Salpen. (*Morphol. Jahrb.*, III, 3, p. 549-602, pl. XXVIII-XXX).

33. — 1872. — Ueber die Entwicklung der Hoden, über den Generationswechsel der Salpen. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XXX, Suppl., p. 275-293, pl. III).

34. — 1881. — Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. (*Zool. Anzeig.*, IV, p. 597-603, 613-619).

35. — 1882-83. — Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. 1. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, IV, 1, p. 90-171, pl. VI-XVII ; 2. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, IV, 3, p. 327-402, pl. XXII-XXVII).

36. — 1891. — Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. (*Zool. Jahrb.*, Anat. V, 1, p. 1-98, pl. I-VIII, 7 text-fig.).

37. — 1916-17. — *Bulletin de l'Académie impériale des Sciences*, Petrograd, VI série (en russe). (15 octobre -14; 1 novembre -15; 15 décembre -18; 15 février -3; 15 mars -5; 15 avril -7; 15 mai -9).

38. SEELIGER, O., 1885. — Die Knospung der Salpen. (*Iena. Zeitschr. Naturw.*, XIX, p. 573-677, pl. X-XIX).

39. — 1889. — Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. (*Iena. Zeitschr. Naturw.*, 23. Bd.).

40. TODARO, F., 1875. — Sullo sviluppo e sull'anatomia delle Salpe. (*Atti Accad. Lincei*, 2, I, p. XIV-XVI).

41. — 1875. — Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe. (*Atti Accad. Lincei*, 2, Mém. II, p. 720-792, 5 pl.).

42. — Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe. (*Atti Accad. Lincei*, 3).
1880. — *Trans. IV*, p. 86-89.

1882. — *Trans. VI*, p. 309-315.
 1883. — *Trans. VII*, p. 294-297.

43. TODARO, F., 1887. — *Studi alteriori sullo sviluppo delle Salpe.* (*Atti Accad. Lincei*, 4, *Mém. I*, p. 641-680, pl. I-III, 5 text-fig.).

44. ULJANIN, 1884. — *Die Arten des Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel und den angrenzenden Meeresabschnitten.* (*Fauna und Flora des Golfs von Neapel*, X, 140 p., 12 pl., 11 text-fig. 4^o. Leipzig).

45. VAN BENEDEK, E. et DE SELYS-LONGCHAMPS, M., 1910. — *Résultats du voyage du S. Y. Belgica en 1897-1898-1899 sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery.* *Zoologie. Tuniciers. Caducichordata. Ascidiacées, Thaliacées.*

Explication des planches

LISTE DES ABRÉVIATIONS EMPLOYÉES

ba	= blastomères.	mes	= mésoblaste.
b p	= bouton placentaire.	mes eo	= mésoblaste éoblastique.
br	= branchie.	m gn	= massif génital.
ca	= calymnocyte folliculeux.	m ne	= massif neural.
c C	= cavité centrale folliculeuse.	m per	= massif péricardique.
c g	= cavité générale.	m P	= muraille placentaire.
c l	= cloaque.	m pt	= massif périthoracique.
c p	= cavité placentaire primaire.	ne	= éléments neuraux.
c P	= cavité placentaire proprement dite.	P	= éperon postérieur du blastophore.
c s p	= cavité supraplacentaire.	per	= péricarde.
c u	= cavité utérine.	ph	= pharynx.
d end	= diverticule endoblastique du stolon.	p pl	= plafond placentaire.
ec p	= ectoderme provisoire folliculeux.	r p	= replis ou bourrelets septaux.
ect	= ectoblaste.	rp i	= replis incubateurs.
end	= endoblaste pharyngien.	r s p	= replis supraplacentaires.
eo	= éoblaste.	s br	= septum branchial.
ep	= cône épithéial.	si	= sinus stoloniaux.
f ext	= feuillett externe folliculeux.	sy	= syncytium lacunaire du placenta.
f int	= feuillett interne folliculeux.	t d	= tube digestif.
gn	= massif génital.	t o p	= cordon ombilical placentaire.
le	= leucocytes.	t p	= toit du placenta ou syncytium périphérique.
lym	= lymphoblaste, lymphocyte.	ut	= sac utérin.
m c c	= massif antérieur de la cavité centrale folliculeuse du blastophore.	v n	= vésicule nœurale.
m cl	= muscles du sphincter cloacal.	z p	= zone périphérique de l'éloblaste.
m b	= muscles du sphincter buccal.	z v	= zone vacuolisée de l'éloblaste.

PLANCHE I

Fig. 1 à 12. — Embryogénèse de *Salpa democratica*.

Fig. 1. — Coupe sagittale du cumulus proligère recouvert par le cône épithéial (ep). La paroi du sac utérin (ut) forme dans la cavité sanguine maternelle sous-jacente ou cavité placentaire primaire (c p) un repli ventral, le bouton placentaire (b p). Parmi les calymmocytes (ca), les blastomères (ba) grosses cellules plus ou moins isolées : blastomères dorsaux, périphériques, centraux et postérieurs. Ces derniers sont logés dans un éperon postérieur du cumulus proligère où ils représentent l'ébauche mésoblastique (me). Autour des blastomères, des noyaux calymmocytaires en picnose. Oc. 6, obj. D, long. 16 (ZEISS).

Fig. 2. — Coupe transversale du blastophore toujours enveloppé par le cône épithéial (ep) dont on voit au sommet l'ouverture utérine oblitérée.

b p = bouton placentaire oblitérant la cavité placentaire primaire (ep).

ut = paroi du sac utérin épaisse dans la région ventrale par suite de la dilatation de ses cellules et représentant dans cette zone le plafond placentaire (p pl).

Dans le massif calymmocytaire utérin plus ou moins stratifié en deux couches cellulaires, les blastomères sont répartis en blastomères dorsaux, périphériques, ectoblastiques (ect) et en deux massifs latéro-ventraux endoblastiques pharyngiens (end). Les blastomères mésoblastiques sont visibles dans une coupe postérieure. Oc. 6, obj. D, long. 16 (ZEISS).

Fig. 3 et 4. — Coupes sagittales du blastophore au moment où va commencer l'organogénèse et où les éléments folliculeux tombent en dégénérescence. L'ectoblaste (ect) recouvre déjà le blastophore toujours enveloppé par le cône épithéial.

Fig. 3. — Coupe médio-sagittale montrant dans la masse folliculeuse le massif neural (ne) et le massif mésoblastique (me).

Fig. 4. — Coupe sagittale latérale montrant encore le massif mésoblastique (me), une portion du massif neural (ne) et le gros massif endoblastique gauche (end) qui formera la vésicule gauche pharyngienne.

b p = bouton placentaire en désintégration.

t p = syncytium folliculeux provenant de la dégénérescence des calymmocytes ventraux.

c P = lacunes intersyncytiales représentant la future cavité placentaire proprement dite. Oc. 4, obj. D, long. 16 (ZEISS).

Fig. 5. — Coupe transversale d'un embryon un peu plus avancé que 3 et 4. (ne) massif neural en dessous duquel se voient les deux massifs pharyngiens déjà creusés chacun d'une vésicule (ph). Oc. 4, obj. D, long. 16 (ZEISS).

Fig. 6, 7, 8, 9. — Coupes transversales du même stade, au début de l'organogénèse.

Fig. 6. — Coupe transversale d'un blastophore où le massif neural se creuse en une vésicule neurale close et indépendante (v n). Les deux vésicules pharyngiennes confluent en une vésicule médiane pharyngienne (ph). Oc. 4, obj. D, long. 16 (ZEISS).

Fig. 7. — Coupe transversale passant derrière la vésicule neurale par les vésicules pharyngiennes dilatées vers le haut. Oc. 4, obj. D, long. 16 (ZEISS).

Fig. 8-9. — Coupes transversales postérieures passant par la région où les deux vésicules pharyngiennes encore indépendantes ventralement, confluent dorsalement pour former le cloaque (cl). Oc. 4, obj. D, long. 16 (ZEISS).

br = cylindre folliculeux, tapissé de cellules blastomériques, représentant la future branchie.

Fig. 10, 11, 12. — Coupes transversales d'un embryon plus âgé. Oc. 6, obj. 8, long. 16 (ZEISS).

Fig. 10. — Coupe transversale passant par la vésicule neurale (V n) et la cavité pharyngienne (ph) (à rapprocher de la fig. 6).

Fig. 11. — Coupe transversale passant derrière la vésicule neurale, par la cavité pharyngienne (ph) (à rapprocher de la fig. 7).

Fig. 12. — Coupe transversale postérieure passant par le cloaque (cl), le pharynx (ph), et la branchie (br) (à rapprocher des fig. 8 et 9).

Dans ces trois figures, on voit des lymphocytes de la cavité générale de l'embryon pénétrer dans le toit placentaire (t p) et dans la cavité placentaire (c P) où ils deviennent énormes (lym). A ce stade, on constate aussi que le cône épithéial est déchiré (ep), mais qu'il s'étrangle par sa base au-dessus du bouton placentaire qui se trouve incorporé dans la cavité hæmocœlique de la mère.

Fig. 13, 14, 15. — Coupes transversales de l'embryon de *S. democratica* représenté par la figure 30 dans le texte, pour montrer les ébauches blastogénétiques du futur stolon. Oc. 6, obj. D, long. 16 (ZEISS).

Fig. 13. — Coupe transversale passant par la masse génitale (gn).

Fig. 14. — Coupe transversale passant par l'extrémité distale du diverticule pharyngien et les massifs mésoblastiques représentant les futurs massifs périthoraciques et péricardiques (m pt).

Fig. 15. — Coupe transversale passant par le point où le diverticule endoblastique s'ouvre dans le pharynx (d end) par les massifs périthoracique (m pt) et neural (m ne).

PLANCHE II

Fig. 16. — Dessin schématique d'une coupe sagittale faite dans un embryon de *S. democratica* un peu plus avancé que celui représenté dans les figures 10, 11, 12, montrant :

le cloaque (cl) sur le point de s'ouvrir dorsalement et l'ébauche du sphincter cloacal (m cl);
le pharynx, l'ébauche du tube digestif (t d), de la bouche et du sphincter buccal (m b);
la vésicule neurale (V n) s'ouvrant actuellement dans le pharynx;
l'éleoblaste (eo) avec sa zone vacuolisée (z v) qui, en se dilatant, refoule vers la cavité générale de l'embryon, les cellules de la zone périphérique (z p), cellules qui constitueront tout le mésoderme embryonnaire;
la masse génitale (gn) au point où se formera la hernie stoloniale (à rapprocher des fig. 13, 14, 15, pl. I);
le placenta envahi par les lymphocytes.

Oc. 6, obj. 8, long. 16 (ZEISS).

Fig. 17. — Vue d'ensemble du placenta au stade représenté par la figure 16, et en coupe transversale.

c P = cavité placentaire proprement dite, devenue syncytiale, parcourue par des tractus syncytiaux (sy), séparée de la cavité générale embryonnaire (c g) par le toit syncytial ou toit placentaire (t p). Celui-ci est envahi par des lymphocytes embryonnaires qui y dégénèrent; certains d'entre eux s'insinuent latéralement dans la cavité placentaire, dont ils constituent un recouvrement d'énormes cellules en voie d'histolyse, pour finir par se fondre dans le syncytium placentaire où leurs noyaux subissent la désintégration picnotique. L'ectoblaste

(ect) embryonnaire enveloppe maintenant tout le placenta. Le bouton placentaire (b p) se désagrège dans la cavité sanguine maternelle. *S. democratica*.

Fig. 18 et 19. — Coupes transversales d'un placenta, au moment où l'embryon va quitter la mère. *S. democratica*.

Fig. 18. — Vue d'ensemble : la masse placentaire est suspendue sous l'embryon, dans un diverticule de la cavité hæmocœlienne embryonnaire par un pédoncule ombilical placentaire (t o p) formé par l'étranglement de l'ectoderme au-dessus du placenta et en dessous de l'endostyle. Oc. 6, obj. 16, long. 20 (ZEISS).

Fig. 19. — Portion de la coupe précédente vue à l'immersion, 2 mm. (ZEISS).

t p = toit placentaire vacuolaire, où des noyaux se voient en dégénérescence.

lym = lymphocytes embryonnaires à nutrition diffusive pénétrant dans le toit placentaire.

lym' = lymphocytes glissant dans la cavité placentaire où ils se dilatent pour se fondre dans le syncytium placentaire où leurs noyaux subissent la picnose.

Fig. 20, 21, 22, 23. — Coupes transversales destinées à montrer la formation de l'éléoblaste de *S. democratica*. Oc. 15 (KORITZKA), obj. 8, long. 16 (ZEISS).

Fig. 20 et 21. — Deux coupes successives d'une série de coupes transversales, montrant le diverticule cylindrique du pharynx, l'ébauche de l'anse digestive (t d) et le massif mésoblastique postérieur d'où s'irradient les lymphoblastes (lym) et dans lequel se différencient le péricarde (per) (coupes 20 et 21) et le massif génitoéléoblastique (eo, gn) (coupe 21).

Fig. 22. — Coupe transversale de l'éléoblaste de l'embryon d'où ont été prises les figures 10, 11, 12, et montrant le début de la vacuolisation de l'éléoblaste (z v).

z p = cellules indifférenciées de la zone périphérique, qui seront refoulées dans la cavité générale embryonnaire sous forme de lymphoblastes à potentialité multiple. Oc. 15 (KORITZKA) ; obj. 8, long. 16 (ZEISS).

Fig. 23. — Dessin agrandi (immersion, 2 mm., ZEISS) de l'éléoblaste représenté figure 16.

Fig. 24. — Coupe transversale de la hernie stoloniale de *S. democratica* au début de sa formation ; cette coupe transversale correspond à une coupe sagittale de l'embryon, c'est-à-dire que la région neurale (m ne) est orientée vers l'extrémité antérieure de l'embryon, la région génitale (gen) vers l'extrémité postérieure.

Dans le manchon mésoblastique représenté dans les figures 13, 14, 15, se sont différenciés autour de l'endoblaste, le massif neural (m ne), les massifs périthoracique (m pt) et péricardique (m per).

Fig. 25. — Coupe transversale d'un stolon plus avancé de *S. democratica*, montrant la formation des sinus neural et génital.

Fig. 26. — Portion agrandie (immersion, 2 mm., ZEISS) de la coupe transversale représentée dans les photographies A et B et faite dans un embryon de *Salpa maxima* au stade correspondant à celui des figures 38 à 44, planche IV, montrant l'accroissement du placenta par :

1. apport de lymphocytes : ceux-ci viennent tapisser la surface du toit placentaire, puis y pénètrent par nutrition diffusive (lym) et y dégénèrent progressivement (lym');
2. apport maternel : on peut suivre tous les stades de dégénérescence des cellules des murailles placentaires (m P), cellules qui se dilatent pour finir par confluer avec le syncytium placentaire où leurs noyaux se fragmentent et constituent une nappe picnotique ;
3. histolyse du plafond placentaire (p pl).

PLANCHE III

Fig. 27 à 37. — Embryogénèse de *Salpa maxima*.

Fig. 27. — Massif embryonnaire formé de calymmocytes (ca) et de blastomères (ba) isolés et partiellement vacuolisés, enveloppé dans le sac utérin (ut) clos de toute part, au moment où ce dernier vient se loger sous le cône épithéial (ep), dans la cavité sanguine maternelle ou cavité placentaire primaire (c p).

Fig. 28. — Sac utérin et massif embryonnaire au moment où ils font saillie au sommet du cône épithéial (ep) fortement étiré, où la paroi ventrale du sac utérin (ut) forme un repli ventral, le bouton placentaire, dans la cavité placentaire (b p), où les parois basiliaires du cône épithéial se bombent et s'épaissent pour devenir les murailles placentaires (m P), où s'ébauchent les replis incubateurs (r i).

Fig. 29. — Cumulus proligère. Par suite de la croissance du massif embryonnaire, le cône épithéial (ep) et le sac utérin se déchirent. Ce dernier glisse ventralement pour former le bouton placentaire (b p).

Fig. 30. — Cumulus proligère, à nu dans la cavité cloacale maternelle, au moment où apparaît une cavité centrale folliculeuse (c C), où s'édifie le blastophore et où les blastomères commencent à se localiser : blastomères périphériques, ectoblastiques (ect), blastomères centraux, endoblastiques (end).

Fig. 31. — Coupe transversale d'un blastophore (oc. 4, obj. 4, long. 16, ZEISS) enveloppé par les replis incubateurs (r i) montrant le feuillet externe (f ext) et le feuillet interne (f int) du blastophore. Le feuillet interne limite la cavité centrale (c C). Les deux feuillets forment ventralement les replis supraplacentaires (r s p) qui s'appuient sur les murailles placentaires (m P) et le plafond placentaire (p pl), superposant à la cavité placentaire primaire (c p) une cavité supraplacentaire (c s p) limitée dorsalement par les replis septaux (r p). La coupe passe par trois massifs blastomériques : deux latéro-ventraux, pharyngiens (end) ; un médio-dorsal, neural (ne), coiffé du futur ectoblaste (ect).

Fig. 32. — Coupe transversale du blastophore précédent (fig. 31) passant non seulement par les massifs pharyngiens (end), mais aussi par le massif médio-dorsal cloacal (cl). Oc. 6, obj. 4, long. 16 (ZEISS).

Fig. 33. — Coupe transversale du blastophore au moment où les massifs pharyngiens (end) se creusent chacun d'une vésicule (ph), où l'ectoblaste commence à s'étendre en un épithélium médio-dorsal (ect), où les éléments folliculeux des bourrelets (replis) supraplacentaires se désagrègent en un toit placentaire (t p) qui bouche le cratère formé par les bords supérieurs des murailles placentaires (m P) exhaussées dans la cavité supraplacentaire. Oc. 4, obj. 4, long. 16 (ZEISS).

Fig. 34. — Coupe médio-sagittale du blastophore à sa taille maximale montrant :
l'éperon postérieur (P) renfermant le massif mésoblastique (me).
les massifs neural (ne), cloacal (cl) et l'ectoblaste (ect).
les éléments mésoblastiques indépendants parmi les calymmocytes (lym).
Oc. 6, obj. 4, long. 16 (ZEISS).

Fig. 35. — Coupe transversale de l'éperon postérieur (P) encore enveloppé dans un cul-de-sac des replis incubateurs.

Fig. 36. — Coupe transversale de l'éperon postérieur à un stade plus avancé et dégagé des replis incubateurs (r i).

Fig. 37. — Coupe frontale du blastophore passant par les vésicules pharyngiennes (ph), l'éperon postérieur (P) et le massif mésoblastique (me).

PLANCHE IV

Fig. 38 à 44. — Coupes transversales appartenant à une série complète de coupes faites dans un blastophore où le feuillet interne est complètement désintgré pour laisser une cavité qui est la cavité générale de l'embryon, mais où les massifs blastomériques indépendants édifient les organes correspondants, autour de la cavité centrale en régression. Les dessins à demi schématiques sont faits à la chambre claire. Oc. 6, obj. 4, long. 20 (ZEISS). Le placenta est représenté sur les photographies A et B et le dessin 26, planche II (*S. maxima*).

Fig. 38. — Coupe entamant l'extrémité postérieure du blastophore et passant par le massif mésoblastique (mes), d'où s'irradient les lymphoblastes (lym); par la portion postérieure de la cavité centrale folliculeuse.

ect = ectoblaste qui, progressivement, s'étend latéralement pour envelopper l'embryon et supplanter le feuillet externe folliculeux du blastophore qui joue le rôle d'ectoderme provisoire (e p).

Fig. 39. — Coupe passant par le massif mésoblastique postérieur (mes), rasant le cloaque (cl) et le pharynx (ph) séparés par la cavité centrale folliculeuse (c C).

Fig. 40. — Coupe passant par le cloaque (cl) et le pharynx (ph) séparés par la cavité centrale (c C), mais aussi par le péricarde (per) accolé à la paroi du pharynx et la masse génitale. Le péricarde et la masse génitale prolongent donc antérieurement le massif mésoblastique (mes) des coupes 38 et 39.

Fig. 41. — Coupe passant par le cloaque (cl), le pharynx (ph), le péricarde (per). Les parois de la vésicule cloacale deviennent incomplètes.

Fig. 42. — Coupe passant au point où la vésicule cloacale (cl), indépendante dans les coupes précédentes, incorpore une partie de la cavité centrale. A ce point, le pharynx (ph) n'est séparé du cloaque que par un septum double, folliculeux et blastomérique, la future ébauche de la branchie (s br).

Fig. 43. — Coupe antérieure passant en avant du cloaque, entamant la vésicule neurale indépendante (ne) et la cavité pharyngienne (ph) séparées par la cavité centrale (c C).

Fig. 44. — Coupe antérieure rasant le pharynx (ph), entamant le massif folliculeux qui prolonge la cavité centrale (m c c), et la vésicule neurale qui, plus antérieurement encore, s'accorde à l'ectoblaste.

Fig. 45 à 48. — Formation des ébauches blastogénétiques du stolon chez *S. fusiformis* et *maxima*.

Fig. 45. — Coupe frontale du stolon correspondant à une coupe transversale d'un embryon de *Salpa fusiformis*. Par suite de la torsion du stolon vers le haut et l'arrière, la coupe frontale à la base devient transversale au sommet.

d end = endoblaste, diverticule prolongeant l'endostyle.

L'espace compris entre l'ectoblaste (ect) et l'endoblaste (d end) est occupé par la masse génitale (gen) et un manchon mésoblastique dans lequel se délimitent un massif neural (m ne) et deux massifs latéraux. Ceux-ci se stratifient en massifs périthoraciques (m pt) et massifs péricardiques (m per). Nombreuses caryocinèses dans les éléments mésoblastiques.

Fig. 46, 47, 48. — Coupes frontales, obliques par suite de l'inclinaison du stolon vers le haut et l'arrière, dans un embryon de *Salpa maxima*, pour montrer l'indépendance des vésicules périthoraciques d'avec l'endoblaste, l'ectoblaste et le péricarde.

Fig. 46. — Coupe frontale passant par la vésicule périthoracique (m pt) morpholo-

giquement gauche mais qui, au début de la formation du stolon, est dorsale. Cette vésicule déborde dans la cavité générale de l'embryon.

Fig. 47. — Coupe frontale entamant, outre l'endoblaste (d end) et la masse génitale (gen), les deux vésicules périthoraciques (m pt) et les futures ébauches péricardiques (m per).

Fig. 48. — Coupe frontale entamant la vésicule gauche et droite au point où celle-ci se prolonge dans la cavité générale de l'embryon, tout en restant indépendante du péricarde. On remarque une hernie péricardique coincée entre l'endoblaste et le massif périthoracique droit.

Fig. 49. — Quelques éléments sanguins de *Salpa democratica*.

a = lymphocytes à l'état de repos ou en division (8 à 10 μ).

b = leucocytes pâles,

b₁, *b₂*, *b₃*, *b₄*, *b₅*, différents éléments du sang pouvant représenter les stades d'évolution du lymphocyte *a* en leucocyte *b* par dilatation du cytoplasme devenu acidophile et picnose du noyau.

c = leucocytes à vacuoles ou plaquettes vitellines acidophiles.

c₁, *c₂*, *c₃*, *c₄*, divers stades d'évolution.

d = leucocytes à lentilles d'inclusion amphophiles.

d₁, *d₂*, deux stades d'évolution.

e = élément phagocytaire.

EXPLICATIONS

A = fig. 26, pl. II. — Microphotographie d'une portion du placenta d'un embryon de *S. maxima*, montrant le syncytium placentaire envahi par les lymphocytes embryonnaires qui y grossissent en s'y désagrégeant. Trainée de noyaux en picnose.

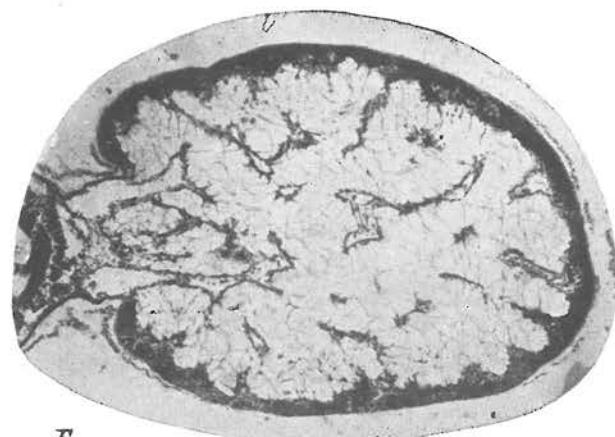
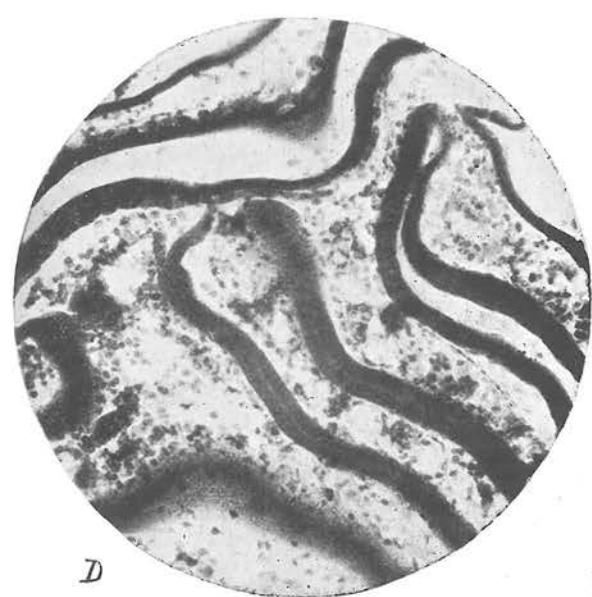
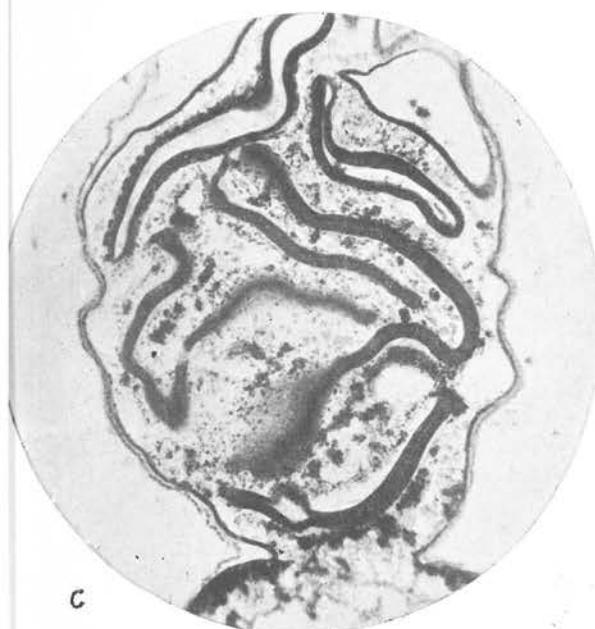
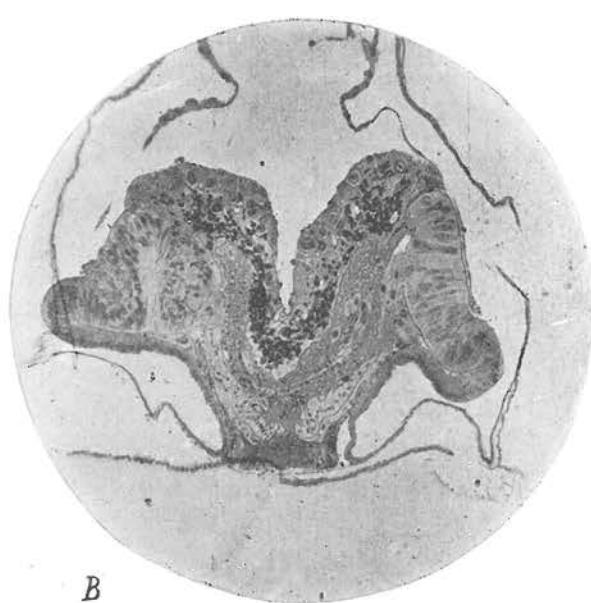
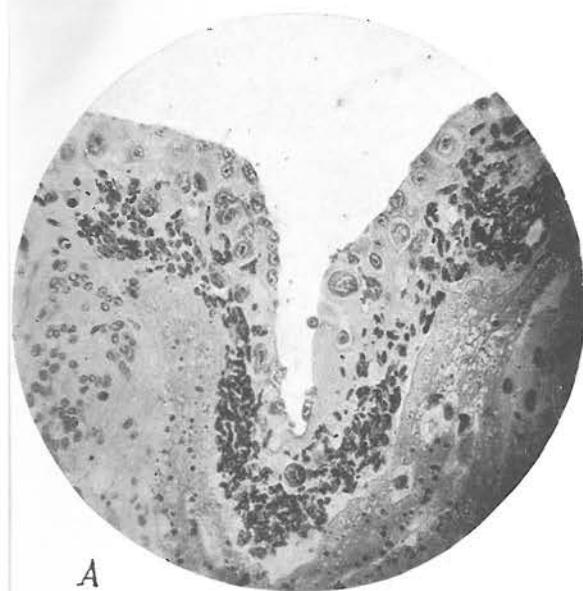
B. — Vue d'ensemble du même placenta où l'on distingue encore le bouton placentaire, des vestiges du plafond placentaire en désintégration et sur le point de se confondre avec le syncytium central du placenta, les exhaussements des murailles placentaires dont les sommets se mêlent au syncytium placentaire.

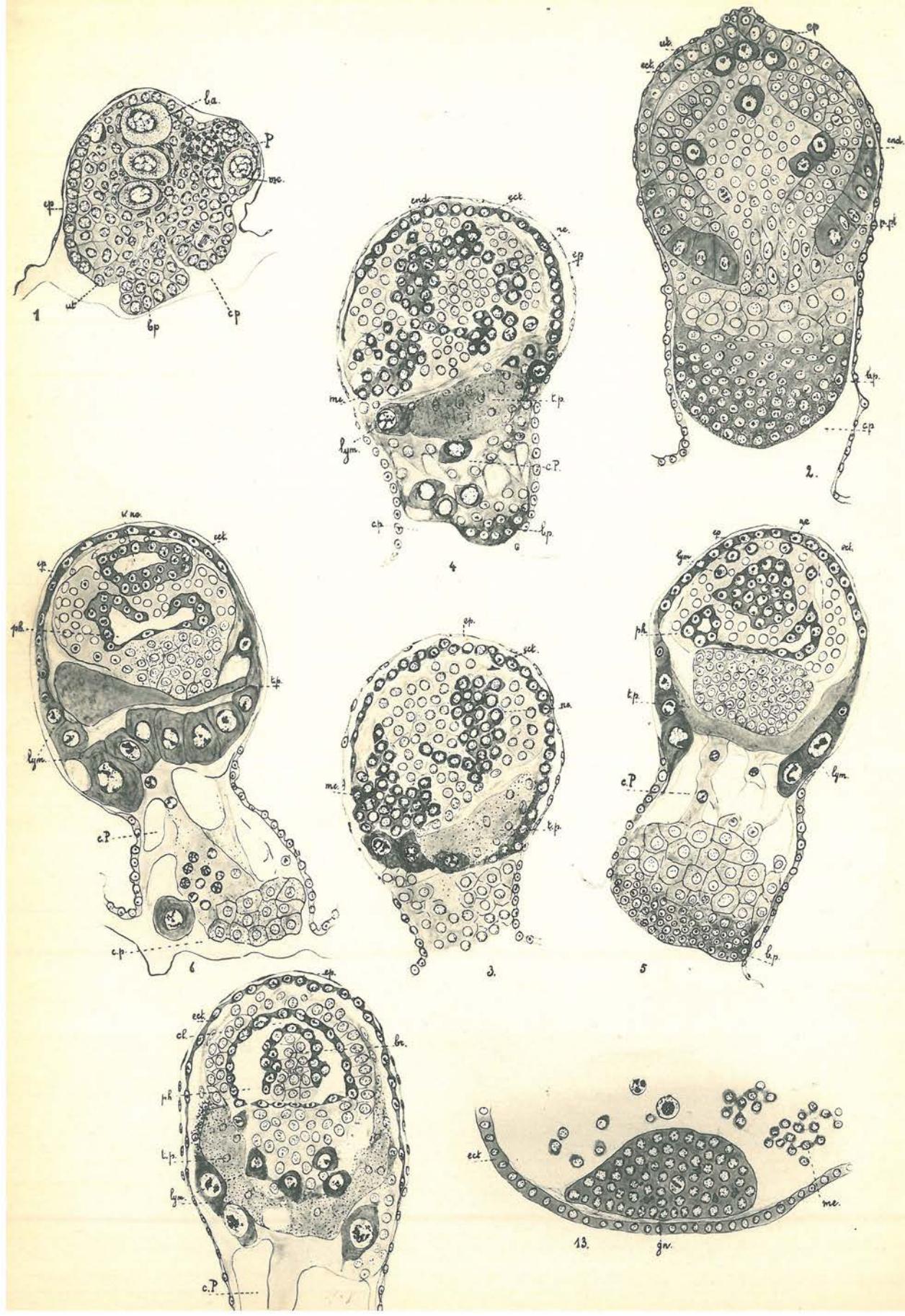
C. — Coupe transversale de la région viscérale de *S. maxima* au niveau de l'éléoblaste, montrant les caecums stomacaux enveloppés par les mésoblastes viscéraux. Un de ces caecums se prolonge par un cordon cellulaire et est en rapport avec les tubes pyloriques périrectaux.

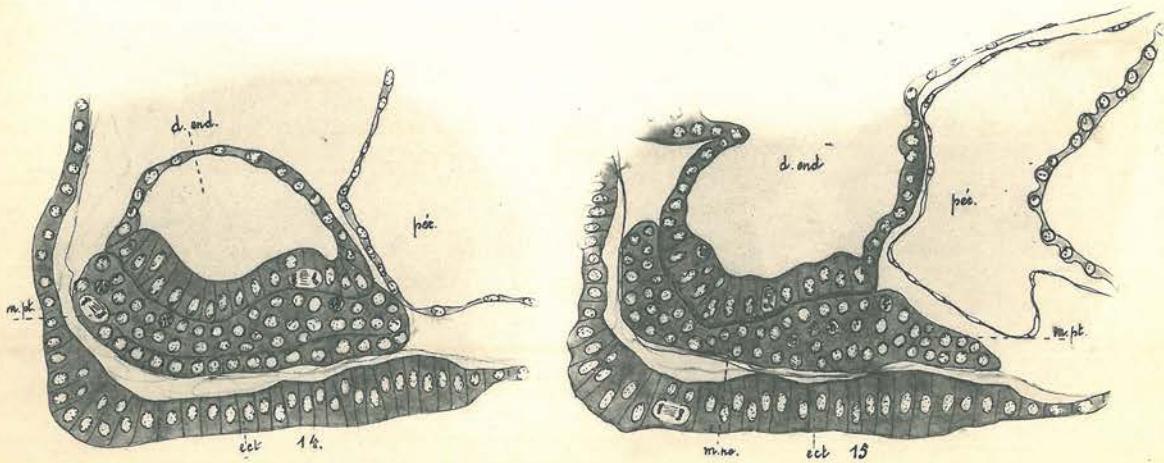
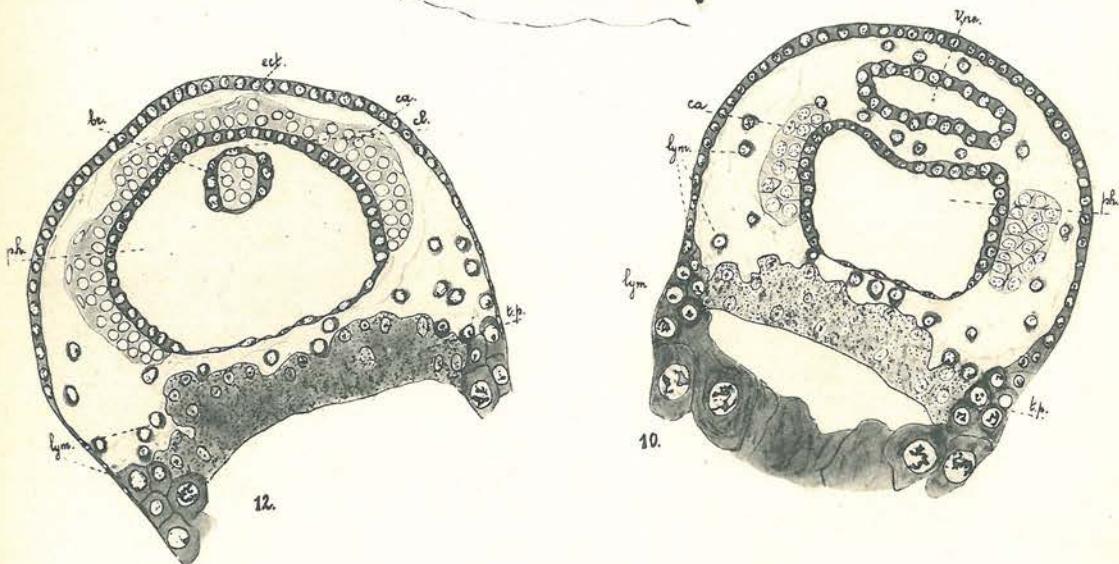
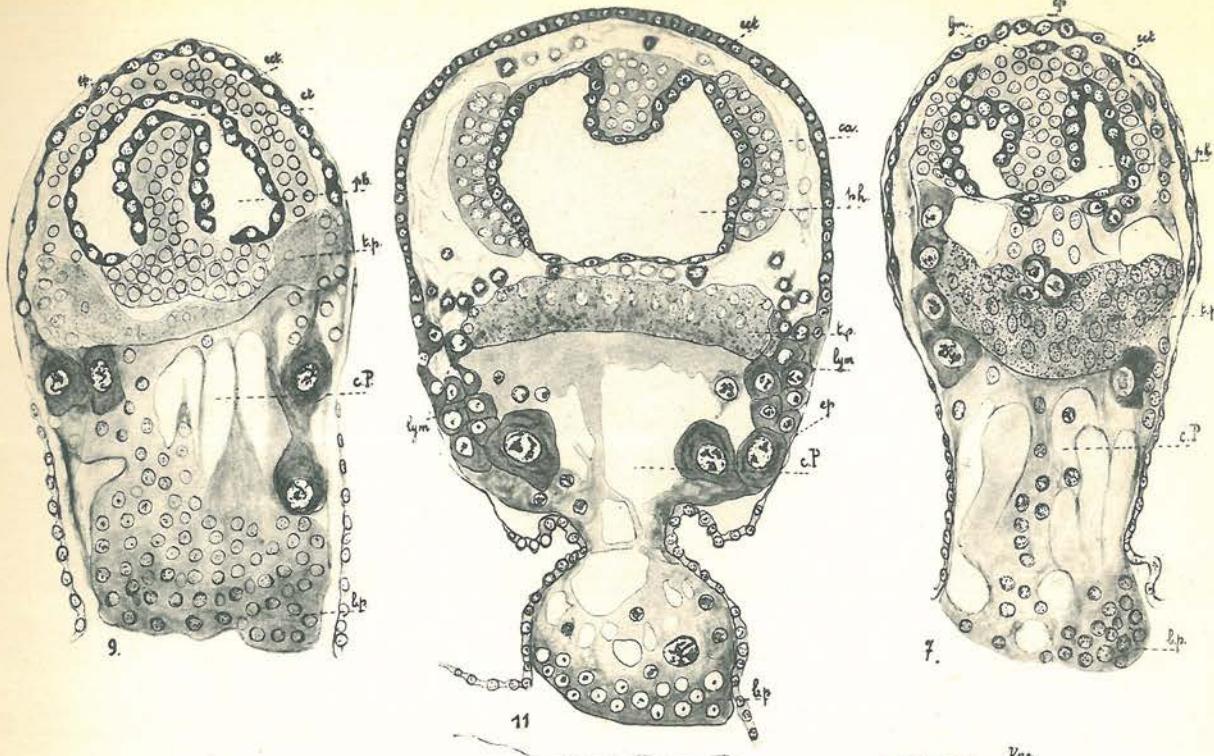
D. — Même préparation à un plus fort grossissement.

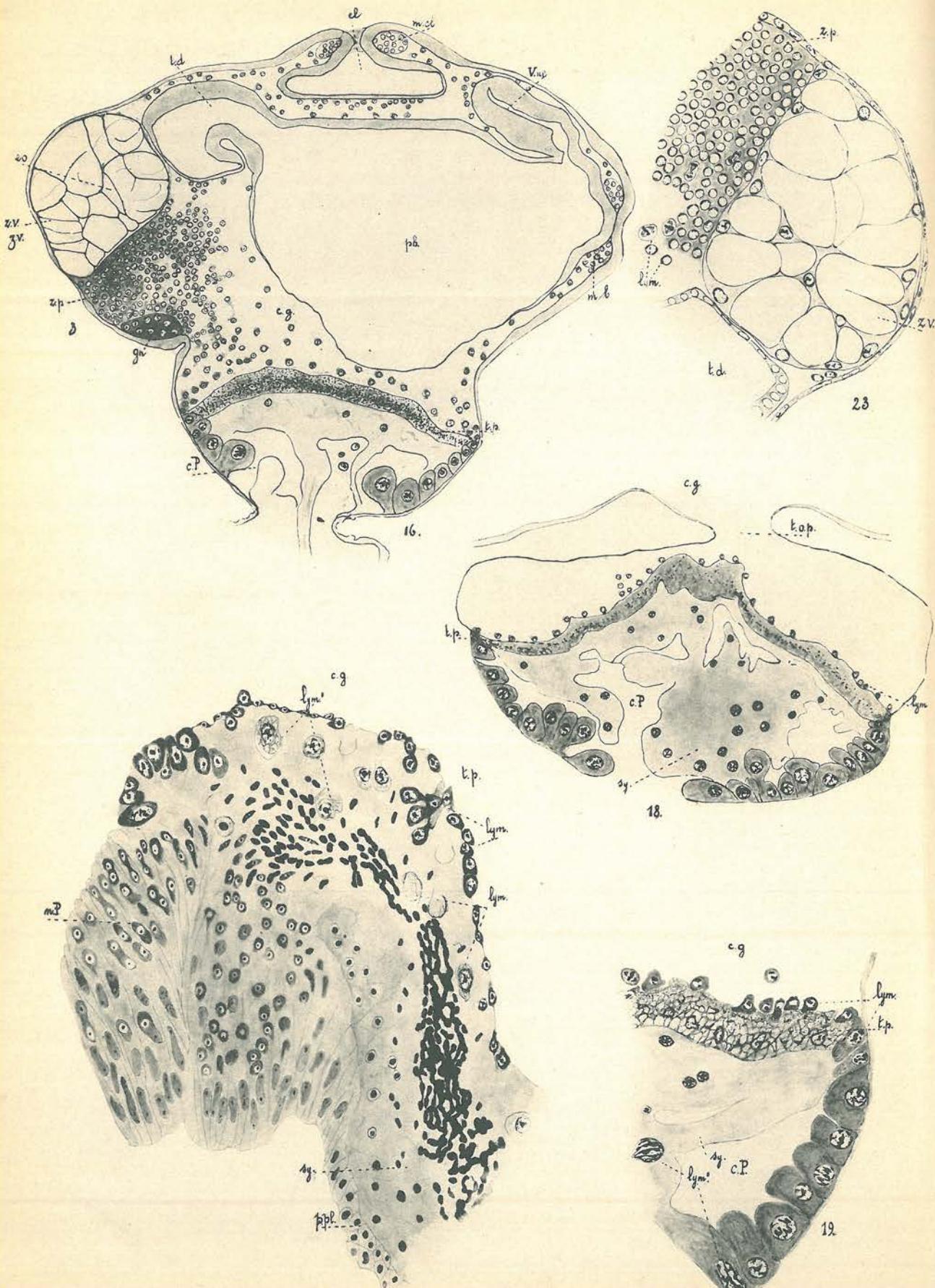
E. — Coupe transversale de la région viscérale de *S. democratica* au point où les tubes pyloriques s'ouvrent dans l'estomac, montrant le dernier stade de la régression de l'éléoblaste très vacuolisé et dont les cellules mésoblastiques périphériques passent progressivement dans la cavité viscérale.

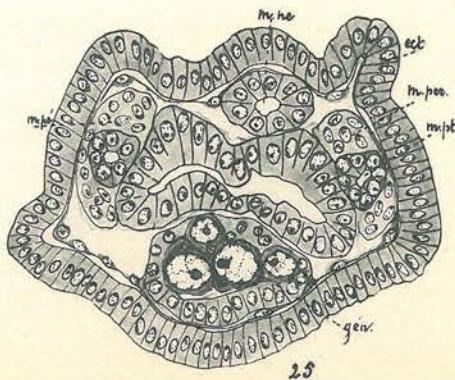
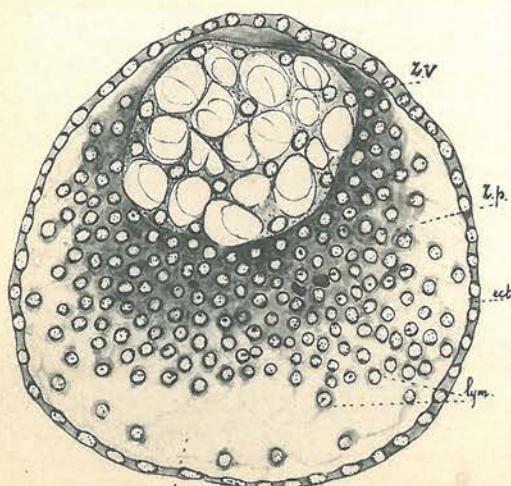
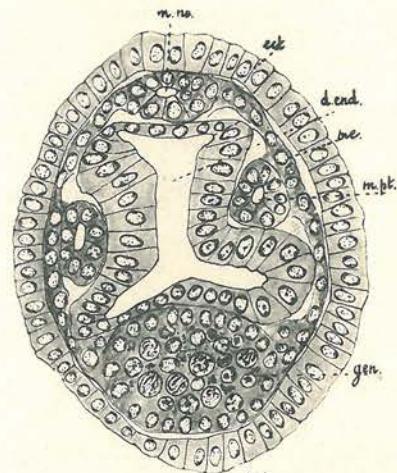
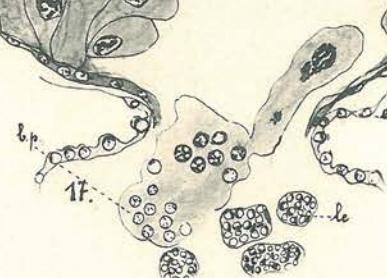
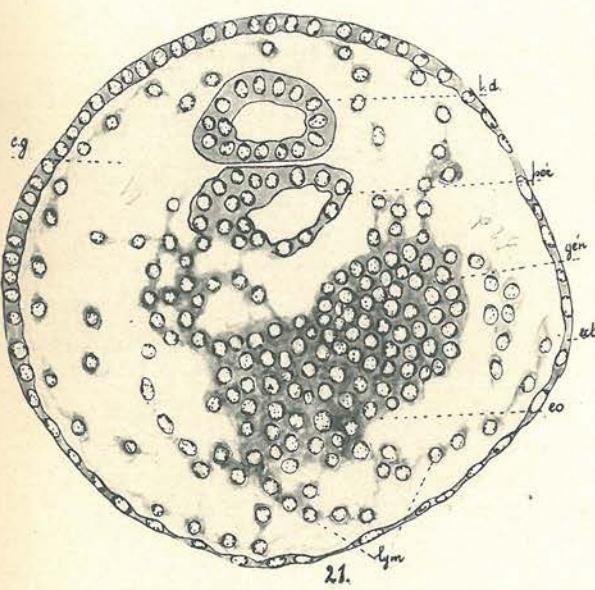
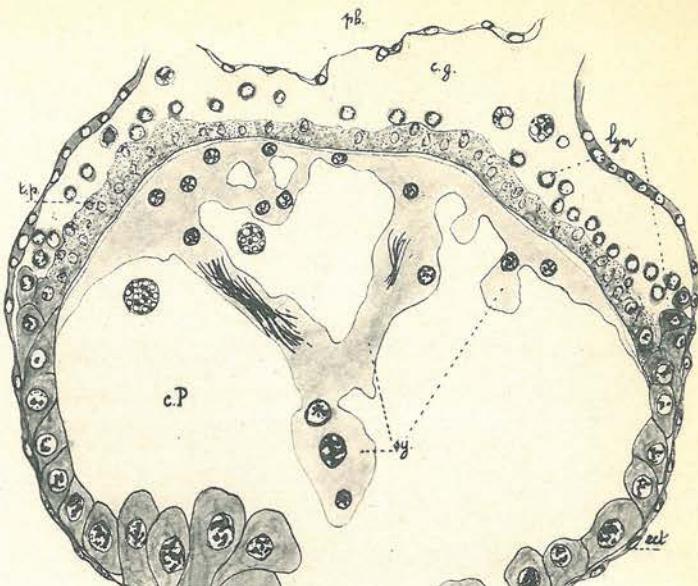
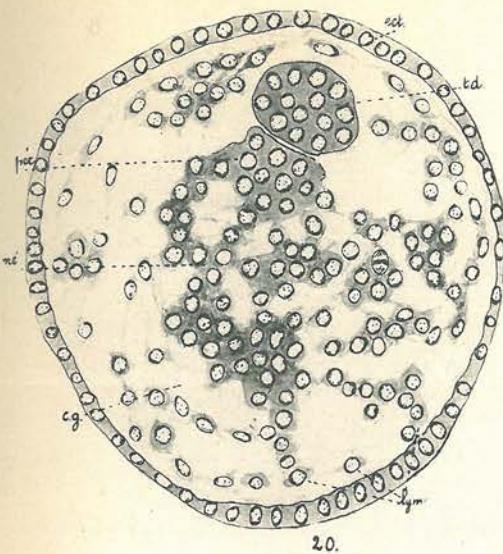
F. — Coupe transversale de l'éléoblaste de *S. maxima*, montrant la région centrale éléoblastique vacuolisée et dont la surface est festonnée; la région périphérique où sont entassées les cellules mésoblastiques, progressivement refoulées dans la région viscérale de l'embryon; dans le col reliant l'éléoblaste à l'embryon, les deux sinus sanguins de l'éléoblaste.

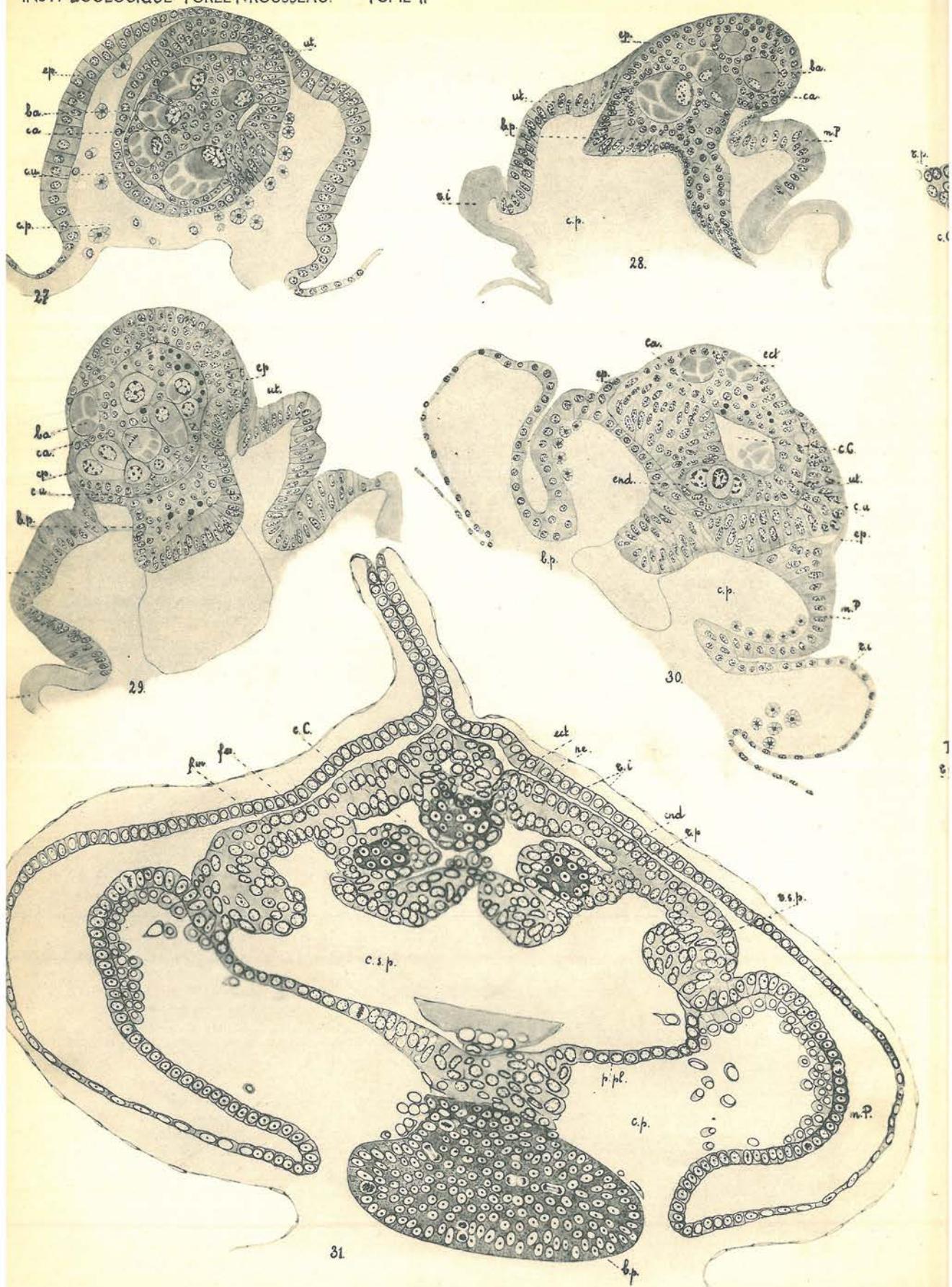




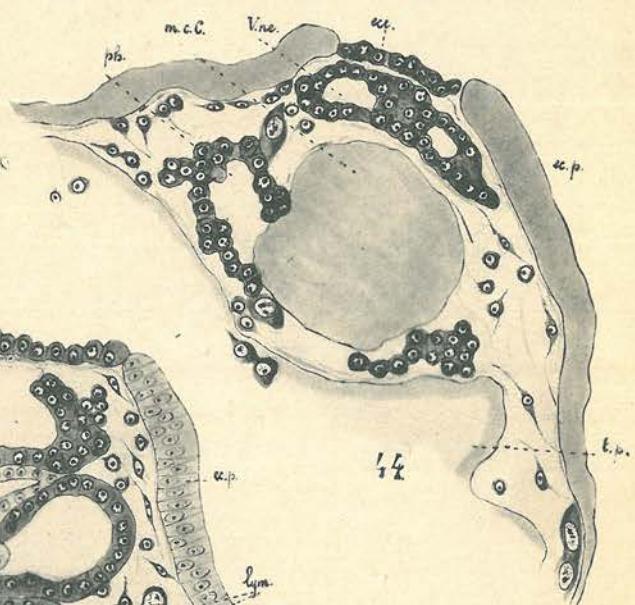
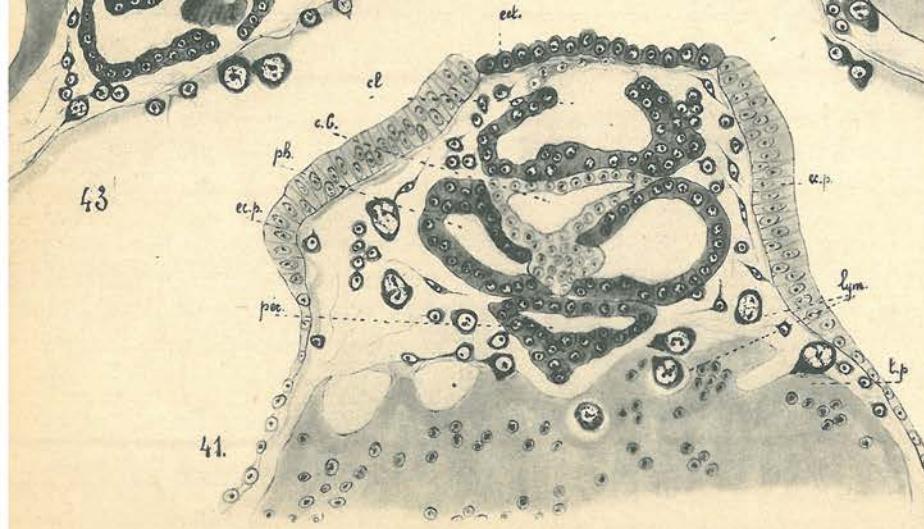
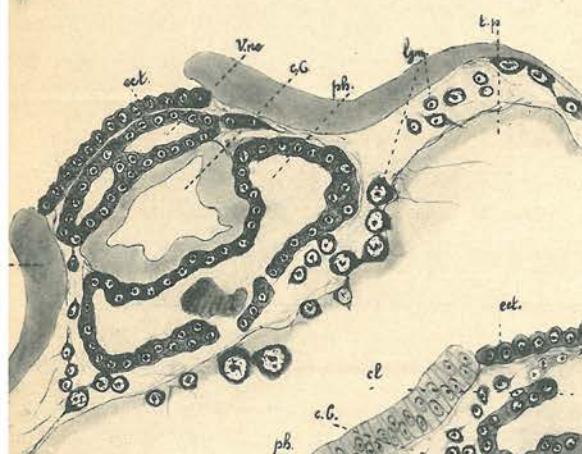
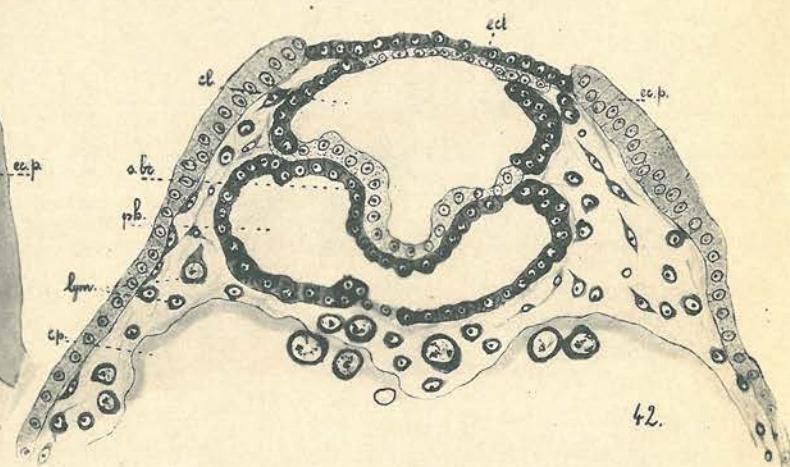
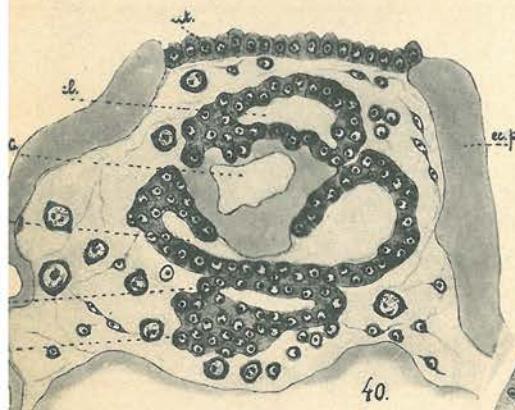
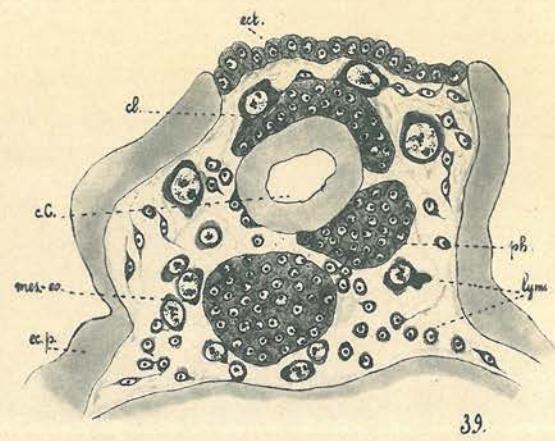
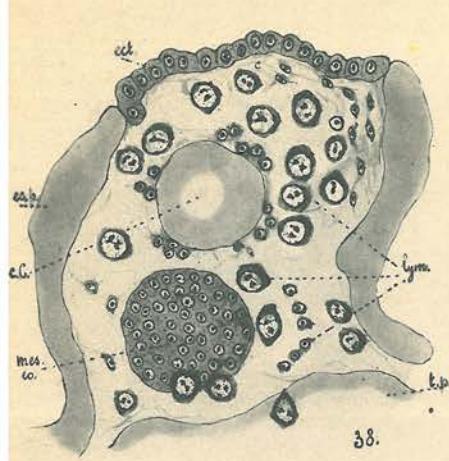


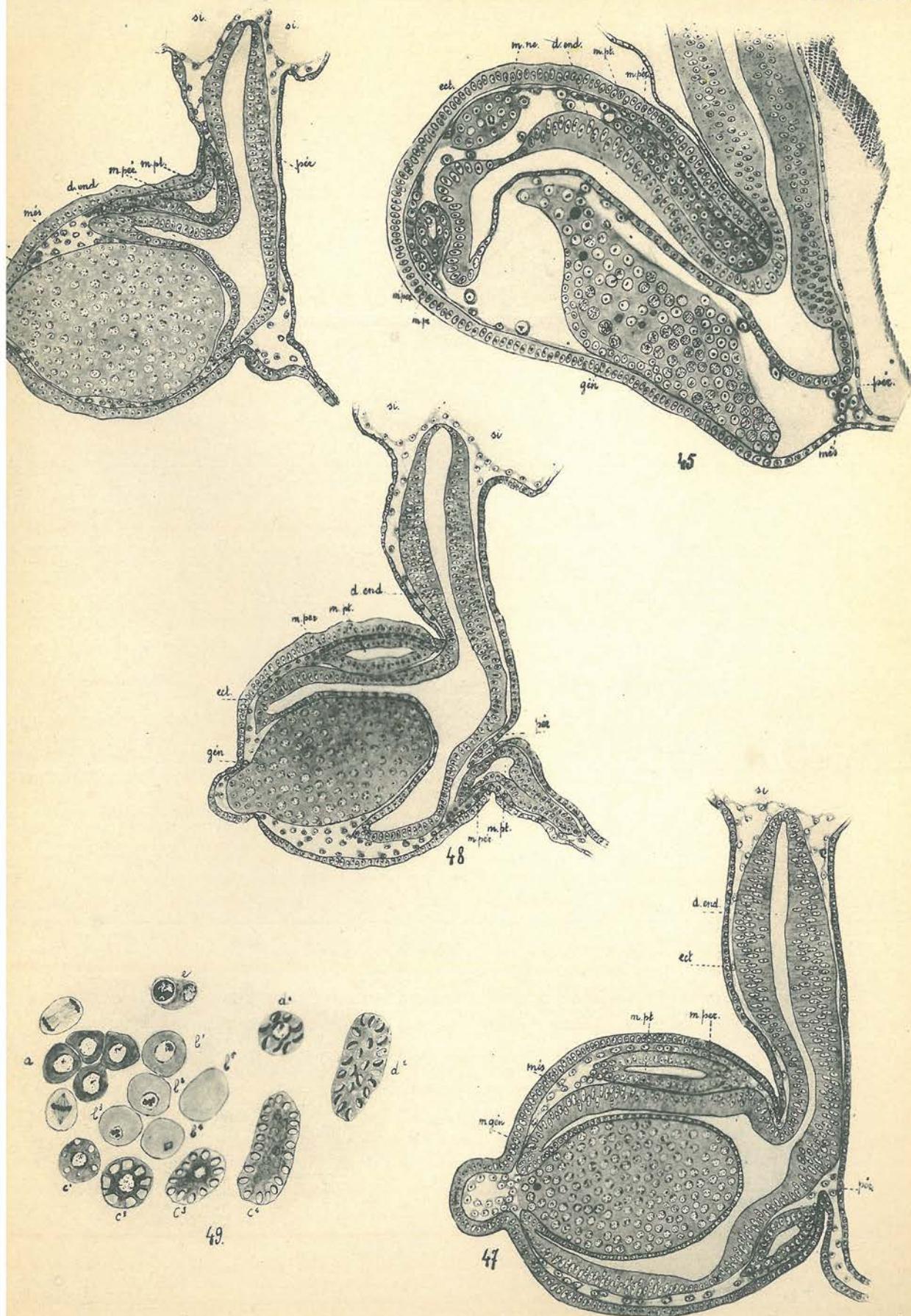












ABRÉGÉ
DE LA
CLASSIFICATION ZOOLOGIQUE

PAR

Aug. LAMEERE

Professeur à l'Université de Bruxelles
Membre de l'Académie royale de Belgique
Correspondant de l'Institut de France

Publié par la Société royale zoologique de Belgique et vendu par
elle **5 belgas**. S'adresser à M. H. Cauwenberg, Université,
Solbosch, à Bruxelles (compte chèques postaux n° 202870).

Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau

TOME I, 1^{er} FASCICULE, 1927

Sommaire :

Aug. LAMEERE. — L'Institut zoologique Torley-Rousseau (avec portraits).

Marc de SELYS-LONGCHAMPS. — Observations limnobiologiques faites dans les Alpes maritimes.

P. et E. BRIEN-GAVAGE. — Contribution à l'étude de la Blastogénèse des Tuniciers. Bourgeonnement de *Clavelina lepadiformis* MÜLLER (avec 17 figures et deux planches doubles).

J.-A. LESTAGE. — Études sur la biologie des Plécoptères. Le type larvaire peltoperlien (avec 20 figures).

R. JEENER. — Recherches sur le système neuro-musculaire latéral des Annélides (avec 5 figures et une planche).

Supplément. Aug. LAMEERE. — Précis de Zoologie. Introduction : la Cellule, l'Espèce (avec 52 figures).

TOME I, 2^{me} FASCICULE, 1928

Sommaire :

P. et E. BRIEN-GAVAGE. — Recherches sur le bourgeonnement de *Perophora Listeri* WEIGM. Origine mésoblastique du septum stolonial (avec 2 figures et 2 planches doubles).

F. CARPENTIER et J.-A. LESTAGE. — Une sous-famille nouvelle de Conioptérygoïdes (avec 9 figures).

A. BINARD et R. JEENER. — Sur l'existence de cavités cœlomiques dans le segment palpaire des Polychètes (avec 1 figure).

Aug. LAMEERE. — L'Année zoologique (avec 21 figures).

Supplément. Aug. LAMEERE. — Précis de Zoologie. Les Protozoaires (avec 158 figures).

TOME II, 1^{er} FASCICULE, 1928

Sommaire :

P. BRIEN. — Contribution à l'étude de l'embryogénèse et de la blastogénèse des Salpes (avec 31 figures, 1 photomicrographie et 4 planches doubles).

A. BINARD et R. JEENER. — Morphologie du lobe préoral des Polychètes. (avec 45 figures et 8 planches).

H. DE SAEDELEER. — Recherches sur les Craspédomonadines.

Supplément. Aug. LAMEERE. — Précis de Zoologie (suite).
