

ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT D'*HYDRACTINIA ECHINATA* (FLEM.)

par

Gisèle Van de Vyver

Laboratoire de Zoologie et de Biologie Animale, Université Libre de Bruxelles.

Résumé

Nous avons étudié le développement embryonnaire d'*Hydractinia echinata* (Flem.) au moyen de diverses techniques histologiques.

Les œufs formés dans un gonophore, sont pondus, fécondés puis se segmentent isolément dans le milieu extérieur.

La segmentation totale, radiaire, subégale, aboutit à une morula vraie qui par un réarrangement actif du matériel cellulaire évoluera en gastrula. Il n'y a jamais de stade coeloblastula typique.

La gastrula didermique se différencie en une larve nageuse, la planula qui, après quelques jours de vie libre, va se fixer au support pour donner naissance à une nouvelle colonie.

INTRODUCTION.

Les œufs d'*Hydractinia* se forment au sein d'un gonophore du type hétéromédusoïde. Ayant atteint leur maturité, ils sont pondus, fécondés et se segmentent isolément dans le milieu extérieur. Ils donnent naissance à une larve nageuse, la planula, qui se fixera après quelques jours de vie libre pour former une nouvelle colonie.

Les colonies sont normalement gonochoriques ; quelques cas d'hermaphrodisme ont cependant été signalés par Bunting (1884), Hargitt (1906), Hauenschild (1954), Berrill (1953).

Matériel et élevage.

Les colonies d'*Hydractinia echinata* vivent normalement fixées sur des coquilles de Gastéropodes habitées par un Pagure : *Eupagurus bernhardus*. Les exemplaires dont nous disposons ont été récoltés dans le port de Roscoff où ils vivent en grande abondance.

Sitôt ramassées, les coquilles sont débarrassées du Pagure qui ne résiste pas à l'exiguité des cristallisoirs d'élevage ; dans de telles conditions, *Hydractinia* conserve son support normal mais n'est plus aérée ni nourrie par les déplacements du Crustacé.

Nous avons donc violemment oxygéné l'eau au moyen d'une pompe à air et nous avons nourri les polypes tous les deux jours avec des larves d'*Artemia salina*.

Lorsque les colonies sont bien portantes, la ponte a lieu tous les matins vers huit heures. Les œufs sitôt pondus sont isolés dans de petits cristallisoirs où il est aisé de suivre leur développement. Elevées à l'abri de tout courant, les planulas sont rapidement vouées à la mort. Bien aérées, elles mènent une vie libre de quelques jours, puis se fixent au fond du récipient. De nombreux auteurs ont étudié l'importance de la nature du support lors de la fixation. Ce sont Agassiz (1862), Bunting (1884), Hargitt (1908), Defretin et Rey (1926) et Cazaux (1959).

Tous, et particulièrement Cazaux, ont mis l'accent sur la nature calcaire du substrat. Selon Cazaux, la fixation ne dure pas sur un fond siliceux. Toutefois, nos planulas se sont fixées au fond des cristallisoirs de verre et s'y sont parfaitement maintenues et développées.

Techniques utilisées.

Tous les stades du développement embryonnaire ont été suivis et fixés à intervalles réguliers.

Les œufs et les planulas ont subi la double inclusion celloïdine-paraffine, puis ont été débités longitudinalement en coupes séries de 5 μ d'épaisseur.

a) Colorations histologiques : Hématoxyline-phloxine-vert lumière; fuchsine paralaldéhyde de Gabe ; bleu alcian pH 0,2 après oxydation ; bleu alcian pH 3.

b) Tests histochimiques : A.D.N. : test de Feulgen ; A.R.N. : test de Unna Brachet ; protéines : test à la benzidine tétrazotée ; polysaccharides : test de Hotschkiss Mac Manus ; mucus : bleu alcian pH 3 - mucicarmin.

Au seuil de cet exposé, je tiens à remercier M. le Professeur P. Brien pour l'intérêt qu'il a porté à ce travail. Ses conseils furent pour nous des plus précieux. M. le Professeur G. Teissier nous a accueillie dans son laboratoire de Roscoff, qu'il trouve ici l'expression de notre profonde reconnaissance. M. le Professeur J. Bouillon nous a aidée de ses conseils éclairés, nous le remercions vivement de la part prise dans la direction de ce travail. Mmes H. de Bock, dessinatrice et H. Diserens, photographe, ont participé activement à l'illustration de ce travail ; nous tenons à leur exprimer toute notre gratitude.

L'œuf.

L'œuf d'*Hydractinia* est relativement volumineux (160 à 170 μ de diamètre). Ses réserves vitellines, constituées de protéines, de polysaccharides et de lipides, sont dispersées sous la forme de gouttelettes irrégulières de petite taille (1 μ environ) qui remplissent toute la cellule à l'exception d'un mince film cortical constitué de cytoplasme granuleux phloxinophile (Fig. I, 1). Spek (1926), dans son mémoire sur les Cténophores, montre une disposition analogue chez l'œuf de *Pleurobrachia pileus*. « Les œufs de *Pleurobrachia*, comme ceux d'au-

tres Cténophores, sont centrolécithiques et montrent deux régions nettement séparées : une région périphérique formée d'un cytoplasme finement granuleux qui constitue l'ectoplasme et une région centrale où sont accumulées les réserves réparties en globules volumineux étroitement accolés les uns aux autres ».

Spek attribue cette différence de plasmes à une différence de pH et fait remarquer l'étrangeté de ce phénomène. Teissier qui reproduit la même observation (1934), refuse l'hypothèse d'une variation de pH et il ajoute que cette différence se maintient pendant la segmentation et que les micromères qui apparaissent au stade 16 dérivent de l'ectoplasme tandis que les macromères ne conservent après quelques divisions que de l'endoplasme. Nos observations confirment celles de Teissier ; nous avons pu suivre la présence de l'ectoplasme jusqu'à la fin de la vie libre de la planula. Pour préciser la fonction de cet ectoplasme, nous avons centrifugé à 3.000 tours/minute pendant dix minutes des œufs fécondés, fraîchement pondus. A cette vitesse, nous avons décanté le vitellus et le cytoplasme mais tout l'ectoplasme est resté à la périphérie de l'œuf où il n'a subi aucune modification (Planche III, 13). Cet ectoplasme semblerait donc constituer pour l'œuf une couche corticale protectrice qui l'isolerait du milieu extérieur.

Beckwith (1914) a décrit chez *Hydractinia* la formation d'une membrane de fécondation ; il s'agit probablement de cette zone phloxinophile, mais cette dernière est déjà présente au stade oocyte et se trouve donc sans rapport avec la fécondation.

Le jeune oocyte d'*Hydractinia* était riche en éléments basophiles. Au cours de sa croissance, nous avons pu suivre la disparition de cette basophilie au profit d'éléments acidophiles et de polysaccharides. Nous avons trouvé, pour ces derniers éléments, une répartition analogue à celle qu'a décrite Bonner (1955) chez *Phialidium*. Déjà en 1925 Ephrussi dans son étude de la vitellogenèse de *Clava squamata* avait signalé ce phénomène.

Tous les œufs sont pigmentés, leur coloration varie du jaune pâle à l'orangé, mais est très homogène pour les œufs pondus par un même gonophore. Teissier (1927) a mis en évidence la nature de cette coloration. Il s'agit de pigments diffus dans les réserves vitellines et qui résultent de la combinaison d'un ou plusieurs pigments caroténoïdes avec un protide.

La segmentation.

Tous les œufs d'un même gonophore sont libérés simultanément et le plus souvent à une heure déterminée de la journée pour une région et une saison données. Teissier (1927) les recueille à huit heures du matin à Roscoff au mois d'août, Bunting précise qu'à Woods Hole la ponte a lieu vers dix-huit heures. Il est par conséquent facile de suivre la segmentation.

Elle commence au pôle animal par l'apparition d'une légère dépression située dans le premier plan de division. A partir de cette dépression se dessine un sillon qui se dirige vers le pôle végétatif

mais sans l'atteindre. Les deux blastomères y restent donc en contact par un pont cytoplasmique qui ne se résorbera qu'après un certain temps. Lorsque le clivage s'amorce, les deux noyaux sont déjà formés au pôle animal ; il en sera ainsi pour chaque division (fig. I, 2). La première division partage l'œuf en deux blastomères de taille voisine ou légèrement inégale. Le second sillon de segmentation, perpendiculaire au premier, s'amorce également au pôle animal.

Bénard-Boirard (1962) a observé chez *Podocoryne carnea* une division oblique à partir du stade 4 pour 50 p. 100 au moins des individus examinés ; les œufs d'*Hydractinia* ne manifestent jamais ce phénomène. Mais, cependant, peu de temps après la deuxième division (environ vingt minutes) on assiste à un glissement des quatre blastomères qui viennent se disposer en croix : c'est-à-dire que deux blastomères situés en diagonale se rapprochent, s'accolent, écartant les deux autres blastomères l'un de l'autre. Le troisième plan de division est équatorial et perpendiculaire aux deux premiers. Il conduit à la formation de huit blastomères de taille subégale. Dès la quatrième division, le synchronisme des mitoses disparaît. En même temps, l'embryon perd sa forme sphérique et prend l'aspect d'un massif oblong, irrégulièrement bosselé. En raison de cet anachronisme, certaines cellules sont momentanément plus volumineuses que d'autres. Elles ne peuvent être considérées comme des macromères à cause de leur dispersion irrégulière et de leur nombre variable.

Rappelons seulement que les cellules périphériques comportent toujours un ectoplasme et un endoplasme, tandis que les cellules internes, formées par délamination, ne renferment que de l'endoplasme (Fig. II, 3). L'ébauche ne se présente plus que comme un conglomerat de cellules peu serrées et sans régularité aucune.

La morula.

Que la segmentation se poursuive suivant des plans déterminés ou qu'elle soit apparemment tout à fait fantaisiste, jamais nous n'avons vu apparaître de cavité blastocœlienne. L'ensemble des divisions conduit à la formation d'une sphère pleine, c'est-à-dire une morule vraie, définie par Dawidoff (1925) (Fig. II, 4 et Planche I, 1).

Dawidoff considère ce stade comme caractéristique des œufs qui se développent dans un gonophore. L'embryon sitôt segmenté (stade 16) ne présente plus une structure homogène ; les cellules périphériques sont différentes des cellules centrales. Ces dernières, produites uniquement par délamination, ne renferment que du vitellus ; tandis que les premières sont bordées vers l'extérieur par une zone phloxinophile : l'ectoplasme.

A la fin du stade morula, l'embryon est formé d'environ 64 cellules dont tous les noyaux semblent avoir la même valeur. Mais dès le stade suivant il n'en est plus de même.

Si les cellules périphériques continuent à se multiplier par des mitoses normales, les cellules internes manifestent au cours de la division une condensation de la chromatine qui se maintient lorsque

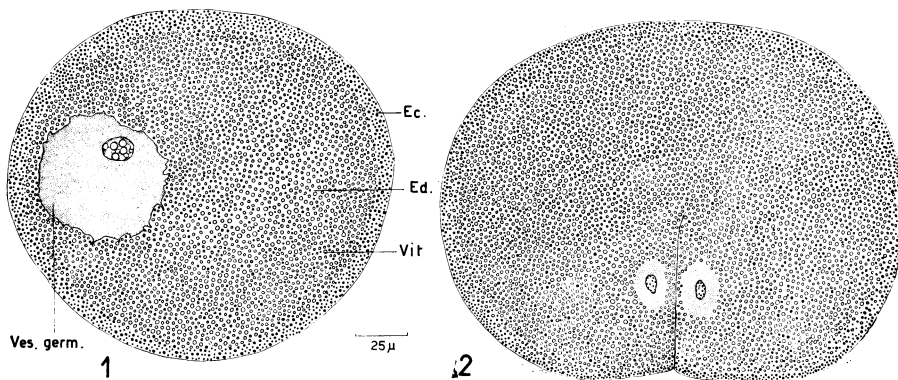


FIG. I

1. Aspect d'un œuf mûr venant d'être pondu. La figure montre la vésicule germinative (vés. germ.) et les granules de vitellus (vit.) qui occupent l'endoplasme (Ed.) et la zone corticale phloxinophile qui forme l'ectoplasme (Ec.). — 2. Œuf d'*Hydractinia* au début du premier clivage. La segmentation s'ébauche au pôle animal où les deux noyaux sont déjà préparés et se poursuit vers le pôle végétatif.

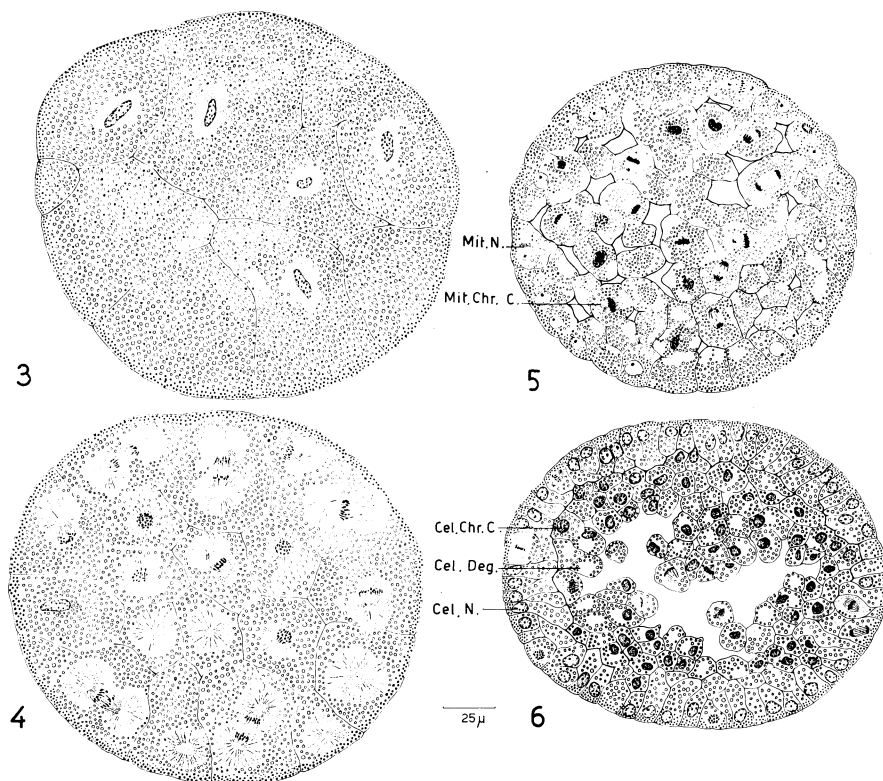
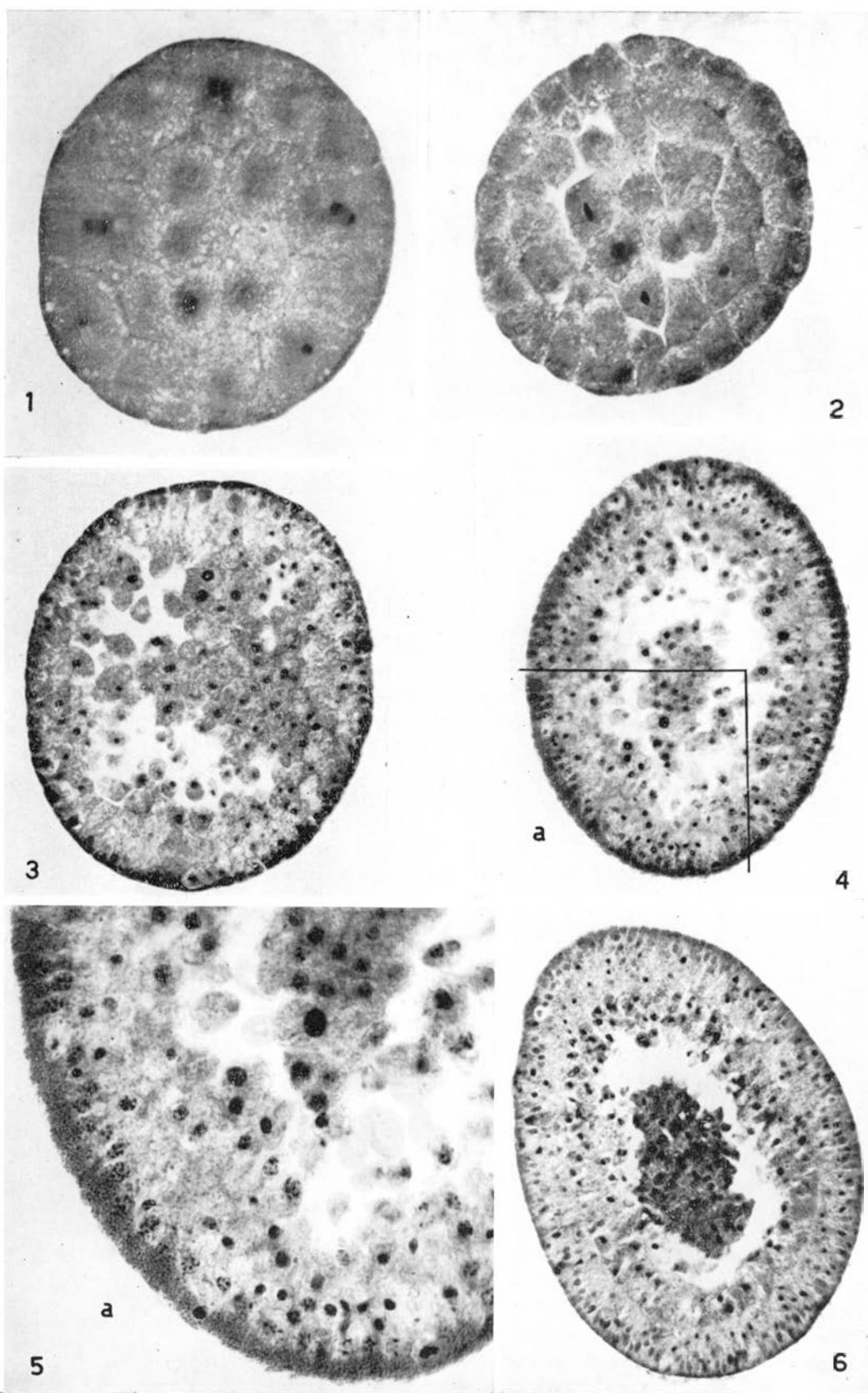


FIG. II

3. Stade comportant 16 blastomères. Les cellules internes ne possèdent plus d'ectoplasme. — 4. Stade morula comportant environ 32 cellules. Sur la préparation observée toutes les cellules sont en mitose. — 5. Début de la gastrulation. Les cellules internes s'écartent les unes des autres. La plupart dégèrent, les autres poursuivent leurs divisions. Dans tous les noyaux la chromatine est fortement condensée. A la périphérie, les mitoses sont nombreuses, les noyaux conservent un aspect normal (mit., mitose normale; mit. chr. c., mitose à chromatine très condensée). — 6. Gastrula : les méats qui séparaient les cellules internes confluent, ébauchant ainsi la cavité centrale. De nombreuses cellules centrales ont dégénéré (cel. dég.), les autres ont toujours une chromatine très condensée (cel. chr. c.).



la cellule a retrouvé la phase de repos. Cette structure du noyau lui confère un aspect pycnotique. De plus, l'ensemble des cellules internes ne forme plus une masse pleine, mais les cellules se séparent et ménagent entre elles des méats (Fig. II, 5 et Planche I, 2).

La gastrula.

La gastrula suit un processus très particulier dénommé par Dawidoff « délamination morulaire secondaire » qui ne s'observe que dans le cas d'une morule vraie. En réalité, le terme de délamination est peu significatif : en effet, dans cette ébauche, la séparation des feuilletts s'effectue par un arrangement actif du matériel cellulaire. On voit se constituer au centre de l'embryon, un massif de cellules, compact et désordonné qu'entoure un groupe périphérique composé d'une assise quasi continue (Planche I, 3, 4 et 5).

Les cellules périphériques continuent à se diviser ; elles diminuent de taille mais conservent des noyaux riches en chromatine et une zone corticale phloxinophile.

Parmi les cellules centrales, toutes plus ou moins pycnotiques, certaines continuent à se diviser pour donner l'endoblaste, tandis que la plupart dégénèrent et sont phagocytées sur place par les cellules qui persistent. La fin de la gastrulation aboutit donc à un organisme didermique dont le feuillet périphérique, composé de cellules longues et étroites, présente déjà une structure épithéliale. Le feuillet endoblastique est composé de cellules polyédriques, riches en vitellus qui tapissent irrégulièrement l'assise ectoblastique. La chromatine du noyau de ces cellules reste compacte.

Lorsque la gastrulation est terminée, la cavité archentérique est encore partiellement encombrée par les cellules dégénérescentes (Fig. II, 6). Rappelons que déjà en 1884 Bunting avait signalé pour *Hydractinia* la formation d'une cavité gastruléenne par destruction des cellules endodermiques.

Remarques concernant la gastrulation.

Teissier (1927) décrit chez *Hydractinia* le début de la gastrulation à un stade beaucoup plus précoce. Il voit apparaître la cavité centrale dès le stade 4 ou 8 et atteindre ses dimensions maxima après la mitose suivante. Pour Smallwood (1909) le phénomène se manifeste déjà au stade 2. D'après Teissier, cette cavité irrégulière renferme

PLANCHE I

1. Morula. - 2. Début de la gastrula, apparition des premiers méats. - 3. Gastrulation et formation de la cavité centrale. - 4. Gastrulation : la désintégration des cellules centrales est déjà fort avancée. - 5. Détail du stade gastrula ; le cliché montre les noyaux riches en chromatine du feuillet périphérique et les noyaux à chromatine condensée de l'endoblaste. Les grains phloxinophiles de la zone corticale sont particulièrement bien visibles. - 6. Fin de la gastrulation ; la jeune larve commence à s'allonger, elle a maintenant une structure didermique évidente.

très vite des cellules endodermiques apparues par immigration multipolaire et délamination. La gastrulation a lieu lorsque l'embryon comporte à peine une vingtaine de cellules et se poursuit par de nouvelles divisions tangentielles et une multiplication active des cellules endodermiques qui combleront progressivement cette cavité. Il précise que, dès le début, les caractères nucléaires ectodermiques et endodermiques sont bien tranchés, ces derniers étant beaucoup plus compacts que les premiers.

En ce qui concerne le processus de la gastrulation, nos observations divergent quelque peu. Nous ne voyons la première ébauche d'une cavité qu'au stade comportant environ 64 cellules. A ce moment, les cellules internes qui jusqu'alors formaient une masse compacte laissent entr'elles des méats.

Enfin, ce n'est que lorsque l'embryon est formé d'environ 128 cellules que se dessine la cavité centrale : cavité qui s'agrandira par désintégration des cellules endoblastiques.

Bunting (1884) dans une étude du développement d'*Hydractinia* et *Morgenstern* (1901) chez *Cordylophora* ont vu un phénomène analogue : la formation d'une cavité centrale par destruction des cellules internes. Nous noterons cependant qu'il n'est pas rare de voir apparaître une cavité au stade 4. Mais, dès le stade suivant, cet orifice est absorbé par l'une ou l'autre cellule où il disparaîtra rapidement. Il ne peut donc s'agir là d'une cavité blastocœlienne.

Metschnikoff (1886), dans son travail remarquable sur l'embryologie des Méduses, a décrit la formation suivie de résorption de cet orifice pour de nombreux œufs d'Hydres.

Organisation de la planula.

Au terme de sa gastrulation, l'embryon a définitivement perdu sa forme sphérique ; il est d'abord ovale, puis s'allonge progressivement. Dès ce moment sa polarité devient évidente : le pôle antérieur s'élargit tandis que l'extrémité postérieure s'effile.

La larve prend le nom de « planula » (Dalyell, 1847) ; elle n'achèvera son développement que trois ou quatre jours plus tard.

a) La préplanula.

Quelques heures après la gastrulation, la préplanula (Teissier, 1927) commence à s'allonger. La première phase de la croissance se manifeste par un dégagement de la cavité centrale et une multiplication active des cellules centrales périphériques. Ces dernières sont rapidement organisées en un épithélium monostratifié de cellules quatre à cinq fois plus hautes que larges. Un noyau riche en chromatine les partage en deux régions d'affinité tinctoriale différente : la zone corticale phloxinophile qui s'est maintenue depuis l'œuf vierge et une région interne qui renferme le vitellus. L'endoblaste garde un aspect désordonné ; une quantité importante de cellules dégénérantes tapissent les cellules endoblastiques normales et confèrent à l'ensem-

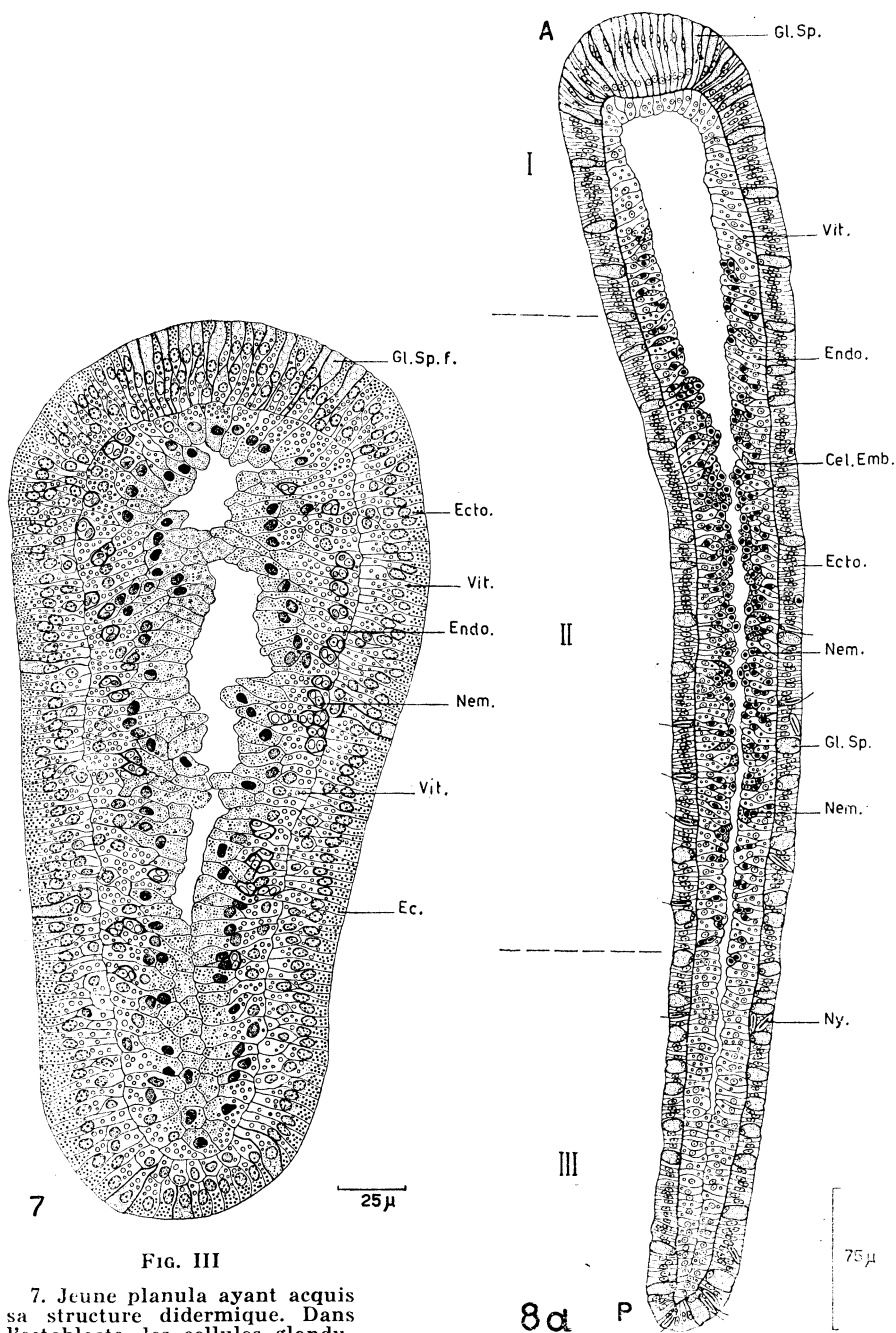


FIG. III

7. Jeune planula ayant acquis sa structure didermique. Dans l'ectoblaste, les cellules glandulaires se différencient ; dans l'endoblaste, certaines cellules gardent un aspect dégénérescent, d'autres constituent la couche endoblastique. Entre elles s'insinuent les premiers nématoblastes (Nem.). (Gl. sp. f., cellule glandulaire spumeuse en formation ; ecto., ectoblaste ; endo., endoblaste ; vit., vitellus ; ec., zone corticale phloxinophile.)

FIG. IV

8a. Vue d'ensemble d'une planula tout à fait différenciée. I : zone antérieure ; II : zone médiane ; III : zone postérieure ; A : pôle apical ; P : pôle postérieur ; gl. sp., cellule glandulaire spumeuse ; ecto., ectoblaste ; endo., endoblaste ; vit., vitellus ; cel. em., cellule embryonnaire ; nem., nématoblaste ; ny., nématocyste.

ble du feuillet un aspect pluricellulaire. Ces cellules sont bourrées de vitellus et conservent des noyaux à chromatine compacte (Planche I, 6).

L'embryon, poursuivant sa croissance, prend bientôt une allure planariforme. Lorsque sa longueur a à peu près atteint quatre fois la largeur, la croissance se ralentit pour faire place à une phase de différenciation importante, à savoir : l'apparition des nématoblastes, la formation de la mésoglée et l'élaboration des cellules glandulaires (Fig. III, 7 et Planche II, 7 et 8).

Les premiers nématoblastes se différencient au sein du feuillet interne et à partir de cellules endoblastiques typiques dont ils éliminent le vitellus. Ils seront rapidement très nombreux sauf à l'extrémité antérieure qu'ils n'atteignent pas. Les cellules glandulaires appartiennent au feuillet externe ; elles seront présentes à la fois au pôle postérieur, dans la région médiane et à l'extrémité antérieure où elles seront bientôt les plus nombreuses.

Ces cellules glandulaires correspondent au type spumeux, elles se différencient aux dépens des cellules épithéliales banales. Les premières gouttes de sécrétion sont élaborées au niveau du noyau qui se trouve progressivement refoulé à la base de la cellule. Le vitellus est consommé graduellement tandis que la masse des sécrétions augmente. Au terme de leur différenciation, les cellules ont considérablement augmenté de taille ; elles sont hautes et larges et compriment au maximum les cellules épithéliales banales qui, à leur tour, ont digéré le vitellus. Leur cytoplasme est occupé par un réseau qui découpe la cellule en une série d'alvéoles irrégulières dont le contenu est finement granuleux. Les tests histochimiques nous ont permis d'établir une concordance parfaite entre ces cellules et les cellules glandulaires spumeuses définies par Bouillon (1963) chez un grand nombre d'Hydraires adultes.

La région basilaire de ces cellules glandulaires renferme le noyau. Ce dernier est un peu plus petit et plus chiffonné que celui des cellules épithéliales. Le cytoplasme qui entoure le noyau est riche en A.R.N. et contient des formations filamenteuses qui correspondent à des structures ergastoplasmiques (Bouillon, 1956-1962 ; Hess, 1960).

La forme des cellules varie quelque peu avec la position qu'elles occupent dans la planula. Au pôle antérieur, la base de la cellule est finement pédonculée, au contraire, tout au long de la planula, le pédoncule est court ou plus généralement absent.

Les cellules à mucus sont particulièrement abondantes et bien développées au pôle antérieur de la planula où elles compriment les cellules épithéliales : cela explique l'épaississement considérable du feuillet périphérique à ce niveau. Elles s'espacent sur les flancs de la larve et se reconcentrent quelque peu à l'extrémité postérieure.

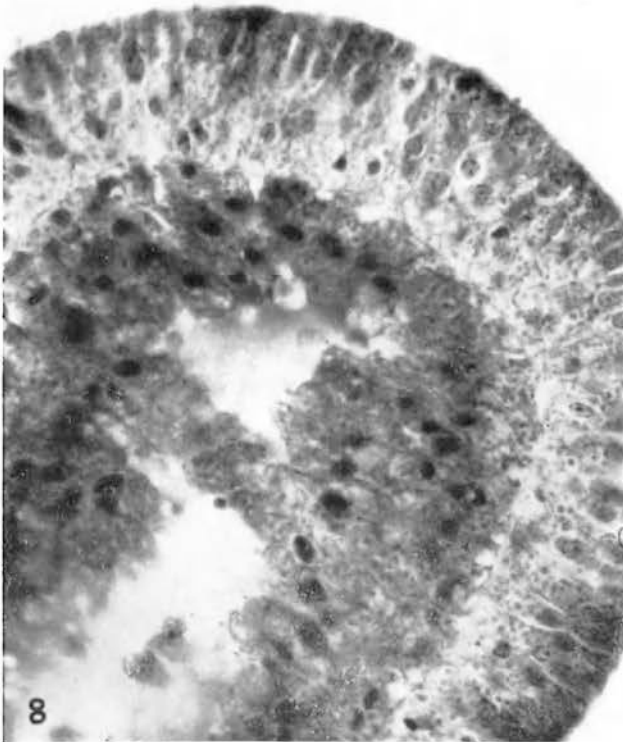
Les cellules glandulaires spumeuses ont été observées à plusieurs reprises par les auteurs : Harm (1903) les décrit chez *Clava squamata*,

PLANCHE II

7. Jeune planula. - 8. Détail de la région antérieure de la jeune planula. - 9. Vue d'ensemble d'une planula tout à fait différenciée.



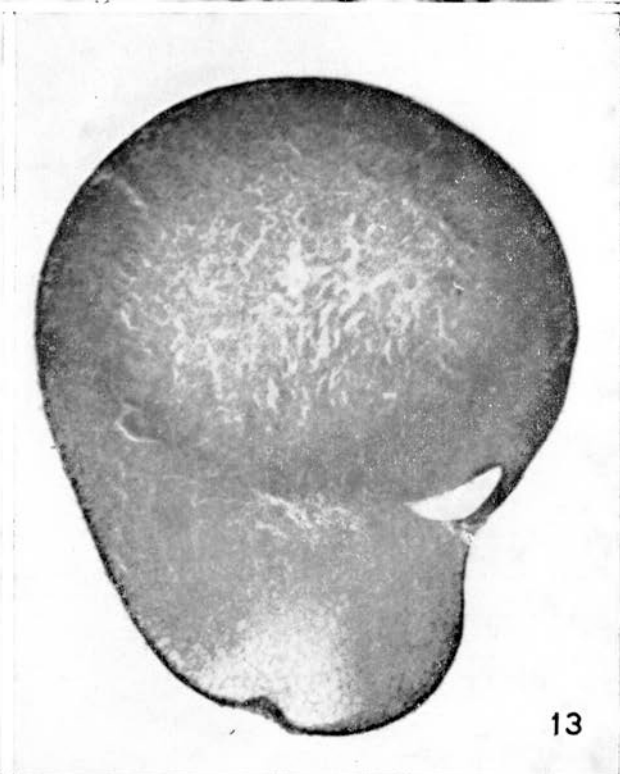
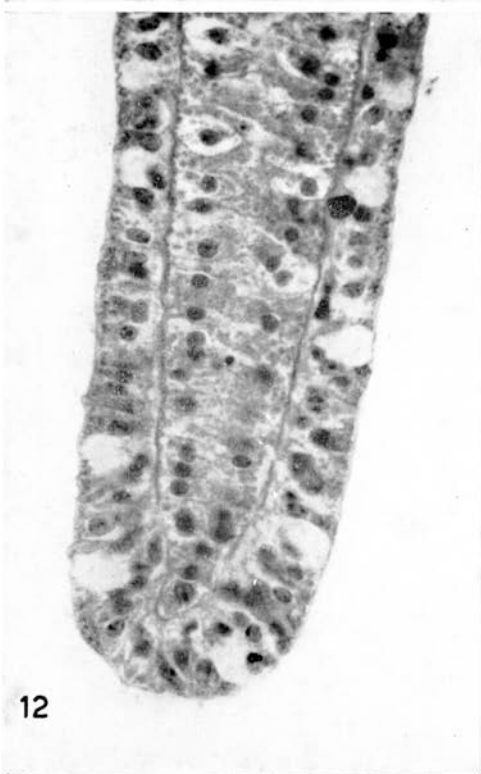
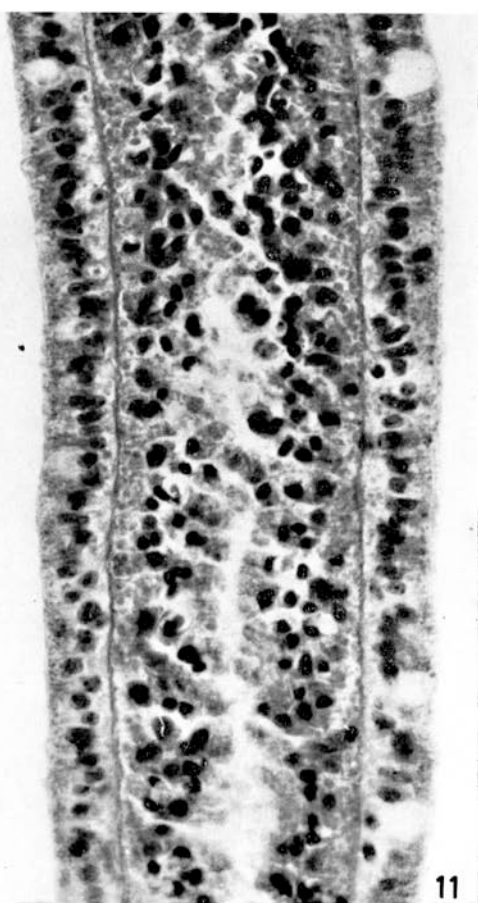
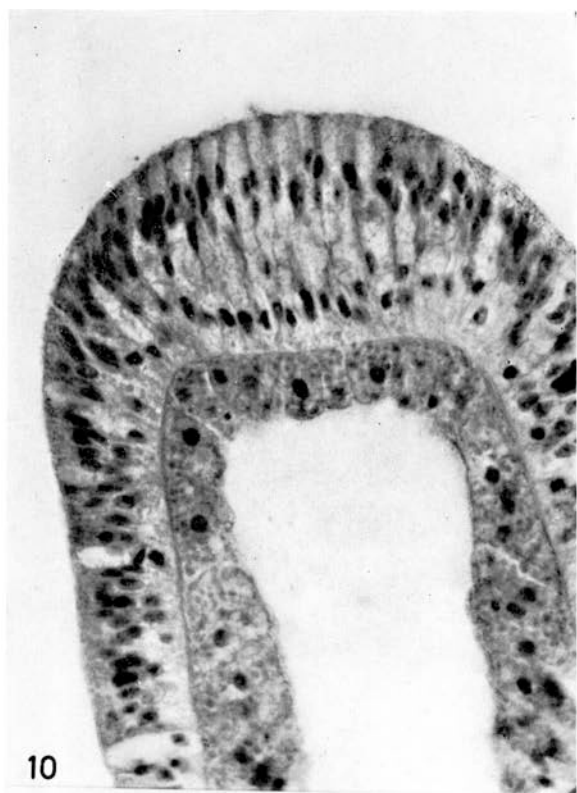
7



8



9



Teissier (1927) les voit chez *Hydractinia echinata*, Mergner (1957) chez *Eudendrium racemosum*. Tout récemment Lacassagne (1961), dans une étude comparative d'une douzaine de planulas, les a retrouvées dans tous les genres et toutes les espèces étudiées. Nous les avons également vues chez *Myriothela cocksi*, *Cordylophora lacustris* et *Eleutheria dichotoma*.

Cette première période de différenciation a surtout intéressé l'ectoblaste qui a, par ailleurs, digéré tout son vitellus.

Des cils très courts et très fins apparaissent ; nombreux au pôle antérieur, ils se raréfient le long de la planula et sont quasiment absents au pôle postérieur. Peu après, l'ectoblaste et l'endoblaste, qui étaient encore moulés l'un sur l'autre, sont séparés par une mince lame de mésoglée, qui subsistera telle quelle jusqu'à la fixation de la planula pour devenir beaucoup plus importante chez le polype.

L'endoblaste ne s'est modifié que par un accroissement considérable du nombre de nématoblastes qui repoussent et compriment les cellules épithéliales de l'ectoblaste. Peu de temps après leur différenciation, les nématocystes traversent la mésoglée et se fauillent entre les cellules épithéliales de l'ectoblaste. Ils s'accumulent surtout au pôle postérieur. Faure (1960) a pu observer une migration analogue chez *Aglaophenia pluma*. La planula, à ce stade d'organisation, a atteint sa structure typique. Peu mobile, elle adhère au support grâce aux faibles sécrétions muqueuses des cellules glandulaires.

b) La planula.

Pendant les deux ou trois jours qui suivent, la planula va s'accroître en longueur : près de quinze fois plus longue que large, elle conserve un pôle antérieur élargi et une extrémité postérieure effilée (Fig. IV, 8a et Planche II, 8 et 9). Grâce à sa ciliature et à ses fibres bien différenciées, elle est maintenant capable de se mouvoir. Elle nage peu et se déplace plutôt par reptation. Au repos, elle adhère au support par son pôle antérieur et peut alors être animée de mouvements divers : flexion, contraction, élongation, enroulement. Elle peut aussi se déposer sur le flanc et rester parfaitement immobile.

Pour faciliter la description histologique de la planula, nous distinguerons trois régions : l'antérieure, la médiane et la postérieure.

La région antérieure se définit par son ectoblaste haut et cilié. Ce dernier est complètement envahi par les cellules spumeuses glandulaires. Ces cellules, longues et larges, écrasent les cellules épithéliales banales à un tel point qu'on ne les distingue plus que par leurs noyaux et leurs cils (Fig. V, 8b et Planche III, 10). Tous les noyaux des cellules ectoblastiques sont alignés à mi-distance entre la mésoglée et la périphérie. Les noyaux des cellules glandulaires sont refoulés

PLANCHE III

10. Détail de la région antérieure de la planula qui montre l'abondance des cellules glandulaires dans l'ectoblaste. - 11. Détail de la région médiane de la planula. - 12. Détail de la région postérieure. - 13. Œuf au stade 2, après centrifugation à 3.000 tours/minute pendant dix minutes. Le cliché montre la décantation du vitellus et du cytoplasme et la zone corticale restée en place.

contre la mésoglée, ils ont souvent l'aspect pycnotique. L'endoblaste sous-jacent forme un épithélium monostratifié. Il est encore bourré de vitellus.

La transition vers la zone intermédiaire se fait brutalement pour l'ectoblaste et progressivement pour l'endoblaste (Fig. V, 8c et Planche III, 11). Dès que l'on a dépassé le pôle antérieur, l'ectoblaste se

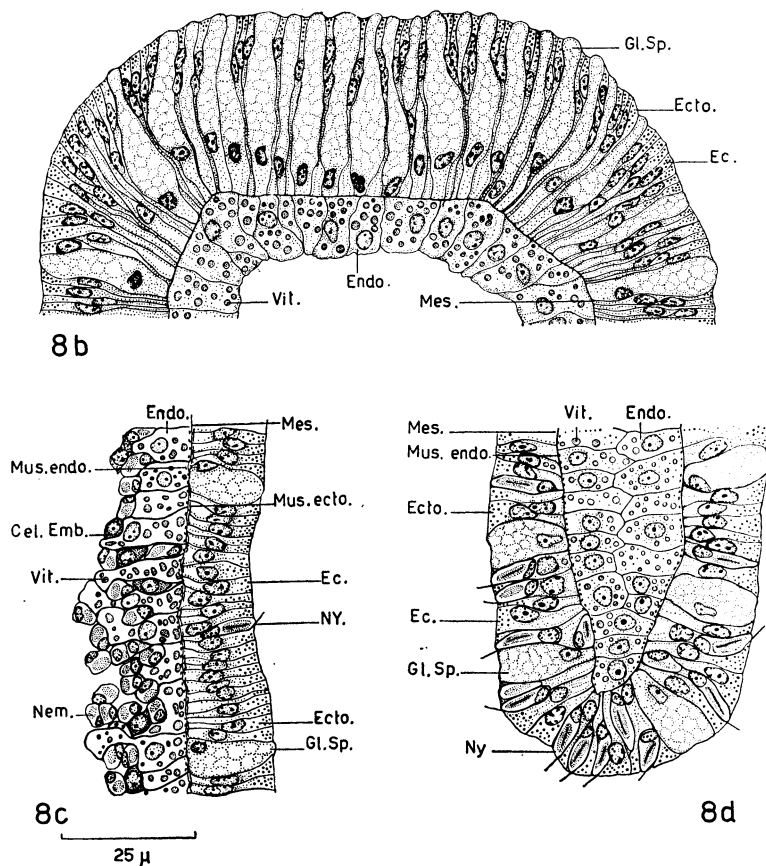


FIG. V

8b. Détail de la région antérieure de la planula : la figure montre le développement considérable des cellules glandulaires spumeuses (gl. sp., cellule glandulaire spumeuse ; ecto., ectoblaste ; endo., endoblaste ; més., mésoglée ; ec., zone corticale phloxinophile). — 8c. Détail de la zone médiane : l'endoblaste est envahi par les nématoblastes (nem.) et les cellules basophiles (cel. emb.). — 8d. Détail de la zone postérieure ; l'ectoblaste et l'endoblaste forment tous deux une belle assise épithéliale : dans l'ectoblaste, les cellules glandulaires et les nématocystes sont assez abondants.

raccourcit et les cellules glandulaires s'espacent ; on en compte une pour dix à quinze cellules banales. Elles libèrent un léger mucus qui s'écoule sur l'embryon. Les nématocystes, en petit nombre, s'insinuent entre les cellules épithéliales. Le vitellus qui occupait toute la région basale est presque digéré ; il fait place à un cytoplasme clair et vacuolisé ; sa digestion n'est cependant pas aussi poussée que dans

la région antérieure. La disparition des boulettes vitellines permet de voir beaucoup mieux les fibres musculaires de ces cellules. La région phloxinophile est toujours intacte et entoure le noyau riche en chromatine.

En s'éloignant du pôle antérieur, l'endoblaste perd graduellement son aspect monostratifié pour devenir très irrégulièrement pluristratifié. De nombreux nématoblastes s'insinuent entre les cellules épithéliomusculaires dont ils masquent presque complètement la partie distale. Les nématoblastes montrent au sein même de l'endoblaste toutes les phases de leur évolution en nématocystes. Tout à fait différenciés, ils quittent le feuillet interne pour venir prendre leur place définitive à la périphérie. Lorsque les nématoblastes ont atteint un nombre très important, ils ne se transforment plus tous en nématocystes ; certains restent à l'état indifférencié et sont alors tout à fait semblables aux cellules interstitielles décrites chez le polype adulte.

La différenciation des cnidoblastes dans l'endoblaste a déjà été observée par Claus (1882) chez *Aequora*, par Morgenstern (1901) chez *Cordylophora*, par Harm (1902) chez *Clava* et revue par Mergner (1957) chez *Eudendrium* et Weiler-Stolt (1960) chez *Eleutheria*.

En revanche, la localisation des nématoblastes en une zone précise n'a été signalée que par Mergner (1957) et Lacassagne (1961). Ces auteurs observent une région cnidogénétique dans la zone postérieure de la planula. Pour *Cordylophora* et *Eleutheria*, nous avons trouvé une localisation semblable. L'extrémité postérieure est simple (Fig. V, 8d et Planche III, 12). Dans l'ectoblaste, quelques cellules glandulaires et un petit nombre de nématocystes repoussent les cellules épithéliales sans pour cela modifier leur aspect. L'endoblaste, dépourvu de cellules basophiles, est constitué par les cellules épithéliomusculaires encore bourrées de vitellus.

La cavité gastrique qui était importante dans la région antérieure, plus réduite dans la région médiane, devient virtuelle dans la zone postérieure où les cellules s'appliquent les unes sur les autres.

Arrivée à ce stade de développement, la planula ne se modifiera plus. Elle va lentement digérer le vitellus qui se trouve encore accumulé dans tout l'endoblaste et poursuivre à un rythme réduit la différenciation des nématoblastes en nématocystes. Les cellules basophiles non différenciées sont de plus en plus nombreuses. Quelques-unes émigrent vers l'extrémité postérieure et vers l'ectoblaste.

En même temps, les noyaux de l'ensemble du feuillet interne acquièrent une structure mieux organisée. Ils restent pauvres en chromatine mais présentent un beau nucléole.

Fixation de la planula.

Pendant la période de vie libre, la planula est très sensible à la lumière ; placées dans des cristallisoirs, les petites larves s'accumulent toujours du côté le plus éclairé ; elles manifestent donc un phototropisme positif.

Leur consommation en oxygène est à ce moment très importante. Nous avons déjà signalé dans les conditions d'élevage la nécessité d'une très bonne aération de l'eau. Ces conditions remplies, il n'est pas rare d'observer des planulas fixées à la surface de l'eau, voire même au-delà de cette limite.

Lorsque la planula a épuisé ses réserves vitellines, elle se rapproche du fond du récipient ; la période de fixation commence (Fig. VI, 9). Toutes les cellules du pôle antérieur s'amputent simultanément de leur sécrétion libérant ainsi de grandes quantités de mucus qui favorisent l'adhésion définitive de la larve à son support. Pendant la première phase de la fixation, la planula subit de multiples modifications. Dans le feuillet périphérique la ciliature disparaît et les cellules glandulaires qui n'appartiennent pas au pôle antérieur dégèrent. Après quelques heures toute la planula s'affaisse et s'étale sur l'extrémité antérieure, élargie en une véritable sole. La cavité centrale a pratiquement disparu, elle est occupée par un endoderme tout à fait désordonné.

Ces modifications sont bientôt suivies par l'apparition du premier stolon. Celui-ci est constitué par l'excroissance des deux feuillets au niveau de la région médiane de la planula. Sa formation est accompagnée d'une migration des cellules basophiles qui viennent occuper leur place définitive dans l'ectoderme. La partie postérieure de la planula qui ne participe pas à la formation du stolon commence à s'allonger et à se dresser. Elle va donner naissance au premier polype (Fig. VII, 10). Cette première ébauche est caractérisée par un ectoderme régulier et dense et un endoderme tout à fait désordonné, riche encore en éléments embryonnaires et qui ne ménage qu'une faible lumière centrale. La limite entre l'ectoderme polypodial et stolonial est occupée par une masse importante de nématoblastes et de cellules interstitielles. La croissance de cette jeune *Hydractinia* est rapide. En moins de douze heures, le polype a bourgeonné un verticille de quatre tentacules longs et grêles, tandis que les stolons solidement fixés au support ont triplé ou quadruplé leur longueur. Ces derniers conservent un ectoderme riche en cellules basophiles, tandis que l'endoderme s'organise enfin en un épithélium régulier. Le stolon a acquis une structure tubulaire.

Durant l'accroissement du polype, l'aspect de l'ectoderme s'est quelque peu modifié. En effet, entre les cellules épithéliales en pleine mitose apparaissent les cellules interstitielles, les nématoblastes et les nématocystes venus du stolon.

Dans l'endoderme, les transformations sont actives. Nous assistons à la formation de l'hypostome caractérisé par ses cellules glandulaires et à l'organisation de la colonne gastrique. Les cellules glandulaires semblent se former *in situ* ; ceci nous donne de bonnes raisons de penser qu'elles se différencient immédiatement aux dépens des éléments endoblastiques de la planula.

Leur origine chez le jeune polype et chez *Hydractinia* adulte sera revue dans un travail ultérieur.

FIG. VI

9. Planula au moment de la fixation. A : pôle apical fixé au support ; P : Pôle postérieur. La planula se fixe par le pôle antérieur qui libère brutalement ses sécrétions ; les nématoblastes et les cellules basophiles qui jusqu'alors étaient localisés dans l'endoblaste migrent vers l'ectoblaste.

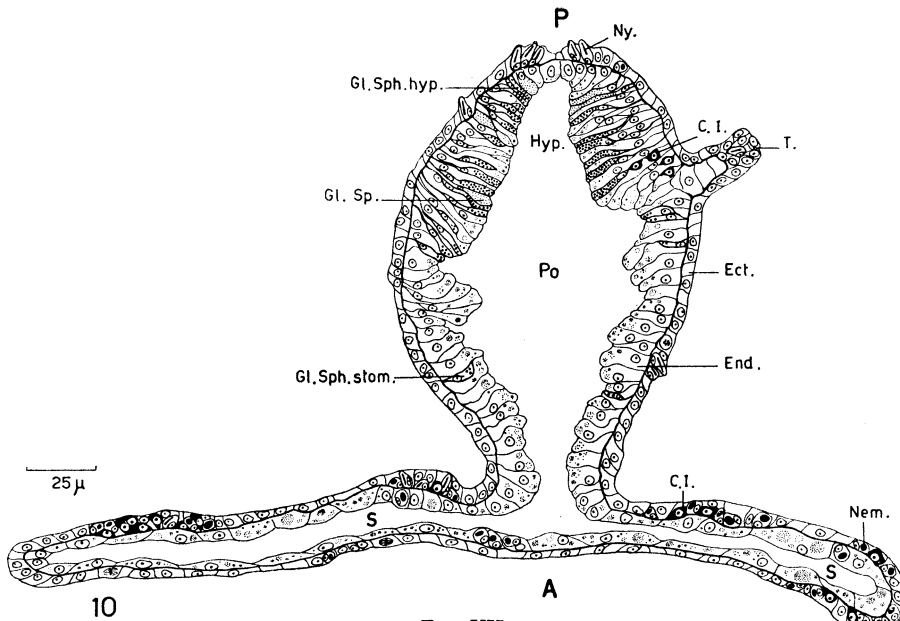
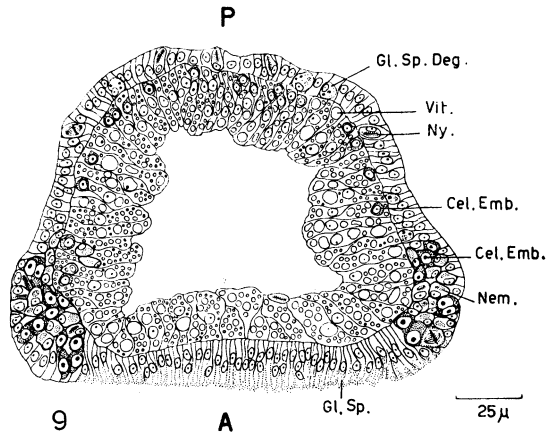


FIG. VII

10. La planula fixée a donné naissance au premier polype et au premier stolon. (Po., polype ; S., stolon ; hy., hypostome ; etc., ectoderme ; end., endoderme ; c.i., cellule interstitielle ; nem., nématocyste ; ny., nématocyste ; gl. sph. hyp., cellule glandulaire sphéruleuse hypostomiale ; gl. sp., cellule glandulaire spumeuse ; gl. sph. stom., cellule glandulaire sphéruleuse stomacale ; P., pôle postérieur de la planula ; A., pôle antérieur de la planula.)

CONCLUSIONS.

L'étude histologique du développement embryonnaire d'*Hydractinia echinata* (Flem.) nous a amenée aux conclusions suivantes.

1) Chez *Hydractinia*, la segmentation est radiaire, totale et sub-égale ;

2) La segmentation donne naissance à une morula comportant environ trente-deux cellules. Cette morula évolue directement en gastrula sans passer par un stade cœloblastule ;

3) La gastrulation s'effectue suivant un mode très particulier consistant en un arrangement actif du matériel cellulaire ;

4) La cavité gastrique se forme par désintégration d'une partie du matériel endoblastique ;

5) Ayant acquis sa structure didermique, la jeune larve va subir une phase de différenciation importante. L'apparition des muscles et des cils va la transformer en une larve nageuse : la planula. L'ectoblaste acquiert ses cellules glandulaires muqueuses qui s'accumulent au pôle antérieur. Dans l'endoblaste, se différencient les premiers nématoblastes ; ils se forment aux dépens des cellules embryonnaires épithéliales dont ils éliminent le vitellus ;

6) La planula ayant terminé son développement présente trois régions caractéristiques : une région antérieure dans l'ectoblaste de laquelle se pressent les cellules à mucus, une région médiane dont l'endoblaste est envahi d'abord par les nématoblastes et plus tard par les cellules basophiles et enfin une région postérieure où l'ectoblaste et l'endoblaste forment tous deux une assise épithéliale quasi continue ;

7) La planula totalement différenciée va mener une vie libre qui durera quelques jours. Pendant tout ce temps, elle manifeste un phototropisme positif ;

8) Lorsque la planula a complètement digéré son vitellus, elle se rapproche du fond, pique du nez : la période de fixation commence. Les cellules antérieures s'amputent simultanément de toutes leurs sécrétions et assurent l'adhésion définitive de la larve à son support ;

9) La larve une fois fixée subit un remaniement cellulaire important : les nématoblastes et les cellules basophiles qui, jusqu'alors, étaient concentrées dans la région médiane de l'endoblaste migrent activement vers la périphérie ;

10) Les trois régions que nous avons distinguées chez la planula joueront chacune leur rôle : la région antérieure, grâce à ses cellules glandulaires, assure la fixation, la région médiane en s'évaginant donne naissance au premier stolon tandis que la zone postérieure sera l'ébauche du premier polype ;

11) Quelques heures après la fixation, le jeune polype bourgeonne ses tentacules et évolue en un véritable gastrozoïde par l'acquisition d'un hypostome et d'une bouche ;

12) Il suffit de quelques heures pour que le stolon, à son tour, bourgeonne des polypes.

Summary

The development of *Hydractinia echinata* (Flem.) has been studied by different histological technics.

The eggs of *Hydractinia* become mature in a gonophor, then are laid, fecunded and cleave isolated in the external sea water.

The segmentation is total, radial and subsequel; it gives a true morula which evolves in gastrula by an active rearrangement of cellular material. There is never typical coeloblastula.

The two layered gastrula differentiates into a swimming larval: the planula which, after a few days of free live, settles at a support and gives rise to a new colony.

Zusammenfassung

Wir haben mit Hilfe verschiedener histologischer Techniken die Embryonalentwicklung von *Hydractinia echinata* (Flem.) studiert. Die Eier werden im Gonophor gebildet, hierauf abgelegt, befruchtet und die Furchung findet einzeln im äusseren Milieu statt. Die totale, radiale und nahezu gleichmässige Furchung führt zu einer echten Morula, die durch aktive Neuordnung des Zellmaterials sich zu einer Gastrula entwickelt. Es wird nie eine typische Coeloblastula gebildet.

Die doppelschichtige Gastrula differenziert sich in eine schwimmende Larve, die Planula, die nach einigen Tagen freier Existenz sich auf einer Unterlage festsetzt und zur Bildung einer neuen Kolonie führt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ, L., 1860-1862. — Contributions to the natural history of the *Acalephoe* of North America. 3 et 4. Little, Browne and C^o. Boston.
- BEKWITH, C., 1914. — The genesis of the plasma structure in the egg of *Hydractinia echinata*. *J. Morph.*, 25, pp. 189-251.
- BENARD, J., 1962. — Développement embryonnaire de *Podocoryne carnea* (Sars) de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 3, pp. 133-155.
- BERRILL, N.J., 1953. — Growth and form in Gymnoblastic hydroids. - VI. Polymorphism within *Hydractinia*. *J. Morph.*, 92, pp. 241-272.
- BONNER, J.T., 1955. — A note concerning the distribution of polysaccharides in the early development of the hydromeduse *Phialidium gregarium*. *Biol. Bull.*, 108, 1, pp. 18-20.
- BOUILLON, J., 1956. — Etude monographique du genre *Limnocoidea*. - *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 87, 2, pp. 254-500.
- BOUILLON, J., 1962. — Sur le bourgeonnement médusaire manubrial de *Rathkea octopunctata*. - *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 92, 1, pp. 7-25.
- BOUILLON, J., 1963. — Les cellules glandulaires des hydroïdes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 256, pp. 1617-1620.
- BUNTING, M., 1894. — The origin of the sex cells in *Hydractinia* and *Podocoryne*. *J. Morph.*, 9, pp. 203-236.
- CAZAUX, C., 1959. — Facteurs de la morphogenèse chez un hydraire polymorphe *Hydractinia echinata*. - *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 11.
- CAZAUX, C., 1961. — Signification et origine de l'association entre l'*Hydractinia* et le pagure ; rôle des tropismes larvaires dans le développement de l'hydraire. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*.
- CLAUS, C., 1882. — Die Entwicklung des *Aequoriden* Eies. *Zool. Anz. Jahr.*, 5, pp. 284-288.
- DALYELL, 1847. — Rare a remark. Animals of Scotland. London.
- DAWIDOFF, C., 1925. — Embryologie Comparée des Invertébrés. Masson éd.
- DEFRETIN, R. et REY, L., 1926. — Observation d'*Hydractinia echinata* fixée sur des roches. *Bull. Soc. Zool. France*, 51, pp. 239-240.
- EPHRUSSI, B., 1925. — Sur la vitellogenèse de *Clava squamata*. - *C.R. Ass. Anat.*, 20^e réunion, 8 p.
- FAURE, C., 1960. — Etude des phénomènes de reproduction chez *Aglaophenia pluma*. *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 185-204.
- HARGITT, CH., 1906. — The organisation and early development of the egg of *Clava squamata*. - *Biol. Bull.*, 10, pp. 257-276.
- HAUENSCHILD, C., 1955. — Genetische und Entwicklungsphysiologie Untersuchungen über Intersexualität und Gewebeverträglichkeit bei. *Roux Arch. Entw. Mech. Organ.*, 147, pp. 1-41.
- HARM, K., 1902. — Die Entwicklungsgeschichte von *Clava squamata*. - *Zeit. f. Wiss.*, 73, pp. 115-165.
- HESS, A., 1961. — In "The Biology of Hydra". University of Miami Press.
- LACASSAGNE, M., 1961. — Histologie comparée des planulas de quelques Hydres. Diplôme d'Etudes Supérieures. Faculté des Sciences, Paris.

- MERGNER, H., 1957. — Die Ei und Embryonalentwicklung von *Eudendrium racemosum*. *Zool. Jahr.*, 76, pp. 63-114.
- METSCHNIKOFF, E., 1886. — Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie des Primitiv Organ., pp. 1-159. Atlas. *Wien*.
- MORGENSTERN, P., 1901. — Untersuchungen über die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* (All.). *Zeit. f. Wiss. Zool.*, 70, pp. 567-591.
- SMALLWOOD, W., 1909. — A reexamination of the Cytology of *Hydractinia* and *Pennaria*. - *Bull. Mar. Biol. Lab.*, 17, 1, pp. 209-204.
- SPEK, J., 1926. — Über gesetzmässige Substanzverteilungen bei der Furchung des Ctenophoreneies und ihre Beziehungen zu den Determinationsproblemen. *Arch. Entw. Mech. Leipzig*, 107, pp. 54-73.
- TEISSIER, G. et L., 1927. — Les principales étapes du développement d'*Hydractinia echinata*. - *Bull. Soc. Zool. France*, 52, pp. 537-547.
- TEISSIER, G., 1934. — Colorations vitales et réaction ionique du protoplasme. Etude de l'œuf de *Pleurobrachia pileus*. Extrait du livre publié en hommage et dédié à la mémoire du Professeur Cantacuzène. *Masson éd.*, pp. 713-719.
- WEILER-STOLT, B., 1960. — Über die Bedeutung der interstitielle Zellen für die Entwicklung und Fortpflanzung mariner Hydroiden. *Roux Arch. Entw. Organ.*, 152, pp. 398-454.