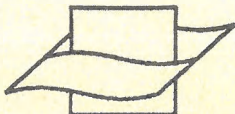


15674

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research

Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

Notes sur le développement de l'épicarde

DES *POLYCLINIDAE*

et considérations phylogénétiques au sujet des
Aplousobranchiata (LAHILLE) = *Krikobranchiae* (SEELIGER)

PAR

PAUL BRIEN

(Une planche double).

INTRODUCTION

Parmi les *Aplousobranchiata* (LAHILLE) — groupe que SEELIGER a dénommé ultérieurement *Krikobranchiae* — les *Polyclinidae* se caractérisent par le postabdomen épicaudique et gemmifère. On sait, en effet (11), que le postabdomen des *Polyclinidae* possède la faculté de se segmenter. Chaque segment, libre dans la tunique, reconstitue un nouvel individu, ou blastozoïde (4, 6, 11). Cette régénération du blastozoïde se fait selon un axe de polarité qui est celui de l'individu souche, et aux dépens du fragment épicaudique inclus dans le segment postabdominal. L'épicaudique est le tissu régénérateur essentiel (4, 6, 11).

Si l'on envisage les divers modes de bourgeonnement que présentent les animaux, on constate que le tissu régénérateur est un tissu somatique resté à l'état embryonnaire, c'est-à-dire constitué de cellules indifférenciées et à potentialité organogénétique multiple, ou bien un tissu somatique spécialisé qui, lors de la régénération, se différencie de telle sorte que ses cellules redeviennent physiologiquement embryonnaires, soit pluripotentes, soit unipotentes et dans ce dernier cas, capables seulement de se redifférencier en un tissu identique à celui dont elles proviennent.

Les cellules épicaudiques d'un *Polyclinien* en voie de bourgeonnement sont pluripotentes puisque l'épicaudique de chaque bourgeon constitue à la fois, le pharynx, les cavités péribranchiales, le système nerveux, l'anse digestive, l'épicaudique et le cœur du nouveau blastozoïde.

D'autre part, ainsi qu'il sera signalé dans ce présent travail, l'épicaarde larvaire est deutoplasmique. C'est au cours du développement postembryonnaire ou postlarvaire que le deutoplasme est utilisé par l'oozoïde en voie de croissance et que le tissu de réserves qu'est l'épicaarde, se différencie pour donner ultérieurement des cellules épicaardiques, embryonnaires et pluripotentes.

Les résultats de nos recherches sur le développement embryonnaire et postembryonnaire des Polycliniens et plus spécialement de l'épicaarde seront publiés *in extenso* dans un travail ultérieur. Dans cette présente note, nous ne signalerons que les faits essentiels du développement épicaardique, de façon à en déduire des considérations phylogéniques relatives aux *Polyclinidae* et aux *Aplousobranchiata*.

Il ne sera question dans cette note que de *Fragarium elegans* GIARD.

Les larves ont été élevées au laboratoire de Roscoff, dans des aquariums maintenus à l'obscurité et où était entretenu un courant d'eau fortement aérée à l'aide de petits tubes en T dont l'une des branches servait à l'écoulement de l'eau, l'autre à l'aspiration de l'air.

PLAN

- I. — La larve nageante de *Fragarium elegans* GIARD.
- II. — Développement de l'épicaarde après la fixation.
- III. — Remarques phylogénétiques au sujet des *Polyclinidae* et des *Aplousobranchiata*.

I. — LA LARVE NAGEANTE DE *FRAGARIUM ELEGANS* GIARD

La larve de *Fragarium elegans* (fig. 1), à la sortie du cloaque incubateur maternel, diffère sensiblement de la larve typique des Tuniciers, de la larve de *Clavelina lepadiformis* par exemple (SEELIGER, 15).

Elle renferme un deutoplasme abondant. Son état de développement est plus avancé. Quatre rangées de six à sept stigmates sont déjà constituées, alors que la larve de Claveline n'en présente que deux. La vésicule neurale entre plus vite en régression. La vie libre est de courte durée, une heure tout ou plus. Enfin, la rotation des organes qui caractérise la métamorphose de la larve de Claveline, est réalisée en bonne partie, dès la naissance, dans les larves de *Polyclinidae*.

Dès que la larve de Claveline est fixée, le siphon buccal pivote de 180° de façon à se localiser au pôle opposé à celui de la fixation. C'est à dire que, dans la larve nageante de Claveline, l'axe de croissance des organes, ou axe morphologique de l'oozoïde, se confond avec l'axe de polarité de la larve même. Dans la larve de *Polyclinidae*, au contraire,

les deux axes sont déjà disjoints, et forment entre eux un angle de plus de 90°. Autrement dit, dans la larve nageante des *Polyclinidae*, les organes ont une disposition assez semblable à celle de l'adulte.

La rotation n'est pourtant pas achevée. Les rangées de stigmates doivent accomplir un redressement d'environ 90°, les autres organes une rotation d'environ 45°. D'autre part, le raphé rétropharyngien qui relie la base de l'endostyle à l'ouverture de l'œsophage est proportionnellement très long dans la larve : l'endostyle est écarté de l'anse digestive. Or, cet écartement est dû au deutoplasme larvaire et si nous nous rapportons à la larve de *Claveline* ou à l'adulte du *Polyclinien*, ce deutoplasme correspond morphologiquement à l'épicarde.

Dans la larve de *Polyclinien*, ainsi que le montrent les coupes transversales, l'épicarde est deutoplasmique.

La figure 7 représente une coupe transversale passant par l'anse digestive, derrière l'ouverture œsophagienne. On y voit les sections de l'œsophage, du rectum, du pharynx, de l'endostyle et des cavités péribranchiales. Entre l'anse digestive et le pharynx, constituant le plafond de ce dernier, se trouve le deutoplasme (*Ep.*), formé de deux masses, gauche et droite, séparées par un septum double situé dans le plan de symétrie bilatéral médiodorsal. Ce septum s'étale légèrement au niveau du pharynx pour constituer l'ébauche du raphé rétropharyngien. Chaque masse deutoplasmique est creusée d'une cavité épicaudique qui s'ouvre dans le pharynx. Les deux cavités épicaudiques confluent également dorsalement en une cavité médiane épicaudique (*C. ep.*).

A l'exception de la paroi dorsale qui n'est qu'un mince épithélium, les parois épicaudiques sont deutoplasmiques. Il est impossible d'y distinguer les limites cellulaires. Le cytoplasme de chacune d'elles est fortement distendu et constitue les mailles d'un réseau lâche. Les énormes vacuoles deutoplasmiques refoulent les noyaux vers l'intérieur. Ces noyaux seuls révèlent la présence des cellules. Ils s'égrenent le long des cavités épicaudiques et forment une traînée plus ou moins épaisse qui correspond au septum double dont il a été question plus haut.

La figure 8 représente une coupe transversale passant par le milieu du deutoplasme, derrière l'anse digestive, par l'endostyle, derrière les cavités péribranchiales. A ce niveau, les deux cavités épicaudiques ne confluent plus dorsalement (*C. ep.*). Elles apparaissent comme des lacunes, formées par délamination des massifs deutoplasmiques, lacunes délimitées par les noyaux excentriques des cellules deutoplasmiques. Elles s'ouvrent encore dans la région postérieure du pharynx.

Au niveau du cœur, le deutoplasme est massif. C'est ce que montre la figure 9 (*Ep*). En coupe transversale, il apparaît sous forme de deux masses ovoïdes séparées par un septum double. Dans chaque massif, les noyaux sont refoulés vers le centre où ils constituent des traînées irrégulières prolongeant les lacunes antérieures.

Conclusions.

a) L'épicarde des larves des Polycliniens est donc deutoplasmique. Entre l'endostyle et l'anse digestive, les cellules du plancher pharyngien sont gonflées de deutoplasme, considérablement distendues par des vacuoles à réserves, qui refoulent les noyaux vers l'intérieur. Ce deutoplasme épicaudique est formé de deux massifs gauche et droit, séparés par une traînée de noyaux qui représentent un septum double épicaudique. Dans chaque massif épicaudo-deutoplasmique, des lacunes se constituent par délamination entre les noyaux centraux. Ces lacunes représentent les cavités épicaudiques ; elles s'ouvrent d'une part dans le pharynx, d'autre part confluent en une cavité médiane dorsale.

Cette formation aberrante de l'épicarde larvaire avait déjà été signalée brièvement par LAHILLE (13), mais la structure épicaudique qui vient d'être décrite n'est pas générale et ne caractérise pas nécessairement ce stade embryologique.

Très souvent, à la naissance, les larves sont au stade de deutoplasme massif, dont l'aspect est comparable à celui représenté par la figure 9.

Il arrive même que cette disposition se retrouve après une ou deux heures de fixation, alors que la métamorphose est achevée. C'est à dire que les cavités épicaudiques sont virtuelles, indiquées simplement par des traînées de noyaux centraux. La délamination n'a pas encore eu lieu. Mais le septum médian, l'ébauche du raphé rétropharyngien sont toujours nettement marqués.

La délamination, grâce à laquelle apparaissent les cavités épicaudiques, est due à la régression du deutoplasme. Dans les préparations, on voit, en effet, le deutoplasme fondre en coulées homogènes vers les cavités épicaudiques et le pharynx.

b) Malgré son aspect étrange, l'épicarde larvaire du polyclinien présente les caractères typiques de l'épicarde de *Clavelina*. Dans les deux cas, l'épicarde est un prolongement pharyngien, en communication avec le pharynx par deux orifices gauche et droit, symétriques par rapport au plan sagittal passant par le raphé rétropharyngien. Cependant, les processus organogénétiques sont très différents chez les Polycliniens et chez la *Clavelina*.

L'organogénèse de l'épicarde chez *Clavelina lepadiformis* est inter-

prêtée de façon différente par VAN BENEDEN et JULIN (17) d'une part, par KÜHN (12) et SEELIGER (15) d'autre part.

Mais que l'épicarde ait une origine commune avec le péricarde et comme ce dernier et après lui, dérive de deux procordes pharyngiens, selon VAN BENEDEN et JULIN (17), ou qu'il se constitue indépendamment du péricarde, directement aux dépens de deux proliférations symétriques du plancher pharyngien, selon KÜHN (12) et SEELIGER (15), on peut dire que l'épicarde de *Clavelina* se réalise par la confluence de deux diverticules pharyngiens.

Chez les *Polyclinidae*, ainsi qu'il apparaît d'après les faits signalés ci-dessus, l'épicarde se fait en bloc dans deux massifs de cellules deutoplasmiques du plafond pharyngien.

Ainsi, dans l'oozoïde de *Clavelina*, dans celui des *Polyclinidae*, dans les blastozoïdes de chacune de ces formes, l'épicarde se réalise par des voies différentes pour arriver cependant à une disposition structurale identique. C'est à dire que dans la morphogénèse, la formation d'un organe dépend moins de l'origine ou de la nature des tissus qui les constituent que des corrélations physiologiques qui s'établissent progressivement entre les ébauches embryonnaires, ontogénétiques ou blas'ogénétiques.

II. — DÉVELOPPEMENT DE L'ÉPICARDE APRÈS LA FIXATION

(Fig. 2, 3, 4, 5, 6).

Au moment de la fixation le redressement de la larve déjà réalisé en bonne partie dès la naissance, s'achève, l'angle de rotation étant variable pour les différents organes mais toujours inférieur à 90°. L'oozoïde grandit rapidement sans subir de changements importants sauf dans l'épicarde. La tunique s'étend en adhérant de plus en plus au support, à la façon d'une grosse amibe. L'embryon s'étend le long du support, mais plus fréquemment il se redresse et croît perpendiculairement au support, le thorax et l'abdomen formant un angle de 90° (fig. 4).

Dès la naissance, la tunique de la larve renferme de petites vésicules. Elles sont formées par les cellules du test qui, se déplaçant dans la tunique, se portent à la périphérie, se groupent en petites sphères massives. Celles-ci se creusent pour constituer des vésicules closes, isolées ou parfois réunies les unes aux autres par des trainées de cellules du test. Leur étude sera reprise dans le travail *in extenso*. Signalons

toutefois que leur répartition suit les modifications de la polarité de la larve. A la naissance, elles sont groupées, dans la région antérieure, autour des papilles adhésives (fig. 1). Mais au moment de la fixation, elles se répartissent dans toute la tunique pour se concentrer plus particulièrement aux pôles de l'axe de croissance, c'est-à-dire autour des siphons et à l'extrémité du stolon, là où l'accroissement est le plus actif (fig. 2, 3, 4, 5, 6).

Les papilles adhésives régressent (fig. 2), mais des diverticules stoloniaux haemocœliens se développent pareils aux stolons du jeune oozoïde de claveline. Plus tard cependant ils seront absorbés par le postabdomen.

Le pharynx se dilate. Les stigmates se multiplient. Mais jusqu'au douzième jour qui suit la fixation, le nombre de rangées n'a pas augmenté (fig. 6). L'anse digestive prend progressivement son aspect définitif. Le système nerveux a achevé sa métamorphose et très tard on retrouve dans l'haemocœle, des granules qui proviennent de la désagrégation de la vésicule neurale larvaire.

Corrélativement au redressement du pharynx, le raphé rétropharyngien se raccourcit, le cul de sac endostylaïre est ramené près de l'entonnoir œsophagien, tandis que la masse épicaïrdeutoplasmique s'allonge dans l'abdomen sous l'anse digestive.

Les figures 2, 3, 4, 5, 6, représentent quelques stades du développement d'un oozoïde de *Fragarium elegans* après la fixation. L'épicarde (*Ep.*) qui au début de la fixation est un massif opaque ovoïde, s'étire corrélativement à l'accroissement de l'oozoïde, pour occuper la moitié ventrale de l'abdomen, se prolonger ensuite dans tout le postabdomen. Au fur et à mesure qu'il grandit, il s'éclaircit, les parois s'amincissent. La cavité épicaïrdique qui, au début, n'apparaît que comme un liséré clair sur la face dorsale du massif épicaïrdique (fig. 2, 3) se dessine de mieux en mieux et se dilate progressivement (fig. 4, 5, 6).

Pendant les premières heures qui suivent la fixation, l'épicarde présente l'aspect signalé plus haut au sujet de la larve nageante. Mais à partir de 10 ou 12 heures il subit d'importantes modifications.

Les figures 10, 11, 12, 13 qui correspondent à des coupes transversales faites dans l'abdomen d'oozoïdes à des stades différents de développement, représentent quelques phases des changements subis par l'épicarde. Dans la figure 10, il s'agit d'une coupe transversale d'un oozoïde âgé de 12 heures. Elle passe par l'ouverture de l'œsophage dans le pharynx, par l'extrémité des massifs antérieurs de l'épicarde deutoplasmique (*Ep.*). Ces deux massifs antérieurs distincts déjà dans la larve, représentent les deux branches de la fourche antérieure de l'épi-

carde adulte, c'est-à-dire, morphologiquement, les deux diverticules de communication avec le pharynx.

Chacun de ces massifs se creuse d'une cavité, qui apparaît par délamination d'un épithélium dorsal. Ces cavités prolongent en avant la cavité épocardique. Cependant, déjà à ce stade, les deux massifs épocardiques antérieurs sont indépendants du plancher pharyngien ; il n'y a plus de communication du pharynx avec la cavité épocardique. L'épicarde est un sac clos, occupant l'abdomen et le postabdomen et baignant dans l'haemocoèle.

Les figures 11, 12, 13, montrent l'aspect de l'épicarde au niveau de l'anse digestive, dans des cozoïdes de 30 heures, de 3 jours, de 5 jours.

Les deux cavités épocardiques confluent en une cavité épocardique moyenne (*C. Ep.*) sur presque toute la longueur de l'épicarde. Alors que la paroi dorsale est un épithélium plat, la paroi ventrale bilobée est épaisse et deutoplasmique. Les deux lobes ventraux épocardiques qui correspondent aux deux massifs deutoplasmoépocardiques de la larve s'atténuent progressivement au fur et à mesure de la croissance (fig. 11, 12). Dans un oozoïde de 12 jours, ils sont à peine indiqués (fig. 13). Ils réapparaîtront cependant au moment du bourgeonnement et de la strobilisation du postabdomen pour jouer un rôle capital dans l'organo-génèse du nouveau blastozoïde.

Comme aux stades précédents, la paroi ventrale bilobée de l'épicarde est épaisse, formée de cellules distendues par le deutoplasme qu'elles renferment et dont les noyaux excentriques s'égrènent le long des cavités épocardiques. Mais le deutoplasme régresse rapidement. Le cytoplasme se condense autour du noyau, les vacuoles à réserves se rétrécissent pour disparaître complètement. Les derniers stades de cette différenciation des cellules deutoplasmiques se voient dans l'oozoïde de 10 à 12 jours (fig. 13). A partir de ce moment la paroi ventrale de l'épicarde, elle aussi, est un épithélium plat. Mais lors de la reproduction asexuée, c'est cet épithélium ventral qui deviendra blastogénétique ; ses cellules acquerront un cytoplasme basophile, dense, et un grand pouvoir de prolifération.

Au fur et à mesure que le deutoplasme régresse, les feuillettes du septum double, encore bien visible dans la figure 11, s'écartent : les deux lobes ventraux, épocardiques, deviennent indépendants (fig. 12, 13).

Pour terminer ces brèves indications relatives à la dédifférenciation des cellules épocardiques, il faut signaler encore que les mêmes phases

de dédifférenciation ne correspondent pas toujours aux mêmes stades du développement. L'épicarde représenté par la figure 12 et appartenant à un oozoïde de trois jours, a un aspect que l'on peut observer dans certains oozoïdes de moins de trente heures et inversement.

Conclusions.

a) L'épicarde des Polycliniens présente donc un beau cas de dédifférenciation cellulaire vers un stade physiologiquement "embryonnaire et pluripotent, puisque ce sont les cellules épicaudodeutoplasmiques de la larve qui deviendront les cellules à prolifération intense des lobes ventraux de l'épicarde, ébauche de la plupart des organes des nouveaux blastozoïdes.

b) La dédifférenciation progresse d'avant vers l'arrière (fig. 3, 4, 5, 6, *Ep.*). De plus, ce que les parois épicaudiques perdent en épaisseur, elles le gagnent en longueur. Les cellules sans qu'elles aient à se multiplier, du fait qu'elles perdent le deutoplasme s'étalent et allongent l'épicarde.

Ainsi l'épicarde, après avoir occupé la plus grande partie de l'espace abdominal se rétrécit et s'étire mécaniquement peut-on dire au delà de l'abdomen dans le postabdomen. Il en résulte que celui-ci acquiert une importance plus grande que dans n'importe quel autre *Krikobranchiae*. Le cœur est refoulé par l'épicarde à son extrémité distale, et entretient dans le postabdomen une circulation sanguine intense; d'autre part l'espace haemocoëlien, mésoblastique du postabdomen est propre au développement des glandes génitales.

Enfin, le développement extraordinaire de ce postabdomen absorbe les stolons postabdominaux que nous avons signalés à propos de la fixation de la larve. Ces stolons étant homologues aux stolons de *Claveline*, on peut dire que le postabdomen des *Polyclinidae* représente l'appareil stolonial des *Clavenidae*.

Le postabdomen allongé, épicaudique et génital des *Polyclinidae* est donc, vraisemblablement, en corrélation avec le fait que l'ébauche épicaudique de la larve est deutoplasmique.

III. — REMARQUES PHYLOGÉNÉTIQUES AU SUJET DES *POLYCLINIDAE* ET DES *APLOUSOBRANCHIATA*

Parmi les *Apousobranchiata* ou *Krikobranchiae*, les *Polyclinidae* présentent donc la double particularité d'avoir un épicarde prolongé dans le postabdomen où il entraîne d'ailleurs le cœur et les éléments

génitaux, ensuite de se multiplier asexuellement, par strobilisation de ce postabdomen épiqueur.

C'est en se basant sur ces deux caractères que les auteurs ont généralement opposé les *Polyclinidae* aux autres *Krikobbranchiae*.

Dans l'arbre généalogique des *Krikobbranchiae*, imaginé par HARTMEYER (15), de la base du tronc commun, se séparent deux branches : l'une correspondant aux groupes des *Clavelinidae*, *Polycitoridae*, *Didemnidae* et que l'auteur appelle " *Claveliniden-stamm* ", " *Der andere Stamm* dagegen, den ich nach der einzigen Familie, welche er repräsentiert, *Synoïciden-Stamm* benenne, entfernte sich in den Grundzügen seiner Organisation durch die Ausbildung eines dritten Körperabschnittes und die damit Hand in Hand gehende Verlagerung der Geschlechtsorgane sowie des Herzens und Pericards in höherem Masse von den Stammform der *Krikobbranchiae* ", p. 1422.

C'était d'ailleurs la conception de LAHILLE (13). D'après cet auteur, les *Aplousobranchiata* comprendraient les *Didemniadae* et les *Polycliniadae*. Le premier groupe formant une unité, serait représenté par les *Distomidae*, les *Didemnidae*, les *Doliolidae*, les *Pyrosomidae*, le second par les *Polyclinidae*.

Les *Polycliniadae* s'opposeraient aux *Didemniadae* par la présence d'un *stolon génitalifère*, c'est-à-dire " susceptible de bourgeonner et renfermant les organes reproducteurs entièrement développés et en activité fonctionnelle " p. 46. Ce *stolon génitalifère* est absent chez tous les *Didemniadae*.

La classification de LAHILLE (13) antérieure à celle de HARTMEYER me paraît à la fois plus large et plus phylogénétique. Plus phylogénétique, parce que le groupe des *Didemniadae* est caractérisé par le type que LAHILLE considère comme initial, plus large parce que, à ce groupe qui constitue une réelle unité, sont associées les formes pélagiques : les *Doliolidae* et les *Pyrosomidae*. Nous reviendrons sur ces deux points un peu plus loin. Signalons que la répartition du corps en trois segments à laquelle HARTMEYER attache de l'importance, n'est cependant pas un caractère essentiel permettant d'opposer les *Polyclinidae* aux autres *Krikobbranchiae*.

Dans des publications antérieures (1, 2, 3, 5) je suis arrivé à la conclusion que les trois régions du corps, thoracique, abdominale, postabdominale, caractérisent en principe le Tunicier.

L'abdomen des *Clavelinidae* se prolonge par un postabdomen stolonial. Il en est exactement de même chez les *Polycitoridae*. Dans ces deux cas le postabdomen est haemocœlien ; la circulation du sang y est

facilitée par la présence d'un *septum mésenchymateux*, qui y délimite un sinus afférent et un sinus efférent.

L'appendice musculaire de fixation des *Didemnidae* est lui aussi homologue au postabdomen des *Clavelinidae* et des *Polycitoridae*.

Si les formes très évoluées des Tuniciers, les *Dictyobranchiae* (SEELIGER) ou *Phlebobranchiata* (LAHILLE) et les *Ptychobranchiae* (SEELIGER) ou *Stolidobranchiata* (LAHILLE), ne présentent ni postabdomen, ni abdomen, il faut y voir une modification secondaire due au développement considérable de la région thoracique très spécialisée, laquelle refoule même sur l'un de ses flancs l'anse digestive, le cœur et les glandes génitales. D'autre part, parmi les *Dictyobranchiae*, il est des formes intermédiaires où les caractères primitifs peuvent se retrouver, les *Diazonidae* et les *Cionidae* par exemple.

Dans une jeune *Ciona*, peu après la métamorphose, le thorax, l'abdomen et le postabdomen sont parfaitement distincts. Le postabdomen constitue un pédoncule de fixation, prolongement de la cavité haemocœlienne abdominale. DAMAS (8) y avait même supposé l'existence d'un septum épocardique. En réalité, la structure du postabdomen de la jeune *Ciona* correspond parfaitement à celle du postabdomen de la Claveline (1, 2, 3). L'épicarde est uniquement abdominal (et représenté par les deux cavités viscérales), le postabdomen est haemocœlien parcouru par deux tissus sanguins séparés par un septum mésenchymateux, ainsi qu'il sera montré dans le travail *in extenso*.

Ce qui caractérise donc le *Polyclinidae*, ce n'est pas le postabdomen en lui-même, mais c'est que ce postabdomen extraordinairement développé est épica drique, génital et gemmifère, c'est-à-dire constitue un " *stolon génitalifère* " pour employer l'expression de LAHILLE. Ces caractères sont-ils de nature à justifier les classifications signalées plus haut, et à faire des *Polyclinidae* un groupe à opposer aux autres *Kriobranchiae* ?

L'évolution des organismes est double, morphologique, biologique. Le comportement biologique et tout particulièrement le mode de bourgeonnement chez les Tuniciers, donne des indications précieuses au sujet des affinités phylogénétiques.

Or, entre le mode de bourgeonnement des *Polycitoridae* et celui des *Polyclinidae*, il existe des points communs.

On sait (JULIN, 10 ; CAULIERY, 7 ; VAN BENEDEN et DE SELYS-LONGCHAMPS, 16 ; SALFI, 14) que le bourgeonnement des *Polycitoridae* se réalise par stobilisation d'un stolon gemmifère, libre dans la tunique, constitué d'un tube endoblastique simple ou double (16),

entouré d'un ectoblaste et de cellules mésoblastiques. Ce stolon se forme par une hernie ectodermique sous-endostyiaire d'un ascidiozoïde, et dans laquelle s'introduit l'épicarde (JULIN, 10). D'autre part, confirmant les prévisions de CAULLERY (7) et de M. DE SELYS-LONGCHAMPS (16), SALFI (14) a montré que seul l'oozoïde fondateur de la colonie émet le stolon gemmifère. Celui-ci prolifère et se strobilise sans cesse pour donner des bourgeons d'où se constitueront les blastozoïdes de la colonie. Le stolon gemmifère est particulièrement remarquable chez les *Colella* (CAULLERY, 7 ; DE SELYS-LONGCHAMPS, 16).

C'est-à-dire donc que le bourgeonnement des *Polycitoridae* se réalise par strobilisation progressive d'un stolon prolifère sous-endostyiaire, épicaudique de l'oozoïde initial. Ainsi que je l'ai rappelé dans un travail précédent (5), cette définition du bourgeonnement des *Polycitoridae*, convient également au bourgeonnement des *Thaliacés*. Me basant sur la possibilité d'établir l'unité du groupe des *Thaliacés*, de ramener ces Tuniciers pélagiques à un Tunicier à structure simplifiée en principe, en corrélation avec sa vie libre, et d'autre part sur le fait que les *Polycitoridae* bourgeonnent à l'état de larve nageante, j'ai considéré les *Thaliacés* comme des formes néoténiques du groupe des *Polycitoridae*, confirmant ainsi partiellement les conceptions de LAHILLE (13).

Mais nous pouvons également établir une comparaison entre le mode de bourgeonnement des *Polycitoridae* et celui des *Polyclinidae*.

- a) Dans les deux cas le bourgeonnement est épicaudique.
- b) L'organogénèse s'y déroule selon des processus à peu près semblables.
- c) Le stolon gemmifère des *Polycitoridae* et le stolon gemmifère des *Polyclinidae* sont formés des mêmes éléments : enveloppe ectodermique, éléments mésoblastiques, éléments génitaux en maturation, de l'épicarde endoblastique.

- d) Le stolon dans l'un et l'autre cas se strobilise.

Il n'y a de différence essentielle que dans la position de ces stolons. Le stolon gemmifère des *Polycitoridae* est sous-endostyiaire, celui des *Polyclinidae* est postabdominal, autrement dit, l'épicarde des *Polycitoridae* sort de l'abdomen, il y reste chez les *Polyclinidae* et se prolonge dans le postabdomen.

Vraisemblablement, ces différences anatomiques sont conditionnée par des différences de développement.

La larve de *Distaphia magnilarva* est deutoplasmique et son développement est accéléré (DAVIDOFF, 9). Sa structure est presque identique à celle de l'adulte, les 4 rangées de stigmates sont présentes, enfin

la rotation des organes concomitante à la fixation est réalisée à moitié, c'est-à-dire que l'axe morphologique ou axe de croissance des organes, est perpendiculaire à l'axe de polarité de la larve. L'épicarde se développant rapidement, avant que la rotation ne s'achève, ne peut s'allonger qu'en provoquant une hernie ectodermique sous-endostyiaire.

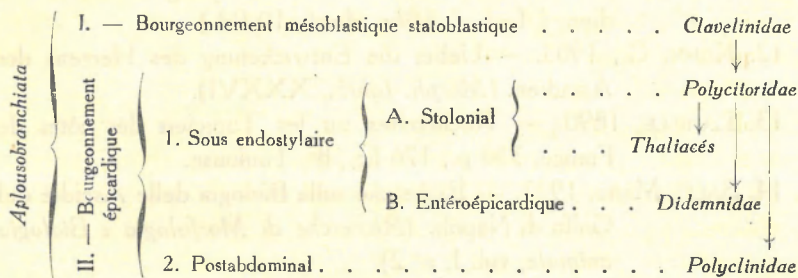
La larve de *Polyclinidae* a, jusqu'à un certain point, une embryologie plus accélérée encore. La rotation est presque achevée dès la naissance. D'autre part le deutoplasme est beaucoup plus abondant. La larve des *Polycitoridae* est donc au point de vue embryologique intermédiaire entre la larve de *Clavelinidae* et la larve des *Polyclinidae*. De plus, alors que le deutoplasme de *Distaplia* est prégastruléen, qu'il est situé dans l'haemocœle immédiatement derrière les vésicules adhésives de la larve, le deutoplasme des *Polyclinidae* s'est localisé dans l'épicarde. Celui-ci, hypertrophié, provoque le redressement de l'endostyle et accélère la rotation, en ce sens que celle-ci ne devra plus être achevée en fait, que par la région antérieure du pharynx. Coincé entre l'anse digestive et l'endostyle, l'épicarde deutoplasmique dilate la cavité abdominale qu'il occupe en grande partie. La destinée de l'épicarde est liée à celle du deutoplasme; son activité propre est ralentie et son allongement est en corrélation avec la régression de son deutoplasme. La rotation de l'abdomen étant presque achevée, dès que l'épicarde commence à s'allonger, il le fait dans la cavité abdominale même, puis au delà de celle-ci dans le postabdomen ainsi que nous l'avons signalé à la fin du chapitre précédent.

L'épicarde devient abdominal et postabdominal. Il n'en conserve pas moins ses propriétés. D'abord il se sépare du pharynx, et s'entoure d'ectoblaste, de mésoblaste, il devient gemmifère par strobilisation du stolon dont il constitue l'endoblaste blastogénétique. Autrement dit, le postabdomen est physiologiquement comparable au stolon sous-endostyiaire. S'il est devenu postabdominal, c'est sous la nécessité embryologique. La faculté qu'ont les blastozoïdes de *Polyclinidae* de bourgeonner, ce que ne font pas les blastozoïdes des *Polycitoridae*, s'explique peut-être par le fait que l'épicarde initial est absorbé tout entier par les blastozoïdes, tandis que chez les *Polyclinidae*, l'épicarde prolifère reste indépendant des strobiles qu'il constitue.

Nous pouvons donc nous représenter les *Polyclinidae* comme dérivant des *Polycitoridae* dont ils représentent une forme évoluée aberrante.

Dès lors, en admettant avec les auteurs l'affinité étroite des *Didemniidae* et des *Polycitoridae*, des *Polycitoridae* et des *Clavelinidae* d'autre

part, nous pouvons résumer la phylogénèse des *Krikobranchiae* ou *Aplousobranchiata* par ce tableau :



Liste des auteurs cités

1. BRIEN, P.-GAVAGE, E., 1926. — Bourgeonnement de *Clavelina lepadiformis* MULLER. (C. R. du Congrès des Anatomistes, Liège).
2. — 1927. — Bourgeonnement de *Clavelina lepadiformis* MULLER. (Rec. de l'Inst. zool. Torley-Rousseau, Bruxelles, tome I, fasc. 1).
3. — 1927. — Bourgeonnement de *Perophora listeri* WEIGM. (Rec. de l'Inst. zool. Torley-Rousseau, Bruxelles, tome I, fasc. 2).
4. BRIEN, Paul, 1925. — Bourgeonnement chez *Aplidium zostericola* GIARD. (Arch. Biologie, tome XXXV).
5. — 1928. — Embryogénèse et blastogénèse des Salpes. (Rec. de l'Inst. zool. Torley-Rousseau, Bruxelles, tome II, fasc. 1).
6. CAULLERY, Maurice, 1894. — Contribution à l'étude des Ascidies composées. (Bull. Sc. France-Belg., XXXVII).
7. — 1909. — Recherches sur les Synascidies du genre *Colella* et considérations sur la famille des *Distomidae*. (Bull. Sc. France-Belg., XLII).
8. DAMAS, Désiré, 1899. — Les formations épicaudiques chez *Ciona intestinalis*. (Arch. Biolog., XV, 1900).
9. DAVIDOFF, M. V., 1899-1890. — Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva*, I und II Theil. (Mitth. Zool. Stat. Neapel, 9 Bd., p. 113-178 ; p. 533-651).
10. JULIN, Charles, 1896. — Recherches sur la blastogénèse de *Distaplia*.

- plia magnilarva* et *D. rosea*. (*Compte Rendu Congrès intern. Zool.*, III, Leyde, p. 507-524, 13 fig.).
11. KOWALEVSKY, A., 1874. — Ueber die Knospung bei den Ascidiën. (*Arch. f. Mikr. Anat.*, 10 Bd.).
 12. KÜHN, G., 1903. — Ueber die Entwicklung des Herzens der Ascidiën. (*Morph. Jahrb.*, XXXVI).
 13. LAHILLE, 1890. — Recherches sur les Tuniciers des côtes de France, 330 p., 176 fig., 8°, Toulouse.
 14. SALFI, Mario, 1927. — Ricerche sulla Biologia delle Ascidie del Golfo di Napoli. (*Ricerche di Morfologia e Biologia animale*, vol. I, n° 2).
 15. SEELIGER, O.-HARTMEYER, R., 1901-1906. — *Tunicata*. (*Bronn's Tier-Reich*).
 16. VAN BENEDEN, Éd. + et Marc DE SELYS-LONGCHAMPS, 1910. — Résultats du voyage du S. Y. Belgica en 1897-98-99 sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Zoologie, Tuniciers, *Caducichordata*, Ascidiacés, Thaliacés.
 17. VAN BENEDEN, Éd. et JULIN, Ch., 1886. — Recherches sur la morphologie des Tuniciers. (*Arch. Biol.*, VI).
-

Explications des figures

PLANCHE I

Ep. == épicarde.

C. ep. == cavité épocardique.

Fig. 1. — Larve de *Fragarium elegans* à la sortie du cloaque incubateur.

Fig. 2. — Oozoïde âgé de deux heures. La tunique de la queue est encore adhérente à la tunique de l'oozoïde. Les tissus de la queue sont en régression et absorbés par l'oozoïde — régression des papilles adhésives.

Fig. 3. — Oozoïde âgé de 12 heures.

Fig. 4. — Oozoïde âgé de 30 heures, et dont le thorax se redresse perpendiculairement au support.

Fig. 5. — Oozoïde âgé de 4 jours.

Fig. 6. — Oozoïde âgé de 12 jours.

Fig. 7-8-9. — Coupes transversales faites dans une larve à la sortie.

Fig. 7. — Coupes passant par le pharynx, l'endostyle, les cavités péribranchiales, l'épicarde deutoplasmique, le rectum et l'œsophage.

Fig. 8. — Coupes passant derrière l'anse digestive, par le pharynx derrière les cavités péribranchiales. Les cavités de l'épicarde deutoplasmique s'ouvrent dans le pharynx, mais ne confluent plus dorsalement.

Fig. 9. — L'épicarde deutoplasmique massif, double, au niveau du cœur.

Fig. 10. — Coupe transversale passant dans la région œsophagienne d'un oozoïde de 12 heures, et montrant les deux massifs antérieurs de l'épicarde deutoplasmique, déjà creusés chacun d'une cavité par délamination de l'épithélium dorsal.

Fig. 11. — Coupe transversale passant par la région abdominale d'un oozoïde de 30 heures. L'épicarde est limité par un épithélium plat, dorsal, par une paroi ventrale bilobée, deutoplasmique. Les deux lobes ventraux sont encore accolés. Cet aspect de l'épicarde a été retrouvé dans un oozoïde de 4 jours.

Fig. 12. — Coupe transversale passant par la région abdominale d'un oozoïde de 3 jours. Le deutoplasme est en régression. La paroi ventrale bilobée est amincie, les deux lobes sont écartés. Cet aspect peut être observé dans des oozoïdes de 30 heures.

Fig. 13. — Dernière phase de la régression du deutoplasme épocardique dans les oozoïdes de 5 à 10 jours.

Les figures 7 à 13 ont été dessinées à la chambre claire, mais schématisées.

