

CONTRIBUTION  
A LA CONNAISSANCE DES THALIACES  
(Pyrosome et Doliolum)

Embryogénèse et blastogénèse du complexe neural.  
Constitution et développement du stolon prolifère.

par

J. GODEAUX

*Chef de Travaux*

*Associé du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique  
(Liège)*

INTRODUCTION

En entreprenant l'étude de l'embryogénèse et de la blastogénèse du complexe neural chez les Thaliacés, notre intention est de considérer la question sous plusieurs aspects complémentaires.

A côté de l'étude descriptive proprement dite du développement du complexe neural des Thaliacés, il convient de comparer les deux modes de développement et les structures qui en résultent non seulement entre-eux, mais avec les processus mis en évidence chez les Ascidiacés. Le complexe neural de l'Ascidiacé, animal fixé, servira de base de comparaison entre les complexes neuraux des Thaliacés, animaux planctoniques et modifiés en fonction de leur vie libre. La différenciation morphologique des autres tissus a été suivie parallèlement.

Les Thaliacés ont cette particularité, en commun avec certaines Ascidies (*Distaplia*, par exemple), de présenter une alternance de générations. L'oozoïde, plus ou moins modifié mais toujours stérile, bourgeonne, par une blastogénèse plus ou moins complexe, une série plus ou moins considérable d'individus hermaphrodites. Les nécessités de définir les qualités de la portion du stolon qui deviendra le complexe neural du blastozoïde entraînent l'étude de la formation du stolon et de la valeur de ses constituants.

contact avec la paroi pharyngienne où se crée le *pavillon vibratile*. La paroi ventrale du tube neural, à la limite des deux régions du corps, devient le ganglion viscéral (innervant la queue?). Dans la queue, le tube neural reste grêle et indifférencié.

Au cours de la métamorphose, tube caudal, ganglion viscéral et organes des sens disparaissent sans laisser de trace. A hauteur de l'ampoule, dans le cas le plus général, la paroi dorsale du tube neural prolifère et un massif cellulaire s'individualise : le *ganglion de l'Ascidie adulte* tandis que la paroi ventrale se plisse plus ou moins fortement et constitue la *glande neurale*, organe énigmatique ouvert dans le tube neural (dont le ganglion forme à ce niveau la paroi dorsale). La communication avec le pharynx subsiste et devient le *canal vibratile* à parois ciliées, comme le *pavillon vibratile*. Le canal et la glande se prolongent vers l'arrière par un reliquat du tube neural, le *cordons dorsal* ou viscéral, aneural (BRIEN, 1927) et d'importance variable d'une espèce à l'autre et suivant l'âge de l'individu (ex. *Ciona*, AUBERT).

*Le ganglion de l'Ascidie est une néoformation caractéristique des Tuniciers et n'est pas l'homologue du système nerveux de l'Amphioxus et des Vertébrés auquel ne correspondent que le canal vibratile et le cordon dorsal. Le tube médullaire proprement dit du chordé n'acquiert aucune fonction nerveuse lors de la métamorphose (cf. BRIEN, 1927).*

Le ganglion (fig. 1) est constitué d'une écorce de neurones de taille variable, unipolaires pour la plupart et d'un amas central fibrillaire. Les nerfs qui émergent du ganglion sont en nombre variable et l'étude systématique de leur répartition est encore à faire ; ils paraissent plus concentrés chez les Ascidies simples et d'autant mieux qu'elles sont plus évoluées. On distingue un groupe antérieur buccal et un groupe postérieur cloaco-abdominal.

La glande neurale a été homologuée à l'hypophyse antérieure par JULIN (1881) sous l'influence des idées de KOWALEVSKY, mais sans preuve embryologique. Il ne fait cependant plus aucun doute qu'elle dérive du tube neural. Elle a été décrite chez de nombreuses espèces de Tuniciers (METCALF, 1900 ; PÉRÈS, 1943), mais la nature de ses fonctions est toujours controversée (BACQ et FLORKIN, 1935, 1946 ; ABRAMOWITZ, 1937 ; ELWYN, 1937 ; PÉRÈS, 1943 ; CARLISLE, 1951 ; DODD (1) ; GODEAUX, 1956 b (2) et appelle une mise au point.

---

(1) Communication personnelle.

(2) Bibliographie in GODEAUX (1956 b).

Le mésoblaste troncal se résoud en mésenchyme pendant la métamorphose sans montrer trace de cavité coelomique. La question de l'existence d'un coelome chez les Tuniciers a constitué de toujours un des grands problèmes de l'ascidiologie. Il y a peu d'années, DE SÉLYS-LONGCHAMPS (1939, 1940) a suivi la

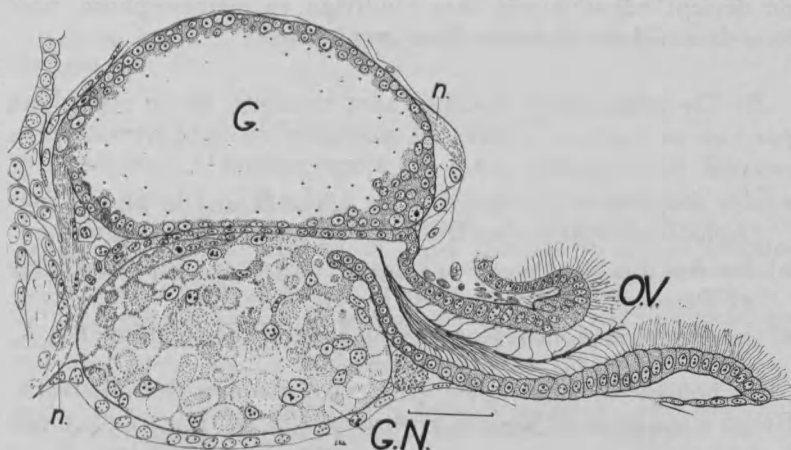


Fig. 1

Coupe sagittale du complexe neural d'une Ascidie Aplousobranch coloniale. G: ganglion avec neurones en périphérie et substance fibrillaire centrale; G.N.: glande neurale avec cellules vacuolaires; O.V.: organe ou tubercule vibratile, à l'entrée du canal vibratile conduisant à la glande; n: nerfs (antérieur et postérieur). — La portion proximale du cordon dorsal est seule intéressée. — Echelle: 25 microns.

formation de la cavité péricardique dans un amas constitué par deux traînées mésoblastiques latérales fusionnant sur la ligne médioventrale, non loin de la naissance de la queue. Cette cavité, par sa position et surtout son mode de formation, se présente comme l'homologue d'un coelome.

La musculature caudale est résorbée avec les autres organes de l'appendice caudal.

Mais ce sont sans doute les recherches de physiologie musculaire qui soulignent le mieux le divorce, intervenu lors de la métamorphose, entre le Tunicier et le Chordé.

Le muscle strié de Vertébré est sensible à l'acétylcholine dont l'action est renforcée par l'ésérine; il est riche en cholinestérase.

Le muscle de *Tunicier adulte* est pauvre en cholinestérase et en acétylcholine tissulaire, est peu sensible à l'action de l'acétylcholine et de l'ésérine (pas de nerfs cholinergiques, BACQ, 1941, 1947, bibl.). Et cependant la cholinestérase est détectée histochimiquement chez la *larve* depuis la neurulation dans les cellules musculaires striées caudales chez diverses Ascidies. La réaction ne devient *négative* que chez l'individu en métamorphose, porteur de ses deux siphons (DURANTE, 1956).

B) De nombreuses Ascidies sont capables de se reproduire par voie asexuée et, d'après les modalités de cette reproduction, peuvent être réparties entre plusieurs groupes :

- a) les Ascidies à bourgeonnement épicaudique : la plupart des Aplousobranches et les Diazonidae parmi les Phlébobranches ;
- b) les Ascidies aux bourgeonnements mésoblastiques : Claveline et Pérophore ;
- c) les Ascidies à bourgeonnement palléal : Stolidobranches.

Le bourgeonnement a été étudié par de nombreux auteurs ; BRIEN a insisté à différentes reprises sur ce fait remarquable que le bourgeon, à partir de tissus somatiques, différenciés et d'origines très diverses selon les espèces considérées recrée, par des processus qui lui sont propres, un organisme identique à celui sorti de l'œuf et métamorphosé. *Il n'y a rien qui rappelle la larve durant la blastogénèse* (cf. BRIEN, 1954, ontogénèse multiple). Et cependant, il est impossible, dans l'immense majorité des cas, de distinguer le blastozoïde de l'oozoïde.

Quelles que soient ses origines, le bourgeon est au moins constitué d'une vésicule à double paroi, avec interposition de mésenchyme. De l'ectoblaste, feuillet périphérique, dérive l'ectoderme du blastozoïde et des ébauches internes proviennent tous les organes. L'ébauche neurale est au départ une vésicule ou ampoule neurale, dépourvue d'organes des sens ; la paroi dorsale bourgeonne le ganglion, la paroi ventrale se plisse en glande neurale, après que la vésicule soit entrée en relation avec la cavité pharyngienne ; l'ébauche se continue en arrière par le cordon dorsal.

La blastogénèse est en relation étroite avec les capacités étendues de régénération que montrent certaines Ascidies après ablation expérimentale ou après régression hivernale.



## MATERIEL ET TECHNIQUES

### I. — Matériel de recherches

Dans la mesure de nos possibilités, nous avons utilisé le matériel recueilli par nos soins.

#### Espèces considérées

##### A) *Pyrosome*.

Le matériel récolté à la Station Zoologique de Villefranche s/Mer (France, Alpes Maritimes) est constitué de l'espèce *P. atlanticum* PERON parfois appelée *P. giganteum* LESUEUR, *P. gigas* LESUEUR, *P. elegans* LESUEUR ; on s'accorde actuellement à considérer ces espèces comme des variétés ou des synonymes de *P. atlanticum* (METCALF, 1919). *P. elegans* se rapporte à de jeunes colonies, longues de quelques cm seulement et dont les zoïdes sont disposés en verticilles très réguliers. *P. atlanticum* est la seule espèce de *Pyrosome* relevée en mer Méditerranée (BERRILL, 1950).

Les pêches au filet à plancton permettent de récolter les colonies tétrazoïdes ou des colonies un peu plus âgées, comptant un petit nombre de blastozoïdes (taille inférieure au cm). Les colonies plus grandes (de 1 à 20 cm de long) sont recueillies le matin à la surface de l'eau à l'aide du salabre. Seules les colonies de plus de 8 à 10 cm sont porteuses d'embryons et de groupes tétrazoïdes à divers stades de développement.

##### B) *Doliolum*.

Ces animaux ont également été récoltés dans la baie de Villefranche s/Mer. L'examen des pêches planctoniques à diverses profondeurs (0 - 500 m) nous a fourni de multiples spécimens d'oozoïdes de deux espèces : *D. mülleri* KROHN et une seconde espèce que nous discuterons plus loin (depuis le stade neurula avancée jusqu'à la nourrice porteuse de quelques bourgeons), de phorozoïdes et gonozoïdes de ces mêmes espèces, de gastrozoïdes isolés et restés indéterminés.

En triant le matériel recueilli par l'« Armauer Hansen » (D. DAMAS, 1922), nous avons trouvé un complément intéressant de larves jeunes du second type et les nourrices porteuses de nombreux bourgeons, de *D. mülleri* KROHN, de *D. denticulatum* QUOY et GAIMARD et de *D. gegenbauri* ULJANIN.

Dans les récoltes effectuées par l'Expédition « Mbizi », au sud de l'Equateur, nous avons trouvé entre autres formes de nombreux phorozoïdes et gonozoïdes de *Doliolum gegenbauri* (avec la variété *tritoni* HERDMANN).

Les déterminations du matériel de *Doliolum* ont été effectuées d'après GARSTANG (1933).

### II. — Techniques

#### Fixation du matériel.

Les *cormus*, individus et embryons de toutes les tailles que nous avons récoltés ont été fixés au formol 5 % dans l'eau de mer (anatomie générale - montages « in toto »), au formol additionné d'acide osmique (mélange

qui s'est révélé excellent), par les liquides de BOUIN, de BOUIN-HOLLANDE et de ZENKER. Les résultats ont été satisfaisants pour autant que la fixation fût faite peu après la capture. En principe, déjà après une heure de tenue en aquarium, les animaux sont en condition médiocre; à l'étude le protoplasme se révèle altéré et la chromatine diffuse dans les noyaux.

Le reste de notre matériel d'étude était fixé au formol ou au liquide de BOUIN.

#### *Inclusion.*

Les pièces les plus volumineuses ont été enchâssées dans la paraffine (additionnée de cire d'abeille), après passage par les alcools éthyliques et l'alcool butylique (qui ramollit la tunique des Pyrosomes). Les pièces ont été colorées au préalable par passage dans une solution alcoolique de cochenille (qui donne des images plus fines que le carmin boracique).

Les embryons et les pièces de petite taille ont subi le double enchâssement collodion/paraffine, via l'essence de girofle, avec orientation au microscope binoculaire. Certaines pièces, après inclusion dans le collodion et éclaircissement par l'essence de cèdre ont été montées en préparations microscopiques au baume de Canada.

La dissection des stolons secondaires du Pyrosome a été facilitée par le ramollissement préalable du test de tunicine par l'alcool butylique. Ce traitement n'altère en rien la netteté des images histologiques.

#### *Coupes.*

Les coupes ont été faites au microtome de JUNG. Leur épaisseur a varié de 3 à 5 microns (embryons) et de 5 à 10 microns (animaux entiers - fragments de *cornus*). Des individus de tous les âges ont été considérés et leur étude menée systématiquement du stade le plus simple vers le stade le plus compliqué. Dans la mesure du possible, des lots bien fournis d'individus au même stade de développement ont été constitués, pour tenir compte des variations individuelles constatées sur diverses ébauches. Pour chaque lot il a fallu définir un type moyen.

Après l'examen des pièces montées « in toto », la technique utilisée dans cette étude est celle des coupes sériées suivant les trois plans principaux de l'espace, suivie d'une reconstitution. Chez les Ascidies (*Ciona*), il est aisé de féconder les œufs et d'élever les larves jusqu'à fixation, métamorphose et au delà. Chez les Thaliacés, la chose est impossible par suite de leur fragilité. C'est pourquoi il a fallu s'en tenir à la technique traditionnelle; des expériences utilisant les marques colorées ou la mérogonie étaient exclues d'office.

#### *Colorations.*

La coloration réalisée de préférence fut celle à l'hématoxyline ferrique/éosine, après mordantage à l'alun ferrique (HEIDENHAIN). C'est elle qui procure les images nucléaires les plus fines notamment après fixation osmïque. L'hématoxyline se fixe en outre sur les tissus embryonnaires ou en blastogénèse. Une variante a consisté dans la substitution de l'hématoxyline par la Brasiline; cette substance s'emploie en solution alcoolique, ce qui réduit les risques de décollement des coupes, mais donne des images cytologiques moins fines. D'autres solutions à base d'hématoxyline ainsi que l'hémalun acide de MAYER ont aussi été employées, mais sans avantage appréciable. Les méthodes à l'azo-carmin de HEIDENHAIN et au vert lumière de PRENANT ont également donné des résultats satisfaisants.

---

## Première partie

# LE PYROSOME

## INTRODUCTION GENERALE

PERON (1804) le premier signala l'existence du Pyrosome qu'il prit pour un individu unique. Ce n'est qu'en 1815 que LESUEUR en reconnut la structure coloniale et que SAVIGNY en donna une description précise qui lui permit, avec LAMARCK (1816), d'incorporer le Pyrosome aux Tuniciers. Si l'on excepte deux courtes publications de BENNETT (1833) sur la luminescence et de MILNE EDWARDS (1840) sur l'activité cardiaque, les Pyrosomes furent alors négligés jusqu'aux deux mémoires de TH. HUXLEY (1852 et 1860). Dans le dernier, HUXLEY démontra l'alternance des générations : l'oozoïde (ou cyathozoïde) reste rudimentaire et ne quitte pas la cavité cloacale maternelle ; il bourgeonne rapidement quatre ascidiozoïdes primaires, puis dégénère. Ces quatre zoïdes constituent une colonie tétrazoïde, mènent une vie libre et bourgeonnent activement. Leurs descendants restent groupés les uns à côté des autres dans une tunique commune ; le Pyrosome est donc une colonie blastogénétique pélagique dont les zoïdes sont à la fois capables de bourgeonner (accroissement de taille de la colonie, qui pourrait dépasser 2 m 50 selon BONNIER et PÉREZ, 1902, *P. spinosum*) et de se reproduire par voie sexuée (dissémination de l'espèce).

Dans la seconde moitié du XIX<sup>e</sup> siècle et au début de ce siècle, partageant la faveur dont les Ascidies étaient l'objet, le Pyrosome a servi de matériel à diverses recherches anatomiques, embryologiques et taxonomiques, parmi lesquelles nous citerons les descriptions anatomiques (VOGT, 1854), l'étude du développement du cyathozoïde (KOWALEVSKY, 1875 ; KOROTNEFF, 1905), l'étude du bourgeonnement des blastozoïdes secondaires (KOWALEVSKY, 1875 ; JOLIET, 1888 ; SEELIGER, 1889 ; BONNEVIE, 1896), l'étude du cyathozoïde et du bourgeonnement des ascidiozoïdes primaires (SALENSKY, 1891, 1892 ; JULIN, 1912 et NEUMANN, 1913) et enfin une étude taxonomique publiée en 1919 par M.M. METCALF et H.S. HOPKINS.

On trouvera des mises au point des résultats de ces recherches dans NEUMANN (1935) et BRIEN (1948).

BERRILL a reconsidéré la blastogénèse des Pyrosomes plus récemment (1950), tandis que O. IVANOVA KASAS (1956) vient de décrire une nouvelle espèce particulièrement intéressante de Pyrosome, *P. vitjasi*, et de donner quelques détails sur la blastogénèse de *P. ellipticum*.

Dans ce mémoire, les chapitres sont consacrés respectivement :  
chapitre I : à la segmentation de l'œuf, à la formation et à la mise en place des feuillets ;  
chapitre II : au cyathozoïde ;  
chapitre III : aux blastozoïdes (ou ascidiozoïdes) primaires ;  
chapitre IV : aux blastozoïdes secondaires ;  
chapitre V : au complexe neural du blastozoïde adulte et complètement développé.

#### STRUCTURE DE LA COLONIE DE PYROSOME

Les colonies de *P. atlanticum* récoltées ont une forme cylindrique régulière (*P. elegans*) lorsqu'elles sont jeunes (2-3 cm de longueur), cylindro-conique lorsqu'elles sont plus âgées, l'ouverture du cloaque commun correspondant au plus grand diamètre. Dans les stades jeunes, les verticilles sont très réguliers mais avec l'âge, des irrégularités se manifestent dans le bourgeonnement et perturbent l'ordonnance ; les verticilles se désorganisent. La colonie se hérise de protubérances tronconiques disposées irrégulièrement et porteuses des sphincters buccaux des zoïdes les plus anciens (voir SEWELL, 1953).

Le test de tunicine est assez consistant, bleuâtre et translucide. Une part de sa rigidité provient de la turgescence due au travail des zoïdes, car dans les heures qui suivent la capture, la colonie devient molle alors que les zoïdes se cytolyse. Certaines colonies, pour des raisons encore inconnues, mais certainement indépendantes de l'âge du blastozoïde ou de la colonie, ont une apparence rougeâtre, liée à la forte surcharge de l'anse intestinale et des testicules en cellules pigmentaires.

Chaque individu est allongé perpendiculairement à la surface et aplati de gauche à droite, l'endostyle tourné vers le bout aveugle de la colonie. La région moyenne du corps est élargie par rapport aux siphons plus ou moins coniques.

Chez les blastozoïdes complètement développés de *P. atlanticum*, les corbeilles branchiales (28-33 fentes branchiales verticales, 14-15 barres longitudinales, 7-9 languettes de LISTER) ont sensiblement toujours la même longueur, comme d'ailleurs les cavités cloacales, au contraire des carrefours buccaux prébranchiaux, plus ou moins allongés, qui occupent les protubérances du test. Au dessus de la corbeille branchiale et en avant des deux organes hématopoiétiques compacts se loge le complexe neural sur lequel nous reviendrons plus loin (latéralement se trouvent les deux cavités péribranchiales). En arrière de la branchie, se succèdent l'anse digestive, le cœur, marquant le côté droit, le stolon ventral prolongeant l'endostyle, les amas

testiculaires, l'œuf unique ou l'embryon. De part et d'autre de l'anse digestive se placent les muscles cloacaux. Au dessus de l'oesophage une évagination, double chez les ascidiozoïdes primaires, simple chez les blastozoïdes secondaires (*Pyrosoma ambulata*) marque le départ du ou des vaisseaux tunicaux s'étirant vers l'ouverture du cloaque commun. La musculature du zoïde est faiblement développée : elle comprend, outre les muscles cloacaux déjà nommés, les fibres musculaires des sphincters buccal et anal.

L'activité du zoïde de Pyrosome est assurée par le jeu des cils de la corbeille branchiale qui attirent l'eau et la pressent vers le cloaque de l'individu et de là vers l'orifice du cloaque commun de la colonie. La musculature n'a d'autre rôle que de régler l'ouverture des sphincters. Les individus sont immobilisés dans la tunique et la colonie de Pyrosome flotte passivement emportée par les courants ; le zoïde est incapable de se propulser comme le font Salpes et *Doliolum*. La colonie peut cependant s'enfoncer activement (cas des colonies heurtées par l'épuisette et manquées).

Le Pyrosome a été observé à grande profondeur. Le Dr TRÉGOUBOFF (1956) l'a photographié du bathyscaphe par 1.300 m de fond au large de Villefranche ; il en a rencontré des colonies à différentes profondeurs à partir de 40 m, au cours de ses plongées en tourelle de Galeazzi et bathyscaphe.

## Chapitre I

### SEGMENTATION DE L'ŒUF DU PYROSOME FORMATION ET MISE EN PLACE DES FEUILLETS

Le Pyrosome est le seul de tous les Tuniciers à posséder un œuf aussi riche de vitellus : sa taille atteint 1 mm de grand diamètre. L'œuf est très fragile et se déchire lors du prélèvement. Les étapes de sa maturation ont été décrites par KOWALEVSKY et SALENSKY. KOWALEVSKY en a comparé la segmentation à celle d'un œuf de poisson. Le protoplasme portant le noyau est rejeté au pôle supérieur, vers l'oviducte, voie de pénétration des spermatozoïdes. Seule la calotte de protoplasme est intéressée par la segmentation méroblastique qui aboutit à créer un amas biconvexe de cellules disposées sur plusieurs assises (jusqu'à 10) et dont une partie a, dès le stade 4 blastomères, évolué en mérocytes à protoplasme granuleux et gros noyaux (KOROTNEFF) qui se dispersent sur ou dans le vitellus et forment notamment l'assise syncytiale qui s'insinue sous le disque blastodermique (JULIN, p. 814). Entre les blastomères se sont faufilees les cellules du testa.

Les cellules, formant le bouton biconvexe, migrent à la surface du vitellus, dans un mouvement d'étalement et en couvrent la partie supérieure d'une double assise cellulaire. JULIN (fig. 10 et 10a, Pl. 38 et 40, 1912) a représenté et commenté un stade très intéressant où l'embryon comprend une région centrale à paroi double (zone didermique) incomplètement entourée d'un croissant plus clair (zone monodermique) en continuité avec le seul feuillet superficiel. Cette disposition va permettre selon JULIN de définir la polarité et le plan de symétrie bilatérale de l'aire embryonnaire. En effet, entre les extrémités des cornes du croissant, les deux feuillets de la zone didermique se continuent l'un dans l'autre ; à l'opposé, la couche cellulaire profonde s'arrête et le croissant est formé par l'assise superficielle du blastoderme. On peut voir, par exemple, cette disposition en coupe sagittale sur la fig. 2 : le feuillet superficiel, déjà épithélialisé, se continue d'un côté avec le feuillet profond et le déborde ailleurs. Les cellules du testa, reconnaissables à leurs boudins bactériens lumineux, ont gagné la périphérie du disque germinatif ; certaines

sont encore mêlées aux cellules du blastoderme. Sous celui-ci siège une cavité qui le sépare du syncytium des mérocytes et du vitellus.

JULIN a assimilé ce stade à une gastrula d'Ascidie avant la fermeture du blastopore. La région où les deux feuillets se continuent l'un dans l'autre répond à la lèvre dorsale d'un blastopore obstrué par une énorme gouttelette vitelline. Cette lèvre dorsale

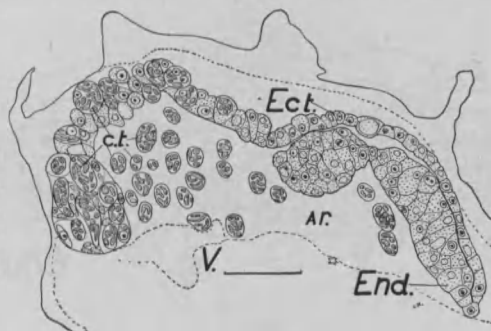


Fig. 2

Coupe sagittale d'un disque blastodermique (gastrula). — Au dessus, à droite, l'ectoblaste Ect. débordant l'endoblaste End. A gauche, de nombreuses cellules du testa c.t., reconnaissables à leurs boudins bactériens, abandonnant le blastoderme. Sous celui-ci, l'archentéron Ar. et le vitellus V.

Echelle : 50 microns.

permet de repérer le bord postérieur de l'embryon. Sur le reste du pourtour de ce blastopore, le feuillet superficiel a entrepris un mouvement lent d'épibolie entraînant l'apparition du croissant monoblastique.

Le feuillet profond est à potentialités entéro-mésoblastiques. Le mésoblaste, sous forme de mésenchyme embryonnaire, se dissocie tout le long des bords antérieur et latéraux du feuillet interne, c'est-à-dire le long et en-dessous des lèvres ventrale et latérales du blastopore qu'il occupe comme chez une Ascidie. Il forme un croissant de cellules mobiles, dont l'aspect n'est pas fondamentalement différent de celui des hémoblastes décrits par PÉRÈS (1943) : cellules arrondies à protoplasme très basophile et à gros noyau porteur d'un nucléole volumineux. Les relations existant entre les cellules sanguines et le tissu conjonctif sont du reste bien connues chez les Ascidies.

A son bord antérieur libre, le feuillet profond se replie et délimite une paire de cavités (SALENSKY et KOROTNEFF), fusionnant bientôt (JULIN) en une cavité impaire étirée transversalement, observable sur la fig. 3. Cette cavité est ouverte au début sur le vitellus, puis se transforme plus tard en une vésicule close qui se retrouvera ultérieurement dans le péricarde. Sa valeur morphologique reste discutée. Pour SALENSKY (1892, p. 85), elle

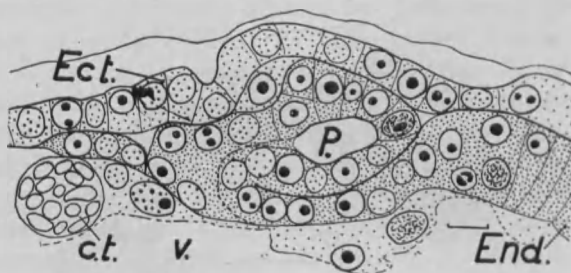


Fig. 3

Coupe sagittale de la région antérieure d'un embryon, montrant l'inflexion péricardique P coincée entre l'ectoblaste Ect., l'endoblaste End. et le vitellus

V. Sur celui-ci, des mérocytes et une énorme cellule du testa c.t.

Echelle : 10 microns.

est l'homologue des deux massifs mésoblastiques troncaux décrits par VAN BENEDEN et JULIN (1886) chez la Claveline. Pour JULIN, elle répond aux cavités péricardiques d'origine endoblastique décrites par VAN BENEDEN et lui-même, cavités dont DE SÉLYS-LONGCHAMPS a depuis, chez la Claveline, montré la nature coelomique (à partir de deux traînées cellulaires émanant du mésoblaste du tronc), donnant ainsi raison à SALENSKY et KOROTNEFF. Le péricarde est mésoblastique chez les Salpes (BRIEN). Les moyens techniques dont disposait KOWALEVSKY ne lui ont pas permis de se prononcer sur l'origine du feuillet intermédiaire. La cavité se constitue avant dissociation du feuillet en mésenchyme.

Sur la fig. 3 se voit la cavité péricardique coincée entre l'ectoblaste, l'endoblaste et le vitellus.

Les disques blastodermiques, à cet âge (fig. 4), montrent au niveau du feuillet superficiel, trois zones particulières :



- a) l'une, au dessus de la lèvre dorsale du blastopore est le premier signe de l'ébauche neurale ; elle permet de définir plus aisément la polarité du disque embryonnaire et son plan de symétrie bilatérale. Seul JULIN l'a désignée comme marquant le bord postérieur ; nous conviendrons de respecter cette

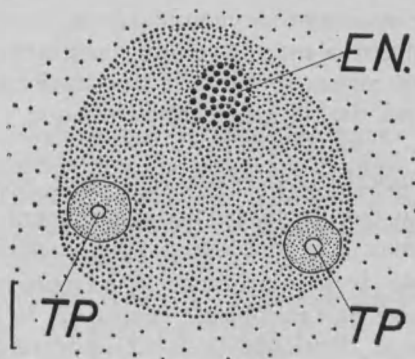


Fig. 4

Disque embryonnaire jeune montrant l'ébauche neurale (E.N.) sous forme d'une plaque épaissie et les ébauches des tubes péribranchiaux (T.P.) sous forme d'invaginations du feuillet superficiel (cf. fig. 20 de KOWALEVSKY).

Echelle : 100 microns.

orientation, qui a été acceptée par BRIEN, bien que les autres auteurs (KOWALEVSKY, SALENSKY, NEUMANN, BERRILL) aient disposé les embryons en sens inverse. Notre choix sera justifié plus loin.

- b) Les deux autres zones, symétriques, situées dans les régions antéro-latérales du disque, se révèlent être deux poches, d'origine ectoblastique, initiales des cavités péribranchiales. Ces cavités chez l'oozoïde de *Pyrosome* ne prennent jamais une grande extension et restent tubiformes : tubes péribranchiaux ou « Perithoracalröhren » de KOWALEVSKY. Leur formation est remarquablement précoce.

Au niveau du feuillet profond, le mésoblaste s'est séparé de l'endoblaste qui constitue la voûte d'une cavité, l'archentéron, ouverte sur le vitellus et qui sera ultérieurement englobée dans la cavité pharyngienne, au fur et à mesure que cet immense ombilic se rétrécira.

L'organogénèse va se réaliser à partir de cette structure de base par une succession d'étapes que nous définirons par l'examen d'embryons de plus en plus avancés.

*Résumé du chapitre I.*

En fin d'une segmentation méroblastique, l'embryon s'étale sur le vitellus. La gastrula est une calotte constituée de deux feuillets en continuité au niveau de la lèvre dorsale du blastopore et séparés du vitellus par la cavité archentérique (la future cavité pharyngienne).

Le feuillet superficiel déborde le feuillet profond.

Au niveau du feuillet superficiel apparaissent trois zones spécialisées répondant aux ébauches neurale et péribranchiales.

Au niveau du feuillet profond, le mésenchyme périphérique tend à se séparer de l'endoblaste central. A la limite antérieure des deux tissus se développe la cavité péricardique, homologuée au coelome des Ascidiacés.

## Chapitre II

### LE CYATHOZOÏDE

#### *Aperçu bibliographique.*

S'il n'est pas douteux que les grandes lignes du développement du cyathozoïde soient actuellement connues, certaines discordances dans le détail et plus spécialement l'absence de définition précise des constituants de l'ébauche neurale justifient un nouvel examen de la question.

Nous avons convenu (chap. I) d'adopter l'orientation du disque embryonnaire proposée par JULIN.

Au stade de blastoderme aplati sur le vitellus, l'ébauche neurale est un épaississement discoïde du feuillet superficiel. Par invagination, cette plaque se transforme en gouttière puis en un tube (KOWALEVSKY, 1875) ou un cordon (SALENSKY, 1891-1892) interne logé entre ectoblaste et endoblaste, dans le plan du feuillet moyen. SALENSKY ne peut trancher si la cavité neurale est primitive ou secondaire. L'ébauche évolue lentement. Quand les quatre ascidiozoïdes primaires entourent le pôle inférieur du massif vitellin (fig. 50 de KOWALEVSKY, à peu près le stade de la fig. 18 de ce mémoire) et portent 7 stigmates branchiaux, l'ébauche est formée de deux parties : l'une (seule allusion de KOWALEVSKY au « Flimmergrube », p. 626 et Pl. XL, fig. 51) est un conduit à parois épithéliales ouvert dans le pharynx, l'autre, le ganglion, volumineux, contient des granules très réfringents (« runden Bläschen mit stark lichtbrechenden runden Fettkörperchen », p. 626). Du ganglion, KOWALEVSKY observe le départ de trois filets nerveux, deux latéraux et un médian. SALENSKY distingue aussi « Flimmergrube » cilié et ganglion renflé ; du ganglion, quoique dépourvu de substance fibrillaire, sortent latéralement deux nerfs appliqués contre la paroi digestive et se terminant sous le cloaque ; ils sont constitués d'une série de cellules étirées suivant l'axe du nerf, portent une dilatation ganglionnaire (amas de cellules nerveuses) à mi-longueur de leur parcours et leur extrémité distale s'étale sur l'endoderme en une plaque nerveuse formée de plusieurs cellules. A propos du système nerveux au maximum de son développement, SALENSKY

(1892, p. 18) écrit : « Das Nervenganglion und die Flimmergrube sind nun in die Cellulosenschicht eingebettet ». Cette phrase est incompréhensible.

KOROTNEFF (1905) confirme incidemment que le système nerveux dérive d'un épaississement de l'ectoblaste.

Pour JULIN (1912), ce qui se forme du système nerveux répond à la vésicule cérébrale et à la région viscérale du tétard de l'*Ascidie*. L'ébauche reste rudimentaire, sans trace d'organes des sens. Le nerf viscéral unique contourne le tube digestif par la gauche. Ganglion et nerf viscéral ne tardent pas à dégénérer. JULIN attribue l'arrêt du développement du ganglion à la vie sédentaire du cyathozoïde et à l'absence de toute musculature.

NEUMANN (1913 et 1935) retrouve les processus d'invagination progressive décrits par ses prédécesseurs. L'ébauche se répartit en deux régions, le ganglion et le pavillon vibratile ouvert dans le pharynx. Bien que s'appuyant sur une figure de JULIN, NEUMANN (1935) admet l'existence de deux nerfs latéraux de SALENSKY et rejette implicitement les conclusions de JULIN au point de vue orientation de l'embryon.

Alors que les études rappelées ci-dessus se rapportent à l'espèce méditerranéenne, *P. atlanticum*, et ses variétés, IVANOVA KAZAS (1956) a observé chez *P. ellipticum* et *P. vitjasi* des complexes neuraux composés du ganglion, de la glande neurale et du canal ouvert dans la cavité pharyngienne. La médiocrité de la fixation n'a pas permis à cet auteur de donner plus de précisions.

En résumé, le système nerveux du cyathozoïde de *P. atlanticum* est d'origine ectoblastique ; la plaque neurale s'invagine, se transforme en un cordon ou en un tube qui s'isole de l'ectoderme et s'abouche à l'endoderme.

Cette ébauche se divise en : a) un organe vibratile, b) un ganglion que les auteurs s'accordent à tenir pour rudimentaire et c) des prolongements nerveux dont le nombre, la position, la structure et la fonction sont l'objet de désaccords.

Il résulte que, si les grandes lignes du développement sont connues, les questions intéressant la valeur réelle de l'ébauche neurale sont restées dans l'ombre.

En ce qui concerne les autres ébauches, la littérature nous apprend que :

a) les inflexions sacciformes initiales se transforment en tubes péribranchiaux par un double mouvement de suture des lèvres et de recul des invaginations vers le bord postérieur du blastoderme

qu'elles finissent par atteindre en se fondant en une cavité cloacale commune, au sujet de laquelle JULIN est en désaccord avec ses prédécesseurs. La formation de cette cavité est tardive.

b) la cavité pharyngienne ne joue aucun rôle en tant qu'organe digestif. Aussi longtemps que la blastogénèse n'a pas débuté, sa paroi dorsale reste appliquée contre l'ectoblaste et épouse latéralement le relief des autres ébauches. Ses lèvres se replient le long du vitellus et par croissance centripète créent peu à peu une cloison ventrale, à l'édification de laquelle pourraient participer des mérocytes (JULIN). L'archentéron est ainsi peu à peu inclus dans la cavité pharyngienne dont la fermeture sera néanmoins tardive.

Plus tard, quand l'embryon toujours étalé sur le vitellus a pris, en grandissant, la forme d'une ellipse, la voûte du pharynx, dans la moitié antérieure de l'individu, se plisse en une sorte de M majuscule, double plissement assimilé à un rudiment d'endostyle par KOWALEVSKY qui étayait son opinion sur l'aspect « in toto » et sur l'utilisation ultérieure de ce tissu. La conception de KOWALEVSKY a été acceptée sans discussion.

c) les remaniements les plus complexes affectent la vésicule péricardique. Bien que leurs descriptions varient dans le détail, SALENSKY, KOROTNEFF et JULIN admettent que la cavité antérieure, d'origine double, envoie vers l'arrière deux prolongements creux, à bout aveugle, extérieurement aux tubes péribranchiaux. Bientôt la moitié gauche (d'après notre convention sur l'orientation du disque embryonnaire) et son coecum s'amenuisent, s'oblitérent et se désagrègent en mésenchyme. Seuls persistent quelque temps encore la moitié droite de la vésicule et son coecum. Celui-ci poursuit sa progression jusqu'à parvenir à hauteur de l'ébauche neurale. Et cependant que le reste de la vésicule antérieure s'atrophie, le bord aveugle du coecum s'étire latéralement et obliquement, se dilate et devient la cavité péricardique définitive. Le reste du coecum s'amenuise jusqu'à ne plus être qu'un cordon grêle (1 cellule d'épaisseur). Dans le péricarde, le cœur se développe aux dépens de la paroi profonde, suivant les processus caractéristiques des Urochordés <sup>(1)</sup>.

d) Dans la région occupée par la cavité péricardique primitive, SALENSKY a homologué à la chorde certaines cavités présentes

---

(1) Le cœur du Pyrosome présente, tant chez l'oozoïde que chez le blastozoïde, le renversement périodique classique du sens des battements (MILNE-EDWARDS, 1840 ; BURGHause, 1914).

dans le bouton embryonnaire. L'absence de vue d'ensemble des embryons correspondants rend l'analyse des dessins de ces coupes très malaisée. Ultérieurement, au même niveau, se trouve un axe mésoblastique (observé également par KOROTNEFF) dans lequel SALENSKY a été tenté de voir la chorde proprement dite.

### *Observations personnelles*

#### § 1. - *Mise en place des diverses ébauches.*

Quand l'embryon atteint le stade de disque didermique (ch. I), il montre (fig. 4) bientôt les premières traces des ébauches neurale (E.N.) et péribranchiales (T.P.).

Les limites de la plaque neurale vont se préciser peu à peu, notamment du côté postérieur où débute le mouvement d'invagination en gouttière.

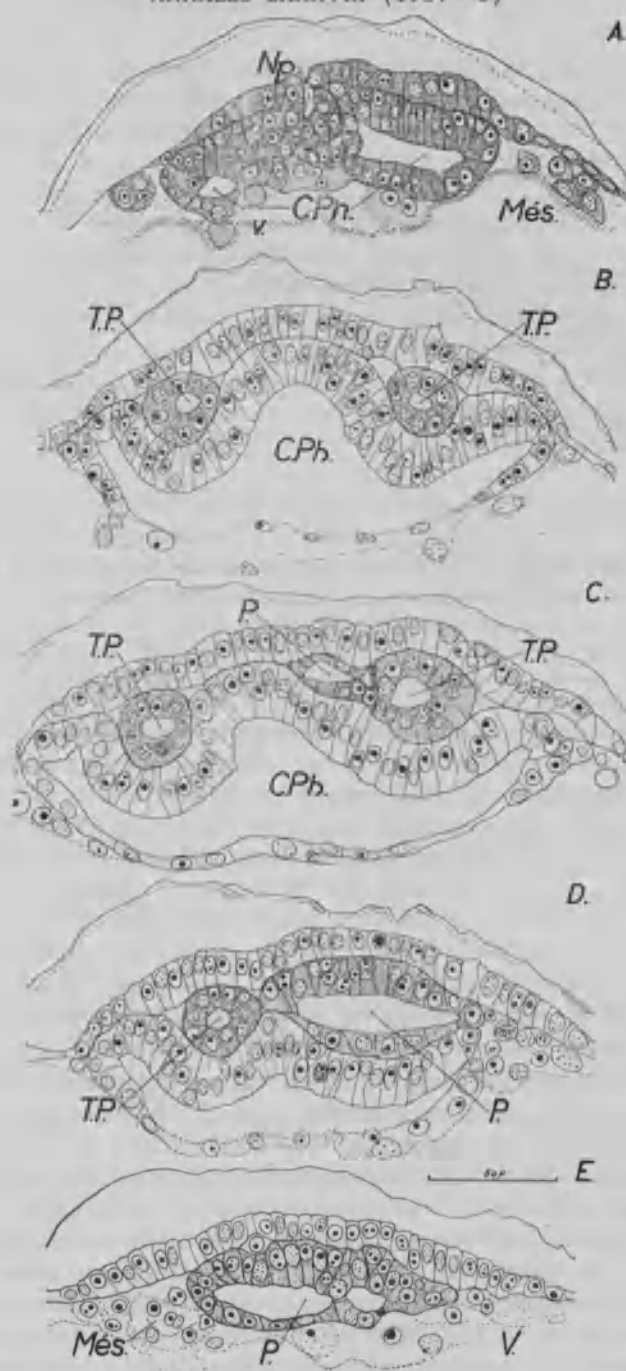
Les coupes transversales sériées d'un individu encore à l'état de disque équivalent à celui de la fig. 21 de KOWALEVSKY, ont été suivies de l'arrière vers l'avant.

L'ébauche nerveuse, longue d'une cinquantaine de microns, se présente comme une gouttière longitudinale (fig. 5a), plus profonde en arrière qu'en avant, dont les parois, constituées de cellules polyédriques élevées, se continuent progressivement dans les cellules plus plates de l'ectoblaste environnant. Le neuropore (Np) est d'emblée réel. Toute l'ébauche est encore superficielle.

Les tubes péribranchiaux (T.P.) s'ouvrent en avant de l'ébauche neurale (à une distance de 25 microns) par des orifices ovalaires, de près de 20 microns de diamètre. Ces tubes s'aperçoivent sur les fig. 5b - 5c, représentant des coupes plus anté-

Fig. 5

Coupes transversales sériées légèrement obliques pratiquées d'arrière en avant dans un embryon au stade de disque aplati sur le vitellus (V). a) coupe passant par la gouttière neurale (Np) et la cavité pharyngienne (C.Ph.) et en arrière des orifices des tubes péribranchiaux. — b - c) coupes un peu antérieures intéressant les tubes péribranchiaux (T.P.) et l'arrière du coecum péricardique (P.). La paroi de la cavité pharyngienne (C.Ph.) absente au dessus du vitellus en b est à nouveau complète en c. d) coupe passant par la cavité péricardique antérieure (P.) et le tube péribranchial gauche, séparés du vitellus par la cavité pharyngienne. — e) coupe passant au bord antérieur du disque par la cavité péricardique (P.) et le mésoblaste périphérique (Més.). — Echelle : 50 microns.



rieures. La paroi du pharynx, complète à hauteur de l'ébauche neurale, n'existe plus en avant que du côté dorsal. Cette paroi se moule étroitement sur l'ectoblaste et les tubes. La troisième coupe intéresse le fond d'une nouvelle cavité (P) plus ample sur le dessin suivant (5d) (coupe tout à fait antérieure, légèrement oblique) où elle se substitue au tube péribranchial droit. Cette cavité est le péricarde ; elle dépasse le coecum pharyngien et est dédoublée par un septum médian (fig. 5e). Cette image pourrait s'expliquer par l'origine double, suivie d'une fusion partielle, des ébauches de la cavité. Plus en avant encore, la paroi ventrale se rompt et la cavité bée sur le vitellus. Sur le pourtour de l'embryon siège le croissant mésenchymateux, embryonnaire, actuellement peu fourni.

En conclusion : le disque embryonnaire considéré porte une ébauche neurale à l'état de gouttière, deux tubes péribranchiaux logés dans sa partie antérieure, une cavité péricardique en partie double et ouverte sur le vitellus, une cavité pharyngienne ouverte sur le vitellus et du mésenchyme.

Au stade suivant (fig. 25 de KOWALEVSKY), l'embryon est encore un disque aplati sur le vitellus, au centre de l'aire extra-embryonnaire ; l'ébauche nerveuse (E.N.) s'est légèrement allongée (60 microns) et les orifices péribranchiaux ovalaires ont juste dépassé son extrémité antérieure. Ce stade diffère du précédent en ce que la fente du neuropore a disparu, par suture de ses lèvres, le long de la moitié postérieure de l'ébauche. A ce niveau, la gouttière neurale est devenue un tube à lumière virtuelle caché sous l'ectoblaste, dont les cellules sont disposées en verticilles grossiers et qui se continue dans la gouttière neurale. Ici encore, le neuropore est plus marqué en arrière et la fermeture progresse donc de l'arrière vers l'avant du disque.

En avant de l'ébauche neurale, la disposition des ébauches est identique à ce que montre la coupe faite au même niveau dans l'individu précédent. Ce n'est qu'à hauteur de la cavité péricardique (P.) que quelques modifications se sont réalisées. En avant, cette cavité s'interpose entre le coecum endoblastique et le mésenchyme. Sa paroi postérieure se continue avec un amas cellulaire à limites mal définies qui correspond au mésoblaste axial de SALENSKY, tandis que la cavité se faufile sous le tube péribranchial droit (fig. 6) et passe dans un coecum plat courant latéralement à ce même tube. Vers l'extrémité postérieure, la



paroi interne du coecum, proche de l'endoblaste, s'épaissit, tandis qu'au contraire la paroi externe s'amincit. Cet aspect annonce la différenciation prochaine du cœur.

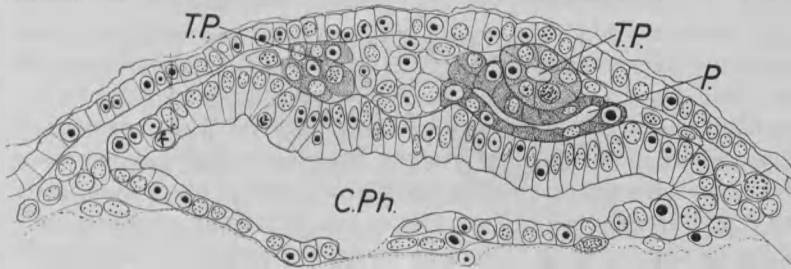


Fig. 6

Coupe transversale de la région antérieure d'un embryon coupé d'avant en arrière et montrant du côté interne, la fermeture de la cavité pharyngienne (C.Ph.) au dessus du vitellus et du côté externe le fond du tube péribranchial (T.P.) gauche et la section du tube péribranchial droit (T.P.) sous lequel s'insinue la cavité péricardique primitive (P.). Entre les tubes péribranchiaux, un amas de cellules (en clair) répondant au mésoblaste axial de SALENSKY.

En conclusion : le mouvement de fermeture de la gouttière neurale progresse d'arrière vers l'avant et le neuropore se réduit. Les tubes péribranchiaux ont dépassé l'ébauche neurale. Au bord antérieur du disque, la cavité péricardique s'est avancée sous le tube péribranchial droit et disparaît du côté gauche ; son asymétrie s'installe.

L'embryon choisi pour représenter l'étape suivante (fig. 7a) possède une ébauche neurale longue de 60 microns, dont un tiers reste sous forme d'une gouttière à fente étroite, juste atteinte par les tubes péribranchiaux. La partie logée sous l'ectoblaste est un cordon plein dont les cellules ne se distinguent pas des cellules de l'ectoblaste voisin ; elles sont du type épithélial polyédrique à cytoplasme dense évidemment très basophile et à noyau volumineux, allongé, porteur d'un gros nucléole et de granules de chromatine (fig. 7b). Il n'y a pas trace d'un canal neurentérique, encore que l'ébauche s'appuie sur le vitellus.

Au point de vue de ses cavités péribranchiales, cet individu est moins avancé que l'embryon précédent : les deux orifices sont en effet encore en deçà de l'ébauche neurale (fig. 7a, b, c).

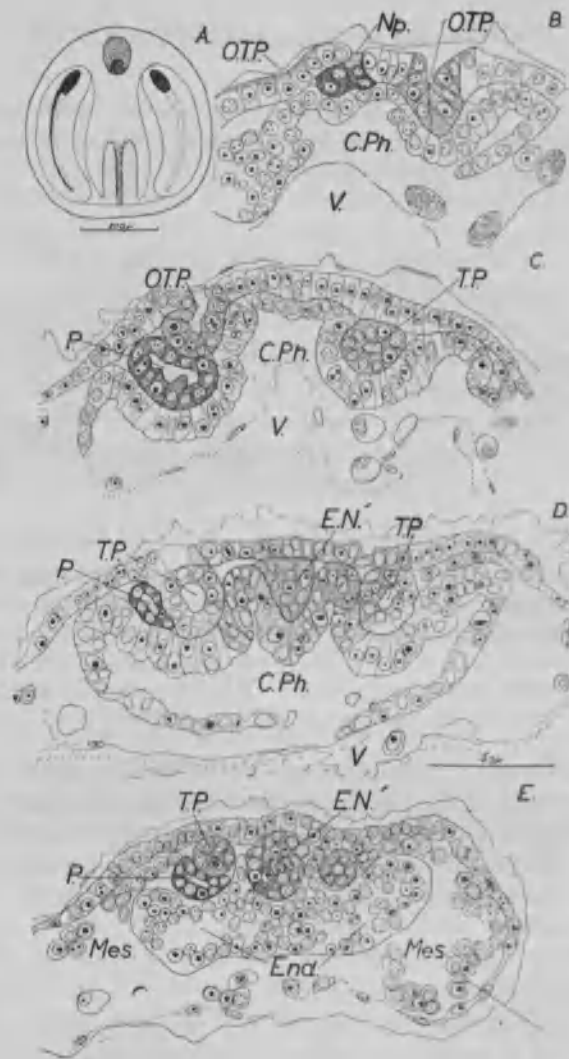


Fig. 7

Coupes transversales s rie es pratiqu es d'arri re en avant dans un embryon au stade de disque  tal  sur le vitellus. — a) aspect g n ral de l'embryon. — b) coupe passant par le bord post rieur des orifices des tubes p ribranchiaux (O.T.P.) et le bord ant rieur de la fente du neuropore (Np.). — c) coupe un peu ant rieure passant par l'orifice p ribranchial droit et la v sicule p ricardique (P.). — d - e) coupes passant dans les r gions moyenne et ant rieure du disque, montrant les tubes p ribranchiaux (T.P.), le tube p ricardique (P.), marquant le flanc droit, la cavit  pharyngienne (C.Ph.) avec le repli endostylaire dorsal enveloppant un cordon m dian (E.N') ( bauche des complexes neuraux des blastozo ides, voir ch. III), l'anneau m soplastique (M s.) et la paroi ant rieure du pharynx (End.).

Sous l'orifice péribranchial droit siège le coecum péricardique (P) ; il suit ensuite le bord droit du tube péribranchial et l'accompagne jusqu'à l'extrémité antérieure de l'embryon. Il n'y a plus trace de la vésicule antérieure primitive, comme en témoignent les deux autres coupes (7d, 7e) représentées <sup>(1)</sup>, sinon que le tube péricardique se place sous le tube péribranchial droit et non latéralement, au bord antérieur du disque embryonnaire.

Devant l'ébauche neurale s'étend une plage où ectoblaste et endoblaste sont très rapprochés, voire même accolés. Quelques rares cellules hémocoeliennes peuvent se faufiler entre les deux tissus. Cette plage jouera ultérieurement un rôle assez important. Plus en avant, dans la région antérieure du blastoderme (fig. 7d), le plafond du pharynx se plisse en endostyle et ces plis se poursuivent jusqu'à l'extrémité antérieure de la cavité pharyngienne (fig. 7e). La paroi est appliquée étroitement contre les tissus voisins et la lumière médiane est occupée par un épais cordon de section triangulaire ou arrondie (E.N') qui accompagne l'endostyle sur toute sa longueur et le dépasse. En périphérie, se retrouve le mésenchyme (voir ch. III).

*En conclusion : les progrès de l'organogénèse se remarquent à la fermeture plus poussée du neuropore, à la situation des orifices péribranchiaux à la limite postérieure de l'ébauche neurale, à la disposition acquise par la cavité péricardique le long ou sous le tube péribranchial droit. Le plafond du pharynx dans la région antérieure s'est plissé en ébauche d'endostyle.*

La fig. 8 représente la coupe sagittale de la région neurale d'un embryon un peu plus avancé. L'ébauche neurale, maintenant encadrée par les conduits péribranchiaux (dont les ouvertures ont atteint son extrémité postérieure, mais restent encore écartées de 50 microns), montre encore un neuropore s'étendant sur 20 microns environ et se continuant dans une fente virtuelle occupant l'axe du système. Les cellules dans cette région ont une section triangulaire avec noyau rejeté à la périphérie et le protoplasme central. En arrière, l'ébauche neurale débord légèrement la cavité endoblastique sous-jacente.

---

(1) *Remarque* : Cet embryon est un bon exemple de la variabilité du développement relatif des différents organes. L'embryon de la fig. 7a par rapport à celui de la fig. 6, est en avance du point de vue ébauches neurale et péricardique et en retard au point de vue tubes péribranchiaux.

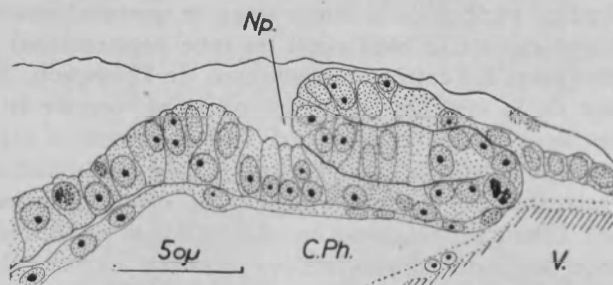


Fig. 8

Coupe sagittale dans une ébauche longue de 60 microns, encore largement ouverte par le neuropore (Np.). La cavité de l'ébauche est virtuelle. L'ébauche neurale surplombe la cavité pharyngienne (C.Ph.) ouverte sur le vitellus (V.) et la débordé légèrement (cf. fig. 9 a, b).

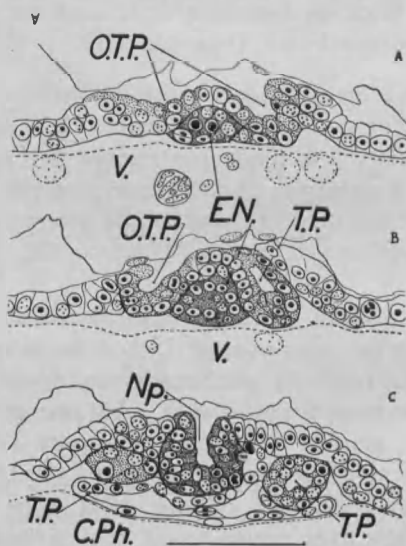


Fig. 9

Coupes transversales dans l'ébauche neurale d'un disque embryonnaire identique à celui représenté sur la fig. 8. — Coupe a : passe au bord postérieur des orifices péribranchiaux (O.T.P.) et de l'ébauche neurale (E.N.) (cordon dorsal) ; coupe b : voisine de la première : l'ébauche neurale (E.N.) est massive ; coupe c : six coupes plus en avant : intéresse le neuropore (Np.).

Sur les côtés, les tubes péribranchiaux. — Echelle : 50 microns.

C'est au niveau de cette portion de l'ébauche neurale que se créera le siphon cloacal ; les orifices péribranchiaux ne s'obturent jamais, contrairement à l'opinion de SALENSKY et KOROTNEFF. Ils se rapprochent au delà de l'ébauche neurale effilée (fig. 9a, coupe transversale d'un embryon identique). Plus en avant, l'ébauche neurale est un amas de cellules enchevêtrées sans ordre (fig. 9b), jusqu'au moment où la séparation d'avec l'ectoblaste cesse au niveau d'une fente étroite, le neuropore (fig. 9c). Celui-ci a déjà disparu à l'extrémité antérieure de l'ébauche, laissant une cavité axiale persistante. Le neuropore se ferme par concrescence des lèvres, à la façon d'un sac.

Le reste de l'embryon se signale par la hernie que dessine la paroi profonde de la cavité péricardique ; celle-ci, à mi-longueur de l'embryon, s'est glissée sous le tube péribranchial en l'écrasant localement, tandis que le tube symétrique reste creux. Ce mouvement répond à la mise en place définitive du péricarde. Plus en avant, les tubes péribranchial, à nouveau ouvert, et péricardique deviennent parallèles selon la disposition définitive. Dans leur partie postérieure, enserrant l'ébauche neurale, les tubes péribranchiaux resteront ouverts ; leur cavité aura même tendance à s'accroître, tandis que dans la partie antérieure (à hauteur et en deçà du péricarde), elle se réduira ou disparaîtra. La cavité pharyngienne est largement ouverte sur le vitellus, en avant de l'ébauche neurale.

En conclusion : le cyathozoïde reste aplati sur le vitellus. L'ébauche neurale se ferme lentement ; la région postérieure, surplombant le vitellus, se dispose en un cordon ; le reste de l'ébauche est occupé par une cavité d'ampleur variable selon les individus. A mi-longueur, le péricarde se faufile entre l'endoblaste et le tube péribranchial droit ; il entreprend d'occuper sa place définitive.

L'embryon vu « in toto » fig. 10 et dont l'étude générale s'est révélée très instructive est au point de vue nerveux un peu plus avancé que celui de la fig. 9. Si les orifices péribranchiaux sont encore indépendants et si l'aspect à ce niveau est identique à la fig. 9c, le neuropore n'y est plus qu'une inflexion ectoblastique. La fig. 11a passe par la lèvre antérieure du neuropore et par le fond de la cavité péricardique disposée obliquement sous le tube péribranchial. La région plus antérieure de l'embryon intéressée par la blastogénèse sera examinée au chapitre III (fig. 11b-c-d).

En conclusion : le neuropore est quasi fermé et l'ébauche neurale presque séparée de l'ectoblaste. Les orifices des tubes péribranchiaux sont toujours indépendants. Un épaissement de la paroi profonde du péricarde annonce le cœur. L'endostyle est bien marqué.

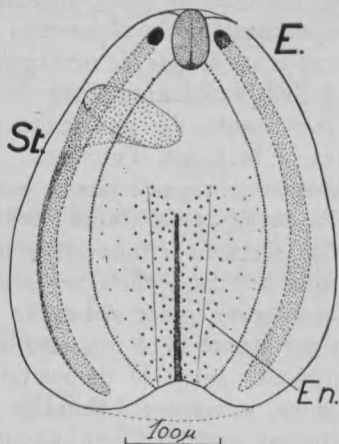


Fig. 10

Embryon (E) à l'état de disque étalé sur le vitellus. — Les orifices péribranchiaux (en noir) sont toujours nettement séparés par une ébauche neurale béante. La cavité péricardique est en place. La préparation du stolon (St.) est révélée par la présence de l'endostyle (En.) (voir chap. III).

*Conclusion du § 1.* — La première partie du cycle vital du cyathozoïde est achevée.

L'organogénèse est réduite au minimum. Elle se limite à la ségrégation, à partir de l'amas de blastomères produit par la segmentation méroblastique, des ébauches de différents organes de l'Ascidiacé adulte.

Ces ébauches sont une vésicule péricardique (P), d'origine cœlomique probable, où la hernie cardiaque est à peu près inexistante, deux tubes péribranchiaux (T.P.) ectoblastiques dont les orifices (O.T.P.) ne sont pas encore fusionnés, une cavité pharyngienne (C.Ph.) encore béante sur le vitellus (V.) et dont une portion plissée de la région dorsale mime un endostyle rudimentaire (End.). Quant à l'ébauche neurale (E.N.), l'examen des différentes séries de coupes d'embryons permet de conclure

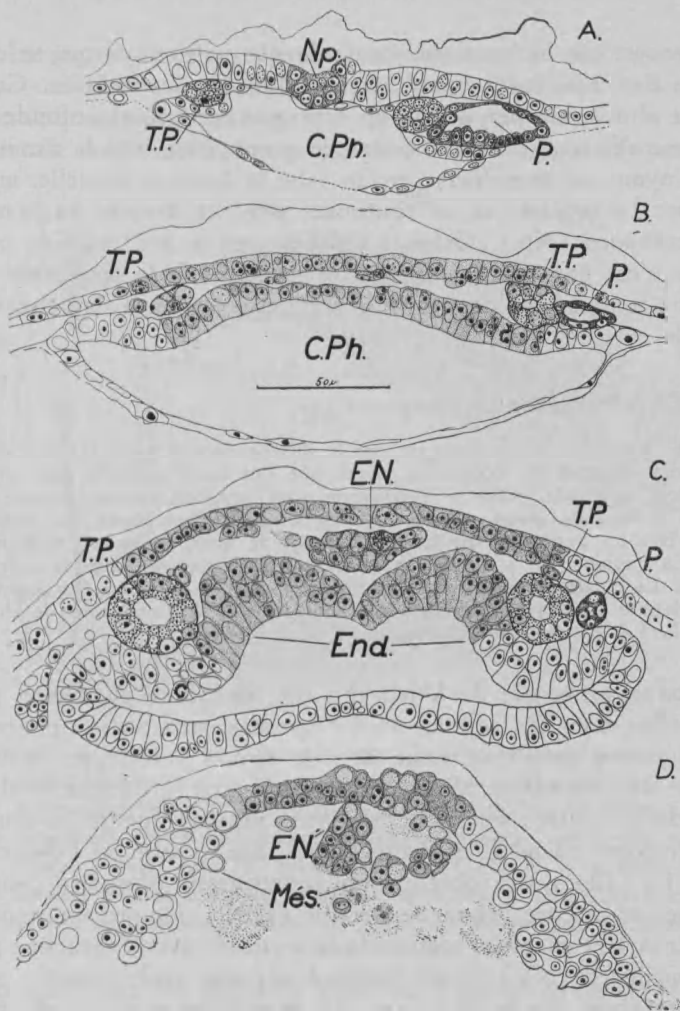


Fig. 11

Coupes transversales à différents niveaux de l'embryon de la fig. 10. — a) au niveau de la lèvre antérieure du neuropore (Np.). A droite, le péricarde (P.) dont l'épaississement de la paroi profonde prépare la différenciation du cœur ; b) région préendostyloire. Ectoblaste et endoblaste sont voisins, le péricarde (P.) est latéral ; c) région endostyloire. La cavité pharyngienne est complète. Les diverses ébauches du stolon (End., P., T.P. et E.N') sont en place (voir chap. III) ; d) région antérieure du disque embryonnaire ; la coupe passe dans l'arc mésenchymateux (Més.).

Echelle : 50 microns.

que le système nerveux dérive d'une plaque neurale qui se distingue de l'ectoblaste banal par la taille de ses cellules. Cette plaque s'invagine peu à peu en une gouttière plus profonde en arrière qu'en avant et, par suture progressive des lèvres d'arrière vers l'avant, se transforme en un tube, à lumière virtuelle, masqué par l'ectoblaste et en continuité avec ce dernier au niveau du neuropore (Np.). Celui-ci s'obture peu à peu, mais le processus n'est pas encore terminé au moment de la formation du cloaque commun, au dessus de la portion postérieure de l'ébauche neurale.

## § 2. *Différenciation des organes.*

Cette phase peut se caractériser par la différenciation, toute relative d'ailleurs, des organes de l'oozoïde, tandis que, au bord antérieur du germe, la région repérable grâce à l'endostyle s'est progressivement séparée du vitellus à la suite d'une poussée enveloppante de l'ectoblaste qui délimite peu à peu un appendice en forme de doigt de gant, le *stolon*, dont nous aurons à examiner la structure, la croissance et le devenir dans le chapitre suivant. La limite entre les deux parties restera tranchée. La fraction correspondant à l'embryon n'est déjà plus que les  $\frac{2}{5}$  de l'ensemble ; le stolon est soulevé à son extrémité distale.

L'ébauche neurale de l'embryon est constituée au départ par un cordon dont les cellules sont disposées sans ordre apparent. Une lumière, primitive, siège dans la région antérieure, au voisinage du neuropore. Son importance varie grandement d'un individu à l'autre ; elle peut n'exister que sur une seule coupe, sur plusieurs ou même intéresser une bonne partie de l'ébauche.

La fig. 12a a été obtenue en superposant plusieurs coupes obliques et montre l'ébauche neurale (E.N.), longue maintenant d'environ 100 microns, communiquant encore avec l'extérieur par un neuropore (Np.) étroit (présent sur une seule coupe) ; son axe est occupé par la cavité neurale, ampullaire en avant, discrète vers l'arrière (où la cavité devient virtuelle). L'ébauche neurale dépasse encore la cavité pharyngienne et s'aplatit en se glissant sous la cavité cloacale commune (C.C.). La fraction infracloacale qui équivaut ici au  $\frac{1}{3}$  de l'ébauche, restera pleine, malgré de profonds remaniements de forme ultérieurs.

La cavité cloacale, résultant de la fusion des deux orifices péribranchiaux, a pris de l'extension à la suite d'une invagination ectoblastique qui devient le siphon cloacal. Cette région se délimite grâce à l'épaisseur de son épithélium et à sa propriété, bien visible sur les stades avancés, de sécréter la tunicine et que ne possède pas l'ectoblaste invaginé lors de la création des tubes.



La région antérieure, creuse, sous-jacente au neuropore, finira par s'aboucher au pharynx dans la région marquée x. L'absence de siphon buccal rend certain que l'abouchement de la vésicule neurale à la cavité pharyngienne est indépendant du neuropore

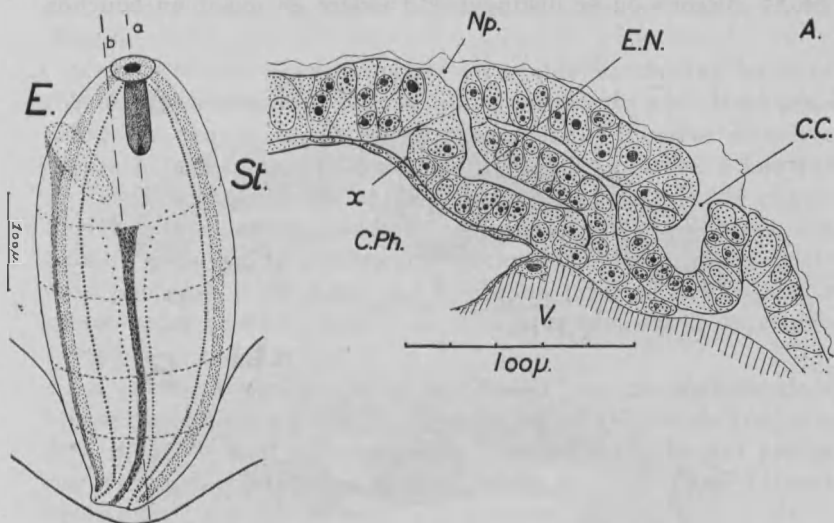


Fig. 12

Embryon à stolon en voie de soulèvement et d'incurvation. La cavité cloacale, le cardiopéricarde sont en place, l'ébauche neurale est béante (voir coupe a). a) Coupe sagittale de l'embryon au niveau de l'ébauche neurale (E.N.). Le neuropore (Np.) est toujours ouvert et l'ébauche est creuse, sauf dans la région coincée entre la cavité cloacale (C.C.) et le vitellus (V.). — A l'endroit marqué x, l'ébauche neurale se mettra en communication avec la cavité pharyngienne. Ce nouvel orifice est indépendant du neuropore.

(comme chez les Ascidies, quoi qu'en pense METCALF (p. 553, 1900) - voir aussi ELWYN, p. 172 - 3). La fig. 12a montre de plus que l'ébauche neurale est entièrement d'origine ectoblastique sans intervention de l'endoblaste qui ne présente jamais d'extroflexion.

En conclusion : l'ébauche neurale, presque fermée, montre une cavité réelle primitive dans sa portion antérieure, récente ; la cavité se creuse secondairement dans la région moyenne ; elle fait et fera toujours défaut dans la portion postérieure, infra-cloacale. Le siphon cloacal est une invagination ectoblastique communiquant avec la cavité cloacale où débouchent les tubes péribranchiaux.

Le stolon est encore rectiligne ou légèrement incurvé mais sa strobilisation est nette (cf. fig. 40-45 de KOWALEVSKY). La série des coupes transversales de l'embryon montre clairement les différentes régions de l'ébauche neurale (fig. 13). C'est un cordon de 85 microns où se distinguent d'arrière en avant un bouchon

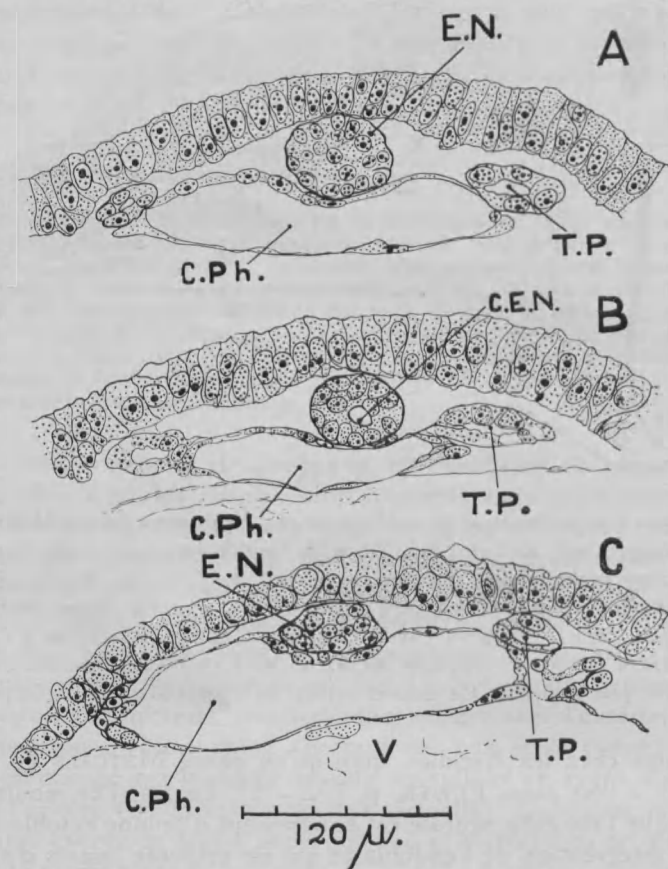


Fig. 13

Coupes transversales dans un cyathozoïde dont le stolon est incurvé et strobilisé (stade intermédiaire à ceux des figures 40 et 45 de KOWALEVSKY). a) coupe pratiquée dans la région moyenne de l'ébauche neurale; b) coupe pratiquée un peu en avant de la précédente. Les cellules de l'ébauche neurale sont en voie d'arrangement autour d'une cavité neurale (E.N.); c) coupe intéressant le bouchon cellulaire interposé entre la cavité neurale (C.E.N.) et la cavité pharyngienne (C.Ph.).

cellulaire plein (fig. 13a), épais de 12 microns (soit 2 ou 3 cellules), une cavité (C.E.N.) (fig. 13b), séparée de l'endoderme par ce bouchon, repérable sur quelques coupes et occupant l'axe de l'organe, puis à nouveau une partie pleine, arrondie (fig. 13c), se continuant dans la bande cellulaire se faufilant sous la cavité cloacale.

Cette ébauche neurale permet en réalité de repérer les trois régions classiques de l'organe au maximum de son développement. Le neuropore est fermé. La région à lumière primitive s'abouchera au pharynx et répond au canal vibratile ; à hauteur du bouchon qui l'obture se percera l'organe vibratile ; la région moyenne à lumière secondaire correspond au « ganglion » des auteurs et la région postérieure subcloacale est un cordon cellulaire plein qui n'est autre que le cordon viscéral ou dorsal. La cavité axiale s'étendra plus ou moins rapidement à la région moyenne, « ganglionnaire ».

La cavité, à parois nettes, est bordée par des cellules dont l'aspect ne diffère en rien de celui des autres cellules de l'organe, ces cellules ne sont notamment pas ciliées. Elles sont plus petites que celles de l'ectoderme le plus voisin qui ont gardé l'aspect colonnaire ; les limites sont malaisément visibles.

Mais ce n'est que lorsque le stolon a nettement pris la forme d'un S (fig. 45 de KOWALEVSKY, stade G de SALENSKY) que la cavité s'étend à toute l'ébauche ne laissant intacts que le cordon dorsal à une extrémité et, à l'autre, le bouchon cellulaire séparant la cavité neurale de la cavité pharyngienne.

La cavité neurale s'amplifie par réarrangement des cellules. Cette disposition nouvelle est bien visible dans la région postérieure où les cellules enchevêtrées sans ordre au départ forment ensuite une paroi régulière d'une seule assise d'épaisseur. Les cellules les plus internes se faufilent entre les cellules de la périphérie et le tissu se réorganise. Une coupe pourra montrer de 12 à 16 noyaux.

L'examen attentif des ébauches nerveuses ayant atteint ce degré d'organisation, mais toujours *sans communication* avec la cavité pharyngienne, se révèle fort intéressant. On observe en effet, tant dans la vésicule que dans la paroi, des granules homogènes très colorables par l'hématoxyline ferrique et l'azocarmin et ne montrant aucune structure. Leur diamètre oscille entre 3 et 5 microns. Les corpuscules logés dans la paroi sont contenus dans une vésicule intracellulaire (fig. 14a, b). Cette circonstance, ajoutée à l'interposition d'un bouchon cellulaire plein entre la

vésicule neurale et le pharynx (fig. 14c), est en faveur d'une propriété phagocytaire des cellules de la paroi. Il est évident que ces corpuscules très réfringents sont ceux signalés par KOWALEVSKY comme étant de nature lipidique et qui ont échappé à l'attention des autres chercheurs (quoique JULIN les ait représentés dans ses figures 15 à 17, 1912). Le fait que ces corpuscules résistent au passage dans divers solvants organiques permet de penser qu'ils ne sont pas de nature grasseuse ; leur affinité pour l'hématoxyline ferrique ou l'azocarmin témoigne par contre d'une structure chromatique diffuse telle qu'elle se rencontre

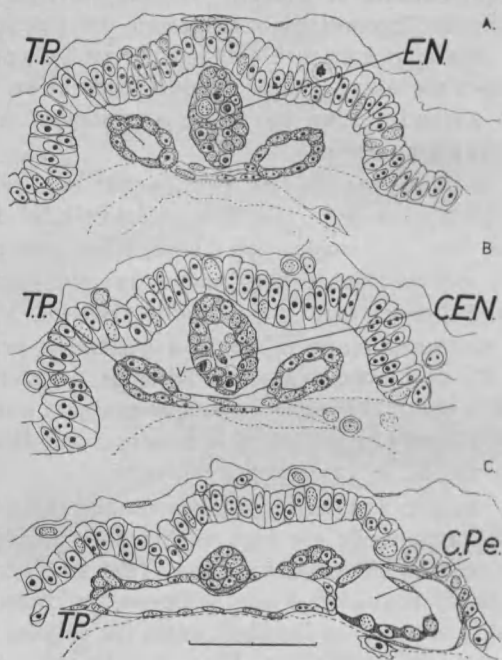


Fig. 14

Coupes transversales pratiquées d'arrière en avant dans l'ébauche neurale d'un cyathozoïde dont les quatre blastozoïdes sont nettement séparés et portent trois stigmates. — a) région du cordon dorsal, marqué E.N., flanqué des tubes péribranchiaux et dépassant la cavité pharyngienne ; b) région de la vésicule neurale, C.E.N., avec de multiples images de phagocytose dans des vacuoles, v ; c) région de l'organe vibratile, toujours obturé par un bouchon cellulaire ; le tube péribranchial gauche est ouvert dans le pharynx, le tube droit est proche de le faire. A droite, la coupe passe par le cardio-péricarde (C.Pe.), à cœur fonctionnel. — Echelle : 50 microns.

dans les noyaux de cellules mal fixées — ce n'est pas le cas — ou dans les noyaux en pycnose. Le protoplasme de ces cellules a dégénéré, tandis que leur noyau s'est condensé (photo 15).

Dans le spécimen de la fig. 33, ch. III, p. 81, le stolon a déjà pris la forme sigmoïde et l'individualité des quatre ascidiozoïdes primaires est déjà accusée. Cependant le système nerveux de l'embryon n'a pas encore établi de communication avec la cavité pharyngienne; dans sa lumière abondent les noyaux

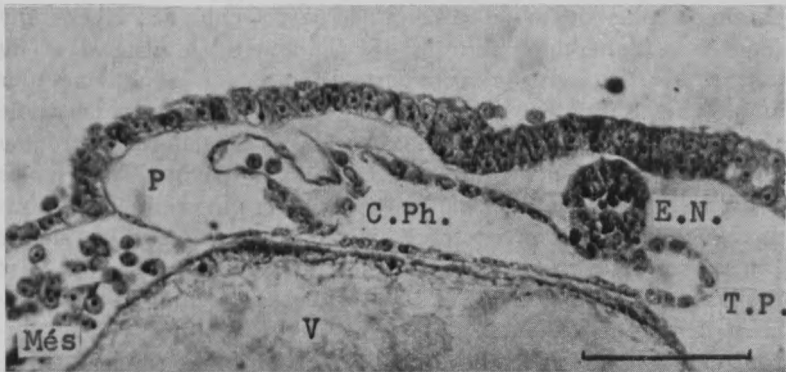


Fig. 15

Microphotographie d'une coupe transversale d'un cyathozoïde. L'image est un compromis entre les fig. 14 b et 14 c. — L'ébauche neurale (E.N.) est envahie de cellules en pycnose que l'on trouve tant dans la paroi que dans la cavité. Les tubes péribranchiaux (T.P.) sont ouverts dans la cavité pharyngienne (C.Ph.). Le cardiopéricarde (P.) marque le côté droit de l'individu; le cœur est fonctionnel; il renferme deux globules sanguins; il s'appuie contre la paroi pharyngienne. — Sous la cavité pharyngienne close siège le vitellus (V.); dans les sinus périvitellins siège le mésenchyme (Més.). — Echelle : 25 microns.

pycnotiques. Sous le cloaque, le cordon dorsal est bien marqué. Cette situation perdure encore quand les trois premiers stigmates branchiaux se marquent sur les ascidiozoïdes et que le stolon a nettement ébauché son mouvement enveloppant.

En conclusion : la cavité s'amplifie dans l'ébauche neurale, limitée par un épithélium simple; elle est toujours séparée de la cavité pharyngienne par un bouchon cellulaire; des cellules en pycnose, phagocytées, s'y décèlent; en arrière, l'ébauche neurale se continue dans le cordon dorsal de plus en plus apparent.

Le passage entre les deux cavités s'ouvre tardivement alors que les ascidiozoïdes bien séparés portent déjà l'ébauche de 5 stigmates et que la paroi du canal vibratile du cyathozoïde se couvre de cils. Le bouchon se perce par translocation cellulaire et l'abouchement au pharynx se réalise par effraction de la paroi de ce dernier. La paroi du pharynx ne s'invagine jamais et sa participation au processus est certainement réduite comme toujours chez les Tuniciers. Tout au plus pourrait-elle intervenir dans la formation du bord de l'embouchure. Celle-ci devient un entonnoir plus ou moins arrondi, à parois cubiques ciliées, qui répond au tubercule vibratile des Tuniciers en général et du blastozoïde de Pyrosome en particulier. Les cils, à peine plus longs que la hauteur de la cellule sont dirigés vers la cavité pharyngienne. Ils sont attachés à un granule basilaire. La région de l'entonnoir tranche par son épithélium cubique cilié sur le reste de la paroi endodermique à épithélium pavimenteux. Il n'est pas question de trouver trace, même sous forme d'un simple épaississement de l'épithélium, des replis péricoronaux qui, chez le blastozoïde par exemple et les Ascidies, prolongent antérieurement les bandes ciliaires marginales de l'endostyle pour se rencontrer sur la ligne médio-dorsale juste en arrière du tubercule vibratile, logé dans l'angle qu'ils créent par leur suture. Le siphon buccal est également absent et rien ne le signalera ; à l'emplacement où il aurait dû se perforer, ectoderme et endoderme restent étroitement voisins l'un de l'autre et forment la plage préendostylaire dont nous avons signalé l'existence p. 29.

Les cils vibratiles dans le canal sont longs. Ils forment une puissante chevelure occupant l'axe du canal et dirigée vers le fond (fig. 16-22).

Au point de vue des autres ébauches de l'embryon, peu de changements sont à signaler.

La cavité pharyngienne a complété sa paroi ventrale et s'est définitivement séparée de la masse vitelline. Son épithélium s'est étiré et fortement aminci. La cavité d'autre part a reculé par rapport à l'ébauche neurale. Il s'agit vraisemblablement d'un mouvement relatif des deux ébauches. Alors qu'au début de l'embryogénèse, la cavité s'avancait jusqu'à la racine du cordon dorsal, désormais, chez certains individus, elle s'arrête un peu en arrière du tubercule vibratile.

La cavité cloacale, formée par la fusion des tubes péribranchiaux en un atrium impair et repérable par son épithélium pavimenteux, va en s'amplifiant. Le siphon cloacal qui la surmonte

s'accroît rapidement et va justifier la dénomination de cyathozoïde donnée par HUXLEY à l'embryon de Pyrosome. Le haut épithélium du siphon se continue dans celui, identique, de l'épiblaste voisin. Une couche épaisse de tunicine coiffe le siphon et y pénètre, formant un bouchon faisant hernie dans la cavité cloacale sous-jacente avec un pertuis central comme chez une Ascidie, mais non fonctionnel. Le siphon cloacal est obturé et le restera

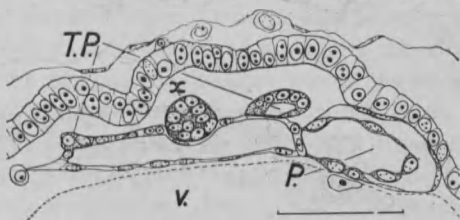


Fig. 16

Coupe transversale d'un embryon de Pyrosome au niveau du bouchon (x) où se percera l'organe vibratile. Les deux tubes péribranchiaux (T.P.) sont l'un (à gauche) confondu avec la cavité pharyngienne, l'autre (à droite), prêt de s'y ouvrir. Le cœur (P.) est différencié. V. : vitellus. — Les quatre ascidiozoïdes primaires sont individualisés et portent les ébauches des 3 premiers stigmates. — Echelle : 50 microns.

(fig. 21 et fig. d'ensemble 20-23-24). Toute musculature lui fait défaut même à l'état de mésoblaste. Toute cette région, à la suite du volume de la région cloacale, s'est écartée du vitellus, refoulé vers le pôle opposé et forme dès à présent la partie la plus volumineuse de l'embryon. Les tubes péribranchiaux se rapprochent de la paroi pharyngienne et s'y accolent. A ce niveau, les parois en regard s'amincissent (fig. 14c) et se perforent (fig. 15 et 16), créant ainsi une double communication entre les cavités pharyngienne et cloacale. Ces deux orifices ont été assimilés par JULIN à une paire de protostigmates, ce qui a permis de rapprocher le Pyrosome du Doliolum et de la Salpe.

Les relations entre les cavités pharyngienne et cloacale vont jouer leur rôle dans l'involution ultérieure de l'ébauche neurale.

Au delà de leur ouverture dans le pharynx, les tubes péribranchiaux se poursuivent, amenuisés, parfois à l'état de cordon, parfois même absents. L'asymétrie est fréquente (fig. 17).

Dans la même région, le cardiopéricarde s'est développé (fig. 14c - 17a). L'ensemble est disposé obliquement par rapport à

l'axe de l'embryon, conséquence du mouvement d'extension du péricarde lors de sa mise en place. Le péricarde reste une vésicule close, à paroi très mince, soulevée de place en place par un noyau

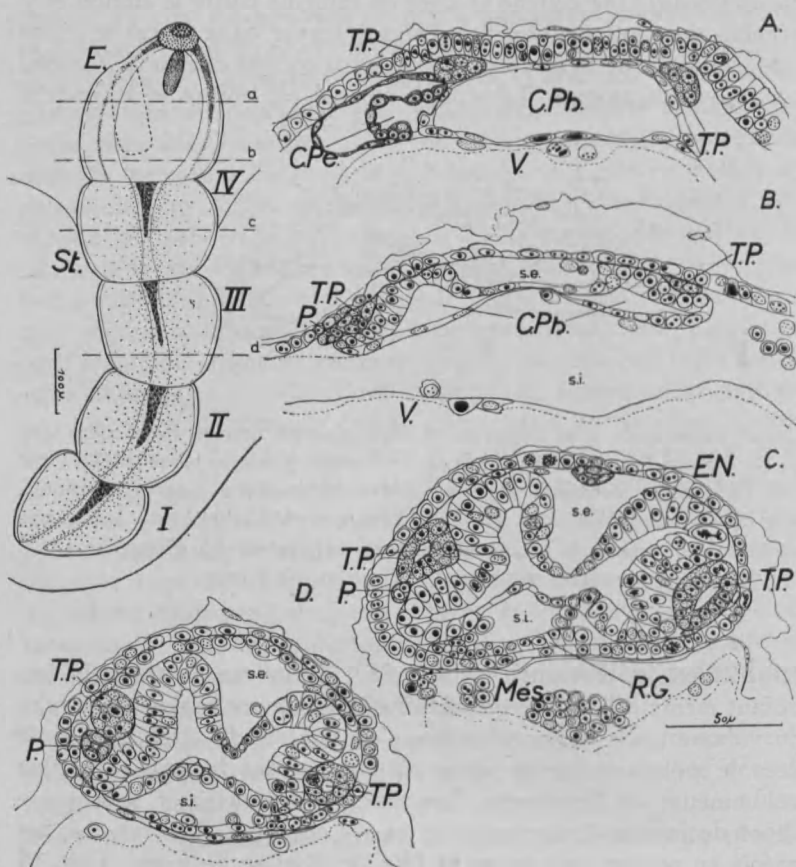


Fig. 17

Vue d'ensemble et coupes transversales sériees dans un embryon à stolon plié en S et strobilisé (cf. fig. 35). — a) Coupe passant par la cavité du péricarde (C.Pe.) dont la paroi profonde s'est invaginée et constitue le cœur. Les tubes péribranchiaux (T.P.) sont massifs à ce niveau et accolés à la cavité pharyngienne (C.Ph.). En dessous, le vitellus (V.). b) Coupe intéressant la plage buccale de l'embryon. La cavité pharyngienne (C.Ph.), très écrasée, sépare les deux sinus externe (S.e.) et interne (S.i.). Les tubes péribranchiaux (T.P.) et péricardique (P.) sont fortement réduits à ce niveau. c) et d) Coupes dans les ébauches des blastozoïdes III et IV (voir chap. III et fig. 35). — a, b, c, d : plans des coupes.



et se continuant au début par un canal, puis par un cordon grêle, extérieur au tube péribranchial droit. Le cœur proprement dit, à paroi épaisse et contractile, constituée de fibres musculaires striées, fait hernie dans la cavité. Le raphé est fondu dans la paroi pharyngienne, au point qu'on pourrait attribuer à cette dernière la fonction de fermer la gouttière cardiaque. Alors que l'orifice postérieur de celle-ci est à droite du tubercule vibratile, l'orifice antérieur s'ouvre à peu près dans l'axe de l'embryon et se continue dans le sinus hémocoelien superficiel (s.e.) délimité par l'épiblaste et le plafond pharyngien. La cavité cardiaque et le sinus sont remplis de plasma coloré en rose par l'éosine et dont la teinte met en relief le vide du péricarde. Dans les jeunes stades, le sang est dépourvu d'éléments figurés.

Un second sinus profond (s.i.) s'est ménagé par retrait de la paroi ventrale du pharynx dans la région antérieure au péricarde. Ce sinus est en relation avec les amas de cellules hémoblastiques qui occupent l'aire extra-embryonnaire.

La cavité pharyngienne, de section rectangulaire et à parois minces, mais toujours renforcée sur les flancs par les cordons péribranchiaux et péricardique, voit son rôle limité à celui d'une séparation entre deux lacunes (fig. 17b). Les cellules hémocoeliennes sont restées du type hémoblaste. Il n'y a pas de mésenchyme vrai, reconnaissable chez l'Ascidie par ses cellules à prolongements grêles, à protoplasme clair et gros noyau non nucléolé. Certaines cellules ont cependant migré dans la tunicine périphérique (fig. 16) pour y évoluer en cellules tunicales, à protoplasme étoilé, clair, à noyau non nucléolé et pauvre en chromatine.

En conclusion : la plupart des organes ou ébauches d'organes sont en place. L'organe vibratile s'ouvre par effraction de la paroi endoblastique ; la ciliature apparue dans la cavité permet de distinguer les trois régions de l'organe définitif : canal vibratile, vésicule neurale proprement dite, cordon dorsal. Il n'y a aucune trace des replis péricoronaux et du siphon buccal. La paroi pharyngienne se complète du côté vitellin. Le siphon cloacal, limité par un ectoblaste invaginé se développe en volume, mais toute musculature lui fait défaut, même sous forme de mésoblaste et un bouchon de tunicine l'obture. Les tubes péribranchiaux s'ouvrent dans la cavité pharyngienne par deux protostigmates. Le cœur est fonctionnel et le sang circule dans deux sinus superficiel et profond, séparés par la cavité endoblastique, dont c'est la seule fonction apparente.

Avec la formation du tubercule vibratile, l'ébauche nerveuse a presque atteint son degré maximum d'organisation. La structure des trois régions de l'ébauche se précise : a) la partie en relation directe avec le pharynx garde l'aspect d'un canal à parois formées de cellules portant une forte brosse de cils attachés à des granules très avides d'hématoxyline ; le calibre de cet organe est variable : la lumière se rétrécit, tout en restant réelle, au fur et à mesure qu'on s'éloigne du tubercule vibratile, tandis que les parois ont une épaisseur assez constante. Plus tard, l'organe se renflera légèrement en son milieu, rappelant ce que l'on voit par exemple chez les *Ascidies Aplousobranches* (GODEAUX, 1956 b et fig. 1). Les cils très longs et enchevêtrés qu'on aperçoit au microscope (200 x) battent énergiquement dans une direction centripète. b) La portion moyenne est et restera une vésicule dont le volume augmentera considérablement en même temps que son épithélium cubique ira en s'aplatissant. Cet épithélium ne présente rien de particulier en fait de structure. Il n'est pas cilié mais conserve ses propriétés phagocytaires. La vésicule s'ouvre en avant dans le canal vibratile. Elle ne contient rien qui se fixe et se colore par les réactifs classiques ; les corpuscules habituels s'y voient en plus ou moins grand nombre. c) Au pôle opposé au point d'arrivée du canal vibratile, la paroi de la vésicule se continue dans le cordon dorsal flanqué à gauche et à droite par les tubes péribranchiaux reliant la cavité pharyngienne à la cavité cloacale. Le cordon cellulaire passe donc dans un isthme circonscrit par ces quatre cavités. Sa structure n'a guère changé depuis sa formation précoce ; c'est toujours un cordon plein, épais de deux cellules, large d'autant, qui s'est allongé et effilé vers son extrémité libre par réarrangement cellulaire. Ses cellules, semblables à celles de la vésicule, ont l'aspect fusiforme. Ce cordon s'étire entre la cavité endodermique et la cavité cloacale, sans présenter la torsion décrite par JULIN ni montrer de différenciations ou d'épaississements rappelant les observations de SALENSKY, et va mourir contre la poche de vitellus où l'on n'observe pas l'étalement que SALENSKY qualifiait de sole motrice. Cette sole ne peut du reste exister puisque ce cordon, par son origine et sa position, répond au cordon dorsal, relique aneurale du tube médullaire larvaire chez l'*Ascidiacé* métamorphosé et ne doit pas être confondu avec le nerf viscéral repérable chez une *Ascidie* adulte.

Le développement maximum que peut atteindre l'ébauche neurale du cyathozoïde est illustré par la fig. 18 « in toto » qui

montre le canal vibratile ouvert dans le pharynx, l'ampoule bourrée de grains sombres et le cordon viscéral passant entre les cavités cloacale et pharyngienne.

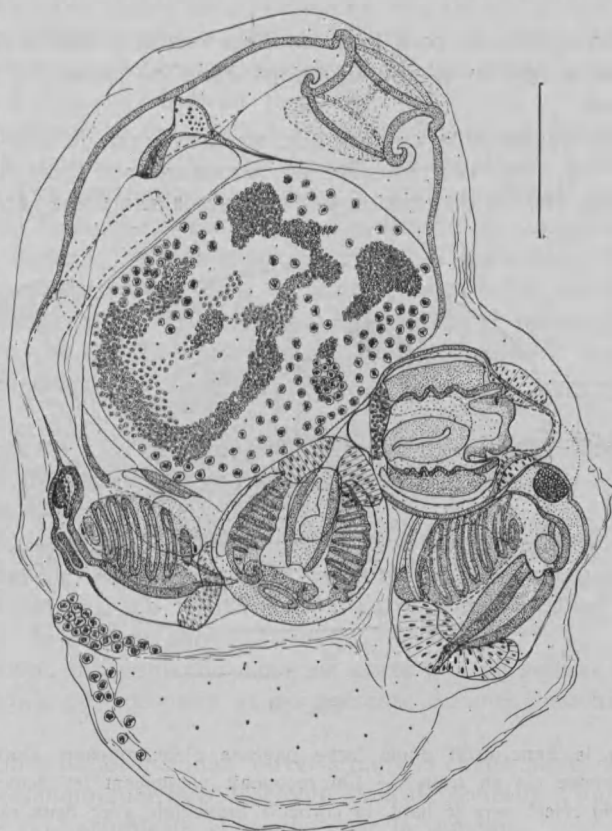


Fig. 18

Embryon avancé dont le stolon est courbé en S et en voie d'enroulement autour du vitellus. — L'embryon montre un siphon cloacal ample, obturé par un bouchon de tunicine, une cavité cloacale et une cavité pharyngienne à parois minces séparées par un isthme étroit renfermant le cordon dorsal prolongeant l'ampoule neurale (bourrée de granulations) et le canal vibratile. Le cardiopéricarde est vu par transparence. Autour du vitellus sont disposées d'innombrables cellules hémocoeliennes. — Les blastozoïdes, encore bout à bout, portent les ébauches des principaux organes : siphon buccal, endostyle, une dizaine de stigmates, complexe neural, l'anse digestive, l'éléoblaste.

Echelle : 250 microns.

En conclusion : l'ébauche neurale s'est répartie entre a) un canal à puissante ciliature, animée de battements centripètes, b) une ample vésicule à parois minces et chargée de cellules en pycnose et c) un cordon dorsal devenu long et grêle.

Les bourgeons se sont individualisés sur le stolon et sont depuis longtemps en pleine organogénèse ; la forme de l'adulte s'esquisse.

Si l'on compare le cyathozoïde au maximum de son organisation (fig. 18), avec la larve en métamorphose d'un *Amaroucium* (fig. 19), la disposition des organes s'interprète facilement.

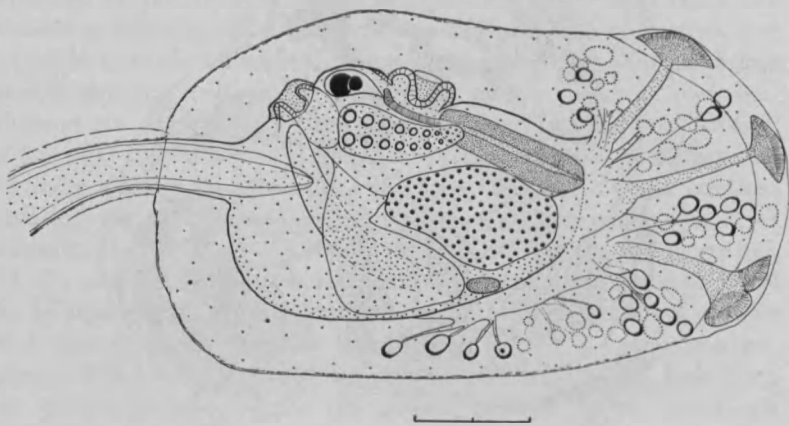


Fig. 19

Vue par le flanc droit d'une larve nageuse d'*Amaroucium*, alors que la métamorphose est en train. — On reconnaît notamment les deux siphons, l'endostyle rejeté vers le haut, la corbeille branchiale avec deux rangées de stigmates, l'anse intestinale, le péricarde. — Comme organes larvaires subsistent la vésicule cérébrale (avec ses organes des sens), la queue locomotrice, les papilles de fixation. — Echelle : 100 microns.

Chez *Amaroucium*, le siphon cloacal marque la limite dorsale et postérieure du céphalotéron de l'Ascidie ; il provient de la fusion en un atrium des orifices des cavités péribranchiales, d'origine ectoblastique, apparues sur les flancs de la larve de part et d'autre de la cavité pharyngienne et portant sur le dessin deux rangées de stigmates. Juste devant le siphon cloacal, siège l'ampoule neurale pourvue de ses organes des sens caractéristiques ; elle

se continue vers l'arrière par le tube médullaire, portant le ganglion viscéral, qui glisse sous le siphon cloacal; dorsalement à la vésicule est l'ébauche du ganglion de l'Ascidie adulte; vers l'avant, le canal vibratile relie l'ébauche neurale au siphon buccal. Ce dernier s'interpose entre l'ébauche neurale et l'endostyle rejetée dorsalement par le développement de la masse vitelline. Sous les organes dorsaux, se logent les épocardes bourrés de vitellus, l'anse digestive en formation.

Au cyathozoïde font défaut les épocardes, l'anse digestive, la queue, le siphon buccal, les organes sensoriels de la vésicule neurale. Par contre, la disposition du siphon cloacal, des trois parties de l'ébauche neurale et de l'endostyle est superposable à ce que montre l'*Amaroucium* et justifie l'orientation imposée à l'embryon dans cet exposé. Le cardiopéricarde du cyathozoïde est le seul organe véritablement différencié; il jouera un rôle important comme organe propulseur du sang pendant la période de blastogénèse.

*Résumé du § 2 :* pendant cette période, les organes du cyathozoïde se sont ébauchés et certains se sont différenciés au point de devenir fonctionnels.

L'ébauche neurale, ouverte dans le pharynx, au niveau de l'organe vibratile, se compose d'un canal muni d'une ciliature puissante, d'une vésicule volumineuse à paroi mince et d'un tractus cellulaire, le cordon dorsal.

La cavité pharyngienne close ne porte pas de siphon buccal, ni de replis péricoronaux et ne présente qu'une ébauche d'endostyle.

Les tubes péribranchiaux, ouverts dans la cavité pharyngienne, la font communiquer avec la cavité cloacale pourvue d'un siphon invaginé de l'ectoblaste et comblé par la tunicine.

Le cœur est fonctionnel et présente la structure et le renversement périodique du sens des pulsations caractéristiques des Tuniciers.

### § 3. Dégénérescence du cyathozoïde.

Cette dégénérescence se marque surtout par la régression que manifeste l'ébauche neurale dont chacune des régions est successivement touchée.

La structure de l'ébauche nerveuse subira d'abord une simplification par perte du cordon viscéral.

Comme il apparaît déjà sur la fig. 18, le cordon viscéral n'est plus dans l'axe primitif de l'ébauche, mais tend à se placer à angle droit. Les tubes péribranchiaux, dont le calibre ne cesse d'augmenter dans leur portion périneurale, continuent leur mouvement de fusion en une cavité cloacale impaire qui augmente peu à peu de volume et se rapproche de la cavité pharyngienne. Les tubes péribranchiaux qui sont ouverts dans la cavité pha-

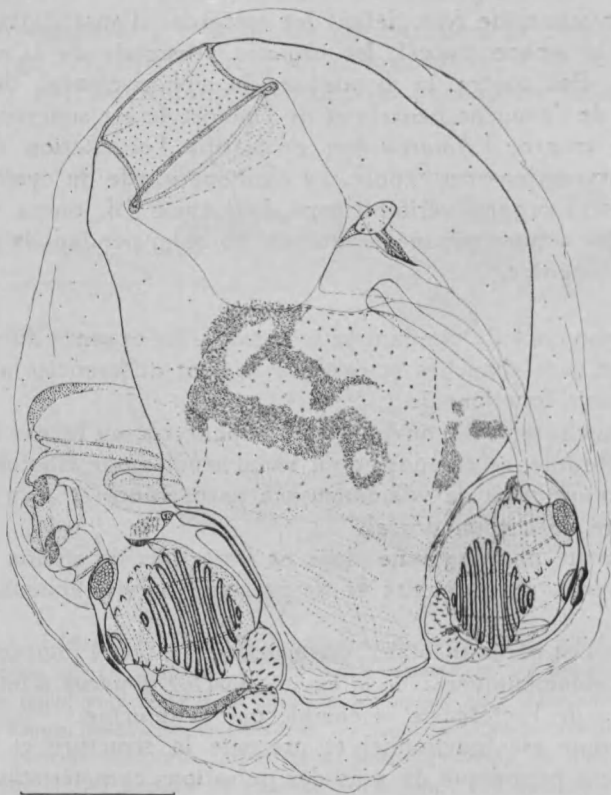


Fig. 20

Embryon avancé dont le stolon achève l'enveloppement de la gouttelette vitelline. — L'embryon montre le siphon cloacal, la cavité cloacale à peine séparée de la cavité pharyngienne, une ébauche neurale à cavité volumineuse nettement séparée de la région ciliée ; le cordon dorsal vient de se rompre. En dessous et latéralement à l'ébauche neurale et marquant le côté droit de l'embryon se trouve le cardio-péricarde. — Les blastozoïdes ont acquis une forme globuleuse et sont en voie de redressement. Ils portent les ébauches de 11 stigmates et de 2 à 3 barres longitudinales. — Echelle : 250 microns.

ryngienne, se raccourcissent progressivement. Dans ce mouvement, le cordon viscéral, peu à peu repoussé, vient se placer ventralement par rapport à la vésicule neurale et perpendiculairement au grand axe de l'ébauche (fig. 20). L'amplification de la vésicule, qui lui fait déborder le cordon, accentue encore l'image de bascule.

L'isthme délimité par les cavités pharyngienne et cloacale et les tubes péribranchiaux se resserre peu à peu autour du cordon viscéral qui finit par s'étrangler, puis se rompt.

Un tel stade limite est présenté fig. 21. Deux coupes transversales successives nous montrent le cordon viscéral coincé entre les deux tubes péribranchiaux (dont la longueur a juste l'épaisseur d'une coupe, soit 5 microns) et la vésicule avec les produits de sa phagocytose. La vésicule atteint 30 microns de diamètre, mais ses cellules n'ont guère plus de 3 microns d'épaisseur. Le tube vibratile voit son diamètre extérieur passer de 25 microns à hauteur du tubercule à 20 microns à hauteur de la vésicule, quoique son épithélium garde la hauteur constante de 7 - 8 microns. La lumière va en diminuant vers le fond et le tube est donc tronconique.

La rupture du cordon viscéral est visible sur la fig. 20 « in toto », tandis que la fig. 22 se rapporte à un individu un peu plus âgé et montre, en vue sagittale, le siphon cloacal et son bouchon de tunicine, la cavité cloacale séparée de la cavité pharyngienne sauf un pertuis étroit : l'isthme vient juste de se rompre et le nerf viscéral se réduit à un court appendice de la vésicule neurale. Après sa rupture, le cordon viscéral continue donc de déprimer temporairement la voûte des cavités devenues communes du cloaque et du pharynx et, se résorbant, disparaît sans laisser de traces.

En conclusion : *la dégénérescence du cyathozoïde est amorcée par la disparition progressive du cordon dorsal étranglé entre les cavités cloacale, pharyngienne et péribranchiales. Avec la disparition du cordon dorsal coïncident la fusion des cavités pharyngienne et cloacale et la résorption des tubes péribranchiaux.*

L'ébauche neurale reste constituée de l'ampoule et du canal vibratile. Les cils de ce dernier continuent de battre énergiquement. Sa forme en tronc de cône évasé vers le tubercule ne s'est pas altérée. Par opposition la paroi de la vésicule qui était amincie au maximum du développement tend à s'épaissir. Ainsi s'ébauche

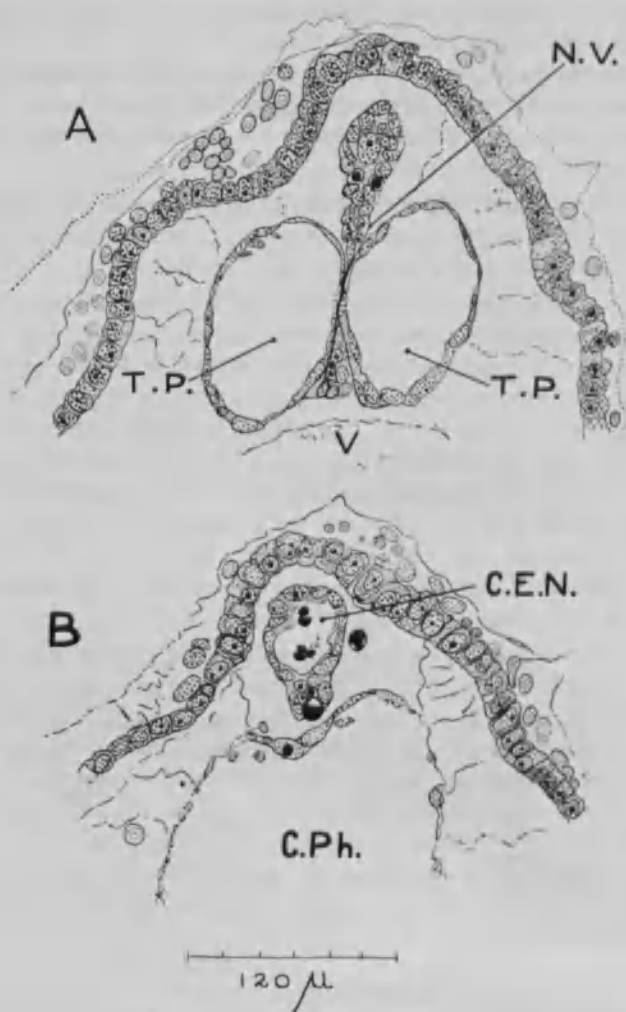


Fig. 21

Deux coupes transversales voisines dans l'ébauche neurale d'un embryon au moment de l'écrasement et de la rupture du « nerf » (cordon) viscéral (N.V.). Les tubes péribranchiaux (T.P.) ont considérablement augmenté de taille, mais sont très courts et se jettent aussitôt dans la cavité pharyngienne (C.Ph.). La fusion des cavités pharyngienne et cloacale est proche. La cavité de l'ébauche neurale (C.E.N.) renferme de multiples cellules en pycnose.



la transformation de la vésicule en une masse cellulaire compacte à contours irréguliers.

Les deux cavités pharyngienne et cloacale sont confondues et le resteront jusqu'à la disparition de l'embryon. La cavité commune est limitée par un épithélium pavimenteux, soulevé par places par les noyaux et se continuant brusquement avec l'épithélium cubique du siphon (voir fig. d'ensemble 18, 20, 22).

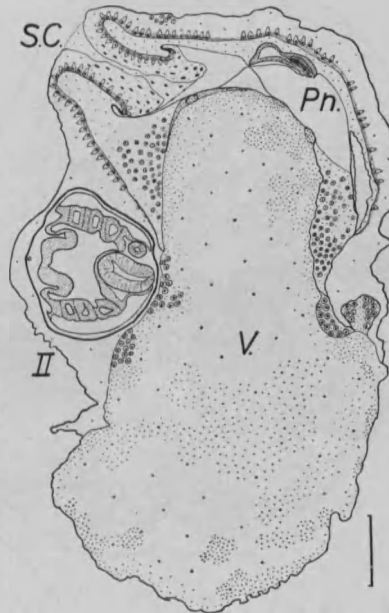


Fig. 22

Coupe sagittale d'un embryon dont le stolon s'enroule au niveau de l'équateur. Le siphon cloacal (S.C.) est bien formé, mais obturé par un bouchon de tunicine. — Le cordon dorsal est rompu, mais il reste une trace de la paroi qui séparait les cavités cloacale et pharyngienne. — Ph. : pharynx ; V. : vitellus ; II : deuxième blastozoïde. — Echelle : 100 microns.

Vers le stolon, la cavité pharyngienne, de section arrondie, côtoie le cardiopéricarde dont l'accroissement de taille a été constant (sa longueur dépassera 250 microns). Le cardiopéricarde est toujours disposé obliquement et se termine en regard du sinus périphérique du cordon vasculaire qui continue d'unir

l'embryon aux ascidiozoïdes. Dans ce stolon, la cavité pharyngienne continue de jouer son rôle de cloison entre les deux sinus.

Le pôle supérieur de l'embryon, la région circumcloacale, est tapissée par une épaisse couche de tunicine (épaisseur  $> 100$  microns). Celle-ci s'est étendue avec l'épibolie de l'ectoblaste et finit par enrober l'ensemble (fig. 23 - 24).

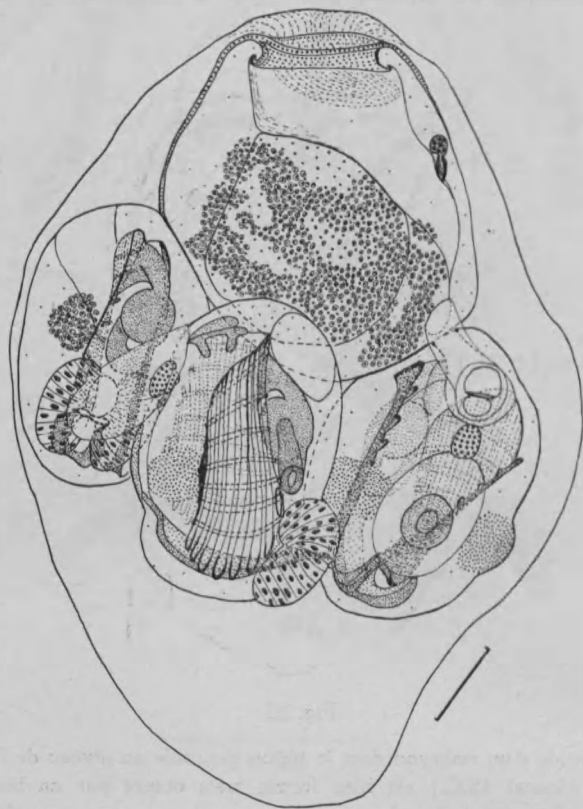


Fig. 23

Jeune colonie tétrazoïde en formation. Les quatre blastozoïdes, rangés en cercle, occupent le pôle opposé au siphon cloacal du cyathozoïde. I, II et IV sont représentés. — L'embryon montre le siphon cloacal surmontant une cavité cloaco-pharyngienne, l'ébauche neurale privée de cordon dorsal et à ampoule tassée. Le cardiopéricarde n'est pas figuré. Nombreuses cellules hémocoeliennes autour du vitellus. — Les blastozoïdes ont acquis la forme adulte, à la taille près. Ils portent maintenant de 7 à 8 barres longitudinales.

Echelle : 250 microns.

Les sinus, notamment ceux interposés entre le vitellus enveloppé par les mérocytes et l'ectoblaste, sont bourrés d'éléments sanguins. A côté des hémoblastes reconnaissables à leur gros noyau et des cellules lumineuses se trouvent maintenant d'autres cellules, telles que les pseudo-hémoblastes, à noyau beaucoup moins colorable et nucléolé et des cellules assez semblables, mais plus richement pourvues de protoplasme, les photocytes ou futures cellules lumineuses. Nous n'y avons observé ni lymphocytes ni amœbocytes hyalins.

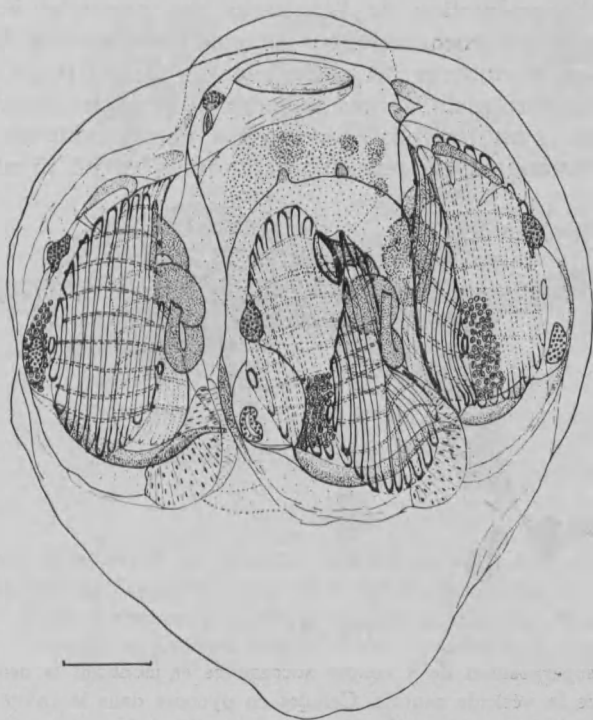


Fig. 24

Colonie tétrazoïde avancée; l'embryon a presque disparu dans le verticille de ses blastozoïdes. — Echelle : 250 microns.

En conclusion : l'ectoblaste a achevé l'enveloppement de la gouttelette de vitellus. Le cœur très actif a augmenté de taille et les sinus sont bourrés de cellules hémocoeliennes.

Pendant ce temps, la chaîne des ascidiozoïdes a poursuivi son enroulement. Il est presque achevé sur la fig. 20 et l'est complètement sur les suivantes (fig. 23 et 24). La dégénérescence du cyathozoïde de plus en plus enfoncé dans le verticille de ses ascidiozoïdes, va en s'accroissant. Cette phase est retracée par les figures d'ensemble (20, 22, 23, 24, 27, 28). Pour cette partie de l'exposé, les jalons seront définis par la taille des ascidiozoïdes et la position de l'ébauche neurale par rapport à ces derniers.

La transformation de la vésicule neurale en un amas cellulaire est liée à l'augmentation de l'épaisseur des parois et à leur mouvement de rapprochement qui se manifeste sur les flancs comme aux pôles antérieur et postérieur. Ce dernier porte alors un amas cellulaire plein, tandis qu'entre la vésicule neurale et le canal cilié, s'est interposé un canal à parois cubiques non ciliées, correspondant au rétrécissement de la cavité primitive.

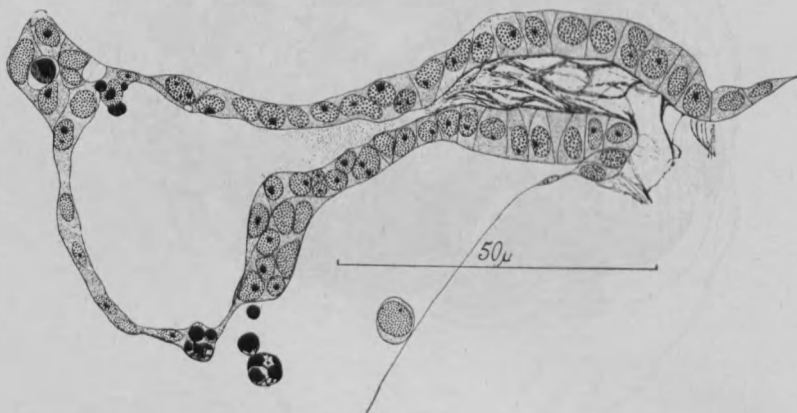


Fig. 25

obtenue par superposition de 4 coupes successives et montrant le début de l'écrasement de la vésicule neurale. Cellules en pycnose dans la cavité et la paroi neurales, l'hémocoèle. — La disposition de l'ébauche est à comparer avec le système nerveux d'une *Ascidie* (fig. 1).

Sur pièces « in toto », le canal vibratile apparaît plus long qu'en vérité. La fig. 25, composée de quatre coupes successives, montre le canal vibratile, prolongé par cette partie non ciliée débouchant dans la vésicule devenue haute et étroite et à l'extrémité postérieure de laquelle est apparu un cordon plein, qui n'a rien de commun notamment par sa position avec le cordon dorsal viscéral.

Le processus s'aggrave chez les jeunes colonies tétrazoïdes à blastozoïdes plus avancés : le canal vibratile d'aspect classique est prolongé par un cordon cellulaire qui remplace le canal non cilié après la perte de la lumière et qui se dilate en une vésicule médiane discrète à paroi épaisse et bourrée de noyaux pycnotiques (fig. 26a, b). Soit, par exemple, un canal cilié long de 60

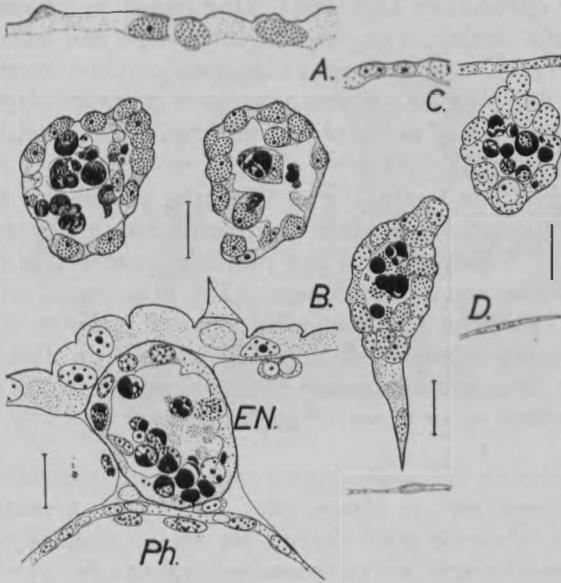


Fig. 26

Coupes transversales de vésicules neurales en voie d'atrophie progressive. Gonflement de l'épithélium (fig. 26 a - 26 b), disparition de la cavité (fig. 26 c - 26 d), formation d'un pseudo-cordon viscéral (fig. 26 c). Nombreuses cellules en pycnose dans la cavité. — Echelle : 10 microns.

microns, un isthme cellulaire plein (cavité virtuelle) de 25 microns, une vésicule de 10 microns de diamètre dont l'extrémité postérieure est un cordon cellulaire plein, long de 15 à 20 microns. Sur pièces « in toto », la vésicule peut se comparer en vue dorsale à une lame de couteau, mince, mais à face latérale large, de forme triangulaire. La volumineuse vésicule primitive a donc dégénéré secondairement par rapprochement des faces latérales et leur accollement suivant une direction centripète. Cette soudure entraîne un étirement suivant l'axe dorso-ventral avec cette con-

séquence curieuse qu'il apparaît une sorte de cordon cellulaire mimant le nerf viscéral estompé depuis longtemps (fig. 26c). Le seul rappel de la vésicule neurale disparue se trouvera dans les groupes de noyaux en pycnose. L'amas cellulaire qui s'est substitué à la vésicule se réorganise, se tasse en une masse à contours variables, formée de cellules relativement grandes, à protoplasme optiquement vide mais à noyaux chargés de gros grains de chromatine (fig. 26d). Une image de ce genre a été donnée sans commentaire par CH. JULIN dans son mémoire (fig. 17, Pl. 41). Cet amas peut, dans une certaine mesure, faire penser à un ganglion. Il est néanmoins toujours dépourvu de racines nerveuses et de substance fibrillaire et son mode de formation n'a rien à voir avec celui d'un ganglion d'Ascidiacé.

Au moment où le cloaque et l'ébauche neurale de l'embryon émergent à peine du verticille des blastozoïdes munis de 12 stigmates et de 8 barres et un peu plus âgés que sur la fig. 24, le canal vibratile apparaît inchangé, sinon plus trapu, mais l'autre partie de l'ébauche se réduit à un amas de cellules, à contours plus ou moins réguliers, de 15 à 25 microns de diamètre (fig. 26d). Cet amas bascule sous le canal vibratile ; c'est la répétition du mouvement observé sur le cordon dorsal.

*En conclusion : le cyathozoïde s'engloutit progressivement dans le cercle formé par ses blastozoïdes. La vésicule neurale a perdu peu à peu sa cavité pour devenir un amas cellulaire s'arrondissant secondairement en un pseudo-ganglion ; les cils du canal vibratile battent toujours. Le cœur est actif.*

Le cyathozoïde se réduit rapidement (cfr fig. 56 de KOWALEVSKY), mais l'ébauche nerveuse demeure inchangée même quand elle se trouve logée au niveau ou en-dessous du coude inférieur des anses digestives des ascidiozoïdes (fig. 27 et 28).

Le cyathozoïde conserve la même structure de base. Son ectoblaste l'a complètement enveloppé et un vaste sinus siège autour du reliquat de vitellus. Ce sinus est garni d'hémoblastes, de pseudo-hémoblastes et d'amoebocytes ; sur le vitellus, se repèrent, dispersés, les très grands noyaux pourvus d'un nucléole et d'abondants filaments chromatiques du syncytium des mérocytes ; le protoplasme de ces cellules n'a pas de limites précises et paraît spumeux. Marquant le pôle supérieur, siège la cavité pharyngienne très réduite qui s'appuie contre le cardiopéricarde et à laquelle s'abouche encore le tubercule vibratile. Le siphon cloacal

de l'embryon a suivi le mouvement de descente. En s'enfonçant, il a libéré la face postérieure des ascidiozoïdes primaires dont l'ectoblaste tapisse une cavité centrale, le futur cloaque commun.

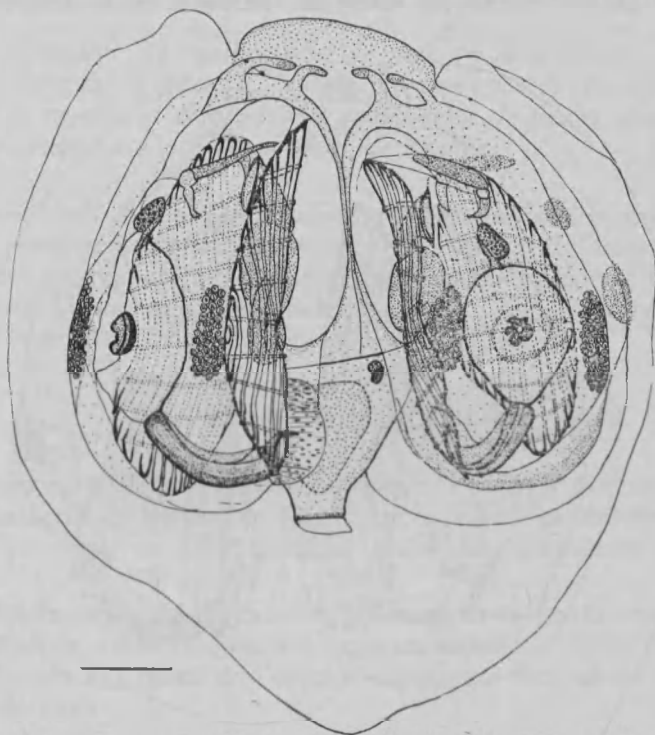


Fig. 27

Colonie tétrazoïde presque achevée. L'embryon est logé sous les anses intestinales des blastozoïdes. Le vitellus est considérablement réduit et l'ébauche neurale est compacte ; elle comprend toujours le reste de l'ampoule neurale et le canal cilié. Le cardiopéricarde, toujours fonctionnel, n'est pas représenté.

Echelle : 250 microns.

Le pédoncule vasculaire qui relie l'embryon aux blastozoïdes s'allonge considérablement, au fur et à mesure que le cyathozoïde et le blastozoïde IV s'écartent.

Au stade ultime (fig. 28), le cyathozoïde est réduit à une masse de 110-115 microns et son ébauche neurale est à hauteur des processus endostylaires des ascidiozoïdes (dont le bourgeon-

nement secondaire est amorcé (fig. 47, ch. IV, p. 123). Le canal cilié s'est ramassé ; par perte du tubercule vibratile, son extrémité antérieure est aveuglée ; l'autre extrémité est coiffée par un amas de cellules qui se distinguent par leur plus petite taille des mérocytes qui ont envahi les restes du vitellus et en activent la lyse.

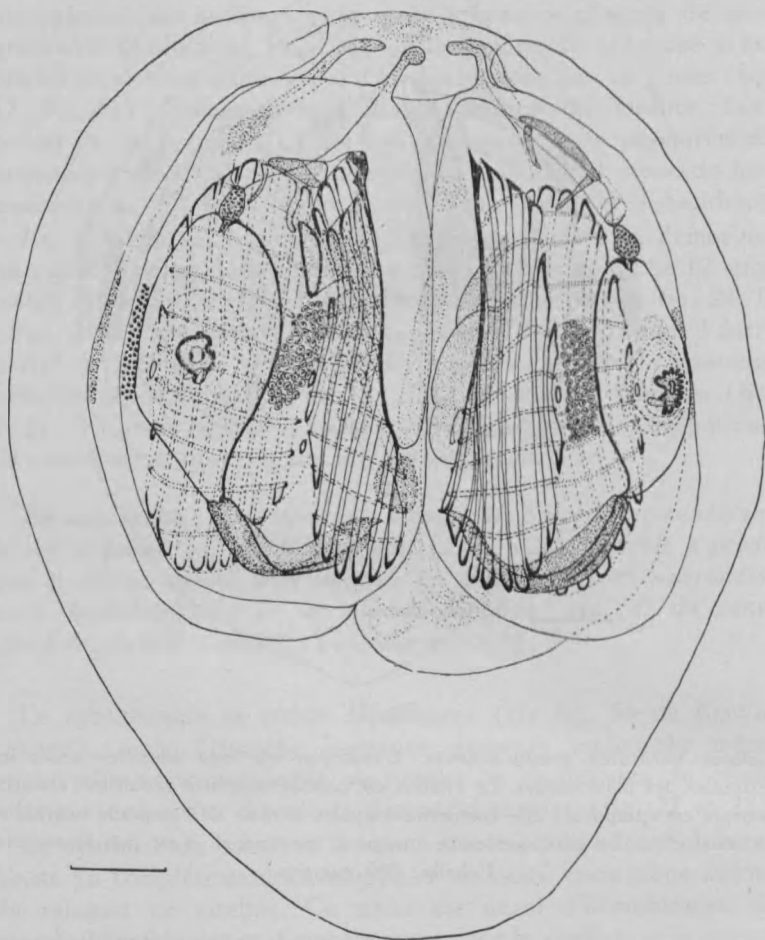


Fig. 28

Colonie tétrazoïde pratiquement achevée. L'embryon est réduit à l'état de nodule (diamètre : 120 microns) logé au niveau des endostyles des blastozoïdes. Les connexions vasculaires sont rompues entre les différents individus. L'embryon renferme l'excédent de vitellus avec les restes des divers organes, cloaque, cardiopéricarde, ébauche neurale. — Echelle : 250 microns.



A ce moment, l'embryon a perdu ses connexions vasculaires avec ses ascidiozoïdes dont les cœurs battent à leurs rythmes propres. Celui du cyathozoïde est encore actif, mais travaille à vide.

Finalement, toute trace de l'embryon disparaît.

En conclusion : le cyathozoïde, de plus en plus réduit, s'estompe. Reliquat d'ébauche neurale, cardiopéricarde et siphon cloacal se tassent et disparaissent sans laisser de traces, phagocytés probablement avec l'excédent de vitellus.

*Résumé du § 3 :* La dégénérescence du cyathozoïde se traduit par la résorption du vitellus, la disparition du cordon dorsal et des tubes péribranchiaux, la fusion des cavités cloacale et pharyngienne, l'atrophie de l'ampoule neurale. Le canal vibratile et le cardiopéricarde disparaissent en dernier lieu.

### *Conclusions du chapitre II*

Comme KOWALEVSKY le fit remarquer dès 1875, le développement de l'œuf de Pyrosome se fait sur le mode méroblastique. L'observation de ce développement amène les conclusions suivantes :

- 1° le développement est ralenti et l'épibolie de la gouttelette de vitellus ne s'achève qu'à une époque tardive ;
- 2° la plupart des tissus de l'oozoïde conservent leur nature embryonnaire ;
- 3° l'oozoïde n'acquiert qu'un nombre limité d'organes dont plusieurs ne dépassent pas le stade d'ébauche ;
- 4° toute l'existence de l'oozoïde se déroule dans l'ovaire, puis dans la cavité cloacale de l'individu géniteur. Il n'existe aucune période de vie libre.

Les organes et ébauches d'organes repérables sur le cyathozoïde sont : le siphon cloacal, les tubes péribranchiaux, l'ébauche neurale, le cardiopéricarde et la cavité pharyngienne. En périphérie de l'embryon se disposent le mésoblaste, les cellules du testa (cellules lumineuses) et, sur le vitellus, le syncytium mérocytaire. La place où devrait se perforer le siphon buccal est aisément repérée sur les individus d'âge moyen.

Tout ce qui répond à la queue du têtard de l'Ascidie fait par conséquent défaut : système nerveux, chorde, éléments muscu-

lares, endoblaste caudal, c'est-à-dire, comme l'a ingénieusement interprété JULIN, tous les organes qui apparaissent le long des lèvres du blastopore (organes parablastoporaux). Celui-ci, obturé par l'énorme goutte de vitellus, ne se ferme pas chez le Pyrosome ; le matériel présomptif de la queue n'est pas mis en place et reste dispersé (si tant est qu'il existe) le long des lèvres latérales et ventrale (ici antérieure du blastopore), précisément dans les régions où apparaît l'abondant mésenchyme embryonnaire. Cette disposition expliquerait par exemple la formation des cavités péricardiques primitives dans la région antérieure du disque, alors que chez l'Ascidie elles se créent ventralement, à la naissance de la queue.

La comparaison des dispositions des plasmes dans les œufs fécondés de l'Ascidie et du Pyrosome montre qu'on peut enlever à l'œuf d'Ascidie le croissant chordoblastique, les cornes du croissant neural, la portion du croissant mésoblastique répondant aux myoblastes de la queue et du tronc (excepté peut-être la petite région péricardique) et l'endoblaste caudal, c'est-à-dire les tissus qui sont histolysés et utilisés comme pseudo-vitellus lors de la métamorphose du têtard. Il faut y ajouter l'anse intestinale de l'adulte. À noter que manque le plume le plus aisément reconnaissable dans l'œuf d'Ascidie grâce à son pigment jaune, sa richesse en mitochondries ou ses propriétés oxydatives.

Considérons les divers organes et ébauches d'organes de l'embryon :

a) *L'ectoblaste* est constitué de cellules cubiques au pôle embryonnaire, plus plates dans les autres régions. Il est recouvert d'une couche de tunicine envahie par des cellules tunicales et particulièrement épaisse dans la région cloacale, relativement mieux développée.

b) *Les tubes péribranchiaux* se forment à partir d'invaginations de l'ectoblaste apparaissant dans la région antérieure de l'embryon et progressant vers l'arrière. Leur cavité reste tubulaire et ne présente jamais l'extension propre aux Ascidies. Par rapport aux Tuniciers fixés, leur croissance est ventro-dorsale et non dorsolatérale. Leur disposition finale, après création du siphon cloacal, n'est cependant pas fondamentalement différente de celle des cavités péribranchiales visible chez l'*Amaroucium* par exemple (voir fig. 19). Secondairement, ces tubes s'ouvrent dans la cavité pharyngienne, créant l'équivalent des prostigmates des

Ascidies et des trémas des Salpes. Ces ouvertures sont différentes par contre des orifices percés entre les deux tubes branchiaux et le pharynx chez les Appendiculaires ; selon DELSMAN (1912), ces tubes sont en effet d'origine endoblastique, contrairement à l'opinion de JULIN. Chez le Pyrosome, les portions postérieures des tubes péribranchiaux fusionnent progressivement en une cavité cloacale qui finit par se confondre avec la cavité pharyngienne, disposition propre au cyathozoïde.

c) *La cavité pharyngienne*, largement ouverte au début sur le vitellus, se ferme peu à peu à partir des bords. Elle n'est jamais fonctionnelle et son rôle consiste à séparer les sinus sanguins superficiel et profond ; la seule esquisse de différenciation se limite aux plis endostylaires affectant la paroi dorsale antérieure. En arrière de cette région, la paroi endoblastique reste voisine de l'ectoblaste ; cette plage rectangulaire est limitée par le cardiopéricarde et les tubes péribranchiaux (ou ce qu'il en reste), le tubercule vibratile et l'endostyle. Dans cette plage aurait dû se percer le siphon buccal.

d) *Le cardiopéricarde* est le seul organe complètement développé du cyathozoïde ; sa structure est celle d'un cardiopéricarde d'Urochordé : deux tubes emboîtés, soudés sur une ligne méridienne, profonde, le raphé, appliqué contre l'endoderme. Le tube interne ou cœur proprement dit a une paroi contractile à musculature striée, à renversement périodique du péristaltisme ; il est ouvert aux deux bouts dans les sinus. Il n'y a pas d'endothélium. Le péricarde est une poche à paroi mince, apparemment sans autre fonction définie que d'envelopper le cœur. La valeur de cette cavité est, nous l'avons rappelé, très discutée. Le Pyrosome ne constitue assurément pas un matériel propice au règlement du débat. Faute de pouvoir tracer la limite entre le mésoset l'endoblaste, force nous est de décider par analogie et d'attribuer la qualité de coelome à la cavité. La position même du cardiopéricarde est particulière chez le cyathozoïde ; il siège en effet à hauteur du siphon buccal alors que chez tous les Urochordés il est post-endostylaire, logé dans l'abdomen, voire au fond du postabdomen. Cette position est la conséquence de la croissance antéro-postérieure du coecum droit, avec ce résultat que le cœur se différencie en dehors de la région blastogénétique qui passera entièrement dans les ascidiozoïdes primaires (voir plus loin). De la sorte, le cœur restera en mesure d'assurer son activité hémodynamique.

e) *L'ébauche neurale* du cyathozoïde se forme entièrement aux dépens de l'ectoblaste. Une plaque du feuillet superficiel s'épaissit, se creuse d'une gouttière qui, par suture progressive des lèvres, se transforme en un cordon à lumière virtuelle, puis en un tube à lumière réelle. L'ébauche est recouverte par l'ectoblaste banal entraîné par le mouvement d'enroulement ; elle communique d'abord avec l'extérieur par un neuropore qui se rétrécit peu à peu, puis avec le pharynx par un tubercule vibratile après avoir forcé la paroi endoblastique. *L'orifice ainsi créé est indépendant du neuropore.* Les particularités du développement du cyathozoïde permettent de trancher cette question encore pendante chez les Ascidiacés.

L'ébauche neurale se partage entre trois régions à développement et signification différents. a) La région proche du pharynx, à lumière primitive, se transforme en un *canal vibratile* à parois puissamment ciliées (cils à battements centripètes) ; ce canal d'une part s'ouvre dans la cavité pharyngienne au niveau du tubercule vibratile, lui-même couvert de cils battant dans la cavité, et d'autre part conduit à b) la région moyenne de l'ébauche, à lumière secondaire, dont la cavité s'accroît progressivement en une *ampoule neurale* à paroi mince, le ganglion présumé. A l'opposé du canal, la paroi de l'ampoule se continue dans un cordon toujours dépourvu d'une cavité et qui se glisse entre la cavité cloacale et l'endoblaste ; ce cordon a la valeur d'un *cordons dorsal* ou viscéral, aneural, d'une Ascidie métamorphosée.

Nous avons déjà fait allusion à la valeur de ces trois régions de l'ébauche neurale. a) Le canal ouvert dans le pharynx est l'homologue du canal vibratile du complexe neural de l'Ascidie. b) Quant à la région moyenne, dénommée ganglion par divers auteurs (KOWALEVSKY, SALENSKY), sa position entre le canal vibratile et le cordon dorsal nous conduit à l'homologuer à la vésicule neurale dont la cavité se retrouve, plus ou moins dissimulée, en dernière analyse, dans la glande neurale de l'Ascidie adulte. Dans cette cavité auraient dû se former les deux organes des sens larvaires, l'ocelle et l'otocyste <sup>(1)</sup>. Rien de tel n'existe, même à l'état de signe discret et la vésicule reste un organe dont la paroi épithéliale a à tout instant une épaisseur uniforme et s'amincit en fonction de l'amplification de la cavité. c) L'ampoule

---

(1) La formation des organes des sens chez le tétard d'Ascidie est conditionnée par un facteur présent dans les macromères et passant dans la région caudale absente chez le Pyrosome (TUNG, MINGANTI).

n'émet aucun filet nerveux et ne porte que le cordon dorsal. Ce cordon dorsal est constitué de cellules fusiformes, indifférenciées, disposées sur deux ou trois rangs. Il n'y a aucun indice signalant la présence de zones spécialisées en ganglion et plaque neurale, comme le prétend SALENSKY, à propos des filets pairs. Outre le cordon impair, KOWALEVSKY a figuré deux filets latéraux. SALENSKY n'observe que les filets latéraux, bien que la fig. 35 de son mémoire de 1892 nous paraisse infirmer sa thèse qu'accepte néanmoins NEUMANN. L'explication de la description de SALENSKY réside probablement dans le désir de trouver dans le développement de l'ébauche du cyathozoïde un parallèle au développement de l'ébauche neurale des blastozoïdes dont la vésicule primitive se continue — (ch. III) — dans un anneau péripharyngien. JULIN n'en observe qu'un, qu'il suppose tordu, et l'assimile au cordon gauche de SALENSKY. L'idée d'une torsion du « nerf » procède d'une préoccupation analogue à celle de SALENSKY. JULIN semble avoir voulu retrouver chez le cyathozoïde la trace de la torsion caractéristique de la queue du têtard de certains Ascidiacés. En fait, les éléments latéraux sont inexistants et il n'existe que le cordon médian, non tordu. Les nerfs latéraux ne pourraient qu'émerger du ganglion qui devrait, si l'organogénèse ne s'arrêtait précocement, proliférer de la paroi dorsale de la vésicule, en écrasant celle-ci, suivant les normes classiques de la formation du ganglion chez les Tuniciers, tandis que le reste du tube neural et la vésicule se retrouveraient dans le canal vibratile et la glande neurale. Or l'ovoviviparité du cyathozoïde et l'absence de toute vie libre s'accompagnent d'une disparition de tous les organes qui impliqueraient la présence d'un ganglion nerveux, tels que musculature locomotrice ou organes des sens. Cela permet de comprendre la persistance d'une ampoule neurale volumineuse dont la disparition secondaire, suivant celle du cordon dorsal, est à relier aux processus d'atrophie de l'embryon.

L'ampoule neurale montre précocement une propriété curieuse, repérable aussi sous forme d'exemples isolés dans les deux autres portions de l'ébauche : la phagocytose d'éléments sanguins. Cette propriété se manifeste dès avant le percement du tubercule vibratile. Si nous nous tournons vers les Ascidies, des images comparables se retrouvent au niveau des glandes neurales, notamment chez *Ciona intestinalis* où PÉRÈS a observé le passage de phagocytes sanguins dans la glande, ces globules ayant été marqués au préalable par injection intrahémocoelienne d'encre de

chine. Chez le cyathozoïde, des images de phagocytose intravacuolaire sont visibles ; il y a ensuite rejet des cellules dans la lumière, où s'observent des noyaux en pycnose. Il ne peut être exclu que des cellules de la paroi soient également phagocytées, comme chez la plupart des Ascidies (PÉRÈS), bien que nous n'en ayons pas la preuve. Sauf dans les phases initiales de l'embryogénèse, il n'y a pas d'images de mitose dans la paroi neurale : c'est un fait général chez les Ascidies.

L'ampoule neurale du cyathozoïde est l'équivalent d'une glande neurale d'Ascidiacé. Les deux organes ont non seulement une origine embryonnaire identique, mais encore des propriétés physiologiques comparables.

L'ampoule neurale garde néanmoins un aspect inachevé, avec son ample cavité, qui est habituellement masquée chez les Ascidies par invasion de cellules desquamées de la paroi, mais que nous avons pu mettre en évidence au moyen d'encre de chine chez les *Polyclinidae* (GODEAUX, 1956 b) : les Ascidies ayant été placées au contact d'une suspension de mélanine, celle-ci parvint à la glande grâce à la disposition anatomique du complexe neural et se retrouve bientôt sous forme de poussières ou de conglo-mérats intra-vacuolaires dans toute la masse de l'organe.

Le tassement secondaire de la vésicule en un nodule cellulaire plein survenant après la disparition du cordon dorsal, est une étape propre au cyathozoïde et annonce la disparition de l'organe.

Quelle est la signification du cyathozoïde dans un cycle biologique de Tunicier ? « A priori », elle correspond à celle d'un individu arrêté au stade neurula jeune, antérieur même à la formation de la queue. Cependant les rares organes qui s'ébauchent plus ou moins complètement sont des *organes d'Ascidie métamorphosée*, stade atteint d'emblée par l'embryon. Si l'on a pu rapporter au bourgeonnement hâtif le ralentissement et l'arrêt précoce du développement et le maintien d'un aspect embryonnaire, on doit également remarquer que l'ovoviviparité du Pyrosome crée pour son embryon une situation équivalente à une fixation, état secondaire que l'Ascidie n'atteint qu'après une métamorphose régressive spectaculaire entraînant la disparition d'organes énumérés plus haut et qui manquent d'emblée à l'oozoïde de Pyrosome, dont le stade larvaire libre est entièrement escamoté et n'a laissé aucune trace. L'ontogénèse est condensée.

Chez le cyathozoïde au maximum de son développement, le faciès de l'Ascidie métamorphosée se retrouve aisément.

L'espace interosculaire repéré grâce au siphon cloacal et à la plage buccale est réduit comme chez l'Ascidie.

L'ébauche neurale est constituée d'un tubercule vibratile, d'un canal vibratile, d'une glande neurale et d'un cordon dorsal neural, comme chez tout Ascidiacé adulte, quoique le ganglion, d'ailleurs superflu pour un être immobile, fasse défaut. Les organes sensoriels n'apparaissent pas parce que le système nerveux atteint d'emblée une étape de développement postérieur à leur dégénérescence chez l'Ascidie. Le cardiopéricarde est aussi typique que celui de l'animal adulte. Les tubes péribranchiaux courent de part et d'autre du pharynx dont la paroi est percée d'une paire de protostigmates, orifices simples. Le système digestif est peu développé, tout en comportant une ébauche d'endostyle ; il ne joue aucun rôle dans la nutrition qui est assurée par le système hémocoelien aux dépens du vitellus.

*P. vitjasi* vient à l'appui de notre interprétation de la signification du cyathozoïde de *P. atlanticum*. Si ses blastozoïdes se rapprochent de ceux des *Pyrosoma fixata*, le cyathozoïde acquiert une structure d'Ascidie plus caractérisée que celui de l'espèce que nous étudions (IVANOVA-KAZAS, 1956). Ses deux siphons se forment, s'ouvrent quoique non fonctionnels ; entre-eux se loge le complexe neural sur lequel IVANOVA-KAZAS donne malheureusement peu de détails, mais qui semble complet avec ganglion, glande neurale et canal cilié. La branchie porte de 10 à 13 paires de stigmates non ciliés et 4 à 5 paires de vaisseaux (barres) longitudinaux parallèles à l'endostyle qui occupe sa place classique mais ne montre aucun signe de différenciation histologique. Sous la corbeille branchiale siège une anse digestive complète, pourvue même d'une glande pylorique. Le cœur, logé à droite, est pourvu de fibres musculaires striées et est fonctionnel.

C'est en accentuant ces images de réduction que l'on peut passer théoriquement du cyathozoïde de *P. vitjasi* à celui de *P. atlanticum*.

L'évolution de l'oozoïde du Pyrosome peut se concevoir de la façon suivante : primitivement de l'œuf sortait une larve nageuse qui en se fixant acquérait la forme ascidienne classique. Cette Ascidie bourgeonnait ensuite un complexe colonial, en perdant peut-être la possibilité de se reproduire par voie sexuée, faculté réservée aux blastozoïdes (cf. *Distaplia*). Cette colonie était pélagique ou le devint secondairement. Les larves émises par le *cormus*, non adaptées à une vie pélagique prolongée, n'auraient pu trouver à se fixer. La persistance d'un stade nageur libre se

présente comme un facteur défavorable. Au contraire, la tendance à l'extension de la durée de l'incubation allant jusqu'à l'ovoviviparisme avec disparition du stade larvaire, permettant la blastogénèse précoce d'individus pélagiques, était avantageuse.

Les Tuniciers à divers niveaux de leur histoire présentent des exemples semblables à l'une ou l'autre étape de cette évolution hypothétique. Les cas d'ovoviviparité sont fréquents tant chez les Ascidies simples que les Ascidies coloniales : il y a toujours accumulation de vitellus ; la généralité permet d'y voir une conséquence de l'incubation, plus qu'une préadaptation écologique fortuite. La larve s'échappe en nageant de la cavité incubatrice. Dans le cas des *Didemnidae*, elle a même élaboré un ou plusieurs blastozoïdes que l'on ne distingue de l'oozoïde que par l'absence des organes sensoriels dans l'ampoule neurale. Chez les *Polycitoridae*, la blastogénèse se manifeste chez la larve éclosée. Le stade larvaire peut également être assez discret et ne se révéler qu'après une étude soignée des embryons.

Les larves anoures de certaines Molgules, étudiées par DE LACAZE DUTHIERS (1874) et DAMAS (1902) sont des exemples de condensation embryogénétique aboutissant à la libération d'Ascidies métamorphosées. *Anurella roscovita* (*Molgula occulta*, LACAZE-DUTHIERS) émet de petites Ascidies se déplaçant par glissement. Les traces d'un système nerveux caudal, de la chorde, des éléments musculaires ont cependant été retrouvées par DAMAS (1902) chez *Molgula* (*Anurella Bleizi*) ; mais cette queue ne se développe pas et se résorbe bientôt (« Réserve Kugeln » de KUPFFER) ; dans le céphalotéron, le système nerveux larvaire n'atteint pas un degré de différenciation avancé, entrant en régression dès que la vésicule neurale dépourvue d'organes des sens est ébauchée ; il n'y a pas de ganglion viscéral et le tube médullaire se transforme en cordon dans la région cloacale, tandis que le canal de la glande neurale s'est ouvert au niveau du tubercule vibratile et que les deux siphons et la tunique ont fait leur apparition.

La structure du cyathozoïde est la résultante de deux actions :

- a) une condensation du développement escamotant la période larvaire de l'Ascidie ;
- b) un ralentissement puis un arrêt précoce de la phase de différenciation des organes.

### Résumé du chapitre II

On distingue deux grandes périodes dans la vie du cyathozoïde.

- 1° l'organogénèse et la différenciation plus ou moins poussée de quelques organes ;
- 2° la dégénérescence progressive de l'individu.

#### Première période.

- a) l'ébauche neurale résulte de l'invagination en gouttière d'une plaque ectoblastique. Son mode de formation, typique des



chordés, justifie l'orientation de l'embryon. L'ébauche se répartit entre a) un *canal* cilié débouchant dans le pharynx par l'organe vibratile, b) une *vésicule* ample et à parois minces et c) un *cordon* aneural, homologues respectivement au canal vibratile, à la glande neurale et au cordon dorsal des Ascidiacés. Le canal vibratile est la seule région de l'ébauche neurale à atteindre à une structure différenciée ;

b) les tubes péribranchiaux confluent en une cavité cloacale, pourvue d'un siphon cloacal d'origine ectoblastique et obturé par un bouchon de tunicine. Ces tubes s'ouvrent dans le pharynx par une paire de protostigmates ;

c) le pharynx porte les protostigmates et l'organe vibratile. Ses parois sont indifférenciées et le repli endostylaire n'est qu'une esquisse d'organe. Il n'y a pas trace, chez l'oozoïde de *P. atlanticum*, de siphon buccal et des replis péricoronaux ;

d) le cardiopéricarde, déplacé sur le flanc droit, est le seul organe complètement différencié du cyathozoïde ; il a la structure du cœur des Tuniciers et en présente le renversement périodique des contractions. Il lui incombe d'assurer la circulation sanguine — et partant la nutrition — dans le complexe oozoïde-blastozoïdes ;

e) il n'apparaît ni musculature, ni anse digestive, ni tissu germinal.

La structure du cyathozoïde se caractérise par la persistance du caractère embryonnaire de la plupart des organes. Simplifiée à l'extrême, elle se limite à la ségrégation des matériaux intervenant dans la constitution du stolon (ch. III). Elle est la résultante d'une accélération du développement avec escamotage du stade larvaire et d'un ralentissement puis d'un arrêt précoce de l'organogénèse.

### *Seconde période.*

La dégénérescence du cyathozoïde est jalonnée par les disparitions successives des diverses structures énumérées ci-dessus. Elle est annoncée par l'absorption des tubes péribranchiaux par la cavité cloacale qui fusionne avec la cavité pharyngienne. Le cordon dorsal, écrasé, disparaît. La vésicule neurale se flétrit et ses parois se ramassent en un nodule. Le vitellus progressivement enveloppé par l'hémocoèle de l'embryon est assimilé peu à peu. Le cardiopéricarde et le canal vibratile, seuls organes vrais, persistent jusqu'à la fin et sont résorbés avec l'excédent de vitellus.

### Chapitre III

#### LES ASCIDIOZOÏDES PRIMAIRES

##### *Aperçu bibliographique.*

La structure du stolon primaire a été analysée par KOWALEVSKY dès 1875 et ses successeurs se sont en général ralliés à ses vues. Les seules discussions qui ont surgi ont porté sur le mode de formation du cardiopéricarde des ascidiozoïdes primaires et sur l'origine et le développement de l'ébauche neurale.

Au moment où la paroi dorsale antérieure de la cavité pharyngienne se plisse en endostyle (KOWALEVSKY), l'embryon s'étire et prend un aspect ovalaire ; l'accroissement de taille se fait principalement au profit de la région endostyulaire qui passe tout entière dans le stolon et se répartit ensuite entre les quatre ascidiozoïdes primaires. Dans le doigt de gant qui se soulève peu à peu du vitellus, se trouve le coecum pharyngien flanqué des prolongements des tubes péribranchiaux et péricardique qui, après s'être avancés vers le bord postérieur du disque embryonnaire, s'allongent également dans l'autre direction. Des cellules hémocoeliennes se répartissent dans les lacunes siégeant entre ecto- et endoblaste.

Dans un second mémoire sur le Pyrosome, SALENSKY (1892) a décrit en détail la formation et la croissance des ascidiozoïdes. Pour cet auteur, le stolon n'est formé que des prolongements ecto- et endoblastiques du cyathozoïde, de ses tubes péribranchiaux et ses cellules hémocoeliennes. Le stolon se coupe en quatre ascidiozoïdes, ayant en commun l'ectoblaste, la cavité pharyngienne, les sinus sanguins. Un quatrième pli ectoblastique passant entre le cardiopéricarde du cyathozoïde et l'endostyle sépare l'embryon du blastozoïde proximal ; il se forme à ce niveau un cordon vasculaire, où la cavité pharyngienne sépare le sinus superficiel du sinus profond, comme KOWALEVSKY l'a esquissé sur la fig. 53.

SALENSKY, NEUMANN, JULIN, BERRILL ont observé que les tubes péribranchiaux se dilatent en chambres à parois amincies, s'appliquant contre les flancs de la cavité pharyngienne avant de se plisser en ébauches des stigmates. Selon JULIN (1904a), l'en-

semble des stigmates provient de la subdivision d'un proto-stigmate. Les chambres péribranchiales se rejoignent sur la ligne médiane, côté vitellus (la future face postérieure du zoïde) et y crée la cavité cloacale qui s'ouvrira ultérieurement dans le cloaque commun de la colonie, au travers du siphon cloacal. Le reste de la cavité pharyngienne donnera du côté superficiel (côté ventral de l'ascidiozoïde constitué) le sillon endostylaïre et du côté profond, à partir d'une invagination double, l'anse digestive interposée entre pharynx et cloaque. Du côté proximal de l'endostyle se perfore le siphon buccal, néoformé.

En ce qui concerne le péricarde, SALENSKY n'a pas observé l'intervention du tube péricardique dans le stolon et admet que le péricarde se creuse secondairement dans un amas de cellules mésenchymateuses hémocoeliennes qui forment d'autre part l'éléoblaste, ce qui correspond à une époque très postérieure à la strobilisation du stolon ; l'ébauche péricardique serait double, le tissu symétrique du péricarde définitif devenant tissu germinal (« Keimstock »). JULIN (1912), sans s'y attarder, tient pour très probable la formation de l'organe cardiopéricardique des ascidiozoïdes primaires aux dépens d'un tronçon du tube cardiopéricardique droit du cyathozoïde. NEUMANN, reprenant la question, est arrivé à une conclusion identique et a de plus interprété les images publiées par SALENSKY qui aurait pris les parois distales des cavités péribranchiales pour des ébauches péricardiques. BERRILL (1950a) n'a pu identifier avec certitude de cordon péricardique dans le stolon, mais se rallie à l'opinion de ses prédécesseurs. Un léger doute néanmoins subsiste puisque en vérité NEUMANN semble avoir suivi l'ébauche péricardique pendant toute son existence. Nous aurons donc à revenir sur cette question. Cependant, chez *P. ellipticum*, IVANOVA-KAZAS a observé un stolon primaire <sup>(1)</sup> enfermant les prolongements des tubes péribranchiaux et du cardiopéricarde.

C'est à propos du système nerveux que les opinions les plus contradictoires ont été avancées, au point que l'on peut dire que chaque chercheur s'est trouvé en désaccord avec ses prédécesseurs. Nous exposerons les diverses conceptions successivement.

Les renseignements fournis par HUXLEY et VOGT ne concernent que des individus bien formés et sont muets sur l'origine

---

(1) Ce stolon primaire s'enroule autour du vitellus en sens contraire du stolon de *P. atlanticum* (IVANOVA-KAZAS, 1956, fig. 3 B, p. 1195).

des ébauches <sup>(1)</sup>. KOWALEVSKY a tout d'abord observé (p. 618) l'hiatus existant entre l'ébauche neurale de l'embryon et celle des ascidiozoïdes ; les deux ébauches naissent indépendamment. Deux coupes se rapportant à des stolons en voie d'allongement et strobilisés montrent le coecum pharyngien et son endostyle dans les plis desquels se logent sur les côtés les tubes péribranchiaux et péricardique et au milieu, près de l'ectoblaste, la section d'un tube : l'ébauche neurale des ascidiozoïdes primaires. Il ne se prononce pas sur son origine. Plus tard, l'ébauche neurale de chaque ascidiozoïde devient pyramidale et KOWALEVSKY la représente s'ouvrant dans la cavité pharyngienne ; en fait l'utilisation de pièces « in toto » l'a conduit à une interprétation inexacte de l'image, comme nous le verrons.

Pour SALENSKY (1892), les systèmes nerveux des blastozoïdes naissent indépendamment les uns des autres, sous forme d'une invagination de l'ectoblaste, juste en arrière de l'étranglement qui sépare deux blastozoïdes voisins et à une époque du développement marquée par une strobilisation et une incurvation déjà nettes du stolon (stade H de SALENSKY).

L'invagination de l'ectoblaste présenterait une fente étroite que SALENSKY considère comme l'homologue du neuropore. L'ébauche nerveuse, devenue indépendante, se transforme en une vésicule de section triangulaire, à parois épithéliales et dont la pointe est dirigée vers le bout distal du stolon : elle pousse un prolongement ventral qui s'ouvre temporairement dans le pharynx (canal vibratile) et deux prolongements creux, antérieurs et latéraux, qui enveloppent le tube endoblastique avant de se souder l'un à l'autre (futurs nerfs latéraux, selon cet auteur). Secondairement, la paroi dorsale de l'ampoule neurale prolifère et comble entièrement la cavité, y compris celle du canal vibratile. Cet organe primitif est ensuite remplacé par un canal vibratile définitif, dérivé cette fois de l'endoderme. Tandis que le ganglion accroit considérablement son volume, la substance fibrillaire fait son apparition, bientôt suivie par les nerfs. L'organe vibratile définitif se développe et la glande neurale se précise en-dessous du ganglion.

JULIN (1912) ne fait qu'une brève allusion au système nerveux des ascidiozoïdes qu'il pense être d'origine ectodermique (p. 831-832).

---

(1) Il en est de même pour *P. vitjasi* dont ne sont connus que des embryons avancés à stolon strobilisé (IVANOVA-KAZAS).

Peu après, NEUMANN (1913), étudiant le matériel de la « Tief-See-Expedition », reprend la question et se rallie, mais avec réticence, à l'opinion de SALENSKY concernant le mode et l'époque de formation des ébauches neurales des blastozoïdes. Il rappelle du reste l'observation de KOWALEVSKY de la présence des ébauches neurales des ascidiozoïdes chez des embryons plus jeunes que le stade F de SALENSKY et dont le stolon n'est pas encore strobilisé. NEUMANN admet que les ébauches confluent secondairement et n'étaient les conclusions de SALENSKY, il opinerait pour une origine mésoblastique. Il n'apporte cependant aucun élément nouveau et dans sa revue de 1935 (Hdb. de KÜKENTHAL et KRUMBACH), se borne à rappeler les conceptions de SALENSKY qu'il estime appuyées par JULIN (1912) et lui-même (1913). DAWYDOFF, dans son traité d'embryologie (1925), se rallie à la manière de voir de SALENSKY. Par contre, BERRILL (1950) considère que l'ébauche neurale se délamine de l'ectoderme médio-dorsal et progressivement de la base vers le sommet du stolon.

En conclusion : *d'après la littérature, l'ébauche neurale du cyathozoïde ne donne pas naissance aux ébauches correspondantes des ascidiozoïdes ; celles-ci pourraient dériver de l'ectoblaste par un processus encore obscur, soit séparément, soit aux dépens d'un blastème commun.*

La phrase de NEUMANN, reprenant l'opinion de SALENSKY, « dass die Frage nach der Entstehung des Nervensystems in den Primärascidiozooiden zu schwierigsten in der vergleichenden Embryologie gezählt werden muss » (1913, p. 353), reste toujours valable.

### *Observations personnelles*

Nos observations ont porté sur plusieurs séries d'embryons allant du stade de disque embryonnaire aplati sur la gouttelette du vitellus jusqu'au stade de colonie tétrazoïde à cyathozoïde complètement atrophie.

#### *§ 1. - Formation et mise en place du stolon.*

L'individu choisi comme base de départ est un embryon long de 420 microns environ et toujours aplati sur le vitellus (fig. 10).

Cependant la cavité pharyngienne est déjà séparée de ce vitellus par un épithélium très mince au centre du disque embryonnaire mais très épaissi dans la région antérieure, stolonifère. La paroi dorsale de la cavité pharyngienne porte les plis de l'ébauche endostyloïde. Sur les côtés de la cavité pharyngienne se logent le cardiopéricarde et les tubes péribranchiaux. L'ectoblaste recouvre l'ensemble, mais n'esquisse aucune tendance à l'enveloppement. A peine se soulève-t-il. Il n'y a donc pas encore de stolon, au sens strict, mais en fait tous les éléments qui interviendront dans sa constitution sont déjà en place.

Vue d'ensemble de l'embryon et la série des coupes transversales d'arrière vers l'avant. Les coupes montrent, dans la région du cyathozoïde, les images habituelles :

a) les tubes péribranchiaux, allant d'un bout à l'autre du germe ; leurs orifices, au delà du neuropore, sont encore distincts. Leur lumière est réelle et de section assez constante ;

b) le péricarde a atteint le niveau de la lèvre antérieure du neuropore et tend à s'insinuer entre le tube péribranchial et le pharynx (fig. 11a) dont la paroi ventrale est incomplète à ce niveau. Plus en avant, le péricarde se continue dans un tube assez étroit, placé latéralement et extérieurement au tube péribranchial. Ce tube péricardique permet de repérer le côté droit de l'embryon ;

c) entre le futur cardiopéricarde et le repli endostyloïde, ecto- et endoblastes, épithéliums minces, sont étroitement accolés sur une longueur de 50 microns ; cette aire indique la place du siphon buccal. Son bord antérieur, voisin de l'endostyle, marque la limite de l'embryon et de son stolon (fig. 11b).

Dans la région stolonifère, si l'ectoblaste offre peu de changements, par contre l'endoblaste forme une paroi continue qui s'épaissit, devient colonnaire et se plisse (plissements et la disposition relative des différents coeca, fig. 11c). Dans l'espace triangulaire délimité par l'ectoblaste et le pli médian de l'endostyle, se loge un cordon de 170 microns de longueur, à limites assez nettes, large de plusieurs cellules, sur double rang. Ce cordon s'amenuise et se désorganise dans la région tout à fait antérieure où, abandonnant son caractère épithélial, il dépasse les divers coeca avant de se fondre dans le mésoblaste, soulignant le périmètre embryonnaire (fig. 11d). A ce niveau, uniquement, se dessine une tendance discrète au soulèvement et à l'individualisation du stolon ; partout ailleurs, l'embryon est étalé sur le vitellus.

Le cordon médian est, nous le verrons plus loin, l'ébauche commune des complexes neuraux des quatre ascidiozoïdes primaires. Cette ébauche est de plus d'origine *mésoblastique*, dérivant de cellules qui se groupent et s'ordonnent au fur et à mesure de la formation du stolon. Le processus endostyloïde s'avance en enfonçant et repoussant l'arc mésoblastique. Au stade considéré, le cordon neural est déjà constitué de deux assises cellulaires, entre lesquelles règne une cavité virtuelle dont il sera question ;

l'assise inférieure est formée de cellules un peu plus plates que celles de l'assise supérieure.

En conclusion : *alors que l'embryon est toujours étalé sur le vitellus, les éléments constitutifs du stolon se mettent en place au bord antérieur du disque. Ce sont : un coecum endoblastique à paroi dorsale plissée à la façon d'un endostyle rudimentaire, les prolongements des tubes péribranchiaux (ectoblastiques) et péricardique (coelomique), les cellules du mésenchyme. Dans les replis de l'endostyle, sous l'ectoblaste, siège un cordon cellulaire longitudinal d'origine mésoblastique.*

Avant de passer à l'étude des embryons plus âgés, recherchons les premières traces du cordon chez les individus plus jeunes.

Comme nous l'avions déjà signalé au chapitre précédent, les premiers signes de la blastogénèse se manifestent à une époque reculée et plus tôt que nos prédécesseurs ne le supposaient.

La fig. 6 décrite p. 26 montre la cavité coelomique impaire en voie de glissement vers la droite, tandis que sa paroi gauche se confond avec un amas cellulaire aux cellules lâchement accolées dans lequel nous retrouvons le mésoblaste axial de SALENSKY, provenant de la désagrégation des parois coelomiques, qu'il oppose aux amas mésoblastiques périphériques.

Les images se précisent sur un second embryon à endostyle bien marqué (fig. 7). Dans ses replis, se loge un cordon triangulaire, nettement séparé des tissus avoisinants et qui en avant se continue dans un amas cellulaire occupant la place du mésoblaste axial, amas qui, devant le coecum pharyngien, se fond dans le mésenchyme périphérique.

Les embryons semblables ou plus âgés, mais toujours aplatis sur le vitellus, ont tous la même disposition générale. *Les deux ébauches neurales de l'embryon et du stolon sont et resteront séparées par la plage plus ou moins étendue correspondant au siphon buccal de l'embryon.* Secondairement, le cordon triangulaire s'aplatit en un ruban large et mince. C'est dans la portion la plus âgée, proximale que l'on trouve cette image. Vers l'extrémité distale, au contraire, les cellules ont des relations plus lâches et prennent peu à peu l'aspect des cellules libres, étoilées, du mésenchyme embryonnaire. Le cordon triangulaire, relativement volumineux, s'applique étroitement aux tissus voisins, mais il reste toujours possible d'en tracer les limites. Nous n'avons pu observer le passage dans ce cordon de cellules ectoblastiques ou

endoblastiques, à la suite d'une mitose ou d'un glissement cellulaire. Par contre, des relations étroites paraissent exister entre le cordon et des cellules hémocoeliennes qui se glissent dans tous les espaces vides entre les diverses ébauches.

Le cordon neural s'allonge grâce à l'activité mitotique de ses cellules, par apport de cellules mésoblastiques à son extrémité distale et selon toute vraisemblance de cellules qui le côtoient dans l'hémocoèle.

Ces processus sont reconnaissables aussi longtemps que le stolon n'aura pas atteint sa longueur caractéristique et entrepris sa strobilisation. L'endostyle paraît exercer une influence inductrice sur le cordon qui se différencie à mesure que l'endostyle entre dans le croissant mésoblastique.

En conclusion : *la période de préblastogénèse débute avec l'apparition de l'ébauche endostyloïde ; l'amas cellulaire qui se faufile entre l'endostyle et l'ectoblaste trouve son origine dans le mésoblaste antérieur ; c'est l'ébauche neurale commune des quatre blastozoïdes primaires ; elle s'allonge à mesure que le stolon se constitue.*

Pendant cette période, le stolon se soulève à partir de son extrémité libre, s'enveloppe d'ectoblaste et se libère du vitellus progressivement d'avant en arrière. Le processus est lent et s'arrêtera à la naissance de l'endostyle, c'est-à-dire à la limite séparant l'embryon de son stolon.

*Conclusion du § 1 : La constitution du stolon* est celle définie par KOWALEVSKY, NEUMANN et JULIN. Outre l'ectoblaste et le coecum pharyngien, s'observent les tubes péribranchiaux et péri-cardique, les cellules hémocoeliennes. Toutes ces ébauches d'organes dérivent des organes correspondant de l'embryon et nous ne pouvons que reprendre cette phrase de JULIN qui constate que « toute l'organogénèse des ascidiozoïdes primaires se réalise en conformité stricte avec la théorie des feuilletts » (p. 776). Seul le système nerveux échappe à cette loi.

Il convient de distinguer deux faces au stolon : une face superficielle le long de laquelle se loge l'endostyle et une face profonde proche du vitellus.

L'enveloppement du stolon par l'ectoblaste modifie la forme de l'organe. De lenticulaire qu'il était, le stolon devient cylindri-



que et la disposition primitive des ébauches s'en trouve quelque peu altérée. L'axe est toujours occupé par la cavité du coecum endoblastique ; la voûte est invaginée dans la cavité, tandis que les flancs sont repoussés par les tubes péribranchiaux et le tube péricardique. Ce dernier, primitivement placé à l'extérieur du tube péribranchial droit, lui devient ventral ; les deux tubes conserveront ces positions relatives. Le glissement est progressif et se fait parallèlement à l'enveloppement du stolon par l'ectoblaste. Il est à remarquer que la flexion du stolon, qui correspond à un allongement différent des faces latérales de ce dernier, laisse le tube péricardique au bord extérieur.

En conclusion : le stolon prêt à se strobiliser est devenu peu à peu cylindrique ; les tubes péribranchiaux et péricardique se sont glissés le long des flancs du coecum endoblastique et s'y encastrant.

## § 2. - Fragmentation du stolon. - Son enroulement.

Chez les individus à stolon en doigt de gant, trois inflexions transversales superficielles au début puis s'approfondissant au point que leur présence retentira sur les organes les plus internes, vont étrangler le stolon et le répartir entre les quatre ascidiozoïdes constituant la colonie tétrazoïde. Une quatrième inflexion, proximale, marquera la limite entre embryon et stolon (cf.

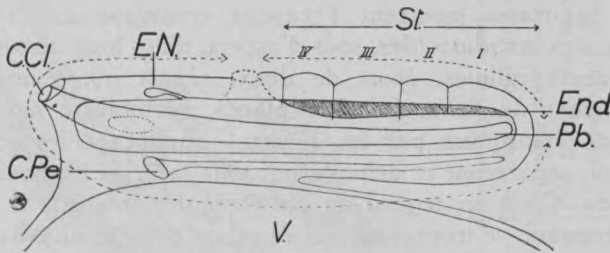


Fig. 29

Schéma (d'après P. BRIEN, 1948) montrant les rapports de l'embryon de Pyrosome et de son stolon. — L'embryon possède une ébauche neurale (E.N.), une cavité cloacale (C.Cl.), un cardiopéricarde (C.Pe.). Il est ouvert sur la gouttelette vitelline (V.). — Le stolon (St.) est divisé en 4 fragments (I, II, III, IV) se partageant l'endostyle (End.) de l'embryon. Il renferme les prolongements des tubes péribranchiaux (Pb.) et cardiopéricardique (C.Pe.). — En pointillé, la place du siphon buccal et des protostigmates de l'embryon.

SALENSKY). Les signes de la strobilisation apparaissent dans la région distale du stolon, puis gagnent l'autre extrémité. En d'autres termes, le premier blastozoïde se délimite à l'extrémité libre du stolon, tandis que le quatrième et dernier est le plus proche de l'embryon. Cependant les ascidiozoïdes primaires sont équi-potentiels et leurs morphogénèses se déroulent parallèlement aux variations individuelles près. La numérotation conventionnelle proposée n'a d'autre but que de faciliter la comparaison avec le stolon secondaire où les blastozoïdes apparaissent successivement.

Quand la strobilisation est achevée, l'ensemble embryon-blastozoïdes offre la disposition générale de la fig. 29. Le plan de symétrie de l'ensemble passe par la cavité cloacale et l'ébauche neurale de l'embryon, tandis que le cardiopéricarde marque le flanc droit.

En conclusion : *le stolon s'étrangle pour se répartir entre quatre fragments, les blastozoïdes ou ascidiozoïdes primaires, à partir de son bout libre.*

Chez les individus plus âgés que l'embryon choisi comme type de départ, l'évolution de l'ébauche neurale se suit le plus facilement sur coupes sagittales sériées.

La figure 30 se rapporte à l'embryon représenté fig. 12 et dont la taille est de 500 microns ; le stolon est légèrement incurvé à son bout libre et la strobilisation est discrète. Les coupes sagittales montrent l'ébauche commune des systèmes nerveux des ascidiozoïdes sous l'aspect d'un long ruban large de plusieurs cellules, épais de deux, aspect qui témoigne de l'avancement de l'ébauche. Par places, l'ectoblaste montre les inflexions (marquées par les flèches) annonçant les étranglements qui sépareront et délimiteront plus tard les blastozoïdes et l'embryon. C'est en regard de ces étranglements que le cordon neural commun se tronçonnera. La portion dévolue au blastozoïde 1 est déjà séparée.

Les coupes transversales sériées d'individus arrivés à ce stade ou un peu plus âgés nous apprennent en effet que, en regard d'un étranglement ectoblastique, le cordon neuroblastique tend à s'amincir : il devient moins large et moins épais pour n'être finalement qu'une file de cellules mises l'une derrière l'autre, image qui annonce la séparation imminente des deux tronçons.

Quatre ébauches neurales sont ainsi obtenues ; elles suivront désormais une existence propre. Leurs évolutions se déroulent

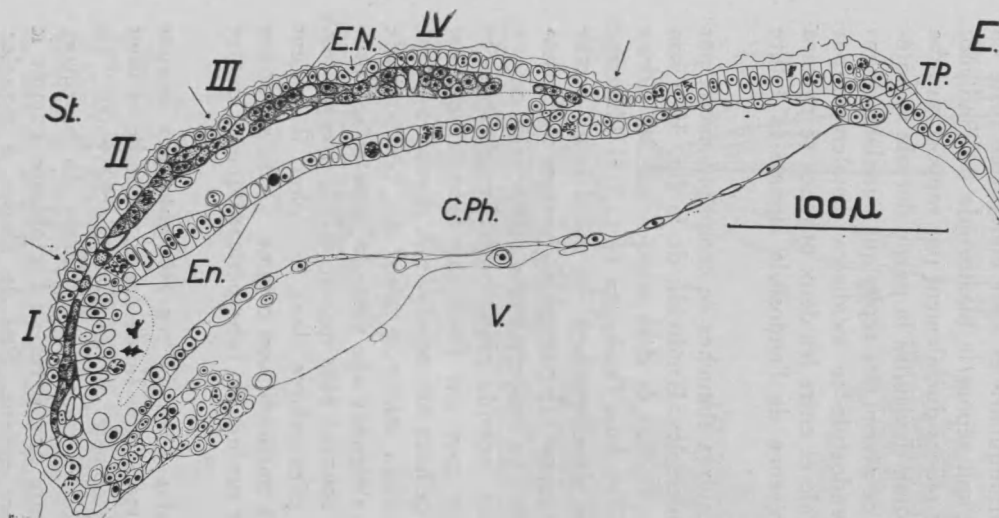


Fig. 30

Coupe sagittale dans un stolon (St.) au début de la strobilisation (cf. fig. 12). Les places des étranglements futurs sont indiquées par les flèches. Les bourgeons sont marqués de I à IV à partir du bout distal libre du stolon (côté gauche du dessin) qui s'est détaché du vitellus. — L'ébauche neurale (E.N.) (marquée d'un pointillé) de I s'est individualisée; la fragmentation du reste du cordon commun se prépare. — La cavité pharyngienne (C.Ph.) est entièrement séparée du vitellus (V.) par un épithélium plat. La paroi supérieure de la cavité est occupée par l'ébauche d'endostyle (En.).

parallèlement. La forme initiale se modifie ; alors qu'au départ, chacun est un cordon aplati en lacet, à direction longitudinale, par la suite, ils se raccourcissent et tendent à s'étaler transversalement par rapport au grand axe du stolon. L'ébauche a pris, en vue dorsale, un aspect triangulaire et s'est concentrée juste en arrière de l'étranglement qui sépare le blastozoïde de l'individu le plus proximal. Elle est placée dorsalement par rapport au tube endoblastique et cette région deviendra la partie dorsale et antérieure du blastozoïde. A ce niveau, les replis qui signalaient l'endostyle, s'estompent ; l'endostyle se localisera distalement par rapport à l'ébauche neurale et entre les deux organes se percera le siphon buccal. La présence de l'endostyle signale la future face ventrale.

Le comportement des autres ébauches se comprend mieux par l'étude des coupes transversales. L'individu de la fig. 31 a son stolon à demi séparé du vitellus et déjà marqué par les sillons de strobilisation. Les coupes dans l'embryon (fig. 31a) illustrent le retard relatif dans le développement de ce dernier (cœur non différencié, etc.). La coupe 31b passe à mi-hauteur du blastozoïde proximal (IV) ; elle a un aspect à peine différent de ce que l'on peut observer sur un individu plus jeune. Les différences essentielles portent d'une part sur l'ébauche neurale, qui est rubannée et entourée de cellules hémocoeliennes, d'autre part sur le tube péricardique, devenu mince et plein. Le péricarde de l'embryon est en effet maintenant une vésicule close et son prolongement antérieur n'a souvent plus qu'une cellule d'épaisseur. Pour retrouver le tube péricardique dans le stolon, il devient nécessaire de le suivre à partir de son origine. Cette réduction locale est le prélude à la rupture du tube péricardique en quatre tronçons.

Les deux autres dessins (31c, d) représentent deux coupes passant au travers du blastozoïde II, de forme arrondie et dont l'enveloppement par l'ectoblaste est en voie d'achèvement. La première de ces deux coupes passe à mi-hauteur du bourgeon, peu en arrière de la suture des lèvres de l'ectoblaste, comme le marque la forme un peu aplatie. Peu de choses à signaler. L'ébauche neurale y est aussi rubannée. De multiples cellules hémoblastiques se faufilent partout et forment en particulier *une couche continue le long de la face profonde*, mimant un feuillet pariétal. Cette couche subsistera à ce niveau pendant toute la vie. Les migrations ne sont pas dues à l'activité cardiaque, puisque (fig. 31a) le cœur se différencie à peine. Le tube péricardique

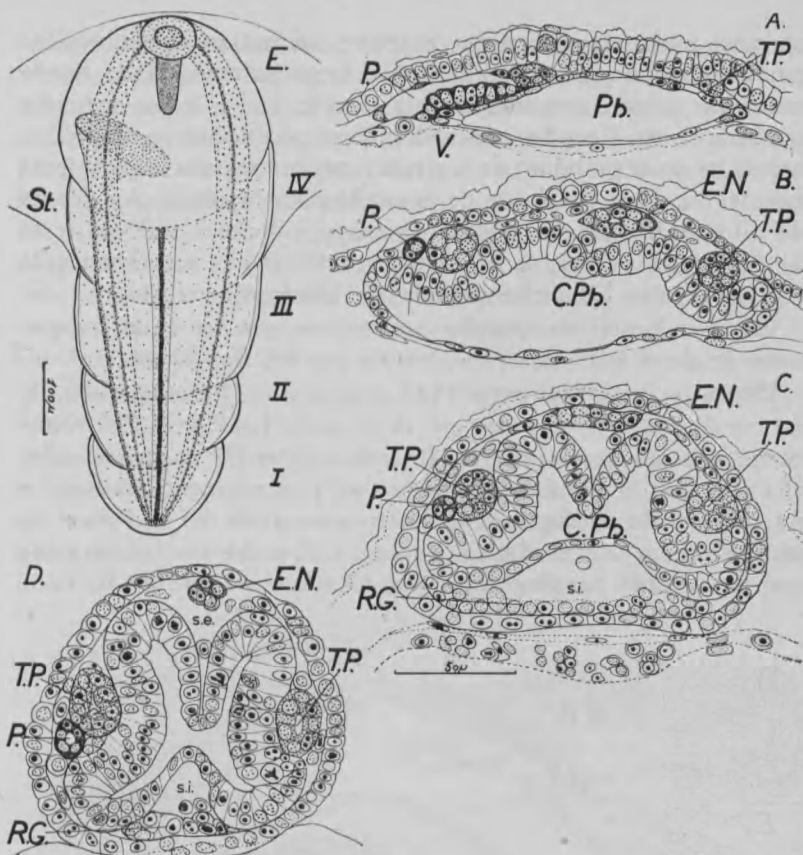


Fig. 31

Embryon (coupé transversalement d'arrière en avant) à stolon rectiligne, strobilisé et déjà plus qu'à moitié enveloppé par l'ectoblaste. — a) Coupe en avant de l'ébauche neurale de l'embryon passant au niveau du cœur (P.) en voie de différenciation; les tubes péribranchiaux (T.P.) sont en voie d'atrophie. La cavité pharyngienne (C.Ph.) est close; b) coupe dans la région proximale du stolon montrant le plan des diverses ébauches (blastozoïde IV); c) et d) idem, plus loin dans le stolon, dans la partie enveloppée par l'ectoblaste (blastozoïde II). — Dans les coupes (c, d, e) se voient l'ébauche neurale (E.N.) des blastozoïdes, la cavité pharyngienne (C.Ph.), les tubes péribranchiaux (T.P.), le tube péricardique (P.) et la réserve germinale (R.G.).

apparaît mieux développé car la coupe est pratiquée relativement plus en arrière que la précédente. Le dernier dessin (31d) représente une coupe non loin du blastozoïde I. La forme arrondie est acquise ici. Le tube péricardique est passé sous le tube péribranchial correspondant et les tubes péribranchiaux s'encastrent maintenant dans les flancs de la cavité pharyngienne. Au-dessus du pli endostylaïre, un nodule de quatre cellules est ce qui reste de l'ébauche neurale à ce niveau ; cette réduction annonce la rupture d'avec l'ébauche neurale du blastozoïde distal.

Cette évolution structurelle est résumée par les coupes sagittales de deux individus représentées par les fig. 32 et 33.

La coupe dans l'embryon (32) montre donc l'ébauche neurale du cyathozoïde et, loin devant, deux amas fusiformes, les ébauches correspondantes des ascidiozoïdes III et IV encore soudées et du II ; ces amas sont allongés et ont pratiquement la longueur du blastozoïde correspondant. La coupure entre III et IV est en retard sur les autres déjà achevées. L'ébauche de I, intéressée par des coupes parasagittales, est identique à celle de II.

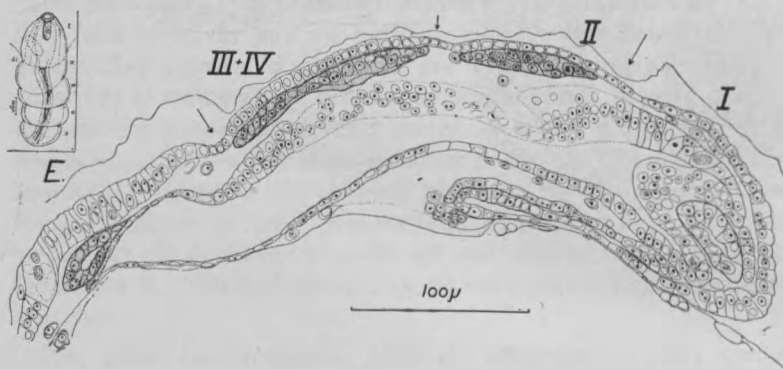


Fig. 32

Coupe sagittale de l'embryon (E) à stolon au début de son incurvation, représenté « in toto » en haut et à gauche de la figure. — Les flèches marquent la position des étranglements délimitant les bourgeons. — Les ébauches neurales de l'embryon et des trois derniers blastozoïdes sont marquées par le pointillé. — L'ébauche neurale du blastozoïde (I), coupé tangentiellement se trouve sur une coupe voisine ; celle du n° II est devenue indépendante et déjà se raccourcit tandis que celles des n°s III et IV sont toujours confondues et ébauchent seulement leur mouvement de scission. L'ébauche neurale de l'embryon est touchée latéralement. — Le stolon est à demi séparé du vitellus, le repli ectoblastique atteignant la limite de II et III.

Chez un autre individu, sensiblement de même âge, dont le stolon est séparé du vitellus sur la moitié de sa longueur et s'incurve à son extrémité libre, les coupes transversales, en avant de l'organe vibratile du cyathozoïde non encore perforé et d'une plage longue de 100 microns environ, permettent de repérer les ébauches neurales des ascidiozoïdes, qui viennent de se séparer (I, II et III) ou qui s'apprêtent à le faire. Elles ont 70 à 80 microns de long et montrent un début d'organisation. Du côté proximal, l'ébauche atteint une épaisseur de 20 microns et une largeur de 45 microns, pour n'être plus qu'une file de cellules à l'autre extrémité. Entre les deux couches de cellules, la lumière se devine sur certaines coupes. Les autres ébauches ont la même disposition que sur la fig. 31.

Le stolon de l'embryon (fig. 33) est déjà nettement étranglé et plus allongé que celui du spécimen précédent. L'enroulement est aussi plus accusé et une coupe sagittale passant par l'ébauche nerveuse et le cloaque du cyathozoïde n'intéressera plus que le quatrième ascidiozoïde. La figure correspondante illustre la dispo-

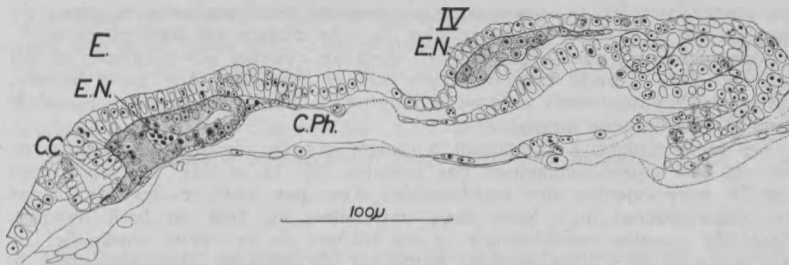


Fig. 33

Coupe sagittale d'un embryon (E.) à stolon sigmoïde, montrant la position relative des deux ébauches neurales (E.N.) de l'embryon et du blastozoïde IV et la plage qui les sépare. Le stolon n'est encore enveloppé qu'aux 3/4 par l'ectoblaste. — C.C. : cavité cloacale de l'embryon ; E.N. : son ébauche neurale ; C.Ph. : sa cavité pharyngienne.

sition relative des deux ébauches neurales. Celle du blastozoïde, indépendante, fuselée, témoigne d'un premier remaniement de sa structure : elle est longue encore d'une centaine de microns mais son extrémité distale n'est qu'une file de cellules écartées (signe de sa rupture récente) tandis que son extrémité proximale s'est renflée.

En conclusion, la période qui s'achève a vu le stolon se répartir entre les quatre blastozoïdes, conséquence des étranglement ectoblastiques. Certaines ébauches mèneront désormais une existence propre : ce sont les ébauches neurale, péribranchiales et péri-cardique. Par contre, l'ectoblaste, l'endoblaste et sa cavité, l'hémocoèle et ses cellules seront communs aux quatre individus jusqu'à une époque tardive. Après strobilisation, la polarité du bourgeon, masquée jusqu'à présent, se précise avec la localisation de l'ébauche neurale à son extrémité proximale.

Vers la même époque, la circulation sanguine s'établit dans le stolon. L'organe moteur central est le cœur du cyathozoïde qui chassera le sang au travers de l'hémocoèle des blastozoïdes aussi longtemps que leurs connexions vasculaires persisteront. Dans l'embryon (cf. chap. II, p. 41), l'entrée en activité du cœur s'accompagne de la formation des sinus externe ou superficiel (s.e.) et sinus profond ou interne (s.i.) au détriment de la région interposée entre le cœur et l'endostyle. Cette région devient un pédoncule vasculaire de plus en plus long au fur et à mesure de l'écartement des blastozoïdes.

Un cordon vasculaire se développe entre les blastozoïdes voisins dans les régions affectées par les inflexions ectoblastiques. A ce niveau, le coecum endoblastique prend une section rectangulaire large et peu élevée ; les parois les plus étendues et aussi les plus minces sont superficielle et profonde ; les parois latérales, qui côtoyaient les coecums péribranchiaux et péri-cardique, restent formées de hautes cellules. Le tube d'union est donc un parallépipède rectangle endoblastique inscrit dans un cylindre ectoblastique, ce qui ménage deux grands espaces, superficiel et profond, sans paroi propre, correspondant aux sinus externe et interne de l'embryon et dans lequel le sang circule en sens inverses.

Les tubes d'union s'allongeront à mesure que les blastozoïdes s'écarteront les uns des autres (comparer par exemple fig. 18 et 23). Au moins tant que la morphogénèse des ascidiozoïdes n'est pas avancée, les deux sinus ne communiquent qu'à leurs deux extrémités, au delà du bout aveugle, distal du coecum endoblastique et au travers de la cavité cardiaque. Ils sont donc séparés d'un bout à l'autre par l'endoblaste. Dans ces sinus, le sens de la circulation du sang est à renversement périodique (1). Au sang incombe la mission de transporter aux bourgeons les réserves vitellines rendues assimilables par les mérocytes.

Le stolon s'allonge aussi en raison de l'accroissement propre de chaque blastozoïde. La forme sigmoïde s'accentue au delà du pédoncule vasculaire qui relie embryon et stolon. L'ébauche neurale du blastozoïde IV cesse d'être dans le plan sagittal de l'embryon, bien que l'enveloppement par l'ectoblaste ne soit pas encore achevé.

L'ébauche neurale du blastozoïde, raccourcie, s'est creusée d'une cavité réelle, en forme de fente large et étroite. Cette cavité

---

(1) La circulation du sang dans le complexe embryon + blastozoïdes a été étudiée par PAVESI (1872).



est le premier indice de la vésicule neurale. Elle se prolonge dans deux coecums latéraux apparus aux angles de base du triangle et qui s'allongent peu à peu. L'ensemble de la vésicule et de ses deux prolongements atteint 100 microns (fig. 34).

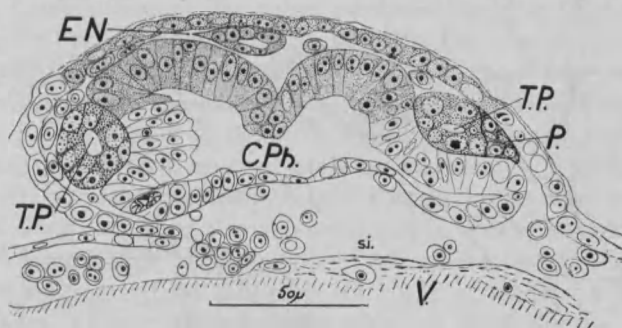


Fig. 34

Coupe transversale du blastozoïde IV d'une colonie dont le stolon est encore incomplètement séparé du vitellus (V.) sous-jacent. L'enveloppement par l'ectoblaste est visible. — Les cavités péribranchiales (T.P.) sont présentes alors que le péricarde (P.) n'est qu'un cordon plein à ce niveau. — Contre l'ectoblaste, l'ébauche neurale (E.N.) creuse esquisse la formation des coeca périendodermiques. — C.Ph. : cavité pharyngienne encore commune à l'embryon et à ses quatre blastozoïdes ; S.i. : sinus interne ou profond ; le sinus externe ou superficiel baigne l'ébauche neurale.

Un caractère remarquable est la minceur relative de la paroi ventrale de la vésicule par rapport à la paroi dorsale, fait déjà signalé plus haut. Cette différence d'aspect se retrouve dans les coeca latéraux. KOWALEVSKY l'a dessinée sans commentaires.

La forme de l'ébauche neurale vue de dos affecte donc celle d'un triangle dont la base se continuerait dans les coeca latéraux et dont le sommet serait dirigé vers l'extrémité libre du stolon. Ce sommet est visible sur la coupe (fig. 35c) obtenue sur un individu de développement équivalent.

Les autres organes ont accentué les caractères visibles sur la fig. 31. Les deux coupes (fig. 35c) et (fig. 35d) passent respectivement par le milieu et l'extrémité distale d'un blastozoïde bien individualisé d'après sa section ovale. La coupe de la fig. 35c touche l'extrémité distale de l'ébauche neurale creusée d'une cavité. Les deux tubes péribranchiaux s'encastrent toujours étroit-

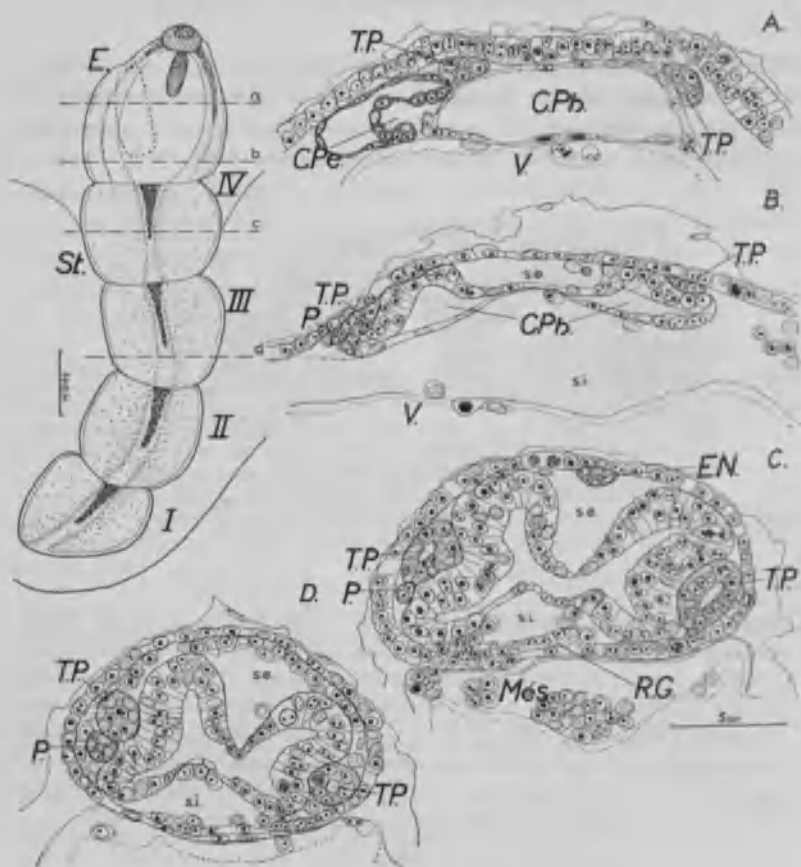


Fig. 35

Vue générale d'un embryon à stolon plié en S, presque complètement enveloppé par l'ectoblaste et nettement divisé en quatre tronçons. Coupes transversales dans l'embryon et son stolon aux niveaux a, b, c, d, indiqués sur la vue générale. — a) Coupe au niveau du cardiopéricarde (voir fig. 17, ch. II) ; b) coupe au niveau de la plage buccale ; la cavité pharyngienne (C.Ph.) sépare les deux sinus hémocoéliens, externe (S.e.) et interne (S.i.) (voir fig. 17, ch. II) ; c) coupe dans la région moyenne du blastozoïde IV. La coupe intéresse l'extrémité effilée, distale de l'ébauche neurale (E.N.). Les prolongements péribranchiaux (T.P.) ont réacquis une lumière en voie d'expansion, tandis que le prolongement péricardique (P.) est massif. La réserve germinale (R.G.) est en place. Més. : mésoblaste occupant le sinus péri-vitellin de l'embryon ; d) coupe dans la région distale du blastozoïde III, montrant la réduction à ce niveau des cavités péribranchiales (T.P.) du futur blastozoïde et l'expansion du prolongement péricardique (P.) où la lumière est redevenue réelle. L'hémocoèle est bourrée de cellules accolées à l'ectoblaste, annonçant la formation de l'éléoblaste.

tement dans les flancs de la cavité pharyngienne. En dessous d'un des tubes, un cordon plein rappelle la présence du tube péricardique. Sous cette coupe, dans un sinus proche du vitellus et dépendant de l'embryon siègent de nombreux hémoblastes. La dernière coupe (fig. 35d) intéresse le même individu. Elle montre l'amenuisement des tubes péribranchiaux et la réapparition d'une lumière dans le péricarde. En fait, ces deux coupes (c et d) permettent de comprendre les dispositions relatives des cavités péribranchiales et du cœur qui dérivent d'ébauches courant parallèlement au début de l'embryogénèse. Le tube péricardique, sauf dans la région distale du blastozoïde, perd en effet sa lumière et se transforme en un cordon grêle dont la trace se perd dans la région proximale du zoïde. Les tubes péribranchiaux au contraire se développent en cavités péribranchiales, latérales dans la région moyenne du zoïde et tendent à devenir pleins vers les extrémités. Ces évolutions vont s'accuser avec le temps.

En conclusion : *le stolon strobilisé s'allonge et se plie en S. Dans chaque blastozoïde, le nodule neural tassé à l'extrémité distale s'est creusé d'une cavité : la vésicule neurale à paroi superficielle plus épaisse que la paroi profonde ; la vésicule se prolonge dans deux coeca latéraux, se faufile sous l'ectoblaste, autour du conduit endoblastique. Les ébauches péribranchiales et péricardique se mettent en place.*

L'enveloppement du stolon par l'ectoblaste s'achève vers cette époque. Le stolon a la forme d'un S, mais se trouve encore dans le plan antérieur au massif vitellin. La disposition générale est visible sur le dessin (fig. 36) « in toto ». Les ascidiozoïdes gonflent, mais leur grand axe coïncide toujours avec celui du stolon et du coecum endoblastique.

L'ébauche neurale a toujours la même forme générale ; sa cavité s'est étendue à tout l'organe et tend à s'amplifier, tandis que les coeca latéraux se sont allongés en contournant le tube endoblastique qui unit le blastozoïde au précédent au travers du pédoncule vasculaire. Les deux coeca sont donc périendodermiques et, particularité du Pyrosome, l'ébauche neurale est juchée en cavalier sur l'endoderme. Le dessin « in toto », que KOWALEVSKY donne de cette disposition (sa fig. 47, Pl. XL) montre qu'il a interprété le départ des coeca périendodermiques comme le débouché de l'ampoule neurale dans le pharynx. Semblable

relation n'existe pas et celle qui s'établira entre les deux organes le fait beaucoup plus tard et à un autre niveau.

La cavité pharyngienne ne présente d'autres modifications que celles en rapport avec la formation des trois premiers stigmates, annoncées par des plissements verticaux de ses parois latérales.

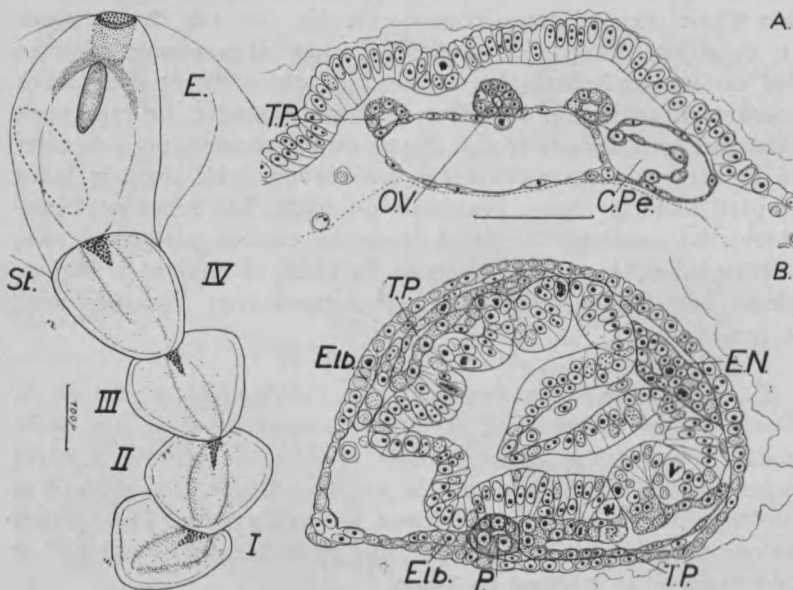


Fig. 36

Vue d'ensemble de l'embryon et de son stolon réparti entre les quatre blastozoïdes (I-IV) encore dans le plan antérieur de la gouttelette vitelline. Fig. 36a. — Coupe transversale d'un embryon passant au niveau de l'organe vibratile (O.V.) et du cardiopéricarde (C.Pe.) à cœur fonctionnel. Les tubes péribranchiaux (T.P.) ne sont pas ouverts dans la cavité pharyngienne. — Fig. 36 b. — Coupe frontale dans un blastozoïde porté par l'embryon des fig. 36 et 36 a. On aperçoit l'ébauche neurale (E.N.), les deux tubes (cavités) péribranchiaux (T.P.) porteurs des invaginations stigmates, le péricarde (P.) à l'extrémité postérieure et droite du blastozoïde, les deux massifs élastoblastiques (Eib.) encore indifférenciés. — Echelle : 50 microns.

*Le grand axe de ces stigmates est d'emblée perpendiculaire à l'endostyle. Il n'y a pas encore d'indication nette de la future anse digestive. Les cavités péribranchiales se sont étendues en hauteur le long des flancs ; leur épithélium s'est fort aminci,*

notamment du côté superficiel. La paroi interne présente des inflexions profondes en rapport avec les inflexions de la paroi pharyngienne. Selon JULIN (1904a), se délimite une plaque ovulaire reconnaissable à l'aspect cubique des deux épithéliums en présence et ayant la valeur d'une plaque protostigmatale (protostigmate primaire). C'est dans l'épaisseur de cette plaque que se perforent successivement les stigmates. Entre les stigmates règnent des espaces hémocoéliens. Selon DAMAS (1904), chaque fente branchiale du Pyrosome équivaldrait à un protostigmate. Cependant, l'ordre d'apparition des protostigmates chez les Ascidies est bien défini (BRIEN, 1946, bibliogr.) et aucun cas n'est connu où de nouveaux protostigmates se perforeraient aux deux extrémités de la série existante. En outre, il n'y a pas concordance entre les fentes branchiales et les languettes de LISTER (JULIN).

Le péricarde est devenu une vésicule à grand axe vertical et retirée distalement par rapport à la cavité péribranchiale droite.

Plus distalement encore, deux amas lenticulaires de cellules hémoblastiques se sont formés, sur les côtés, entre l'ectoblaste et l'endoblaste qui en épouse la forme. Ces deux amas sont le premier indice de la formation d'un organe épithélial propre à certaines formes de Thaliacés et notamment des blastozoïdes de Pyrosome : l'éléoblaste.

En conclusion : *alors que le stolon est toujours dans un plan antérieur au vitellus, la vésicule neurale augmente de volume, les premiers stigmates branchiaux apparaissent et les tubes deviennent des cavités péribranchiales ; le péricarde s'est retiré dans la région postérieure droite du blastozoïde ; l'éléoblaste s'esquisse.*

Au moment où le stolon entreprend l'enveloppement de l'amas de vitellus, l'ébauche neurale ne montre aucun changement notable dans sa forme générale. Mais les deux coecums latéraux se sont rejoints et ont fusionné sur la ligne médioventrale, contre la face interne de l'ectoblaste. Particularité de cette blastogénèse, l'ébauche neurale est devenue une sorte de bague, dont le châton est constitué par l'ampoule neurale (fig. 37). Et le stolon achève d'être enveloppé par l'ectoblaste au moment où l'anneau péri-endodermique devient visible.

Pendant cette transformation de l'ébauche neurale, les replis endostylaires ont abandonné la région neurale en ménageant un

espace entre eux et elle. Cet espace, où ectoblaste et endoblaste voisinent, se creusera plus tard du siphon buccal. Malgré l'accroissement de taille des ascidiozoïdes, le nombre de stigmates n'augmente que lentement, par apparition de nouvelles fentes de part et d'autre des anciennes. La paroi profonde de l'endoblaste

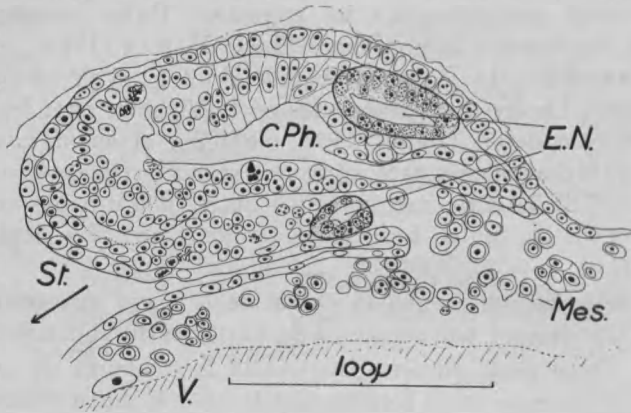


Fig. 37

Coupe parasagittale dans le blastozoïde IV d'un stolon (St.) presque entièrement enveloppé par l'ectoblaste. L'ébauche neurale (E.N.) est une cavité en anneau autour du canal endoblastique (C.Ph.). — Mes.: cellules mésenchymateuses éparses dans le sinus profond, au dessus du vitellus (V.).

a formé l'anse digestive, par une extroflexion en forme d'U qui s'est peu à peu constituée en tube par rapprochement des lèvres de la gouttière. L'orifice gauche s'est détaché et deviendra l'anus, l'orifice droit deviendra l'oesophage; ces orifices se situent à peu près à mi-longueur de la face profonde.

Il est possible maintenant de repérer sur le blastozoïde en organogénèse les différentes faces du blastozoïde adulte. La région occupée par l'endostyle est la future face ventrale; celle occupée par la vésicule neurale et ses coeca périendodermiques est la future face dorsale, celle repérable par la présence de l'anse digestive deviendra la face profonde, proche du cloaque commun.

Dans le cas d'une colonie (fig. 38) parvenue au stade H de SALENSKY et conforme à la fig. 14, Pl. 40 de JULIN, et dont les ascidiozoïdes sont porteurs de 3 à 5 stigmates branchiaux non perforés, les coupes transversales de la région distale d'un blastozoïde

révèlent les faits suivants. L'ectoblaste a sécrété une mince enveloppe de tunicine où se voient des cellules tunicales, émigrées de l'hémocoele. Les cavités péribranchiales (fig. 38a) sont intéressées au niveau du dernier stigmate ; leur extension est encore visible. La cavité endoblastique montre du côté profond, deux évagina-

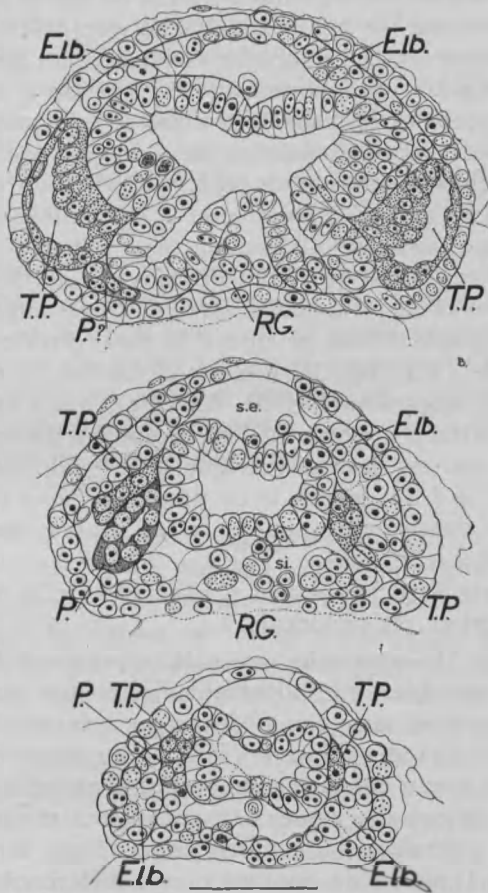


Fig. 38

Coupes transversales dans la région distale d'un blastozoïde. — a) Les cavités péripharyngiennes (T.P.) sont encore amples. L'éléoblaste (Elb.) apparaît. La réserve germinale (R.G.) est présente ; b) la coupe passe par le fond des cavités péripharyngiennes (T.P.). La cavité péricardique (P.) est présente ; c) les cavités péricardique (P.) et péripharyngiennes (T.P.) sont représentés par trois cordons qui s'avancent vers le pédoncule vasculaire.

Elb. : éléoblastes. — Même échelle que fig. 35 et 36.

tions correspondant aux futurs oesophage et rectum de l'animal adulte, au moment où l'ébauche de l'anse digestive est encore une gouttière. Vers l'extrémité distale du stolon, le calibre de la cavité s'amointrit, sa section devient rectangulaire et le coecum gagne peu à peu le pédoncule vasculaire.

Sur les côtés du coecum endoblastique se logent plusieurs tissus dont la valeur ne peut être définie que grâce aux coupes sériées. Interposé entre l'ectoblaste et les organes plus profonds, l'éléoblaste (Elb.) est maintenant constitué de 2 à 3 couches parallèles de cellules formant deux amas se rejoignant au dessus du sinus superficiel et en dessous du sinus profond, en deçà de la plage mésoblastique profonde repérée dès le stade de la fig. 31. Le protoplasme de ces cellules tend à se vacuoliser et devient plus clair ; les limites cellulaires sont peu distinctes et le protoplasme n'est concentré qu'autour des noyaux qui portent un ou deux nucléoles comme les hémoblastes. Coincée entre l'éléoblaste et la cavité endoblastique, se trouve la paroi distale de la cavité péribranchiale (T.P. fig. 38b). Cette cloison se continue par un cordon plein, longitudinal (T.P. fig. 38c), qui n'est autre que le reliquat du tube péribranchial qui courait d'un bout à l'autre du stolon et qui est devenu atrésique. D'un côté, reconnaissable comme étant le droit, se voit la cavité péricardique (P. fig. 38b) se continuant aussi dans un cordon plein, courant sous le cordon péribranchial correspondant (T.P. fig. 38c). La position relative de ces diverses ébauches se voit sur la figure de la coupe la plus distale, à l'entrée du pédoncule.

Sur les fig. 31, nous avons signalé la présence d'une couche de cellules mésoblastiques doublant l'ectoblaste profond. Ces cellules présentent maintenant des signes de spécialisation et constituent la *lignée germinale* (R.G.) ; on reconnaît des ovogonies, sinon même de jeunes ovocytes à leur taille accrue, leur gros noyau chargé de filaments chromatiques et central et leur protoplasme granuleux ; la vitellogénèse débute à peine. Contrairement à l'opinion de SALENSKY, une différenciation se manifeste.

Ce tissu constitue la réserve germinale de la lignée des individus issus directement ou indirectement du blastozoïde considéré. Elle occupe une place définitive par rapport au coecum pharyngien et à l'anse intestinale. Cette plage génitale se retrouve donc à une époque reculée de la morphogénèse, plus précocement que SALENSKY ne l'avait observé, puisqu'il fait dériver éléoblaste, péricarde et plage génitale d'une même ébauche, alors que les



trois formations, bien que d'une origine commune lointaine (feuillelet intermédiaire) apparaissent successivement et que leur réunion est fortuite. BERRILL (1950a) n'a pu observer une trace quelconque de tissu génital dans les ascidiozoïdes primaires qu'il a examinés et tient pour fort douteux que les éléments sexuels parviennent à maturité, si même ils se développent (p. 545). Qu'ils se forment est incontestable, mais il est plus difficile de vérifier si les cellules germinales avortent ou non, étant donné la lenteur du mûrissement des ovules qui sont aptes à être fécondés alors que la colonie mesure déjà 8 - 10 centimètres de longueur. Nous verrons cependant que de jeunes ovocytes sont transmis par les ascidiozoïdes primaires à leurs descendants immédiats (chap. IV).

En conclusion : *des coupes convenablement orientées montrent que les cavités péribranchiales, amples dans la région moyenne du blastozoïde, et la cavité péricardique se continuent par des cordons pleins qui s'avancent le long du coecum endoblastique vers le pédoncule d'union de deux blastozoïdes voisins. A ce même niveau, les cellules de l'éléoblaste se vacuolisent et la lignée germinale entame sa différenciation.*

La fig. 39 se rapporte à un individu plus âgé. Le troisième blastozoïde a été coupé sagittalement, tandis que le quatrième blastozoïde, coupé très obliquement, apparaît sur la gauche. Le pédoncule qui les unit est encore court et large. Le blastozoïde III montre, au dessus de la cavité pharyngienne et à partir de l'étranglement qui marque le pédoncule : une ampoule neurale globuleuse à parois superficielle et profonde d'épaisseurs très différentes, s'appuyant contre une évagination endoblastique marquant la formation du siphon buccal, une bande cellulaire épaisse répondant à l'endostyle coupé tangentiellement et enfin le bout distal coiffé par le tissu vacuolisé de l'éléoblaste. Dans le plan profond, s'observent la section de l'anneau nerveux enserrant le conduit endoblastique, reconnaissable ici à l'aspect de ses parois, rappelant la vésicule neurale proprement dite, la coupe dans la cavité cloacale et les sections de l'anse digestive. Déjà, à ce stade, les cavités péribranchiales en expansion se sont rejointes, après avoir contourné le conduit pharyngien, en une cavité cloacale impaire d'amplitude réduite. (Le siphon se formera plus tard et sera d'emblée impair.) Secondairement, cette cavité s'étendra à toute la face postérieure du zoïde, mais cette

dilatation est lente (voir individu de flanc, fig. 23). L'anse digestive est appliquée contre la poche de vitellus et conservera cette position malgré les modifications de taille, d'aspect et de disposition des organes subies par le blastozoïde. Dans les sinus se trouvent des hémoblastes, des cellules lumineuses. Sur le vitellus se retrouvent les mérocytes.

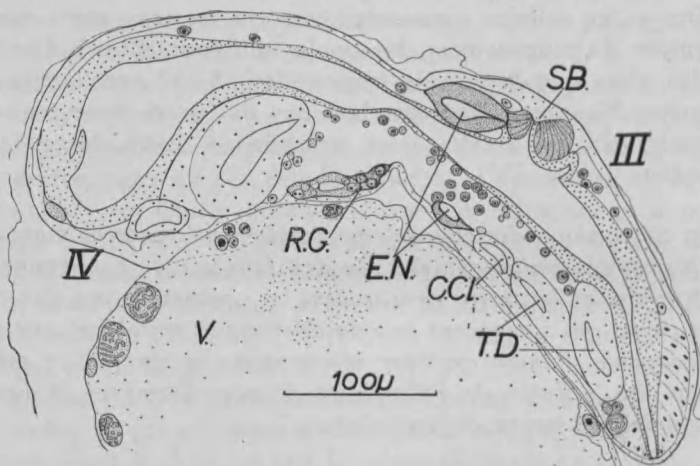


Fig. 39

Coupe sagittale dans un blastozoïde (III) passant très obliquement dans le blastozoïde suivant (IV). — Le siphon buccal (S.B.) sépare l'endostyle (En.) de l'ampoule neurale (E.N.) ouverte d'une part dans le pharynx, d'autre part dans l'anneau périendodermique. L'éléoblaste (Elb.) (individu III), la réserve germinale (R.G.) (individu IV) et l'anse digestive (T.D., estomac, intestin ascendant) sont en place. Les deux cavités péribranchiales se sont étendues et ont fusionné sur la ligne médiane en une cavité (C.Cl.), visible sur III, mais discrète. V.: vitellus; C.T.: cellule du testa. — Le grand axe du zoïde coïncide toujours avec l'axe primitif du stolon, devenu un arc de spire.

Le blastozoïde IV ne montre qu'un détail intéressant : un amas germinal (R.G.) localisé en arrière de la poche stomacale. Trois oocytes sont visibles sur le dessin.

La cavité pharyngienne participe donc à la formation du siphon buccal par une évagination qui se faufile entre le sommet de l'ampoule neurale d'une part et les replis endostylaires d'autre part.

L'ampoule neurale n'a pas tardé à se souder à cette évagination et, par rupture de la paroi, sa cavité entre en relation avec la cavité pharyngienne, ouvrant le tubercule (ou organe) vibratile qui chez tous les Tuniciers est placé dans le fond du vestibule buccal, juste en avant et au dessus des replis péricoronaux (cf. description du système nerveux de l'Ascidie, p. 7 et suiv.). Le canal vibratile (canal de la glande neurale ou hypophysaire) n'est en réalité qu'une *extension de la cavité neurale* apparue si précocement dans l'ébauche. Son débouché dans le pharynx n'est encore qu'une fente virtuelle, longue de 10 microns, ménagée dans la paroi cellulaire.

En conclusion : les blastozoïdes ont de nombreux organes en place bien que leur grand axe coïncide toujours avec celui du stolon. L'ébauche neurale, ampoule volumineuse, enveloppe le conduit pharyngien ; elle s'est mise en relation avec la cavité pharyngienne au niveau de l'organe vibratile. La cavité endoblastique s'est répartie entre un pharynx et une anse intestinale. Les cavités péribranchiales se sont rejointes sur la face opposée à l'endostyle et y forment la cavité cloacale du blastozoïde.

La disposition générale des organes est visible sur la fig. 18 « in toto ». Les blastozoïdes unis par des pédoncules très courts portent 7 - 8 stigmates en formation, la place du siphon buccal est repérable, les éléoblastes sont bien développés. Les vésicules neurales des quatre blastozoïdes sont représentées vues dans des plans différents et sous des angles variables pour montrer qu'elles constituent une sorte de cavalier posé sur le tube d'union endoblastique.

La coupe frontale d'un blastozoïde, à développement équivalent à celui des individus de la fig. 18, a été photographiée (fig. 40). L'ectoblaste, à cellules cubiques, n'offre rien de particulier. La vésicule neurale en haut de la photo est coupée frontalement et montre une face périphérique épaissie. L'analyse des coupes sériees démontre que cet épaississement est formé d'un petit nombre de strates cellulaires intéressant seulement la face superficielle de la vésicule. Ces strates apparaissent latéralement et le mouvement s'étend peu à peu à toute la surface. Les cellules n'y acquièrent pas un arrangement épithélial aussi strict que sur le pourtour de la vésicule et les limites cellulaires sont peu visibles (fig. 43 - 44).

Le long des flancs du blastozoïde, les cavités péribranchiales sont spacieuses. Leur paroi superficielle est amincie et appliquée

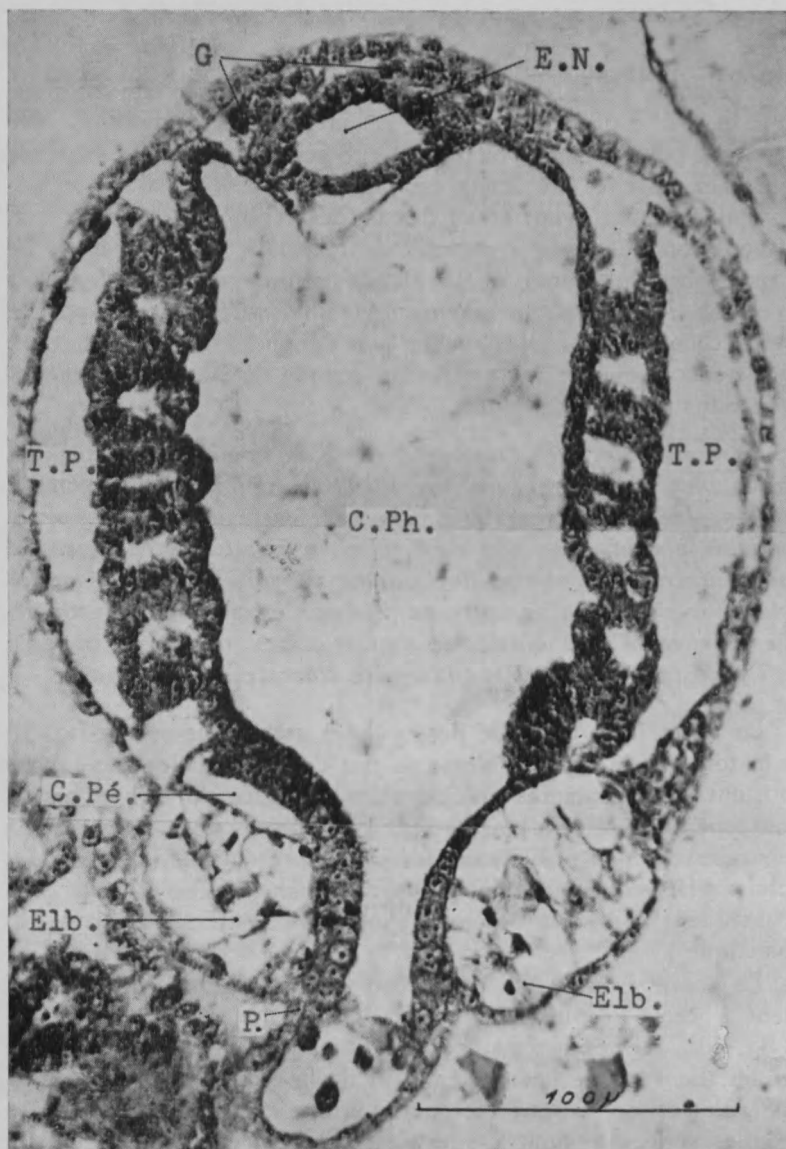


Fig. 40

Coupe frontale d'un blastozoïde montrant : en avant, l'ébauche neurale (E.N.) creuse avec les premiers signes de formation du ganglion (G.) ; sur les côtés, les cavités péribranchiales (T.P.) percées de nombreux stigmates, les massifs de l'éléoblaste (Elb.), le cardiopéricarde (C.Pé.), à paroi profonde épaissie (futur cœur) et se prolongent entre l'éléoblaste et la cavité pharyngienne (C.Ph.) par un cordon cellulaire (P.).

contre l'ectoderme. Leur paroi profonde, à cellules cubiques, présentent un certain nombre d'inflexions en relation avec un nombre égal d'inflexions de la paroi pharyngienne (6 stigmates non perforés). Vers le bas de la photo, la cavité pharyngienne se rétrécit pour passer dans le pédoncule vasculaire. Elle épouse au passage la forme des éléoblastes qui siègent à ce niveau et qui ont acquis leur structure définitive : les noyaux entourés d'un peu de protoplasme se voient au centre, tandis que les vacuoles énormément développées sont médiocrement définissables. Marquant le flanc droit du blastozoïde, qui est donc examiné par sa face profonde, entre l'éléoblaste et le pharynx, se voit la vésicule péricardique. Celle-ci est étirée perpendiculairement à l'endostyle : la paroi périphérique est fine et s'amincira encore, tandis que l'épithélium profond est cylindrique. Cette image, qui est classique chez tous les Tuniciers, prépare la différenciation du cœur (cf. cyathozoïde). *Vers le bout distal, la cloison péricardique pousse un prolongement (P.) qui se faufile sous l'éléoblaste, le long de l'endoblaste*, prolongement dont nous avons signalé l'existence sur des individus plus jeunes. La position du péricarde par rapport à l'endostyle et à l'éléoblaste ne changera guère.

La coupe frontale oblique d'un blastozoïde identique d'un autre spécimen montre cette fois le *prolongement de la paroi péribranchiale vers le pédoncule vasculaire*. La coupe permet d'observer de nombreuses cellules lumineuses et le départ du coecum périendodermique près d'une vésicule neurale écrasée. Un autre blastozoïde de la même série a été coupé transversalement et des coupes dans la région des pédoncules photographiées (fig. 41). Ces coupes montrent l'ectoblaste, les deux champs de l'éléoblaste qui se réunissent à l'extérieur des deux sinus et dont la structure histologique est bien visible, de nombreuses cellules lumineuses et cellules sanguines et un groupe d'organes axiaux. Le plus volumineux est la cavité pharyngienne qui prend peu à peu la forme caractéristique qu'elle épouse dans le pédoncule. Marquant son flanc droit, une cavité arquée : le péricarde (fig. 41 b), encore visible sur la photo suivante (41 c), comme un vide bordé de quelques cellules et remplacé par un cordon sur la dernière photo (41 d). Outre ce cordon, les sections de deux autres cordons sont repérables, à gauche et à droite de l'endoblaste, au moins sur les deux dernières photos : ces cordons répondent aux parois péribranchiales dont ils émanent, mais déjà sur la photo fig. 41 c, les relations avec ces parois sont rompues.

Ces photos sont la réplique des fig. 38 de ce mémoire et de séries de figures 55 à 58 de SALENSKY. Nos conceptions sur la valeur de ces ébauches sont cependant très différentes.

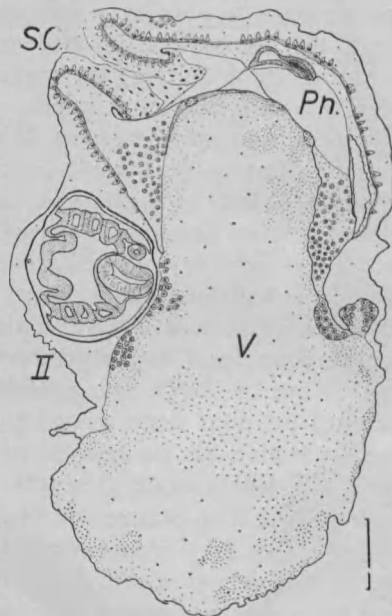


Fig. 41

Coupe sagittale d'un embryon dont le stolon enveloppe la gouttelette de vitellus (V.) au niveau de l'équateur. — Le siphon cloacal (S.C.) de l'embryon est limité par un épithélium cubique et obturé par un bouchon de tunicine. La cavité pharyngienne est à peine séparée de la cavité cloacale et l'ébauche neurale de l'embryon est réduite à sa vésicule et à son canal vibratile. — La coupe transversale du blastozoïde II montre l'endostyle, les stigmata branchiaux, la section de l'estomac et de l'intestin ascendant. —

Echelle : 100 microns.

En conclusion : les coupes pratiquées dans plusieurs blastozoïdes, à pédoncule vasculaire court, montrent l'apparition d'amas cellulaires au dessus de la paroi superficielle de l'ampoule neurale, l'épaississement du feuillet splanchnopleural du péricarde annonçant l'inflexion cardiaque, le prolongement des parois péricardique et péribranchiales passant entre l'endoblaste et l'éloblaste, vers le pédoncule d'union avec le blastozoïde antérieur.

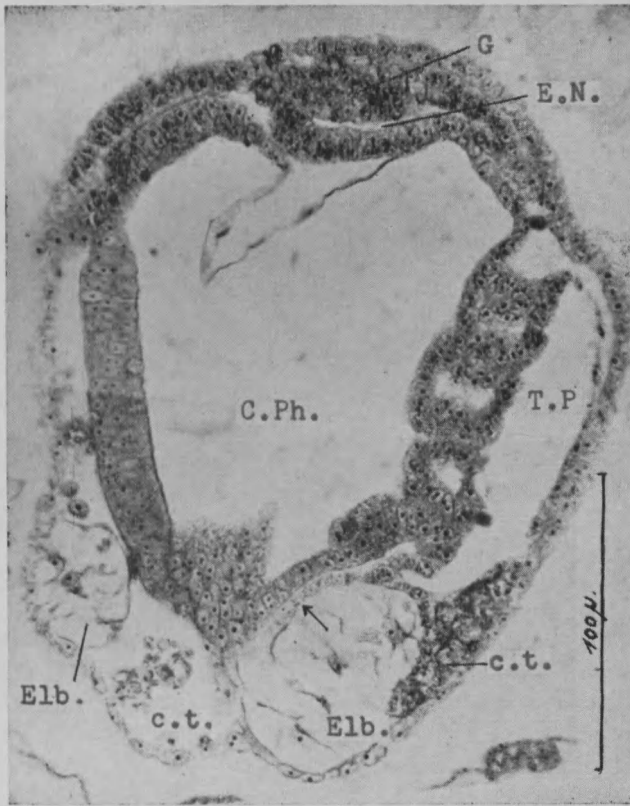


Fig. 41 a

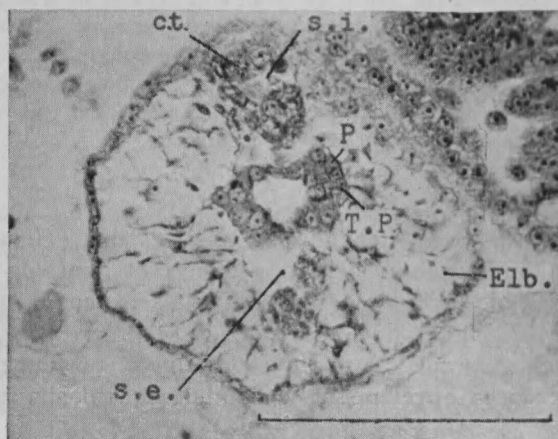
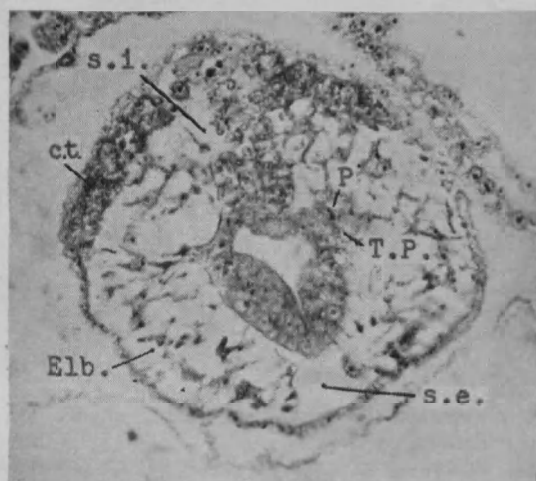
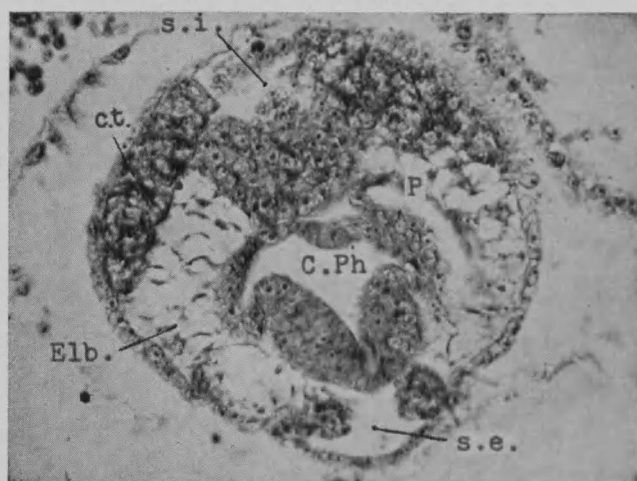
Coupe frontale oblique d'un blastozoïde montrant : au dessus l'ampoule neurale (E.N.) écrasée par l'amas ganglionnaire (G.) et le départ du coecum périendodermique droit ; en dessous, les deux masses de l'éléoblaste (Elb.), un amas de cellules lumineuses et deux cellules lumineuses (c.t.) en migration dans le sinus ; à droite, marqué par la flèche, le prolongement de la paroi péribranchiale, se faufilant entre endoblaste et éléoblaste, vers le pédoncule.

Echelle : 100 microns.

*Résumé du § 2 :* Les blastozoïdes se sont délimités sur le stolon et tandis que ce dernier s'allonge et s'enroule autour du vitellus, les blastozoïdes grossissent, mais restent contigus, pendant que les limites de leurs organes se précisent.

L'ébauche neurale est une vésicule qui se prolonge d'un côté par deux coeca enveloppant le conduit endoblastique et qui se







met en relation à l'opposé avec le pharynx. Le ganglion se décèle à peine.

L'endoblaste forme peu à peu la cavité pharyngienne avec le siphon buccal et l'endostyle à la face externe, l'anse digestive avec oesophage, estomac, intestin et glande pylorique à la face interne.

Les tubes péribranchiaux s'amplifient en cavités péribranchiales qui forment, sous la face profonde du zoïde, une cavité cloacale impaire. Les stigmates branchiaux se préparent.

Le cœur occupe sa place définitive et se signale par un épaississement de la face profonde du péricarde.

Péricarde et tubes branchiaux se prolongent par des cordons grêles vers le pédoncule d'union du blastozoïde avec l'individu voisin.

Non loin de l'extrémité postérieure de l'endostyle de chaque blastozoïde apparaissent les massifs de l'éléoblaste et la réserve génitale.

### § 3. - *Rotation et mise en place des blastozoïdes.*

L'organogénèse ultérieure des blastozoïdes pourvus désormais de leurs principales ébauches se traduit superficiellement par leur accroissement de taille et leur gonflement, l'écartement accru par l'allongement progressif des pédoncules (comparer fig. « in toto » 36, 18, 20), la multiplication et l'extension des stigmates.

Au gonflement des ascidiozoïdes est liée une modification de l'axe principal de croissance. Jusqu'à présent (fig. 18 et 42), cet axe coïncidait avec l'axe du stolon et de la spire ; il tend maintenant à se placer perpendiculairement à sa direction primitive. La région proximale de chaque zoïde qui était au contact immédiat de l'ampoule neurale et de ses prolongements périendodermiques et qui va du siphon buccal à la cavité cloacale (soit la face dorsale future du blastozoïde adulte) s'étend par multipli-

---

Fig. 41 b, c, d

Coupes transversales de la portion distale d'un blastozoïde (même colonie que celle de la fig. 41). On observe l'éléoblaste vacuolisé (Elb.), les sinus superficiel (s.e.) et profond (s.i.) avec des cellules du testa en migration (c.t.), la cavité endoblastique (C.Ph.) et sur les côtés, la cavité péricardique (P.) ou le cordon qui lui fait suite et les cordons péribranchiaux (T.P.).

Echelle : 100 microns.

cation plus que par étalement des tissus. Par rapport à l'anse digestive et à la cavité cloacale qui conservent leur position en regard du vitellus, la modification de forme amène l'endostyle d'un plan parallèle à un plan perpendiculaire à celui de l'anse, tandis que le péricarde se place sous celle-ci. Les stigmates branchiaux suivent le mouvement en gardant leur orientation

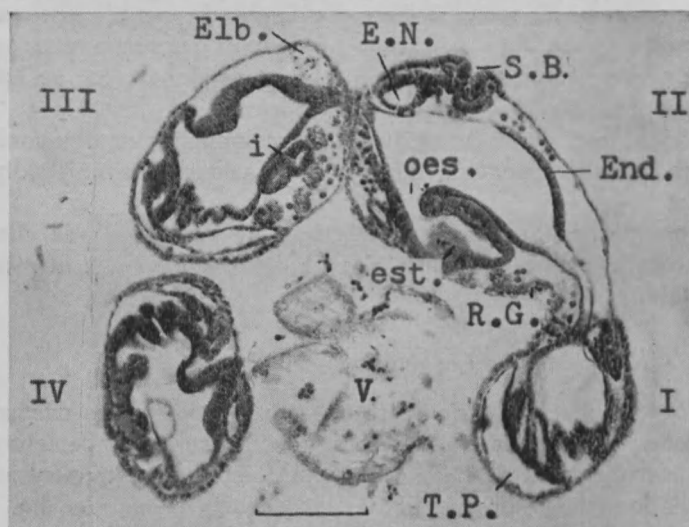


Fig. 42

Microphotographie d'une coupe transversale d'un cyathozoïde montrant l'enveloppement du vitellus (V.) par le stolon. — Les quatre blastozoïdes (I-IV) sont coupés dans des plans différents (II est coupé sagittalement), trahissant la croissance en arc de spire du stolon à ce stade. — Elb. : éléoblaste ; E.N. : ébauche neurale, creuse ; End. : endostyle ; Est. : estomac ; I. : intestin ; Oes. : oesophage ; R.G. : réserve germinale ; S.B. : siphon buccal en voie de percement, avec condensation de mésoblaste annonçant le sphincter ; T.P. : cavité péribranchiale. Dans les sinus se trouvent des hémoblastes et des cellules du testa en migration. — Echelle : 100 microns.

primitive par rapport à l'endostyle. Le siphon buccal, toujours imperforé, proémine en avant. *La forme ascidiennne typique de l'adulte est acquise à la taille près.* Les ascidiozoïdes n'ont désormais qu'à grandir avec augmentation du nombre des stigmates ( $\rightarrow 12-13$ ) et des vaisseaux longitudinaux ( $\rightarrow 9$ ). Deux languettes de LISTER apparaissent.

L'enveloppement du vitellus par la chaîne en arc de spire se continue bien entendu (fig. 18, 20) et les ascidiozoïdes, grâce à l'allongement du pédoncule de l'embryon, entourent le pôle opposé au siphon cloacal du cyathozoïde (fig. 20). Le cercle se ferme par soudure des tuniques des blastozoïdes I et IV, sans qu'aucune relation (vasculaire, etc.) autre que celle de voisinage, ne s'établisse. Les ascidiozoïdes qui étaient restés en file indienne, basculent de 90° grâce à la longueur des pédoncules, sur un axe passant par le siphon buccal et l'anūs. Le plan vertical est le plan sagittal de l'individu, passant par l'ébauche neurale, le siphon buccal, l'anse digestive et l'endostyle. C'est le plan définitif.

L'examen des séries d'embryons permet de conclure que la fermeture du cercle des ascidiozoïdes et leur rotation préparent la dernière phase de la constitution de la colonie tétrazoïde.

Cette longue phase s'accompagne d'un perfectionnement progressif des ébauches, sans qu'elles perdent cependant leur caractère embryonnaire ; leur différenciation sera tardive.

L'ectoblaste ne joue d'autre rôle que de sécréter la tunicine. L'endoblaste voit la gouttière endostylaire se délimiter, le nombre et la taille des stigmates augmenter, les vaisseaux longitudinaux apparaître, l'anse digestive se répartir entre ses éléments définitifs (oesophage, estomac, intestin, glande pylorique). La cavité cloacale s'accroît et le siphon se précise, aux dépens de la paroi cloacale et de l'ectoblaste voisin. L'extrémité distale de la cavité pharyngienne, c'est-à-dire l'extrémité de l'endostyle, est coiffée par l'éléoblaste qui ménage l'espace réservé aux deux sinus profond et superficiel toujours fonctionnels. Le cœur n'est pas encore différencié. Le péricarde est une cavité étirée suivant l'axe et à droite de l'anse intestinale ; sa paroi superficielle est très mince ; sa paroi profonde est formée de hautes cellules.

Les changements les plus importants se manifestent au niveau de l'ébauche neurale qui était restée relativement en retard sur les autres organes. La formation du ganglion amorcée par l'épaississement de la paroi externe de la vésicule et visible sur les fig. 40, 41 a, 42, se précise. Déjà, sur la fig. 18, un nodule formé de plusieurs couches de cellules à limites imprécises s'observe entre l'ectoblaste superficiel et la vésicule. La paroi dorsale de la vésicule s'effondre. Les coupes sériées dans l'ébauche (fig. 43) montrent derrière le siphon buccal non fonctionnel, a) l'ouverture discrète mais réelle de la vésicule dans le pharynx, b) un tube de section ovalaire et s'élargissant peu à peu, à paroi élevée, repérable sur plusieurs coupes, c) bientôt surmonté (15 à 20 microns plus loin) de deux amas cellulaires qui apparaissent latéralement mais qui ne tardent pas à se rejoindre dans le plan

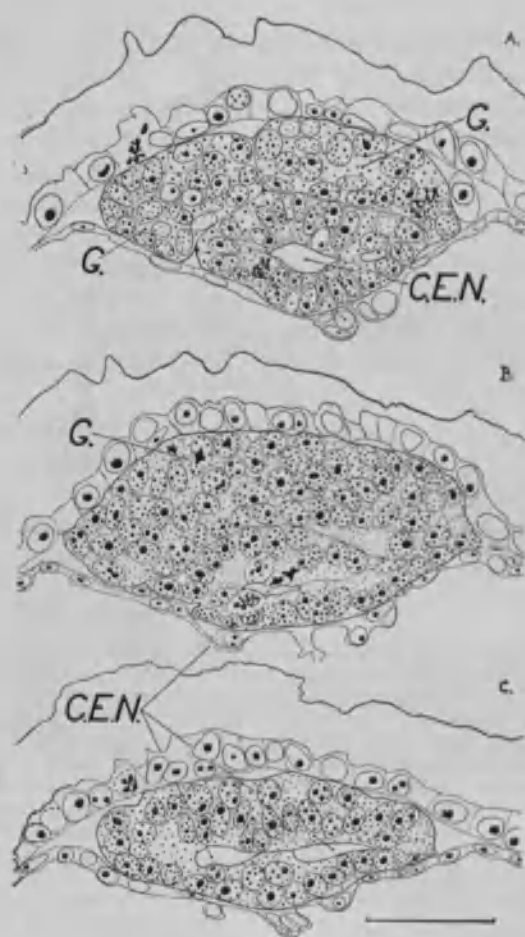


Fig. 43

Coupes transversales à différents niveaux d'une même ébauche neurale. — a) La coupe passe dans le futur canal (C.E.N.), reconnaissable à son épithélium cylindrique. Au dessus du canal, deux amas de cellules ganglionnaires (G.) en voie de fusion; les limites cellulaires n'y sont pas visibles; b) la coupe passe en arrière et montre le massif ganglionnaire (G.) à couches stratifiées de cellules, au dessus d'une cavité neurale réduite (C.E.N.); c) la coupe passe tout à fait en arrière du massif ganglionnaire et non loin de la bifurcation de la cavité neurale vers les deux coeca périendodermiques.

Echelle : 25 microns.

médian ; la dualité se retrouve sur plusieurs coupes avant que les deux éléments ne confluent en un nodule unique visible sur 7 coupes. Elle traduit le contour falciforme de la zone de prolifération. La lumière de la vésicule s'écrase par invagination de la paroi dorsale. Les deux coecums s'amorcent alors que le nodule dorsal disparaît ; ils ont gardé leur aspect épithélial et leur cavité. Les coupes des fig. 43 passent en avant, au milieu et en arrière du nodule. L'ensemble de l'ébauche jusqu'à la racine des coeca périendodermiques mesure 80 microns ; sa taille n'a donc guère changé depuis la mise en place initiale. Malgré la présence des cellules et de prolongements nerveux, il n'y a pas encore trace de la substance fibrillaire interne caractéristique du ganglion des Tuniciers. Le tube périendodermique s'est rompu du côté profond et la cavité des deux coeca ainsi réapparues s'obture peu à peu en direction de la vésicule, par rapprochement des parois.

Les fig. 23, 24, 27 et 28 retracent l'accroissement de taille des ascidiozoïdes. Le gonflement des ascidiozoïdes s'accompagne d'un amincissement des parois. Les épithéliums cubiques deviennent peu à peu pavimenteux ; les animaux augmentent en gracilité et transparence. Le cyathozoïde descend de plus en plus dans le verticille de ses descendants et, au stade de la fig. 27, a rompu ses connexions vasculaires ; le pédoncule faisait saillie à la partie inférieure de l'embryon. Le cœur du cyathozoïde continue de battre, mais ni le sang ni les globules ne parviennent aux blastozoïdes.

Les organes lumineux et dorsaux vont en place (fig. 24, 27 et 28), la cavité cloacale est très ample et atteint la base de l'anse intestinale (fig. 27). Les deux vaisseaux tunicaux caractéristiques des ascidiozoïdes primaires des *P. ambulata* sont présents (fig. 24, 27, 28). Les ascidiozoïdes sont néanmoins toujours unis par le système vasculaire commun.

La vue d'ensemble 44 est une coupe parasagittale dans un cyathozoïde et dans deux des blastozoïdes installés autour du pôle inférieur du vitellus. Ces blastozoïdes ont la forme et la disposition des individus adultes. Leur branchie porte 10 fentes et 6 vaisseaux ; leur état de développement est un peu moins avancé que celui des individus de la fig. 23 (à comparer avec la fig. 42).

En ce qui concerne le cyathozoïde proprement dit, peu de détails visibles : le fond du siphon cloacal, la paroi latérale de l'ampoule neurale dont le prolongement viscéral est atrophié, les cavités cloacale et pharyngienne réunies par l'intermédiaire d'un tube péribranchial réduit au maximum, le vitellus

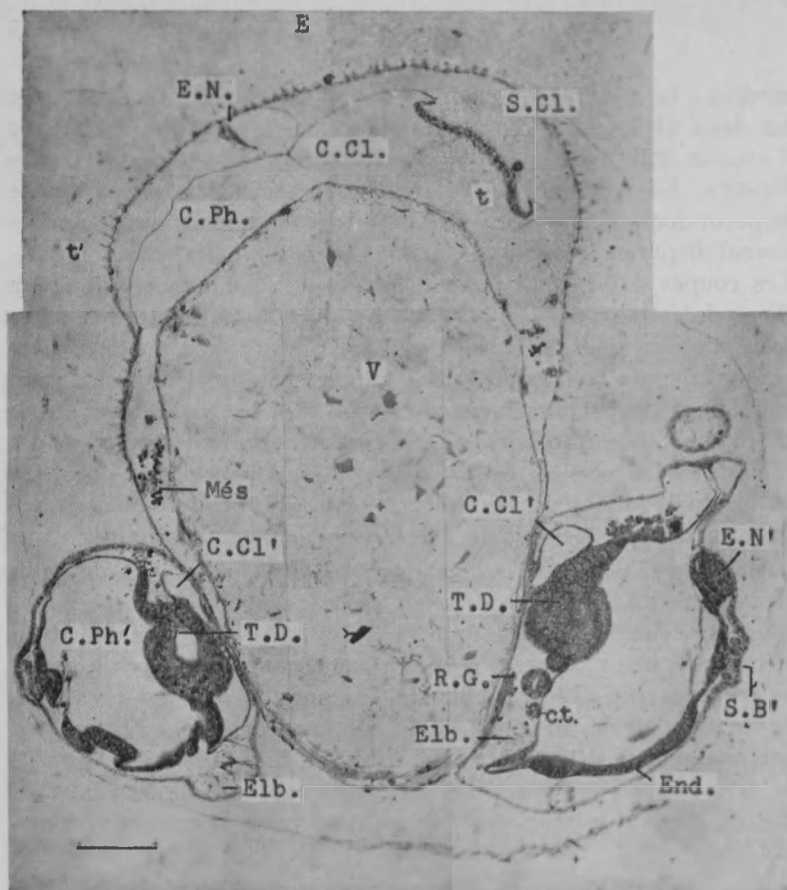


Fig. 44

Coupe sagittale d'un cyathozoïde (E.) et de deux de ses blastozoïdes montrant a) la place occupée par le verticille des blastozoïdes au pôle inférieur de la goutte de vitellus (V.) ; b) la disposition de chaque blastozoïde par rapport au vitellus (cf. fig. 42). — Dans le cyathozoïde (E.), s'aperçoivent un fragment de l'ébauche neurale (E.N.), la cavité pharyngienne (C.Ph.) séparée par un fin tractus de la cavité cloacale (C.Cl.). Le siphon cloacal (S.Cl.) est touché tangentiellement et le bouchon de tunicine (t.) est visible. t' : tunique enveloppant l'embryon dont l'ectoblaste montre les trainées protoplasmiques caractéristiques. — Les blastozoïdes (II et IV) montrent une ébauche neurale (E.N') à cavité écrasée par un massif ganglionnaire (cf. fig. 43), un siphon buccal (S.B.), un endostyle (End.) avec son processus postérieur, une cavité pharyngienne (C.Ph.') ample, une anse digestive (T.D.) complète (oesophage, estomac, intestin, glande pylorique), une cavité cloacale (C.Cl.') ample. En dessous de l'anse digestive, se trouvent l'éléoblaste, (Elb.) et la réserve germinale (R.G.). c.t. : cellule du testa. La forme des blastozoïdes se rapproche de la forme de l'individu adulte.

complètement enveloppé par le sinus profond et l'ectoblaste. En périphérie, l'ectoblaste cubique plonge ses prolongements dans une épaisse couche de tunicine qui englobe tout le complexe.

Des deux blastozoïdes, celui de gauche (n° IV de la série), d'ailleurs coupé obliquement, ne montre guère que l'entrée de l'oesophage, la cavité cloacale et le réticulum de l'éléoblaste. Celui de droite (n° I) est plus intéressant. Du côté superficiel, le complexe neural est bien formé et on y distingue aisément le nodule ganglionnaire pluristratifié de l'épithélium cylindrique bordant les restes de la vésicule neurale. Le nodule ganglionnaire est un amas de cellules, à limites indistinctes. La cavité du canal est occupée par des granulations noirâtres (très avides d'hématoxyline) et semblables à celles visibles dans la cavité neurale du cyathozoïde, tandis que d'autres sont intracellulaires. Elles persistent longtemps à ce niveau, pendant que la jeune colonie tétrazoïde se perfectionne. Les granulations intracellulaires sont des cellules sanguines phagocytées, isolément ou en groupe dans une même vacuole et en dégénérescence (PÈRES, 1943). Elles seront ensuite rejetées dans la cavité. Ces cellules ont été observées par SEELIGER (1889) qui les nomma « Fremdkörper » et par NEUMANN (1913-1936) qui les assimila à des produits de sécrétion. L'anneau périendodermique a disparu sans laisser de traces (sur d'autres spécimens, il reste transitoirement un arc de cellules allongées rappelant celles du cordon viscéral de l'embryon). La vésicule neurale se continue dans un canal étroit, non cilié, ouvert dans la cavité pharyngienne derrière le bouchon obturant le siphon buccal. Celui-ci est coupé tangentiellement, mais, sur les coupes voisines, s'aperçoit une invagination ectoblastique profonde. Derrière le complexe neural s'abouche le pédoncule vasculaire reliant ce blastozoïde au blastozoïde n° II. La cavité pharyngienne se continue dans le pédoncule par une fente large et peu élevée. Ses parois continuent de séparer les sinus superficiel et profond. Entre le pédoncule et l'oesophage, au dessus de la cavité pharyngienne, se remarque une concentration de cellules hémocoeliennes, premier indice des organes dorsaux ; ces cellules sont quelques hémoblastes à noyau peu chromophile et des cellules jeunes de la lignée des cellules à corps hyalin.

La région profonde du blastozoïde est occupée par l'anse digestive où l'on reconnaît l'oesophage, l'estomac (coupés tangentiellement) et le coude de l'intestin au dessus d'une grosse cellule lumineuse en migration. La vésicule qui fait hernie sous l'estomac

est le canal de la glande pylorique. Derrière l'oesophage et s'insinuant derrière l'estomac, se trouve la cavité cloacale. Le siphon cloacal est en voie de formation. Dans l'hémocoèle, à hauteur et en dessous du coude de l'intestin, appliquée contre l'ectoblaste, se voit une bande cellulaire, large de 2 à 3 cellules au maximum : la réserve germinale du zoïde encore peu différenciée, où quelques cellules seulement esquissent leur évolution dans le sens sexuel : gros noyau central clair, avec un volumineux nucléole, chromatine visible en périphérie, protoplasme finement granuleux, taille 3 à 4 fois plus importante que celle des cellules banales. Une de ces cellules se voit à l'extrémité inférieure de la bande. Du côté ventral, se devine l'éléoblaste ; l'endostyle se prolonge par un coecum qui vient buter contre l'ectoblaste.

Les autres coupes du même zoïde montrent les détails suivants : une première languette de LISTER est en formation à hauteur du pédoncule vasculaire supérieur. La cavité cloacale se moule étroitement sur l'estomac et l'intestin ; l'anus n'est pas perforé. Le canal de la glande pylorique bien ouvert vient s'écraser contre la branche ascendante de l'intestin. Le péricarde est une vésicule dont l'épaississement de la paroi profonde est le seul signe annonçant la formation du cœur. La structure de la région post-endostylaïre, entre les deux massifs de l'éléoblaste et en avant du pédoncule vasculaire proprement dit, est restée sans changement : *sur les côtés de l'endoblaste se retrouvent les trois cordons péricardique (toujours relié au péricarde) et péribranchiaux.*

En conclusion : *la forme des blastozoïdes s'est modifiée par gonflement et par pivotement de l'endostyle devenu perpendiculaire au vitellus après lui avoir été parallèle. Les différents organes se différencient peu à peu et leur disposition se rapproche de celle de l'adulte. Au niveau de l'ébauche neurale, l'anneau péri-endodermique se rompt, s'atrophie et disparaît peu à peu. Au dessus de l'ampoule écrasée, un gros amas cellulaire se développe : le futur ganglion : dans l'ampoule et ses parois se voient des cellules en pycnose. Les connexions vasculaires entre blastozoïdes existent toujours, mais tendent à se rompre.*

Résumé du § 3 : lorsque le stolon s'est enroulé autour du pôle inférieur du vitellus, la disposition et la forme des blastozoïdes changent :

a) par allongement des pédoncules qui les unissent toujours, les blastozoïdes s'écartent les uns des autres et pivotent de 90°.



dans le sens des aiguilles d'une montre, l'ébauche neurale et le siphon buccal devenant supérieurs ;

b) par gonflement du corps, très évident au niveau de la cavité pharyngienne, qui amène l'endostyle dans un plan perpendiculaire à la face profonde toujours occupée par l'anse digestive et la cavité cloacale, proches du vitellus. L'endostyle souligne la face ventrale du zoïde. La région devenue supérieure allant du siphon buccal à la cavité cloacale, s'étend et forme la région dorsale définitive du zoïde.

Les blastozoïdes grandissent et leur structure se perfectionne, par multiplication des stigmates, apparition des vaisseaux transversaux, développement du nodule ganglionnaire, mais les tissus conservent une facture embryonnaire.

#### § 4. - *Différenciation histologique des organes des blastozoïdes.*

a) Peu de changement notable, sinon leur gain en taille, dans la structure des ascidiozoïdes aussi longtemps qu'ils restent en dessous du plan équatorial (fig. 23). Mais lorsque ce stade est dépassé, les progrès deviennent sensibles et se manifestent au niveau de divers organes.

Les différentes zones de l'endostyle définitif sont repérables. Une bande médiane étroite porte une longue mèche de cils atteignant les lèvres de la gouttière. Sur les flancs de celle-ci, les cellules, par leur arrangement caractéristique et leurs affinités tinctoriales permettent de distinguer déjà les futures bandes glandulaires et intermédiaires. Les cellules des bandes glandulaires sont élevées et disposées à la façon des écailles d'un bulbe d'oignon ; le noyau volumineux, porteur d'un gros nucléole et d'une fine poussière chromatique est basilaire ; le protoplasme granuleux se colore mal. Les bandes intermédiaires, moins importantes et coincées entre les cinq autres bandes sont bourrées de noyaux, à grosses granulations chromatiques ; leur colorabilité les oppose aux bandes glandulaires. Les bandes marginales ciliées sont encore de simples épaissements de l'épithélium local.

Les stigmates branchiaux sont ouverts, mais non ciliés. Ils sont plus nombreux ainsi que les vaisseaux longitudinaux. Les siphons sont toujours imperforés et la cavité cloacale s'est amplifiée ; l'anse digestive est inchangée. La glande pylorique cependant entoure d'un anneau complet et oblique la branche ascendante de l'intestin ; son épithélium est resté oblique. La lumière du canal pylorique rétréci est à peine visible, l'ampoule pylorique

est présente, il n'y a pas encore de cordons courant vers l'anus, le long de la paroi intestinale (GODEAUX, 1954).

Sur le vivant, on constate que le cœur qui s'était soulevé en faisant hernie dans le péricarde est devenu fonctionnel (fig. 24). Son épithélium cylindrique s'est aminci et étiré, où les noyaux font hernie. La cavité, coincée entre l'éléoblaste droit et l'endoblaste, « shunte » les sinus superficiel et profond qui ne communiquaient primitivement qu'aux deux extrémités du complexe embryon-blastozoïdes. Le cœur du cyathozoïde reste l'élément moteur principal : les battements des cœurs des blastozoïdes, espacés au début, augmentent peu à peu leur fréquence, pour devenir prépondérants en fin d'organogénèse. Le renversement périodique du péristaltisme est visible d'emblée et les cinq cœurs battent à leur rythme propre, éventuellement dans des directions opposées et sont complètement indépendants les uns des autres. Leur circulation se repère sur le frais par les mouvements des globules sanguins devenus nombreux et que l'on peut voir quitter l'une des lacunes principales (sinus superficiel ou sinus profond) pour rejoindre l'autre en traversant le cœur de l'ascidiozoïde. Le sang circule aussi dans les lacunes branchiales.

Dans les sinus latéraux du siphon buccal se développent les organes lumineux, caractéristiques des Pyrosomes et formés des cellules du testa (à boudins bactériens, cf. JULIN, 1912) dont nous avons signalé antérieurement la migration. Dorsalement, les organes dorsaux deviennent plus volumineux.

L'ébauche ganglionnaire est une masse de cellules en couches régulières, posée à la façon d'un chapeau de champignon sur le reliquat de la vésicule neurale. La limite entre ces deux organes est nette, sauf au niveau de la ligne de prolifération où ils se confondent. De part et d'autre du plan vertical transverse passant par cette bande et représenté par un septum cellulaire, apparaît un nodule constitué par les prolongements des neurones qui sont peu à peu rejetés en périphérie, premier indice de la substance fibrillaire (« Punksubstanz » des auteurs allemands). L'ordonnance primitive est bouleversée. Les racines nerveuses apparaissent en même temps. Les cellules limitant le massif ganglionnaire, à l'opposé du siphon buccal, sont aplaties et leur protoplasme se charge de granulations rouges formant un petit nombre (4 puis 6) de plages indépendantes qui confluent secondairement en une cupule pigmentaire de forme compliquée.

La vésicule neurale est réduite à une fente sous le ganglion, mais, dans la région moyenne, la paroi ventrale se plisse et

s'évagine en une hernie, premier indice de la glande neurale (expansion de l'épithélium comme chez les Ascidies, oozoïdes et blastozoïdes). La paroi ventrale de la vésicule se signalait par sa minceur relative aux périodes reculées de la blastogénèse. La destinée de ce tissu était marquée précocement. La glande neurale devient un nodule plein par une sorte de chiffonnement de sa paroi ; les cellules se serrent et la cavité y devient virtuelle. Des cellules en pycnose contenues dans des vacuoles de la paroi continuent de se voir (fig. 45). En avant, vers le siphon buccal, la cavité neurale est représentée par un canal à parois cylindri-

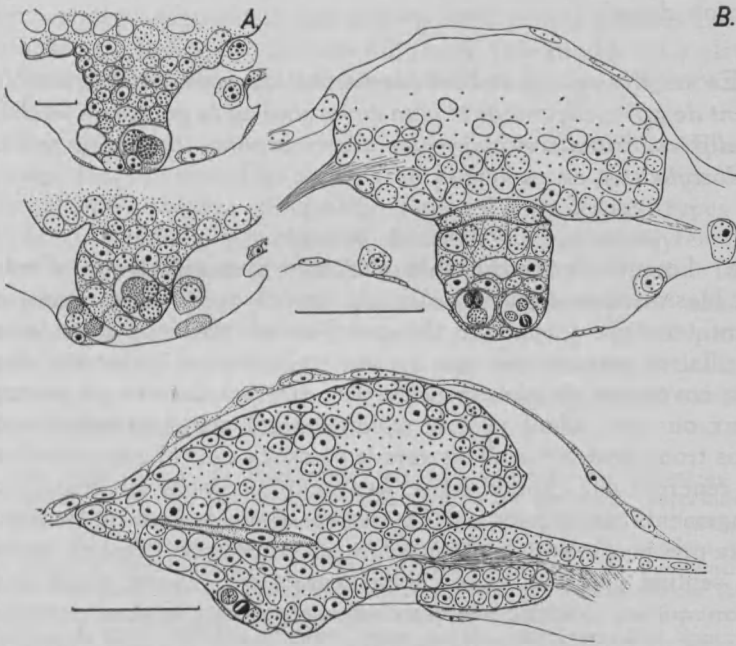


Fig. 45

Coupes transversales dans la région de la glande neurale des ganglions à des stades différents d'organogénèse. — A) A gauche, des cellules intravacuolaires. — Echelle 10 microns. — B) A droite, des cellules intravacuolaires ; les racines nerveuses et l'organe pigmentaire sont présents.

Echelle : 25 microns.

Fig. 46

Coupe sagittale d'un ganglion avancé. Les différentes parties du complexe sont présentes. — Echelle : 25 microns.

ques, ouvert dans le pharynx et où apparaît une ciliature. C'est le canal de la glande neurale ou canal vibratile. En arrière de la glande, la cavité neurale s'est oblitérée par accolement des parois et les cellules s'allongent, se mettent en file, le noyau devient clair, pauvre en chromatine. Ces cellules rappellent les cellules du cordon dorsal dans l'ébauche neurale du cyathozoïde ; en fait, le processus d'atrésie signalé plus avant à propos de l'occlusion des coecums périendodermiques, intéresse maintenant toute la partie de la vésicule neurale primitive qui se trouve en arrière de la glande neurale. De par son mode de formation, le prolongement plein du canal et de la glande a la valeur d'un cordon dorsal.

En conclusion : *quand les blastozoïdes, augmentant insensiblement de taille, dépassent le plan équatorial de la goutte de vitellus, la différenciation cellulaire des divers organes (ganglion, cœur, endostyle ...) se précise.*

b) Lorsque le cyathozoïde n'émerge plus qu'à peine d'entre les blastozoïdes, l'ébauche neurale de ces derniers est pratiquement terminée (fig. 45). Du ganglion constitué de deux amas fibrillaires séparés par un septum cellulaire et enfermés dans une enveloppe de neurones, partent diverses racines nerveuses ; deux ou trois allant vers le siphon buccal, deux latérales et un gros tronc postérieur allant vers le vaisseau tunical correspondant se repèrent sur chaque flanc. Les neurones montrent leurs prolongements axoniques qui se perdent dans la substance fibrillaire proche. La cupule pigmentaire est constituée. C'est au niveau du septum que l'ancienne cavité neurale est ouverte sur le ganglion qui en constitue la paroi dorsale ; cette région répond à la zone de prolifération du ganglion. En avant, le canal s'abouche au pharynx ; son trajet est très court (25 à 30 microns). Il débouche dans la glande neurale où les images de phagocytose se sont raréfiées. A la glande fait suite le cordon dorsal. La longueur totale du complexe est de 100 microns.

En conclusion : *dès que le cyathozoïde disparaît dans le cercle de ses blastozoïdes, le complexe neural est constitué avec substance fibrillaire, nerfs, cupule pigmentaire, canal de la glande, glande neurale. En même temps, les images de phagocytose dans la glande neurale deviennent rares.*

c) Pendant la période de dégénérescence qui amène le cyathozoïde à l'état d'un nodule de vitellus relégué au niveau des endostyles de ses blastozoïdes, les changements perceptibles intéressent tous les tissus qui perdent leur aspect embryonnaire et l'ensemble acquiert un aspect semblable à celui des blastozoïdes fonctionnels. Les connexions vasculaires entre les individus se rompent ; les éléoblastes se résorberont tardivement. Les tissus épithéliaux (ectoderme, paroi péribranchiale externe) s'amincissent, la corbeille branchiale se garnit de cils portés par de gros grains basilaires ; le nombre des stigmates et barres augmente, une seconde puis une troisième languette de LISTER apparaissent. Cependant les siphons sont encore obturés par un bouchon de tunicine et les tubes digestifs restent vides. La glande pylorique accumule déjà certains colorants basiques (GODEAUX, 1954).

Les complexes neuraux sont comparables à ceux des blastozoïdes fonctionnels. Des images de phagocytose persistent dans les glandes, autour desquelles s'aperçoivent divers types de globules sanguins, hémoblastes, lymphocytes, amoebocytes (nomenclature de PÉRÈS) dont la présence paraît en relation avec la phagocytose (fig. 45 par ex.). Chez les blastozoïdes adultes, la phagocytose fait défaut ; la série des stades étudiés prouve qu'elle correspond à une propriété des blastozoïdes jeunes, ce qui expliquerait les désaccords entre chercheurs ayant examiné des animaux d'âges différents.

Une seule région du blastozoïde (ch. IV) conserve ses caractères embryonnaires : le cul de sac formé à la rupture du pédoncule vasculaire, à l'arrière de l'endostyle et entouré des éléoblastes. Cette portion de l'endostyle est un tube épithélial de section rectangulaire, flanqué des cordons péri-cardique et péribranchiaux ; il s'avance vers l'ectoderme qui localement a gardé des caractères d'ectoblaste (cellules cubiques, protoplasme dense, basophile) et rencontre une bande cellulaire longue, étroite (25 - 30 microns), épaisse de deux cellules qui n'est autre que le massif germinal apparu si précocement dans l'organogénèse.

Ces images annoncent le début de la blastogénèse secondaire qui sera considérée au chapitre IV.

En conclusion : *alors que le cyathozoïde n'est plus qu'un nodule insignifiant, perdu dans la masse de la colonie tétrazoïde, les tissus des blastozoïdes sont morphologiquement et physiologiquement différenciés et fonctionnels, sauf dans la région du pédoncule où coecum pharyngien, cordons péribranchiaux et péricardique, massif germinal, mésoblaste, ectoblaste conservent une structure embryonnaire.*

*Résumé du § 4 :* La taille des blastozoïdes s'accroît progressivement tandis que l'embryon s'atrophie. La différenciation histologique se marque au niveau de divers organes, tels que l'endostyle, le complexe neural (nerfs, substance fibrillaire, cellules pigmentaires, glande neurale), les stigmates, l'anse digestive.

Les épithéliums s'aplatissent et perdent peu à peu leur aspect embryonnaire.

### *Conclusions du chapitre III*

La blastogénèse primaire du Pyrosome est limitée à quatre ascidiozoïdes équipotentiels. Cette limitation est évidemment à rapprocher de l'impossibilité de se nourrir dans laquelle se trouve le cyathozoïde et correspond au potentiel représenté par la gouttelette vitelline. Chez *P. vitjasi*, à vitellus plus abondant, le stolon porte près de 100 bourgeons en file.

La blastogénèse obéit à cette loi générale chez les Ascidiacés coloniaux que le bourgeon passe toujours par un stade à deux vésicules emboîtées et séparées par un espace hémocoelien et, fait remarquable, quelle que soit l'origine embryologique de la paroi interne. Cette convergence dans les aspects des bourgeons reflète précocement la similitude des grandes structures des adultes.

L'analyse du stade vésiculeux chez le Pyrosome fournit les précisions suivantes :

a) la paroi de la vésicule externe prolonge l'*ectoblaste* maternel et son rôle se limite à former le revêtement du blastozoïde ;

b) la paroi de la vésicule interne est la continuation de la paroi de la *cavité endoblastique* (homologuée au pharynx) du cyathozoïde. Ce tissu édifie la corbeille branchiale, l'endostyle, les divers constituants de l'anse intestinale ;

c) le long des flancs de la vésicule interne se logent les prolongements (creux) des *tubes péribranchiaux* de l'embryon qui donneront les cavités péribranchiales et cloacale du blastozoïde. Nos observations sont en harmonie avec celles de nos prédécesseurs (KOWALEVSKY, SALENSKY, NEUMANN, JULIN, BERRILL, IVANOVA-KAZAS) ;

d) sous le tube péribranchial droit, court le prolongement creux puis plein du *tube péricardique* primitif de l'embryon. Il est à remarquer que ce prolongement longe le bord convexe du stolon au début de son enroulement. Au cours de l'organogénèse du

bourgeon, ce tube dilate dans la région distale proche de l'anse digestive et se transforme en cardiopéricarde par invagination de sa paroi profonde suivant le processus bien connu des Ascidies. Les rapports entre le cœur du cyathozoïde et ceux de ses blastozoïdes ont été définis sans équivoque sur des séries de bourgeons de mieux en mieux organisés. Nos observations confirment celles de NEUMANN et l'hypothèse de JULIN et nous autorisent à rejeter les conceptions de SALENSKY qui admettait pour cet organe une origine double, symétrique, à partir d'amas de cellules mésoblastiques coincés entre la cavité endoblastique et l'éléoblaste. Ces amas existent, mais nous sommes d'accord avec NEUMANN pour y voir des éléments péribranchiaux dont nous aurons à reparler.

SALENSKY a voulu retrouver chez l'ascidiozoïde une évolution de la cavité péricardique parallèle à celle qu'il décrivait chez l'embryon. De part et d'autre, une ébauche double, née par entérocoelie, dont la portion droite évolue en vésicule et la portion gauche en mésenchyme ; de la sorte, la cavité péricardique des blastozoïdes aurait la valeur d'une cavité coelomique. Son raisonnement est en fait entâché d'une idée préconçue analogue à celle qui a guidé sa description de l'ébauche neurale du cyathozoïde. Il est possible que ses conceptions sur l'intervention des kalymmocytes (cellules du testa) dans l'embryogénèse l'aient conduit à identifier entièrement embryogénèse et blastogénèse. De par ses origines, la cavité péricardique des blastozoïdes a évidemment la même valeur que celle de l'embryon.

e) le sang et les cellules mésoblastiques libres (cellules sanguines et cellules du mésenchyme embryonnaire) sont communs au système embryon + blastozoïdes. Le cœur du cyathozoïde est l'élément moteur initial ; les cœurs des quatre blastozoïdes se différencient peu à peu, battent à leur rythme propre (montrant l'absence complète d'un agent coordinateur nerveux ou humoral) et se substituent graduellement au cœur de l'embryon. Leur différenciation complète est une condition nécessaire pour la rupture des connexions entre les individus.

Pour les organes dérivés de ces cinq blastèmes, l'organogénèse s'effectue en conformité avec la théorie des feuilletts (JULIN, 1912, voir p. 776) : le bourgeonnement primaire se présente sous la forme primitive de la strobilation ; les tissus maternels gardent dans le blastozoïde la destination fixée dans l'embryogénèse.

Les autres organes sont des néoformations. Les deux masses dorsales, dénommées organes hématopoiétiques, les rares mus-

cles, et le massif germinal hermaphrodite des blastozoïdes <sup>(1)</sup> font défaut au cyathozoïde et dérivent de cellules hémoblastiques.

SALENSKY a décrit dans le rudiment de plage génitale une cavité close qu'il assimile à une cavité coelomique à l'instar de VAN BENEDEN et JULIN (chez l'oozoïde). Nous n'avons jamais observé cette cavité et toujours l'image est celle d'une masse compacte (sauf images locales de dégénérescence cellulaire) (voir ch. IV, fig. 49).

Un organe mésoblastique temporaire, l'*éléoblaste*, se développe à l'extrémité distale de chaque blastozoïde : c'est un organe stockant du pseudovitellus dans ses vacuoles et qui concourt sans doute à couvrir les besoins nutritifs du zoïde entre le moment où il cesse d'être alimenté par le cyathozoïde et celui où il devient fonctionnel par ouverture de ses siphons.

Les *complexes neuraux* dérivent également du mésoblaste, contrairement aux opinions de SALENSKY, NEUMANN et BERRILL. Leur ébauche *commune* apparaît précocement. Elle n'a aucune relation (sinon par voie sanguine) avec l'organe homologue de l'embryon. Il n'y a guère que chez *Aplidium* que le complexe neural du blastozoïde dérive du cordon dorsal maternel et en dernière analyse du système nerveux de l'oozoïde, fondateur de la colonie (BRIEN, 1927).

Sous l'influence ordonnatrice des replis endostylaires refoulant le bout aveugle du coecum, les cellules mésoblastiques se disposent en un cordon massif, comme chez les Salpes (BRIEN, 1928). Cette ébauche commune se tronçonne secondairement en quatre fragments correspondant aux quatre individus futurs. Ces fragments se concentrent sous l'ectoblaste superficiel de la région proximale de chaque bourgeon (fig. 32 - 33) ; ils affectent alors la disposition décrite comme primitive par SALENSKY (stade F et fig. 38 - 39, Pl. IV, 1892), ce qui explique sa conception d'une origine ectoblastique. Secondairement, l'ébauche se creuse d'une cavité et devient une ampoule neurale dont le développement calqué sur celui d'une ampoule neurale d'Ascidiacé donnera le complexe neural habituel. La paroi périphérique, qui bourgeonne le ganglion, est d'emblée plus épaisse que la paroi profonde d'où dérive la glande : la destinée des deux parois est donc fixée précocement. La cavité neurale primitive se retrouve finalement dans le canal vibratile de la glande ; elle s'ouvre dans

---

(1) Egalement observable dans chaque blastozoïde primaire de *P. vitjasi* (IVANOVA-KAZAS, 1956).



la cavité pharyngienne au niveau du tubercule vibratile. Aucune trace du remplacement de l'organe vibratile neural primitif par un organe vibratile secondaire endoblastique n'a été décelée (cf. SALENSKY). La glande montre des propriétés phagocytaires pour les cellules du sang pendant la phase ultime de l'organogénèse.

Vers l'arrière, la vésicule neurale a temporairement enveloppé d'un anneau le tube endoblastique reliant le blastozoïde à l'élément suivant. Cette disposition est propre au Pyrosome et a probablement influencé SALENSKY quand il décrivait les « nerfs » du cyathozoïde (voir chap. II, p. 21) ; elle n'est que transitoire et disparaît quand le blastozoïde commence à prendre la forme adulte. A sa libération, il ne garde qu'un cordon plein, appliqué contre le ganglion, l'équivalent du cordon dorsal du cyathozoïde et des Ascidiacés en général.

JULIN explique la formation « de novo » du système nerveux des ascidiozoïdes par le fait que seule la région ventrale du cyathozoïde intervient dans la blastogénèse et que le système nerveux est un organe dorsal. Il faut remarquer que dans les cas de bourgeonnement chez les Aplousobranches, où les trois feuilletts interviennent en gardant leur valeur, le système nerveux est néoformé.

Les expériences d'ablation d'une partie plus ou moins considérable de l'individu (*Clavelina*, BRIEN 1930 ; *Ciona*, PÈRES 1943) fournissent d'autres exemples (endoblaste, mésoblaste) de restitution nerveuse indépendante du tissu original.

Avant de clore la discussion sur le système nerveux des blastozoïdes, il convient peut-être de revenir sur l'interprétation donnée par SALENSKY aux cavités qu'il prétend avoir observées au bord antérieur de l'embryon et qu'il qualifie de chordales et de coelomiques. Ces dernières ont été effectivement retrouvées, avec les réserves formulées plus haut, comme devenant le péricarde, mais les dessins de SALENSKY (1891, série fig. 22, Pl. XXVII) s'inspirent trop évidemment d'images connues chez l'*Amphioxus* par exemple. Pour KOROTNEFF (1905), il s'agit d'artéfacts dus à un fixateur inapproprié (p. 296). Quant à la cavité chordale dont la position s'expliquerait difficilement à ce niveau et à laquelle se substitue le mésoblaste axial (comparer les séries de fig. 22 et 24, Pl. XXVII, 1891), on est en droit de se demander si elle n'est pas simplement le début de l'ébauche neurale pleine des blastozoïdes qui est repérable avant la dissolution de la cavité péricardique antérieure (ce chap., p. 72).

La forme particulière du stolon primaire de *P. atlanticum* se présente comme la conséquence de l'étalement de l'embryon sur son vitellus. Le stolon est d'abord un héli-cylindre ouvert sur le vitellus et ne devient un coecum cylindrique que beaucoup plus tard. Il est au contraire d'emblée à section circulaire chez *P. vitjasi* dont le cyathozoïde a gardé un type ascidien prononcé.

Lorsque le blastozoïde s'est complètement formé et mène une vie indépendante, on constate que la région qui entoure le cul de sac endostylaïre formé avec la coupure du pédoncule vasculaire et l'occlusion du conduit endoblastique commun, a échappé à la différenciation. A ce niveau se trouvent en place les ébauches de divers organes des blastozoïdes secondaires futurs. La blastogénèse secondaire se prépare précocement.

### Résumé du chapitre III

Les quatre ascidiozoïdes primaires sont issus de la strobilation de l'oozoïde. Chaque individu reçoit, outre l'ectoblaste, un coecum endoblastique médian avec une portion d'endostyle, un fragment des tubes péribranchiaux et péricardique, un amas de mésenchyme hémocoelien.

L'ébauche neurale est une néoformation dérivant du mésoblaste ; elle est commune aux quatre blastozoïdes et se fragmente secondairement. Nos observations s'opposent à celles de nos prédécesseurs.

Le tissu germinale, la musculature et les deux massifs de l'éléoblaste sont formés localement dans chaque blastozoïde, aux dépens de plages mésoblastiques.

Le développement du blastozoïde a été suivi sur des séries d'individus.

a) L'ébauche neurale se transforme en une vésicule d'où dérivent les différents constituants du complexe ganglionnaire de l'adulte : ganglion, ampoule pigmentaire, glande neurale, canal vibratile, fragment de cordon dorsal. La glande en formation contient des grains homogènes, restes de cellules pycnotiques qui disparaissent quand le blastozoïde devient fonctionnel.

b) Les deux fragments de tubes péribranchiaux deviennent les cavités péribranchiales qui se rejoignent dorsalement en une cavité impaire. Il se forme d'emblée une ouverture cloacale impaire.

c) Le fragment d'endostyle devient l'endostyle du blastozoïde. Le reste du coecum endoblastique donne la cavité pharyngienne et l'anse digestive.

d) Le fragment de tube péricardique devient un cardiopéricarde typique de Tunicier. L'éléoblaste est un organe transitoire à cellules vacuolisées renfermant du pseudovitellus.

L'extrémité postérieure de l'endostyle de chaque blastozoïde est un cul-de-sac d'endoblaste non différencié, flanqué de prolongements péribranchiaux et péricardique. Cette région deviendra blastogénétique avant que l'individu n'ait atteint sa taille adulte. Les autres tissus du blastozoïde se différencient et les organes acquièrent une structure comparable à celle des organes correspondants des Ascidiacés.

---

## Chapitre IV

### LES ASCIDIOZOÏDES SECONDAIRES

Les quatre ascidiozoïdes primaires, groupés en une colonie tétrazoïde, vont bourgeonner tout le *cormus*, soit directement, soit indirectement, grâce à l'activité blastogénétique propre et indéfinie de chacun de leurs rejetons. La progression est géométrique et NEUMANN (1913 a) en a établi les modalités.

La blastogénèse débute alors que les blastozoïdes sont loin d'avoir atteint leur taille adulte que l'on peut caractériser par le nombre de stigmates, de vaisseaux (barres) longitudinaux et de languettes dorsales.

Dans le cas du stolon secondaire, le problème consiste essentiellement à définir la valeur des ébauches. Le développement ultérieur de chaque bourgeon secondaire, que nous décrirons succinctement en cours de chapitre, est calqué sur l'organogénèse du blastozoïde primaire.

#### *Aperçu bibliographique.*

HUXLEY, le premier, observa l'intervention de l'ectoderme, de l'endoderme (endostyle) et du tissu germinal maternels. KOWALEVSKY étendit les résultats de HUXLEY en observant a) le long des flancs du coecum endoblastique, deux cordons, puis deux tubes (cavités péribranchiales), mais dont il ne put préciser l'origine (il les imagina dérivant soit du mésenchyme libre, soit de l'endoblaste) et b) du côté ventral un amas qui devient secondairement l'ampoule neurale. Avec quelques réserves, il admit que cette ébauche dérive du feuillet moyen (mésoblaste). Ultérieurement la cavité neurale est écrasée par la prolifération du ganglion et le complexe neural se soude à l'organe vibratile dérivé d'une invagination pharyngienne. Pour KOWALEVSKY, le complexe neural a donc une origine double.

JOLIET (1888) avança que les cordons péribranchiaux proviennent d'une lame mésoblastique venant coiffer l'endostyle ; ce mésoblaste, du côté ventral, fournit le matériel neural. L'évolution des diverses ébauches suit les processus bien connus des bourgeons d'Ascidies. En ce qui concerne le complexe neural, JOLIET limita la participation de l'endoblaste à l'entrée évasée du canal (p. 80). La vésicule neurale primitive se retrouve finalement dans le canal (non cilié d'après l'auteur) et dans la portion

glandulaire (dont il n'a pu suivre la formation, p. 75). Pas plus que ses prédécesseurs, JOLIET n'a remarqué la formation transitoire d'un anneau neural périendodermique, analogue à celui signalé dans les ascidiozoïdes primaires (voir ch. III, p. 87), bien qu'on observe un tel anneau sur la fig. 7 de la Pl. II de son mémoire.

Dans son étude fouillée de la blastogénèse secondaire, SEELIGER (1899) retrouva les diverses ébauches déjà découvertes par ses prédécesseurs. Selon cet auteur, les deux cavités péribranchiales dérivent du mésoblaste (p. 600) qui rencontre l'extrémité distale du processus endostylaïre. Du côté droit, l'ébauche péribranchiale s'avance jusqu'à toucher le péricarde de l'organisme en bourgeonnement. Mais pour SEELIGER, ce voisinage n'a pas de signification particulière : le cardiopéricarde se différencie au moment de la formation du premier stigmaté, à partir d'un nodule mésoblastique logé en arrière de la cavité péribranchiale correspondante. L'ébauche neurale trouve son origine dans la plage génitale et mésoblastique qui s'avance dans le stolon et coiffe l'extrémité distale du processus endostylaïre. La partie qui s'est glissée sous ce processus est isolée par la croissance de l'endoblaste et devient un nodule bientôt creusé d'une cavité : l'ébauche neurale. A mesure que le stolon grandit et se découpe en bourgeons, l'ébauche neurale se fragmente. Chaque fragment se transforme en une vésicule pourvue des deux prolongements enveloppant le tube endodermique (disposition que SEELIGER rapporte au mode de formation de l'ébauche et au développement de l'endoblaste). La partie antérieure de la paroi dorsale de la vésicule prolifère l'amas ganglionnaire qui finit par écraser la vésicule, sans cependant la rendre virtuelle. Le reste de la vésicule donne en avant l'organe vibratile, limité par des cellules cylindriques et souvent porteur de corps étrangers, l'« hypophyse » au milieu et un coecum aveugle en arrière. Le pigment oculaire apparaît. Les deux coeca périendodermiques qui ont perdu leur cavité deviennent deux nerfs dorsaux et postérieurs, puissants, dont l'apparition devance celle des autres nerfs. SEELIGER a retrouvé chez les ascidiozoïdes primaires les mêmes coeca et leur attribue la même destinée. Cet auteur ne s'est cependant pas occupé de la structure du complexe neural entièrement constitué.

K. BONNEVIE (1896), comparant le bourgeonnement de *Distaplia magnilarva* et de *Pyrosoma elegans* (*P. atlanticum*) aboutit à des conclusions très différentes de celles de SEELIGER. L'ébauche neurale est double chez le Pyrosome. Lorsque les limites du

blastozoïde se sont précisées, les deux cavités péribranchiales, dont l'auteur tient l'origine pour endodermique, émettent (après fusion en une cavité cloacale) l'une et l'autre, dorsalement et du côté proximal, un processus qui s'étend dans l'hémocoele. Les deux processus se rejoignent au dessus de l'endoderme, constituent un anneau qui se creuse progressivement d'une cavité et développent une grande masse cellulaire. Comme l'ébauche croît moins vite que le reste du bourgeon, elle finit par se masser du côté dorsal ; sa communication avec les cavités péribranchiales persiste jusqu'au moment où la paroi dorsale de la vésicule neurale s'épaissit. La description concorde pour le restant avec celle de SEELIGER. Le cardiopéricarde notamment dériverait du mésoblaste.

Pour BONNEVIE, l'ébauche neurale donc est double et tardive et se forme aux dépens de l'endoderme, indépendamment dans chaque blastozoïde. L'exactitude de ses observations a été formellement contestée par NEUMANN (1913 a, p. 337).

NEUMANN (1913 a et 1935) observe, outre les six ébauches déjà définies, un cordon péricardique, épais de deux cellules, bien séparé du mésoblaste environnant et du cordon péribranchial qu'il côtoie (p. 325). Les cordons péricardique et péribranchiaux <sup>(1)</sup> dérivent des organes correspondants de l'animal-mère (p. 333-334). Quand le stolon se strobilise, les blastozoïdes ne restent unis que par l'ectoderme, l'endoderme et l'hémocoele (cf. stolon primaire). Pour NEUMANN, les ébauches trouvent leur origine dans les tissus correspondants du blastozoïde générateur et dérivent en dernière analyse du stolon du cyathozoïde. NEUMANN n'est cependant pas très explicite au sujet de l'ébauche neurale et on voit mal ses rapports avec le complexe neural maternel ; il la tient pour ectoblastique (1935, p. 294 et 301).

Ses conclusions ont été accueillies avec réserve par BRIEN (1948, p. 787) qui admet une origine mésoblastique pour le système nerveux, les cavités péribranchiales et le cardiopéricarde, penchant donc pour l'opinion de SEELIGER, par comparaison avec les Salpes. Nous-même (GODEAUX, 1956 a) avons adopté ces vues dans un travail préliminaire sur le système nerveux.

BERRILL (1950) distingue, outre la blastogénèse primaire, deux blastogénèses secondaires selon que le bourgeonnement intéresse un blastozoïde primaire (stérile) ou un blastozoïde d'ordre plus

---

(1) Pour JULIN (1904), les cavités péribranchiales ont probablement une origine endoblastique (p. 549).

élevé (sexuellement plus ou moins avancé). Le stolon du blastozoïde primaire est formé d'un ectoblaste cubique, du cul de sac post-endostylaire et de cellules mésenchymateuses emprisonnées entre les deux autres feuillets. Il n'y a aucun dérivé des parois péribranchiales et péricardique [*« At the same time, it is evident that there are no extensions from either the perithoracic (peribranchial tissues), or from the pericardium »*, p. 543]. Le stolon du blastozoïde secondaire diffère par la présence de la plage génitale et par ses proportions plus importantes.

Les blastozoïdes ne commencent à bourgeonner que quand leur organogénèse est avancée alors que l'oozoïde bourgeonne précocement. Cette différence de comportement nous paraît s'interpréter aisément par l'existence d'une réserve vitelline d'ailleurs limitée d'un côté (oozoïde) et la nécessité d'une nutrition active de l'autre (blastozoïdes).

BERRILL (1950 a) attribue erronément à NEUMANN (p. 546) l'opinion que les cordons péribranchiaux et péricardique dérivent des parois latérales du tube pharyngien. Il observe lui-même que les cavités péribranchiales se forment par évagination de la paroi du pharynx (sa fig. 3 E et p. 549) ; il suppose que le péricarde ne se différencie que lorsque la strobilation est en cours. Quant au système nerveux, il dérive de l'ectoblaste (*« apparently segregating from it at the stolon base »*, p. 546).

*Cette revue rapide de la littérature montre que le désaccord concernant la valeur des ébauches constituant le stolon secondaire est plus accusé que dans le cas du stolon primaire. Seuls les tissus les mieux représentés et dont les destinées peuvent se suivre sur les pièces « in toto », ectoblaste, endoblaste et tissu germinal, n'ont prêté à aucune discussion. Par contre, l'ébauche neurale a été tenue successivement pour un dérivé des trois feuillets primordiaux et son développement diversement interprété. Il en fut de même pour les cavités péribranchiales et pour le péricarde.*

Remarque :

La blastogénèse secondaire est de durée indéfinie : le stolon sans cesse s'allonge par la base et s'ampute à l'autre extrémité ; dès qu'un bourgeon est strobilisé, un nouveau se prépare. Selon l'âge de la chaîne, de 1 à 5 blastozoïdes seront visibles, d'autant mieux organisés qu'ils sont plus écartés de la souche (fig. 51) et plus près de mener une existence propre.

Le premier bourgeon d'une chaîne est déjà délimité quand le stolon mesure 200 microns de long.

Les arrêts dans la blastogénèse se traduisent par l'absence d'un blastozoïde intermédiaire ou par un écart considérable entre les développements de deux blastozoïdes successifs. Ces arrêts de la blastogénèse pourraient s'expliquer par une déficience momentanée de la nutrition de l'individu géniteur et marque une prédominance du blastozoïde distal sur ses successeurs.

## OBSERVATIONS PERSONNELLES

### § 1. — Phase de préblastogénèse.

Pour retrouver facilement la phase initiale de la blastogénèse, il importe d'examiner des individus au maximum de taille dans des colonies longues de plusieurs centimètres; les ovocytes sont en effet d'autant plus volumineux que le *cormus* est plus important (reproduction sexuelle présente dans les colonies de 8 cm et plus de longueur). Ce caractère mis à part, les distinctions établies par BERRILL (1950 a), au point de vue germinal, entre les zoïdes de rangs différents, semblent secondaires.

BERRILL a supposé que les ascidiozoïdes primaires restent stériles et simplement blastogénétiques. Nous avons montré que cette stérilité ne pouvait qu'être secondaire (ch. III, p. 90 et fig. 39, 47, 48). Les blastozoïdes issus directement des ascidiozoïdes primaires reçoivent un stock germinatif dont les ovocytes entament à peine leur phase d'accroissement. Les blastozoïdes bourgeonnés ultérieurement dans le *cormus* reçoivent des ovocytes plus avan-



Fig. 47

Photographie d'une coupe dans la zone stolonifère d'une colonie tétrazoïde dont l'embryon (E.) n'est pas entièrement résorbé. — L'embryon montre le cardiopéricarde (P.), le canal vibratile (C.V.) et sa ciliature, le reste du vitellus (V.). — Deux stolons (St 1 et St 2) sont intéressés par la coupe. Leur structure correspond aux fig. 48 a et 48 b. L'éléoblaste (Elb.) d'un blastozoïde primaire est présent sur la coupe. — Echelle : 100 microns.



cés (comparer les fig. 49, 50 représentant des stolons prélevés sur des individus adultes et la fig. 48 relative à un stolon prélevé sur un zoïde primaire : le contraste est net).

Quand le blastozoïde présente 16 stigmates et de 5 à 6 barres, son massif germinal, jusqu'alors indivis, se scinde en deux lots (HUXLEY). Le premier, restant sur place, contient l'ovule unique et les ébauches de l'oviducte et des follicules testiculaires ; le second, formé de cellules ovocytaires moins avancées, sauf une, plus volumineuse, et précédées de cellules mésoblastiques, vient se loger dans le sinus entre les deux amas de l'éléoblaste et au dessus du canal endoblastique qui prolonge l'endostyle de l'individu, c'est-à-dire à la base du stolon futur.

Rien de plus ne se produira tant que le zoïde ne sera pas proche de sa libération.

En conclusion : *dans la phase préparant la blastogénèse secondaire, l'amas génito-mésoblastique se scinde en deux parties ; l'inférieure vient se loger entre les éléoblastes.*

## § 2. — *Poussée du stolon secondaire.*

Lorsque la libération du zoïde approche, le massif génito-mésoblastique reprend sa poussée et s'étire le long de l'ectoblaste dans le stolon qui commence à faire hernie et dont la lumière est occupée par le coecum endoblastique et par des cellules hémocoeliennes éparses. Les coupes, suivant les différents plans de l'espace dans les stolons débutants des ascidiozoïdes primaires, montrent les détails suivants (fig. 47 et 48) :

a) un disque d'*ectoblaste* à épithélium cubique à gros noyaux et protoplasme dense subsiste en regard de l'endoblaste. Selon BERRILL, l'induction est imputable à l'ectoblaste plutôt qu'à l'endostyle ;

b) le *tissu endoblastique* est représenté par le bout aveugle de l'endostyle ou processus endostylaïre. Celui-ci ne se différencie jamais et conserve sa structure embryonnaire, de telle sorte que chaque processus endostylaïre n'est rien d'autre, en fin d'analyse, qu'une extension de l'endostyle du cyathozoïde (BRIEN, 1948, p. 786). Sur le frais, le bleu de toluidine, colorant métachromatique, met en évidence, au niveau de l'endostyle, trois paires de bandes glandulaires colorées en mauve et deux paires de bandes intermédiaires ciliées colorées en bleu, tandis que la touffe flagellée ventrale reste incolore. Les colorations métachromatiques

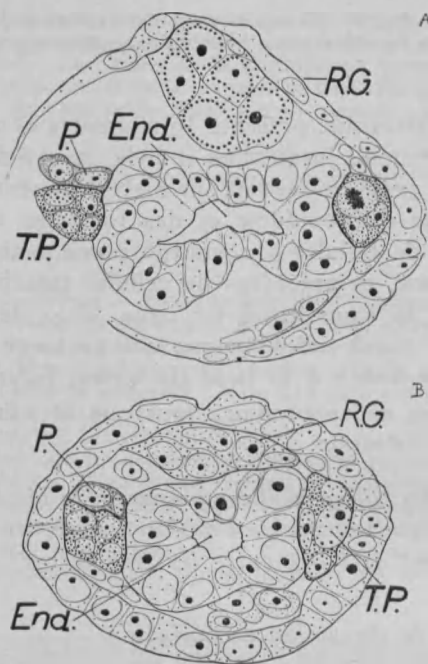


Fig. 48 a. b.

Coupes transversales aux deux extrémités du stolon d'un jeune blastozoïde primaire. — La base du stolon n'est pas enveloppée entièrement par l'ectoblaste. — On remarque le coecum endoblastique (End.), les prolongements péribranchiaux (T.P.) et péricardique (P.), à l'état de cordons, la réserve germinale (R.G.). Il y a quelques cellules dans l'hémocoèle.

Echelle : 25 microns.

s'arrêtent à hauteur du processus endostylaïre teint en bleu, tandis que la gouttière se transforme en tube par suture au niveau des bandes glandulaires supérieures. Seul un liséré métachromatique souligne le bord interne du tube (mucus ?). Les bandes ciliées marginales de l'endostyle se continuent dans le raphé rétro-pharyngien vers l'entrée de l'oesophage ; les autres disparaissent avec les bandes glandulaires.

Les coupes transversales du processus endostylaïre sont de forme variable ; carrées à l'origine de l'organe, elles s'aplatissent et ensuite deviennent rectangulaires (les parois latérales restant formées d'un épithélium élevé, les faces supérieure et inférieure

d'un épithélium pavimenteux), puis sont à nouveau carrées, avec une lumière centrale en forme de croix ;

c) les deux croissants de l'*éléoblaste*, toujours bien développé, se voient à la base du stolon naissant. L'*éléoblaste* persiste encore quand le stolon fait une hernie mesurant de 50 à 200 microns et que le premier blastozoïde de la chaîne s'est déjà délimité. Il apparaît sur la photo 47 ;

d) trois cordons grêles de cellules embryonnaires se retrouvent contre les flancs du coecum endoblastique :

$\alpha$ ) deux sont symétriques et n'ont plus de relation avec le tissu d'origine : les *cordons péribranchiaux*. Nous avons décrit et représenté plus haut (ch. III, p. 90 et suiv. et fig. 38 et 41) comment les parois des cavités branchiales d'un blastozoïde primaire se continuaient, à une époque reculée de l'organogénèse dans des cordons latéraux s'avancant entre l'endoblaste et les massifs de l'*éléoblaste*. Ces cordons ne sont d'ailleurs que les restes des tubes péribranchiaux qui primitivement parcouraient le stolon primaire dans toute sa longueur avant d'être tronçonnés par les étranglements délimitant les blastozoïdes primaires. Plus tard une nouvelle rupture se manifeste entre les parois des cavités péribranchiales et leurs prolongements distaux. Ce sont les prolongements distaux que nous retrouvons de chaque côté du coecum endoblastique ; ils s'allongent avec le stolon.

$\beta$ ) Le cordon asymétrique, qui en section ne montre guère plus d'une ou deux cellules, se poursuit jusqu'au péricarde du blastozoïde mère. C'est donc le *cordon péricardique*. Il conserve ses rapports anatomiques avec l'organe générateur et n'est d'ailleurs qu'un reliquat du tube péricardique s'étendant à l'origine sous le tube péribranchial droit jusqu'au bout libre du stolon primaire (voir ch. III, p. 90 et suiv. et fig. 40 et 41). Dans le stolon secondaire, le cordon péricardique marque le flanc droit et se colle à l'endoblaste et au cordon péribranchial correspondant, vers la face portant le cordon génito-mésoblastique.

e) Nulle trace de l'*ébauche neurale* n'est visible sur un stolon à ses débuts. L'espace libre entre l'ectoblaste et l'endoblaste est parcouru par des cellules hémocoeliennes (fig. 48).

En conclusion : le stolon débutant renferme, dans un étui ectoblastique, un coecum endoblastique, deux cordons péribranchiaux et un cordon péricardique latéraux, un massif germinal et des cellules hémocoeliennes. Tous ces tissus dérivent des tissus maternels correspondants.

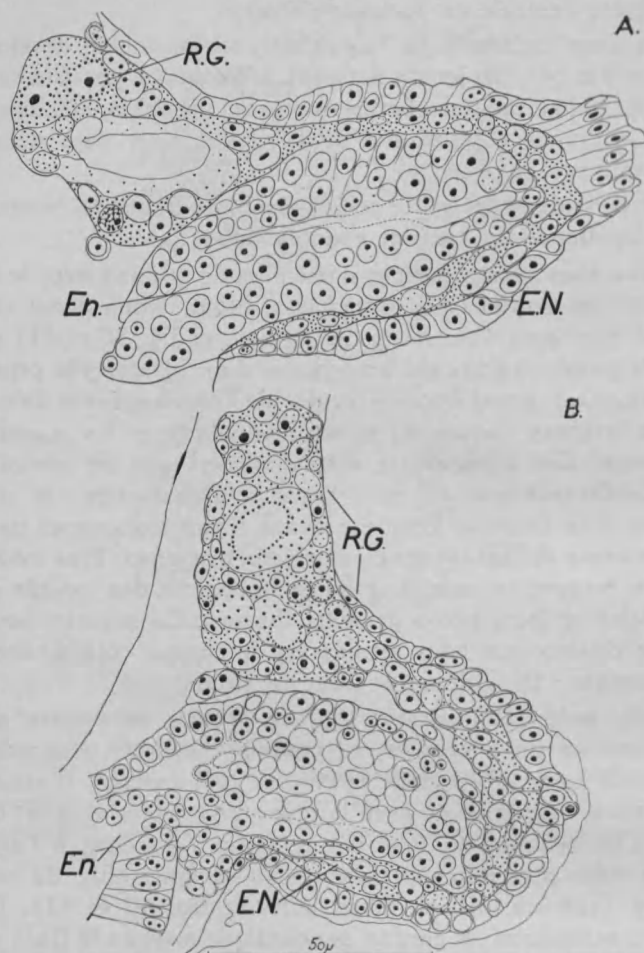


Fig. 49

Coupes sagittales dans des stolons débutants. — a) La coupe montre la continuité du massif mésoblastique et génital (R.G.) avec l'ébauche neurale (E.N.) par delà l'endostyle (En.) ; b) la coupe montre un stade plus avancé. L'ébauche neurale (E.N.) s'est creusée d'une cavité discrète ; elle est toujours en relation avec le massif génital et mésoblastique (R.G.) en avant de l'endostyle (En.).

La disposition des ébauches dans un stolon d'ascidiozoïde primaire décrite ci-dessus se retrouve dans celui d'un blastozoïde secondaire. Seule la taille des ovocytes inclus dans les massifs germinaux permet d'établir une distinction entre les stolons.

§ 3. — *Evolution du stolon secondaire.*

L'étude du stolon secondaire se ramènera pour nous à la détermination des origines et de la mise en place des ébauches neurale, péricardique et péribranchiales. L'organogénèse ne présente en elle-même rien de particulier et sera considérée rapidement à la fin de ce chapitre.

a) *L'ébauche neurale* est au départ un amas de cellules mésoblastiques en continuité directe avec le massif génito-mésoblastique. Dans ce massif en migration, les cellules mésoblastiques banales précèdent les cellules germinales ; il s'y mêle apparemment des cellules hémocoeliennes. Le cordon mésoblastique coiffe le coecum endoblastique alors que le stolon proémine de 100 microns à peine et les cellules envahissent l'espace resté libre sous la paroi inférieure du coecum. Les fig. 49a et 49b, se rapportant à des blastozoïdes secondaires (cf. la taille des ovocytes du massif germinal R.G.), montrent, la première, la mise en place de l'ébauche neurale, la seconde, le début de l'organisation de cette ébauche. Une cavité discrète y est apparue, que l'on retrouve sur la fig. 50a. Cette figure représente une coupe transversale dans un stolon où le premier blastozoïde de la série se forme ; il n'y a pas encore de strobilisation. La fig. 50b intéresse le même stolon mais passe plus distalement, au niveau du volumineux ovocyte ; l'ébauche neurale n'est à nouveau qu'un amas de cellules. A ce moment, les ébauches occupent toute la longueur du bourgeon, dont la polarité est indiquée par la position distale de la cellule sexuelle femelle.

Dans le stolon primaire, l'ébauche neurale a une croissance limitée ; dans le stolon secondaire, qui ne cesse de s'allonger par la base et de se tronçonner à l'autre extrémité, la croissance est en principe infinie. Elle se fait du côté proximal par activité mitotique mais aussi, selon toute vraisemblance, par apport de cellules hémocoeliennes dont un gros amas siège fréquemment à l'origine du stolon et est en contact avec l'ébauche neurale. Il n'y a jamais intervention de l'ectoblaste, comme il ressort de l'examen des coupes sériees.

L'ébauche neurale n'est jamais commune qu'à un blastozoïde et à la base du stolon, disposition différente de celle notée sur le

stolon primaire. Quand le blastozoïde atteint une taille suffisante ( $\pm 200$  microns de long), un étranglement ectoblastique le délimite, ne respectant que la continuité de l'endoblaste et de l'hémocoèle.

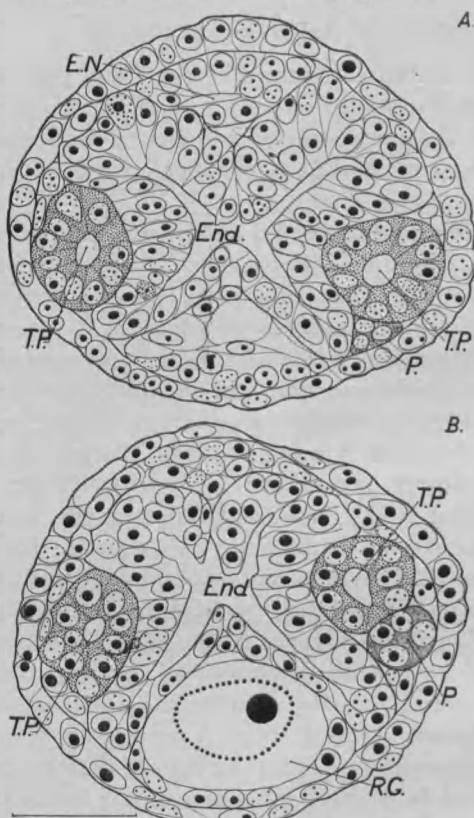


Fig. 50

Coupes transversales dans un stolon proéminent; un premier blastozoïde va se délimiter. — a) Coupe passant à la naissance du stolon et montrant l'ébauche neurale (E.N.), creuse, à parois d'épaisseurs inégales, la cavité endoblastique (End.), en forme de croix de St André, les tubes péribranchiaux (T.P.) et le cordon péricardique (P.) contre les flancs du coecum endoblastique et la réserve germinale (R.G.); b) coupe passant à l'autre extrémité, montrant un gros ovocyte avec noyau clair à chromatine périphérique et nucléolé (réserve génitale, R.G.), l'extrémité distale de l'ébauche neurale (E.N.) non organisée et condamnée à disparaître. Entre les deux, le coecum pharyngien, les tubes péribranchiaux (T.P.) et le nodule péricardique (P.) beaucoup mieux défini que sur l'autre coupe. — Echelle: 25 microns.

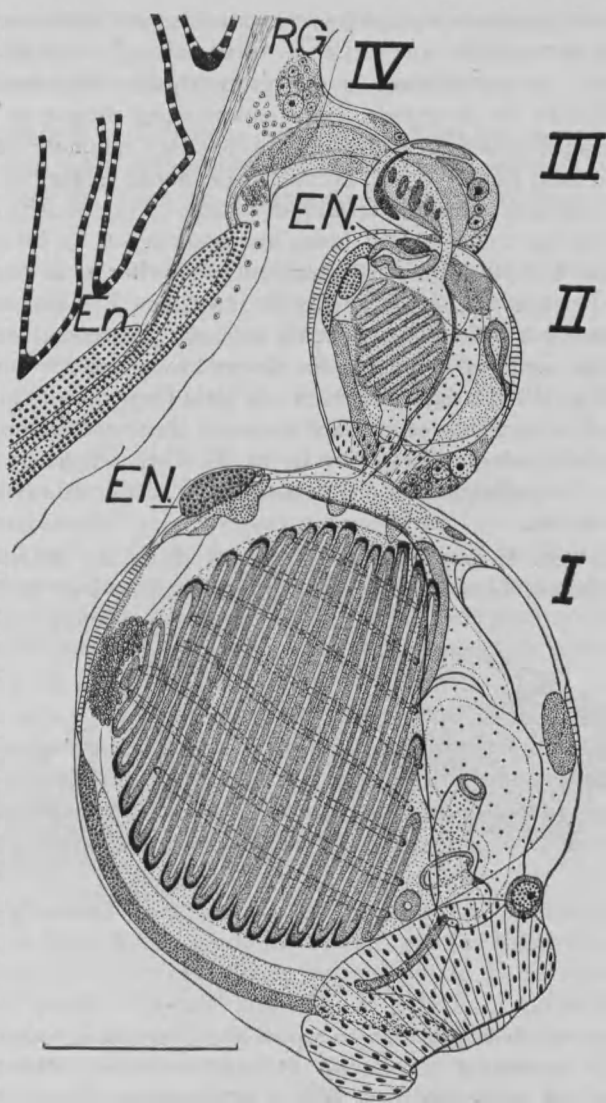


Fig. 51

Vue du stolon d'un blastozoïde secondaire. — Trois bourgeons et l'ébauche du quatrième sont visibles et montrent une organisation de plus en plus poussée. — E.N. : ébauche neurale ; R.G. : réserve germinale à la base du stolon. — Remarquer l'inflexion du péricarde vers le futur stolon du blastozoïde n° I. — Echelle : 250 microns.

La cavité neurale s'amplifie ; la paroi superficielle se révèle bientôt plus épaisse que la paroi profonde. En même temps, l'ébauche s'est tassée dans la région proximale, abandonnant la région distale du bourgeon, par remaniement propre et vitesse de croissance relative. Alors que le premier stigmate se perce (individu long de 200 à 250 microns), l'ébauche neurale a constitué ses coecums périendodermiques ; ceux-ci fusionnent ensuite en un anneau qui persiste jusqu'au moment où le blastozoïde pourvu de 8 à 10 stigmates commence à gonfler et à s'arrondir. L'anneau se rompt et les branches se résorbent. L'ébauche évolue parallèlement à celle du blastozoïde primaire. Les transformations successives sont retracées par les divers blastozoïdes d'un même stolon (fig. 51). La fig. 52 présente le détail agrandi de la région buccale d'un individu se plaçant au point de vue développement entre les blastozoïdes I et II de la fig. 51. Des images de phagocytose (« Fremdkörper » de SEELIGER) sont visibles dans la paroi de la vésicule.

Les racines nerveuses sont présentes dans les individus au développement équivalent à celui du blastozoïde I de la fig. 51 ;

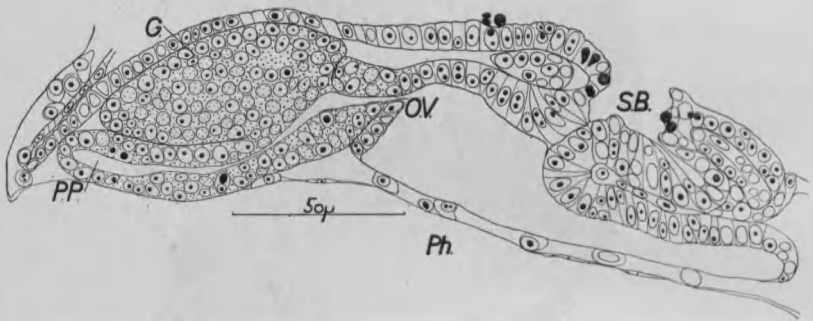


Fig. 52

Coupe sagittale de la région bucco-neurale d'un blastozoïde secondaire porteur de 15 stigmates et 4 vaisseaux de forme arrondie et toujours lié au stolon (individu se trouvant à un stade de développement intermédiaire entre les blastozoïdes I et II de la fig. 51). L'organe vibratile (O.V.) est ouvert dans le pharynx (Ph.), l'ampoule neurale, écrasée par la masse du ganglion (G.), est réduite au canal, mais s'étend dans le prolongement postérieur (P.P.), reste de l'anneau périendodermique ; il n'y a encore ni cils, ni substance fibrillaire. La limite entre l'ancienne vésicule neurale et le ganglion est nette, sauf au niveau de la zone de prolifération du ganglion. Le siphon buccal (S.B.) est formé, mais non fonctionnel ; le mésoblaste du sphincter est en place.



leur disposition est celle des nerfs du blastozoïde primaire, avec cette différence que les nerfs postérieurs se rejoignent à la base de l'unique vaisseau tunical (*Pyrosoma ambulata*).

En conclusion, *l'ébauche neurale est d'origine mésoblastique. Après son individualisation, son évolution se poursuit parallèlement à celle de l'ébauche correspondante du blastozoïde primaire.*

b) *Les deux cordons péribranchiaux*, que nous avons vu se détacher précocement des cavités péribranchiales de l'individu mère, se repèrent facilement sur les stolons qui commencent à proéminer ou sur la base des stolons plus anciens ; chacun ne comprend qu'un seul rang de 2 à 4 cellules accolé au flanc du processus endostylaïre. Lorsque les cordons sont dans un blastozoïde en voie de délimitation et avant rupture des ébauches, ils augmentent de volume dans leur région moyenne, les cellules, plus nombreuses, se disposent autour d'un axe central qui fait place, au milieu du zoïde, à une cavité péribranchiale longitudinale de section arrondie. Au delà, vers le bout distal du stolon, la cavité disparaît à nouveau et l'ébauche redevient cordon. Ces cordons et cavités s'encastrent dans les parois de l'endoblaste (fig. 50).

Lorsque la strangulation du stolon par le repli ectoblastique délimitant le bourgeon est achevée, les cordons péribranchiaux sont coupés et s'arrêtent à la naissance du pédoncule unissant deux zoïdes voisins, pédoncule qui reste très court, comme en témoignent les contacts intimes persistant entre blastozoïdes avancés (fig. 51).

En s'étendant vers le dos et le ventre du blastozoïde, les cavités péribranchiales recouvrent peu à peu les flancs du conduit endoblastique et se rejoignent au dessus de l'anse intestinale, créant la cavité cloacale (fig. 51, n° II). Les parois cubiques endoblastiques et péribranchiales s'accolent suivant certaines lignes privilégiées qui délimitent les futurs stigmates dans une plaque protostigmatale (JULIN, 1904 a). Les lacunes hémocoéliennes restent ménagées. L'épithélium péribranchial proche de l'ectoblaste s'amincit, soulevé de place en place par les noyaux. Le blastozoïde secondaire, encore arrondi, porte déjà 18-20 stigmates et 10 vaisseaux ; sa branchie est plus complète que celle du blastozoïde primaire.

Ce perfectionnement relatif est sans doute aussi à rapprocher des possibilités de nutrition du blastozoïde, plus étendues que

celles d'un cyathozoïde à ressources limitées, et dont les ascidiozoïdes primaires doivent être précocement capables de mener une vie indépendante.

En conclusion, *les cavités péribranchiales se développent aux dépens des fragments des cordons péribranchiaux que la strobilation répartit entre les blastozoïdes.*

c) De toutes les ébauches présentes dans le stolon, *l'ébauche péricardique* est celle dont l'observation est la plus délicate. On aperçoit une file ténue de petites cellules disposées l'une derrière l'autre, qu'il est souvent malaisé de retrouver même sur coupes transversales sériées (fig. 48). Nous tenons pour hautement probable mais non absolument certain que le péricarde des bourgeons dérive de celui de l'individu-souche et donc, en dernière analyse, de celui de l'embryon. Bien que sur certains de ses dessins (Pl. XXXIV, fig. 41, 50, 51, 53 par exemple) on puisse relever la présence du cordon péricardique, SEELIGER n'y prêta aucune attention.

Sur la fig. 50, à hauteur de la région neurale, le cordon péricardique est peu distinct ; il est plus apparent dans la région de la cellule germinale, voisine de la région où se formera le cœur du blastozoïde.

Au niveau du pédoncule unissant un blastozoïde au précédent, il n'y a plus trace de cordon péricardique ; il s'arrête plus tôt à un niveau antérieur. Cependant, les blastozoïdes secondaires les plus avancés montrent, comme les ascidiozoïdes primaires, une évagination péricardique entrant dans le stolon futur et que l'on retrouve sur les coupes transversales de cette région (blastozoïde I de la fig. 51).

En conclusion : *le cardiopéricarde des blastozoïdes secondaires continue vraisemblablement celui des ascidiozoïdes primaires, c'est-à-dire, le tube cardiopéricardique de l'embryon.*

#### § 4. — Organogénèse des blastozoïdes.

La fig. 51 résume la suite bien connue des stades franchis par les blastozoïdes secondaires depuis leur individualisation sur le stolon jusqu'à leur libération complète. La chaîne est légèrement tordue.

a) Le blastozoïde I, le plus avancé, a déjà acquis la forme définitive. On reconnaît les différents organes. Les siphons sont dessinés, mais non perforés, la cavité cloacale produite par la fusion des chambres péribranchiales est ample et se moule sur l'anse intestinale, la branchie porte 18 stigmates, 8 barres et 2 languettes de LISTER. Les organes lumineux et dor-

saux sont en place. L'endostyle et le tube digestif sont différenciés et la glande pylorique se présente comme un anneau enserrant la base de la branche montante de l'anse intestinale ; des colorants peuvent s'y concentrer (GODEAUX, 1954). Les cellules germinales sont bien reconnaissables. Le cœur est fonctionnel et le péricarde montre distinctement l'extroflexion vers le futur stolon de ce blastozoïde, passant sous l'éléoblaste.

Quant au système nerveux, accolé au pédoncule vasculaire, il est formé d'un ganglion massif, constitué de strates régulières de cellules, où la substance fibrillaire est encore absente, et d'un bouton cellulaire ventral, la glande neurale, en relation d'une part avec le pharynx, d'autre part avec un cordon plein qui longe le bord postérieur du ganglion. La glande neurale est déjà développée et a apparemment atteint sa taille définitive (diamètre : 30 microns). Les racines nerveuses n'ont pu être observées sur cet individu, mais elles ont été repérées sur les coupes de blastozoïdes de développement équivalent, pourvus d'une substance fibrillaire ganglionnaire.

b) Le blastozoïde II, plus de deux fois plus petit, présente cependant les ébauches bien reconnaissables de plusieurs organes : siphons buccal et cloacal, petite cavité cloacale, pharynx avec 13 fentes plus ou moins développées, mais sans barres, ni languettes de LISTER, endostyle, anse intestinale. L'éléoblaste est présent. Derrière l'anse intestinale siège l'amas génital encore indivis. L'ébauche neurale est à l'état de vésicule ample ; sa paroi externe, dorsale, est cependant déprimée par un amas lenticulaire, constitué de quelques assises de cellules, le futur ganglion. La cavité, d'un volume supérieur à celui de l'amas cellulaire, dépasse celui-ci en avant et en arrière. En avant, la paroi de la cavité est proche du futur siphon buccal, mais ne montre pas encore le futur organe vibratile qui se creusera un peu plus tard (fig. 52). Vers l'arrière, la cavité se continue dans les coeca qui enveloppent le conduit endoblastique cloisonnant le pédoncule vasculaire ; l'anneau n'est plus complet.

Le blastozoïde II montre, par comparaison avec ses voisins, le mouvement d'extension de la région neurale, la rotation de l'endostyle et des stigmates branchiaux.

c) Le blastozoïde III est encore plus petit et sa structure encore plus simple. Il commence à s'arrondir. On n'y reconnaît que l'endostyle soulignant le bord ventral de la future chambre pharyngienne, sur la paroi de laquelle s'esquissent 5 stigmates, et à l'opposé, la cellule-œuf dans un amas méso-blastique non loin du futur éléoblaste. L'anse digestive commence à s'évaginer de la cavité endoblastique et la cavité cloacale s'ébauche à peine. Le système nerveux superposé à l'endostyle présente une structure vésiculeuse, à lumière très réduite ; l'anneau périendodermique est en place.

d) La structure du dernier blastozoïde (IV) est rudimentaire : on ne distingue que l'ectoblaste, le tube endoblastique, au dessus de celui-ci, un cordon de cellules en relation avec un amas ovarique et en dessous un amas de cellules d'où sortira le système nerveux. Sur les flancs du processus endostylaïre, les coupes transversales montreraient les ébauches péripharyngiennes et cardiopéricardique (fig. 48).

*En conclusion : sur le stolon secondaire, l'organogénèse des blastozoïdes se fait suivant les mêmes voies que l'organogénèse des blastozoïdes primaires.*

Les blastozoïdes secondaires se détachent du stolon générateur dans un état plus avancé que les ascidiozoïdes primaires. Le blastozoïde qui se détache est encore arrondi en vue latérale (850 à 900 microns de diamètre), porte 18 stigmates, 11 barres longitudinales et 3 languettes dorsales, la médiane plus récente et plus courte. Il n'est pas fonctionnel, ses siphons sont toujours clos et son éléoblaste est encore bien développé. La région stolonifère présente déjà la structure exposée plus haut (p. 122 et suiv.). Le com-

plexe neural est entièrement développé et, anatomiquement, présente tous les caractères de l'organe du zoïde adulte (voir ch. V).

La forme du blastozoïde se modifie par allongement antéro-postérieur, par extension de la branchie et apparition d'un vestibule buccal. L'individu de la fig. 53 a déjà ébauché ce mouvement. Il est pourvu de 20 trémas et de 12 vaisseaux ; il est fonctionnel comme l'indique le contenu (non représenté) de son tube digestif. Le stolon atteint le stade de la fig. 49 et ses gonades montrent un ovocyte à côté des amas testiculaires.

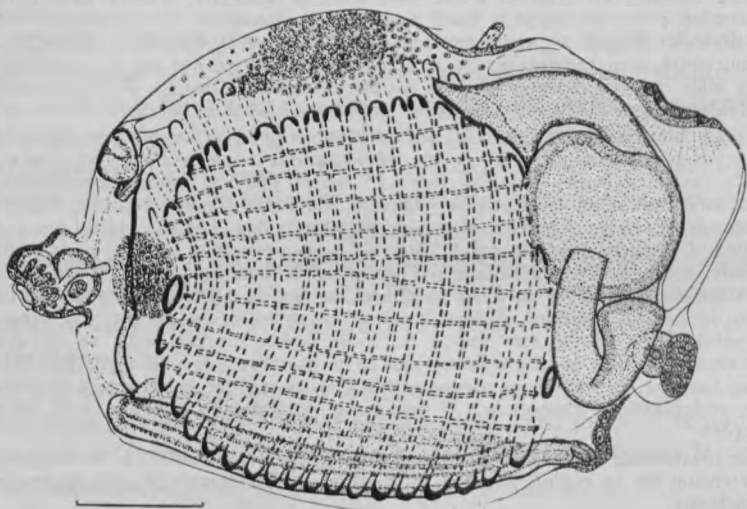


Fig. 53

Blastozoïde secondaire, jeune mais libre et fonctionnel, à système génital médiocrement développé, mais montrant un début de blastogénèse ; la branchie porte 20 stigmates et 10 vaisseaux longitudinaux. — Echelle : 250 microns.

#### *Conclusions du chapitre IV*

L'examen du stolon secondaire révèle que les diverses ébauches constituant le bourgeon évoluent parallèlement à celles du blastozoïde primaire. L'avantage que le stolon secondaire a de porter au même instant 4 ou 5 individus de structures de plus en plus avancées, est cependant contrebalancé par la petitesse des ébauches.

De nos recherches, nous pouvons conclure que les ébauches ectoblastique, endoblastique, mésoblastique, génitale, péribranchiales et très probablement péricardique sont des expansions des tissus correspondants de l'animal-souche et, en définitive

(sauf l'ébauche génitale), des ébauches des organes du cyathozoïde. Elles sont communes à deux blastozoïdes au maximum. Nous confirmons entièrement les conclusions de NEUMANN et celles, plus fragmentaires, de SEELIGER et de JOLIET, ce qui nous met en désaccord complet avec celles de SALENSKY, de BONNEVIE, de BERRILL et, dans une mesure moindre, de JULIN. Ces discordances traduisent les deux tendances qui s'affrontent à propos de la valeur à attribuer au stolon secondaire du Pyrosome. Pour les premiers, dont nous sommes, ce stolon est identique au stolon primaire et les blastozoïdes secondaires équivalents aux primaires ; pour les seconds, dans cette blastogénèse, les étapes définies chez les Ascidies inférieures doivent se retrouver, notamment la formation des cavités péribranchiales comme extroflexions de la vésicule interne.

L'ébauche neurale est la seule néoformation ; nous pouvons reprendre l'idée de JULIN que cette néoformation peut s'expliquer par la localisation abdominale du bourgeonnement, à l'opposé du complexe neural. C'est ici que se marque la différence principale entre les deux générations blastogénétiques. La croissance continue de l'ébauche neurale du zoïde secondaire est centripète par apport de nouveau matériel à mesure que l'allongement du stolon éloigne les bourgeons déjà en organogénèse. Dans le stolon primaire, la croissance, limitée à quatre individus, est centrifuge. Mais dans l'un et l'autre cas, l'organisation se fait aux dépens du mésoblaste. Il serait intéressant d'examiner *P. vitjasi* dont le stolon porte près de 100 individus.

L'origine mésoblastique de l'ébauche neurale secondaire nous met en opposition avec NEUMANN et BERRILL, mais nous n'avons jamais vu le moindre signe de passage de cellules de l'ectoblaste vers le cordon neural, alors que les relations avec le cordon génito-mésoblastique au début et avec l'hémocoèle plus tard sont nettes. Le morceau du cordon génito-mésoblastique qui dépasse le bout aveugle du processus endostylaïre joue le rôle de centre de fixation des cellules libres qui se concentrent fréquemment à la base du stolon, constituant une sorte de réserve neurale.

BONNEVIE a postulé une origine endoblastique à la suite de deux erreurs successives d'observation de pièces « in toto » qui l'ont conduite à faire dériver les cavités péribranchiales de l'endoblaste, comme chez *Distaplia* qu'elle a étudié parallèlement, et à prendre les deux coecums neuraux périendodermiques pour des expansions des cavités péribranchiales. Le mouvement de ces coeca tel qu'elle le décrit n'est autre que leur progression à partir

de l'ampoule neurale. La compacité du stolon ne pouvait d'ailleurs permettre une compréhension satisfaisante de sa structure.

L'ébauche neurale évolue comme celle des ascidiozoïdes primaires et présente les mêmes caractéristiques, notamment les épaisseurs différentes des parois de l'ampoule, la rupture de l'anneau au moment du gonflement du zoïde et de l'apparition des faces antérieures et dorsales définitives, les images de phagocytose dans la glande jeune, absentes chez les blastozoïdes fonctionnels.

Le *péricarde* nous semble dériver de l'organe correspondant du cyathozoïde et son évolution, dans la région dextroventrale postérieure, est celle de tout cardiopéricarde de Tunicier.

Les *cavités péribranchiales* sont d'origine ectoblastique lointaine et leur forme et position définitives sont celles connues classiquement chez les Ascidies, avec en plus la fusion en un atrium situé à l'opposé de la bouche.

Le *massif germinal* dérive de celui des ascidiozoïdes primaires qui trouve son origine dans des cellules mésoblastiques, hémocoeliennes qui acquièrent, à une époque reculée, leur localisation définitive. Comme pour l'ébauche de la glande neurale, la destinée de ces cellules est imprimée précocement.

L'*éléoblaste*, organe énigmatique, se forme à partir de cellules hémoblastiques à la manière de la réserve germinale et non loin d'elle. Ces cellules, en deux amas semi-lunaires, se vacuolisent, gonflent et se chargent de pseudo-vitellus. L'éléoblaste disparaît alors que la blastogénèse a débuté et qu'un premier blastozoïde va se délimiter.

Le *processus endostylaïre* apporte les matériaux indispensables à l'édification de tout le complexe endoblastique (pharynx, anse digestive). Comme pour le stolon primaire, il semble que l'endoblaste soit responsable de la croissance du stolon secondaire, repoussant l'ectoblaste et entraînant toutes les autres ébauches. L'élément régularisateur reste cependant la quantité de matières de réserve disponible après que le blastozoïde-souche ait terminé son organogénèse voire son histogénèse. L'éléoblaste, que le sang baigne, cède peu à peu ses réserves. Celles-ci sont utilisées partout dans l'individu au début, puis de plus en plus localement, à mesure que la structure fonctionnelle s'acquiert. La quantité de pseudo-vitellus disponible augmente proportionnellement et l'état d'inanition relative où se trouvait le stolon s'atténue, rendant possible la blastogénèse. A ce moment, le cœur du blastozoïde est fonctionnel.

Le tissu germinale est transmis de proche en proche et dérive du stock germinale des ascidiozoïdes primaires. Son origine se trouve dans des cellules somatiques dédifférenciées, comme chez les Tuniciers en général. Nous n'y avons pas vu de cavité, comme c'est le cas pour *P. agassizi* et *P. vitjasi*; la raison est sans doute le développement beaucoup plus rapide de ce tissu chez *P. atlanticum*.

Il est remarquable que l'ectoblaste ne joue qu'un rôle secondaire dans l'organogénèse; il n'est jamais qu'une enveloppe et bien que BERRILL (1950a) lui attribue un pouvoir organisateur, il semble que ce soit à l'endoblaste que cette propriété appartienne. Que l'ectoderme porte une placode épaissie dans la future région stolonifère, alors qu'il est pavimenteux partout ailleurs, s'explique par une absence de différenciation; c'est un phénomène primaire et non secondaire. Cette placode se trouve à courte distance du coecum endostylaire lequel conserve également un caractère embryonnaire; les deux tissus ne sont séparés que par l'espace hémocoelien.

*En conclusion*: le bourgeonnement du Pyrosome est une strobilation par étapes, l'élément inducteur de l'oozoïde, le coecum endoblastique, étant transmis à tous ses descendants auxquels il assure la possibilité de bourgeonner. Puisque tous les tissus sauf un dérivent des tissus maternels en gardant la valeur de ces derniers, on peut parler d'une substitution fonctionnelle des strobiles au cyathozoïde en atrophie. Cette strobilation se traduit par l'aspect schématique de la structure du stolon de Pyrosome où les ébauches se trouvent d'emblée en place.

#### *Résumé du chapitre IV*

Les blastozoïdes secondaires dérivent directement ou indirectement des ascidiozoïdes primaires et, au travers de ceux-ci, de l'oozoïde fondateur. Le bourgeonnement correspond à nouveau à une strobilation où chaque bourgeon reçoit un fragment de l'endoblaste, des tubes péribranchiaux et péricardique, du mésoblaste de l'individu géniteur dont les tissus ne sont que les prolongements de ceux de l'oozoïde. Nos observations s'accordent avec celles de NEUMANN et s'opposent aux conclusions de SEELIGER.

Cependant:

a) le complexe neural est une néoformation mésoblastique;

- b) les éléments musculaires et les éléoblastes dérivent de cellules mésoblastiques circulant dans les sinus ;
- c) le massif germinal est un fragment du tissu germinal apparu dans le blastozoïde primaire ; la maturation des éléments sexuels progresse lentement ; les premiers embryons se trouvent sur les colonies longues de 8 cm.

A quelques détails près, l'organogénèse suit les mêmes voies dans l'édification des blastozoïdes primaires et secondaires.

Chaque blastozoïde secondaire garde un cul de sac post-endostylaire non différencié, flanqué de prolongements péribranchiaux et péricardique. Cette région deviendra blastogénétique, comme chez les ascidiozoïdes primaires.

*Pyrosoma atlanticum* ne présente qu'un mode de multiplication agame : la strobilation. *La théorie des feuilletts reste donc (sauf pour l'ébauche neurale) applicable aux blastozoïdes, fait unique chez les Tuniciers.*

---



## Chapitre V

### LE GANGLION DU BLASTOZOÏDE ADULTE

#### *Aperçu bibliographique.*

La structure du ganglion du blastozoïde complètement développé et fonctionnel a fait l'objet de plusieurs publications depuis SAVIGNY (1815, p. 56, filets nerveux antérieurs et postérieurs), VOGT (1854, zone pigmentaire) et TH. HUXLEY (1852 et 1860) qui reconnaissent a) une masse granuleuse sombre, entourée d'une membrane anhyste, le ganglion ; b) 4 ou 5 paires de nerfs de chaque côté : une paire antéro-dorsale vers l'ouverture orale, un nerf latéral devant le repli péricoronal, un gros nerf latéro-postérieur et un nerf postérieur, longeant la crête épipharyngienne, vers l'arrière ; c) sous le ganglion, un amas d'otolithes rouge sombre, un diverticule cilié, ouvert d'un côté dans le pharynx et portant de l'autre un tubercule sphéroïdal ventral.

En 1876, Ussow, en utilisant des coupes, montra que le ganglion est formé d'une couche corticale de cellules ganglionnaires enveloppant un amas central fibrillaire. Il interpréta l'organe pigmentaire comme un œil, dont il figura la rétine et même le cristallin et la cornée, regardant vers l'intérieur du blastozoïde. Quant à la glande neurale, il la crut bourrée de granulations et la baptisa otocyste.

JOLIET (1888), à l'occasion de ses recherches sur la blastogénèse, signale en passant l'existence de 8 paires de nerfs ; tandis que SEELIGER (1889) se contente de figurer le ganglion d'un gros blastozoïde en indiquant la position des cellules pigmentaires. L'organe pigmentaire serait un ocelle pourvu d'une rétine à cellules à bâtonnets.

Parce que le ganglion apparaît formé de deux parties séparées par une cloison cellulaire, LAHILLE (1890) le crut double. Du ganglion antérieur sortent trois paires de nerfs innervant le siphon buccal, aucun filet cependant ne se rendant aux organes phosphorescents, et un gros amas ventral qui se glisse entre le ganglion postérieur et le tube neural. Du ganglion postérieur partent

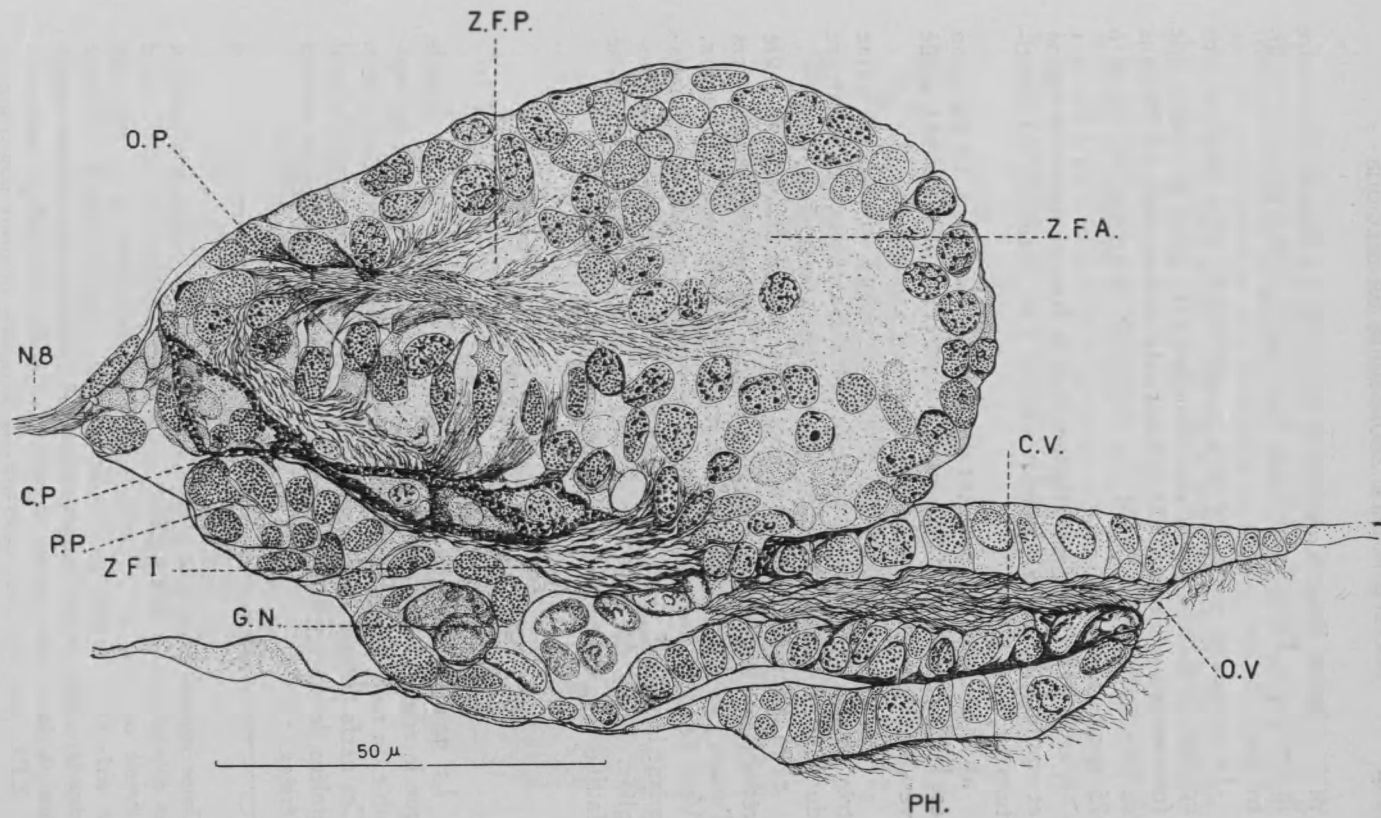
deux autres paires se dirigeant vers les viscères, de part et d'autre des papilles dorsales. Et LAHILLE de conclure que le ganglion postérieur est viscéral et l'antérieur cérébroïde. Les deux ganglions sont reliés par deux faisceaux de fibres. La coupe sagittale publiée est fort schématisée ; par contre, la vue ventrale du système nerveux est très claire et montre ce que LAHILLE appelle le *tube neural, cilié* dans sa partie en relation avec le pharynx par le *pavillon vibratile*, portant un épaississement en appendice ventral, la *glande neurale*, et se continuant au bord postérieur du ganglion et même au delà comme un *cordon plein*.

METCALF (1900) donne un dessin des organes intersiphonaux de *P. giganteum* LES. guère meilleur que celui de LAHILLE, ses spécimens ayant été fixés à l'alcool ; toute trace de l'organe pigmenté avait disparu. Les deux descriptions concordent, mais METCALF signale que la membrane enveloppant le ganglion est interrompue là où passe le gros amas de fibres ventrales qu'il suppose innerver la glande mais que NEUMANN tiendra pour non fonctionnel. La glande est compacte et formée de cellules vacuoleuses, peu colorables comme celles observées dans les glandes des Aplousobranches coloniales. Au delà de la glande, le tube de la glande se continue dans un court tube raphéal. Outre les 8 paires de nerfs (4 antérieures et 4 latéro-postérieures), METCALF observe, émergeant de la face postérieure du ganglion, un cordon cellulaire mince, entremêlé de fibres, et qui serait le nerf raphéal. L'auteur est peu clair dans cette partie de la description.

NEUMANN, dans ses diverses monographies, a fait la mise au point de nos connaissances ; il a examiné la plupart des espèces de Pyrosomes, sauf cependant *P. atlanticum* PÉRON. Les deux coupes qu'il a figurées sont devenues classiques ; elles se révèlent cependant à l'examen fort schématisées, notamment dans la région de la glande neurale. NEUMANN retrouve les 8 nerfs de ses prédécesseurs, la disposition relative des neurones et de la substance fibrillaire. Aucun filet nerveux ne se rend à l'organe vibratile. La glande est un organe massif dont les cellules sont semblables à celles du tube cilié et contiennent des granules (cellules en pycnose, PÉRÈS, 1943).

#### Observations personnelles

Le complexe neural est situé sur la ligne médio-dorsale du blastozoïde, incliné de bas en haut et de l'avant vers l'arrière et placé juste en arrière d'un plan vertical passant par les replis



péricoronaux. Il est logé dans le mésenchyme hémocoelien, entre la tunique et l'ectoderme d'une part, la paroi pharyngienne d'autre part.

Le complexe neural est une masse ovoïde, plus large et plus épaisse vers l'avant, amincie vers l'arrière. Chez le blastozoïde fonctionnel, il mesure 100-120 microns de longueur, 70-75 dans sa plus grande largeur et son épaisseur maximum est de 60 à 75 microns.

L'examen à faible grossissement sur le frais ou après coloration et montage « in toto », permet aussitôt d'en distinguer les constituants :

a) le ganglion proprement dit, placé dorsalement. Le ganglion est l'élément le plus volumineux ; il est renflé vers l'avant, effilé vers l'arrière ; il porte plusieurs troncs nerveux ;

b) la cupule pigmentaire, d'un beau rouge sombre, de forme très compliquée, coiffant toute la partie postérieure et inférieure du ganglion, dont elle n'est qu'une région spécialisée ;

c) la glande neurale, placée ventralement, globuleuse, de taille réduite par rapport au ganglion auquel elle est appendue. Vers l'avant, le canal vibratile la met en relation avec le pharynx. Vers l'arrière, un cordon cellulaire étroit la prolonge accompagnant la cupule pigmentaire non loin du bord supérieur du ganglion. Entre ce cordon cellulaire et la cupule pigmentaire se faufile le gros faisceau fibrillaire repéré par LAHILLE.

#### A. — LE GANGLION

Le ganglion examiné « in toto » ne montre d'autres détails que la sortie des diverses racines nerveuses ou nerfs. Il est possible de reconnaître trois groupes d'après les zones d'émergence. Ces nerfs doivent être observés sur pièces entières ou simplement étalées, leur ténuité ne permettant pas de les retrouver sur coupes sériées.

Fig. 54

Coupe sagittale légèrement oblique d'un ganglion de *P. atlanticum* montrant les diverses régions du complexe. — C.P. : cupule pigmentaire ; C.V. : canal vibratile ou canal de la glande ; G.N. : glande neurale ; N.8 : départ du 8<sup>e</sup> nerf ; O.P. : organe photorécepteur ; O.V. : organe vibratile (entonnoir vibratile) ; Ph. : cavité pharyngienne ; P.P. : prolongement cellulaire postérieur de la glande (cordon dorsal) ; Z.F.A. : zone fibrillaire antérieure ;

Z.F.I. : zone fibrillaire inférieure ; Z.F.P. : zone fibrillaire postérieure.

Le groupe le plus antérieur comprend quatre paires de nerfs qui sortent côte à côte, et souvent mélangés, de la région antérieure et latérale et relativement ventrale du ganglion. Ces nerfs nourrissent la région antérieure aux plis péricoronaux et plus précisément le sphincter oral. De l'intérieur vers l'extérieur, nous rencontrons :

le nerf 1, le plus dorsal, court sur la face médio-dorsale du tube pré-pharyngien et se bifurque peu avant d'atteindre la partie dorsale du sphincter ;

le nerf 2, médian, concerne la partie située à mi-hauteur du même sphincter ;

le nerf 3, le plus important, qui se bifurque, se dirige vers la base du sphincter et notamment du tentacule ;

le nerf 4, qui n'est sans doute qu'un filet dépendant du nerf 3, court devant le repli péricoronal, mais on perd sa trace à hauteur des organes lumineux ; il serait cependant difficile d'affirmer qu'il les innerve réellement.

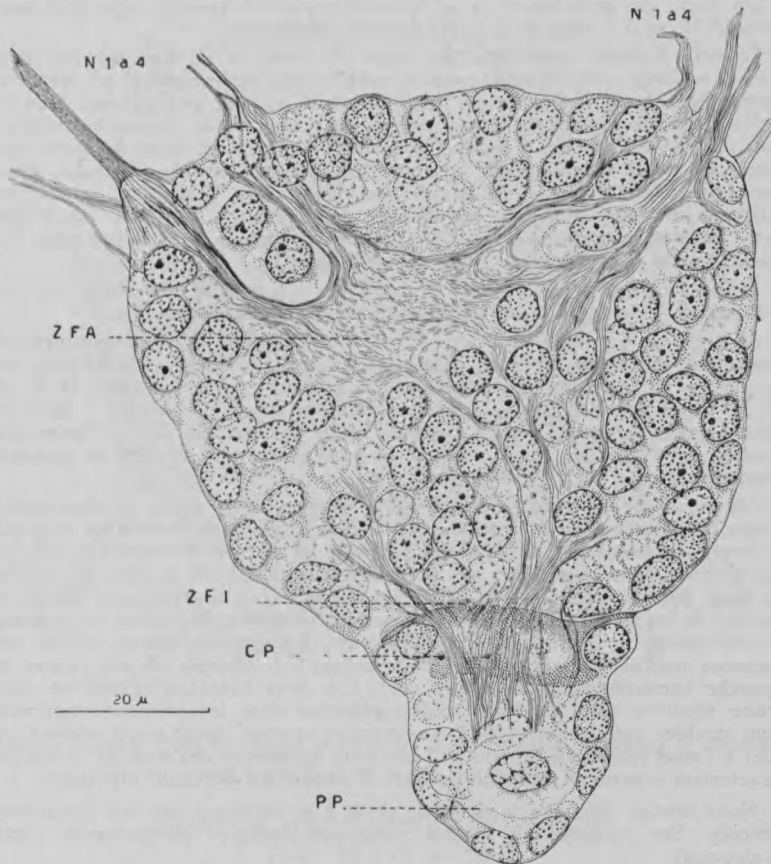


Fig. 55

Coupe frontale dans la région antérieure d'un ganglion montrant la sortie des nerfs 1 à 4 et leurs connexions internes. C.P. cupule pigmentaire (même légende que fig. 54).

Ces quatre nerfs présentent une grande variabilité dans leur disposition. JOLIET et SEELIGER ont signalé l'asymétrie fréquente existant entre les racines gauches et droites. L'examen confirme entièrement cette observation (fig. 55). Le nombre de 4 racines est un maximum qui peut ne pas être atteint. Le nombre de racines nerveuses antérieures n'a sans doute guère de signification, étant donné les connexions qui existent entre elles à l'intérieur du ganglion.

Chaque groupe de 4 nerfs innerve donc la moitié de la région pré-branchiale, depuis le siphon jusqu'aux deux replis péricoronaux. Ces 4 paires de nerfs sont l'homologue de la paire de gros troncs nerveux antérieurs que l'on rencontre chez les diverses Ascidies ; il faut donc admettre que chez le Pyrosome, ces troncs se divisent plus précocement en filets secondaires, opinion qui est du reste confirmée par l'examen des coupes sérieuses où l'on voit progressivement se joindre les racines d'un même côté antérieur.

Du flanc du ganglion et à mi-hauteur partent 3 racines répondant aux nerfs 5, 6 et 7 ; elles sont d'importances différentes.

Le nerf 5 donne naissance, peu après sa sortie, à un filet nerveux très fin qui se dirige ventralement, passant entre le repli péricoronal et les premiers trémas branchiaux. Le gros des fibres du nerf 5 court obliquement dans la paroi du corps en suivant à peu près la diagonale de la cloison branchiale. Son trajet est sinueux ; il innerve très vraisemblablement toute la partie des flancs du zoïde s'étendant du cercle péricoronal aux muscles cloacaux. Parvenu dans l'angle postérieur et inférieur de la paroi branchiale, le nerf se bifurque en deux branches relativement volumineuses ; la plus importante entre dans le muscle cloacal par son extrémité ventrale, l'autre atteignant ce même muscle à peu près au quart de sa hauteur.

Le nerf 6, très ténu, dépasse le bord de la corbeille branchiale vers le 7-8<sup>e</sup> tréma et se perd dans la paroi de la cavité péribranchiale.

Le nerf 7 sort un peu en arrière du nerf 6 et, gardant un trajet sensiblement horizontal, se dirige vers la partie postérieure du corps parallèlement et au dessus de la suture des branchies ; il rencontre le nerf 8 entre la 2<sup>e</sup> et la 3<sup>e</sup> languettes de LISTER, sans toutefois s'y associer. Le nerf 7 innerve probablement le siphon cloacal comme c'est le cas chez les divers Pyrosomes étudiés par NEUMANN, mais sa trace se perd régulièrement dans les organes hématopoiétiques chez *P. atlanticum*.

Le nerf 8 est le dernier de la série. Il émerge de la partie la plus postérieure du ganglion, juste à côté du nerf 7 dont il se sépare aussitôt en longeant la cupule pigmentaire. Juste derrière celle-ci se trouve un amas de cellules où se mêlent les fibres des deux nerfs 8 qui ressortent bientôt et longent la ligne dorsale, de part et d'autre des languettes de LISTER. Leur épaisseur permet de les suivre au travers des organes hématopoiétiques et de reconnaître la destination de leurs branches principales. La branche interne aboutit au vaisseau tunical (impair chez les blastozoïdes secondaires) où elle rejoint la branche correspondante de l'autre nerf. Ces deux branches restent au contraire séparées dans les blastozoïdes primaires dont les vaisseaux tunicaux sont doubles (cf. JOLIET, 1888). La branche externe, après avoir envoyé un filet à l'anse intestinale, aboutit à l'extrémité supérieure des muscles cloacaux, exactement comme la branche du nerf 5 arrive à l'extrémité inférieure.

Nous savons déjà que la paire de nerfs 8 se distingue par son apparition précoce. Sur coupes, ses racines présentent quelques particularités (voir ci-dessous).

Les nerfs, selon les divers auteurs, sont moteurs et sensibles ; la musculature est d'ailleurs réduite aux sphincters des siphons et aux muscles cloacaux. Au niveau de ces derniers, NEUMANN a observé des terminaisons étalées de rameaux nerveux. Cette terminaison serait différente de celle observée chez les Ascidies par LORLEBERG, où elle se présente comme un bouton ou une plaque selon le muscle considéré (*Styelopsis grossularia*).

Avant de passer à l'examen histologique du ganglion, il convient de rappeler l'existence, selon METCALF, d'un nerf raphéal. Nous n'avons cependant rien vu de comparable; nous pensons expliquer l'observation de cet auteur de la façon suivante: sur le frais notamment, une ligne sombre marque la ligne dorsale traversant les languettes et semblant sortir du ganglion (voir aussi fig. 39 de LAHILLE). L'examen de coupes exécutées dans les divers plans ne révèle pourtant rien. Il semble que l'on doive tenir cette ligne sombre pour une simple suture des parois branchiales. C'est sans doute la seule indication du cordon décrit par METCALF.

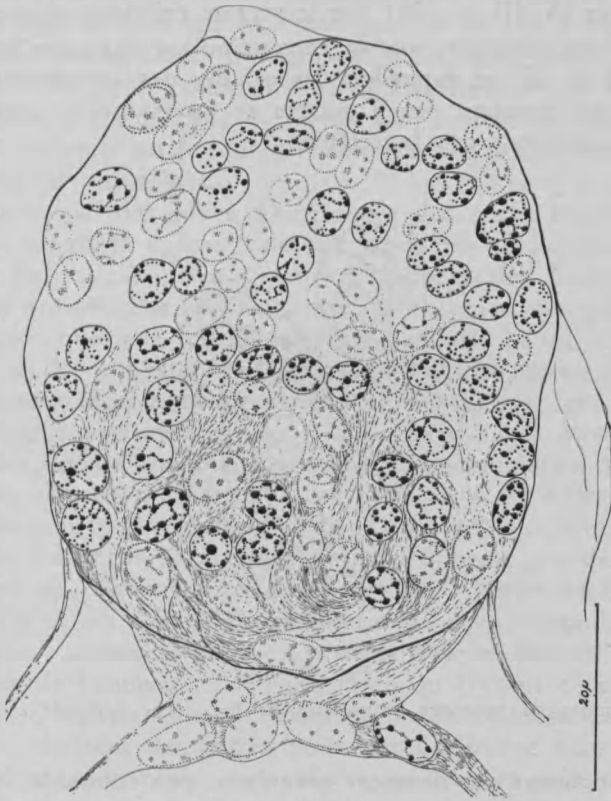


Fig. 56

Coupe frontale dans la région postérieure d'un ganglion montrant le chiasma des nerfs 8 et la sortie des nerfs 7.

*Structure microscopique du ganglion*  
(fig. 54, 55 et 56)

§ 1. — *Les neurones.*

Les coupes dans les divers plans montrent la couche corticale continue, épaisse de 2 à 3 couches de cellules pressées les unes

contre les autres : les *neurones*. Ces cellules forment la « substance grise » et sont disposées immédiatement sous la membrane anhycte qui enveloppe le ganglion. Cet arrangement s'altère cependant dans la région postérieure en regard de la cupule pigmentaire et du côté ventral, à la naissance de la glande, au point de sortie du gros faisceau ventral qui se faufile derrière la cupule. L'espace interne, occupé par les prolongements axoniques, est divisé (voir ch. III, p. 108) par le septum cellulaire oblique.

Les cellules nerveuses sont du type unipolaire dans leur grande majorité (fig. 57) et rappellent les cellules des Invertébrés. La structure du ganglion des Tuniciers se rapproche du reste de celle des ganglions des Invertébrés.

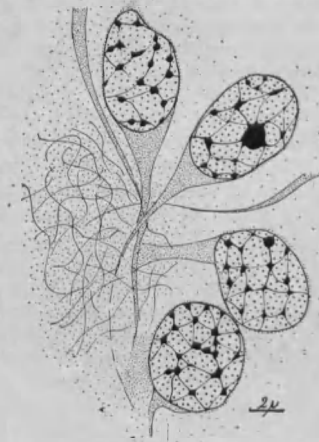


Fig. 57

Images de neurones unipolaires de la couche corticale.

Le protoplasme est finement granuleux, peu colorable, et ses contours sont peu visibles, même en contraste de phase ou sur pièces dissociées. Il est concentré du côté interne, ne formant autour du noyau qu'un mince liséré et s'étire en un pinceau de fibrilles à direction centripète, que l'on peut suivre plus ou moins loin avant qu'il se perde dans la substance médullaire ; le pinceau peut se diviser en deux ou trois rameaux qui se fondent dans la masse des axones. Le noyau est ovale et arrondi, proportionnellement volumineux (6 microns de diamètre environ) et constitue l'élément le plus visible du neurone. Tous les noyaux ont sensiblement la même taille et des cellules géantes ne sont pas visibles



(comme chez *Doliolum* par exemple, ch. VI, p. 122, fig. 87). Le noyau est porteur de 1 ou 2 nucléoles et les granulations chromatiques, de tailles variables, sont disposées sur un réseau plus ou moins apparent.

§ 2. — *La substance fibrillaire.*

Les deux compartiments ménagés dans l'enveloppe des neurones sont occupés par les prolongements de ces derniers ; c'est la substance fibrillaire qui apparaît sur coupes constituée d'une infinité de petits points, les axones enchevêtrés (« Punksubstanz »). C'est de cette substance que partent les filets constituant les nerfs ou faisant communiquer les deux compartiments au travers du septum.

Au niveau des zones d'émergence des nerfs, les fibres sont mieux orientées et leur trajet est repérable sur les coupes frontales du ganglion. Pour sortir de l'organe, les fibres, plus ou moins groupées, se fauillent entre les neurones et se rassemblent en nerfs que leur finesse ne permet pas de suivre sur coupes. L'enveloppe anhyste du ganglion se continue autour d'eux. Les nerfs sont dépourvus de cellules, à l'exception cependant des deux gros nerfs postérieurs 8 qui traversent le gros amas de cellules signalé plus haut, en présentant d'autres sur leur trajet. Divers auteurs ont vu dans ces nerfs 8 la trace des branches de l'anneau péristolonial développé par la vésicule neurale primitive. Les deux formations, nerfs et anneau, ont des origines différentes, les uns sortent du ganglion, l'autre dépend de la vésicule et est dans le prolongement du canal vibratile et de la glande. L'amas de cellules est nettement séparé du cordon dorsal, relique de l'anneau, et il paraît bien qu'il s'agit de cellules du ganglion séparées dans le cours de la blastogénèse. Les nerfs 8 se singularisent des autres nerfs par l'existence d'un chiasma ; les fibres, entremêlées aux cellules, se croisent juste derrière la cupule pigmentaire avant de former les nerfs proprement dits (fig. 56).

Les racines des nerfs antérieurs (1-4) présentent des connexions intra-ganglionnaires entre les côtés gauche et droit (fig. 55). L'examen des coupes sériées révèle des connexions identiques avec les nerfs postérieurs notamment 5, 6 et 7, que l'on voit pénétrer jusque dans le compartiment antérieur (fig. 54, 55, 56). Les racines 8 pénètrent dans le ganglion, à côté des nerfs 7, de part et d'autre de la cupule pigmentaire et arrivent probablement aussi dans le compartiment antérieur.

Le compartiment médullaire postérieur, que LAHILLE a assimilé à un second ganglion, a sa paroi postérieure constituée par la cupule pigmentaire que surmonte une calotte de cellules du type nerveux.

§ 3. — *L'organe pigmentaire et ses dépendances.*

a) *Structure.*

Cet organe se voit particulièrement bien après fixation par une solution osmiée qui conserve le pigment.

La forme de la cupule, simple dans la région postérieure (où elle fait penser à une schistera) se complique du côté ventral. La cupule émet en effet deux prolongements horizontaux, dirigés vers l'avant, qui bordent le gros amas ventral de fibres nerveuses, et, à peu près au même niveau, deux lames verticales qui encadrent l'origine de la glande neurale. L'axe de la cupule passe juste au dessus du siphon buccal ; il est donc sensiblement parallèle au grand axe du corps de l'animal.

La partie la plus importante est la cupule proprement dite ; sa concavité, tournée vers le siphon buccal, est coiffée par une couche de neurones, à concavité tournée vers l'arrière de l'animal. Entre les deux couches se trouve un espace lenticulaire.

La cupule pigmentaire est formée d'un petit nombre de cellules très aplaties dont le protoplasme est chargé de granules colorés et dont le noyau se présente comme une plaque claire, longue (10 microns) et étroite (2-3 microns) plus ou moins repérable d'une préparation à l'autre.

Les neurones qui coiffent la cupule forment une seule assise ; ils ont le même aspect que les autres neurones et si les noyaux sont bien visibles, les limites cellulaires n'apparaissent pas. Ce sont des cellules bipolaires. Leur protoplasme porte une touffe de fibrilles centrifuges, qui vont buter contre la cupule, et un axone qui se perd dans la substance fibrillaire de la moitié postérieure du ganglion (fig. 54).

La structure de l'organe pigmentaire peut s'interpréter comme celle d'un organe de vision par réflexion. L'absence de mobilité et la fragilité du Pyrosome empêchent l'expérimentation, mais le phototropisme négatif de cet animal est bien connu. L'orientation de l'organe lui permet de recevoir les rayons incidents perpendiculaires au grand axe de la colonie et parallèles au grand axe du blastozoïde ; ces rayons se réfléchissent sur la couche pigmentaire et impressionnent les terminaisons dendritiques des

neurones de la rétine qui transmet les influx, via la substance fibrillaire, à la moitié antérieure du ganglion. Il n'y a pas de formation lenticulaire comme chez les Salpes.

D'après la disposition des nerfs, il y a lieu de considérer l'amas fibrillaire postérieur et les neurones qui le délimitent comme un ganglion dont le rôle serait de coordonner les relations entre la rétine et la région antérieure qui répond en fait au ganglion classique des Tuniciers, tandis que la seconde partie serait une acquisition liée au développement de l'organe des sens. Cette hypothèse aurait le mérite d'interpréter la dualité apparente du ganglion, dualité qui est propre au Pyrosome ; les *Doliolum* sont dépourvus de système photorécepteur et celui des Salpes est une structure entièrement différente.

#### b) Nature du pigment.

La nature du pigment était encore inconnue au moment de nos recherches. Le pigment est rouge orangé et du reste le même que celui des taches colorées qui mouchettent les viscères (tube digestif et lobes testiculaires). Sur le frais, à l'écrasement, le pigment se disperse aisément et se montre sous forme de petits granules sphéroïdes d'environ 0,5 à 1 micron de diamètre. Ces granules sont noyés dans une trame protoplasmique qui les agglutine grossièrement lors de la fixation. Ces granules ne sont pas biréfringents. Divers tests chimiques (LISON, 1953) ont été tentés. La couleur rougeâtre pourrait faire penser à un caroténoïde, mais les tests au lugol et à l'acide sulfurique ont été négatifs ; de même l'échec des tests au bleu de Nil et au soudan noir a permis d'éliminer les chromolipoides. Le pigment est insoluble à 20° C dans les solvants des graisses (alcool, chloroforme, xylol, éther de pétrole, même après un contact prolongé), est décoloré par les oxydants en milieu neutralisé, est dissous, puis détruit par divers bases et acides (soude caustique, ammoniacque, acides sulfurique, chlorhydrique, nitrique, acétique). Le pigment réduit le ferricyanure ferrique (test de CHÈVREMENT et FRÉDÉRIC), précipite facilement l'argent de la liqueur de FONTANA et est osmioréducteur (l'acide osmique étant d'ailleurs un excellent fixateur). L'ensemble de ces propriétés permet de classer le pigment du Pyrosome parmi les mélanines ; mais cette mélanine est un peu atypique, puisque sa résistance aux acides (les fixateurs picriqués ne conviennent pas, à moins d'écourter la durée du contact) est faible. La couleur rouge est peut-être un indice d'une faible polymérisation. La présence d'une tyrosinase cependant pu être décelée. En plaçant des tranches de *cormus* frais dans une solution de tyrosine (100 mg dans 100 cc eau de mer) à 37°, pendant 1 à 2 heures, on obtient une coloration violette de la solution et des tissus fonçant progressivement. Les contrôles sans Pyrosomes et avec Pyrosomes tués au formol et soigneusement lavés au préalable restent négatifs.

Ce pigment rougeâtre est largement répandu chez les Tuniciers. Il se trouve dans les taches oculiformes du siphon et dans certaines cellules sanguines de *Ciona intestinalis*, où PÉRÈS le tient pour mélanique ; il est présent dans les ocelles des Salpes, d'après nos tests chimiques. Il est probable que les taches rouges visibles sur le testicule de *Doliolum mülleri*, osmio-réductrices, appartiennent à ce même groupe. Le pigment de l'ocelle et de l'otolithes des têtards d'Ascidiées se révèle être aussi une mélanine, argentaffine, résistante aux agents acides ; la doparéaction devient positive lorsque le stade neurula est atteint (MINGANTI, 1951).

Le compartiment médullaire postérieur, que LAHILLE a assimilé à un second ganglion, a sa paroi postérieure constituée par la cupule pigmentaire que surmonte une calotte de cellules du type nerveux.

§ 3. — *L'organe pigmentaire et ses dépendances.*

a) *Structure.*

Cet organe se voit particulièrement bien après fixation par une solution osmiée qui conserve le pigment.

La forme de la cupule, simple dans la région postérieure (où elle fait penser à une schistera) se complique du côté ventral. La cupule émet en effet deux prolongements horizontaux, dirigés vers l'avant, qui bordent le gros amas ventral de fibres nerveuses, et, à peu près au même niveau, deux lames verticales qui encadrent l'origine de la glande neurale. L'axe de la cupule passe juste au dessus du siphon buccal ; il est donc sensiblement parallèle au grand axe du corps de l'animal.

La partie la plus importante est la cupule proprement dite ; sa concavité, tournée vers le siphon buccal, est coiffée par une couche de neurones, à concavité tournée vers l'arrière de l'animal. Entre les deux couches se trouve un espace lenticulaire.

La cupule pigmentaire est formée d'un petit nombre de cellules très aplaties dont le protoplasme est chargé de granules colorés et dont le noyau se présente comme une plage claire, longue (10 microns) et étroite (2-3 microns) plus ou moins repérable d'une préparation à l'autre.

Les neurones qui coiffent la cupule forment une seule assise ; ils ont le même aspect que les autres neurones et si les noyaux sont bien visibles, les limites cellulaires n'apparaissent pas. Ce sont des cellules bipolaires. Leur protoplasme porte une touffe de fibrilles centrifuges, qui vont buter contre la cupule, et un axone qui se perd dans la substance fibrillaire de la moitié postérieure du ganglion (fig. 54).

La structure de l'organe pigmentaire peut s'interpréter comme celle d'un organe de vision par réflexion. L'absence de mobilité et la fragilité du Pyrosome empêchent l'expérimentation, mais le phototropisme négatif de cet animal est bien connu. L'orientation de l'organe lui permet de recevoir les rayons incidents perpendiculaires au grand axe de la colonie et parallèles au grand axe du blastozoïde ; ces rayons se réfléchissent sur la couche pigmentaire et impressionnent les terminaisons dendritiques des

neurones de la rétine qui transmet les influx, via la substance fibrillaire, à la moitié antérieure du ganglion. Il n'y a pas de formation lenticulaire comme chez les Salpes.

D'après la disposition des nerfs, il y a lieu de considérer l'amas fibrillaire postérieur et les neurones qui le délimitent comme un ganglion dont le rôle serait de coordonner les relations entre la rétine et la région antérieure qui répond en fait au ganglion classique des Tuniciers, tandis que la seconde partie serait une acquisition liée au développement de l'organe des sens. Cette hypothèse aurait le mérite d'interpréter la dualité apparente du ganglion, dualité qui est propre au Pyrosome ; les *Doliolum* sont dépourvus de système photorécepteur et celui des Salpes est une structure entièrement différente.

#### b) Nature du pigment.

La nature du pigment était encore inconnue au moment de nos recherches. Le pigment est rouge orangé et du reste le même que celui des taches colorées qui mouchettent les viscères (tube digestif et lobes testiculaires). Sur le frais, à l'écrasement, le pigment se disperse aisément et se montre sous forme de petits granules sphéroïdes d'environ 0,5 à 1 micron de diamètre. Ces granules sont noyés dans une trame protoplasmique qui les agglutine grossièrement lors de la fixation. Ces granules ne sont pas biréfringents. Divers tests chimiques (LISON, 1953) ont été tentés. La couleur rougeâtre pourrait faire penser à un caroténoïde, mais les tests au lugol et à l'acide sulfurique ont été négatifs ; de même l'échec des tests au bleu de Nil et au soudan noir a permis d'éliminer les chromolipoides. Le pigment est insoluble à 20° C dans les solvants des graisses (alcool, chloroforme, xylol, éther de pétrole, même après un contact prolongé), est décoloré par les oxydants en milieu neutralisé, est dissous, puis détruit par divers bases et acides (soude caustique, ammoniacque, acides sulfurique, chlorhydrique, nitrique, acétique). Le pigment réduit le ferricyanure ferrique (test de CHÈVREMENT et FRÉDÉRIC), précipite facilement l'argent de la liqueur de FONTANA et est osmioréducteur (l'acide osmique étant d'ailleurs un excellent fixateur). L'ensemble de ces propriétés permet de classer le pigment du Pyrosome parmi les mélanines ; mais cette mélanine est un peu atypique, puisque sa résistance aux acides (les fixateurs picriqués ne conviennent pas, à moins d'écourter la durée du contact) est faible. La couleur rouge est peut-être un indice d'une faible polymérisation. La présence d'une tyrosinase cependant pu être décelée. En plaçant des tranches de *cormus* frais dans une solution de tyrosine (100 mg dans 100 cc eau de mer) à 37°, pendant 1 à 2 heures, on obtient une coloration violette de la solution et des tissus fonçant progressivement. Les contrôles sans Pyrosomes et avec Pyrosomes tués au formol et soigneusement lavés au préalable restent négatifs.

Ce pigment rougeâtre est largement répandu chez les Tuniciers. Il se trouve dans les taches oculiformes du siphon et dans certaines cellules sanguines de *Ciona intestinalis*, où PÈRES le tient pour mélanique ; il est présent dans les ocelles des Salpes, d'après nos tests chimiques. Il est probable que les taches rouges visibles sur le testicule de *Doliolum mülleri*, osmio-réductrices, appartiennent à ce même groupe. Le pigment de l'ocelle et de l'otolithé des têtards d'Ascidies se révèle être aussi une mélanine, argentaffine, résistante aux agents acides ; la doparéaction devient positive lorsque le stade neurula est atteint (MINGANTI, 1951).

Sauf peut-être pour l'oozoïde des Salpes, la cellule qui porte le pigment est d'origine mésoblastique lointaine (cell. sanguine, cell. neurale du blastozoïde de Pyrosome, cell. conjonctive, chromatophore des viscères chez les Thaliacés).

§ 4. — *Le plexus ventral.*

Du côté ventral, la paroi du ganglion présente une concavité, juste en avant du bord inférieur de la cupule pigmentaire. L'espace ainsi ménagé entre le ganglion et la glande neurale est occupé par un puissant faisceau de fibrilles qui émerge, en formant une double racine, de la région fibrillaire antérieure et se recourbe vers le haut, contournant la cupule pigmentaire. METCALF (1900) a observé ce réseau, mais le fait s'arrêter au niveau du débouché du canal dans la glande neurale et lui attribue la propriété d'innervier l'entonnoir vibratile. En réalité, comme NEUMANN l'a figuré, et bien auparavant LAHILLE, ce réseau de fibrilles s'avance très en arrière mais en s'amenuisant. PÉRÈS admet après NEUMANN qu'il est non fonctionnel. Cette hypothèse semble cependant contestable. Bien que METCALF tienne les nerfs 8 pour les nerfs viscéraux (nerfs raphéaux) accompagnant le raphé dorsal (cordon dorsal), il semble que le plexus ventral réponde mieux à la définition, « a fortiori » si l'on admet que la moitié postérieure du ganglion est une acquisition propre au Pyrosome. Mais alors que ce nerf est très long chez les Ascidies (METCALF), chez le Pyrosome, il disparaît avant d'atteindre le bord postérieur de la cupule pigmentaire. Son amoindrissement progressif permet de supposer qu'il innerve l'organe pigmentaire bien que les fibres ne paraissent pas y pénétrer. Il n'a pas de relation avec les nerfs 8.

B. — LA GLANDE NEURALE ET SES ANNEXES

La glande neurale est en relation avec la cavité pharyngienne par le tubercule vibratile et un canal cilié ; elle se prolonge par un cordon plein, le cordon dorsal ou viscéral. Telle est la disposition type que l'on trouve chez l'Ascidiacé et aussi chez le blastozoïde du Pyrosome.

§ 1. — *Le tubercule vibratile.*

Comme le nom l'indique, c'est une saillie formée de cellules ciliées et portant le débouché ou entonnoir du canal de la glande. Il est logé dans l'angle dièdre formé par la jonction des colliers

péricoronaux. Ces derniers ne forment pas de volutes. La structure du tubercule est simple : c'est un bouton de cellules cylindriques portant des cils relativement courts (6 microns) et drus, qui battent dans la cavité du pharynx ; l'entonnoir est un orifice ovulaire régulier, cilié, d'aspect identique à l'orifice de la glande des *Ascidies* Aplousobranches coloniales et très différent des orifices complexes de la plupart des *Ascidies* simples <sup>(1)</sup>.

### § 2. — *Le canal.*

Le canal est court (50 microns environ). Il a un tracé légèrement incurvé. Sa section est circulaire ou ovulaire, par suite d'un léger aplatissement dorso-ventral ; selon les endroits, le diamètre interne du canal varie de 10 à 15 microns et le diamètre externe de 20 à 30 microns. La section a tendance à diminuer vers le fond par réduction du calibre du tube et non par diminution de la hauteur des cellules. Les cellules sont du type cylindrique, de taille relativement grande (hauteur 6 à 8 microns), à grand noyau ovulaire. La face en regard de la lumière porte des rangées de corpuscules basilaires sur lesquels s'insèrent les cils du canal, cils dont on peut observer les racines à côté du noyau. Les cils sont très longs et repliés vers la glande. Ils composent une forte mèche axiale, analogue à celle observée chez le cyathozoïde ou chez *Parascidia* (fig. 1 et GODEAUX, 1956). L'examen sur le frais montre le battement centripète ondulatoire et continu des cils. On retrouve ces formations depuis l'entonnoir jusqu'à mi-distance de l'entrée de la glande. Les cils, longs, vont plus loin, mais sur une courte distance (10-15 microns), la lumière du canal est vide et l'épithélium a un aspect banal. Au fond du canal et du côté dorsal, la paroi fait défaut ; elle est incorporée au ganglion et laisse le passage au gros pinceau ventral de fibres qui longe extérieurement l'organe pigmentaire. Sur les côtés et surtout ventralement règne la glande neurale, ouverte dorsalement sur le ganglion comme de coutume chez les Tuniciers (*Salpes* et *Appendiculaires* exceptés).

### § 3. — *La glande neurale.*

C'est à l'origine une extroflexion de la paroi ventrale de la vésicule neurale primitive. Les cellules, en se serrant les unes contre les autres et par modification de leurs positions relatives,

---

(1) (où il a une certaine valeur systématique, au niveau de la famille).

forment une masse globuleuse non lobée, de 40 microns de diamètre, à lumière virtuelle, appendue au ganglion (voir ch. II). Les cellules ont un protoplasme finement granuleux, faiblement colorable et à limites peu nettes ; le noyau est volumineux, ovulaire, clair, nucléolé. Les cellules de la glande d'un organisme adulte ne montrent aucune structure particulière. C'est surtout chez les individus jeunes, n'ayant pas achevé leur croissance, que s'observent des vacuoles (METCALF et ce travail), des corpuscules denses (« Fremdkörper », SEELIGER ; produits de sécrétion, NEUMANN ; cellules en pycnose, PÉRÈS et ce travail), qui deviendront progressivement plus rares. L'accumulation de cellules en pycnose rappelle que, selon PÉRÈS, la glande neurale est un organe phagocytaire, soit pour les cellules de l'hémocoèle (chez *Ciona* notamment), soit pour les cellules de l'épithélium glandulaire. Chez les Aplousobranches, il est possible d'observer la phagocytose en cascade. Cette dernière semble absente à tous les âges chez le Pyrosome, tandis que la phagocytose d'éléments hémocoéliens s'observe chez l'individu jeune.

L'orientation centripète des cils vibratiles, que l'on retrouve chez les Ascidies coloniales, permettait de penser que la glande neurale peut être accessible à des substances à particules suffisamment petites qui pénétreraient par le siphon buccal. L'expérience est en accord avec cette hypothèse. Diverses substances (encre de chine Pellikan 541, mélanine de Pieuvre, saccharate de fer, carmin), mises en suspension dans l'eau de mer contenant de petits *cormus* ou des fragments de *cormus* de Pyrosome, ont pénétré dans la glande. Les particules les plus volumineuses (carmin) se collent contre les cellules de la glande, sans apparemment y pénétrer (fig. 58). Les particules plus fines (sépie), de diamètre = 1.000 Å (LISON, 1942) ont été absorbées par les cellules, en telle quantité que le protoplasme était entièrement noirci (fig. 59). Le processus est progressif. Il est perceptible après une demi-heure et est très accusé après 2-3 heures. Avec la durée de la captivité du *cormus*, les glandes augmentent considérablement de volume ; la lumière devient réelle, délimitée par une paroi formée de cellules charbonneuses aplaties ; ce gonflement pathologique lié au mauvais état de l'individu plutôt qu'à la présence de corps étrangers, a l'avantage de mettre en évidence le mode de formation de la glande et d'en démasquer la cavité. La fragilité du Pyrosome, comme de tout animal planctonique, empêche malheureusement l'expérimentation ; après quelques heures de séjour en aquarium, l'examen des coupes montrent des tissus lysés,



méconnaissables. Des expériences comparatives (GODEAUX, 1956b), menées sur des *Ascidies* Aplousobranches ont montré qu'il existe un cycle long de plusieurs semaines au bout desquelles les cellules sont expulsées avec leur mélanine ; ce cycle se superpose au cycle interne rappelé ci-dessus et se traduisant par la phagocytose en cascade (PÉRÈS).

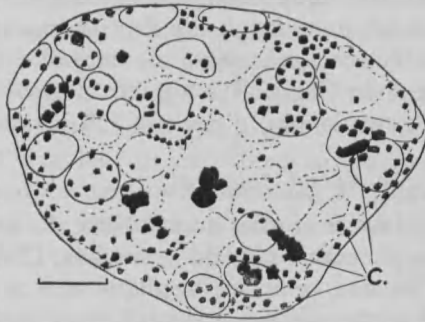


Fig. 58

Grains de carmin (C.) dans la glande neurale, principalement collés aux parois cellulaires. — Echelle : 10 microns.

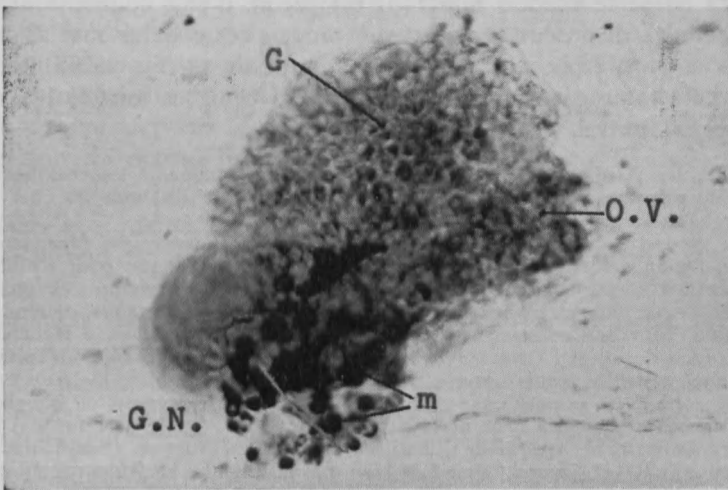


Fig. 59

Photo d'une glande neurale, « in loco », bourrée de grains intracellulaires de mélanine m. — G. : ganglion ; G.N. : glande neurale ; O.V. : organe vibratile (cf. fig. 54).

Le Pyrosome partage avec d'autres Ascidies coloniales, la propriété d'avoir les cils dirigés vers l'intérieur ; chez les Ascidies simples (*Clavelina*, *Ciona*, *Microcosmus*, *Halocynthia*, *Dendrodoa*, etc.), les battements sont centrifuges, dirigés vers la cavité pharyngienne et les expériences de marquage de la glande neurale par la sépia notamment ont systématiquement échoué (GODEAUX, expériences inédites). Que CARLISLE (1951) ait pu observer la pénétration d'ovules dans la glande de *Ciona* nous reste incompréhensible, ne fut-ce qu'à cause de la taille des ovules : le diamètre de l'œuf de *Ciona*, fixé aussitôt après fécondation, est, non compris ses enveloppes, d'environ 150 microns.

#### § 4. — Le cordon dorsal (viscéral)

Chez les Ascidies, le cordon dorsal, reste du système larvaire, prolonge la glande neurale plus ou moins loin. Chez le Pyrosome, ce cordon est un axe cellulaire appliqué contre la cupule pigmentaire. Il est le dernier signe du collier périendodermique du blastozoïde et correspond en fait au fond de la vésicule neurale primitive, dont la cavité a totalement disparu, écrasée par la poussée ganglionnaire (au contraire de la glande où elle est seulement masquée). Les expériences de phagocytose ont toujours laissé le cordon intact. Il est formé d'une double couche de cellules disposées sur plusieurs rangs ; ces cellules sont allongées suivant l'axe de l'organe et portent un noyau volumineux. Du côté interne est ménagée une concavité où se loge le plexus nerveux ventral.

Chez les Ascidiacés, le cordon dorsal a toujours intéressé les chercheurs. Il convient cependant de l'examiner séparément chez l'oozoïde et chez le blastozoïde.

Le cordon de l'oozoïde a été longtemps considéré comme une dépendance du ganglion (VAN BENEDEN et JULIN, MAURICE), tandis que pour d'autres auteurs, il n'était que la relique du canal médullaire larvaire (WILLEY, METCALF et plus récemment BRIEN, HUUS, bibl.). Cette dernière opinion a prévalu. METCALF notamment, dans une longue série d'Ascidies, a recherché ce cordon dorsal et l'a trouvé chez nombre d'espèces, sous forme d'un cordon ou d'un canal à cellules non différenciées (voir, à ce sujet, H. AUBERT). A ce cordon est associé un nerf impair issu du bord postérieur du ganglion et dépendant d'un des gros nerfs siphonaux. Ce nerf est le nerf raphéal de METCALF ou nerf viscéral de JULIN (nerf impair de AUBERT, chez *Ciona* et *Diazona*). Il est présent quand le cordon fait défaut et AUBERT suggère que les discussions sont nées d'une confusion entre ce cordon et ce nerf en général intimement accolés. Chez *Corella*, le cordon dorsal se continue jusque dans l'ovotestis (Huus) et donne naissance aux gonoductes («Genitalstrang») dans la région postérieure et moyenne du corps. AUBERT n'a pu retrouver ces images chez *Ciona intestinalis*.

En ce qui concerne le blastozoïde, il n'y a guère que chez *Aplidium* que le cordon dorsal intervienne en en régénérant le complexe neural. Dans tous les autres cas étudiés, le complexe neural dérive soit d'un diverticule de la poche centrale, soit d'un tractus mésoblastique.

*Conclusions du chapitre V*

Le ganglion du blastozoïde de Pyrosome est donc construit conformément au type commun aux Tuniciers : écorce de neurones principalement unipolaires enveloppant un amas de prolongements axoniques d'où partent les nerfs.

Les nerfs se répartissent en deux groupes principaux, l'un antérieur, innervant la région en avant des arcs péricoronaux, l'autre postérieur, fournissant au reste du corps. Il convient d'ajouter le plexus ventral contigu à l'organe pigmentaire.

Le nombre des nerfs est variable chez les Tuniciers. On constate cependant que leur nombre tend à augmenter avec la vie pélagique, quand on compare *Doliolum*, Pyrosome et Salpe. Il tend à diminuer, au contraire, quand on s'adresse aux Ascidies de plus en plus évoluées, Phlébobranches et surtout Stolidobranches, où ils se concentrent selon l'axe antéropostérieur du complexe neural. C'est chez les Ascidies coloniales inférieures que les troncs nerveux sont les plus nombreux (4-5 paires) (LAHILLE).

Les nerfs 1 à 4 ne présentent rien de particulier, sinon la variabilité dans leur nombre et disposition. Les nerfs 5 à 8 correspondent, d'après les organes qu'ils innervent chez le Pyrosome, aux cordons nerveux innervant le siphon cloacal des Ascidies. La migration de ce dernier à l'opposé du siphon buccal, a entraîné l'étirement, l'éparpillement et, partant, la complication du réseau nerveux ; cette complication a été accrue par l'extension du réseau branchial.

La disposition différente des nerfs postérieurs chez les *P. fixata* et *P. ambulata*, décelée par NEUMANN, pourrait s'expliquer par la répartition différente des constituants de la région cloacale primitive retentissant sur la distribution des filets nerveux. La variation est d'ailleurs d'importance mineure ; elle porte sur les dispositions relatives des nerfs 7 et 8.

Le plexus ventral, qui prend naissance non loin du cordon dorsal, a la valeur d'un nerf viscéral (JULIN) — nerf raphéal (METCALF) — nerf impair (AUBERT) observé chez la plupart des Ascidies (METCALF) et accompagnant le cordon dorsal quand celui-ci est bien développé. Si nous admettons que la portion postérieure du ganglion est une acquisition en rapport avec l'organe pigmentaire, le plexus ventral a la disposition de ce nerf viscéral, mais à la différence des Ascidies, il reste court et ne dépasse pas en longueur le cordon dorsal.

*Résumé du chapitre V*

Le complexe neural du Pyrosome comprend les grandes divisions du complexe neural des Ascidiacés et quelques ajoutés qui lui sont propres.

a) Le ganglion est formé d'une écorce de neurones enveloppant la substance fibrillaire centrale. Il est divisé en deux régions : l'une, antérieure et homologue au ganglion des Ascidies, l'autre, postérieure, innovation en relation avec la cupule pigmentaire postérieure dont la structure est celle d'un organe photorécepteur à réflexion.

b) La glande neurale, de volume réduit, est en relation avec le pharynx par un canal dont la ciliature est à battements centripètes. La glande est accessible aux particules fines (mélanine, etc.) pénétrant par le siphon buccal et les phagocyte. Cette propriété a été retrouvée chez les Ascidies coloniales (Aplousobranches et Stolidobranches).

c) A la glande fait suite un cordon dorsal très court, accompagné d'un plexus nerveux homologué au nerf viscéral des Ascidiacés.

d) Les filets nerveux sortent tous de la moitié antérieure du ganglion et se répartissent en un groupe antérieur et un groupe postérieur.

## Deuxième partie

### LE DOLIOLUM

#### *Introduction générale.*

Parmi les Tuniciers, les *Doliolum* constituent la famille au cycle biologique le plus complexe, caractérisé par la multiplicité exceptionnelle des formes sous lesquelles une même espèce se présente.

QUOY et GAIMARD découvrirent le *Doliolum* en 1827, en donnèrent la première description et établirent le rapprochement avec les Salpes. Leur étude fut précisée par celle de HUXLEY (1851) qui reconnut les principaux organes et notamment le système nerveux et le testicule (phorozoïde et gonozoïde de *Doliolum denticulatum*).

A KROHN (1852) revient le mérite d'avoir montré l'existence de la larve urodèle et de deux formes reconnaissables, la première à la présence de 9 anneaux musculaires et d'un appendice cylindrique dorsal, la seconde, à la présence de 8 anneaux, d'un appendice ventral et éventuellement des gonades. L'auteur admettait une alternance de générations simple.

Cependant, dès 1855-1856, GEGENBAUR devait montrer que le cycle vital est plus complexe : la larve se transforme toujours en un individu à 9 bandes musculaires et « stolon » dorsal. Sur ce « stolon » (qui atteint 18 cm de long chez certaines espèces — ULJANIN), se fixent deux types d'individus blastogénétiques : 1) les bourgeons latéraux, rangés en file sur les bords du processus dorsal (très différents par l'aspect de toutes les autres formes), devenant des individus nourriciers (FOL, 1876) ou gastrozoïdes (HERDMAN, 1888) et 2) les bourgeons médians, de forme semblable à celle de la nourrice, mais porteurs de 8 bandes musculaires et d'un « stolon » ventral (phorozoïdes de HERDMAN) sur lequel se développe une troisième génération blastogénétique, les individus sexués (gonozoïdes de HERDMAN).

En 1882, GROBBEN considérait encore que l'oozoïde porte deux stolons, l'un ventral (organe en rosette — KEFERSTEIN et EHLERS), aux bourgeons abortifs, l'autre dorsal, produisant les gastérozoïdes et les phorozoïdes. Alors que GEGENBAUR, FOL et

GROBBEN croyaient les gonozoïdes issus des phorozoïdes, ULJANIN (1844), puis NEUMANN (1906) allaient démontrer que les trois générations apparues par voie agame évoluent à partir de bourgeons identiques émis par le stolon ventral (« stolo prolifer ») de la nourrice, mais dont le sort est différent suivant le moment de l'émission et le lieu de la fixation. Le « stolon » dorsal n'est qu'un appendice, vecteur des blastozoïdes.

En plus d'*Anchinia rubra* et d'une espèce assez récemment découverte, *Doliopsoides meteori* (KRÜGER, 1939), aberrante par la disposition des muscles et l'emplacement du ganglion (gonozoïde), les *Doliolidae* (GARSTANG, 1933) se répartissent entre 4 genres et 12 espèces. Toutes les particularités résumées ci-dessus ne sont connues que par 2 espèces. Il reste à connaître 10 larves et 8 oozoïdes métamorphosés.

En résumé, le cycle biologique du *Doliolum* connu par les espèces *D. mülleri* et *D. denticulatum* est le suivant : de l'œuf sort une larve urodèle qui se transforme en un tonnelet, l'oozoïde ; celui-ci, stérile et à structure secondairement simplifiée, bourgeonne trois formes de blastozoïdes : l'une est sexuée ; les deux autres, stériles, nourrissent la colonie (gastrozoïdes) ou les gonozoïdes en cours d'organogénèse (phorozoïdes).

Dans ce mémoire, les chapitres sont consacrés respectivement :  
chapitre VI : à l'oozoïde du *Doliolum*,  
chapitre VII : au stolon prolifère du *Doliolum*.

#### STRUCTURES ACQUISES PAR LE DOLIOLUM AU COURS DE SON CYCLE BIOLOGIQUE

A) L'oozoïde de *Doliolum* passe par quatre stades bien tranchés :

a) Le développement embryonnaire conduit à une larve urodèle, où l'on reconnaît le « tronc » ou céphalotéron et la « queue » avec sa chorde typique d'environ 40 cellules et ses muscles striés.

L'espèce *Doliolum mülleri* s'identifie grâce à une ample vésicule creuse qui sépare les deux régions du corps ; la larve est enfermée dans une enveloppe hyaline fusiforme ample.

La larve de *Doliolum denticulatum* (NEUMANN, 1906) est enfermée dans une enveloppe allongée, puis sphérique (1,5 mm de diamètre) ; sa queue est différenciée, mais proportionnellement réduite (par rapport à *D. mülleri*), et dégénère peu à peu. A la limite des deux parties du corps, enveloppant la chorde, siège un important anneau de mésoblaste (là où se développerait la vésicule de *Doliolum mülleri*).

b) Par une métamorphose progressive, le tronc acquiert la forme d'un tonnelet ouvert aux deux extrémités, tandis que la queue se résorbe par

phagocytose. Quand le tronc atteint une taille de 6 à 800 microns (*D. mülleri*), la queue n'est plus qu'un nodule, logé sous la cavité cloacale dans l'hémocoèle en arrière du muscle VI. *D. denticulatum* (NEUMANN) offre le même aspect quand le tronc s'épasse le mm.

c) La structure de l'oozoïde complètement formé est très simple. La paroi du corps porte 9 bandes musculaires, annulaires, logées dans l'hémocoèle ; les anneaux I et IX sont les sphincters des siphons. La cavité pharyngienne, antérieure, porte l'endostyle ventral, plus ou moins long suivant les espèces et prolongé vers l'organe vibratile dorsal par les arcs péricoronaux. L'organe vibratile est uni au complexe neural (ganglion - glande neurale) logé dorsalement entre les bandes IV et V (sa position varie légèrement avec les espèces). A gauche, en avant de IV, se trouve le statocyste impair. En arrière de la cavité branchiale, l'endostyle se continue dans le repli rétro-pharyngien atteignant l'entrée de l'oesophage. Le septum branchial, transversal et oblique, se place entre les bandes V et VI. Derrière le septum percé de quatre paires de stigmates, se trouve la cavité cloacale débordant les viscères et largement ouverte en arrière. Il n'y a pas de cavités péribranchiales. Au dessus, l'appendice dorsal, parcouru par l'hémocoèle, servira à la fixation des bourgeons. La région abdominale des Ascidies est représentée chez le *Doliolum* par l'espace triangulaire délimité par les cavités branchiale et cloacale et l'ectoderme, où se loge le stolon prolifère accolé au cœur et l'anse digestive dont la forme constitue un caractère systématique important. La réduction de la région abdominale, comme chez les autres Thaliacés, est liée à la position des deux siphons sur un même axe en rapport avec la vie pélagique et à l'expansion des cavités pharyngienne et atriale.

d) Quand la blastogénèse commence, l'oozoïde, devenu nourrice, se simplifie : l'endostyle se désagrège, la branche disparaît et l'anse digestive diminue de volume et s'atrophie. Ne subsistent que le ganglion, le cardiopéricarde et le stolon prolifère. Les bandes musculaires par contre s'élargissent, parfois au point de constituer une cuirasse continue caractéristique (*D. denticulatum*).

#### B) Les blastozoïdes sont de deux types :

a) Le gastrozoïde, blastozoïde mangeur, a une forme très différente de l'oozoïde. Son siphon buccal, largement béant, conduit à une ample cavité pharyngienne qui porte ventralement l'endostyle et, en arrière, de part et d'autre de l'oesophage, une rangée verticale de nombreux stigmates. Ces derniers débouchent directement au dehors, la cavité cloacale faisant défaut. L'anse digestive est en U. La musculature est faible et le ganglion réduit. Le gastrozoïde est fixé sur l'appendice dorsal de la nourrice par un pédoncule vasculaire pourvu d'une sorte de sole placentaire (phorocytes). Isolé, le gastrozoïde n'est pas spécifiquement identifiable.

b) Le phorozoïde <sup>(1)</sup> et le gonozoïde ont l'aspect général de l'oozoïde et ne diffèrent l'un de l'autre que par la présence d'un pédoncule ventral chez le premier, du testicule et de l'ovaire chez le second. Le développement des gonozoïdes se fait sur le pédoncule ventral des phorozoïdes. Si l'ovaire occupe toujours la même place, le testicule est par contre très variable de position, de forme et d'extension (caractères systématiques).

Les deux formes sont caractérisées par la présence de 8 bandes musculaires plus étroites que chez l'oozoïde. Le ganglion est en arrière de la bande III. La branchie porte un nombre plus élevé de stigmates que l'oozoïde ; elle s'étend considérablement vers l'avant chez les genres évolués (*Doliolum s. str.* et *Dolioletta*). Sa disposition, celle de l'endostyle et la forme de l'anse digestive ont une grande valeur systématique.

(1) Il manquerait chez *Doliolum* (*Dolioloides*) *rarum*.

## CONSIDERATIONS SYSTEMATIQUES

La difficulté d'établir certaines diagnoses d'oozoïdes notamment, malgré la patiente étude de GARSTANG, justifie que l'on s'arrête quelque peu à cette question.

### a) Larves.

Les seules larves connues sont celles de *D. (Doliolina) mülleri* KROHN et de *D. denticulatum* QUOY et GAIMARD, avant et après métamorphose.

Des embryons très jeunes de *D. mülleri*, trouvés par nous, seront décrits plus loin. Ils sont reconnaissables à la présence d'une vésicule interposée entre le tronc et la queue.

Chez *D. denticulatum* (individus capturés à l'W. de Cape-Town, par 2.000 m, NEUMANN (1906), l'enveloppe de la larve est fusiforme, se fripant lors de la fixation. Elle est en général 5 et 6 fois plus longue que la larve proprement dite (NEUMANN). *La queue est pourvue de cellules chordales turgescents en file et de cellules musculaires à myofibrilles.* En fin de croissance, l'enveloppe devient sphérique, alors que le tronc a la taille de 2 mm et que la queue n'est plus qu'un nodule interne (NEUMANN, 1906, Pl. XV, fig. 2). Une seule larve jeune, répondant à la description de NEUMANN (*D. denticulatum*) a été trouvée par nous dans une prise de l'« Armauer Hansen » (station 21 - 250 m de câble). L'enveloppe, longue de 3,5 mm, renfermait une larve longue de 1 mm (dont 280 microns seulement pour le céphalotéron dépourvu de rostre). Cette forme larvaire se rencontre également en mer Méditerranée, si l'on en croit ULJANIN dont la fig. 3, Pl. V peut être comparée à la fig. 13, Pl. XIV de NEUMANN (après correction du tracé du muscle VII qui passe derrière la zone d'insertion de la queue et non devant).

Dans les prises de plancton de Villefranche et de l'« Armauer Hansen », à côté de larves de *Doliolum mülleri*, immédiatement reconnaissables à la forme en U de l'anse digestive et à la présence d'une vésicule caudale, nous avons trouvé des représentants d'un type de larve assez différent, moins nombreux, mais de taille plus favorable à l'étude. La série en est assez complète, couvrant une période embryogénique plus étendue que celle de l'autre espèce.



Ces larves de seconde espèce ont, après métamorphose, un céphalotéron typique de *Doliolum*, assez semblable, mais non identique cependant à celui des larves de NEUMANN (1906, Pl. XI à Pl. XV). De plus, le rostre fait défaut, même aux individus les plus jeunes et la queue, outre de notables variations de longueur, n'est formée que de tissus peu ou pas différenciés : la *chorde* est un amas de cellules de grande taille, mais en désordre, et les éléments musculaires restent au stade mésoblaste. L'enveloppe folliculeuse (« Eihaut ») est toujours sphérique (diamètre dépassant parfois 1,5 mm). La chorde, à sa naissance, est enveloppée d'un anneau de mésoblaste occupant la place de la vésicule caudale de *D. mülleri*. Le céphalotéron porte un endostyle débutant entre II et III et s'étendant vers V. L'anse digestive est dans le plan sagittal. L'oesophage coudé et à concavité antéro-ventrale débouche dans l'estomac à grand axe à peu près vertical, logé à hauteur du muscle VI ; l'intestin qui y fait suite, court le long du plancher cloacal pour s'ouvrir par l'anus, à hauteur du muscle VIII.

Ces larves posent un problème de détermination, car la littérature est muette à leur sujet, à l'exception de deux ou trois individus observés par NEUMANN en 1906 et 1913 et d'ailleurs au stade final de leur métamorphose. Deux individus ont été décrits des prises de la « Deutsche Südpolar Expedition » (NEUMANN, 1913 b, fig. 3 et 4 ; 1935, fig. 286, voir aussi BRIEN, 1948, fig. 283). La plus petite (longueur : 250 microns) était sortie de son enveloppe de forme sphérique. L'une et l'autre ne portaient qu'un moignon de queue proéminent entre les muscles VI et VII et sans trace d'une vésicule. Ces deux spécimens correspondent aux stades avancés de notre série. NEUMANN, les comparant aux captures de la « Valdivia », les identifie aux larves de ses figures 4, Pl. XIII et 2, Pl. XV (1906) qu'il attribue à l'espèce *D. denticulatum*. Ne disposant pas d'une série étendue comme la nôtre, il a en effet admis que l'appendice caudal de ces individus s'était résorbé plus précocement.

Or il ne nous paraît pas impossible que l'individu de la fig. 2, Pl. XV de 1906 de NEUMANN, dépourvu d'appendice caudal, mais resté enfermé dans son enveloppe sphérique rentre plutôt dans notre série que de la sienne. Il existe, en effet, entre cet individu et ceux à queue proéminente, quelques légères différences que ne peut expliquer le seul développement embryonnaire. Ces différences portent sur la longueur de l'endostyle et la position de l'anus : chez les larves à queue différenciée et

enveloppe fusiforme, l'endostyle s'étend du muscle II (qu'il dépasse parfois) au muscle V et l'anus s'ouvre en avant de VIII, dans le septième espace intermusculaire; chez les individus à queue mal différenciée et à enveloppe sphérique, ceux de NEUMANN et les nôtres, l'endostyle commence à mi-distance de II et III et n'arrive pas tout à fait à V et l'anus est masqué par le muscle VIII. Il suffit de comparer les figures de NEUMANN, 1906, fig. 3 et 4 et 1913, fig. 4, Pl. XIII et fig. 1 et 2, Pl. XV et nos figures.

Tâchons de déterminer l'espèce à laquelle appartiennent ces larves porteuses d'un appendice caudal mal différencié.

Puisque nous les avons trouvées dans le plancton à Villefranche s/Mer, voyons quelles sont les espèces de *Doliolum* connues de la Méditerranée occidentale. Nous essayerons d'établir une diagnose par comparaison et déduction.

D'après M. le Dr TRÉGOUBOFF, qui a bien voulu nous faire part de ses observations personnelles portant sur 40 années de séjour à Villefranche, l'ordre de fréquence est le suivant : *Doliolum denticulatum* QUOY et GAIMARD (C.C.), *D. mülleri* KROHN (A.C.), *D. nationalis* BORGERT (A.C.), *D. gegenbauri* ULJANIN (A.R.). *Doliopsis rubescens* VOGT n'a été observé que trois fois, *D. rarum* GROBBEN et *D. mirabilis* KOROTNEFF jamais.

*Doliolum mülleri* présente un cycle bien connu, décrit plus haut et sur lequel il est inutile de revenir. (*D. krohni* HERDMANN, une variété, est rare).

*Doliolum rarum* est considéré comme très rare en Méditerranée et n'a été recueilli qu'à Naples et Messine. Nous ne l'avons personnellement jamais observé. La seule représentation d'un oozoïde dûment identifié est, à notre connaissance, la fig. 4 de NEUMANN (1906, Pl. XXIV, voir aussi 1935, fig. 255 et BRIEN, 1948, fig. 255). Le spécimen à musculature étroite, bourgeonnant et long de 1,5 mm figuré par KEFERSTEIN et EHLERS (1861, Pl. IX, fig. 7), s'en rapproche fortement. L'anse intestinale de *D. rarum*, placée dans le plan sagittal, est superficiellement identique à celle des individus imputés à l'espèce *D. denticulatum* (NEUMANN, 1906); elle se compose d'un oesophage à concavité dorsale, d'un estomac à grand axe longitudinal et logé à hauteur du muscle VII et d'un intestin rectiligne s'ouvrant dans le cloaque derrière le muscle VIII (dans le huitième espace intermusculaire). L'endostyle s'étend de II à V. A cet oozoïde de *D. rarum* paraît correspondre la larve, objet de la fig. 1 de la Pl. V

d'ULJANIN (1888), après correction du dessin de la bande musculaire VII, et nommée *Ehrenbergii* <sup>(1)</sup>. Sur la même planche, fig. 3, ULJANIN a représenté une seconde larve qu'il attribue à la même espèce alors qu'il s'agit manifestement d'une autre (forme du tube digestif, largeur des anneaux musculaires, extension de l'endostyle, vésicule caudale chez la larve de la fig. 1). Nous avons plus haut rapproché l'individu de la fig. 3 des larves de NEUMANN (1906). Quant à l'autre larve, elle est semblable à *D. rarum* par la longueur de son endostyle, la forme de l'anse intestinale et la position de ses constituants, l'étranglement des bandes musculaires. La présence d'une vésicule caudale la rapproche de la larve du *Doliolum mülleri*, mais la forme de l'anse intestinale l'en éloigne définitivement. Dans son texte (p. 131), ULJANIN mentionne aussi l'existence de larves trouvées par SALENSKY, à enveloppe sphérique et tube digestif étiré, qu'il attribue à *D. rarum*, mais qui probablement correspondent à nos larves, à queue mal différenciée.

Ces caractères joints à la rareté reconnue par les spécialistes du *Doliolum*, son absence à Villefranche nous permettent d'écarter *D. rarum*.

La discussion à propos de l'appartenance de nos larves est limitée en définitive aux espèces *denticulatum*, *nationalis* et *gegenbauri*.

*D. nationalis* est tenue pour une forme naine de *D. denticulatum* à nombre réduit de stigmates et branchie plus courte ventralement (gonozoïdes), rencontrée dans les eaux plus chaudes, littorales. Sa structure s'expliquerait par un développement plus rapide, les adhérences musculaires freinant la progression de la branchie ou du testicule. C'est une forme atlantique (BORGERT, 1893 ; GARSTANG, 1933) ; à Villefranche s/Mer, elle est moins commune que la forme *denticulatum* (M. G. TRÉGOUBOFF). Faut-il d'avoir pu trouver les formes intermédiaires, on admet que *D. nationalis* et *D. denticulatum* sont des espèces distinctes (GARSTANG).

La nature des caractères distinctifs de *D. nationalis* et de *D. denticulatum* permet de supposer que les oozoïdes sont très semblables, ne différant peut-être que par la taille au moment de la sortie des enveloppes.

---

(1) A ne pas confondre avec la variété *ehrenbergii* KROHN de *D. denticulatum* (gonozoïde). L'espèce d'ULJANIN est un mythe selon GARSTANG, (1933, p. 226).

En ce qui concerne l'oozoïde de *D. denticulatum* jeune et n'ayant pas encore acquis la cuirasse musculaire caractéristique, GARSTANG considère que l'endostyle, remarquablement court, couvre les muscles III et V <sup>(1)</sup>, tandis que le tube digestif est droit (voir description plus haut) et s'ouvre à hauteur du muscle VIII (cf. KEFERSTEIN et EHLERS, 1861, Pl. X, fig. 2 et 4, tailles 2,5 et 2 mm). Des individus de Villefranche oscillant entre 1.000 et 2.000 microns, actifs, munis d'une anse digestive en place, ont un endostyle étendu de III à V, c'est-à-dire que, par rapport à celui de nos larves, l'endostyle a légèrement reculé.

De *Doliolum gegenbauri*, forme assez rare à Villefranche, peu de choses sont connues sur la larve avant ou après métamorphose. Nous n'en avons vu que quelques spécimens (gonozoïdes — phorozoïdes).

La nourrice dégénérée se reconnaît à la dominance des muscles III et IV sur les muscles voisins (GARSTANG). De l'oozoïde complet, NEUMANN (« Das Tierreich », 1913 c) dit simplement que l'anus est dans le septième intervalle musculaire sans indiquer si l'intestin est en boucle comme celui des phorozoïde et gonozoïde. Pour GARSTANG, l'oozoïde de *D. gegenbauri* répond à un des dessins de GROBBEN (1882, Pl. I, fig. 3 et 4, tailles 1,4 et 2,2 mm) dont les individus ont un endostyle s'étendant de II à V et un tube digestif de forme comparable à celui de *D. denticulatum*. En 1904, FOWLER a attribué avec vraisemblance à l'espèce *D. gegenbauri tritonis* HERDMANN près d'un millier d'oozoïdes très semblables aux individus de GROBBEN (FOWLER, Pl. VIII, fig. 1). L'individu de la fig. 8, Pl. XII d'ULJANIN paraît appartenir à la même espèce.

Il n'en reste pas moins que les espèces décrites par KEFERSTEIN et EHLERS d'une part et GROBBEN d'autre part sont méditerranéennes. Il existe par conséquent deux types d'oozoïdes qui ne diffèrent pratiquement que par l'extension de l'endostyle (soit de II à V, soit de III à V), alors que les anses intestinales sont fort semblables ou difficiles à distinguer sur du matériel mal-traité comme malheureusement le cas se présente.

Or, cette extension plus ou moins grande de l'endostyle est précisément ce qui nous permet d'opposer les larves avancées de NEUMANN, à queue différenciée et enveloppe fuselée des nôtres à queue non différenciée et enveloppe sphérique. Si nous ajoutons

---

(1) Ou, si l'on considère avec GARSTANG que les muscles I et II sont séparés seulement chez l'oozoïde, les muscles II et IV (1933, p. 198).

que *D. denticulatum* est plus fréquent que *D. gegenbauri*, quelle que soit la variété considérée, nous sommes amené à considérer les larves de NEUMANN comme appartenant à l'espèce *gegenbauri* ou à des formes voisines (*tritonis*, *valdiviae*, *mirabile*) et les nôtres aux espèces *denticulatum/nationalis*.

Notre argumentation semble présenter un point faible : si les larves caudées de NEUMANN représentent le type *gegenbauri*, pourquoi la « Valdivia » n'en a-t-elle guère capturé d'individus reconnaissables ? Alors que les pêches de l'« Armauer Hansen » contiennent des phorozoïdes ou des gonozoïdes de *D. gegenbauri*, pourquoi une unique larve caudée y a-t-elle été retrouvée ? On peut répondre que, dans l'une et l'autre expéditions, le bateau, avançant sans cesse, n'a jamais recueilli qu'un échantillonnage incomplet de la faune d'une station donnée tandis qu'à Villefranche s/Mer, la prospection pratiquée de manière intensive depuis de très nombreuses années et toujours dans le même périmètre, a fourni des résultats statistiques bien plus significatifs.

Pour séparer les oozoïdes des espèces *denticulatum* et *nationalis*, nous sommes actuellement désarmé. Cependant nous pouvons supposer que le principe de développement accéléré repéré chez les deux dernières générations apparaissant par voie agame s'applique aussi à celle issue de l'œuf. En d'autres termes, l'oozoïde de *D. nationalis* s'échapperait plus tôt de l'enveloppe folliculeuse que celui de *D. denticulatum*. Nos collections, malheureusement trop peu fournies pour donner autre chose qu'une simple indication, comprennent a) des individus de tailles oscillant entre 500 et 700 microns et qui sont renfermés dans leur enveloppe, soit libres, b) des individus plus âgés, dépassant le mm et porteurs soit d'une queue proéminente, soit d'un nodule plus ou moins réduit, soit des premiers blastozoïdes. Rappelons que la dernière larve de NEUMANN (1906, Pl. XV, fig. 2) atteignait 2 mm et était toujours dans son enveloppe (en outre, voir plus loin, son complexe neural était inachevé).

Comme hypothèse de travail ultérieur, nous pourrions imaginer qu'aux quatre genres de *Doliolum* définis par GARSTANG et qui groupent des espèces reconnaissables à la disposition des glandes génitales, de la branchie et de l'endostyle chez les blastozoïdes, ne correspondraient que quatre types d'oozoïdes se différenciant par la longueur et la position de l'endostyle et la forme de l'anse digestive. Soit :

a) genre *Dolioloïdes*, représenté par *D. rarum* : endostyle II-V, anse digestive dans le plan sagittal, oesophage à concavité dor-

sale, estomac couché à hauteur du muscle VII et allongé, anus dans huitième espace intermusculaire.

b) genre *Doliolina*, représenté par *D. mülleri* (et des espèces voisines, *D. indicum*, *D. intermedium*, *D. resistibile* et *D. krohni*) : endostyle II-V, anse digestive courbée en U.

c) genre *Dolioletta*, représenté par *D. gegenbauri* (*D. tritonis*) et des espèces voisines, *D. valdiviae*, *D. chuni*, *D. mirabile* : endostyle II-V, anse digestive dans le plan sagittal : oesophage à concavité tournée vers l'avant, estomac vertical à hauteur de VI et anus ouvert en avant de VIII.

d) genre *Doliolum*, représenté par *D. denticulatum* (*D. nationalis*) : endostyle III-V, anse digestive dans le plan sagittal : oesophage à concavité antérieure, estomac vertical à hauteur de VI, anus ouvert à hauteur de VIII.

A l'intérieur d'un genre, les oozoïdes des diverses espèces se distingueraient par de minimes différences (longueur de l'endostyle, courbure plus ou moins accentuée de l'anse).

Nous admettons, jusqu'à preuves définitives données par l'élevage de l'œuf fécondé en aquarium et les études statistiques sur un abondant matériel, que nos larves se rapportent à l'espèce *Doliolum denticulatum*.

La taille avantageuse de ces larves en a rendu l'étude plus aisée ; leur âge a permis de combler partiellement l'hiatus existant entre nos embryons de *Doliolum mülleri* et nos plus jeunes oozoïdes métamorphosés.

#### b) Oozoïdes complètement formés et nourrices simplifiées.

La nourrice de *D. mülleri* se reconnaît aisément à la forme en V (forme primitive) de son anse digestive. L'endostyle commence en avant de III et atteint presque V. Avec la disparition des viscères, les bandes musculaires s'élargissent sans cependant fusionner ; les plus larges sont IV et V.

La nourrice de *D. denticulatum*, après dégénérescence des viscères, voit ses muscles de II à VII s'élargir et fusionner en une cuirasse continue. Celle de *D. nationalis* lui est probablement semblable à la taille près.

La nourrice complète de *D. gegenbauri* n'a pas été observée. La nourrice dégénérée se reconnaît à la dominance de III et IV. La station 39/100 m de l'« Armauer Hansen » a fourni plusieurs centaines de ces nourrices sensiblement toutes au même stade.

c) *Phorozoïdes* et *gonozoïdes*.

Ces formes ont été observées chez *D. mülleri* (branchie simple, anse digestive en V, testicule piriforme, marbré d'un pigment rouge osmioréducteur), *D. denticulatum* (branchie atteignant III du côté ventral), *D. nationalis* (branchie n'atteignant pas IV du côté ventral), *D. gegenbauri* et *D. gegenbauri tritonis* (branchie arrivant à mi-distance de IV et V du côté ventral, testicule oblique, allongé, pouvant dépasser II).

## Chapitre VI

### L'OOZOIDE DU DOLIOLUM

#### *Aperçu bibliographique.*

Nous sommes redevables à ULJANIN (1884) de la totalité de nos connaissances sur le développement de l'œuf et les jeunes stades embryonnaires de *Doliolum mülleri*.

L'œuf, modérément chargé de vitellus, se divise régulièrement. La gastrulation se fait par embolie. On ne connaît rien entre le début de la gastrulation et la première forme embryonnaire (fig. 8 et 9, Pl. III, ULJANIN se rapportant au même animal), mais l'auteur admet que le développement est calqué sur celui des Ascidies simples. Même dans les plus jeunes stades, système nerveux et endoblaste sont concentrés dans le tronc ; la queue ne renferme qu'une file de cellules chordales turgescents, flanquée de cellules musculaires striées.

Par suite d'une orientation erronée de son matériel, ULJANIN a pris le neuropore pour le siphon buccal (cf. NEUMANN, 1906, p. 103 et 105). Au point de vue de l'endoderme, ses conceptions sont de ce fait périmées.

Pendant la métamorphose de l'embryon, l'ébauche neurale se renfle en son milieu en un complexe ganglionnaire. Le ganglion à neurones corticaux et substance fibrillaire centrale, porte différents filets nerveux, dont le « nervus branchialis » postérieur serait la relique du tube médullaire larvaire et assimilable par conséquent au système caudal de l'Ascidiacé. Sous le ganglion se loge une verrue, l'organe sous-ganglionnaire (la glande neurale), unie à l'organe vibratile par un canal très fin, reste du canal neural primitif.

La cavité cloacale naît d'une invagination ectoblastique *impaire*. Le mésoblaste troncal donne les muscles, le cardiopéricarde, le mésoblaste du stolon et des globules sanguins. Le mésoblaste caudal, outre les muscles striés, donne également les globules.

Sur ses larves de *Doliolum denticulatum* (« Valdivia »), NEUMANN (1906) observa la formation du tube neural limité au tronc, à lumière virtuelle en arrière, réelle en avant, à partir d'une in-



vagination ectoblastique ; le neuropore se ferme avant la perforation de la bouche. En avant, le canal neural s'incurve et s'ouvre dans la cavité pharyngienne formant le canal vibratile. En arrière, le système neural s'atrophie sous forme de « nervus branchialis ». Le complexe ganglionnaire se développe aux dépens de la région moyenne. Les nerfs postérieurs passent au-dessus du muscle V. Le statocyste se développe aux dépens de l'ectoblaste.

La cavité cloacale se forme par fusion de deux invaginations ectoblastiques latérales et postérieures.

L'endoblaste se creuse formant la cavité pharyngienne et l'endostyle en avant, l'anse digestive logée sous la cavité cloacale en arrière.

Alors qu'ULJANIN attribuait une origine mésoblastique au cardiopéricarde, NEUMANN le fait dériver d'une évagination postérieure de la cavité pharyngienne. Cette conception, conforme aux idées de l'époque, n'est plus admise pour les Ascidies et le Pyrosome.

Le mésoblaste troncal, latéral et postérieur, enveloppe peu à peu l'endoblaste et se découpe en 6 bandelettes musculaires qui donneront les 9 anneaux musculaires définitifs. Un amas supplémentaire indique la place du stolon.

La queue, organe temporaire, renferme également une file de cellules chordales flanquées de cellules musculaires striées déjà différenciées dans les stades les plus jeunes. Le système nerveux fait défaut.

### *Observations personnelles*

Nous examinerons les stades par lesquels passe successivement l'oozoïde de *Doliolum*.

Nous conviendrons d'appeler embryons, les individus issus du développement de l'œuf et ayant l'aspect d'un têtard urodèle d'Ascidie et larves, les individus en organogénèse et ayant acquis plus ou moins nettement la forme en tonnelet. L'oozoïde complètement constitué est la forme libre et nageuse. La nourrice est l'individu bourgeonnant à viscères résorbés. Alors que la larve d'Ascidie est nageuse, la larve de *Doliolum* ne quitte pas ses enveloppes.

#### § 1. — *Formation de l'embryon urodèle.*

Nous n'avons pas observé les premiers stades du développement. Les plus gros ovocytes examinés « in situ » ou enfermés

dans leur enveloppe folliculaire avaient un diamètre oscillant entre 240 et 280 microns ; la vésicule germinative avait 120 microns de diamètre. La taille des ovocytes, quoique réduite, dépasse celle des ovules des *Ascidies* ovipares ; le vitellus est cependant peu développé par rapport aux *Ascidies* incubantes.

Nous avons eu la bonne fortune de trouver, dans trois échantillons différents de plancton, cinq embryons de *D. mülleri* que nous avons classés, après examen, parmi les plus jeunes stades connus. Nous les analyserons dans un ordre qui tient compte de la structure du système nerveux, du développement de l'endoblaste et de la présence (chez certains) d'ébauches péribranchiales. Nous les intégrerons et les comparerons aux embryons plus jeunes et plus âgés décrits dans la littérature.

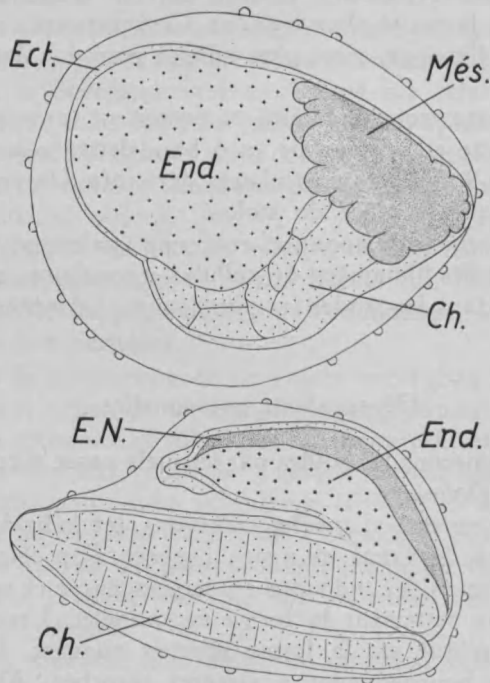


Fig. 60

Embryon n° 1 d'ULJANIN, stade de jeune neurula (*D. mülleri*).

Ect. : ectoblaste ; End. : endoblaste ; Ch. : chorde ; Més. : mésoblaste.

Fig. 61

Embryon n° 2 d'ULJANIN (*D. mülleri*).

E.N. : ébauche neurale ; End. : endoblaste ; Ch. : chorde.

L'embryon le plus jeune présenté par ULJANIN et qu'il appelle gastrula (fig. 60) est en fait une jeune neurula. Nous avons légèrement modifié l'interprétation de notre prédécesseur.

On y distingue deux régions : la plus volumineuse contient un massif endoblastique compact et ses réserves vitellines enveloppé par un ectoblaste plat. L'ébauche neurale a échappé à l'observation ; elle n'avait sans doute pas dépassé le stade de plaque neurale. Vers l'arrière, les cellules chordales déjà reconnaissables constituent la seconde région de la larve repliée contre la première et qui correspond à la queue du têtard. Le massif mésoblastique, encore indivis, est localisé à la limite de deux régions larvaires. L'ensemble est une image qui ne diffère pas fondamentalement de la représentation de la neurula de Claveline par VAN BENEDEN et JULIN (1884-1886).

Le stade observé ensuite par ULJANIN (fig. 61) montre une structure confirmant notre interprétation du stade précédent. L'animal s'est allongé et affiné. C'est une neurula avancée dont l'ébauche neurale est importante, mais apparemment limitée à la région précaudale, c'est-à-dire au céphalotéron de l'embryon, et surmontant le massif endoblastique (cf. NEUMANN, 1935 et BRIEN, 1948). Le mésoblaste n'est pas visible sur le dessin « in toto » ; il constituerait deux lames latérales. La queue, qui correspond aux 2/3 de l'individu, renferme une série de cellules chordales bien reconnaissables.

Notre plus jeune embryon (longueur 1 mm) se présente comme le second embryon d'ULJANIN après déroulement (fig. 62). Les coupes transversales sériées montrent qu'il est encore au stade neurula à neuropore béant. On distingue un petit rostre antérieur ectodermique, creux, une région moyenne compacte (270 microns) ou céphalotéron séparée d'une région postérieure, la queue, par une vésicule. La vésicule nous permet d'attribuer la larve à l'espèce *Doliolum mülleri*. Il n'y a aucune trace des siphons. Le tout est enveloppé d'une membrane fusiforme à contenu hyalin.

La fixation <sup>(1)</sup> de cet individu fut excellente et les images histologiques ont été celles de tous les embryons et larves jeunes en bon état. Les cellules, cubiques ou parallélipédiques, de grande taille pour un Tunicier, montrent le protoplasme concentré autour du noyau ou accolé aux membranes cellulaires. Le centre de la cellule est occupé par ce qui paraît être une vacuole plus ou moins importante et découpée par des travées

---

(1) Formol/acide osmique.

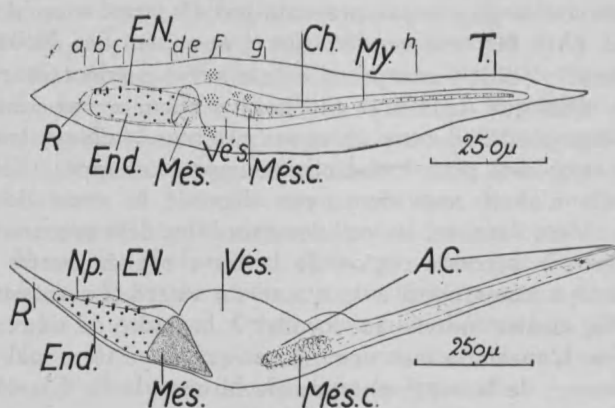


Fig. 62 et 63

Vues d'ensemble de nos deux plus jeunes embryons de *D. mülleri*. — R. : rostre ; E.N. : ébauche neurale ; Np. : neuropore ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste ; Més.C. : mésoblaste caudal ; Vés. : vésicule ; Ch. : chorde ; My. : muscles striés de la queue A.C. ; T. : tunique ; ■ position des cellules mésoblastiques dorso-latérales : a...h. : niveaux de coupes transversales.

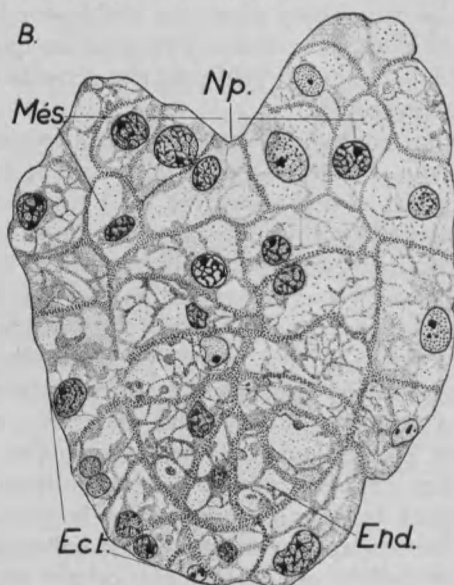


Fig. 62 b

Coupe transversale au niveau b de la fig. 62, passant à hauteur du neuropore (Np.). Ect. : ectoblaste ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste.

cytoplasmiques anastomosées. Le noyau est évidemment volumineux, chargé d'un ou de deux nucléoles et d'un réseau chromatique bien apparent.

En arrière du rostre (niveau a), simple cavité blastocoelienne limitée par un épithélium cubique et dont la lumière est bientôt occupée par un boudin endoblastique compact, l'ectoblaste dorsal s'aplatit, puis s'infléchit progressivement en une gouttière de plus en plus profonde, à liséré basophile (niveau b, fig. 62b). Les lèvres de la gouttière se continuent dans l'ectoblaste latéral, se rapprochent peu à peu et se soudent, créant un canal recouvert par le feuillet externe (niveau c). La disposition des tissus est

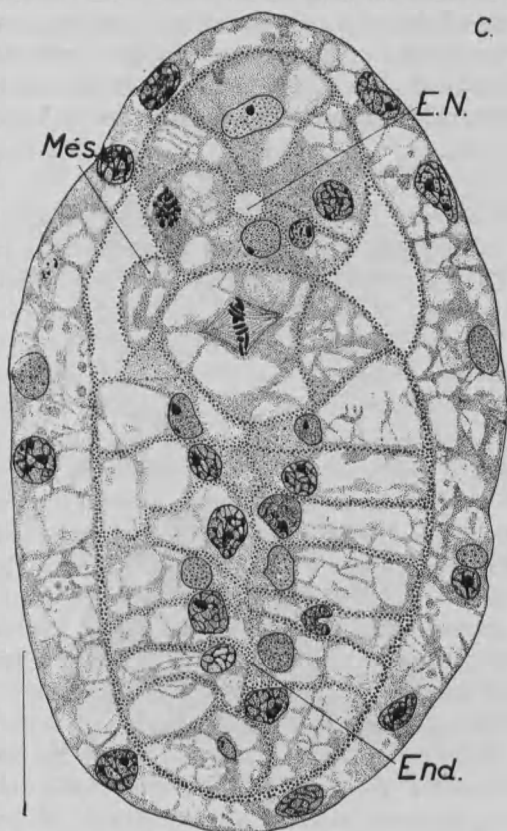


Fig. 62 c

Coupe transversale au niveau c de la fig. 62, passant dans le canal médullaire (E.N.) ; Més. : mésoblaste ; End. : endoblaste. — Echelle : 25 microns.

visible sur la fig. 62c. Ces images répondent évidemment à celles d'une plaque neurale s'infléchissant peu à peu en une gouttière qui, à son tour, se transforme en un canal médullaire, au niveau d'un neuropore allongé. La lumière du canal est primitive. La paroi est constituée d'une seule assise de grosses cellules. Le protoplasme est dense, bien colorable, notamment autour du canal et d'aspect très différent des cellules des autres tissus ; des mitoses sont visibles par places. Il n'y a encore aucun indice marquant le lieu de formation du système nerveux de l'adulte.

Dans la région moyenne du tube neural, se repère une disposition curieuse, non signalée par nos prédécesseurs : les cellules ventrales du tube se retirent, ne laissant subsister qu'une étroite bande anhyste : l'ébauche neurale se présente sur une distance de 25 microns comme l'arche d'un pont posée sur le massif endoblastique (niveau d, fig. 62d) ; au delà, le tube médullaire se reconstitue (fig. 62d). En arrière, la structure de l'ébauche neu-

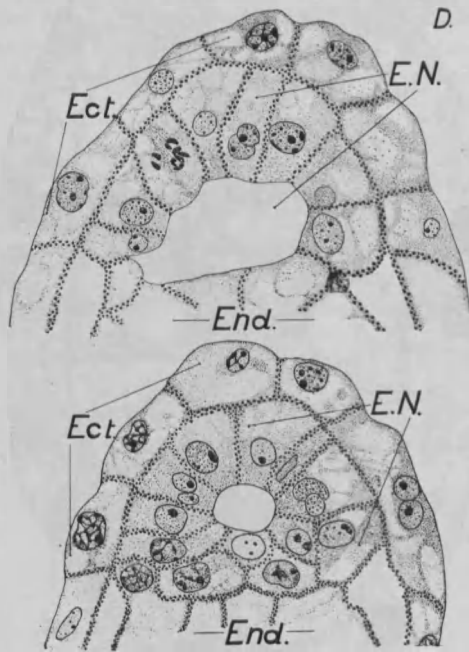


Fig. 62 d

Coupes transversales dans l'embryon de la fig. 62 au niveau de d ; au dessus : la paroi ventrale de l'ébauche a disparu ; en dessous : coupe prise plus en arrière, le tube médullaire est reformé.

rale se modifie à nouveau. La cavité s'oblitére, le nombre de cellules constituant l'organe diminue ; le cordon mince ne présente finalement plus qu'une ou deux cellules en section et disparaît avant que la vésicule précaudale ne soit intéressée par les coupes. Cette observation est en accord avec ce que montre le dessin d'ULJANIN où l'ébauche neurale de l'embryon n° 2 s'arrête à la naissance de la queue.

Peu de choses à dire des autres ébauches. L'ectoblaste est un épithélium élevé, cubique. L'endoblaste est un massif de cellules rectangulaires disposées sur deux rangs et ménageant une cavité virtuelle en avant, réelle en arrière ; il s'arrête à hauteur de la vésicule caudale. Le mésoblaste est plus intéressant ; il se dispose en un anneau épais et large enveloppant l'endoblaste à l'arrière du céphalotéron (niveau e, fig. 62e) ; anneau répondant au mésoblaste troncal des Ascidiacés ; dans la région antérieure du céphalotéron, il est représenté par 6 paires de cellules dorso-latérales coincées entre l'endoblaste, l'ectoblaste et l'ébauche neurale.

Ces six paires de cellules correspondent sans doute aux bandes musculaires antérieures de l'oozoïde métamorphosé. Le processus n'est cependant pas connu. Pour ULJANIN, les anneaux musculaires se forment par découpage des deux lames mésoblastiques latérales primitives qui entourent secondairement l'endoblaste. Pour NEUMANN, six anneaux se constituent, correspondant aux muscles I et II, III, IV, V, VI et VII, VIII, IX.

Dans la queue proprement dite (niveau h, fig. 62h) (elle correspond à peu près aux 2/3 de la longueur totale), il est impossible de retrouver la moindre trace du système nerveux. Cependant la différenciation des tissus de cet organe est en avance sur celle du reste de l'organisme ; les cellules chordales turgescents sont au nombre d'une quarantaine, nombre constant chez *D. mülleri*. Les fibres musculaires sont striées et garderont la même apparence jusqu'à la résorption de l'appendice caudal ; sur coupe transversale, 3 à 5 cellules musculaires se voient le long de chaque flanc, traduisant la disposition typique en quinconce. Elles ne vont pas jusqu'à l'extrémité distale de la queue, où l'axe chordal est découvert (image de dégénérescence ?).

En avant, la corde plonge dans la vésicule précaudale (niveau f) ; à ce niveau, le mésoblaste n'est pas différencié en éléments musculaires et forme, selon ULJANIN, des globules sanguins amoéboïdes. La vésicule ne montre aucun autre élément figuré ; cette vésicule apparaissant secondairement dans le massif

mésoblastique initial, qu'elle coupe en deux, fait partie de l'hémo-coele.

La queue est exempte de torsion et ne porte pas de replis natatoires.

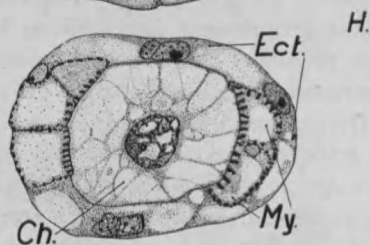
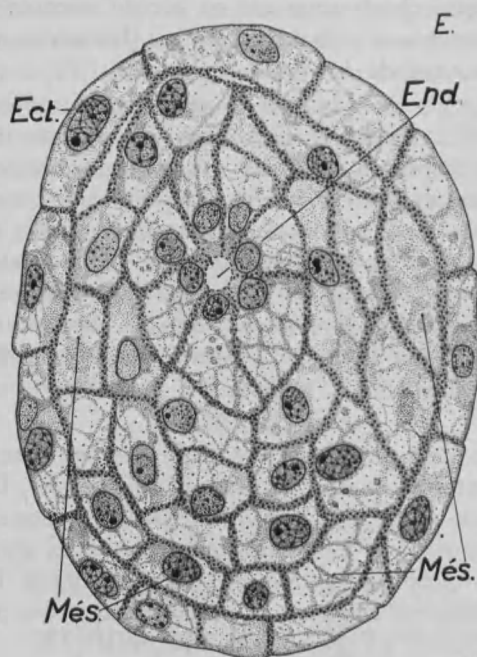


Fig. 62 e

Coupe dans le même embryon pratiquée au niveau e et montrant l'anneau de mésoblaste (Més.) autour de l'endoblaste (End.). Ce mésoblaste marque le bord postérieur du tronc.

Fig. 62 h

Coupe dans la queue du même embryon au niveau h. Sur les flancs de la chorde (Ch.), le mésoblaste a constitué une couche de muscles striés, longitudinaux (My.).



Bien que la musculature soit striée et qu'ULJANIN admette que la larve puisse nager, il est plus vraisemblable que les mouvements sont limités et que l'organisme flotte passivement.

En conclusion : cet embryon au stade neurula montre l'ébauche neurale largement béante au niveau du neuropore et limitée au céphalotéron, l'endoblaste massif et le mésoblaste formant en avant 6 paires de cellules, en arrière un anneau complet. La queue possède un axe chordal et des cellules musculaires à myofibrilles striées ; elle n'a ni ébauche neurale, ni cordon endoblastique.

Notre deuxième embryon, un peu plus grand (fig. 63), est également de l'espèce *D. mülleri* ; sa longueur atteint 1.400 microns (dont 150 pour le rostre et 900 pour la queue et la vésicule). La structure, révélée par les coupes transversales sériees, confirme la description du premier embryon. Le tube neural, à lumière primitive, est reconnaissable sur une longueur de 120 microns ; il se continue en avant dans une gouttière profonde (neuropore allongé : 25 microns) et une plaque neurale (25 microns) logées derrière le rostre et, en arrière, dans un cordon plein de plus en plus ténu (long de 15 microns) qui disparaît avant d'avoir atteint la vésicule caudale. La longueur totale de l'ébauche est donc de 200 microns. Sur son trajet, le tube médullaire montre, comme chez l'individu précédent, une portion ouverte ventralement sur une distance de 25 microns. Rien n'indique l'emplacement du système nerveux définitif.

L'endoblaste massif dépasse la plaque neurale, disposition paraissant annoncer la formation du siphon buccal qui se perce entre le rostre (ce qui permet de rapprocher ce dernier des papilles ectodermiques de fixation des tétards d'Ascidies) et l'ébauche neurale. Dorso-latéralement, se retrouvent les paires de cellules mésoblastiques et l'anneau enveloppant la partie postérieure (à cavité réelle) de l'endoblaste. Il n'y a aucune trace du siphon buccal. La queue, déjà différenciée dans l'individu précédent, ne présente rien de particulier.

En conclusion : cette neurula présente les mêmes particularités que l'individu précédent : système nerveux béant, d'origine ectoblastique, massif endoblastique à cavité réelle en arrière, mésoblaste réparti en paires de cellules antérieures et anneau postérieur, queue avec cellules chordales et musculaires différenciées.

Notre troisième embryon (1.500 microns dont 160 pour le rostre et 800 pour la queue) obéit au même plan de structure (fig. 64). Il rappelle l'embryon de la fig. 1, Pl. IV d'ULJANIN, mais pourrait ne pas appartenir à l'espèce *D. mülleri*. Si l'ébauche neurale est semblable aux ébauches de nos deux autres embryons et montre les mêmes particularités, on y trouve, du côté dorsal, entre le rostre antérieur et la vésicule caudale postérieure, successivement la plaque neurale, la gouttière neurale et son neuropore, le tube médullaire terminé par un cordon ténu. Si l'on retrouve la région en forme d'arche, il n'y a nulle trace encore du complexe neural futur de l'adulte.

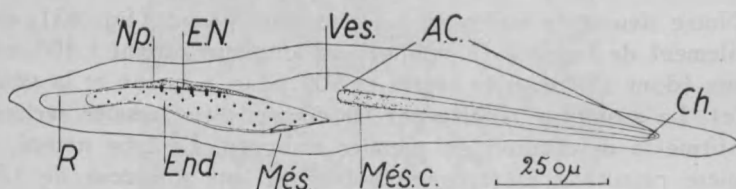


Fig. 64

Notre troisième embryon par ordre d'âge de *Doliolum mülleri*. — R. : rostre ; Np. : neuropore ; E.N. : ébauche neurale limitée au céphalotéron ; End. : endoblaste, massif ; Més. : nodule mésoblastique ; Més.c. : mésoblaste caudal enveloppant la naissance de la corde (Ch.) ; A.C. : appendice caudal ; Vés. : vésicule caudale.

Cet embryon est intéressant au point de vue du mésoblaste troncal, considérablement réduit. Outre 5 paires dorso-latérales de cellules répondant aux futurs anneaux musculaires, il ne reste qu'un nodule coïncé sous l'endoblaste postérieur, précisément à hauteur des futures régions stolonifère et cardiaque (ULJANIN, NEUMANN).

En conclusion, cette neurula possède un tube médullaire allongé, dépourvu de signe indiquant le complexe neural de l'adulte et ouvert à l'extérieur par le neuropore. L'endoblaste ne présente rien de particulier. Le mésoblaste est réduit à 5 paires de cellules dorsales antérieures et à un nodule sous-endoblastique postérieur. Les cellules chordales et musculaires sont différenciées.

Deux autres embryons d'ULJANIN (planche IV, fig. 1 et 3), après rectification de l'orientation, s'intercalent entre nos deu-

xième et troisième embryons. Ils montrent un neuropore béant, l'endoblaste massif, le mésoblaste concentré à l'extrémité postérieure du céphalotéron. Une vésicule ample sépare le céphalotéron d'une queue différenciée ; le second embryon, à rostre réduit et rejeté vers le bas, présente entre ce dernier et le neuropore, une invagination légère de l'ectoblaste s'avancant vers le massif endoblastique et qui nous paraît être le premier indice du siphon buccal.

Au point de vue système nerveux, les observations sur nos trois premiers embryons concordent et permettent les conclusions suivantes :

1) *L'ébauche neurale se forme, à la manière des Ascidiacés, aux dépens d'une plaque neurale s'invaginant peu à peu et se fermant d'arrière en avant en un tube médullaire à cavité primitive. Il n'y a aucune trace de la vésicule neurale des têtards d'Ascidie et des organes des sens.*

2) *Avant que le neuropore ne soit complètement fermé, l'ébauche neurale s'atrophie du côté postérieur, en perdant sa lumière et en s'amenuisant.*

3) *La région caudale ne présente aucune trace d'ébauche neurale. Si celle-ci a jamais existé, ce ne peut être que d'une manière très fugace. Le tube médullaire est limité au céphalotéron.*

Les deux derniers individus (trouvés tardivement) de notre série de cinq embryons sont plus avancés <sup>(1)</sup> : ils ont dépassé le stade neurula mais néanmoins se placent loin en avant des embryons des fig. 4 et 5 de la Pl. IV d'ULJANIN. Leurs stades de développement sont fort semblables.

Le corps, dépourvu de rostre, comprend trois régions : le céphalotéron, la vésicule caudale et la queue. Le corps est rectiligne et la queue se place dans le prolongement du tronc. La disparition du rostre est responsable de la réduction de la taille : 1.250 microns environ, dont 1/5 pour le céphalotéron. C'est au niveau de ce dernier seulement que se révèlent les modifications de structure :

---

(1) Ce paragraphe et la fig. 64 bis ont été incorporés au texte après dépôt du mémoire.

Le siphon buccal s'est percé dans la région antérieure ; il est nettement rejeté vers le dos. Une cavité apparue dans le massif endoblastique lui fait suite. Deux inflexions ectoblastiques (T.P.) latéro-dorsales s'observent dans la région postérieure du tronc (fig. 64 bis) : elles viennent s'appliquer contre les flancs de l'endoblaste et répondent aux cavités péribranchiales doubles des Ascidiacés.

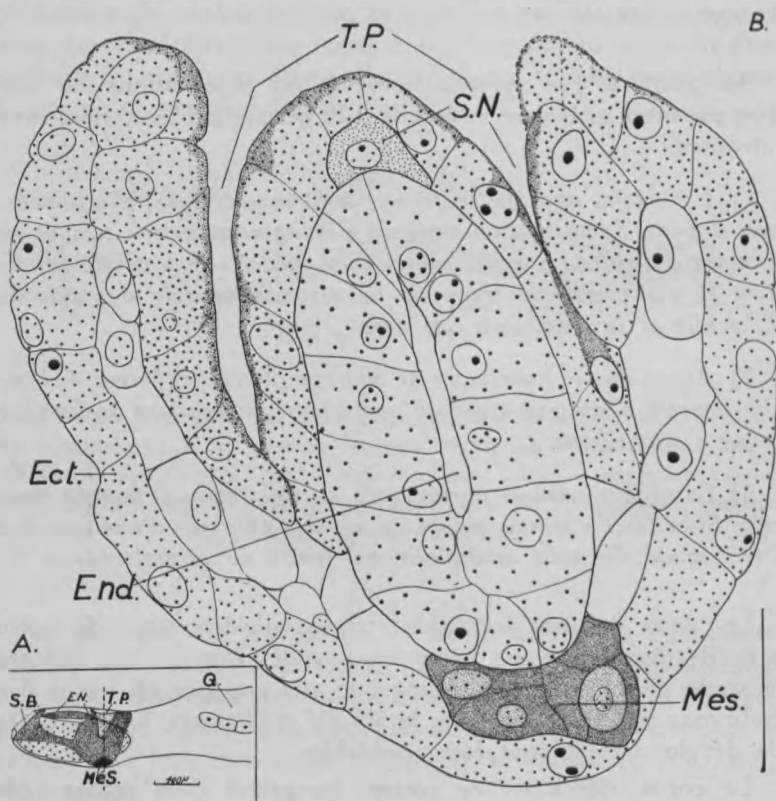


Fig. 64 bis

Embryon de *Doliolum mulleri*. — A) Vue d'ensemble du céphalotéron, de la vésicule caudale (déformée par les manipulations) et de la portion antérieure de la chorde ; B) Coupe transversale du même individu au niveau des cavités péribranchiales (T.P.) et du nodule mésoblastique (Més.). (Le niveau de la coupe est désigné sur la fig. A par un trait interrompu). — Ect. : ectoblaste ; End. : endoblaste ; E.N. : ébauche neurale ; Més. : nodule de mésoblaste très basophile ; le reste du mésoblaste a été laissé en blanc ; Q. : queue ; S.B. : siphon buccal ; S.N. : système nerveux ; T.P. : cavité péribranchiale. — Echelle : 25 microns.

Le neuropore est fermé. L'ébauche neurale s'est complètement détachée de l'ectoblaste et s'est soudée en avant au plafond de la cavité endoblastique. Relativement épaisse et creuse par endroits dans ses portions antérieure et moyenne, l'ébauche se réduit vers l'arrière à un cordon grêle qui court le long de l'endoblaste sur la ligne médiane et non latéralement (cf. NEUMANN, 1913), entre les inflexions péribranchiales (fig. 64bis). L'ébauche est limitée au tronc. Rien ne signale encore la place du complexe neural de l'adulte.

L'endoblaste est creusé d'un bout à l'autre d'une cavité, plus ample en avant et dorsalement. Les principales divisions du tube digestif s'esquissent déjà, comme l'indique la comparaison avec des individus plus avancés.

Le mésoblaste forme deux anneaux : le premier est antérieur, étroit, logé entre le siphon buccal et la soudure de l'ébauche neurale à l'endoblaste ; le second est postérieur, large et les inflexions péribranchiales s'y encastrant. A hauteur de celles-ci et sous l'endoblaste siège un nodule de cellules mésoblastiques plus basophiles, marquant la place du futur cardiopéricarde et de ses annexes et correspondant au nodule repéré sur l'individu de la fig. 64. Les deux anneaux de mésoblaste sont unis par deux bandelettes longitudinales, de hauteur variable et épaisses de 1 à 2 cellules, courant le long des flancs. Ce stade est plus avancé que les précédents mais les anneaux musculaires sont loin d'être en place.

En conclusion : *l'ébauche neurale est close et soudée à l'endoblaste ; elle est limitée au tronc. Le siphon buccal est perforé et les cavités péribranchiales paires en formation. La cavité endodermique est réelle. Le mésoblaste a formé deux anneaux et des bandelettes de jonction ; le nodule postérieur et ventral est très reconnaissable.*

Le plus jeune stade embryonnaire de NEUMANN (1906, Pl. XI, fig. 1 et 2), enfermé dans une enveloppe effilée, est dépourvu de vésicule caudale et appartient, selon l'auteur, à l'espèce *D. denticulatum*. Son examen montre que le complexe neural de l'adulte se dessine dans la région moyenne de l'ébauche, *avant la fermeture du neuropore*. Le rostre est très long et l'endoblaste proche de l'ectoblaste en avant de l'ébauche neurale ; un nodule mésoblastique siège sous l'endoblaste (cf. notre embryon n° 3). La queue porte *une chorde et des cellules musculaires différenciées.*

Malheureusement, NEUMANN ne donne guère de détails et nous n'avons pu trouver le stade équivalent, malgré l'examen de nombreuses prises de plancton.

Un seul représentant du stade suivant de notre série d'embryons était en notre possession quand nous effectuions nos observations. Nous avons trouvé un second individu depuis le dépôt de ce mémoire. L'un et l'autre appartiennent à l'espèce *D. denticulatum*. Le second ne diffère du premier, décrit ci-après, que par la fermeture encore incomplète du neuropore.

L'enveloppe de l'embryon est une sphère d'un diamètre de 900 microns. L'animal se présente comme une masse allongée, renflée en avant, effilée vers l'arrière, longue de 550 microns. La région qui à l'analyse se révélera dorsale, est creusée, la région opposée est convexe et proportionnellement plus longue (fig. 65).

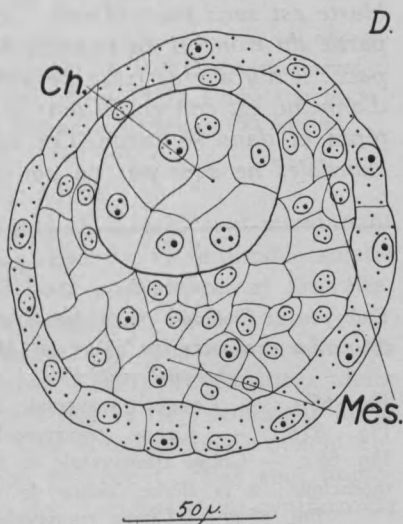
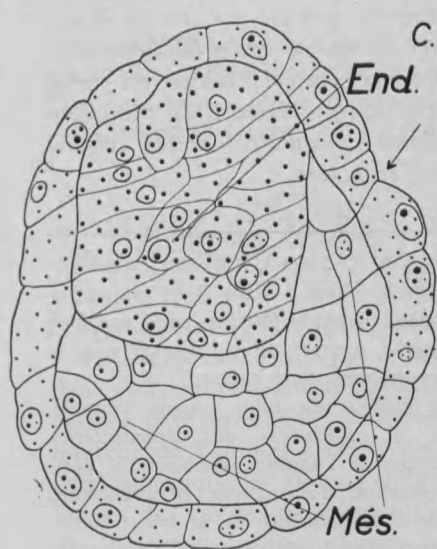
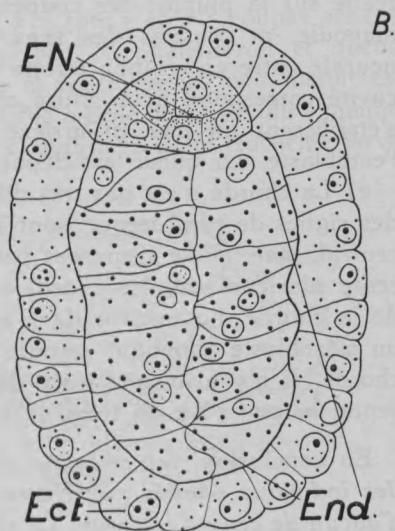
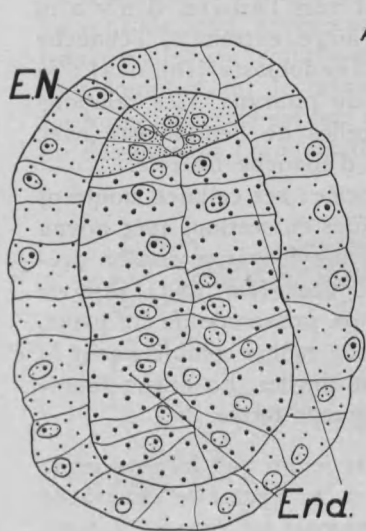
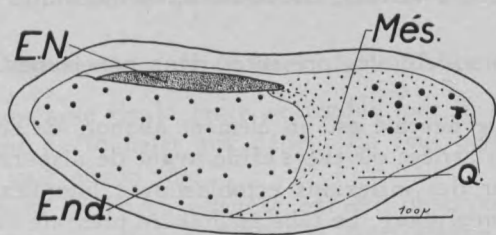
Sur la pièce « in toto » se distinguent trois régions de compacités différentes, répondant respectivement aux parties antérieure et postérieure du céphalotéron et à la queue. La queue est dans le prolongement du tronc.

Les coupes transversales sériées de cet embryon montrent que :

a) l'ectoblaste, épithélium cubique simple, ne présente aucune région spécialisée. Tout au plus peut-on noter un léger aplatissement de la région dorsale antérieure et deux inflexions peu marquées sur les flancs de la région postérieure du céphalotéron. Il n'y a aucune trace d'un rostre.

b) l'endoblaste est un massif plein, étendu d'une extrémité à l'autre du tronc ; il remplit l'espace délimité par l'ectoblaste, sauf vers l'arrière. Sa section est une ellipse dont le grand diamètre, vertical, est une suture qui marque la place virtuelle de la future cavité (fig. 65 a-b). Non loin de son extrémité antérieure, ce massif établit des rapports étroits avec l'aire aplatie de l'ectoblaste, sans qu'il y ait cependant la moindre trace d'une invagination.

c) Le mésoblaste est rejeté en arrière comme dans les larves plus jeunes. Il forme un manchon interposé entre ecto- et endoblaste et se continue en un disque épais marquant la limite tronc/queue et interposé entre l'extrémité distale de l'endoblaste et la naissance de la chorde (fig. 65c). Le mésoblaste fait complètement défaut dans la plus notable partie du tronc, ainsi que nous l'avions déjà observé, en contradiction avec ULJANIN. La fixation médiocre ne nous a pas permis de retrouver les paires



de cellules dorso-latérales présentes dans nos jeunes embryons de *D. mülleri*.

d) L'ébauche neurale est un élément allongé, de section uniforme, sauf en arrière où elle s'effile avant de disparaître à peu près à hauteur des inflexions ectoblastiques latérales. *Il n'y a plus trace du neuropore*. Le tube médullaire présente une lumière réelle sur la plupart des coupes, sauf vers l'arrière. Il n'y a ni ampoule, ni organes des sens. A l'autre extrémité, l'ébauche neurale entre en relation étroite avec l'endoblaste (fig. 65a) ; sa cavité correspond à la suture axiale du pharynx. Ces relations s'établissent un peu en arrière de celles de l'endoblaste avec l'ectoblaste. La queue est dépourvue d'ébauche neurale.

e) La chorde n'est pas très différenciée ; ses cellules montrent des signes de turgescence, sont arrondies en section, avec noyau central, mais ne se disposent pas sur une file : une section présente plusieurs cellules chordales emboîtées (fig. 65d). Autour de la chorde, notamment dans la région proximale de la queue, un mésoblaste abondant entoure plus ou moins complètement la chorde. Il n'y a aucune trace des myofibrilles. La queue représente un peu plus du tiers de la longueur totale.

En conclusion, *cet embryon est plus jeune que le plus jeune des individus étudiés par NEUMANN et ne peut être rapproché d'aucun de ceux d'ULJANIN. Le stade neurula est dépassé. L'ectoblaste est sans particularité ; l'ébauche neurale est limitée à une partie du tronc et en relation avec le massif endoblastique compact ; il n'y a plus trace de neuropore. Le mésoblaste, en forme d'anneau, est concentré dans la portion postérieure du céphalotéron et dans la queue. Les cellules musculaires et les cellules chordales ne sont pas ou peu différenciées.*

Fig. 65

Embryon de *Doliolum denticulatum*, sixième individu de notre série par rang d'âge. Le neuropore est fermé et l'ébauche neurale est en contact avec le pharynx (fig. 65 a) ; les siphons font défaut.

Fig. 65 a. — Coupe transversale à hauteur du futur organe vibratile.

Fig. 65 b. — Coupe transversale à mi-hauteur du céphalotéron.

Fig. 65 c. — Coupe transversale au niveau de l'anneau mésoblastique post-thoracique ; à la flèche, indice de formation d'une cavité péribranchiale.

Fig. 65 d. — Coupe transversale à la naissance de la queue.

E.N. : ébauche neurale ; Ect. : ectoblaste ; End. : endoblaste ; Ch. : chorde ;

Més. : mésoblaste.



## § 2. — Organogénèse de la larve.

L'organogénèse de la larve se traduit par le développement de la forme en tonnelet aux dépens du seul céphalotéron ; la queue ne joue aucun rôle.

Les débuts de l'organogénèse ont été observés sur un petit lot d'embryons avancés de *Doliolum denticulatum*, de 680 à 750 microns de long, après examen « in toto » et sur coupes sérieées transversales ou sagittales (fig. 66). Céphalotéron et queue sont toujours sur le même axe et leurs limites peu distinctes. La forme générale est fort semblable à celle de l'individu examiné au dessus mais l'organisation les rapproche de la troisième larve

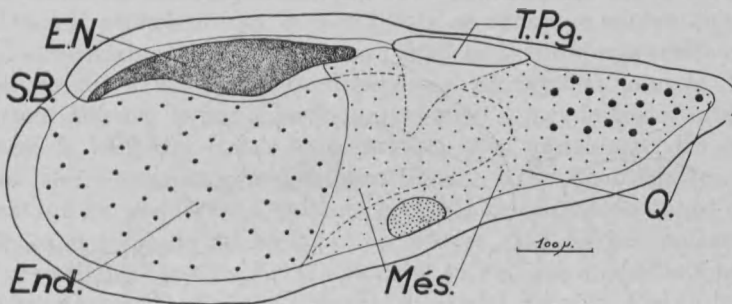


Fig. 66

Vue d'ensemble d'une larve de *D. denticulatum* tout au début de son organogénèse. Les différents organes se dessinent. — E.N. : ébauche neurale ; End. : endoblaste ; Més. : mésoblaste ; Q. : queue ; T.Pg. : tube (ou poche) péribranchial gauche ; S.B. : siphon buccal. — Echelle : 100 microns.

de NEUMANN (Pl. XI, fig. 5). Trois ouvertures sont maintenant visibles : une antérieure et médiane répond à l'aire dorsale aplatie signalée plus haut ; deux autres sont postérieures et latérales.

Les coupes sérieées montrent que :

a) l'ectoblaste, cubique, s'invagine (fig. 66a) au niveau des deux ouvertures latéro-postérieures (T.P.) et constitue deux poches peu profondes, n'intéressant que le tiers supérieur de la hauteur de l'animal à ce niveau. Ces invaginations n'étaient encore qu'esquissées dans l'embryon précédent. Elles sont homologues des cavités péribranchiales des Ascidies et du cyathozoïde du Pyrosome, indépendantes à l'origine, et dont les ouvertures sont englobées secondairement dans le siphon cloacal.

Nos observations donnent raison à NEUMANN contre ULJANIN : la cavité cloacale, dans les trois espèces dont le développement a été étudié (NEUMANN et ce mémoire), a une origine double.

b) L'endoblaste a toujours en section la forme d'une ellipse (fig. 66a), sauf en arrière où il devient tubulaire. Au centre s'aperçoit une cavité réelle d'ampleur irrégulière. Les cellules, larges comme dans les jeunes larves de *Doliolum mülleri*, portent un liséré basophile le long de la cavité axiale. Les divisions du futur complexe digestif sont difficilement repérables, sans l'aide des organes voisins, ébauche neurale et mésoblaste. Dans la région antérieure du céphalotéron, la cavité endoblastique est plus apparente mais n'intéresse que la moitié dorsale du tissu. Cette cavité communique avec l'extérieur par une ouverture an-

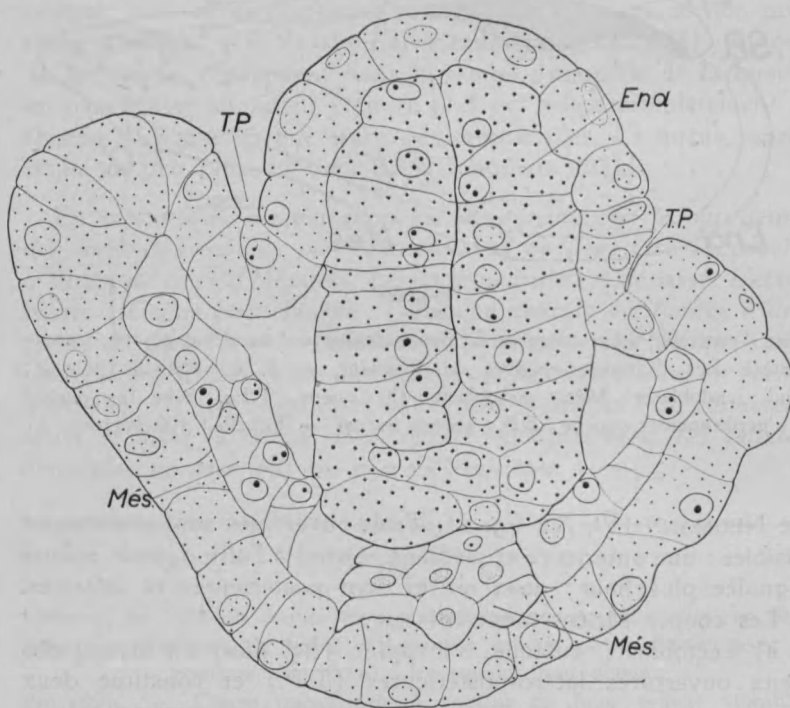


Fig. 66 a

Coupe transversale de l'individu de la fig. 66 passant aux niveaux des ouvertures des cavités péribranchiales (T.P.). — End : massif endoblastique à cavité virtuelle ; Més. : mésoblaste, avec en particulier le nodule ventral en cours de délimitation. — Echelle : 25 microns.

térieure qui se révèle être le siphon buccal et correspond à la zone de contact ecto-endoblaste observée dans l'embryon précédent. Les coupes transversales sériées montrent à ce niveau, d'avant en arrière, a) un aplatissement de l'ectoblaste, souligné par un liséré basophile, b) une invagination progressive, c) le rapprochement puis la suture des lèvres de cette invagination, succession d'images mimant une invagination neuroporale. Le tube ainsi créé est en continuité directe avec la cavité de l'endoblaste.

c) Le mésoblaste caudal est disposé en anneau fermé autour de l'axe chordal, large de deux cellules, sauf en avant où il dépasse la corde et forme un disque épais qui rejoint l'extrémité distale de l'endoblaste.

Dans le céphalotéron, le mésoblaste ne constitue encore qu'un seul anneau complet, passant sous l'ébauche neurale et qui répond (l'étude du développement ultérieur le prouve) au muscle V. Partout ailleurs, le mésoblaste constitue des lames latérales interposées le long des flancs entre ectoblaste et endoblaste. En regard des invaginations péribranchiales, sous l'endoblaste, il constitue un nodule bien délimité épais de deux ou trois rangs de cellules et large du double (fig. 66, 66a et 75b). Le protoplasme de ces cellules est plus dense que dans les cellules mésoblastiques environnantes, soulignant une cavité axiale virtuelle. Ce nodule marque l'emplacement de l'abdomen de l'adulte et jouera un rôle important dans l'organogénèse de cette région, comme le prouvera l'étude des stades embryonnaires plus âgés. Ce nodule correspond à l'amas mésoblastique observé sur les trois derniers de nos cinq embryons de *D. mülleri* examinés plus haut ; il occupe la place signalée par NEUMANN dans ses plus jeunes individus (1906, Pl. I).

La disposition du nodule dans l'amas mésoblastique chez *Doliolum denticulatum* en explique les relations avec les anneaux musculaires V et VI, qu'ULJANIN a également observé chez *Doliolum mülleri* sur des larves avancées à faciès reconnaissable de *Doliolum* ; chez cette dernière espèce, nous n'avons retrouvé l'image que sur les coupes sériées de l'individu de la fig. 64 bis. Il est d'ailleurs certain que les comportements du mésoblaste ne sont pas absolument superposables dans les deux espèces, par suite de vitesses différentes de développement des individus.

Le mésoblaste a marqué un progrès : il n'est plus limité à la jonction tronco-caudale ; il a garni les flancs de l'animal, acquérant seulement la disposition tenue pour primitive par ULJANIN et NEUMANN.

d) Le tube ou mieux le cordon médullaire apparaît, en coupe sagittale, comme un fuseau marquant la face dorsale du céphalotéron dont il n'atteint pas les extrémités. Du côté antérieur, le fuseau s'infléchit et s'attache à la paroi dorsale du pharynx, un peu en retrait du siphon buccal : cette jonction repérée sur l'individu précédent est le premier indice de l'organe vibratile futur. Du côté postérieur, le fuseau atteint à peine le niveau des invaginations péribranchiales. La région moyenne épaissie de l'ébauche neurale correspond au complexe ganglionnaire de l'adulte. Cet épaississement se situe en avant d'un anneau musculaire qui se faufile entre ébauche neurale et endoblaste. Cette disposition visible sur une coupe transversale est caractéristique de la bande musculaire V, celle qui passe précisément derrière le ganglion de l'individu adulte.

Même au niveau de l'épaississement, persiste la structure primitive (cellules disposées en cercle autour d'un axe représentant la cavité médullaire) ; le nombre de cellules formant le cercle est plus ou moins élevé selon le niveau de la section considérée. Tout au plus dans la région épaissie, peut-on observer des noyaux à deux niveaux différents.

Dans la région postérieure du fuseau, nous avons recherché les signes de l'amincissement de la paroi inférieure de l'ébauche signalé chez les larves de *D. mülleri*, sans pouvoir trouver d'images nettes.

Par rapport aux embryons 2 et 3 de NEUMANN (1906, Pl. XI, fig. 3 et 5, Pl. XII) sensiblement plus avancées que les nôtres, nous observons donc quelques désaccords à propos de l'ébauche neurale. Pour NEUMANN, elle est toujours béante en avant, le neuropore n'étant pas obturé, tandis que vers l'arrière, elle devient un cordon ténu passant sous le siphon cloacal en formation, cordon répondant au cordon dorsal aneural des Ascidiacés. Chez ces individus, le siphon buccal n'existerait pas encore.

Par contre, les embryons de *D. mülleri* trouvés récemment occupent une position intermédiaire : le siphon buccal est perforé et l'organe vibratile ébauché, mais aucune trace du complexe neural de l'adulte n'est visible et le cordon neural peut être observé au niveau des inflexions péribranchiales (fig. 64 bis).

Il semble que ces différences dans les vitesses de développement embryonnaire soient d'origine spécifique.

Le mode de fermeture du neuropore est resté un problème non résolu par NEUMANN. Deux de ses embryons (Pl. XI, fig. 3 et 5) ont l'ébauche neurale ouverte au niveau du neuropore et débou-

chant un peu en arrière dans la cavité pharyngienne (Pl. XII, fig. 2 et 3 et surtout fig. 15 et 16) dont la paroi dorsale est interrompue ; le mésoblaste dessine un anneau complet au ras du neuropore (Pl. XII, fig. 5).

L'examen de nos spécimens nous conduit à rejeter l'interprétation de NEUMANN et à identifier l'ouverture antérieure au siphon buccal et non au neuropore déjà obturé ; nous expliquons en même temps la présence de l'anneau musculaire (le futur sphincter) et l'absence de paroi dorsale à la cavité endoblastique observable sur ses figures. Le débat sur le point de savoir si le neuropore entraîné par l'invagination buccale ne devient pas

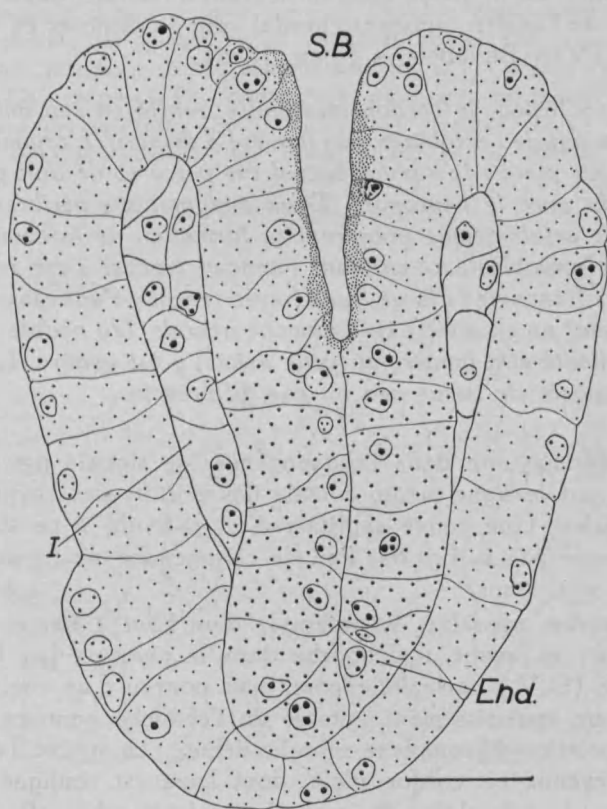


Fig. 67

Coupe frontale dans le siphon buccal mimant le neuropore d'une larve de *Doliolum denticulatum*. — S.B. : siphon buccal en relation intime avec le massif endoblastique (End.) ; I. : anneau musculaire I. — Echelle : 25 microns.

l'organe vibratile (cf. le cyathozoïde) n'est pas réouvert puisque l'organe vibratile, d'ailleurs logé au niveau du muscle III, loin au delà de la paroi couverte par la tunique de l'adulte (lobes buccaux) se perce alors que le siphon buccal n'est pas perforé.

Le dessin de NEUMANN correspond à la coupe de notre fig. 67 prélevée sur un individu plus âgé de notre série.

e) La chorde est un axe à contour net, mais dont les cellules n'ont pas accentué leur différenciation. Leur taille plus avantageuse, liée à un gonflement, les distingue des cellules mésoblastiques voisines. La chorde gardera cet aspect inachevé comme si le processus formatif s'était bloqué à une étape répondant à l'apparition de la queue dans la neurula d'Ascidie, alors que les cellules de l'ancien croissant chordal vont se disposer en une file unique (VAN BENEDEN et JULIN, 1886).

En conclusion, *le cordon médullaire, renflé en son milieu, est indépendant de l'ectoblaste ; sa lumière a disparu. L'organe vibratile est en place ; le siphon buccal est percé et ne doit pas être confondu avec le neuropore. Deux évaginations péribranchiales d'origine ectoblastique préparent la formation de la cavité cloacale. Le mésoblaste constituant l'anneau troncal s'est avancé le long des flancs de la larve, sans former encore d'anneaux musculaires, sauf un en arrière de l'ébauche neurale. Un nodule ventral, bien délimité et à lumière virtuelle axiale, y est apparu. La queue est composée de tissus peu ou pas différenciés.*

L'étape suivante dans l'organogénèse se signale par la confluence sur la ligne médio-dorsale des orifices des cavités péribranchiales. Une coupe sagittale d'un individu à ce stade est représentée par la fig. 68. Peu de changement au niveau de la plupart des tissus.

Le cordon neural y est intéressé d'un bout à l'autre de son parcours ; en avant, il débouche dans le pharynx par l'organe vibratile (O.V.) non cilié encore, mais pourvu d'un coecum ; au milieu, un épaississement notable de l'ébauche annonce que la différenciation du complexe neural a débuté ; en arrière, l'ébauche est redevenue un cordon plein, dont l'axe est souligné par la plus grande colorabilité du protoplasme limitrophe ; elle s'arrête à la naissance du siphon cloacal ; sur aucune pièce, nous n'avons observé le plissement du cordon sous le siphon.

La cavité endoblastique ample s'étend du siphon buccal jusqu'au niveau de perforation de l'anús futur. La séparation entre

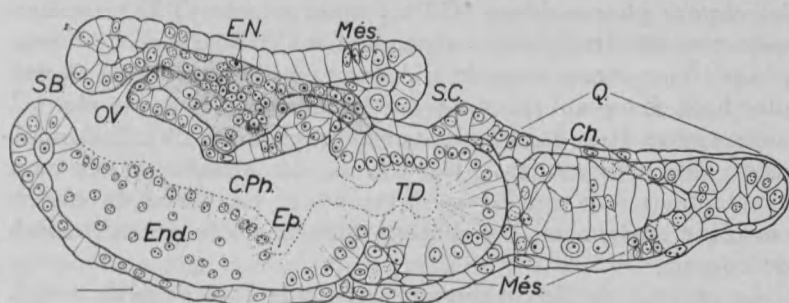


Fig. 68

Coupe sagittale dans une jeune larve de *Doliolum denticulatum* en cours d'organogénèse. Les siphons buccal (S.B.) et cloacal (S.C.) sont encore rejetés vers le dos. — E.N. : ébauche neurale ; O.V. : organe vibratile et coecum ; Ch. : chorde ; C.Ph. : cavité pharyngienne avec son endostyle (End.) et l'amorce des épicaides (Ep.) ; T.D. : anse digestive ; Més. : différents amas de mésoblaste ; Q. : queue. — Echelle : 50 microns.

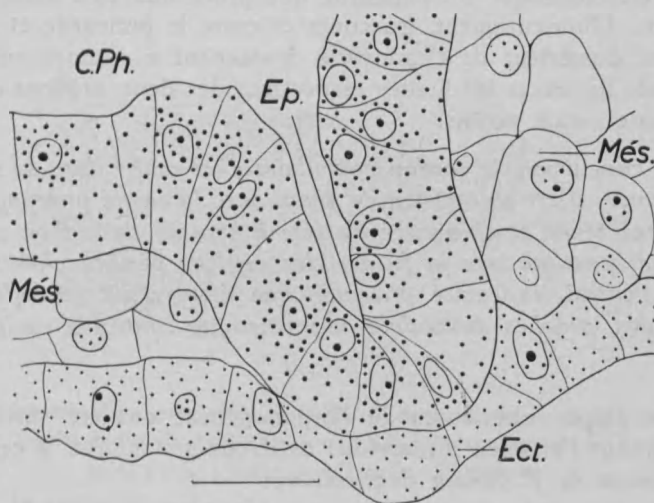


Fig. 69

Coupe parasagittale dans l'individu de la fig. 68 montrant le repli épicaïdique (Ep.) en voie de formation. — Més. : mésoblaste enveloppant l'endoblaste ; C.Ph. : cavité pharyngienne ; Ect. : ectoblaste. — Echelle : 25 microns.

les régions pharyngienne (C.Ph.) et intestinale (T.D.) est marquée par un étranglement répondant à l'embouchure de l'oesophage. A ce niveau siège le nodule mésoblastique ventral signalé plus haut. En avant de ce tissu et latéralement, la cavité pharyngienne émet deux diverticules ventraux (Ep. fig. 69). Contrairement aux observations d'ULJANIN et de NEUMANN, ces deux évaginations sont primitivement creuses et non massives, mais la cavité ne tardera pas à s'oblitérer à partir de l'extrémité distale du coecum.

La cavité virtuelle est toujours repérable dans l'axe du nodule mésoblastique. Ce nodule est bivalent : il représente en effet l'ébauche du complexe cardiopéricardique et le mésoblaste stolonial du *Doliolum*. Comme chez les Ascidies, une controverse règne sur la valeur du feuillet d'origine du péricarde ; pour ULJANIN, le cardiopéricarde dérive du mésoblaste, pour NEUMANN, il est d'origine endoblastique. Le *Doliolum* offre cependant une disposition comparable à celle décrite chez la Claveline (DE SÉLYS-LONGCHAMPS, 1940) ; la seule différence est l'apparition plus tardive de la cavité péricardique. Nos embryons ne montrent non plus l'origine double du massif, l'anneau mésoblastique étant constitué très tôt. Il n'est possible d'avancer l'origine mésoblastique du péricarde que grâce aux très jeunes embryons. Ultérieurement, les contacts entre le péricarde et le cul de sac postérieur de l'endostyle deviennent si intimes qu'il est difficile de tracer les limites respectives des deux organes et que le doute serait permis.

En conclusion, le cordon médullaire s'est renflé dans sa région moyenne ; il est en relation en avant avec la cavité pharyngienne devenue réelle et en arrière s'arrête à hauteur du siphon cloacal impair constitué par la fusion des orifices péribranchiaux. Du côté ventral, la cavité pharyngienne émet deux extroflexions latérales, proches du nodule mésoblastique ventral à cavité virtuelle.

Les étapes ultérieures de l'organogénèse ont été suivies en combinant l'examen d'individus de *Doliolum mülleri* à celui de spécimens de *Doliolum denticulatum*.

Alors que jusqu'ici tronc et queue formaient un ensemble rectiligne, l'appendice caudal commence à glisser vers la face ventrale. A mesure que la région dorsale de la larve s'allonge, les siphons se déplacent vers leurs emplacements définitifs. En même temps, le céphalotéron gonfle.



Ces modifications se résument par quelques vues d'ensemble (fig. 70, 71, 72, 73). La vésicule caudale de *Doliolum mülleri* suit le mouvement de la queue et devient ventrale ; ni l'une ni l'autre ne montrent de réduction appréciable. La queue des larves de *Doliolum denticulatum*, sans progresser au point de vue différenciation, s'allonge transitoirement (comparer les stades successifs 70 à 73).

La délimitation des organes progresse dans le tronc. Les changements les plus marquants intéressent le complexe neural et la région abdominale. La taille des individus diminue ; les plus petits individus en forme de tonnelet de *D. mülleri* ont un tronc mesurant 125 à 175 microns seulement, réduit au 1/3 par rapport à

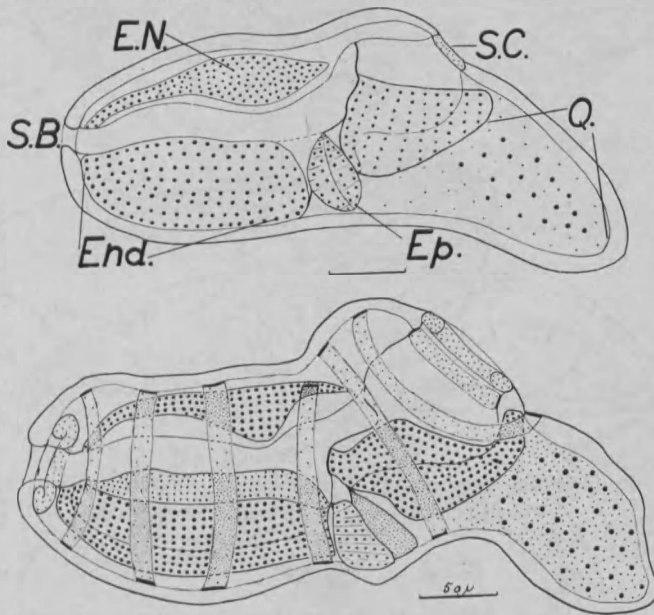


Fig. 70

Vue d'ensemble d'un jeune stade de *Doliolum denticulatum*. — E.N. : ébauche neurale ; End. : endostyle ; Ep. : épibranchial ; S.B. : siphon buccal ; S.C. : siphon cloacal ; Q. : queue. — Echelle : 50 microns.

Fig. 71

*Doliolum denticulatum*. Larve à queue non différenciée, trouvée à Villefranche s/Mer. La forme *Doliolum* est reconnaissable au niveau du céphalotéron. Les siphons sont encore rejetés vers le dos. — Echelle : 50 microns.

celui des embryons des fig. 58 à 62 (comparer aussi les fig. 68 et 71 par exemple). Le siphon buccal est antérieur et rien ne signale plus l'existence du rostre de l'embryon.

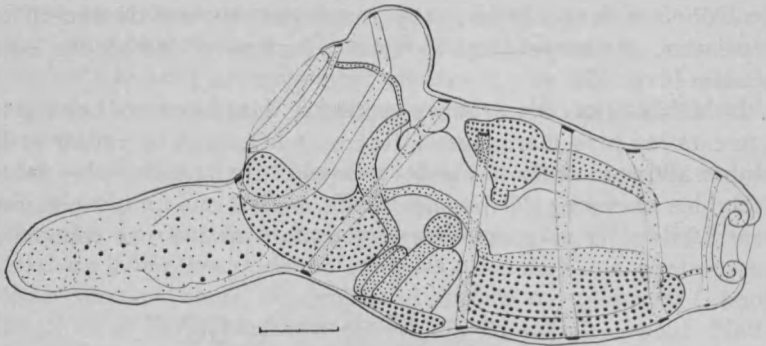


Fig. 72

Larve de *Doliolum denticulatum* à queue non différenciée, plus âgée, de Villefranche s/Mer. — Echelle : 50 microns.

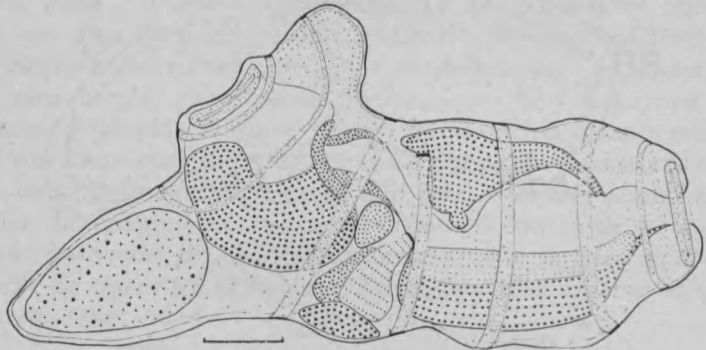


Fig. 73

Larve à queue non différenciée de *Doliolum denticulatum*, trouvée à Villefranche s/Mer. — Echelle : 50 microns.

Les tissus conservent leur aspect embryonnaire :

a) l'ectoblaste reste un épithélium à cellules plus ou moins cubiques. Au niveau des siphons, son intervention se limite à la formation de bourrelets et la tunique s'arrêtera aux lobes. Le contraste est net avec les siphons des Ascidies et du cyathozoïde du Pyrosome.

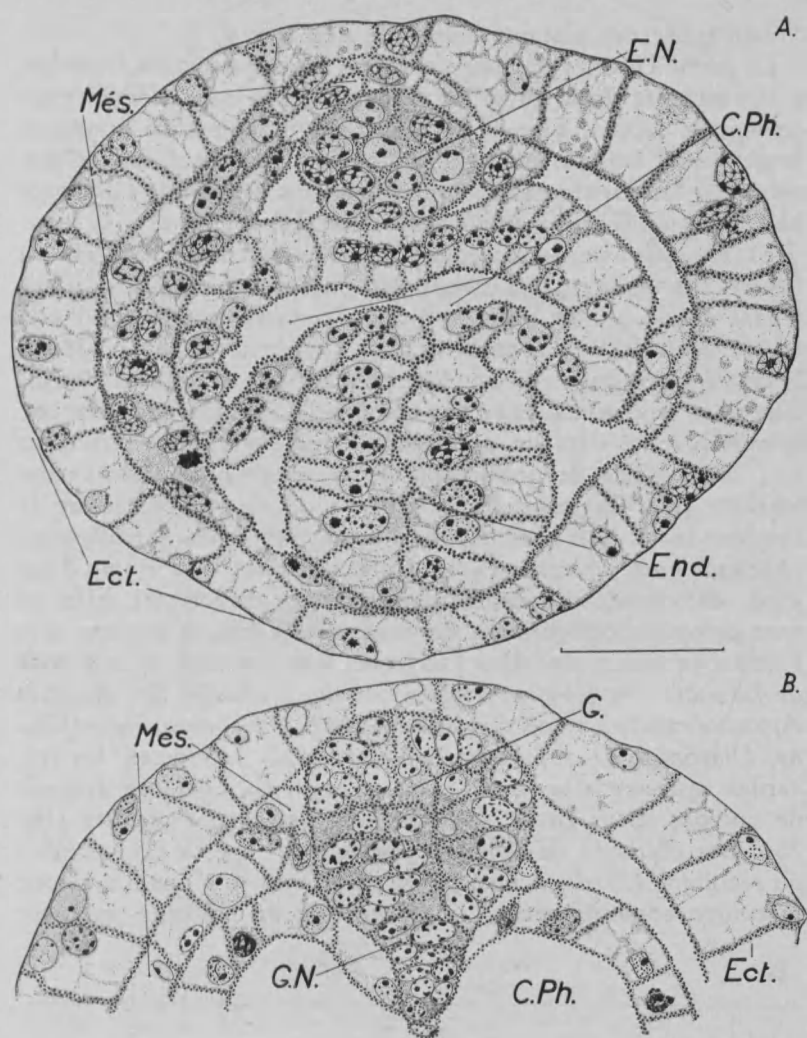


Fig. 74

a) Coupe transversale d'un individu jeune en cours d'organogénèse de *Dolio-lum mülleri*, passant par la région moyenne du céphalotéron (longueur du tronc : 200 microns) ; b) coupe transversale un peu en arrière de la précédente, passant par le complexe ganglionnaire en formation ; G. : le ganglion surmonte la glande neurale (G.N.) s'encastant dans la paroi de la cavité pharyngienne (C.Ph.) ; Ect. : ectoblaste ; E.N. : ébauche neurale où le canal médullaire a déjà disparu ; End. : endostyle ; Més. : futurs anneaux musculaires. — Echelle : 25 microns.

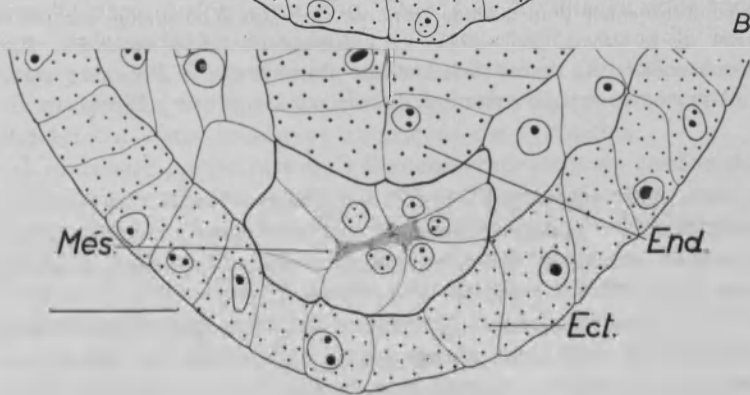
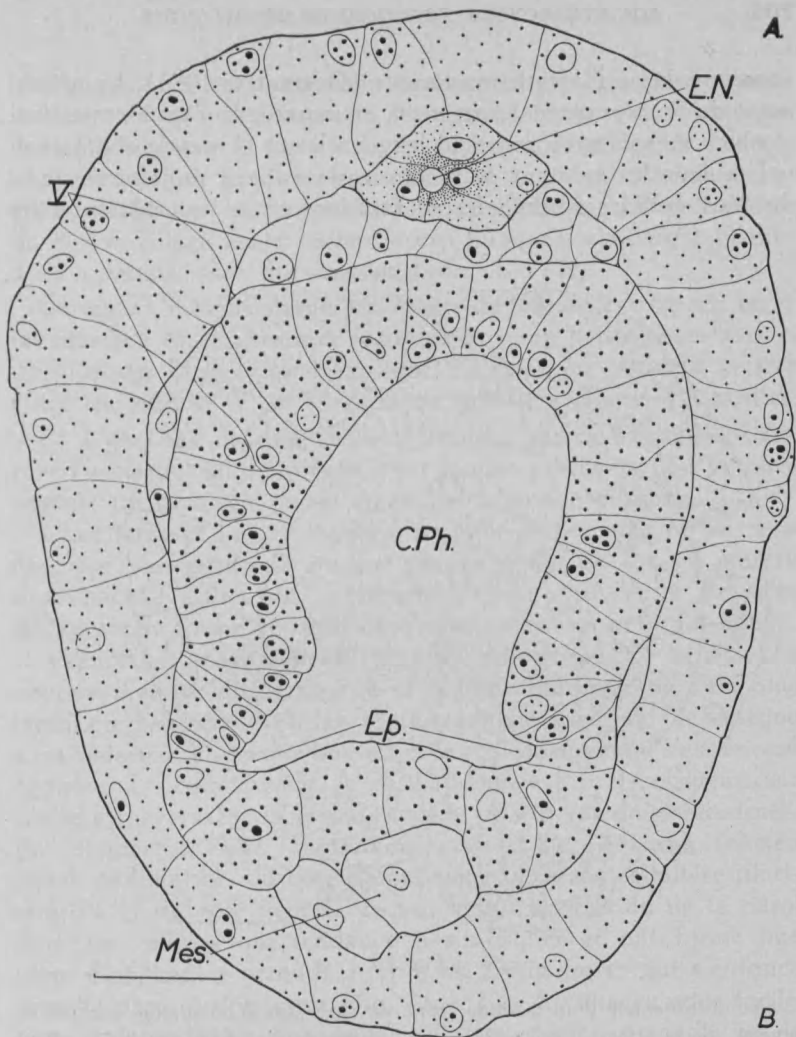
Le calibre des siphons augmente peu à peu.

La cavité cloacale impaire s'enfonce dans le tronc du *Doliolum* à la rencontre de la cavité pharyngienne. La zone d'accolement devient le septum branchial où les quatre paires de stigmates sont visibles sur nos plus petits *Doliolum mülleri*. L'espace respecté par les cavités cloacale et pharyngienne, signalé également par un épaississement ectoblastique, est l'abdomen.

b) L'endoblaste présente une cavité réelle d'une extrémité à l'autre. Les deux régions principales, pharynx et anse, sont maintenant délimitées. Le pharynx porte l'endostyle qui répond à la moitié ventrale de l'ébauche initiale, restée massive (p. 186) ; la cavité pharyngienne s'amplifie pendant que ses parois s'aminçissent et tend à déborder par épibolie l'endostyle qui reste une rainure à fente virtuelle, puis réelle, fermée aux deux extrémités (fig. 74a). C'est le gonflement de la cavité pharyngienne qui entraîne celui du tronc. En arrière du cul de sac postérieur de l'endostyle et latéralement, se trouvent les deux extroflexions pharyngiennes. Alors qu'elles étaient creuses à l'origine (fig. 75a), elles tendent à devenir massives du côté distal. Elles se sont disposées obliquement de haut vers le bas et d'avant vers l'arrière et sont logées dans l'abdomen. *Leur position et leur mode de formation en font les homologues des épocardes des Ascidies Aplousobranches et de certaines Ascidies Phlébobranches (Ciona, Diazona)*. En rapport avec l'exiguité de l'abdomen, les épocardes resteront très courts ne dépassant pas quelques dizaines de microns. Leur cavité disparaît ; ils deviennent massifs (fig. 76). Les divisions de l'anse digestive, pliée en U (*D. mülleri*) ou rectiligne (*D. denticulatum*) se précisent peu à peu. La glande pylorique apparaît comme un diverticule de l'intestin antérieur

Fig. 75

- a) Coupe transversale dans la cavité pharyngienne d'un embryon de *D. denticulatum*, en arrière de l'endostyle (Plancton de l'« Armauer Hansen », St. 21, 1500 m) ; même individu que fig. 67. — E.N. : ébauche neurale, pleine, non loin de son extrémité postérieure ; V. : muscle V passant sous l'ébauche neurale ; C.Ph. : cavité pharyngienne se prolongeant dans les évaginations épocardiques (Ep.) encadrant un nodule mésoblastique (Més.).  
 b) Coupe transversale dans la région du nodule mésoblastique (Més.) isolé dans l'anneau mésoblastique qui enveloppe, à l'arrière du céphalotéron, l'endoblaste (End.). Au centre du nodule, l'indication de la cavité virtuelle ;  
 E.t. : ectoblaste. — Echelle : 25 microns.



venant enlacer l'intestin postérieur (GODEAUX, 1954). Le glissement du siphon cloacal l'amènera en regard de l'anus resté fixe.

c) Le mésoblaste comprend les muscles et le nodule abdominal.

Les muscles existent sous forme de rubans annulaires épais de deux cellules épithéliales se faufilant entre l'ectoblaste et les

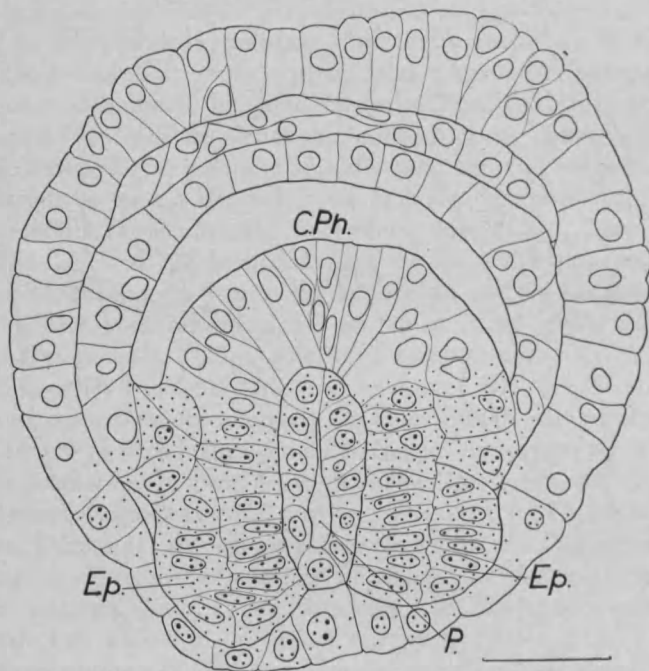


Fig. 76

Coupe transversale d'un oozoïde jeune de *Doliolum denticulatum* passant au niveau de la cavité péricardique (P.) flanquée de deux épïcrides (Ep.) devenus massifs. Au dessus siège la cavité pharyngienne (C.Ph.) qui s'avance à ce niveau vers l'ouverture de l'oesophage. — Echelle : 25 microns.

organes profonds (fig. 74 et 75) sauf V qui passe sous la région postérieure de l'ébauche neurale. Les cellules deviennent fusiformes et acquièrent leurs myofibrilles chez *D. mülleri* quand le tronc dépasse 300 microns (fig. 78 et 79).

Dans le nodule abdominal, flanqué des deux épïcrides, la cavité virtuelle (fig. 75b) est devenue une cavité haute et étroite qui s'étend de la plaque d'ectoblaste épaissi jusqu'à la paroi rétro-

pharyngienne : les dimensions extérieures de la vésicule sont : hauteur : 40 microns, largeur : 30 microns, longueur : 35 microns dans l'individu de la fig. 76. Cette cavité est le *péricarde*. Bientôt d'ailleurs elle se retire en profondeur et augmente de volume en abandonnant un cordon mésoblastique superficiel, le *mésoblaste* du stolon coincé entre les épicarques auxquels s'ajoutent bientôt deux cordons issus du cloaque (voir ch. VII).

Le massif mésoblastique postérieur du tronc s'est réparti entre les muscles, le péricarde et le stolon et deux petits amas voisins du cloaque. Leur origine explique les relations pouvant exister entre les muscles V et VI et le mésoblaste stolonial (ULJANIN).

d) L'ébauche neurale, massive et détachée de l'ectoblaste depuis l'occlusion du neuropore, s'est soudée précocement à la paroi dorsale du pharynx où se créera le tubercule vibratile.

Chez l'une et l'autre espèces, sa taille a diminué : 60 microns chez les plus petits *D. mülleri* par exemple. La fig. 71 montre une ébauche effilée aux extrémités, renflée au centre et guère différente de forme de celles observées antérieurement. La fig. 72, se rapportant à un individu plus avancé, présente une ébauche neurale d'allure différente : si la région antérieure ne s'est plus modifiée, l'extrémité effilée postérieure qui atteignait le cloaque s'est réduite à un simple bouton et la région moyenne s'est encore épaissie. La constitution de cette dernière s'analyse mieux sur coupe transversale ; sa forme rappelle celle d'une poire retournée. Par rapport à l'axe longitudinal primitif de l'ébauche (ancien canal médullaire), du côté dorsal siège un amas cellulaire pluri-stratifié et du côté ventral, se voit une extroflexion de la paroi dont les cellules ont tendance à s'intriquer et ont formé une sorte d'appendice arrondi, propre au *Doliolum* et qui s'enfonce dans la paroi du pharynx (fig. 74a). Les Ascidiacés nous facilitent l'interprétation de l'image : l'amas dorsal, arrondi, est le futur ganglion, l'extroflexion ventrale, à cavité virtuelle dans ce cas particulier, répond à la glande neurale ; sa paroi se continue directement dans la région antérieure de l'ébauche.

L'extrémité postérieure de l'ébauche équivalent au cordon dorsal, n'atteint plus la région du septum branchial, chez l'une et l'autre espèces. Le cordon qu'ULJANIN (1884, pl. IV, fig. 5 et pl. VI, fig. 14) a représenté à une époque avancée du développement et qu'il dénomme « *nervus branchialis* » n'existe déjà plus ; en fait, nous n'en avons jamais trouvé trace dans nos embryons.

e) La queue ne montre aucun changement chez *D. mülleri* et s'allonge quelque peu sans que ses tissus se différencient plus



chez *D. denticulatum*. La mise en place des anneaux musculaires montre que l'insertion de la queue se fait entre les n° VI et VII.

En conclusion, les divers organes du *Doliolum* sont en place : anneaux musculaires, cavité pharyngienne avec endostyle, anse digestive, septum branchial, cavité cloacale. Les deux épicares sont devenus progressivement massifs ; ils flanquent le nodule mésoblastique abdominal où s'est creusée la cavité péricardique. L'ébauche neurale comprend une région antérieure en relation avec le pharynx, une région moyenne épaissie où s'esquissent ganglion et glande neurale et une région postérieure atrésique. Il n'y a pas trace de « *nervus branchialis* ».

Pendant que l'organogénèse progresse, l'aspect des tissus se modifie en relation avec leur différenciation physiologique naissante.

Une extroflexion dorsale, surplombant le siphon cloacal et renfermant les extrémités du muscle VII apparaît : c'est l'appendice dorsal sur lequel se développera la génération agame. Il contient une expansion de l'hémocoele.

Les tissus continuent de s'aplatir (ectoblaste, parois pharyngienne et cloacale), les muscles se différencient. L'endostyle est une rainure à paroi massive en relation avec l'organe vibratile par les replis péricoronaux, bandes d'épithélium pharyngien resté cubique.

Les organes où se manifestent les transformations les plus marquantes sont l'ébauche neurale et la région péricardique que nous examinerons successivement, la première avec *D. mülleri*, la seconde avec *D. denticulatum*.

#### a) *Ebauche neurale.*

La coupe sagittale d'un spécimen de *D. mülleri* dont le tronc atteint 300 microns, à siphons en opposition et à queue rejetée ventralement (fig. 77) montre les différentes parties de l'ébauche neurale.

A hauteur du muscle III et au niveau de la jonction avec le pharynx subsiste un court coecum ( $\pm$  20 microns) à parois épithéliales qui représente tout ce qui reste de la cavité médullaire primitive. Le coecum s'ouvre dans le pharynx par un orifice, le futur orifice vibratile (cf. fig. 68).

En arrière du coecum, entre les muscles III et IV, le cordon médullaire s'amincit à cause de la diminution que montrent les



individus du nombre de cellules présentes sur coupe transversale. Il n'y a aucune trace de cavité et il n'en reparaitra jamais.

Cette région amincie se continue, au niveau du massif ganglionnaire, avec la glande neurale, ce qui est conforme à ce que montrent les Ascidies. Le futur ganglion constitué de nombreuses cellules augmente peu à peu de volume. Les noyaux sont séparés

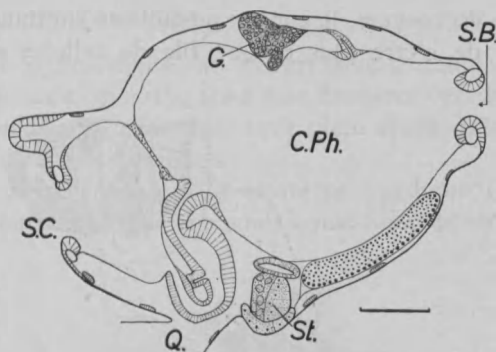


Fig. 77

Coupe sagittale d'un jeune oozoïde de *Doliolum mülleri*. — Les siphons buccal (S.B.) et cloacal (S.C.) sont en opposition. La queue (Q.) est rejetée ventralement ; seule la naissance de la vésicule est représentée. C.Ph. : cavité pharyngienne ; G. : ganglion avec glande neurale et appendice ventral, coecum relié à la glande par un cordon mince. L'appendice dorsal se forme au dessus du siphon cloacal. — Echelle : 50 microns.

par de larges plages granulaires et la tendance à la disposition périphérique des cellules se dessine. Il est difficile à ce stade de décider si la substance fibrillaire existe déjà ; il n'y a pas de racines nerveuses.

Le ganglion esquisse un mouvement de bascule qui le pousse à déborder par l'arrière et à rejeter vers l'avant la glande neurale. Celle-ci est devenue plus volumineuse par accumulation et multiplication mitotique des cellules et tend à former une masse plus ou moins arrondie, pendue au ganglion et bien délimitée. Le petit appendice est toujours présent, constitué d'un nombre réduit de cellules.

Le prolongement postérieur ou cordon dorsal a disparu et l'ébauche n'atteint plus le muscle V qui maintenant s'applique contre l'ectoblaste et ne se distingue plus de ses voisins (fig. 78).

Les individus plus avancés de *D. mülleri* ne font qu'exagérer les processus décrits ci-dessus.

Le coecum se couvre peu à peu de cils vibratiles ; son embouchure circulaire, ou organe vibratile, devient ciliée et est entourée des replis péricoronaux, bandes de cellules pharyngiennes cubiques, ciliées chez l'animal complètement formé ; leurs volutes dorsales se développent tardivement.

En arrière du coecum, le cordon médullaire continue de s'amincir au point de n'être plus qu'une file de cellules espacées.

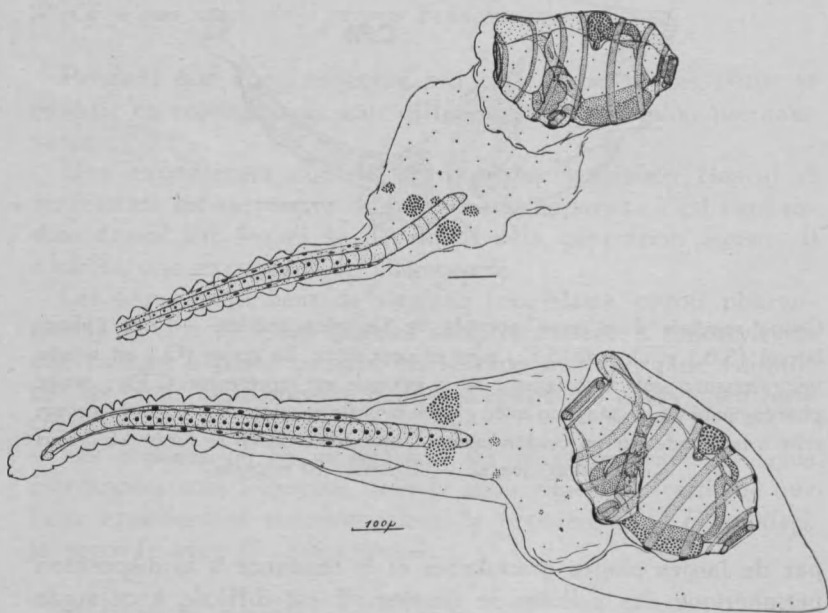


Fig. 78

Jeune oozoïde métamorphosé de *Doliolum mülleri* ; le tronc atteint une longueur de 350 microns. Il est séparé de la queue par une ample vésicule attachée au corps entre les muscles VI et VII. L'appendice dorsal se dessine au dessus du siphon cloacal et le muscle VII y pénètre.

Echelle : 100 microns.

Fig. 79

Jeune oozoïde métamorphosé de *Doliolum mülleri*, un peu plus âgé que le précédent ; le tronc atteint 420 microns. La queue est encore complète, pourvue de sa corde et de ses cellules musculaires différenciées.

Echelle : 100 microns.

Le ganglion continue de gonfler ; ses cellules forment une croûte superficielle enveloppant la substance fibrillaire centrale. Sur l'individu de la fig. 79, les premières racines nerveuses ont émergé du ganglion.

La glande n'augmente pas parallèlement au ganglion. Elle tend au contraire à se réduire.

*b) Région péricardique.*

La cavité péricardique, au départ simple fente insérée entre les deux épicarides massifs, tend à se déplacer vers la profondeur, tandis qu'un élément mésoblastique plein réapparaît entre elle et la couche d'ectoblaste épaissi.

Tout se passe comme si la cavité péricardique (P) se hissait peu à peu au dessus des ébauches constituant le stolon (fig. 80)

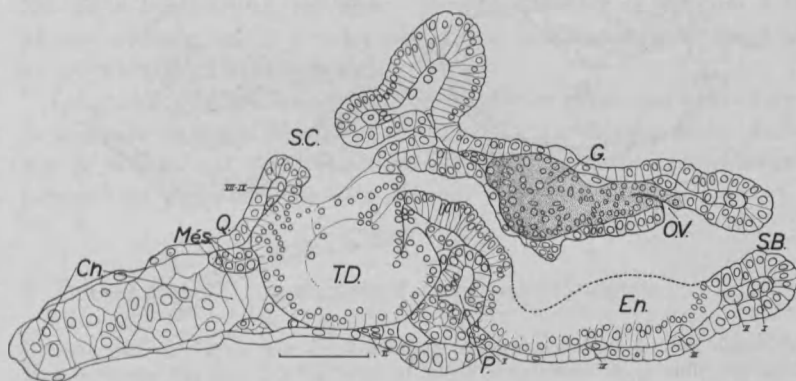


Fig. 80

Coupe sagittale d'un embryon avancé de *D. denticulatum* (Plancton de l'« Armauer Hansen », St. 21, 1500 m). — Ch. : chorde rudimentaire ; En. : endostyle ; G. : ganglion se continuant jusqu'à l'organe vibratile, O.V. ouvert dans le pharynx ; Més. : mésoblaste ; P. : cavité péricardique en train de s'enfoncer ; Q. : appendice caudal ; S.B. : siphon buccal ; S.C. : siphon cloacal ; T.D. : anse digestive. — Echelle : 50 microns.

(voir ch. VII). De simple fente, la cavité devient une ampoule épithéliale de section triangulaire, surplombant les épicarides (fig. 77). La vésicule est ainsi amenée progressivement au contact du cul de sac endostylaire postérieur et les limites des deux tissus sont souvent imprécises. Chez l'oozoïde formé, les bords

du complexe cardiopéricardique s'appuient sur le fond de la cavité pharyngienne, de part et d'autre du raphé. *Il ne fait néanmoins aucun doute que la cavité péricardique se développe aux dépens du mésoblaste et non de l'endoblaste.*

Les cellules péricardiques ont le protoplasme clair, peu granuleux et le noyau chargé de gros grains chromatiques éparpillés.

Le retrait du péricarde a amené entre les épicarques, un cordon mésoblastique dont les cellules ont un protoplasme dense et granuleux (voir ch. VII).

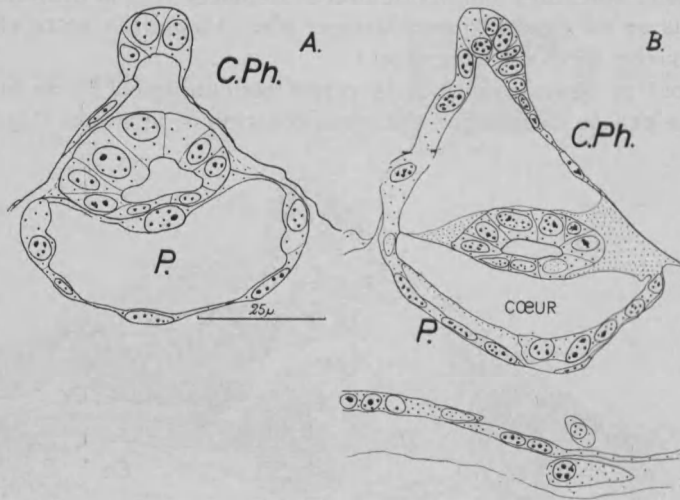


Fig. 81

Stades de formation du complexe péricardique : a) la paroi dorsale de la cavité péricardique (P.) a évaginé la vésicule supracardiaque logée dans l'étroit espace limité par la cavité pharyngienne (C.Ph.) et son raphé rétropharyngien et la cavité péricardique ; b) le cœur est différencié et invaginé dans le péricarde ; il est fermé dorsalement par une membrane mince sur laquelle repose la vésicule supracardiaque. L'individu considéré est plus dilaté et l'hémocoele a gagné en importance.

Quand la vésicule péricardique s'est juchée au dessus du stolon, sa paroi profonde, « splanchnopleurale » s'épaissit annonçant la vésicule supracardiaque (« épicarde » de NEUMANN) qui se constitue à partir d'une évagination sacciforme de cette paroi ; les lèvres de cette évagination se ressoudent ; il en résulte deux vésicules, supracardiaque et péricardique superposées (fig. 81a).

Le cœur proprement dit se forme en un second temps par étalement et invagination de la paroi péricardique profonde, celle-là même qui s'applique contre la vésicule supracardiaque après l'avoir engendrée. La structure du cœur est celle de tous les Tuniciers : sorte de gouttière en demi-lune, à musculature striée, disposée transversalement. La gouttière est obturée d'une extrémité à l'autre par une membrane mince, où ne s'observe aucun noyau et qui s'attache aux sutures entre péricarde et cœur et à la paroi pharyngienne. Sur cette membrane repose la vésicule supracardiaque qui, en raison de sa taille plus modeste, ne masque qu'une partie du cœur (fig. 81b). Secondairement, cette vésicule s'aplatit en une lame plus ou moins étendue collée au raphé cardiaque.

En conclusion, l'ébauche neurale massive au départ se diversifie peu à peu. Il apparaît un coecum ouvert par l'organe vibratile dans le pharynx, un mince cordon unissant le coecum à la glande neurale qui se précise peu à peu puis involue, le ganglion de plus en plus volumineux.

La cavité péricardique primitive gonfle et émet successivement la vésicule supracardiaque et le cœur. Le cardiopéricarde, juché sur le stolon, est en contact intime avec la paroi rétropharyngienne, au point de paraître dériver de l'endoblaste.

### § 3. — Oozoïde complètement constitué et nageur.

Cette période de la vie du *Doliolum* est probablement courte. Après un laps de temps de nage active, pendant lequel il continue de grandir, l'oozoïde commence à bourgeonner et sa structure se modifie par disparition de tous les organes, à l'exception du ganglion, du cardiopéricarde et du stolon. Les muscles, au moins chez certaines espèces (*D. denticulatum*), s'hypertrophient.

Alors que le tronc de *D. mülleri* atteint 500 microns de longueur, la queue commence à se désagréger par son bout proximal. Elle devient un nodule proéminent, puis interne en arrière du muscle VI. Jusqu'à la fin, les cellules chordales se reconnaissent à leur vacuolisation. La régression est d'ailleurs plus ou moins rapide et nos collections renferment des individus dont le tronc à 7 à 800 microns de long et dont la queue est soit proéminente, soit réduite à un nodule, soit entièrement disparue. Les fig. 82 et 83 présentent deux cas extrêmes. Le moment où la dégénérescence des viscères s'installe n'est pas moins variable. Pour *Doliolum mülleri* (Villefranche), nous connaissons des individus

complets de 1.500 à 1.800 microns de long, mais le cas paraît exceptionnel au delà de 1.200 microns. *Doliolum denticulatum* dépasse la taille de 2 mm avant que ses viscères dégénèrent et disparaissent.

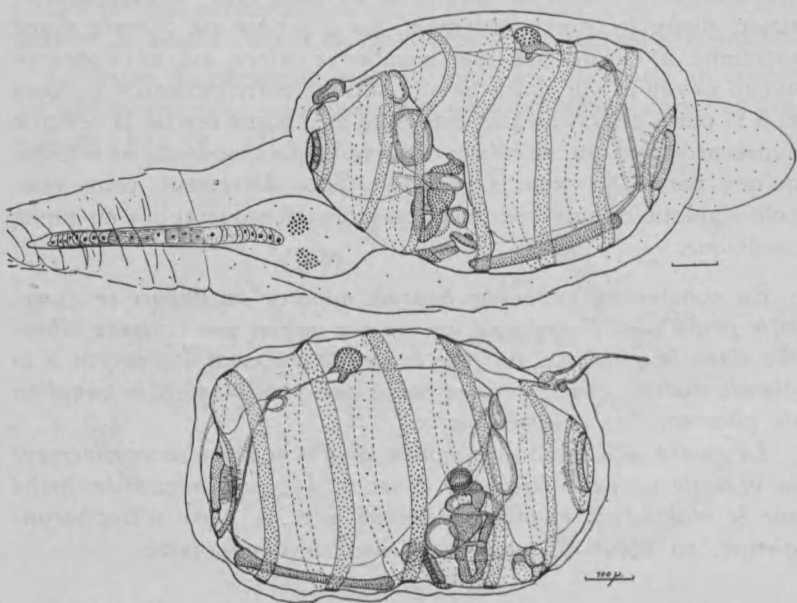


Fig. 82

Oozoïde de *Doliolum mulleri* à la fin de sa métamorphose. Le tronc a acquis la forme en tonnelet caractéristique, mais il persiste un rudiment de queue et une vésicule de volume réduit. — Echelle : 100 microns.

Fig. 83

Oozoïde, à vie active, de *Doliolum mulleri*. L'animal s'est échappé de ses enveloppes et ne garde qu'un nodule interne, en avant du muscle VII, comme seule trace de sa queue résorbée. — Echelle : 100 microns.

Les individus de l'espèce *denticulatum* subissent une évolution parallèle vers la forme *Doliolum* achevée. Cette évolution se traduit par le gonflement du tronc et la résorption de la queue ; peu à peu, les siphons buccal et cloacal ont gagné l'axe principal, définitif, de l'animal. Comme pour *Doliolum mulleri*, le bourgeon de queue est déplacé vers la face ventrale et se raccourcit peu à

peu. Cette résorption est progressive et son intensité varie également d'un individu à l'autre (fig. 84 et 85).

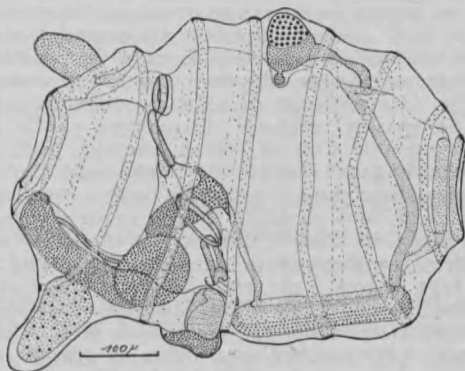


Fig. 84

Jeune oozoïde avancé de *Doliolum denticulatum*, trouvé à Villefranche. La queue n'est plus qu'un rudiment en avant du muscle VII.

Echelle : 100 microns.

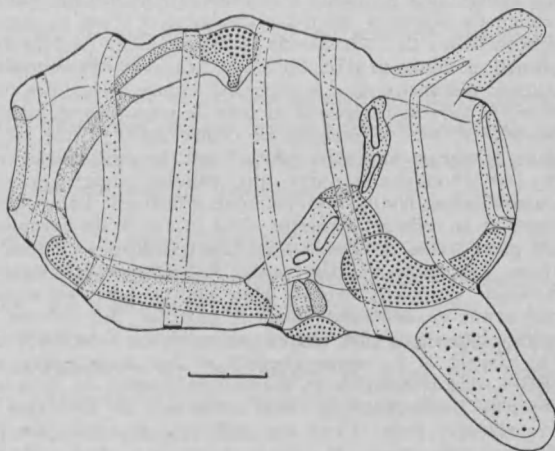


Fig. 85

Jeune oozoïde avancé de *Doliolum denticulatum*, trouvé dans les prises de l'« Armauer Hansen » (St. 21, 1500 m). Bien que la queue proémine plus que dans l'exemplaire de la fig. 84, l'oozoïde a une structure plus perfectionnée et sa taille est plus grande. — Echelle : 100 microns.

Les observations sur coupes des deux types d'individus pourvus de leurs viscères concordent. La structure de ces animaux, planctoniques, est très simplifiée. L'ectoblaste est devenu un épiderme mince, à cellules très plates, à noyaux discoïdes, recouvert d'une fine tunique hyaline qui pénètre dans les siphons et en tapisse les lobes; sa structure s'observe facilement sur la vésicule caudale de *D. mülleri*. L'épithélium pharyngien est également aplati, sauf au niveau des colliers péricoronaux, où il est plus élevé et cilié. Ces replis, à parcours asymétrique, dessinent une spirale autour de l'orifice de l'organe vibratile. Des particules de mélanine, entrant par le siphon buccal, sont happées au passage, engluées et conduites par le battement ciliaire jusqu'à l'organe vibratile d'où un cordon muqueux tendu en travers de la cavité pharyngienne gagne l'entrée de l'oesophage. Du côté ventral, les replis péricoronaux rejoignent l'endostyle, comme chez tous les Tuniciers. L'endostyle est une rainure en saillie dans la cavité du pharynx. Sa disposition résulte du processus d'enveloppement de cette cavité aux stades reculés de l'embryogénèse. La structure de l'endostyle n'est pas fondamentalement différente du type général; elle est plus simple. Une coupe transversale montre une bande médioventrale étroite, flagellée, flanquée de deux bandes glandulaires larges de 6 cellules (*D. mülleri*) ou de 8 cellules (*D. denticulatum*) (NEUMANN) à noyaux basilaires, riches en granules chromatiques et à concentration muqueuse apicale. Aux bandes glandulaires inférieures font suite une paire de bandes intermédiaires, à cellules granuleuses très chromophiles (hématoxyline) et ciliées, et une paire de bandes glandulaires supérieures présentant de 2 à 4 cellules en section. Le long de ses bords libres, l'endostyle se continue dans un épithélium à cellules également chromophiles (bandes intermédiaires supérieures) dont la minceur contraste avec la hauteur des cellules de l'endostyle proprement dit, et fait la transition avec l'épithélium pavimenteux du pharynx. Les bandes glandulaires supérieures et ciliées marginales font défaut (FOL, NEUMANN). Au delà du cul de sac postérieur peu profond par rapport à ce qui se voit chez les autres Thaliacés ou *Ciona*, une bande ciliaire conduit à l'entrée de l'oesophage. Sur les côtés, la membrane branchiale percée de stigmates ovalaires et ciliés, au nombre de quatre paires caractéristique de l'oozoïde de *Doliolum*. Chez l'espèce *denticulatum*, l'oesophage coudé est constitué d'un épithélium cilié, relativement plat. Il débouche dans l'estomac globuleux dont la paroi est formée de cellules cubiques dont le noyau est rejeté vers la périphérie et dont le protoplasme montre plusieurs zones de colorabilités très différentes. Le centre de la cellule est occupé par du protoplasme spumeux, lacunaire. A la base, le protoplasme est dense et comme strié (mitochondries propres aux cellules sécrétrices?). Un liséré dense (cuticulaire selon NEUMANN) souligne également l'apex de la cellule; il peut manquer et la cellule fait hernie dans la cavité de l'organe. Le noyau est chargé de gros grains de chromatine. Une partie des cellules, notamment vers les orifices, est munie de cils courts. A l'estomac fait suite un intestin de section arrondie qui court dans le plan sagittal jusqu'au muscle VIII où il se recourbe avant de déboucher dans le cloaque. Ses cellules formant les flancs sont plus plates mais plus larges que celles de l'estomac; bien qu'elles aient le même aspect et la même répartition des constituants, elles restent plus pâles. Elles sont semblables en disposition comme en structure aux cellules de la branche ascendante de l'anse intestinale du *Doliolum mülleri* que nous avons représentée jadis (GODEAUX, 1954). Les cellules des parois supérieure et inférieure sont minces et ciliées, comme les cellules des parois antérieure et postérieure de l'intestin de l'autre espèce.

La paroi cloacale est devenue très mince comme celle du pharynx. Les muscles sont différenciés depuis longtemps. La queue sépare ces muscles en deux groupes. Le groupe VII à IX se constitue autour du siphon cloacal et répond donc aux muscles cloacaux des Ascidiacés. Le groupe antérieur renferme d'une part des muscles buccaux I à IV et, d'autre part, deux



muscles V et VI, postnerviens homologues aux muscles rétracteurs longitudinaux allant de la région interosculaire à la base de l'abdomen, voire du postabdomen, des Ascidiacés (par exemple chez les *Polyclinidae*). V et VI sont les seuls muscles troncaux. Les coupes de muscles les montrent formés de cellules longues et étroites à noyaux centraux rangés côte à côte. Leur fonctionnement a été longuement décrit par FEDELE (1923). Dans l'espace qui tient lieu d'abdomen se trouvent le stolon et le cardiopéricarde. Le cœur montre le renversement périodique du sens des battements propre à tout Tunicier. Le sang est pauvre en éléments figurés.

Le complexe neural groupe toujours le ganglion, la glande neurale et son cordon. Le ganglion a pris une forme sphérique et son volume est en voie d'accroissement constant. Un certain nombre de racines nerveuses s'en échappent. Les divers dessins « in toto » de l'une et l'autre espèces montrent que le gonflement du ganglion s'est bien accompagné d'un mouvement de bascule qui rejette la glande neurale vers l'avant. De toutes parts, le ganglion coiffe la glande, amas de cellules où se voit encore la trace de l'appendice ventral qui fut le premier indice de différenciation de l'ébauche initiale. La glande est réunie au coecum cilié, qui débouche dans l'organe vibratile, par un cordon mince de quelques (5) cellules étirées. Ce n'est pas un tube comme le pensait ULJANIN et les expériences de marquage de glande par la mélanine (ce mémoire, ch. V, p. 152 et GODEAUX, 1956b) ont été régulièrement négatives. Le *Doliolum* est, à notre connaissance, la seule forme de Tunicier présentant une telle occlusion du canal de la glande. Ce cas est différent de celui des *Phallusiadés* où se créent de multiples entonnoirs adventices. L'organe vibratile du *Doliolum* a une ouverture arrondie comme chez les *Ascidies* inférieures ; ni la forme, ni les spires des replis péricoronaux n'ont de valeur systématique.

En conclusion, quelle que soit l'espèce considérée, les oozoïdes sont devenus fonctionnels ; leurs tissus sont physiologiquement différenciés. Le complexe neural n'a pas atteint sa structure définitive, malgré l'accroissement de taille du ganglion et la réduction concomitante de la glande. Il n'est pas possible, pour des causes anatomiques, de démontrer un pouvoir phagocytaire des cellules de la glande neurale.

#### § 4. — Oozoïde devenu nourrice et bourgeonnant.

La structure de l'animal se simplifie. L'endostyle se désagrège, les arcs péricoronaux régressent, la membrane branchiale se déchire et l'anse digestive s'atrophie. Jusqu'à un stade avancé, les

ampoules pyloriques gardent leur propriété d'accumuler certains colorants (GODEAUX, 1954). La région abdominale s'aplatit ; elle se reconnaît à la présence du cœur et du stolon qui entre en activité intense.

Le cardiopéricarde s'accroît progressivement, atteignant le mm (fig. 86, *Doliolum gegenbauri*) ; il est entièrement masqué par le muscle V qu'il longe intérieurement. L'examen des pièces « in toto » permet de repérer du côté dorsal une sorte de dallage de cellules rectangulaires disposées assez régulièrement. Ce dallage plus ou moins étendu selon les individus coiffe la région centrale du réseau musculaire strié cardiaque ; il correspond à l'hémisphère inférieur de l'ancienne vésicule supracardiaque complètement étalée et écrasée tandis que l'hémisphère supérieur est réduit à une membrane mince collée à l'autre épithélium.

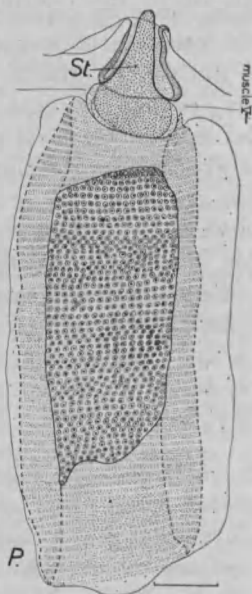


Fig. 86

Vue dorsale du cardiopéricarde (P.) et du stolon (St.) bourgeonnant de *Doliolum gegenbauri* logé au dessus du muscle V (supposé enlevé à ce niveau). — Les pointillés représentent les fibres striées transversales du cœur, partiellement masquées par un dallage assez régulier qui n'est autre que la paroi de la vésicule supracardiaque écrasée. — Le stolon proéminent (St.) montre l'inflexion de l'ectoblaste en manteau autour du stolon. Dans ce repli apparaîtront les phorocytes. — Echelle : 100 microns.

La fonction de cet organe, propre aux *Doliolum*, reste énigmatique ; il pourrait renforcer le raphé cardiaque.

L'entonnoir vibratile perd ses deux spires ciliées. La musculature s'accroît d'une manière caractéristique (GARSTANG). L'appendice dorsal croît, devenant très long chez certains individus.

a) *Structure du complexe neural.*

De tous les organes, seul le complexe neural montre quelques modifications de structure. Chez *D. mülleri* par exemple, le ganglion atteint un diamètre de 130 microns ; il est à peu près sphérique. Aucun organe pigmenté analogue à celui du Pyrosome et des Salpes n'y est visible. Cependant les *Doliolum*, nombreux dans les couches de 0 à 100 m dans l'Atlantique (KRÜGER,

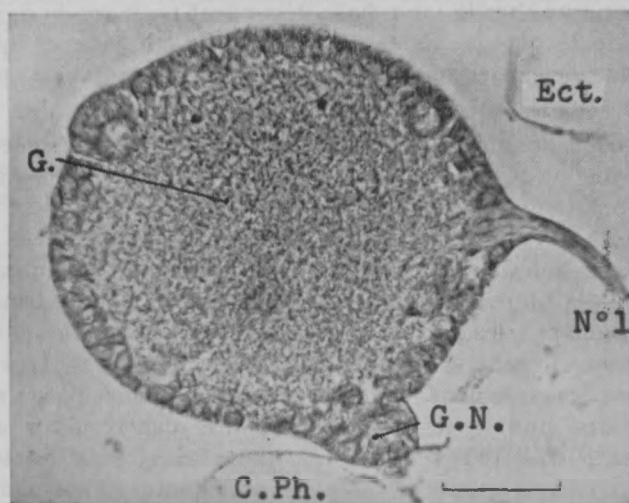


Fig. 87

Coupe sagittale du complexe neural d'une nourrice en blastogénèse et privée de ses viscères de *D. denticulatum*. — Le ganglion (G.) est volumineux et montre distinctement un cortex cellulaire et une zone médullaire fibreuse, d'où émerge un nerf n° 1, antérieur et impair. Dans le cortex s'observent deux cellules dont la taille est de plusieurs fois celle des autres. — La glande neurale (G.N.) n'est plus qu'un nodule de quelques cellules, sous le bord antérieur et ventral du ganglion. Le fin tractus cellulaire qui remplace le canal de la glande n'est pas intéressé par la coupe. — Ect. : ectoderme ; C.Ph. : cavité pharyngienne. — Echelle : 25 microns.

1939), sont dépourvus d'un tel organe. Les coupes montrent la structure propre au ganglion des Urochordés : une écorce de neurones de deux tailles (fig. 87 et 89) enveloppant une masse fibrillaire centrale d'où émergent les nerfs. Une membrane anhyste enveloppe le tout et se continue le long des nerfs. La glande neurale ne comprend plus que quelques cellules et est unie au tubercule vibratile par un cordon que l'on pourrait confondre avec un filet nerveux. La photo (fig. 87) montre les masses relatives du ganglion et de la glande, les grands neurones éparpillés dans la masse des petits, le nerf impair antérieur.

*b) Départ des nerfs.*

Sur ces nourrices à structure simplifiée, le départ et le trajet des principaux nerfs peuvent se suivre le plus facilement. Les nerfs apparus chez la larve âgée dépendent toujours du ganglion, jamais de la glande. Ils se répartissent en un groupe antérieur et un groupe postérieur par rapport au plan transversal médian du ganglion.

L'examen des nourrices appartenant aux diverses espèces que nous avons pu repérer révèle une variation du nombre des racines paires antérieures (fig. 88). Les nourrices de *Doliolum denticulatum*, à enveloppe musculaire continue, possèdent deux paires de racines antérieures (quelques aberrances ont été observées, telles que la bifurcation tardive et l'asymétrie). Cette disposition est secondaire : les oozoïdes complets, inférieurs au millimètre ne portent en général qu'une seule paire de racines. Deux dernières espèces que nous avons essayé de déterminer par la mesure des bandes musculaires nous ont apporté des résultats contradictoires. a) Sur 140 individus (*D. gegenbauri*) examinés en préparation microscopique de la prise abondante et homogène recueillie par l'« Armauer Hansen » à la station 39/100 mètres (Coll. D. DAMAS), 13 ont montré une asymétrie dans la disposition des nerfs, 10 cas n'ont pu être tranchés en raison de la mauvaise disposition du ganglion, le reste, soit plus de 80 % des spécimens, porte deux paires de nerfs antérieurs. Ces mêmes individus montrent une légère dominance de M 4 sur ses voisins M 3 et M 5, ce dernier étant le plus étroit. b) Sur 71 individus récoltés à la Station 14 et montés en préparation (coll. D. DAMAS), 17 sont très abîmés et illisibles, 7 sont des *Doliolum denticulatum* ; les 48 individus restants sont pourvus soit d'une seule paire de nerfs antérieurs pairs (43), soit de deux paires (5).

mais ne montrent pas de dominance stricte au point de vue musculaire ; les combinaisons (M 3 - M 4) et (M 4 - M 5) l'emportent suivant le cas considéré.

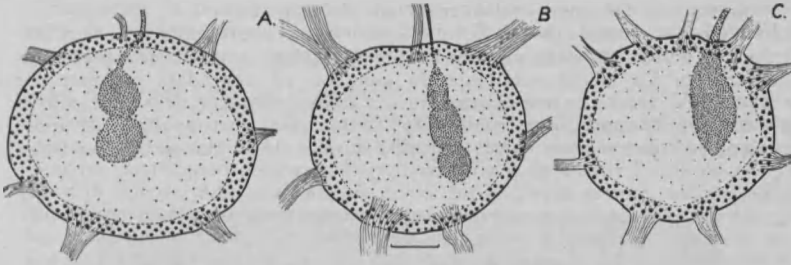


Fig. 88

Vues d'ensemble des complexes neuraux de trois nourrices privées de viscères (la région antérieure est vers le haut). — a) Nourrice de *Doliolum mülleri* montrant le nerf antérieur impair et la paire de nerfs antéro-latéraux d'une part, les deux paires de nerfs postérieurs d'autre part. Au dessous du nerf impair antérieur, le tractus de la glande et par transparence, au travers du ganglion, le reliquat de la glande neurale. — b) Nourrice de *Doliolum* (sp.) ; cas intermédiaire : les nerfs antérieurs pairs se bifurquent, à gauche près du ganglion, à droite, beaucoup plus loin. — c) Nourrice de *Doliolum* ; cas de *D. denticulatum* et *D. gegenbaui* : les nerfs antérieurs sont au nombre de deux paires, outre le nerf impair. Même disposition qu'en a) pour le reste. Il existe de plus un filet nerveux impair et postérieur, très variable, qui est issu le plus généralement du nerf postérieur gauche voisin.

Echelle : 25 microns.

D'autres séries, plus courtes, en provenance d'autres stations, fournissent aussi des résultats contradictoires. Plusieurs espèces sont donc mélangées sans que l'on puisse actuellement les séparer ; il semble pourtant que l'analyse du complexe neural combinée aux mensurations musculaires pourrait permettre de séparer les nourrices sans viscères.

En conclusion, les racines nerveuses sont réparties en deux groupes : l'un antérieur comprenant le nerf n° 1 médian et impair et les nerfs pairs n°s 2 et 3, éventuellement confondus, l'autre postérieur formé d'une paire de nerfs latéraux n°s 4, d'une paire de nerfs volumineux n°s 5 et d'un nerf grêle médian impair n° 6 postérieurs.

c) *Trajet des nerfs.*

Le trajet des nerfs est assez aisé à suivre sur les préparations « in toto » de *D. gegenbauri* et de *D. denticulatum* dont les muscles s'étalent plus facilement que ceux de *D. mülleri*. La fusion des muscles II à VIII chez *D. denticulatum* rend difficile la localisation des rameaux nerveux. Cette difficulté est tournée par l'examen des divers types de nourrice.

La cuirasse musculaire de *D. denticulatum* est interrompue en deux endroits, au niveau du ganglion nerveux et du stolon, où sont ménagées deux boutonnières. La moitié antérieure du ganglion est cependant masquée par le muscle IV, tandis qu'une échancrure lenticulaire ménagée dans le muscle V en découvre la moitié postérieure <sup>(1)</sup>. Cette saillie du ganglion est apparemment en relation avec le fait (fig. 89) que les deux gros nerfs postérieurs

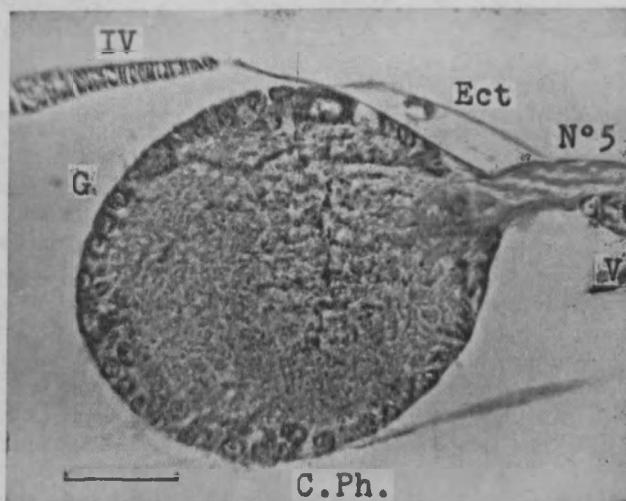


Fig. 89

Coupe parasagittale dans le ganglion d'une nourrice en blastogénèse et privée de ses viscères de *D. denticulatum*. — La coupe montre, émergeant de la substance fibrillaire, un des nerfs de la paire postérieure (n° 5). Ce nerf passe au dessus de l'anneau musculaire (V.), qui s'aperçoit à l'extrême droite de la figure. La série des coupes sagittales montrerait le nerf n° 5 passant entre l'ectoderme et les muscles V et VI (se dirigeant vers les muscles VII et VIII). — La coupe dans le ganglion montre ci et là les gros neurones et laisse deviner les trainées fibrillaires qui en sortent. Elle montre également la position du ganglion par rapport aux muscles IV et V. Les nerfs antérieurs passent en dessous de la couche musculaire. — Ect.: ectoderme; C.Ph.: cavité pharyngienne. — Echelle: 25 microns.

(1) Une disposition analogue entre les muscles V et VI permet à l'extrémité distale du stolon de faire saillie sous l'ectoderme.

courent dorsalement par rapport aux muscles V et VI avant de se bifurquer devant VII. Par contre, les nerfs qui émergent de la moitié antérieure passent sous la couche des muscles II - IV. Il est probable que les petits nerfs qui complètent le groupe postérieur passent également entre l'ectoderme et les muscles, mais la question est difficile à trancher, car il n'est pas possible de suivre le trajet de ces filets sur coupes.

Rappelons le passage pendant l'embryogénèse de la sangle musculaire V entre le système nerveux et la cavité pharyngienne, tandis que les sangles antérieures s'avancent entre le système nerveux et l'ectoderme.

Le trajet des nerfs est le suivant :

*Nerf 1.* — Ce nerf grêle suit la ligne médiodorsale jusque dans le premier espace intermusculaire où il se bifurque en deux branches droite et gauche, dont les ramifications couvrent la portion dorsale du muscle I (siphon buccal). Ce nerf émerge juste au dessus de ce qui fut la glande neurale réduite maintenant à un nodule de quelques cellules que l'on aperçoit par transparence sur les pièces « in toto ». Ce nodule est cependant toujours en relation avec l'organe vibratile par un cordon ténu, plein, relique du tube neural embryonnaire, constitué d'un petit nombre de cellules espacées repérables par leurs noyaux. La disposition relative du cordon et du nerf fait que l'on peut les confondre, sauf en vue oblique d'une préparation « in toto » ou sur coupes exactement sagittales.

L'organe vibratile, logé près du muscle III, est actuellement un coecum dont la taille est susceptible d'importantes variations individuelles (80 - 100 microns). Sa forme est conique et son bout aveugle est soudé au cordon de la glande. L'épithélium cubique est distinctement cilié et la brosse est dirigée vers le fond du coecum, c'est-à-dire vers la glande, comme chez le Pyrosome et certains Ascidies (*Parascidia*).

*Nerfs 2.* — Ces deux nerfs émergent latéralement et en arrière par rapport au nerf 1, dans le même plan. Ils descendent obliquement sur les flancs, vers la région ventrale de l'animal, sans montrer de subdivisions ; ils innervent principalement la sangle musculaire I, alors que le muscle II ne reçoit que quelques filets s'avancant vers la ligne médio-ventrale.

*Nerfs 3.* — Ces nerfs, également bien pourvus en fibres, émergent en arrière des nerfs 2, à une distance variable, sauf le cas extrême déjà signalé d'une fusion des racines. Les nerfs 3 descendent obliquement vers le muscle III et le 3<sup>e</sup> espace intermusculaire ; ils se divisent au niveau du muscle IV en un tronc postérieur, plus important, que l'on suit jusqu'à la ligne ventrale et un tronc antérieur, plus grêle, qui du côté gauche émet une branche se ramifiant sur le statocyste ; on retrouve, dans les cas favorables, les trois filets déjà observés par ULJANIN. Le reste du tronc gauche et le tronc droit innervent le muscle III.

Chez les spécimens où les nerfs 2 et 3 sortent confondus, le trajet commun se termine au bord postérieur du muscle IV ; une branche postérieure descend vers l'endostyle et du côté gauche innerve le statocyste ; une branche supérieure se dirige vers l'avant et se divise devant le muscle IV pour aller innervier le siphon buccal notamment.

Selon ULJANIN et NEUMANN, ces nerfs seraient sensibles et moteurs ; ces deux auteurs ont d'ailleurs représenté des terminaisons sensibles épidermiques.

*Nerfs 4.* — Cette paire de nerfs grêles émerge latéralement, mais ne tarde pas à se diriger vers les muscles V et VI ; le tronc principal s'avance très loin dans le cinquième espace intermusculaire ; tout le long de leur parcours, ces nerfs émettent des filets vers les muscles V et VI, auxquels seuls ils fournissent ; ceci laisse penser qu'ils ne sont pas uniquement sensibles (cf. ULJANIN et NEUMANN) mais aussi moteurs.

*Nerfs 5.* — Ces deux nerfs sont particulièrement gros, notamment le nerf gauche dont la taille dépasse généralement celle de son symétrique. C'est

d'ailleurs de ce nerf gauche qu'émerge le plus souvent le nerf 6. Les nerfs 5 se dirigent vers l'arrière, parallèlement à la ligne médiodorsale et passent au-dessus des muscles V et VI, sans se ramifier, pour atteindre les muscles VII à hauteur de leur inflexion vers l'appendice dorsal. A ce niveau, chaque nerf se scinde en deux troncs, l'un interne qui suit le muscle VII correspondant jusqu'à son extrémité libre, l'autre externe se dirigeant vers le muscle VIII où il se dichotomise en de multiples filets s'irradiant sur les muscles VIII et IX. Ces nerfs sont sensibles et moteurs.

Les terminaisons sensibles sont abondantes sur les lobes du siphon cloacal et sur l'appendice dorsal.

*Nerf 6.* — Ce nerf est très grêle, disposé asymétriquement et peut même faire défaut. Ce nerf suit plus ou moins la ligne médiodorsale jusqu'en arrière du muscle VI, c'est-à-dire jusqu'au niveau de l'insertion supérieure du septum branchial où il est recourbé. Il persiste après dégénérescence du septum. Nous n'avons pas vu de ramifications de ce nerf sur les muscles qu'il dépasse. Il paraît répondre au *nervus branchialis* qu'ULJANIN tenait pour le seul nerf dérivant directement du système nerveux larvaire. Cette opinion est contestable puisque ce nerf trouve son origine dans le ganglion et de plus se forme tardivement après résorption du bouton postérieur (voir p. 199 et 201) qui répond au cordon dorsal.

Chez le *Doliolum*, la coordination des mouvements est remarquable. Les *Doliolum* sont d'excellents nageurs, leurs réactions sont très promptes (FEDELE). Comme nous avons pu l'observer, il suffit d'effleurer le processus dorsal ou les lobes buccaux ou cloacaux pour provoquer une fuite brusque, l'animal sortant aussitôt du champ de la loupe binoculaire. Ces mouvements demandent une coordination poussée des centres nerveux, ce qui rend plausible le schéma des connexions intraganglionnaires décrit par ULJANIN.

#### d) *Le statocyste.*

Les oozoïdes connus des diverses espèces de *Doliolum* portent tous sur le flanc gauche, en avant du muscle III, un organe ovoïde que l'on s'accorde à considérer comme un organe de l'équilibre : le statocyste. De toutes les générations du *Doliolum*, seul l'oozoïde en est pourvu mais tardivement. La larve proprement dite est privée d'organes des sens homologues aux organes larvaires des têtards des Ascidiacés ; de même le *Doliolum* manque d'organes oculiformes semblables à ceux du Pyrosome ou des Salpes. L'absence d'organes de la vision et l'existence d'un organe que sa structure fait tenir pour un organe de l'équilibre est sans doute à rapprocher de la vie en profondeur de la nourrice.

Le statocyste est constitué d'une vésicule creuse, à paroi mince, sensible au moins en partie et innervée par un rameau du nerf 3 gauche qui se ramifie distinctement à son niveau. Dans la vésicule est logé un grain compact, l'otolithe. La structure de l'organe qui rappelle celle d'organes analogues connus chez certains Invertébrés, tels que Méduses ou Mollusques pélagiques, plus que son étude physiologique, a fait considérer qu'il s'agissait d'un organe d'équilibration ; ULJANIN (p. 56) pour sa part le nommait « Gehörorgan ».



Cet auteur a suivi la formation de l'organe chez *D. mülleri* : trois cellules ectoblastiques interviennent ; la cellule médiane secrète l'otolithe, tandis que les cellules latérales restent sensibles ; trois filets nerveux innervent les trois cellules, correspondant aux trois filets qui s'observent sur les préparations « in toto ». Chez cette espèce, la structure reste simple : c'est une dépression ectodermique peu profonde recouverte par la tunique ; une telle structure reste fragile et le statocyste souvent aux nourrices ; il résiste mal aux manipulations préparatoires aux coupes microscopiques et est le plus souvent déformé. Sur de bonnes préparations, on voit que les cellules du statocyste sont disposées sur plusieurs rangs et sont d'autant plus grandes et larges qu'elles sont plus proches du centre occupé par les deux cellules sensorielles ; les cellules de la périphérie sont fusiformes.

Nos observations sont en bon accord avec celles d'ULJANIN. L'examen sur pièces « in toto » (fig. 90) d'un statocyste le montre constitué d'une aire cellulaire avec plusieurs cercles concentriques de cellules ; les plus internes à noyau plat et falciforme (aspect caractéristique des nourrices sorties de leur enveloppe folliculaire, NEUMANN, p. 108), les plus externes à noyau allongé, incurvé. Les coupes dans l'organe de nourrices de tailles diverses (de 800 à 1.400 microns de long) de *D. mülleri* révèlent que le statocyste est bien logé dans une cavité hémisphérique superficielle, ménagée dans l'enveloppe de tunicine et collée contre un disque

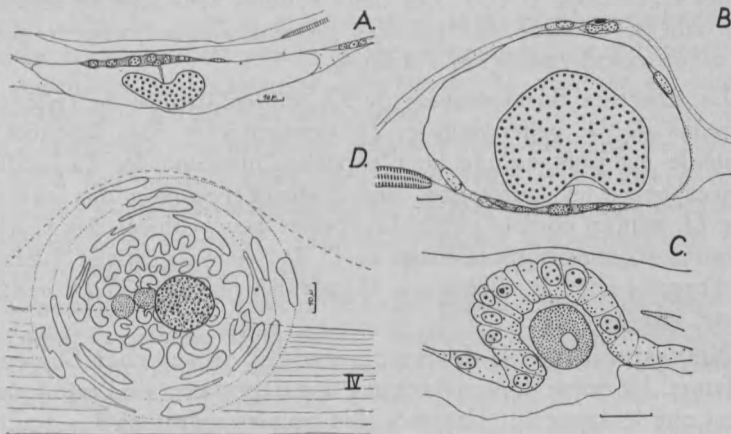


Fig. 90

Coupes transversales (a et b) dans l'otocyte de *D. mülleri* (a) et de *D. gegenauri* (b), dans la vésicule en voie de formation de *D. denticulatum* (c) et vue d'ensemble de l'organe chez *D. mülleri* (d). — IV : muscle passant en arrière de l'otocyte. — Echelle : 10 microns.

d'épithélium sensoriel ectodermique. Comme ULJANIN l'a observé, la cupule est limitée du côté externe par une fine membrane anhyste (tunicine plus dense ?). Le disque basilaire est par contre relativement épais, mais il ne forme pas de cupule et se poursuit dans l'ectoderme banal. Son diamètre est de l'ordre de 80 à 90 microns et son centre est occupé par deux cellules cubiques (6 microns de hauteur), correspondant aux cellules d'ULJANIN. Tout autour de ces deux cellules, l'épithélium va en s'aplatissant pour devenir en périphérie aussi mince que l'ectoderme de l'adulte. Au fur et à mesure que l'épithélium s'amincit, les noyaux s'écartent ; trois à cinq rangs concentriques de cellules s'observent (fig. « in toto » 90d et coupe 90a). L'épithélium a gardé un aspect embryonnaire ; le protoplasme est dense, granuleux, bien colorable ; les noyaux sont pourvus d'un nucléole et portent de gros grains de chromatine ; leur aspect falciforme ne se retrouve pas sur coupes. En regard de cette plage, siège l'otolithe, masse de forme bien définie sur le frais, mais écrasée sur coupe par le rasoir, d'aspect grumeleux, faisant songer à un précipité de protéine. Les coupes verticales médianes confirment la présence constante d'une dépression profonde qui confère à l'otolithe la forme d'un haricot. Dans le hile pénètre un prolongement de la plage sensible voisine, qu'ULJANIN tient pour nerveux et qui se retrouve sur les coupes. Les pièces « in toto » montrent un filet nerveux du nerf n° 3 pénétrant dans l'otolithe (voir KEFERSTEIN et EHLERS, p. 62). Les deux cellules sensibles ne seraient pas ciliées, quoique des trainées protoplasmiques siègent entre la plage ectodermique et l'otolithe.

La structure du statocyste de *D. mülleri* diffère de celle des organes de *D. gegenbauri* et *D. denticulatum* chez lesquels la vésicule est plus qu'une simple poche intratunical. Ces différences entre les statocystes ont renforcé l'opinion des auteurs que *D. mülleri* compte parmi les formes peu évoluées des Cyclomyaires (comme aussi la forme en U de l'anse digestive). L'étude de l'organe chez *D. rarum* que GARSTANG place avant *D. mülleri* serait intéressante.

NEUMANN a suivi le développement de l'organe chez *D. denticulatum*. L'organe apparaît comme une dépression de l'ectoderme, ainsi que le supposait ULJANIN ; les cellules secrètent des gouttelettes réfringentes dont la confluence crée l'otolithe. La confluence s'observerait même sur les otolithes d'adultes en blastogénèse.

Nous avons observé que cet otolithe rappelle celui de *Doliolum mülleri*, en plus compact cependant ; ses limites sont

nettes. Il n'est pas calcaire et résiste parfaitement à la fixation par les mélanges acides (Bouin acétique par exemple) de même qu'à une conservation prolongée ; les solvants des graisses utilisés lors des enchâssements ou du montage des préparations microscopiques ne l'altèrent pas. Il se colore très bien et uniformément par la cochenille et par l'hématoxyline ferrique. Il est possible que ce granule, élaboré par des cellules ectoblastiques, ne soit pas autre chose que de la tunicine <sup>(1)</sup> (cellulose) spécialement dense, quoique les tests au lugol, au chlorure de zinc iodé et à la liqueur de SCHWEITZER (LISON, 1953) soient négatifs.

Selon NEUMANN, la vésicule ne se détache jamais complètement de l'ectoderme et selon ULJANIN, elle ne serait même pas close. Chez une larve de l'espèce *denticulatum*, longue de 550 microns et encore enfermée dans son enveloppe, le statocyste s'esquisse comme une dépression de l'ectoblaste, dont les cellules dans la zone intéressée sont 2 à 3 fois plus élevées que celles du revêtement banal ; ces cellules, à protoplasme dense et à noyau rejeté à la périphérie constituent une cupule, ouverte largement vers l'extérieur, mais renfermant déjà un otolithe bien délimité et séparé des cellules, dont la forme est acquise et la dépression visible (fig. 90c). La cupule est achevée chez les individus de même taille, mais menant une vie libre. Toute relation avec l'ectoderme ne disparaît pas chez *D. gegenbauri* (fig. 90b) et dans le cas de *D. denticulatum*, où le statocyste se trouve coincé entre la cuirasse musculaire et la paroi pharyngienne, la couche musculaire est percée localement maintenant le contact de la vésicule avec l'ectoderme générateur. La vésicule est close, contrairement à l'opinion d'ULJANIN.

Le statocyste complètement constitué a un diamètre de l'ordre de 80 à 100 microns (150 selon KEFERSTEIN et EHLERS, p. 63). L'otolithe a une forme sphérique en première approximation (diamètre 40 à 50 microns), malgré la présence d'une profonde dépression du côté pharyngien.

L'épithélium de la vésicule est très aplati, soulevé de place en place par la présence d'un noyau ; autour se trouve une enveloppe hyaline, rappelant la tunique et surtout visible sur les coupes tangentielles. Le protoplasme apparaît comme un liséré interne, tandis que les noyaux volumineux, largement séparés, montrent de multiples granulations chromatiques. Par contre, la calotte opposée à la dépression de l'otolithe a la même structure que la plaque correspondante chez *D. mülleri*. Cette calotte se colore

---

(1) Selon BERRILL (1955, p. 131), la tunicine ferait défaut au *Doliolum*.

intensément ; elle se prolonge par des traînées protoplasmiques (filet nerveux ?), vers le hile de l'otolithe. A la calotte sensorielle arrivent trois rameaux du nerf 3, bien visibles du côté supérieur et interne de l'organe.

En conclusion, chez les espèces *gegenbauri* et *denticulatum*, le statocyste a donc acquis une forme et une structure plus compliquées que chez l'espèce *mülleri*. La plaque sensorielle ectoblastique invaginée est maintenant enfermée dans une vésicule à paroi cellulaire et non plus seulement dans une lacune du manteau ; dans le cas particulier des nourrices de *D. denticulatum*, l'organe occupe même une position profonde, sous la musculature.

### Conclusions du chapitre VI

Le développement de l'œuf de *Doliolum* est calqué sur celui d'un œuf d'Ascidie modérément chargé de vitellus. Le *Doliolum* est de tous les Thaliacés la forme dont l'embryogénèse précoce rappelle le plus celle des Ascidiacés fixés. La larve ou plus exactement l'embryon est un stade têtard parfaitement caractérisé chez *Doliolum mülleri*. On peut l'y ramener facilement chez *D. denticulatum*.

Dans le détail, le têtard de *Doliolum* se distingue de celui de l'Ascidie par quelques simplifications de structure. Par exemple, les organes des sens du têtard d'Ascidie lui font toujours défaut. BERRILL (1955) a expliqué leur absence par la disparition de tout instinct de recherche d'un substrat de fixation ; il semble vraisemblable, si ces organes ont jamais existé, que leur absence reflète la tendance accusée chez *Doliolum denticulatum* à un escamotage du stade larvaire par condensation de l'embryogénèse.

Résumons nos observations sur la structure du têtard :

a) *L'ectoblaste* ne montre rien de particulier jusqu'au moment de la métamorphose.

b) *L'ébauche neurale* occupe la région dorsale du céphalotéron et ne pénètre jamais dans la queue. Le tube médullaire résulte, comme chez tous les Chordés, de l'invagination d'une plaque neurale suivie d'une suture des lèvres. La cavité est primitive, restant réelle au moins dans la portion antérieure ; il n'y a jamais de dilatation ampullaire.

c) *L'endoblaste* est un massif à cavité virtuelle, puis réelle ; il est également limité au seul céphalotéron et n'a pas de prolongement caudal.

d) Le mésoblaste est localisé à la limite du tronc et de la queue ; il enveloppe endoblaste et chorde et s'interpose entre ces deux organes. Ses interventions seront multiples.

Chez *Doliolum mülleri*, à un niveau du développement s'intercalant entre le second embryon d'ULJANIN et le premier des nôtres, la portion comprise entre endoblaste et chorde se gonfle en une vésicule où plonge la chorde et où se repèrent deux petits amas caractéristiques de mésoblaste. D'autres cellules semblent passer dans l'enveloppe folliculaire. La vésicule, mis à part les petits amas de mésoblaste, ne contient rien qui soit mis en évidence par les réactifs histologiques usuels. C'est une poche gorgée de liquide, différant par l'aspect et la position de l'éléoblaste du Pyrosome. Elle est de plus propre au seul *D. mülleri* et ne se voit ni dans les larves de NEUMANN, ni dans celles de notre seconde espèce. Chez *D. denticulatum*, la même région reste massive et ses cellules ne montrent aucune surcharge en vitellus.

En dehors de la vésicule et déjà au stade neurula, le mésoblaste flanquant la chorde, chez l'espèce *D. mülleri*, se différencie en cellules musculaires striées. Il est vraisemblable que l'embryon, engoncé dans son enveloppe larvaire ne nage pas et n'est capable que de mouvements limités. Chez *D. denticulatum*, les cellules mésoblastiques n'esquissent aucune différenciation.

Dans l'anneau mésoblastique enveloppant l'extrémité postérieure du massif endoblastique se délimite un nodule ventral spécialisé, qui marque la place de l'abdomen présomptif et qui jouera un rôle important dans l'organogénèse.

Nos trois neurulas de *D. mülleri* possèdent en outre un petit nombre de paires de cellules mésoblastiques disposées le long du tube neural et qui n'ont pu être retrouvées dans la seconde espèce, aux stades plus avancés ; elles y sont peut-être l'amorce des anneaux musculaires.

e) La chorde de *Doliolum mülleri* riche d'une quarantaine de cellules est typique ; celle de *D. denticulatum* subit un début de gonflement cellulaire, mais ne s'organise jamais en file de cellules. L'appendice caudal de *D. mülleri* est achevé au stade neurula et atteint une taille de 700 à 800 microns, soit 3 à 4 fois celle du tronc avant métamorphose, celui de *D. denticulatum*, plus modeste, ne répond qu'au tiers de la longueur du corps mais continue temporairement de grandir tandis que l'oozoïde se métamorphose.

Le plan de répartition des ébauches présomptives des divers tissus dans l'œuf de *Doliolum* n'est sans doute pas sensiblement

altéré par rapport à celui de l'œuf d'Ascidie. Les seules différences portent sur l'absence des neuroplasme et endoblaste de l'appendice caudal. L'arrêt rapide de la différenciation des tissus de la queue chez *D. denticulatum* est l'expression d'une propriété intrinsèque des protoplasmes après poussée de l'organe.

En conformité avec ce que l'on observe chez les Ascidies, la métamorphose n'intéresse que le céphalotéron ; l'appendice caudal est condamné à disparaître. L'organogénèse intéresse tous les tissus :

a) *L'ectoblaste* présente plusieurs zones spécialisées. L'une antérieure est rejetée vers le dos et correspond au siphon buccal. Une seconde, ventrale, apparaît en regard du nodule mésoblastique (voir ch. suivant). Deux autres se révèlent latéro-dorsalement à l'extrémité postérieure du céphalotéron sous forme d'invaginations péribranchiales (*D. denticulatum*). Les ouvertures confluent secondairement en un siphon cloacal médiodorsal. Ces invaginations péribranchiales d'ampleur peu importante au début fusionnent en une cavité cloacale qui occupera le 1/3 postérieur du corps et aura des relations de voisinage intime avec l'anse digestive comme chez le blastozoïde de *Pyrosoma* mais non comme chez les Ascidiacés. Il n'existe pas de véritables cavités péribranchiales ; leur présence paraît incompatible, pour des raisons mécaniques, avec la vie pélagique active du *Doliolum* dont la nage est basée sur le principe de la réaction.

b) *L'ébauche neurale* se ferme ; le neuropore disparaît sans laisser de trace et le tube médullaire se soude au pharynx, créant l'organe vibratile, avant que le siphon buccal ne s'annonce et que la cavité pharyngienne soit creusée dans le massif endoblastique. Comme dans le cas du cyathozoïde et probablement des Ascidies, *le complexe neural de l'adulte se forme entièrement aux dépens du tube médullaire de la larve*. Mais comme nous l'avons fait remarquer plus haut, ni la vésicule, ni les organes des sens de la larve d'Ascidie n'apparaissent. L'assimilation que l'on pourrait faire du statocyste de l'adulte à celui de la larve reste gratuite : ces deux organes diffèrent non seulement par le moment de leur apparition, mais encore par le mode de formation, la structure, la position et le tissu générateur. On ne trouve pas trace du ganglion viscéral ; en arrière, l'ébauche neurale ne se faufile pas sous le siphon cloacal et est rapidement un cordon plein, assimilable par sa position et sa structure indifférente au cordon dorsal des Ascidiacés ; il ne tarde pas à disparaître. Le neuropore est à peine fermé que le complexe neural de l'adulte

s'esquisse ; il se forme selon les normes communes à tous les Urochordés. Le ganglion prend une ampleur remarquable après dégénérescence des viscères. La glande neurale se réduit à un petit amas de cellules ; très rapidement, elle a perdu tout rapport avec l'organe vibratile et la cavité pharyngienne, auxquels elle n'est reliée que par un cordon plein et grêle. Cette disposition, commune à toutes les espèces de *Doliolum* examinées, n'a jamais été signalée chez d'autres Tuniciers.

c) *L'endoblaste* se répartit entre les constituants définitifs du complexe digestif : cavité pharyngienne porteuse de l'endostyle, de deux épocardes creux, puis massifs, sans réserves vitellines, anse digestive avec oesophage, estomac, intestin, glande pylorique.

d) *Le mésoblaste* postendoblastique n'intervient pas, sinon comme source de globules sanguins (ULJANIN) rares du reste et plus vraisemblablement comme pseudo-vitellus après histolyse.

La portion troncale du mésoblaste (*D. denticulatum*) s'avance le long des flancs et donne successivement tous les anneaux musculaires dans lesquels nous distinguons quatre anneaux buccaux, deux anneaux troncaux vrais et trois anneaux cloacaux.

Le nodule mésoblastique repérable du côté ventral et postérieur du tronc reste en place après résolution du reste du mésoblaste en anneaux musculaires. Il est logé en arrière de l'endostyle et marque la place de l'abdomen. La cavité virtuelle qui y siégeait devient réelle et évolue en *cavité péricardique* ; la paroi profonde différenciera successivement une vésicule supracardiaque et le cœur. *Le complexe cardiopéricardique est d'origine mésoblastique* et, comme chez la Claveline (DE SÉLYS-LONGCHAMPS, 1939-1940), sa cavité a la valeur d'un coelome quoique se développant plus tardivement que chez l'Ascidie, alors que l'anneau mésoblastique s'est dispersé. La conception de l'origine endoblastique du cardiopéricarde postulée par NEUMANN est donc à rejeter. Le cœur a la structure d'un cœur de Tunicier. La vésicule supracardiaque s'aplatit secondairement et forme un épithélium mince, de surface variable selon les individus et accolé au raphé cardiaque. Le cardiopéricarde maintient des relations étroites avec les épocardes et les cordons cloacaux qui interviennent dans l'édification du stolon (ch. VII).

Le *Doliolum* peut être comparé à une Ascidie réduite à peu près à ses siphons et à la région interosculaire. Cette région est étendue dès les premiers signes de l'organogénèse et s'allongera au cours de la métamorphose jusqu'à mise en opposition des



siphons. Si les organes qui se forment sont homologues de ceux de l'Ascidie, la déviation vers la vie pélagique s'affirme précocement alors que les différents feuillets viennent d'achever leur mise en place.

De plus, la comparaison des trois larves connues, *D. mülleri*, *D. denticulatum* (Atlantique S) et *D. denticulatum* (Méditerranée, Atlantique moyen) permet de percevoir une évolution vers la disparition du stade larvaire libre, avec suppression ou arrêt du développement d'organes larvaires, c.-à-d. une condensation ontogénique du développement. Ces tendances impliquent une accumulation de vitellus dans les œufs de la dernière espèce, à larve massive.

### Résumé du chapitre VI

Le développement embryologique et l'organogénèse des *Doliolidae* ont été suivis sur des individus de tous les âges comprenant les neurulas de *Doliolum mülleri* et une série complète de larves non encore décrites et attribuées à *D. denticulatum*. Les larves de *D. denticulatum* étudiées par NEUMANN appartiendraient à l'espèce *gegenbauri*.

L'ontogénèse, calquée sur celle des Ascidies, conduit dans nos deux espèces à un embryon à faciès de têtard d'Ascidie ovipare. L'embryon de *D. denticulatum* est presque anoure : les cellules chordales se vacuolisent mais ne se rangent pas en une file ; les cellules musculaires de la queue restent au stade de mésoblaste ; il ne se forme pas de vésicule caudale. La queue de *D. mülleri* possède chorde et muscles striés.

L'ébauche neurale de l'embryon se constitue comme celle des autres chordés ; elle fait toujours défaut à la région caudale. Il n'apparaît ni ampoule, ni organe des sens, mais le complexe ganglionnaire de l'adulte se développe comme chez les Ascidiacés ; l'organe vibratile est indépendant du neuropore. La glande neurale dégénère avant la libération de l'animal de ses enveloppes ovulaires. Le « *nervus branchialis* » d'ULJANIN n'existe pas.

Le cardiopéricarde est d'origine *mésoblastique* et non *endoblastique* et se développe à côté du mésoblaste stolonial.

L'endoblaste forme la cavité pharyngienne et l'anse digestive et envoie dans l'abdomen deux expansions creuses, puis massives, les *épicardes*.

La cavité cloacale se constitue aux dépens de deux invaginations péribranchiales symétriques qui fusionnent secondairement.



## Chapitre VII

### LE STOLON PROLIFERE DU DOLIOLUM

#### Aperçu bibliographique.

L'organe en rosette auquel KEFERSTEIN et EHLERS attribuaient une fonction excrétrice est en réalité, comme GROBBEN l'a démontré, un stolon où se forment les ébauches des diverses souches blastogénétiques du *Doliolum*.

La structure du stolon, l'origine et le sort de ses constituants ont fait l'objet de plusieurs études, mais les conclusions des auteurs sont très divergentes. Le tableau 1 emprunté à BRIEN (1948) les résume.

TABLEAU 1

DESTINEES ORANOGENETIQUES DES EBAUCHES DU STOLON

Cordons	d'après NEUMANN	d'après ULJANIN	d'après GROBBEN
1) mésodermique	système nerveux	cardiopéricarde et mésoderme (hémocoele)	système nerveux et mésoderme
2) cloacaux			
internes	pharynx et cœur	système nerveux	cloaque
réunis			
externes	muscles	muscles	
3) pharyngiens	organes génitaux		pharynx
internes		pharynx	
réunis			
externes		organes génitaux	
	cloaque se formant par invagination ectodermique.	cloaque se formant par invagination ectodermique	

Le manque d'accord entre les auteurs peut s'expliquer par la difficulté de réunir un matériel suffisamment abondant de larves jeunes, par la petitesse des ébauches et par l'entassement des tissus.

Dans son travail de pionnier, GROBBEN a déterminé la présence, dans le stolon de ses plus jeunes larves, de huit constituants distincts, deux impairs placés entre trois paires latérales étagées, la paire de bandelettes inférieures dérivant de la paroi pharyngienne, la paire de bandelettes moyennes de la paroi cloacale. L'origine des autres n'a pas été déterminée.

Selon ULJANIN, dans la constitution du stolon, les organes principaux de l'oozoïde (nourrice) interviennent, c'est-à-dire l'endoderme, la paroi du cloaque, le mésoderme, l'ectoderme de la larve.

La formation du stolon est précoce. Deux extroflexions *pleines* de la paroi pharyngienne apparaissent en arrière et ventralement, s'allongent, contournent le cœur et vont rejoindre une plage mésodermique localisée contre l'ectoderme ventral. Bientôt deux évaginations de la paroi cloacale inférieure, plus grêles que les cordons pharyngiens, viennent se placer derrière ceux-ci. Le stolon comprend à ce moment cinq cordons en regard desquels l'ectoderme s'est épaissi.

La structure se complique bientôt par allongement et *replioement* du côté de la cavité cloacale des cordons cloacaux (cordons externes et cordons internes réfléchis). Sept ébauches constituent désormais l'organe ; les connexions avec les parois pharyngienne et cloacale disparaissent. Le stolon se place sous le cœur. Le mésoderme se déplace, atteint la face ventrale du cœur et occupe l'axe central du stolon. Les cordons pharyngiens se subdivisent à leur tour.

Durant la blastogénèse, le stolon croît et, GROBBEN l'avait déjà observé, se découpe sans arrêt, grâce à des étranglements transversaux successifs, en *probourgeons* (« Urknospen ») qui rampent (pseudopodes) sur les flancs de l'animal pour venir se placer sur l'appendice dorsal où, par des contractions ultérieures, les *probourgeons* donnent naissance aux *bourgeons vrais* (ULJANIN).

Les bourgeons vrais se rangent en premier lieu le long des bords de l'appendice dorsal et deviennent les gastérozoides et, en second lieu, se disposent sur la face dorsale du même appendice et deviennent les phorozoides. L'appendice s'allonge et atteint 7 à 8 fois la taille de la nourrice. Les bourgeons sont fixés par une sorte de pédoncule muni d'une sole à l'ectoderme épaissi de la nourrice. Sur le pédoncule du phorozyoïde en organogénèse se dépose un probourgeon qui, par divisions transversales successives, donnera les bourgeons sexués ou gonozoïdes. Contraire-

ment à l'opinion de GEGENBAUR, ce probourgeon et sa descendance ne sont pas formés par le phorozoïde.

La destinée des diverses ébauches dans le cours de l'organogénèse a été résumée dans le tableau 1. L'ébauche neurale ne tarde pas à se concentrer dans la région opposée à la sole de fixation, qui devient ainsi la région dorsale. L'ébauche s'amincit à ses extrémités et se renfle dans sa partie moyenne. L'extrémité antérieure s'abouche au pharynx (créant secondairement l'organe vibratile) et met cette cavité en communication avec le corpuscule sous-ganglionnaire (glande neurale) apparu dans la région moyenne. La région postérieure forme le nerf postérieur, branchial. Le processus est parallèle à celui observé sur la larve (ULJANIN, p. 95) ; il est identique dans les différents bourgeons (p. 98).

Les recherches ultérieures sur la blastogénèse sont dues à NEUMANN (1906 et 1935) qui s'estime en accord avec GROBBEN et ne retrouve pas les divisions et fusions compliquées décrites par ULJANIN.

Le stolon se signale d'abord par une plage mésodermique ventrale et postérieure observée par NEUMANN sur une larve de taille maximum ; cette plage se distingue par son protoplasme plus dense (1906, p. 127) du mésoderme banal dont elle se détache précocement (ULJANIN). De part et d'autre de l'ébauche massive cardiopéricardique se disposent les évaginations pharyngiennes et cloacales étroitement en contact. La formation des premières n'a pas été observée par NEUMANN. En arrière et ventralement, par rapport au péricarde, se trouve le mésoblaste stolonial. Plus tard, les évaginations cloacales primaires probablement par divisions donneront les cordons cloacaux secondaires.

L'ébauche cardiopéricardique d'origine endoblastique évolue : la paroi ventrale du péricarde s'épaissit et s'avance jusqu'à l'ectoderme ; le cœur occupe sa position définitive au dessus du stolon ; juste en arrière se place la plage mésodermique qui se glisse entre les cordons latéraux.

Ainsi se forme le stolon avec huit ébauches.

La principale modification ultérieure sera la fusion des cordons cloacaux secondaires en une masse médiane séparant les ébauches mésodermique et cardiopéricardique. L'ébauche mésodermique devient énorme.

Le stolon finit par faire hernie du côté ventral de la nourrice. Il s'allonge et se segmente grâce à des constrictiones de l'ectoderme (p. 140) en bourgeons qui sont transportés par les phoro-

cytes (KOROTNEFF), cellules amiboïdes observées déjà par BARROIS (1885) chez *Anchinia* et KOROTNEFF (1891) chez *Dolchinia*, le long du flanc droit de la nourrice jusqu'à l'appendice dorsal. Selon NEUMANN, il n'y a de probourgeons subissant des divisions ultérieures que dans le cas particulier du gonozoïde.

Ces bourgeons ont une polarité marquée extérieurement par la structure de l'ectoderme, plus pointu à l'extrémité distale qu'à l'extrémité proximale, aplati du côté de la nourrice, bombé sur la face opposée, externe. L'ébauche neurale après la migration du bourgeon marquera la face dorsale. Le bourgeon est polyvalent et donnera naissance à l'un des trois types de blastozoïdes.

L'ébauche neurale se concentre dans la région dorsale et antérieure du blastozoïde et se différencie en ganglion, glande neurale, canal neural et organe vibratile. NEUMANN est ici en accord avec ULJANIN.

*Remarque :*

En 1903-1904, KOROTNEFF, à l'occasion de l'étude d'un nouveau fragment d'appendice dorsal de *Dolchinia mirabile* (*Dolioletta chuni*, FEDELE), a examiné la structure du stolon de *Doliolum denticulatum*. S'adressant à des individus âgés, où les constituants du stolon étaient séparés des tissus générateurs, il y reconnaît trois plages superposées impaires, génitale, nerveuse et mésoblastique, deux paires de plages latérales, cloacales et pharyngiennes.

En conclusion, la formation du stolon a pu être étudiée sur deux espèces de *Doliolum*, *D. mülleri* (ULJANIN) et *D. denticulatum* (NEUMANN). Les interprétations des auteurs sur la valeur et le nombre des constituants du stolon sont divergentes ; certains de ces désaccords reflètent les opinions prévalant à leurs époques respectives (ex. : origine du cardiopéricarde) ; d'autres sont liées à la qualité du matériel et à l'existence dans les séries d'embryons de graves lacunes indépendantes de la volonté des chercheurs.

La nécessité de reprendre l'étude de cette question a été soulignée à différentes reprises (BRIEN, 1928, 1948 ; DAWYDOFF, 1925 ; BERRILL, 1936, 1951, 1955), en raison de son intérêt pour la compréhension de la phylogénèse des *Doliolidae* et de leurs relations avec les Pyrosomes et les Salpes.

*Observations personnelles*

Ces observations ont porté sur les individus de *Doliolum denticulatum* ; nos spécimens de *Doliolum mülleri* étaient trop jeunes ou trop avancés, outre que la taille réduite et la compacité des tissus n'en facilitaient pas l'étude.

§ 1. — *Mise en place des ébauches du stolon.*

La mise en place des ébauches constituant le stolon se fait par étapes.

Nous avons vu au chapitre VI, que la cavité pharyngienne, dans sa portion postendostylaire, s'était évaginée pour former les épocardes (fig. 69), diverticules creux qui se disposent obliquement de part et d'autre d'un nodule mésoblastique (fig. 75a) creusé secondairement de la cavité péricardique (fig. 76).

Les épocardes, dont la cavité disparaît par accollement des parois, sont au départ des cordons de section uniforme, larges de deux cellules et courts par suite de la réduction de l'abdomen. Peu à peu, leur extrémité libre se renfle tandis que leurs connexions avec la paroi pharyngienne s'étranglent et se pédiculisent, quand l'animal a encore ses siphons rejetés vers le dos et est toujours en organogénèse. La rupture survient avant la libération de l'oozoïde et le seul indice de la liaison passée sera l'aspect effilé de l'extrémité interne des cordons épocardiques.

Pendant ce temps, la cavité péricardique s'amplifie en se retirant en profondeur et l'espace qu'elle abandonne est occupé par la portion postérieure du massif mésoblastique primitif (fig. 80, c. sag.). Le mouvement s'arrêtera quand la cavité péricardique sera dorsale par rapport au stolon.

L'ectoblaste, en regard du mésoblaste et des épocardes, s'est tuméfié. Ses cellules, même chez les embryons et « a fortiori » chez les adultes, sont plus élevées et ont le protoplasme dense alors que les cellules de l'ectoblaste banal ont le protoplasme vacuolaire et comme spumeux. Elles forment un tronc de cône, proéminent dans l'espace hémocoelien, et venant s'appliquer contre l'élément mésoblastique et les massifs épocardiques. Cette disposition caractéristique de l'ectoblaste ne se modifiera pas tant que le stolon restera interne, c'est-à-dire pendant toute la période de préblastogénèse.

Quand la forme en tonnelet du *Doliolum* devient reconnaissable (fig. 71 et 72) — alors que les épocardes se pédiculisent

et que la cavité péricardique s'accuse —, la paroi cloacale émet de chaque côté et en dessous des stigmates inférieurs, deux cordons pleins et grêles, de deux cellules d'épaisseur (fig. 91). Ces deux cordons viennent se placer en arrière et parallèlement aux épicarides, laissant le massif mésoblastique médian.

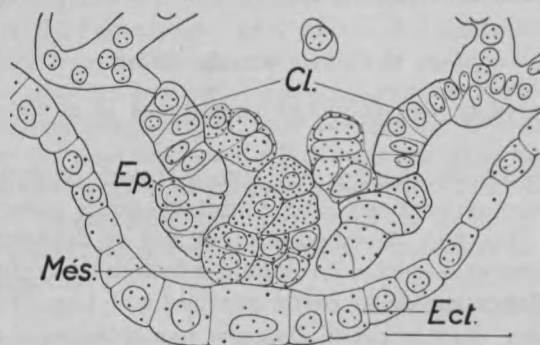


Fig. 91

Coupe frontale oblique de la région stoloniale d'un oozoïde de *Doliolum denticulatum* à un stade compris entre ceux des fig. 72 et 73. La coupe montre notamment les cordons cloacaux (Cl.) près des épicarides (Ep.) et du mésoblaste (Més.) ; la coupe passe en arrière du cardiopéricarde ; Ect. : ectoblaste. — Echelle : 25 microns.

Ces cordons cloacaux ont été observés par NEUMANN (fig. « in toto », pl. XIV, 1906). On les retrouve, sur coupes transversales sérieées, distincts des épicarides. Entre leurs origines respectives vient s'interposer le péricarde.

En conclusion : l'apport successif d'ébauches variées a donné un ensemble constitué d'un massif axial de mésoblaste, flanqué des épicarides massifs et des cordons cloacaux et surmonté de la cavité péricardique ; en regard de ces ébauches siège la plage d'ectoblaste épaissi. Sur cette structure de base s'édifiera le stolon prolifère.

Quand la taille de l'individu dépasse 400 microns, le péricarde a acquis une section triangulaire ; la pointe du triangle se poursuit dans l'axe mésoblastique. Les deux régions se reconnaissent à leur histologie : cellules à protoplasme clair et noyau chargé de gros grains chromatiques pour le tissu péricardique, cellules

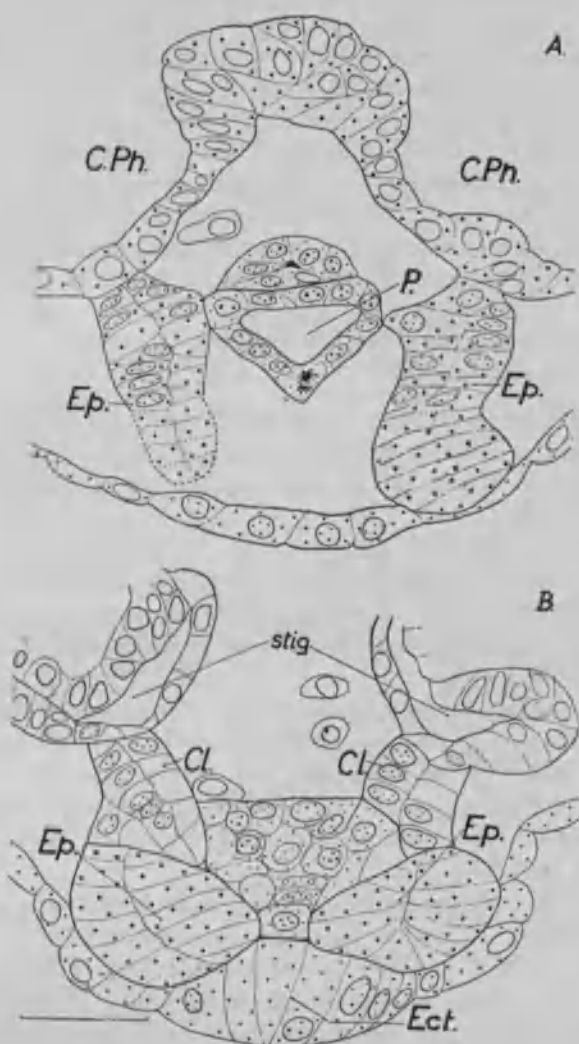


Fig. 92

Coupes frontales dans le stolon en formation d'un *Doliolum denticulatum*, long de 525 microns et toujours enfermé dans ses enveloppes. La queue est courte et insérée obliquement sur le tronc, mais les siphons ne sont pas encore en opposition. — a) La coupe intéresse la région postérieure de la cavité pharyngienne (C.Ph.), les épocardes (Ep.), la cavité péricardique (P.) surmontée de l'ébauche de la vésicule supracardiaque; b) la coupe pratiquée plus en arrière, montre le bord ventral des stigmata inférieurs (stig.), les cordons cloacaux (Cl.), l'extrémité distale des épicarides (Ep.) coinçant le massif mésoblastique axial et l'ectoblaste épaissi (Ect.).

Echelle : 25 microns.

à protoplasme dense et granuleux et noyau peu distinct et porteur d'un gros nucléole pour le mésoblaste.

La disposition des différents cordons peut s'étudier sur des coupes transversales de l'abdomen. Du côté antérieur (fig. 92a) se voient les épicarques reliés au pharynx par de simples pédicules (longs de 8 microns) très amincis et encadrant la cavité péricardique. Quelques coupes (15 microns) plus en arrière, on remarque les deux épicarques renflés, le mésoblaste à protoplasme dense et l'ectoblaste épaissi (fig. 92b). Plus en arrière encore, les épicarques sont remplacés par les cordons cloacaux, flanquant également le mésoblaste.

En conclusion : le stolon comprend outre l'ectoderme, cinq cordons, quatre latéraux (endoblastiques et cloacaux) et un axial mésoblastiques. Ce stolon est toujours interne et d'ailleurs inachevé.

Quand l'individu approche de sa libération (longueur du tronc = 600 microns, queue à l'état de nodule sous-intestinal), la disposition des ébauches du stolon s'est modifiée par apport d'un nouveau constituant.

Par un processus qui n'apparaît pas clairement, mais semble être la conséquence d'une prolifération de la paroi péricardique, l'axe mésoblastique se dédouble. Du côté ventral et antérieur siège le mésoblaste initial ; du côté postérieur et parallèlement court le cordon que nous appellerons péricardique pour la commodité du langage.

Les coupes transversales pratiquées dans le stolon montrent :

a) en avant, la région cardiopéricardique différenciée avec péricarde, cœur et vésicule supracardiaque (fig. 81b) ;

b) dans la région antérieure du stolon, outre l'ectoblaste, le mésoblaste (Mes.), les épicarques (Ep.) et le massif péricardique (P.) (fig. 93a) ;

c) dans la région postérieure, viennent s'ajouter le cordon péricardique (P.) médian superposé au mésoblaste (Més.) et les cordons cloacaux (Cl.) latéraux (fig. 93b).

La disposition des ébauches est confirmée par les coupes frontales dans le stolon d'un individu au même stade de développement ; la fig. 93c montre la cavité péricardique (P.) au dessus des épicarques (Ep.) et surmontant le massif mésoblastique (Més.), lui-même collé à l'ectoblaste tuméfié (Ect.) ; la fig. 93d, correspondant à une coupe située au dessus et en arrière de la



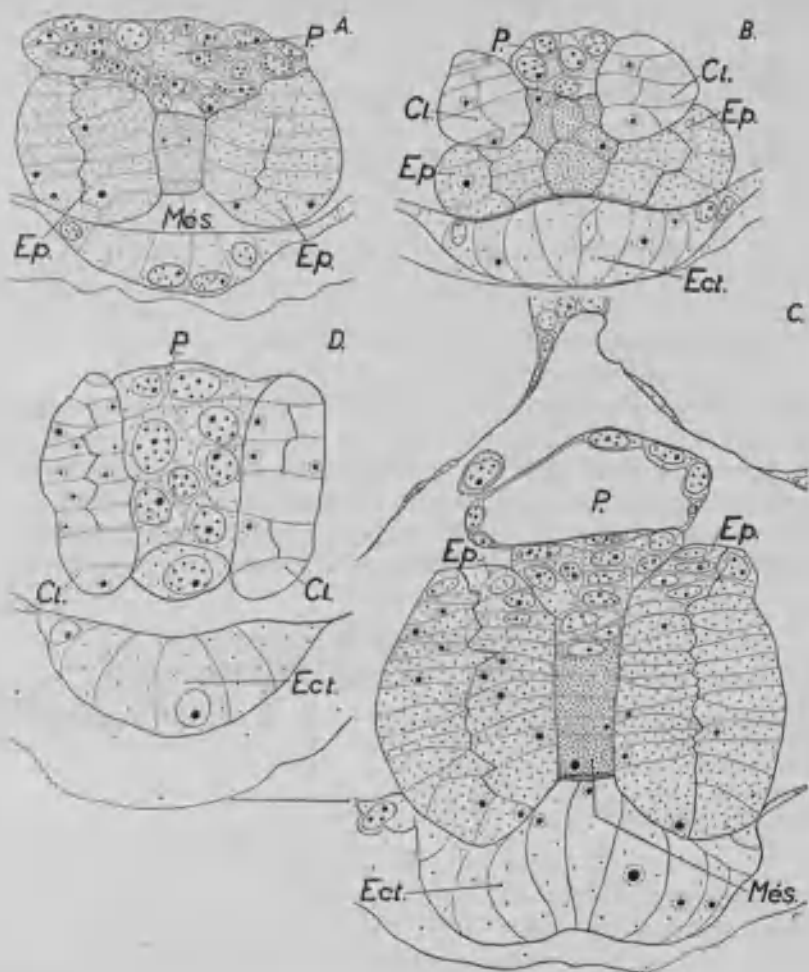


Fig. 93

a - b : coupes transversales dans le stolon d'un jeune oozoïde de *Doliolum denticulatum*, proche de la libération de ses enveloppes. — c - d : coupes frontales dans le stolon d'un second oozoïde de *Doliolum denticulatum* au même stade de développement. — a) Coupe dans la région antérieure du stolon passant par le cordon péricardique (P.), le cordon mésoblastique (Més.), les épocardes (Ep.). L'ectoblaste est épaissi; b) coupe dans la région postérieure du même stolon; aux autres ébauches se sont ajoutés les cordons cloacaux (Cl.); c) coupe dans le second stolon montrant les positions relatives de la cavité péricardique (P.), de son prolongement, du mésoblaste (Més.), des épocardes (Ep.) actuellement isolés et de l'ectoblaste (Ect.); d) coupe en arrière de la précédente montrant les cordons cloacaux (Cl.) isolés, de part et d'autre du cordon péricardique (P.). — Echelle : 25 microns.

précédente montre le cordon péricardique reconnaissable par sa structure histologique et les cordons cloacaux.

En conclusion : aux ébauches déjà en place est venu s'ajouter un élément supplémentaire, le tissu du péricarde.

§ 2. — *Disposition des ébauches du stolon.*

a) *Avant le début de la blastogénèse.*

La disposition générale des ébauches dans le stolon change encore quand l'oozoïde atteint 1 mm de longueur et 650 microns de diamètre et a une structure d'oozoïde achevé bien que ne menant pas encore une vie libre.

En coupe transversale (fig. 94) pratiquée à mi-hauteur, le stolon toujours incliné par rapport à l'axe du corps et long de 90 microns, nous donne une image exactement superposable à la fig. 9 de la pl. XV de NEUMANN (1906). Les limites entre

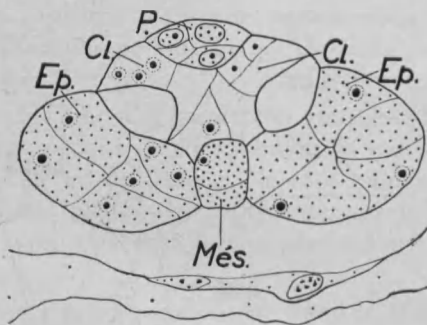


Fig. 94

Coupe transversale dans le stolon, à mi-longueur, d'un oozoïde jeune de *Doliolum denticulatum* long de 1 mm. — La fusion des cordons cloacaux internes est accomplie (Cl.). Latéralement se distinguent, bien délimités, les cordons cloacaux externes. P. : cordon prolongeant le péricarde ; Més. : cordon mésoblastique ; Ep. : épocardes à l'état de cordons massifs.

Même échelle que les fig. 93.

les ébauches, très nettes, révèlent la séparation des massifs péricardique et mésoblastique par l'avancée des cordons cloacaux qui forment désormais un septum transversal continu. Ces cordons cloacaux se sont en effet scindés en deux blocs internes et externes. Pour ULJANIN, cette duplication provient d'une pous-

sée suivie d'un repliement des cordons cloacaux primitifs ; pour NEUMANN, elle résulte de divisions cellulaires. Nous n'avons jamais observé ce repliement décrit par ULJANIN ; la duplication des cordons cloacaux, du reste tardive, résulte de l'activité mitotique et surtout d'un réarrangement cellulaire.

En conclusion, le stolon se révèle formé de 8 ébauches comme l'avaient observé GROBBEN et NEUMANN. Les cordons cloacaux internes confluent sur la ligne médiane. Si nos observations sont en accord avec celles de GROBBEN et NEUMANN au sujet des cordons pharyngiens et cloacaux, nous attribuons des valeurs différentes aux cordons péricardique et mésoblastique. Le cordon cardiaque de NEUMANN représente le cordon mésoblastique primitif ; son cordon mésoblastique est au départ en continuité avec le péricarde et le restera. En fait, il s'agit plutôt d'une question d'interprétation, puisque nos recherches ont permis de constater que l'une et l'autre ébauches dérivent du mésoblaste primitif larvaire.

#### b) Pendant la blastogénèse.

Quand la blastogénèse proprement dite est en train, le complexe formé par le péricarde et le stolon a achevé son mouvement de bascule esquissé déjà chez la larve. Les viscères sont résorbés et l'animal ne comprend plus comme organes que le ganglion, le cardiopéricarde et le stolon ; les sangles musculaires se sont hypertrophiées. Sur l'appendice dorsal commencent à se disposer les gastérozoides.

Pour l'étude, nous avons continué de préférer aux nourrices de *Doliolum mülleri*, généralement en médiocre condition, celles de *Doliolum gegenbauri* et de *Doliolum denticulatum*.

Juste en arrière du péricarde et en continuité avec lui, siège, masquée par le muscle V, la partie antérieure, renflée du stolon, tandis que la partie postérieure effilée de cet organe fait hernie ventralement entre les muscles V et VI. La comparaison des images « in toto » et des coupes sagittales et transversales permet de comprendre la modification de forme et de structure du stolon en blastogénèse. Le renflement interne est lié à l'hypertrophie du cordon péricardique qui devient plus important en volume que les autres ébauches réunies. En dessous du massif se retrouvent : le septum transversal formé par les cordons cloacaux internes, les cordons cloacaux externes et pharyngiens et le cordon mésoblastique très amenuisé (fig. 95 et microphotographie 96). En vue dorsale sur pièces « in toto », les cordons laté-

raux débordent légèrement l'amas péricardique médian tandis que le massif péricardique dépasse le tout vers l'arrière et rejoint le péricarde.

A mesure que l'on s'avance vers l'extrémité libre du stolon, l'amas péricardique s'amenuise proportionnellement beaucoup plus que les autres cordons, tout en représentant encore la moitié de la masse des tissus. Cette diminution se montre nettement sur les coupes sagittales (fig. 95).

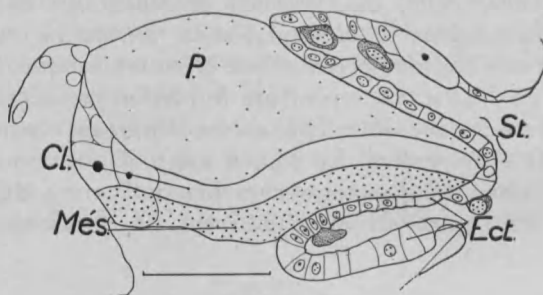


Fig. 95

Coupe sagittale du stolon (St.) d'une nourrice de *Doliolum gegenbauri* au moment où il fait saillie. — P.: ébauche d'origine péricardique; Cl.: septum transversal constitué par la fusion des cordons cloacaux internes; Més.: ébauche d'origine mésoblastique; Ect.: ectoderme enveloppant le stolon et produisant les phorocytes (cf. fig. 86). — Echelle: 25 microns.

L'ectoblaste toujours épaissi n'a plus la forme d'un ménisque, mais s'est invaginé avant de coiffer l'extrémité effilée du stolon; dans la duplicature annulaire, ouverte à l'extérieur, apparaissent les phorocytes, cellules amoeboïdes véhiculant les bourgeons jusqu'à l'appendice dorsal et les y fixant (gastérozoïdes et phoro-zoïdes). Les mêmes cellules remplissent un office identique dans le cas des gonozoïdes attachés au pédoncule ventral des phoro-zoïdes (NEUMANN).

Les bourgeons se détachent du stolon à la suite de constrictions transversales successives. ULJANIN considérait que les bourgeons détachés du stolon subissent une série de divisions supplémentaires lorsque, parvenus à la base de l'appendice dorsal, ils s'apprentent à prendre leur place. NEUMANN (et nos observations lui donnent raison) a repoussé cette opinion qui n'est valable que pour les bourgeons de troisième essaim (gonozoïdes) fixés

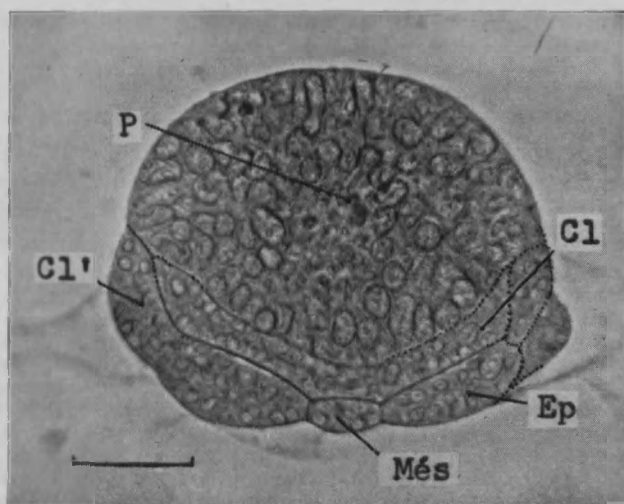


Fig. 96

Microphotographie de la coupe transversale d'un stolon de *Doliolum gegenbauri* passant par la région interne, renflée. Outre l'ectoderme, absent à ce niveau, s'observent 7 cordons ou blastèmes dans trois plans horizontaux successifs. — P : massif péricardique ; Cl : cordons cloacaux internes soudés, dont les cellules sont déjà épithélialisées et limitent une fente virtuelle ; Cl' : cordons cloacaux externes flanquant les cordons pharyngiens (Ep.) eux-mêmes disposés de part et d'autre du cordon mésoblastique (Més.).

Echelle : 25 microns.

sur les pédoncules des bourgeons de deuxième « migration » : on compte jusqu'à 30 individus issus de la division transversale du bourgeon en arc de cercle fixé précocement sur le pédoncule du phorozoïde. Le processus ne se manifeste que sur le phorozoïde développé et mangeur.

En conclusion, le stolon se strobilise par étranglements successifs. Les bourgeons destinés à devenir gastérozoïdes ou phorozoïdes gagnent leur place sans subir de divisions supplémentaires. Les gonozoïdes sont issus de bourgeons se divisant un grand nombre de fois avant de se développer.

### § 3. — Aperçu du développement des bourgeons.

Après leur séparation du stolon, les bourgeons, de forme ovoïde, sont transportés par les phorocytes le long du flanc droit de la nourrice jusqu'à la

base de l'appendice dorsal. De là, les futurs gastrozoïdes — bourgeons de première vague — se disposent sur deux doubles rangs, le long des bords de l'appendice et dessinent une sorte de V, à pointe antérieure et dont les branches portent des individus d'autant plus développés que l'on se rapproche de leur extrémité libre. On observe en principe toute la succession des stades de développement d'un bout à l'autre d'une rangée.

Les phorocytes contribueraient à former une sorte de sole de fixation, de nature placentaire, du bourgeon sur l'appendice (NEUMANN). Le nombre et la disposition des cellules laissent plutôt supposer que la sole dérive des cellules ectodermiques des deux éléments en présence et qui réagissent en devenant cylindriques. Le phorocyte ne serait alors qu'un ciment.

Chez *Doliolum mülleri*, les premiers gastrozoïdes sont en place et commencent à se développer alors que la nourrice n'a pas encore perdu ses viscères ; ces derniers s'atrophient cependant avant que ses gastérozoïdes ne deviennent fonctionnels et ne soient capables de suppléer à la déficience de la nourrice devenue simple organe locomoteur. Pendant l'intervalle, l'ensemble nourrice/bourgeons se nourrit aux dépens des réserves de la nourrice et très probablement des produits de la phagocytose des viscères dont on voit les fragments (endostyle) entourés d'un nuage de cellules.

Par la suite, les bourgeons de deuxième vague se disposent de part et d'autre de la ligne médio-dorsale de l'appendice et sur chaque pédoncule de fixation viendra se placer un bourgeon de troisième vague ou probourgeon de gonozoïde ; le probourgeon se fixe sur ce qui deviendra la face ventrale du pédoncule.

Cette partie de nos études a été grandement gênée par le manque de matériel convenable. La petitesse des bourgeons exige un matériel particulièrement bien fixé que seules fournissent les espèces *D. denticulatum* et *D. gegenbauri*. Les nourrices de *D. mülleri*, en médiocre condition, sont en général peu utilisables et nous n'avons pas eu la bonne fortune d'ULJANIN qui disposa d'une nourrice de *D. gegenbauri* à long appendice dorsal.

Au point de vue des gastrozoïdes, nous avons eu une série fragmentaire de stades.

Au point de vue des phorozoïdes, nous n'avons eu que de très petits bourgeons en cours de fixation ou des individus complètement formés et libres.

Au point de vue des gonozoïdes, outre les individus indépendants et actifs, nous avons observé la division du probourgeon et quelques stades de jeunes gonozoïdes.

Il subsiste par conséquent des hiatus considérables dans nos séries de blastozoïdes.

#### a) *Gastrozoïdes.*

Le bourgeon en migration montre sur pièces « in toto » deux régions reconnaissables à leur aspect histologique : l'une formée de cellules à gros noyaux finement granuleux, l'autre de cellules à protoplasme dense et à noyaux plus petits, souvent disposés en épithélium ; la première dérive du péricarde, l'autre groupe toutes les autres ébauches. La première se repère plus facilement et permet d'orienter les pièces. Toutes les ébauches au départ se retrouvent sur toute la longueur du bourgeon (cf. microphotographie 96).

Les bourgeons parvenus en place se fixent et changent de forme. La fixation se fait par accolement de deux plages de cel-

lules cylindriques ectodermiques, l'une appartenant au bourgeon, l'autre à la nourrice entre lesquelles se voient quelques cellules éparses répondant aux phorocytes. Au travers de cette sole placentaire, se feront les échanges nutritionnels. Le bourgeon se fixe apparemment par son pôle postérieur, se dresse perpendiculairement à l'appendice et devient globuleux.

La position du gastrozöide par rapport à l'appendice dorsal de la nourrice est telle que l'énorme siphon buccal, marquant la région antérieure du *Doliolum*, est tourné vers le haut, le complexe neural repoussé à l'opposé de la sole de fixation, l'anse digestive et les fentes branchiales, caractéristiques de la région postérieure du *Doliolum*, dirigées vers le bas.

A première vue, le gastrozöide se différencie des autres formes du *Doliolum* par l'ampleur de son siphon buccal et de la cavité pharyngienne, la réduction de la région neurale, la simplification de la musculature, la disparition de la cavité cloacale, la persistance du pédoncule de fixation. Cette différenciation et cette simplification sont secondaires, comme le démontre l'étude du développement.

Bien que notre matériel n'ait permis que l'étude de deux ébauches sur cinq, il montre cependant que l'organogénèse du bourgeon de gastrozöide débute comme celles des futurs phorozöides et gonozöides ; les trois bourgeons sont équipotentiels et leur organogénèse avancée est subordonnée à des facteurs extrinsèques parmi lesquels la quantité de matériel nutritif pourrait être déterminante (BRIEN, 1928). Les facteurs saisonniers (qualité de la nourriture liée à la nature du plancton, température, insolation) ne semblent pas déterminants d'après les bilans de capture.

Le sort de trois ébauches, mésoblastique, cloacales externes et pharyngiennes (épicaudiques) n'a pas été observé. Celui des deux dernières a été diversément interprété (voir Tableau 1) ; celui de la première est inconnu ; ni NEUMANN, ni ULJANIN n'ont pu le définir. Il ne nous paraît cependant pas exclu que cette ébauche mésoblastique puisse devenir le cardiopéricarde du blastozöide qui, selon NEUMANN, dériverait de l'endoblaste, comme chez l'oozöide, voire même le tissu sexuel ; notre matériel ne nous permet pas de nous prononcer sur cette hypothèse.

L'évolution des deux dernières ébauches, plus commodes à repérer, a pu être retracée.

Après la fixation du bourgeon par l'un de ses pôles, le massif d'origine péricardique reconnaissable à ses grosses cellules s'écarte de la base et tend à se placer à l'opposé. La fig. 97, coupe

sagittale oblique, révèle ce mouvement. La partie distale est renflée et montre l'ébauche d'une cavité axiale, la partie proximale est amincie. Le massif représente l'ébauche neurale et il se creuse d'une cavité. Chez l'oozoïde, il ne se forme pas à proprement parlé d'ampoule neurale comme chez les Ascidiacés ou dans le cyathozoïde ; chez le blastozoïde apparaît une cavité discrète

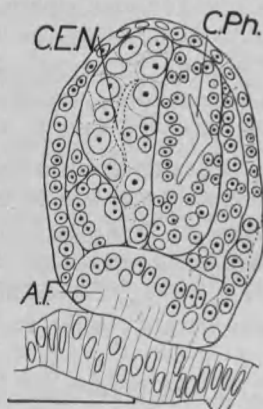


Fig. 97

Coupe sagittale d'un bourgeon de gastrozoïde montrant le mouvement de tassement vers le pôle apical de l'ébauche neurale. — C.E.N. : cavité de l'ébauche neurale ; C.Ph. : cavité pharyngienne ; A.F. : appendice de fixation (accolement des ectoblastes du bourgeon et de la nourrice).

Echelle : 25 microns.

autour de laquelle les cellules se rangent en un épithélium ; cette cavité semble se former par désagrégation de cellules axiales, car elle renferme des débris granuleux. Elle est visible sur les coupes transversales de quatre bourgeons voisins, de 20 à 30 microns de hauteur (fig. 98), mais ne tarde pas à s'estomper et l'organe redevient massif.

En dessous du massif neural, les mêmes coupes montrent une autre cavité axiale, de section semi-lunaire, bordée par un épithélium simple de petites cellules : la future cavité pharyngienne qui se creuse au sein du massif issu des cordons cloacaux internes. Cette cavité enserme le massif neural. La cavité, d'abord simple fente transversale, s'élargit et la paroi opposée au complexe neural s'évagine ; la section de la cavité prend la forme



d'un Y, la branche impaire répondant à l'endostyle, les deux autres à la cavité pharyngienne proprement dite (fig. 99). L'évolution ultérieure de cette cavité est calquée sur celle de l'organe homologue de l'oozoïde en métamorphose.

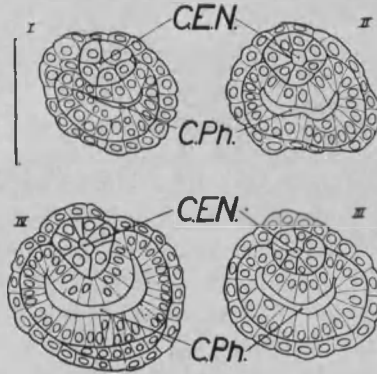


Fig. 98

Coupes transversales dans 4 bourgeons voisins sur l'appendice dorsal de *Doliolum denticulatum*. — C.E.N. : cavité de l'ébauche neurale ; C.Ph. : cavité pharyngienne ; l'endostyle ne se marque pas encore.

Echelle : 25 microns.

En conclusion : dans le bourgeon fraîchement fixé, les cellules de l'ébauche neurale (cordon péricardique) se disposent autour d'une cavité axiale, ou cavité neurale. L'ébauche se tasse à l'opposé de la sole de fixation. Les cellules de l'ébauche pharyngienne (cordons cloacaux internes) bordent une cavité réelle, étirée transversalement au début, s'amplifiant progressivement.

La série des coupes transversales (fig. 99) dans un blastozoïde de forme globuleuse, à pédoncule très court et d'une centaine de microns de hauteur témoigne déjà d'une organisation assez avancée.

La première figure (coupe proche de l'extrémité distale) montre un nodule triangulaire plein qui s'encastre dans les branches supérieures en forme d'Y de la cavité pharyngienne. Le nodule, par sa forme et sa structure, fait penser à la première ébauche du complexe neural de l'oozoïde. La portion la plus interne, à cellules régulièrement disposées, est strictement superposable à

l'amas cellulaire qui devient la glande neurale et l'appendice ventral de l'embryon. La portion externe est formée de cellules rangées en verticille autour d'un axe central.

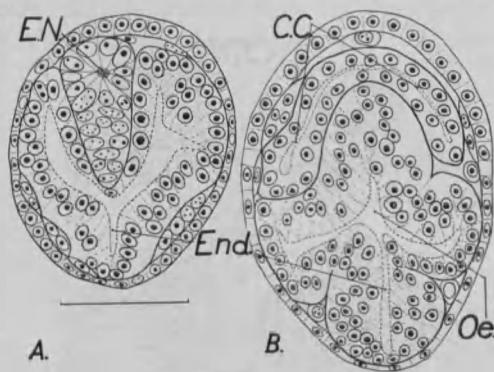


Fig. 99

Coupes transversales à deux niveaux d'un bourgeon de gastropode où les principaux organes sont reconnaissables. — a) Coupe au niveau de l'ébauche neurale (E.N.) ; on y reconnaît la future région ganglionnaire et la région de la glande neurale qui s'encastre dans la cavité pharyngienne où se voit l'endostyle (End.) ; b) coupe au niveau de la cavité cloacale (C.C.) et passant d'une part au ras de l'oesophage (Oe) et d'autre part au dessus du siphon cloacal. — Echelle : 25 microns.

La seconde figure, correspondant à un niveau inférieur, présente sur les côtés et à l'opposé de l'endostyle, deux fentes dirigées vers une invagination de la paroi ectodermique. Ces deux fentes s'y jettent un peu plus bas et représentent les cavités péribranchiales ouvertes dans le siphon cloacal. Entre les deux cavités péribranchiales se loge la section d'un tube vertical ouvert vers le bout dans la cavité pharyngienne mais terminé en coecum vers le bas ; ce tube représente l'anse digestive débouchant dans la cavité pharyngienne au niveau de l'oesophage, mais non encore courbé en U. L'anus est imperforé.

Les coupes, au niveau inférieur, passent par la future anse digestive et par la région post-endostyloire, correspondant peut-être à la région cardiaque.

De part et d'autre de l'anse digestive, la cavité pharyngienne s'avance à la rencontre des invaginations cloacales ; à ce niveau se perceront les deux rangées de stigmates.

En conclusion : la cavité neurale s'estompe rapidement et l'ébauche neurale montre deux régions externe et interne répondant aux futurs ganglion et glande. L'endostyle s'est formé et les parois pharyngiennes s'avancent à la rencontre des parois péribranchiales. Le siphon cloacal est déjà impair.

Chez les individus plus grands, la forme générale reste la même, à la taille près.

Le pédoncule très court du début s'est allongé ; il est limité par l'épithélium ectoblastique et contient une vaste cavité hémocoelienne pauvre en cellules. Au dessus du pédoncule se trouve le corps proprement dit dont la forme est encore celle d'un *Doliolum*. Du côté ventral s'aperçoit la rainure endostylaire terminée en culs de sac aux deux extrémités. Au dessus d'elle, la cavité pharyngienne avec l'ébauche d'un siphon buccal tout à fait antérieur, l'anse digestive en U comprise entre les expansions pharyngiennes et cloacales. Si le siphon cloacal est toujours peu marqué, ses cavités s'avancent nettement vers l'avant et dorsalement. La région dorso-antérieure, en avant de l'oesophage, est occupée par l'ébauche neurale massive et de section triangulaire. En fait, seuls le pédoncule et la position couchée de l'anse digestive annoncent le gastrozoïde.

Peu à peu la structure du gastrozoïde se précise. Son évolution est du type régressif. Après une période d'organogénèse semblable à celle des autres formes, intervient « un coup de barre » qui conduit à un individu profondément modifié.

La fig. 100 est la coupe sagittale d'un individu au seuil de cette transformation qui s'annonce par la migration du siphon buccal vers la face endostylaire et celle de l'ébauche neurale à l'apex de l'individu. Quant à l'endostyle, au début parallèle à l'anse intestinale et au grand axe de l'individu, il pivotera et deviendra perpendiculaire, en dessous d'un énorme entonnoir buccal où se retrouvent les 10 lobes buccaux très espacés. Dans la fig. 100, une plicature apparaît entre l'oesophage et le cul de sac postérieur de l'endostyle ; elle correspond au raphé rétro-pharyngien ; l'ébauche neurale ne s'est pas encore mise en relation avec la cavité buccale quoiqu'elle en soit proche. L'appendice ventral de la glande neurale est visible et déprime fortement la paroi dorsale du pharynx (cf. fig. 77).

Le siphon cloacal discret à l'origine s'amplifie et devient tellement béant que pratiquement la cavité cloacale disparaît et que

l'anus et les fentes branchiales débouchent directement à l'extérieur.

L'abondant mésoblaste de l'hémocoèle se réduit ; deux muscles grêles, répondant à l'anneau VII des autres blastozoïdes, sont seuls en place avec les sphincters. Tous les autres font défaut et les sphincters disparaissent secondairement. Les éléments figurés du sang sont rares. On peut admettre que les cellules du mésoblaste sont utilisées comme pseudovitellus.

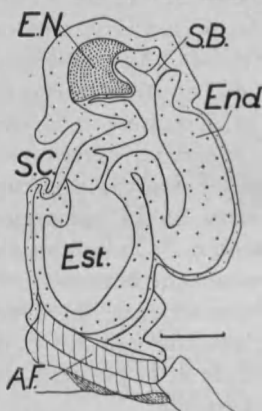


Fig. 100

Coupe sagittale d'un bourgeon avancé de gastrozoïde. Les ébauches des principaux organes sont reconnaissables. — E.N. : ébauche neurale, avec son expansion (glande neurale) encastrée dans le pharynx ; End. : endostyle ; S.B. : siphon buccal ; S.C. : siphon cloacal ; Est. : estomac ; A.F. appendice de fixation où les deux feuillets ectoblastiques du bourgeon et de la nourrice sont étroitement accolés. — Le pédoncule de l'organisme définitif ne s'est pas encore développé. — Echelle : 25 microns.

A mesure que l'individu se développe, sa taille grandit, ses organes se différencient et il devient fonctionnel. La plupart des organes, endostyle, fentes branchiales, anse digestive et cardiopéricarde sont identiques par la structure sinon par la position aux organes correspondants de l'oozoïde. D'autres, cités plus haut, font défaut secondairement. Le complexe neural simplifié offre la même disposition que chez les autres formes : a) un court coecum cilié, ouvert dans le pharynx par l'organe vibratile, conduit à un cordon court et grêle, de quelques cellules

espacées répondant au canal de la glande du Pyrosome et des Ascidiacés, mais plein comme chez l'oozoïde ; b) ce cordon aboutit à une sorte de verrue pendue sous le ganglion et en avant, correspondant à la glande neurale et exactement semblable, à la taille près, à ce que l'on voit chez la nourrice (cf. fig. 87) ; c) le ganglion a la structure de tout ganglion de Tunicier ; il présente les deux types de neurones et ne porte qu'une paire de nerfs latéraux, répondant à la paire de gros nerfs postérieurs des deux autres formes.

En conclusion : le gastérozoïde se simplifie secondairement après avoir possédé, au moins à l'état d'ébauches, tous les organes des autres blastozoïdes. Son évolution le réduit à un organisme stérile mangeur mais fixé et aux mouvements limités.

*b) Phorozoïdes et gonozoïdes.*

Phorozoïdes et gonozoïdes ne diffèrent l'un de l'autre que par la présence chez les premiers d'un appendice ventral, l'ancien pédoncule d'attache réduit secondairement et porteur de bourgeons plus ou moins avancés de gonozoïdes, par la présence des gonades chez les seconds. Encore le jeune gonozoïde est-il porteur du pédoncule qui l'unissait au phorozoïde nourricier. Les étapes de l'organogénèse sont les mêmes, les organes ont la même disposition, la même structure.

Le phorozoïde se définit comme un gonozoïde abortif ; l'absence de gonades ou leur dégénérescence secondaire peuvent à nouveau s'expliquer par une simple déficience dans le régime alimentaire (BRIEN, 1928) ; la situation est étrangement analogue à celle connue d'Hyménoptères sociaux (cas de l'abeille). NEUMANN (1906) a d'ailleurs observé sur un très long appendice dorsal de *D. denticulatum* de jeunes phorozoïdes sexués alors que les anciens étaient stériles.

Phorozoïdes et gonozoïdes ne diffèrent de leur nourrice, dans la mesure où leurs relations sont connues, que par la forme souvent plus compliquée de l'anse digestive, l'extension de la branchie et la multiplication fréquente du nombre des stigmates et l'absence d'une division du muscle I, ce qui ramène à 8, le nombre d'anneaux musculaires. Cependant la disposition des muscles est probablement moins simple.

En effet, la queue de l'oozoïde et le pédoncule de fixation du blastozoïde représentent le même obstacle à la mise en place

définitive du siphon cloacal. Il n'y a aucune homologie possible entre les deux appendices, mais par rapport à eux, dans l'une et l'autre types d'individus, l'ouverture cloacale se forme du côté dorsal et sa musculature se différencie aux dépens d'un anneau mésoblastique qui devient les muscles VII, VIII et IX chez l'oozoïde, VII et VIII chez le blastozoïde. Puisque les uns et les autres dérivent d'un même matériel, semblablement disposé, on est en droit d'admettre qu'au niveau du siphon cloacal, comme au niveau du siphon buccal, un anneau musculaire n'est pas apparu, à la suite d'un arrêt précoce de la division du blastème initial. On aurait chez le blastozoïde, près des sphincters, respectivement l'équivalent des muscles I, II, III et VII, VIII, IX sous forme de deux paires de muscles I, II et VII, VIII.

La position de l'entrée de l'oesophage chez le blastozoïde d'une espèce donnée est, par rapport à la position des mêmes organes chez l'oozoïde de la même espèce, souvent en retrait d'un anneau musculaire en prenant le ganglion comme système de référence. Tout se présente comme si le deuxième muscle en arrière du ganglion s'était divisé en deux anneaux qui se seraient écartés secondairement, entraînant le recul des viscères. Les muscles III à VI dérivent d'ailleurs d'un même blastème qui se découpe secondairement en bandelettes indépendantes (ULJANIN, pl. XII, fig. 2).

*Doliopsoïdes meteori* KRÜGER (1939) paraît accentuer la même tendance. Le ganglion est cette fois en avant du muscle III (entrée de l'oesophage en arrière de VI, et les muscles IV, V, VI et VII restent attachés. Tout se présente comme si les muscles de l'oozoïde I, II et III d'une part, VII, VIII et IX d'autre part demeuraient soudés, tandis que les muscles en arrière du ganglion, se multipliant, rétablissaient le nombre 8 caractéristique. La réduction du nombre d'anneaux en avant du ganglion expliquerait la position aberrante de l'ovaire en avant de VI et non derrière.

Nos observations sur les gastrozoïdes recoupant celles de nos prédécesseurs sur les diverses formes nous autorisent à admettre la similitude des organogénèses à leur début. L'ébauche neurale se tasse à l'opposé de la sole de fixation, se renfle en son milieu, s'amincit à ses extrémités. La région moyenne est appelée à former le complexe ganglion - glande neurale, la région antérieure se mettra en relation avec la cavité pharyngienne, la région postérieure disparaîtra sans laisser de traces (il reste à savoir si une bandelette musculaire passe sous l'ébauche neurale comme

le fait se présente chez l'oozoïde). Le complexe neural évolue comme chez l'oozoïde ; la région dorsale arrondie est un massif de cellules disposées plus ou moins en cercles ; la région ventrale est constituée de cellules plus ou moins régulièrement disposées ; cette région se continue vers l'avant par une formation triangulaire qui s'amincit en un cordon se poursuivant jusqu'au coecum et à l'organe vibratiles. Tandis que le massif dorsal gonfle et devient ganglion, avec rejet en périphérie des neurones repoussés par la substance fibrillaire en expansion (structure commune à tous les Tuniciers), la région ventrale ou glande neurale s'amoin-drit en un modeste appendice du ganglion. Chez un gonozoïde de moins de 600 microns de long et à système génital tout juste reconnaissable, la glande neurale ne compte plus que quelques cellules. Elle est toujours unie à l'organe vibratile par un cordon ténu renflé localement par la présence de quelque 4 ou 5 noyaux espacés. Comme chez les Ascidiacés et le Pyrosome, le complexe neural du *Doliolum* dérive en entier de la même ébauche (blastozoïdes).

La fig. 101 représente la coupe sagittale d'un gonozoïde de *Doliolum gegenbauri*, long de 400 microns et porteur d'un complexe ganglionnaire très semblable à celui de l'oozoïde de la fig. 77. Les différentes régions y sont visibles.

Quand le phorozoïde ou le gonozoïde mène une vie libre, son complexe ganglionnaire est simplifié ; ne s'y voient plus guère que le ganglion volumineux et arrondi et un reliquat de glande (fig. 102 c.s. *Doliolum mülleri*, gonozoïde). La disposition des nerfs y a été mieux étudiée et s'observe mieux que chez l'oozoïde. Déjà ULJANIN pouvait discuter les résultats de ses devanciers.

Les racines nerveuses se répartissent en un groupe antérieur (trois nerfs), intéressant notamment les muscles I à III et un groupe postérieur (deux paires) fournissant aux muscles IV à VIII. Leur disposition équivaut en gros à celle des racines de l'oozoïde de *Doliolum mülleri*.

Le nerf 1, impair et mince, sort du ganglion au dessus du filet joignant la glande au coecum vibratile et se divise avant d'atteindre le muscle I ou sphincter buccal.

Les nerfs 2 forment une paire antéro-latérale rapidement divisée en plusieurs branches dès la sortie du ganglion ; une plus interne arrive au sphincter buccal, une autre aboutit à un gros amas dorso-latéral, bien visible, que les auteurs s'accordent à tenir pour sensoriel, une troisième externe s'incurve vers les flancs et pousse jusqu'à l'endostyle, longeant le muscle III en

avant, l'innervant ainsi qu'une paire d'éléments sensoriels ventraux.

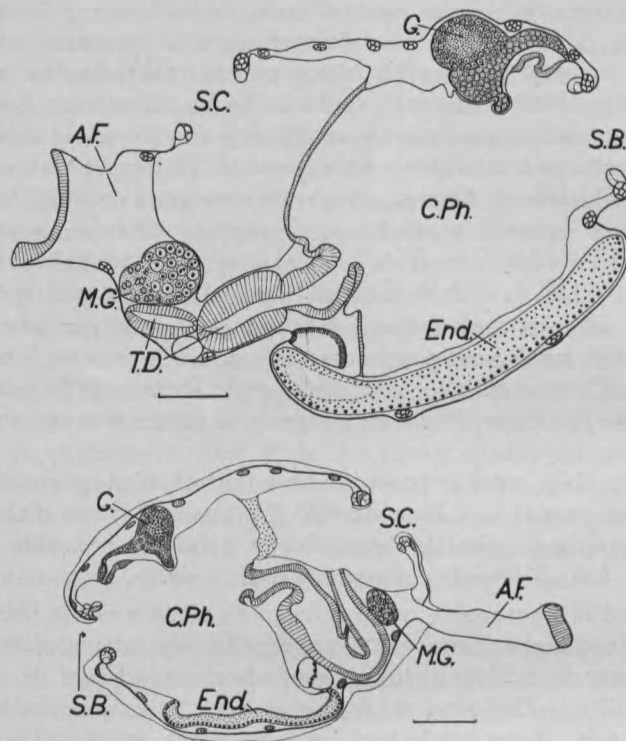


Fig. 101

Coupe sagittale d'un jeune gonozoïde de *Doliolum gegenbauri*. — C.Ph. : cavité pharyngienne ; S.B. : siphon buccal ; S.C. : siphon cloacal ; End. : endostyle ; P. : péricarde ; T.D. : tube digestif ; M.G. : masse génitale en voie de différenciation ; A.F. : appendice de fixation ; G. : ganglion avec résidu de glande neurale et cordon. — Echelle : 50 microns.

Fig. 102

Coupe sagittale d'un jeune gonozoïde de *Doliolum mülleri*. — C. : massif neural (ganglion dorsal + résidu de la glande neurale + canal de la glande devenu plein + organe vibratile) ; S.B. : siphon buccal ; S.C. : siphon cloacal ; C.Ph. : cavité pharyngienne ; End. : endostyle ; P. : péricarde ; M.G. : masse génitale en voie de différenciation ; A.F. : appendice de fixation.

Echelle : 50 microns.



Les nerfs 3, extrêmement grêles, forment une paire latérale et innervent le muscle IV exclusivement ; ils courent plus ou moins parallèlement au muscle et lui envoient de fins rameaux.

Les nerfs 4 forment une paire postérieure ; ils sont bientôt scindés, à hauteur du muscle IV, en deux troncs principaux qui innervent tout le champ en arrière de ce muscle, soit les muscles et d'autres groupes sensoriels dorsaux et ventraux. Ils se ramifient abondamment devant les muscles VII et VIII. Ces nerfs passent *en dessous* des muscles immédiatement postérieurs au ganglion et non au dessus comme dans l'oozoïde.

La disposition de ces nerfs se voit bien (fig. 103) sur un phorozoïde de *D. denticulatum*, long de 4,6 mm, vu de dos. Elle est assez comparable à celle décrite par ULJANIN (p. 33). Dans l'exemple considéré, nous n'avons pu trouver trace du filet postérieur, simple ou double, représenté par nos prédécesseurs ; ce

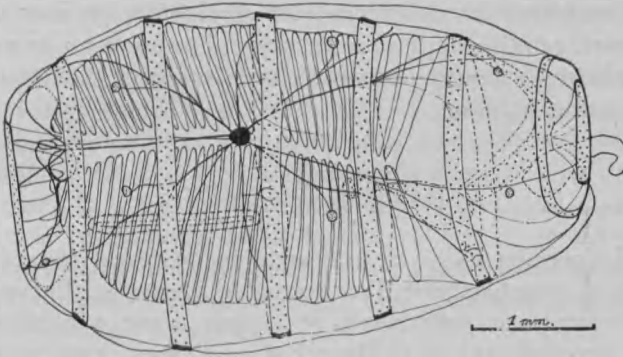


Fig. 103

Phorozoïde de *Doliolum denticulatum* complètement développé, en vue dorsale. Longueur : 4,65 mm. — La figure montre la répartition des nerfs principaux et des groupements sensoriels dorsaux (cercles clairs) autour du ganglion en noir.

filet présente en vérité une très grande variabilité, à l'intérieur d'une même espèce. Rappelons que la même variabilité se rencontre au niveau des racines correspondantes de l'oozoïde ; selon l'individu examiné, on peut observer un seul filet asymétrique, deux filets plus ou moins symétriques ou rien. Ces nerfs postérieurs (n° 5) se présentent comme des dérivations plus ou moins précoces des gros nerfs voisins (n° 4) ; chez le phorozoïde de

la fig. 103, la paire est représentée par une modeste branche qui s'individualise peu avant le muscle IV, aux dépens du nerf 4 droit et qui n'atteint pas le muscle V. Cette variabilité explique les différences signalées par ULJANIN.

Les divers nerfs de chaque côté sont reliés entre-eux au travers du ganglion et de sa substance fibrillaire, le nerf 1 médian étant en relation avec les deux groupes (préparation « in toto »).

En conclusion : les *phorozoides* et *gonozoides* s'édifient selon des organogénèses identiques et comparables aux premiers stades du développement du *gastérozoïde*. Leur complexe neural dérive du fragment de l'ancien cordon péricardique inclus dans le bourgeon ; il évolue suivant les processus déjà observés chez l'*oozoïde* ; le ganglion est volumineux, la glande neurale est réduite et le canal de la glande n'est plus qu'un fil. La musculature diffère par la répartition du blastème mésoblastique entre les trois groupes d'anneaux ; les éléments de chaque sphincter sont réduits à une paire, tandis que le groupe moyen comporte un anneau supplémentaire. Les autres organes sont identiques, à la forme près, à ceux de l'*oozoïde*.

### Conclusions du chapitre VII

a) Le premier indice de la formation du stolon se trouve dans le nodule mésoblastique d'où sortira le *péricarde*. Par différents remaniements, le *mésoblaste* se double d'une expansion de la paroi péricardique ; la différence dans l'aspect histologique permet de distinguer les deux couches. Celles-ci ont été observées par NEUMANN qui leur attribue néanmoins une valeur inverse de celle qu'elles présentent réellement.

Par l'intermédiaire de ces tissus, le stolon reste en relation étroite avec le cardiopéricarde.

Contrairement à ce que l'on observe chez les Ascidiacés, la participation des éléments hémocoéliens est nulle.

b) Sur les flancs du mésoblaste se disposent deux expansions creuses puis massives de l'épithélium latéro-postérieur du pharynx, les *épicares*. Ces derniers ne subiront pas de division secondaire (cf. ULJANIN).

c) Au dessus et parallèlement aux épicares viennent se placer les *cordons cloacaux* secondairement répartis en cordons internes et cordons externes. Les cordons internes s'avancent entre les

éléments péricardique et mésoblastique et se soudent en un septum transversal.

d) *L'ectoderme* en regard du stolon s'épaissit considérablement ; quand le stolon fait hernie, il s'invagine et l'enveloppe d'une couche épithéliale mince ; il fournit également les cellules véhiculant les bourgeons (phorocytes) jusqu'au processus dorsal (cadophore).

Par conséquent, le stolon est constitué par les apports successifs de huit cordons ou blastèmes — non compris l'ectoblaste — d'origines diverses. Par fusion tardive de deux cordons, le nombre se réduit à la valeur classique de sept. Tous ces éléments sont mis en place alors que leurs tissus sont encore embryonnaires. Il n'y a donc pas de différenciation préalable (cf. les autres Thaliacés).

Le *Doliolum* présente une alternance de générations simple que compliquent superficiellement les modalités de son bourgeonnement avec l'intervention de deux autres formes blastogénétiques stériles.

Les gastérozoïdes nourrissent l'association nourrice/bourgeons ; les phorozoïdes contribuent à disséminer l'espèce en menant une vie propre et en assurant la multiplication asexuée des bourgeons de gonozoïdes. Ainsi se trouve favorisée la dispersion de l'espèce et compensée la faible capacité ovulaire des gonozoïdes en rapport avec la petite taille des animaux.

Les trois formes de blastozoïdes dérivent des mêmes bourgeons et se différencient secondairement. Les premières phases des organogénèses sont identiques.

Le complexe neural dérive du cordon péricardique dont les cellules forment une vésicule ou plus exactement un tube neural transitoire. La paroi externe devient le ganglion, la paroi interne s'évagine en repoussant la paroi dorsale du pharynx et devient la glande neurale, reliée au pharynx par un cordon cellulaire de plus en plus mince. Au niveau de l'organe vibratile siège un court coecum cilié. L'organogénèse se déroule selon les normes classiques pour les bourgeons d'Ascidies.

Les trois formes caractéristiques du *Doliolum*, oozoïde, phorozoïde, gonozoïde ont les complexes neuraux identiquement constitués. Dans les trois cas, le ganglion est volumineux et constitue la plus notable partie de l'ensemble. La glande neurale s'atrophie précocement en un modeste nodule avant que l'animal ne mène une vie libre, devenant quasi inexistante ; le *Doliolum* est amené secondairement à la condition de l'Appendiculaire où la glande

ne se forme pas mais où l'organe vibratile existe. La cavité médullaire chez les diverses formes n'est que temporaire et disparaît très tôt, persistant au niveau d'un court coecum cilié débouchant dans l'organe vibratile. Cette occlusion précoce explique l'insuccès des expériences de marquage des glandes (si faciles à réussir sur le *Pyrosome*). Si l'occlusion s'interprète facilement pour les formes stériles, nourrices, phorozoïdes, gastrozoïdes, elle ne s'explique dans le cas des gonozoïdes qu'à la condition d'y voir l'exagération de ce qui s'observe chez les *Ascidies simples* chez lesquelles, au contraire des *Ascidies composées*, il est impossible d'obtenir des images de phagocytose (GODEAUX, 1956b). Le *Doliolum* n'est d'ailleurs qu'une *Ascidie simple* dont les blastozoïdes gardent plus ou moins longtemps des rapports anatomiques ou physiologiques. L'inaccessibilité de la glande neurale aux substances entrant par le siphon buccal chez le *Doliolum* est à rapprocher de l'absence de cette glande chez les blastozoïdes sexués de certaines espèces de *Salpes* dans une autre lignée évolutive.

Chez les phorozoïdes et gonozoïdes, la disposition des racines nerveuses principales est celle propre à l'oozoïde de *D. mülleri* ; elle est plus simple que celle des oozoïdes de *D. gegenbauri* et *denticulatum*.

Le tube digestif se constitue aux dépens du septum transversal issu des cordons cloacaux internes ; il apparaît très tôt une cavité dont les parois débordent dorsalement le complexe neural et ventralement se plissent en endostyle. Vers l'arrière apparaît l'anse digestive plus ou moins compliquée selon les espèces.

Comme chez l'oozoïde se forment deux poches péribranchiales, indépendantes à l'origine selon NEUMANN et confluant en une cavité cloacale impaire qui les absorbe presque complètement (phorozoïde, gonozoïde) ou disparaît (gastérozoïde).

L'ectoblaste du bourgeon devient l'ectoderme du blastozoïde. Il ne joue aucun rôle particulier sauf au niveau de la sole placentaire où s'opèrent les échanges nutritifs.

Le sort des autres blastèmes n'a pu être suivi, faute de matériel satisfaisant ; nous les avons observés sous forme d'une sorte de cintre ventral plaqué contre la cavité pharyngienne. Leurs destinées ont été diversément interprétées, sauf celle du cordon mésoblastique qui n'a pas livré son secret et dans lequel nous serions tenté de rechercher l'ébauche cardiopéricardique du blastozoïde.

Contrairement à tout ce que nous avons observé sur le *Pyrosome*, la théorie des feuillettes est inapplicable aux bourgeons de

*Doliolum*. Nous nous retrouvons dans le cas classique du bourgeon d'Ascidiacé où la position du blastème dans le bourgeon, et non son origine embryologique lointaine, détermine son orientation morphologique : du cardiopéricarde mésoblastique sort un complexe neural ; de cordons cloacaux ectoblastiques dérive un tube digestif complet. Comme dans toute blastogénèse, peuvent s'éveiller des potentialités tissulaires masquées dans le développement ovulaire.

### Résumé du chapitre VII

Le stolon du *Doliolum* est complexe et renferme des expansions des principaux tissus d'organes. Lorsqu'il est prêt au bourgeonnement, il est constitué de :

- a) l'ectoblaste qui donnera l'ectoderme des bourgeons ;
- b) d'un massif impair d'origine péricardique qui fournira le complexe neural ;
- c) d'un septum transversal constitué par la fusion des cordons cloacaux internes et qui fournira l'ensemble digestif ;
- d) de deux cordons cloacaux externes ;
- e) de deux épicarides ;
- f) d'un amas mésoblastique impair dont la destinée est inconnue.

Nous confirmons et étendons les observations de NEUMANN sur une autre espèce, sauf en ce qui concerne l'origine des cordons mésoblastique et péricardique et nous infirmons les résultats d'ULJANIN.

Les trois types de blastozoïdes dérivent de bourgeons équipotentiels. Le degré de leur différenciation apparaît lié aux conditions nutritionnelles du moment ; les gastrozoïdes sont des individus dégénérés et les phorozoïdes sont des neutres chargés d'assurer la multiplication des individus sexués.

La disposition des racines nerveuses a été examinée et comparée à celles observables sur l'oozoïde.

*La multiplication asexuée du Doliolum est une blastogénèse plus complexe que la strobilation du Pyrosome.*

---

## APPENDICE

### ESQUISSE DE L'EMBRYOGENESE ET DE LA BLASTOGENESE DES SALPES

Il serait peu indiqué de terminer l'examen du Pyrosome et du *Doliolum* sans rappeler rapidement les notions acquises chez les Salpes.

Les Salpes, de loin les plus nombreux et les plus diversifiés des Thaliacés, présentent une alternance simple de générations. L'oozoïde stérile (forme solitaire) porte un long stolon prolifère postendostylaïre sur lequel se développent, par vagues successives, des blastozoides (forme agrégée) hermaphrodites et incapables de reproduction agame. Oozoïdes et blastozoides d'une même espèce peuvent différer les uns des autres notamment dans le développement de la musculature, la structure du complexe neural, la disposition de l'anse digestive.

#### § 1. — Développement embryologique.

Le développement des Salpes a fait l'objet, avant la fin du siècle dernier, de discussions passionnées à la suite des observations de SALENSKY qui, dès 1881, déniait tout rôle aux blastomères et considérait que l'oozoïde est formé par les cellules folliculeuses (les kalymmocytes) qui envahissent secondairement le massif embryonnaire. L'oozoïde résulterait donc, selon SALENSKY, d'une sorte de bourgeonnement folliculeux.

Ces conceptions furent progressivement amendées par BROOKS (1893) qui admettait une organisation folliculeuse provisoire détruite par une organisation blastomérique définitive, et surtout par KOROTNEFF (1896) et BRIEN (1928) qui ramenèrent le rôle des kalymmocytes, le premier à celui d'un échaffaudage provisoire, le second à une sorte de galle au milieu de laquelle les organes s'édifient indépendamment les uns des autres à partir d'îlots blastomériques à potentialité précise.

L'œuf, en général unique, est logé dans un sac où s'effectuent la maturation et la fécondation (revues par LELOUP chez *Salpa fusiformis*, 1929) et la segmentation. Bien que l'œuf soit dépourvu de vitellus, disposition en rapport avec le viviparisme des Salpes, la segmentation totale serait inégale. Rapidement les cellules de l'enveloppe utérine prolifèrent et envahissent le massif des blastomères. En fin d'un développement embrouillé par l'intervention d'annexes embryonnaires complexes, BRIEN distingue un épithélium ectoblastique, un amas neural, deux amas pharyngiens pleins, puis creux symétriques, un massif ventropostérieur mésoblastique (d'où sortiront éléoblaste, péricarde, éléments génitaux, mésenchyme, muscles et éléments sanguins). Ces ébauches séparées au départ et se différenciant indépendamment finissent par se coopter à mesure que les kalymmocytes s'éliminent.

L'ébauche neurale est une vésicule creusée dans un massif de blastomères en relation avec l'ectoblaste en avant de l'embryon. Après avoir rompu ses connexions avec l'ectoblaste, la vésicule s'abouche au pharynx, mais sa destinée est particulière. Elle ne donne pas naissance à une glande neurale et l'organe vibratile s'en rend indépendant. A la vésicule fait suite un amas de cellules ganglionnaires au centre duquel s'oblitére la cavité. Le ganglion porte des yeux de forme variable, complexes. La glande neurale est remplacée par deux évaginations pharyngiennes qui viennent s'appliquer contre le ganglion (METCALF, 1900; PÈRÈS, 1943) et qui montrent des images de desquamation avec évacuation de cellules pycnotiques (PÈRÈS); ces glandes ne sont pas homologues de la glande neurale. Les nerfs sont très nombreux.

Les deux amas pharyngiens creux se rejoignent et les cavités en fusionnant créent la cavité pharyngienne dont le plancher est occupé par l'endostyle et

dont le toit s'avance à la rencontre de la *cavité cloacale*. La communication s'établit par deux longues fentes protostigmatales, que sépare la barre branchiale parcourue par l'hémocoèle.

Secondairement, cavité et siphon cloacaux migrent à l'opposé du siphon buccal; l'extension de l'espace interosculaire se manifeste tardivement dans l'embryogénèse de la Salpe.

En arrière du pharynx se développe l'anse digestive plus ou moins ramassée (absence ou présence d'un nucléus). Le cœur possède la structure et l'alternance des battements caractéristiques des Tuniciers et le sang est chargé de cellules abondantes et variées (PÈRÈS). La musculature est formée d'anneaux musculaires striés plus ou moins soudés et plus ou moins complets selon les espèces et se répartissant en muscles buccaux, muscles cloacaux et muscles intermédiaires (muscles du tronc) puissants, répondant, comme les muscles V et VI de l'oozoïde de *Doliolum*, aux muscles de l'espace interosculaire de l'Ascidiacé.

Le stolon se manifeste à une période assez reculée du développement. C'est une expansion d'un coecum pharyngien postendostylaire, coiffé par l'ectoblaste et qui traverse le massif mésoblastique postérieur en entraînant les ébauches neurale, génitale, péribranchiales et péricardique (BRIEN, 1928).

## § 2. — Formation du stolon et blastogénèse.

Dans le stolon, autour du coecum pharyngien, siègent divers cordons à potentialités précises, tous issus du mésoblaste postérieur de l'oozoïde. Selon SEELIGER (1886) et BRIEN (1928) qui ont spécialement étudié la question, les ébauches neurale, péricardique, germinale et péribranchiales sont mésoblastiques. D'après KOROTNEFF cependant, le cordon péricardique du stolon prendrait son origine dans l'organe correspondant de l'oozoïde. Les opinions (SALENSKY, BROOKS, KOROTNEFF) au sujet des autres ébauches n'ont pas été moins contradictoires.

Lorsque le stolon se strobilise, chaque strobile ou futur blastozoïde reçoit un fragment des diverses ébauches, l'ectoblaste, l'endoblaste et l'hémocoèle restant communs aux individus de la chaîne; ces connexions disparaîtront chez les individus adultes qui restent néanmoins groupés.

L'ectoblaste donnera l'ectoderme et la tunique. Le cordon neural se creuse d'une vésicule qui rejoint temporairement le pharynx, ne forme pas de glande neurale et est remplacée par un ganglion massif pourvu d'yeux. Les glandes neurales, quand elles existent (elles font défaut à *Thalia democratica*, PÈRÈS) se forment aux dépens de l'endoblaste. Le coecum pharyngien différencie la cavité pharyngienne, l'endostyle, l'anse digestive. La *cavité cloacale* se fait par invagination ectoblastique dorsale (disposition persistant chez certaines Cyclosalpes agrégées) et se met en relation avec le pharynx par deux fentes branchiales obliques avant de se déplacer à l'arrière du corps du blastozoïde. Les muscles striés sont plus faibles et plus asymétriques que les muscles des formes solitaires correspondantes. Le cœur, postendostylaire, est typiquement de Tuniciers. Les *glandes génitales* sont indépendantes; le testicule se développe au voisinage immédiat de l'anse digestive, tandis que l'ovule, en général unique, se loge à droite, entre l'anse digestive et le cloaque, au fond d'une poche plongeant dans l'hémocoèle. De cet œuf sortira un oozoïde solitaire et blastogénétique.

En résumé: après une embryogénèse aberrante due à l'absence de vitellus, au viviparisme et à l'extension des cellules folliculeuses, l'œuf de Salpe donne un individu adapté à la vie pélagique, de structure, en apparence, très écartée de celle des Ascidiacés, stérile et blastogénétique.

Le stolon de structure complexe et renfermant au départ les ébauches de tous les organes, s'allonge et se strobilise. Il se répartit en chaînes de blastozoïdes comparables, mais pas absolument identiques à l'oozoïde bourgeonnant. Ces blastozoïdes sont sexués.

L'alternance de générations sexuée et agame est analogue à celle des autres Thaliacés et de certains *Polycitoridae* (*Distaplia*).

## CONCLUSIONS SUR LES COMPLEXES NEURAUX DES THALIACES

L'étude des Thaliacés nous a mis en présence de trois complexes neuraux différents :

1° Le cyathozoïde du Pyrosome, quoique atteignant au stade d'Ascidie fixée, possède un système rudimentaire auquel tout élément nerveux — ganglion ou nerfs — fait défaut et qui se compose de trois régions : un canal à parois ciliées, une ampoule et un cordon dorsal. Dans l'ampoule pénètrent et dégénèrent des cellules hémocoeliennes. Malgré sa simplification, le complexe neural du cyathozoïde prouve la structure ascidienne de cet oozoïde.

2° Les blastozoïdes du Pyrosome, primaires et secondaires, ont le même complexe neural. Bien que conformed en principe comme celui de l'Ascidie, le complexe neural du Pyrosome est compliqué. Seule la moitié antérieure du ganglion (outre la glande neurale et ses annexes) est homologue du ganglion de l'Ascidiacé. La moitié postérieure portant l'organe pigmentaire, ne paraît avoir d'autre fonction que d'assurer la liaison entre cet organe et la région antérieure. L'organe pigmentaire, dont la structure nous conduit à admettre la qualité photosensible, chez un animal à déplacements actifs limités, aurait pour fonction de déclencher le mouvement de plongée de la colonie que l'on observe quand la luminosité devient trop forte ; il pourrait expliquer la propagation de la phosphorescence apparue en un endroit du *cormus*. Cet organe pigmentaire ne se retrouve chez aucun autre Tunicien ; les taches oculaires des Ascidies sont localisées sur les siphons, les ocelles des Salpes ont une structure et une disposition différentes ; en outre, au dessus du ganglion de la Salpe, la tunique, pauvre en cellules, constitue une sorte de lentille biconvexe de structure homogène.

La glande neurale, logée sous le ganglion, est phagocytaire. Cette propriété a été reconnue par nous chez des Ascidies aussi éloignées l'une de l'autre que *Parascidia* et *Botryllus* ; il y correspond les battements à direction centripète des cils du canal. La propriété phagocytaire fait défaut aux Ascidies simples, même bourgeonnantes comme les Clavelines. L'état colonial est un fait secondaire et résulte, dans les trois exemples considérés ici, de processus blastogénétiques totalement différents ; la capacité



phagocytaire ne peut être qu'une propriété primitive héritée du stock par certaines lignées coloniales, perdue ou modifiée secondairement chez les Ascidies simples où se manifeste la phagocytose endogène. Il est intéressant de relever l'existence d'une phagocytose de cellules hémocoeliennes par la glande du blastozoïde jeune de Pyrosome (voir cyathozoïde), faculté mise en évidence par PÉRÈS chez *Ciona* et qui est exceptionnelle chez les autres espèces examinées par cet auteur, alors que les affinités entre le Pyrosome et *Ciona* sont faibles. Chez cette dernière ascidie, la présence de diverses hormones hypophysaires, notamment la gonadotrophine, a été signalée (BACQ et FLORKIN, CARLISLE, DODD <sup>(1)</sup>, etc.). Ces quelques remarques soulignent la complexité et la diversité des fonctions exercées par la glande neurale.

3° Les différentes formes du *Doliolum* ont, à quelques détails dans la disposition des nerfs près, le même complexe neural. Le ganglion est tout à fait superposable à celui d'une Ascidie par son mode de formation et sa structure et ne présente rien de particulier. Le canal vibratile est réduit à un coecum ouvert dans le pharynx et uni à la glande neurale par un cordon fin. La glande ventrale au ganglion occupe un volume proportionnellement important dans l'individu en organogénèse puis dégénère et n'est plus qu'un petit amas de cellules quand l'animal devient actif; elle est presque inexistante même chez les gonozoïdes, où elle pourrait jouer le rôle d'intermédiaire dans l'activité sexuelle que l'on attribue à l'organe chez *Ciona*. Ce rôle peut être important pour des animaux pélagiques, de petite taille et dispersés. On n'y observe aucune forme de phagocytose à aucun moment de son organogénèse. Les exemples de semblable réduction sont rares. Les *Didemnidae* parmi les Ascidies présentent aussi une glande réduite ou même quasi inexistante; les Salpes en ont une (double) de néoformation, mais peuvent en être dépourvues.

Cyathozoïde et blastozoïde de Pyrosome ont en commun avec les Ascidiacés de former une vésicule qui, chez le dernier, évolue en complexe neural suivant les processus habituels. Cette vésicule est discrète chez le *Doliolum* au point que l'oozoïde paraît n'avoir jamais possédé autre chose que le tube médullaire. Néanmoins, le complexe neural des diverses formes s'édifie comme celui des Ascidiacés.

---

(1) Communication personnelle.

Tant chez l'oozoïde que chez le blastozoïde, tout le complexe neural définitif, le canal de la glande inclus, dérive de l'ébauche neurale transitoire. Le tubercule vibratile n'a rien de commun avec le neuropore qui ne devient pas interne à la faveur du percement du siphon buccal comme on l'a suggéré jadis pour les Ascidies. La glande neurale n'a, par conséquent rien à voir avec l'adénohypophyse (cf. Ascidies, GARSTANG et GARSTANG, 1929; ELWYN, 1937). La présence d'une gonadotrophine (CARLISLE confirmé par DODD) reste inexplicable sur cette base.

Bien que suivant les grandes lignes de l'organogénèse commune aux Urochordés, le Pyrosome et le *Doliolum* ont imprimé particulièrement dans leur complexe neural, les caractéristiques de leurs lignées respectives.

---

## DISCUSSION GENERALE DU MEMOIRE

### *Considérations sur la phylogénèse des Ascidiacés et des Thaliacés.*

Les essais de répartition des diverses formes de chordés en Embranchements ont toujours abouti à opposer l'ensemble des Vertébrés aux Chordés inférieurs : Amphioxus et Ascidies. Ces derniers à leur tour ont été tantôt rapprochés, tantôt séparés : par exemple, leurs deux sous-embranchements, Céphalochordés et Urochordés, ont été récemment élevés par DRACH (1948) au rang d'embranchements : les deux types se révèlent proches parents quand on établit un parallèle entre leurs embryogénèses précoces, s'écartent quand on compare les formes adultes.

Un problème identique, quoique à champ plus restreint, se pose pour les seuls Urochordés. On distingue, à l'habitude, trois classes : Larvacés, Ascidiacés et Thaliacés, avec trois types morphologiques.

a) *Le Larvacé* (Appendiculaire) s'interprète en première approximation comme une larve néoténique et spécialisée d'Ascidie et en représente l'essai de peuplement du domaine pélagique.

Son embryologie, malheureusement encore peu connue, est calquée sur celle des Ascidies (DELSMAN), malgré une évidente coenogénèse : l'œuf présente les territoires présomptifs de l'œuf d'Ascidie et la larve possède le céphalotéron et la queue d'un têtard avec vésicule neurale munie d'un statocyste, tube médullaire, chorde turgescence, muscles striés caudaux différenciés, résidu endoblastique subchordal. La métamorphose révèle des caractères ascidiens : ganglion cérébroïde bâti sur le modèle classique des Urochordés, pavillon vibratile ouvert dans le pharynx (sans trace de glande neurale néanmoins), endostyle, cœur à renversement périodique des battements, cependant que la queue persiste et se tord secondairement. L'appendiculaire a ses caractères spécialisés : absence de toute cavité péribranchiale, de l'atrium, du siphon cloacal, possession de deux tubes branchiaux ventraux d'origine endodermique (épocardes?), d'une anse digestive à anus ventral, d'un système nerveux caudal différencié (peut-être métamérisé, DAMAS, 1904).

Il y a donc mélange de caractères embryonnaires et spécialisés et aucune larve connue d'Ascidie, même ovipare, ne semble plus particulièrement proche des Appendiculaires.

b) *L'Ascidiacé* est un individu sessile, le plus généralement hermaphrodite et souvent blastogénétique. La structure de l'animal paraît liée au mode de vie microphage et est caractéristique. Cependant, malgré une certaine homogénéité, l'ensemble des Ascidiacés révèle deux tendances évolutives contradictoires que nous allons essayer de définir.

Les diverses familles occupent des paliers morphologiques actuellement séparés plus ou moins nettement les uns des autres. Aucune ascidie actuelle n'est évidemment primitive et c'est par comparaison des têtes de file et déduction que l'on peut imaginer un type primordial synthétique contenant tous les organes, possédant en germe toutes les potentialités de l'embranchement et d'où pourraient avoir dérivé par spécialisation buissonnante toutes les ascidies actuelles.

Les seuls éléments dont nous disposons à l'heure présente ressortent à la morphologie (anatomie, embryologie, blastogénèse). Il y a peu d'espoir d'obtenir jamais un soutien paléontologique et les conclusions des études biochimiques et physiologiques modernes ont tant qu'à présent contribué à opposer les Tuniciers au restant des Chordés, plus qu'à faire comprendre les relations mutuelles des constituants du groupe.

Nous concevons le corps de l'Ascidiacé-type constitué en trois étages :

a) le premier, antérieur, ou *thorax* porte les siphons, le pharynx avec ses branchies, les cavités péribranchiales et cloacale, le complexe neural ;

b) le second, intermédiaire, ou *abdomen* renferme l'anse digestive qu'enveloppent les épicarides (cavités périviscérales), expansions émises par la cavité pharyngienne de part et d'autre du cul de sac postérieur de l'endostyle ;

c) le troisième, postérieur, ou *postabdomen* contient les gonades, le cardiopéricarde, l'extrémité aveugle des épicarides et se continue dans les stolons de fixation, issus des papilles adhésives de la larve.

Les viscères de l'ascidiacé-type sont donc concentrés en arrière du thorax. Le zoïde se reproduit par émission d'œufs nombreux d'où sortent des larves nageuses, « chordées » ; il a en outre acquis la capacité de se multiplier par voie asexuée.

A partir de ce type synthétique, il est commode de définir les deux tendances évolutives entre lesquelles se partagent les Ascidiacés actuels.

*La structure d'une Ascidie résulte en effet d'une compétition entre le thorax et l'abdomen, c'est-à-dire entre la branchie et l'épicarde :*

a) *L'épicarde est présent, l'abdomen existe en arrière du thorax, la branchie est réduite, de structure simple et dérive de deux protostigmates primaires : l'individu est bourgeonnant, colonial (ou du moins social) et de petite taille. C'est l'Aplousobranche ou le Phlébobranche inférieur.*

b) *L'épicarde est absent, l'abdomen s.s. manque et les viscères sont logés contre le flanc de la branchie, étendue, de structure compliquée et dérivant d'un nombre élevé de protostigmates : l'individu ne bourgeonne plus, est solitaire et de grande taille. C'est le Stolidobranche ou le Phlébobranche supérieur.*

LAHILLE (1890), saisissant toute l'importance de la structure branchiale, créa les trois grandes divisions (ordres) encore actuellement admises (HARANT et VERNIÈRES, 1933 ; HUUS, 1940 ; VAN NAME, 1945 ; BRIEN, 1948 ; BERRILL, 1950), les Phlébobranches s'interposant dans ce système entre les Aplousobranches et les Stolidobranches. Cette classification tient compte non seulement de la structure de la branchie à l'état adulte, mais encore de son mode de formation à partir des protostigmates, ainsi que l'ont montré, entre-autres, plusieurs collaborateurs d'ED. VAN BENEDEN (JULIN, DAMAS, DE SÉLYS-LONGCHAMPS).

Toute l'histoire des Ascidiacés se résume dans le perfectionnement de la branchie.

A ce perfectionnement sont corrélatives la réduction de la région viscérale et la régression des épicarides. Avec les épicarides disparaît le pouvoir blastogénétique qui n'est retrouvé indépendamment et par des voies nouvelles que dans quelques familles (*Perophoridae*, *Polystyelidae*, *Botryllidae*) (cf. GARSTANG).

Si le rôle physiologique des épicarides est encore inconnu, leur participation aux processus de régénération après ablation expérimentale (*Clavelina*) ou amputation spontanée (*Archiascidia*) du thorax ou de reproduction asexuée (la plupart des Aplousobranches et les *Diazonidae* parmi les Phlébobranches) est de grande importance mais cette participation reste fonction des

influences restrictives imposées par la nature des autres ébauches présentes éventuellement dans le bourgeon (BRIEN, 1948a). Si la vésicule épicaudique reconstitue tous les organes internes d'un *Polyclinidae* (*Amaroucium*, *Parascidia*, etc.) ou d'un *Polycitoridae*, son rôle se restreint à recréer l'épicaudique et le cardiopéicaudique du *Didemnidae*. L'épicaudique gauche des *Polycitoridae* pénètre dans une hernie ectoblastique post-endostylaire qui devient un stolon blastogénétique, court chez *Distaplia* où il se fragmente rapidement, au contraire très long et moniliforme chez *Cotella*. Les diverses familles à abdomen postbranchial se distinguent par le comportement des épicaudiques, c'est-à-dire par les modalités de leurs blastogénèses respectives.

Dans le bourgeonnement épicaudique abdominal (Aplousobranches, Phlébobranches inférieurs), les trois feuillets participent à l'édification du blastozoïde ; dans le bourgeonnement paléal (Stolidobranches), l'endoblaste est exclu et la vésicule interne du blastozoïde se forme aux dépens de la paroi péribranchiale (ectoblastique d'origine chez l'oozoïde).

La blastogénèse des Urochordés a un intérêt incontestable aux points de vue systématique et phylogénétique (cf. BRIEN, 1948), alors que la reproduction sexuée ne nous apprend que peu de choses : toutes les Ascidies sont ovipares et la tendance à l'incubation avec surcharge en vitellus et ovoviviparisme (Aplousobranches par exemple) est commune à de multiples espèces. Les larves sont de structure homogène et rarement identifiables au delà de la famille. Certaines présentent cependant une accélération qui les conduit à bourgeonner précocement (*Polycitoridae* et surtout *Didemnidae*).

Ces larves, comme nous l'avons rappelé dans l'introduction de ce mémoire, sont constituées d'un tronc ou céphalotéron et d'une queue (préblastopore) où s'avance un tractus endoblastique. La queue résulte de la réduction de la partie postérieure et le céphalotéron d'un gonflement de la partie antérieure du tronc d'un chordé. Dans le céphalotéron ne persiste aucune trace de coelome, hormis la cavité péricardique. Les protostigmates sont peut-être un indice de segmentation. Il a été débattu si le premier protostigmate pourrait correspondre à la première fente branchiale de l'*Amphioxus*, mais cette homologie restera probablement indémontrable.

c) Le *Thaliacé* est l'Urochordé adapté à la vie pélagique. Il n'existe plus de stade fixé bien que l'ontogénèse puisse en montrer la trace plus ou moins nette.

Le Thaliacé et l'Ascidiacé sont habituellement opposés en raison de leurs modes de vie différents, quoique leurs morphologies soient aisément comparables. En outre, sans préjuger hâtivement de leurs affinités, on doit reconnaître que les diverses formes de Thaliacés, *Doliolum*, Pyrosomes et Salpes sont bâties de façon identique. En effet :

S'ils ne gardent aucune trace d'un postabdomen, les Thaliacés ont les viscères rassemblés en arrière de la cavité pharyngienne : l'abdomen existe et est postthoracique, ce qui est un caractère des Aplousobranches. Les siphons buccal et cloacal, par extension progressive de l'espace interosculaire, se placent en opposition sur le grand axe de l'individu. La migration de la cavité atriale a rassemblé les viscères dans un espace réduit. Bien que le corps de l'animal soit constitué essentiellement de deux grandes cavités séparées par une cloison percée de stigmates, la branchie proprement dite répond à un unique protostigmate (LAHILLE, 1890 ; JULIN, 1904a) subdivisé éventuellement en stigmates tandis que l'Ascidiacé présente toujours au moins l'équivalent de deux protostigmates, parfois de manière permanente (*Archiascidia*, JULIN, 1904b). Un autre caractère d'Aplousobranchie se retrouve donc sous une forme discrète : branchie réduite relativement à un abdomen tassé mais renfermant tous les viscères d'un Ascidiacé. Les variations dans la forme et la disposition des viscères n'ont cependant chez les Thaliacés qu'une valeur de caractère générique ou spécifique.

Que chaque branchie soit réduite à un protostigmate est facile à reconnaître. La question ne se pose pas pour les Salpes où n'existe qu'une fente unique de chaque côté de la barre branchiale. Chez le *Doliolum*, les orifices stigmatiques se percent précocement (à l'imitation de certaines Ascidies), au nombre de quatre chez les oozoïdes, et en nombre plus ou moins élevé chez les blastozoïdes mais sur une seule rangée homologue du protostigmate. Le cyathozoïde de Pyrosome (*P. atlanticum*) possède un protostigmate par feuillet branchial faisant communiquer la cavité pharyngienne et la cavité cloacale de chaque côté du système nerveux ; l'examen de la fig. 7 du mémoire d'IVANOVA-KAZAS se rapportant au cyathozoïde de *P. vitjasi* montre que la branchie est constituée, comme celle du blastozoïde, par une série unique de fentes à grand axe perpendiculaire à l'endostyle. Comme chez le *Doliolum* ou les Ascidies, les nouveaux stigmates se percent aux deux extrémités du protostigmate. Le parallélisme entre les branchies de l'oozoïde et du blastozoïde est flagrant.

La réduction et l'orientation des fentes branchiales de la Salpe et du *Doliolum* sont liées, comme l'opposition des siphons, au déplacement actif et rapide de ces animaux. La réduction de la branchie, organe respiratoire mais également piège à nourriture, n'est pas un inconvénient pour la nutrition d'individus devenus capables de balayer un plus grand volume d'eau que les Ascidiacés. D'après nos observations, chez le *Doliolum* au moins, la capture des proies se ferait au niveau des sillons péricoronaux, la branchie n'intervenant pas. Il semble que la complication de la branchie du Pyrosome soit ancienne (cf. *P. vitjasi*) et la réduction observée sur le cyathozoïde de *P. atlanticum* liée à un arrêt du développement de l'individu. La complication s'est maintenue sinon accrue, car le Pyrosome (blastozoïde) est incapable de mouvements rapides et a besoin de sa branchie pour capter le maximum des particules en suspension dans l'eau qui le traverse. Les différences de structure existant entre les branchies des trois formes de Thaliacés peuvent s'interpréter par des raisons mécaniques et physiologiques.

La question se pose de savoir comment la branchie des Thaliacés se limite à un seul protostigmate. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées :

1) les deux protostigmates primaires qui apparaissent simultanément dans la paroi branchiale des Ascidiées (ex. : Claveline) résultent de la subdivision d'un protostigmate primitif ; le fait n'a été observé que rarement (*Ciona*, *Asciidiella*, WILLEY, DE SÉLYS-LONGCHAMPS) ; BRIEN (1946-1948) tient cette interprétation pour vraisemblable : elle est en bon accord avec la conception d'une larve réduite au tronc d'un chordé.

Dans ce cas, la disposition présentée par les Thaliacés serait primitive et leur séparation du stock ascidien, ancienne, se serait effectuée avant la division du protostigmate primitif ;

2) un des deux protostigmates primaires ne s'est jamais perforé.

Cette hypothèse admet un arrêt intervenu dans le développement des ancêtres des Thaliacés ;

3) un des deux protostigmates primaires après s'être perforé, a régressé et disparu sans laisser de traces.

Cette dernière hypothèse postule une origine moins lointaine des Thaliacés.

Avant de se rallier à l'une de ces hypothèses, il convient de prendre en considération les enseignements que nous apportent, à propos de chacune des trois branches de Thaliacés ;



- a) l'étude et la comparaison des développements embryonnaires ;
- b) les traces plus ou moins nettes d'une métamorphose et de la vie fixée antérieure ; la structure des oozoïdes ;
- c) les modalités du bourgeonnement, qui ne présentent pas l'homogénéité que leur a attribuée BERRILL (1955).

### I. — *Doliolum*

#### a) Renseignements apportés par l'étude du développement de l'oozoïde.

Les *Doliolidae* sont la seule famille de Thaliacés à posséder encore un stade têtard.

Les œufs du *Doliolum*, si l'on en juge d'après la taille des embryons les plus jeunes, sont pauvres (*D. mülleri*) ou relativement peu fournis en vitellus (*D. denticulatum*), ce qui représente un caractère primitif. Il n'y a pas d'incubation. Le *Doliolum* est ovipare et solitaire. Le développement, calqué sur celui des Ascidies simples, est rapide (ULJANIN) et les embryons témoignent d'une nette tendance à la simplification et au raccourcissement de l'ontogénèse que reflètent : l'absence de l'ampoule neurale et de ses organes des sens, la disparition rapide de la cavité médullaire dans le céphalotéron, l'absence complète de tube médullaire et de cordon endoblastique dans la queue. Si l'embryon a le faciès d'un têtard, il en est fort différent à l'examen, « a fortiori » si l'on considère l'embryon dépourvu de rostre, presque anoure et à cellules musculaires caudales persistant sous forme de myoblastes de *D. denticulatum* (ce mémoire). La déviation de l'embryogénèse par rapport à celle des Ascidies se manifeste dès le stade neurula jeune, avec tendance au développement direct.

Ajoutons que les trois types d'oozoïdes connus se développent à l'intérieur des enveloppes ovulaires et que le stade nageur n'existe pas ; la dispersion est passive.

#### b) Renseignements apportés par l'étude de l'oozoïde et de sa métamorphose.

Le *Doliolum* présente des remaniements structuraux de la larve homologues à ceux caractérisant la métamorphose des Ascidiacés. Il existe une période transitoire où les caractères de la larve et de l'adulte se mélangent, comme chez certaines Ascidies (Aplou-

sobranches par exemple). La queue se résorbe par la base et dans le céphalotéron apparaissent peu à peu les organes de l'Ascidie : complexe ganglionnaire avec glande neurale ventrale et organe vibratile, cavité pharyngienne avec endostyle et épibranches mais seulement l'équivalent d'un protostigmate par feuillet branchial, anse intestinale, cavités péribranchiales bientôt fondues en une cavité cloacale unique. Les anneaux musculaires correspondent pour la plupart aux muscles siphonaux d'une Ascidie. L'espace interosculaire s'est étendu au maximum avec l'accession de l'animal à la vie libre. Il n'y a aucune trace du pivotement des viscères qui accompagne la fixation des Ascidies. Indépendamment des tendances propres à l'embryon, il y a eu modification du genre de vie et, corrélativement, de la structure de l'adulte, structure qu'on ne peut interpréter qu'au travers de celle d'un Tunicié métamorphosé, fixé et dont les traits fondamentaux se seraient conservés en dépit de l'adaptation de l'animal à la vie pélagique active ; le phénomène se manifeste précocement, la phase fixée est entièrement absente.

Alors que l'Appendiculaire est un être dont la métamorphose reste inachevée et représente ce que l'on pourrait appeler l'adaptation exclusivement larvaire, le *Doliolum* répond à l'adaptation à la vie pélagique de l'individu complètement métamorphosé, les deux tendances s'étant précisées indépendamment.

Appliquant aux Tuniciers ses conceptions de l'évolution par pedomorphose, GARSTANG (1928-29) a défendu l'idée que l'Appendiculaire est un *Doliolum* néoténique. Il invoque à l'appui de sa thèse le rejet des orifices branchiaux vers l'arrière, la position du cordon nerveux par rapport à l'oesophage, la torsion vers la droite de l'anse digestive, l'existence d'un statocyste à gauche, la position relative de l'endostyle et des orifices branchiaux.

Mais GARSTANG compare l'Appendiculaire (oozoïde) tantôt au têtard, tantôt à l'oozoïde métamorphosé, tantôt aux blastozoïdes.

Aucun de ses arguments ne paraît déterminant. La queue du *Doliolum* (la disposition des champs musculaires le prouve) ne subit pas la torsion. Le cordon neural est absent dans la queue et disparaît de la région cloacale (ce mémoire, fig. 65 et suiv.) alors que l'anse digestive commence à peine à se délimiter. Aucun de nos embryons n'a montré le glissement vers le flanc gauche observé par NEUMANN dans un seul cas et dans lequel GARSTANG voyait la preuve d'une torsion de la queue. Le système péribranchial du *Doliolum* se constitue à la mode ascidiennne, alors que les tubes du Larvacé sont d'origine endoblastique et ventraux. La position des orifices branchiaux en arrière de l'endostyle résulte d'un processus de convergence. L'incurvation de l'anse digestive vers la droite ne se manifeste que chez les phorozoïdes et gonozoïdes de *D. denticulatum* et *D. gegenbauri* et non chez les oozoïdes ; l'anse digestive de l'oozoïde de *D. mülleri* est droite à l'origine et se plie en U secondairement. Il est illusoire d'homologuer les statocystes sous prétexte qu'ils sont logés à gauche : il est intra-cérébral chez le Larvacé, tandis qu'il est externe et écarté du cerveau chez le *Doliolum* où il n'existe d'ailleurs que chez l'oozoïde adulte, simple cupule superficielle chez *D. mülleri*, vésicule close chez *D. denticulatum*. Rappelons enfin que le stade têtard est en voie de réduction chez les *Doliolidae*.

c) Renseignements apportés par l'étude du bourgeonnement.

La blastogénèse du *Doliolum* s'effectue aux dépens d'ébauches restées embryonnaires et aux potentialités non réduites ; elle représente une phase importante dans le cycle vital puisqu'elle aboutit à une dispersion active de l'espèce et à une multiplication des individus sexués, compensant la faible fécondité de ces derniers. Le cycle biologique du *Doliolum* n'est pas à cet égard sans analogie avec celui de certains vers parasites.

Le stolon se constitue en arrière de l'endostyle et est intra-abdominal. Il renferme des éléments de trois feuilletts primordiaux. Parmi ses constituants figurent les deux expansions épicaudiques, agents actifs du bourgeonnement ou de la régénération et caractéristiques des Aplousobranches et des *Diazonidae*. Le rôle des épicaudiques, réduit dans la blastogénèse du *Doliolum*, s'explique par la présence des autres ébauches dans le bourgeon et est le reflet de l'équilibre qui s'établit entre les divers blastèmes et qui se manifeste aussi chez les Aplousobranches (cf. BRIEN, 1948a). Le mode de participation des éléments cloacaux à la formation du stolon diffère de ce que l'on observe chez les Stolidobranches à bourgeonnement palléal et ne constitue qu'une analogie. D'un point de vue phylétique, la présence des épicaudiques offre sans doute plus d'importance que leur destinée ; la médiocrité de leur rôle et leur absence dans les blastozoïdes suggèrent cependant que l'évolution du *Doliolum* se poursuit dans le sens de leur disparition. Les épicaudiques sont également réduits et s'isolent du pharynx chez les *Didemnidae* ; ils n'ont guère d'extension chez les Phlébobranches.

Avec certains Aplousobranches, le *Doliolum* a en commun l'alternance de générations (*Polycitoridae*) et la présence de l'ovaire en arrière de l'anse digestive (*Polyclinidae*) ; le testicule occupe régulièrement le flanc gauche.

En résumé : l'étude du *Doliolum* montre un ensemble de caractères généraux et de caractères spécialisés.

a) Caractères généraux :

Le massif viscéral est logé derrière le pharynx ; le corps comprend deux régions : thorax et abdomen.

Le ganglion émet de multiples racines nerveuses.

La glande neurale se forme ventralement au ganglion.

La branchie est simple ; ses stigmates sont orientés comme ceux des Ascidiacés.

L'abdomen renferme deux prolongements épocardiques.

Le développement de l'œuf se fait sans incubation, à la manière de celui des Ascidies ovipares.

Le bourgeonnement est épocardique et le bourgeon contient les trois tissus primordiaux.

Il ne se forme pas de colonie, mais des associations temporaires.

b) *Caractères spécialisés.*

Le stade tétard tend à disparaître et la métamorphose est précoce.

Les deux siphons se placent en opposition.

La glande neurale s'atrophie peu à peu.

Les épicardes manquent aux blastozoïdes incapables de bourgeonner ; ils sont réduits en masse et en importance chez l'oozoïde.

Il y a une alternance de générations complexe et particulière (cf. *Anchinia*).

La paroi péribranchiale intervient dans la blastogénèse.

*En conclusion* : les caractères généraux que conservent le *Doliolum* sont des caractères d'Ascidie entérogone. Il y a d'incontestables affinités morphologiques entre les Ascidies Aplousobranches et les *Doliolidae*, mais la séparation de ces derniers du tronc commun doit être ancienne et les caractères de *Doliolum* se sont accusés.

On peut concevoir l'évolution du *Doliolum* et des Ascidies de la façon suivante :

Le *Doliolum* descend d'un Urochordé métamorphosé et fixé, entérogone, ovipare et non incubant, ayant acquis la faculté de se multiplier asexuellement par bourgeonnement épocardique, possédant une branchie simple, constituée par un seul proto-stigmate.

Tandis que le *Doliolum* retournait à la vie pélagique, le stock Urochordé précisait la tendance ascidiennne, notamment par accroissement de la branchie avec passage au stade de deux proto-stigmates et apparition, chez certaines Ascidies, de l'état colonial (*Archiascidia* et les Aplousobranches). Ultérieurement, dans certaines lignées, la branchie se compliquait encore tandis que l'abdomen se réduisait puis disparaissait (Phlébobranches - Stolidobranches) tandis que d'autres Ascidies à branchie simple et abdomen développé tendaient à l'incubation et à l'ovoviviparisme (Aplousobranches).

Le *Doliolum* a conservé tous les éléments de base de l'Ascidie et notamment la branchie à une seule rangée de stigmates compatible avec son nouveau mode de vie. L'adaptation inscrite dans son patrimoine héréditaire s'est manifestée de plus en plus précocement au point que le stade fixé a disparu comme tel, mais en laissant des traces (voir p. 266).

## II. — Le *Pyrosome*

### a) Renseignements apportés par l'étude du développement de l'oozoïde.

L'accumulation du vitellus et l'ovoviviparisme ont entraîné, chez *P. atlanticum*, la disparition complète du stade tétard ; le développement s'arrête précocement. Sur le blastoderme s'ébauchent quelques organes typiques d'un oozoïde métamorphosé.

Le développement de *P. vitjasi* est inconnu ; celui des autres espèces de *Pyrosome*, dans la mesure où il a été observé, semble conforme à celui de *P. atlanticum*.

### b) Renseignements apportés par l'étude de la structure de l'oozoïde.

Il y a développement direct, une métamorphose n'est pas observable. La structure du cyathozoïde s'interprète comme celle d'une Ascidie fixée dans le cloaque maternel et ne subissant pas les transformations en rapport avec la vie pélagique.

Les positions relatives du siphon buccal, de l'ébauche neurale et de la plage buccale (espace interosculaire étroit), trahissent l'Ascidie fixée. Cette interprétation de l'aspect de *P. atlanticum* est appuyée par l'examen du cyathozoïde de *P. vitjasi* qui a conservé une forme ascidienne typique, avec un corps constitué d'un thorax et d'un abdomen. Les viscères sont logés en arrière de la corbeille branchiale. La branchie correspond, à la manière de celle des blastozoïdes, à une rangée de stigmates (10 à 13) étendus dorsoventralement et pourvus de barres longitudinales (4 à 5).

La rotation, et non simple changement d'axe, du protostigmate a précédé dans l'évolution celle de la cavité atriale et du siphon cloacal. Il est impossible de dire si cette rotation est une pré-adaptation ou si la modification qui y est liée s'est manifestée de plus en plus tôt. Chez *P. vitjasi*, la glande neurale est ven-

trale, il existe des cavités péribranchiales permanentes, mais les épocardes paraissent absents et le vitellus occupe la place du postabdomen.

c) *Renseignements apportés par l'étude du bourgeonnement.*

La blastogénèse est une strobilation. Un stolon plus ou moins long selon les espèces se répartit en blastozoïdes eux-mêmes capables de multiplication asexuée.

Mais alors que les embryogénèses et les blastogénèses conduisent généralement, à partir de matériaux différents, à des êtres que l'on ne peut distinguer (Tuniciers, Vers, Bryozoaires), les bourgeons de *P. atlanticum*, quoique constitués du même matériel embryologique que l'oozoïde, aboutissent à des êtres totalement différents de celui-ci. Il y a intervention de facteurs contingents, internes puisque cyathozoïde et colonie tétrazoïde se développent en entité isolée. Les blastozoïdes, par voie sexuée, ont pour descendance la forme ascidienne, par voie agame la forme pélagique. Celle-ci est plus qu'une mutation somatique qui s'oublierait dans la reproduction sexuée, alors qu'elle apparaît une phase normale intermédiaire, vectrice des gamètes ; elle fait donc partie du bagage transmis héréditairement, mais ne peut se manifester qu'après développement de l'oozoïde. Dès ce moment et bien que les tissus aient conservé un aspect embryonnaire, on doit admettre que les potentialités sont modifiées ; la blastogénèse fait apparaître des individus de structure différente de celle de l'oozoïde. La qualité des ébauches blastogénétiques de l'oozoïde se maintient au travers des blastozoïdes, tandis que la fécondation est nécessaire pour que l'oozoïde apparaisse.

La forme de blastogénèse du Pyrosome est caractéristique et l'isole dans l'ensemble des Urochordés.

On peut trouver, chez les Aplousobranches, des types plus ou moins analogues de blastogénèse. Elle est postendostylaire, donc abdominale et fait intervenir les divers feuillets embryonnaires, avec cette particularité supplémentaire d'en maintenir la valeur embryologique.

La blastogénèse des Pyrosomes intéresse l'embryon comme chez les *Polycitoridae* et *Didemnidae* ; la génération est alternante comme chez les premiers. Les organes du cyathozoïde et ceux d'une larve en métamorphose avancée de *Polyclinidae* présentent des dispositions comparables. Le vitellus, contenu dans les épocardes de cette dernière larve occupe, à la taille près, la

place de la gouttelette vitelline du Pyrosome. L'analyse de *P. vitjasi* serait sans doute instructive à cet égard.

La multiplication asexuée par strobilation du postabdomen (*Amaroucium*) ou de l'abdomen (*Aplidium*) caractérise les *Polyclinidae*.

Les *Polycitoridae* se multiplient asexuellement grâce à un stolon postendostylaire. Chez *Colella*, ce stolon est très long, moniliforme (DE SÉLYS-LONGCHAMPS, 1916) et présente une ressemblance poussée avec celui de *P. vitjasi* qui porte près de 100 blastozoïdes, tandis que chez *Distaplia*, ce stolon est court et se subdivise en stolons secondaires, rappelant ce qui se passe au niveau de la colonie tétrazoïde de *P. atlanticum*. Mais le stolon des *Polycitoridae* renferme une vésicule épocardique et du mésenchyme, tandis que celui du Pyrosome renferme en plus du coecum endostylaire, les prolongements péricardique et péribranchiaux, outre le mésenchyme. BRIEN a assimilé le prolongement endostylaire du Pyrosome au coecum épocardique gauche de *Distaplia*, mais on ne peut pousser la comparaison plus loin.

Les étapes de la migration du siphon cloacal ont été esquissées par LAHILLE et MICHAELSEN au cours de leurs études sur divers *Polyclinidae* et *Didemnidae*. Le *Cyathocormus* de OKA permet de concevoir la formation d'une colonie du type de celle du Pyrosome.

En résumé, l'étude du Pyrosome (oozoïde et blastozoïde) montre également un ensemble de caractères généraux et de caractères spécialisés.

#### a) Caractères généraux.

L'oozoïde garde la forme ascidienne.

Le massif viscéral est logé derrière le pharynx ; le corps comprend deux régions : thorax et abdomen.

Le ganglion (blastozoïde) émet de multiples racines nerveuses.

La glande neurale se forme ventralement au ganglion.

La colonie est une association d'individus noyés dans une tunique commune, rangés autour d'un cloaque mais dépourvus de connexions vasculaires.

#### b) Caractères spécialisés.

Il n'y a plus de stade tétard (oviviparisme). Le développement est direct, mais arrêté rapidement.

Les deux siphons des blastozoïdes sont en opposition.

La branchie équivaut à un protostigmate ayant subi une rotation de 90° (oozoïde - blastozoïde) et s'étant subdivisé suivant le processus habituel.

Le bourgeonnement est postendostylaïre et est une strobilation à laquelle participent les principaux organes.

Les générations sont alternantes.

*En conclusion* : en nous appuyant sur la comparaison entre le *Doliolum* et l'Ascidie, nous observons que les caractères du Pyrosome se rapprochent de ceux de l'Ascidie aplousobranche, si l'on excepte sa branchie monoprotopostigmatique et l'absence des épiscardes. Nous en déduisons que la colonie de Pyrosome a pour origine une Ascidie fixée, ce que révèle l'étude de l'embryogénèse. Cette ascidie a déjà la particularité d'avoir son protostigmate déplacé de 90° par rapport à ce qu'on observe chez toutes les Ascidies. L'Urochordé d'où est sorti le Pyrosome, était sans doute voisin de celui dont dérive le *Doliolum*, mais les deux lignées ont dû être précocement séparées par l'orientation différente des protostigmates.

Les images de convergence relevées ci-dessus entre les blastogénèses des Aplousobranches et des Pyrosomes ne sont que la conséquence d'une lointaine communauté d'origine. Une autre convergence, cette fois, avec *D. denticulatum* est la disparition du stade larvaire, acquise de façon toute différente.

### III. — Les Salpes

#### a - b) Renseignements apportés par l'étude du développement et de la structure de l'oozoïde.

L'embryogénèse des Salpes est compliquée par l'intervention des kalymmocytes et le viviparisme. Toute trace de stade larvaire équivalent au têtard de l'Ascidie fait défaut, encore qu'il se forme une vésicule neurale, dépourvue d'organes des sens, mais ouverte dans la cavité pharyngienne et siégeant dans un espace interosculaire réduit.

Plus plastiques que les cyathozoïdes et achevant leur développement, les oozoïdes des Salpes acquièrent des siphons opposés par déplacement de l'orifice cloacal et perdent tout aspect d'ascidie fixée.



La vésicule neurale se sépare du pharynx et devient un ganglion massif sans glande neurale ; le complexe neural, quoique constitué d'une masse fibrillaire interne et d'une écorce de neurones, est particulier aux Salpes et a même un intérêt taxonomique (ocelles). Les glandes neurales des Salpes sont des néoformations d'origine pharyngienne.

La branchie est une simple fente, équivalent à un protostigmate, oblique par rapport à l'endostyle ; il n'y a jamais subdivision en stigmates.

Les autres organes sont semblables à ceux des Ascidies ; les viscères sont en arrière du thorax. La forme de l'anse intestinale varie selon les genres. Il n'y a aucune trace des épicarides. La musculature dérive de celle des siphons ou correspond aux muscles de l'espace interosculaire des Ascidies.

c) *Renseignements apportés par l'étude de la blastogénèse.*

Les générations sont alternantes et la blastogénèse présente certains traits de ressemblance avec celle des Pyrosomes : un cul de sac endostylaie, du mésoblaste, le massif génital, et probablement un prolongement du péricarde (BRIEN, 1928) marquant le flanc droit, participent à la constitution du stolon postthoracique. Les trois feuilletts sont présents. Le stolon se découpe par étranglements successifs, en fragments, les futurs blastozoïdes, rappelant ce qui s'observe chez les Pyrosomes et les *Polycitoridae*. Il y a aussi ici quelque convergence.

Bien que les Salpes aient une blastogénèse plus complexe qu'une simple strobilation (ce qui les oppose aux Pyrosomes), l'ensemble des autres caractères fait que les Salpes restent plus proches des Pyrosomes que des Ascidies ou du *Doliolum*.

Il semble qu'il y ait lieu d'admettre pour les Salpes une origine très voisine de celle des Pyrosomes, mais avec une tendance évolutive différente ayant abouti à des êtres nageurs actifs.

## RESUME DU MEMOIRE

Dans les différents chapitres de ce mémoire, nous avons considéré, à l'occasion de l'étude de la formation des complexes neuraux, l'embryogénèse et la blastogénèse du Pyrosome et du *Doliolum*.

Nous avons suivi les étapes de l'organogénèse du cyathozoïde et confirmé les conceptions de CH. JULIN au point de vue de l'orientation de l'embryon et valeur des ébauches. Nous avons montré que tout le complexe neural dérive de l'ectoblaste embryonnaire. Nous avons assimilé le « ganglion » à une glande neurale et le seul « nerf » observable au cordon dorsal.

Nous avons conclu à l'identité des deux blastogénèses du Pyrosome, blastogénèses qui sont des strobilations avec maintien de la valeur des feuilletts. Nous rejetons les conclusions de SALENSKY et SEELIGER tandis que les nôtres se rapprochent de celles de NEUMANN.

Nous avons précisé la structure du ganglion du blastozoïde adulte dont il n'existait que des dessins schématiques ou des descriptions incomplètes.

Nous espérons avoir apporté une solution aux problèmes litigieux et mis fin aux controverses régnant depuis trois-quarts de siècle à propos du Pyrosome.

Ayant eu la possibilité d'étudier plusieurs embryons de *Doliolum* au stade neurula, nous avons contribué à étendre les données encore lacunaires de la littérature. L'embryogénèse d'individus de la Méditerranée rapportés à l'espèce *D. denticulatum* et à notre connaissance jamais décrits, a été suivie depuis le stade neurula achevée jusqu'à l'oozoïde complètement constitué. Ces embryons se singularisent par l'absence du rostre et d'une différenciation de la chorde et des myoblastes de la queue. Tout le système neural dérive de l'organe larvaire. Nous avons formulé l'hypothèse qu'il n'existe que quatre formes d'oozoïdes correspondant aux quatre genres actuellement admis. Les douze espèces ne peuvent se distinguer que par les caractères des blastozoïdes.

Sur l'espèce *D. denticulatum* principalement, nous avons revu la formation du stolon prolifère et retrouvé les phases déjà décrites par NEUMANN dont nous confirmons les observations, avec

cependant des conclusions différentes sur la valeur du cardio-péricarde et des dérivés de cet organe et du mésoblaste embryonnaire. Le probourgeon n'existe que dans la lignée des gonozoïdes.

L'étude de l'organogénèse des bourgeons a été limitée à l'ébauche neurale et au système digestif. La première dérive d'un massif d'origine péricardique, le second des cordons cloacaux internes fusionnés. Le manque de matériel nous a empêché provisoirement de considérer les autres ébauches. Il est certain que l'évolution du bourgeon est conditionnée par un facteur nutritionnel; le manque plus ou moins accusé de nourriture entraîne la déviation du bourgeon vers le type gastrozoïde ou la castration du type phorozoïde.

Nous espérons par nos observations sur le *Doliolum* avoir apporté des documents nouveaux sur un type morphologique intéressant et encore mal connu et donné une solution à quelques problèmes posés par les discordances existant entre les conceptions des quelques auteurs qui l'ont étudié, GROBBEN, ULJANIN, KOROTNEFF et NEUMANN.

Comparant pour terminer les résultats de nos observations aux données de la littérature sur les Ascidiacés et les Salpes, nous avons tenté d'esquisser en ses grandes lignes l'évolution des Thaliacés.

Nos conclusions peuvent se résumer de la manière suivante :

La classe des Thaliacés est une association de formes qui ont acquis, par convergence, des morphologies identiques. La justification du maintien de cette classe est d'ordre écologique.

La séparation, à partir du fonds commun, des diverses lignées conduisant aux Ascidiacés et Thaliacés s'est effectuée alors que les formes souches étaient encore au stade monoproto-stigmatique. Alors que cette disposition, compatible avec la vie pélagique, se maintenait chez les Thaliacés, les Ascidiacés, accentuant la tendance à la vie fixée, développaient une branchie complexe par multiplication des proto-stigmates.

Les *Doliolum* dérivent de formes voisines de celles qui ont conduit aux Aplousobranches. Les uns et les autres portent des épicarides. Le fait que les *Doliolum* ne possèdent qu'un seul proto-stigmate par branchie empêche de les joindre aux Aplousobranches qui en portent toujours l'équivalent de deux. Un stade fixé n'est plus observable et le tétard tend à disparaître.

Les *Pyrosomes* sont plus éloignés des Aplousobranches bien qu'ils aient gardé de multiples caractères d'Ascidies entérogones. La disposition de leur proto-stigmate, l'absence des épicarides et

la forme de la blastogénèse conduisent à admettre une séparation lointaine d'avec les souches des Ascidies. En raison de leurs tendances évolutives propres peu marquées, les Pyrosomes ont peu transformé le type ascidiacé et se sont par ce fait maintenus plus près des Ascidies aplousobranches que ne le sont les Ascidies stolidobranches. On doit tenir pour des phénomènes de convergence, les ressemblances existant entre la blastogénèse des Pyrosomes et celles des Ascidies.

Les Salpes sont plus proches des Pyrosomes que des Ascidies tant aplousobranches que stolidobranches, par leur mode de bourgeonnement. Leur viviparisme n'est que l'exagération de ce que montrent les Pyrosomes.

Les différences existant entre les blastogénèses des Salpes et des Pyrosomes sont moindres que celles existant entre les blastogénèses des différentes familles d'Aplousobranches.

Les différences morphologiques séparant Salpes et Pyrosomes peuvent être rapprochées de leurs modes de vie (développement de la musculature, disparition des stigmates et des cavités péribranchiales chez la Salpe, animal se déplaçant activement).

Salpes et Pyrosomes (*Pyrosomidae* - *Salpidae*) forment des familles voisines de la classe des Thaliacés ; la famille des *Doliolidae* leur a été rattachée, bien que son évolution se soit faite suivant une autre voie. Les affinités avec les Ascidies aplousobranches ne sont que relatives pour les deux premiers types, plus nettes pour le troisième. Les uns et les autres sont en effet restés fidèles au plan de structure et au type de bourgeonnement postthoracique qui caractérisent les Aplousobranches.

A la fin de cet exposé, je prie Mr le Professeur M. Dubuisson, Directeur de l'Institut Zoologique Ed. Van Beneden et Recteur de l'Université de Liège, d'agréer ma profonde reconnaissance pour les conseils, l'appui et les facilités de toute sorte qu'il n'a cessé de m'accorder au cours de mes recherches.

Toute ma gratitude va à Mr le Professeur P. Brien, auprès duquel j'ai toujours trouvé un accueil généreux, des conseils judicieux et les plus grands encouragements.

J'exprime mes sincères remerciements à Mr le Professeur D. Damas qui m'a permis d'examiner le produit des pêches qu'il effectua à bord de l'« Armauer Hansen ». Je remercie bien vivement Mr le Dr G. Trégouboff, Directeur de la Station Zoologique de Villefranche s/Mer, qui m'accueillit si aimablement dans son Laboratoire et me fit profiter de sa science planctonologique et MMrs les Professeurs G. Teissier et J.M. Pérès, Directeurs des Stations de Zoologie marine de Roscoff et de Marseille/Endoume, où j'ai pu mener de très utiles recherches d'ascidiologie.

Le personnel du Laboratoire de Biologie générale de l'Université de Liège m'a toujours apporté une collaboration dévouée. Ma reconnaissance s'adresse

spécialement à Mlle L. Delloye, qui m'assista de sa longue expérience technique. Je remercie Mme H. Diserens, photographe attachée à la Faculté des Sciences de l'Université Libre de Bruxelles, qui a réalisé la plupart des photos illustrant ce mémoire et Mr Duprez, qui a apporté tous ses soins à la dactylographie du manuscrit.

Je n'oublie pas que le Fonds National Belge de la Recherche Scientifique, la Fondation A. de Potter de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique et le Patrimoine de l'Université de Liège m'ont permis, par leurs subsides, d'effectuer plusieurs séjours dans les Laboratoires Français de Biologie marine. Je les remercie bien sincèrement.

Liège, le 25 septembre 1957.

J. GODEAUX

## BIBLIOGRAPHIE

- AUBERT, H. : *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, fasc. 12, 1-22, 1954, 7 pl. h.-t.
- BACQ, Z.M. : *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 72, 181-204, 1941.
- BACQ, Z.M. : *Biol. Rev.*, 22, 73-91, 1947.
- BACQ, Z.M. et FLORKIN, M. : *Arch. Internat. Physiol.*, 40, 422-428, 1935.
- BACQ, Z.M. et FLORKIN, M. : *Experientia*, 2, 451, 1946.
- BARROIS, J. : *J. Anat. Physiol.*, 21, 193-267, 1885.
- BERRILL, N.J. : *Phil. Trans. R. Soc. London B*, 226, 43-71, 1936.
- BERRILL, N.J. : *The Tunicata* (with an account of the british species). *The Ray Society*, n° 133, 1950.
- BERRILL, N.J. : *J. Morphol.*, 1950 a) 87, 537-552 ; *ibid.*, 1950 b) 87, 553-606.
- BERRILL, N.J. : *Biol. Rev.*, 26, 456-75, 1951.
- BERRILL, N.J. : *The origin of vertebrates*. Oxford 1955, 257 p.
- BONNEVIE, K. : *The Norwegian North Atlantic Expedition (1876-1878)*. Oslo 1896, 15 p., 3 pl. h.-t.
- BONNIER, J. et PÉREZ, CH. : *C.R. Acad. des Sciences Paris*, 134, 1238-40, 1902.
- BORGERT, A. : *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 56, 402-8, 1893.
- BORGERT, A. : *Ergebn. der Plankton — Expedition der Humboldt Stiftung*, 2/E.a.C., 68 p., 2 pl. h.-t., 1894.
- BREWIN, I. : *Quart. J. Microsc. Sci.*, 97, 435-454, 1956.
- BRIEN, P. : *Arch. Biol.*, 35, 155-204, 1925 ; *ibid.*, 37, 1-45, 1927.
- BRIEN, P. : *Recueil Inst. Zool. Torley-Rousseau*, 2, 1-116, 1928.
- BRIEN, P. : *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 61, 19-113, 1930.
- BRIEN, P. : *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 76, 64-73, 1946.
- BRIEN, P. : *Embranchement des Tuniciers in Traité de Zoologie par P.P. GRASSÉ*, 10, 553-894, 1948.
- BRIEN, P. : *Bull. Cl. Sci. Acad. R. Belg.*, 34, 5<sup>e</sup> série, 724-34, 1948a.
- BRIEN, P. : *Bull. Soc. Zool. France*, 79, 203-239, 1954.
- BROOKS, W.K. : *Mem. John Hopkins Univ.*, 2/8, 936 p., 57 pl. h.-t., 1893.
- BURGHause, F. : *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 108, 430-497, 1914.
- CARLISLE, D.B. : *Nature*, 166, 737, 1950.
- CARLISLE, D.B. : *Quart. J. Microsc. Sci.*, 92, 201-3, 1 fig., 1951.
- CARLISLE, D.B. : *J. exper. Biol.*, 28, 463-472, 1951.
- DAMAS, D. : *Arch. Biol.*, 16, 1-25, 3 pl. h.-t., 1899.
- DAMAS, D. : *Arch. Biol.*, 17, 1-33, 2 pl. h.-t., 1901.
- DAMAS, D. : *Arch. Biol.*, 18, 599-664, 1902.

- DAMAS, D. : *Arch. Biol.*, 20, 747-833, 4 pl. h.-t., 1904.
- DAMAS, D. : La Croisière Atlantique de l'« Armauer Hansen », mai-juin 1922. Liège, Vaillant-Carmanne 1922, 37 p.
- DAWYDOFF, C. : *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés*. Masson et Cie, Paris 1928, 930 p.
- DE LACAZE-DUTHIERS : *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 3, 119, 257, 530 et 578, 1874 ; *ibid.*, 6, 457-673.
- DELSMAN, H.C. : *Tijdschr. d. Nederlandsche Dierk. Vereenig. Leiden*, 2, 197-215, 1912.
- DE SÉLYS-LONGCHAMPS, M. : *Arch. Biol.*, 16, 117-171, 3 pl. h.-t., 1899.
- DE SÉLYS-LONGCHAMPS, M. : *Arch. Biol.*, 17, 499-542, 1901 a ; *ibid.*, 17, 673-711, 1 pl. h.-t., 1901 b.
- DE SÉLYS-LONGCHAMPS, M. : *Bull. Scientif. Fr. Belg.*, 50, 170-276, 1916.
- DE SÉLYS-LONGCHAMPS, M. : *Trav. St. Zool. Wimereux*, 13, 629-634, 1939.
- DE SÉLYS-LONGCHAMPS, M. : *Résultats Voy. Belgica 1897-1899* (Zoologie), 1-57, 12 pl. h.-t.
- DE SÉLYS-LONGCHAMPS, M. et DAMAS, D. : *Arch. Biol.*, 17, 385-488, 3 pl. h.-t., 1901.
- DRACH, P. : La notion de Procordé et les embranchements de Cordés in *Traité de Zoologie* par P.P. GRASSÉ, 10, 545-551, 1948.
- DURANTE, M. : *Experientia*, 12, 307-8, 1956.
- ELWYN, A. : *Bull. Neurol. Inst. New York*, 6, 163-177, 1937.
- FEDELE, M. : *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 4, 124-240, pl. 3 - fig. 1-10, 1923.
- FOL, H. : *Morphol. Jahrb.*, 1, 222-242, 1876.
- FOL, H. : *Rec. Zool. Suisse*, 1, 91-160, 1883.
- FOWLER, G. : Biscayan Plankton collected during a cruise of H.M.S. « Research », 1900 ; 10, 2<sup>e</sup> sér., 1904-1922, 1-12, 1 pl. h.-t. et 89-103, 2 pl. h.-t.
- GARSTANG, W. : *Quart. J. Microsc. Sci.*, 72, 51-187, fig. 1-13, 1928-1929.
- GARSTANG, W. : Report on the Tunicata ; Part. I, *Doliolida*. Brit. Antarctic (Terra Nova) Expedition 1910 Brit. Mus. (Nat. Hist) Zoology, 1933, 4 (n° 6), 195-251.
- GARSTANG, S.L. et GARSTANG, W. : *Quart. J. Microsc. Sci.*, 72, 1-50, 1928-29.
- GEGENBAUR, C. : *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 7, 283-314, pl. 14-16, 1855.
- GODEAUX, J. : *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 85, 103-118, 1954.
- GODEAUX, J. : *Bull. Cl. Sci. Acad. R. Belg.*, 41, 769-787, 1955.
- GODEAUX, J. : *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 86, 281-302, 1956a.
- GODEAUX, J. : *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 87, 75-90, 1956b.
- GROBBEN, C. : *Arb. Inst. Univ. Wien*, 4, 201-98, 5 pl. h.-t., 1882.
- HARANT, H. et VERNIÈRES, P. : Tuniciers - Ascidiés. *Faune de France*, 27, 1933 (Paris, P. Lechevalier).

- HERDMAN, W.A. : Report upon the Tunicata (III). *Report of the scientific results of the Exploring Voyage of H.M.S. « Challenger »*, 1873-1876. *Zoology*, 27, (4<sup>e</sup> fasc.), 164 p., 11 pl. h.-t., 1888.
- HUUS, J. : Tunicata (Asciadiaceae. W. KÜENTHAL u. T. KRUMBACH. *Hd. d. Zool.*, 5 (2de part.), 545-692, 1937-1940.
- HUUS, J. : *Vidensk.-Skifter. 1. Matem. Naturvid. Kl.* 1-50, 4 pl. h.-t., 1923.
- HUXLEY, TH. : *Phil. Trans. R. Soc. London*, 567-593, 1852.
- HUXLEY, TH. : *Phil. Trans. R. Soc. London*, 595-605, 1852.
- HUXLEY, TH. : *Trans. Linnean Soc. London*, 23, 193-250, pl. 30-32, 1860.
- IVANOVA-KAZAS, O.M. : *Zoologitsheskij Journal*, 35, 1193-1202, 1956.
- JOLIET, L. : Etudes anatomiques et embryogéniques sur le *Pyrosoma giganteum*. Paris, 1888.
- JULIN, CH. : *Arch. Biol.*, 2, 59-126 et 211-232, 1881.
- JULIN, CH. : *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 76, 544-611, 1904a.
- JULIN, CH. : *Mitth. Zool. St. Neapel*, 16, 489-552, 1 pl. h.-t., 1904b.
- JULIN, CH. : *Zool. Jahrb.*, suppl. XV, fasc. 2, 775-863, 1912.
- KEFERSTEIN, W. et EHLERS, E. : Zoologische Beiträge gesammelt in Winter 1859/60 in Neapel und Messina. Leipzig, 1861, 112 p., 15 pl. h.-t. (W. Engelmann).
- KOROTNEFF, A. : *Mitth. Zool. St. Neapel*, 10, 186-205, 2 pl. h.-t., 1891-93.
- KOROTNEFF, A. : *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 62, 395-414, 2 pl. h.-t., 1896a.
- KOROTNEFF, A. : *Mitth. Zool. St. Neapel*, 12, 351-352, 3 pl. h.-t., 1896b.
- KOROTNEFF, A. : *Mitth. Zool. St. Neapel*, 16, 480-488, 1903-1904.
- KOROTNEFF, A. : *Biol. Ztbl.*, 24, 61-65, 1904.
- KOROTNEFF, A. : *Mitth. Zool. St. Neapel*, 17, 295-311, 3 pl. h.-t., 1905.
- KOWALEVSKY, A. : *Arch. f. mikrosk. Anat.*, 11, 597-635, 2 pl. h.-t., 1875.
- KROHN, M. : *Arch. f. Naturgesch.*, 1, 53-65, 1851.
- KRÜGER, H. : Die Thaliaceen der « Meteor » Expedition. *Wissensch. Ergeb. der d. atlant. Expedition (Meteor, 1925-27). Biologische Sonderuntersuchungen*, 13, 111-153, 1939.
- LAHILLE, F. : Recherches sur les Tuniciers des Côtes de France. Thèse Fac. Sci., Paris, 1890, 330 p., 176 fig.
- LELOUP, E. : *Bull. Cl. Sci. Acad. R. Belgique*, 15 (5<sup>e</sup> série), 461-78, 1929.
- LISON, L. : Recherches sur l'histophysiologie comparée de l'excrétion chez les Arthropodes. *Mém. Cl. Sci. Acad. R. Belg.*, 19, fasc. 5, 106 p., 1942.
- LISON, L. : Histochimie et cytochimie animale. Principes et Méthodes. *Coll. Actualités Biologiques*, 1953, 607 p., 2<sup>e</sup> éd., Paris, Gauthier-Villars.
- LORLEBERG, O. : *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 88, 523-556, 2 pl. h.-t., 1907.



- MAURICE, CH. : Etude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroïdes aurantiacum* n. sp.), 1888, 315 p., 7 pl. h.-t. Liège (Vaillant-Carmanne).
- METCALF, M. : *Zool. Jahrbücher (Anatomie u. Ontogenie)*, 13, 496-602, 1900.
- METCALF, M. : *Bull. U.S. Nat. Museum*, 100, 2, part. 2, 1-193, 14 pl. h.-t., 1918.
- METCALF, M. et HOPKINS, S. : *Bull. U.S. Nat. Museum*, 100, 2, part. 3, 195-275, 22 pl. h.-t., 1919.
- MICHAELSEN, W. : cité par P. BRIEN, 1948.
- MILNE-EDWARDS, H. : *C.R. Acad. Sci. Paris*, 10, 284-5, 1840.
- MINGANTI, A. : *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 23, 52-58, 1951.
- NEUMANN, G. : *Doliolum. Wissensch. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Expedition (aus dem Dampfer « Valdivia », 1898-1899)*, 12 (fasc. 2), 97-243, 15 pl. h.-t., 1906.
- NEUMANN, G. : *Die Pyrosomen. Wissensch. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Expedition (aus dem Dampfer « Valdivia » 1898-1899)*, 12, 291-421, 12 pl. h.-t., 1913a.
- NEUMANN, G. : *Die Pyrosomen und Dolioliden der deutschen Südpolar Expedition 1901-1903. Deutsch. Südpolar Exped.*, 14, Zool. VI, 1-34, 3 pl. h.-t., 1913b.
- NEUMANN, G. : *Salpae II. Cyclomyaria et Pyrosomida. Das Tierreich*, 40<sup>e</sup> livraison, 1913c, 36 p.
- NEUMANN, G. : *Tunicata Caducichordata (Pyrosomida, Cyclomyaria)*. W. KÜKENTHAL u. T. KRUMBACH *Hd. d. Zool*, 5 (2<sup>e</sup> part.), 203-400, 1935.
- OKA, A. : 1911-1913 *Imp. Univ. Tokyo ; Jl. Coll. Sci.*, 32, art. 12, 1-30, 2 pl. h.-t., 1913.
- PAVESI, P. : *Rendic. R. Accad. Sc. fis.-matem. Napoli*, an XI, fasc. 1, 25, 1872.
- PÉRÈS, J.M. : *Annales Inst. Océanogr.*, 21, 229-359, 1943.
- SALENSKY, W. : *Zool. Anz.*, 4, 597-604, 1881 ; *ibid.*, 4, 613-19, 1881.
- SALENSKY, W. : *Zool. Jahrbücher (Anat. et Ontog.)*, 4, 424, pl. 26-28, 1891 ; *ibid.*, 5, 1-98, pl. 1-8, 1892.
- SEELIGER, O. : *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 19, 573-677, 10 pl. h.-t., 1886 ; *ibid.*, 22, 1-16, 1888.
- SEELIGER, O. : *Ztschr. f. wiss. Zool.*, 23, 595-658, 1889.
- SEELIGER, O. : *Die Pyrosomen der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Plankton-Expedition (d. Humboldt Stiftung)*, 2, e.b., 95 p., 7 pl. h.-t., 1895.
- SEWELL, R.B.S. : *The Pelagic Tunicata. The John Murray Expedition 1933-34. Scientific Reports*, 10, 90 p., 1953.
- TRÉGOUBOFF, G. : *Bull. Inst. Océanogr.*, n° 1086, 24 p., 1 photo h.-t., 1956.

- TUNG, TI-CHOW : *Arch. Anat. Microsc.*, 30, 381-410, 1934.
- ULJANIN, B. : Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monogr. X. *Doliolum*, 140 p., 12 pl. h.-t., 1884.
- USOFF, U. : *Mém. Soc. Imp. des Amis Nature Anthropol. Ethnogr. Moscou*, 23, 62 p., 1876.
- VAN BENEDEN, E. : *Zool. Anz.*, 4, 375-8, 1881.
- VAN BENEDEN, E. et JULIN, CH. : *Arch. Biol.*, 5, 317-367, 4 pl. h.-t., 1884.
- VAN BENEDEN, E. et JULIN, CH. : *Arch. Biol.*, 6, 237-476, 10 pl. h.-t., 1886.
- VAN NAME, W.G. : *Bull. Amer. Mus. Nat. History*, 84, 476 p., 1945.
- VOGT, C. : *Mém. Inst. National Genevois*, fasc. 2, 102 p., 1854.
- WILLEY, A. : *Quart. J. Microsc. Sci.*, 34, 317-360, 2 pl. h.-t., 1893.
- WILLEY, A. : *Quart. J. Microsc. Sci.*, 44, 141-160, 1900.
-