

Instituut voor Zee- en Landbouwonderzoek

Prinses Elisabethlaan 69
8401 Eredene - België - Tel. 059/873115

11801

2673

RECHERCHES

SUR

LES DICYEMIDES,

SURVIVANTS ACTUELS

D'UN

EMBRANCHEMENT DES MÉSOZOAIRES;

PAR

ÉDOUARD VAN BENEDEN,

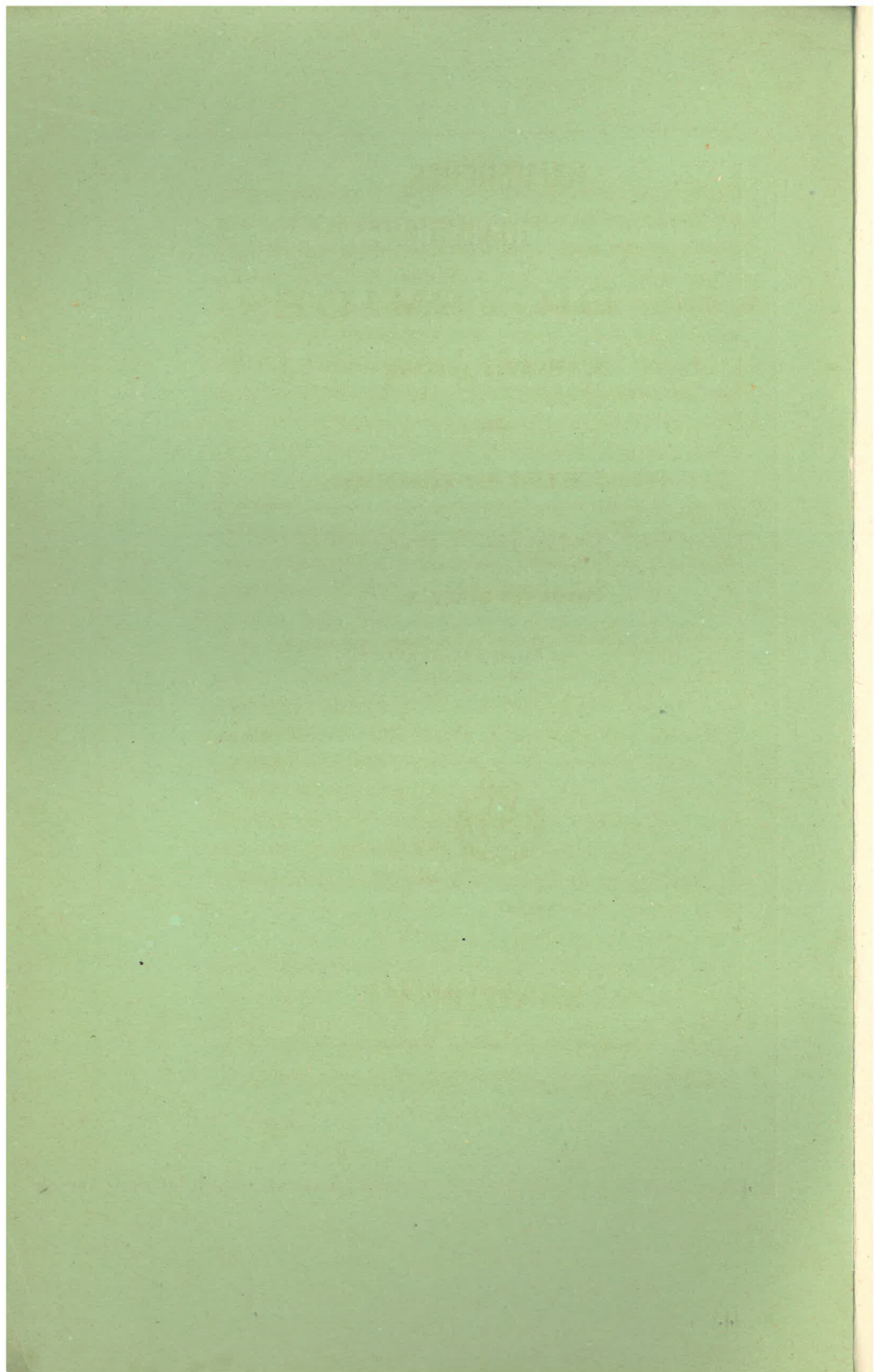
MEMBRE DE L'ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES DE BELGIQUE,



BRUXELLES,

F. HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE.

1876



RECHERCHES
SUR
LES DICYEMIDES,
SURVIVANTS ACTUELS

D'UN
EMBRANCHEMENT DES MÉSOZOAIRES;

PAR
ÉDOUARD VAN BENEDEN,
MEMBRE DE L'ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES DE BELGIQUE,



BRUXELLES,
F. HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE.

—
1876

Extrait des *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*,
2^{me} sér., t. XLI, n° 6, et t. XLII, n° 7; 1876.

RECHERCHES
SUR
LES DICYEMIDES,
SURVIVANTS ACTUELS
D'UN
EMBRANCHEMENT DES MÉSOZOAIRES.

En 1830, Krohn (1) signala la présence, dans les corps spongieux des Céphalopodes, de corps filiformes, couverts de cils vibratiles et ressemblant à des infusoires ou à des vers ciliés.

Treize ans après, Erdl (2) publia, dans les Archives de Wiegmann, une description détaillée de ces filaments mobiles. Il les considéra comme des Entozoaires; mais il ne se prononça pas sur leurs affinités zoologiques. Siebold (3), après avoir analysé le travail de Erdl, dans son Compte rendu annuel des travaux d'helminthologie, exprime l'opinion que ces organismes ciliés pourraient bien être une forme agame de vers à génération alternante.

Kölliker (4) reconnut que ces organismes produisent

(1) KROHN. *Froriep's Notizen*. 1839, n° 255.

(2) ERDL. *Über die beweglichen Fäden in den Venenanhängen der Cephalopoden*. ARCHIV FÜR NATURGESCHICHTE, 1843.

(3) VON SIEBOLD. *Bericht über die Leistungen im Gebiete der Helminthologie während des Jahres 1843 und 1844*. ARCHIV FÜR NATURGESCHICHTE, 1845.

(4) KÖLLIKER. *Über Dicyema paradoxum, den Schmarotzer der Venenanhänge der Cephalopoden*.

deux sortes de germes ou d'embryons; il proposa de les désigner sous le nom de *Dicyema* ($\delta\iota\varsigma$ et $\kappa\upsilon\mu\mu\alpha$). Parmi ces embryons les uns sont pyriformes; ils ressemblent à des Infusoires, et pour ce motif K  lliker les appela « embryons infusoriformes » (*infusorienartige Embryonen*); les autres ont une forme allong  e; ils sont d  sign  s sous le nom de « embryons vermiformes » (*wurmf  rmige Embryonen*). Pour K  lliker les *Dicyema* sont des vers. Il les d  crit comme   tant des tubes creux dans la cavit   desquels se forment, par voie agame, soit des embryons vermiformes qui deviennent des tubes semblables    ceux qui les ont engendr  s, soit des embryons infusoriformes, sur le sort ult  rieur desquels l'auteur n'a pu fournir de renseignements.

Sous l'influence des id  es que Steenstrup venait de d  velopper, en faisant conna  tre l'  volution des Tr  matodes, K  lliker compara le *Dicyema* au *Keimschlauch* (sporocyste ou nourrice) des Tr  matodes, engendrant par voie agame, soit d'autres tubes germinatifs, soit des Cercaires. K  lliker comparait    ces derniers les embryons infusoriformes. Mais tandis qu'il   tait d  montr   que les Cercaires se transforment directement en organismes sexu  s (Distomes), K  lliker ne put   tablir que les embryons infusoriformes des *Dicyema* se transforment en un animal capable de se reproduire par voie sexuelle. N  anmoins, convaincu de la r  alit   d'une semblable transformation, il vit dans les *Dicyema* des formes larvaires d'un ver ind  termin  , Entozoaire, Planaire, N  mertien ou tout autre.

G. Wagener (1) d  crivit avec plus de d  tails que ses pr  d  cesseurs les *Dicyema* de diverses esp  ces de C  phalopodes. Il admit l'existence de deux esp  ces distinctes et fit

(1) G. WAGENER. *Ueber Dicyema* K  ll. *M  ller's Archiv*, 1857.

connaître quelques faits nouveaux relativement à leur organisation et à leur développement. Il décrivit chez eux des organes qui, à en juger par les figures qu'il en donne, ont une certaine analogie apparente avec les canaux urinaires des Trématodes et des Cestoïdes, ce qui a fait dire à Gegenbauer : « *dass es wahrscheinlich ist, dass die an den Venenanhängen der Cephalopoden schmarotzenden Thiere dem Entwicklungskreise von Plattwürmern (Cestoden oder Trematoden) angehören* (1).

Claparède, qui étudia les *Dicyema*, lorsqu'il fit avec J. Müller son voyage de triste mémoire sur les côtes de Norwège, les prit pour des infusoires ciliés voisins des Opalines (2).

Mon père eut plusieurs fois l'occasion de les observer; il en a publié un dessin dans ses *Parasites et commensaux*. Sans vouloir se prononcer d'une manière définitive à l'égard de leurs affinités, il croit pouvoir rapprocher les *Dicyema* des Grégairines (3).

Enfin, tout récemment, Ray Lankester (4) reconnut que les *Dicyema* sont pluricellulaires. Dès lors il ne peut être question de les rattacher ni aux Infusoires ni aux Grégairines. Pour lui les *Dicyema* sont des vers dégradés.

Il n'est pas possible, en se fondant sur les données que l'on possède aujourd'hui sur ces êtres énigmatiques, de se faire aucune idée, ni de leur organisation, ni de leur déve-

(1) GEGENBAUER. *Anatomie comparée* 1870, p. 257.

(2) CLAPARÈDE. Appendice au travail cité plus haut de G. Wagener et aussi « *Études sur les Infusoires et les Rhizopodes* » 2^{me} vol., p. 201 et pl. XI.

(3) P. J. VAN BENEDEN. *Commensaux et Parasites*. Germer Baillière, 1875.

(4) RAY LANKESTER. *Annals and Mag. of nat. History*, 1875.

loppement, ni de leurs affinités. Aussi n'en est-il fait mention dans aucun des traités généraux de zoologie ni d'anatomie comparée. Étant allé m'établir à Ville-Franche au mois d'août 1874 avec deux de mes élèves, MM. Alexandre Föttinger et Camille Moreau, je me mis à étudier les *Dicyema* et durant deux mois je leur consacrai tout mon temps et toute mon activité. Mes deux élèves les étudièrent en même temps que moi, de sorte que la plupart des faits consignés dans ce travail furent vérifiés un grand nombre de fois, non-seulement par moi-même, mais aussi par eux. N'ayant pu élucider complètement l'histoire des *Dicyema* pendant mon séjour à Ville-Franche, je me rendis à Trieste, au mois de septembre dernier, dans l'espoir de combler les lacunes de mes premiers travaux. Je trouvai dans l'Institut zoologique établi en cette ville, par les soins du gouvernement autrichien, tant de la part de MM. les professeurs F.-E. Schulze de Gratz et C. Claus de Vienne que de la part de M. le Dr Græeffe, directeur de l'établissement, l'accueil le plus sympathique. Un laboratoire, des aquariums, tous les matériaux nécessaires à mes études furent libéralement mis à ma disposition; aussi je saisis avec empressement l'occasion de cette publication pour adresser à ces messieurs mes remerciements les plus sincères et l'expression de la plus vive reconnaissance.

Depuis deux ans je reçois de temps en temps des Céphalopodes capturés sur nos côtes; je les dois à l'obligeance de M. Van Horen d'Ostende. Grâce à lui, j'ai pu compléter à Liège les recherches que j'ai faites sur les *Dicyema* de la Méditerranée. J'ai l'honneur de communiquer à l'Académie les résultats de mes études sur les divers *Dicyema* que j'ai eu l'occasion d'observer. Malheureusement je ne puis me flatter d'avoir tranché toutes les

questions que soulève l'étude de ces organismes. Bien des doutes subsistent encore sur divers points fort importants de leur histoire et si, malgré toutes les lacunes que présentent mes recherches, je me décide à les publier dès aujourd'hui, c'est que je n'ai guère l'espoir de pouvoir pénétrer plus avant dans la connaissance de leur évolution. Les faits dont je vais rendre compte et les conclusions que je crois pouvoir en tirer ont du reste une importance qui me justifieront d'avoir publié cet exposé malgré ses lacunes et ses imperfections.

J'ai trouvé des *Dicyema* chez les Céphalopodes suivants :

Octopus vulgaris. (Villa Franca et Ostende.)

Octopus macropus. (Villa Franca.)

Eledone moschata. (Villa Franca et Trieste.)

Sepia officinalis. (Villa Franca, Trieste et Ostende.)

Sepia biserialis. (Trieste.)

Loligo vulgaris. (Trieste et Ostende.)

Sepiola Rondeletii. (Trieste.)

Kölliker crut pouvoir rapporter à une seule et même espèce tous les *Dicyema*. Il dit que les *Dicyema* de tous les Céphalopodes sont constitués de la même manière et qu'il y a lieu de les comprendre tous sous la dénomination spécifique commune de *D. paradoxum*.

G. Wagerer reconnut l'inexactitude de cette assertion; il admit l'existence de deux espèces. Il proposa le nom de *Dicyema Eledones* pour désigner l'espèce qui se rencontre chez les Élédones, les Poulpes et les Sépioles. Il donna le nom de *Dicyema gracile* à l'espèce qui habite les reins de la Seiche.

Claparède décrivit sous le nom de *Dicyema Müller*i une espèce nouvelle trouvée par lui chez l'*Eledone cirrosa* des côtes de Norwége.

Mes études sur ces organismes me mettent en mesure d'affirmer que chaque Céphalopode a son espèce particulière de *Dicyema*. Mais les espèces qui habitent des Céphalopodes proches parents sont beaucoup plus voisines que celles qu'hébergent des Céphalopodes appartenant à des familles différentes. De là la nécessité d'établir plusieurs coupes génériques.

Je conserverai le nom générique de *Dicyema* pour désigner les formes qui se rencontrent communément chez les *Octopus*. Ce genre comprend deux espèces :

Dicyema typus de l'*Octopus vulgaris*.

Dicyema Clausiana de l'*Octopus macropus*.

Le genre *Dicyemella* a été créé pour désigner les formes qui habitent les *Éledones*. J'en connais aussi deux espèces :

Dicyemella Wageneri de l'*Eledone moschata*.

Dicyemella Mülleri Clap. de l'*Eledone cirrosa*.

Je désigne sous le nom de *Dicyemina Köllikeriana* l'espèce de la *Sepia officinalis*; de *Dicyemina Schulziana* celle de la *Sepia biserialis*.

Une forme fort différente vit chez la *Sepiola Rondeletii*; je propose de l'appeler *Dicyemopsis macrocephalus*.

Le groupe des *Dicyema* doit être élevé au rang d'ordre sous le nom de *Dicyemides*. Le tableau suivant indique la classification de cet ordre :

DICYEMIDES, Ed. V. Ben. .	{	DICYEMA, KÖLL	{	<i>D. typus</i> , Ed. V. Ben.
			{	<i>D. Clausiana</i> , Ed. V. Ben.
	{	DICYEMELLA, Ed. V. Ben.	{	<i>D. Wageneri</i> , Ed. V. Ben.
			{	<i>D. Mülleri</i> , Clap.
	{	DICYEMINA, Ed. V. Ben. .	{	<i>D. Köllikeriana</i> , Ed. V. Ben.
			{	<i>D. Schulziana</i> , Ed. V. Ben.
		DICYEMOPSIS, Ed. V. Ben.	{	<i>D. macrocephalus</i> , Ed. V. Ben.

Je discuterai à la fin de mon travail la question de

savoir quelle place occupent les *Dicyemides* dans la classification du règne animal.

Je me propose d'exposer dans cette première communication les résultats généraux de mes recherches sur l'organisation et le développement des *Dicyemides*. Il n'y sera question ni de l'espèce des Calmars que je n'ai pu étudier suffisamment, ni de deux types nouveaux de Dicyémides qui habitent côte à côte, avec les espèces susmentionnées, l'une les corps spongieux de l'*Octopus vulgaris*, l'autre les mêmes organes de la *Sepia officinalis*. Ces types s'éloignent notablement tant par leur organisation que par leurs formes embryonnaires des Dicyémides proprement dits, les seuls dont il sera question dans ce premier travail.

MÉTHODES DE PRÉPARATION.

Si l'on connaît jusqu'à présent fort incomplètement les Dicyémides, c'est avant tout parce que ces organismes n'ont jamais été étudiés au point de vue histologique; l'on n'a pas cherché à les déchiffrer en employant les méthodes usitées aujourd'hui en histologie. Les divers naturalistes qui s'en sont occupés se sont bornés à les examiner vivants. Or, qui ne sait que l'emploi des réactifs est absolument indispensable pour arriver à connaître la composition cellulaire des organismes inférieurs? J'ai tout d'abord cherché, en abordant l'étude des *Dicyema*, des méthodes de préparation convenables.

Les procédés qui m'ont donné les meilleurs résultats sont : 1° le traitement par l'acide osmique en solution de 1 à $\frac{1}{10}$ p. ‰. Il faut laisser agir le réactif pendant un temps variant entre trois et dix minutes, laver ensuite et exa-

miner, soit dans l'eau, soit dans la glycérine formique très-diluée (1 pour 10), soit dans le picrocarminate. Si l'on veut obtenir des préparations permanentes, on substitue à la glycérine au dixième des solutions de plus en plus concentrées; si l'on a coloré en employant le picrocarminate, l'on remplacera ce liquide par la glycérine picrocarminatée. La coloration se fait très-lentement après l'action de l'acide osmique. Mais on obtient des préparations fort belles après quelques semaines ou même après quelques mois de séjour dans la glycérine colorée. L'acide osmique est le seul réactif qui ne déforme pas les *Dicyema*; il les tue instantanément; toutes les cellules restent transparentes et conservent leur forme et tout le corps se colore légèrement en brun. L'acide osmique est le réactif par excellence pour l'étude des *Dicyema*.

2° L'acide acétique en solution très-faible (1 pour 500 à 1 pour 800) donne d'excellents résultats à d'autres points de vue. Il constitue un moyen précieux de dissociation. Il gonfle peu à peu les cellules qui bientôt se détachent les unes des autres; l'organisme se résout alors en ses éléments constitutifs. Les noyaux des cellules deviennent extrêmement distincts.

3° La solution d'hématoxyline préparée d'après la méthode ordinaire, à l'aide de l'alun, donne aussi de bons résultats. On l'applique immédiatement sur les organismes vivants. La solution d'hématoxyline fait apparaître les contours des cellules aussi bien que les noyaux. Cependant peu à peu les cellules se déforment et le tout se dissocie. A la longue les noyaux se colorent en bleu violacé.

4° Le séjour prolongé d'un *Dicyema* dans le liquide naturel des corps spongieux, soit sur le porte-objet, soit dans les organes eux-mêmes, après la mort du Céphalo-

pode, amène aussi la dissociation, la désagrégation, puis la décomposition complète. Il est très-instructif de suivre les phénomènes successifs qui préludent à la destruction de l'organisme. Mais il ne faut pas oublier, quand on étudie ces êtres délicats, qu'aussitôt après la mort du Céphalopode, ils commencent à s'altérer. Plusieurs fois les auteurs qui s'en sont occupés ont décrit des organismes altérés sans s'être aperçus qu'ils avaient sous les yeux des *Dicyema* décomposés. Ce qui rend l'erreur plus facile, c'est que souvent les mouvements ciliaires continuent à se produire quand déjà l'animal a perdu une partie de ses organes. Il arrive toujours aussi, quel que soit le procédé que l'on emploie pour saisir les *Dicyema* et les déposer sur le porte-objet, que l'on en blesse un certain nombre. On déchire les uns; d'autres sont coupés en deux ou plusieurs fragments; et comme, grâce aux mouvements ciliaires, les fragments nagent dans la préparation aussi bien que les animaux intacts, on est tenté de les considérer comme le résultat d'une division normale et spontanée. C'est ce qui a fait croire à Ray Lankester que les *Dicyémides* se multiplient par scission transversale.

5° L'alcool absolu m'a donné, aussi de bons résultats pour la constatation de certaines particularités dont il sera fait mention plus loin.

Les autres solutions acides, salines ou alcalines telles que l'acide chromique, le bichromate de potasse, le bichromate d'ammoniaque, le liquide de Müller, l'acide picrique, la potasse, les solutions de sucre, l'eau douce, l'eau de mer, les solutions de chlorure de sodium, désorganisent très-rapidement les *Dicyemides*; ces réactifs décomposent et détruisent les cellules.

Deux difficultés principales se rencontrent dans l'étude des Dicyémides : comme il est nécessaire de les prendre dans des Céphalopodes vivants, ce n'est guère qu'au bord de la mer que l'on peut aborder leur étude et encore n'est-il pas facile, si même l'on se trouve au bord de la mer, d'obtenir les Céphalopodes vivants ou tout au moins parfaitement frais. En outre, la facilité avec laquelle le liquide qui baigne les corps spongieux se coagule sous l'action des réactifs tels que l'acide osmique, l'acide acétique, l'alcool et l'hématoxyline, constitue quelquefois un obstacle sérieux dont il est difficile de triompher. Le liquide que l'on a déposé sur le porte-objet se prend en une masse opaque, granuleuse et fibrillaire au milieu de laquelle se trouvent empâtés les *Dicyema*. Il devient très-difficile alors de les étudier convenablement. J'ai remarqué que ce liquide se coagule beaucoup plus facilement chez certains individus que chez d'autres; il se coagule moins facilement si on le retire du corps d'un Céphalopode vivant que quelque temps après la mort du mollusque; la quantité de liquide renfermée dans la cavité des corps spongieux est très-variable et l'opacité du coagulum est en raison inverse de cette quantité.

Je ne décrirai ici ni la forme extérieure du corps, ni les mouvements des Dicyémides. Erdl, Kölliker et Wagener ont donné à cet égard beaucoup de renseignements exacts.

CHAPITRE PREMIER.

DE L'ORGANISATION.

Il n'existe chez les Dicyémides aucune trace de la cavité générale du corps (*Leibeshöhle*) décrite par Kölliker, par G. Wagener et par Claparède. Le corps est formé 1° d'une

immense cellule axiale, cylindroïde ou fusiforme, qui s'étend depuis l'extrémité antérieure du corps, renflée en une tête, jusqu'à l'extrémité caudale; 2° d'une rangée unique de cellules plates formant autour de la cellule axiale une sorte d'épithélium pavimenteux simple. Toutes ces cellules sont juxtaposées entre elles comme les éléments constitutifs d'un tissu végétal; il n'y a aucune trace ni de lamelle homogène, ni de tissu conjonctif, ni de fibre musculaire, ni d'élément nerveux, ni de substance intercellulaire. Tout au plus y a-t-il entre les cellules un peu de substance unissante, comme entre les cellules d'un épithélium. Je donnerai à la cellule axiale le nom de cellule endodermique; je montrerai en effet que cette cellule unique est homologue de l'endoderme des Métazoaires; je désignerai, sous le nom d'*ectoderme* ou de *couche ectodermique*, l'ensemble des cellules qui sont rangées autour de la cellule axiale. Il n'existe aucune trace de feuillet moyen; on ne trouve aucun appareil différencié: toutes les fonctions animales et végétatives s'accomplissent par l'activité des cellules ectodermiques et de la cellule axiale. Je décrirai successivement: 1° l'ectoderme; 2° la cellule endodermique.

I. ECTODERME.

L'ectoderme est formé d'une rangée unique de cellules plates. Ces cellules se touchent exactement par leurs bords de façon à former une membrane continue dépourvue de toute solution de continuité. Erdl a décrit une bouche à l'extrémité antérieure du corps. Il n'existe en aucun point de la surface d'orifice quelconque. D'autre part les cellules ectodermiques ne se recouvrent jamais l'une l'autre; elles forment une véritable mosaïque.

L'ectoderme enveloppe la cellule endodermique; nulle part celle-ci n'arrive à la surface du corps. L'ectoderme repose immédiatement sur la cellule axiale. Il n'existe aucune cavité entre la cellule endodermique et l'ectoderme. Toutes les cellules présentent donc 1° *une face externe* ou *superficielle*; celle-ci est couverte de cils vibratiles; 2° *une face interne* ou *profonde* par laquelle ces cellules sont en contact avec la cellule axiale; 3° *des faces latérales* par lesquelles les cellules ectodermiques adhèrent entre elles.

Le corps est toujours terminé en avant par un bout renflé que j'appellerai, avec Kölliker et G. Wagener, le renflement céphalique ou simplement la tête. C'est par cette extrémité renflée que le *Dicyema* se fixe au corps spongieux du Céphalopode; le reste du corps flotte dans le liquide albumineux et coagulable qui remplit la cavité du corps spongieux. Si l'on ouvre cette cavité chez un Céphalopode vivant, on reconnaît que la plupart des *Dicyema* sont fixés par la tête à la surface du corps spongieux, dont les lobes paraissent couverts d'une moisissure ou d'un chevelu très-fin. Très-peu d'individus nagent dans le liquide. Mais presque aussitôt après la mort du Céphalopode, les *Dicyema* se détachent et il en est de même des cellules épithéliales des reins. Le liquide naturellement clair et transparent qui remplit la cavité des corps spongieux devient alors trouble et opalescent.

Le renflement céphalique est généralement bien délimité; il est séparé du tronc par un sillon circulaire. La tête est formée par un certain nombre de cellules ectodermiques entre lesquelles se termine la cellule axiale. Toutes ces cellules reposent par leur face interne sur l'extrémité antérieure de la cellule endodermique.

Parmi les cellules ectodermiques qui constituent ce renflement, il en est qui présentent des caractères tout particuliers et que j'appellerai *cellules polaires*. Elles se trouvent régulièrement disposées autour de l'extrémité antérieure de l'axe du corps, point que je désigne sous le nom de *pôle oral* du *Dicyema*. L'ensemble de ces cellules constitue la *coiffe polaire*. Quelquefois les cellules polaires forment à elles seules tout le renflement céphalique; d'autres fois, elles ne constituent que la partie antérieure de la tête, le reste de l'organe étant formé par les premières cellules du tronc. Celles-ci présentent, dans ce cas, des caractères qui les distinguent des autres cellules ectodermiques; je les appellerai *les cellules parapolaires*.

Je décrirai donc successivement :

- 1° Les cellules polaires;
- 2° Les cellules parapolaires;
- 3° Les cellules ectodermiques du tronc.

I. *Cellules polaires.*

Ces cellules se distinguent par leur corps protoplasmique finement granuleux; elles sont beaucoup plus opaques que les autres cellules ectodermiques; leur forme est cuboïde, conoïde ou trapézoïdale; leurs dimensions sont plus faibles, leurs cils vibratiles plus courts et plus gros que ceux que portent les autres cellules de l'ectoderme; enfin, elles sont régulièrement disposées autour du pôle oral. Elles constituent à elles seules toute la tête chez les *Dicyema* des Poulpes et les *Dicyemella* des Élédones. Chez les *Dicyemina* des Seiches et les *Dicyemopsis* des Sépioles, les cellules parapolaires concourent, avec les cellules polaires, à la formation de la tête. Les cellules polaires sont tou-

jours disposées en deux rangées. La première rangée est toujours formée par quatre cellules, généralement plus petites que celles de la seconde rangée.

Les cellules de la coiffe se touchent entre elles par leurs faces latérales; elles forment ensemble une petite calotte appliquée sur l'extrémité antérieure de la cellule endodermique.

Je décrirai d'abord la coiffe polaire du *Dicyema typus*. Quand on examine de face la tête isolée, on remarque que cette calotte circulaire est divisée en quatre parties par deux lignes se coupant à angle droit; l'une de ces lignes est un diamètre, l'autre une corde du cercle. Ces lignes marquent les limites latérales des quatre cellules qui composent la première rangée de la coiffe (pl. I, fig. 1). Leur point d'intersection est le pôle effectif des *Dicyema*. Celui-ci ne correspond pas au centre de figure de la calotte, c'est-à-dire au centre du cercle; le pôle oral est excentriquement placé; ce qui revient à dire que des quatre cellules polaires de la première rangée deux sont plus petites que les deux autres et accolées entre elles; les deux grandes sont également adjacentes.

Les cellules de la seconde rangée sont aussi au nombre de quatre. Elles sont cuboïdes; elles sont intercalées entre les cellules polaires de la première rangée et les cellules parapolaires. Elles sont plus grandes que les cellules de la première rangée et sont en contact avec la cellule endodermique par une face interne beaucoup plus étendue. De même que dans la première rangée, il existe dans la seconde rangée deux cellules plus petites que les deux autres. Elles sont situées immédiatement en arrière des petites de la première rangée (pl. I, fig. 2).

Il en résulte qu'il n'est possible de mener par la tête

qu'un seul plan divisant cet organe en deux parties égales. Ce plan passe par le diamètre de la calotte polaire. *La tête des Dicyema présente donc une symétrie bilatérale.* Si on suppose l'axe de l'organisme horizontal et ce plan médian de la tête verticalement placé, on pourra distinguer chez le *Dicyema* une face ventrale, une face dorsale et deux faces latérales. J'appelle *face ventrale* celle du côté de laquelle se trouvent les petites cellules polaires; *face dorsale*, celle vers laquelle sont dirigées les grandes cellules polaires. Il résulte encore de cette inégalité des cellules polaires d'une même rangée que la tête de ce *Dicyema* est un peu inclinée vers la face ventrale; elle est placée obliquement sur le tronc; ce qui revient à dire que l'axe longitudinal est incurvé à son extrémité antérieure, le pôle oral se trouvant plus près de la face ventrale que de la face dorsale (voir pl. I, fig. 10), ou bien encore, que l'axe de la tête forme avec l'axe du tronc un angle obtus ouvert en bas.

Chez le *Dicyema Clausiana* de l'*Octopus macropus* la coiffe polaire présente des caractères assez différents de ceux que nous avons constatés chez l'espèce dont il vient d'être question. D'abord la coiffe est beaucoup plus fortement inclinée vers la face ventrale. Toute la tête est très-oblique et cette obliquité tient exclusivement à ce qu'il existe de notables différences dans les dimensions des cellules ventrales et dorsales, aussi bien dans la première rangée que dans la seconde rangée polaire. Le nombre et la disposition des cellules polaires ne présentent chez cette espèce aucun caractère différentiel. Mais le volume des cellules de la première rangée l'emporte notablement sur celui des cellules de la seconde. C'est l'opposé de ce qui se constate chez l'espèce de l'*Octopus vulgaris* et chez tous les autres Dicyémides.

La même symétrie bilatérale se montre dans la tête des autres Dicyémides. Chez l'espèce de l'*Eledone moschata* (*Dicyemella Wageneri*) les cellules polaires de la première rangée sont au nombre de quatre; les deux cellules ventrales sont plus petites que les dorsales. Dans la seconde rangée il y a cinq cellules: elles sont beaucoup plus grandes que celles de la première rangée et leur aspect est fort différent. De ces cinq cellules deux sont ventrales. Parmi les trois dorsales il en est une médiane et deux latérales. La tête de l'individu représenté à la figure 4 de la planche I est vue par sa face dorsale. Chez les *Dicyemella* comme chez les *Dicyema*, la tête est exclusivement formée par les cellules polaires.

A en juger par les figures que Claparède a données de son *Dicyema Mülleri* de l'*Eledona cirrosa*, il paraît en être de même chez cette espèce.

Tout autrement constitué est le renflement céphalique des *Dicyemina* de la Seiche et des *Dicyemopsis* de la Sépiole. La tête est formée dans ces deux genres par les cellules polaires et par les cellules parapolaires.

Chez le *Dicyemina Köllikeriana* de la Seiche il existe neuf cellules polaires disposées en deux rangées. Ces cellules sont fort petites, si on les compare aux cellules polaires des *Dicyema* et des *Dicyemella*. Elles forment ensemble un corps très-granuleux, opaque, coiffant l'extrémité antérieure de la cellule endodermique. Mais cette coiffe est très-excentriquement placée dans le renflement céphalique (voir pl. I, fig. 6). Elle est fortement inclinée vers la face ventrale. Les neuf cellules polaires qui forment cette coiffe sont placées chez les jeunes individus dans un même plan oblique relativement à l'axe du corps. Ce plan regarde en bas et en avant quand l'organisme est

placé dans la position normale. La tête paraît coupée en avant par une troncature oblique.

La première rangée des cellules polaires comprend quatre cellules conoïdes ou pyramidales beaucoup plus petites que celles de la seconde rangée. Il en est deux plus petites et deux plus grandes. Les petites sont dirigées vers la face ventrale. Dans la seconde rangée on compte cinq cellules prismatiques disposées entre elles, et relativement aux cellules polaires centrales de la coiffe, comme chez l'espèce de l'*Eledone moschata*.

Au fur et à mesure que les individus grandissent, leur coiffe polaire devient proportionnellement plus étendue et ses caractères se modifient de façon à devenir plus semblables à l'organe polaire des espèces du Poulpe et de l'Élédone.

Chez le *Dicyemina Schulziana* de la *Sepia biserialis* la coiffe polaire est beaucoup plus considérable que chez le *Dicyemina Köllikeriana*. Elle forme une grande partie du renflement céphalique; chez les jeunes individus la tête est exclusivement constituée par ces cellules. En outre, les cellules de la rangée périphérique sont fort peu différentes de celles de la série centrale.

Chez le *Dicyemopsis macrocephalus* de la *Sepiolo Rondeletii* la tête présente des caractères très-différents de ceux que je viens de décrire. Le renflement céphalique est formé par une coiffe polaire et quatre cellules parapolaires d'une forme toute particulière (pl. II, fig. 2, 3, 4 et 5). La coiffe est ici une plaque cellulaire formée par des cellules aplaties. Cette plaque est très-obliquement placée sur l'extrémité antérieure de la cellule endodermique; elle regarde vers la face ventrale. Chez les individus bien développés elle est quelquefois plane; mais le plus sou-

vent elle est *concave*. Chez de tout jeunes individus elle est convexe. Elle est formée par huit cellules polaires disposées en une série centrale de quatre cellules et une série périphérique qui en comprend un nombre semblable. Quand la coiffe est vue de face, les cellules centrales montrent une forme triangulaire; les périphériques forment autour de la zone centrale un bourrelet composé de quatre segments. Chacun de ces segments est une cellule. Des quatre cellules centrales (cellules de la première rangée) il en est une plus petite que les trois autres. C'est celle qui est située dans la partie la plus déclive de la coiffe; c'est celle que nous considérons comme étant la cellule ventrale. Il existe deux cellules latérales et une cellule dorsale; celle-ci est la plus grande des quatre. Le plan médian de la tête coupe en deux parties égales les cellules ventrale et dorsale. Quant aux cellules de la rangée périphérique, elles diffèrent fort peu les unes des autres. De ces quatre cellules deux sont médianes et deux latéralement placées.

II. *Cellules parapolaires.*

Je désigne sous ce nom les cellules ectodermiques qui succèdent immédiatement aux cellules polaires. Chez les *Dicyemina* et les *Dicyemopsis* elles contribuent avec les cellules polaires à former le renflement céphalique. Elles se distinguent alors fort nettement des cellules ectodermiques du tronc. Mais dans les autres genres elles ne diffèrent guère des autres cellules plates de l'ectoderme; elles n'interviennent pas dans la formation de la tête.

Chez le *Dicyemina Köllikeriana* de la *Sepia officinalis* ces cellules sont au nombre de deux. Elles ne diffèrent

entre elles ni par le volume, ni par la forme, ni par aucun caractère. Elles se distinguent avant tout de toutes les cellules ectodermiques du tronc, par leur forme et par leur contenu. Chez des individus bien développés, elles sont à peu près elliptiques à la coupe optique (pl. I, fig. 14). Leur face interne convexe déprime fortement la cellule endodermique qui alors se termine en avant par une pointe de lancette portée par un col assez étroit. Le petit axe de l'ellipse équivaut à peu près aux trois quarts du grand axe. Le contenu de ces cellules est beaucoup plus foncé que celui des cellules ectodermiques du tronc; il est finement granuleux; mais il ne se charge jamais de ces globules réfringents que l'on rencontre à peu près constamment dans les autres cellules de l'ectoderme et qui, en s'accumulant, produisent des verrues.

Ces deux cellules parapolaires sont placées sur les faces latérales de la tête. Elles se touchent suivant la ligne médio-ventrale et suivant la ligne médio-dorsale; elles forment donc à elles deux un collier par lequel passe la cellule endodermique; chacune d'elles constitue une moitié de l'anneau. Cet anneau est beaucoup plus étroit sur le dos et le long de la ligne médio-ventrale que sur les côtés de la tête. Les cellules ectodermiques du tronc, qui suivent immédiatement les cellules parapolaires, s'engagent, en formant pointe entre les cellules parapolaires; mais elles n'atteignent jamais, cependant, les cellules de la coiffe polaire.

Dans le jeune âge les cellules parapolaires ne diffèrent en rien des autres cellules ectodermiques du tronc.

Chez le *Dicyemopsis macrocephalus* de la *Sepiola Rondeletii* les cellules parapolaires sont au nombre de quatre (pl. II, fig. 2-6). Deux de ces cellules sont ventrales et

viennent se toucher suivant la ligne medio-ventrale, deux autres sont dorsales. Elles sont très-volumineuses. Leur face externe présente fréquemment vers son milieu une dépression plus ou moins profonde qui tend à diviser la cellule en deux parties. Il en résulte que ces cellules, vues à la coupe optique aux deux côtés de la cellule endodermique, simulent ensemble une caisse de violon. La forme toute particulière de ces cellules aussi bien que les caractères de la coiffe polaire donnent à la tête des *Dicyemopsis* un aspect fort singulier.

Chez les *Dicyemella*, les cellules homologues aux cellules parapolaires des précédents ne diffèrent en rien d'essentiel des autres cellules de l'ectoderme; elles sont plates, claires, et se terminent en pointe en arrière. Cependant chez les *Dicyemella* comme chez les *Dicyemina* les cellules adjacentes aux polaires de la seconde rangée sont au nombre de deux seulement. Elles forment ensemble un collier complet. Ces cellules adhèrent plus fortement aux cellules polaires qu'à la cellule endodermique et aux cellules de l'ectoderme qui leur succèdent. J'ai dit plus haut que sous l'action de l'acide acétique, voire même après un séjour prolongé sur porte-objet dans le liquide naturel des corps spongieux, les cellules ectodermiques s'isolent avec la plus grande facilité. L'acide acétique en solution de 1 pour 500 constitue un excellent moyen de dissociation. Il arrive presque toujours que les cellules parapolaires restent encore adhérentes aux cellules polaires quand toutes les autres cellules se sont déjà séparées les unes des autres, et comme d'un autre côté la coiffe polaire adhère fortement à l'extrémité antérieure de la cellule endodermique, on obtient fréquemment des images comme celle que j'ai représentée à la planche I, fig. 4. Kölliker

a figuré l'extrémité antérieure du corps d'un individu ainsi altéré par la macération, sans pouvoir se rendre compte de ce qu'il avait sous les yeux. (Voir la figure 6 de sa planche « *Kopf eines ausgewachsenen Individuums mit zwei eigenthümlichen Lappen.* »)

Chez le *Dicyema* du Poulpe les cellules parapolaires ne se distinguent aucunement des autres cellules ectodermiques du tronc.

III. Cellules ectodermiques du tronc.

Les cellules de l'ectoderme du corps sont des cellules plates, appliquées par leur face interne ou profonde contre la surface de la cellule endodermique. Leur face externe ou superficielle, toujours convexe, est couverte de cils vibratiles plus longs mais plus grêles et beaucoup plus rares que ceux que portent les cellules polaires. Chez les uns comme chez les autres ces cils sont insérés sur un plateau canaliculé. Ces cellules se touchent entre elles par leurs bords ou plutôt par leurs faces latérales. J'examinerai successivement ce que présentent de particulier, le nombre, la forme et la constitution de ces cellules.

Nombre. Le nombre de ces cellules est probablement constant chez une même espèce. Chez le *Dicyema typus* de l'*Octopus vulgaris* le nombre total des cellules pour un individu engendrant des embryons vermiformes est de vingt-six. Ce nombre se décompose comme suit : une cellule endodermique, huit cellules polaires, deux cellules parapolaires, quinze cellules ectodermiques ordinaires. Ce nombre est assez facile à compter, à cause de cette circonstance que l'on trouve dans l'acide acétique en solution faible (1 pour 500), dans l'hématoxyline, dans l'alcool

faible, voire même dans la macération de l'organisme dans le liquide qui baigne les corps spongieux, des moyens de dissociation qui donnent des résultats admirables : tout l'organisme se décompose sur le porte-objet, sous les yeux de l'observateur, en ses éléments constitutifs. Ceux-ci, tout en étant complètement séparés l'un de l'autre, conservent néanmoins à peu près les positions relatives qu'ils occupaient quand ils étaient réunis entre eux dans l'organisme vivant (voir pl. I, fig. 11 et pl. II, fig. 7). Ce qui est bien remarquable, c'est que toutes les cellules de l'organisme complètement développé se trouvent déjà chez le jeune *Dicyema*, au moment où, encore embryon vermiforme, il est sur le point de quitter la cellule endodermique de l'organisme maternel. *Le développement extra-utérin*, si l'on peut ainsi s'exprimer, *consiste exclusivement dans l'agrandissement progressif des cellules qui constituent l'embryon vermiforme au moment de sa naissance*. Il ne se forme plus, après la naissance, une seule nouvelle cellule (1).

Si le nombre des cellules qui constituent le corps d'un *Dicyema nématogène* (c'est ainsi que j'appelle les individus qui engendrent des embryons vermiformes) est constant dans une même espèce, il n'en est pas ainsi du tout des individus *rhombogènes* (engendrant des embryons infuso-riformes). Chez ces derniers le nombre des cellules ectodermiques du tronc varie.

Chez les *Dicyemina* de la Sciche le nombre des cellules

(1) Je fais abstraction, bien entendu, des germes qui se forment dans l'intérieur de la cellule endodermique et qui s'y développent ultérieurement, comme dans une matrice, pour produire des embryons vermiformes.

est également de vingt-six, dont une cellule endodermique, neuf cellules polaires, deux cellules parapolaires, quatorze cellules ectodermiques ordinaires. Dans ce nombre sont comprises les deux dernières cellules du corps, qui forment ensemble, chez cette espèce, un renflement caudal souvent très-volumineux (pl. I, fig. 9 et 16; pl. II, fig. 7 et 8).

Forme. Chez les embryons et souvent encore chez les jeunes individus libres, la forme des cellules ectodermiques est cuboïde. Mais au fur et à mesure que l'individu avance en âge, les cellules ectodermiques du tronc s'allongent dans la direction du grand axe du corps. Elles deviennent fusiformes et se terminent en avant et en arrière par un prolongement filiforme dont la longueur varie beaucoup. Ces cellules, en forme de fuseau ou de losange très-allongé, ne sont pas planes, mais creusées en gouttière à leur face interne, de façon à se mouler exactement sur la face externe convexe de la cellule endodermique, qui est toujours cylindroïde. Ces cellules atteignent chez de grands individus une taille gigantesque (pl. I, fig. 17 et 18).

On trouve généralement trois de ces cellules sur une même coupe transversale du corps. Quelquefois il y en a quatre; d'autres fois deux seulement. Ce dernier cas se présente constamment à l'extrémité caudale du tronc. Les deux dernières cellules circonscrivent ensemble une cavité cylindrique terminée en cul-de-sac, dans laquelle se prolonge la cellule endodermique. Chaque cellule caudale représente donc un demi-cylindre. Chez le *Dicyemina köllikeriana* ces deux cellules caudales affectent presque toujours une apparence particulière. Elles sont fortement gonflées; leur forme est vésiculaire; chaque cellule forme

par sa face externe un peu plus d'une demi-sphère; les deux cellules réunies constituent un renflement caudal bilobé, dans l'intérieur duquel se termine la cellule axiale. Chez certains individus ce renflement caudal acquiert un volume énorme : le diamètre du renflement caudal peut égaler et surpasser même la longueur de cette partie du corps qui s'étend depuis l'extrémité antérieure jusqu'au renflement lui-même (pl. II, fig. 8).

Constitution. Je n'oserais dire que les cellules ectodermiques présentent une membrane; elles sont limitées extérieurement par un plateau canaliculé; mais cette couche périphérique du corps cellulaire est très-peu consistante. Presque tous les liquides aqueux, qu'ils soient acides, neutres ou alcalins, l'acide chromique, le liquide de Müller, des solutions de bichromate de potasse ou d'ammoniaque, l'acide picrique, les solutions ammoniacales, les solutions de sel marin, de sucre, l'eau douce et l'eau de mer gonflent rapidement ces cellules, y produisent des vacuoles et les décomposent au bout de peu de temps en globules sphériques, de volumes variables, qui sont en partie circonscrits par des fragments du plateau canaliculé (pl. II, fig. 10 et 11). La manière dont se fait dans ce cas la décomposition de la cellule et la déchirure du plateau montrent que cette couche périphérique est très-molle. Faut-il l'appeler une membrane? Tout dépend de la question de savoir quel degré de consistance doit avoir acquis la couche externe du protoplasme cellulaire pour mériter ce nom. Il est vrai que dans nos cellules ectodermiques la couche de substance protoplasmique modifiée, qui constitue le plateau canaliculé, présente une plus grande consistance que le reste du corps cellulaire; mais elle n'est certainement pas solide. Ce qui le prouve encore, c'est la

facilité avec laquelle les cellules ectodermiques peuvent être envahies par des corps étrangers ou traversées par les embryons au moment où ceux-ci, arrivés à leur complet développement, sortent du corps maternel. J'ai vu fréquemment chez la Seiche une grande quantité de ses spermatozoïdes se mouvoir librement dans la cavité des corps spongieux. Dans tous ces cas j'ai trouvé un grand nombre de ces zoospermes engagés dans les cellules ectodermiques des *Dicyemina*. Souvent toutes les cellules de l'ectoderme étaient distendues par ces filaments spermatiques; mais de toutes les cellules, celles qui se laissent le plus facilement envahir sont les deux cellules caudales.

Les embryons développés dans la cellule endodermique sortent du corps maternel par n'importe quel point de sa surface. Le plus souvent ils viennent au monde en écartant l'une de l'autre deux cellules ectodermiques adjacentes et le point du corps par lequel se fait le plus fréquemment la sortie des embryons est le pôle oral. J'ai vu plusieurs fois les embryons vermiformes ou infusori-formes se frayer un passage entre les quatre cellules polaires centrales; ils s'engagent entre ces cellules et puis on les voit tout à coup prendre leur essor vers le monde extérieur. Cependant j'ai trouvé quelquefois des embryons engagés dans l'ectoderme, et j'en ai vu traverser le plateau canaliculé, laissant après eux une cicatrice dont il ne restait plus de trace après quelques instants.

Rien n'est aussi variable chez les Dicyémides que le contenu des cellules ectodermiques. Chez les jeunes individus les cellules de l'ectoderme sont toujours très-claires; elles ne renferment, indépendamment d'un noyau ovalaire ou sphérique pourvu d'un petit nucléole toujours unique et très-réfringent, qu'un protoplasme finement granuleux.

Chez certains individus le contenu des cellules ectodermiques conserve pendant toute la durée de la vie ces caractères du jeune âge. Il m'est souvent arrivé de trouver chez l'*Eledone moschata* les corps spongieux couverts d'une véritable forêt de *Dicyemella* tout à fait transparents, quoique de très-grande taille. Il n'existait à l'intérieure des cellules ectodermiques aucune trace de globules réfringents, à la surface du corps aucune apparence de verrues. Généralement tous les individus que l'on trouve chez un même Céphalopode présentent, à ce point de vue, les mêmes caractères. Ces individus à ectoderme clair, dépourvu de granules et de verrues, se rencontrent aussi bien parmi les Nématogènes que parmi les Rhombogènes.

Mais dans l'immense majorité des cas et chez toutes les espèces de la famille, les cellules ectodermiques se chargent, en se développant, de granules et de globules volumineux dont la forme, le volume, la réfringence, le nombre et tous les caractères varient d'un individu à l'autre. A côté de ces éléments on y voit apparaître, chez certains individus, des gouttelettes d'une matière claire, transparente, et homogène; ces gouttelettes sont toujours parfaitement sphériques et peu réfringentes; quelquefois, enfin, on observe des groupes ou de petits amas de bâtonnets dont je dirai un mot plus loin.

a) *Globules réfringents*. Ils peuvent être classés en deux catégories : les uns sont formés d'une matière très-brillante et se présentent toujours sous forme de globules sphériques ou ovoïdes, parfaitement homogènes, dont les dimensions varient depuis le point à peine perceptible avec les plus forts grossissements, jusqu'à de petites masses arrondies mesurant jusqu'à 0,03 à 0,05 mm. de diamètre. Les autres sont de petits grumeaux irréguliers d'une ma-

tière moins brillante, granuleuse et à dimensions également variables. On croirait voir des amas de granulations agglutinées. Les uns et les autres sont insolubles dans l'alcool et dans l'éther; ils se colorent en brun, puis en noir par l'acide osmique; ils ne se colorent ni par le carmin ni par l'hématoxyline; ils ne donnent pas de gaz quand on les met en présence des acides. Ils ont naturellement une teinte jaunâtre ou brunâtre.

b) *Gouttelettes claires*. Je les ai toujours observées chez le *Dicyemopsis macrocephalus*, plus rarement chez les autres formes. Elles sont sphériques, à contours pâles et formées d'une matière homogène probablement liquide ou demi-liquide et d'apparence gélatineuse. Elles paraissent être dues à la production de vacuoles dans le corps protoplasmique des cellules.

c) *Bâtonnets réfringents*. Je les ai observés quelquefois chez les *Dicyemina* de la côte d'Ostende. Ces bâtonnets sont formés d'une matière assez réfringente, mais peu brillante. Leurs contours sont foncés. Ils sont tantôt droits et dans ce cas le bâtonnet est cylindrique, prismatique ou fusiforme; d'autres fois ils sont incurvés et en forme de croissant; ils se trouvent alors appliqués à la surface d'une gouttelette gélatineuse avec laquelle ils affectent à peu près les mêmes rapports qu'un jeune embryon de mammifère avec la vésicule blastodermique. Quelquefois ils ont des bords irréguliers. On trouve des formes de transition entre ces bâtonnets et les globules décrits plus haut. Tantôt ils sont disséminés dans le protoplasme; d'autres fois groupés dans une gouttelette claire à la manière des cristaux de stéarine dans un globule de graisse. J'ai trouvé plusieurs fois chez les individus qui présentaient cette particularité des spermatozoïdes du Céphalo-

pode engagés et plus ou moins modifiés dans l'intérieur de l'ectoderme. Peut-être ces bâtonnets sont-ils des têtes déformées de spermatozoïdes.

La quantité de ces éléments accidentels de l'endoderme varie non-seulement d'une forme à l'autre, mais aussi d'un individu à l'autre de la même espèce. Il y a plus; toutes les cellules ectodermiques ne se chargent pas également de globules réfringents; il en résulte que l'ectoderme ne s'épaissit pas également sur tous les points de la surface du corps. Ces globules s'amassent en grand nombre dans certaines cellules et d'abord vers le milieu de la cellule. En s'accumulant ils soulèvent la surface de la cellule qui devient convexe. Le corps prend par là une forme irrégulière; il se forme çà et là des bosses, de véritables verrues. La quantité de globules accumulés peut être assez grande pour produire de véritables sacs suspendus aux flancs de l'animal comme le sont les grains d'une grappe de groseilles à la tige axiale de la grappe (pl. I, fig. 7).

Le nombre et le développement des verrues varient considérablement. Cependant chez certaines espèces, et tout particulièrement chez le *Dicyema typus* et aussi, quoique à un moindre degré, chez le *Dicyemella* de l'*Eledone* et chez le *Dicyemopsis*, les verrues sont plus nombreuses et plus volumineuses que chez le *Dicyemina* où elles conservent toujours l'apparence de bosses. Chez les *Dicyemella* il n'y a généralement que deux verrues. Chez les *Dicyemina* les deux cellules caudales ont une prédisposition toute particulière à se charger de globules réfringents. Il en résulte que l'extrémité postérieure du corps est toujours fortement renflée en boule et qu'elle se fait toujours remarquer par son opacité. Ce renflement caudal des *Dicyemina* est une verrue double produite dans des

cellules d'une forme particulière; ces cellules sont déjà renflées du reste avant l'accumulation de ces éléments accidentels.

Je ne sais quelle est la nature de ces substances qui s'amassent dans l'ectoderme; je ne puis donc déterminer leur fonction. Cette circonstance que la quantité et les caractères de ces éléments varient considérablement d'un individu à un autre, semble indiquer que leur rôle n'est pas essentiel. Cette conclusion est confirmée par le fait que souvent ils font complètement défaut chez tous les individus d'un même Céphalopode. Cette dernière observation prouve que leur apparition ou leur disparition est déterminée par le milieu dans lequel vivent les *Dicyema*, c'est-à-dire par l'état du Céphalopode.

Chaque cellule ectodermique présente un noyau ovalaire, aplati, généralement logé dans la partie postérieure de la cellule. Quand la cellule porte une verrue, cette verrue est formée par le soulèvement de la partie moyenne de la cellule (pl. I, fig. 17). Le noyau placé en arrière de la verrue a une membrane à double contour. Cette membrane se déchire sous l'influence d'une forte pression exercée sur le noyau (pl. II, fig. 20); cette déchirure se produit brusquement; le noyau éclate et le contenu du noyau est partiellement expulsé. Le contenu est une matière demi-liquide, claire et transparente, se colorant en violet par l'hématoxylène, en rouge par le carmin et le picrocarminate. La substance nucléaire est traversée chez les noyaux volumineux des cellules qui ont atteint tout leur développement par un fin réticulum. Ce réticulum n'existe jamais dans les jeunes cellules. En un point du noyau se trouve un petit nucléole, très-réfringent et généralement sphérique. Il est tantôt au centre, tantôt à la périphérie. Les noyaux, invi-

sibles chez le Dicyémide vivant, deviennent très-apparents par l'acide acétique faible, l'acide osmique et les matières colorantes. L'acide chromique, le liquide de Müller et l'alcool rendent les noyaux finement granuleux; l'acide acétique les gonfle un peu et sous l'influence de ce réactif ils prennent une forme ellipsoïdale ou sphérique.

Tous les réactifs que j'ai essayés, acides, neutres ou alcalins, font gonfler et par conséquent déforment les cellules de l'ectoderme. Le seul réactif qui conserve aux cellules leur forme et leur transparence est l'acide osmique.

Mouvements. La locomotion des Dicyémides est déterminée par les cils vibratiles qui recouvrent toute la surface du corps. Mais sous l'influence des contractions du protoplasme des cellules ectodermiques, il se produit des changements de forme, des mouvements moléculaires intracellulaires, des mouvements péristaltiques, se propageant d'une extrémité à l'autre d'une cellule, des inflexions de tous genres, voire même un raccourcissement de tout l'animal. La contraction peut se faire dans le sens de l'axe longitudinal et dans une direction perpendiculaires à cet axe. Ceci a lieu, par exemple, pour la production des mouvements péristaltiques.

II. CELLULE AXIALE OU ENDODERMIQUE.

La cellule axiale s'étend dans toute la longueur du corps; elle est partout recouverte par l'ectoderme; elle est en contact avec toutes les cellules ectodermiques.

Elle est cylindroïde et présente partout le même diamètre sauf aux deux extrémités du corps. A ses deux bouts le

corps de la cellule s'effile pour se terminer en pointe, au moins chez les individus qui engendrent des embryons vermiformes. A son extrémité antérieure elle a généralement chez ces derniers la forme d'une pointe de lancette; en arrière le diamètre de la cellule diminue régulièrement et le bout arrondi est engagé dans le manchon cylindrique que forment autour de lui les deux cellules caudales.

Le corps de la cellule est délimité par une couche protoplasmique assez consistante chez les individus adultes. Cette couche est partout également épaisse. Elle se présente quelquefois avec un double contour bien marqué. Faut-il l'appeler une membrane? Il est très-difficile de répondre à cette question. — Cette couche est assez résistante mais jamais solide; on ne peut pas la déchirer. Par une macération prolongée dans l'eau et dans la plupart des solutions aqueuses, elle se désagrège complètement: elle se réduit en fragments et en granulations. Néanmoins elle est parfaitement isolable. Elle se laisse traverser par les embryons chaque fois que l'un d'eux, arrivé à maturité, abandonne le sein maternel.

Le corps de cette cellule est au fond constitué comme celui d'une cellule végétale, d'une roctiluque ou d'une cellule endodermique d'Hydroïde. Le contenu de la cellule est traversé par un réseau protoplasmique dont les mailles sont remplies d'une substance claire transparente, incolore et homogène, d'apparence gélatineuse.

L'aspect du réseau protoplasmique présente beaucoup de variations, non-seulement d'une forme à l'autre, mais chez une même espèce d'après l'âge et d'après le point du corps que l'on considère. Chez de jeunes individus le corps de la cellule est formé par du protoplasme finement

granuleux, absolument dépourvu de vacuoles. Mais au fur et à mesure que l'individu avance en âge, les vacuoles apparaissent de plus en plus nombreuses, réduisant le corps protoplasmique primitif à de minces lamelles. Au début, les vacuoles apparaissent l'une derrière l'autre dans l'axe du corps. Il en résulte que la cellule axiale paraît cloisonnée transversalement (pl. II, fig. 6, et pl. III, fig. 71-73). Souvent l'aspect particulier que détermine cet alignement des vacuoles, joint à leur forme quadrilatère, se conserve longtemps dans la partie postérieure de la cellule (pl. I, fig. 7), tandis que dans la plus grande partie de la longueur du corps de nouvelles vacuoles, en se développant dans les cloisons transversales primitives, rendent le réseau tout à fait irrégulier (pl. I, fig. 13, 14, 26, 27, 28). Ce que Wagener a appelé le noyau des *Dicyema* (*Kern*), n'est que la partie postérieure cloisonnée en travers de la cellule axiale. C'est le reticulum irrégulier, tel qu'il se présente dans la plus grande partie de la cellule axiale, que Ray Lankester a pris pour un tissu formé de cellules étoilées.

Le plus souvent les germes qui naissent dans les mailles du réseau tombent dans une des vacuoles; dès qu'ils ont atteint leur complet développement, l'embryon se forme et reste logé dans la cavité circonscrite par les lames protoplasmiques anastomosées. La vacuole grandit avec l'embryon lui-même; sa forme se moule sur celle de ce dernier, et l'embryon a souvent l'air d'être incarcéré dans une cellule close, à parois propres. Chez les individus arrivés à leur complet développement, les lamelles protoplasmiques du réseau sont d'une extrême délicatesse. Elles apparaissent sous forme de lignes très-fines présentant çà et là quelques granulations. Ces lignes aboutissent à de

petites plaques triangulaires, quadrilatères ou irrégulières, qui sont de petits amas de protoplasme accumulé aux points d'entre-croisement des lames. La forme et la dimension des mailles sont extrêmement variables.

Quelquefois il y a dans l'axe de la cellule quelques traînées longitudinales formées par des filaments protoplasmiques réunis en un faisceau et formant un véritable cordon protoplasmique axial. Il est rare que l'on puisse le poursuivre dans toute l'étendue de la cellule.

Ce réseau est difficile à voir sur l'individu vivant. Quelquefois cependant on réussit à l'apercevoir et on reconnaît alors qu'il change de forme; cependant les mouvements protoplasmiques du reticulum s'accomplissent avec une extrême lenteur. Les jeunes arrivés à leur complet développement, en cheminant lentement dans l'intérieur de la cellule axiale, déforment constamment le réseau. Le réseau devient extrêmement distinct, si l'on traite par l'acide osmique, l'acide acétique ou l'hématoxyline.

Les vacuoles ou les espaces du réseau sont remplis par un liquide hyalin, demi-fluide, homogène, incolore, ne se mêlant pas à l'eau; si l'on coupe en travers une cellule axiale isolée, ce liquide s'écoule et va former une grosse goutte sphérique à l'extrémité de la cellule (pl. II, fig. 12). Il a tout à fait l'apparence de la substance qui remplit les vacuoles des noctiluques ou des cellules axiales des bras des Hydromédusaires. Ce liquide est assez fluide pour permettre à un embryon d'y mouvoir ses cils vibratiles et de s'y déplacer lui-même. Cependant ces mouvements ciliaires sont toujours fort lents.

Noyau. La cellule axiale présente toujours vers le milieu de sa longueur un immense noyau ovalaire. Dans un individu tout à fait adulte, ce noyau présente les caractères

suivants. Il est ellipsoïdal ou ovoïde et généralement de forme régulière. Il présente une membrane épaisse, à double contour, qui se déchire si l'on fait subir au noyau une pression exagérée; celui-ci expulse alors une partie du contenu nucléaire. La membrane elle-même se plisse et le noyau devient irrégulier et anguleux.

La cavité du noyau est traversée par un réseau de filaments très-ténus formés d'une substance finement granuleuse, très-semblable à celle que j'ai trouvée dans la vésicule germinative de l'*Asteracanthion rubens* (1), de la *Clava squamata*, de la *Campanalaria dichotoma*, du Lapin (2) et des Chauves-Souris. J'ai appelé cette substance *nucléoplasma*. Ce réseau a été observé par Flemming (3) dans la vésicule germinative de l'Anodonte, par Kleinenberg (4) chez l'Hydre, par Hertwig (5) chez le *Toxopneutes lividus* et chez la Souris, par Strasburger (6) dans des noyaux de cellules végétales.

Je n'ai jamais observé ce reticulum que dans des noyaux de vieilles cellules. Le réseau a une forme très-variable; quelquefois un faisceau de filaments pseudopodiques traverse

(1) ÉDOUARD VAN BENEDEN. *Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire*. BULL. DE L'ACAD. ROYALE DE BELG. 1876.

(2) ÉDOUARD VAN BENEDEN. *La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères*. BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELG. 1875.

(3) W. FLEMMING. *Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden*. SITZ. K. ACAD. WIEN. Bd. LXXI.

(4) KLEINENBERG. *Hydra*. LEIPZIG, 1872.

(5) OSCAR HERTWIG. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies*. MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH VON C. GEGENBAUER. I. Bd.

(6) ÉDOUARD STRASBURGER. *Ueber Zellbildung und Zelltheilung*.

le corps nucléaire pour aboutir à un fin reticulum immédiatement sous-jacent à la membrane. Quelquefois le corps nucléaire est traversé en tous sens par des filaments anastomosés, de façon à former des mailles irrégulières et dissemblables. On trouve parfois çà et là un ou deux corpuscules volumineux très-réfringents, qui sont des pseudonucléoles.

La substance nucléaire est homogène; elle se colore en rose par le picrocarminate (pl. II, fig. 16-18); en violet par l'hématoxyline. Le nucléole est toujours unique, très-petit, généralement sphérique et sa position dans le noyau varie beaucoup d'une cellule à une autre.

Dans les jeunes individus le noyau est également ovulaire; il a des dimensions qui varient d'après les dimensions de la cellule; il paraît homogène; il a toujours un contour très-foncé et un nucléole unique et presque punctiforme.

Le noyau devient très-apparent par l'acide osmique, l'acide acétique, l'alcool et par l'application des matières colorantes.

CHAPITRE II.

DE LA REPRODUCTION ET DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE.

La cellule axiale est à la fois l'organe formateur des germes et le lieu dans lequel s'accomplissent toutes les phases de l'évolution de l'embryon. Physiologiquement parlant, elle est en même temps germigène et utérus. A ce point de vue la cellule endodermique des Dicyémides peut être comparée au sac embryonnaire des végétaux phanérogames ou à un tube sexuel de Nématode.

Par les observations de Claus (1), de A. Schneider (2) et celles que j'ai moi-même publiées, il a été établi que le tube sexuel d'un Nématode se développe tout entier aux dépens d'une seule et même cellule. J'ai prouvé qu'il en est de même pour les vésicules ovariennes chez le *Tetrahymena obscurum* (3).

On sait, depuis la publication du travail de Kölliker sur le *Dicyema paradoxum*, que les Dicyémides produisent deux sortes d'embryons; les uns vermiformes, les autres infusoriformes. Les deux sortes d'embryons ne se trouvent jamais réunis chez un même *Dicyema*; certains individus donnent naissance à des embryons allongés et filiformes; les autres à des larves qui ont la forme de toupies.

Les caractères extérieurs des individus qui produisent des embryons du premier genre sont souvent différents de ceux qui engendrent les larves de la seconde forme. Les germes sont tout autres et naissent d'une tout autre manière suivant qu'ils doivent donner naissance à des embryons vermiformes ou infusoriformes. A tous ces points de vue il faut distinguer, dans chaque espèce de Dicyémides, deux sortes d'individus. J'appellerai les uns Nématogènes, les autres Rhombogènes (4). Nous aurons à étudier successivement, d'abord pour les Nématogènes, puis pour les Rhombogènes : 1° leurs caractères différentiels; 2° les germes qu'il produisent; 3° le mode de formation de ces germes; 4° le développement de l'embryon.

(1) C. CLAUS. *Ueber einige im Humus lebende Anguillulinen*. ZEITSCH. FÜR WISS. ZOOL. Bd. XII, p. 554.

(2) A. SCHNEIDER. *Monographie der Nematoden*.

(3) ÉDOUARD VAN BENEDEN. *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf*.

(4) De *ῥόμβος*; Toupie.

I. NÉMATOGÈNES.

A. *Caractères différentiels.*

Ces individus se distinguent en ce qu'ils sont généralement plus longs et plus grêles, ce qui dépend du peu de largeur relative de la cellule axiale; en ce que la cellule endodermique se termine en pointe dans le renflement céphalique; en ce que le nombre des cellules ectodermiques du tronc est souvent plus considérable; enfin, en ce que le contenu de la cellule axiale est tout différent.

B. *Caractères des germes qui donnent naissance à des embryons vermiformes.*

Ces germes sont notablement plus petits (0,012 à 0,014 mm.) que ceux qui produisent des embryons infusori-formes; ils possèdent un petit noyau (0,005 à 0,006 mm.) sphérique pourvu d'un nucléole punctiforme; leur corps protoplasmique est en général très-peu granuleux; il paraît tout à fait homogène si l'on examine les germes vivants ou traités par l'acide osmique, finement granuleux, si on les a soumis à l'action de l'acide acétique faible ou de l'hématoxyline. Ces germes sont toujours sphériques; leur corps protoplasmique ne se colore pas du tout par le picrocarminate; mais leur noyau prend, sous l'influence de ce réactif, une couleur rose, puis rouge-carmin très-vive (pl. II, fig. 17). Les caractères de ces germes, leur aspect et leurs dimensions sont sensiblement les mêmes chez tous les Dicyémides.

C. Mode de formation des germes; leur nombre et leur distribution.

Si nous considérons d'abord des individus adultes, nous reconnaitrons que le nombre des germes est extrêmement variable chez des individus présentant des dimensions identiques. Il en est chez lesquels toute la cellule axiale en est bourrée à tel point, qu'il n'est pas possible de distinguer le réseau protoplasmique de la cellule; des germes et des embryons vermiformes à tous les états de développement sont serrés les uns contre les autres; jamais cependant ils n'exercent les uns sur les autres une pression suffisante pour amener une déformation des éléments: quel qu'en soit le nombre, ils conservent toujours leur forme sphérique. Leurs dimensions sont très-variables. A côté de germes mûrs, on en trouve de beaucoup plus petits. Mais chez de semblables individus, il est fort difficile d'étudier le mode de formation de ces éléments; ils ne se prêtent pas davantage à l'examen des phases successives de l'évolution embryonnaire.

D'autres individus de même taille ne renferment qu'un nombre relativement fort restreint de germes et d'embryons. Ces germes sont tantôt uniformément répandus dans toute l'étendue de la cellule; d'autres fois réunis en groupes irréguliers, dans les limites desquels ils sont disséminés sans aucun ordre, à des distances très-variables les uns des autres. A côté d'eux on trouve çà et là des embryons à divers états de développement.

Dans des individus plus jeunes il existe généralement un petit nombre de germes plus ou moins volumineux et

quelques embryons. Enfin, dans les plus jeunes individus libres on en trouve seulement quelques-uns, le plus souvent groupés à quelque distance du noyau de la cellule axiale, entre le noyau et la tête, et entre cet organe et l'extrémité caudale. Il existe toujours au moins deux germes chez les petits individus; presque toujours on en trouve un de chaque côté du noyau.

Ce sont les jeunes individus qui se prêtent le mieux à l'étude du mode de formation des germes et des phases successives du développement de l'embryon.

Les germes des embryons vermiformes se forment par voie endogène. Ils naissent isolément, souvent loin de tout germe préexistant, dans le reticulum de la cellule axiale. Ils apparaissent sous forme de petits corps sphériques à contour bien défini. Ils sont d'abord homogènes et ils présentent à leur centre un petit globule punctiforme. Le contour devient progressivement plus épais; bientôt on distingue autour d'un noyau plus clair, nucléolé à son centre, une zone peu épaisse d'une substance plus foncée. Cette zone s'épaissit progressivement et devient le corps de la cellule-germe.

Ce mode de formation des germes n'est pas tout à fait conforme à ce qui a été récemment décrit par Strasburger en ce qui concerne la formation libre des cellules dans le règne végétal. Dans le sac embryonnaire du *Phaseolus multiflorus* aussi bien que dans l'œuf de l'*Ephedra altissima* apparaissent, au milieu du protoplasme, des cellules sphériques présentant à leur centre un nucléus punctiforme. Le nucléus grandit en même temps que le corps cellulaire, qui présente souvent une apparence radicée. Le noyau, d'abord homogène et solide, se différencie en une zone périphérique qui est la membrane nucléaire, un corpus-

cule nucléolaire et une couche intermédiaire qui est la substance nucléaire. D'après cette description, corps cellulaire et noyau apparaissent simultanément, et le noyau, d'abord punctiforme, s'agrandit progressivement, tandis que le corps de la cellule présente, dès le début, une épaisseur considérable. Le noyau reste quelque temps dépourvu de nucléole. D'après ce que j'ai observé chez les Dicyémides, le noyau, dès le moment de son apparition, est assez volumineux; la couche cellulaire, au contraire, est très-mince; elle apparaît au début comme un contour épais délimitant le noyau. Cette couche s'épaissit peu à peu. Ces différences entre mes observations et celles de Strasburger dépendent peut-être des circonstances extérieures très-différentes au milieu desquelles se fait le développement. Dans le sac embryonnaire des Phanérogames, dans l'œuf des Conifères, dans l'asque des Ascomycètes ou des Discomycètes (Janczewski chez *Ascobolus furfuraceus*), les cellules naissent au milieu d'une masse protoplasmique considérable. Chez les Dicyémides, au contraire, les germes prennent naissance dans de minces filaments de substance protoplasmique, qui traversent le corps de la cellule axiale. La petitesse même des germes à leur début est, du reste, une condition fort désavantageuse pour l'observation des phénomènes dont il s'agit. Mais ce qui prouve que l'abondance relative du protoplasme est bien la cause des différences que je viens de signaler, c'est que les deux premiers germes, qui apparaissent dans la cellule axiale des embryons du *Dicyema*, présentent autour du noyau, dès le moment de leur apparition, une couche cellulaire relativement épaisse.

Je crois donc que chez les Dicyémides, comme dans le règne végétal, chaque fois qu'une cellule se forme par voie

endogène, elle se trouve constituée, dès le début, d'un corps cellulaire et d'un noyau plus ou moins volumineux. Je crois pouvoir affirmer que tous les germes, chez les Nématogènes, se forment de cette manière. Jamais on ne trouve de germes en voie de division, si ce n'est ceux qui, arrivés à leur complet développement, se fractionnent pour donner naissance à un embryon.

D. Développement de l'embryon vermiciforme.

Dès qu'un germe est arrivé à maturité, il se divise en deux cellules identiques, qui ont l'une et l'autre la forme d'une demi-sphère; elles sont pourvues l'une et l'autre d'un noyau nucléolé. Dans quelques cas très-rares, j'ai trouvé dans les cellules accolées, au lieu d'un noyau clair, pourvu d'un nucléole punctiforme, des noyaux beaucoup plus petits, homogènes, foncés et dépourvus de nucléole. Je n'ai pu rien observer relativement au mode de division des noyaux des germes; je n'ai jamais rencontré de germe dépourvu de noyau; mais j'ai trouvé quelquefois, quoique très-rarement, dans un germe de forme ellipsoïdale, deux petits noyaux ovalaires, homogènes et foncés, situés à quelque distance l'un de l'autre dans le grand axe de l'ellipsoïde (pl. II, fig. 6 et 9).

Les deux premières cellules se divisent à leur tour, et l'on trouve fréquemment, à côté d'un germe fractionné en deux, un germe divisé en quatre cellules identiques, au moins en apparence. Leur forme et leur disposition varient. Tantôt elles ont la forme d'un secteur et elles sont disposées entre elles comme les quartiers d'une orange coupée suivant deux plans méridiens perpendiculaires entre eux; tantôt elles sont accolées deux à deux, de manière que

les surfaces par lesquelles elles adhèrent entre elles se trouvent dans des plans perpendiculaires entre eux. Tantôt elles ont une forme plus ou moins sphérique et elles sont disposées entre elles comme quatre boulets de canon disposés en pyramide. Ces cellules, identiques en apparence, ne le sont pas en réalité : la suite du développement le démontre. En effet, les quatre cellules ne se divisent plus simultanément : trois se fractionnent ensemble, tandis que la quatrième reste indivise. A la phase caractérisée par la présence de quatre cellules semblables succède une phase durant laquelle l'embryon se compose de sept cellules dont six sont identiques, tandis que la septième est beaucoup plus grande que les autres. Les six petites cellules sont adjacentes; elles forment ensemble une calotte qui, par sa concavité, se moule sur la grande cellule; celle-ci affecte d'abord une forme sphérique, puis elle devient ovoïde. Les petites cellules se divisent de nouveau; à la phase sept succède la phase treize. La calotte cellulaire s'étend; elle tend à devenir un ovoïde creux tronqué à une des extrémités de son grand axe; la cavité de cet ovoïde est remplie par la grande cellule qui se moule dans cette cavité. Étant incomplètement couverte par la couche de petites cellules, la grande cellule centrale vient fermer la troncature de l'ovoïde ou la solution de continuité que présente en un de ses points l'ovoïde que forment les petites cellules périphériques. *L'embryon, à cette phase de son développement, est une Gastrula formée par épibolie; l'ectoderme tend à recouvrir par épibolie la cellule endodermique unique. La solution de continuité de la couche ectodermique est un blastopore et la cellule endodermique, engagée dans le blastopore, y forme un véritable bouchon de Ecker.*

Il est extrêmement intéressant de comparer le mode de

développement des Dicyémides avec les premières phases de l'évolution de certains Métazoaires, d'un poisson osseux par exemple. L'œuf d'un poisson osseux se divise d'abord en deux cellules, dont l'une, formée exclusivement par du protoplasme, est ordinairement appelée le germe, tandis que l'autre est formée par le globe vitellin; celui-ci est complètement ou incomplètement recouvert d'un mince manteau protoplasmique. Le germe se fractionne et donne naissance à un amas de cellules qui s'étale en une couche cellulaire. Celle-ci tend à recouvrir par épibolie le globe vitellin. Dans le manteau protoplasmique du globe vitellin (couche intermédiaire de Van Bambeke) se développe à la fois, par voie endogène, toute une génération de noyaux. Autour de chacun de ces noyaux se délimite un corps cellulaire; il en résulte la formation d'une couche distincte de cellules; c'est l'endoderme. C'est de cette manière que j'interprète les recherches de Kupffer (1), de Van Bambeke (2), de Balfour (5) et de Klein (4).

Chez les poissons la *Gastrula* ne se forme donc pas par invagination, d'après le procédé décrit par Götte (5) et par

(1) KUPFFER. *Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische.* (M. SCHULTZE'S ARCHIV., Bd. IV).

(2) CH. VAN BAMBEKE. 1° *Premiers effets de la fécondation sur les œufs des poissons; sur l'origine et la signification du feuillet muqueux ou glandulaire chez les poissons osseux.* (Comptes rendus, t. LXXIV n° 16.)

2° *Recherches sur l'embryologie des poissons osseux.* MÉM. DE L'ACAD. ROY. DE BELG., 1875.

(5) BALFOUR. 1° *A Preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes.* QUART. JOURN. OF MICR. SC., 1874.

2° *Journal of Anatomy and Physiology*, 1875 et 1876.

(4) KLEIN. *On the Development of the Trout.* QUART. JOURN. OF MICR. SC., 1876 (avril).

(5) GÖTTE. *Archiv. für microsc. Anat.*, Bd. IX.

Haeckel (1). J'ai étudié à Villa Franca les mêmes œufs de poisson que Haeckel y a pêchés à la surface de la mer et qu'il a retrouvés ultérieurement sur les côtes de Corse. Je suis arrivé à de tout autres résultats que ceux que Haeckel a publiés récemment. Je n'ai rien vu de cette invagination des bords du germe fractionné qui donnerait naissance à l'endoderme; le feuillet interne de l'embryon se développe, au contraire, aux dépens du manteau protoplasmique du globe vitellin à la suite de l'apparition, dans cette couche, d'un grand nombre de noyaux formés par voie endogène. Ces noyaux n'apparaissent pas seulement sous le germe fractionné, mais aussi dans une large zone protoplasmique située en dehors du germe. A ce point de vue, l'œuf du poisson marin dont nous avons étudié le développement, Haeckel et moi, se place à côté du *Gasterosteus aculeatus* dont Kupffer a fait connaître le développement. Haeckel n'a rien vu de cette couche, pas plus qu'il n'a observé les noyaux qui s'y développent.

La *Gastrula* de ces poissons se forme donc par épibolie et l'ectoderme, constitué d'un grand nombre de cellules, recouvre déjà une notable partie du globe vitellin, alors que l'endoderme est encore formé par une seule cellule, ou peut-être même par un simple cytode, consistant dans le revêtement protoplasmique du globe vitellin. Ce mode de développement est le dernier terme du fractionnement inégal ou *inæquale Furchung* défini par Haeckel lui-même.

La *Gastrula* des Dicyémides est semblable à celle d'un poisson osseux et les Dicyémides restent durant toute la vie sous cette phase transitoire de l'évolution des pois-

(1) E. HAECKEL. *Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere.* JENAISCHE ZEITSCHRIFT, 1873.

sons. En effet, comme nous allons le voir, la cellule endodermique de la *Gastrula* devient la cellule axiale de l'organisme complètement développé et la couche ectodermique de la *Gastrula* devient la couche périphérique du corps du *Dicyema*.

Dans la phase qui succède à celle que nous venons de considérer, les seules modifications survenues dans la constitution de l'embryon concernent l'augmentation du nombre des cellules ectodermiques; la fermeture du blastopore à l'extrémité du grand axe de l'ovoïde, l'allongement de la cellule centrale qui tend à devenir fusiforme; enfin l'accroissement du volume de l'embryon. Toutes les cellules de l'ectoderme sont encore semblables entre elles; ce sont des cellules cuboïdes, claires, pourvues chacune d'un noyau sphérique à nucléole.

Le corps protoplasmique de la cellule axiale s'est agrandi; il est maintenant finement granuleux; son noyau présente déjà une forme ovoïde dont les contours sont très-foncés.

Vers cette époque, tantôt un peu plus tôt, quand l'embryon possède encore une forme ellipsoïdale, tantôt un peu plus tard, l'embryon s'étant déjà allongé en un corps cylindrique ou nématoïde, s'accomplit un phénomène important : un germe apparaît dans la cellule centrale de chaque côté du noyau. Ces germes se forment par voie endogène et dès qu'on aperçoit leur noyau homogène, on distingue aussi autour d'eux une couche assez épaisse de protoplasme; celle-ci est délimitée d'abord par un contour peu marqué. Ces germes apparaissent généralement au contact du noyau; mais aussitôt après ils s'en écartent pour se rapprocher, l'un de l'extrémité céphalique, l'autre de l'extrémité caudale de l'embryon.

Les phases ultérieures du développement se caracté-

risent par la multiplication rapide des cellules de cette extrémité du corps où se trouvait d'abord le blastopore. Ces cellules en se multipliant donnent naissance à la coiffe polaire. Les différences entre les cellules de la tête et celles du tronc apparaissent peu à peu; les cellules polaires restent petites et deviennent plus granuleuses; les cellules suivantes se développent en surface; elles s'aplatissent et restent claires; elles s'allongent suivant le grand axe de l'embryon. La différenciation des cellules parapolaires et des cellules caudales apparaît assez tard; elle se fait presque toujours après la naissance. A un moment donné tout le corps se couvre de cils vibratiles; mais je n'ai pu voir comment se forment ces cils. En même temps l'embryon s'allonge; il devient de plus en plus filiforme; des vacuoles apparaissent dans le protoplasme de la cellule axiale et le nombre des germes augmente. Au moment de la naissance l'embryon est formé de toutes les cellules qui entrent dans la composition du corps de l'adulte. Le développement post-embryonnaire consiste exclusivement dans l'accroissement progressif des cellules constitutives de l'embryon.

La taille de l'embryon au moment de la naissance est très-variable. Quelquefois, avant de sortir du sein maternel, il renferme déjà plusieurs germes de chaque côté du noyau de la cellule endodermique, voire même des embryons en voie de développement. Il peut y avoir trois générations emboîtées l'une dans l'autre comme chez un Puceron ou un Gyrodaetyle.

L'embryon vient au monde en traversant la paroi du corps maternel. Le plus souvent il sort par le pôle oral qui correspond à l'ancien blastopore. Mais j'en ai vu sortir aussi par les faces latérales du corps, soit entre les cellules ectodermiques, soit même en perforant l'une de ces dernières.

II. RHOMBOGÈNES.

A. *Caractères différentiels.*

Les individus qui produisent des embryons infusoriformes sont moins longs et plus larges que ceux que j'ai appelés Nématogènes, parce qu'ils engendrent des embryons vermiformes. La cellule axiale est plus large; elle se termine en avant, dans le renflement céphalique, par un bout arrondi, sans pour ainsi dire s'effiler. Il en résulte que les cellules polaires sont plus plates que chez les Nématogènes et que la tête a une forme différente. Cette différence est toujours très-marquée chez les *Dicyemella* de l'Élédone. Le nombre des cellules ectodermiques du tronc est généralement moins considérable. Enfin le contenu de la cellule axiale, tant en ce qui concerne les germes que les embryons, est tout différent.

B. *Caractères des germes qui donnent naissance à des embryons infusoriformes.*

Ces germes sont notablement plus volumineux que ceux qui produisent les embryons vermiformes; leur diamètre est toujours environ double de celui des germes chez les Nématogènes; leur noyau sphérique a un volume beaucoup plus considérable; son diamètre représente toujours au moins la moitié du diamètre total de la cellule qui mesure en moyenne 0,021 de millimètre.

Le corps protoplasmique de ces germes est finement granuleux; au contact du noyau l'on observe généralement un cercle de granules plus volumineux. La couche externe du protoplasme (*Hautschicht*) est presque toujours homogène et dépourvue de granulations. A la limite, entre la partie médullaire foncée et la couche périphérique homogène, se trouve une rangée circulaire de granulations qui affectent, quand on a traité par l'acide osmique, l'apparence de gros points noirs.

Les caractères et les dimensions de ces germes ne varient guère plus d'une forme à l'autre, que chez les individus d'une même espèce.

C. *Mode de formation de ces germes; leur nombre et leur distribution.*

Les germes des embryons infusoriformes ne se forment pas directement dans le protoplasme de la cellule axiale comme les germes des Nématogènes; ils prennent naissance dans des cellules particulières engendrées elles-mêmes dans la cellule endodermique; mais il ne m'a pas été possible de déterminer comment se forment ces dernières. J'ai appelé ces cellules, qui produisent les germes, *cellules germigènes*, ou plus simplement *germigènes*. Je décrirai successivement : 1° les cellules germigènes; 2° le mode de formation des germes aux dépens de ces cellules.

Les cellules germigènes sont toujours en petit nombre. Souvent chez de jeunes individus on en trouve deux, l'une logée dans la cellule axiale près de la tête, l'autre à quelque distance de l'extrémité caudale. Dans quelques cas il m'est arrivé de n'en trouver qu'une seule. Les grands individus en possèdent trois, quatre ou cinq; rarement

davantage. Ces germigènes, tant qu'ils ne renferment pas de germes, ne se distinguent des germes eux-mêmes que par leur volume qui est plus considérable. La forme souvent ovalaire de leur noyau contraste avec le nucléus toujours sphérique des germes; le contour du noyau des germigènes est toujours extrêmement foncé. En outre les cellules germigènes ont un corps protoplasmique très-finement granuleux; il est moins clair que le protoplasme des germes.

Chaque germigène donne naissance à plusieurs générations de cellules filles, qui sont les germes des Infusoriformes. Ces générations successives sont disposées concentriquement autour de la cellule mère, de façon à former des rosaces qui occupent toute la largeur de la cellule endodermique (pl. II, fig. 19). En avant et en arrière de ces rosaces se trouvent des embryons infusoriformes à tous les états de développement, d'autant plus avancés qu'ils sont plus loin du lieu de formation des germes; delà, chez beaucoup d'individus rhombogènes, une répartition très-régulière des produits de la génération (voir planche I, figure 8). Mais, dans beaucoup de cas, cette régularité primitive disparaît bientôt et germes et embryons sont entassés pêle-mêle dans la cellule axiale. Ceci dépend de ce que les germes, une fois détachés du germigène, peuvent se déplacer si non activement, du moins passivement, grâce aux excursions que font les embryons infusoriformes dans toute l'étendue de la cellule axiale. Pour se déplacer ils poussent devant eux les obstacles qui les arrêtent. Peut-être aussi les contractions et les changements de forme du reticulum de la cellule axiale contribuent-ils à modifier les positions relatives des germes et des embryons. La confusion est d'autant plus grande que l'individu en renferme

un plus grand nombre. Elle n'existe jamais chez de jeunes individus. Aussi ceux-ci se prêtent-ils beaucoup mieux que ceux-là à l'étude des phénomènes de la reproduction.

Un germigène, arrivé à son entier développement, engendre par voie endogène un certain nombre de germes qui se forment simultanément dans son corps protoplasmique (pl. I, fig. 20 et 22). Le noyau du germigène n'intervient pas dans la production des cellules filles. Dans le protoplasme apparaissent simultanément trois, quatre ou un plus grand nombre de noyaux sphériques; d'abord petits et foncés, ils s'éclaircissent en même temps que leurs dimensions s'accroissent. Autour de chacun d'eux on distingue dès le début une couche différenciée de protoplasme moins granuleux que le protoplasme du germigène primitif. Cette couche est limitée par un contour d'abord peu apparent, mais dont la netteté devient de plus en plus grande.

Dans quelques cas j'ai vu clairement une structure radiée dans le protoplasme de ces germes en voie de formation (planche I, figure 25). Ces germes sphériques, nés par formation libre, se montrent constitués, dès le moment de leur apparition, d'un noyau et d'un corps cellulaire. L'un et l'autre se différencient simultanément au milieu du protoplasme ambiant. Ces germes se forment donc dans les cellules germigènes à peu près comme les germes des embryons vermiformes dans le corps de la cellule endodermique.

Quand les germes nés dans l'intérieur d'un germigène ont atteint un certain volume, ils se portent vers la surface; le protoplasme qui sépare les germes se contracte, il s'accumule autour du noyau du germigène et par là les germes sont rejetés à la périphérie, puis éliminés. Ils restent néanmoins accolés à la surface du germigène; ils ne se

détachent que quand ils ont atteint leur complet développement. Tant qu'ils adhèrent au germigène, la surface de contact est plane : les germes ont tous la forme d'une sphère tronquée et le germigène est limité par des faces planes se coupant sous des angles dièdres; le germigène a une forme polyédrique (pl. I, fig. 20 à 27, et pl. II, fig. 19).

Dès qu'une première génération a été ainsi expulsée, il s'en forme une seconde; ces nouveaux germes naissent et se développent de la même manière que les premiers; ils sont expulsés à leur tour pour être remplacés par une troisième série, et ainsi les générations nouvelles refoulent peu à peu, de dedans en dehors, les générations plus anciennes. Il en résulte des couches concentriques de germes d'autant plus volumineux qu'ils sont plus loin du centre (pl. II, fig. 19).

Les germes ne se forment presque jamais dans tous les points du corps du germigène; presque toujours le noyau est excentriquement placé et les germes se forment seulement d'un côté (pl. I, fig. 20, 22, 23).

J'ai remarqué aussi que le nombre des germes d'une même génération devient de plus en plus considérable, au fur et à mesure que le germigène vieillit. Le noyau du germigène augmente peu à peu de volume; tantôt il conserve sa forme ovalaire, tantôt il devient sphérique; sa membrane s'épaissit et apparaît avec un double contour; enfin il se développe dans le noyau un réseau nucléoplasmique.

Un germigène ne peut produire qu'un nombre déterminé de générations de germes. La cellule finit par s'épuiser. Tout le corps protoplasmique de la cellule est employé à la formation de la dernière génération; le noyau est alors tout ce qui reste du germigène. Il se trouve d'abord au milieu de la rosace formée par les der-

niers germes groupés autour de lui ; mais la rosace finit par se désagréger, les germes s'écartant l'un de l'autre ; et le noyau du germigène se trouve alors en suspension dans le réseau protoplasmique de la cellule endodermique qui devient polynucléée (pl. I, fig. 25, 28).

D. *L'embryon infusoriforme.*

Avant de décrire le mode de développement des germes, je dois faire connaître l'organisation de l'embryon tel qu'il se présente au moment où il va quitter le corps maternel, pour nager librement dans le liquide qui baigne les corps spongieux. L'embryon infusoriforme a l'apparence d'une poire ou d'une toupie. Il nage la grosse extrémité dirigée en avant. Kölliker a désigné cette partie du corps sous le nom de *tête* ; je conserverai cette dénomination pour la facilité de la description. La partie du corps dirigée en arrière a une forme conique ; je l'appellerai la queue. Cet embryon présente une symétrie bilatérale bien caractérisée ; on peut donc distinguer une face ventrale, une face dorsale et deux faces latérales (pl. III, fig. 27, 29, 31, 43).

Le renflement céphalique se constitue de trois organes, dont un symétrique et médian situé du côté du ventre, et deux dissymétriques et latéraux placés au-dessus et un peu en avant du premier : ce sont les *corps réfringents*. L'organe médian a été appelé par Kölliker la *vésicule interne* (*die innere Blase*) : Kölliker admet, en effet, qu'il est situé au milieu de la substance fondamentale du corps (*Grundsubstanz*), et il dit que cette dernière est amorphe et dépourvue de toute structure. La vésicule interne, de forme hémisphérique, serait placée au-dessus d'un orifice qui existerait à la face ventrale et que Kölliker considère

comme une bouche, tout en faisant ses réserves quant à cette détermination. L'organe dont parle K  lliker n'est pas une *v  sicule*; le pr  tendu orifice buccal n'existe pas    la face ventrale et la substance fondamentale est compos  e de cellules   pith  liales. Wagener appelle cet organe *scha-lenformige Organ*.    raison de sa forme ordinaire, je le d  signerai sous le nom d'*urne*. Il se constitue d'une paroi que j'appellerai la *capsule de l'urne*, d'un *couvercle* qui contribue    former la paroi ventrale de l'embryon et d'un *contenu*.

La capsule de l'urne, abstraction faite de son couvercle, est    peu pr  s h  misph  rique    sa face interne. Sa face ext  rieure tourn  e du c  t   du dos de l'embryon est convexe et pr  sente quatre pans. Elle est recouverte en avant et au-dessus par les deux corps r  fringents; sur tout le reste de sa surface, par les cellules ciliaires qui constituent la partie caudale de l'embryon et forment par leur r  union le *corps ciliaire*. L'urne est donc intercal  e entre les corps r  fringents, qui sont en avant et au-dessus, et le corps ciliaire, qui est en arri  re. Elle fait saillie    la face ventrale de l'embryon que l'on peut donc d  crire, en exposant les caract  res de ses trois parties constitutives : l'*urne*, les *corps r  fringents* et le *corps ciliaire* (pl. III, fig. 44).

Urne. La capsule de l'urne est form  e de deux moiti  s semblables, l'une situ  e dans la moiti   droite, l'autre dans la moiti   gauche de l'embryon (pl. III, fig. 38, 42 et 44). Chacune des moiti  s de cette capsule se d  veloppe aux d  pens d'une cellule unique, dont le noyau a disparu, quand l'embryon est arriv      son complet d  veloppement. Cette capsule est au contenu de l'urne ce qu'est la pelure d'une demi-orange relativement    la pulpe du fruit. Chaque moiti   de la capsule pourrait   tre compar  e, quant    sa forme,

à la pelure d'un quartier d'orange. Chaque demi-capsule présente à considérer une *face interne* concave et une *face externe* convexe. Contre la face concave de la capsule et suivant son bord libre se trouve, dans l'épaisseur de la paroi de l'urne, une rangée de corpuscules juxtaposés qui ont la forme de virgules et forment ensemble un anneau à structure radiée quand on considère l'embryon par sa face ventrale (fig. 38). Si l'on regarde l'urne en place dans un embryon vu de profil, c'est-à-dire par une de ses faces latérales, l'anneau présente l'apparence d'une bande à striation longitudinale (fig. 43). Au fond de l'urne la face interne de la capsule présente de petits corpuscules arrondis. Toute la partie périphérique de la capsule est formée d'une substance incolore, transparente et parfaitement homogène chez l'individu vivant. Cette substance devient finement granuleuse par l'action de réactifs, tels que l'acide acétique faible ou l'hématoxyline.

Le couvercle de l'urne constitue la partie ventrale de l'organe (fig. 43). Il est convexe et se trouve divisé par deux diamètres se coupant perpendiculairement, au centre du couvercle, en quatre parties égales. Vu de face, le couvercle a un contour circulaire et chacune de ses parties a la forme d'un secteur de 90 degrés (fig. 34). Chaque secteur est une cellule modifiée dont le noyau a disparu, dont le corps s'est transformé en une substance homogène et hyaline et dont la membrane externe s'est fortement épaissie. Le long des diamètres du couvercle, qui marquent les limites des quatre secteurs, se trouvent des bourrelets saillants se terminant au centre du cercle à quatre corpuscules formant ensemble un tubercule unique, plus ou moins saillant.

Le contenu de l'urne est un corps cellulaire composé de quatre segments disposés en croix. Quand l'embryon n'est pas arrivé à son complet développement, chacune de ces

quatre parties est une cellule pourvue d'un noyau unique. Chez l'embryon complètement développé, on trouve dans chaque segment plusieurs petits noyaux qui se colorent en rouge par le carmin et le picrocarminate, en violet par l'hématoxyline. Chez l'embryon vivant ces segments se distinguent par leur apparence granuleuse; de là le nom de *corps granuleux* que je leur ai donné. Ces corps ne remplissent pas complètement la cavité de l'urne; ils sont baignés par un liquide incolore et parfaitement homogène qui devient de plus en plus abondant au fur et à mesure que l'embryon avance en âge. Quelquefois j'ai observé un mouvement ciliaire à l'intérieur de l'urne; les cils sont probablement portés par les corps granuleux contenus dans l'urne. Ces mouvements ciliaires, toujours lents et ondulatoires, sont déterminés par des cils vibratiles très-longs et flagelliformes.

Dans certains cas j'ai vu l'urne autrement constituée: chez des embryons complètement développés du *Dicyema typus*, on ne pouvait distinguer, dans la capsule, aucun des éléments formés que j'ai décrits plus haut; le couvercle paraissait manquer et les quatre corps granuleux, au lieu d'être disposés en croix, étaient juxtaposés transversalement ou affectaient une disposition se rapprochant plus ou moins de la forme cruciale; chaque segment renfermait un noyau unique. Deux de ces corps étaient plus petits que les deux autres (pl. III, fig. 21 à 25).

Je ne puis rien affirmer par rapport aux fonctions de l'urne; je puis ajouter seulement, aux renseignements qui précèdent, que l'embryon infusiforme se débarrasse avec la plus grande facilité du contenu de cet organe; les quatre corps granuleux, affectant la même disposition cruciale que j'ai décrite plus haut, sont mis en liberté et se retrou-

vent sur le porte-objet. Au moment où il va lâcher ses corps granuleux, l'embryon cesse de se mouvoir; on le croirait mort et les cils vibratiles de la queue deviennent immobiles; l'urne se vide et aussitôt après on voit les cils vibratiles se remettre en mouvement et l'embryon parcourir en tous sens et avec une rapidité vertigineuse le porte-objet du microscope.

Les corps réfringents, généralement au nombre de deux, ont été appelés *Kalkkörper* par Kölliker et Wagener. Loin d'être constitués par du carbonate de chaux, ils ne renferment aucune trace de ce sel : on peut s'en assurer en faisant agir sur eux des solutions acides. Ces corps réfringents ne subissent aucune altération ni de la part de l'acide acétique, ni sous l'influence de l'acide chlorhydrique, ni sous l'action de l'acide osmique. Ils ne noircissent pas quand on les traite par ce dernier acide. Ils ne sont donc pas non plus formés par une matière grasse. Cette conclusion est confirmée par le fait qu'ils ne se dissolvent ni dans l'alcool ni dans l'éther. Le seul réactif qui les altère après un certain temps, c'est l'hématoxyline préparée d'après la méthode ordinaire au moyen d'une solution d'alun. Après trois quarts d'heure ou une heure de macération dans ce réactif, les corps réfringents éclatent véritablement. La matière réfringente qui les constitue se résout en une infinité de globules réfringents qui sont projetés à quelque distance du point où a eu lieu l'explosion (pl. III, fig. 44). En ce point il reste deux capsules à double contour emboîtées l'une dans l'autre. L'interne, que j'appelle l'*endocyste*, était remplie par la substance réfringente. C'est la rupture instantanée de l'*endocyste* qui est le premier effet du gonflement de la substance réfringente. Celle-ci

s'échappe par la déchirure et détermine secondairement la déchirure d'une capsule externe qui est l'*ectocyste*. Les deux membranes sont formées d'une substance élastique. Chaque corps réfringent se développe dans une cellule distincte et l'*ectocyste* n'est que la membrane de la cellule génératrice du corps réfringent. Les *ectocystes* logeant les corps réfringents sont immédiatement accolés l'un à l'autre sur la ligne médiane; ils recouvrent en avant et en haut la capsule de l'urne.

Quelquefois il existe dans un même *ectocyste* plusieurs corps réfringents plus petits. Cette circonstance paraît être caractéristique pour l'embryon infusoriforme de certaines espèces, tels que le *Dicyemella Mülleri* et le *Dicyemopsis macrocephalus*. Cependant il se présente à cet égard des variations chez les autres espèces.

Corps ciliaire. La partie caudale de l'embryon est généralement conique. Elle est formée d'un certain nombre de cellules vibratiles juxtaposées, de façon à former ensemble un véritable épithélium vibratile. Ces cellules sont conoïdes ou cuboïdes; elles sont finement granuleuses, pourvues d'un petit noyau sphérique et d'un plateau canaliculé donnant insertion à un certain nombre de cils vibratiles très-longs. Quelquefois j'ai rencontré des embryons dont les cellules ciliées portaient, au milieu des cils, un gros bras protoplasmique renflé à son extrémité et animé d'un mouvement ondulatoire très-lent et parfaitement régulier (pl. III, fig. 25). J'ai vu aussi quelquefois de semblables bras portés par les cellules polaires chez le *Dicyemina* de la Seiche (pl. II, fig. 13, 14 et 15). Ces bras sont ou bien un cil vibratile exceptionnellement épais, ou bien un faisceau de cils vibratiles réunis en une colonne

protoplasmique. L'étude plus complète de semblables organes serait des plus importantes au point de vue du mode de formation des cils vibratiles. Je ne puis donner de renseignements ni sur leur structure ni sur leur mode de formation. Mais il est certain qu'au point de vue de leur forme, de leur composition et de leurs mouvements, ces organes constituent une phase intermédiaire entre le pseudopode et le cil vibratile ordinaire.

L'étude de l'organisation de l'embryon infusoriforme est facilitée par cette circonstance que l'on peut obtenir la dissociation des éléments qui le constituent, en traitant les embryons par l'acide acétique faible, l'hématoxyline, le liquide de Müller, ou même en les faisant macérer pendant longtemps sur le porte-objet dans le liquide qui baigne les corps spongieux. La dissociation se fait lentement, sur porte-objet, sous les yeux de l'observateur, qui peut assister à toutes les phases successives du phénomène. Ni les cellules, ni les noyaux ne peuvent être distingués dans l'embryon vivant. C'est pour avoir négligé de recourir aux réactifs que Kölliker, Wagener et Claparède n'ont pas réussi à déchiffrer l'organisation de ces embryons. L'acide osmique, l'acide acétique, l'alcool et les matières colorantes m'ont rendu les plus grands services.

E. Développement de l'embryon infusoriforme.

Kölliker et Wagener ont reconnu que ces embryons se développent aux dépens de germes (*Keimzellen*) à la suite d'un véritable fractionnement. Kölliker a aussi parfaitement observé que la transformation des germes en embryons se fait d'abord en certains points déterminés, qu'il a appelés *Bildungspunkte*. Mais il avance à tort que ces

points, autour desquels se fait la transformation des germes en embryons, se trouvent toujours dans la moitié antérieure du corps. Il n'a pas reconnu que la raison de cette répartition régulière des embryons, dans ce qu'il appelle la cavité générale du corps, se trouve dans l'existence de vrais germigènes. Ces organes ont complètement échappé à l'attention de l'éminent naturaliste de Wurtzbourg et de ceux qui se sont occupés après lui de l'organisation des *Dicyema*.

Comme je l'ai dit plus haut, les germes des embryons infusoriformes naissent, par voie endogène, dans une cellule autour de laquelle ils restent groupés jusqu'à ce qu'ils aient atteint leur maturité complète. Aussitôt après ils subissent les premières transformations préalables à la formation des embryons infusoriformes. Au fur et à mesure que le développement progresse ils s'écartent du germigène. On trouve donc en général, de chaque côté du germigène, une série d'embryons à diverses phases du développement embryonnaire et d'autant plus avancés qu'ils sont plus loin du lieu de formation des germes. Il en résulte que l'on peut observer chez un même *Dicyema*, les unes à côté des autres, les diverses phases de l'évolution embryonnaire, en examinant des embryons de plus en plus écartés d'un germigène, tout comme on peut, chez un Nématode vivipare, trouver dans un même utérus, placés les uns à côté des autres et dans un ordre à peu près régulier, des embryons à tous les états de développement.

Quand j'ai commencé à Villefranche mes études sur les Dicyémides, j'avais rencontré fréquemment tout près des germigènes, à côté des germes arrivés à maturité, des corps de forme sphérique ou ellipsoïdale, souvent très-granuleux et présentant une striation très-manifeste, tantôt longitudinale, tantôt radiée. Ces corps, que j'avais appelés provi-

soirement *corps striés*, à raison de leur caractère le plus apparent, se trouvaient tantôt isolés, tantôt groupés deux à deux ou quatre à quatre. Je les trouvais exclusivement dans le voisinage des germigènes, souvent mêlés aux germes en voie de fractionnement. Leur volume était celui des germes eux-mêmes quand ils se trouvaient isolés; il était plus petit quand ils se montraient par groupes de deux ou de quatre. N'ayant pu réussir jusque-là à trouver chez les Dicyémides aucun élément fécondateur, et reconnaissant une certaine ressemblance entre mes corps striés et le nucléole des Infusoires, j'eus d'abord l'idée que ces corps pourraient bien être des spermatophores. Je crus que ces spermatophores étaient engendrés dans l'urne des Infusoriformes et que les corps striés étaient identiques aux corps granuleux. Les embryons infusoriformes auraient été les mâles des *Dicyema* et leur urne aurait été un testicule. Mais je dus abandonner cette idée, n'ayant jamais réussi à trouver, chez les corps granuleux de l'urne des infusoriformes, de striation comparable à celle qui caractérisait si bien les corps énigmatiques dont je cherchais à débrouiller la signification. Je me trouvais encore dans le doute le plus absolu à l'égard de ces éléments, en me rendant à Trieste au mois de septembre dernier.

La lecture des travaux de Bütschli sur la multiplication des noyaux et la communication verbale que me fit Strasburger, que j'eus la chance de rencontrer à Trieste, de ses recherches sur la multiplication des cellules végétales, me donnèrent l'idée que les corps striés des Dicyémides pourraient bien être des germes en voie de division. Je n'eus pas de peine à reconnaître qu'il en est réellement ainsi et que la striation si caractéristique de ces corps est due aux modifications que subit le noyau au moment où la cellule va se diviser.

Je n'ai jamais rencontré un seul germe dépourvu de tout noyau. Je crois donc, sans vouloir cependant l'affirmer, que le noyau du germe ne disparaît pas comme la vésicule germinative des œufs arrivés à maturité complète, mais que ce noyau se divise pour donner naissance aux noyaux des deux premières cellules embryonnaires. Immédiatement avant de se diviser, le germe devient très-granuleux et fort opaque; le noyau augmente considérablement de volume; son contenu perd beaucoup de sa transparence et son nucléole disparaît. Alors une striation extrêmement nette se développe à la périphérie du noyau. Les stries sont toutes dirigées suivant des méridiens de la sphère nucléaire : elles convergent donc vers deux pôles. Ces stries ne sont pas le résultat d'un alignement de corpuscules ou de granulations; elles sont dues à la présence de fibrilles continues, homogènes, formées d'une substance très-réfringente et à contours nets et réguliers. Si le germe tourne vers l'observateur l'un de ses pôles, la striation paraît radiée; s'il repose sur un point de son équateur, les stries paraissent sensiblement parallèles entre elles. Je dois faire observer que le volume du noyau augmente tellement que sa surface se rapproche considérablement de la surface du germe lui-même, et que le corps protoplasmique de la cellule se trouve réduit à une mince couche de substance granuleuse enveloppant le noyau. Il faut donc admettre, puisque le volume du germe n'augmente pas en proportion de l'accroissement du noyau, que celui-ci grandit aux dépens de la substance protoplasmique. A cause de cette extrême minceur du corps de la cellule, il semble que le germe lui-même est strié et qu'il est dépourvu de noyau.

Bientôt après on voit une modification se produire : il apparaît aux deux pôles du noyau un corpuscule réfrin-

gent (corpuscule polaire), autour duquel s'accumulent des granulations très-fines. Les deux pôles se différencient en un disque polaire granuleux dans lequel vont se perdre par leurs extrémités les fibrilles méridiennes (pl. I, fig. 28, et pl. III, fig. 2). Si à ce moment on examine un germe reposant sur un de ses pôles et tournant l'autre pôle vers l'observateur, on remarque au centre un disque polaire de forme circulaire, d'où partent des stries rayonnées et souvent un peu incurvées, ce qui prouve qu'elles ne suivent pas exactement la direction des lignes méridiennes, mais qu'elles sont un peu obliques. Ces stries aboutissent à des point qui sont les coupes optiques des fibrilles. Cette figure démontre clairement que les fibrilles méridiennes existent exclusivement à la surface du noyau (pl. I, fig. 28, et pl. III, fig. 3).

Les disques polaires s'épaississent; ils deviennent plus réfringents et plus distincts; les fibrilles deviennent moins nettes, comme si leur substance était attirée vers les pôles. Peut-être les deux zones polaires se forment-elles à la suite de la division et de l'écartement des deux moitiés d'une plaque équatoriale (*Kernplatte* de Strasburger). Cependant je n'ai jamais vu cette zone équatoriale, pas plus que je n'ai vu les disques polaires occuper une position intermédiaire entre le pôle et l'équateur du noyau en voie de division. Tout au plus ai-je rencontré quelquefois, mais très-rarement des noyaux striés dont les fibrilles étaient un peu plus épaisses dans le voisinage de l'équateur que dans le reste de leur longueur (pl. I, fig. 28).

Le germe est devenu ellipsoïdal et le noyau a subi la même modification de forme; les disques polaires se sont en quelque sorte condensés en deux petits corps réfringents de forme discoïde ou ellipsoïde (*Pronucleus dérivé*); autour de chacun d'eux s'est accumulée, dans le corps

protoplasmique toujours fortement granuleux de la cellule, une substance claire, d'où j'ai vu partir quelquefois des stries radiées (*Pronucleus engendré*) (pl. I, fig. 28, et pl. III, fig. 5). A mi-distance, entre les deux corps polaires qui sont les pronuclei dérivés, apparaît suivant tout le plan équatorial du noyau une plaque granuleuse foncée, un peu plus épaisse au milieu, plus mince vers les bords. C'est la *plaque cellulaire* (*Zellplatte*) de Strasburger, dont j'ai démontré l'existence dans les cellules en voie de division de l'ectoderme des Mammifères, en traitant par le nitrate d'argent.

Un sillon circulaire apparaît à la surface du corps de la cellule suivant la ligne équatoriale; la plaque cellulaire se divise en deux, et les deux cellules, hémisphériques l'une et l'autre, restent adhérentes par cette partie de leur surface qui s'est développée par la division de la *Zellplatte*. Le pronucleus dérivé s'agrandit en se fondant avec la matière claire qui s'est accumulée autour de lui dans le corps protoplasmique du germe (*Pronucleus engendré*); en même temps il devient moins réfringent et son contour devient plus régulier.

Le corps protoplasmique de la cellule nouvelle s'étend tout autour du jeune noyau à la suite de la transformation en substance granuleuse de cette partie de l'ancien noyau qui était adjacente au pronucleus; la partie restée claire et striée de l'ancien noyau reste adhérente à la plaque cellulaire.

Enfin le jeune noyau grandit en même temps qu'il s'éclaircit de plus en plus; il était d'abord excentriquement placé dans la cellule fille; il en gagne peu à peu le centre; son contour devient net et régulier et l'on voit apparaître à son milieu un petit nucléole; les derniers vestiges de la partie claire et striée de l'ancien noyau ont disparu; la division est accomplie.

Pour l'étude des phénomènes de la multiplication des cellules, l'acide acétique m'a donné d'excellents résultats.

La même succession de phénomènes se présente dans la division ultérieure des cellules filles. Elle amène la division en quatre cellules. Celles-ci se divisent à leur tour : il en apparaît huit, dont quatre généralement plus petites, quatre autres plus grandes. Ces cellules se divisent ultérieurement et donnent naissance à un corps muriforme. Bientôt l'embryon se dessine; il a une forme sphérique et se compose d'un certain nombre de cellules parmi lesquelles il en est quatre qui se font remarquer par leur taille exceptionnelle (pl. III, fig. 14 et suivantes). Les deux plus grandes deviennent les cellules pariétales de l'urne, celles qui donneront naissance à la capsule; mais au préalable elles engendrent quatre petites cellules qui deviennent les corps granuleux. Les deux moyennes vont donner naissance au couvercle de l'urne. Les deux cellules situées au-devant des précédentes engendrent les corps réfringents.

Les quatre petites cellules qui deviennent les corps granuleux apparaissent tardivement; elles naissent au même moment où se montrent dans deux cellules voisines, les premières traces des corps réfringents.

Les petits corps granuleux, d'abord superficiellement placés, refoulent vers l'intérieur les deux grandes cellules pariétales de l'urne. Celles-ci rentrent dans l'embryon; elles prennent la forme d'une coquille de noix; elles se moulent par leur concavité sur les petits corps granuleux. Les deux cellules qui donnent naissance au couvercle de l'urne sont d'abord intercalées entre les cellules qui produisent les corps réfringents et les cellules qui doivent devenir les corps granuleux. Mais bientôt elles se glissent au-devant de ces derniers de façon à les recouvrir et à les

écarter de la surface de l'embryon. Elles se divisent et subissent peu à peu les transformations que j'ai signalées plus haut en décrivant le couvercle. Les autres cellules embryonnaires deviennent ciliées et donnent naissance au corps ciliaire.

L'embryon infusoriforme vient au monde après avoir traversé la paroi de la cellule endodermique et l'ectoderme du corps maternel. Le plus souvent il sort par le pôle oral en écartant les cellules polaires de la première rangée. Mais avant sa naissance, il se meut déjà dans le corps de l'utérus maternel (cellule endodermique); il s'y trouve habituellement logé dans une grande vacuole, dans laquelle il tourne soit autour de son axe antéro-postérieur, soit autour d'un axe transversal, soit autour d'un axe oblique aux précédents. Mais en même temps il se déplace lentement, soit en passant d'une vacuole dans une autre, soit parce que la vacuole dans laquelle il se trouve confiné change elle-même de place.

Ce que devient l'embryon infusoriforme après sa sortie du corps maternel, je l'ignore; je me trouve réduit à faire à ce sujet une hypothèse reposant, il est vrai, sur quelques faits observés; mais dont je reconnais moi-même l'insuffisance. J'ai dit plus haut que les *Dicyema* s'altèrent, se désagrègent et périssent dans l'eau de mer. Ceci est vrai non-seulement pour les adultes, mais aussi pour les embryons vermiformes. Quant aux embryons infusoriformes, j'en ai conservé parfaitement vivants dans un verre de montre pendant deux, trois, quatre et même cinq jours, sans qu'ils aient subi, après ce séjour dans l'eau de mer, la moindre altération. Comme je n'ai jamais trouvé dans les reins des Céphalopodes aucune forme de transition entre

un embryon infusoriforme et un *Dicyema*, j'en conclus que les *Dicyema* ne se multiplient, dans les corps spongieux du Céphalopode infesté, que par les embryons vermiformes. Mais comment l'espèce se transporte-t-elle d'un Céphalopode à un autre? Puisque les embryons vermiformes ne peuvent vivre dans l'eau de mer, il est clair qu'ils peuvent servir à propager l'infection parasitaire d'un Céphalopode à un autre. Ce ne peut être que par les infusoriformes que cette transmission s'opère. Je pense donc que les embryons infusoriformes quittent les corps spongieux des Céphalopodes chez lesquels ils sont nés; qu'ils vont à la recherche de jeunes Céphalopodes non encore infestés par les parasites et qu'ils servent ainsi à propager l'espèce d'un individu à un autre. Le passage se fait-il directement ou par l'intermédiaire d'un hôte dans lequel l'embryon infusoriforme accomplirait une partie de son évolution? Est-ce l'embryon lui-même qui se transforme en un jeune *Dicyema* ou bien est-ce le contenu cilié de l'urne qui constitue le germe destiné à reproduire l'espèce? L'embryon infusoriforme se modifie-t-il à la longue dans l'eau de mer et subit-il dans ce milieu des transformations avant d'arriver à l'individu auquel il doit donner le parasite? Ce sont là autant de questions auxquelles je ne puis répondre.

Il en est bien d'autres encore que je n'ai pu résoudre. Je ne sais ce qui détermine la différence entre les Nématogènes et les Infusorigènes. Je ne sais si un individu, après avoir engendré des embryons vermiformes et les avoir tous mis au monde, peut, arrivé à un certain âge, se modifier et se mettre à produire des Infusoriformes, ou si les Nématogènes sont originairement distincts des Infusorigènes. Cette dernière opinion me paraît plus probable. Mais s'il en est ainsi, qu'est-ce qui fait que tel embryon

vermiforme devient un Nématogène, tel autre un Rhombogène ?

J'ignore également si la reproduction des Dicyémides se fait exclusivement par voie agame ou si la production des embryons de l'une ou de l'autre forme est précédée d'une fécondation véritable. J'ai observé quelques faits qui me font pencher vers cette dernière alternative. Peut-être la production des Infusoriformes est-elle précédée de la fusion d'une cellule ectodermique avec la cellule endodermique de l'embryon vermiforme. Si cette cellule est l'élément mâle, la fécondation de la cellule endodermique serait un phénomène du même ordre que la fécondation du sac embryonnaire des phanérogames par le boyau pollinique, avec cette différence que les Dicyémides seraient des hermaphrodites complets. Mais mon opinion, à cet égard, ne repose pas sur des observations assez certaines pour qu'il me soit permis de l'émettre autrement que sous forme d'hypothèse. J'ai voulu me borner dans ce qui précède à l'exposé des faits que je considère comme positivement établis.

Résultats principaux de cette étude sur l'organisation et le développement des Dicyémides.

1. Les Dicyémides sont des organismes pluricellulaires, formés exclusivement de cellules utriculaires juxtaposées entre elles, comme le sont les cellules d'un épithélium ou un tissu végétal. Ils sont dépourvus de fibrilles conjonctives, musculaires et nerveuses. Ils ne présentent, en fait de cavités internes, que des vacuoles intracellulaires.

2. Tout Dicyémide se constitue d'une cellule axiale ou endodermique, fusiforme ou cylindroïde, qui s'étend dans

toute la longueur du corps, et d'une couche de cellules plates appliquées à la manière d'un épithélium pavimenteux simple à la surface de la cellule axiale. Il n'existe entre la cellule axiale et l'ectoderme aucune trace de feuillet moyen ni de cavité générale.

3. Les cellules qui forment l'extrémité antérieure du corps constituent la tête des Dicyémides. Elles présentent des caractères particuliers de forme et de composition. Les cellules polaires, au nombre de huit ou de neuf, forment ce que j'ai appelé la coiffe polaire; elles sont disposées en deux rangées concentriques autour d'un point central, appelé pôle oral du *Dicyema*. Des cellules dites parapolaires contribuent quelquefois avec les cellules polaires à former le renflement céphalique. Les Dicyémides sont des organismes à symétrie bilatérale. Cette symétrie est bien accusée dans la tête de toutes espèces et surtout chez les embryons infusoriformes.

4. L'ectoderme est formé de cellules plates, mais non planes; elles forment des gouttières appliquées par leur concavité sur la cellule axiale. Dans ces cellules apparaissent des globules réfringents qui, en s'accumulant en certains points, y produisent des bosses qu'on appelle des verrues.

5. La cellule endodermique est constituée comme une cellule végétale, une cellule endodermique d'Hydromédusaire ou le corps d'une Noctiluque. Elle est traversée par un réseau protoplasmique, dont les mailles sont remplies d'un liquide hyalin d'apparence gélatineuse.

6. C'est dans la cellule endodermique que se forment les germes et que se développent les embryons.

7. Chaque espèce de Dicyémide comprend deux sortes d'individus : les Nématogènes et les Rhombogènes. Ils se

distinguent entre eux par leurs caractères extérieurs, leur organisation, les caractères des germes qu'ils produisent, le mode de formation de ces germes, le mode de développement et la constitution des embryons. Les Nématogènes produisent des embryons vermiformes; les Rhombogènes des embryons infusoriformes.

8. Les germes des Nématogènes naissent par voie endogène dans les filaments protoplasmiques de la cellule axiale. A la suite d'un véritable fractionnement qui s'accomplit avec une régularité mathématique, apparaît une *Gastrula* qui se forme par épibolie et dont l'endoderme se constitue d'une cellule unique. A la suite d'une multiplication des cellules de l'ectoderme, de la fermeture du blastopore, de l'allongement du corps et de l'apparition de deux germes dans la cellule axiale, la *Gastrula* se transforme en un embryon vermiforme. Celui-ci vient au monde en traversant les parois du corps maternel. Sa transformation en un *Dicyema* adulte résulte de l'accroissement progressif des cellules qui le constituent. Après la naissance il ne se forme plus une seule cellule nouvelle. Le nombre des cellules du corps est de vingt-six chez les Nématogènes du *Dicyema typus* et du *Dicyemina Kollikeriana*. Un Dicyémide est une *Gastrula* permanente dont l'endoderme est constitué par une seule cellule.

9. Les germes des Rhombogènes se forment par voie endogène dans des cellules spéciales logées dans la cellule axiale. Ces cellules génératrices ont été appelées germigènes. Il n'existe qu'un petit nombre de germigènes dans la cellule axiale d'un Rhombogène. Chaque germigène produit un certain nombre de générations de germes. Ces germes sont caractérisés par leurs dimensions, leur aspect granuleux et le volume de leur noyau. A la suite d'un véri-

table fractionnement, il se forme aux dépens de chaque germe une petite sphère composée d'un certain nombre de cellules, les unes plus grandes, les autres plus petites. Ces petites sphères deviennent les embryons infusoriformes.

10. L'embryon infusoriforme se constitue de trois parties : une urne, un corps ciliaire et deux corps réfringents accolés l'un à l'autre de façon à former un organe unique. Cet embryon a une symétrie bilatérale. L'urne, située du côté du ventre, se constitue d'une capsule, d'un couvercle et d'un contenu. Celui-ci est formé de quatre corps granuleux renfermant chacun plusieurs noyaux de cellules; ces corps deviennent ciliés quand ils ont atteint leur complet développement. Les corps réfringents, au nombre de deux, naissent dans deux cellules adjacentes. Ils recouvrent partiellement l'urne en avant et forment la plus grande partie de la face dorsale de l'embryon. Le corps ciliaire constitue la partie caudale de l'embryon pyriforme; il est formé d'un certain nombre de cellules ciliées.

11. L'embryon vermiforme est destiné à se développer chez le Céphalopode où il a pris naissance. L'embryon infusoriforme a probablement pour fonction la dissémination de l'espèce; il est chargé de transmettre le parasite d'un Céphalopode à un autre.

CHAPITRE III.

AFFINITÉS DES DICYÈMIDES.

L'un des principaux progrès réalisés dans ces dernières années, en ce qui concerne l'édification de l'arbre généalogique du règne animal ou, ce qui revient au même, la détermination de la valeur morphologique relative des

organismes, c'est l'établissement des deux embranchements primordiaux, celui des Protozoaires et celui des Métazoaires. La notion du Protozoaire est aujourd'hui clairement définie. Au point de vue morphologique, le Protozoaire est un organisme cytodique ou monocellulaire dont le développement, quelle que soit la constitution de l'adulte, consiste exclusivement dans la différenciation progressive d'un cytode ou d'une cellule. Le plasson ou le protoplasme peuvent se décomposer en une cuticule, une couche musculaire, un ectosarc et un endosarc; ils peuvent donner naissance à un squelette externe ou à un squelette interne; ce squelette peut être formé de substances organiques, de corps étrangers, de sels calcaires ou de silice; la cuticule peut présenter en un point une solution de continuité faisant fonction de bouche, ou s'invaginer de façon à former un tube digestif. Certaines parties du corps peuvent avoir une valeur physiologique toute particulière; l'extrémité antérieure peut être différenciée de façon à constituer une tête; cette tête peut même être pourvue d'un rostellum épineux, c'est le cas, par exemple, chez certaines Grégarines; l'organisme peut se mouvoir au moyen de pseudopodes, de cils vibratiles ou de fibrilles musculaires; il peut se mouvoir librement ou se fixer au moyen d'un pédicule à structure complexe; mais toujours tous les organes, quelles que soient leur forme, leur composition et leur fonction, sont des parties différenciées d'un même corps cytodique ou monocellulaire.

En ce qui concerne le noyau, quatre cas peuvent se présenter : le Protozoaire peut être dépourvu de tout élément nucléaire; le plus souvent, il possède un noyau unique; quelquefois plusieurs noyaux sont disséminés çà et là dans le protoplasme; enfin (c'est le cas chez l'immense majorité

des Infusoires, sinon chez tous), il existe, à côté d'un élément qu'on nomme noyau, un corps appelé nucléole. Ces deux éléments ont été désignés par Huxley sous les noms d'endoplaste et d'endoplastule. Comme au point de vue de la détermination de la valeur morphologique de l'organisme, la question des noyaux présente une importance toute particulière, je crois indispensable de montrer que les différences que l'on a constatées en ce qui concerne les noyaux, entre les Protozoaires, n'infirment nullement la définition morphologique que j'ai donnée des organismes de cet embranchement. Les considérations qui suivent établissent que tous les Protozoaires sont ou bien des cytodes ou bien des êtres monocellulaires; et que, parmi ces derniers, les uns ont un noyau simple, les autres un noyau fragmenté en plusieurs parties équivalentes, d'autres encore des pronuclei homologues aux deux pronuclei de l'œuf fécondé.

I. A la tête des Protozoaires cytodiques se placent les Monères de Haeckel. Peut-être les Radiolaires sont-ils, eux aussi, des organismes cytodiques. Il est, en effet, très-probable que les cellules jaunes sont des algues monocellulaires qui vivent en parasites chez les Radiolaires, comme les Acinètes chez les Infusoires ciliés. Telle est au moins la conclusion probable à laquelle ont conduit les belles recherches de Cienkowski. La démonstration faite par Haeckel de la présence de l'amidon dans ces cellules, semble venir singulièrement à l'appui de l'opinion du savant naturaliste russe. Il est vrai, Haeckel a signalé la présence de noyaux de cellules et même de cellules entières, tant dans le sarcode extracapsulaire que dans le protoplasme intracapsulaire de quelques Radiolaires. Mais

la nature nucléaire des éléments que Haeckel appelle des noyaux de cellules ne me paraît rien moins que prouvée. Je ne vois pas du tout, par exemple, ce qui démontre la nature nucléaire de ces bâtonnets étroits, effilés à leurs extrémités, ou de ces corps aplatis, convexes d'un côté, concaves de l'autre, qui se trouvent à la surface des alvéoles intracapsulaires chez les *Thalassolampe* et les *Physematium*. Je ne crois pas davantage, si j'en juge par les données publiées par Haeckel, les seules que nous possédions aujourd'hui, que les alvéoles extracapsulaires des *Thalassicolla zanglea* soient des cellules. Et en ce qui concerne les soi-disant cellules pigmentaires de la capsule centrale des Acanthomérides et des Ommatides, Haeckel nous dit que l'on trouve chez les Radiolaires toutes les transitions possibles entre de simples granules pigmentaires, des vésicules et des cellules colorées. J'avoue ne pas comprendre ce que peut être la transition entre un granule et une cellule pigmentaire. Et fût-il même démontré que ces éléments ont véritablement la signification morphologique que leur attribue Haeckel, il y aurait encore lieu de se demander alors si ces cellules ne sont pas homologues des cellules jaunes des autres Radiolaires, si elles ne sont pas des organismes parasites. La capsule centrale des Radiolaires n'est qu'une partie enkystée du corps sarcodique, et l'enkystement est préalable à la production des Zoospores. Chez les Monères tout le corps cytodique s'enkyste pour produire des Zoospores; chez les Radiolaires, une partie seulement du plasson sert à la formation de la capsule génératrice qui apparaît de bonne heure : elle constitue un organe du corps de ces organismes, tandis que chez les Monères le kyste paraît être une phase de l'évolution. Si telle est la signification de la

capsule centrale des Radiolaires, on conçoit très-bien que chez certaines formes, le kyste envahisse tout le corps sarcodique et que l'on trouve alors des cellules jaunes à l'intérieur de la capsule. Ce qui semble confirmer cette manière de voir, c'est l'absence de cellules jaunes proprement dites chez les Acanthométrides et, en outre, la réduction considérable que subit chez les Radiolaires le sarcode extracapsulaire ; il ne reste pour ainsi dire en dehors de la capsule centrale que quelques pseudopodes.

Si l'on se rappelle, en outre, que les Zoospores des Radiolaires sont dépourvues de tout noyan de cellule comme celles des Monères (Cienkowski), que, d'un autre côté, les soi-disant cellules ou noyaux signalés chez les Radiolaires sont classés parmi les éléments accidentels du sarcode et qu'ils ne sont nullement caractéristiques du type Radiolaire, il paraît, tout au moins fort probable, que les Radiolaires sont des Protozoaires cytodiques issus des Monères, comme les Héliozaaires sont des Protozoaires monocellulaires dérivés des Rhizopodes nus et amorphes. Mais je suis loin de considérer cette opinion comme définitivement établie : nos connaissances histologiques et embryogéniques sur les Radiolaires sont encore trop incomplètes pour que l'on puisse, dès aujourd'hui, assigner aux Radiolaires leur place définitive. Peut-être reconnaitra-t-on un jour, par l'emploi des méthodes histologiques nouvelles, comme Hertwig vient de le faire pour les Foraminifères, qu'il existe chez les Radiolaires un grand nombre de noyaux cellulaires. Mais quels que soient les résultats que l'avenir nous réserve sur cette question, il est démontré dès aujourd'hui que les Radiolaires se distinguent de tous les Métazoaires par l'absence de tout tissu cellulaire et par ce fait que le développement consiste dans l'ac-

croissement progressif et la différenciation secondaire du corps sarcodique d'une Zoospore. Leur place parmi les Protozoaires ne peut être douteuse.

II. La plupart des Protozoaires ont un noyau de cellule unique. C'est le cas pour l'immense majorité des Rhizopodes nus, des Monothalames, des Héliozaïres, des Grégarines, des Flagellés, y compris les Noctiluques, des Cilio-Flagellés et des Acinétes.

III. Certains Protozoaires, dont les affinités ne sont ni discutées, ni même discutables, se distinguent des précédents en ce que leur corps protoplasmique tient en suspension deux ou plusieurs noyaux de cellules. Tels sont les Opalines parmi les Infusoires; le *Leptophrys cinerea* parmi les Rhizopodes amorphes; l'*Actinosphaerium Eichhornii* parmi les Héliozaïres; les *Arcella* et les *Gromia* parmi les Monothalames; la plupart sinon tous les Foraminifères.

Il résulte des belles observations récemment publiées par Engelmann, que chez les jeunes Opalines le noyau est unique et que le nombre des corps nucléaires augmente avec l'âge.

Rich. Hertwich vient de démontrer le même fait en ce qui concerne les Foraminifères, en même temps qu'il a établi d'une manière positive les affinités entre ces organismes et les Monothalames. Il propose de les réunir en un seul groupe sous le nom de « *Thalamophores* » et de conserver pour leur subdivision le principe proposé par Carpenter. D'après les caractères du squelette, les Thalamophores sont répartis en deux groupes : celui des Perforés et celui des Imperforés.

Mais ici se présente une question capitale : l'existence

de plusieurs noyaux dans un corps protoplasmique n'implique-t-elle pas la pluricellularité ? Un Protozoaire polynucléé représente-t-il une individualité cellulaire unique, ou est-il un composé de plusieurs cellules distinctes par leurs noyaux mais fondues entre elles par leur corps protoplasmique ? Les dernières recherches sur la multiplication des cellules par division permettent, ce me semble, de résoudre cette question.

Depuis que Max Schultze a fondé sa théorie du protoplasme, plus ou moins explicitement acceptée par tous les naturalistes, on a cherché à expliquer tous les phénomènes vitaux par les propriétés du protoplasme, et l'on a attribué au noyau de la cellule un rôle tout à fait secondaire dans la vie de l'organisme élémentaire. Les changements de forme des cellules, leurs mouvements, leur division ont été expliqués par la contractilité du protoplasme que Max Schultze définissait comme étant « la cause des mouvements organiques, ne dépendant pas exclusivement de l'élasticité et existant seulement pendant la vie. » Il faut bien le reconnaître, c'était là se payer de mots ; la contractilité, pour servir à l'explication des phénomènes de la vie, aurait dû être elle-même expliquée et ramenée aux forces physiques.

Quoi qu'il en soit, on admettait que la division cellulaire est une fragmentation du corps protoplasmique, précédée par la fragmentation préalable du noyau. L'un et l'autre phénomène trouvaient leur explication dans la mise en jeu de certaines forces ayant leur siège dans le protoplasme et se manifestant par la contractilité. La division d'une cellule s'accomplirait en deux phases : elle débiterait par la division du noyau et se terminerait par la division du corps protoplasmique. Dans cette manière de voir, une

cellule à deux noyaux est une cellule en partie divisée; elle n'est plus une individualité simple; elle peut être considérée avec tout autant de raison comme une réunion de deux individualités incomplètement séparées. Une cellule à plusieurs noyaux est un agrégat de cellules distinctes par leurs noyaux et confondues entre elles par leur corps protoplasmique. La division cellulaire serait une fragmentation de la substance ne différant de la division d'une goutte liquide en deux gouttelettes que par cette seule circonstance que, dans le premier cas, la séparation se fait toujours en vertu de causes internes, de forces ayant leur siège dans la substance même, tandis que, dans le second cas, la fragmentation ne s'opère qu'en vertu de causes externes, ayant leur siège en dehors de la substance.

Les recherches récentes de Auerbach, de Bütschli, de Strasburger, de Hertwich et celles que j'ai moi-même publiées, ont établi que la division d'une cellule, c'est-à-dire la multiplication de l'individualité cellulaire est le résultat d'une longue série de phénomènes complexes, s'accomplissant dans un ordre déterminé et ayant leur siège tant dans le corps nucléaire que dans la substance de la cellule. Elle est le dernier événement d'une action complexe qui se joue en plusieurs actes, le dénouement d'une série de scènes qui s'enchaînent et se succèdent avec nécessité. La cause des phénomènes nous est inconnue; nous ne savons rien quant à la nature des forces qui agissent; mais nous constatons qu'à certain moment il apparaît dans le noyau deux centres d'action, deux pôles qui se repoussent l'un l'autre et qui agissent par attraction sur la substance nucléaire d'un côté, sur la substance protoplasmique du corps cellulaire de l'autre. Ces centres apparaissent dans le noyau, à la suite de la disparition des nucléoles et de la

dissolution de la membrane nucléaire; ils se manifestent par la déformation du noyau qui devient ellipsoïdal, puis fusiforme, doliforme ou rubané; par la formation d'une plaque équatoriale qui bientôt se divise en deux disques; ceux-ci s'écartent l'un de l'autre et gagnent les pôles du noyau déformé; ils restent unis l'un à l'autre par des filaments nucléaires; puis, à mi-distance entre les deux pôles apparaît une nouvelle plaque équatoriale, formée cette fois de substance unissante. Les disques polaires contribuent à la formation des noyaux des cellules filles; et tandis que la substance qui les sépare se confond peu à peu avec le protoplasme, les jeunes noyaux s'agrandissent aux dépens d'une matière claire soustraite au corps cellulaire. Pendant que ces modifications s'accomplissent dans le noyau, des changements concomitants s'opèrent dans le protoplasme de la cellule mère; ils se manifestent au début par des mouvements amœboïdes; plus tard par des formes déterminées qu'affecte successivement le corps de la cellule; un groupement radié des molécules autour des pôles nucléaires; des changements chimiques s'accomplissant dans le corps de la cellule et se manifestant, non-seulement par l'aspect particulier de la substance cellulaire, mais aussi par la manière toute spéciale dont le protoplasme se comporte alors vis-à-vis des matières colorantes, le carmin et l'hématoxyline; enfin l'accumulation autour des pôles d'une matière claire et homogène absolument dépourvue de granulations et qui contribue directement à la production du nouveau noyau. Tous ces phénomènes s'accomplissent dans un ordre déterminé et toujours identique à lui-même; à chaque modification du noyau correspond une modification dans le corps protoplasmique de la cellule. La multiplication du noyau et celle de la cellule elle-

même sont la conséquence nécessaire de la succession des phénomènes qui s'accomplissent les uns dans le noyau, les autres dans le protoplasme.

Si maintenant on considère que *les phénomènes préalables* à la division de la cellule s'accomplissent essentiellement de la même manière dans le règne végétal et dans le règne animal, qu'ils sont identiques, soit qu'on les étudie chez les Spirogyres, les Gymnospermes, les Monocotylédones ou les Dicotylédones, soit qu'on les observe dans l'œuf des Vers ou des Échinodermes, dans les germes des Dicyémides ou dans les cellules de la vésicule blastodermique du Lapin, l'on ne pourra guère douter que ces phénomènes ne soient caractéristiques de la division de la cellule et qu'ils ne se produisent chaque fois qu'une cellule se multiplie par division.

Dès lors la multiplication de l'individualité cellulaire ne consiste plus dans une simple fragmentation; la formation des noyaux de deux cellules filles aux dépens du noyau d'une cellule mère est tout autre chose que la fragmentation pure et simple de la substance du noyau primitif. Nous devons faire une distinction essentielle entre une division nucléaire préalable à la multiplication de l'individualité cellulaire et la fragmentation d'un noyau.

On trouve fréquemment deux noyaux dans une même cellule chez les organismes supérieurs, tant dans les tissus normaux que dans certains tissus pathologiques. On observe fréquemment cette particularité dans les cellules biliaires, les cellules endothéliales de la membrane de Demours, les cellules épithéliales cylindriques ou conoïdes des voies digestives, les grandes cellules plates qui délimitent les épithéliums des organes urinaires; les cellules épithéliales des tubes ovariens de beaucoup d'insectes (*Nepa*

cinerea). Souvent aussi on trouve deux noyaux dans des cellules de cartilage, dans les globules blancs du sang, dans les cellules ganglionnaires du grand sympathique du Lapin, dans les cellules de l'organe de Corti chez l'Homme; l'existence d'un grand nombre de noyaux est caractéristique de ces éléments anatomiques de la moelle des os, que Robin a désignés sous le nom de Myéloplaxes. J'ai trouvé quelquefois deux noyaux dans les cellules épithéliales plates de l'ectoderme du Lapin. Mais j'ai pu en même temps me convaincre de ce fait, que dans ces cellules les noyaux exécutent des mouvements amœboïdes, affectent toutes sortes de formes, deviennent des croissants ou des biscuits, peuvent s'étrangler au milieu et même, si le pont de substance qui relie entre eux les deux renflements terminaux du biscuit ou du sablier devient très-grêle, se fragmenter en deux parties.

Ces diverses formes ont été souvent observées et considérées comme les phases successives d'une division de noyaux préalable à la multiplication cellulaire.

Dans la membrane blastodermique du Lapin où j'ai étudié la division des cellules, il est facile de reconnaître que cette fragmentation possible et en quelque sorte accidentelle de certains noyaux n'entraîne nullement la division de la cellule; elle est essentiellement différente d'une division de noyau préalable à la division de la cellule; ici il est de la dernière évidence qu'il faut distinguer entre *division* et *fragmentation*. La fragmentation est un phénomène de même nature et de même importance que le changement de forme des noyaux. L'existence de plusieurs fragments nucléaires dans un même corps protoplasmique n'a donc aucune importance au point de vue de l'individualité de ces cellules. Une cellule à plusieurs

noyaux est une individualité unique au même titre qu'une cellule dont le noyau affecte la forme d'un croissant ou d'un biscuit. Les cellules du foie, des épithéliums, du cartilage ou les cellules nerveuses à deux noyaux sont à mes yeux des cellules pourvues de plusieurs fragments nucléaires. Je crois qu'il faut considérer de la même manière comme individualités cellulaires simples les Protozoaires à noyaux multiples tels que les Opalines, les Leptophrys, les Actinosphærium, les Gromies et les Foramifères.

Je citerai à l'appui de ma manière de voir un fait important observé par A. Schneider : celui de la fusion, s'accomplissant pendant l'hiver, en un nucleus unique des noyaux multiples primitivement disséminés dans le corps sarco-dique des *Actinosphærium Eichhornii*.

D'après la manière de voir que je viens de développer, l'existence d'un noyau ou de plusieurs fragments nucléaires dans le sarcode ou le protoplasme n'a guère de valeur, ni au point de vue morphologique, ni au point de vue systématique. Aussi voyons-nous des Protozoaires appartenant incontestablement au même type et au même groupe naturel être les uns uninucléés, les autres polynucléés.

4° Les Infusoires ciliés, tout au moins les Holotriches, les Hypotriches et les Hétérotriches, peut-être aussi les Péritriches, ont deux éléments nucléaires; l'un, plus volumineux, est appelé le nucleus (endoplasme de Huxley); l'autre, beaucoup plus petit, est appelé le nucléole (endoplastule). Ces éléments sont ou bien simples et uniques, ou bien multiples; dans ce dernier cas les divers noyaux et les divers nucléoles se forment par fragmentation aux dépens d'un noyau et d'un nucléole primitifs. On a beau-

coup discuté sur la question de savoir quelle est la valeur morphologique de ces éléments. Balbiani a considéré le noyau comme un ovaire, capable de produire des œufs véritables; le nucléole est pour lui un testicule, engendrant des capsules séminales. Mais les belles recherches de Engelmann ont démontré que la conjugaison des Infusoires n'est jamais suivie d'une reproduction par œufs (Balbiani), par globes embryonnaires (Stein) ou par n'importe quelle autre espèce de germes. Elle amène seulement un état particulier de développement des individus conjugués que l'on peut appeler une régénération ou un rajeunissement. Le noyau ne joue donc jamais le rôle d'un germe ou organe formateur de germes, pas plus au point de vue physiologique qu'au point de vue morphologique; le noyau n'est comparable ni à un germigène, ni à un ovaire, ni à un œuf. « Hiermit, ajoute Engelmann, fällt der letzte, nicht unbegründete Einwurf, den man bei dem bisherigen Stande unserer Kenntnisse noch gegen die Lehre von der Homologie des Infusorienkörpers mit einer Zelle erheben konnte. Denn offenbar ist nun kein einziger nennenswerther Grund mehr vorhanden den Nucleus der Infusorien nicht für das Homologon des Zellkerns zu halten (1). »

Engelmann remarque judicieusement qu'il ne s'ensuit nullement que, dans tous les cas, le noyau des Infusoires est morphologiquement ou physiologiquement homologue à un noyau de cellule. Il n'en est jamais ainsi quand à côté du noyau se trouve un nucléole. Engelmann admet que, dans tous ces cas, nucléole et noyau se sont formés aux dépens d'un noyau primitif, par voie de différenciation

(1) *Ueber Entw. und Fortpf. von Infusorien*. MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH, 1^{er} Bd., p. 629.

sexuelle. Le nucléole est la partie mâle du noyau primitif; le noyau en est la partie femelle. Pendant la conjugaison s'opère entre deux individus l'échange des produits mâles; de sorte que la conjugaison est une véritable copulation et ces Infusoires sont réellement des hermaphrodites incomplets. Mais tandis que certains Infusoires, tels que les Euplotes, les Stylonichia, les Paramœcium sont des hermaphrodites permanents, d'autres sont des hermaphrodites temporaires; tels sont les Stentor, les Spirostomum, les Trachelius. Les nucléoles qui habituellement manquent, apparaissent chez ces derniers au moment de la conjugaison; ils se forment alors aux dépens des noyaux; c'est du moins ce qu'affirme Balbiani (1).

Chez d'autres il y a effectivement séparation des sexes ou gonochorisme: c'est probablement le cas chez tous les Vorticelliens: les Microgonidies sont des individus mâles et leur noyau est homologue au nucléole des autres Infusoires; les Macrogonidies sont des femelles dont le noyau a la même valeur morphologique que le nucleus des Infusoires hermaphrodites.

On peut donc dire, d'une manière générale, que chez les Infusoires, soit après la conjugaison, véritable copulation pendant laquelle se fait l'échange des nucléoles, soit après la fusion d'une Microgonidie avec un Macrogonidie, nucléole et noyau se fragmentent et puis se confondent en un corps nucléaire que l'on appelle placenta. C'est ce corps qui est homologue à un noyau de cellule ordinaire.

Ces idées émises par Engelmann trouvent une confirmation complète dans les récentes recherches qui ont été

(1) BALBIANI, pl. IX, fig. 18bb.

faites sur la formation du premier noyau embryonnaire chez les organismes supérieurs, recherches qui n'avaient pas été publiées quand Engelmann a rédigé les conclusions que je viens de résumer; elles n'ont donc pu avoir aucune influence sur l'esprit de cet éminent naturaliste. D'un autre côté, elles ont été faites sans l'idée préconçue de trouver, chez certaines cellules des organismes supérieurs, des éléments homologues au noyau et au nucléole des Infusoires. Les rapprochements que je crois pouvoir établir en acquièrent une valeur qu'on ne peut méconnaître.

Auerbach et Bütschli avaient établi que, peu de temps après la fécondation, il apparaît dans l'œuf des vers Nématodes et dans celui de certains mollusques deux ou plusieurs noyaux clairs qui se dirigent vers un même point pour se fusionner entre eux de façon à former un noyau unique. Quand je fis l'étude des premiers phénomènes du développement embryonnaire chez le Lapin, je fus frappé par la présence dans chaque œuf, longtemps avant le premier fractionnement, de deux éléments nucléaires forts différents l'un de l'autre; je reconnus que l'un se forme dans la couche corticale de l'œuf, environ douze heures après la copulation, tandis que l'autre apparaît, à peu près en même temps, au centre de la masse médullaire. Ce dernier est même quelquefois multiple au début. L'élément cortical que j'ai appelé *pronucleus périphérique* se porte vers le *pronucleus central*; le premier conserve sa forme sphérique, tandis que le second, beaucoup plus volumineux et toujours irrégulier, se moule sur lui et présente, vu à la coupe, la forme d'un croissant. C'est vingt-deux heures environ après le coït que les deux pronuclei se fondent en un noyau unique que j'ai appelé *le premier noyau embryonnaire*; de ce premier élément nucléaire dérivent, au

moins partiellement, les noyaux de toutes les cellules de l'embryon et même ceux de l'adulte. Le premier noyau est donc le résultat d'une conjugaison entre deux éléments nucléaires; l'un, périphérique, qui se forme probablement aux dépens de la substance spermatique; l'autre, central, qui est un produit de l'œuf, un élément femelle.

Au moment où je faisais connaître les résultats de mes recherches, O. Hertwig publiait ses études sur le développement d'un Oursin, le *Toxopneustes lividus*. Il est arrivé, en ce qui concerne la formation du premier noyau embryonnaire, à des conclusions tout à fait analogues aux miennes. Son *Fürchungskern* (mon premier noyau embryonnaire est le produit de la conjugaison d'un *Eikern* (*Pronucleus central*) et d'un *Spermakern* (*Pronucleus périphérique*).

Il existe donc, dans le cours de l'évolution des Métazoaires, une phase durant laquelle l'organisme monocellulaire est pourvu de deux éléments nucléaires, l'un mâle, l'autre femelle, et le noyau de la première cellule de l'embryon se forme par la conjugaison de ces deux pronuclei. Je considère les Infusoires hermaphrodites comme représentant à l'état permanent la phase transitoire de l'évolution des Métazoaires durant laquelle la plastide est pourvue de deux pronuclei. Le nucléole des Infusoires ciliés est homologue au pronucleus périphérique; le noyau au pronucleus central de l'œuf récemment fécondé d'un Métazoaire.

La conjugaison des Infusoires est suivie de la formation d'un corps nucléaire unique, résultant de la fusion du nucléole et du noyau; ce corps nucléaire, quelquefois nommé placenta, est homologue au premier noyau embryonnaire et, par conséquent, de tout noyau de cellule.

Il serait de la plus haute importance d'étudier le mode de formation du nucléole et du noyau chez les Infusoires : le noyau de cellule est-il primordial et le nucléole aussi bien que le nucleus se développent-ils par différenciation aux dépens de ce noyau primordial, comme le pense Engelmann; ou bien l'origine de ces deux éléments est-elle distincte, le nucléole dérivant de l'ectosarc, le noyau de l'endosarc, et la formation du noyau est-elle consécutive? Les observations sont trop incomplètes pour qu'on puisse rien affirmer à cet égard; mais cette dernière manière de voir me paraît la plus probable; je crois qu'entre le cytode dépourvu de tout élément nucléaire et la cellule caractérisée par un noyau se place dans la série évolutive, tant au point phylogénique qu'au point de vue ontogénique et morphologique, la plastide à deux pronuclei que je propose de désigner sous le nom de *Gonocyte*. La phase de Gonocyte peut être transitoire dans l'évolution des Protozoaires monocellulaires ou même être sautée par suite de la condensation des phases successives du développement typique; elle s'est conservée chez les Infusoires ciliés qui durant la plus grande partie de leur existence restent gonocytes et tout exceptionnellement deviennent cellulaires; c'est ce qui a lieu au moment de la formation du placenta.

Les trois phases de l'évolution de l'organisme élémentaire seraient donc le *Cytode*, le *Gonocyte*, la *Cellule*. A ces trois stades morphologiques correspondraient dans la série systématique les *Monères*, les *Infusoires*, les *Protozoaires monocellulaires*; dans l'évolution ontogénique la *Monerula* (œuf au moment de la fécondation), la *Gonocytula* (œuf à deux pronuclei); la *cellule* (œuf pourvu de son premier noyau embryonnaire).

Il résulte de ce qui précède que les Protozoaires à deux pronuclei, aussi bien que les Protozoaires à plusieurs noyaux, sont des organismes monocellulaires. Dans mon opinion on peut, dans l'état actuel de nos connaissances sur ces organismes, adopter la classification suivante des Protozoaires :

Protozoaires	{	Nucléés.	Cilifères	{	Acinètes.
				{	Infusoires.
			Flagellifères . .	{	Cilioflagellés.
				{	Noctilucides.
			Apodes.	{	Flagellés.
				{	Grégarinides.
		Rhizopodaires.		{	Thalamophores. { imperforés.
					{ perforés.
					Héliozoaires.
		Cytodiques.		{	Rhizopodes amorphes.
					Radiolaires.
					Monères.

L'embranchement des Métazoaires comprend les Zoophytes, les Vers, les Échinodermes, les Arthropodes, les Mollusques et les Vertébrés. Il se caractérise essentiellement : 1° en ce que tous les Métazoaires sont pluricellulaires; 2° en ce qu'ils possèdent des tissus différenciés, tant au point de vue morphologique qu'au point de vue physiologique; 3° en ce qu'il existe chez tous trois feuillets embryonnaires, un ectoderme, un mésoderme et un endoderme. Tantôt ces feuillets persistent, pendant toute la durée de la vie, sous forme de lames adjacentes (Zoophytes, Platodes), d'autres fois ils donnent naissance à la suite de la différenciation de certaines parties et de l'apparition d'un coelome, quelquefois aussi d'autres cavités vasculaires, à des appareils formés soit aux dépens de l'un des feuillets

exclusivement, soit aux dépens de deux feuillets à la fois ; 4° le feuillet moyen, aux dépens duquel se développent les cavités sanguines, les éléments du sang, les éléments conjonctifs, quelle que soit leur forme (y compris le squelette interne), les muscles et probablement aussi les nerfs, le feuillet moyen est toujours secondaire. Il dérive de l'un seulement ou des deux feuillets primordiaux : l'ectoderme et l'endoderme. Haeckel a donné à la forme embryonnaire caractérisée par l'existence de ces deux feuillets cellulaires, née par voie d'invagination aux dépens d'une vésicule primitive, le nom de *Gastrula* ; 5° la première forme embryonnaire, caractérisée par l'existence de ces deux sortes de cellules, réunies entre elles de façon à former deux feuillets adjacents, se développe par suite de la multiplication de la cellule œuf et la séparation progressive des substances de l'œuf en deux couches : l'ectoderme et l'endoderme.

En ce qui concerne le troisième caractère, je rappellerai que les belles recherches de F.-E. Schulze ont démontré que les Spongiaires, aussi bien que les autres Zoophytes, possèdent un feuillet moyen. C'est lui qui constitue la plus grande partie du corps de l'éponge ; c'est lui qui produit le squelette ; c'est lui que l'on considérait généralement comme ectoderme, parce que l'on ignorait que le corps de l'éponge est délimité extrêmement par une couche spéciale de cellules épithéliales plates.

Le mésoderme atteint souvent un énorme développement chez les Coelentérés proprement dits : la plus grande partie des tissus des Anthozoaires, la substance gélatineuse du disque des Méduses, sont constitués par le mésoderme. Chez les Hydromédusaires le mésoderme est souvent très-mince ; il se réduit chez l'Hydre à une simple lamelle

homogène sur la face externe de laquelle s'appliquent des fibrilles musculaires; mais jamais ce feuillet ne fait défaut. L'existence du mésoderme chez tous les autres Métazoaires est si évidente qu'il est inutile d'insister.

On ne peut encore rien affirmer de général en ce qui concerne l'origine du mésoderme : les observations relatives au mode de formation de ce feuillet sont encore très-incomplètes et si peu concordantes qu'il est impossible de résoudre actuellement la question. On sait seulement que ce feuillet n'est jamais primordial, mais qu'il se développe aux dépens de l'un des deux feuillets primitifs ou aux dépens des deux à la fois.

Quel rang faut-il assigner aux Dicyémides ?

Leur organisation et leur développement les éloignent à première vue de tous les Protozoaires. Ils en diffèrent essentiellement en ce qu'ils sont pluricellulaires et qu'ils se développent à la suite d'une multiplication par division d'une cellule primitive.

Sont-ils des Métazoaires ?

La définition que j'ai donnée plus haut des caractères communs à tous les Métazoaires, permet de répondre catégoriquement à cette question. Les Dicyémides n'ont aucune trace de feuillet moyen; et pour les faire rentrer dans cet embranchement il faudrait modifier la définition du Métazoaire. Si même, faisant abstraction de ce caractère, on recherche s'il existe parmi les Métazoaires un groupe qui, soit à raison de son organisation, soit par son développement, présente quelques affinités avec les Dicyémides, on arrive à une conclusion négative. Se fondant sur des considérations diverses, Kölliker, von Siebold, G. Wa-

gener et Ray Lankester ont exprimé l'opinion que les Dicyémides sont des Vers. Mais il n'existe dans l'embranchement hétérogène des Vers aucun type dont l'organisation ait quelque analogie avec celle de nos parasites. Et à moins de soutenir que tout organisme qui n'est ni un Protozoaire, ni un Zoophyte, ni un Échinoderme, ni un Arthropode, ni un Mollusque, ni un Vertébré, est nécessairement un Ver, on devra reconnaître qu'il n'y a aucune raison de rattacher les Dicyémides aux Vers plutôt qu'aux Polypes.

L'organisation des *Dicyema* est beaucoup plus simple que celle de tous les Métazoaires connus : ils sont formés d'un fort petit nombre de cellules accolées entre elles et vivant ensemble pour former une individualité de second ordre. Ils ne possèdent aucun organe différencié ni aucune cavité interne. De ce chef, les Dicyémides sont inférieurs aux Métazoaires. Leur pluricellularité les élève au-dessus de tous les Protozoaires ; il convient, ce me semble, de leur donner une place intermédiaire et de créer pour eux un embranchement des **MÉSOZOAIRÉS**.

Nous sommes conduits à la même conclusion si nous prenons en considération le développement de l'embryon vermiforme des Dicyémides. A un moment donné de son évolution ontogénique, le Dicyémide est une véritable *Gastrula*, formée par épibolie, chez laquelle l'endoderme est représenté par une cellule unique. L'organisme complètement développé n'est que cette même *Gastrula* agrandie, chez laquelle le blastopore s'est fermé. J'ai montré que chez les poissons osseux l'embryon, à un moment de son évolution, est constitué de la même manière ; son endoderme est encore formé d'un seul corps cellulaire, alors que l'ectoderme est représenté par

une lame cellulaire qui recouvre déjà en grande partie le globe vitellin entouré de son manteau protoplasmique. Et ce qui permet d'affirmer, en ce qui concerne les poissons, qu'il s'agit ici d'une vraie *Gastrula* formée par épibolie, c'est que l'on trouve toutes les transitions entre la *Gastrula* typique formée par invagination comme celle de l'*Amphioxus* et cette *Gastrula* formée par épibolie. Plus l'œuf est chargé de deutoplasme, plus lentement se divisent les cellules endodermiques qui tiennent en suspension ces éléments nutritifs. Quand, comme dans les œufs méroblastiques des poissons, des reptiles et des oiseaux, la quantité de matière nutritive devient énorme, la cellule endodermique ne se divise plus et il apparaît tardivement dans cette cellule endodermique, restée jusque-là indivise, une génération nombreuse de cellules qui se forment par voie endogène. La *Gastrula* des Dicyémides est comparable à cette *Gastrula* épibolique des poissons osseux. Chez un Dicyémide l'endoderme reste constitué par une cellule unique, pendant toute la durée de la vie.

Les Dicyémides sont donc construits sur le type de la *Gastrula*, et comme celle-ci apparaît dans le cours de l'évolution des Métazoaires avant cette autre forme qui se caractérise par l'existence de *trois feuillets cellulaires*, il est clair que les Dicyémides sont inférieurs aux Métazoaires et ils justifient tant au point de vue de l'évolution qu'au point de vue de l'organisation l'établissement d'un embranchement des Mésozoaires.

Nous pouvons caractériser comme suit l'embranchement des Mésozoaires :

Les Mésozoaires : 1° sont des organismes pluricellulaires; 2° ils sont constitués de deux espèces de cellules : d'une couche de cellules externes ou périphériques, pré-

sidant à l'accomplissement des fonctions animales et constituant un véritable ectoderme; et d'une ou de plusieurs cellules internes ou centrales chargées plus spécialement de l'accomplissement des fonctions végétatives; ces dernières constituent l'endoderme. L'ectoderme et l'endoderme sont formés de cellules juxtaposées entre elles comme le sont les éléments d'un épithélium ou d'un tissu végétal. 3° Il n'existe aucune trace de feuillet moyen; il n'y a chez les Mésozoaires ni tissu conjonctif, ni cœlome, ni vaisseaux, ni tissu musculaire, ni tissu nerveux. 4° L'organisme se développe à la suite d'une multiplication par division de la cellule œuf et d'une différenciation des substances de l'œuf en deux couches : l'une périphérique, l'autre centrale.

Dans cet embranchement des Mésozoaires se rangent tous les organismes qui ont fait la transition entre les Protozoaires et les Métazoaires. Avant l'apparition des premiers Métazoaires, il a dû arriver qu'un certain nombre d'individualités cellulaires nées d'une individualité unique, au lieu de se séparer, ont continué à vivre ensemble pour constituer les premiers organismes pluricellulaires. La Mago-sphère de Haeckel nous donne une idée de ce qu'ont dû être ces premiers êtres pluricellulaires. Les forces extérieures agissant sur un pareil groupement ont dû amener, comme cela a eu lieu chez les organismes monocellulaires, où la substance protoplasmique s'est différenciée en ectosarc et en endosarc, une différenciation en deux couches : l'une, périphérique, est devenue ectoderme, l'autre, centrale, a donné naissance à l'endoderme. On conçoit, du reste, que le mode suivant lequel cette différenciation s'est produite ait été déterminée par le nombre des cellules agrégées, leur volume absolu aussi bien que leurs dimen-

sions relatives, enfin par leur arrangement même; et que des organismes à deux feuilletts ont pu se développer de diverses manières: les deux modes fondamentaux de différenciation ont dû être la *délamination* et l'*invagination*. Le premier mode a dû se produire chez des organismes formés comme la *Mogosphère* d'une seule rangée de cellules semblables entre elles et disposées en une vésicule ou en une sphère pleine et caractérisée par une symétrie homaxone; le second s'est accompli chez des êtres à symétrie monaxone dont les cellules se sont différenciées aux deux pôles de l'organisme. Le premier mode de différenciation s'observe dans le cours de l'évolution embryonnaire des *Géryonides*; le second dans le cours de l'évolution embryonnaire de l'immense majorité des *Métazoaires*.

Le nombre des cellules envaginées peut être très-variable; s'il est considérable, la *Gastrula* se développe par invagination proprement dite; s'il est peu considérable, le développement a lieu par épibolie.

Je place dans l'embranchement des *Mésozoaires* les *Gastræades* hypothétiques; je donne le nom de *Gastræades* aux organismes formés par deux sortes de cellules, les unes ectodermiques, les autres endodermiques, chez lesquels l'endoderme s'est formé par invagination; j'appelle *Planulades*, les *Mésozoaires* hypothétiques qui ont dû se former aux dépens d'une sphère pluricellulaire constituée comme une *Magosphère* et chez lesquels les deux couches cellulaires se sont développées par *délamination*.

Parmi les *Gastræades* je place les *Dicyémides* qui représentent dans la nature actuelle le type des organismes à deux feuilletts.

La classification du règne animal peut donc être ex-
primée par le tableau suivant :

Vertébrés.		à symétrie bilatérale	Métazoaires.	Règne animal.			
Mollusques.							
Arthropodes.							
Échinodermes.							
Vers.		à symétrie radiale.	Zoophytes.				
		Gastreaades (?)	Mésozoaires.				
Dicyémides.		Planulades (?)					
Actinées.		Ciliifères.	Protozoaires.				
Infusoires.							
Ciliiflagellés.							
Noctiluques.							
Flagellés.		Flagellifères.					
Grégariniens.							
Apodes.		Rhizopodaires.					
Thalamophores.							
Héliozoaires.							
Rhizopodes amorphes.							
		Cytodiques.					
Radiolaires.							
Monères.							

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Fig. 1. — Les 4 cellules de la première rangée polaire de la tête du *Dicyma typus* de l'*Octopus vulgaris*.
Fig. 2. — Les 4 cellules de la seconde rangée polaire de la tête du même.
Ces 2 figures ont été dessinées d'après une tête isolée. (Grossissement
Imm. 10, obj. 2 de Hartnack).

Fig. 3. — Extrémité antérieure du corps d'un jeune *Dicyema typus* du Poulpe. Préparation à l'hématoxyline. (Imm. 10, obj. 2.)

Fig. 4. — Extrémité antérieure du corps du *Dicyemella Wageneri* de l'*Eledone moschata* légèrement altérée par l'action de l'acide acétique (1 pour 500). La première rangée polaire comprend 4 cellules. Les cellules de la 2^e rangée sont au nombre de 5. Elles renferment des globules très-réfringents et chaque cellule présentait, chez cet individu, un bâtonnet à contours très-foncés. Tous les individus rencontrés chez cet *Eledone* présentaient cette particularité. En arrière de la tête se voient les 2 cellules parapolaires adhérant plus fortement aux cellules de la tête qu'à la surface de l'endoderme, dont elles se sont écartées par suite du gonflement que leur fait subir l'acide acétique. Toutes les autres cellules ectodermiques s'étaient complètement détachées de la cellule endodermique. On voit l'extrémité antérieure de cette cellule, effilée en pointe et montrant un beau réseau protoplasmique s'avancer dans l'intérieur de la tête jusqu'entre les cellules polaires de la tête. (Imm. 10, obj. 2.)

Fig. 5. — Les 9 cellules de la tête du *Dicyemella* de l'*Eledone* détachées l'une de l'autre par l'acide acétique. Les petites cellules de la première rangée sont au nombre de 4; celles de la seconde rangée au nombre de 5. Elles sont légèrement gonflées par l'action du réactif.

Fig. 6. — Renflement céphalique du *Dicymina Kollikeriana* de la *Sepia officinalis*. En *a* se voient les 9 cellules de la coiffe polaire, homologue de la tête du *Dicyema* du Poulpe et du *Dicyemella* de l'*Éledone*. Elles sont plus foncées que les autres cellules ectodermiques. En *b* se voient les 2 cellules parapolaires; elles sont disposées de façon à former avec les cellules polaires et parapolaires le renflement céphalique du *Dicymina* de la Seiche. On distingue, par transparence, à travers le corps vu à la surface, l'extrémité antérieure de la cellule endodermique. (Prép. à l'acide osmique.)

Fig. 7. — *Dicyema typus* adulte du Poulpe, dessiné d'après le vivant, à un faible grossissement. On ne peut distinguer aucune cellule. La couche cellulaire ectodermique paraît finement granuleuse; peu épaisse, elle est limitée à l'extérieur et à l'intérieur par une ligne nette. Cette couche constitue en grande partie le renflement céphalique. Des verrues volumineuses remplies de fortes granulations réfringentes sont suspendues aux flancs de l'animal. On voit de ces verrues à différents états de développement et l'on reconnaît que ces organes se forment par dépôt de granules réfringents dans l'épaisseur de l'ectoderme. Ces dépôts soulèvent progressivement la surface du corps. Ils forment à

la fin de véritables sacs. Dans l'intérieur de la cellule axiale (*Leibeshöhle* de Kölliker et de Wägener), se voient des germes et des embryons vermiformes à tous les états de développement. En différents points et plus particulièrement dans la partie postérieure du tronc, on remarque des lignes transversales qui paraissent diviser en une série de compartiments la cavité de la cellule. Ces lignes ne sont que des traînées ou plutôt des lames protoplasmiques qui circonscrivent des vacuoles remplies d'une substance gélatineuse transparente et homogène. Des germes et des embryons sont disséminés dans toute l'étendue de la cellule endodermique, sauf près de son extrémité caudale.

Fig. 8. — *Dicyemella Wageneri* de l'*Eledone moschata* rempli d'embryons infusoriformes, à tous les états de développement. Dessiné d'après le vivant (Obj. 5, Oc. 2 de Hartnack). La couche ectodermique, fort mince, est finement granuleuse dans la plus grande partie de son étendue. En certains points se voient des dépôts de globules réfringents. Chaque cellule renferme un semblable amas. En deux points, le dépôt, beaucoup plus considérable, a donné lieu à la formation de verrues volumineuses; néanmoins elles n'affectent pas ici l'apparence de sacs. La cellule endodermique ne s'effile pas en pointe dans le renflement céphalique. Chez tous les individus qui produisent des embryons infusoriformes, la cellule endodermique se termine dans la tête comme je l'ai représenté dans cette figure, et les cellules ectodermiques de la tête sont plates. Dans les individus qui produisent des embryons vermiformes, la cellule axiale se termine en s'effilant en pointe de lancette, comme il a été représenté dans la figure 4. Dans la cellule endodermique se voient en *n* le noyau de la cellule axiale; en *g* trois germigènes, aux deux côtés de chacun desquels se voient des embryons infusoriformes à tous les états de développement, mais d'autant plus avancés dans leur développement, qu'ils sont plus loin du lieu de formation des germes.

Fig. 9. — *Dicyema Köllikeriana* de *Sepia officinalis*. Jeune individu, renfermant déjà un certain nombre d'embryons vermiformes, dessiné d'après le vivant, à un faible grossissement (Obj. 5, Oc. 2 de Hartnack). Le renflement céphalique n'est encore ni bien marqué ni bien délimité. A l'extrémité antérieure du corps se voit la zone foncée dans les limites de laquelle se trouvent les neuf cellules polaires. Des dépôts de globules réfringents s'observent en divers points de la couche ectodermique. Les deux dernières cellules du corps sont fortement distendues par les granules réfringents qui s'y trouvent accumulés; elles forment à l'extrémité postérieure du tronc un renflement caudal beaucoup plus volu-

mineux que le renflement céphalique, et qui se fait remarquer par son opacité. Ce renflement caudal existe presque constamment chez les *Dicymina* de la Seiche. On n'en trouve aucune trace chez les autres espèces.

Fig. 10. — Jeune *Dicyma typus* du Poulpe ordinaire, traité par l'hématoxylène (Obj. 10, Imm., Oc. 2). Les cellules ectodermiques de la tête et du tronc sont bien distinctes. Ces dernières sont légèrement renflées par l'action du réactif. Elles sont très-peu nombreuses. On y voit çà et là quelques globules réfringents assez volumineux et de forme irrégulière. Dans la cellule endodermique on distingue : en *n* le noyau ovalaire de cette cellule; en *r* le réseau protoplasmique; en *n. g.* le noyau de la cellule germinative devenu libre dans la cellule axiale, en *g. i.* des germes d'embryons infusoriformes; en *J* des embryons infusoriformes à différents états de développement : *i*² fractionnement en deux, *i*⁴ fractionnement en quatre, *i*¹² phase ultérieure du fractionnement; probablement cet amas cellulaire se compose de douze cellules.

Fig. 11. — Jeune *Dicyma typus* d'*Octopus Vulgaris*, traité par l'acide acétique (Obj. 8, Oc. 2). Les cellules gonflées se sont écartées les unes des autres. En avant on voit les huit petites cellules polaires; entre les cellules de l'ectoderme du tronc au nombre de 17, se voit la cellule endodermique qui a la forme d'un fuseau. Dans cette dernière on voit un germe arrondi de chaque côté du noyau. En faisant agir l'acide acétique sur un porte-objet, pendant que l'on observe un individu à un fort grossissement, on peut voir celui-ci se décomposer peu à peu en ses éléments constitutifs. On reconnaît alors que les *Dicyma*, qui engendrent des embryons vermiformes, sont exclusivement formés d'un petit nombre de cellules ectodermiques, plates, juxtaposées de façon à se toucher par leurs bords et constituer un épithélium pavimenteux simple qui enveloppe de toutes parts une cellule axiale unique. Entre l'ectoderme et la cellule endodermique ne se trouve ni lamelle homogène ni fibrille d'aucune sorte.

Fig. 12. — Partie médiane du corps d'un *Dicyma typus* du Poulpe ordinaire. (Préparation à l'acide osmique. Grossissement : Obj. imm. 10, Oc. 2.) L'ectoderme montre trois cellules renflées, de façon à former des verrues plus ou moins complètement bourrées de globules réfringents. Ces cellules sont pourvues d'un beau noyau ovalaire à nucléole. Dans la cellule axiale se voit le réseau protoplasmique, dont les mailles sont occupées par un liquide gélatineux et hyalin. Dans le reticulum se voient en *g*¹ de tout petits germes formés par voie endogène; en *g*² des germes complètement développés; en *E* un embryon vermiforme, dont la cellule axiale, pourvue d'un beau noyau sphérique, montre en outre un germe situé de part et d'autre du noyau.

Fig. 13. — Partie de la cellule endodermique d'un *Dicyema typus* produisant des embryons infusoriformes (Préparation à l'hématoxyline; gross. Obj. imm. 10, Oc. 2.); *gg* germigène; *g*¹ germe arrivé à maturité; *g*² germes dont le noyau est en voie de division; *g*³ germe pourvu de deux noyaux; *g*⁴ germe fractionné en deux globes.

Fig. 14. — Extrémité antérieure du corps du *Dicyemina* de la *Sepia officinalis*. Le renflement céphalique est formé de neuf cellules polaires. On en voit quatre sur la coupe optique figurée, dont deux antérieures très-petites et deux postérieures plus volumineuses. Ces cellules polaires sont très-granuleuses. Puis viennent les cellules parapolaires qui forment avec les cellules polaires le renflement céphalique. Elles sont très-différentes des cellules ectodermiques du tronc. Celles-ci, légèrement gonflées, montrent à leur intérieur de grandes vacuoles artificielles qui ont déterminé la formation d'un reticulum protoplasmique également artificiel. (Préparation à l'hématoxyline. Grossissement obj. imm. 10, Oc. 2.) Dans la cellule axiale dont on voit l'extrémité antérieure, on distingue un beau réseau protoplasmique. Ça et là se montrent des germes de volumes très-différents; parmi lesquels il en est de très-petits formés par voie endogène. *E* embryon vermiforme en voie de formation. (Fractionnement en quatre globes.)

Fig. 15. — Partie moyenne du corps d'un *Dicyemella* adulte à embryons vermiformes de l'*Eledone moschata*. (Préparation à l'acide osmique; grossiss. Obj. imm. 10, Oc. 2.) La couche ectodermique est formée par des cellules très-plates, à contenu granuleux, dont les noyaux ovaires renferment un nucléole assez volumineux. Le nucleus (*n*) de la cellule axiale a une membrane à double contour. La cavité du noyau est remplie par un liquide homogène et hyalin, traversé par des trainées granuleuses. Celles-ci ont l'apparence d'un faisceau de filaments pseudopodiques. En un point on distingue quelques globules réfringents situés sur le trajet des filaments nucléoplasmiques, immédiatement sous la membrane. Du nucléole partent radiairement quelques filaments granuleux. Il existait en outre, dans ce noyau, un réticulum nucléoplasmique, immédiatement sous-jacent à la membrane nucléaire. Ce réseau n'a pu être figuré, la figure représentant une coupe optique. Aux deux côtés du noyau se voient des germes très-nombreux. Toute la cavité de la cellule endodermique de cet individu était littéralement bourrée de germes et d'embryons vermiformes.

Fig. 16. — Partie postérieure du corps du *Dicyemina* de *Sepia officinalis* (préparation à l'acide osmique; grossiss. Obj. imm. 10, oc 2), montrant les deux verrues terminales caractéristiques de cette espèce.

Fig. 17. — Cellule ectodermique isolée par l'acide acétique, d'un *Dicyema typus* adulte de l'*Octopus vulgaris*. (Obj. 8, Oc. 2.). — La cellule est vue par sa face externe. Elle présente une verrue granuleuse développée à son milieu et se projetant dans le dessin sur le fond non soulevé de la cellule.

Fig. 18. — Cellule ectodermique isolée par l'acide acétique et légèrement déformée du *Dicyemella* de l'*Eledone moschata*. (Obj. 8, Oc. 2.) Il arrive quelquefois chez ce Céphalopode que tous les individus logés, au nombre de plusieurs milliers, dans la cavité des corps spongieux sont tous d'une taille gigantesque et d'une transparence parfaite. Ils ne montrent aucune trace de verrues et l'ectoderme est partout très-finement granuleux. La cellule ectodermique ici figurée provient d'un semblable individu. — Elle a conservé sa forme de gouttière et se trouvait moulée par sa concavité sur la face convexe de la cellule endodermique. — Je ferai observer que tous les individus présentant les caractères que je viens de signaler renferment exclusivement des embryons vermiformes.

Fig. 19. — Cellule ectodermique du *Dicyemella* de l'*Eledone* vue à la coupe optique, pour montrer les caractères exacts des granules qui existent dans l'épaisseur de l'ectoderme. — On distingue : 1° des granulations punctiformes; 2° des globules arrondis, sphériques ou ovoïdes, d'une forme bien régulière, formés d'une substance très-réfringente et brillante; 3° des globules de forme irrégulière, les uns plus petits, les autres volumineux et opaques; ils sont formés d'une substance peu réfringente. Ils paraissent être des grumeaux irréguliers de granules agglutinés. Tous se colorent en brun, puis en noir par l'acide osmique. n noyau.

Fig. 20. — Germigène du *Dicyema typus* de l'*Octopus vulgaris*. (Prép. à l'hématoxyline. Gross. Obj. imm. 10, Oc. 2.) A la périphérie quatre germes bien développés; dans la cellule germigène indépendamment du noyau de la cellule germigène, six petits noyaux, nés par voie endogène.

Fig. 21. — Germigène du même. La cellule germigène ne renferme que son propre noyau, caractérisé par sa forme ovale et son contour très-foncé.

Fig. 22. — Germigène du même. Dans la cellule germigène quatre jeunes germes ont pris naissance.

Fig. 23. — Germigène du même. Dans la cellule germigène se voient trois germes déjà bien développés.

Fig. 24. — Germigène du même montrant des germes à différents états de développement formés par la cellule germigène et groupés autour d'elle.

Les figures 20 à 24 représentent des germigènes provenant d'individus rhombogènes du *Dicyema typus*. Toutes ont été dessinées au même grossissement (Imm. 10, Oc. 2) d'après des préparations à l'hématoxyline.

Fig. 25. — Germigène du *Dicyemella* de l'*Eledone moschata*. Dans la cellule germigène, dont le noyau sphérique montre, indépendamment du nucléole, un beau réseau nucléoplasmique, toute une génération de noyaux nés par voie endogène. Autour de chacun d'eux se voit une figure étoilée; les molécules du protoplasme se trouvent groupées radialement autour des noyaux. A la surface du corps de la cellule germigène apparaissent des sillons qui tendent à diviser le protoplasme de la cellule en un grand nombre de territoires cellulaires. Après avoir engendré cette dernière série de germes, le noyau du germigène se serait trouvé libre dans le corps de la cellule endodermique. (Prép. à l'acide osmique. Obj. à imm 10, Oc. 2.)

Fig. 26. — Partie de la cellule endodermique d'un *Dicyemella* de l'*Eledone moschata*, montrant deux germigènes et un noyau de germigène devenu libre dans le reticulum protoplasmique. (Prép. à l'acide acétique. Gross. Obj. 8, Oc. 2.)

Fig. 27. — Partie de la cellule endodermique du *Dicyema typus*. Dans le réseau protoplasmique se voient deux germigènes et le noyau de la cellule endodermique. (Imm. 10, Oc. 2. Prép. à l'acide osmique.)

Fig. 28. — Partie de la cellule endodermique du *Dicyemella* de l'*Eledone moschata*. (Prép. à l'acide acétique Imm. 10, Oc. 4.) Dans le réseau protoplasmique se voit, au milieu d'un groupe de germes très-volumineux et arrivés à maturité, un noyau de germigène devenu libre après épuisement de la cellule. Dans la partie inférieure de la figure se trouvent des germes présentant des noyaux modifiés et en voie de division.

PLANCHE II.

Fig. 1. — *Dicyemella Wageneri* de l'*Eledone moschata* dessiné d'après le vivant (Obj 8, Oc. 2.) Cette figure représente un individu nématogène de grande taille, dont les mouvements rappelaient à plusieurs égards ceux de la *Gregarina gigantea*. La position absolue des plis reste invariable; mais par suite des mouvements de l'organisme, leur position relativement au corps du *Dicyemella* change constamment; ils semblent se propager de proche en proche de façon à parcourir toute la longueur du corps.

La couche ectodermique est finement granuleuse; çà et là elle renferme des globules plus volumineux; ceux-ci sont accumulés en plus grand nombre en deux points pour former des verrues. On ne distingue pas les cellules constitutives de l'ectoderme. Dans la cellule endodermique claire, parfaitement transparente et absolument dépourvue de granulations, se trouvent des germes et des embryons vermiformes en grand nombre.

Fig. 2. — *Dicyemopsis macrocephalus* de *Sepiola Rondeletii* dessiné d'après le vivant et vu à la surface. Le corps est relativement court. La tête formée par la coiffe polaire et les cellules parapolaires présente en avant une concavité circonscrite par un bourrelet. Les cellules parapolaires, vues à la coupe, figurent une caisse de violon. L'ectoderme est très-granuleux et montre trois verrues ayant la forme de sacs appendus aux faces latérales du tronc. On ne distingue pas les cellules constitutives de l'ectoderme. On voit par transparence la cellule axiale claire qui semble former une cavité générale du corps.

Fig. 3. — Tête d'un grand individu de la même espèce, vue par la face ventrale. (D'après une préparation à l'acide osmique. Obj. 10, Oc. 2.) En avant se voit la coiffe polaire formée par huit cellules. Les cellules de la seconde rangée forment un bourrelet périphérique autour des quatre cellules de la première rangée. La plus petite et la plus grande des quatre cellules centrales sont placées sur la ligne médiane; les deux moyennes sont latérales. En arrière de la coiffe se voient les deux cellules parapolaires ventrales. Par transparence on voit la cellule endodermique, traversée par son réseau protoplasmique, s'étendre jusque sous la coiffe polaire.

Fig. 4. — Tête d'un autre individu de l'espèce *Dicyemopsis macrocephalus* vue par le côté. (Acide osmique, Obj. 10, Oc. 2.) La tête est concave en avant et obliquement coupée de manière à ce que la troncature oblique de son extrémité antérieure regarde en bas et en avant, l'axe du corps étant supposé horizontal. Dans la cellule axiale on voit le réseau protoplasmique à mailles irrégulières. Dans une de ces mailles se trouve un embryon vermiforme montrant son ectoderme formé par une seule rangée de cellules cuboïdes et sa cellule endodermique; en avant et en arrière du noyau de cette cellule se voit un germe en voie de formation.

Fig. 5. — Tête d'un énorme *Dicyemopsis macrocephalus* (Rhombogène) vue à la coupe optique et dessinée d'après un individu reposant sur la face ventrale. La coiffe polaire a été dessinée telle qu'elle se présentait quand l'objectif était disposé de façon à montrer la coupe optique de

l'organisme dans la région parapolaire. (Prép. à l'acide osmique. Obj. 10, Oc. 2.) On distingue par transparence les huit cellules de la coiffe polaire. Les cellules parapolaires ont leur forme caractéristique. Elles sont fort grandes et possèdent de grands noyaux ovalaires. Dans la cellule axiale se voit, indépendamment du réseau protoplasmique, un embryon infusoriforme arrivé à son complet développement. Chez le *Dicyemopsis* cet embryon présente toujours plusieurs corps réfringents.

Fig. 6. — Jeune *Dicyemopsis macrocephalus*. (Prép. à l'acide osmique. Obj. à imm. 10, Oc. 2.) La tête ne présente pas encore la forme caractéristique du genre. Elle est encore convexe en avant et les cellules de la coiffe polaire sont encore disposées comme chez le *Dicyema typus*. Elles se distinguent, par leur aspect finement granuleux, des cellules ectodermiques du tronc. Les cellules parapolaires sont encore semblables aux autres cellules ectodermiques du tronc. Tout l'ectoderme est très-clair; à peine distingue-t-on, dans le protoplasme cellulaire, quelques rares granulations. Les noyaux de toutes ces cellules sont ovalaires et possèdent un nucléole. Dans la cellule endodermique on distingue : 1° le noyau de cette cellule qui se fait remarquer par ses dimensions, sa forme ellipsoïdale parfaitement régulière et surtout par son contour très-foncé; 2° des germes à divers états se développent; tous ces germes sont sphériques et leur noyau est petit; 3° un germe pourvu de deux petits noyaux homogènes, 4° un germe fractionné en quatre segments; 5° deux embryons vermiformes inégalement développés, vus à la coupe optique. Ils se font remarquer en ce que, dans chacun d'eux, il paraît exister, en avant de la cellule endodermique, au milieu des cellules céphaliques, une petite cellule centrale. Peut-être est-elle destinée à se confondre avec la cellule endodermique après la disparition de son noyau et constitue-t-elle la cellule mâle.

Fig. 7. — *Dicyemina Köllikeriana* de *Sepia officinalis*. Jeune individu dissocié par l'action de l'acide acétique (1 pour 700). Les cellules ectodermiques fusiformes sont détachées de la cellule axiale; mais elles ont conservé entre elles, aussi bien que relativement à la cellule endodermique, les mêmes rapports que pendant la vie. Seules les cellules de la coiffe polaire et les deux cellules du renflement caudal adhèrent encore à la cellule axiale. Les cellules parapolaires ont une forme différente de celle des autres cellules ectodermiques. Elles adhèrent encore à la coiffe polaire.

Fig. 8. — *Dicyemina Köllikeriana*, dessiné d'après le vivant. Cet individu est remarquable par le développement colossal des deux cellules

caudales. Le diamètre transversal du renflement globulaire qu'elles forment à l'extrémité postérieure du corps équivaut aux deux tiers environ de la longueur du corps.

Fig. 9. — *Dicyemina Köllikeriana*. (Prép. à l'acide osmique. Gross. Obj. à imm. 10, Oc. 2.) Partie moyenne du corps d'un individu nématogène de taille exceptionnelle. Dans la cellule endodermique se voit un embryon vermiforme qui a atteint dans l'intérieur du corps maternel une longueur tout à fait anormale. Il est logé dans une énorme vacuole du reticulum protoplasmique de la cellule axiale. Dans la cellule endodermique de l'embryon se voient, de part et d'autre du noyau, qui affecte ici une forme quadrilatère, des germes à différents états de développement. Dans toute l'étendue de la cellule axiale existent des cloisons transversales formées par des lamelles protoplasmiques séparant entre elles des vacuoles de forme quadrilatère. Indépendamment de cet embryon, on voit dans la cellule endodermique : 1° des germes mûrs ; 2° des germes en voie de fractionnement ; 3° un embryon à la phase *Gastrula*. Les noyaux des cellules de l'ectoderme se font remarquer par leurs dimensions et leur forme aplatie.

Fig. 10. — Partie moyenne du corps d'un *Dicyemella Wageneri*, décomposé par l'action du liquide de Müller. Dans la cellule endodermique se voit, indépendamment d'un certain nombre de germes, le noyau devenu granuleux. L'ectoderme est détruit ; les cellules se sont décomposées en fragments qui affectent une forme sphérique. Dans l'un des globes on distingue le noyau d'une cellule ectodermique devenu, lui aussi, sphérique et granuleux.

Fig. 11. — Une cellule de l'ectoderme déjà modifiée par l'action du liquide de Müller. Le plateau canaliculé présente une solution de continuité par où sort une grosse goutte d'apparence muqueuse.

F. 12. — *Dicyemella Wageneri*. Partie moyenne du corps d'un individu coupé transversalement. La substance qui remplit, pendant la vie, les mailles du reticulum endodermique, fait hernie et forme en dehors du corps une goutte volumineuse dans laquelle se voient des germes entraînés par l'écoulement de la matière gélatineuse. Ça et là se voient quelques granulations qui sont peut-être un reste de protoplasme. Dans l'intérieur du corps il y a d'autres germes ainsi que le noyau de la cellule axiale. Dans cet individu tout l'ectoderme était fortement chargé de globules réfringents.

Les figures 10, 11 et 12 ont été dessinées au grossissement que donne l'Objectif 10 à immersion combiné avec l'oculaire 2.

Fig. 13 à 15. — Têtes de *Dicyemina Köllikeriana* portées à l'extrémité

antérieure de la cellule axiale. Ces figures ont été dessinées d'après le vivant. Par suite d'un séjour prolongé sur le porte-objet dans le liquide des corps spongieux, toutes les cellules ectodermiques se sont détachées de la cellule axiale. Seules les cellules de la coiffe polaire sont restées en place. Les mouvements ciliaires ont conservé toute leur activité. Chez les individus ici figurés, de gros bras formés d'un protoplasme hyalin et animés d'un mouvement ondulatoire lent et régulier se trouvaient mêlés aux cils vibratiles. Ces bras avaient exactement les mêmes caractères que ceux que j'ai rencontrés quelquefois chez des embryons infusoriformes. (Voir pl. III, fig. 25). (Gross. Obj. à imm. 10, Oc. 2.).

Fig. 16 à 18. Ces figures représentent la partie moyenne de la cellule endodermique de jeunes *Dicyemella Wageneri*, traités par l'alcool faible et ultérieurement par le picrocarminate. Le noyau de la cellule s'est gonflé et fortement coloré par le carmin. Dans la figure 17 on voit encore le réseau protoplasmique et quelques germes dont les noyaux se sont aussi colorés en rose. (Imm. 10, Oc. 2.)

Fig. 19. — Germigène de *Dicyemopsis macrocephalus*. (Prép. à l'acide acétique. Gross. : Obj. à imm. 10, Oc. 4.) Il provient d'un individu rhombogène qui ne renfermait que ce seul germigène. Il se trouvait dans le voisinage du noyau de la cellule axiale (*n*). Le germigène montre trois générations de germes disposés en couches concentriques autour du noyau du germigène (*n'*). Les germes de la dernière génération sont encore logés dans le protoplasme de la cellule germigène; leurs noyaux sont encore homogènes et leur contour est très-faiblement marqué.

Fig. 20. — Noyaux isolés de cellules ectodermiques. Montrant le réseau nucléoplasmique. Le noyau *a* s'est déchiré sous l'influence de la pression exercée sur lui par la lame à recouvrir. On reconnaît les plis de sa membrane.

Fig. 21. — Un embryon vermiforme de *Dicyemella Köllikeriana*. *a*) vu à la coupe. *b*) à la surface. Préparation à l'acide acétique très-faible (1 pour 800). Gross. : Obj. à imm. 10, Oc. 2.

PLANCHE III.

Les figures 1 à 44 se rapportent au développement et à la constitution des embryons infusoriformes.

Les figures 45 à 84 sont relatives au développement des embryons vermiformes.

Les figures 1 à 12 représentent des germes en fractionnement, provenant du *Dicyemella*. (Prép. à l'acide acétique Obj. à imm. 10, Oc. 4.)

Fig. 1. — Germe encore sphérique. Le noyau est strié. Les fibrilles très-nettes dirigées suivant des lignes méridiennes convergent vers deux petits corpuscules réfringents situés aux pôles.

Fig. 2. — Germe ellipsoïdal. Le noyau a la forme d'un ellipsoïde. Aux deux extrémités du grand axe se voient les mêmes corpuscules polaires. Dans le voisinage de ces corpuscules se distingue une couche de substance foncée, provenant peut-être de la division et de l'écartement progressif des deux moitiés d'une plaque équatoriale. Je les ai appelées ailleurs disques nucléaires. Entre ces deux disques nucléaires très-foncées se trouvent des striés méridiennes. Le plan médian de l'ellipsoïde est marqué par une série de points foncés. J'ai représenté à la planche I, fig. 28, le seul germe qui m'ait montré les renflements médians des fibrilles de Bütschli formant par leur réunion la plaque équatoriale de Strasburger.

Fig. 3. — Germe au même stade de développement, vu suivant son grand axe. Au centre le corpuscule polaire, entouré par le disque polaire et formant avec celui-ci le pronucleus dérivé. De là partent des lignes rayonnées (striés méridiennes) dont on voit les coupes optiques à la limite du noyau. Cette figure démontre : 1° que la striation est déterminée par des filaments; 2° que ces filaments se trouvent seulement à la surface du noyau.

Fig. 4. — Phase ultérieure du développement. Le pronucleus dérivé est entouré d'une couche de substance claire, bien visible du côté de la périphérie. (Pronucleus engendré.)

Le petit axe de l'ellipsoïde nucléaire est à peu près égal au petit axe de l'ellipsoïde cellulaire. Suivant le petit axe se voit une ligne très-nette formant une plaque intercellulaire (*Zellplatte* de Strasburger). Aux deux côtés de la plaque intercellulaire se voient les restes de l'ancien noyau. Le pronucleus dérivé paraît séparé du reste de l'ancien noyau, ce qui dépend probablement de ce que la partie de l'ancien noyau adjacente au pronucleus est devenue granuleuse.

Fig. 5. — Phase un peu plus avancée. La plaque intercellulaire s'étend jusqu'à la surface. Le pronucleus dérivé est accolé au pronucleus engendré. Autour de chacun d'eux se voit une figure étoilée dont je n'ai que très-rarement vu quelques traces. Ce germe la montrait avec la plus grande netteté, de même que celui qui a été figuré pl. I, fig. 28.

Fig. 6. — Germe fractionné en deux globes.

Fig. 7. — Germe divisé en deux globes très-inégaux (rare). Dans le plus grand des deux le noyau est en voie de division. Dans le petit le noyau ne montre plus de nucléole.

Fig. 8. — Division en deux globes semblables. Autour des noyaux se montraient des figures étoilées fort distinctes.

Fig. 9. — Division en quatre.

Fig. 10. — Même stade. Les globes sont différemment groupés.

Fig. 11. — Même stade montrant les noyaux fusiformes en voie de division.

Fig. 12. — Division en huit globes; dont quatre plus grands et quatre plus petits. Fréquent.

Fig. 13 et 14. — Phases ultérieures du fractionnement.

Les figures 15 à 25 représentent des embryons infusoriformes du *Dicyema typus*.

Fig. 15. — Embryon tel qu'il se présente immédiatement avant l'apparition des deux corps réfringents. Parmi les cellules superficielles il en est deux très-grandes (*p*), adjacentes l'une à l'autre; ce sont les futures cellules pariétales de l'urne. Deux moyennes (*s*), ce sont les cellules superficielles de l'urne. Les deux cellules immédiatement situées en avant des précédentes vont donner naissance aux corps réfringents (*r*). (Prép. à l'acide acétique. Obj. à imm. 10, Oc. 2.)

Fig. 16. — Embryon un peu plus avancé; les corps réfringents ont apparu.

Fig. 17. — Embryon un peu plus avancé. Les quatre corps granuleux (*i*) de l'urne ont apparu entre les futures cellules pariétales et les futures cellules superficielles de l'urne. (Prép. à l'acide acétique. Obj. à imm. 10, Oc. 4.) Les cils vibratiles se montrent à la surface.

Fig. 18. — Un embryon au même état de développement. *a*. Coupe optique. — *b*. Face inférieure formée par les futures cellules ciliées; *p*. Cellules pariétales. — *c*. Face supérieure. *r*. Cellules à corps réfringents. *s*. Cellules superficielles de l'urne. *i*. Corps granuleux.

Fig. 19. — Embryon un peu plus avancé. Les cellules pariétales se sont enfoncées entre les cellules ciliées et les corps granuleux de l'urne. (Prép. à l'hématoxyline. Obj. à imm. 10, Oc. 4.) Les cellules superficielles de l'urne n'ont pas été figurées; elles recouvraient déjà extérieurement les corps granuleux.

Fig. 20. — Embryons au même état de développement, dessinés d'après le vivant. (Obj. 8, Oc. 2.)

Les figures 21, 22 et 23 représentent des embryons infusoriformes qui nageaient librement dans les cavités qui logent les corps spongieux; ils ont été dessinés d'après le vivant. (Obj. à imm. 10, Oc. 2.) La figure 21 représente un embryon vu par sa face ventrale. Les figures 22 et 23 des embryons vus latéralement. Chez le Céphalopode d'où proviennent ces embryons, il y avait une quantité prodigieuse de *Dicyema* produisant exclusivement des embryons infusoriformes. Chez tous ces embryons les quatre corps granuleux de l'urne présentaient ces

caractères exceptionnels de forme et de position. Ces embryons, après avoir nagé quelque temps dans le liquide naturel de l'organe, s'arrêtaient pour lâcher leurs quatre corps granuleux. Aussitôt après, comme s'ils avaient été débarrassés d'un fardeau qui paralysait leurs mouvements, ils se mettaient à nager avec une rapidité vertigineuse. Les corps granuleux devenus libres sur le porte-objet se montraient tels que les représente la figure 24 (*a, b, c, d.*). Ces dessins ont été faits d'après des préparations à l'hématoxyline. Chaque corps granuleux est une cellule pourvue d'un noyau unique.

Fig. 25. — Embryon du même poulpe, dont les cellules vibratiles portaient, indépendamment des cils, de gros bras protoplasmiques, renflés à leur extrémité et qui se mouvaient d'un mouvement ondulatoire très-lent. L'embryon est vu par sa face ventrale. Le dessin a été fait d'après le vivant. *b.* Une cellule vibratile isolée par l'acide acétique.

Fig. 26 à 29. — Embryons infusoriformes de l'*Eledone moschata*, dessinés d'après le vivant. Les figures 29, *a* et *b*, représentent le même embryon sous deux faces différentes. *a.* Face ventrale. *b.* Vu par le côté. On voit en *u* l'urne, en *r* les corps réfringents, en *c* le corps ciliaire.

Fig. 30. — Embryon du même, traité par l'acide osmique. (Imm. 10, Oc. 2.) On distingue les diverses parties constitutives de l'urne. *p.* Cellules pariétales au nombre de deux donnant naissance à la capsule *ca.* *s.* Cellules superficielles modifiées pour donner naissance au couvercle. *i* cellules polynuclées de l'intérieur de l'urne.

Fig. 31. — Embryon infusoriforme, de taille exceptionnelle, de l'*Octopus vulgaris*. (Prép. à l'hématoxyline; Obj. à imm. 10, Oc. 4.) Le couvercle est incomplètement formé. Les corps granuleux sont encore en contact avec le milieu ambiant. La capsule est rudimentaire. Les corps granuleux sont encore des cellules uninuclées.

Fig. 32. — Les corps granuleux polynuclées et les cellules du corps ciliaire d'un embryon de même provenance, traité de la même manière et vu au même grossissement que le précédent.

Fig. 33. — Les quatre corps granuleux polynuclées d'un autre embryon du même Céphalopode. Les figures 32 et 33 ont été dessinées d'après des embryons dissociés après un séjour de deux heures dans l'hématoxyline.

Fig. 34. — L'urne vue par la face ventrale, surmontée de son couvercle et accolée aux corps réfringents, d'un embryon de *Dicymella Wageneri*. Dessin agrandi d'une image obtenue au moyen de l'imm. 10.

Fig. 35. — Embryon du même, dissocié par macération prolongée, sur porte-objet, dans le liquide naturel de l'organe.

Fig. 33a. — Les cellules du corps ciliaire sont écartées l'une de l'autre; 33 b. l'urne et les corps réfringents; 33 c. l'embryon montrant l'urne et les corps réfringents dans leurs rapports naturels avec les cellules du corps ciliaire, déjà partiellement séparées l'une de l'autre. (Obj. à imm. 10, Oc. 2.)

Fig. 36, et 37. — L'urne isolée de l'infusoriforme du *Dicyema typus* montrant les quatre corps granuleux et la capsule pariétale. (Agrandi.)

Fig. 38. — Même organe de l'infusoriforme de *Dicyemella Wageneri* montrant la capsule en partie décomposée en bâtonnets (agrandi).

Fig. 39. — Les deux corps réfringents isolés et logés dans leur capsule de *Dicyema typus*. Dans l'une des capsules il existe deux corps réfringents : un grand et un petit (exceptionnel).

Fig. 40. — Embryon infusoriforme vivant de *Dicyemella Wageneri* (Obj. 8, Oc. 2.).

Fig. 41, a, b, c. — Infusoriformes du même pour montrer le couvercle de l'urne dans ses rapports avec les autres parties de cet organe.

Fig. 42 et 43. — Infusoriformes de *Dicyemella Wageneri* pour montrer les rapports de la capsule de l'urne avec les cellules pariétales. Dans la figure 43 les cellules du couvercle montrent encore leur noyau.

Fig. 44. — Embryon infusoriforme du *Dicyema typus* dissocié par macération prolongée dans l'hématoxyline (trois heures). Les corps réfringents ont éclaté. c. e., ectocystes, c. i., endocystes; à côté on voit des amas de granulations sorties des capsules internes; p. parois de l'urne; i corps granuleux (cellules polynucléées renfermées dans l'urne); c. cellules isolées du corps ciliaire.

Développement des embryons vermiformes.

Fig. 45. — Germes de vermiformes du *Dicyema typus*; a germes arrivés à maturité; b et c fractionnés en deux globes; d en quatre. (Prép. à l'acide acétique. Obj. 8, Oc. 2.)

Fig. 46. — Division en quatre globes semblables (de *Dicyemella Wageneri*. Imm. 10, Oc. 4.).

Fig. 47 et 48. — Fractionnement en sept globes ou cellules, dont une plus grande et six plus petites; l'embryon est vu sous différentes faces (de *Dicyemella Wageneri*. Imm. 10, Oc. 4.)

Fig. 49, 50, 51, 52 a et b, 53, 54 et 55. — *Gastrula* du *Dicyemina Köllikeriana*, vues, soit à la coupe optique, soit à la surface (Prép. à l'acide acétique. Obj. à imm. 10, Oc. 2.) Les figures 52 a et b représentent le même embryon, a face inférieure, b coupe.

Fig. 56 et 57. — *Gastrula* du *Dicyema typus*. (Prép. à l'acide acétique. Imm. 10, Oc. 2.)

Fig. 58, 59, 60, 61, 62. — Phases ultérieures du développement de l'embryon vermiforme du *Dicyemina Köllikeriana* dessinées au même grossissement. (Imm. 10, Oc. 2.) La figure 58 a été dessinée d'après une préparation à l'acide osmique; les suivantes d'après des préparations à l'acide acétique.

Fig. 63-79. — Embryons et larves vermiformes, à différents états de développement, du *Dicyema typus*. Ces dessins ont été faits d'après des préparations à l'acide osmique. (Obj. 10 de Hartnack.) Les figures 77 et 78 représentent des embryons incomplets montrant la cellule axiale en partie isolée par l'action de l'acide acétique

Les figures 80 à 85 représentent différentes phases du développement de l'embryon vermiforme du *Dicyemina Köllikeriana*. (Prép. à l'acide osmique. Obj. à imm. 10, Oc. 2.) La figure 81 représente la phase *Gastrula*.

