

Sur les relations génétiques

de Métazoaires,

par Wladimir Schimkéwitch.

L'hypothèse que je présente n'a rien de nouveau, car beaucoup d'auteurs ont parlé des affinités diverses des formes génétiques. Je compte parler des relations réciproques des *Chordates*, des *Enteropneustes*, des *Echinozoaires*, des *Sipunculides*, des *Phoronides*, des *Bryozaires*, des *Rhabdopleurides*, des *Brachiopodes*.

Un point important pour mes conclusions, c'est l'affinité des *Cephalodiscus*, que je rapporte à un groupe spécial: d'une part les *Enteropneustes Monobranchiates* et les *Balanoglossus*, les *Phoronis* d'autre part. L'affinité des Balanoglosses a été soutenue par Harmer (6) et Lany (3); ce dernier ne donne aucune importance à la ressemblance de ce genre avec les *Phoronides*. Mais Harmer et McIntosh (5) signalent l'affinité de cette forme avec les *Phoronides* et *Rhabdopleurides*.

Je cite un assez long article sur ces animaux, extrait de l'étude de Harmer. Harmer caractérise cette affinité entre les *Cephalodiscus* et les *Balanoglosses* par les traits suivants:

1. Division of the body into proboscis, collar, trunc, this division being specially obvious in *Cephalodiscus*, in the jung bud.

2. Existence of an unpaired body cavity in the proboscis and of paired cavities in the collar and in the trunk.

3. Proboscis—pores (paired in *Balanoglossus Kupfferi*), opening into the body cavity of the prae-oral lobe.

4. Collar—pores in similar relation to the collar-cavity, their external apertures being overhung by an operculum developed from the collar.

5. Gill-slits (one pair for a considerable period in the embryonic history of *Balanoglossus*); their relation (in *Balanoglossus*, the relation of the first pair) to the operculum and to the external apertures of the collar pores.

6. Existence of a notochord as a diverticulum of the alimentary canal, grooving forwards into the proboscis-stalk.

7. Dorsal central nervous system, most richly developed in the collar, but extending on to the proboscis; the fact that the nervous tissue lies in the epidermis (6, p. 44—45).

Les traits suivants relient entre eux les *Cephalodiscus* et les *Phoronides*:

1. The archenteron of *Phoronis* is developed by a well marked invagination, whilst part of the mesoblast (*vide* Caldwell) is formed by a process of (modified) archenteric pouching (as in *Balanoglossus*).

2. The prae-oral lobe is large in *Actinotrocha*, and is provided with a body-cavity which is completely shut off, by means of a septum, from the body-cavity of the trunk. The post-oral region is prolonged into tentacles, which, although differing in a striking manner from the tentacles of *Cephalodiscus*, may still have some connection with these structures, or with the operculum of the same genus.

3. The „foot“ of *Phoronis* has precisely the same relation as the stalk of *Cephalodiscus*.

4. The nervous system of *Phoronis* occurs outside the basement membrane. The ganglion of the prae-oral lobe of *Actinotrocha* is comparable with a portion of the nervous system of the Hemichordata, whilst the post-oral nerve-ring of *Actinotrocha* (following the line of the bases of the

tentacles) may not impossibly be the homologue of the nerve-ring which passes round the posterior border of the collar in *Balanoglossus*. If this were the case, the Lophophores of *Actinotrocha* and of *Phoronis* might be regarded as developments of the collar region.

5. *Phoronis* possesses a complete ventral mesentery, the dorsal mesentery, however (persistent in *Cephalodiscus*), having disappeared in the adult animal. The ovaries and oviducts of *Cephalodiscus* are supported by lateral mesenteries which are apparently arranged in the same manner as the lateral mesenteries in Caldwell's diagram „B“. The oviducts of *Cephalodiscus* do not, however, open into the body-cavity, and it is possible that the collar pores, rather than the oviducts, may be the homologues of the nephridia of *Phoronis*.

6. Previous observers (M'Intosh, Lankester a. c.) have been led to assume the affinity of *Phoronis* to *Cephalodiscus* and *Rhabdopleura*, this conclusion being based on such features as the relation of the adult lophophore to the mouth and anus (6, p. 46—47).

Mac Intosh ajoute un trait bien interessant concernant les paralleles entre *Balanoglossus* et *Cephalodiscus* Intosh.

„One of the most remarkable points of resemblance between *Cephalodiscus* und *Balanoglossus* is the occurrence of a pedicellate structure in the gong of the latter (*B. Kowalewskii*), as described by Mr Bateson. This organ presents itself of the disappearance of the cilia as a small papilla, and is situated at the central part of the posterior surface. Moreover, it is directed ventrally, just as the pedicle of *Cephalodiscus* is, and, indeed, the general contour of the jung form at this stage simulates the condition in *Cephalodiscus*“ (5, p. 22).

Mac-Intosh cite une série de comparaisons intéressantes entre les *Cephalodiscus* et les *Rhabdopleurides*, mais comme ces derniers sont très peu connus, je ne m'y arrêterai pas. En ce qui concerne la comparaison des *Echinozoaires* et

des *Chordates*, je me permettrai de citer une note rédigée par moi.

„Bei dem *Amphioxus*-Embryo finden wir nun auch in dem Vordertheile des Archenteron ein Paar Darmausstülpungen, wovon die linke sich mit dem äusseren Medium nur in späteren Stadien verbindet (Hatschek). Es ist wohl eine überraschende Thatsache, das auch bei den Enteropneusten gewöhnlich gerade die linke Hälfte des nicht völlig getheilten Kopfcoelom mit der Aussenwelt in Kommunikation steht.

Wie bekannt, sondern sich bei den Crinoideen von Archenteron drei Ausstülpungen ab, wovon die unpaarige dem Kopfcoelom der Enteropneusten entspricht und sich in den Ambulacraring umwandelt; nun ist recht bemerkenswert, dass bei allen übrigen Echinodermen nur die linke Ambulacralanlage sich entwickelt, um sich mit der Aussenwelt in Verbindung zu setzen.

„Bei dem *B. Kupfferi* öffnet sich das Kopfcoelom nach aussen mittelst zweier symmetrischer Kanäle, welche meiner Ansicht nach den Segmentalorganen gleichzustellen sind. Bei den meisten Enteropneusten finden wir nur einen einzigen Kanal, welcher dem linken Kanal des *B. Kupfferi* entspricht. Dementsprechend mündet bei *Amphioxus* nach aussen nur das linke Kopfcoelom“ (10, p. 29—30).

„Das Nervensystem der *Tornaria* besteht, wie es scheint, aus dem Kopfganglion unter den Scheitelaugen, wovon bei dem erwachsenen *Balanoglossus* nichts zu finden ist. Das Nervenrohr des *Balanoglossus*, welches nur längs des Kragensegmentes entwickelt ist und unter Umständen mit vorderem und hinterem Neuroporus versehen ist, entspricht dem Nervenrohr der Chordata; der vordere Neuroporus der Flimmergrube der *Amphioxus*-Larve (Hatschek) und dem Flimmerausgang der Neuraldrüse der Tunicaten (Julin) (10 p. 31).

Une comparaison très détaillée des *Phoronides* avec les *Sipunculides* se trouve chez Benham (2 p. 149—152); je

cite ici un extrait de l'article de Schipley (4) qui fait la comparaison de *Phymosoma* avec les *Phoronides*.

„In both genera the mouth is surrounded by a pair of vascular horseshoe-shaped ridges, one of which is dorsal and the other—ventral: the sole point of difference lies in the fact that while in the one case the tentacles of the lophophore extend along both the ventral and the dorsal horseshoe, they are in the other case confined to the dorsal limb.

Again, the praeoral lobe of *Phoronis* bears two large sensory pits, one on each side of the middle line; these are obviously comparable to the similar pits which open into the area in the concavity of the Gephyrean lophophore which I have spoken of as the praeoral lobe. Further, the nervous system of *Phymosoma*, like that of *Phoronis*, is permanently connected with the epidermis.

I do not enlarge upon the resemblances in the position of the anus, and the lengthening of the ventral surface at the expense of the dorsal, or on the presence of two nephridia, as these points have been already emphasised by Lankester. But I would direct attention to two structures hitherto, I believe, undescribed in the *Gephyrea*, which in my opinion have homologues in *Phoronis*.

The first of these is the skeletal tissue; this, as the description above shows, agrees in position and function with the mesoblastic skeletal tissue which supports the tentacles of *Phoronis* as described Caldwell. The second structure I wish to refer to is the thin membranous fold which I have above termed the collar. This seems to me to correspond very closely with the calyx or web which surrounds the base of the head in *Phoronis* (4 s. 24).

It will be remembered that in *Phoronis* the body-cavity is divided into an anterior and a posterior division by a transverse septum passing from the body wall to the oesophagus, at the level of the nerve-ring. The former division includes the cavity of the praeoral lobe and tentacles, the latter the rest of the body cavity. I am disposed to think

that a similar disposition of parts obtains in *Phymosoma*. The organ which is usually regarded as forming the blood-vessels in the *Gephyrea* occupies precisely the same position as the anterior body cavity in *Phoronis*; it has, however, acquired a reservoir—the dorsal vessel—into which the fluid may pass when the head is retracted. As this involution is impossible in *Phoronis* no such reservoir has been developed.“ (4 p. 24).

Quant a l'absence du mésentère chez les *Gephyrea* Shiple y écrit:

„The radial muscles which extend from the visceral loop to the body wall are, in all probability, the remains of an ancestrally continuous mesentery“ (4 p. 24).

La comparaison des *Phoronides* avec les *Bryozoaires* a été faite dans la dernière étude de Cori (3), dans laquelle nous trouvons:

„Zunächst stimmen die Phoroniden und Bryozoen in dem Besitze einer echten Leibeshöhle überein.

Weiter sehen wir in beiden Fällen am Vorderende des Körpers eine hufeisenförmig geformte Tentakelkrone, innerhalb welcher der schleifenförmig gebogene Darm mit dem Munde beginnt. Die Mundöffnung kann von einem lippenartigen Vorsprunge, dem Epistom, geschlossen werden. Ferner liegt stets das andere Ende des Darmes der Anus, in der Nähe des Mundes, jedoch ausserhalb der Tentakelreihen. Was nun die Leibeshöhle betrifft, so sehen wir, dass bei beiden Formen durch eine quer zur Achse des Oesophagus gespannte Scheidewand in zwei unter einander gelegene Abtheilungen zerlegt wird. Während diese Scheidewand, Diaphragma genannt vom Oesophagus durchbohrt wird, mündet der Enddarm unterhalb derselben nach aussen. Jenen Theil der Leibeshöhle, welcher oberhalb des Diaphragmas zu liegen kommt, nennen wir die Tentakelkronenhöhle, den anderen unterhalb des Diaphragmas befindlichen, die Körperhöhle. Erstere setzt sich aus der Lophophor-Epistomhöhle und den Tentakelhöhlen zusammen. Die Körperhöhle der Bryozoen

stellt einen ungetheilten Raum vor, die der Phoronis hingegen zerfällt durch eine Anzahl von Darmmesenterien in Unterabtheilungen“.

„In der Tentakelkronenhöhle zunächst liegt hinter dem Munde das Ganglion, das heisst auf der analen Seite desselben, die auch dadurch charakterisirt ist, dass von ihr das Epistom entspringt. Die Körperhöhle hingegen entthält ein Paar Nierenorgane und die Geschlechtsdrüsen. Die Nierenorgane von Phoronis, als auch von den Bryozoen, stimmen darin, da sie beide nach dem Typus eines Metanephridiums gebaut sind, überein, dass sie kurze, wimpernde, retroperitoneal verlaufende Röhren vorstellen, welche analwärts von Oesophagus einerseits mit der Körperhöhle durch eine Öffnung, der Trichteröffnung, in Verbindung treten, anderseits mit äusserem Porus nach aussen münden“ (3 p. 562—3).

Le *funiculus*, d'après Cori, représente le reste du mésentère.

La comparaison des *Phoronides* avec les *Brachiopodes* a été faite par *Caldwell* (18). En vue de quelques objections faites par *Shiple* et *Benham*, certains points de comparaison doivent être mis de côté.

En ce qui concerne l'affinité des *Echinozoaires* et des *Sipunculides*, des indications se trouvent chez des auteurs anciens, ainsi que chez *Koren* et *Danielsen* et chez *N. P. Wagner*.

Faisons maintenant la comparaison entre les organes de divers groupes. Dans la présente note, je me bornerai à examiner la forme extérieure, la cavité du corps, le système métanéphrydial et le système nerveux.

Une grande partie des formes que nous avons examinées ont le lobe céphalique nettement déterminé. Les *Enteropneustes*, par exemple, ont le lobe céphalique sous forme de trompe ou de disque buccal („*buccal disk*“ du *Céphalodiscus*), les *Phoronides*, les *Bryozoaires* et les *Rhabdopleurides* — sous la forme dite *épistome*. Cependant on ne peut donner une grande importance à la présence ou à l'absence du lobe

céphalique, car les *Sipunculides* et les *Echinozoaires* le possèdent en leur état larvaire, mais en sont privés dans leur état parfait *). On peut affirmer avec beaucoup de probabilité que les *Acrania*, les *Vertebrata* et les *Tunicata* malgré l'opinion de Van-Beneden, sont privés de lobe céphalique, même dans leur état larvaire. De même en sont privés les *Chaetognatha*. Ce qui caractérise le mieux la plupart des formes examinées, c'est la présence des tentacules. Seulement les *Tornaria*, décrits par Weldon (7), ont les appendices tentaculiformes sur le lobe céphalique, et il est fort douteux qu'ils correspondent aux tentacules des autres formes. Quand le lobe céphalique existe, comme chez le *Cephalodiscus* et autres, ces tentacules se trouvent sur la partie suivante du corps (fig. 2. B); mais quand le lobe céphalique n'existe pas, elles entourent l'orifice buccal, comme chez les *Echinozoaires* et les *Sipunculides* (fig. 3). Si le lobe céphalique est peu développé, comme chez les *Phoronides*, les *Bryozoaires* etc., nous avons des formes quasi transitoires entre ces deux extrémités. Ordinairement les tentacules contiennent le prolongement de la cavité du corps et très souvent, comme par exemple chez les *Cephalodiscus*, les *Rhabdopleurides*, les *Phoronides*, les *Phymozoma*, des formations squelettiques.

La relation de la cavité tentaculaire avec la cavité générale du corps sera indiquée ci-après.

Chez les *Sagittes*, les *Balanoglosses* et les *Chordaires*, nous ne trouvons pas de tentacules. Cependant parmi les *Enteropneustes*, les *Cephalodiscus* ont les tentacules et les *Balanoglosses* n'en ont pas. Quant aux Vertébrés, j'indiquerai les branchies externes comme des organes représentant, peut-être, des tentacules modifiés. Parmi les auteurs, les uns les regardent comme des organes d'un caractère secondaire, les autres—comme des organes primitifs. Je crois que ce dernier avis est le plus probable. Les branchies exter-

*) Suivant Shiphey (4, p. 2) le lobe Céphalique de *Phymosoma* est représentée par „the space included within the concavity of the lophophor“.

nes se trouvent chez les embryons (*Selachii*, *Cobitis*) ou chez des formes portant les traces d'organisation primitive, comme les *Dipnoi* et les *Perennibranchiata*. En adoptant cette comparaison, nous devons certainement admettre que les tentacules ont perdu leur cavité et se sont mis en connexion avec le système sanguin, mais ont conservé l'épithélium ciliaire. La question de la comparaison des tentacules, dans les limites du groupe des *Echinozoaires*, est élaborée en détail par *Semon* ¹⁴.

Tout ce qui est dit plus haut permet de penser que toutes les formes en question ont traversé, pendant leur développement phylogénétique, un stage dans lequel elles avaient été pourvues de tentacules contenant le prolongement de la cavité du corps. Ce stage problématique, commun à toutes les formes, peut être nommé *Tentaculiger*. Sur le deuxième segment du *Cephalodiscus* ¹⁾ nous trouvons un replis du tégument, qui recouvre les orifices branchiaux et qu'on appelle *operculum*. Je doute qu'il corresponde à l'*operculum* des *Vertébrés*. Mais il peut être comparé au même replis du deuxième segment de la larve des *Brachiopodes*, qui plus tard se transforme en manteau, et l'*operculum* du *Cephalodiscus* contient la prolongation de la cavité du corps, phénomène tout à fait pareil à celui observé chez les *Brachiopodes*.

Cependant, comme nous le verrons ci-après, la question de la signification des segments séparés des *Brachiopodes* est loin d'être considérée comme résolue, et, par conséquent, cette comparaison reste en attendant problématique ²⁾.

Parmi les formes en question, beaucoup sont repliées sur la face dorsale, et la bouche ainsi que l'*anus* sont rapprochés sur cette face dorsale, comme chez les *Ascidies*, le *Cephalodiscus*, le *Sipunculus*, les *Bryozoaires*, les *Rhabdopleurides* et les *Phoronides*. Suivant quelques auteurs,

¹⁾ Le *Balanoglosse*, suivant Bateson, possède l'*operculum* embryonnaire.

²⁾ Pour la comparaison avec les *Rhabdopleurides*, v. Mac Intosh (5 p. 14).

les *Bryozoaires* sont repliés sur la face ventrale, mais la comparaison de l'organisation des *Bryozoaires* à celle du *Phoronis*, du *Cephalodiscus* et d'autres, prouve le contraire, et les faits du développement peuvent être interprétés dans le même sens. Il est certain que le replis dépend du genre de vie sédentaire ou en général peu mobile.

En commençant l'examen de la cavité du corps, il est à remarquer que toutes ces formes, les *Endoprocta* exceptés, sont des *Enterocoelia* typiques. Les *Endoprocta* ont probablement perdu pour la seconde fois leur cavité coelomique. Si leurs organes excrétoires présentent des canaux *protonéphrydiaux* et non *métanéphrydiaux*, il est très naturel de penser qu'ayant perdu leur *cavité coelomique*, ces formes, dans leur état parfait, conservaient les canaux *protonéphrydiaux*, apparaissant d'abord pendant le développement embryonnaire seulement. Chez les autres formes en question, nous trouvons la *cavité coelomique* typique et, partout où une étude sérieuse a été faite, les vrais canaux *métanéphrydiaux*. Font seule exception les formes peu connues, comme les *Rhabdopleurides*, ou les formes très aberrantes, comme les *Tunicata*. Ensuite, chez l'*Amphioxus*, les *Enteropneustes*, les *Sagittes*, les *Brachiopodes*, on observait le développement du mésoderme en forme de diverticulums de la cavité archentérique. Un phénomène analogue, mais modifié d'une certaine manière, a été observé chez les *Tunicata*, les *Phoronides* (Caldwell), les *Amphibia* (Hertwig) les *Reptilia* (Hoffmann). D'un autre côté, Morgan a trouvé chez les *Tornaria* seulement, que la formation du mésoderme en forme de diverticules de la cavité archentérique est remplacée par la prolifération des cellules endodermiques¹⁹. C'est pourquoi l'absence de ce processus chez les *Bryozoaires*, les *Siponcles* etc. ne contredit nullement leur affinité avec les formes chez lesquelles le processus est très nettement déterminé.

Je me permettrai d'exprimer la supposition que toutes les formes dont il a été question, provenant du *Trochozoon*

typique, ont traversé le stage dans lequel le *Trochozoon* a été pourvu d'une paire de sacs coelomiques. Ce stage précédait celui de *Tentaculiger* et peut être nommé *Enterocoelula*. Passons maintenant à la division de la cavité du corps ou coelom.

Chez les *Acrania* (fig. 1), le coelom est divisé en une série de segments, mais, dans la partie antérieure de l'archentéron, on observe deux diverticulums archentériques, dont celui de gauche, comme l'a indiqué Hatschek, s'ouvre en dehors, après sa séparation.

Chez les *Enteropneustes* (fig. 2), nous trouvons le premier segment impair correspondant au lobe céphalique, ensuite le deuxième segment muni, chez le *Cephalodiscus*, de prolongements dans les tentacules, et, enfin, la partie postérieure de la cavité du corps. Le segment antérieur, de même que chez l'*Amphioxus*, à l'aide du premier canal de gauche ou des deux canaux, communique avec le milieu ambiant (*Cephalodiscus*, *Balanoglossus Kupfferi*).

Chez les *Echinozoaires* (fig. 3. A.), nous trouvons le segment antérieur, ou le système aquifère, qui communique avec le milieu ambiant à l'aide du canal de gauche et de la partie postérieure du coelom, et le segment antérieur donne des prolongements dans les tentacules.

Chez les *Sipunculides* (fig. 3. B) les tentacules sont formés par le prolongement de la cavité, que Vogt et Yung²²⁾ appellent „ampoule tentaculaire“ et que Shipley⁴⁾ considère comme lacune sanguine, mais la compare à la cavité du

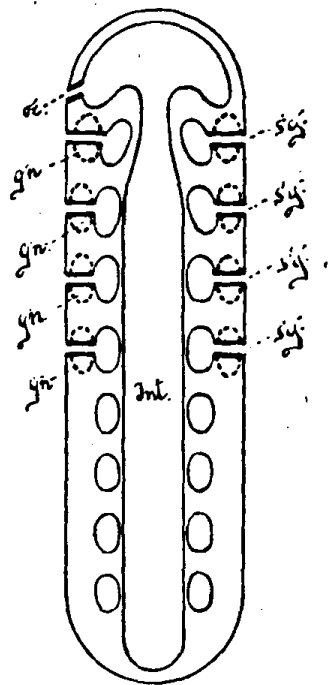


Fig. 1. La figure schématisique qui présente la disposition des cavités coelomiques et génitales chez l'*Amphioxus lanceolatus*; gn — sacs génitaux; sg — tubes métanéphrydiaux; or — orifice du diverticulum gauche.

corps du premier segment de *Phoronis*. Il est très probable que cette cavité (au point de vue génétique) a la signification de la cavité coelomique.

Enfin chez les *Bryozoaires* et les *Phoronides* (ffig. 3 B.) nous avons une division distincte de la cavité du corps en partie antérieure qui correspond au lobe céphalique et se

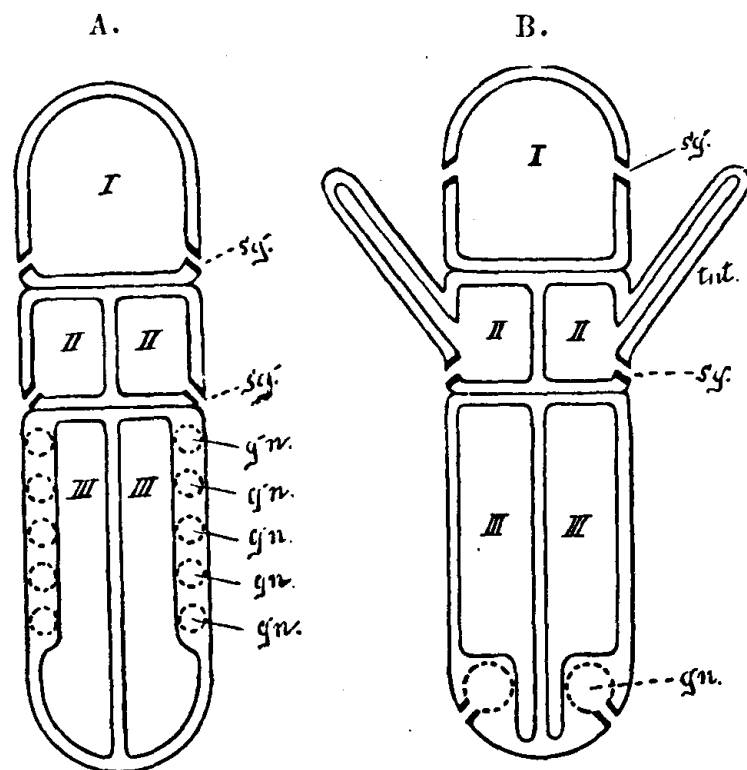


Fig. 2. Figure schématique, qui présente la disposition des cavités coelomiques et génitales chez le *Balanoglossus*. (A) et chez le *Cephalodiscus* (B). *gn*—sacs génitaux; *sg*—tubes métanéphrydiaux; *tnt*—tentacules; I, II et III—cavités coelomiques.

prolonge aussi dans les tentacules, et en partie postérieure. Le *Funiculus* des *Bryozoaires* correspond probablement au mésentère ventral du *Phoronis* ³).

Maintenant surgit la question: à quelle partie correspond la cavité antérieure des *Echinozoaires*, des *Phoronides* et des *Bryozoaires*? Correspond-elle au premier ou au deuxième segment des *Enteropneustes*? Le phénomène que

chez le *Phoronis* et chez le *Bryozoaire* cette cavité donne des prolongements dans l'épistome et dans les tentacules, indique qu'elle peut être le plus facilement comparée au premier et au deuxième segment, pris ensemble, des *Enteropneustes*, chez lesquels le premier correspond à la trompe, organe homologue de l'épistome et le deuxième donne les prolongements dans les tentacules. Il est très probable que dans le stage de *Tentaculiger*, le lobe céphalique et les tentacules ont été pourvus de la cavité provenant d'un seul segment commun, comme cela a lieu chez

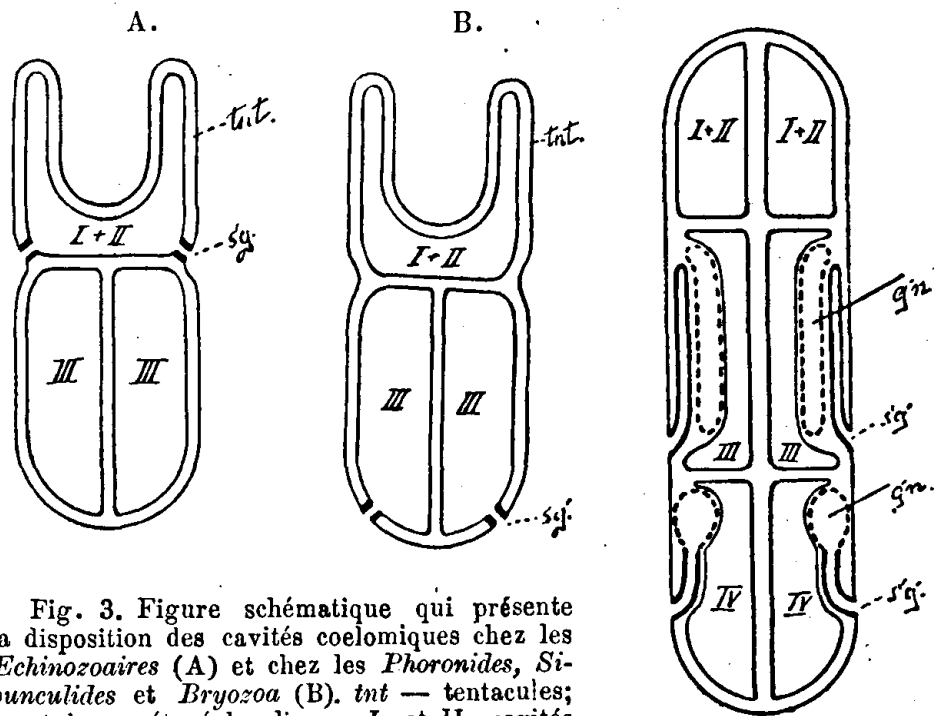


Fig. 3. Figure schématique qui présente la disposition des cavités coelomiques chez les *Echinozoaires* (A) et chez les *Phoronides*, *Sipunculides* et *Bryozoa* (B). *tnt* — tentacules; *sg*—tubes métanéphrydiaux; I et II—cavités coelomiques.

Fig. 4. Figure schématique qui présente la disposition des cavités coelombues et génitales chez les *Chaetognathes* I, II, III et IV cavités coelomiques; *gn*—sacs génitaux; *sg*—tubes métanéphrydiaux.

le *Phoronis* et les *Bryozoaires*, et plus tard a eu lieu la division de ce segment en deux parties, dont l'antérieure correspond au lobe céphalique et la postérieure aux tentacules, comme chez le *Céphalodiscus*. Cela se pratique autrement chez les *Triarticulata*. Chez les *Sagittes* (fig. 4)

nous trouvons trois segments, mais l'absence des tentacules ne permet pas de résoudre la question de la signification de ces segments.

La question concernant la signification des segments du *Brachiopode* n'est pas moins obscure. L'embryon a trois segments dont l'antérieur correspond au lobe céphalique, et le postérieur se transforme chez l'adulte en tige. Mais dans la forme adulte on observe deux cloisons transversales, et chez les *Rhynchonella* aussi deux paires de tubes métanéphrydiaux. Il est évident que les trois segments de la larve ne correspondent pas à ceux de l'adulte.

Le segment antérieur de la forme adulte, comme celui du *Phoronis* et d'autres, correspond peut-être aux deux segments des *Enteropneustes*. S'il en est ainsi, il est très probable que chez les *Brachiopodes* et les *Sagittes*, après la séparation du segment antérieur dans le stage de *Tentaculiger*, il n'y ait pas eu de différenciation ultérieure de ce segment, mais par contre, le segment postérieur s'est divisé en deux. Cette manière de voir est confirmée en partie, par la disposition des organes génitaux des *Sagittes*.

Il est difficile de décider si la première partie de la cavité archentérique de l'embryon des *Acrania* correspond au segment antérieur seulement, ou si elle correspond aux deux.

Chez quelques unes des formes que nous avons examinées, les produits génitaux se développent dans la cavité générale du corps, chez d'autres, comme *Teleosteées*, *Acranes*, *Enteropneustes*, *Endoproctes*, *Sagittes*, *Echinozoaires*, dans les cavités spéciales, représentant probablement les portions séparées du coelome. Boveri²¹ a démontré que les sacs génitaux de l'*Amphioxus* se développent aux dépens des parois du *myocoele*, et les produits génitaux de l'*Amphioxus* tombent au dehors, non pas en passant par les tubes métanéphrydiaux, comme chez les *Vertébrés*, mais par une trouée (déchirure) de la paroi qui sépare la cavité péribranchiale de la cavité du corps et qui correspond à la paroi extérieure du corps. De cette manière les produits

génitaux de l'*Amphioxus* tombent en réalité au dehors par la même voie que chez le *Balanoglosse*.

Chez ce dernier, les sacs génitaux représentent, comme on le sait, une disposition alternée. Jusqu'à présent, nous avons encore peu de données pour une comparaison de cette disposition avec la disposition métamérique des organes génitaux de l'*Amphioxus*. Cependant, j'attirerai l'attention sur la circonstance suivante: les sacs génitaux du *Balanoglosse*, disposés en une ou deux séries de chaque côté, occupent la partie dorsale de la cavité coelomique et leur disposition correspond à la disposition des cavités du *myocoele*, aux dépens de la paroi duquel se développent les produits génitaux chez l'*Amphioxus*. Ensuite, chez les *Vertébrés*, le *myocoele* seul est segmenté et le *splanchnocoele* reste sans être segmenté, comme la cavité du *Balanoglosse*. La solution de cette question est liée à la question, indiquée par Bateson, sur l'origine de la métamérie des *Chordates*, question très proche. Considérons pour le moment la partie postérieure du corps du *Balanoglosse* comme n'étant pas segmentée. Les produits génitaux du *Balanoglosse* s'en dégagent par des conduits excréteurs, qui probablement représentent une modification des pores, apparus d'abord, il faut le croire, au moment de la sortie des produits génitaux sous l'influence du gonflement et de l'augmentation comme volume de ceux-ci, comme les pores de quelques Némertiens.

Les conduits excréteurs des *Balanoglosses*, aussi bien que les pores génitaux des Némertiens, ne peuvent se comparer aux canaux métanéphrydiaux.

Chez le *Cephalodiscus*, il n'y a qu'une paire de sacs génitaux qui sont placés dans la partie postérieure du corps; ils s'ouvrent en dehors par de courts conduits excréteurs, correspondant, peut être, aux canaux métanéphrydiaux (fig. 1 et 2).

La comparaison du *Cephalodiscus* à l'*Endoprocta* mène à la conclusion que leurs cavités génitales, ainsi que les

conduits excréteurs chez l'*Endoprocta*, se reliant ensemble par leurs bouts, sont formés suivant le même type et sont probablement tout à fait homologues entre eux ¹⁾).

Laissons de côté le développement des produits génitaux chez les *Sagittes*, dont l'importance théorique n'est pas claire jusqu'à présent. Chez les *Sagittes*, dans son état parfait, nous avons deux paires de sacs génitaux et deux paires de tubes métanéphrydiaux. Ces sacs correspondent par leur disposition aux deux segments postérieurs. Si maintenant on compare la position des organes génitaux chez les *Cephalodiscus*, les *Balanoglosses*, les *Phoronides*, et autres, on trouverait que toujours les produits génitaux ou les sacs génitaux se développent dans la partie postérieure, non segmentée, du corps de l'animal, et ne se développent jamais dans les segments antérieurs. C'est pourquoi je pense que le 2-e et le 3-e segment de la *Sagitta* correspondent à la partie postérieure, non segmentée, du corps de toutes les formes énumérées, et son segment antérieur correspond aussi bien au segment de la trompe, qu'à celui du collet des *Enteropneustes* en général. (fig. 4).

Examinons maintenant le système métanéphrydial. Chez la plupart des formes en question, les tubes métanéphrydiaux ont un caractère particulier, savoir: ils sont courts, leurs cellules ne paraissent pas avoir de fonction excrétoire ²⁾, mais servent à rejeter les excréments ou les produits génitaux; il est très probable, qu'elle s'est formée aux dépens d'une ébauche ectodermique et mésodermique, mais cette dernière se réduit, et dans certains cas n'existe pas du tout. De cette façon, la deuxième paire des tubes métanéphrydiaux de l'*Enteropneuste*, par exemple, paraît être d'origine purement ectodermique. Les oviductes chez la *Sagitta* ont la forme d'invaginations ectodermiques, closes

¹⁾ En ce qui concerne les organes génitaux des *Rhabdopleurides*, v. McIntosh (5. p. 27).

²⁾ Chez l'*Amphioxus* ils fonctionnent comme organes excréteurs à réaction acide (Weiss, 20).

à leur bout (fig. 4). Chez les *Echinozoaires*, d'après Brooks et G. W. Field, le pore dorsal est d'abord *paire* (*Asterias*) et se développe aux dépens de l'ectoderme et de l'endoderme *resp.* mésoderme (fig. 3. A). L'observation de Bury, disant que le pore dorsal de l'*Antedon* se développe en ne perçant qu'une seule cellule, ne se confirme pas lors de l'étude de l'*Asterias* ¹⁷.

De cette façon le caractère général des tubes métanéphrydiaux des formes examinées se distingue de celui des *Annelides*, des *Mollusques* et des *Arthropodes*. Chez ces derniers, si quelque chose se réduit, c'est alors la partie ectodermique de l'ébauche, comme il a été démontré dans certains cas pour les *Annelides* par Bergh, pour les *Arachnides* par Lébédinsky. Les tubes métanéphrydiaux des *Enteropneustes* appartiennent au premier et au deuxième segment; si l'on considère les conduits génitaux excréteurs du *Cephalodiscus* comme homologues aux tubes métanéphrydiaux, nous en trouvons chez ce dernier une paire encore dans la partie postérieure du corps (fig. 2. B), laquelle s'ouvre près de l'anus. Les canaux métanéphrydiaux des *Ectoproctes*, du *Phoronis*, des *Sipunculides* et les conduits génitaux des *Endoproctes*, occupent la même position, tandis que les organes excréteurs de ces derniers, ainsi que les sacs anaux des *Priapulides*, appartiennent probablement au système protonéphrydial. Le segment antérieur de toutes ces formes est privé de canaux métanéphrydiaux (fig. 3. B). Chez la *Sagitta* et les *Brachiopodes*, nous trouvons deux paires ou une paire (chez la plupart des *Brachiopodes*) de canaux métanéphrydiaux dans les segments postérieurs, et leur segment antérieur est aussi privé de ces organes. Chez les *Echinozoaires*, nous trouvons une paire ou un canal métanéphrydial de gauche dans le segment antérieur (fig. 3. A).

Sur la signification morphologique des poumons aquifères, il est difficile de dire quelque chose avant que leur développement ne soit connu.

Chez l'*Amphioxus* le sac coelomique antérieur de gauche s'ouvre aussi en dehors par un pore ciliaire, correspondant peut être au canal métanéphrydial de gauche des *Balanoglosses* et des *Echinozoaires* (fig. 1).

En ce qui concerne le système excréteur des *Vertébrés*, il faut croire qu'il n'est pas homologue à celui de l'*Amphioxus*. Il est vrai que beaucoup d'auteurs ont décrit l'origine ectodermique du canal de Wolff chez une série de formes, mais des observations très circonstanciées de H. Field¹⁶ font croire que l'origine ectodermique du canal de Wolff était une affirmation erronée. Les canaux métanéphrydiaux des *Vertébrés*, qui se développent aux dépens du mésoderme exclusivement et qui ne s'ouvrent jamais immédiatement en dehors, représentent probablement une nouvelle formation.

La comparaison du canal de Wolff avec la cavité péribranchiale de l'*Amphioxus* ne peut être soutenue, car le premier est d'origine mésodermique, et la seconde présente une cavité formée par un replis du tégument. Les canaux métanéphrydiaux de l'*Amphioxus*, comme ceux des *Annélides*, des *Enteropneustes* et d'autres, s'ouvrent en effet immédiatement en dehors¹⁷. La cavité péribranchiale est probablement le résultat d'adaptation physiologique. La plupart des animaux, respirant par les branchies, tachent de les recouvrir. Il ne faut que se rappeler les *Crustacées*, les *Molusques*, les *Vertébrés* et les autres. Presque partout, excepté les *Tuniciers*, la cavité branchiale se forme par suite du développement des replis du tégument et représente en réalité une portion de milieu ambiant. De là, il ne résulte pas que ces cavités soient homologues chez toutes les formes mentionnées.

Involontairement surgit la question: est-ce que les *Vertébrés* n'ont pas de restes du système métanéphrydial du type des *Enteropneustes*?

A ce point de vue, il serait très important de connaître le développement des pores abdominaux, ces organes énig-

matiques des *Vertébrés*. Il est possible qu'ils représentent un de ces restes.

J'ai déjà indiqué plus haut que la disposition métamérique des ébauches de la *glande thymus*, ainsi que leur lien avec les fentes branchiales rappelant le deuxième lien de la paire des tubes métanéphrydiaux avec la première fente branchiale chez le *Balanoglosse*, attirent involontairement l'attention du naturaliste.

La plupart des explorateurs, His excepté, considèrent la *glande thymus* comme d'origine endodermique, mais je me permettrai de citer l'opinion de Froriep, qui, il est vrai, prête aux ébauches endodermiques de la *glande thymus* une signification tout à fait autre, mais constate néanmoins que l'ectoderme prend partie à la formation de cet organe¹³. Je suis loin de considérer comme prouvée l'homologie des ébauches avec les ébauches ectodermiques du système métanéphrydial, mais je crois nécessaire d'attirer l'attention sur cette ressemblance.

Examinons maintenant le système nerveux.

Chez les *Tornaries*, Bourne trouve l'accumulation des cellules et des fibres nerveuses dans le lobe céphalique, qui peut être considéré comme ganglion sus-oesophagien en voie de naissance. Le système nerveux de la forme adulte se développe dans le collet et n'a, apparemment, aucune relation avec ce ganglion, qui, dans la suite, s'atrophie¹¹. Chez le *Balanoglosse* comme chez l'*Amphioxus* (fig. 6), ce système représente (fig. 5. B) un tube muni d'un canal central et une disposition caractéristique de la substance nerveuse.

La substance fibreuse occupe la partie périphérique et la substance cellulaire, composée de cellules ganglionnaires et de cellules de soutien, entoure le canal central¹¹. Sur les bouts antérieur et postérieur, le cordon nerveux se confond avec l'endoderme, et quelque fois conserve les neuropores antérieur et postérieur.

Chez le *Saccoglosse* (B. Mereschkovski), le système ner-

veux consiste en une espèce de cordon solide, (fig. 5. A) la substance cellulaire occupe la face dorsale, et la substance fibreuse occupe la face ventrale du cordon; le lien du cordon avec l'ectoderme sur les bouts antérieur et postérieur existe ici aussi. Enfin chez le *Cephalodiscus*, le système nerveux, dans toute son étendue, n'est pas séparé de l'ectoderme.

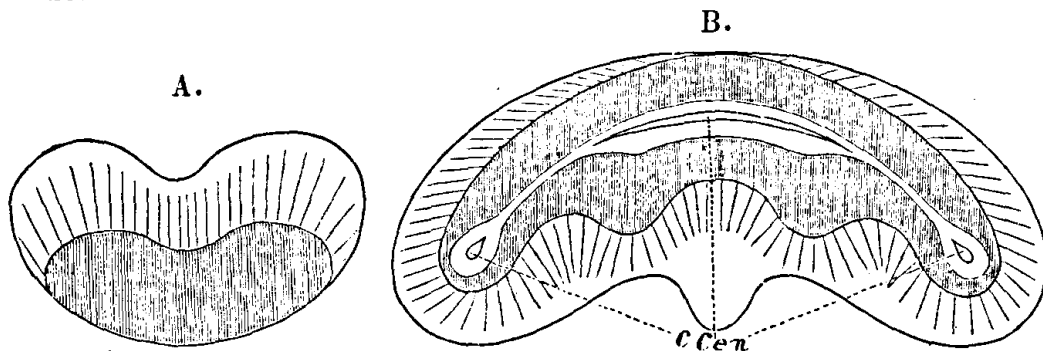


Fig. 5. Figure schématique, qui présente la disposition de la substance nerveuse dans le cordon nerveux du *Saccoglossus Mereschkovskii* (A) et du *Balanoglossus minutus* (B). C. cen—canalis centralis.

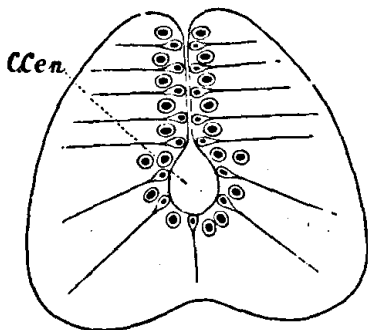


Fig. 6. Figure qui présente la disposition des cellules dans le système nerveux de l'*Amphioxus*, (d'après Hatschek). C. cen—canalis centralis.

Le lien du système nerveux avec l'ectoderme est d'ailleurs propre à beaucoup de formes en question (*Phymosoma*, *Phoronis*, *Sagitta*).

Ici surgit la question: quelle relation y a-t-il entre le système nerveux des autres formes examinées et le ganglion susoesophogien de la *Trochophore*?

Chez les *Echinozoaires*, il n'existe aucune trace de ce ganglion, excepté un faible épaissement des cellules du lobe céphalique, décrit par G. Field, dans les larves des *Asteries*. Autour de l'orifice buccal se trouve un anneau nerveux dont l'ébauche est aussi propre au stade larvaire (Metschnikov, Semon). Il est très probable que cet anneau correspond à celui des *Sipunculides*.

Chez le *Sipunculus* cependant, le ganglion susoesophagien paraît se confondre avec l'anneau circumoesophagien, et chez les *Priapulides*, cet anneau est pourvu d'un élargissement à peine visible.

En réalité, le système nerveux des *Bryozoaires* et des *Phoronides* présente le même type, mais les données, en ce qui concerne le développement du système nerveux des *Bryozoaires*, compliquent la question. Il est très probable que le ganglion des *Bryozoaires* ne correspond pas au ganglion susoesophageal de la *Trochophore*.

Harmer⁹ et Prouho¹ décrivent dans les larves de quelques *Ectoproctes* une accumulation particulière de la substance nerveuse qui peut être considérée comme homologue au ganglion susoesophagien de la *Trochophore*. Mais Prouho¹) affirme que le système nerveux larvaire subit l'atrophie histolitique et le système nerveux de la forme adulte se forme à nouveau. En ce qui concerne l'organisation de ce dernier, je cite ci-après l'extrait de l'intéressante communication de Saeftigen:

„Das nervöse Centralorgan der Süßwasserbryozoen besteht aus einem Supraoesophagealganglion nebst zweien sich in die Arme des Lophophors hinein-streckenden Fortsätzen (Nitsche's Ganglionhörner). Innen birgt das Ganglion einen Hohlraum, der sich in die Hörner hineinstreckt, und dessen Bildung durch eine Einstülpung der äusseren Leibeswand der jungen Knospe erklärt wird, ein Process der schon von Nitsche als äusserlich ähnlich mit der Einstülpung der Medullarrinne bei den Wirbelthieren bezeichnet wurde. Eine Homologie sensu stricto ist natürlich nicht durchführbar“. (8 p. 96).

Il est fort probable que l'organisation et le développement du système nerveux des *Bryozoaires* paraîtra homologue à ceux du *Balanoglosse*.

Le cordon dorsal du *Phoronis*, décrit par *Caldwell* et par d'autres, ne peut être apparemment comparé à l'épaississement dorsal de la couche fibreuse nerveuse (Nerven-

faserschieth) du *Balanoglosse*. Le cordon en question du *Phoronis*, suivant les observations de Cori (3 p. 551), présente „nicht anderes als ein mächtiger Achsencylinder“. Ensuite chez le *Phoronis australis*, Benham a trouvé deux cordons pareils: cordon de droite et cordon de gauche².

Bateson, Spengel et d'autres ont décrit dans le collet du *Balanoglosse* un épaissement annulaire de la couche fibreuse nerveuse sous-cutanée, qui, peut-être correspond à l'anneau circumoesophagien des *Echinozoaires*, des *Sipunculides*, des *Phoronides* et des *Bryozoaires*.

Dans tous les cas, le cordon ventral des *Gastroneures*, bien nettement déterminé chez les *Brachiopodes*, les *Chaetognathes* et les *Sipunculides* paraît être représenté par l'épaississement ventral de la couche fibreuse nerveuse dans la partie postérieure du corps des *Enteropneustes*.

Tout ce qui précède peut être formulé de la manière suivante:

1. Les formes dont il est question sont originaires du *Trochozoon* hypothétique et ont traversé le stade qui peut être appelé *Enterocoelula* et qui a été muni d'une paire de sacs coelomiques.

2. Dans le stade suivant, le *coelome* de ces deux formes s'est divisé en deux parties: la partie antérieure ou *coelome* du lobe céphalique et des tentacules, et la partie postérieure ou *coelome* du tronc, dans lequel était concentré le développement des produits génitaux. Ce stade peut être appelé *Tentaculiger*.

3. Les *Bryozoaires*, les *Phoronides*, les *Sipunculides* (?) et les *Echinozoaires* se sont, en réalité, arrêtés à ce stade de transformation; chez les trois premières formes, le système métanéphrydial s'est développé dans la partie postérieure et chez les dernières (les *Echinozoaires*) dans la partie antérieure de la cavité du corps.

4. Chez les *Sagittaires* et les *Brachiopodes* (?) la partie postérieure de la cavité du corps s'est divisée en deux et, à la suite de cela, le nombre des tubes métanéphrydiaux

a augmenté jusqu'à deux paires; les *Sagittaires* ont perdu les tentacules.

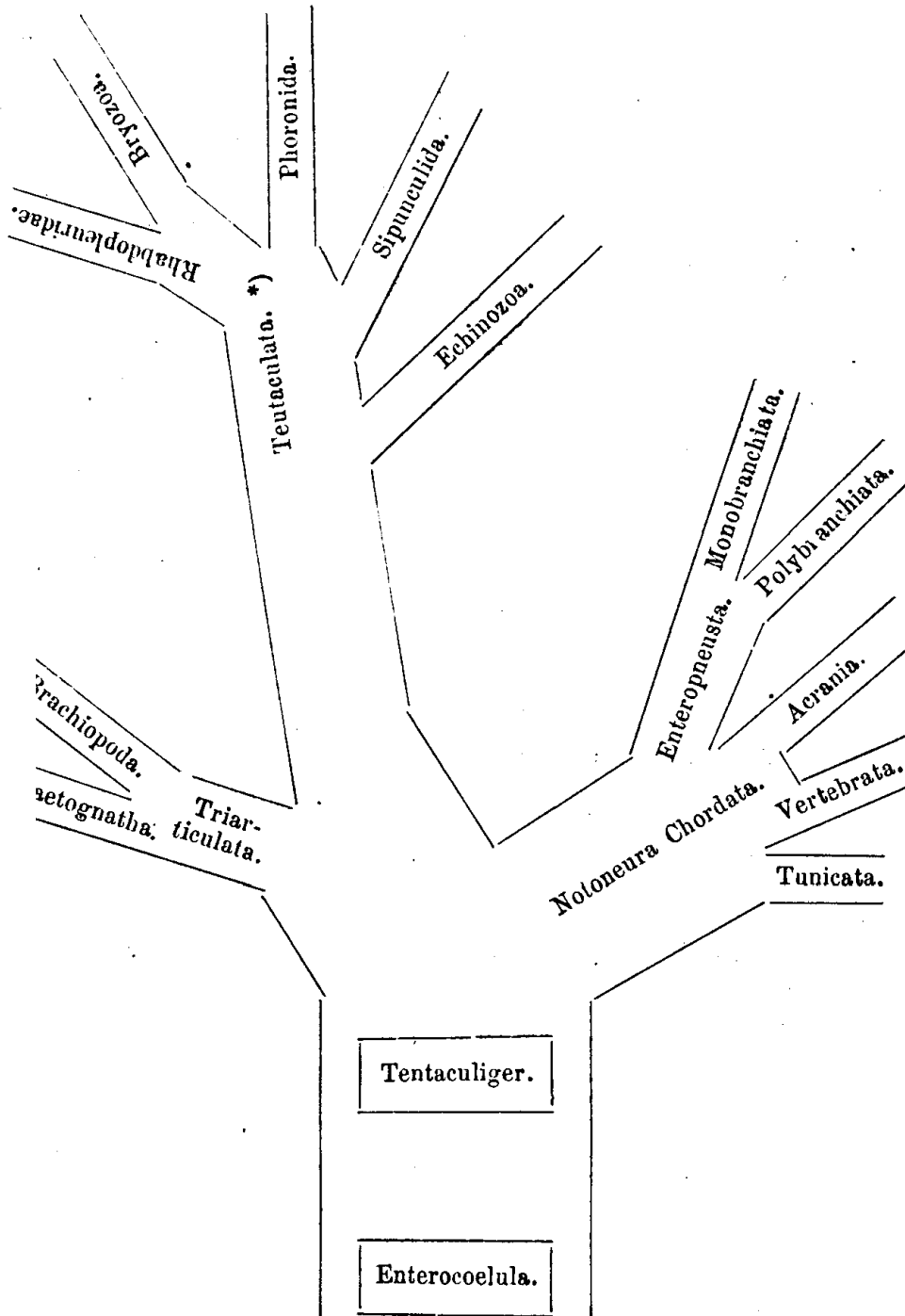
5. Chez les *Enteropneustes*, la partie antérieure du *coelom* s'est divisée en deux, dont l'antérieure correspond au lobe céphalique, et la postérieure se prolonge dans les tentacules. Ces derniers sont restés chez le *Cephalodiscus*, mais ont disparu chez les *Enteropneustes polybranchiates* (*Balanoglosse*, *Saccoglosse*). Les tubes métanéphrydiaux se sont développés dans les deux segments antérieurs et chez le *Céphalodiscus*, paraît-il, dans le segment postérieur aussi (?).

6. Chez les *Acrania*, on retrouve la partie homologue de la section antérieure de la cavité du corps de *Tentaculiger*; la section postérieure est divisée en une série de segments et le système métanéphrydial est développé dans la partie postérieure; leur rudiment paraît s'être conservé aussi dans la section antérieure de la cavité du corps.

7. D'après l'organisation du système nerveux, les groupes ci-dessus présentent une série de formes transitoires entre *Gastroneura*, *Cycloneura* et *Notoneura*.

8. La relation génétique de ces groupes peut être représentée par le tableau suivant:

A. Z.



*) Tentaculata, exclus. Brachiopoda.

LITERATURE.

1. Prouho, Rech. sur la larve de la *Flustrella hispida* (Grog) etc. Arch. de Zool. Expér. v. 8, 1890.
2. Benham, The Anatomy of *Phoronis australis* Q. J. v 30.
3. Cori, Untersuch. über die Anat. und Histol. der Gattung *Phoronis*. Z. f. w. Z. 51 Bd. 2—3 Heft.
4. Shipley, On *Phymosoma varians*. Q. J. XXXI. p. 1.
5. M'Intosh, Rep. on *Cephalodiscus dodesalophus* etc. The Voyage of H. M. S. Challenger vol. XX.
6. Harmer, Appendix—ibidem.
7. Weldon, Preliminary Note on a *Balanoglossus* larva from the Bahams Proc. R. Soc. London. vol. XLII, p. 146—150.
8. Saeftigen, Das Nervensystem der phylactolaemen Süßwasser—Bryozoen (Zool. Anz. XI. 272).
9. Harmer, Embryogénie des Bryozoaires ectoproctes. Arch. de Zool. Expér. T. V. p. 443—458.
10. Schimkewitsch, Über die morpholog. Bedeutung der Organismen der Enteropneusten. Anat. Anz. V. (1890) № 1.
11. Idem, Sur les relations des Enteropneustes et des Acraniens. Rev. des Sc. Nat. de St. Pétersb. 1892. № 3—4.
12. Froriep, Zur Entwickl. der Kopfnerven. Verhandl. d. Anat. Ges. auf. d. V. Versamml. in München. Iena 1891.
13. Lang, Zum Verständniss der Organisation von *Cephalodiscus dodecalophus* M. Int. Ien. Zeitschr. f. Naturw. 25 Bd. 1891.
14. Semon, Die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes. Morph. Jahrb. 15 Bd. 1889.
15. O. Hertwig, Die Chaetognathen etc. Iena. 1880.
16. H. Field, The development of the pronephros and segmental ducts in Amphibia. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College. 1891.
17. G. W. Field, в Broocs Rapports du Journ. of the R. Micro-Society August 1891. Part 4 p. 476—477.

18. Caldwell, Preliminary note on the Structure, Development and Affinities of Phoronis. Proc. T.-Soc. London V. 34, 1882.
 19. Morgan, The Growth and Metamorphosis of Tornaria Journ of Morph. V. December. 1891.
 20. Weiss, Excretory Tubules in Amphioxus lanceolatus Quart. Journ. XXXI.
 21. Boveri, Über die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern bei Amphioxus. Anat. Anz. VII. № 6.
 22. Vogt et Yung, Traité d'Anatomie Comparée.
-