Eigendom van het
Westvlaams Ekonomisch Studiebureau
Brugge Reeks / Boek

UNIVERSITÉ DE LIÉGE

TRAVAUX DE L'INSTITUT ED. VAN BENEDEN

publiés sous la direction de

D. DAMAS

Professeur à la Faculté des Sciences

FASCICULE 3

ZEEWETENSCHAPPELIJK INSTITUUT VOOR DE ZEEVISSERIJ OOSTENDE

P23

Recherches sur l'anatomie et le développement de *Velella spirans* Forsk

PAR

E. LELOUP

Assistant de Zoologie à l'Université de Liége



LIÉGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMP. DE L'ACADÉMIE

4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

1929

UNIVERSITÉ DE LIÉGE

TRAVAUX DE L'INSTITUT Ed. VAN BENEDEN

publiés sous la direction de

D. DAMAS

Professeur à la Faculté des Sciences

FASCICULE 3

ZEEWETENSCHAPPELIJK INSTITUUT · OOSTENDE ·

P23

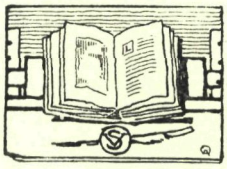
Recherches sur l'anatomie et le développement de *Velella spirans* Forsk

PAR

E. LELOUP

Assistant de Zoologie à l'Université de Liége

21965



LIÉGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMP. DE L'ACADÉMIE

4, Place Saint Michel, 4

1929

Extrait des *Archives de Biologie*
Tome XXXIX. Fascicule 3

Sorti de presse le 1er août 1929.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION

1) Le problème morphologique des Siphonophores 397
2) Origine du matériel de Velelles 399

PARTIE DESCRIPTIVE

Chapitre 1. — Etude du développement postembryonnaire et de l'anatomie de la Velelle.
Historique des recherches sur le genre Velella 402
a) Stade Conaria 404
b) Stade Ratarula 412
c) Stade Rataria 417
d) Stade Velella 424

Chapitre 2. — Etude du développement postembryonnaire de la Porpite 438

PARTIE GÉNÉRALE

Chapitre 1. — Conceptions morphologiques sur la Velelle.
1) Théorie médusomorphe de Haeckel 440
2) Théorie méduso-polypomorphe de Woltereck 444
3) Théorie polypomorphe des Chondrophorides 446
La larve Actinula des Tubulariides 446
Comparaison de l'Actinula avec la Tubulaire adulte.. 449
Comparaison de la Velelle avec un polype..... 451

Chapitre 2. — Théorie polypomorphe des Siphonophores.
A) Type morphologique des Siphonophores..... 456
B) Classification des Siphonophores 459
C) Développement des Siphonophores : la Siphonula 461
D) Comparaison entre Siphonula, Actinula et Ratarula... 463

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 469

Index bibliographique 470
Explication des figures du texte 472
Abréviations employées dans les figures des planches 474
Explication des planches 476

Recherches sur l'anatomie et le développement de *Velella spirans* Forsk

PAR

E. LELOUP

Assistant de Zoologie à l'Université de Liége

(Planches X, XI, XII et 6 figures dans le texte)

INTRODUCTION

1. — Le problème morphologique des Siphonophores

Dans son important mémoire de 1888, E. HAECKEL admet une origine diphylétique pour les Siphonophores. Il reconnaît dans la larve du Siphonophore une simple méduse qui se rencontre sous la forme d'une Disconula ou d'une Siphonula. D'une part, la Disconula donne naissance aux Porpitides et aux Velellides (les Disconanthes), d'autre part, la Siphonula constitue le point de départ de tous les autres Siphonophores (Siphonanthes) . Plusieurs auteurs, et notamment C. CHUN (1889), se sont élevés contre cette manière de voir. Ils regrettent de ne rien savoir du développement embryonnaire des Porpitides et des Velellides et cependant, ils refusent, à priori, de reconnaître la distinction entre Siphonanthes et Disconanthes. Dans le même état d'esprit, M. BEDOT (1894) décrit erronément un organisme qui lui paraît être une toute jeune larve de Velelle. R. WOLTERECK (1904) a montré la confusion de BEDOT, en décrivant le plus jeune stade connu de la Velelle, la Conaria ; seulement, il ne tire, de son travail, aucune conclusion sur la relation des Velelles avec les autres Siphonophores.

Aussi, à l'heure actuelle, de nombreux travaux ont porté à notre connaissance le développement des Siphonophores autres que les Velellides et les Porpitides. L'embryogenèse de ces animaux est en grande partie élucidée. Par contre, on ignore les stades embryonnaires de la Porpite.

De plus, jusque dans ces dernières années, la biologie de la Velelle était fort énigmatique.

A l'état adulte, la Velelle flotte à la surface de la mer et dérive sous l'influence du vent et des courants. Elle se trouve en troupes souvent innombrables dans les mers chaudes. Normalement la Velelle appartient à la faune des régions marines balayées par les vents alizés ; elle est aussi très fréquente dans la Méditerrannée. Elle ne remonte vers le Nord qu'accidentellement, après de fortes tempêtes (R. GRANT, 1833).

Sa reproduction est inconnue. On sait que de l'animal adulte se détachent des méduses, encore immatures, qui ont reçu le nom de *Chrysomitra*. Elles sont unisexuées, la méduse femelle produit 4 œufs dont un seul se développe (E. METCHNIKOFF, 1885). On ne connaît pas les premiers stades du développement, car la transformation de l'œuf produit par la Chrysomitra n'a jamais été observée.

Lorsque la Velelle réapparaît à la surface, elle est déjà reconnaissable et son organisation définitive se trouve complètement élaborée. De semblables Velelles, mesurant de 2 à 5 mm., ont été appelées Rataires. Prises pour de jeunes Porpites par PAGENSTECHER (1863) et A. AGASSIZ, (1883), elles ont été déterminées avec certitude comme Velelles par les auteurs ultérieurs. La larve doit certainement vivre et se développer longuement pour atteindre la forme Rataria. C'est à WOLTERECK (1904) que revient le mérite d'avoir trouvé les stades plus jeunes qu'il a dénommés Conaria et d'avoir constaté que leur habitat normal est la profondeur. WOLTERECK les a pêchés en dehors de Villefranche par des profondeurs de 600, 800 et 1000 mètres.

On peut se représenter le cycle biologique de la Velelle de la manière suivante. Les innombrables essaims de

Velelles qui sont emportés passivement par le vent et les courants à la surface de la mer donnent naissance à une quantité prodigieuse de petites méduses Chrysomitra qui gagnent la profondeur. Parmi elles, celles qui sont nées dans des régions côtières, et qui dans leur descente, touchent le fond sur le plateau continental sont vraisemblablement vouées à la destruction. Par contre, celles qui sont nées au large donnent naissance à des larves qui se développent en Conaria dont l'existence est bathypélagique. Lorsque le flotteur est développé et que la larve a sécrété le gaz qui distend le pneumatocyste, elle remonte vers la surface où elle apparaît sous la forme Rataria. Cette biologie dont les traits principaux ont été fixés par WOLTERECK fait que les Velelles sont essentiellement des organismes de haute mer.

2. — Origine du matériel de Velelles

Nous avons pu confirmer les constatations biologiques de WOLTERECK par nos observations à Villefranche-sur-Mer, pendant un séjour fait à cette station, grâce à un subside du Patrimoine de l'Université de Liége.

Cette baie est fameuse parmi les zoologistes pour l'abondance des formes pélagiques qui s'y rencontrent à la surface. Nous pensons qu'on n'a pas suffisamment expliqué la raison de cette richesse qui ne se constate pas à Monaco et à Nice. Comme elle a guidé notre choix du lieu d'exécution de nos recherches zoologiques, il nous sera permis d'insister sur les conditions toutes particulières que présente Villefranche-sur-Mer pour l'étude des formes bathypélagiques ; en même temps, nous expliquerons l'origine de notre matériel.

Si l'on examine une carte bathymétrique de la Méditerranée, de préférence la belle carte des environs de Monaco et de Nice éditée par l'Institut Océanographique (1), on

(1) CHEVALIER, M. A. Etude bathylithologique des côtes de la Méditerranée d'Antibes à Menton. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, tome VII, 1917.

constate ce fait absolument remarquable, qu'à la Côte d'Azur, l'isobathe de 1000 mètres se rapproche considérablement du continent. Au large du Cap Ferrat, cette courbe est éloignée d'un peu plus d'un kilomètre et on trouve immédiatement en dehors de Villefranche l'isobathe de 800 mètres passant à moins de 600 mètres de la côte. Ces courbes de niveau s'écartent d'ailleurs rapidement du littoral, tant vers l'est, vers Monaco et l'Italie que vers Nice et le Golfe du Lion. Villefranche-sur-Mer est situé justement en face du point où les profondeurs de la Méditerranée sont les plus rapprochées du littoral. A cet endroit, la falaise abrupte de la Corniche se prolonge sous les flots par une falaise tout aussi prononcée. La baie de Villefranche s'ouvre dans cette paroi, comme une vasque, par des profondeurs de 200 mètres. Ces conditions sont exceptionnelles. On trouverait difficilement une semblable situation dans un autre point de l'Europe.

De pareilles circonstances géographiques ont sur la distribution des animaux pélagiques une influence remarquable. Contre la paroi abrupte de la descente continentale, les courants marins profonds produisent une circulation verticale. Des organismes bathypélagiques flottant passivement sont arrachés à leur niveau naturel et amenés dans des couches supérieures. Ce phénomène se produit surtout pendant la période nocturne, lorsque l'organisme n'est pas conduit par son phototropisme à compenser l'effet dû au courant.

A la faveur de cet entraînement, la baie de Villefranche se remplit pendant la nuit d'une foule d'organismes pélagiques. Aux premières heures du jour, il nous a été possible de récolter à la surface un nombre considérable d'exemplaires superbes de Pterotrachea, Carinaria, Atlanta, Pelagia, Rhizostoma, Céphalopodes, Appendiculaires, Pyrosomes, Salpes, Doliolum, Velelles, Siphonophores variés et une foule de larves d'animaux bathypélagiques, que l'on chercherait vainement en pareil nombre, au large. En effet, par un

mécanisme facilement constatable, le courant accumule les objets passivement transportés dans les zônes de friction. La côte, le fond de la baie constituent par excellence une zône semblable. C'est sur cette observation qu'a été basée notre série de pêches pélagiques. Nous trainions nos filets de soie à des profondeurs variables dans la baie pour y récolter, le matin, les organismes apportés par le courant. En fait, une bonne partie de ces animaux n'étaient pas dans leur niveau naturel. Des expériences faites en dehors du Cap Ferrat, grâce à la complaisance de M. le docteur RICHARD nous ont fait voir que, pour prendre les mêmes formes, il convenait de descendre les engins à une profondeur plus considérable.

Par cette méthode, nous avons, entre autres formes intéressantes, récolté un bon nombre de jeunes stades de Velelles. Cette série débute par des Conaria. Les stades plus jeunes nous ont fait défaut, probablement à cause de l'époque de nos expériences.

M. le professeur DAMAS a attiré notre attention sur l'intérêt que présenterait l'étude suivie de ces larves, d'une part pour la compréhension de l'anatomie de la Velelle et d'autre part pour la position des Chondrophorides parmi les Siphonophores. Cette étude, effectuée au Laboratoire de zoologie de Liége, nous a conduit aux résultats consignés dans ce mémoire.

Avant de terminer cette introduction, nous nous faisons un devoir d'exprimer notre gratitude aux personnes qui ont rendu possibles nos recherches. D'abord, à la Commission du Patrimoine universitaire, ensuite à MM. le docteur RICHARD, Directeur de l'Institut Océanographique de Monaco, DAVYDOFF, Directeur de la Station Biologique de Villefranche-sur-Mer et TRÉGOUBOFF, son Assistant.

Et surtout, nous tenons à remercier M. DAMAS, professeur à l'Université de Liége, pour les conseils désintéressés qu'il n'a cessé de nous prodiguer pendant l'exécution de ce travail.

PARTIE DESCRIPTIVE

Chapitre 1. — Etude du développement post-embryonnaire et de l'anatomie de la Velelle

Historique des recherches sur le genre Velella

Forskal (1775) pendant un voyage en Egypte recueillit dans le voisinage du Cap Martin entre Monaco et Menton des exemplaires de l'espèce dont nous nous occupons. Il les rangea parmi les Holothuries et les dénomma *Holothuria Spirans*. A part quelques changements d'expression, la description qu'il en donne s'applique parfaitement à notre espèce.

Lamarck (1716) les détermina comme *Velella limbosa* et de Chamisso (1821) les rattachant aux Porpites, réunit ces deux formes sous le nom de Chondrophorides, rappelant ainsi la présence d'un squelette d'apparence cartilagineuse. C'est Eschsoltz (1829) qui leur a donné leur nom spécifique : *Velella Spirans*. Comme Forskal, il reconnut comme jeunes velelles, les individus de petite taille et en fit un genre particulier, le genre Rataria qu'il plaça avec les Velelles et les Porpites. Dans la suite, le genre Velelle bien caractérisé fut l'objet de recherches anatomiques de la part de nombreux auteurs. Costa (1841) et Lesson (1843) donnèrent sur l'organisation du système gastro-vasculaire des précisions en rapport avec les moyens d'investigation de leur époque. Della Chiaje (1841) reconnut le premier la communication entre les chambres du pneumatocyste et la présence de groupes de gonophores sur certains appendices de la face inférieure de la Velelle. Hollard (1845)

attira l'attention sur la constitution de la crête chitineuse composée de deux feuillets accolés. KROHN (1848) signala la présence des tubes aérifères et confirma pleinement les idées de DELLA CHIAJE et de HOLLARD sur la constitution de l'organe central appelé foie par DELLA CHIAJE. LEUCKART (1853) signala les poches glandulaires du limbe, découverte confirmée par VOGT (1854) qui contribua grandement à la description détaillée de la Velelle. GEGENBAUR (1857) établit la formation, par les blastozoïdes, de méduses qu'il dénomma *Chrysomitra* et dont METCHNIKOFF (1885) donna une étude plus approfondie. KOELLIKER (1858) découvrit la présence des stigmas. HUXLEY (1859) donna de la Velelle une description détaillée. PAGENSTECHER (1863) se basant sur l'absence de crêtes chitineuses chez les jeunes stades de Velelles ou Rataria, les rattacha aux Porpites : fait que CHUN (1881) démontra comme erroné. AGASSIZ (1863) décrivit merveilleusement la coloration des différentes parties de la Velelle. Dans son rapport sur les Siphonophores de l'expédition du Challenger, HAECKEL (1888) distingue comme genres séparés : *Rataria*, *Velella*, *Armenista*, trois stades évolutifs d'un même genre, Velella. Par la suite, différents auteurs : CHUN, BEDOT, SCHNEIDER, dans de nombreux travaux, ont donné des renseignements précieux pour la connaissance de l'histologie de la Velelle. Enfin en 1904, WOLTERECK a décrit la Conaria, la plus jeune larve de Velelle qui ait été pêchée à l'heure actuelle.

Comme on peut le constater à la suite de cet exposé historique, c'est surtout la Velelle adulte qui constitua l'objet d'une étude approfondie. Aussi, préoccupés par les rapprochements que leur théorie personnelle sur la classification des Siphonophores leur imposait, les auteurs ont émis bon nombre d'hypothèses sur l'origine probable et les relations devant exister entre les différentes parties constitutives de la Velelle. A l'heure actuelle, aucune étude ne se base sur l'examen comparatif d'une série évolutive de stades depuis la Conaria jusqu'à la Velelle adulte.

Dans les chapitres suivants, nous exposerons le résultat de nos recherches objectives sur ce sujet.

a) Stade Conaria

Dans les jeunes stades, la larve transparente (fig. 5) a la forme d'une vésicule à peu près sphérique, d'un millimètre de diamètre, aplatie aux deux pôles. Chez des individus plus âgés, l'axe des pôles s'allonge et acquiert une dimension plus considérable que l'axe équatorial. La Conaria présente à son pôle supérieur un épaississement annulaire. La face inférieure de cet épaississement sert de lieu de fixation à la base d'un cône d'une couleur rouge-vif caractéristique. Ce cône pend dans la cavité de la vésicule et son sommet dirigé vers le pôle inférieur dépasse l'équateur ; mais, à mesure que la larve grandit, ce cône diminue progressivement d'importance. Au pôle inférieur, on remarque un disque plus foncé : c'est au centre de ce disque que se perforera plus tard la bouche centrale de l'animal, mettant l'extérieur en communication avec la cavité de la vésicule, qui constitue l'ébauche du *polype central* ou *gastrozoïde principal*. Nous pourrons par conséquent appeler le pôle inférieur, *pôle oral*, le pôle supérieur, *pôle aboral* et l'axe des pôles, *l'axe oro-aboral*.

Pour comprendre une telle larve, il faut étudier une coupe méridienne passant par l'axe oro-aboral et compléter cette étude par l'examen de coupes de plus en plus tangentielles. Une telle coupe (fig. 1) se compose de deux parties nettement distinctes : une inférieure et une supérieure.

a) **La partie inférieure** nous montre une paroi, *la paroi de la vésicule* entourant une vaste cavité centrale : *cavité du gastrozoïde*, ou *cavité de la vésicule*. Cette paroi comprend, comme chez tous les Hydrozoaires, deux feuillets épithéliaux, l'ectoderme et l'endoderme, séparés par une lamelle sans structure, la mésoglée. Ce sont d'ailleurs les seuls tissus que nous retrouvons chez l'adulte. Les cellules polyédriques qui les constituent (fig. 5), très larges à l'équateur, diminuent de dimension en avançant vers les pôles. Le protoplasme cellulaire, surtout l'endodermique, réduit à de minces travées, délimite des vacuoles larges, vides

de leur contenu et renferme des gouttelettes d'huile ou des grains fortement pigmentés, rouge-vif. On comprend aisément que, par osmose, l'eau traverse ces fines membranes et la présence d'innombrables vacuoles explique la densité faible des larves, diminuée encore par le poids spécifique de l'huile. Très minces, pavimenteuses, séparées par une lame mésogléenne ténue, les couches cellulaires tapissent la vésicule. Elles changent d'aspect au niveau du disque oral : à cet endroit, les cellules deviennent prismatiques, le protoplasme plus dense, et l'importance des vacuoles diminue.

b) **La partie supérieure** est de dimension plus réduite que la précédente. Elle présente déjà une grande complication par suite de plissements et de proliférations affectant les deux feuillets. Il y a donc lieu d'étudier séparément les formations ectodermiques et les formations endodermiques.

1. *Ectoderme.* — Il donne lieu à deux poussées différentes dont la plus considérable donne naissance au *flotteur* ou *pneumatocyste*.

a) Au pôle aboral, l'ectoderme s'épaissit considérablement. Cette transformation se fait assez brusquement : de pavimenteux, l'ectoderme devient prismatique, montre de nombreux noyaux et se garnit de nématocystes ovoïdes. Il se réfléchit, sans changer de caractère, autour de l'orifice aboral et délimite une cavité d'abord tubulaire puis élargie vers le bas. L'ensemble affecte donc la forme d'une coupe renversée à laquelle on peut distinguer un pied et un calice. Cette cavité constitue l'ébauche du pneumatocyste dont le revêtement chitineux apparaît dès ce stade.

Il représente une sécrétion ectodermique ou mieux une cuticule. Dans notre dessin, le flotteur est décollé de la paroi ectodermique et ses feuillets concentriques sont ramassés en une formation centrale dont la section a la forme d'un Y renversé.

D'autres échantillons nous ont fait voir que l'orifice

aboral, à ce stade, est en fait plus étroit et complètement fermé par la chitine. Le flotteur est clos.

L'ectoderme est moulé sur la chitine ; mais, tandis que le pied de la coupe et son enveloppe externe ont une paroi épaisse, le feuillet inférieur, tapissant l'intérieur de la coupe, est fort aplati. A l'endroit où la paroi ectodermique de cette cupule aborale s'infléchit dans le plancher, se trouve un épaississement ectodermique annulaire. C'est contre cet anneau ectodermique que s'arrête la chitine. On conçoit aisément qu'à un stade précédent, la poussée ectodermique aborale n'existait pas et que, par conséquent, l'épaississement annulaire ectodermique se trouvait à la périphérie d'un épatement aboral de la larve. Seulement, une poussée ectodermique, concentrique à cet anneau, va le surplomber et sa paroi interne, s'invaginant à mesure que s'accroît l'externe, l'ectoderme épaissi se trouve entraîné à l'intérieur de l'invagination. Nous appellerons la paroi interne : *pneumatophore*. Cette portion spéciale de l'ectoderme sécrète une lamelle chitineuse qui, partant du pore aboral, se rend à l'anneau d'ectoderme épaissi.

Ce processus a amené l'apparition d'une cavité close, première ébauche du pneumatocyste, entre la cupule chitineuse et le plancher épithélial.

b) La seconde formation ectodermique se présente dans le dessin comme deux poussées qui s'engagent dans l'endoderme de la vésicule. L'examen de la série des coupes (fig. 8, 9, 10, 11, 15) prouve que cette formation est continue et constitue par conséquent à la voûte de la larve une sorte d'infundibulum ouvert vers le haut. Cette masse ectodermique est formée d'éléments prenant fortement la couleur, c'est un *bourrelet nématoblastique* interne. Dans notre dessin, ce bourrelet est, d'un côté, indépendant de l'ectoderme ; de l'autre côté, il s'y relie. Ces différences sont dues au fait que la poussée ectodermique ne s'opère pas suivant une ligne continue : elle est locale. Nous avons tenu à réunir dans une même image (fig. 1) les deux aspects

que peuvent présenter l'étude des coupes radiaires de la larve. Nous devons remettre à plus tard l'examen du nombre de ces poussées : car pour cela, il est indispensable de connaître au préalable les principales formations endodermiques.

2. *Endoderme.* — L'endoderme tapissant la cavité du gastrozoïde central est mince et aplati. Il passe directement à un épithélium épais, à la base du cône, dont il forme le revêtement externe (*endoderme externe du cône*), partie supérieure de l'*endoderme du gastrozoïde :* il délimite, ainsi, une vaste cavité close de toutes parts, *cavité de la vésicule* ou *du gastrozoïde.* L'endoderme se retrouve ensuite au-delà de la mésoglée du cône (*endoderme interne du cône*), qui est creusé d'une cavité centrale peu étendue dans le sens vertical, *cavité du cône.* Cet espace se répand horizontalement sous le flotteur et tandis que sa paroi inférieure est constituée d'une masse de grandes cellules vésiculeuses, la paroi supérieure est plate.

a) Vers les angles, ce tissu endodermique central envoie des prolongements qui s'insinuent entre la masse nématoblastique et l'ectoderme du flotteur. Dans notre figure (fig. 1) nous avons également présenté les deux aspects que peuvent offrir les coupes radiaires à ce niveau. D'un côté la continuité est faite par un tissu plein et de l'autre, par un vrai canal dont la cavité prolonge la cavité centrale du cône. Nous établirons plus loin le nombre de ces canaux. L'endoderme remonte ensuite vers le pôle apical et s'incurve pour envelopper le flotteur, la continuité de l'endoderme du cône avec l'endoderme du flotteur est établie dans la moitié gauche de la figure. Ce canal endodermique est sectionné dans sa longueur, il se poursuit jusqu'à une dilatation terminale. Celle-ci, ainsi que la partie distale du canal, sont rendues virtuelles par accolement des parois latérales endodermiques. Nous appellerons *canal radiaire*, la prolongation apicale de la cavité du cône. L'endoderme de ce canal radiaire est continu avec l'endoderme de la cavité du gastrozoïde au point où les canaux endodermiques

se détachent de la cavité du cône et se réfléchissent autour du flotteur, c'est-à-dire entre l'ectoderme et la masse nématoblastique (fig. 14).

Une formation endodermique est figurée dans la moitié droite du flotteur (fig. 1), mais elle est séparée des bords du cône. Elle entoure la dilatation terminale ici réelle du canal radiaire et l'examen des coupes prouve que cette dilatation constitue un *canal circulaire*, entourant le pied de la coupe du flotteur. D'autre part, le canal circulaire est séparé de l'endoderme du cône par l'ectoderme du pneumatophore qui s'applique contre l'ectoderme externe de la larve. Il est important de signaler qu'à cet endroit il n'existe pas de paroi endodermique continue.

b) Reste à signaler les deux saillies qui terminent la cupule endodermique aborale : l'une est un anneau plein, horizontal, une sorte de bourrelet qui enserre le pied du flotteur, l'autre est un anneau également plein, vertical, qui couronne comme une crête le canal circulaire. Nous prouverons, par examen des stades ultérieurs, que le bourrelet horizontal se retrouve dans le *limbe* de la Velelle, tandis que le soulèvement formé par le bourrelet vertical répond à la *collerette*.

3. *Mésoglée*. — La couche intermédiaire mésogléenne demeure partout très mince. On la retrouve partout entre les formations ectodermiques et endodermiques. Mais de plus, il convient de signaler que la mésoglée sépare deux formations de même nom et de même origine en plusieurs endroits. Ainsi, dans le cône, les deux feuillets endodermiques externe et interne sont séparés par une mince lamelle mésogléenne. De même, à la base du flotteur, l'ectoderme externe et l'ectoderme du flotteur ne sont séparés que par la mésoglée au point où fait défaut le canal radiaire endodermique.

Pour compléter l'analyse de la Conaria, il nous faut reprendre l'étude des formations signalées plus haut, à savoir :

1. La couche nématoblastique et ses relations avec l'ectoderme superficiel.

2. Le nombre des canaux radiaires et leurs relations avec la cavité du cône.

3. Le nombre des communications endodermiques entre le gastrozoïde et la base des canaux radiaires.

4. La structure de l'endoderme de la collerette.

Pour cela l'examen comparatif de coupes parallèles au plan méridien et de coupes transversales est indispensable. Nous décrirons chacune des coupes figurées, dans notre explication des planches, nous bornant ici à énumérer les points qu'elles démontrent.

1. *Couche nématoblastique.* — Insinuée entre les deux feuillets endodermiques externe et interne du cône, la masse des nématoblastes d'origine ectodermique forme dans son ensemble un entonnoir ouvert vers le haut (fig. 15). Cette formation est constituée de cnidoblastes arrondis, serrés les uns contre les autres, dans lesquels se développent des nématocystes. A ce stade, peu de vésicules sont complètement formées. Le tout est un organe massif.

En huit points interradiairement disposés, la base supérieure de cet entonnoir entre en contact avec l'ectoderme superficiel. A ces endroits, une perforation locale très minime permet la continuité des formations ectodermiques. Ce point est représenté dans notre figure 1, à droite.

2. *Canaux radiaires.* — Les prolongations endodermiques creuses qui partent de la cavité du cône entourant le flotteur pour se jeter dans le canal circulaire sont également au nombre de huit. Les canaux radiaires alternent avec les points de soudure ectodermiques ; c'est pourquoi, dans la figure 1, le canal radiaire de gauche a été figuré, tandis que la continuité de l'ectoderme pariétal avec la couche nématoblastique, est visible à droite. Ces canaux n'ont d'ailleurs pas tous le même diamètre. Ceci résulte notamment de l'examen de coupes perpendiculaires à l'axe oro-aboral (fig. 13). Ils sont de deux ordres, plus larges et plus étroits, alternant régulièrement entre eux. D'ailleurs, la section

de la toute jeune Conaria est strictement circulaire, mais, la larve plus âgée présente déjà la forme elliptique si accusée chez l'adulte. Deux des canaux les plus larges coïncident avec le grand axe de la larve, deux autres de même diamètre répondent au petit axe, Quant aux quatre canaux disposés dans des plans interradiaires, ils sont plus étroits.

3. *Nombre de communications endodermiques entre le gastrozoïde et la base des canaux radiaires.* — Ces communications ont une importance particulière pour la compréhension de la Conaria par ce qu'elles établissent la continuité des formations endodermiques (fig. 14). Elles sont au nombre de huit et situées à la base des canaux radiaires. En dehors de ces points strictement définis, les couches endodermiques du gastrozoïde et du cône sont complètement indépendantes et séparées par la mésoglée. Nous ferons remarquer que ces soudures ne sont pas perforées de sorte que, dans la Conaria, les cavités endodermiques aborales sont indépendantes de la cavité du gastrozoïde.

4. *Structure de l'endoderme de la collerette.* — La crête verticale dressée sur le canal circulaire entoure d'une manière continue l'orifice aboral de la Conaria. Sur la coupe méridienne (fig. 1 et fig. 10), cette crête apparaît comme une rangée de cellules empilées. Dans les coupes perpendiculaires à l'axe oro-aboral (fig. 12) elle offre également l'aspect d'une rangée cellulaire continue. Mais cette bande est divisée par la mésoglée en autant de logettes qu'il y a de cellules. En d'autres termes, la collerette est formée d'un nombre considérable de petites loges indépendantes, occupées chacune par une rangée cellulaire. Ces loges sont fermées à leur extrémité supérieure et ouvertes vers la base où la colonne cellulaire se continue dans l'endoderme du canal circulaire.

En résumé, la Conaria offre déjà une complexité surprenante. Les diverses parties de la Velelle adulte y sont indiquées, le développement ultérieur consistera en une expansion des organes et une complication de plus en plus

grande des cavités. Il y a d'autant plus de raisons de fixer exactement le point de départ. La Conaria est un Polype dont la partie inférieure conserve la simplicité primitive. Mais sa portion aborale subit une série de différenciations provenant de poussées antagonistes des feuillets épithéliaux.

1. Une invagination aborale donne naissance au flotteur.

2. En huit points interradiaires, l'ectoderme superficiel prolifère vers l'intérieur en refoulant l'endoderme. Ces bourgeons se soudent par leur extrémité pour former dans l'endoderme une couche ectodermique continue qui est la masse nématoblastique.

3. Suivant les huit rayons principaux, l'endoderme du gastrozoïde s'avance en sens inverse de cette poussée ectodermique et donne naissance à l'endoderme interne du cône qui se creuse d'une cavité actuellement indépendante.

4. Des mêmes points partent huit diverticules endodermiques qui soulèvent la partie aborale de la larve ; ce sont les huit canaux radiaires qui se réunissent à leur extrémité pour former le canal circulaire.

Par ces huit canaux, s'exprime le plus clairement la symétrie d'abord octo-radiaire de la Velelle. Ces canaux radiaires sont de deux ordres : quatre plus larges alternent avec quatre plus étroits.

5. Les formations endodermiques se complètent par deux crêtes, verticale et horizontale, qui représentent les formations endodermiques de la collerette et du limbe.

Nous n'avons pas voulu interrompre la description de la Conaria par une discussion des données bibliographiques. Ce stade a été reconnu et figuré en premier lieu par WOLTERECK (1904) auquel est dû le nom de la Conaria. BEDOT (1894) croyait avoir décrit une larve de Velelle. Seulement WOLTERECK (1904) fait remarquer à juste titre que la description et la figure qu'il en donne permettent de considérer l'objet décrit comme un blastozoïde isolé.

Les figures qui accompagnent le travail et description anatomique de WOLTERECK sont exactes et à peu près

complètes. Mais la présentation en est influencée par des interprétations théoriques qu'il convient de laisser de côté en ce moment. Ainsi s'explique sans doute que, contrairement à toute habitude, WOLTERECK considère comme pôle supérieur le pôle oral de la Conaria et inférieur, le pôle où se creuse le flotteur. C'est pour la même raison qu'il renverse les images dans ses planches.

En un point nous élèverons un doute sérieux sur ses observations. WOLTERECK affirme l'existence de tentacules larvaires transitoires, portés au pôle aboral par le canal circulaire. Ils diffèrent des tentacules définitifs creux par un axe endodermique plein et par leur position. L'existence de ces tentacules est justifiée par sa figure 5, pl. 18. Elle montre deux soulèvements au voisinage immédiat du pore apical. L'existence de ces tentacules provisoires nous paraît fort problématique et nous pensons que les soulèvements figurés représentent le bord de la collerette dont l'endoderme est constitué par une colonne cellulaire.

b) Stade Ratarula

Le développement de la Conaria en Velelle est parfaitement continu et progressif. Nous croyons cependant utile pour la clarté de notre exposé d'y distinguer des stades définis. Il nous sera aisé de constater que les genres *Rataria*, *Velella*, *Armenista*, créés par E. HAECKEL (1888) pour classer les Velellides ne constituent que les différents stades de l'évolution d'un seul et même genre : *Velella*.

Les plus jeunes Velelles que l'on trouve à la surface de l'eau ont été désignées par HAECKEL (1888) sous le nom de Ratarula. Nous emploierons ce terme pour désigner la jeune Velelle, au moment de l'apparition de tentacules. La bilatéralité n'est pas encore évidente extérieurement et la crête de la voile n'est pas encore indiquée. Nous en figurons deux exemplaires d'âge différent (fig. 6 et 7). Comparés à la Conaria ils montrent nettement que les changements les plus importants intéressent la région apicale. La vésicule inférieure représentant le corps du

gastrozoïde primaire perd peu à peu de son ampleur, tandis que les organes accumulés autour du pôle aboral se déploient progressivement.

Les changements sont dus à l'expansion du flotteur qui devient globuleux. Par cette modification, l'anneau circulaire représentant le bord de la collerette est rejeté vers l'extérieur et, sous sa saillie encore faible, apparaissent les premiers tentacules.

Les tentacules primaires sont au nombre de six et non de huit. Dans la Conaria, la structure est établie suivant un plan octoradiaire régulier. A partir de ce moment, s'indiquera de plus en plus la prédominance d'un plan qui aboutit chez l'adulte à donner à l'animal une forme elliptique et une symétrie bilatérale bien marquée. Il devient donc utile de distinguer les *axes* et les *plans* de l'animal. Quand on examine la Conaria et la Ratarula suivant l'axe oro-aboral, les organes se projettent sur un plan transversal en formant une rose des vents. Nous désignerons chacune des extrémités des rayons par les lettres conventionnelles (fig. 1*a* et 1*b* dans le texte). Les tentacules primaires manquants répondent aux rayons N et S. Les autres sont disposés à droite de ce plan qui répond à l'allongement principal de la Velelle. Leur ordre d'apparition suit une loi qui s'exprime comme suit :

1. N. E.-S.W. — 2. S.E.-N.W. — 3. E.-W.

Si l'on compare les figures 1 et 2, représentant des coupes méridiennes de la Conaria et de la Ratarula, on se rend compte des changements intervenus dans l'anatomie interne.

Les principales modifications sont :

1. L'expansion du pneumatocyste.
2. La formation du limbe et de la collerette.
3. L'apparition des tentacules.
4. La transformation du cône.
5. L'apparition de l'orifice buccal.

1. *Expansion du pneumatocyste.* — La forme du pneumatocyste s'est considérablement modifiée. D'une part, la partie antérieurement désignée comme pied (fig. 1) diminue de hauteur et tend à disparaître. Le bouchon chitineux

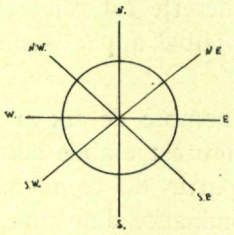


Fig. 1a

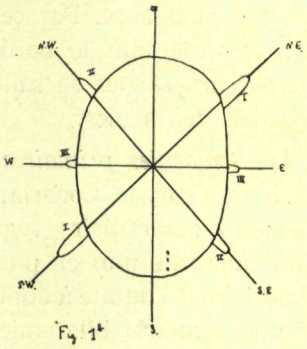


Fig. 1b

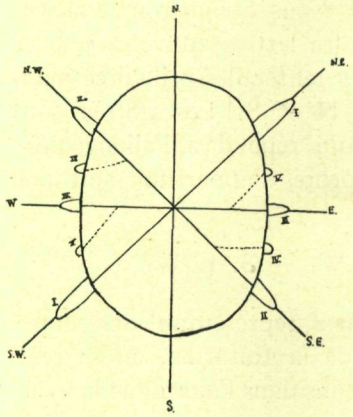


Fig. 1c

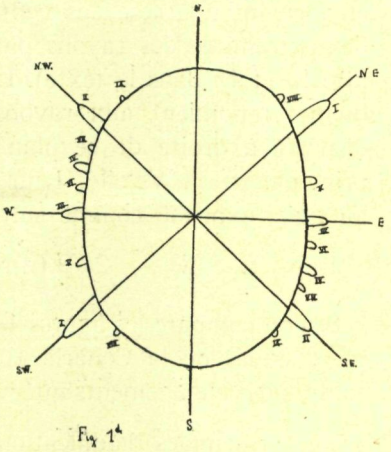


Fig. 1d

qui ferme le pore aboral s'est transformé en une plaque horizontale. On le retrouve encore légèrement indiqué dans notre figure 2. Il s'atténuera considérablement dans la suite.

D'autre part, la cavité s'est considérablement amplifiée,

résultat de l'étalement du limbe et de la collerette. Le pneumatocyste forme une cavité en entonnoir étalé, peu élevée, surtout développée dans le sens horizontal. Le revêtement chitineux du pneumatocyste est encore incomplet : il tapisse toute la face supérieure de l'organe et s'arrête au point où le plafond de l'ectoderme pneumatophoral se replie dans le plancher. A ce niveau, le bord aminci du pneumatocyste s'arrête contre un bourrelet circulaire d'ectoderme épaissi.

2. *Formation du limbe et de la collerette.* — Par suite de l'extension du pneumatocyste, les ébauches rassemblées autour de son orifice externe se déploient. Les deux crêtes peu saillantes, horizontale et verticale, qui bordent le canal circulaire de la Conaria s'accusent fortement. Elles se transforment respectivement dans le *limbe* et la *collerette.*

Les colonnes cellulaires pleines constituant leur axe endodermique se creusent (fig. 17). Chaque colonne était formée par une série unique de cellules empilées ; ces cellules se multiplient et se disposent au nombre de quatre autour d'une cavité centrale. De cette façon, il se forme autant de canaux endodermiques que de colonnes cellulaires. Ces canaux chevauchent le pneumatocyste et convergent radiairement vers le pore apical. Il faut retenir que ces canaux se forment d'abord au niveau de la collerette et qu'ils remontent ensuite vers le pôle aboral.

Toutefois, dans la collerette, le cloisonnement n'atteint pas la dernière rangée cellulaire. Celle-ci constitue un anneau endodermique continu qui subit la même multiplication et le même creusement. Il donne naissance le long du bord de la collerette à un *canal marginal* (*de la collerette*) continu dans lequel tous les canaux limbaires s'ouvrent par leur extrémité inférieure. Autour du pore aboral, le même processus amène la formation d'un canal circulaire endodermique où les canaux limbaires débouchent par leur extrémité supérieure : c'est le *canal aboral.*

Le long de la périphérie de la collerette, on remarque une bande d'ectoderme épaissi ; nous reviendrons plus loin

sur cette formation. Le canal circulaire, par suite de l'expansion du limbe et du rejet de la collerette vers la périphérie, se trouve reporté à l'extérieur du pneumatocyste. Il conserve la disposition d'un canal continu, circulaire. Notre dessin figure 2, ne montre aucune communication directe de ce canal circulaire avec les canaux de la collerette et du limbe. Dans l'espace relativement court qui sépare ces formations, l'ectoderme externe n'est séparé de l'ectoderme du pneumatocyste que par la mésoglée. Cette région ou *couronne sous-limbaire* destinée à prendre un développement plus considérable est dépourvue d'endoderme sauf en deux points.

En effet, au niveau des canaux radiaires N. et S., le canal circulaire envoie deux canaux vers le pôle aboral suivant un axe N.N.E.-S.S.W. *Ces canaux ascendants* (fig. 18 et 19), déprimant le pneumatophore, débouchent par leur extrémité supérieure dans un canal du limbe : ils établissent ainsi la relation entre le canal circulaire et le canal marginal de la collerette.

3. C'est exactement au niveau du canal circulaire que se forment les *tentacules*. L'un d'entre eux est représenté à droite de la figure 2 : celle-ci, par conséquent, n'est pas orientée N.S. Cette image prouve qu'au niveau du tentacule le canal circulaire est élargi et surmonté d'un épaississement ectodermique où se trouvent déjà quelques nématocystes. Les six tentacules dont la position a été fixée plus haut répondent aux extrémités des six canaux radiaires N.E., S.W., S.E., N.W., E, W. Nous appellerons dorénavant le canal circulaire qui suit la base des tentacules, *le canal basal*.

4. *Transformations du cône.* — Le cône central fortement saillant dans la cavité du gastrozoïde principal au stade Conaria diminue de hauteur et s'étale en un disque de plus en plus large au fur et à mesure que s'indique le limbe. Son axe endodermique se raccourcit. Sa cavité endodermique ou cavité du cône se transforme en une fente horizontale qui se continue radiairement dans les huit canaux radiaires. Elle persistera à la voûte du cône.

La masse nématoblastique n'a pas subi de changement notable et demeure unie à l'ectoderme entre les canaux radiaires.

5. *Modification du gastrozoïde central.* — Quoique conservant son volume, il perd de son importance relative par suite de l'accroissement des formations apicales. Le changement le plus important qui le marque consiste dans l'apparition de l'orifice buccal. La figure 2, montre qu'au pôle inférieur l'endoderme épaissi s'atténue au centre du disque oral. Une perforation s'effectuera plus tard à cet endroit et mettra ainsi la cavité du gastrozoïde principal en relation avec l'extérieur.

c) Stade Rataria

FORSKAL (1775) considérait comme jeunes Velelles des formes larvaires qu'ESCHSCHOLTZ (1829) a nommées Rataria. A. PAGENSTECHER, (1863) et A. AGASSIZ, (1883) les classaient comme jeunes Porpites. Seulement les études ultérieures ont nettement démontré que la Rataria constitue un stade de développement de la Velelle.

Ces organismes présentent une voile assez élevée, une crête chitineuse très peu accusée et un nombre de tentacules déjà conséquent. Mais nous croyons utile de réserver le nom de Rataria à des jeunes Velelles dont la voile légèrement soulevée est encore divisée par le pore aboral fermé. Leur pneumatocyste comprend deux chambres aérifères : la chambre primitive et une deuxième qui se poursuit en huit logettes périphériques. Leurs tentacules peu nombreux sont disposés en un seul cercle (fig. 22).

Les raisons d'ordre pratique qui nous amènent à limiter ainsi la définition du stade Rataria sont les suivantes :

1. La Rataria diffère de la Ratarula par l'apparition de la voile : d'autre part, elle se distingue de la Velelle par la présence de l'interruption apicale, causée par le pore aboral encore existant mais toujours fermé.

2. A la chambre primitive du pneumatocyste de la Ratarula, s'ajoute une seconde qui se subdivise en huit

chambrettes périphériques, à sa partie supérieure. Dans la suite, la formation des chambres suit un processus tout différent et à la symétrie radiaire, encore conservée dans le stade Rataria, se substitue une symétrie bilatérale si caractéristique chez la Velelle adulte.

3. La Ratarula possède six tentacules de premier ordre. Dans la Rataria s'y ajoutent des tentacules secondaires, mais tous ces tentacules restent placés en un seul cercle. Dans la Velelle apparaissent des tentacules plus nombreux. Ils se disposent d'abord en deux, puis en plusieurs cercles. Des blastostyles prennent également naissance.

4. A ces différences anatomiques, nous ajouterons une considération biologique. La Conaria est une forme bathypélagique. Au stade Ratarula commence l'ascension qui amènera la jeune Velelle à la surface de la mer. Mais cette migration n'est guère active tant que le volume de gaz qui gonfle le pneumatocyste n'est pas considérable.

Au stade Rataria le flotteur s'est perfectionné : son enveloppe chitineuse, comme nous le montrerons, plus loin, est complète et largement distendue par le gaz qu'elle contient. Le flotteur entraîne la jeune Velelle vers la surface. Le stade Rataria est donc le moment principal de la migration verticale.

La Rataria a une forme très caractéristique due à la présence du flotteur dilaté qui, en volume, a pris les dimensions du gastrozoïde primaire (fig. 3). Cette ampoule supérieure est entourée par la collerette, tantôt relevée, tantôt abaissée (fig. 22 et 23). Le pneumatocyste montre une symétrie bilatérale déjà nette, accusée par la prédominance du plan N.S. et par le développement de la voile qui forme dans ce plan un léger soulèvement du limbe. Cette crête encore basse est interrompue au sommet par l'orifice du pore aboral, fermé par la chitine du pneumatocyste. Il est utile de rappeler que cet orifice n'est jamais perforé.

Les tentacules sont placés à la limite externe du gastrozoïde. Car, par suite de l'expansion considérable subie par le pneumatocyste, la couronne sous-limbaire s'allonge et

la zône de formation des tentacules s'écarte de la base d'insertion de la collerette. Les tentacules nouveaux naissent dans un ordre défini, comme l'indique la figure 1*c* du texte.

Les changements qui affectent l'organisation interne intéressent le pneumatocyste, le limbe, la collerette, les canaux endodermiques.

1. *Le Pneumatocyste.* — Au stade Ratarula, le flotteur est encore incomplet. La paroi chitineuse ne tapisse que le plafond du flotteur et elle se termine en s'amincissant au niveau du point de réflexion du plafond dans le plancher.

Durant le stade Rataria, la vésicule pneumatocystique se complète. Le plancher pneumatophoral sécrète une couche chitineuse. Finalement la cavité pneumatocystique est entièrement close : ainsi se constitue la *première chambre aérifère* ou *chambre centrale.* En même temps, des soulèvements se marquent sur la paroi chitineuse. Ils siègent dans les huit radius principaux (fig. 22). A ces niveaux, la chitine s'avance vers l'intérieur en formant un pli saillant en forme de faucille. Ce pli est plus élevé vers la base et s'atténue vers le sommet. L'animal grandit, toutes les parties du flotteur s'accroissent, sauf la paroi de la vésicule chitineuse. De cette façon, autour de la base du pneumatocyste, il se produit un décollement de la paroi chitineuse : l'ectoderme formateur de chitine sécrète une nouvelle chambre annulaire ou *deuxième chambre aérifère* (fig. 2*c* du texte). Cette cavité entoure le sommet du cône. Ses bords supérieur et inférieur s'appliquent contre la face latérale de la première chambre aérifère. Mais elle s'étend ensuite vers le pôle aboral. Cette extension se fait uniquement sous les crêtes de soulèvement de la chambre primaire. De sorte que, cette dernière se trouve entourée par huit canaux chitineux qui, à leur base, se réunissent dans la deuxième chambre. Jusqu'à présent, par conséquent, le pneumatocyste a une symétrie octoradiaire à peine modifiée par l'allongement suivant le plan N.S.

Ces modifications supposent nécessairement des changements dans le pneumatophore. Le point où s'arrête la

cuticule chitineuse est signalé par un épaississement de l'ectoderme pneumatophoral. Il siégeait au stade Ratarula à la limite du plafond et du plancher. Cet anneau se rétrécit progressivement et la sécrétion chitineuse intéresse doré-

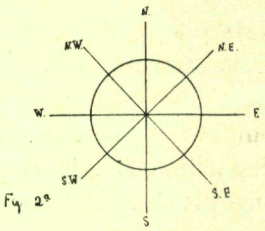


Fig. 2a

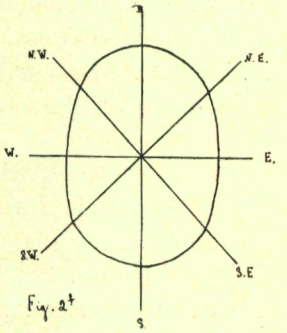


Fig. 2b

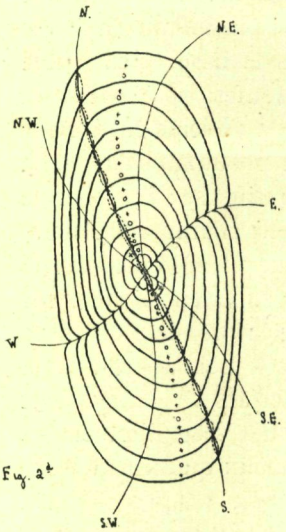


Fig. 2c

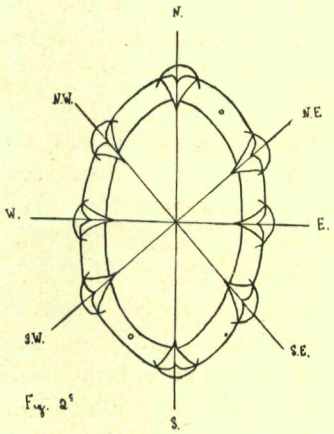


Fig. 2d

navant le plancher du pneumatophore. Lorsque l'anneau s'est fermé, le pneumatocyste est complet.

Toutefois, cette occlusion de l'anneau ectodermique ne se fait pas régulièrement de la périphérie vers le centre,

sinon le reste de cet anneau se retrouverait au sommet du cône. On le retrouve plus tard, divisé en deux anneaux diamétralement opposés, situés dans le secteur N.N.E.-S.S.W. A ces niveaux, lorsque la paroi de la première chambre aérifère se détache, il n'y a pas de sécrétion chitineuse. Ainsi, se forment les deux premiers *pneumatopyles* qui assurent la communication de la chambre primaire avec la chambre secondaire et ses huit diverticules falciformes.

2. *Modifications de la collerette et du limbe.* — Au stade Rataria, la collerette prend une forme elliptique ; ce changement est en relation avec la multiplication des canaux endodermiques qui ne procède pas avec la même rapidité dans tout le pourtour de la larve. Cette multiplication est due à un cloisonnement longitudinal des canaux. Un pli longitudinal de la mésoglée repousse l'endoderme vers l'intérieur du canal (fig. 20). Ces plis apparaissent d'abord vers la périphérie, de sorte que les canaux sont bifurqués à leur extrémité. Dans la suite, le pli peut avancer vers la base de la collerette et remonter sur le limbe. Cette multiplication des canaux est surtout active dans les secteurs E. et W. tandis que dans le plan N.S. le canal demeure toujours indivis. Cela est en relation avec l'inégalité de rapidité de croissance qui va caractériser dorénavant les divers secteurs de la larve. Le plan N.S. cesse de grandir, tandis que les plans E.W. constituent des régions de prolifération rapide. De nouvelle parties s'ajoutant à ce niveau, le limbe devient ovalaire.

Histologiquement, une différenciation se manifeste aussi, à ce stade, dans la collerette. Elle s'indique par un changement de coloration qui caractérise l'extrémité des canaux tant simples, que bifurqués. Nous reviendrons sur ce détail au chapitre consacré à la Velelle.

De plus, l'épaississement ectodermique qui, au stade Ratarula, règne à la périphérie de la collerette, subit des modifications importantes. Il se découpe en autant de petites invaginations cupuliformes qu'il y a de cloisons dans la collerette. Ces logettes ouvertes vers le haut sont

entourées par un prolongement lamellaire de la mésoglée du canal marginal (fig. 20). Ces poches qui constituent une mince bande bleue à la périphérie de la collerette sont les *poches glandulaires* découvertes simultanément par VOGT (1854) et LEUCKART (1854). Pendant la vie, elles sécrètent un mucus clair et visqueux.

3. *Formation de la voile.* — Les modifications principales du limbe portent sur les canaux endodermiques et la formation de la voile. Au stade Ratarula, les canaux du limbe ne sont différenciés qu'à la partie périphérique où ils prolongent les canaux mieux marqués de la collerette. Les vaisseaux endodermiques ont encore une disposition radiaire parfaite et convergent vers le pore aboral. Ils s'y perdent dans une cavité annulaire endodermique commune qui entoure le pore aboral ou *canal aboral.* Mais de suite, la symétrie radiaire est altérée au profit de la symétrie bilatérale. En effet, toutes les cloisons au lieu de se diriger vers le centre du limbe dévient de telle façon qu'elles se disposent symétriquement par rapport au plan N. S. Dans ce plan persiste un espace endodermique Bientôt, cet espace se trouve rétréci en un canal qui se retrouvera dans la Velelle adulte le long du bord libre de la voile : c'est le *canal marginal de la voile.* Il débouchera à ses deux extrémités dans le canal marginal de la collerette. Mais présentement, il est interrompu par le pore apical au niveau duquel il se bifurque pour l'entourer et constituer le canal aboral. Les canaux partant des divers secteurs du limbe se jettent dans le canal marginal de part et d'autre duquel ils se placent symétriquement.

Le canal marginal du limbe est la cause de la formation de la voile. Particulièrement large, il la soulève en une crête sagittale, peu accusée à ce stade, interrompue au niveau du pore aboral.

4. *Multiplication des canaux endodermiques du cône central.* — Nous avons trouvé dans la Ratarula une disposition octoradiaire des canaux endodermiques du cône. Les

huit canaux partant d'une cavité axiale aboutissent au canal basal situé au niveau des tentacules. De plus, ils communiquent par deux canaux ascendants N.N.E.-S.S.W. avec les canaux endodermiques du limbe et de la collerette.

Cette disposition fondamentale se retrouve nécessairement dans tous les stades ultérieurs Au stade Rataria, il se fait deux modifications : le développement de canaux ascendants E.-W. et la bifurcation des canaux radiaires.

Le gonflement du pneumatocyste a, comme nous l'avons signalé, écarté fortement du limbe et de la collerette le cercle des tentacules et partant le canal basal. Ainsi, le canal ascendant situé dans le plan N.-S. s'est allongé. Dans l'individu plus âgé représenté par la fig. 24, on remarque un nouveau groupe de deux canaux ascendants. Ils sont situés dans le plan E.-W. Ils unissent la base des tentacules 3 avec les canaux du limbe et de la collerette, seulement, ils se terminent à un niveau inférieur à celui des canaux N.-S. Ils suivent par conséquent les crêtes internes E.-W. du pneumatocyste et résultent vraisemblablement d'une poussée endodermique le long de ces crêtes.

En même temps qu'apparaissent de nouveaux tentacules, les canaux endodermiques du cône ou canaux radiaires se bifurquent à leur extrémité ou mieux se cloisonnent à partir de leur terminaison distale. Dans le stade Rataria, il est encore possible de rapporter les canaux aux tentacules correspondants. La figure 1*c* du texte montre que, de part et d'autre du plan N.-S., le tentacule 4 se raccorde au canal S.-E. et N.-W. et le tentacule 5 au canal E. et W. Plus tard ce phénomène se répétera pour les autres canaux ; mais il ne demeure pas possible de suivre les bifurcations avec certitude. Toutefois, un caractère reste constant : les canaux N.-S., d'ailleurs plus larges, ne se bifurquent que beaucoup plus tard. Ces secteurs de la larve n'ont pas la même vitesse d'évolution que les autres.

5. *Masse cnidoblastique*. — La formation des canaux retentit sur la masse cnidoblastique. Celle-ci demeure en contact par sa périphérie avec l'ectoderme du gastrozoïde

central. Ces points de continuité sont au début au nombre de huit et interposés aux canaux radiaires. Lorsque ces canaux radiaires augmentent en nombre, les points d'adhérence sont également multipliés et se retrouvent de part et d'autre du canal endodermique, à la base de chaque tentacule.

6. *Le gastrozoïde central.* — Il reste à ce stade toujours volumineux. L'ébauche de la perforation orale s'accentue de plus en plus (fig. 3).

d) Stade Velella

Ayant défini plus haut le stade Rataria, nous décrirons dans ce dernier chapitre les modifications subies par la jeune Velelle jusque dans l'état adulte. En effet chez cet organisme, la croissance est continue et les mêmes modifications, que nous constatons dans des spécimens de quelques millimètres se poursuivent encore dans les plus grands individus.

Modifications des formes extérieures. — Dans la Conaria, la symétrie est complètement octoradiaire ; elle devient bilatérale chez la Ratarula et, dans la description de la Rataria, nous avons montré comment, par le développement inégal des divers secteurs, se prépare la déformation en S du plan de symétrie. Le moment est venu de préciser la forme géométrique de la Velelle adulte.

Nous avons constaté que la poussée des tentacules ne se fait pas également dans toute la périphérie du gastrozoïde primaire. Elle est particulièrement active aux deux extrémités du plan N.-W., S.-E. De même, nous avons décrit la multiplication plus grande des canaux de la collerette dans le même secteur. Ce sont là deux faits illustrant une loi générale de croissance dans la Velelle. En fait, tous les organes suivent la même règle et les huit secteurs primitivement égaux dans la Conaria et la Ratarula deviennent inégaux. Le plan N.-S. demeure toujours moins actif dans la croissance.

Comme les parties centrales conservent la symétrie radiaire primitive, les parties périphériques sont poussées

suivant une spirale qui se manifeste si nettement chez l'adulte par la position en diagonale de la voile et la forme parallélogrammique du bord du limbe. Ce résultat peut être illustré par le schéma second du texte qui indique la transformation que les divers plans radiaires subissent chez la Velelle adulte. Les nombreuses Velelles que nous avons examinées présentaient une torsion de la voile N.E.S.

Cependant ESCHSCHOLTZ (1829) a le premier observé que la flexion de la voile diffère d'une Velelle à l'autre. CHUN (1897) a établi qu'il existe deux types de Velella spirans : l'un *dextrogyre* où la voile tourne dans le sens N.E.S. et l'autre *lévogyre* où la voile tourne N.W.S. Les statistiques qu'il a formulées prouvent que le type dextrogyre est le plus abondant : fait que nous avons contrôlé par nos propres observations. Aussi, quand nous parlerons de flexion de la voile, nous nous adresserons uniquement au type dextrogyre ; le type lévogyre n'étant que l'image renversée de ce dernier.

De toutes les parties du corps, celle qui se modifie le plus au stade Velelle est la *voile*. Dans son développement, on peut distinguer deux phases. La première consiste dans le soulèvement, sur le dôme arrondi du limbe, d'une crête membraneuse composée de l'épithélium superficiel et de canaux endodermiques. A ce moment, la voile est encore dépourvue de squelette. Elle passe par-dessus le pore aboral puis s'élève en une crête dont la forme et la hauteur sont excessivement variables. Cet organe en effet est capable d'extension et de contraction ; ce qui explique la différence notable de profil et de hauteur qu'elle présente d'un individu à l'autre. Relativement, elle gagne à ce moment une hauteur considérable par rapport à la longueur de sa base.

Ultérieurement, dans une seconde phase, ce lobe membraneux est envahi par un prolongement du pneumatocyste. Toutefois, cette expansion squelettique reste toujours en retrait sur la portion membraneuse qui la déborde plus ou moins.

Ainsi constituée, la voile de la Velelle adulte a un profil

triangulaire dont la hauteur répond à l'axe oro-aboral et le sommet, au pôle aboral.

La région du limbe ne subit guère de modification, en dehors de l'altération de son profil d'abord elliptique puis de plus en plus parallélogrammique. Il n'y a à signaler que l'apparition des *stigmas* dont nous expliquerons la genèse et la fonction à propos du pneumatocyste.

En examinant la Velelle par la face extérieure on constate que les *tentacules* sont devenus nombreux. Dans une jeune Velelle de 2 mm, ils sont déjà disposés en deux rangées, se pressant les uns contre les autres au point qu'ils envahissent jusqu'aux secteurs N. et S. En dedans, les *blastozoïdes* se forment en une couronne autour de la base de *gastrozoïde central*, celui-ci est aplati de l'E. à l'W., forcément allongé dans le sens N.-S.

Modifications internes. — Pour la clarté de l'exposé, nous examinerons successivement les changements qui interviennent dans le pneumatocyste, le limbe et la collerette, le cône et les appendices de la face inférieure de la Velelle adulte.

1. **Pneumatocyste.** — *Formation des chambres collatérales.* — Au stade Rataria, le pneumatocyste dilaté comprend une première chambre centrale, entourée d'une deuxième chambre qui se prolonge en huit canaux situés sur les radius principaux de la larve (fig. 2*c* du texte). Ces deux chambres communiquent entre elles par deux pneumatopyles opposés qui siègent dans le plan N.N.E.-S.S.W. A mesure que la Velelle grandit, les huit canaux chitineux de la chambre secondaire s'élargissent et finissent par confluer en une chambre annulaire complète qui entoure la chambre centrale. Sa paroi supérieure se fixe aux parois latérales de la chambre initiale (fig. 4). La Velelle grandit et après décollement de la deuxième chambre aérifère, le pneumatophore sécrète une nouvelle cuticule chitineuse, sauf à l'endroit où les deux pneumatopyles primaires se sont formés. A ces niveaux, l'épaississement pneumatophoral circulaire, signalé déjà au stade Rataria, ne produit pas de

chitine, de sorte qu'il subsiste à chaque nouvelle chambre, deux ouvertures opposées par lesquelles elle communique avec la chambre précédente : ce sont les *pneumatopyles* situés dans l'axe N.N.E.-S.S.W. (fig. 29 et 31). La paroi supérieure de la troisième chambre ainsi constituée s'attache également aux parois latérales de la chambre initiale, mais plus haut que la deuxième chambre. De la même manière, la quatrième chambre recouvre la troisième enclavant ainsi la deuxième et la troisième chambre. La cinquième chambre, par contre, s'attache à la quatrième. Ce processus se poursuit et chaque nouvelle chambre qui apparaît se fixe à celle qui la précède (fig. 4). Seulement, les chambres collatérales descendent de plus en plus de sorte que le pneumatocyste prend, dans son ensemble, l'aspect d'une cupule retournée s'évasant lentement et coiffant le cône (fig. 29).

Les chambres concentriques du pneumatocyste sont loin d'être régulières (fig. 28). En effet, après l'apparition de la deuxième chambre, les crêtes pneumatophorales N.S.N.-E.S.-W.S.E. disparaissent. Seules, les crêtes E.W. subsistent. A mesure que la larve s'allonge frontalement, ces crêtes dépriment les chambres et les divisent en deux lobes W.N.E. et E.S.W.

Mais, les deux secteurs de ces lobes se comportent différemment. En effet, les secteurs W.N. et E.S. s'allongent fortement, tandis que les secteurs N.E. et S.W. deviennent plus petits. Comme l'axe oro-aboral, passant par le pore apical, le sommet du cône et l'orifice du gastrozoïde demeurent fixes, le pneumatocyste subit une flexion N.E.S. et S.W.N. (fig. 2*d* du texte).

Formation de la crête du pneumatocyste. — La Velelle adulte se distingue principalement du stade Rataria par l'apparition d'une crête chitineuse du pneumatocyste.

Dans les jeunes individus (fig. 4) on constate que la chambre initiale présente, de part et d'autre de sa partie supérieure, un étranglement latéral. A mesure que la Velelle grandit, ces replis latéraux finissent par intéresser toutes les chambres, à l'exception toutefois de la deuxième et de la troisième emboîtées dans la quatrième. Ainsi, dans chaque

chambre, une portion rétrécie sépare une vaste cavité inférieure d'une légère saillie supérieure. Il se forme une arête creuse constituée d'une suite de petites logettes provenant de la partie supérieure des chambres aérifères Cette arête, allongée au début dans le plan N.-S., forme le premier indice de la crête du pneumatocyste.

En effet, bientôt les parois latérales de cette arête s'appliquent l'une contre l'autre, se soudent et donnent naissance à une crête chitineuse, *la crête du pneumatocyste*. Déjà HOLLARD (1845) avait décrit cette crête comme formée de « deux feuillets appliqués l'un contre l'autre ». Ce fait, mis en doute plus tard, se trouve confirmé par nos observations. Cette crête chitineuse s'élève, refoule de plus en plus la crête membraneuse, se réduisant à une mince bande molle et constitue le squelette de la voile chez l'adulte. Par suite de l'extension des secteurs W.N. et E.S. du pneumatocyste, la crête chitineuse et par conséquent la voile entière, subit la flexion en S signalée plus haut.

Cette crête, élevée au sommet de l'axe oro-aboral, va en s'atténuant progressivement vers les bords et prend de profil une forme triangulaire. La voile, comme nous le verrons plus loin, passe par dessus la chambre centrale et recouvre le point où était situé le pore aboral qui demeure donc fermé tant chez l'adulte que chez la larve.

Formation des stigmas. — Au début du stade Velella, les canaux chitineux de la deuxième chambre situés dans le plan N.S. envoient à leur partie supérieure des prolongements latéraux en forme de goulots. Ces derniers refoulent les parois du limbe, les perforent et viennent s'ouvrir à l'extérieur (fig. 24). Les orifices ainsi apparus constituent les *stigmas*. Ils mettent donc, la chambre secondaire en communication avec l'extérieur. Ils ne débouchent pas dans la chambre centrale, au contraire de ce que soutiennent les auteurs. Cette chambre en est toujours dépourvue. Ces stigmas primaires sont placés dans le plan N.W.N.-S.E.S. De semblables perforations se produisent au sommet de toutes les chambres (à part l'initiale) ; seulement leur ordre d'apparition ne correspond pas à celui des chambres.

Ces stigmas se placent, au contraire des primaires, dans le plan N.E.N.-S.W.S. (fig. 28).

Formation des tubes aérifères. — De la face inférieure concave des chambres se détachent des prolongements tubulaires. Ils dépriment l'ectoderme superficiel du cône et, au contraire de ce qu'affirment BEDOT (1884) et HAECKEL (1888), ils en sont complètement revêtus. Ces tubes facilement reconnaissables à leur gaine chitineuse interne ou *tubes aérifères* ont été découvert par KROHN (1841). Ils s'enfoncent dans le cône et décrivent des trajets sinueux entre les canaux endodermiques. Souvent ils se bifurquent, mais toujours ils se terminent en bout aveugle. Parfois des rétrécissements annulaires donnent l'impression que ces tubes se subdivisent ; ils se composent ainsi, d'une série d'articles tronconiques (fig. 29, 30 et 35). Chez la Velelle, ils ne sortent pas de la masse nématoblastique.

2. **Limbe et collerette.** — *Crête limbaire.* — Au stade Rataria, la crête membraneuse située dans le plan N.S. est peu élevée. Mais, dans les jeunes stades de la Velelle adulte, elle acquiert un développement considérable. Elle est primitivement divisée en deux lobes par la présence du pore apical fermé (fig. 23). Le même processus, qui, au stade Rataria, amène la formation de la crête, se manifeste au niveau du pore apical. Les canaux endodermiques chevauchent par dessus ce dernier de sorte que, à ce niveau, le canal marginal du limbe perd sa bifurcation primitive et devient continu. Cette crête indivise, basse au début, s'accroît rapidement et arrive à surpasser en hauteur le reste de la Velelle. Parvenue à une certaine hauteur, variable selon les individus, cette crête ou *crête limbaire* (*crête larvaire* de Bedot) cesse de s'accroître. La crête du pneumatocyste se forme, prend une extension de plus en plus considérable et la crête limbaire, progressivement réduite, devient chez les grandes Velelles une étroite bande flexible qui borde la voile.

Canaux du limbe et de la collerette. — Chez de jeunes

Velelles, ces canaux simples ont leur parois accolées comme au stade Rataria. Sur l'individu examiné in toto, ces parois apparaissent comme des lignes parallèles qui partent du sommet de la crête et se rendent au bord de la collerette (fig. 22). Dans la collerette, ces parois, de même que celles du canal marginal, sont fortement pigmentées en brun, même en noir. De cette façon, il apparaît une bande brune, qui, à quelque distance, accompagne le bord du limbe. L'étude de cette portion pigmentée prouve que l'endoderme à cet endroit est fortement chargé de petits corpuscules foncés. La plus grande partie de l'endoderme se compose de cellules sphériques lâchement unies. BEDOT (1885) a démontré la façon dont les petits corpuscules se forment.

Comme nous l'avons déjà signalé au stade Rataria, il se forme dans presque chaque canal limbaire une cloison incomplète, qui, partant du canal marginal, ne dépasse pas en hauteur la partie foncée des canaux (fig. 20). Chaque cloison secondaire comprend une poussée mésogléenne lamellaire recouverte d'un endoderme également très pigmenté. Ainsi, presque tous les canaux limbaires se bifurquent en deux petites branches, jamais plus, avant de se rendre dans le canal marginal de la collerette. Seulement, une cloison secondaire incomplète n'apparaît pas indistinctement dans chaque canal et cela, irrégulièrement.

Sur des Velelles plus âgées, on constate que la mésoglée des cloisons primaires et secondaires se délamine d'abord, dans la bande pigmentée de la collerette. Les parois endodermiques laissent entre elles des intervalles qui se remplissent d'un tissu gélatineux où elles envoient des prolongements cellulaires. Ce tissu gélatineux, sans structure, acquiert un développement considérable. Parfois, on y rencontre des cellules étoilées à longs prolongements (fig. 30).

Ensuite, de rectilignes qu'elles étaient, les parois deviennent sinueuses. Leurs sinuosités se développent, les canaux y poussent des prolongements et donnent naissance à des cæcums arborescents.

Ceux-ci, d'abord réunis par des prolongements cellulaires, s'anastomosent entre eux. A mesure que l'on avance dans le développement, le processus s'accentue et gagne peu à à peu le bord marginal de la crête (fig. 21) de sorte que, chez la Velelle adulte, il ne fait plus à reconnaître la disposition primitive de tous ces canaux limbaires enchevêtrés.

Aux extrémités de la voile, on remarque toujours dans les jeunes Velelles un canal limbaire non bifurqué. Ce sont les extrémités du *canal marginal du limbe*.

Le bord périphérique de la collerette, nettement ovalaire dans les jeunes stades, devient parallélogrammique par suite de l'allongement des secteurs W.-N. et E.-S. Les petites bases de ce parallélogramme occupent respectivement les secteurs N.N.-E. et S.S.-W. De ce fait, la voile se place diagonalement selon le plan N.S. comme l'indique le schéma second dans le texte.

Les *poches glandulaires*, en nombre bien défini au stade Rataria, se multiplient à mesure que le système des canaux limbaires se complique. La coloration merveilleuse que le limbe de la Velelle adulte acquiert dans ces diverses parties a été décrite dans ses détails par A. AGASSIZ (1883) dans son admirable travail sur la Velella mutica.

3. **Organe central.**— L'endoderme de la cavité du cône, la couche nématoblastique et la couche endodermique du plafond du gastrozoïde primaire prennent un développement considérable. Leur ensemble forme un organe massif, elliptique, situé au centre de la Velelle et perforé de nombreux canaux. Bombé au centre, il s'atténue d'épaisseur vers la périphérie. Sa face supérieure convexe est surmontée du pneumatocyste : sa face inférieure plane sert d'insertion aux appendices qui y naissent : c'est l'*organe central* de BEDOT (foie de DELLA CHIAJE, centradenia de HAECKEL).

Cet organe (fig. 35) est limité à sa face supérieure par la couche pavimenteuse ectodermique, plancher du pneumatophore. Cette couche se trouve séparée de l'endoderme du plafond de la cavité du cône par une fine lamelle méso-

gléenne, la *lamelle anhiste interne* de BEDOT. Cet endoderme coiffe la *masse cnidoblastique*. La couche endodermique du plafond du polype central est séparée de la masse cnidoblastique par une fine lamelle de mésoglée, *lamelle anhiste externe* de BEDOT. Elle limite inférieurement l'organe central.

La lamelle externe plus épaisse envoie des prolongements dans tous les appendices. Elle est toujours perforée par les huit ouvertures, signalées déjà au stade Conaria, qui mettent en communication l'endoderme interne du cône et celui du gastrozoïde primaire. Les deux lamelles anhistes s'accolent à la périphérie de l'organe central. Elles se prolongent ainsi dans l'espace compris entre la base des tentacules les plus externes et l'endroit du limbe où se sépare la collerette.

Cet espace transparent constitue la *couronne sous-limbaire* (fig.29). Elle est formée de deux parois ectodermiques séparées par la mésoglée accolées des lamelles anhistes : l'ectoderme recouvrant complètement la surface de la Velelle et l'ectoderme pneumatophoral. A leur partie supérieure, la lamelle anhiste interne se poursuit dans la paroi interne du limbe, l'externe, dans la mésoglée de la face inférieure de la collerette.

Entre ces deux lamelles mésogléennes s'insinuent les *canaux ascendants*. Ils sont au nombre de quatre, au stade Rataria, situés dans les plans N.S.-E.W. Mais, du canal basal, se produisent des évaginations tubulaires qui se dirigent vers le sommet du limbe. Ces nouveaux canaux endodermiques ascendants séparant les lamelles anhistes interne et externe viennent déboucher dans les canaux limbaires. Ils établissent ainsi une communication entre ces derniers et le canal basal dont ils procèdent. Finalement il se trouve autant de canaux ascendants que de canaux limbaires (fig. 30).

Masse cnidoblastique. — C'est surtout la masse cnidoblastique qui s'épaissit énormément. Elle forme une couche continue très élevée au centre, mais sillonnée de nombreux

canaux endodermiques que nous définirons plus loin (fig. 35). D'origine ectodermique, cette masse renferme des nématoblastes en nombre prodigieux. On y rencontre des cnidoblastes de tout âge laissant entre eux des espaces libres, depuis la petite cellule claire renfermant un grain sombre jusqu'au nématocyste mûr. Cette masse cnidoblastique constitue une véritable réserve de nématocystes, qui émigrent dans les parties externes de la Velelle. Cette migration s'effectue aux endroits de contact avec l'ectoderme superficiel localissé, comme nous l'avons vu, au stade Rataria, à la base des tentacules.

La cavité du cône subsiste, elle ne s'accroît pas. Progressivement les huit canaux radiaires primaires se compliquent, comme déjà au stade Rataria. Aussi, il devient impossible sur des Velelles âgées de déchiffrer l'énigme de l'origine et de la terminaison de multiples canaux coupés dans tous les sens qui serpentent dans l'organe central. Lorsqu'on pratique des coupes, perpendiculaires à l'axe oro-aboral dans une jeune Velelle, on peut encore aisément suivre l'évolution des canaux primaires. Ces derniers (*canaux supérieurs* de BEDOT) soulevés par la masse nématopoiétique sont confinés à la partie supérieure de l'organe central. La cavité du cône occupe le sommet de ce plateau bombé : ils s'en détachent les huit canaux primaires (fig. 25). Comme nous l'avons établi au stade Rataria, les canaux primaires se bifurquent à mesure que prennent naissance de nouveaux tentacules (fig. 26). Toutes leurs ramifications se jettent dans le canal basal pour se poursuivre ensuite dans les canaux tentaculaires. Ce processus de ramifications se poursuit et il devient impossible de suivre ces canaux dans leur trajet sinueux.

Les canaux supérieurs dérivés des huit canaux primaires forment un revêtement continu à la surface supérieure de l'organe central. On en voit parfois plusieurs rangées superposées qui serpentent en tous sens à travers la masse nématoblastique (fig. 35).

Les canaux supérieurs, avant de se rendre dans le canal

basal, se ramifient de façon à constituer à la base de l'organe cnidoblastique un revêtement de canaux endodermiques : les *canaux inférieurs* de BEDOT (fig. 35).

Les canaux supérieurs possèdent des caractères histologiques spéciaux (fig. 34). Les parois renferment des corpuscules noirs, bruns ou verdâtres abondants qui donnent la couleur foncée à l'organe central (foie de DELLA CHIAJE). Ces produits de transformation cellulaire sont réunis en une masse plus ou moins considérable. A la partie supérieure des canaux qui touchent directement à la lamelle anhiste interne ou *canaux de revêtement*, leur nombre est relativement peu élevé. Tandis qu'ils forment des amas noirs dans tout le reste des canaux on y rencontre de grosses cellules foncées, ovoïdes, au protoplasme très dense, au noyau petit, ovalaire, à un ou deux nucléoles rejetés à la base. Dans la partie superficielle de ces cellules apparaissent des vacuoles qui fragmentent le protoplasme en corpuscules innombrables, au point de faire disparaître toute trace de limite cellulaire. Toutefois, ces corpuscules, plus gros que ceux du limbe, se retrouvent en nombre moindre dans les canaux inférieurs. Par contre, la portion claire des canaux ne contient pas ou peu de corpuscules : elle abonde au contraire en cellules sphériques à contours nets (cellules jaunes de VOGT, cellules rondes de BEDOT) à noyaux arrondis, au protoplasme vacuoleux, qui se détachent de la paroi et tombent libres dans la cavité du canal. On rencontre très rarement ces cellules dans les parties inférieures des canaux et nous n'avons pu suivre leur développement ultérieur. La répartition de ces corpuscules pigmentés prouve que le terme de *foie* dans l'acception donnée par DELLA CHIAJE, doit s'appliquer seulement aux canaux supérieurs et non à la masse entière de l'organe central.

Les canaux inférieurs, aplatis, moins pigmentés, présentent des petits cristaux de guanine, colorés en vert (plaques blanches de KOLLIKER) et c'est l'ensemble des canaux inférieurs que certains auteurs appellent *rein*.

Cependant, ces prétendues fonctions hépatiques et rénales

basées sur l'histologie, demandent à être confirmées par la physiologie.

Du plafond endodermique du polype central, des perforations se produisent et mettent en relation la cavité gastrique centrale avec les huit canaux primaires. Ces perforations tubulaires prennent naissance à l'endroit où la lamelle anhiste externe est discontinue et laisse la communication entre l'endoderme des canaux primaires et l'endoderme du polype central. Elles forment de véritables *canaux transverses* qui parcourent toute la hauteur de la masse cnidopoiétique (fig. 27 et 35).

Originairement, les deux N.S. apparaissent les premiers, débouchant directement dans le canal basal. Il s'en produit ensuite six autres répondant aux autres canaux primaires, puis, leur nombre va croissant. Ainsi, la cavité du polype central est mise en relation avec tous les canaux de l'organe central et les canaux du limbe : le système gastro-vasculaire se trouve réalisé.

4. **Appendices de la face inférieure.** — La face inférieure concave de la Velelle sert de base de fixation à de nombreux appendices. Nous aurons à considérer successivement le gastrozoïde principal, les tentacules proprement dits et les blastozoïdes. Il faut signaler que tous les appendices sont pourvus d'une musculature ectodermique longitudinale et d'une endodermique transversale bien développées.

Gastrozoïde principal. — Au centre, on remarque toujours une sorte de trompe proéminente, cônique, aplatie dans le sens E.W. : c'est le *gastrozoïde principal* stérile et mangeur.

A partir du stade Rataria, à mesure que le système apical se complique, la vésicule primitive perd de son ampleur. Les épithéliums de sa paroi deviennent plus épais et présentent des crêtes longitudinales assez accusées. La perforation orale se produit et ainsi la cavité, capable de grande dilatation, est mise en communication avec l'extérieur par une large bouche lobée ou non : c'est surtout dans le

gastrozoïde central que la nourriture est introduite et digérée (fig. 4).

Tout autour du gastrozoïde central prennent naissance, sur les canaux inférieurs et le canal basal, des bourgeons qui grandissent et deviennent tentaculiformes.

Ces tentacules peuvent se différencier en deux espèces :

a) *Les tentacules proprement dits.* — A la périphérie de l'organe central se disposent les tentacules proprement dits, pêcheurs et défenseurs.

Simples, longs, cylindriques, fermés à leur extrémité distale, ils présentent deux bandes parallèles longitudinales qui courent de la base à l'extrémité. Ces saillies sont des épaississements ectodermiques particulièrement riches en cellules urticantes (fig. 33). Dans ces bourrelets ectodermiques, les nématoblastes se disposent d'une manière caractéristique. Ils sont pourvus d'une longue tige. Les tiges se fixent très près les unes des autres sur un épaississement longitudinal de la mésoglée et s'étendent en éventail vers la périphérie. C'est à la surface que se trouvent les nématocystes pourvus de cnidocils. Comme nous l'avons établi au stade Ratarula, il existe d'abord, une couronne tentaculaire. Chez les individus d'un âge moyen, les tentacules naissants alternent avec les tentacules formés : ainsi, chez un individu plus âgé, on rencontre deux ou trois rangées de tentacules.

Lents dans leurs mouvements, ces tentacules traînent lorsque la Velelle flotte. Ils pêchent, happent les petites proies au passage et les amènent vers le gastrozoïde central.

b) *Blastozoïdes.* — Entre les tentacules proprement dits et le gastrozoïde central apparaissent les blastozoïdes mangeurs et reproducteurs, pourvus d'une véritable bouche terminale. Ce sont des appendices courts, doués de grande contractilité, fixés sans ordre apparent.

Nous avons vu que les tentacules et les blastozoïdes ne se forment pas en un point quelconque, ils apparaissent par deux, synchroniquement, dans le même plan, sur une ramification des canaux primaires. La partie distale, étroite,

des blastozoïdes porte des *batteries urticantes* à structure semblable à celle des bourrelets urticants des tentacules filiformes (fig. 32). La partie proximale renflée donne naissance et sert d'insertion à des grappes de *gonophores* de couleur jaunâtre engendrés par un processus analogue à celui des hydraires (VOGT, 1854). Des restes d'aliments soumis à la digestion se rencontrent très souvent dans la cavité de la partie proximale. Les blastozoïdes par conséquent constituent autant de bouches secondaires entourant une bouche centrale, celle du gastrozoïde principal. De monogastrique, la jeune Velelle est devenue polygastrique.

Les cavités du gastrozoïde central et des blastozoïdes communiquent avec le système gastro-vasculaire ramifié, étalé horizontalement. Par les contractions musculaires des appendices, les mouvements des cils vibratiles qui couvrent les parois internes des canaux gastro-vasculaires, le liquide nourricier est répandu dans toutes les parties de l'animal, c'est-à-dire le canal basal, les canaux inférieurs transverses et supérieurs, tentaculaires, ascendants, limbaires et marginaux.

Il faut signaler que les gonophores, produits par la partie proximale des blastozoïdes, se détachent immatures et se transforment en véritables petites méduses dénommées *Chrysomitra* (GEGENBAUR, 1857). Elles ont généralement la forme d'une pyramide tronquée, aux arêtes arrondies et se caractérisent par la présence, sur le bord de l'ombrelle, de deux tentacules rudimentaires, très courts, opposés. Elles possèdent jusqu'à 16 canaux radiaires (GEGENBAUR, 1853). Unisexuées, elles vont donner naissance à des œufs ou à des spermatozoïdes. Ces éléments sexuels se présentent comme quatre gonades rouge-brun, situées dans la paroi du manubrium. METCHNIKOFF (1885) a observé que, dans les individus femelles, un seul œuf se développe : les trois autres restent à l'état rudimentaire puis avortent.

Mais, il est à retenir que chez la Chrysomitra, on n'a jamais constaté la présence de gonades complètement développées.

Chapitre 2. — Etude du développement post-embryonnaire de la Porpite

Historique

Le stade adulte de la Porpite, qui, avec la Velelle, représente les Chondrophorides a fait l'objet de descriptions nombreuses. Déjà en 1853, Kolliker établit les principaux faits anatomiques de la *Porpita mediterranea* : de même, Agassiz, A., 1883, pour la *Porpita Linnaeana*. En 1888, Haeckel a décrit le plus jeune stade larvaire connu à l'heure présente, la Disconula. Pour Haeckel, la Disconula représente la souche des Disconanthes, nos Chondrophorides. Par conséquent, dans l'état actuel de nos connaissances, le développement de la Porpite peut se diviser en trois stades principaux.

a) *Premiers stades.* — On ne connaît rien des stades antérieurs à la Disconula. On sait seulement, que les blastozoïdes de la Porpite adulte donnent naissance à de petites méduses. Celles-ci se détachent avant la maturité et mènent une vie pélagique. Elles possèdent la même forme et la même structure que les Chrysomitra de Velelle. Mais on ignore les jalons intermédiaires du développement, entre l'œuf immature et la Disconula.

b) *Stade disconula.* — La *Disconula* déjà fort évoluée possède toutes les caractéristiques du genre auquel elle appartient. A la face supérieure, elle possède un limbe circulaire, légèrement bombé et limité à sa périphérie par une collerette. La face inférieure porte les appendices : un gastrozoïde primaire central et un cercle de huit tentacules simples périphériques. La Disconula comprend un flotteur chitineux, composé d'une chambre centrale entourée d'une chambre concentrique, soulevée en huit prolongements supérieurs. La chambre centrale débouche à l'extérieur par le pore apical ouvert et les huit prolongements de la deuxième chambre aérifère s'ouvrent par huit stigmas. Ce flotteur repose sur une masse centrale compacte. Cet organe, véritable réserve de nématoblastes, constitue la

couche cnidoblastique et est perforée par une cavité (cavité du cône) se poursuivant en huit canaux endodermiques radiaires.

c) *Stade adulte.* — La Disconula grandit. Son organisation interne se complique ; elle devient une Porpite sexuée et polygastrique. Car, elle acquiert des blastozoïdes pourvus d'orifice buccal. Seulement, ce développement est progressif et continu de sorte que l'on ne peut considérer, avec HAECKEL, comme des genres différents (*Porpula*, *Porpalia*, *Porpema*, *Porpitella*) de simples stades d'évolution d'un même genre : *Porpita*.

Pour compléter l'étude entreprise sur les Chondrophorides, nous aurions pu décrire de jeunes stades de Porpites. Ce projet était réalisable grâce à la complaisance du Professeur D. DAMAS. Celui-ci, lors de sa croisière atlantique, à bord de l'Armauer Hansen (mai-juin 1922), avait recueilli de jeunes exemplaires de Porpita sp. Il nous les a généreusement confiés pour une étude comparative. En fait, l'examen de ces jeunes stades nous a simplement permis de confirmer les idées anatomiques déjà connues. Aussi, comme ces formes n'apportent aucun résultat nouveau, nous ne nous étendrons pas sur ce sujet.

Toutefois, il nous semble utile de rapprocher la Disconula de la Ratarula. L'organisation interne de la Disconula ressemble à celle de la Ratarula, sauf en deux points. Elle présente, en effet, un flotteur comprenant deux chambres aérifères et des tentacules bien développés. Ces différences anatomiques montrent que la Disconula se trouve à un degré de développement plus avancé que la Ratarula et qu'elle correspond, dans la série évolutive de la Velelle, non au stade Ratarula, mais à notre stade Rataria. En effet, ce dernier comprend lui aussi deux chambres aérifères bien constituées et des tentacules bien formés.

On peut donc supposer que la Porpite passe probablement par un stade Ratarula à flotteur incomplet, peut-être même par un stade Conaria. A l'heure actuelle, on l'ignore.

PARTIE GÉNÉRALE

Chapitre 1. — Conceptions morphologiques sur la Velelle

L'organisation de la Velelle a donné lieu à des interprétations théoriques fort différentes. Elles se rattachent à trois conceptions principales.

Dans une première manière de voir, la Velelle est comparée à une méduse.

Cette conception a été présentée dans toute sa rigueur par HAECKEL (1888). D'après cet auteur, les Velelles forment avec les Porpites le groupe des Disconanthes opposé par leur structure aux Siphonanthes. Les Disconanthes ont pour forme primitive la Disconula représentée d'une manière authentique par la forme larvaire de la Porpite (voir fig. 3*a* du texte).

D'après HAECKEL, la Disconula est une méduse qui présente à sa face supérieure un disque circulaire légèrement bombé ou exombrelle. Cette exombrelle s'est invaginée à son sommet pour former le pneumatophore renfermant le pneumatocyste. Elle est séparée de la face inférieure portant les appendices ou subombrelle, par la portion marginale de l'ombrelle bordée d'une couronne de glandes mucipares.

Du centre de la subombrelle pend un large siphon central entouré d'un cercle de huit blastozoïdes, régulièrement disposés. Ces blastozoïdes alternent avec huit tentacules proprement dits qui se forment sous la subombrelle, à une certaine distance du bord marginal. L'espace du corps compris entre la face inférieure du pneumatophore et la paroi supérieure du siphon central est occupé par un organe glandulaire très compact : la glande centrale ou centradenia. Elle comprend un réseau très enchevêtré de

canaux endodermiques dont la fonction physiologique est hépatique dans la partie supérieure, rénale dans la partie inférieure. Ces canaux sont séparés par un tissu compact d'ectoderme jouant le rôle : *a*) de glande productrice de gaz (pneumodenia) ; *b*) d'un large réservoir de cnidoblastes.

D'après HAECKEL, la cavité du siphon central (manubrium de méduse) conduit à son sommet dans une étoile gastrique (gastral star : estomac de méduse). Huit canaux radiaires subombrellaires centrifuges se détachent de cet estomac. Ils se dirigent horizontalement vers le bord de l'ombrelle (canaux radiaires centrifuges subombrellaires de méduse).

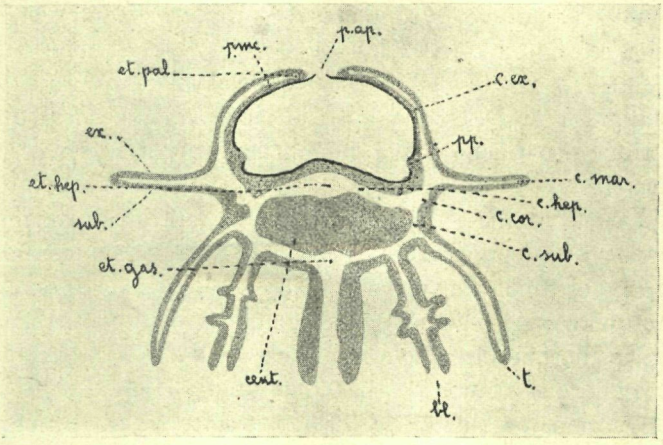


Fig. 3*a*

Chez la Disconula, ces canaux donnent naissance secondairement aux canaux rénaux et aux canaux hépatiques. Seulement, ces derniers se jettent dans un espace central disposé au sommet de la centradenia, l'étoile hépatique (liver star). De plus, les parties inférieures des canaux subombrellaires se poursuivent dans les cavités gastriques des blastozoïdes et des tentacules (cavités génitales et canaux tentaculaires submarginaux de certaines méduses). Sur leur trajet, les canaux subombrellaires s'unissent aux canaux de la centradenia dans un canal annulaire

horizontal. Ce dernier, situé dans une gouttière à la limite externe du pneumatophore ou de la centradenia, constitue le canal coronal (canal circulaire interne qui, chez certaines méduses, se développe par anastomose de canaux radiaires). A leur extrémité supérieure, les canaux subombrellaires se jettent dans un canal marginal qui court le long du bord de l'ombrelle, en dedans du cercle des glandes mucipares (canal circulaire de méduse). De son côté, le canal marginal se poursuit en un réseau de canaux exombrellaires centripètes. Ils enveloppent le pneumatophore et se jettent dans un canal annulaire étroit, entourant le pore apical : étoile palléale (palleal star). HAECKEL considère comme formations secondaires ces canaux exombrellaires qui n'existent pas chez les méduses.

Telles sont les homologies que HAECKEL trouve en comparant la Disconula avec les méduses, de sorte qu'il attribue aux Chondrophorides un lien de parenté avec ces dernières.

Cette hypothèse paraît admissible après un examen externe et superficiel. Seulement, elle se base sur des faits qui ne correspondent pas à la réalité. Les raisons suivantes nous permettent d'abandonner complètement cette théorie médusomorphe des Chondrophorides :

1. Si nous comparons les termes de HAECKEL et les nôtres, nous établissons la correspondance suivante : étoile palléale = canal aboral ; canal exombrellaire = canal limbaire ; canal marginal = canal marginal de la collerette ; étoile hépatique = cavité du cône ; canaux hépatiques principaux = canaux endodermiques radiaires primaires ; canal hépatique définitif = canal supérieur ; canal rénal = canal inférieur ; canal coronal = canal basal. Quant à l'étoile gastrique et aux canaux subombrellaires de HAECKEL, ils ne trouvent pas de synonymes : car ils n'existent pas. En effet, l'étude du développement et la description des différents stades évolutifs des Chondrophorides nous apprennent que la cavité du gastrozoïde est uniformément tapissée d'endoderme. Cet endoderme se poursuit sans interruption

dans l'endoderme du plafond du gastrozoïde et ce dernier, séparé de la masse nématoblastique par la lamelle anhiste externe, provient de l'endoderme externe du cône de la Conaria. Il n'y a pas trace de canaux latéro-dorsaux partant d'une cavité centrale et s'irradiant vers la périphérie. Par conséquent, la comparaison d'une étoile gastrique et de ces canaux, avec l'estomac et les canaux radiaires de méduses ne peut subsister. Par contre, nous avons constaté la présence, méconnue de HAECKEL, de canaux transverses. Ces canaux, dans les derniers moments du développement, percent le plafond du gastrozoïde et mettent sa cavité en communication avec la cavité du cône. Toutefois, ces canaux verticaux bien distincts se développent secondairement et ne rappellent en rien les canaux radiaires de méduses.

2. D'autre part, il existe des canaux qui mettent en communication le canal basal avec le canal marginal de la collerette. Pour HAECKEL, ce ne sont que des extrémités supérieures des canaux subombrellaires. En réalité, comme nous l'avons montré dans la partie descriptive, ils constituent les canaux ascendants. Ils ne se jettent pas directement dans le canal marginal de la collerette, mais bien dans des canaux limbaires, prolongés par des canaux de la collerette.

D'ailleurs, nous avons prouvé par l'étude de son origine que le canal marginal de la collerette n'a qu'une importance d'ordre secondaire et non capitale, comme le veut HAECKEL. En effet, déjà au stade Conaria, on constate la présence de colonnes cellulaires qui deviendront les canaux de la collerette. Ceux-ci se réunissent mais plus tard, à leur extrémité distale par le canal marginal.

3. De plus, il faut remarquer que les canaux endodermiques primaires (canaux hépatiques de HAECKEL) ne se jettent pas directement dans le canal marginal mais dans le canal basal. Ce dernier ne se trouve pas simplement interposé sur le réseau des canaux endodermiques mais il constitue le canal primordial, comme nous l'apprend l'étude du développement. En effet, au stade Conaria, le système

gastro-vasculaire complet est représenté par les huit canaux radiaires endodermiques unissant la cavité du cône au canal circulaire ou basal.

2. — Théorie Méduso-Polypomorphe de Woltereck

La découverte des plus jeunes stades de Velelle a conduit Woltereck (1904) à une conception morphologique toute différente de celle de Haeckel.

Pour Woltereck (voir fig. 3*b* du texte), la Conaria se compose de deux parties :

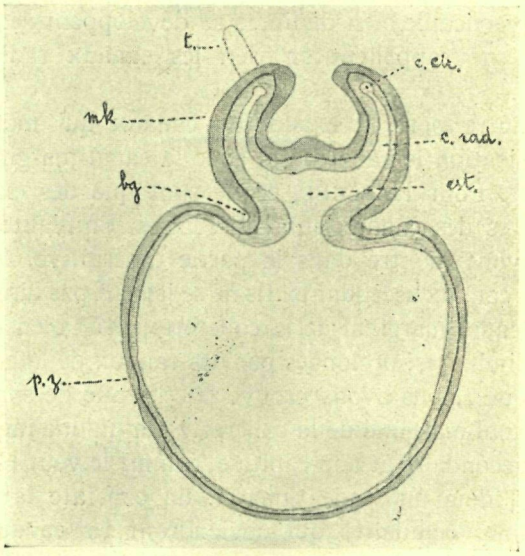


Fig. 3*b*

a) Un zooide primaire, qui se transformera en « polype central » ou « polype primaire », le gastrozoïde des auteurs.

b) Un bourgeon médusaire (Medusenknospe) que le pneumatophore et le cône constituent.

Ces deux individus primaires, l'un polypomorphe, l'autre médusomorphe sont unis par leurs pôles aboraux et l'on

devrait concevoir que, par enfoncement partiel de la méduse dans le polype, il se forme un bourrelet ectodermique interne, origine du bourrelet nématoblastique spécial aux Chondrophorides.

Cette conception repose sur l'existence dans la paroi du flotteur, au stade Conaria, de huit canaux radiaires (canaux endodermiques primaires) se jetant d'une part, dans un canal circulaire (canal basal), d'autre part, dans une cavité centrale (estomac de méduse ou cavité du cône). Ce système de canaux donne à la région aborale de la jeune Velelle la structure essentielle d'une méduse. De plus, cette hypothèse est soutenue par la présence, chez de très jeunes Conaria, de tentacules larvaires garnissant le bord du bourgeon médusaire. Ces « tentacules provisoires » de WOLTERECK, à endoderme plein, sans cavité centrale, disparaîtraient dans des stades intermédiaires. C'est seulement plus tard qu'apparaîtraient les tentacules définitifs qui se développent comme nous l'avons décrit. Cependant, aucune des nombreuses Conaria que nous avons examinées ne présente de ces tentacules provisoires et leur existence est à nos yeux fort problématique. En conséquence, nous ne pouvons accorder à l'ébauche du flotteur et du cône la valeur d'une méduse réelle. De plus, nous avons vu que la zone de prolifération active, celle qui va donner à la jeune Velelle sa forme définitive, se trouve à la partie supéro-interne du canal basal et constitue les crêtes du limbe et de la collerette. Or, aucune méduse ne possède cette zone caractéristique d'accroissements importants.

Enfin, la théorie de WOLTERECK ne fait pas comprendre la formation de la cloison chitineuse du pneumatocyste. En effet, au stade Conaria, celle-ci affecte la forme d'un chapeau chinois situé au plafond du pneumatophore et s'arrêtant à un bourrelet annulaire d'ectoderme épaissi. D'autre part, cette paroi ferme le pore apical qui, comme nous l'avons démontré, n'est jamais ouvert chez la Velelle. Par conséquent, selon WOLTERECK, il y aurait production de chitine par l'ectoderme subombrellaire d'une méduse

et cette formation serait limitée à sa partie inférieure. Il n'est pas possible de comparer ce fait à ce qui existe chez les méduses puisque aucune méduse ne présente une telle particularité.

En conséquence, la théorie méduso-polypomorphe de WOLTERECK ne peut répondre aux exigences d'une comparaison complète.

3. — THÉORIE POLYPOMORPHE DES CHONDROPHORIDES

Une troisième manière de voir (KORSCHELT et HEIDER, 1890, SCHNEIDER, 1896, CHUN, 1897) consiste à comparer l'ensemble de la Velelle à un polype très aplati dont le gastrozoïde central représente l'hydranthe, entouré de tentacules et bourgeonnant des blastozoïdes producteurs de méduses, dont la portion aborale serait déprimée en un sac aérifère constituant le pneumatophore contenant le pneumatocyste.

Nous chercherons à montrer aussi succinctement que possible que cette dernière conception mérite nos préférences et qu'elle fixe le mieux la place zoologique des Chondrophorides.

La larve Actinula des Tubulariides

Pour développer cette conception, nous partirons d'une forme très simple d'Hydraire, la larve Actinula, représentée à l'état le plus complet dans les Tubulariides et les formes apparentées de Gymnoblastiques.

La figure 4 du texte reproduit une section longitudinale d'une Actinula de Tubularia larynx, au moment de l'éclosion. La larve est placée dans la position qu'elle occupe, lorsqu'elle se pose ou se déplace sur le fond de la mer (ALLMAN, 1871).

Ce jeune organisme présente déjà les parties caractéristiques d'un polype. Il se subdivise en trois parties principales.

A) Sa **partie aborale** cylindrique est limitée par la couronne de tentacules aboraux. Elle présente des différenciations ectodermiques importantes et deux cavités endodermiques distinctes.

D'une part, une plage circulaire d'*ectoderme* prismatique simple se remarque à l'extrémité aborale légèrement bombée de l'Actinula. Cette zone se trouve limitée par un sillon annulaire peu profond et ses cellules très élevées se sont transformées en cellules glandulaires. Leur protoplasme renferme un grand nombre de petits grains très avides

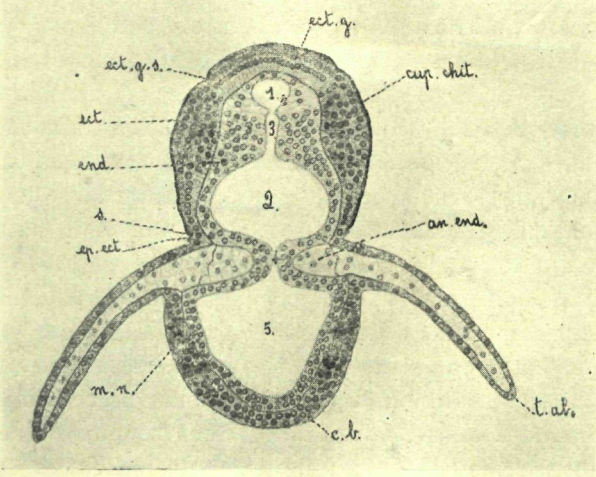


Fig. 4

de colorants et leur produit d'élaboration protoplasmique donne naissance à une lamelle chitineuse.

Le reste de l'ectoderme aboral présente deux parties nettement caractérisées. Une couronne distale d'ectoderme stratifié constitue un centre important de prolifération nématoblastique : en effet, la base de cette couche épaissie contient des nématoblastes tandis qu'à sa surface, les cellules sécrètent une couche chitineuse. Par contre, la couronne proximale, épithélium cubique simple ne renferme que des cellules sécrétrices de chitine. Cette partie se termine

au niveau d'un bourrelet d'ectoderme épaissi qui enserre la base des tentacules et la lamelle chitineuse s'arrête dans une gorge limitée par cet anneau. Il est à remarquer que, dans les jeunes stades, la couche chitineuse de la zone apicale est plus épaisse que celle du reste de la partie aborale.

D'autre part, l'*endoderme* tapisse uniformément la cavité gastrique dilatée en deux ampoules. La dilatation basilaire est immédiatement sous-jacente à la région ectodermique nettement glandulaire. Un pédoncule cylindrique très étroit la réunit à l'ampoule proximale plus conséquente.

B) Cette portion basale est portée par une **région moyenne** cylindrique, relativement courte qui contient une cavité gastrique pédonculée. Cette région comprend la couronne des tentacules aboraux. Ceux-ci sont chez la Tubulaire des formations pleines dont les grandes cellules endodermiques vacuoleuses se poursuivent dans un tissu de soutien spécial constituant un bourrelet circulaire continu à la base de la cavité gastrique moyenne qu'il rétrécit fortement. Cet anneau est séparé du reste de l'endoderme par une lame de mésoglée. Ce tissu a reçu des auteurs des noms différents. Les uns l'ont appelé mésoderme, terme dont la signification morphologique bien précise empêche l'application ici. Récemment il a été dénommé (Broch, 1924) tissu mésogléal, ce qui prêterait facilement à confondre cette formation endodermique avec un produit de la mésoglée. Nous emploierons pour désigner cette formation le terme d'*anneau endodermique*.

De plus, l'ectoderme nu, stratifié, forme à la base des tentacules aboraux un second centre annulaire de prolifération nématoblastique. A cet endroit, il est bourré de nématoblastes jeunes qui émigreront ultérieurement dans le lieu de fonctionnement des tentacules.

C) La troisième partie, la **portion orale**, est la plus simple. C'est le *cône buccal*. Il contient la partie la plus large de la cavité gastrique, mais il ne présente pas encore de

perforation orale chez la Tubularia larynx au moment de l'éclosion. Il faut signaler qu'à ce moment, l'Actinula de certaines Tubulaires (*T. indivisa*) porte déjà une série de tentacules oraux pleins entourant l'hydrostome. De plus, la zone nématoblastique de la région moyenne se développe dans une grande partie de l'ectoderme du cône buccal.

Comparaison de l'Actinula avec la Tubulaire adulte

La figure 5 du texte représente semi-schématiquement une coupe longitudinale de la partie supérieure d'une Tubularia larynx adulte. La position de cet hydropolype, renversée par rapport à celle qu'il occupe naturellement au fond de la mer, facilitera sa comparaison avec son stade larvaire Actinula.

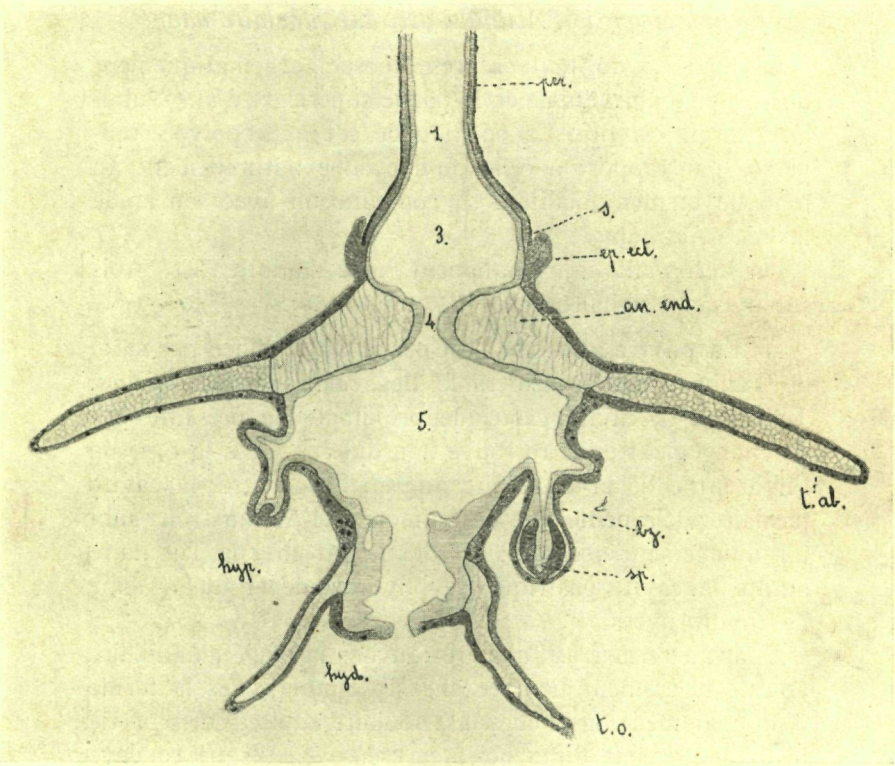
On reconnaît immédiatement chez l'adulte les trois subdivisions signalées chez l'Actinula.

A) La **partie aborale** s'est beaucoup modifiée par suite de l'allongement considérable des *cavités endodermiques*. Toutefois, la cavité gastrique proximale ne présente pas de changement et se retrouve non différenciée à la base de l'hydranthe de la Tubulaire adulte. Par contre, la cavité basilaire et le pédoncule de réunion de l'Actinula ont subi un allongement notable : ils constituent chez la Tubulaire adulte la cavité gastrique de l'hydrocaule et du système des hydrorhyzes.

Quant à l'*ectoderme*, nous retrouvons la plage glandulaire apicale légèrement bombée chez l'Actinula, sous la forme d'un épatement basal chez la Tubulaire adulte. Cette partie histologiquement différenciée se creuse en disque concave et constitue l'endroit par où se fera la fixation du jeune polype. Le reste de l'ectoderme aboral suit l'allongement de la cavité gastrique basilaire : il continue à secréter une couche chitineuse. Ainsi, la calotte chitineuse de l'Actinula représente le périsarc, qui, lors de la croissance, couvre les tiges et les rameaux de la colonie. De même que chez l'Actinula, ce périsarc s'arrête dans un sillon limité par

un bourrelet annulaire d'ectoderme épaissi qui circonscrit la base de l'hydranthe.

B) La **région moyenne** de l'Actinula se retrouve inchangée chez la Tubulaire adulte. Elle s'est développée davantage mais toutes ses formations se retrouvent à la base de l'hydranthe chez l'adulte : d'une part, l'anneau endoder-



Fg. 5

mique rétrécit la cavite gastrique sous la couronne des tentacules aboraux, d'autre part, l'anneau nématoblastique de l'ectoderme constitue une réserve de cnidoblastes qui émigrent ultérieurement sur les tentacules.

C) La **partie aborale** de la Tubulaire adulte, cône

buccal uniforme chez l'Actinula, acquiert un hydrostome et des tentacules oraux pleins. De plus, à proximité des tentacules aboraux, l'hypostome forme chez l'adulte des blastostyles qui donnent naissance à des méduses rudimentaires ou sporosacs.

Comparaison de la Velelle avec un Polype

Si nous comparons la Velelle à un polype, il sera utile de partir d'un stade encore relativement simple pour le rapprocher de l'Actinula. Nous choisirons de préférence le stade Ratarula parce que, à ce moment, tous les organes sont déjà indiqués, tout au moins dans leur ébauche.

Il est immédiatement évident que les pôles oral et aboral se correspondent et que, par conséquent, la jeune Velelle étant placée dans sa position naturelle, le flotteur dirigé vers le haut, elle doit être rapprochée de l'Actinula renversée, position que la larve prend parfois et qui lui a été donnée dans la figure 4 du texte.

A) Le **pôle aboral** se caractérise au stade Conaria par la dépression du *flotteur*. Elle a débuté comme une invagination d'abord restreinte qui répond à l'endroit où se fera plus tard la dépression aborale de l'Actinula. Cette invagination est tapissée à son plafond par une couche chitineuse : ébauche du pneumatocyste. Au stade Ratarula, la chitine ne constitue pas encore une chambre sphérique. Le cône chitineux appliqué au plafond du pneumatophore se termine par son bord libre contre un anneau ectodermique épaissi et s'enchâsse dans une gorge limitée par cet anneau. D'autre part, cet anneau épaissi circonscrit le plancher ectodermique nu du pneumatophore. Dès le stade Rataria, ce dernier sécrète la base de la première chambre aérifère ; l'ectoderme de l'anneau épaissi reste nu. Il se rétrécit et ne subsiste plus qu'en certains endroits : les pneumatopyles. En conséquence, nous voyons que, d'une part, la gorge où se termine le bord périphérique du cône chitineux de la Ratarula correspond au sillon circulaire de la base de l'Actinula, tandis que le plancher nu du pneuma-

tophore de la Ratarula équivaut à la plage glandulaire apicale de l'Actinula.

De plus, le cône chitineux de la Ratarula répond au corps cylindrique de la partie aborale de l'Actinula, et l'ectoderme qui circonscrit le pore apical de la Ratarula se retrouve sous la forme de l'anneau ectodermique où s'enchâsse le périsarc, à la base des tentacules aboraux de l'Actinula.

Examinons maintenant les correspondances qui existent entre les *cavités endodermiques* aborales chez l'Actinula et les premiers stades de la Velelle.

Nous retrouvons l'ampoule proximale de l'Actinula sous forme de la cavité du cône chez la Conaria. Toutefois, la cavité du cône chez cette dernière se poursuit non pas, par une cavité unique rappelant le pédoncule et la dilatation basale de l'Actinula, mais par des canaux endodermiques ; les canaux primaires. Seulement, la différence notable qui ainsi se constate dans la complication de l'endoderme, n'est toutefois pas difficile à interpréter.

Ces formations endodermiques sont représentées chez l'Actinula sous un état beaucoup plus simple, mais, l'Actinula est un organisme minuscule : une disposition simple des cavités digestives est physiologiquement suffisante. Si l'on suppose un accroissement considérable de la partie correspondante du corps, il arrivera nécessairement un moment où le volume de l'animal augmentant plus rapidement que la surface d'absorption de son revêtement endodermique, celui-ci devra se plisser puis se diviser en tubes. Ce fait ne se réalise pas seulement chez la Velelle adulte dont la taille est beaucoup plus considérable, mais aussi dans les Tubulariides de grande dimension. Une série très instructive sous ce rapport nous est donnée dans le genre Tubularia lui-même. L'endoderme des hydrocaules, c'est-à-dire justement celui de la région considérée, est lisse chez Tubularia bellis. Par contre, il est fortement plissé chez Tubularia larynx et enfin divisé en canaux parallèles chez Tubularia indivisa et ceratogyne. Ces canaux sont

particulièrement développés chez Corymorpha, genre voisin de Tubularia, chez Myriothela et atteignent leur apogée chez Branchiocerianthus où ils forment un réseau de tubes endodermiques anastomosés.

Ensuite, chez Conaria, les canaux primaires sont unis à leur extrémité par un canal circulaire, le canal basal. La présence d'un tel canal ne constitue pas un obstacle à notre hypothèse. En effet, c'est de cette manière que le système gastro-vasculaire prend naissance chez les Milléporides, formes certainement apparentées aux Tubulariides.

En outre, dans la Ratarula, le pneumatophore est recouvert par une expansion qui constitue l'origine du limbe et de la collerette. Le développement de cette partie nous est partiellement révélé par l'examen de la Conaria. Elle représente une prolifération de la partie distale au-dessus du pneumatocyste. Il est clair que la région d'épithélium ectodermique simple et nu qui entoure la base des tentacules aboraux répond à cette ébauche. Toutefois, chez la Ratarula, cette région a déjà acquis une complication notable par suite de la formation secondaire de canaux endodermiques Ceux-ci envahissent cette prolifération et assurent à la portion du limbe et de la collerette l'apport nécessaire de nourriture.

Ces tubes endodermiques du limbe de la Velelle ne sont donc nullement des formations spéciales : mais, ce sont des dispositions nécessaires chez un hydrozoaire de grande taille.

B) Passons maintenant à la **partie moyenne** du corps, caractérisée par la formation désignée sous le nom de cône et par la couronne de tentacules. Nous l'homologuerons à la partie moyenne de l'Actinula comprenant le pédoncule gastrique moyen, le coussinet endodermique et les tentacules aboraux.

Ici encore, deux différences notables sont évidentes et chez la Ratarula : la première porte sur la présence du *cône* traversé par des canaux tentaculaires aboutissant au canal circulaire. La deuxième est due à la présence de

l'*anneau nématoblastique* ectodermique interne. L'importance théorique de ces différences peut être aisément réduite.

En effet, le cône de la Ratarula correspond à l'anneau endodermique de l'Actinula dont la cavité déjà très réduite aurait disparu complètement. A la place d'un anneau endodermique, s'est formée une masse compacte d'endoderme, le cône.

De plus, on comprend aisément que cette masse soit parcourue par des canaux venant des tentacules. Chez Tubularia et la plupart des formes voisines, les tentacules sont pleins, ils sont soutenus par un tissu composé de grandes cellules endodermiques vacuoleuses. Cette disposition ne peut s'accorder qu'avec des formations tentaculaires relativement grêles. Elle n'est pas non plus primitive comme le montre la simple comparaison avec l'Hydre. Si nous supposons que ces tentacules, dans un organisme plus énergique, soient creusés, chaque canal tentaculaire parcourra l'axe des tentacules et perforant l'anneau endodermique débouchera dans le canal basal, à la base des tentacules.

Plus spéciale est la formation nématoblastique. En effet, considérée comme masse individualisée, elle forme une caractéristique toute spéciale aux Chondrophorides. Toutefois, il ne faut pas oublier qu'elle est en continuité organique permanente avec l'ectoderme et qu'elle constitue une prolifération ectodermique dans la masse endodermique du cône. Chez l'Actinula, la partie correspondante se trouve dans la portion ectodermique, riche en nématoblastes jeunes, qui siègent autour des tentacules. Cette couche germinative est l'ebauche de la masse nématoblastique des Chondrophorides.

La seule différence consiste dans ce fait que, par suite de son développement plus considérable, rendu nécessaire par une multiplication plus grande de l'appareil tentaculaire, l'épithélium nématoblastique a pris un développement plus conséquent et a poussé vers l'intérieur.

Cette poussée s'est effectuée entre les tentacules dans l'anneau endodermique c'est-à-dire dans la masse endodermique du cône.

C) Nous pouvons être très brefs quant à la troisième partie ou **partie orale** de la Ratarula. Le gastrozoïde répond au cône buccal de l'Actinula.

Les tentacules oraux présents chez certaines formes (*T. indivisa*) au moment de la libération font défaut dans l'Actinula de Tubulariides tels que *T. larynx* et *T. mesembryanthemum*. Ils ne doivent pas être considérés comme une difficulté dans notre comparaison. De plus, on se souviendra que, de part et d'autre, la région immédiatement sous-jacente aux tentacules aboraux sert de lieu de formation aux blastostyles qui ont une identité complète de structure dans les deux formes.

Un argument supplémentaire peut être tiré, en faveur de l'étroite parenté des Tubulariides et des Chondrophorides, de l'identité des *méduses* qu'ils produisent. De part et d'autre, ce sont des Hydroméduses tétraradiaires, présentant, à des degrés divers, la rudimentation des tentacules. Ceux-ci, chez Chrysomitra, sont réduits au moment de la libération à des tubercules rudimentaires, situés sur le bord circulaire de l'ombrelle. Elle offre par conséquent tous les caractères d'une méduse Codonide et, si son origine n'était connue, elle serait rangée parmi les Sarsiadae, c'est-à-dire rapprochée des méduses qui dérivent des Tubulariides (ce terme est pris ici au sens large).

D'autre part, il faut signaler une ressemblance histologique qui vient confirmer singulièrement nos vues : nous voulons parler de la structure des *nématoblastes* et de leur migration. En effet, chez la Tubulaire et surtout chez un Gymnoblastique voisin, la Pennaire, les nématoblastes offrent avec ceux de la Velelle une identité de structure et de disposition tout à fait évidente. De plus, chez ces différentes espèces, les nématoblastes se forment dans un endroit bien déterminé et de là ils émigrent pour se rendre

aux différentes parties du corps, surtout aux tentacules, où leur activité physiologique pourra se manifester.

En résumé, partant d'une forme simple d'Hydropolype, l'Actinula de la Tubulaire, nous sommes parvenus à en faire dériver un oragnisme aussi évolué que la Velelle. Comme on le conçoit aisément, la complication des diverses parties de la Velelle est due à une nécessité physiologique chez un organisme qui atteint une taille relativement grande.

Il résulte donc de l'exposé de ces différents points que la Velelle est un Hydropolype qui s'est adapté progressivement à la vie pélagique.

Chapitre 2. — Théorie polypomorphe des Siphonophores

A) Type morphologique des Siphonophores

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est permis de concevoir comme suit le type morphologique des Siphonophores.

Un Siphonophore présente une tige centrale, portant des appendices variés. Une de ses extrémités s'est déprimée en une vésicule sécrétant une couche chitineuse et qui se remplit de gaz : le flotteur. Comme l'organisme se place le flotteur vers le haut, l'extrémité considérée constitue l'extrémité supérieure. L'extrémité opposée, inférieure, montre un orifice de communication entre la cavité de la tige et l'extérieur : orifice buccal.

Sous le flotteur, on rencontre des organes médusomorphes : les cloches natatoires. La partie de la tige qui porte le flotteur et les cloches natatoires s'appelle plus spécialement, nectosome. Elle pourvoit à la flottaison et à la locomotion de l'animal. Elle s'oppose au reste de la tige ou stolon qui sert de support à de petits groupes d'organes polypomorphes : les cormidies, et se termine inférieurement par un gastrozoïde, le gastrozoïde primaire. L'ensemble constitue le siphosome qui assure la nutrition, la reproduction et la défense du Siphonophore.

Nous examinerons successivement la structure générale de la tige, du flotteur, des cloches natatoires et des cormidies.

1. *Tige du Siphonophore.* — La constitution très simple de la tige est celle des hydrozoaires : deux feuillets épithéliaux, l'un externe, ectoderme, l'autre interne, endoderme, séparés par une lamelle sans structure, la mésoglée. Sa structure ne varie pas, seule sa longueur est sujette à des variations très importantes. Quant à sa cavité, elle se poursuit dans tous les appendices.

2. *Le flotteur.* — Le flotteur qui soutient le Siphonophore à la surface de la mer, constitue une invagination de l'extrémité supérieure de la tige. Cette invagination ou pneumatophore présente deux parties. Situées l'une au-dessus de l'autre, elles communiquent par un orifice annulaire, plus ou moins rétréci par un bourrelet ectodermique épaissi. Elles varient par la structure de l'ectoderme qui les tapisse. En effet, dans la partie supérieure, ovoïde, comprise entre l'orifice d'invagination et le bourrelet de séparation, l'ectoderme simple sécrète une cuticule chitineuse qui forme un revêtement périphérique à la cavité interne : c'est le pneumatocyste qui entoure le sac aérifère ou réservoir. Son extrémité apicale est percée ou non d'un pore apical. De plus, la partie inférieure du flotteur a la forme d'un cône renversé (entonnoir). Son ectoderme stratifié reste nu et déborde même dans le réservoir dont il recouvre intérieurement la partie inférieure du pneumatocyste.

D'autre part, la cavité gastrique de la tige entoure le flotteur. Seulement, elle ne reste pas unique car des cloisons constituées de deux couches endodermiques séparées par une lame de mésoglée réunissent l'endoderme périphérique à l'endoderme invaginé. Ainsi, ces cloisons subdivisent la partie aborale de la cavité gastrique en logettes radiairement disposées.

3. *Les cloches natatoires.* — Suspendues sous le flotteur, le long de la partie supérieure de la tige, elles ont la forme et la structure de petites méduses sans manubrium et le plus souvent sans tentacule marginal. Fixées par leurs pôles aboraux, les cloches natatoires sont comprimées bilatéralement. Elles prennent naissance en une seule rangée ;

seulement, la torsion de la tige fait qu'elles paraissent être insérées sur plusieurs rangs. Leur contraction rythmique puissante permet au Siphonophore de se mouvoir spontanément à la surface des eaux.

4. *Les cormidies.* — Elles s'insèrent le long de la tige du siphosome et se compose d'un certain nombre d'organes plus ou moins compliqués.

a) *Les organes nourriciers ou gastrozoïdes secondaires.* — Polymorphes, pourvus d'un orifice buccal, garnis d'un anneau urticant, ils viennent en aide au gastrozoïde primaire dans la nutrition de l'organisme. Ils sont accompagnés d'un long filament rétractile, pourvu de ramifications : *les tentilles* riches en batteries urticantes. Ce filament sert à la capture des aliments et à la défense du Siphonophore : *le filament pêcheur.* De plus, chaque gastrozoïde secondaire est entouré d'un certain nombre d'organes polymorphes : *les cystozoïdes* présentant un pore terminal et un anneau urticant. Ils servent à l'excrétion des détritus digestifs et sont eux aussi accompagnés d'un tentacule simple très long, très contractile, mais sans bouton urticant : *le palpacule.*

b) *Les organes reproducteurs : les blastozoïdes.* — Unisexués ou bisexués, sans bouche ni bourrelet urticant, ni tentacule, ils donnent naissance à des *bourgeons médusoïdes* dont le manubrium renferme les éléments sexuels. Ou bien ces bourgeons restent *fixes* et, dans ce cas, les produits sexuels mûrs tombent du manubrium ou bien ils deviennent de véritables petites *méduses libres* qui se détachent immatures. Les produits génitaux de ces méduses ne mûrissent que pendant la vie libre pélagique.

c) *Les organes protecteurs : les boucliers.* — Gastrozoïdes secondaires, cystozoïdes et blastozoïdes sont protégés par des sortes d'écailles supérieures, aplaties, triangulaires, plus ou moins nombreuses : *les boucliers.* Ils présentent des côtes saillantes, riches en nématocystes et s'articulent à leur extrémité proximale avec la tige, par un pédicule entouré de muscles élévateurs ou abaisseurs.

B) CLASSIFICATION DES SIPHONOPHORES.

Si on considère les Siphonophores, deux cas peuvent se présenter : ou bien ces organismes pélagiques possèdent, avec plus ou moins de modifications, tous les organes décrits à propos du type morphologique, ou bien l'absence de telle ou telle partie amène des changements notables dans la structure générale du Siphonophore. Et c'est surtout de l'absence ou de la présence du flotteur que dérivent des modifications importantes. En effet, lorsque le flotteur manque, des cloches natatoires le suppléent dans sa fonction. Lorsqu'il est petit et incapable de maintenir seul le Siphonophore à la surface de la mer, celles-ci lui viennent en aide pour la flottaison ou les mouvements du Siphonophore ; d'autre part, lorsqu'il est bien développé, les cloches natatoires font défaut. Il nous est donc permis de classer les Siphonophores selon leur flotteur. Nous voyons que ces organismes se répartissent en deux grandes catégories :

I. les Siphonophores à flotteur
II. les Siphonophores sans flotteur.

1) Les SIPHONOPHORES A FLOTTEUR ou PHYSOPHORIDES comprennent :

1. des formes à flotteur monothalame
2. des formes à flotteur polythalame.

1) Les formes à **flotteur monothalame** se subdivisent en :

A) les formes à *flotteur microthalame* : *Physonectides.*

Type morphologique : à nectosome comprenant un flotteur petit, imperforé, avec entonnoir surmonté d'un réservoir et de cloches natatoires : à siphosome à stolon plus ou moins allongé verticalement.

B) les formes à *flotteur macrothalame.*

Elles se divisent, selon la présence ou non de cloches natatoires, en :

a) Formes *pourvues de cloches natatoires* : *Auronectides.*

Type morphologique : le flotteur comprend un réservoir très grand et un entonnoir (aurophore) rejeté sur le côté avec orifice latéral : siphosome raccourci.

b) Formes *dépourvues de cloches natatoires* : *Cystonectides.*

Type morphologique : nectosome à flotteur très grand, le réservoir très grand, perforé, surmontant l'entonnoir, pas de cloches natatoires.

D'après le siphosome ils comprennent des formes à stolon allongé verticalement, *Rhizophizines* et des formes à stolon allongé sous la face inférieure du flotteur, *Physalines.*

2. Les formes à **flotteur Polythalame** constituent les *Chondrophorides.*

Nectosome : à flotteur très grand, à plusieurs chambres aérifères, étalé horizontalement et dépourvu de cloches natatoires. Siphosome : stolon extrêmement raccourci, appendices développés à la face inférieure du flotteur.

Les Chondrophorides comprennent des formes à voile, *Velellides*, des formes sans voile, *Porpitides.*

II. Les SIPHONOPHORES SANS FLOTTEUR et uniquement pourvus de puissantes cloches natatoires constituent les CALYCOPHORIDES.

Nectosome à cloches natatoires très grandes, plus ou moins nombreuses, disposées sur une tige divergente, par rapport au stolon, du siphosome allongé verticalement. Les tiges du siphosome et du nectosome s'unissent en un point commun.

La seule considération de ce groupe prouve que son organisation interne diffère totalement de celle des Physophorides. D'une part, l'absence du flotteur et son remplacement par des cloches natatoires puissantes font que, chez les Calycophorides, le sommet morphologique ne répond pas au sommet physiologique. D'autre part, les Calycophorides subissent deux proliférations bien distinctes : un bourgeonnement donne le siphosome et un autre, latéral, donne le nectosome. Ces deux bourgeonnements convergent

l'un vers l'autre, au lieu de s'effectuer sur le même support comme chez les Physophorides.

Ces deux différences importantes empêchent tout rapprochement des Calycophorides aves les Physophorides. Comme nous nous réservons de revenir sur ce sujet dans un travail ultérieur, nous n'approfondirons pas dans cet exposé la question des Calycophorides.

C) Développement des siphonophores

Comme nous laissons en réserve l'étude des Calycophorides nous nous bornerons dans les lignes qui suivent à rappeler ce qui se passe chez les Physophorides, sauf les Chondrophorides, vus en détail dans la partie descriptive. D'une manière générale, à l'heure actuelle, on a établi les faits suivants pour les Physonectides, les Auronectides et les Cystonectides : l'œuf fécondé, après sa mise en liberté, subit une segmentation totale et égale, et se transforme en une morula pleine. Bientôt cette morula présente une assise superficielle de petites cellules ciliées, ectoderme, et une masse interne de grandes cellules chargées de deutoplasme, endoderme primitif. L'embryon s'allonge, devient ovoïde, puis tubulaire. L'endoderme primitif produit une couche de cellules plates, l'endoderme définitif. Ce processus s'accentue de plus en plus, l'endoderme primitif disparaît et ses réserves nutritives servent à l'accroissement de la larve. Bientôt apparaît une cavité centrale, la cavité gastro-vasculaire.

A l'un des pôles de l'embryon, l'ectoderme s'épaissit pour former un nodule qui se creuse d'une cavité et se transforme en le flotteur de l'organisme.

Sous le flotteur, on remarque un étranglement annulaire auquel fait suite un appendice polypomorphe : le gastrozoïde primaire. Celui-ci est séparé de la partie supérieure par une dilatation dont l'ectoderme épaissi, riche en nématocystes, constitue un bourrelet urticant. Au niveau de cette dilatation, la paroi du corps s'évagine et va constituer le filament pêcheur du gastrozoïde primaire.

A l'extrémité inférieure de l'embryon, à un endroit

fortement pigmenté s'ouvre un orifice qui met la cavité du gastrozoïde en communication avec l'extérieur : la bouche du gastrozoïde primaire. Par conséquent nous pouvons distinguer dans la larve : 1) le flotteur et l'étranglement inférieur séparés du 2) gastrozoïde primaire par une dilatation avec bourrelet urticant et filament pêcheur. HAECKEL (1888) a désigné une telle larve sous le nom de Siphonula (fig. 6 dans le texte).

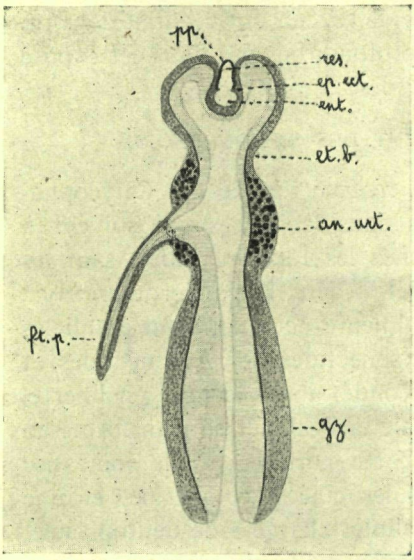


Fig 6

La suite du développement nous apprend que :

1. Le filament pêcheur du gastrozoïde primaire dégénère et disparaît et que le bourrelet urticant se retrouve à la base du gastrozoïde primaire.

2. Le flotteur et le gastrozoïde primaire ne varient pas.

3. L'étranglement annulaire immédiatement sous-jacent au flotteur s'allonge considérablement et va bourgeonner, au-dessus, les cloches natatoires et en-dessous, les cormidies. Le nombre et la disposition des zones de bourgeonnement diffèrent selon les individus. Mais, il est certain que les cloches natatoires se développent comme de petites méduses et que les cormidies naissent d'un seul bourgeon, diverticule de la paroi du stolon, qui se subdivise secondairement en les divers éléments de la cormidie.

Ce type général de développement étant décrit, nous devons maintenant chercher succinctement s'il répond

exactement à ce qui se passe chez tous les Physophorides autres que les Chondrophorides.

Voyons aussi si ces organismes présentent dans le cours de leur ontogénèse un stade larvaire qui est la Siphonula ou qui se réduit à celle-ci.

Physonectides. — Ils présentent le stade Siphonula caractéristique.

Auronectides. — Ce sont des formes bathypélagiques dont la larve passe par un stade *Auronula* (HAECKEL, 1888). Cette auronula se distingue de la Siphonula par le seul fait que l'entonnoir (aurophore) a été rejeté sur le côté et débouche à l'extérieur par un pore aérifère (aurostigma). Comme le déplacement de l'entonnoir paraît bien n'être que secondaire, on s'aperçoit que l'auronula se rattache aisément à la siphonula.

Cystonectides. — Rhizophyzines. — Ces Siphonophores allongés verticalement et qui diffèrent du type morphologique par l'absence de cloches natatoires, compensée par la grandeur du flotteur, possèdent dans leur développement un stade Siphonula caractéristique.

Phyzalines. — Caractérisés par un flotteur très grand, ils passent par le stade Siphonula. Seulement, le stolon du siphosome, au lieu de s'allonger verticalement, vient se placer horizontalement à la partie physiologiquement inférieure du flotteur.

En résumé, l'étude comparative précédente nous permet de conclure : les Physophorides autres que les Chondrophorides passent dans le cours de leur développement par un stade larvaire caractéristique : la Siphonula.

D) COMPARAISON ENTRE SIPHONULA, ACTINULA ET RATARULA

Nous possédons maintenant tous les éléments nécessaires pour établir une comparaison entre les deux formes larvaires spéciales que nous rencontrons chez les Siphonophores Physophorides : Siphonula et Ratarula.

Pour ce rapprochement, nous nous baserons, comme nous l'avons fait pour la Ratarula seule, sur une forme larvaire d'Hydropolype : l'*Actinula*.

Si nous examinons ces trois formes larvaires, nous constatons aisément que, outre l'identité de structure de leurs parois, nous pouvons les diviser en trois parties nettement caractéristiques, qui évoluent différemment : une supérieure, une moyenne, une inférieure. Nous les étudierons successivement :

a) La *partie supérieure* chez l'Actinula comprend le cylindre aboral recouvert d'une cuticule chitineuse dont la périphérie s'arrête dans une gorge limitée extérieurement par un bourrelet d'ectoderme épaissi. Sa cavité gastro-vasculaire se divise en deux dilatations réunies par un pédoncule. Nous avons démontré antérieurement que cette partie de l'Actinula répond à la portion aborale de la Ratarula caractérisée par le flotteur et limitée inférieurement par un plan passant au-dessus des tentacules et du plancher de la cavité du cône.

Ces faits étant établis, il devient immédiatement évident que cette partie supérieure de l'Actinula et de la Ratarula répond à la partie aborale de la Siphonula. Chez cette larve, elle est limitée à la partie inférieure de l'étranglement qui se trouve à la base du flotteur. Ce pôle aboral d'ailleurs se caractérise également chez la Siphonula par la présence d'un *flotteur*.

Chez la Siphonula, le pneumatophore se compose de deux parties parfaitement distinctes. Un cône renversé inférieur, à ectoderme stratifié nu, l'entonnoir, est surmonté d'une cavité ovoïde, le réservoir dont l'ectoderme simple sécrète une couche chitineuse, paroi du pneumatocyste. Cette paroi chitineuse affecte la forme d'une coupe renversée et son bord s'arrête au niveau d'un bourrelet annulaire d'ectoderme épaissi situé entre le réservoir et l'entonnoir.

D'autre part, si l'on examine le flotteur de la *Ratarula*, on retrouve exactement les mêmes parties : en effet, la paroi pneumatocystique, en forme de chapeau chinois, de cette larve occupe, elle aussi, la partie supérieure de la cavité d'invagination. Elle s'arrête également au niveau d'un bourrelet ectodermique circulaire épaissi ; de plus,

cette paroi chitineuse et ce bourrelet comparables à ce qui existe chez la Siphonula, délimitent chez la Ratarula une cavité ouverte vers le bas, qui correspond au réservoir aérifère de la Siphonula. De même, chez la Ratarula, la partie inférieure du pneumatophore n'a pas encore sécrété de chitine et par conséquent, nous pouvons comparer la cavité qu'elle circonscrit, à l'entonnoir de la Siphonula. Seulement, chez les Chondrophorides cet état primitif se transforme comme il a été décrit plus haut, tandis que, chez les autres Physophorides, il persiste, avec parfois des modifications secondaires (aurophore des Auronectides).

Par conséquent, le flotteur des Chondrophorides et celui des autres Physophorides présentent la même structure primitive. En outre, nous avons vu qu'ils proviennent tous deux de l'invagination de la partie aborale de la larve, invagination qui correspond à la région apicale de l'Actinula.

En ce qui concerne la *cavité gastrique* aborale de la Ratarula, nous avons rapporté précédemment la cavité du cône à la dilatation proximale de l'Actinula et les canaux endodermiques primaires à l'ampoule basilaire.

Si nous examinons la partie aborale de la Siphonula, nous constatons que la cavité gastrique indivise de l'étranglement annulaire répond à la cavité du cône chez la Ratarula. Vers le haut, cette partie de la cavité gastrique s'étale autour de l'invagination du flotteur. Mais cette expansion, au lieu de rester simple, se subdivise, comme chez la Ratarula, en logettes canaliculaires radiaires, par formation de cloisons composées de deux épithéliums endodermiques séparés par une lame de mésoglée. Donc, cette cavité gastro-vasculaire apicale représentée par les canaux radiaires répond aux canaux endodermiques primaires de la Ratarula et partant, à la dilatation proximale de l'Actinula.

Seulement, il faut remarquer que les canaux primaires de la Ratarula ne restent pas simples, ils se ramifient énormément : ils vont donner tous les canaux endodermiques qui perforent l'organe central. Car, l'endoderme de la

zone supérieure chez la Ratarula, est le siège d'une prolifération intense : en plus des canaux de l'organe central, il donne naissance aux canaux du limbe, de la collerette et de la couronne sous-limbaire.

Cette faculté d'accroissement se retrouve également à la partie aborale de la Siphonula. Le rétrécissement annulaire compris entre la base du flotteur et le bourrelet urticant, prolifère activement. Mais, au lieu de pousser vers l'intérieur comme chez la Ratarula, cette partie de la Siphonula s'accroît énormément en longueur. Elle bourgeonne des cloches natatoires à sa partie supérieure et des cormidies à sa partie inférieure. Donc, chez la Siphonula, le stolon du siphosome et la tige du nectosome qui porte les cloches natatoires représentent la partie supérieure de la Ratarula.

Par conséquent, nous pouvons homologuer la partie supérieure de l'Actinula, de la Ratarula et de la Siphonula.

b) *La partie moyenne* comprend, chez l'Actinula, le pédoncule gastrique moyen, l'anneau endodermique, les tentacules aboraux et l'anneau nématoblastique. Antérieurement, nous l'avons comparée avec la partie moyenne de la Ratarula, située entre le plan supérieur passant au-dessus des tentacules et du plancher de la cavité du cône, et le plafond du gastrozoïde. Chez la Ratarula, elle comprend le cône, la masse nématoblastique interne et les tentacules proprement dits.

Il est clair que la partie moyenne de l'Actinula répond à la partie moyenne de la Siphonula, caractérisée par la ceinture urticante externe qui subsiste et par le filament pêcheur qui disparaît. Il n'y a pas d'anneau endodermique soutenant des tentacules pleins ; cela se conçoit aisément, car le filament pêcheur tentaculiforme est creux et apparaît comme une évagination de la paroi du stolon. Par conséquent, nous pouvons homologuer la partie moyenne de l'Actinula, de la Ratarula et de la Siphonula.

c) *La partie inférieure*, comprend chez l'Actinula, le cône buccal, futur hypostome. Il est immédiatement évident que ce cône buccal répond au gastrozoïde de la Ratarula

et à celui de la Siphonula. Par conséquent, nous pouvons homologuer la partie inférieure de l'Actinula, de la Ratarula et de la Siphonula.

Il résulte donc de l'examen précédent que, pour établir une comparaison complète entre Actinula, Ratarula et Siphonula, il existe deux différences dont la réduction s'impose.

Elles consistent en :

1. La complication du système gastro-vasculaire de la partie supérieure de la Ratarula, et

2. La poussée interne de l'ectoderme nématoblastique chez la Ratarula, poussée qui donnera naissance à un organe particulier aux Chondrophorides, la masse cnidoblastique interne.

Comme nous l'avons vu dans la partie descriptive, cette portion ectodermique riche en nématoblastes est localisée dans la partie moyenne. Elle prolifère activement vers le centre et réduit la cavité gastro-vasculaire au point de la faire disparaître. Finalement, ce processus amène la formation d'une lame nématoblastique uniforme qui s'épaissit de plus en plus. Cette couche ectodermique interne sépare complètement, du moins au début, la cavité gastrique supérieure de la cavité du gastrozoïde primaire. D'autre part, la cavité supérieure se trouve considérablement déprimée par l'invagination apicale du flotteur, très développé chez les Chondrophorides. De cette façon, la partie gastrique aborale de la Ratarula se trouve coincée entre la lame nématoblastique interne et le flotteur. Aussi, chez la larve de Velelle, elle ne pourra s'étendre verticalement comme chez les autres Physophorides. Au contraire, elle devra s'étaler dans le plan horizontal et, pour subvenir aux besoins d'un organisme de taille relativement grande, elle devra se subdiviser secondairement en un réseau très complexe de canaux endodermiques.

Par conséquent, la considération de ces faits nous apprend que la complication du système gastro-vasculaire aboral

chez la Ratarula s'explique facilement par l'apparition de la prolifération interne de l'ectoderme nématoblastique. Comme cette dernière n'est qu'une modalité spéciale dans le développement des Chondrophorides, nous pouvons homologuer Ratarula, Siphonula et Actinula, c'est-à-dire les stades larvaires d'un Chondrophoride, des autres Physophorides et d'un Hydroïde Gymnoblastique.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'exposé des faits et des considérations théoriques nous amène à deux conclusions générales importantes.

1. Le rapprochement de la Siphonula et de la Ratarula nous permet d'établir que les Chondrophorides se rattachent aux autres Physophorides. Ils en diffèrent seulement par un processus spécial dans leur mode de développement : la prolifération vers l'intérieur de l'ectoderme nématoblastique.

En conséquence, la distinction nette établie par HAECKEL, 1888, entre Disconanthes (Chondrophorides) et Siphonanthes (Physonectides, Auronectides, Cystonectides, Calycophorides) doit être écartée. Les *Siphonophores* se subdivisent en formes à flotteur : **Physophorides** (Physonectides, Auronectides, Cystonectides, Chondrophorides) et en formes sans flotteur : **Calycophorides.**

2. Il ressort de la comparaison entre les stades larvaires Siphonula et Actinula, la même conclusion que celle du Ch. 2 de la partie générale et se rapportant exclusivement aux Chondrophorides. Nous pouvons généraliser cette conclusion et l'étendre à tous les Siphonophores à flotteur : les Physophorides dérivent d'Hydropolypes voisins des Tubulariides.

Quant aux Calycophorides, le fait que leurs produits sexuels prennent naissance dans le manubrium des méduses qu'ils produisent, nous permet de les rapprocher des Hydrozoaires dont les méduses offrent la même particularité. Nous pouvons en conclure que les Calycophorides dérivent d'Hydroïdes Gymnoblastiques.

En résumé, tous les Siphonophores proviennent d'hydropolypes Gymnoblastiques qui se sont adaptés à la vie pélagique.

(*Université de Liége. Laboratoire de Zoologie*).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

AGASSIZ, A. 1883. — The Porpitidae and Velellidae. *Mem. mus. Harvard College*, vol. VIII, n° 2, pp. 1-16, pl. 1-12.

AGASSIZ, L. 1860. — Contributions to the natural history of the *U. S. A.*, vol. III, p. 53, fig. 31-33.

ALLMAN, J. G. 1871. — A monograph of the Gymnoblastic. or Tubularian Hydroids. *London, Ray Society*, 2 vol.

BEDOT, M. 1884. — Recherches sur l'organe central et le système vasculaire des Velelles. *Rec. Zool. Suisse*, vol. 1, pp. 491-517, pl. 15-16.

ID. 1884. — Recherches sur le foie des Velelles. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, vol. 98, pp. 1004-1006.

ID. 1885. — Contribution à l'étude des Velelles. *Rec. Zool. Suisse*, vol. II, pp. 237-251, pl. 9.

ID. 1885. — Sur l'histologie de la Porpita méditerranéa. *Rec. Zool. Suisse*, vol. II, pp. 189-194.

ID. 1885. — Notice sur le développement des Velelles. *Arch. Sc. Phys. Nat.*, Genève (3), tome 13, p. 441.

ID. 1886. — Recherches sur les cellules urticantes. *Rec. Zool. Suisse*, vol. IV, pp. 51-59, pl. 2-3.

ID. 1894. — Note sur une larve de Velelle. *Rev. Suisse Zool.*, vol. II.

BROCH, H. 1924. — Hydroida. *Handb. der Zoologie* (Kükenthal), Berlin et Leipzig, vol. 1, pp. 422-458, fig. 381-421.

CHUN, C. 1881. — Das Nervensystem der Siphonophoren. *Zool. Anz.*, vol. IV, pp. 107-111.

ID. 1882. — Ueber die cyclische Entwickelung und die Verwandtschaftsverhaltnisse der Siphonophoren. *Sitz. Akad. Wiss.*, Berlin, pp. 1155-1172, pl. 17.

Id. 1887. — Zur Morphologie der Siphonophoren. *Zool. Anz.*, vol. 10, pp. 511-515, 529-533, 557-561, 574-577.

Id. 1888. — Bericht ueber eine nach den Canarischen Inselm im Winter 1887-88 ausgeführte Reise. *Sitzungsber. Acad. Wiss.*, Berlin, pp. 1141-1173.

ID. 1889. — Siphonophora of the Canary Islands. *Ann. and Mag. of nat. History*, série 6, vol. III, pp. 214-246.

ID. 1897. — Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. *Ergeb. Plank. Exp.*, vol. 2 Kc., pp. 93-97, fig. 2*a*-2*b*.

CHUN, C. 1898. — Ueber K. C. Schneiders System der Siphonophoren. *Zool. Anz.*, vol. 21, pp. 298-313, 321-328.

CLAUS, C. 1889. — On the Organism of the Siphonophora and their Phylogenetic Derivation : a Criticism upon E. Haeckel's so called Medusome theory. *Annals Mag. Nat. Histor.*, série 6, vol. IV, pp. 185-198.

COSTA, O. G. 1841. — Sur l'appareil vasculaire de la Velelle. *Ann. Sc. nat.*, 2e série, tome XVI, pp. 187-189, pl. XIII, fig. 3.

DE CHAMISSO, A. et EYSENHARDT, C. G. 1821. — De animalibus quibusdam a classe vermium Linneana. *Nova acta. Acad. Caes. Leopoldinae.* Bd 10. F. II, pp. 363-362, pl. XXXII, fig. 1-3.

DELAGE, Y. et HEROUARD, E. 1901. — Les Coelentérés. *Traité de Zoologie concrète.* T. II, partie 2, pp. 253-264, pl. XXX et XXI, fig. 2. Figures dans le texte 401, 405, 410.

DELLA CHIAJE, S. 1823-1829. — Memorie sulla storia et notomia degli animali sensa vertebre di Napoli, vol. II, p. 219.

ID. 1841. — Descrizione degli animali senza vertebre della Sicilia citeriore. Naples, vol. IV.

ESCHSCHOLTZ, Fr. 1829. — System der Akalephen, Berlin, p. 172, nº 5.

FORSKAL, P. 1775. — Descriptiones animalium quae in itinere Orientali observavit. *Haeniae.* 1775, pp. 104-105, nº 15.

GEGENBAUR, C. 1853. — Rapport sur quelques recherches d'anatomie comparée faites à Messine en automne 1852. *Zeit. f. Wiss. zool.* Tome IV, p. 370.

ID. 1857. — Versuch eines Systemes der Medusen mit Beschreibung neuer oder wenig gekannter Formen. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, tome VIII, pp. 231-236, fig. 10-15.

ID. 1860. — Neue Beiträge zur näheren Kenntniss der Siphonophoren. *Nov. act. Acad. Caes. Léopold. Carol.*, vol. 27, pp. 331-424, pl. 26-32.

GRANT, R. 1833. — On the Velella limbosa. *Proc. Zool. Soc.*, London, vol. 1, p. 14.

HAECKEL, E. 1869. — Zur Entwickelungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht, p. 3.

Id. 1888. — System der Siphonophoren auf phylogenitischer Grundlage entworfen. *Ien. Zeitschr. Naturwiss.*, vol. 22, pl. 1-16.

ID. 1888. — Reports on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger during cruise 1873-1876. *Challenger Reports.*, Vol. 28, pp. 70-88, pl. 43-44.

HOLLARD, H. 1845. — Recherches sur l'organisation des Velelles. *Ann. Sc. nat.* 3e série, t. III, pp. 248-254, pl. IV*bis*, fig. 28-34.

HUXLEY, Th. 1859. — The Oceanic Hydrozoa. *Ray Society, London*, pp. 107-126, pl. XI-XII, fig. 13-15, 3 fig. du texte.

KOELLIKER, A. 1853. — Rapports sur quelques recherches d'anatomie comparée faites à Messine en automne 1852. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, tome IV, pp. 313-315, 367-369.

Id. 1859. — Die Schwimmpolypen von Messina. Leipzig, pp. 46-57, pl. XI, fig. 9-15.

KOROTNEV, A. 1884. — Zur Histologie der Siphonophoren. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, vol. 5, pp. 229-288, pl. 14-19.

KORSCHELT, E. et HEIDER, K. 1890. — Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Iena, pp. 37-38.

KROHN. 1848. — Notiz ueber die Anwesenheit eigenthumlicher Luftkanaele bei Velella und Porpita. *Wiegmann's Archiv. für. Naturgeschichte*, 14e année, vol. 1, p. 30.

LESSON, R. P. 1843. — Histoire naturelle des Zoophytes. Paris, Livre 7, pp. 569-580, pl. 12, fig. 1-2.

LEUCKART, R. 1851. — Ueber den Bau dei Physalien und der Rohrenquallem im Allgemeinen. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, vol. III, pp. 189-212, pl. IV, fig. 1-6.

ID. 1853. — Zoologische Untersuchungen. Die Siphonophoren. Giessen, pp. 1-95, pl. 1-3.

Id. 1854. — Zur nahern Kenntniss der Siphonophoren von Nizza. *Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte*, vol. 1.

METCHNIKOV, El. 1874. — Studien ueber die Entwickelung der Medusen und Siphonophoren. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, vol. 24, p. 35, pl. 6-12.

ID. 1885. — Medusologische Mittheilungen. *Arb. Zool. Inst. Wien.* Vol. VI, pp. 237-239, pl. 1, fig. 1-5.

PAGENSTECHER, A. 1863. — Zur näheren Kenntniss der Vellelidenform Rataria, etc. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, vol. XII, pp. 496-530, pl. 40-41.

SCHNEIDER, K. C. 1896. — Grundriss der Organisation der Siphonophoren. *Zool. Anz.*, vol. 21, pp. 51-57, 73-79, 153-173, 185-200.

VANHOFFEN, E. 1906. — Die Siphonophoren. *Nordishes Plankton*, Bd. V, pp. 37-38, fig. 58-63.

VOGT, C. 1851. — Zoologische Briefe. Frankfurt a. M., pp. 139-140, fig. 129.

ID. 1854. — Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. *Mém. Inst. Genévois*, vol. 1, pp. 5-38, pl. 1-2.

WOLTERECK, R. 1904. — Ueber die Entwicklung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. *Zool. Jahrb.* Suppl. t. VII, pp. 347-372, pl. 17-19, fig. A-F dans le texte.

EXPLICATION DES FIGURES DU TEXTE

FIG. 1*a*-1*d*. — Ordre d'apparition des tentacules désignés par I, II, III... Dans ces 4 figures, les huit axes principaux situent l'emplacement des canaux radiaires. Le bord circulaire ou ovalaire représente le canal basal.

Fig. 1*a* : Conaria.

Fig. 1*b* : Ratarula.

Fig. 1*c* : Rataria. Les lignes en pointillé partant des axes NW-SE et W-E sont des bifurcations des canaux radiaires.

Fig. 1*d* : Velella jeune.

FIG. 2*a*-2*d*. — Transformation du pneumatocyste. Le bord circulaire ou ovalaire représente la limite externe du pneumatocyste.

Fig. 2*a* : Conaria. Une chambre circulaire.

Fig. 2*b* : Ratarula. Une chambre ovalaire.

Fig. 2*c* : Rataria. Une chambre centrale, déprimée par 8 crêtes radiaires, est entourée d'une seconde chambre annulaire dont la limite interne est représentée par l'ovale interne. Cette seconde chambre se poursuit vers le haut en 8 canaux radiaires situés suivant les axes principaux. Ces 2 chambres sont réunies par 2 pneumatopyles (O) situés dans l'axe N.N.E.-S.S.W.

Fig. 2*d* : Velella jeune. Par suite du plus grand accroissement des secteurs E-S et W-N, les axes radiaires se sont tordus en S : les chambres aérifères deviennent parallélogrammiques. Par confluence des canaux de la chambre secondaire, celle-ci est parfaitement concentrique à la première, de même que les autres. Les stigmas (+) ont apparu les deux premiers formant une croix avec les suivants. Les logettes délimitées par une ligne pointillée figurent les prolongements supérieurs des chambres dans la crête chitineuse.

FIG. 3*a*. — Schéma d'une Disconula d'après Haeckel (Théorie médusomorphe).

bl. = blastozoïde.
c. cor. = canal coronal.
c. exo. = canal exombrellaire.
c. hep. = canal hépatique.
c. mar. = canal marginal.
c. sub. = canal subombrellaire.
cent. = centradenia.
ét. gas. = étoile gastrique.
ét. hép. = étoile hépatique.
ét. pal. = étoile palléale.
exo. = exombrelle.
p. a. = pôle aboral.
p. o. = pôle oral.
p. ap. = pore apical.
pmc. = pneumatocyste.
pp. = pneumatopyle.
sub. = subombrelle.
t. = tentacule.

FIG. 3*b*. — Schéma d'une jeune Conaria d'après Woltereck, 1904. Fig. E du texte.

b. g. = anneau cnidoblastique.
c. cir. = canal circulaire.
c. rad. = canal radiaire.
est. = estomac.
mk. = médusenknospe (flotteur + cône).
p. ?. = primärzooide.
t. = emplacement des tentacules provisoires.

FIG. 4. — Coupe longitudinale d'une Actinula de Tubularia larynx au moment de l'éclosion (× 200).

an. end. = anneau endodermique.
c. b. = cône buccal.
cup. chit. = cupule chitineuse aborale.
ect. = ectoderme.
ect. g. = plage glandulaire de l'ectoderme apical.
ect. g. s. = sillon qui délimite *ect. g.*
end. = endoderme.
ep. ect. = épaississement ectodermique annulaire de la base des tentacules aboraux.
m. n. = masse nématoblastique.
p. a. = pôle aboral.
p. o. = pôle oral.
s. = gorge annulaire où se termine la cupule chitineuse.

t. ab. = tentacule aboral.
1-5 = subdivisions de la cavité gastrique.
1 = dilatation de la partie aborale basilaire.
2 = dilatation proximale de la partie aborale.
3 = pédoncule de réunion entre les 2 dilatations aborales.
4 = pédoncule gastrique moyen.
5 = cavité gastrique du cône buccal.

FIG. 5. — Coupe semi-schématique d'un jeune hydranthe de Tubularia larynx (× 80).
1-3-4-5 = Subdivisions de la cavité gastrique qui répondent à celles, pareillement numérotées, dans la figure 4 du texte.
an. end. = anneau endodermique.
bz. = blastozoïde.
ep. ect. = épaississement ectodermique annulaire à la base des tentacules aboraux.
hyd. = hydrostome.
hyp = hypostome.
p. ab. = pôle aboral.
p. o. = pôle oral.
pér. = périsarc.
s. = gorge annulaire où se termine le périsarc.
sp. = sporosac.
t. ab. = tentacule aboral.
t. o. = tentacule oral.

FIG. 6. — Schéma de Siphonula d'après Haeckel.
1-3-4-5 = subdivisions de la cavité gastrique répondant à celles pareillement numérotées dans les figures 4-5 du texte.
an. urt. = bourrelet annulaire urticant.
ent. = entonnoir du flotteur.
ep. ect. = bourrelet ectodermique entre l'entonnoir et le réservoir du flotteur.
et. b. = étranglement annulaire à la base du flotteur.
gz. = gastrozoïde.
p. ab. = pôle aboral.
p. o. = pôle oral.
p. p. = pneumatocyste.
res. = réservoir.
ft. p. = filament pêcheur.

ABRÉVIATIONS EMPLOYÉES DANS LES FIGURES DES PLANCHES

b. ect. = bourrelet ectodermique, pneumatophoral.
b. u. = bourrelet urticant.
bz. = blastozoïde.
c. = cône.
c. a. = canal ascendant.
c. ab. = canal aboral.
c. b. = canal basal ou circulaire.
c. cl. = canal de la collerette.

c. i. = canal inférieur.
c. l. = canal limbaire.
c. m. cl. = canal marginal de la collerette.
c. m. l. = canal marginal du limbe.
c. r. = canal radiaire.
c. s. = canal supérieur.
c. t. = canal transverse.
c. te. = canal tentaculaire,
ca. c. = cavité du cône.
ca. g. = cavité du gastrozoïde ou de la vésicule.
ca. pc. = cavité ou chambre du pneumatocyste.
cl. = collerette.
cl. p. = cloison primaire,
cl. s. = cloison secondaire.
co. end. = communication entre l'endoderme du cône et celui du gastrozoïde.
co. s. l. = couronne sous-limbaire.
cr. l. = crête limbaire ou crête membraneuse de la voile.
cr. chit. = crête chitineuse de la voile.
cr. pc. = crête du pneumatocyste.
cr. pp. = crête du pneumatophore.
d. o. = disque ou épaississement oral.
ect. = ectoderme,
end. = endoderme,
end. ex. = endoderme externe du cône ou plafond de l'endoderme du gastrozoïde.
end. in. = endoderme interne du cône.
gz. = gastrozoïde.
l. = limbe.
l. a. ex. = lamelle anhiste externe.
l. a. in. = lamelle anhiste interne.
més. = mésoglée.
m. n. = masse nématoblastique.
o. a. = orifice aboral.
o. b. = orifice buccal.
o. c. = organe central.
pc. = pneumatocyste ou flotteur,
pnp. = pneumatopyle.
po. gl. = poche glandulaire de la collerette.
p. a. = pôle aboral.
p. o. = pôle oral.
pp. = pneumatophore.
st. = stigma.
t. = tentacule.
t a. = tube aérifère.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE X

Fig. 1-4 .

FIG. 1. — Coupe méridienne d'une *Conaria* (× 200). Dans sa partie apicale, la coupe passe, à gauche, par un canal radiaire, à droite par un axe adradiaire.

FIG. 2. — Coupe méridienne d'une *Ratarula* (× 200), légèrement oblique par rapport au plan N-S . A droite, la coupe intéresse un tentacule.

FIG. 3. — Coupe méridienne de *Rataria* (× 200). Par suite de la contraction due à la fixation, la partie inférieure du pneumatocyste s'est décollée du pneumatopore et se trouve rejetée à l'intérieur de la cavité du flotteur.

FIG. 4. — Coupe faite dans le plan E-W de jeune *Velella* (× 150).

PLANCHE XI

Fig. 5-21

FIG. 5. — *Conaria*, vue de profil (× 60).

FIG. 6. — *Ratarula*, vue de profil (× 60).

FIG. 7. — *Ratarula*, plus âgée, vue de profil (× 60).

FIG. 8-11. — Coupes de plus en plus tangentielles faites dans la *Conaria* qui a servi à établir la fig. 1, pl. I (× 200). Ces coupes passent :

Fig. 8. — par le bord interne de l'anneau ectodermique aboral.

Fig. 9. — à peu près par le milieu de l'anneau endodermique circulaire.

Fig. 10. — par le bord externe de l'anneau endodermique. (A la partie supérieure, on remarque la structure de la collerette, au centre, la périphérie de la cavité du pneumatocyste, à gauche la communication entre l'endoderme du cône et celui du gastrozoïde. La masse nématoblastique forme une couche continue).

Fig. 11. — par le bord ectodermique externe de l'anneau apical.

FIG. 12-13. — Coupes perpendiculaires à l'axe oro-aboral d'une *Conaria* (× 200).

Fig. 12. — La coupe intéresse la partie supérieure de l'anneau endodermique apical et montre la structure de la collerette.

Fig. 13. — La coupe passe dans le flotteur par les 8 canaux radiaires à l'endroit où l'ectoderme pneumatophoral n'est séparé de l'ectoderme externe que par une couche de mésoglée, endroit qui deviendra la couronne sous-limbaire de l'adulte.

FIG. 14-15. — Coupes obliques par rapport à l'axe oro-aboral d'une *Conaria*. Elles montrent en allant de l'extérieur vers l'intérieur : la paroi du gastrozoïde (ect., més., end.), la cavité du gastrozoïde, la paroi du cône (end., ex., m. n., end. in.) et la cavité du cône (× 200).

Fig. 14. — La coupe passe par la partie supérieure du cône. En 4 points, au-dessus de la coupe, les canaux primaires montrent la communication endodermique avec l'endoderme externe du cône. En 4 points, en dessous, ils débouchent, dans la cavité du cône.

Fig. 15. — La coupe passe par la partie inférieure du cône. L'endoderme externe n'est séparé de l'endoderme interne du cône que par la m. n. en dessous, et par une lame mésogléenne au-dessus.

FIG. 16-17. — Coupes tangentielles parallèles à l'axe oro-aboral de *Ratarula* (× 200).

Fig. 16. — La coupe passe entre le pore aboral et la périphérie de la larve. A gauche, elle intéresse un tentacule.

Fig. 17. — Coupe tangentielle à la surface de la larve. La partie supérieure de la figure montre une coupe de la collerette, l'inférieure, une coupe du gastrozoïde avec l'ébauche du tentacule.

FIG. 18-19. — Coupes de *Ratarula* obliques par rapport à l'axe oro-aboral (× 140).

Fig. 18. — La coupe passe en haut par le limbe et en bas par le canal basal.

Fig. 19. — La coupe passe en haut par le canal basal, en bas par le cône.

FIG. 20. — Coupe longitudinale de la collerette d'une *Rataria* (× 210).

FIG. 21. — Collerette de jeune *Velella*, montée in toto, destinée à représenter la formation des cœcums arborescents, des canaux de la collerette et du limbe (× 140).

PLANCHE XII

Fig. 22-35

FIG. 22. — Jeune *Rataria*, vue de profil (× 60).

FIG. 23. — Jeune *Velella*, vue de profil (× 60).

FIG. 24. — Coupe perpendiculaire à l'axe oro-aboral d'une jeune *Velella* (× 150). Elle passe par le milieu du pneumatocyste, montre la 1re chambre du flotteur (1, *ca. pc.*), deux prolongements tubulaires de la deuxième chambre (2, *ca. pc.*) où viennent déboucher les 2 stigmas primaires, les 8 crêtes du pneumatophore surmontées des 8 crêtes de la 1re chambre et les 4 canaux ascendants dont le *c. a.* W. s'unit à un canal limbaire.

FIG. 25-27. — Coupes perpendiculaires, légèrement obliques à l'axe oro-aboral, faites du pôle aboral vers le pôle oral dans une jeune *Velella* (× 120).

Fig. 25. — La coupe intéresse la base du pneumatocyste, de la collerette et le sommet de l'organe central. On y remarque, la persistance des 8 canaux radiaires s'unissant au centre dans la cavité du cône .

Fig. 26. — La coupe montre les bifurcations que subissent les 8 canaux primaires coiffant l'organe central. En haut de la figure, un canal radiaire se jette dans le canal basal.

Fig. 27. — Coupe passant par le milieu de l'organe central. Les 8 canaux transverses ont apparu, l'un d'eux, à la partie supérieure, se jette dans le canal basal.

FIG. 28. — Coupe perpendiculaire à l'axe oro-aboral d'une *Velella* (× 30).

La partie supérieure de la coupe a été déprimée mécaniquement. Il subsiste deux crêtes du pneumatophore. Un stigma prouve, par comparaison avec la figure 24, que les stigmas ultérieurs forment une croix avec les deux primaires.

FIG. 29. — Coupe faite dans le plan E. W. d'une *Velella* (× 30). Elle montre la constitution du pneumatocyste avec début de la crête chitineuse, pneumatopyles et tubes aérifères.

FIG. 30. — Coupe perpendiculaire à l'axe oro-aboral de *Velella* (× 40), légèrement déformée par les manipulations. Au centre, la masse némat. perforée de nombreux canaux et tubes aérifères, revêtue d'une enveloppe de canaux endod. et limitée extérieurement par le pneumatophore. Entre la masse centrale et le limbe se trouve le pneumatocyste. A la partie inférieure, la collerette est libre et la couronne sous-limbaire montre les canaux ascendants devenus nombreux et l'épaississement pneumatophoral. La couche mésogléenne s'est fortement développée.

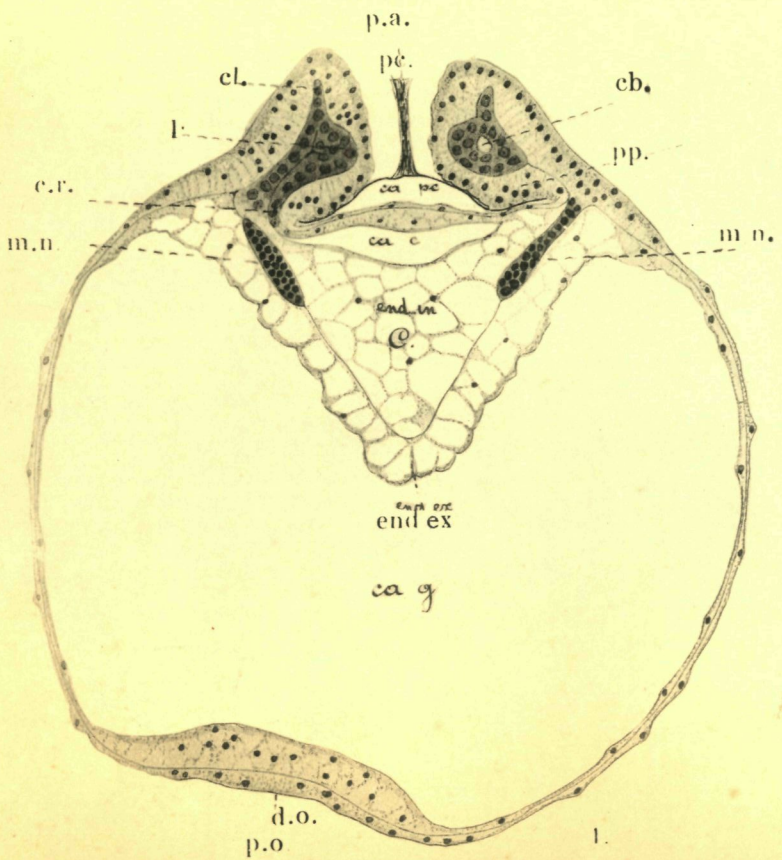
FIG. 31. — Bourrelet ectodermique au niveau duquel se forment les pneumatopyles chez *Velella* (× 180).

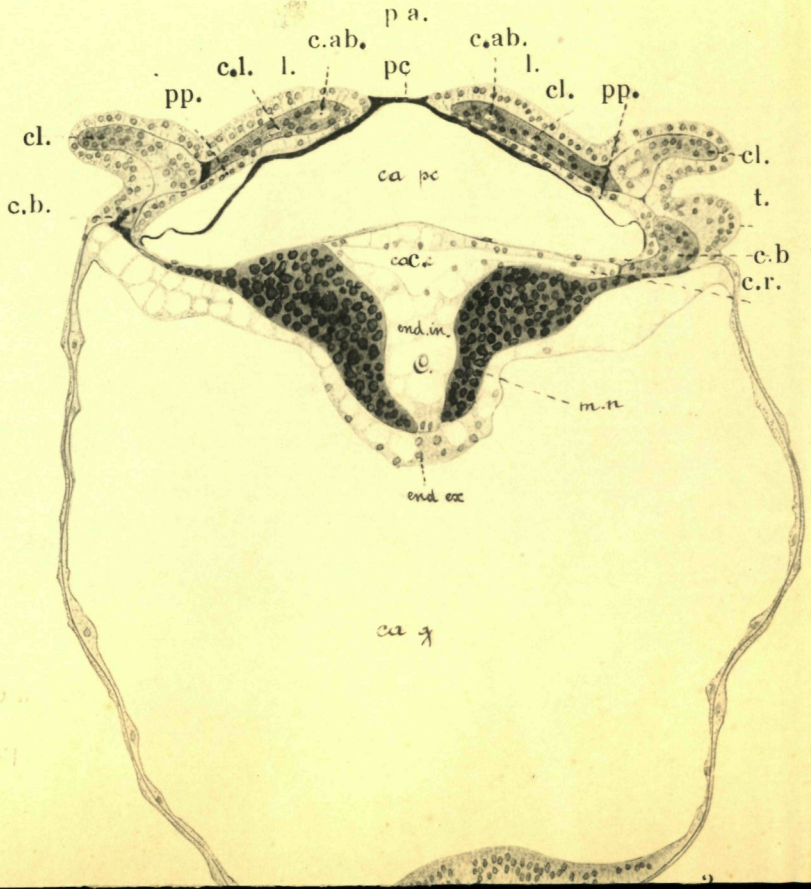
FIG. 32. — Coupe transversale de la partie inférieure d'un blastozoïde dans la région des bourrelets urticants (× 82).

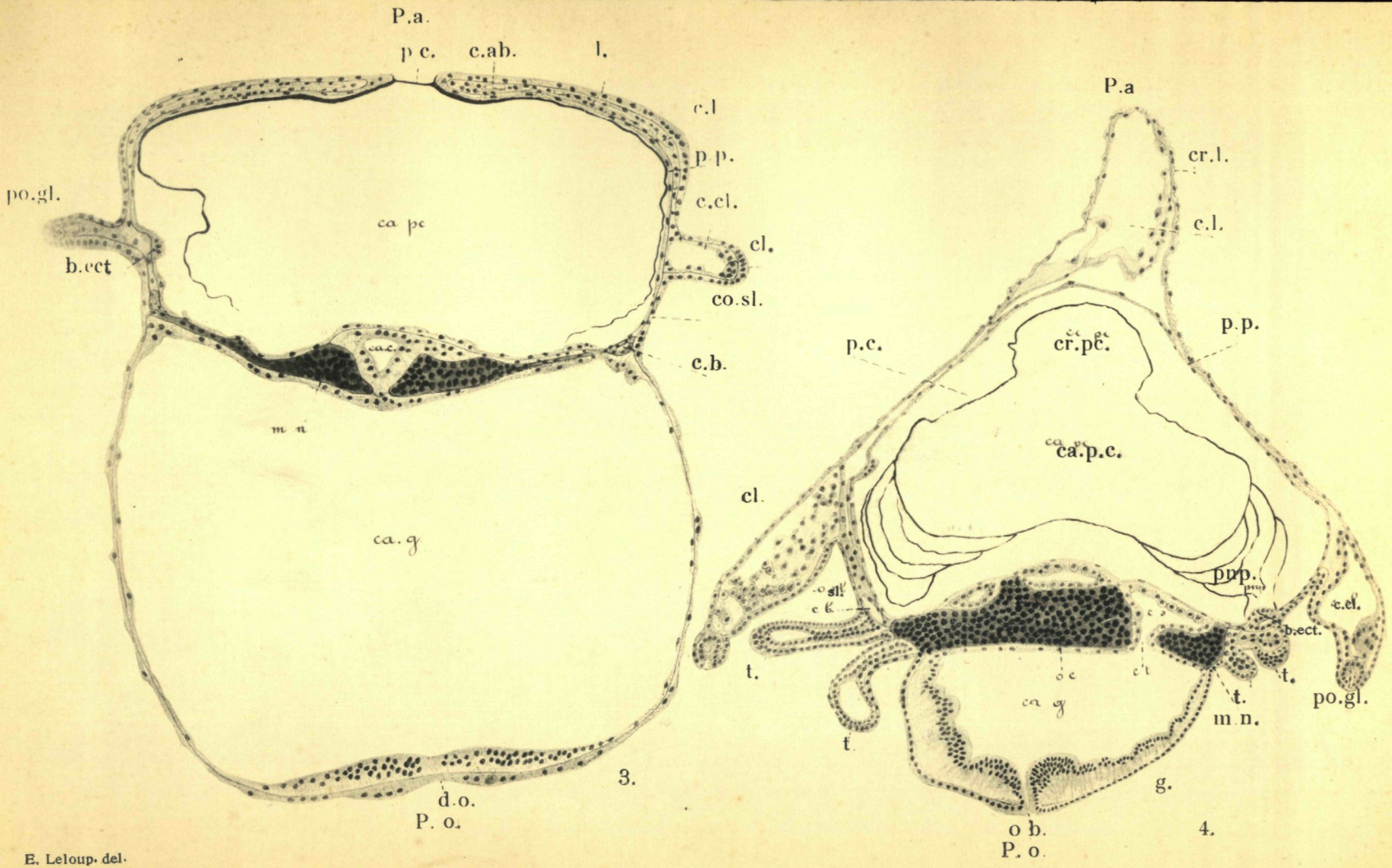
FIG. 33. — Bourrelet urticant de tentacule montrant la disposition et la structure des nématoblastes (× 400).

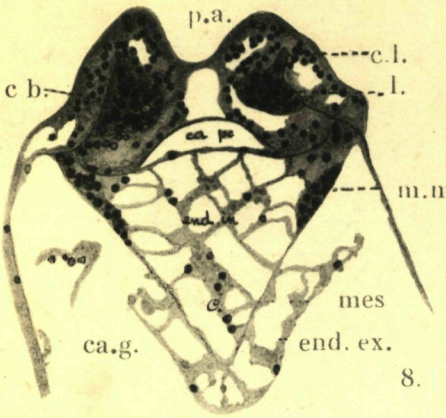
FIG. 34. — Coupe transversale d'un canal de revêtement de l'organe central, montrant la différence d'aspect entre la partie supérieure et l'inférieure du canal (× 950).

FIG. 35. — Coupe faite dans le plan E-W de l'organe central de *Velella* (× 40).

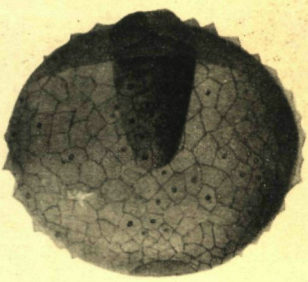

p.a.
pc.
cl.
cb.
l.
pp.
c.r.
ca pc
ca c
m.n.
m.n.
end.in
end ex
ca g
d.o.
p.o
l.


p a.
c.ab.
c.ab.
c.l.
l.
pc
l.
pp.
cl.
pp.
cl.
cl.
ca pc
c.b.
t.
c.b
c.r.
caC.
end.in.
m.n
end ex
ca g

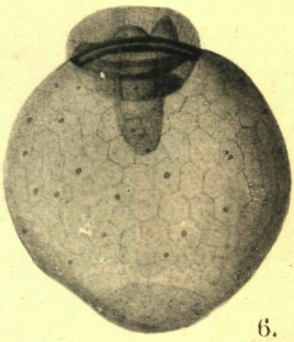

P.a.
p c.
c.ab.
l.
c.l
p.p.
c.cl.
cl.
co.sl.
c.b.
po.gl.
b.ect
ca pc
ca.c.
m n
ca. g
d.o.
P. o.
3.
P.a
cr.l.
c.l.
p.p.
p.c.
cr.pc.
ca.p.c.
cl.
pup.
c.cl.
b.ect.
t.
t.
t.
po.gl.
m.n.
t
ca g
g.
o b.
P. o.
4.
E. Leloup. del.



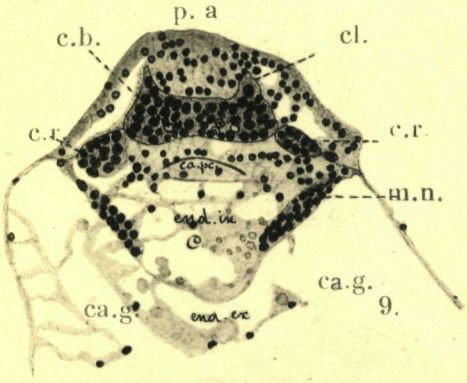
8.



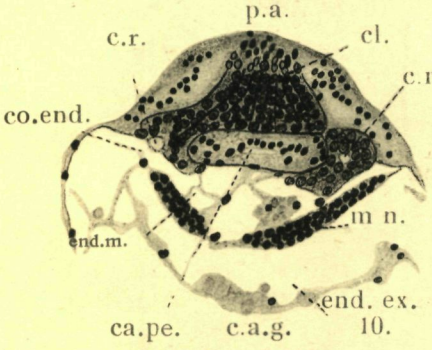
5



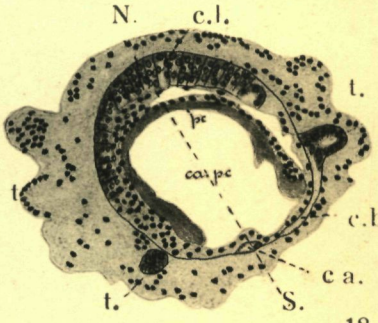
6.



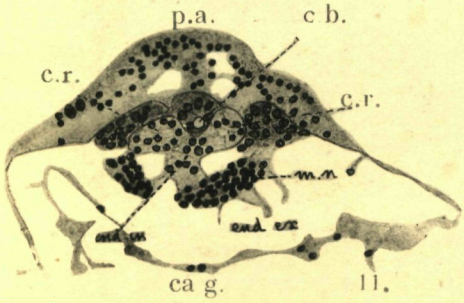
9.



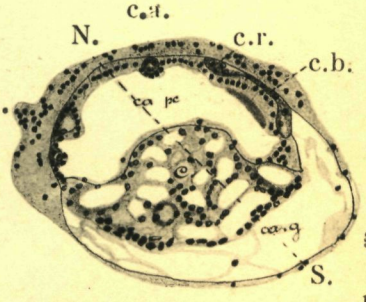
10.



18.

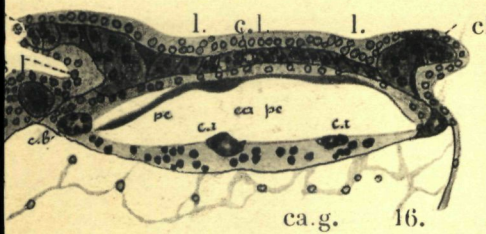


11.

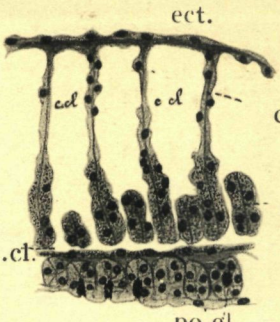


19.

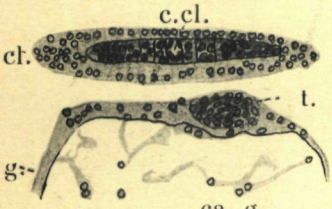
E. Leloup. del.



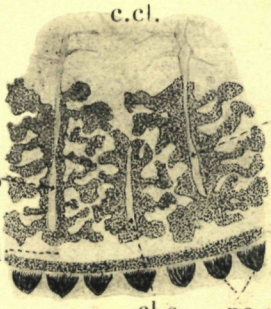
16.



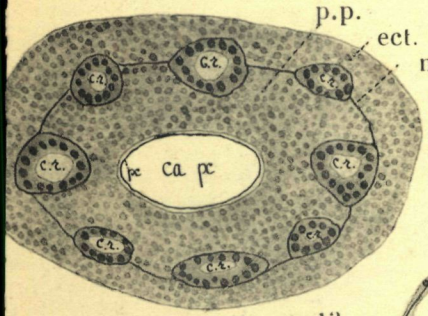
20.



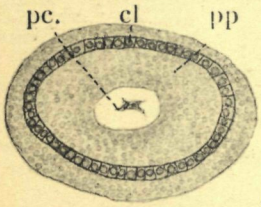
17.



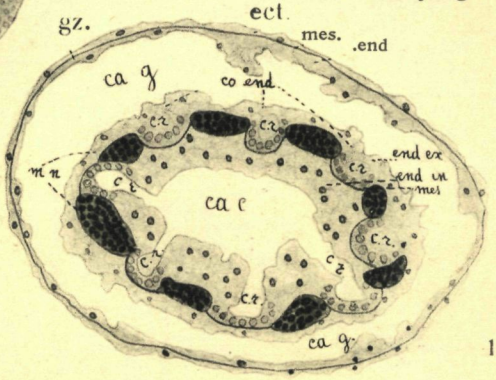
21.



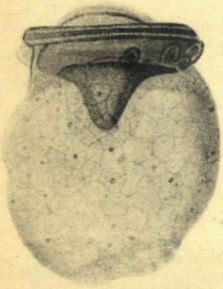
13.



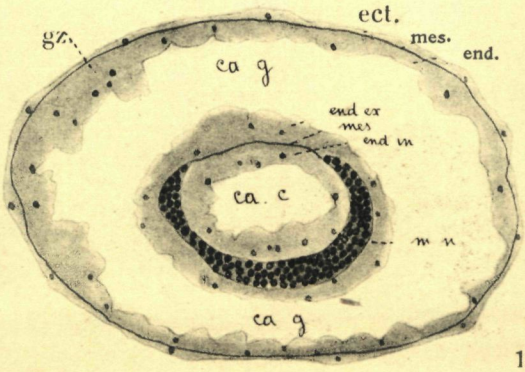
12.



14.



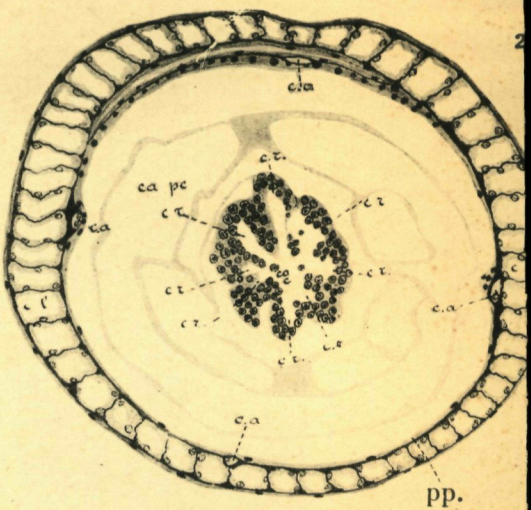
7.



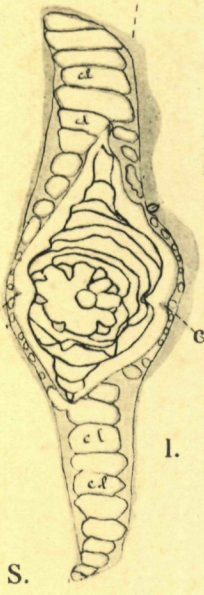
15.



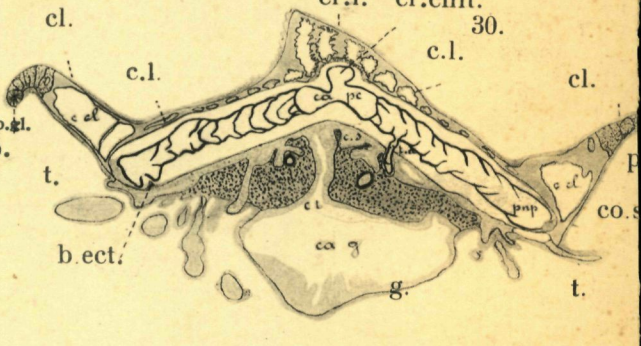
23.

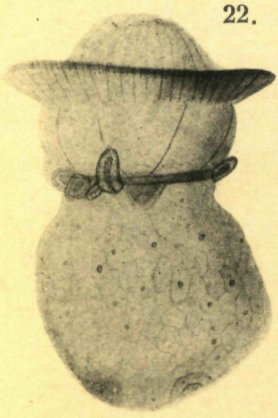

c.a
ca pc
c.r
pp.

N.

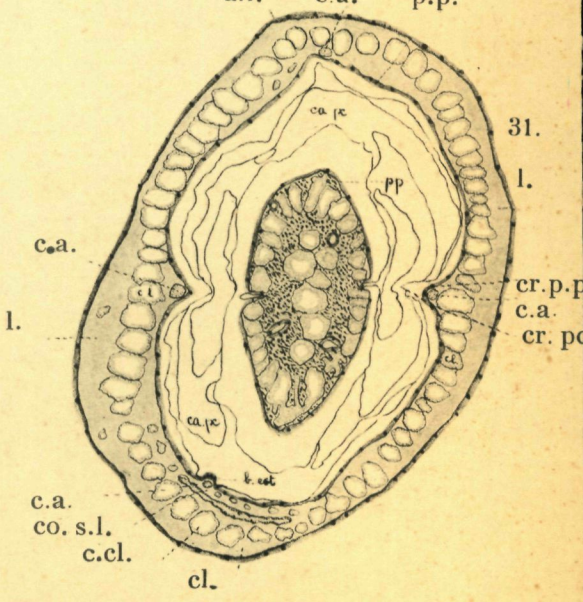

cr.pp.
cr.pp.
l.
S.

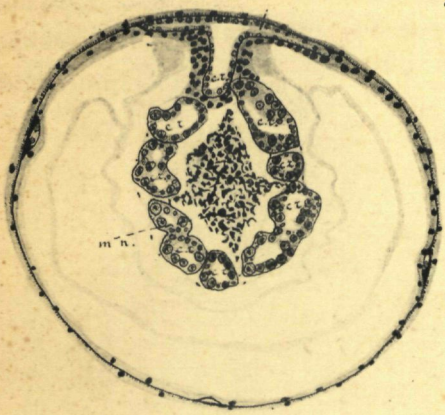
29.
st.


cr.l.
cr.chit.
30.
cl.
c.l.
c.l.
cl.
po.cl.
t.
b.ect.
g.
t.

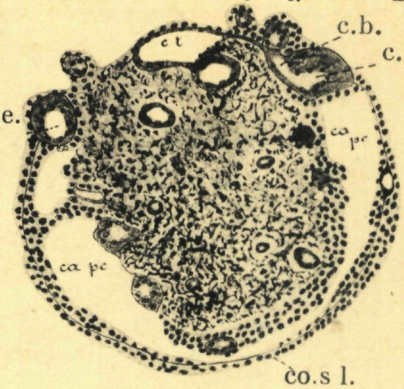


22.

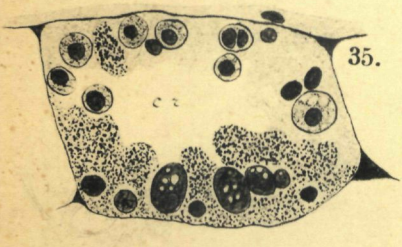

a.l.
c.a.
p.p.
31.
l.
c.a.
l.
cr.p.p
c.a
cr. po
c.a.
co. s.l.
c.cl.
cl.



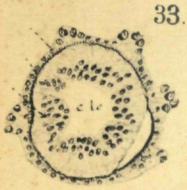
27.

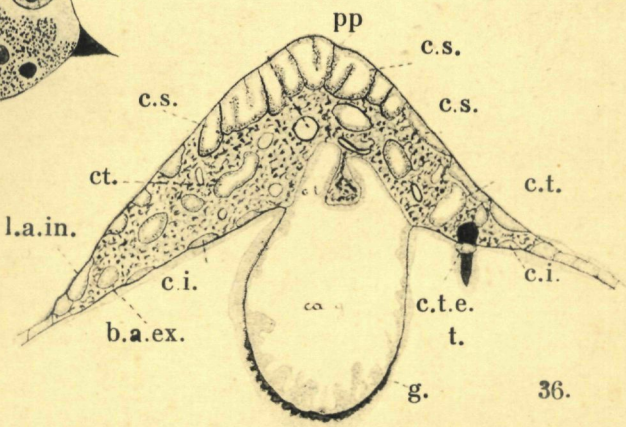


pp.



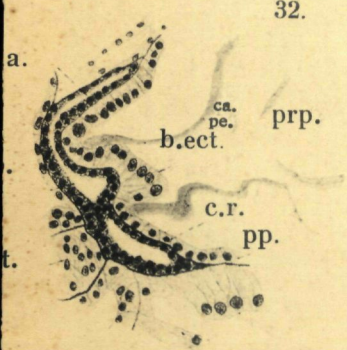


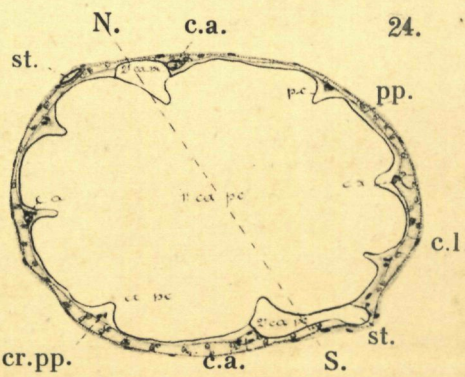




co.s l.

32.





Phototypie Liégeoise Liége