

Eigendom van het  
Westvlaams Economisch Studie bureau  
Brugge Reeks / Boek

UNIVERSITÉ DE LIÈGE  
TRAVAUX DE L'INSTITUT ED. VAN BENEDEN

publiés sous la direction de  
**D. DAMAS**  
Professeur à la Faculté des Sciences

FASCICULE 23



**Organogénèse du système néphridien  
chez les Oligochètes**

PAR

Georges VANDEBROEK, D. Sc.



LIÈGE  
H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMP. DE L'ACADÉMIE  
4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

1934

8398



Extrait du *Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau*

TOME V, 1934

---

ORGANOGENÈSE DU SYSTÈME NÉPHRIDIIEN



P<sub>23</sub>

CHEZ LES OLIGOCHÈTES

ET PLUS SPÉCIALEMENT CHEZ *EISENIA FOETIDA* SAV.

PAR

22121

GEORGES VANDEBROEK Dr Sc.

Institut Éd. Van Beneden, Liège

*Mémoire couronné par l'Académie royale de Belgique*

avec 12 figures et 2 planches

---

BRUXELLES

IMPRIMERIE M. FORTON ET FILS

20, rue Victor Greyson

1934

---

Extrait du *Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau*. Tome V, 1934.

---

*A mon excellent Maître, Monsieur le Professeur Damas,  
en témoignage de ma profonde gratitude.*



ORGANOGENÈSE DU SYSTÈME NÉPHRIDIIEN  
CHEZ LES OLIGOCHÈTES  
ET PLUS SPÉCIALEMENT CHEZ *EISENIA FOETIDA* SAV.

PAR

GEORGES VANDEBROEK Dr Sc.

Institut Éd. Van Beneden, Liège

Mémoire couronné par l'Académie royale de Belgique

avec 12 figures et 2 planches

---

INTRODUCTION

Ce travail a été entrepris avec l'idée de revoir tout le développement d'un Oligochète terricole. Notre choix s'arrêta sur *Eisenia foetida*.

L'analyse des coupes nous poussa à commencer par l'organogénèse des néphridies et par une question qui s'y rattache très étroitement, à savoir la formation des saccules mésodermiques. Nous présentons dans ce travail le résultat de nos recherches. De multiples observations concernant d'autres sujets ont été faites au cours de notre étude, c'est pourquoi de nombreux détails auxquels nous ne faisons aucune allusion dans le texte sont figurés dans nos planches.

Nos recherches sur l'organogénèse des néphridies étaient terminées lorsque les mémoires de BAHL, GOODRICH (1932) et MEYER (1929) nous parvinrent. Étant donné nos acquisitions en cette matière, la lecture des travaux de BAHL, concernant des formes exotiques possédant des appareils néphridiens très particuliers, nous fit concevoir les faits d'une manière tout opposée à celle de l'auteur. C'est pourquoi nous avons cru utile de faire une critique des ouvrages parus à ce sujet.

Enfin, cette étude assez complète du développement des organes segmentaires nous a permis d'émettre quelques considérations générales.

Ce mémoire comprend deux parties. La première est constituée par l'exposé de nos observations personnelles sur l'organogénèse des néphridies chez

*Eisenia*. Les critiques, interprétations des auteurs, discussions et considérations diverses sur le développement des organes segmentaires chez les Oligochètes en général ont été réunies dans une seconde partie.

Afin de prendre date, nous avons exposé succinctement le résultat de nos recherches au Congrès de Bruxelles de juillet 1932 organisé par l'Association Française pour l'Avancement des Sciences. Ce résumé a paru sous forme de note préliminaire dans les comptes rendus de cette association.

C'est avec un vif plaisir que nous exprimons ici notre profonde gratitude à M. le Professeur DAMAS qui nous a orienté dans cette voie, et dont les directives et les encouragements bienveillants nous ont permis de mener ces recherches à bonne fin.

Nous saisissons également la présente occasion pour adresser nos sentiments de vive reconnaissance à M<sup>lle</sup> V. DAMAS qui, avec une patience à toute épreuve, a bien voulu nous sacrifier son temps et son travail pour accomplir cette besogne délicate et souvent ingrate qu'est la préparation d'un matériel.

Nous présentons nos remerciements à M<sup>lle</sup> DELOYE qui nous a prêté son concours dans la réalisation de quelques figures accompagnant ce texte.

## PREMIÈRE PARTIE

### AVANT-PROPOS

#### 1. — MATÉRIEL D'ÉTUDE

*Eisenia foetida* SAV., appelé vulgairement ver puant, vit en grand nombre dans les tas de fumier. Il pond pendant toute l'année. Ce fait ne semble guère étonnant quand on songe à la constance de température qui règne dans ces amas en putréfaction. Par un froid de  $-5^{\circ}$ , nous avons relevé une trentaine de degrés à environ 50 cm. de profondeur. En une heure, on récolte aisément quelques centaines de cocons.

Le cocon a une forme ovoïde. Il mesure en moyenne 5 mm.  $\times$  3,5 mm.; les plus grands que nous ayons pu voir atteignent 6,5 mm. Une des extrémités est arrondie. Elle se continue souvent le long du grand axe par un pédoncule étroit et court, sans lumière. L'autre bout est formé par un long col conique tronqué, limitant un large canal par lequel le jeune ver sortira. Dans les mensurations faites, nous n'avons pas tenu compte du pédoncule, vu qu'il présente des formes irrégulières et manque souvent.

On peut reconnaître les pontes récentes au fait que ces cocons sont entourés d'une membrane cuticulaire qui disparaît dans la suite.

Chaque cocon contient plusieurs dizaines d'œufs dont la majorité avorte.

Le nombre d'embryons qui se développent dépend de la saison. En hiver, la moyenne est 4. Le maximum observé est une dizaine.

Les cocons sont bourrés d'une albumine peu soluble dans l'eau. Elle devient dure comme pierre dans de nombreux liquides, notamment l'alcool et toutes les essences. Cette propriété rend la préparation des embryons très difficile.

Le mode de préparation diffère suivant les stades de développement.

En ce qui concerne les premiers stades, il suffit d'extraire l'albumine du cocon dans une cuvette de Pétri contenant du sérum physiologique, d'y rechercher les pièces à la loupe binoculaire et de les plonger dans le fixateur choisi.

Les embryons gonflés d'albumine sont plus difficiles à traiter. Ils sont extrêmement fragiles. La moindre pression les fait éclater. La méthode suivante nous a souvent réussi. On place les cocons dans le fixateur quelques minutes avant de les ouvrir. L'habitude seule peut indiquer la durée exacte de ce traitement (environ 5 minutes). Il faut que les embryons soient tués sans que l'albumine ait eu le temps de se coaguler trop fortement.

Comme la masse d'albumine ingérée gêne considérablement la préparation des coupes, il y a lieu de s'en débarrasser pour autant que cela soit possible. Des embryons de moins d'un millimètre ne peuvent guère être disséqués, il faut les traiter comme tels. Par contre, il est nécessaire d'enlever toute l'albumine contenue dans le tube digestif d'embryons de plus d'un millimètre de longueur. Ceci n'est possible que si cette albumine n'est pas tout à fait coagulée. La dissection doit donc être faite au plus tard une dizaine de minutes après avoir plongé la pièce dans le fixateur. Dans leur position naturelle, les bandes germinatives sont incurvées. Aussi, pour pouvoir en faire des coupes dans tous les sens, il faut étaler la face ventrale horizontalement.

Nous avons essayé plusieurs fixateurs. Le Bouin-Hollande a donné les meilleurs résultats. L'albumine n'y durcit pas. On peut donc conserver les pièces dans ce fixateur.

Nous nous sommes servi du dioxan pour amener les pièces dans la paraffine. Ce liquide est soluble dans l'eau, les solutions aqueuses, l'alcool, les essences, la paraffine, le baume du Canada, l'éther, le chloroforme, etc.

Le dioxan est en outre un excellent déshydratant lorsqu'on dépose quelques bâtons de chlorure de calcium au fond du récipient. Un séjour de quelques minutes dans ce liquide est suffisant. On passe ainsi du fixateur à la paraffine sans durcir les pièces. Cette méthode est absolument indispensable pour les jeunes embryons gonflés d'albumine, mais trop petits pour être disséqués.

Malgré toutes les précautions que l'on puisse prendre, un nombre important de séries sont illisibles. Les embryons dont les cellules endodermiques sont bourrées de vitellus donnent généralement de mauvaises coupes.

Comme colorations, nous avons employé l'hématoxyline glycérique acide de Carazzi, le chlorocarbonate ferrique de Hollande et le procédé de Heidenhain suivi d'éosine ou d'orange G. Cette dernière méthode nous a donné le plus de satisfaction.

## 2. — DESCRIPTION DU STADE ÉTUDIÉ

Il n'entre pas dans nos intentions de décrire la généalogie cellulaire. Signalons que, s'il reste encore beaucoup à réaliser à ce sujet en ce qui concerne les Terricoles, cette question a, par contre, été très bien étudiée chez les Limicoles. Ceux que la chose intéresse particulièrement trouveront dans les beaux travaux de PENNERS (1922, 1923, 1929, 1930) la description des faits, ainsi que la bibliographie de la question. Nous n'indiquerons ici que les quelques points indispensables pour comprendre la suite de notre exposé.

Le macromère D est postérieur. Il en va de même pour les cellules télblastiques qui en dérivent. Le macromère 2d donne naissance de chaque côté de l'embryon à quatre télblastectodermiques, généralement désignés par les lettres N, m<sup>1</sup>, m<sup>2</sup>, m<sup>3</sup>. L'ectotélblastect N est placé le plus près du plan sagittal médian, m<sup>3</sup> est le plus extérieur par rapport à ce plan. Le système nerveux dérive des deux télblastect N droit et N gauche. Ce sont les neuroblastect. Le rôle exact de m<sup>1</sup>, m<sup>2</sup> et m<sup>3</sup> dans la formation de l'épiderme, de la couche musculaire circulaire et des follicules sétigères n'a pu être déterminé d'une façon suffisante jusqu'à présent. Les mésotélblastect dérivent de 4d. Ils donnent principalement naissance au cœloblastect.

Notons toutefois que SVETLOV (1928), se basant sur ses recherches sur *Bimastus constrictus*, prétend que, chez les Lombricides, les mésotélblastect dérivent de 3d et non de 4d. De plus, il n'y aurait que trois ectotélblastect de chaque côté de l'embryon.

Dans ce mémoire, nous nous sommes uniquement proposé d'exposer le résultat de nos recherches se rapportant au développement du cœloblastect. C'est pourquoi, lorsque nous emploierons le terme de "mésoderme", ce sera toujours dans le sens d'endomésoderme compact ou cœloblastect. Il ne sera jamais question d'ectomésenchyme ni d'endomésenchyme.

Chacun des télblastect émet une rangée de cellules qui se place entre la région antérieure et la cellule initiale. La distance qui sépare les télblastect de la tête augmente constamment. Le tronc ainsi formé s'accroît par la région

postérieure, tandis que la différenciation progresse d'avant en arrière. A un certain moment, les premiers somites possèdent déjà des organes complets, fonctionnels, alors que les toutes premières ébauches des segments postérieurs n'existent pas encore, les téloblastes émettant toujours des cellules.

C'est ce qui existe chez les embryons de 2 mm. De tout notre matériel, ce sont eux qui nous ont le plus servi. Nous avons choisi des pièces de cette taille parce que ce stade est le plus favorable pour l'étude de la formation des saccules mésodermiques et de l'organogénèse de la néphridie et du follicule sétigère.

Les embryons plus grands ne possèdent plus de téloblastes, la région postérieure est trop condensée. Ceux qui n'atteignent pas 1 mm. de long contiennent peu de stades intermédiaires ; ils sont formés de moins de segments, et le premier métamère est cependant toujours très développé.

Un embryon d'environ 2 mm. de longueur se présente généralement sous une forme ovoïde. Il est composé d'une mince couche de tissu enfermant une cavité digestive énorme. Le grand axe coïncide avec l'axe antéro-postérieur. L'extrémité antérieure est définie par la bouche. L'orifice buccal, le seul que l'animal possède s'il n'y a pas de néphridiopore formé, est entouré par un épaissement de la peau dû à la présence d'un sphincter musculaire. Du côté ventral, il existe un bourrelet glandulaire dont les produits de sécrétion, ramollissant l'albumine compacte du cocon, permettent à l'animal de la déglutir. Les tissus sont épaissis à la hauteur des bandes germinatives qui définissent la face ventrale. Les téloblastes occupent la région distale.

A ce stade, cinq plans sagittaux principaux peuvent être distingués. Le plan médian intéresse le système nerveux à partir du point où les deux bandes germinatives ectodermiques dérivant de N droit et N gauche fusionnent. De chaque côté de ce plan nous pouvons distinguer deux autres plans : l'un, interne, passe par les ébauches des follicules sétigères ventro-latéraux et des néphridies ; l'autre intéresse les follicules latéraux en voie de formation. En fait, ces plans ne sont pas rigoureusement parallèles.

Le plan latéral interne idéal doit retenir notre attention. Il intéresse toute la bande germinative mésodermique, depuis le mésotéloblaste jusqu'à la tête, et comprend les coupes des différents stades de formation des saccules mésodermiques ainsi que les ébauches des néphridies et des follicules sétigères. Comme la différenciation se fait d'avant en arrière, pour chacun de ces trois sujets les stades successifs de développement sont juxtaposés dans l'ordre de complication croissante, les plus évolués étant placés du côté de la tête.

Pour pouvoir étudier ces formations, il suffit donc de faire des coupes

sagittales dans un embryon préalablement disséqué. Dans la série ainsi obtenue, on retrouve les coupes réelles contenant le plan sagittal interne idéal.

Une seule coupe idéale est impossible à réaliser à cause de l'orientation des bandes germinatives. En effet, les mésotéloblastes droit et gauche sont assez rapprochés. En suivant les bandes germinatives vers l'avant, on les voit s'écarter d'abord, se rapprocher ensuite jusqu'à se souder ; l'ensemble présente la forme d'un fer à cheval. Plus vers l'avant, les bandes s'élargissent, et la distance qui sépare les organes droits des gauches croît sans cesse.

### 3. — MÉTHODE D'ÉTUDE

Pour étudier d'une façon méthodique et précise l'organogénèse d'*Eisenia foetida* à l'aide de coupes sagittales, il nous a paru nécessaire de tracer les croquis de toutes les coupes successives de chaque organe dans chaque segment, et de disposer l'ensemble de ces dessins de telle façon que l'on obtienne un instrument de travail perfectionné, un plan complet de l'embryon.

A cet effet, nous nous sommes servi de feuilles quadrillées dont chaque carré mesure environ 15 mm. de côté. Nous avons inscrit les numéros des segments en ordonnée, les coordonnées des coupes lues sur le chariot de la platine en abscisse. De ce fait, à chaque coupe d'ébauche correspond un carré. Nous y avons tracé un croquis rapide de l'image vue au microscope.

On obtient ainsi un plan détaillé de l'embryon indiquant l'état de développement des organes dans les différents somites, leur étendue, la place exacte qu'ils occupent. Il est aisé de déterminer l'orientation des coupes par rapport aux plans directeurs, non seulement de l'embryon considéré dans son ensemble, mais également de chaque organe en particulier.

Aucun détail important ne peut échapper. Une cellule rejetée sur le côté, par suite de la présence d'une mitose, passe inaperçue à l'examen direct des préparations. Un coup d'œil jeté sur les tableaux montre immédiatement le décalage. N'importe quelle figure vue au microscope peut être immédiatement située.

Grâce à ce procédé, on peut très aisément réaliser, par reconstitution, une coupe idéale renfermant toutes les figures du développement des feuillettes et des organes, depuis le mésotéloblaste jusqu'à la tête. On obtient ainsi l'image du plan latéral interne précédemment décrit.

La planche I a été réalisée par cette méthode. Les sept tronçons qui y sont figurés peuvent être considérés comme étant les portions successives d'un même embryon.

En fait, elles sont formées par juxtaposition de parties plus ou moins grandes de coupes réelles relevées à la chambre claire.

Un seul embryon pourrait suffire pour réaliser ces figures. Cependant, l'état d'extension dans lequel se trouvent les individus, ainsi que l'état, l'orientation et la coloration des coupes, nous ont forcé à nous servir de plusieurs séries.

## CHAPITRE I

### Formation des saccules mésodermiques

#### 1. — POSITION DU PROBLÈME

Il est avéré depuis longtemps que l'endomésoderme se forme par mode téléblastique aux dépens de deux grosses cellules : les mésotéloblastes. Ceux-ci émettent chacun une rangée cellulaire qui, par division, donne naissance à une masse compacte : le cœloblaste. L'ensemble constitue les deux bandes germinatives mésodermiques.

Presque tous les auteurs déclarent que la segmentation de ces bandes n'apparaît que très tardivement chez les Oligochètes (KOWALEVSKY, 1871 ; HATSCHKE, 1878 ; KLEINENBERG, 1879 ; VEJDOVSKY, 1884 ; BERGH, 1890). Pour eux, ce n'est que peu avant la formation des cavités cœlomiques que les saccules mésodermiques peuvent être distingués.

D'après KOWALEVSKY, HATSCHKE, KLEINENBERG et BERGH, le cœlome se creuse au centre d'une masse pleine. Dès le début, il y a une double assise cellulaire entre deux cavités successives : c'est le dissépiment. Le protocœlome est simple ou multiple, c'est-à-dire qu'il peut apparaître à un seul endroit et s'étendre dans la suite, ou bien qu'il se forme plusieurs poches qui confluent finalement.

WILSON soutient un point de vue différent. D'après lui, les cavités cœlomiques de *Lumbricus communis* apparaissent sous forme de poches aplaties transversalement, entre lesquelles il n'y a qu'une assise cellulaire simple ; elle se dédouble dans la suite. La segmentation n'est visible qu'à partir du moment où les protocœlomes se forment.

Il faut attendre les travaux de PENNERS, IWANOFF et MEYER, parus respectivement en 1923, 1928 et 1929, pour trouver un apport nouveau à ce sujet. Ces auteurs ont montré que, chez des Oligochètes limicoles, *Tubifex rivulorum* et *Rhynchelmis*, les cellules émises par le mésotéloblaste sont chacune l'élément initial d'un saccule mésodermique. La segmentation apparaît dès la formation de la bande germinative mésodermique.

Toutefois, on ne peut considérer que ces trois auteurs aient épuisé le sujet. Nous avons recherché l'origine de la segmentation et la formation des saccules mésodermiques chez un Oligochète terricole, *Eisenia foetida*. Cette étude, menée avec précision, nous a permis de déceler bien des détails,

## 2. — EXPOSÉ DES FAITS

L'aspect général d'un embryon d'*Eisenia foetida* a été décrit dans les pages précédentes. Nous avons indiqué comment a été composée une coupe sagittale idéale, intéressant la bande germinative mésodermique sur toute sa longueur (planche I).

L'illustration de ce chapitre est formée par les deux premiers tronçons (planche I). Ces figures représentent une coupe sagittale de la région distale de la bande germinative mésodermique.

Les stades successifs de développement des saccules mésodermiques sont placés les uns à côté des autres. Nous verrons dans la suite que chaque ébauche passe alternativement par des périodes d'activité et des périodes de repos. Les secondes sont plus longues que les premières. Il en résulte que, dans une coupe sagittale, à chaque période de repos correspond une zone formée par juxtaposition de saccules mésodermiques au même stade de développement. Les figures de transition entre deux zones sont la transposition dans l'espace des périodes d'activité que chaque somite traverse dans le temps.

En ce qui concerne le développement des saccules mésodermiques, on reconnaît aisément cinq zones que nous définirons au cours de notre exposé.

*Première zone.* — L'extrémité distale de la bande germinative mésodermique est constituée par une cellule de taille remarquable, allongée dans le sens antéro-postérieur, et dont le protoplasme est finement granuleux. C'est le mésotéloblaste (Mbl) ou cellule mère de tout l'endomésoderme d'un côté de l'embryon. Le mésotéloblaste représenté dans la planche I mesure 30 microns de long sur 15 microns dans les deux autres dimensions.

Son extrémité distale est légèrement pointue. Le mésotéloblaste progresse entre les deux feuilletts embryonnaires : l'ectoderme et l'endoderme.

L'endoderme est un épithélium cubique simple, composé de très grandes cellules vacuoleuses. Ces éléments mesurent environ 30 microns sur 20. Leur forme varie suivant la quantité de vitellus absorbé et l'état de contraction de l'individu.

L'ectoderme embryonnaire est un épithélium pavimenteux simple. Ses cellules présentent l'aspect de grandes dalles polygonales à contour net. Sur un embryon examiné *in toto* en vue frontale, on voit, le long des bandes germinatives, une zone sombre particulièrement accusée autour du mésotéloblaste. Cette zone correspond à l'épaississement de l'ectoderme embryonnaire en un épithélium stratifié (ee, pl. I). Il semble que, par suite de l'accroissement des bandes germinatives ectodermiques, les cellules ectodermiques embryonnaires

soient refoulées et remontent les unes sur les autres. La tension des tissus serait maintenue par l'endoderme qui ne subit aucune modification.

Le mésotéloblaste représenté termine une caryocinèse. Il est encore arrondi ; le nucléole n'est pas entièrement reformé. La cellule issue de cette division est placée à côté de l'endomésoblaste, et extérieurement par rapport à lui.

La bande germinative mésodermique décrit près du mésotéloblaste une courbe dont le côté concave est dirigé vers le plan médian de l'embryon. Nous avons observé chez de très nombreux embryons, par différents procédés, coupes réelles et optiques dans plusieurs plans, que le cordon cellulaire qui fait suite à la cellule initiale est très irrégulièrement disposé dans sa région la plus distale. La courbe est très imparfaite. Toutefois, la rangée cellulaire n'en est pas moins facile à suivre. Chez l'embryon représenté, la région incurvée s'étend sur une longueur de 70 microns, depuis le mésotéloblaste jusqu'à la cellule désignée par le n° 73.

Dans le sens transversal, l'incurvation s'étend sur 25 microns et se retrouve donc dans 5 coupes. Par l'étude des coupes successives, et par comparaison avec des vues frontales de pièces montées *in toto*, nous avons pu repérer le nombre exact de cellules, ainsi que la place qu'elles occupent dans la rangée. Ces cellules sont situées les unes à côté des autres, mais souvent en position déboitée. Elles sont allongées dans le sens transversal. Vu en coupe sagittale passant par le centre du noyau, chaque élément présente une forme à peu près carrée de 7 à 8 microns de côté. Le noyau remplit presque tout le territoire de la cellule, la majeure partie du protoplasme étant rejetée à droite et à gauche. Le nucléole est très grand et atteint 5 microns de diamètre.

Nous avons numéroté chacune de ces cellules. Nous démontrerons que chaque élément ou groupe d'éléments désigné par un nombre est l'ébauche d'un saccule mésodermique. Le numéro qui lui est assigné est celui du segment définitif qu'il formera. Les nombres vont donc en décroissant d'arrière en avant. La cellule la plus voisine du mésotéloblaste, la plus distale de la rangée, porte le numéro 86.

La première des cinq coupes qui intéressent la région incurvée est représentée dans le tronçon I. Elle contient le mésotéloblaste (Mbl), les cellules 82 à 78, 76, 75, 73, 72 et suivantes, car, à partir de 73, la bande germinative mésodermique est droite. La coupe n'intéresse pas les noyaux des cellules 82, 80 et 79.

La figure 1a, qui est l'image de la troisième coupe, comprend la cellule 86 qui sort de division. Celle-ci vient d'être émise par le mésotéloblaste. Elle est encore arrondie ; son nucléole n'est pas entièrement formé. Les cellules

83 à 72 lui font suite. Les noyaux des cellules 81, 77, 73 et 72 ne sont pas intéressés.

Enfin, les noyaux et nucléoles des cellules 85 et 84 se retrouvent dans la cinquième coupe, non représentée. Ces éléments sont placés à côté de la cellule 86.

Tout ce qui n'est pas rendu dans ces trois coupes se trouve dans les deux intermédiaires : c'est-à-dire la deuxième et la quatrième. Nous avons pu vérifier la position exacte de chaque cellule à travers les différentes coupes. Avant la première et après la cinquième, il n'y a plus aucun noyau.

A partir de la cellule 73 et vers l'avant, la bande est droite. En ce qui concerne le tronçon I, une seule coupe a suffi pour dessiner la région terminale, depuis le mésotéloblaste jusqu'à la cellule 60. Cette portion comprend la première et la moitié de la seconde zone.

Le matériel monté et coloré qui nous a servi pour faire cette présente étude s'élève à une centaine d'embryons. Sur aucune pièce étudiée, nous n'avons vu de mitose dans la première zone, non compris évidemment le mésotéloblaste et les figures de transition entre la première et la deuxième zone.

Dans la première zone (68 à 84), la bande germinative mésodermique est composée d'une rangée unique de cellules. Elle est limitée vers l'arrière par le mésotéloblaste, vers l'avant par des stades de division, figures de transition entre les deux premières zones.

*Deuxième zone.* — La première zone se termine par des figures de division à la suite desquelles la rangée cellulaire unique devient un cordon compact. Chaque cellule du cordon unique primitif s'est divisée plusieurs fois.

Entre les deux mitoses représentées dans le tronçon I, on voit deux noyaux coincés, l'un contre l'ectoderme, l'autre contre l'endoderme. Au cours de cette étude, nous avons souvent remarqué qu'il se produit de grands bouleversements dans la disposition des cellules lorsqu'un élément s'arrondit pour entrer en division. Il faut fréquemment tenir compte de ces perturbations.

Les deux cellules proviennent probablement d'une caryocinèse déjà terminée ; elles ont été rejetées par leurs voisines.

Chaque élément de la rangée primitive a donné naissance à un groupe d'environ 4 cellules. L'étude des coupes successives le montre. La forme des cellules est sensiblement la même que dans la première portion. Elles sont allongées dans le sens transversal. Dans les coupes sagittales passant par le noyau, on ne voit que très peu de protoplasme. Les nucléoles sont beaucoup plus petits que dans la région précédente.

Deux cellules superposées correspondent à chaque groupe dans les coupes sagittales passant, non pas par le milieu de la bande germinative mésodermique, mais par un plan un peu plus médian. Les autres éléments sont placés vers l'extérieur, et leurs noyaux se retrouvent deux coupes plus loin.

En fait, chaque cellule du cordon primitif s'est dédoublée dans le sens de la largeur et de la hauteur, et des coupes frontales montreraient également une double rangée de cellules. A partir de ce point, nous ne détaillerons plus la disposition histologique en dehors du plan visé ci-dessus.

De même que nous avons numéroté chaque cellule de la première zone, nous avons appliqué le même procédé pour chaque groupe d'éléments de la région suivante. Les stades de transition portent les n<sup>os</sup> 67, 66 et 65. La deuxième zone comprend 10 groupes et s'étend par conséquent de 64 à 55.

Dans ce plan sagittal, intérieur par rapport à l'axe longitudinal médian de la bande germinative mésodermique, la deuxième zone est composée d'une rangée de groupes de 2 cellules superposées.

*Troisième zone.* — La deuxième zone se termine au groupe 54. Celui-ci est formé de deux cellules superposées à noyaux aplatis. La comparaison des figures qui précèdent avec celles qui suivent montre une divergence très grande dans l'agencement cellulaire.

Le groupe 54 constitue le stade de transition entre ces deux dispositions. Plus en avant, de grandes cellules sont disposées à intervalles réguliers contre l'ectoderme. Entre deux de celles-ci la coupe intéresse le noyau d'une grande cellule placée contre l'ectoderme. Les territoires restants sont occupés par des éléments de grandeurs diverses. Comme dans la zone précédente, la bande mésodermique est toujours constituée par une double assise cellulaire.

Il y a donc, ici aussi, juxtaposition de figures identiques permettant de distinguer autant de groupes cellulaires. Ceux-ci correspondent aux deux cellules superposées de la zone précédente. Nous les avons désignés par les chiffres 53 à 50. Ils forment la troisième zone.

■ En dehors du plan représenté dans le tronçon I, on trouve un nombre toujours croissant de petits éléments ; leur disposition semble devenir quelconque. On y rencontre de temps en temps des mitoses.

*Quatrième zone.* — La grande cellule adjacente à l'ectoderme est en division dans le groupe 50. C'est le stade intermédiaire entre la troisième et la quatrième zone. De cette mitose résultent deux grandes cellules superposées. De même que dans la région précédente, les grandes cellules accolées à l'ectoderme sont disposées à intervalles réguliers, de même ici les groupes de deux cellules superposées sont à égale distance les uns des autres et séparés par un nombre toujours croissant de petits éléments.

La quatrième zone comprend les groupes cellulaires 49 à 45 inclus.

*Cinquième zone.* — Les trois groupes qui font suite au 45 sont d'une importance capitale. Ils constituent les figures de transition entre les quatrième et cinquième zones.

Au milieu du groupe 44, en avant des deux grandes cellules, nous voyons apparaître une cavité qui devient plus évidente dans le 43 et le 42. Entre ces deux derniers, on aperçoit une limite intercellulaire située dans le plan transversal et s'étendant de l'ectoderme jusqu'à l'endoderme. Cette membrane est encore beaucoup plus marquée entre les groupes 42 et 41. Le 41 représente le début de la cinquième zone. Il est limité par deux membranes très visibles.

Nous sommes ici en présence d'un saccule mésodermique, ébauche d'un somite, contenant une cavité déjà grande : le protocœlome. Cette cavité est tapissée par le péritoine. Le péritoine est accolé ventralement à l'ectoderme ; cette partie est donc la somatopleure. La splanchnopleure s'étend dorsalement contre l'endoderme. La région verticale antérieure forme un dissépinement avec la partie postérieure du cœlothélium du somite 40. Plus en avant, dans le tronçon II, planche I, nous assistons au développement des saccules mésodermiques. Le protocœlome s'agrandit ; le nombre des cellules du cœlothélium augmente sans cesse. Les mitoses sont fréquentes dans les somites 41 à 32 ; elles réduisent à certains endroits la lumière des cavités cœlomiques (somites 38, 36, 35 et 32).

Au delà du somite 35, la cavité grandit fortement ; la splanchnopleure tend à devenir pavimenteuse. Une grande cellule à grand nucléole occupe toujours l'angle postéro-ventral des segments 34 à 24. Nous reviendrons sur la valeur embryologique de cette cellule lorsque nous étudierons le développement des néphridies.

Nous insistons particulièrement sur le fait que toute la bande germinative mésodermique considérée ci-dessus, depuis le mésotéloblaste jusqu'au somite 24, est toujours nettement délimitée par rapport aux feuilletts ecto- et endodermiques grâce à deux membranes basales. L'une est située entre l'ectoderme et la somatopleure : c'est la basale ectomésodermique. L'autre, placée entre le mésoderme et la splanchnopleure, est la basale endomésodermique. La grande cellule signalée précédemment est donc placée dans l'angle postérieur formé par l'intersection des basales intersegmentaire et ectomésodermique.

Dans toute cette région, la basale ectomésodermique se présente en coupe sous forme d'une ligne régulière continue à peu près droite. A aucun endroit elle n'est traversée par une cellule.

## 3. — INTERPRÉTATION DES FAITS ET CONCLUSIONS

Passons maintenant en revue les stades précédemment décrits pour interpréter les faits. Il en ressort immédiatement que ce que nous avons appelé groupes et désigné par des nombres, ne sont que des ébauches des saccules mésodermiques.

En effet, dans la 4<sup>e</sup> zone, l'endroit exact où la lumière apparaît, c'est-à-dire entre les deux grandes cellules et la masse des petites qui les précèdent, et, d'autre part, la formation de la membrane intersegmentaire entre la masse des petites cellules et les deux grandes placées en avant de celle-ci, prouvent nettement qu'il faut considérer comme ébauche d'un segment le groupe formé des deux grandes cellules avec la masse des petites qui les précèdent. Nous proposons d'appeler cet ensemble "promésosomite", le terme mésosomite indiquant la partie mésodermique d'un segment.

De même, pour la troisième région, la comparaison des figures 45 à 55 prouve que la grande cellule placée contre l'ectoderme forme un promésosomite avec la grande cellule qui la précède et les éléments intercalés.

Dans la deuxième zone, chaque groupe de deux cellules doit être considéré comme l'ébauche d'un saccule mésodermique.

Enfin, dans la première zone, chaque cellule constitue à elle seule le promésosomite ; c'est un "mésosomitoblaste", ou cellule-mère de la moitié de la portion mésodermique d'un segment.

Nous n'avons jamais trouvé de stade de division dans cette première région. Ces cellules sont donc toutes émises directement par le mésotéloblaste. Celui-ci, à partir du moment où il va émettre le premier mésosomitoblaste, subit autant de mitoses que l'animal adulte aura de segments. De plus, l'étude d'un grand nombre d'embryons nous permet de dire que les mésotéloblastes droit et gauche entrent toujours simultanément en division. Ils subissent les différents stades de caryocinèse rigoureusement au même moment.

La partie endomésodermique de chaque somite a pour origine deux cellules : les mésosomitoblastes droit et gauche. La grosseur du nucléole de ces cellules (4 à 5 microns) corrobore cette façon de voir. Toutes les cellules-mères de tissus, organes ou portions d'organes, possèdent en général un très gros nucléole. Celui d'un mésotéloblaste mesure 5 microns.

Dans l'embryon considéré, le mésotéloblaste vient d'émettre le mésosomitoblaste 84. L'embryon possède donc déjà 84 somites.

Le mésosomitoblaste n'est pas un vrai téloblaste car il ne forme pas une rangée de cellules, mais une masse d'abord compacte. Toutefois, il est parfait-

tement comparable aux éléments télblastiques, ou, mieux encore, à une cellule-œuf.

Au cours du développement d'un saccule mésodermique, on peut distinguer les stades 1, 2, 4, comme pour un jeune embryon. Malheureusement, nous n'avons pu déterminer le nombre exact de cellules dans les stades suivants. De même que, chez un embryon, on distingue des macromères et des micromères, on distingue également, dans les ébauches des segments, de grandes et de petites cellules. De plus, nous verrons dans le développement de la néphridie que certaines de ces grandes cellules vont jouer un rôle particulier dans l'organogénèse, comme le macromère D le fait au cours du développement des feuilletts. N'oublions pas que, par l'intermédiaire du mésotéloblaste, le mésosomitoblaste dérive directement du 4d.

CONCLUSIONS. — *L'endomésoderme dérive de deux cellules télblastiques, les mésotéloblastes. Ceux-ci émettent une rangée unique de cellules, les mésosomitoblastes, dont chacune doit être considérée comme la cellule-mère de la moitié de la portion endomésodermique d'un somite, et en est donc la première ébauche.*

La bande germinative est segmentée dès son origine. Chaque mésosomitoblaste donne naissance à une masse cellulaire pleine, le "promésosome". Une cavité, le protocœlome, apparaît au centre de cette masse, tandis qu'une basale se forme entre deux masses contiguës. Les protocœlomes droits et gauches fusionnent. Ces poches segmentaires entrant plus tard en communication les unes avec les autres, la cavité devient un syncœlome.

Comme nous venons de le voir, chez un Lombricide : *Eisenia foetida*, chacune des cellules émises par le mésotéloblaste constitue la première ébauche de la partie mésodermique d'un somite. PENNERS (1924), IWANOFF (1928) et MEYER (1929) arrivent aux mêmes conclusions dans leurs études sur des Oligochètes limicoles. Il semble donc que ce mode de développement puisse être étendu à tous les Oligochètes.

Les faits sont beaucoup plus difficiles à établir chez un Lombricide que chez un Tubificide, à cause de la petitesse et du nombre des cellules. En effet, pour dessiner les mésosomes, PENNERS déclare avoir employé la combinaison suivante : Oc. Zeiss 2, Obj. Zeiss E. Si l'on tient compte de l'agrandissement dû à l'emploi de la chambre claire, le grossissement est d'environ 600. La réduction pour la reproduction étant des 3/4, l'échelle devient environ 450/1. Nos dessins sont faits à un grossissement de 1200. Les cellules initiales représentées sont encore 4 fois plus petites en diamètre que celles de *Tubifex rivulorum*. En réalité, elles le sont 12 fois.

L'interprétation de WILSON, d'après laquelle les dissépiments seraient d'abord formés d'une assise cellulaire unique, est certainement erronée.

## CHAPITRE II

### Organogénèse de la Néphridie

#### I. — LA NÉPHRIDIE ADULTE

Avant d'entamer la question de l'organogénèse de la néphridie, nous nous permettons de rappeler les points principaux de la structure de l'organe segmentaire adulte d'*Eisenia foetida*.

La néphridie comprend : l'entonnoir vibratile ou néphridiostome, le néphridioducte, dont une partie, suspendue dans la cavité coelomique, peut être appelée intracoelomique, et dont l'autre, engagée entre les couches musculaires circulaire et longitudinale, est le canal intramusculaire. Celui-ci se termine au néphridiopore.

L'organe segmentaire s'étend dans deux somites.

Le néphridiostome est formé de deux lèvres portant de longs cils vibratiles sur leur face interne, recouvertes par le péritoine sur leur face externe. La lèvre supérieure est constituée par une énorme cellule centrale en fer à cheval, entourée par une couronne de plus petits éléments. Le canal néphridien prend naissance à l'intérieur de cette formation. Les cellules de la couronne se continuent dans la partie latérale du tube urinaire. La lèvre inférieure est formée par une masse de petites cellules. Le plancher du canal néphridien lui fait suite. En coupe transversale, on voit que le plafond du néphridioducte se continue dans la cellule centrale.

Le néphridiostome est suspendu dans le coelome. Il est placé ventro-latéralement à très peu de distance du septum postérieur.

Le canal intra-coelomique comprend trois régions principales : le col de la néphridie, le canal glandulaire, la vessie. Le col débute au fond de l'entonnoir vibratile, traverse le dissépiment postérieur et rejoint le tube glandulaire logé dans le somite faisant suite à celui qui contient le néphridiostome. Il est formé, d'après BENHAM (1891), de cellules tubuleuses juxtaposées. Dans sa région préseptale, il est entouré de cellules conjonctives. Le tout est recouvert par le péritoine.

Le canal glandulaire a été décrit par BENHAM chez *Lumbricus*. Ce conduit est replié plusieurs fois sur lui-même. Il comprend un tube étroit cilié dans trois régions, un tube moyen cilié sur tout son parcours, un tube large non cilié se terminant au fond de la vessie; la structure histologique diffère dans

chacune des parties. Le tube glandulaire d'*Eisenia foetida* présente la même structure que celui de *Lumbricus* décrit par BENHAM.

La vessie est un large canal musculéux (voir fig. 1). Elle adhère au tube musculo-cutané en avant de la seconde soie. Le canal intra-musculaire lui fait suite. A cet endroit, le revêtement péritonéal du tube intracœlomique se continue dans la somatopleure.

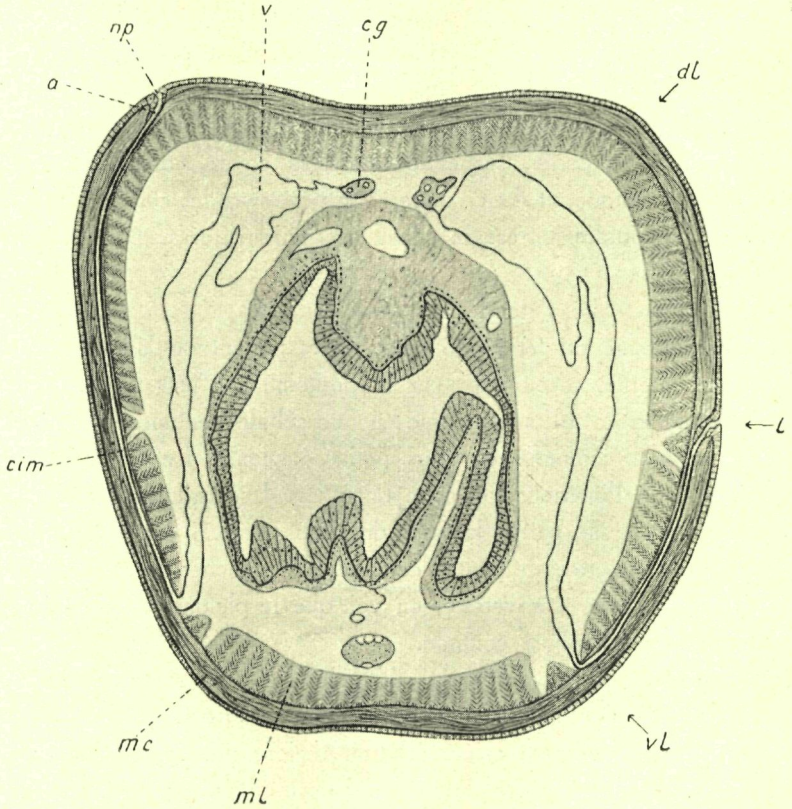


Fig. 1. — *Eisenia foetida* adulte.

Coupe transversale intéressant les néphridiopores.

Les flèches indiquent les trois endroits où le néphridiopore peut se trouver.

dl = dorso-latéralement.

l = latéralement.

vl = ventro-latéralement.

a = ampoule.

cg = canal néphridien glandulaire.

cim = canal néphridien intra-musculaire.

mc = muscles circulaires.

ml = muscles longitudinaux.

np = néphridiopore placé dorso-latéralement.

v = vessie.

Grossissement = 300 fois.

A partir de ce point, la longueur du néphridioducte est très variable, et cela suivant la place occupée par le néphridiopore. Ce dernier peut se trouver à trois endroits : 1° en avant de la deuxième soie ; 2° en avant de la quatrième soie ; 3° à mi-chemin entre cette dernière et le point médian dorsal. Dans ce dernier cas, il est extrêmement long. Il n'y a aucune régularité dans la disposition des différents néphridiopores. Dans la figure 1, un canal néphridien débouche latéralement, l'autre dorso-latéralement. Le pore urinaire est ventro-latéral dans la figure 2. Pour la facilité de l'exposé, nous décrirons un néphridioducte dont le pore est placé latéralement.

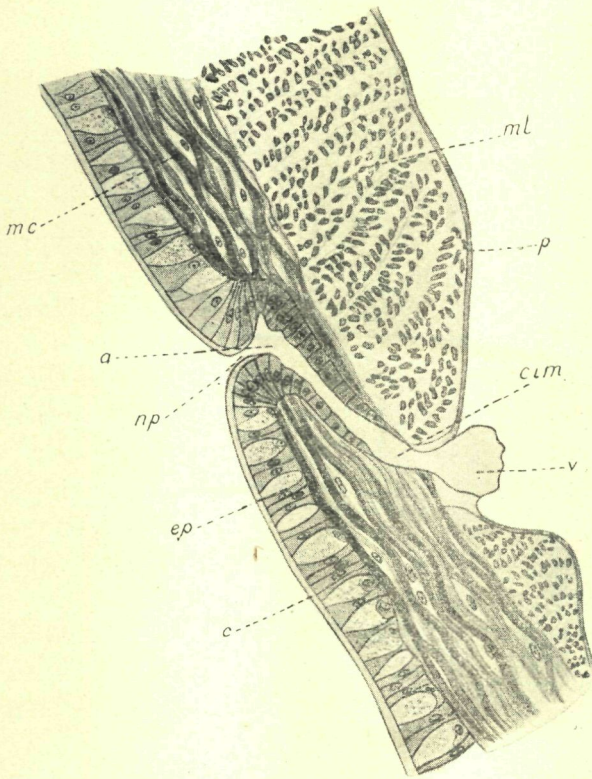


Fig. 2. — *Eisenia foetida* adulte.

Coupe transversale montrant un canal néphridien intramusculaire aboutissant à un néphridiopore ventro-latéral.

- |   |   |
|---|---|
| a = ampoule.                            | ml = muscles longitudinaux.                   |
| c = cuticule.                           | np = néphridiopore placé ventro-latéralement. |
| cim = canal néphridien intramusculaire. | p = péritoine.                                |
| ep = épiderme.                          | v = vessie.                                   |
| mc = muscles circulaires.               |   |

Grossissement = 400 fois.

Le canal néphridien pénètre dans le tube musculo-cutané devant la seconde soie, c'est-à-dire à un endroit où il n'y a pas de muscles longitudinaux. Il s'engage entre les deux assises musculaires et s'étend dans un plan transversal jusqu'à la hauteur du groupe de soies latérales. Dans toute cette région, il est tapissé par un épithélium pavimenteux. Le canal pénètre ensuite entre les fibres musculaires circulaires. Il s'y dilate en une ampoule à parois irrégulières. L'épithélium devient cubique. Un fin canalicule met cette ampoule distale en communication avec l'extérieur. C'est le néphridiopore (np). Il est tapissé par une mince cuticule. Les cellules cubiques de l'ampoule sont plus sombres que celles de l'épithélium ectodermique. Ces deux tissus se continuent l'un dans l'autre au niveau du néphridiopore.

Lorsque le pore urinaire est situé à la hauteur de la seconde soie, la portion du tube intra-musculaire à paroi pavimenteuse est réduite à rien.

## 2. — POSITION DU PROBLÈME

L'origine des néphridies chez les Oligochètes est encore très discutée. Les auteurs qui ont étudié cette question ont déduit de leurs recherches des conclusions incompatibles entre elles.

Les premiers auteurs, KOWALEWSKY (1881), HATSCHKE (1878), VEJDOVSKY (1884), LEHMANN (1887), et principalement BERGH (1888, 1890), ont assigné une origine mésodermique aux organes segmentaires des Oligochètes. Cependant, dès 1879, KLEINENBERG prétend que les néphridies sont des formations ectodermiques. Cette conception est reprise vers 1888 par WILSON (1889) et VEJDOVSKY (1888-1892). Une longue polémique éclate à ce sujet. Elle durera jusqu'en 1900 [BERGH (1899) — VEJDOVSKY (1900)] et se termine par la réfutation des idées dont BERGH s'était fait le défenseur. STAFF (1909), TANNREUTHER (1915) et BAHL (1922) font dériver les néphridies de l'ectoderme. Il semble que l'on soit devant un fait acquis. Dans les traités généraux cette façon de voir est reproduite, et BAHL va jusqu'à déclarer : " There is an overwhelming amount of evidence to show that the nephridia in Oligochaetes are certainly ectodermal ".

Mais bientôt des recherches identiques, menées dans d'autres groupes d'Invertébrés, amènent à des conclusions opposées à celles qui sont admises pour les Oligochètes.

La question est remise en doute [PENNERS (1924), DAWYDOFF (1928)]. Les idées de BERGH sont défendues à nouveau en 1929 dans un beau travail, celui de MEYER. Toutefois certaines lacunes semblent persister, car l'origine mésodermique des néphridies n'est admise qu'avec beaucoup de circonspection.

Par ce mémoire nous espérons trancher définitivement cette question si longtemps débattue.

Mais le problème du développement des organes segmentaires ne se confine pas à déterminer aux dépens de quel feuillet ces derniers se forment. Pour certains auteurs, chaque néphridie dérive de plusieurs ébauches. Certains ont cru voir que tous les organes segmentaires d'un même côté du corps ont pour origine une formation unique. Si l'on considère la question dans tout son ensemble, l'on s'aperçoit qu'il y a autant d'interprétations différentes qu'il y a d'auteurs. Aussi, afin de ne pas allonger démesurément cette introduction historique, nous avons résumé toutes les interprétations émises jusqu'à présent dans un tableau d'ensemble qui permettra de se faire une idée très précise des divergences d'opinions qui ont apparu au sujet de l'origine du développement des néphridies chez les Oligochètes (p. 24 et 25).

En définitive, nous voyons que, pour étudier ce problème, il faut pouvoir répondre aux trois questions que BERGH a posées en tête de l'un de ses ouvrages.

Chaque organe segmentaire dérive-t-il d'une seule ou de plusieurs ébauches? Aux dépens de quel feuillet cette ou ces ébauches se forment-elles? Toutes les néphridies d'un même côté du corps ont-elles pour origine une formation unique ou autant de formations indépendantes?

Le présent travail est une réponse à ces trois questions.

La nature même du problème montre qu'il faut principalement rechercher les rapports existant entre les feuillettes d'une part, entre la néphridie et les différentes parties du cœlothélium d'autre part. Comme, en outre, l'ébauche de l'organe segmentaire s'étend longitudinalement, on voit qu'il est nécessaire de s'adresser en tout premier lieu aux coupes sagittales, les deux autres orientations, coupes frontales et transversales, servant surtout à corroborer les faits décelés dans les premières. Les coupes déjà employées pour l'étude du développement des saccules mésodermiques sont donc aussi celles qui conviennent le mieux pour rechercher l'origine des organes urinaires.

Au cours du développement de la néphridie, trois périodes peuvent être considérées. Ce sont :

- 1) l'apparition dans les saccules mésodermiques d'une grosse cellule préseptale. Nous démontrerons que cette cellule est à l'origine de toute la néphridie. Pour plus de précision nous la dénommerons dès maintenant : "néphridioblaste" ;
- 2) la formation du cordon cellulaire néphridien ;
- 3) la différenciation de ce dernier.

Auteurs	Date	Espèces étudiées
Kowalevsky	1871	Euaxes, Lumbricus agricola, L. rubellus.
Hatschek (*)	1878	Criodrilus.
Kleinenberg	1879	Lumbricus trapezoides.
Vejdovsky	1884	Stylaria lacustris, Chaetogaster diaphanus, Tubifex rivulorum, Rhynchelmis limosella.
Lehmann	1887	Allolobophora.
Bergh	1888-1890	Criodrilus, Lumbricus turgidus, L. riparius.
Wilson (*)	1889	Lumbricus foetidus, L. terrestris, L. communis.
Roule (*)	1889	Enchytraeides marioni.
Vejdovsky (*)	1888-1892	Allolobophora putris, Rhynchelmis, Dendroboena.
Bergh	1899	Rhynchelmis.
Vejdovsky (*)	1900	Allolobophora putris, Lumbricus rubellus, Dendroboena octaedra.
Staff (*)	1909	Criodrilus lacuum.
Tannreuther (*)	1915	Bdellodrilus philadelphicus.
Bahl (*)	1922	Pheretima.
Penners	1924	Tubifex rivulorum.
Meyer	1929	Tubifex rivulorum.
Goodrich	1932	Lumbricus terrestris.

Les auteurs dont les noms sont suivis du signe (\*) admettent que tous les organes segmentaires d'un même côté de l'animal dérivent d'une ébauche unique continue.

Les abréviations placées sous les mots : ectoderme et mésoderme indiquent les parties visées de ces tissus.

PRÈS LES AUTEURS

Lèvre sup. de l'entonnoir vibr.	Lèvre inf.	Portion glandulaire du canal	Portion terminale excréteur
		M é s o d e r m e Diss.	
		M é s o d e r m e Nbl.	
		E c t o d e r m e	
	M é s o d e r m e Diss.		E c t o d e r m e
		M é s o d e r m e Nbl.	
		M é s o d e r m e Nbl.	
M é s o d e r m e Nbl.			E c t o d e r m e m <sub>1</sub> , m <sub>2</sub>
		M é s o d e r m e Som.	
	E c t o d e r m e Nbl, m <sub>2</sub>		E c t o d e r m e
M é s o d e r m e Diss.		M é s o d e r m e Nbl.	
	E c t o d e r m e Nbl, m <sub>1</sub>		E c t o d e r m e
M é s o d e r m e Nbl.			E c t o d e r m e m <sub>1</sub>
		E c t o d e r m e m <sub>1</sub> , m <sub>2</sub> , m <sub>3</sub>	
		E c t o d e r m e m <sub>1</sub> , m <sub>2</sub>	
	M é s o d e r m e Nbl.		M é s o d e r m e Som.
		M é s o d e r m e Nbl.	
	∩ Nbl.		—

Nbl. = grosse cellule placée dans l'angle postéro-ventral formé par le dissépiement et la paroi du corps (Trichterzelle, Funnel cell, Néphridioblaste ou Oberlippenzelle des auteurs).

m<sub>1</sub>, m<sub>2</sub>, m<sub>3</sub> = 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> cellules téloblastiques ectodermiques.

Diss. = cellule du dissépiement.

Som. = somatopleure.

Comme chaque somite traverse évidemment les différentes périodes de développement, et que, de la queue jusqu'à la tête, les stades successifs sont juxtaposés, chaque période se traduit dans un dessin d'ensemble par une zone correspondante. Les différents états que traverse dans le temps chaque segment se retrouvent dans l'espace chez un seul embryon.

### 3. — ORIGINE DU NÉPHRIDIOBLASTE

Au cours de l'exposé de l'origine des saccules mésodermiques nous avons signalé, dans les somites 34 à 24 (tronçon I), l'existence d'une grosse cellule à grand nucléole, située dans l'angle postéro-ventral formé par l'intersection des basales intersegmentaire et ectodermique. C'est le néphridioblaste ou cellule-mère de la néphridie. Dans ce qui suit, nous prouverons le bien fondé de cette appellation.

Voyons l'origine du néphridioblaste. Dans la première zone de la bande germinative mésodermique, le somite n'est formé que d'une seule cellule dont le néphridioblaste dérive au même titre que toutes les cellules du cœlothélium.

Dans la deuxième zone, chaque segment est représenté dans la coupe considérée par deux cellules superposées. L'une est donc nécessairement placée ventralement, l'autre dorsalement.

Dans la troisième zone, nous avons vu que l'on doit considérer comme somite : une grande cellule ventrale, la grande cellule dorsale qui la précède et les petits éléments intercalés. La cellule inférieure est donc placée dans l'angle postéro-ventral du territoire d'un segment.

Dans le groupe de transition 50, cette cellule est en mitose. Elle émet donc un élément cœlothélial. Si l'on compare cette figure avec celle de la quatrième zone, il semble bien qu'il faille admettre que les deux grandes cellules superposées de cette dernière région sont le résultat du stade de division du segment 50. En tout cas, l'examen des figures montre clairement que la cellule ventrale de la troisième zone est l'homologue de celle de la quatrième. Nous avons vu également que, dans cette dernière partie, tout segment est composé des deux grandes cellules superposées et de la masse des petites qui les précèdent. Ici aussi, la grande cellule inférieure est placée dans l'angle postéro-ventral du somite.

Nous arrivons ainsi à la région où les somites sont séparés par la membrane basale intersegmentaire. Nous trouvons toujours une grande cellule dans l'angle postéro-ventral. Notons que celle-ci peut être comprimée à cause de mitoses d'autres éléments cœlothéiaux. C'est ce qui se passe notamment dans le segment 35 où l'on voit bien le diamètre énorme que peut présenter une cellule péritonéale en mitose.

Chez d'autres embryons, nous avons trouvé des stades de division de la cellule en question dans la moitié postérieure de la cinquième zone. Elle peut donc encore émettre des éléments péritonéaux dans cette région. Nous n'avons jamais découvert de mitose intéressant cette cellule dans la moitié antérieure de cette région. Cet élément acquiert une taille considérable ( $15 \mu \times 12 \mu$ ), son nucléole est très grand. Nous verrons dans la suite qu'il ne donne naissance qu'à la néphridie, d'où son nom de néphridioblaste. Dans les zones précédentes, cette cellule d'angle peut s'appeler "pronéphridioblaste" (du somite 64 à 35 environ).

Nous attirons l'attention sur le fait que les limites entre le mésoderme et les tissus ecto- et endodermique sont très nettes. Elles sont soulignées par l'existence de membranes basales. Dans les cinq premières zones, ces dernières présentent en coupe la forme de lignes droites régulières. En aucun endroit elles ne sont traversées par des cellules.

CONCLUSIONS. — Dès les stades les plus jeunes de développement des saccules mésodermiques, il y a toujours dans l'angle postéro-ventral une grande cellule, le pronéphridioblaste, qui dérive directement du mésosomitoblaste. Pendant un certain temps, ce pronéphridioblaste émet des cellules péritonéales. Dans la suite il n'en donne plus, mais devient la cellule-mère de la néphridie : le néphridioblaste.

*Le néphridioblaste n'est qu'un élément coelothélial, caractérisé par sa position et sa taille. Il semble illusoire de discuter s'il appartient à la somatopleure ou au dissépinement : cellule d'angle, il appartient aux deux à la fois.*

#### 4. — FORMATION DU CORDON NÉPHRIDIEU

Connaissant l'origine du néphridioblaste, il nous faut expliquer maintenant la formation du cordon néphridien. Les tronçons III et IV constituent l'illustration de cette partie. Ils représentent une coupe sagittale idéale intéressant la sixième zone de la bande germinative mésodermique.

L'état de la série qui nous a servi pour l'illustration du paragraphe précédent, ne permettant pas d'en tirer les dessins nécessaires pour démontrer la formation du cordon néphridien, nous avons dû nous adresser à une autre série. Celle-ci est composée de coupes sagittales d'un embryon un peu plus étalé dans le sens antéro-postérieur que celui qui nous a permis de composer les deux premiers tronçons. Aussi les somites y sont-ils moins hauts, mais plus larges. L'ensemble comprend les segments 16 à 31.

Le premier somite du tronçon III, c'est-à-dire le 31<sup>e</sup>, est au même stade que les derniers segments du tronçon II. Par conséquent, on peut considérer que les tronçons 3 et 4 font suite aux deux premiers.

Le néphridioblaste 31 est placé dans l'angle postéro-ventral du segment. Tout le coelothélium est formé d'un épithélium cubique simple. Il tend bientôt à devenir pavimenteux. Les limites entre le mésoderme et les tissus ecto- et endodermique sont accentuées par des basales.

Le dissépiement est formé de deux couches péritonéales entre lesquelles s'étend une membrane basale très visible, tant sur des coupes colorées par l'hématoxyline ferrique-orange G, que par l'hématoxyline glycérique acide. Cette membrane, tendue dans le plan transversal, sépare nettement deux somites voisins. Elle forme un angle à peu près droit avec la basale méso-ectodermique.

A partir de ce stade, le néphridioblaste subit plusieurs divisions, dont l'une est représentée dans le somite 26. Nous avons eu l'occasion de relever plusieurs stades caryocinétiques analogues dans cette zone, et cela chez divers embryons. Le résultat de ces mitoses est l'émission d'un cordon cellulaire unique plein, qui s'étend dans le plan sagittal derrière le néphridioblaste.

Nous trouvons le plus jeune stade de cette formation dans le segment 30. Derrière le néphridioblaste on remarque une cellule dont il est intéressant de relever la position. Le néphridioblaste n'a pas changé de place. La limite méso-ectodermique est toujours aussi droite et régulière que dans les somites précédents. La basale intersegmentaire s'étend transversalement depuis l'endoderme jusqu'à la hauteur du néphridioblaste. A cet endroit, elle s'infléchit vers l'arrière pour aller rejoindre la limite ectodermique en arrière de la cellule en question. Celle-ci est logée dans un triangle formé par le néphridioblaste, la basale intersegmentaire et l'ectoderme.

Dans le somite précédent, il y a déjà quatre cellules placées derrière le néphridioblaste. L'ensemble forme le cordon néphridien. La mitose que l'on voit intéresse la deuxième cellule de la rangée, et non le néphridioblaste, comme on pourrait le croire. L'étude des coupes successives montre que ce dernier occupe une position entièrement déboîtée. La seconde cellule du cordon entrant en division, s'est arrondie et, de ce fait, a rejeté le néphridioblaste sur le côté. C'est un cas précis des bouleversements histologiques dus à la présence d'une mitose dans un tissu.

Pour le restant, nous retrouvons dans le somite les mêmes phénomènes que ceux décrits pour le segment suivant, mais, cette fois, avec plus d'ampleur. Notons cependant que l'infléchissement de la basale intersegmentaire, à la hauteur du cordon néphridien, est devenue beaucoup plus forte. Celle-ci est très oblique, et les cellules de la somatopleure ont été soulevées. La basale rejoint ce tissu derrière le cordon néphridien, qui est donc engagé entre l'ectoderme et la membrane intersegmentaire. Il fait saillie dans le plancher du

segment 30, mais appartient en réalité au territoire du somite 20, bien que placé en arrière de celui-ci.

Le cordon néphridien comprend 9 cellules dans le somite 28. La basale est presque horizontale le long de cette formation. Son point d'insertion avec la basale ecto-mésodermique a encore reculé. Il est arrivé à sa position limite, c'est-à-dire à environ 7  $\mu$  du néphridioblaste du somite 29. Cette distance varie évidemment avec l'état d'extension de l'embryon. Une cellule de l'ébauche entre en division; ce fait est très fréquent. C'est pourquoi le nombre total d'éléments du cordon croît très rapidement.

L'ébauche néphridienne est déjà importante. La limite méso-ectodermique est cependant toujours très régulière, très visible. Aucune cellule ne l'a traversée. Cette formation est donc indubitablement d'origine mésodermique.

Toutefois, dans les somites 29 et 28, en avant du néphridioblaste, c'est-à-dire entre celui-ci et le point d'insertion de la basale intersegmentaire sur la basale ecto-mésodermique, cette dernière fait légèrement saillie dans le tissu mésodermique. Dans les stades suivants, ce mouvement s'accroît. Nous n'insisterons pas sur ce phénomène, car il se rapporte à la formation des follicules sétigères.

A partir de ce point, nous nous voyons forcé pour la clarté de l'exposé, de décrire les faits qui intéressent un cordon néphridien et la basale segmentaire qui le limite, en même temps que le segment sous le plancher duquel l'ébauche néphridienne est engagée, bien qu'au point de vue embryologique elle fasse partie du somite précédent. Par contre, et pour la même raison, les phénomènes que présente le néphridioblaste seront décrits en même temps que le somite dans lequel il est placé.

Un nouveau fait apparaît dans les segments 28, 27 et 26. La portion distale du cordon néphridien fait légèrement saillie dans l'ectoderme, en avant du point d'insertion de la basale intersegmentaire sur la basale ecto-mésodermique. L'épaisseur de l'ectoderme y est en effet quelque peu réduite. La basale intersegmentaire est toujours verticale depuis l'endoderme jusqu'à hauteur du néphridioblaste; à cet endroit, elle décrit un angle droit, devient horizontale et rejoint l'ectoderme en arrière de l'ébauche de l'organe segmentaire. Nous dénommerons "basale néphridiopéritonéale" la portion de la basale intersegmentaire qui recouvre le cordon néphridien.

Dans le somite 26, le néphridioblaste est en voie de division. Au cours de nos recherches, nous avons découvert plusieurs mitoses de cette cellule. L'orientation des figures caryocinétiques, la disposition des télophases, sont autant de preuves de la formation du cordon néphridien aux dépens du néphri-

dioblaste. Ces faits corroborent pleinement ce qui se déduit déjà de l'étude de la disposition des cellules dans les somites 31 à 28.

La saillie de la portion distale de l'ébauche de l'organe segmentaire dans l'ectoderme devient plus forte à partir du somite 25. Elle est encore plus marquée dans les segments 24 et 23. Ce phénomène est accentué par le fait que l'ectoderme subit un mouvement inverse à très courte distance du point où l'invagination mésodermique se produit. Finalement, des cellules mésodermiques se trouvent à moins de 2  $\mu$  de la surface externe de l'ectoderme.

Le nombre de cellules formant le cordon néphridien augmente. Il est respectivement de 11, 15, 16, 18, dans les somites 24, 23, 22 et 21. En citant ces chiffres, nous ne prétendons pas indiquer le nombre réel de cellules constituant l'ébauche néphridienne. Des cellules rejetées sur le côté peuvent ne pas intéresser la coupe considérée. Rétablir la composition exacte de chaque cordon serait un travail extrêmement long, qui n'en vaut pas la peine.

Toujours est-il que la distance qui sépare le néphridioblaste du point d'insertion de la basale intersegmentaire sur la basale ecto-mésodermique n'augmente pas en rapport avec l'accroissement du nombre de cellules. Comme le cordon néphridien est attaché en avant et en arrière, et qu'il est limité ventralement par l'ectoderme, ses cellules tendent à soulever le plancher du cœlome sous lequel elles sont logées, ce plancher n'étant formé que par un mince tissu pavimenteux.

On voit fort bien, dans les segments 24 à 21, que les cellules trop serrées s'allongent vers le haut en s'amincissant. La majorité des noyaux est rejetée dorsalement. A la hauteur du somite 21 le cordon se soulève et empiète de plus en plus dans la cavité cœlomique. Les cellules néphridiennes sont aplaties, les noyaux allongés. A partir de ce moment, les phénomènes doivent se passer très rapidement, car dans le segment précédent, c'est-à-dire le vingtième, le cordon néphridien s'est entièrement soulevé et fait hernie dans le cœlome. Il est toujours recouvert par le péritoine distendu. A la hauteur du néphridioblaste, la basale intersegmentaire revient sur elle-même et se continue dans la basale néphridio-péritonéale, qui rejoint l'ectoderme en arrière du cordon néphridien.

A ce stade, l'ébauche de l'organe segmentaire comprend : le néphridioblaste situé dans le segment précédent, c'est-à-dire le dix-neuvième ; une première portion du cordon qui, accolé à l'ectoderme, s'engage sous le plancher du cœlome 20, et que nous dénommerons "col néphridien" ; une deuxième portion faisant hernie dans la cavité cœlomique du vingtième somite, et recouverte par le péritoine : c'est le "cordon intra-cœlomique" ; une troisième partie logée

entre l'ectoderme et la somatopleure : c'est la portion distale ou " cordon intramusculaire ". Au point de vue embryologique, tout cet ensemble fait partie du territoire mésodermique du dix-neuvième segment, bien que logé pour sa plus grande partie dans le vingtième.

Dans les somites précédents, 19 à 16, le nombre des cellules du cordon augmente. Il est de 34 dans le seizième segment. On trouve fréquemment des mitoses des cellules néphridiennes. Le néphridioblaste 18 est également en voie de division.

La hernie intra-cœlomique s'accroît. De nouveaux plissements se produisent. Nous en voyons un se former dans les segments 17 et 16. A l'endroit où le cordon intra-cœlomique rejoint la limite ectodermique, il décrit un angle droit, pour se continuer dans la portion distale horizontale. Dans cet angle, les cellules s'allongent, les noyaux sont rejetés vers l'extérieur de la courbe. L'angle est devenu obtus dans le segment 16 ; le cordon intra-cœlomique s'est couché sur la portion distale.

CONCLUSIONS. — Le cordon néphridien se forme entièrement aux dépens du néphridioblaste. Celui-ci, placé dans l'angle postéro-ventral du cœlome, émet derrière lui une rangée cellulaire qui repousse la basale intersegmentaire vers l'arrière et s'engage entre l'ectoderme et le mésoderme. Elle est donc placée sous le plancher du cœlome suivant celui auquel elle appartient embryologiquement.

Le territoire du cordon est nettement délimité par la basale ecto-mésodermique et la basale néphridio-cœlothéliale, qui n'est qu'un prolongement de la membrane propre intersegmentaire. Dans la suite, la rangée cellulaire se soulève et fait hernie dans la cavité cœlomique. Tout le cordon néphridien est donc d'origine mésodermique. Les organes urinaires d'un même côté de l'embryon se forment aux dépens d'ébauches indépendantes les unes des autres.

##### 5. — DIFFÉRENCIATION DU CORDON NÉPHRIDIEN

###### ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DE L'ENTONNOIR VIBRATILE

Dans ce qui précède nous avons étudié l'origine et la formation de l'ébauche néphridienne. Il nous faut voir maintenant comment l'organe segmentaire se développe aux dépens du cordon néphridien.

Nous exposerons successivement les différenciations qui ont trait à l'entonnoir vibratile, au canal intra-cœlomique et au canal intra-musculaire. Ce paragraphe a pour objet l'origine et le développement de l'entonnoir vibratile. Les tronçons V, VI et VII constituent l'illustration de cette partie. Un seul embryon a servi à composer ces dessins. Le somite 21 du tronçon V représente un

stade identique à celui du segment 16 du tronçon IV. L'on peut s'en assurer en comparant les stades précédant et suivant ces deux somites. Le noyau de la cellule faisant suite au néphridioblaste est placé dorsalement dans le segment 16, tronçon IV. Le même phénomène s'est produit dans le somite 21 (fig. 3, els).

Dans le segment 20 (tr. IV), nous trouvons deux cellules placées dorsalement et en arrière du néphridioblaste.

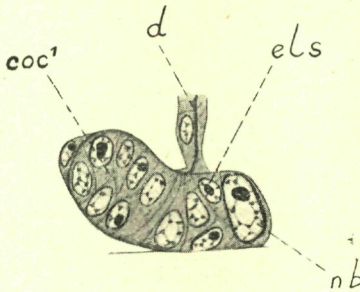


Fig. 3.

Coupe sagittale de l'ébauche néphridienne appartenant embryologiquement au segment 21.

Fait suite au tronçon V.

(Les abréviations employées dans les figures 3, 4 et 5 sont les mêmes que celles des planches).

La forme de ces éléments ainsi que l'état des noyaux montrent que ceux-ci sont à la fin de la télophase. L'examen des figures prouve qu'elles dérivent par caryocinèse de la deuxième cellule du cordon néphridien du somite 21 (fig. 3, els). Il est indubitable que ce n'est pas le néphridioblaste qui les a directement émises, mais qu'elles sont issues d'une autre cellule du cordon.

Le territoire de la région antérieure de l'ébauche néphridienne est délimité, par rapport au cœlothélium, par une membrane basale qui, bien que moins épaisse que la basale intersegmentaire, est toujours visible. En faisant attention, il n'est pas possible de confondre les cellules cœlothéliales avec les éléments néphridiens. Ceci est vrai pour tous les stades.

Nous retrouvons les deux cellules dorsales citées plus haut dans le dix-neuvième somite; mais ici, elles sont comprimées par un stade de division du néphridioblaste.

Deux nouveaux phénomènes apparaissent dans le dix-huitième segment. Le néphridioblaste (nbl), après avoir subi une mitose, a diminué de taille. Par cette division, il a émis une cellule (cli) placée derrière lui, bien en avant du plan transversal passant par le dissépiment. Au-dessus de ces éléments, nous retrouvons les deux cellules signalées plus haut. A la surface du cordon néphridien, entre le néphridioblaste et la première cellule dorsale, se forme une légère échancrure (indiquée par une flèche sur le tr. V). A partir de ce stade, on peut considérer deux groupes dans la masse des cellules préseptales : l'un "supérieur" situé au-dessus de l'échancrure, l'autre "inférieur", situé sous cette dernière. Dans le seizième segment, une cellule du groupe ventral entre en division.

Plus en avant, dans les segments 16 et 15, l'échancrure s'approfondit et sépare nettement la masse cellulaire dorsale de la masse ventrale. Nous sommes en présence des ébauches des lèvres supérieure et inférieure. Celles-ci se distinguent déjà nettement dans le segment 19. Mais il faut retourner au somite 22 pour en retrouver l'origine première. Le néphridioblaste est l'élément initial de la lèvre inférieure ; la seconde cellule du cordon néphridien est la cellule mère de la lèvre supérieure.

Dans les segments 13 à 10, tronçon VI, les cellules de la lèvre supérieure grandissent.

Le néphridioblaste est en mitose dans le neuvième segment. Au centre du cordon néphridien, une lumière est apparue. L'échancrure, s'approfondissant, s'abouche au canal excréteur, tandis que les cellules qui la bordent se couvrent de cils vibratiles.

Après cette division, le néphridioblaste est encore devenu plus petit. Il acquiert la même taille que les cellules qui lui font suite. Il n'est pas représenté dans le somite 8. Dans le segment 7, il subit une mitose. La figure 4 est un dessin de la coupe suivant celle qui est représentée dans le tronçon VII. Nous y voyons le stade de division d'une cellule (cm) de la lèvre supérieure. Une autre cellule voisine (cm) est représentée dans le somite 7, tronçon VII. La couronne cellulaire entourant la cellule centrale de la lèvre supérieure se forme donc par division des éléments antérieurs. Au stade décrit, elle comprend environ 4 cellules.

Les cellules de la lèvre supérieure augmentent de taille et deviennent

vacuoleuses dans les somites antérieurs (6, 5 et 4). L'aspect vacuoleux se montre en tout premier lieu dans l'élément central (cc), segm. 6) ; il se remarque particulièrement bien dans le segment 4.

La première cellule (cm) est un élément de la couronne cellulaire, qui comprend à ce stade 8 cellules. L'examen des coupes successives, concernant les segments 7 à 4, montre que le second élément est la cellule centrale (cc) de la lèvre supérieure. Nous la retrouvons dans tous les somites suivants de 8 à 20. Les somites 20 à 21 nous montrent son origine. Cette cellule

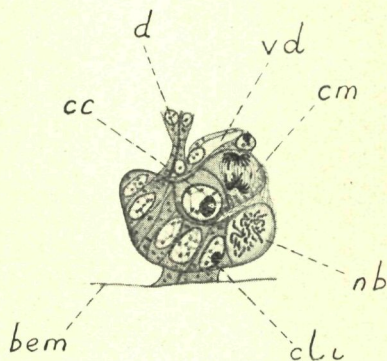


Fig. 4. — Coupe sagittale du néphridiostome du septième segment.

Coupe voisine de celle représentée dans le tronçon VII.

centrale dérive de la première cellule (cls) du cordon néphridien du stade 21.

Revenons à l'entonnoir vibratile du quatrième somite. La lèvre inférieure est constituée par un grand nombre de cellules devenues également vacuoleuses. La première correspond au néphridioblaste. Mais, au point de vue de la taille et de l'aspect, elle est absolument identique à ses voisines. Les cellules de cette lèvre dérivent directement du néphridioblaste, ou d'un autre élément appartenant déjà à cette partie du néphridiostome.

Le long du bord interne de l'entonnoir vibratile, les cellules sont garnies de longs cils vibratiles dirigés vers le canal néphridien. Le long du bord externe, les deux lèvres sont recouvertes par des éléments péritonéaux. Ceux-ci ont été entraînés par le néphridiostome au fur et à mesure qu'il s'avance dans la cavité coelomique.

Il nous reste à parler des rapports des deux lèvres entre-elles, ainsi que du

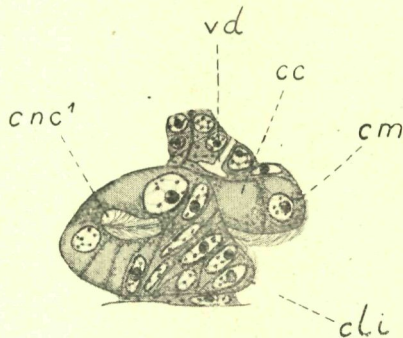


Fig. 5. — Coupe sagittale paramédiane du néphridiostome du quatrième segment. La coupe médiane est représentée dans le tronçon VII.

col de la néphridie. La figure 5 représente une coupe sagittale latérale faite dans l'entonnoir vibratile du 4<sup>e</sup> segment. On voit fort bien que les cellules marginales postérieures de la lèvre inférieure remontent pour rejoindre la base de la lèvre supérieure. La figure montre la solution de continuité existant entre le canal néphridien et la lèvre inférieure. Par contre, dès les jeunes stades, la lèvre supérieure semble beaucoup plus indépendante par rapport au restant de la néphridie.

Dans les segments 4 à 6, il ne faut donc considérer comme néphridiostome que le massif cellulaire placé en avant d'un plan perpendiculaire à la lumière du col néphridien, et passant par la limite postérieure de la cellule centrale de la lèvre supérieure.

Le col de l'organe segmentaire s'étend immédiatement en arrière de ce plan. Il ne comprend que la portion du canal urinaire qui traverse le dissépiement. Dans la suite, il s'allongera.

Le cordon néphridien est appliqué contre l'ectoderme dans les jeunes stades. C'est encore le cas pour le col et la lèvre inférieure dans les segments 21 à 15, tronçon V. Dans les stades suivants 14 à 4, nous voyons des éléments péritonéaux s'engager entre cette région de l'ébauche néphridienne et l'ectoderme. Il en résulte que l'entonnoir vibratile et la partie antérieure du canal néphridien sont suspendus dans le coelome par le dissépiement.

Au stade représenté dans le segment 4, on peut considérer le néphridiostome comme entièrement formé. Seul le nombre de cellules augmentera.

CONCLUSIONS. — La lèvre supérieure a pour origine immédiate la première cellule du cordon néphridien, et non le néphridioblaste lui-même.

La lèvre inférieure dérive directement du néphridioblaste qui, après maintes divisions, devient une simple cellule de cette lèvre.

Les premières ébauches de ces deux formations se retrouvent dans les stades les plus évolués d'un cordon néphridien avant sa différenciation.

#### 6. — ACCROISSEMENT ET DIFFÉRENCIATION DE LA PORTION INTRA-CŒLOMIQUE DU CORDON NÉPHRIDIIEN

Nous avons vu la formation du néphridiostome dans les pages précédentes. L'accroissement et la différenciation de la portion intracœlomique du cordon néphridien font l'objet de ce paragraphe. Nous exposerons ensuite les faits ayant trait à la région distale du néphridioducte.

Nous avons déjà décrit l'accroissement du cordon jusqu'à un stade représenté par la figure du segment 16, tronçon IV.

De nombreux plissements se produisent dans les stades plus avancés. Par ces mouvements, le cordon suspendu dans la cavité cœlomique est rejeté latéralement, c'est-à-dire vers l'extérieur par rapport au plan sagittal passant par le néphridioblaste. Il en résulte que les régions de l'ébauche les plus proches du plan sagittal médian de l'embryon sont: le néphridioblaste, le col et la portion distale. Ces trois parties se trouvent dans le même plan.

Le nombre de cellules de la partie intracœlomique de l'ébauche néphridienne augmente rapidement. Les noyaux se portent à la périphérie du cordon (15, 14, tr. IV). L'ensemble est toujours recouvert par le péritoine, mais celui-ci est tellement distendu que ses noyaux seuls restent visibles. Ceux-ci sont en général parfaitement ronds, et, de ce fait, soulèvent fortement la membrane cellulaire.

La coupe du 14<sup>e</sup> somite intéresse trois sections de la région intra-cœlomique de l'ébauche néphridienne. La portion antérieure a subi un plissement dirigé vers le plan sagittal médian de l'embryon. Le cordon ne s'éloigne que de 15  $\mu$  environ du plan sagittal passant par le néphridioblaste, revient sur lui-même, retransverse ce plan (cnc<sup>2</sup>), forme des replis de plus en plus nombreux dans la région latérale de l'embryon et se continue enfin dans la portion adjacente à l'ectoderme (cnc<sup>3</sup>).

Immédiatement en arrière de l'ébauche du néphridiostome, le cordon (cnc<sup>1</sup>) décrit un angle droit pour se diriger vers le plan médian de l'embryon. De

ce fait, les figures des tronçons V et VI se comprennent très aisément. Dans les deux autres sections ( $cnc^2$  et  $cnc^3$ ), le cordon peut être intéressé transversalement, obliquement ou longitudinalement.

Un nouveau phénomène se produit dans les somites antérieurs au 14<sup>e</sup>. C'est l'apparition d'une lumière dans le cordon néphridien. Pour expliquer sa formation, nous aurons recours aux planches I (tr. VI et VII) et II. Cette dernière comprend des coupes transversales (fig. 1 à 9) et sagittales (fig. 10 à 12) de la région terminale de l'ébauche de l'organe segmentaire.

Nous avons déjà signalé qu'au cours du développement du cordon encore plein, les noyaux se portent à la périphérie (14, tr. VI, fig. 1 à 4, pl. II). Il est évident que, dans une coupe tangentielle, nous trouverons des noyaux au milieu des cellules (fig. 2).

Les cellules du cordon ne sont pas des disques. En coupes transversales elles apparaissent comme des quadrants ou des demi-cercles. On y voit toujours des limites cellulaires converger vers le centre ( $cnc^2$ , 14, 13, tr. VI). En fait, les cellules sont imbriquées les unes dans les autres.

Une granulation protoplasmique apparaît le long des limites cellulaires passant par le centre. En coupe longitudinale ( $cnc^2$ , 12, tr. VI et fig. 15, pl. II), l'ensemble forme une traînée de fines granulations protoplasmiques dans l'axe de l'ébauche néphridienne.

Cette traînée est découpée par les limites cellulaires en territoires distincts. Elle s'épaissit dans la suite. Bientôt les limites cellulaires s'estompent dans l'axe du cordon néphridien. Les cellules deviennent vacuoleuses. En même temps, une striation longitudinale apparaît au centre de la traînée granuleuse ( $cnc^2$ , 11, tr. VI et fig. 6, pl. II). Au milieu de cette formation, une lumière se creuse (extrémités de la fig. 6, pl. II, segm. 10, 9, 8, pl. I). Pendant un certain temps, on voit, le long de la paroi du canal ainsi constitué, une ou plusieurs striations longitudinales parallèles ( $cnc^3$ , 7, pl. I).

Au début, la lumière n'est pas toujours de section circulaire ; elle a souvent la forme d'un croissant ( $cnc^2$ , 7, pl. I). Plus tard, les parois s'arrondissent, la cavité devient circulaire (6, 5, pl. I).

Tout se passe comme si une membrane plissée longitudinalement se formait aux dépens du cordon granuleux et était distendue dans la suite par un gonflement dû à la sécrétion d'un liquide.

Les limites cellulaires sont estompées par les traînées protoplasmiques. Presque invisibles dans les coupes transversales ( $cnc^2$ , 5, pl. I), où elles sont fréquemment obliques, ces limites se laissent mieux déceler dans les coupes longitudinales axiales ( $cnc^3$ , 5, pl. I). Pour bien les voir, il faut s'adresser à une

coupe longitudinale tangentielle (cnc<sup>3</sup>, 6, pl. I). Elles y sont toujours particulièrement bien évidentes.

La question de savoir si la lumière est intracellulaire nous semble épineuse. L'examen détaillé de nombreuses coupes nous a amené à admettre que le canal est intercellulaire.

Si, plus tard, le canal devient intracellulaire dans certaines régions, ce doit être à la faveur d'un phénomène ultérieur.

Ne cachons pas cependant que certains auteurs, notamment MEYER (1929), après avoir étudié des figures absolument identiques, ont été portés à conclure que la lumière était intracellulaire.

La région qui fait suite à l'entonnoir vibratile se couvre très tôt de cils vibratiles (5, 6, 7, pl. I). La partie médiane intra-cœlomique se différencie très rapidement. Dans le 3<sup>e</sup> segment, on reconnaît des portions ciliées à lumière étroite, des régions larges, ciliées ou non. Toutes les portions du néphridioducte, c'est-à-dire les canaux étroit, moyen et large, sont déjà reconnaissables.

Enfin, la partie terminale du canal intra-cœlomique se dilate (cnc<sup>3</sup>, 5, pl. I; fig. 7, pl. II). Dans le somite 4, non représenté, ce phénomène est encore beaucoup plus accentué. Cette dilatation correspond à la vessie de l'adulte.

CONCLUSIONS. — Toute la portion intra-cœlomique du néphridioducte, y compris la vessie, a pour origine le cordon néphridien plein émis par le néphridioblaste.

La lumière semble être une formation intercellulaire.

Toutes les parties du canal néphridien sont déjà différenciées dans les somites antérieurs d'un embryon de 2 mm.

#### 7. - a. — ORIGINE ET ACCROISSEMENT

##### DE LA PARTIE INTRAMUSCULAIRE DU CANAL NÉPHRIDIEN

Au cours de l'exposé de la formation du cordon néphridien, nous avons attiré l'attention sur le fait que sa partie distale s'enfonce dans l'ectoderme. La première ébauche de cette pénétration se montre alors que l'organe segmentaire ne comprend qu'une dizaine de cellules (28, tr. III). Dans la suite ce mouvement s'accroît et, dans certains somites, les cellules mésodermiques ne sont plus qu'à 2 microns de la surface externe de l'ectoderme (22 à 16, tr. IV). Si nous considérons les figures des segments 21 à 15 du tronçon V, nous voyons que la coupe intéresse l'endroit précis où le cordon néphridien s'enfonce dans l'ectoderme. Pour bien comprendre les faits, il faut s'adresser aux coupes transversales (1 à 9, pl. II).

A la partie intra-cœlomique distale du cordon néphridien (cnc<sup>3</sup>) fait suite

une région engagée entre l'ectoderme et la somatopleure (cnm). Elle s'étend dans un plan perpendiculaire à l'axe longitudinal de l'embryon et remonte plus ou moins haut le long des flancs du

Nous avons vu que dans les jeunes stades (29 à 16, tr. III et IV), le cordon néphridien s'est placé entre l'ectoderme et la somatopleure en soulevant cette dernière. Il fait donc saillie dans le coelome. La portion distale s'enfonce dans l'ectoderme et s'allonge latéralement suivant un plan transversal. Mais, au lieu d'être placé au-dessus de l'ectoderme, le cordon est logé dans une gouttière qu'il se creuse dans ce tissu, sous la somatopleure. Sa position se comprend donc aisément.

La couche musculaire circulaire se forme aux dépens de l'ectoderme, la couche longitudinale aux dépens de la somatopleure. Il en résulte que la portion distale du cordon néphridien est située entre deux assises musculaires.

Cette partie est longue ou courte. Aucune règle ne paraît définir la position des points terminaux de l'ébauche néphridienne dans les segments successifs. Tantôt le cordon se termine à très peu de distance du point où il pénètre dans l'épaisseur du tube musculo-cutané, tantôt il s'étend bien au delà de la rangée des soies extérieures.

Les figures 1, 2, 3 de la planche II sont au même stade de développement ; seule la longueur de la partie intramusculaire diffère.

Les limites entre l'ectoderme, la somatopleure et l'ébauche néphridienne sont toujours nettes. Ici aussi, une basale les accentue. Elles sont d'ailleurs fréquemment renforcées par des myofibrilles.

Les limites intercellulaires sont parfois impossibles à voir, à cause de la minceur même des tissus (9, pl. II). Dans certaines coupes, elles sont cependant visibles (7, 8, pl. II). Ce fait est suffisant pour établir que, dans cette région, le tissu néphridien n'est pas un syncytium.

La formation d'une lumière au centre de l'ébauche pleine se produit suivant le même processus que dans la partie intra-coelomique. Nous nous sommes d'ailleurs servi précédemment des figures de la planche II pour exposer l'apparition du canal (4, 5, 6, 7). La portion distale du cordon néphridien est renflée. Lors de la formation d'une lumière, une ampoule à contour très irrégulier se creuse au centre de cette masse cellulaire.

A l'endroit où le canal néphridien traverse la somatopleure, il est fréquemment comprimé par des fibrilles musculaires longitudinales (6, 7, 8, pl. II). La surface externe du cordon subit, de ce fait, des plissements. C'est pourquoi la région intramusculaire est intéressée tangentiellement dans de nombreux segments de la planche I (cnm, tr. VI et VII).

## b. — FORMATION DU NÉPHRIDIOPORE

à exposer la formation du pore urinaire ou néphridiopore.  
 formation de cette dernière (pl. II). coupes transversales (7, 8, 9,

Ces deux dernières sont prises dans la même série que celle qui a servi à constituer les tronçons V à VII la planche I. Elles intéressent les somites 10 et 8.

Nous savons que le canal intramusculaire se termine par une ampoule renflée (a, 7, pl. II). Le diamètre de cette dilatation varie suivant l'état d'extension de l'individu.

Si nous nous en référons aux coupes sagittales, nous constatons les faits suivants :

Dans le 11<sup>e</sup> somite, le canal se termine en cul de sac. L'image, non représentée, est identique à la figure 10, planche II.

Sous l'ampoule terminale du 10<sup>e</sup> somite, l'ectoderme n'a plus un demi micron d'épaisseur (11, pl. II). Entre la lumière du néphridioducte et cette région amincie, une grande vacuole (v) apparaît. Elle s'étend dans toute l'épaisseur de la cellule. En fait, la cavité du canal n'est séparée de l'extérieur que par trois limites cellulaires et la vacuole. Chez trois embryons, nous avons pu relever l'existence de cette dernière.

Dans les 8<sup>e</sup> et 9<sup>e</sup> segments (12, pl. II), le canal néphridien débouche à l'extérieur par un pore étroit (2 à 3 microns). Si nous regardons la coupe dans ses détails, nous voyons que la limite protoplasmique des cellules entourant le pore n'est pas nette. Le bord des cellules est effiloché. Le même fait se retrouve dans les coupes transversales 8 et 9, planche II.

Il n'y a ici aucun doute possible au sujet de l'interprétation des faits. Dans sa partie terminale, le canal se dilate et forme une ampoule. L'ectoderme distendu est réduit à cet endroit à une épaisseur minimale. Dans la cellule néphridienne distale et inférieure par rapport à l'ampoule, une grande vacuole apparaît. L'éclatement de celle-ci brise les tissus et met le canal urinaire en communication avec l'extérieur. Les limites protoplasmiques irrégulières autour du néphridiopore sont des vestiges de la déchirure des tissus.

La blessure guérit bientôt, et les limites deviennent nettes. A ce stade, l'ectoderme se continue insensiblement dans le mésoderme néphridien.

La voûte de l'ampoule s'abaisse et se plisse (12, pl. II). En coupe, la cavité semble ramifiée. Cette formation se retrouve chez l'adulte (fig. 2 du texte).

CONCLUSIONS. — La partie intramusculaire du canal urinaire est entièrement

d'origine mésodermique. Elle dérive de la portion distale du cordon néphridien.

La première ébauche de cette région se retrouve dans l'invagination mésodermique qui se produit alors. Elle comprend qu'une dizaine d'éléments, rangée de cellules néphridiennes ne Le canal urinaire se termine par une ampoule à cet endroit par déchirement des tissus.

Dans les somites antérieurs d'un embryon de 2 mm. de long, les néphridies sont entièrement différenciées.

#### 8. — CONCLUSIONS

Voici, en résumé, l'organogénèse de la néphridie :

Les promésosomites à tous les stades de leur développement présentent une grande cellule située à l'angle postéro-ventral de la masse cellulaire. C'est le pronéphridioblaste. Il dérive directement du mésomitoblaste ou cellule initiale de la portion endomésodermique d'un segment. Le pronéphridioblaste n'est qu'un élément coelothélial caractéristique par sa position et sa taille. Il émet des cellules péritonéales. Après la formation de la cavité coelomique, il grossit encore et devient le néphridioblaste ou cellule mère de l'organe segmentaire. A partir de ce moment, il n'isole plus que des cellules néphridiennes.

Le néphridioblaste émet derrière lui un cordon plein. Comme il est placé dans l'angle postéro-ventral du coelome, la rangée cellulaire qui en dérive repousse la basale intersegmentaire vers l'arrière et s'engage entre l'ectoderme et la somatopleure. Elle est donc placée sous le plancher du somite suivant celui auquel elle appartient embryologiquement.

La portion antérieure de ce cordon néphridien donne naissance au col de la néphridie.

La région médiane prolifère, se soulève, fait hernie dans la cavité coelomique, y décrit de nombreux replis. Elle se transforme en canal néphridien par apparition d'une lumière dans l'axe du cordon. Cette lumière semble être intercellulaire. Le revêtement péritonéal provient de la portion de la somatopleure que le cordon a entraînée avec lui au moment où il s'est engagé dans le coelome. Toute la partie intracoelomique du néphridioducte de l'adulte, y compris la vessie, dérive de cette région de l'ébauche néphridienne.

La portion terminale du cordon s'étend entre la somatopleure et l'ectoderme, et est l'origine du canal néphridien intramusculaire. En effet, la somatopleure forme la couche musculaire longitudinale tandis que l'ectoderme donne naissance à la couche musculaire circulaire.

La partie terminale du néphridioducte s'enfonce de plus en plus dans l'ectoderme ; bientôt le canal n'est séparé de l'extérieur que par une mince épaisseur de tissus. Le néphridiopore se forme, par déchirement de ceux-ci, à la suite de l'éclatement d'une grande vacuole située dans la paroi mésodermique.

Entretemps, l'entonnoir vibratile se développe. La lèvre supérieure du néphridiostome dérive de la seconde cellule du cordon néphridien. La lèvre inférieure est formée directement par le néphridioblaste, qui, après maintes divisions, devient une simple cellule de cette lèvre.

La réponse aux questions posées en tête de cet ouvrage est donc :

*Chaque néphridie se forme aux dépens d'une cellule unique, mésodermique, le néphridioblaste. Les organes segmentaires d'un même côté du corps dérivent d'ébauches indépendantes les unes des autres.*

## SECONDE PARTIE

### AVANT-PROPOS

La plupart de ces Vers ne possèdent qu'une paire de néphridies par segment. Ces organes sont généralement de grande taille. Aussi de nombreux auteurs les ont dénommés méganéphridies. Ce terme a donné lieu à de nombreuses confusions, car la grandeur n'est pas un critère suffisant pour identifier un organe. Il a été démontré qu'au cours de l'organogénèse l'ébauche néphridienne toute entière concourt à la formation de ces néphridies complètes, c'est-à-dire comprenant un entonnoir vibratile, un canal glandulaire, un tube excréteur et un pore situé à la surface du corps. C'est pourquoi nous leur avons donné le nom de "holonéphridies".

Plusieurs Oligochètes du groupe des *Mégascolécoïdes* sont caractérisés par la multiplicité des organes segmentaires. Il peut y en avoir des centaines dans un métamère. Certains de ces organes sont extrêmement petits, d'où leur nom de micronéphridies. Il est avéré à l'heure actuelle que, chez ces formes, plusieurs organes dérivent d'une seule ébauche. Aussi le terme peu précis de micronéphridies a été remplacé par celui de "méronephridies".

Les systèmes méronephridiens sont hautement différenciés. Ils comprennent : des exonéphridies, dont l'extrémité interne est aveugle, mais qui débouchent normalement à la surface du corps ; des entéronephridies, qui communiquent avec le tube digestif, et enfin des néphridies pharyngiennes ; ce sont de véritables glandes salivaires qu'il faut classer parmi les exonéphridies, puisque le pharynx résulte d'une invagination ectodermique.

Il ne nous a pas été donné l'occasion de faire des recherches personnelles sur l'organogénèse des systèmes méronéphridiens. Nous avons lu les travaux concernant ce problème afin de les analyser à la lumière de conceptions acquises au cours de nos investigations sur *Eisenia foetida*. Nous y avons cherché les faits permettant de définir les rapports existant entre des structures aussi complexes et la néphridie typique du Lombric. Une étude critique, menée dans de pareilles conditions, conduit à des interprétations, à des conceptions souvent très différentes de celles des auteurs.

Telles sont les raisons qui nous ont poussé à écrire ce chapitre. Nous y discuterons successivement quelques interprétations et conclusions qui ont été émises concernant :

- 1) l'origine et la formation des ébauches néphridiennes ;
- 2) le développement des holonéphridies aux dépens de ces ébauches ;
- 3) le développement des méronéphridies.

Il est à noter que la divergence existant entre les systèmes holo- et méronéphridiens n'apparaît qu'après le stade de cordon néphridien.

L'examen de toutes les données d'origines diverses ainsi obtenues met en lumière les phénomènes fondamentaux de l'organogénèse du système néphridien. La mise en jeu de certaines potentialités explique finalement la formation d'organes plus différenciés, qui, à l'état adulte, ne semblent plus avoir aucun rapport entre eux. De plus cette vue d'ensemble fournit des arguments en faveur de l'homologie des néphridioductes et des gonoductes. Ces considérations générales font l'objet du second chapitre.

## CHAPITRE I

### Discussions au sujet de l'organogénèse des néphridies chez les Oligochètes

#### I. — ORIGINE ET FORMATION DU CORDON NÉPHRIDIEN

La plupart des auteurs qui ont étudié l'origine et la formation du cordon néphridien ont péché par un manque absolu de précision. Plusieurs d'entre eux, après avoir entrevu la formation des bandes germinatives ectodermiques, se sont adressés à des stades trop avancés (16 à 22, tr. IV). N'ayant pas étudié les figures intermédiaires, ils n'ont pu voir que dans ces stades la poussée mésodermique dans l'ectoderme n'existait pas (WILSON, 1889 ; VEJDOVSKY, 1888-1892, pl. XXXII, fig. 10 à 13 ; STAFF, 1910 ; BAHL, 1922). Bien souvent ils ont exclusivement étudié des coupes frontales qui ne permettent pas de déceler les rapports existant entre les feuilletts (HATSCHKE, 1878 ; VEJDOVSKY,

1888-1892, pl. XXVI; BERGH, 1899). VEJDOVSKY, 1888-1892 (pl. XXX, fig. 10), va jusqu'à se baser sur une coupe optique faite dans un embryon vivant pour montrer que les néphridioblastes sont des cellules appartenant originellement à la seconde bande germinative ectodermique, celle qui dérive de  $m^1$  ! Enfin, KOWALEVSKY (1871), LEHMANN (1887) et ROULE (1889) présentent des figures fort incomplètes dont on ne peut rien déduire avec certitude. Signalons enfin que les travaux de KLEINENBERG et TANNREUTHER ne contiennent que des affirmations sans aucune explication, démonstration, ni figure.

Étant donné que BAHL (1922) s'est adressé à un groupe très particulier,

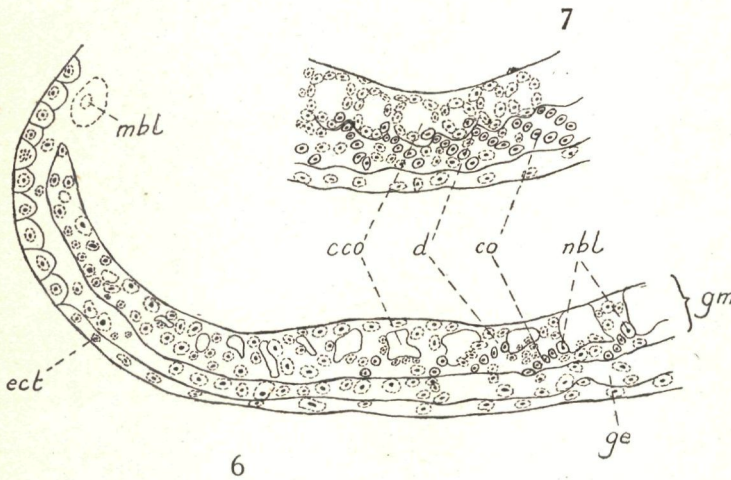


Fig. 6 et 7. — Coupes sagittales d'embryons de *Pheretima* intéressant la région postéro-ventrale. Seuls les noyaux des cellules néphridiennes ont été indiqués en traits continus.

D'après BAHL (1922), figure modifiée.

cco = cavité coelomique.  
co = cordon néphridien.  
d = dissépiement.  
ect = ectoderme.

ge = bande germinative ectodermique (nephridial lay de BAHL).  
gm = bande germinative mésodermique.  
mbl = mésotéloblaste.

celui des Mégascolécorides, et que ce travail retiendra particulièrement notre attention dans la suite, nous nous permettrons d'analyser ce mémoire en détail.

Pour cet auteur, les ectotéloblastes  $m^1$  et  $m^2$  sont des néphroblastes qui donnent naissance à une assise néphridienne. Cette couche forme le matériel aux dépens duquel tout le système segmentaire va se former. Pour le démontrer BAHL nous met notamment les figures 6 et 7 sous les yeux. Comparons-les

à celles données par BERGH, WILSON, GOODRICH et par nous-mêmes (tr. III), et nous sommes frappés de ce que l'interprétation de l'auteur est en contradiction absolue avec celle qui saute aux yeux.

Dans la figure 6, BAHL considère comme assise néphridienne la bande germinative issue de  $m^1$  et  $m^2$ . Cependant, si l'on analyse cette image, on voit des cordons néphridiens se dessiner avec évidence dans la couche mésodermique. Même le néphridioblaste y est nettement indiqué. Nous retrouvons ces cordons dans la figure 7, mais, cette fois, ils sont situés dans la couche décrite par l'auteur comme étant l'assise néphridienne.

Ce que BAHL a appelé "nephridial lay" dans la figure 6, est, en effet, une assise ectodermique dérivant de  $m^1$ ,  $m^2$ ; mais elle n'a aucun rapport avec les ébauches néphridiennes. Nous l'avons vu chez *Eisenia* et, de plus, les figures de l'auteur le prouvent. L'on se demandera alors pourquoi la couche ectodermique est si peu épaisse dans la figure 7. Il suffit d'être en présence d'un stade plus avancé ou d'une coupe légèrement oblique pour obtenir ces différences d'épaisseur.

Ces images, où les cordons néphridiens chevauchent les uns sur les autres, nous les avons rencontrées chez *Eisenia foetida*.

Dans un dessin peu poussé, où les basales ne sont pas reproduites avec le plus grand soin, cette juxtaposition de cordons néphridiens donne l'illusion d'une bande néphridienne longitudinale (WILSON, BAHL). Pareille bande ne pouvant être qu'ectodermique, les auteurs ont été persuadés qu'elle dérivait des ectotéloblastes.

Dans un stade un peu plus avancé (BAHL, 1922, pl. 5, fig. 8), nous retrouvons les ébauches néphridiennes entre l'ectoderme et la somatopleure. Nous discuterons plus loin le développement ultérieur du cordon.

De tout ceci il faut particulièrement retenir ce qui suit :

1) les premières ébauches néphridiennes se forment également aux dépens du mésoderme chez *Pheretima* ;

2) ces ébauches sont constituées par des cordons néphridiens absolument semblables à ceux que l'on trouve chez les autres Oligochètes.

En résumé, l'interprétation suivant laquelle l'ébauche néphridienne est d'origine ectodermique n'est nullement fondée. Aucun des auteurs qui l'ont préconisée n'a étudié les figures successives du développement de l'organe segmentaire en partant des stades les plus jeunes, et cela à la fois dans les coupes sagittales et frontales.

Quant à l'existence d'une formation unique qui donnerait naissance à toutes les néphridies d'un même côté de l'embryon, il n'y a dans les mémoires des auteurs cités ci-dessus aucun fait en faveur de cette thèse.

En fait, nous ne trouvons de données positives que dans les travaux de BERGH et de MEYER.

BERGH est le premier auteur qui ait vu nettement l'origine mésodermique des organes segmentaires (1888, 1890) et qui ait saisi le rôle du néphridioblaste (1899). Cependant ses travaux sont fort incomplets. Aussi ont-ils été réfutés par WILSON, VEJDOVSKY et STAFF, alors qu'il est hors de doute que les interprétations de ces auteurs sont sans fondement.

Nous n'avons pris connaissance du travail de MEYER, qui manquait à la bibliothèque de l'Institut de Zoologie de Liège, que quelques mois après avoir terminé nos recherches. Nous remercions l'auteur de bien avoir voulu nous envoyer un tiré à part. La formation du cordon néphridien aux dépens du néphridioblaste y est nettement démontrée. Cet ouvrage est de loin le plus important de ceux qui ont été publiés au sujet de l'organogénèse des organes segmentaires des Oligochètes limicoles.

CONCLUSIONS. — De tout ce qui précède, on peut conclure : la nature mésodermique du néphridioblaste avait été démontrée par BERGH (1888 et 1890) et MEYER (1929) ; mais aucun de ces deux auteurs n'avait suivi en détail l'apparition de cette cellule. Le développement du cordon néphridien n'avait été étudié en détail que par BERGH (1899) sur *Rhynchelmis*, et par MEYER (1929) sur *Tubifex rivulorum*. Sa formation aux dépens du néphridioblaste demandait à être confirmée.

## 2. — DÉVELOPPEMENT

### DES HOLONÉPHRIDIES AUX DÉPENS DES ÉBAUCHES NÉPHRIDIIENNES

Nous ne reprendrons pas ici tout ce qui a été dit jusqu'à présent au sujet du développement des holonéphridies aux dépens des ébauches néphridiennes. Une trop grande imprécision a fréquemment été cause d'interprétations fantaisistes. Il nous reste cependant à dire quelques mots à ce sujet.

L'excellent travail de GOODRICH (1932) nous est parvenu alors que tous nos dessins étaient terminés. L'auteur a démontré que les deux lèvres de l'entonnoir vibratile dérivent de l'ébauche néphridienne. Certaines de ses figures sont presque superposables aux nôtres. Nous arrivons aux mêmes conclusions. GOODRICH n'a pu déterminer le rôle exact de la cellule préseptale et du cordon néphridien. Nous avons pu pousser cette étude beaucoup plus loin.

En ce qui concerne la formation du canal terminal, nous en sommes arrivés aux mêmes conclusions que BERGH (1899) et PENNERS (1924). Par contre, pour MEYER (1929), qui a travaillé le même matériel que BERGH, la dernière

cellule du canal néphridien, que l'embryologiste danois décrit comme un élément mésodermique engagé dans l'ectoderme, est une cellule ectodermique. L'illustration qu'il donne à sujet est insuffisante pour démontrer sa conception. Les figures successives de la pénétration de l'extrémité distale de l'ébauche néphridienne mésodermique dans l'ectoderme, données par BERGH, PENNERS et nous, semblent prouver que l'interprétation de MEYER ne peut être admise sans confirmation.

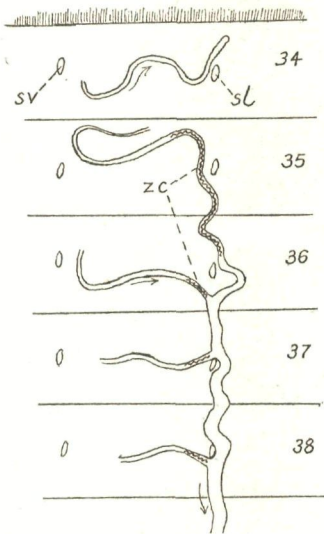


Fig. 8. — Vue frontale de l'appareil néphridien postclitellaire d'*Allolobophora antipae*.  
D'après ROSA (1906).

sv = follicule sétigère ventro-latéral.  
sl = follicule sétigère latéral.  
zc = zone ciliée.

s'étend jusqu'au 33<sup>e</sup> segment inclus. Les canaux longitudinaux sont placés latéralement au-dessus des follicules sétigères latéraux, entre la couche musculaire longitudinale et le péritoine qu'ils soulèvent fortement. Vers l'arrière, ils deviennent de plus en plus dorsaux, atteignent l'avant-dernier segment, y décrivent une courbe, et se jettent finalement dans une ampoule médiane située entre le vaisseau dorsal et le tube digestif. Cette ampoule s'étend vers l'avant pour déboucher dans le tube digestif entre les troisième et second avant-derniers segments.

L'auteur déplore de n'avoir pu étudier le développement d'un tel système.

Ceci dit, il nous reste à parler de quelques systèmes holonéphridiens particuliers.

L'appareil excréteur des holonéphridiens peut présenter des dispositions très spéciales. Deux cas particulièrement intéressants ont été signalés, l'un par ROSA (1906), l'autre par BAHL (1926).

Nous saisissons cette occasion pour remercier M. le professeur JUCCI, directeur de l'Institut de Zoologie de Modène, d'avoir bien voulu nous envoyer en prêt l'ouvrage de ROSA.

ROSA a découvert que, chez *Allolobophora antipae*, les canaux excréteurs des néphridies des segments postérieurs se jettent dans deux canaux longitudinaux. Ceux-ci longent les parois du corps. Ils débouchent, vers l'arrière, dans une poche médiane dorsale communiquant avec le tube digestif (fig. 8 et 9). Cette disposition se remarque à partir du 35<sup>e</sup> segment; notons que le clitellum

Toutefois, il a pu se faire une idée de l'organogénèse grâce à deux cas spéciaux.

ROSA a trouvé un individu anormal chez lequel les canaux longitudinaux sont en communication avec l'extérieur, dans chaque segment, par un néphridiopore. Celui-ci est placé en face de l'endroit où le canal néphridien débouche dans le conduit latéral. De plus, les canaux latéraux sont placés entre les deux groupes de soies.

Tout porte donc à croire que cette anomalie présente des caractères primitifs. Les néphridiopores ont persisté. Les canaux latéraux ont gardé une position ventro-latérale. Notons, dès à présent, que cette structure présente de grandes analogies avec le système entéronéphridien des Mégascolécoïdes.

Ce qui précède permet de comprendre les faits constatés chez les individus normaux. Le cordon néphridien du segment 35, au lieu de s'arrêter au niveau du néphridiopore, a continué à s'étendre vers l'arrière, s'est engagé sous la somatopleure du 36° métamère, a rejoint le cordon de ce segment et s'est fusionné avec lui. Le même phénomène s'est produit dans les somites suivants, l'ensemble formant finalement un canal longitudinal latéral. Nous verrons dans la suite qu'un pareil allongement de l'ébauche néphridienne n'est pas extraordinaire; on en rencontre de très nombreux exemples, notamment chez les méronéphridiens.

En plus de l'observation de cette anomalie, et afin de mieux saisir le développement de la région anale, l'auteur a procédé à des expériences de régénération. Après avoir sectionné la région postérieure, ROSA a remarqué qu'en fait il n'y avait pas de régénération, mais simplement cicatrisation de la région lésée. Les coupes montrent que les canaux latéraux ont décrit une courbe de 180 degrés et s'ouvrent latéralement, indépendamment l'un de l'autre, dans le tube digestif. Il y a donc eu une nouvelle invagination proctodéale.

Partant de ces données, l'auteur a émis l'hypothèse que les canaux latéraux débouchent originellement à la surface du corps, et que cet orifice est entraîné vers l'intérieur à la suite de l'invagination proctodéale (fig. 9).

Cette explication est d'autant plus plausible qu'un phénomène analogue se retrouve dans le développement des néphridies pharyngiennes ou stomodéales chez les méronéphridiens (BEDDARD, 1892). Nous y reviendrons plus loin. Notons que la région du tube digestif comprenant l'orifice urinaire est considérée par tous les auteurs comme appartenant au proctodéum. En conséquence, les organes segmentaires d'*Allolobophora antipae* sont à considérer comme étant des exonéphridies particulières et non pas des entéronéphridies.

En résumé, le cas d'*Allolobophora antipae* est du plus haut intérêt. En effet, dans cette espèce, un système néphridien, c'est-à-dire segmentaire, s'est transformé, dans la région postclitellaire du moins, en un néphros. Les portions antérieures et postérieures tendent à subir des évolutions divergentes. Ce cas est une belle illustration d'un phénomène particulièrement évident chez les Mégascolécoïdes.

Le second cas particulier a été décrit par BAHL (1926). Cet auteur a

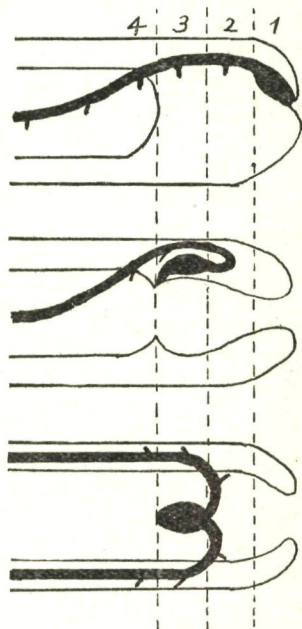


Fig. 9. — Schéma de l'invagination proctodéale chez *Allolobophora antipae*.

D'après ROSA (1906).

A et B : vues sagittales ; C : vue frontale.

- A. Ils présentent chacun un entonnoir vibratile et un néphridiopore situé à la surface du corps. Ce sont indubitablement des holonéphridies, et non pas des micronéphridies, ainsi que BAHL le prétend. Certaines espèces possèdent donc plusieurs paires de holonéphridies par segment. Il serait très intéressant de voir confirmer ce point de vue par une étude embryologique.
- B.

- C. Nous avons relaté ces cas parce que nous y avons trouvé des arguments intéressants pour appuyer certaines considérations émises dans le dernier chapitre.

### 3. — DÉVELOPPEMENT DES MÉRONÉPHRIDIES AUX DÉPENS DES ÉBAUCHES NÉPHRIDIENNES

En 1892 parurent les premiers travaux sur l'organogénèse du système excréteur

des micronéphridiens, ceux de BEDDARD et VEJDOVSKY concernant respectivement *Acanthodrilus multiporus* et *Megascolides australis*.

Ils furent suivis, en 1894, par le mémoire de BOURNE sur *Mahbenus imperatrix*. Puis, il faut attendre 1922-1924 pour voir publier de nouvelles recherches, celles de BAHL sur *Pheretima posthuma* et *rodricensis*.

*Acanthodrilus multiporus* possède un système excréteur très différencié, comprenant : des néphridies pharyngiennes, des néphridies entériques et enfin un nombre assez élevé d'exonéphridies. Le matériel restreint dont BEDDARD disposait ne lui a pas permis de pousser très loin ses investigations.

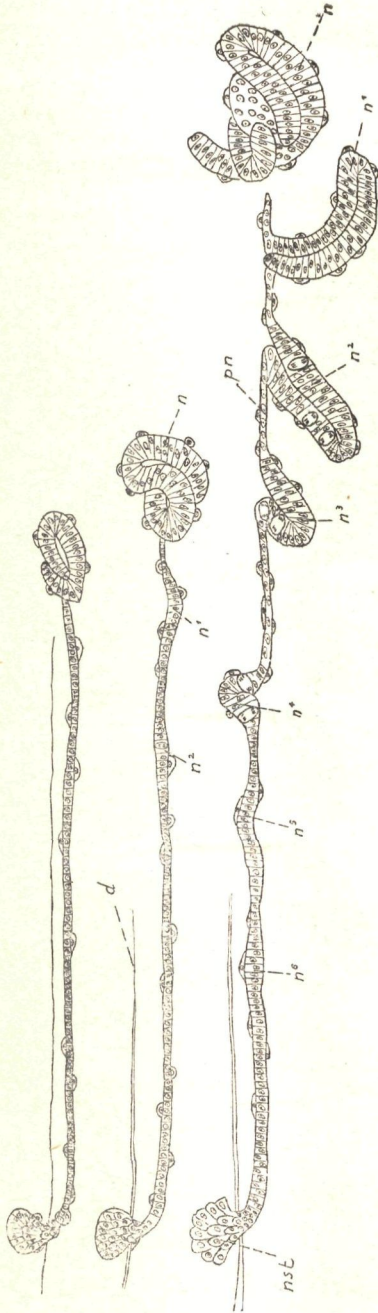


Fig. 10. — Stades successifs du développement des néphridies tégumentaires secondaires aux dépens du cordon primaire, chez *Megascotides australis*. — D'après VEJDOVSKY, 1892.

d = dissepiment.

n, n<sup>1</sup>, n<sup>2</sup>, etc. = ébauches des métanéphridies.

nst = ébauche du néphridiostome.

pn = pont de substance néphridienne, vestige du cordon primaire reliant deux ébauches voisines.

Le mémoire de BEDDARD présente cependant un grand intérêt. Cet auteur est le seul qui ait découvert quelques détails concernant l'organogénèse des néphridies pharyngiennes.

BEDDARD a pu établir que les néphridies pharyngiennes ou stomodéales apparaissent chez l'embryon à raison d'une paire par segment. Ce sont primitivement des holonéphridies ordinaires. Au cours du développement, le néphridiopore se transporte dans le pharynx. Entretemps, l'entonnoir vibratile dégénère, disparaît. L'auteur a voulu voir, dans la première paire de néphridies pharyngiennes, des organes homologues aux néphridies céphaliques qui se rencontrent chez certaines espèces. Rien ne justifie cependant cette interprétation. La position du néphridiostome montre clairement que ces organes segmentaires appartiennent au second métamère.

En ce qui concerne les entéronéphridies, BEDDARD a remarqué que les métamères qui contiennent ces organes possèdent de nombreux entonnoirs vibratiles, alors qu'ils manquent partout ailleurs. De plus, se basant sur le fait que, chez l'embryon, il apparaît une paire de néphridiostomes par segment, l'auteur a émis l'idée que ces entéronéphridies étaient des formations secondaires. Faute de matériel il n'a pu étudier ni leur origine ni leur développement.

VEJDOVSKY (1892) a décrit la formation de nombreuses méronéphridies tégumentaires dans chaque somite chez *Megascolides australis* (fig. 10). Dans les premiers stades, l'ébauche des organes segmentaires est identique à celle d'une holonéphridie; notons toutefois qu'elle présente une longueur remarquable. La région terminale a subi de nombreux replis, formant une touffe intracœlomique identique à celle qui a été si souvent décrite chez les Lombriciens. L'auteur n'a pas recherché l'origine première de ce cordon. D'autres centres de prolifération, donnant naissance à de nouveaux plissements, apparaissent bientôt tout au long de l'ébauche. A ce stade, le système excréteur en voie de formation se montre constitué par des masses placées à intervalles réguliers et reliées entre elles par des ponts de substance néphridienne, vestiges du cordon initial. Le développement de ces touffes progresse de la portion distale vers la région du col. Ces ponts de substance néphridienne dégèrent, disparaissent dans la suite. Chaque masse ainsi isolée constitue l'ébauche d'une méronéphridie. Une extrémité progresse vers la surface du corps. Une lumière apparaît dans l'axe du cordon. Un néphridiopore met le canal ainsi formé en communication avec l'extérieur. Par ce processus il peut se développer jusqu'à une centaine de néphridies par segment.

L'ébauche du néphridiostome avorte dans la région antérieure. Par contre,

dans les segments postérieurs, il se forme, à ses dépens, une néphridie de grande taille possédant un entonnoir vibratile fonctionnel. VEJDOVSKY ne parle pas de l'emplacement de leur néphridiopore.

Les méronéphridies ne possédant pas d'entonnoir vibratile sont des néphridies tégumentaires parce que appendues à la paroi du corps. Pour une raison identique, les organes urinaires de la région postérieure possédant un néphridiostome sont des néphridies septales. Le cordon initial sera dit primaire, les ébauches et organes qui dérivent d'une partie du cordon seront dites secondaires.

BOURNE (1894) a découvert, chez *Mahbenus imperatrix*, des phénomènes analogues à ceux décrits par VEJDOVSKY. Le cordon néphridien est fort semblable à celui de *Megascolides australis*. L'auteur n'en a pas recherché l'origine. L'entonnoir vibratile se forme presque entièrement pour dégénérer dans la suite. La région du col s'allonge, puis se plisse de distance en distance, tandis qu'une lumière apparaît au centre du cordon. Chaque repli, qui n'est à l'origine qu'une anse du canal primaire, s'allonge à son tour et se transforme en un canal secondaire. Ce dernier vient déboucher à la surface du corps, puis donne naissance à de nouveaux plissements qui sont les ébauches de néphridies tertiaires définitives. Il s'en forme une cinquantaine ou même plus aux dépens d'un cordon primaire. Les vestiges des canaux primaires et secondaires ont bientôt disparu. Chaque méronéphridie est isolée et entre en communication avec l'extérieur, tandis que l'extrémité interne reste aveugle. *Mahbenus imperatrix* possède donc des méronéphridies tégumentaires tertiaires. L'organe segmentaire le plus distal, c'est-à-dire celui qui se forme le premier, présente une structure légèrement différente des autres. Ce fait semble devoir être considéré comme un vestige d'un développement holonéphridien.

Les recherches de VEJDOVSKY et BOURNE mettent en lumière un fait capital : les méronéphridies d'une moitié d'un segment se forment aux dépens d'un cordon néphridien primaire unique, identique et homologue à celui des Lombriciens. Chez *Megascolides* et *Mahbenus*, cette ébauche se scinde en tronçons qui, chez la première espèce, donnent naissance à des méronéphridies secondaires, tandis qu'ils se transforment en cordons secondaires dans le second cas, les méronéphridies définitives étant tertiaires. La région de l'entonnoir vibratile avorte chez *Mahbenus*. Elle se développe et devient une néphridie septale secondaire dans la région postérieure chez *Megascolides*. Il a été signalé précédemment qu'on retrouve également une paire de cordons par segment chez *Pheretima*,

Il nous est aisé de donner à présent une définition de la méronéphridie. Toute néphridie se développant aux dépens d'une partie du cordon primaire sera dite secondaire ou tertiaire suivant le cas, mais ce sera toujours une méronéphridie, quelle que soit sa taille, et cela même s'il n'y a qu'une paire de ces organes par segment. En appliquant rigoureusement cette terminologie basée sur des phénomènes embryologiques et exprimant, par conséquent, la valeur morphologique des organes, on groupe, sous un même nom, des formations homologues.

Dans les deux ouvrages analysés ci-dessus nous trouvons la description de la formation d'ébauches néphridiennes. Mais ils ne contiennent aucune donnée au sujet de leur origine, ni de leur développement ultime, en ce sens qu'ils ne donnent aucune explication quant à leur différenciation en entéronéphridies, en néphridies pharyngiennes. D'autre part, certaines espèces possèdent de nombreux entonnoirs vibratiles par segment. Il y a lieu de se demander quelle signification il faut attribuer à ce fait.

On trouve des réponses partielles à toutes ces questions dans le travail de BAHL (1922) sur *Pheretima posthuma* et *rodricensis*, espèces qui, à l'état adulte, possèdent un système excréteur très différencié et très complexe.

Le mémoire de BOURNE renferme des indications très précises, mais incomplètes au sujet de l'organogénèse du système néphridien dans la région de la tête. Nous y lisons aussi des constatations fort intéressantes, mais éparées, sur les entéronéphridies et la présence de multiples entonnoirs vibratiles dans un seul segment, alors que, chez l'embryon, on n'en trouve qu'une seule paire. Le travail de BAHL contient l'explication de ces faits.

Ceci nous a poussé à faire une critique très approfondie de cet ouvrage, dont la lecture nous a suggéré des conceptions s'écartant grandement de celles de l'auteur. C'est pourquoi, nous résumerons les faits décrits par BAHL sans employer sa terminologie.

Il y a lieu de distinguer trois espèces de néphridies chez *Pheretima* à l'état adulte.

1) Des néphridies septales possédant un entonnoir vibratile placé tantôt en avant, tantôt en arrière du dissépiment. Leurs conduits excréteurs débouchent dans une paire de canaux longitudinaux situés sous le vaisseau dorsal. Dans chaque métamère, ces canaux sont en connection avec la lumière du tube digestif. L'auteur divise cette espèce en deux groupes comprenant, l'un, la première paire de néphridies septales se formant au cours du développement dans chaque segment, et l'autre, toutes celles qui apparaissent dans la suite. Cette subdivision est basée sur le fait que le néphridiostome de la première

paire est toujours préseptal, ce qui n'est pas le cas pour les suivantes.

2) Des néphridies tégumentaires ne possédant pas d'entonnoir vibratile, et dont les canaux excréteurs débouchent isolément à la surface du corps. Elles sont très nombreuses.

3) Les néphridies pharyngiennes. Dans les segments 4, 5 et 6, et de chaque côté du corps, il existe une touffe de néphridies dont les canaux excréteurs se réunissent en un conduit unique qui, traversant les métamères précédents, vient déboucher dans la région antérieure du pharynx. Ces organes segmentaires ne possèdent pas d'entonnoir vibratile.

L'étude de l'organogénèse de ce système excréteur, comprenant autant d'espèces différentes de néphridies, révèle des faits d'un intérêt capital. Nous renvoyons au travail original pour ce qui concerne l'exposé des faits. Faisons remarquer que BAHL n'accorde pas le même sens que nous aux termes " primaire, secondaire, etc. ".

De même que chez *Megascolides australis*, la portion antérieure, composée du néphridioblaste et de quelques cellules, se sépare du restant pour donner naissance à une néphridie septale secondaire. L'ébauche émigre dorsalement au cours du développement (fig. 11).

Mais alors, quel est le rôle assigné au restant du cordon ? La seule indication que nous possédions à ce sujet est la figure 8 de la planche V (BAHL, 1922). Cette série de coupes sagittales successives intéresse l'ébauche de la première néphridie tégumentaire. A première vue, on y reconnaît des tronçons épars de cordons. La figure étant fort schématique, il est difficile de suivre chaque ébauche. Toutefois il apparaît clairement : 1) que les néphridies tégumentaires secondaires se forment par plissement du cordon, suivant le processus fréquemment décrit chez les holonéphridiens ; 2) que l'ébauche s'étend au-delà du territoire d'un segment. Les faits découverts chez *Mahbenus* et *Megascolides* nous portent à croire que l'extrémité distale donne naissance à d'autres néphridies tégumentaires secondaires, peut-être même tertiaires.

L'origine des autres néphridies septales, que BAHL appelle secondaires, telle qu'il l'admet, est très discutable. Les deux faits que l'auteur cite à l'appui de son interprétation ne prouvent qu'une chose : des ébauches de nouvelles néphridies septales se forment successivement. Mais rien ne prouve qu'elles aient une origine commune. Le fait capital dont il faut tenir compte c'est que ces organes possèdent un néphridiostome tantôt pré- tantôt postseptal. BAHL suggère que celles qui ont un entonnoir vibratile préseptal dérivent d'une cellule émise directement par le néphridioblaste. Ce dédoublement de l'ébauche néphridienne est admissible bien que ce phénomène n'ait jamais

été décrit. Mais alors, il faut également admettre que celles qui ont un néphridiostome postseptal dérivent d'une cellule du cordon. Or ceci est en contradiction avec tous les faits observés jusqu'à présent. En effet, le néphridioblaste est un élément coelothélial qui, de ce fait, n'est jamais recouvert par

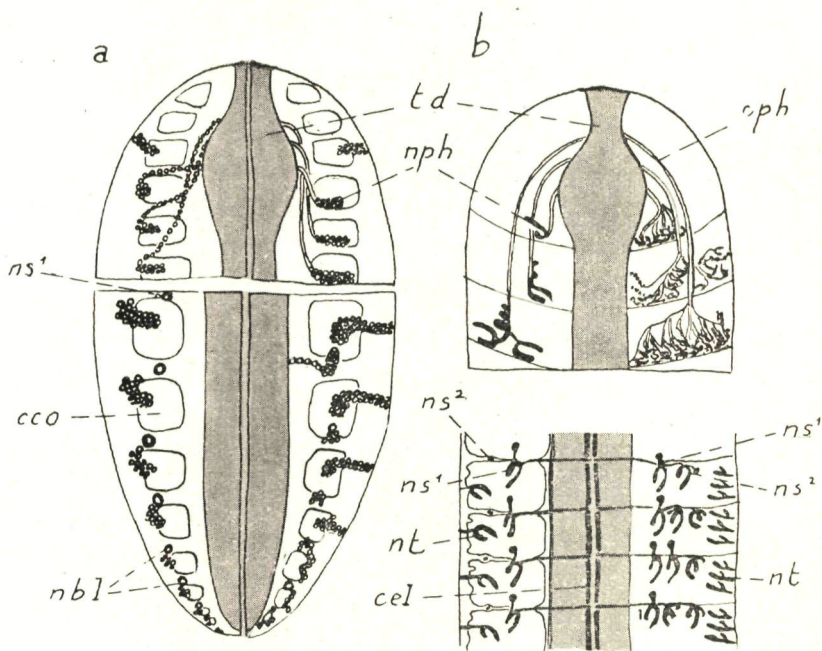


Fig. 11. — Diagramme montrant l'origine commune et le développement des trois espèces de méronéphridies chez *Pheretima*. En a, côté gauche, le cordon néphridien primaire se scinde en deux tronçons, l'un, comprenant le néphridioblaste, s'avance entre les deux feuillets du dissépinement et va former une entéronéphridie de premier ordre, l'autre, donne naissance à des néphridies tégumentaires. L'origine des néphridies pharyngiennes est clairement indiquée. A droite, les organes ont plus évolués. En b, côté gauche, on voit le développement de nouvelles néphridies pharyngiennes ainsi que de néphridies septales de second ordre. A droite, les conditions de l'adulte sont à peu près réalisées. — D'après BAHL, 1922.

cco = cavité coelomique.  
 cel = canal excréteur longitudinal.  
 cph = canaux excréteurs de néphridies pharyngiennes.  
 nbl = néphridioblaste.

nph = néphridies pharyngiennes.  
 ns<sup>1</sup> = néphridie septale de premier ordre.  
 ns<sup>2</sup> = néphridie septale de second ordre.  
 nt = néphridie tégumentaire.  
 td = tube digestif.

le péritoine. C'est pourquoi, l'existence d'un orifice mettant le coelome en communication avec le canal néphridien se comprend aisément. Toute autre cellule du cordon est séparée de la cavité coelomique par le péritoine.

A l'appui de ces considérations, nous ferons remarquer qu'une néphridie tégumentaire ne développe jamais de néphridiostome.

Dès lors, si l'on ne peut faire dériver une néphridie possédant un entonnoir vibratile postseptal de l'ébauche néphridienne, il ne reste aucune raison pour admettre que celles qui ont un néphridiostome préseptal se forment à ses dépens. Une seule explication reste possible, c'est que de nouvelles ébauches indépendantes des premières, ayant pour origine un élément coelothélial pré- ou postseptal, apparaissent régulièrement et par paires dans chaque segment. Aux organes dérivant de ces formations nous donnerons le nom de néphridies de 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup>, etc... ordre. De même que pour les formations de premier ordre, on les appellera secondaires, tertiaires... suivant le cas. Il est probable, que les portions distales des cordons de deuxième ordre et plus donnent naissance à des néphridies tégumentaires secondaires et même tertiaires. Parmi celles-ci, il y aurait donc lieu de distinguer des organes de plusieurs ordres différents.

Considérons enfin les néphridies pharyngiennes ou stomodéales. La portion antérieure du cordon avorte dans les segments 3, 4, 5 et 6. Le reste donne naissance à une ébauche tégumentaire secondaire. Celle du troisième métamère débouche à la surface du corps. Dans les 4<sup>e</sup>, 5<sup>e</sup> et 6<sup>e</sup> segments, la portion distale de l'ébauche, au lieu de se développer vers l'arrière, s'avance vers l'avant, passe sous la somatopleure des métamères précédents, suit un des nombreux tractus musculaires, pour rejoindre ensuite le pharynx. Lorsque le cordon s'est transformé en canal, des néphridies secondaires, tertiaires bourgeonnent à ses dépens dans le segment contenant l'organe excréteur. Ces néphridies sont à considérer comme secondaires, parce que se formant aux dépens d'une partie d'un canal primaire.

Il est intéressant de remarquer que les canaux excréteurs des néphridies pharyngiennes se croisent, en ce sens, que le canal de la néphridie du 4<sup>e</sup> segment débouche dans le pharynx, en un endroit situé en arrière du néphridiopore de l'organe du 5<sup>e</sup> métamère, et ainsi de suite. Ce fait montre que primitivement ces néphridies débouchaient à la surface du corps, mais que plus tard leur néphridiopore a été entraîné par l'invagination stomodéale. Nous trouvons pleine confirmation de cette conception dans le mémoire de BEDDARD (1892). En effet, chez *Octochaetus multiporus*, le néphridiopore des organes excréteurs pharyngiens est externe au début de l'organogénèse.

De l'étude critique de ces quatre travaux nous pouvons conclure : Il se se forme dans chaque segment un cordon néphridien primaire d'origine mésodermique. L'ébauche primaire holonéphridienne atteint un stade de développement plus ou moins avancé selon les espèces. Chez *Octochaetus multiporus*, un stade holonéphridien normal précède l'état méronéphridien. Chez

*Pheretima*, la structure primitive ne se reconnaît plus que dans le cordon.

Le phénomène de bourgeonnement diffère grandement de celui qui donne naissance aux néphridies tégumentaires secondaires, qui se forment par plissement du cordon. Dans le dernier cas, les organes doivent devenir indépendants pour pouvoir entrer en fonction. De là, rupture inévitable des liens qui les unissent. Par contre, dans celui qui nous occupe à présent, il se produit une ramification du canal excréteur, d'où formation d'une glande tubuleuse composée. Entretemps, tout l'ensemble, recouvert par le péritoine, se détache lentement de la paroi du corps et finit par être suspendu dans la cavité cœlomique.

Dans les autres segments, la partie antérieure du cordon, celle qui comprend l'ébauche de l'entonnoir vibratile, se transforme en une entéronéphridie septale secondaire. Cette portion avorte dans les métamères antérieurs. Le restant donne naissance à des exonéphridies tégumentaires secondaires, peut-être tertiaires. Les organes excréteurs secondaires des segments 4, 5, 6 deviennent des néphridies pharyngiennes.

Tout ce système excréteur dérive, dans chaque métamère, d'une paire d'ébauches. Il est donc tout entier de premier ordre.

Des ébauches de 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup>, etc... ordre donnent naissance chacune à une entéronéphridie septale secondaire, et probablement à des exonéphridies tégumentaires secondaires.

Nous venons, somme toute, d'esquisser une classification des organes segmentaires ; nous y reviendrons dans la suite.

La confrontation des travaux décrivant le développement des néphridies de *Octochaetus multiporus*, *Megascolides australis*, *Mahbenus imperatrix* et *Pheretima posthuma* et *rodricencis* nous a permis de comprendre l'organogénèse du système urinaire chez les méronéphridiens. En effet, tous ces travaux se complètent l'un l'autre.

BAHL (1924 et 1926) a décrit les systèmes segmentaires de deux méronéphridiens adultes : *Lampito triloba* (fig. 12) et *Woodwardia Bahli*. Les appareils excréteurs de ces deux espèces sont deux exemples de systèmes néphridiens entièrement de premier ordre. La disposition des organes cadre parfaitement avec notre conception du système néphridien.

Rappelons ici le cas de *Lampito dubius* qui possède cinq paires de néphridies par métamère. Chaque organe segmentaire est une exonéphridie septale débutant par un entonnoir vibratile. Chez *Pheretima*, il y a plusieurs entéronéphridies septales. L'étude de l'organogénèse des systèmes holo- et méronéphridiens nous permet de comprendre que le seul fait que, chez

*Lampito dubius*, les canaux excréteurs débouchent à l'extérieur, nous prouve que les organes considérés sont des holonéphridies et implique l'absence de toute autre espèce d'appareil segmentaire. Nous avons montré précédemment que les néphridies septales de *Pheretima* sont d'ordres différents. Chez *Lampito dubius*, les organes excréteurs primaires appartiennent à cinq ordres, c'est-à-dire, que cinq paires d'ébauches se sont développées indépendamment l'une de l'autre.

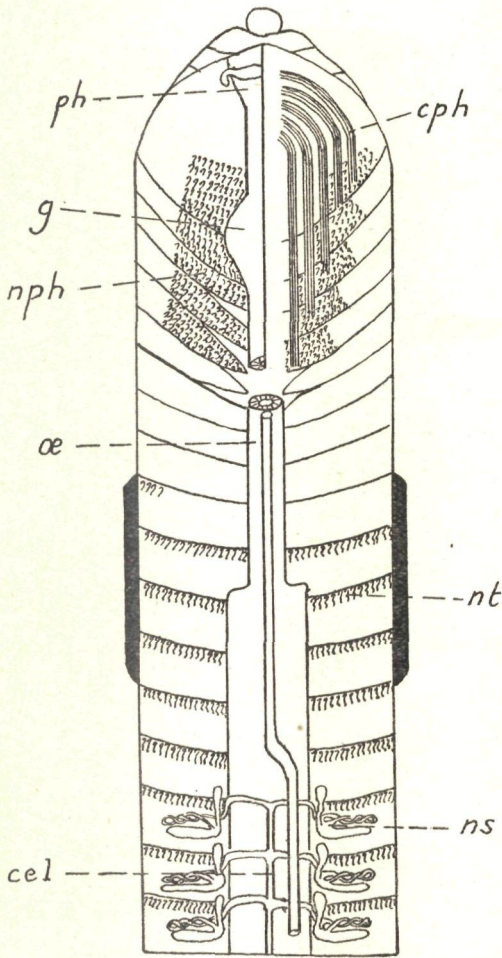


Fig. 12. — Plan général de l'appareil méronéphridien de *Lampito triloba*. — D'après BAHL, 1926.

cel = canal excréteur longitudinal.  
 cph = canaux excréteurs de néphridies pharyngiennes.  
 g = gésier.  
 nph = néphridies pharyngiennes.

ns = néphridie septale.  
 nt = néphridie tégumentaire.  
 oe = œsophage.  
 ph = pharynx.

## CHAPITRE II

**Considérations générales**

## 1. — CONSIDÉRATIONS SUR L'ORGANOGENÈSE DES NÉPHRIDIES

Les chapitres précédents ont traité successivement de l'origine première de l'ébauche néphridienne, de la formation d'un cordon, de sa différenciation en une holonéphridie et, enfin, du développement de l'appareil méronéphridien. La question de l'organogénèse du système néphridien chez les Oligochètes a donc été traitée dans toutes ses parties. En fin de cette étude, quelques considérations générales s'imposent.

Il a été démontré que, chez tous les Oligochètes, un cordon se forme aux dépens d'une cellule coelothéliale. Cette ébauche se rencontre aussi bien chez les holonéphridiens que chez les méronéphridiens, mais elle évolue différemment dans les deux groupes. Chez le premier, le cordon tout entier se transforme en un seul organe segmentaire complet, c'est-à-dire composé d'un entonnoir vibratile, d'un long canal glandulaire suspendu dans le coelome, et enfin d'un conduit excréteur dont une première partie, dilatée au point de former une vessie, est également intracœlomique, tandis que la portion terminale s'engage entre les deux couches musculaires pour déboucher finalement à la surface du corps. Ce même cordon donne naissance à plusieurs organes excréteurs chez les méronéphridiens. Ce fait, étrange à première vue, doit être rapproché, d'une part, de certaines conformations décrites chez des holonéphridiens adultes, d'autre part, de phénomènes apparaissant normalement au cours du développement d'une holonéphridie.

Trois points capitaux de l'organogénèse des néphridies sont à mettre en évidence, à savoir :

- 1°) Les néphridies se développent suivant le mode téloblastique.
- 2°) Ces organes sont logés dans le blastocœle fictif.
- 3°) Du côté du coelome ils sont toujours recouverts par le péritoine.

Le canal excréteur intermusculaire est généralement court chez les Lombriciens. Au début de notre exposé, nous avons attiré l'attention sur le fait que, chez *Eisenia foetida*, cette partie est souvent extrêmement longue, à tel point, que le néphridiopore peut être dorsal, alors que le point de pénétration du canal néphridien dans le tube musculo-cutané est ventral. D'autres cas identiques ont été signalés par BEDDARD (1895). Une étude embryologique nous a montré que cette disposition est due à un allongement considérable du cordon, et cela dans le plan transversal, c'est-à-dire dans un sens

perpendiculaire au plan de développement initial. Nous voyons s'affirmer ici la tendance que présente cette rangée de cellules, qui constitue l'ébauche néphridienne, à s'étendre de plus en plus. Rappelons-nous que nous sommes en présence d'un mode téloblastique de développement, et ce phénomène nous paraîtra tout-à-fait normal. Chaque néphridioblaste joue, dans la formation de l'ébauche segmentaire, un rôle analogue à celui que remplit Mbl, N, m<sup>1</sup> m<sup>2</sup> ou m<sup>3</sup> dans la formation des tissus.

Le second point capital à mettre en relief est la position du cordon méridien. Dérivant d'un élément cœlothélial et, par conséquent, rattaché à ce tissu par son extrémité antérieure, la rangée cellulaire s'avance entre la somatopleure et l'ectoderme, c'est-à-dire dans le blastocœle fictif. Il en résulte :

1°) Qu'il faut considérer comme normal le fait que le cordon s'avance entre les deux feuillets péritonéaux d'un dissépinement, voire même, entre la splanchnopleure et le tissu endodermique. Dans ces deux derniers cas il est en effet toujours logé dans le blastocœle.

2°) Le blastocœle, même fictif, n'étant pas une cavité segmentée, il n'est guère étonnant de voir un cordon néphridien dépasser le territoire d'un segment (entéronéphridies et néphridies pharyngiennes chez les méronéphridiens, néphridies proctodéales chez certains holonéphridiens).

3°) Il y a lieu de rapprocher de cette position caractéristique le fait que les canaux sanguins sont originairement portion du blastocœle. Ces canaux acquièrent une membrane propre dans la suite. On comprendra plus aisément que le système sanguin puisse avoir une influence sur le développement des organes urinaires, ne fut-ce que parce qu'il lui ouvre des chemins.

Le troisième point est une conséquence du second. Le cordon, bien que d'origine mésodermique, se trouvant dans le blastocœle, est toujours séparé du cœlome par le péritoine. Le néphridioblaste, étant un élément cœlothélial, n'est pas recouvert par ce tissu.

Il n'est donc pas possible d'admettre qu'une ébauche néphridienne développe un entonnoir vibratile dans un territoire segmentaire auquel elle n'appartient pas embryologiquement. Sans quoi, il faudrait admettre que le revêtement péritonéal ainsi que le tissu néphridien peuvent se déchirer pour former un orifice, et, deuxièmement, qu'une cellule quelconque ou un groupe de cellules du cordon peut donner naissance à un entonnoir vibratile. Les faits sont nettement opposés à pareille conception.

Il est utile de rappeler que le percement de deux tissus est un phénomène complexe. Nous l'avons longuement décrit à propos de la formation du néphridiopore.

Partant de ces trois points principaux, le processus par lequel plusieurs néphridies se développent aux dépens d'un seul cordon ne se présente plus comme un fait extraordinaire.

De plus, la formation d'entéronéphridies, de néphridies pharyngiennes ou proctodéales s'explique très aisément.

Nous avons vu que, chez *Eisenia foetida*, l'apparition de plissements dans l'ébauche néphridienne est due à une prolifération intense des cellules placées un peu en arrière du septum. Ce phénomène apparaît en plusieurs endroits dans un cordon très allongé. C'est ce que nous voyons se produire chez *Megascolides* (VEJDOVSKY, 1892) et *Mahbenus* (BOURNE, 1894).

Chez les holonéphridiens, ce centre de prolifération donne naissance à toute la portion intracœlomique de la néphridie, c'est-à-dire aux différentes régions du canal glandulaire et à la vessie. Il en va de même chez les méronéphridiens. Dès lors, il n'est plus concevable que ces parties restent attachées les unes à la suite des autres. Dans chaque tronçon, il y a lieu de considérer une extrémité antérieure et une extrémité distale. La première, recouverte par le péritoine, ne peut former de néphridiostome et reste aveugle. La seconde se comporte comme la portion terminale d'un cordon néphridien d'une holonéphridie, elle vient déboucher à l'extérieur. La présence de plusieurs exonéphridies tégumentaires aveugles peut être considérée comme une conséquence de l'allongement démesuré du cordon néphridien.

La portion du cordon primaire, constituant une ébauche secondaire, peut à son tour s'allonger et former de la même façon des organes tertiaires.

De ce mode de développement, il résulte : 1°) que tous ces organes secondaires sont des exonéphridies ; 2°) qu'ils ne possèdent jamais de néphridiostome.

La portion antérieure du cordon, comprenant le néphridioblaste, évolue tout autrement. Elle avorte quelquefois, comme c'est le cas chez *Megascolides*, ainsi que dans les segments antérieurs de *Mahbenus*. Lorsqu'elle se développe, libérée de toute attache avec le tube musculo-cutané, elle est entraînée dorsalement à la suite du vaisseau sanguin dorso-sousnervien, le long duquel elle est logée. L'extrémité distale se trouve ainsi placée à la face postérieure du dissépinement, à une certaine distance de l'ectoderme, sans aucun lien avec ce tissu. Le chemin de l'extérieur est bloqué, tandis que le péritoine est soulevé à cet endroit par le canal sanguin dorso-sousnervien. Il n'est donc pas étonnant de voir l'ébauche s'allonger dorsalement. Arrivé sous le vaisseau dorsal, chaque cordon se dirige vers l'arrière et rejoint les ébauches des segments suivants, formant, tantôt deux canaux urinaires antéro-postérieurs

(*Pheretima rodricensis*), tantôt un seul, par suture des deux conduits sur toute leur longueur (*Pheretima posthuma*, *Lampito dubius*, *Woorwardia Bahli*). Les conduits terminaux des néphridies septales viennent se jeter dans le canal urinaire longitudinal, à l'endroit où les vaisseaux latéraux débouchent dans le vaisseau dorsal. Il y a donc une grande analogie entre la disposition du système urinaire et celle de l'appareil sanguin. La formation d'un néphridiopore, mettant le canal en communication avec le tube digestif, et celle du canal longitudinal, n'ont jamais été décrites.

Ces considérations expliquent la raison pour laquelle les néphridies septales secondaires sont toujours des entéronéphridies.

Chez les méronéphridiens possédant des entéronéphridies, nous assistons à un phénomène du plus haut intérêt. Les portions distales d'organes segmentaires originairement indépendants se soudent en un canal, transformant de la sorte un système composé d'éléments isolés en un organe unique, véritable rein, s'étendant depuis une région située un peu en arrière du clitellum jusqu'à l'extrémité postérieure.

Chez *Pheretima*, le même fait se produit de plus à l'intérieur de chaque segment.

Nous avons longuement exposé les raisons pour lesquelles il y a lieu d'admettre que chez cette espèce les néphridies septales d'un même segment dérivent d'ébauches successives indépendantes les unes des autres. Au cours du développement, les canaux excréteurs de ces organes viennent se rattacher au conduit de la première néphridie septale.

Rappelons ici la découverte de ROSA sur *Allolobophora antipae*. Nous sommes en présence de phénomènes de convergence. L'intérêt de cette question n'en est que d'autant plus grand. Dans deux cas bien différents, nous voyons la mise en œuvre des mêmes potentialités, la même tendance à former un néphros.

Dans ces deux derniers cas, le phénomène n'intéresse que la région postclitellaire. La découverte, par ROSA, d'un individu anormal présentant une paire de néphridiopores par segment, met encore mieux en évidence l'analogie existant entre le canal urinaire latéral d'*Allolobophora antipae* et le canal urinaire supra-intestinal des méronéphridiens. Ce sont des raisons d'ordre embryologique qui nous expliquent pourquoi ce canal est accolé au tube musculo-cutané chez les holonéphridiens, tandis qu'il est placé au-dessus du tube digestif chez les méronéphridiens.

Les cordons néphridiens des segments antérieurs des *Megascolecoïdes*, s'étendant vers l'avant, sont entraînés par l'invagination ectodermique, et

forment finalement des néphridies pharyngiennes ou stomodéales. Ici encore, il y a analogie parfaite avec le mode de développement de l'appareil excréteur proctodéal d'*Allolobophora antipae*.

Ces considérations mettent en lumière comment un appareil urinaire, segmentaire par définition, peut se transformer :

- tantôt en un néphros postclitellaire,
- tantôt en glandes digestives (néphridies pharyngiennes),
- tantôt encore en glandes cutanées (néphridies tégumentaires aveugles).

## 2. — CLASSIFICATION DES NÉPHRIDIES

Cette étude de l'organogénèse des différents types de néphridies permet d'établir un essai d'une classification naturelle des organes segmentaires, c'est-à-dire, une classification exprimant les rapports ontogénétiques des types de néphridies entre eux. Celle-ci doit indiquer la valeur morphologique de ces organes et peut éventuellement servir de critère pour établir une classification phylogénétique des Oligochètes. Il faudra évidemment faire intervenir d'autres caractères.

Trois classifications des néphridies ont été proposées. La plus ancienne, se basant uniquement sur la taille de ces organes, les classe en méganéphridies et micronéphridies. Cette méthode est très arbitraire et conduit à de nombreuses erreurs. Elle tend à donner la même valeur morphologique à des formations très différentes. On a, en effet, désigné sous le terme de méganéphridies les holonéphridies et certaines méronéphridies de grande taille.

BAHL a tenté d'élaborer une classification naturelle en prenant comme critère la position du néphridiopore. De là deux groupes : les exonéphridies et les entéronéphridies. Partant du fait que le système entéronéphridien possède une structure bien particulière, BAHL croit pouvoir admettre que les Oligochètes, présentant cette disposition, forment par eux-mêmes une unité génétique. Chacun des deux groupes est ensuite subdivisé en néphridies ouvertes ou aveugles, suivant qu'elles possèdent un néphridiostome ou non.

Cette classification peut s'exprimer par le tableau suivant :

Néphridies des Oligochètes			
Exonéphridie		Entéronéphridie	
1. Ouverte	2. Aveugle	3. Ouverte	4. Aveugle

L'auteur cite les exemples suivants :

1. — Néphridie septale ordinaire du *Lombric*.
2. — Néphridie tégumentaire de *Pheretima*, *Lampito*, *Megascolides*, etc.

3. — Néphridie septale de *Pheretima* et *Lampito*.

4. — Néphridie pharyngienne de *Pheretima* et *Lampito*.

Cette répartition comprend de lourdes erreurs :

1) On se demande pourquoi BAHL (1924) classe les néphridies pharyngiennes parmi les entéronéphridies, alors qu'il a déclaré lui-même (1922) que, le pharynx faisant partie du stomodaeum, ces néphridies doivent être considérées comme débouchant à la surface de l'ectoderme.

2) L'auteur met sur le même pied les organes segmentaires primaires des holonéphridiens et les néphridies tégumentaires secondaires des méronéphridiens.

N'ayant pas vu de cordon néphridien, BAHL n'a pas compris les rapports embryologiques existant entre les différents types d'organes segmentaires. Il n'a pas vu que les deux caractères sur lesquels il se basait découlaient nécessairement de l'organogénèse et qu'inversement ils sont suffisants pour établir l'origine et la valeur morphologique d'une néphridie.

Une troisième classification a été introduite récemment par STEPHENSON (1930). Cet auteur a réuni les deux classifications précédentes, en superposant la notion de micro- et de méganéphridies aux caractères choisis par BAHL. En partant de tels principes, on ne peut aboutir qu'à un arrangement artificiel, ne tenant aucun compte des arguments d'ordre embryologique.

D'après STEPHENSON, les néphridies en forme de touffes ne se confinent pas à la région pharyngienne. Elles peuvent exister dans les autres régions du corps. Toutefois, les descriptions de pareilles formations sont tellement superficielles, qu'on ne peut les accueillir que sous de grandes réserves.

Il a été démontré que les néphridies en forme de touffes ne sont qu'une forme particulière de méronéphridies tégumentaires. Aussi, l'introduction éventuelle de cette donnée dans la classification que nous proposons, ne présente aucune difficulté.

Pour pouvoir établir la phylogénèse du système néphridien chez les Oligochètes, il faut chercher à déterminer quelle formation doit être considérée comme primitive. Les études embryologiques prouvent que l'état holonéphridien précède l'état méronéphridien. Mais que faut-il entendre par " état holonéphridien " ? Est-ce une néphridie primaire, ou n'est-ce que l'ébauche qui lui donne naissance et que plusieurs auteurs ont dénommée pronéphridie ? BEDDARD (1895) déclare à ce sujet : " It does not follow that the diffuse nephridia are the outcome of a branching and specialization of the paired nephridia ; what the developmental facts prove is that both paired and diffuse nephridia are formed out of unular pronephridia ; that in fact both kinds of excretory organs are equally ancient ".

VEJDOVSKY (1888-92) opine aussi en ce sens. Pour ces auteurs, méganéphridies et micronéphridies sont des branches divergentes, dérivant toutes deux, au même titre, d'une souche commune : la pronéphridie ou cordon néphridien primaire. Nous sommes entièrement d'accord avec VEJDOVSKY lorsqu'il déclare que la forme primitive serait un néphridioducte comprenant : un entonnoir vibratile, un canal non différencié, à peu près rectiligne, et un uropore. Mais nous ferons remarquer que telle néphridie est inconnue chez les Oligochètes et, de plus, ne se forme à aucun stade du développement. Cette pronéphridie fonctionnelle n'apparaît jamais parce que le plissement du cordon est antérieur à la transformation de ce dernier en un canal. On peut cependant admettre que les néphridies céphaliques représentent l'organe primitif d'une façon très imparfaite.

Contrairement aux interprétations de BEDDARD et VEJDOVSKY nous pensons que le stade méronéphridien dérive du morcellement et de la différenciation des holonéphridies. Cette conception est basée sur les faits suivants :

1) Au cours du développement du système méronéphridien, après l'entrée en action des centres de prolifération, il apparaît une lumière dans l'axe de chaque ébauche et souvent même, dans les portions intermédiaires (*Mahbenus*, *Megascolides*), ainsi que dans le col (BEDDARD), alors que toutes ces parties dégénèrent dans la suite. Ce phénomène est inexplicable si l'on admet le point de vue de VEJDOVSKY et BEDDARD.

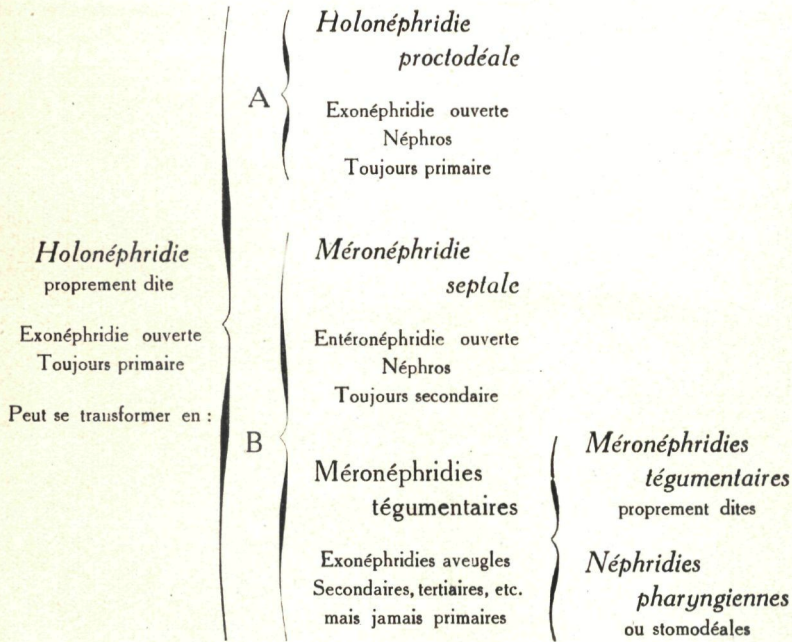
2) Au cours de cette organogénèse, l'ébauche de l'entonnoir vibratile avorte fréquemment, par exemple, chez *Megascolides australis*, *Mahbenus imperatix*, ainsi que dans les segments antérieurs de *Pheretima*, *Lampito* et *Woodwardia Bahli*.

3) Le stade holonéphridien précède normalement le stade méronéphridien au cours du développement des néphridies pharyngiennes chez *Acanthodrilus multiporus*.

4) Le système excréteur est hautement différencié chez les méronéphridiens. La divergence de structure dans les différentes régions du corps, l'existence de glandes digestives, d'un système néphrétique, d'une quantité de néphridies aveugles en font foi.

Ces faits montrent clairement que nous sommes en présence de phénomènes secondaires. Il a été montré précédemment, que l'apparition d'un second centre de prolifération sur le cordon transforme nécessairement la néphridie primaire en plusieurs méronéphridies.

En conséquence, la classification naturelle, c'est-à-dire phylogénétique, peut être exprimée par le tableau suivant :



Deux caractères suffisent pour définir une néphridie et indiquer son organogénèse. Ce sont : a) la présence ou non d'un entonnoir vibratile ; b) la position du néphridiopore.

Une néphridie primaire est toujours une exonéphridie et possède toujours un entonnoir vibratile.

Une néphridie septale secondaire est une entéronéphridie. Elle possède toujours un entonnoir vibratile.

Une néphridie tégumentaire secondaire, tertiaire ou plus, est une exonéphridie aveugle. Si elle débouche à la surface du corps, c'est une néphridie tégumentaire proprement dite. Si elle débouche dans le pharynx, elle est dite pharyngienne.

Il existe cependant un cas, où ces deux caractères ne sont plus suffisants, et où il faut avoir recours à des notions embryologiques. C'est celui de *Chaetogaster*, qui, d'après BOVERI-BONER (1920), possède des néphridies aveugles. Il est évident que ces organes segmentaires sont des holonéphridies dont l'entonnoir vibratile ne s'est pas développé.

Il y a lieu d'ajouter les remarques suivantes :

- 1) Holo- et méronéphridies ne coexistent jamais dans le même individu.
- 2) D'une holonéphridie dérive une néphridie septale secondaire et un

nombre indéterminé de néphridies tégumentaires secondaires, tertiaires ou plus. Les trois espèces de méronéphridies peuvent donc coexister. La néphridie septale secondaire avorte souvent.

Mais cette classification est incomplète, en ce sens, qu'elle suppose qu'il ne se forme qu'une seule paire d'holonéphridies réelles ou virtuelles. Ce n'est que la classification d'un système d'un seul ordre.

Nous avons vu qu'il peut y avoir des organes d'ordres différents. La présence de plusieurs paires d'entonnoirs vibratiles par segment en est une preuve manifeste.

Parmi les Oligochètes, il y a donc lieu de distinguer :

1) Ceux qui ne possèdent qu'une paire de néphridies par segment. Nous les appellerons mononéphridiens. Exemple : *Lombric*, *Eisenia*, *Tubifex*, etc., Ces organes sont toujours primaires.

2) Ceux qui possèdent plus d'une paire d'holonéphridies par segment. Ce sont des polynéphridiens holonéphridiens. Exemple : *Lampito dubius*.

3) Ceux dont le système excréteur est composé de multiples méronéphridies dérivant d'une ébauche unique. *Megascolides australis*, *Mahbenus imperatrix*.

4) Les méronéphridiens dont les organes segmentaires dérivent d'ébauches multiples : *Pheretima*.

Lequel des deux groupes d'holonéphridiens doit-il être considéré comme le plus primitif? Nous ne possédons pas les données nécessaires pour pouvoir répondre à cette question.

Cette classification des Oligochètes d'après la composition du système segmentaire peut être résumée par le tableau suivant :

Genre de néphridies	Système appartenant à un seul ordre (Dérive d'une ébauche)	Système appartenant à plusieurs ordres (Dérive d'ébauches multiples)
Holonéphridies	<p style="text-align: center;"><i>Mononéphridiens</i></p> <p style="text-align: center;">Une paire d'exonéphridies septales (Une paire de néphridiostomes)</p>	<p style="text-align: center;"><i>Polyholonéphridiens</i></p> <p style="text-align: center;">Plusieurs paires d'exonéphridies septales (Plusieurs paires de néphridiostomes)</p>

Méronéphridies	<i>Polyméronéphridiens</i>	<i>Polyméronéphridiens</i>
	Méronéphridies de plusieurs espèces (Une paire de néphridiostomes [1])	Méronéphridies de plusieurs espèces (Plusieurs paires de néphridiostomes [1])

(1) Remarque. — L'entéronéphridie ne se développe pas nécessairement. Les néphridiostomes peuvent donc manquer totalement.

### 3. — NÉPHRIDIODUCTES ET GONODUCTES

Il nous reste à parler des rapports existant entre les néphridioductes et les gonoductes. Cette question est particulièrement controversée. Les conceptions différentes de l'origine des néphridies sont causes des différences d'opinions en cette matière.

LANKESTER (1900) a créé la terminologie suivante :

" Les canaux qui mettent le cœlome en communication avec l'extérieur peuvent provenir d'une poussée du péritoine à travers l'ectoderme : ce sont les cœlomoductes, qu'ils soient gonoductes ou uroductes. Ceux-ci peuvent posséder un entonnoir vibratile ou cœlomostome ; ils aboutissent à un pore : le cœlomopore. La portion terminale peut être formée par une invagination ectodermique secondaire : le cœlomodaeum. "

" Il faut distinguer les néphridioductes des cœlomoductes. Les néphridies sont probablement d'origine ectodermique, et, en tout cas, dérivent indépendamment de néphridioblastes ou cellules-mères spéciales. Un organe segmentaire peut acquérir secondairement une portion distale formée par invagination ectodermique à la hauteur du néphridiopore. Cette partie est le néphridiodaeum. "

Cette terminologie devait appuyer la conception d'après laquelle il y a deux sortes de canaux mettant le cœlome en communication avec l'extérieur. Tous les conduits d'origine mésodermique sont classés dans le groupe des cœlomoductes, tandis que ceux qui dérivent de l'ectoderme sont rangés dans les néphridioductes, ce groupe ne comprenant que des organes segmentaires.

En démontrant l'origine mésodermique des néphridies, nous avons prouvé que, chez les Oligochètes, cette distinction n'est pas fondée et ne correspond à rien de réel. Le néphridioducte est donc lui aussi un cœlomoducte ; l'entonnoir vibratile, un cœlomostome. Nous n'avons pas trouvé de néphridiodaeum chez *Eisenia foetida*.

Si nous consultons les travaux parus au sujet de l'organogénèse des gonoductes — citons, par exemple, celui de MEHRA (1924) — nous trouvons que

les conduits génitaux se forment aux dépens du péritoine, suivant un processus, identique à celui qui préside à la formation d'un néphridioducte. Ces organes sont homologues. Le gonoducte n'est, somme toute, qu'une néphridie se développant tardivement pour des fins spéciales. Rappelons l'existence de néphridies pharyngiennes et d'entéronéphridies. Il est certain que ces formations ont également un rôle physiologique différent de celui d'un organe segmentaire ordinaire.

Il a été objecté, que d'après cette conception il y aurait deux paires de coelomoductes dans les segments génitaux. Nous savons maintenant que ce fait n'a rien d'exceptionnel. En effet, *Lampito triloba* possède cinq paires d'holonéphridies par segment. Et il y a bien des raisons de croire que, chez *Pheretima*, il se forme plusieurs ébauches primaires.

L'on sait que les canaux terminaux des gonoductes, notamment ceux des spermiductes de segments successifs, se jettent dans un canal longitudinal commun, parcourant plusieurs métamères avant de déboucher à l'extérieur. Ce phénomène est identique à celui qui a été décrit à propos des entéronéphridies des méronéphridiens, ainsi qu'à celui que ROSA a signalé chez *Allolobophora antipae*. Les faits précédents viennent appuyer l'hypothèse d'après laquelle les portions terminales des gonoductes de segments successifs se soudent pour former un canal longitudinal unique, qui, après avoir traversé les territoires de plusieurs métamères, vient déboucher à la surface du corps. [Durchwanderungshypothese de MEYER (1926)].

L'homologie des gonoductes et néphridioductes jette une vive lumière sur notre conception des coelomoductes. Le rapprochement de dispositions identiques permet de mieux saisir les potentialités qui peuvent se faire jour au cours du développement des canaux mettant le coelome en communication avec l'extérieur.

Nous espérons avoir l'occasion de confirmer ces façons de voir dans des études analogues sur d'autres groupes d'Invertébrés.

### Bibliographie

- BAHL, K. N., 1922. — On the Development of the Enteronephric Type of Nephridial System found in Indian Earthworms of the Genus *Pheretima*. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, LXVI, 49-103).
- 1924. — On the Occurrence of the Enteronephric Type of Nephridial System in Earthworms of the Genus *Lampito*. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, LXVIII, 67-99).
- 1926. — The Enteronephric System in *Woodwardia*, with Remarks on the Nephridia of *Lampito dubius*. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, LXX, 113-134).

- BEDDARD, F. E., 1892. — Researches into the Embryology of the Oligochaeta. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, XXXIII, 497-540).
- 1895. — A Monograph of the Order Oligochaeta. (Oxford).
- BENHAM, W. B., 1891. — The nephridium of *Lumbricus* and its bloodsupply; with remarks on the nephridia in other Chaetopoda. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, XXXII, 293-334).
- BERGH, R. S., 1888. — Zur Bildungsgeschichte der Exkretionsorgane bei *Criodrilus*. (*Arb. Zool. Inst. Würzburg.*, VIII, 223-248).
- 1890. — Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden. I. Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifens von *Lumbricus*. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, L, 469-526).
- 1899. — Nochmals über die Entwicklung des Segmentalorgane. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, LXVI, 434-449).
- BOURNE, A. G., 1894. — On certain Points in the Development and Anatomy of some Earthworms. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, XXXVI, 11-13).
- BOVERI-BONER, Y., 1920. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nephridien niederer Oligochaeten. (*Vierteljahrs. nat. Ges. Zürich. Jahrg. LXV*, 506-514).
- GOODRICH, E. S., 1932. — On the nephridiostome of *Lumbricus*. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, LXXV, 165-179).
- HATSCHKE, B., 1878. — Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, 22 pages).
- IWANOFF, P. P., 1928. — Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. (*Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. Tiere*, X).
- KLEINENBERG, N., 1879. — The development of the Earthworm. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, XIX, 206-244).
- KOWALEWSKI, A., 1871. — Embryologische Studien an Würmer und Arthropoden. (*Mém. Acad. Sc. St-Petersbourg*, XVI, n° 12, 70 pages).
- LANKESTER, 1900. — A treatise on Zoology. (Londres).
- LEHMANN, O., 1887. — Homologie der Segmentalorgane und Ausführungsgänge der Geschlechtsprodukte bei den Oligochaeten. (*Iena Zeitschr. Naturw.*, XXI, 322-360).
- MEHRA, H. R., 1924. — The genital Organs of *Stylaria lacustris*, with an account of their Development. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, LXVIII, 147-185).
- MEYER, A., 1929. — Die Entwicklung der Nephridien und Gonoblasten bei *Tubifex rivulorum* Lam. nebst Bemerkungen zum natürlichen System der Oligochäten. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, CXXXIII, 517-562).
- PENNERS, A., 1922. — Die Furchung von *Tubifex rivulorum* Lam. (*Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog.*, XLIII, 323-368).
- 1923. — Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei *Tubifex rivulorum* Lam. (*Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog.*, XLV, 251-308).
- 1926. — Experimentelle Untersuchungen zum Determinations Problem am Keim von *Tubifex rivulorum* Lam. II. Die Entwicklung teilweise abgetöteter Keime. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, CXXVII, 1-140).
- 1929. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an marinen Oligochäten. I. Furchung, Keimstreif, Voderdarm und Urkeimzellen von *Peloscolex benedeni* Udekem. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, CXXXIV, 307-344).
- 1930. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an marinen Oligochäten. II.

- Furchung, Keimstreif und Keimbahn von *Pachydrilus (Lumbricillus) lineatus* Müll. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, CXXXVII, 55-119).
- PENNERS, A. et STABLEIN, A., 1930. — Ueber die Urkeimzellen bei Tubificidea. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, CXXXVII, 606-626).
- ROSA, D., 1906. — Sui nephridii cons bocca intestinale commune del l'*Allo'obophora antipae* (*Archivio Zool. Napoli*, III, 73-98).
- ROULE, L., 1889. — Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochète limicole marin. (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, VII, 106-442).
- STAFF, F., 1909. — Organogenetische Untersuchungen über *Criodrilus lacuum* Hoffmetr. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, XVIII, 227-256).
- STEPHENSON, J., 1930. — The Oligochaeta. (Oxford).
- SVETLOV, P., 1928. — Recherches sur le développement des Vers de terre (en russe, résumé en allemand). (*Trav. Lab. Zool. et Stat. biol. Sébastopol*, série II, n° 13).
- TANNREUTHER, G. W., 1915. — The embryology of *Bdellodrilus philadelphicus*. (*Journ. of Morph.*, XXVI, 143-216).
- VEJDOVSKY, F., 1884. — System und Morphologie der Oligochaeten. (Prague).  
 — 1888-92. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. (Prague).  
 — 1892. — Zur Entwicklungsgeschichte des Nephridial-Apparates von *Megascolides australis*. (*Arch. f. Mikr. Anatomie*, XL, 552-562).  
 — 1900. — Noch ein Wort über die Entwicklung der Nephridien. (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, LXVII, 247-254).
- WILSON, E. B., 1889. — The embryology of the Earthworm. (*Journ. of Morph.*, III, 387-462).

## EXPLICATION DES PLANCHES

La planche I représente la reconstitution d'une coupe sagittale idéale, faite à l'aide de portions de coupes sagittales réelles. Les sept tronçons se font suite.

Les tronçons I et II sont tirés d'un embryon de 2,5 mm. de long, les tronçons III et IV d'un autre embryon de 2,5 mm. de long, les tronçons V à VII d'un embryon de 3 mm. de long.

La seconde planche comprend 12 figures de coupes réelles concernant la portion intra-cutanée du tube néphridien. Les 9 premières (1-9) sont des coupes transversales, les 3 dernières (10-12) des coupes sagittales. Les figures 1 à 8 sont tirées d'un embryon de 2 mm. de long, la 9<sup>e</sup> d'un embryon de 3,5 mm. de long, les figures 10 à 12 d'un embryon de 3 mm. de long, le même que celui qui a servi à établir les tronçons V à VII.

Les dessins ont été faits à la chambre claire avec la combinaison suivante : oculaire Zeiss compensateur 5 ×, objectif à immersion 120 ×. Le grossissement obtenu de cette façon est de 1200 ×. Il a été réduit, par photographie, à environ 500 diamètres.

Les numéros sont ceux des somites comptés à partir de la tête. La figure 1a est une coupe parallèle et voisine de celle représentée par le tronçon I.

## TABLE DES MATIÈRES

<i>Introduction</i> . . . . .	5
-------------------------------	---

## PREMIÈRE PARTIE

*Avant-propos*.

1. Matériel d'étude . . . . .	6
2. Description du stade étudié . . . . .	8
3. Méthode d'étude . . . . .	10
<i>Chapitre I. — Formation des saccules mésodermiques</i> . . . . .	11
1. Position du problème . . . . .	11
2. Exposé des faits . . . . .	12
3. Interprétation des faits et conclusions. . . . .	17
<i>Chapitre II. — Organogénèse de la néphridie</i> . . . . .	19
1. La néphridie adulte . . . . .	19
2. Position du problème . . . . .	22
3. Origine du néphridioblaste . . . . .	26
4. Formation du cordon néphridien . . . . .	27
5. Différenciation du cordon néphridien. Origine et développement de l'entonnoir vibratile . . . . .	31
6. Accroissement et différenciation de la portion intracoelomique du cordon néphridien . . . . .	35
7. a. Origine et accroissement de la partie intramusculaire du canal néphridien . . . . .	37
b. Formation du néphridiopore . . . . .	39
8. Conclusions . . . . .	40

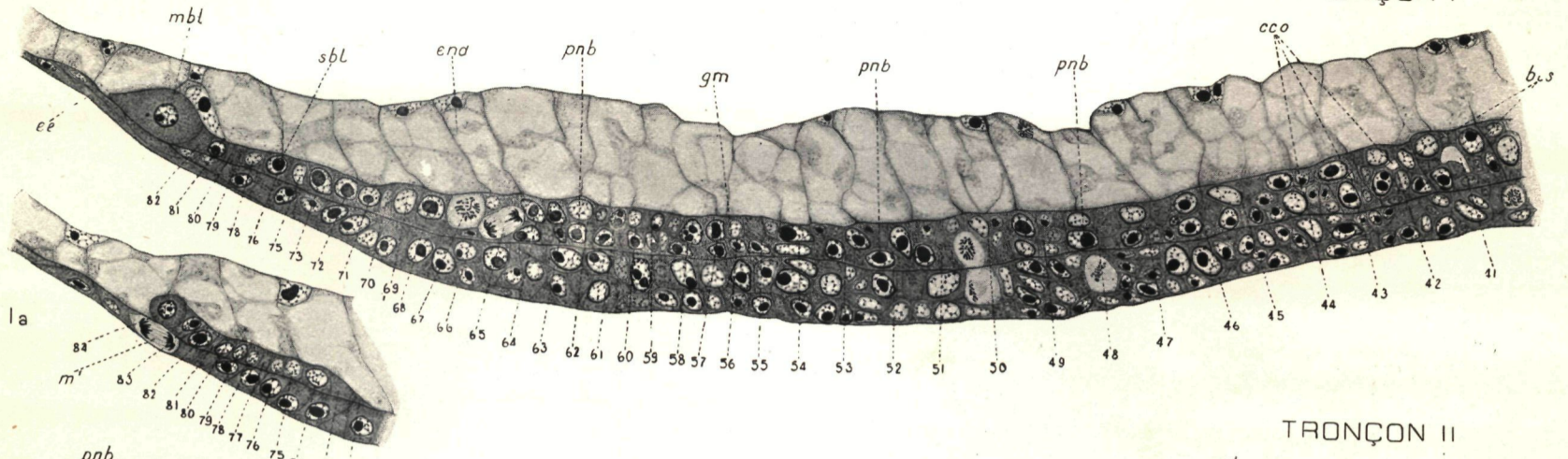
## SECONDE PARTIE

<i>Avant-propos</i> . . . . .	41
<i>Chapitre I. — Discussions et considérations générales au sujet de l'organogénèse des néphridies chez les Oligochètes</i> . . . . .	42
1. Origine et formation du cordon néphridien . . . . .	42
2. Développement des holonéphridies aux dépens des ébauches néphridiennes . . . . .	45
3. Développement des méronéphridies aux dépens des ébauches néphridiennes . . . . .	48
<i>Chapitre II. — Considérations générales</i> . . . . .	58
1. Considérations sur l'organogénèse des néphridies . . . . .	58
2. Classification des néphridies . . . . .	62
3. Néphridioductes et gonoductes . . . . .	67
<i>Bibliographie</i> . . . . .	68
<i>Explication des planches</i> . . . . .	70

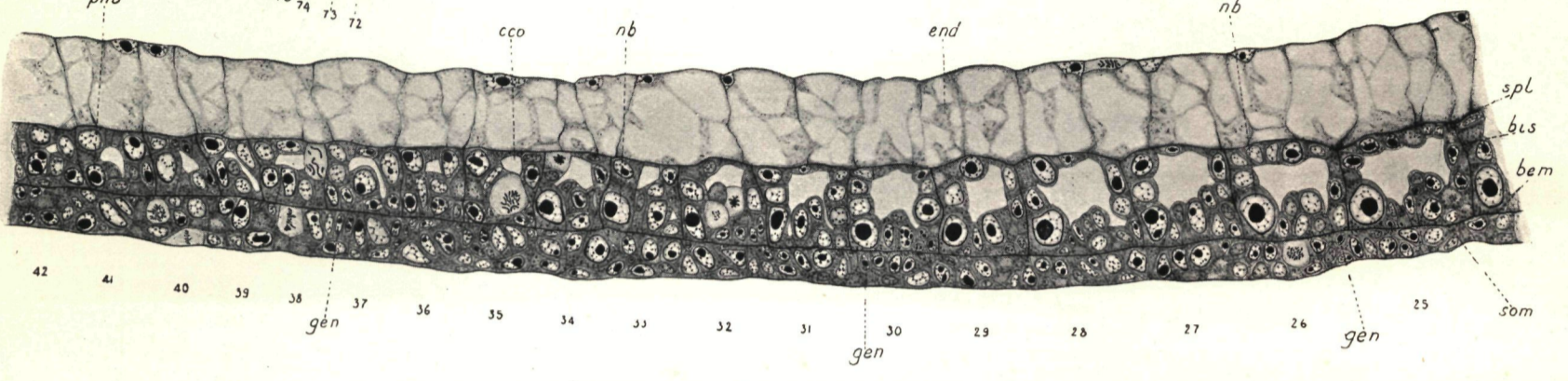
## ABRÉVIATIONS

- a == ampoule terminale du canal néphridien.
- bem == basale ecto-mésodermique.
- bis == basale intersegmentaire.
- bnc == basale néphridiocœlothéliale.
- cb == cellule de la gaine basale de la soie.
- cc == cellule centrale de la lèvre supérieure du néphridiostome.
- cco == cavité cœlomique.
- ce == cellule de la gaine externe de la soie.
- cef == cellule de la bande germinative ectodermique, qui isolera cif.
- cf == cône fibreux formateur de la soie.
- cif == cellule initiale de deux follicules sétigères voisins.
- cli == cellules de la lèvre inférieure du néphridiostome.
- cm == cellule marginale de la lèvre supérieure du néphridiostome.
- cnc<sup>1</sup> == canal néphridien intracœlomique, portion antérieure.
- cnc<sup>2</sup> == canal néphridien intracœlomique, portion médiane.
- cnc<sup>3</sup> == canal néphridien intracœlomique, portion terminale.
- cnm == canal néphridien intramusculaire.
- co == cordon néphridien non différencié.
- coc<sup>1</sup> == cordon néphridien intracœlomique, portion antérieure.
- coc<sup>2</sup> == cordon néphridien intracœlomique, portion médiane.
- coc<sup>3</sup> == cordon néphridien intracœlomique, portion terminale.
- com == cordon néphridien intramusculaire.
- cs == cellule formatrice de la soie.
- d == dissépiement.
- ect == ectoderme.
- ee == ectoderme embryonnaire.
- end == endoderme.
- els == cellule initiale de la lèvre supérieure du néphridiostome.
- fcm == fibre musculaire circulaire du tube musculo-cutané.
- fcs == fibre musculaire circulaire de la splanchnopleure.
- flm == fibre musculaire longitudinale du tube musculo-cutané.
- gc == gaine cuticulaire de la soie.
- gen == bande germinative ectodermique neurale.
- gm == bande germinative mésodermique.
- gr == groupe de cellules formant l'ébauche du follicule sétigère.
- grb == groupe basal de l'ébauche du follicule sétigère.
- gre == groupe externe de l'ébauche du follicule sétigère.
- l == lumière du canal néphridien.
- m<sup>1</sup> == deuxième ectotéloblaste.
- mbl == mésotéloblaste.
- myb == myoblaste.
- nb == néphridioblaste.
- np == néphridiopore.
- p == péritoine.
- pnb == pronéphridioblaste.
- r == rebord du cône de formation de la soie.
- s == soie.
- sbl == mésosomitoblaste.
- sl == striation longitudinale se formant dans l'axe du cordon néphridien.
- som == somatopleure.
- spl == splanchnopleure.
- tgp == trainée de granulations protoplasmiques se formant dans l'axe du cordon néphridien.
- v == vacuole apparaissant à l'endroit où le néphridiopore se percera.
- vd == vaisseau sanguin dissépiementaire.
- ve == vessie.
- == la flèche indique l'endroit où apparaît une échancrure qui, en s'approfondissant, sépare les deux lèvres du néphridiostome.

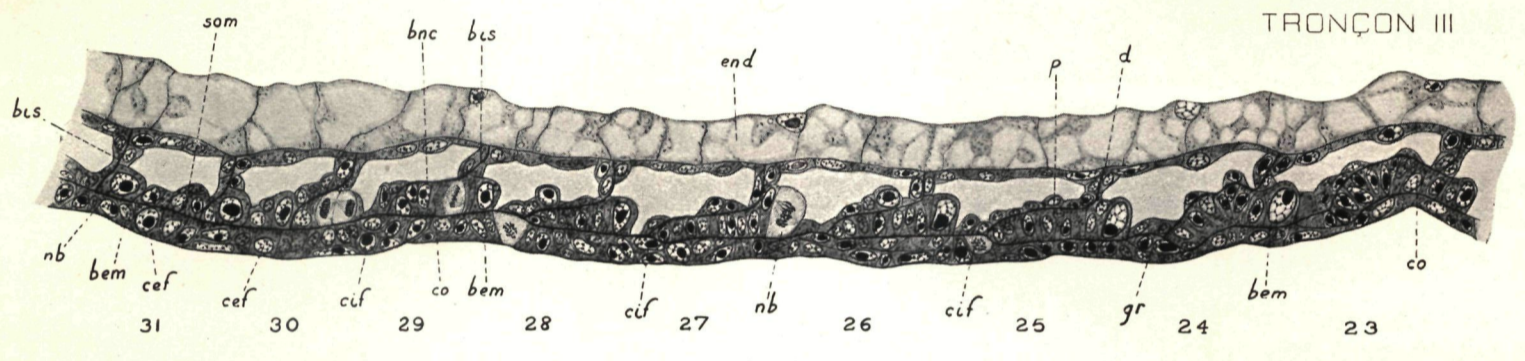
TRONÇON I



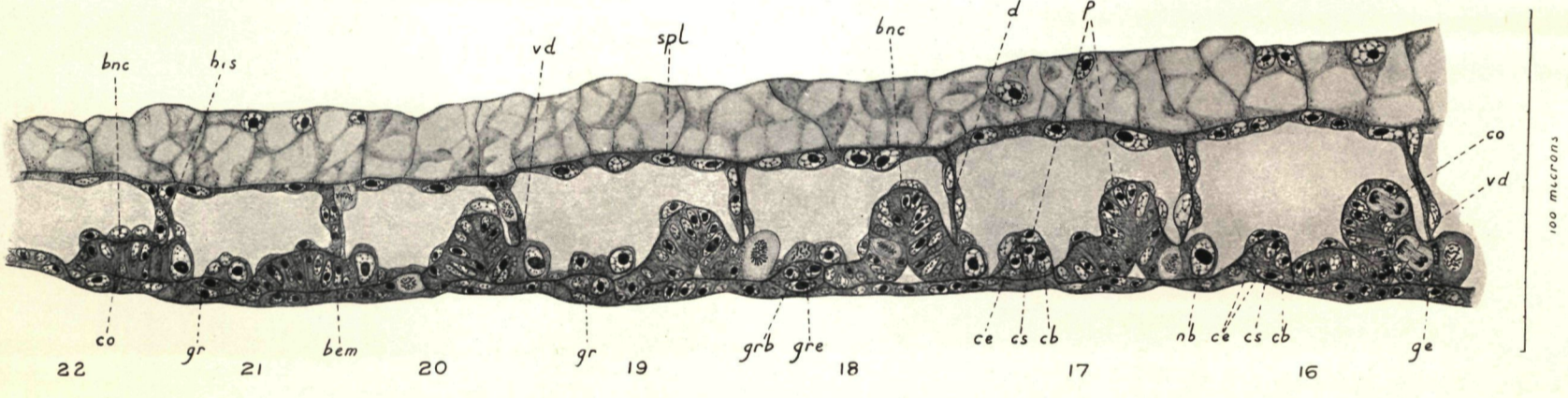
TRONÇON II



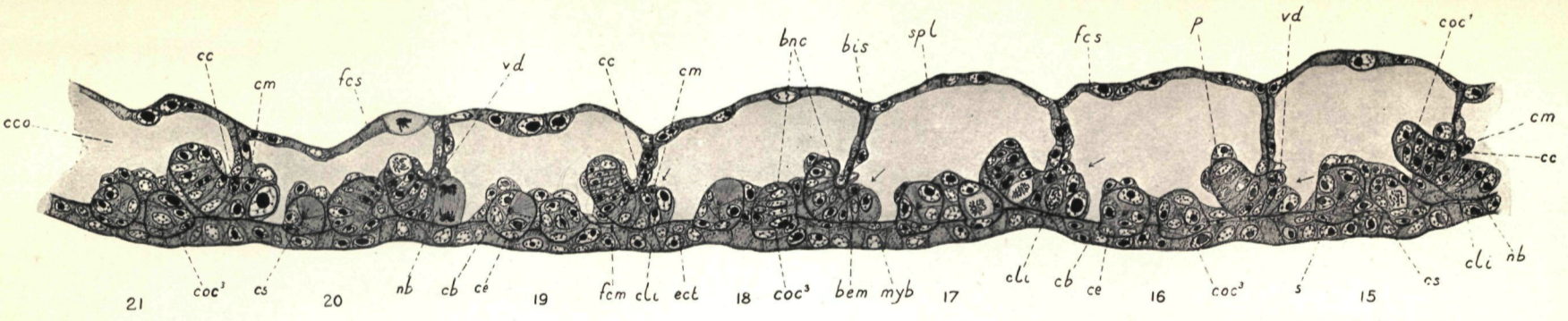
TRONÇON III



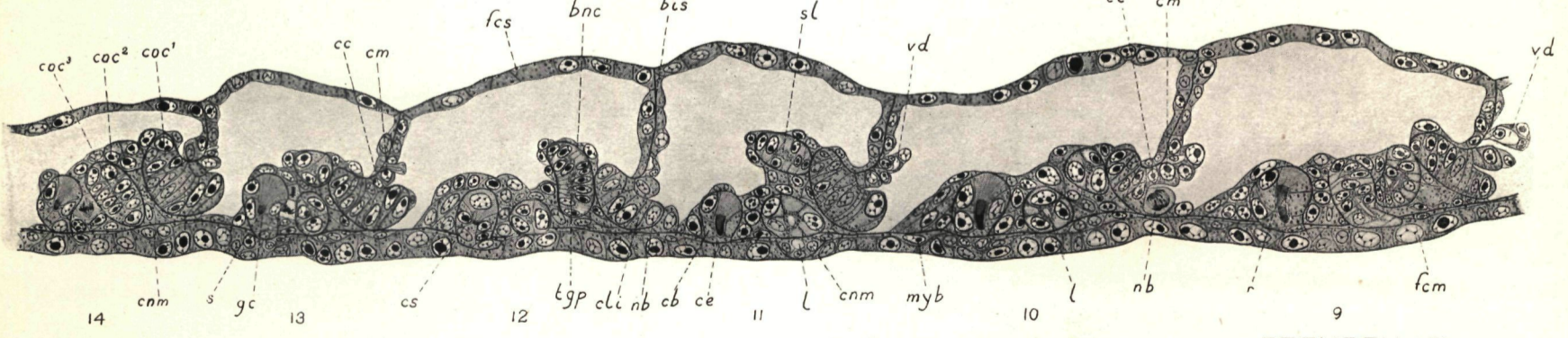
TRONÇON IV



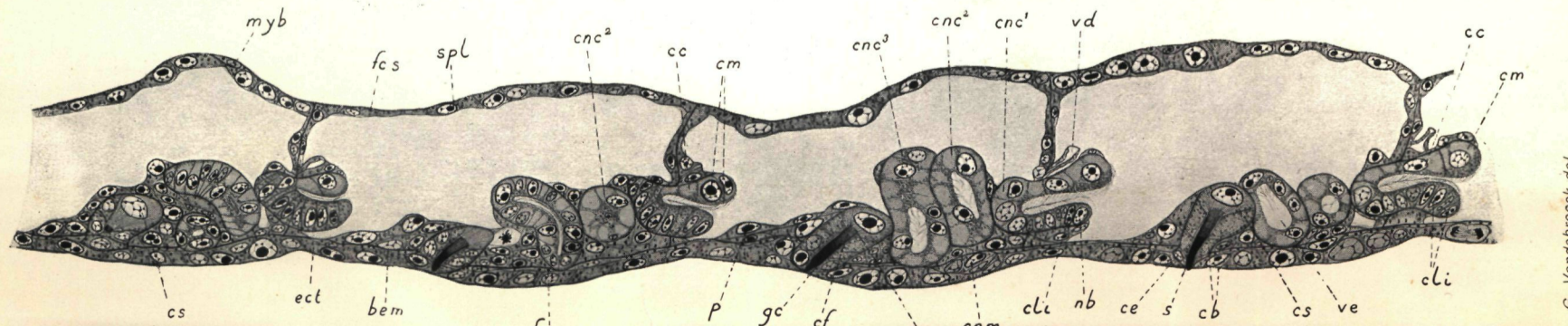
TRONÇON V

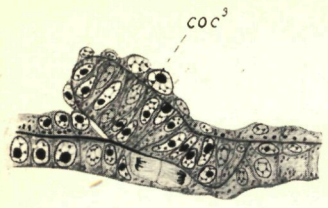


TRONÇON VI



TRONÇON VII

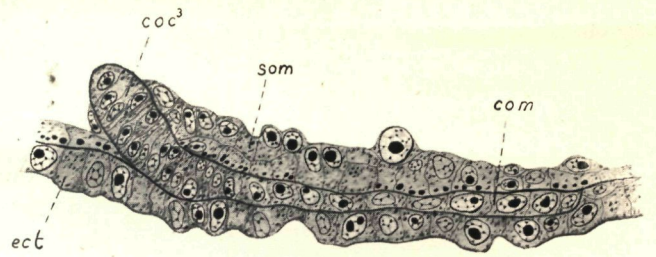




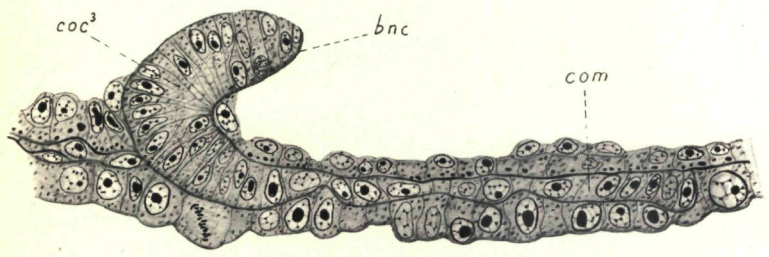
1



2



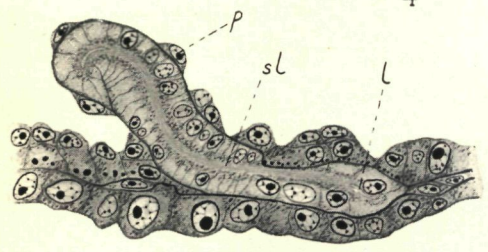
3



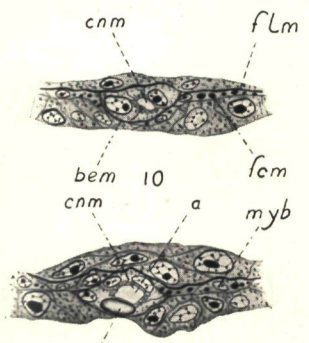
4



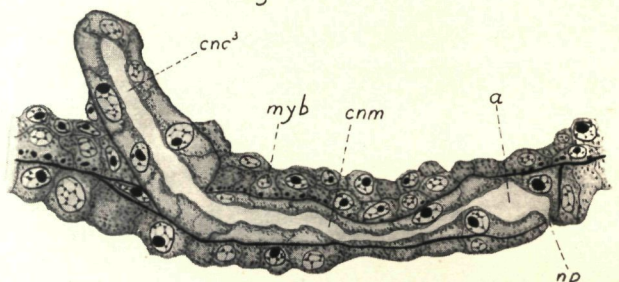
5



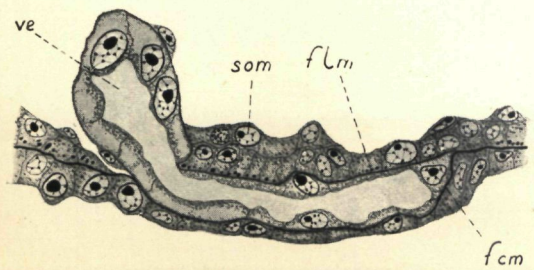
6



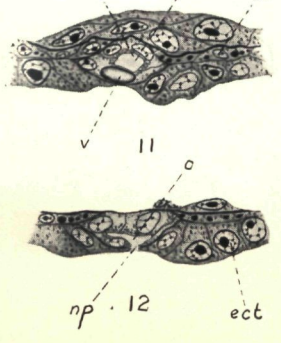
10



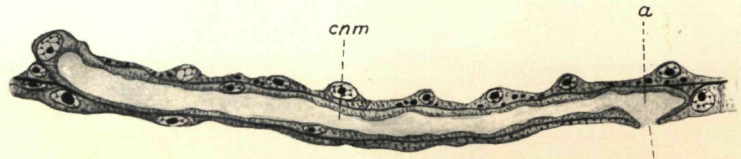
8



7



11



9

100 microns.

